

N° d'ordre : 605

# THESE

PRESENTEE A

L'UNIVERSITE DE BORDEAUX I

POUR OBTENIR LE GRADE DE

**DOCTEUR**

Spécialité : Ecologie

PAR

**Isabelle AUBY**

-----

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DES HERBIERS  
DE ZOSTERA NOLTII DANS LE BASSIN D'ARCACHON :  
DYNAMIQUE, PRODUCTION ET DEGRADATION,  
MACROFAUNE ASSOCIEE.**

Volume I

-----

*soutenue le 17 mai 1991, devant la commission d'examen :*

MM.	J. BOISSEAU	Professeur.....	<i>Président</i>
	M. GLEMAREC	Professeur.....	<i>Examineurs</i>
	G. LASSERRE	Professeur.....	
	P. J. LABOURG	Maître de Conférences.....	
	J. CASTEL	Chargé de Recherche C.N.R.S.....	

-----

-1991-

Quoi, n'importe, j'écris trombe  
et la légende nue toujours me remplace

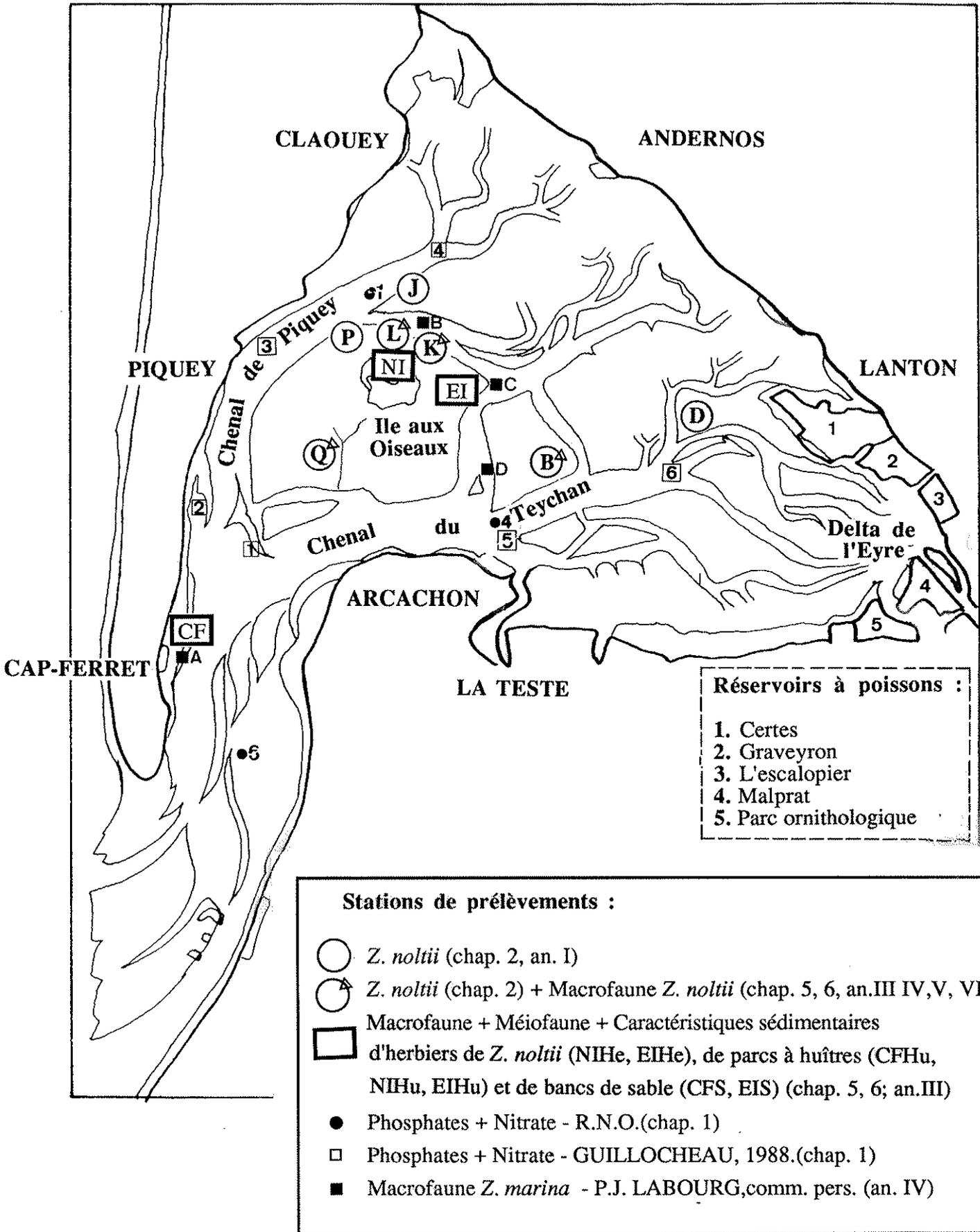
Michelena

---

A mes parents  
qui m'ont transmis le goût  
d'en savoir plus.

A Tante Gathe

**Figure 1:** Carte du Bassin d'Arcachon. Localisation des herbiers échantillonnés au cours de cette étude et des stations citées dans le texte.



## REMERCIEMENTS

Lorsqu'elle s'applique au domaine de l'écologie, la réalisation d'une thèse s'appuie sur la discussion et la collaboration avec les différentes personnes impliquées d'une manière ou d'une autre dans l'environnement étudié. La complexité des phénomènes naturels, et les difficultés matérielles liées aux investigations en zone intertidale rendent nécessaire la participation des autres à l'acquisition et à l'interprétation des données. Pour cette raison, de nombreuses personnes doivent ici être remerciées pour l'aide qu'elles m'ont apporté au cours de la réalisation de cette étude.

Je voudrais tout d'abord exprimer ma reconnaissance à Monsieur le Professeur J. BOISSEAU qui m'a accueillie dans son laboratoire et a supporté, avec une grande patience, que mes errements entre les lagunes endiguées et les slikkes arcachonnaises retardent l'achèvement de cette étude.

Messieurs les Professeurs M. GLEMAREC et G. LASSERRE ont bien voulu accepter de lire et de juger ce manuscrit; qu'ils en soient ici remerciés.

Je dois ensuite remercier P.J. LABOURG pour avoir amicalement guidé ces recherches; j'ai, à maintes reprises, pu apprécier la générosité avec laquelle il partage ses connaissances étendues quant à l'écologie des zones lagunaires, ainsi que le seuil de son Ile (...).

Je suis également redevable à J.M. BOUCHET d'avoir guidé mes premiers pas sur les "crassats" qu'il connaît chacun par leur nom.

Au sein de la Station, j'ai bénéficié du soutien matériel et moral de la plupart des chercheurs, techniciens et étudiants. Parmi eux, je voudrais plus particulièrement remercier C. CAZAUX, J. CASTEL et G. BACHELET, F. TRUONG, secrétaire sensible et efficace, A. THIMEL, partenaire avertie des échappées dans les réservoirs à poissons de la côte Atlantique, et B. SAUTOUR.

A des titres divers, certaines personnes extérieures à l'Université m'ont également apporté leur aide au cours de ces années. Il s'agit notamment, au sein du C.E.M.A.G.R.E.F., d'O. CLEMENT, ainsi que d'E. HIS et D. MAURER à la Station I.F.R.E.M.E.R. d'Arcachon.

Je ne voudrais pas oublier de remercier ici les "hommes de terrain", qu'ils soient pêcheurs ou ostréiculteurs, pour les connaissances qu'ils m'ont transmises au sujet de l'exploitation du milieu.

Enfin, j'ai une pensée pour tous ceux qui ont animé, de façon joyeusement intempestive, mon laboratoire rempli d'animalcules formolés et de plantes arrachées, soit :

- mes nièces et neveux, ainsi que les enfants de mes amis
- "Girou de chez Schmid en face"
- les scouts du premier mai et leur muguet
- les aigrettes, mouettes rieuses et guillemots, l'écureuil "Papoose" et le chien "Varech".

Cette étude a reçu un soutien financier (1983-1984) de la part du Syndicat Intercommunal du Bassin d'Arcachon.

---

## TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	1
Position systématique, description et distribution des deux espèces de zostères du Bassin d'Arcachon.....	5
Chapitre I: LE BASSIN D'ARCACHON : PRESENTATION DU MILIEU ET DE SES CARACTERISTIQUES ABIOTIQUES	
1. SITUATION GEOGRAPHIQUE ET CARACTERISTIQUES GENERALES.....	7
2. CLIMATOLOGIE.....	8
2.1. Température.....	9
2.2. Précipitations.....	9
2.3. Insolation .....	9
3. PRESENTATION DES STATIONS.....	10
3.1. Localisation .....	10
3.2. Altitude - Temps d'émersion.....	10
4. HYDROLOGIE.....	11
4.1. Température - Salinité.....	11
4.2. Nutriments .....	13
4.2.1. Azote .....	13
4.2.2. Phosphore .....	14
5. SEDIMENTOLOGIE .....	16
5.1. Composition et origine du sédiment des herbiers.....	17
5.2. Hydrologie des zones d'herbiers .....	17
5.3. Granulométrie.....	17
5.4. Teneur en pélites.....	18

---

Chapitre II :  
CARACTERISATION DU DEVELOPPEMENT ANNUEL  
DES POPULATIONS DE *ZOSTERA NOLTII*  
DANS LE BASSIN D'ARCACHON

1. INTRODUCTION .....	22
2. MATERIEL ET METHODES.....	22
2.1. Modalités de prélèvement.....	22
2.2. Traitement des échantillons.....	23
3. RESULTATS .....	23
3.1. Station B.....	23
3.2. Station L.....	25
3.3. Station K.....	26
3.4. Station Q .....	27
3.5. Stations trimestrielles (D, J, P).....	28
4. DISCUSSION .....	30
4.1. Densités.....	30
4.2. Hauteur des pousses.....	33
4.3. Biomasse épigée.....	36
4.4. Biomasse hypogée .....	38
4.5. Rapport entre le développement des organes épigés et hypogés.....	40
5. CONCLUSION.....	42

Chapitre III.  
CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA PRODUCTION  
PRIMAIRE DANS LE BASSIN D'ARCACHON

A. PRODUCTION DES POPULATIONS DE <i>ZOSTERA NOLTII</i> .....	46
1. PRODUCTION EPIGEE.....	46
2. PRODUCTION HYPOGEE .....	47
3. PRODUCTION TOTALE.....	48
B. PRODUCTION DES AUTRES COMPARTIMENTS VEGETAUX DE L'ECOSYSTEME.....	49
1. <i>ZOSTERA MARINA</i> .....	49
2. ALGUES EPIPHYTES DES ZOSTERES .....	49
3. MACROPHYTOBENTHOS.....	50
4. PHYTOPLANCTON .....	50
5. MICROPHYTOBENTHOS.....	52
CONCLUSION.....	54

Chapitre IV.  
RECYCLAGE DE LA MATIERE ORGANIQUE VEGETALE :  
CONSOMMATION ET DEGRADATION DE *ZOSTERA NOLTII*  
DANS LE BASSIN D'ARCACHON

A. CONSOMMATION DE <i>ZOSTERA NOLTII</i> PAR LES OISEAUX HERBIVORES : CARACTERISATION ET IMPACT DU STATIONNEMENT DES POPULATIONS D'OIE BERNACHE ( <i>BRANTA BERNICLA BERNICLA</i> ) SUR LES HERBIERS DU BASSIN D'ARCACHON. ....	59
1. BIOLOGIE.....	60
2. REGIME ALIMENTAIRE .....	60
3. EVOLUTION DES POPULATIONS.....	61
4. BESOINS ALIMENTAIRES .....	61
5. RESSOURCES ALIMENTAIRES DANS LE BASSIN D'ARCACHON.....	62
6. IMPACT DU BROUTAGE DES BERNACHES SUR L'HERBIER DE <i>ZOSTERA NOLTII</i> .....	63
CONCLUSION.....	68
B. DEGRADATION DE <i>ZOSTERA NOLTII</i> : ETUDE DE L'EVOLUTION DU DETRITUS VEGETAL DANS LE MILIEU INTERTIDAL.....	69
1. MATERIEL ET METHODES.....	69
2. RESULTATS .....	69
2.1. Carbone .....	69
2.2. Azote .....	71
2.3. Phosphore .....	72
2.4. Rapport C/N .....	72
3. DISCUSSION.....	73
3.1. Conditions d'expérience.....	73
3.2. Evolution du détritrus végétal.....	75
3.3. Remarques sur l'évolution des détritrus de zostères .....	78
3.4. Evolution saisonnière du matériel détritrus endogé dans quelques stations intertidales du Bassin d'Arcachon.....	80

4. CONCLUSION.....	82
--------------------	----

Chapitre V:  
 ETUDE DE LA MACROFAUNE ASSOCIEE AUX HERBIERS  
 INTERTIDaux DE *ZOSTERA NOLTII*  
 DANS LE BASSIN D'ARCACHON

1. INTRODUCTION.....	84
2. MATERIEL ET METHODES.....	85
2.1. Modalités de prélèvements. Traitement des échantillons.....	86
2.1.1. Prélèvements à basse mer.....	86
2.1.2. Prélèvements à haute mer.....	87
2.2. Expression des résultats - Traitement mathématique .....	88
3. NATURE DES PEUPELEMENTS .....	90
3.1. Peuplements sédentaires.....	91
3.2. Peuplements vagiles.....	93
4. DISTRIBUTION ET REPARTITION DES ESPECES DE LA MACROFAUNE.....	95
4.1. Macrofaune sédentaire .....	95
4.2. Macrofaune vagile.....	102
5. ETUDE DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DES PEUPELEMENTS .....	105
5.1. Macrofaune sédentaire .....	105
5.1.1. Richesse spécifique - Abondance - Biomasse.....	105
5.1.2. Diversité - Equitabilité .....	107
5.1.3. Discussion.....	108
5.1.4. Conclusion .....	113
5.2. Macrofaune vagile.....	114
5.2.1. Richesse spécifique - Abondance - Biomasse.....	114
5.2.2. Diversité - Equitabilité.....	116
5.2.3. Discussion.....	117
5.2.4. Conclusion .....	119

CHAPITRE VI

- CONTRIBUTION A L'ESTIMATION DE LA PRODUCTION  
 SECONDAIRE DANS LE BASSIN D'ARCACHON

1. INTRODUCTION.....	121
2. BACTERIES.....	122
3. MEIO- ET MACROBENTHOS DE LA ZONE INTERTIDALE .....	123
4. POPULATIONS DE <i>CRASSOSTREA GIGAS</i> .....	124
4.1. Estimation de la production .....	124
4.2. Biodépôts.....	125
5. CONCLUSION.....	127
CONCLUSION GENERALE.....	129
Références bibliographiques.....	135

## INTRODUCTION

Les phanérogames marines sont distribuées dans la majorité des mers du globe, à l'exception des régions strictement polaires. Ces plantes sont les seules angiospermes adaptées à la vie marine en conditions d'immersion permanente. Du point de vue morphologique, elles se distinguent des autres végétaux marins par un système d'ancrage bien développé (DEN HARTOG, 1970). Les herbiers mono- ou plurispécifiques que composent ces plantes constituent l'un des éléments caractéristiques des zones côtières peu profondes, qu'il s'agisse de franges littorales, de baies, de lagunes ou d'estuaires, soumis ou non à la marée.

Il est depuis longtemps admis que la présence des phanérogames confère à ces milieux une productivité élevée, favorisant notamment le développement des espèces animales d'intérêt économique récoltées ou pêchées en zone côtière (Mollusques, Crevettes, Poissons). Pendant très longtemps, certains Anatidae dépendant directement des herbiers intertidaux firent l'objet de captures hivernales importantes.

En effet, l'importance écologique des herbiers, pressentie dès la fin du siècle dernier par le biologiste danois C.G.J. PETERSEN (1891, 1913), fut mise en évidence par les conséquences de la maladie qui décima, dans les années 1930, les herbiers de *Zostera marina* de l'Atlantique Nord. Dans la zone située aux alentours de Woods Hole, aux U.S.A., STAUFFER (1937) observa à cette époque la disparition de toutes les espèces animales récoltées auparavant au niveau des zostères. Sur les côtes danoises, la disparition des herbiers eut des effets moins catastrophiques, mais la modification du substrat et de ses caractéristiques physico-chimiques provoqua un bouleversement des communautés animales (RASMUSSEN, 1973, 1977).

Bien que ces événements aient éveillé l'intérêt des chercheurs pour les écosystèmes constitués par ces herbiers, leur étude approfondie ne fut entreprise qu'à partir des années 1970, à l'instigation d'un groupe de travail dirigé par C. DEN HARTOG, auteur d'une monographie exhaustive sur les phanérogames du Monde (DEN HARTOG, 1970). Les recherches entreprises depuis cette époque ont porté en majorité sur les espèces suivantes: *Zostera marina*, *Thalassia testudinum* et *Posidonia oceanica*, et se sont concentrées autour de deux thèmes principaux : structure et dynamique des populations de phanérogames et des communautés animales qui leur sont associées, qualification et quantification des processus et des transferts énergétiques au sein de ces systèmes.

Les phanérogames présentent généralement une biomasse élevée dans le milieu qu'elles colonisent. La valeur de ce "standing-stock" dépend toutefois de l'espèce considérée, et de la zone dans laquelle elle se développe. Par exemple, dans le cas de *Thalassia testudinum*, des biomasses moyennes variant entre 81 et 3100 g PS.m<sup>-2</sup> ont été mesurées dans deux herbiers de Floride (POMEROY, 1960; BAUERSFIELD *et al.*, 1969). Les herbiers de *Zostera marina* présentent également des biomasses très variables (de 89 à 1906 g PS.m<sup>-2</sup>, d'après la revue bibliographique réalisée par McROY et McMILLAN, 1977).

Ces végétaux sont également caractérisés par une forte productivité. Selon ZIEMAN et WETZEL (1977), le rang de production des herbiers est compris entre 500 et 1000 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>, valeur qui correspond à peu près à la productivité de l'agriculture en zone tropicale (McROY, 1973), et classe ces systèmes, avec les mangroves, parmi les plus productifs du milieu marin.

Par ailleurs, ces végétaux supportent une flore épiphyte extrêmement diversifiée (VAN DER BEN, 1969; HARLIN, 1980), composée de plus d'une centaine d'espèces d'algues micro ou macroscopiques. Les épiphytes utilisent le limbe des feuilles comme substrat physique et profitent, comme l'ont montré HARLIN (1971) et McROY et GOERING (1974), des substances carbonées et azotées libérées dans l'eau par les plantes. Dans certains cas, ces algues présentent une production aussi élevée que les phanérogames sur lesquelles elles se développent (PENHALE, 1979; VAUGHAN, 1982), atteignant par exemple 200 g.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> dans les herbiers de *Thalassia testudinum* de Floride étudiés par JONES (1968).

Il est établi que la plupart des taxons animaux (hormis certaines tortues, en zone tropicale et les Oiseaux herbivores, dans nos régions) qui colonisent les herbiers ne consomment pas les phanérogames, au moins lorsqu'elles sont vivantes, cette désaffection étant liée à certaines caractéristiques structurelles de ces végétaux (forte proportion de fibres cellulose, pauvreté en azote, présence d'acides phénoliques). Une grande partie de cette production phanérogamique est donc amenée à se dégrader dans le milieu. Le matériel détritique subit des modifications physiques (fragmentation) et chimiques qui mettent en jeu une multiplicité d'organismes (bactéries aérobies et anaérobies, champignons et invertébrés), selon des mécanismes complexes (FENCHEL, 1977). Par rapport aux algues, le matériel végétal phanérogamique est caractérisé par la lenteur de sa dégradation. Dans la mesure où certaines parties des plantes (rhizomes) demeurent après leur mort dans le sédiment des herbiers, ce compartiment renferme une forte proportion de matière organique en voie de décomposition.

En outre, la structure physique des herbiers rend ces milieux propices à la sédimentation des particules fines, ou du moins y favorise le maintien du dépôt de surface, en réduisant les courants qui s'appliquent à la surface du sédiment.

Les herbiers renferment donc une grande quantité de matériel végétal vivant (épiphytes), détritique et particulaire d'origine sestonique, qui sera utilisée par les espèces herbivores et dépositives, celles-ci étant ensuite consommées par les prédateurs. Du point de vue strictement trophique, cette richesse pourrait permettre d'expliquer pourquoi la faune est plus abondante et plus diversifiée au niveau des herbiers que dans les zones dépourvues de végétation. En fait, de nombreuses études ont mis en évidence la complexité des liens unissant ces systèmes avec leur faune associée, la présence des phanérogames intervenant sur la structure des peuplements non seulement en influençant l'établissement des espèces, mais également en modifiant les rapports de ces espèces entre elles (KIKUCHI et PERES, 1977; ORTH, 1977; REISE, 1978; YOUNG et YOUNG, 1977; NELSON, 1979 a et b; SUMMERSON et PETERSON, 1984). Outre l'abondance de nourriture, les différents facteurs impliqués pour justifier la richesse biologique des herbiers sont les suivants: augmentation de l'aire colonisable par les organismes (la surface des feuilles représente jusqu'à 20 fois la surface du sédiment sur laquelle les plantes se développent), stabilisation du sédiment, oxygénation de la microstrate située autour des racines, augmentation de l'hétérogénéité spatiale de l'habitat (aussi bien au niveau souterrain qu'"aérien") et protection des espèces à l'égard de la prédation.

Au sein des phanérogames marines, *Zostera noltii* a été relativement peu étudiée, notamment par rapport à *Z. marina*, bien que les aires de répartition des deux espèces soient également étendues et se recouvrent en grande partie (voir p. 5 et 6). Les rares données traitant du développement des populations de *Z. noltii* concernent les régions (Pays-Bas) où ces végétaux sont consommés par l'avifaune herbivore (JACOBS *et al.*, 1983; VERMAAT *et al.*, 1987; NIENHUIS, 1987), ou sont intégrées dans des études générales traitant de la végétation d'une zone côtière (PEREZ et CAMP, 1986).

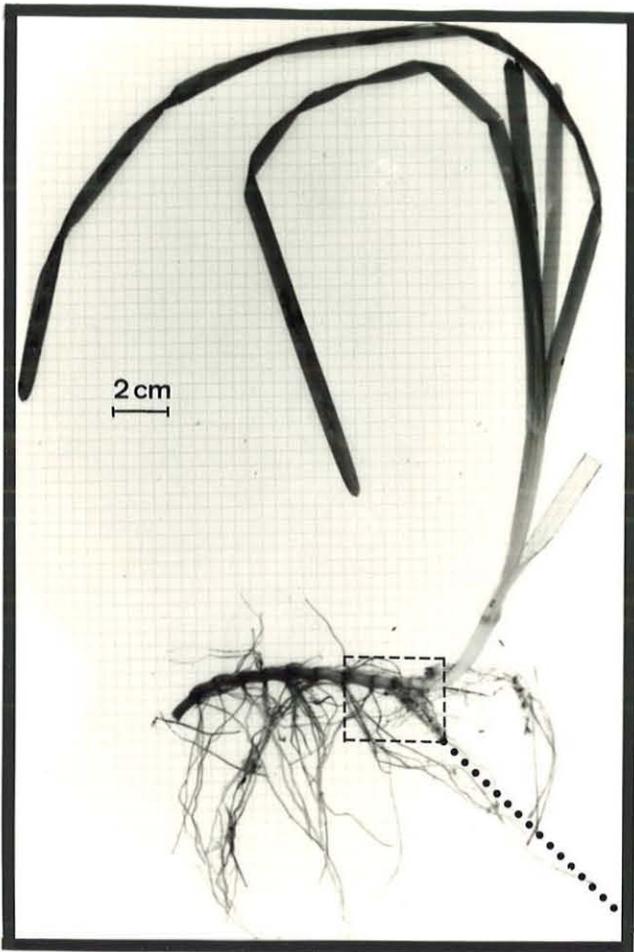
La dégradation de cette espèce n'a pas, à notre connaissance, fait l'objet d'expérimentations particulières.

Par contre, les communautés faunistiques associées à ces plantes ont, depuis longtemps, été décrites en Méditerranée (LEDOYER, 1962; TRUE-SCHLENTZ, 1965), et plus récemment, dans la Mer des Wadden (REISE, 1978; JACOBS *et al.*, 1983) ainsi qu'en Bretagne (DENIS, 1978; JACOBS *et al.*, 1982).

Bien que les herbiers intertidaux de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon présentent une étendue particulièrement remarquable, non seulement par rapport à la surface de la Baie dont ils recouvrent environ la moitié, mais également en terme de valeur absolue par

rapport à l'ensemble des herbiers européens, il semble qu'ils n'aient pas échappé au désintérêt général concernant cette espèce. En effet, seuls LUBET (1956) et surtout AMANIEU (1967) en avaient abordé l'étude d'un point de vue faunistique (données qualitatives), et, pour le second, également sur le plan physico-chimique. Il s'avérait donc nécessaire de caractériser ces milieux ainsi que d'évaluer leur participation au bilan de la matière organique dans le Bassin d'Arcachon. A cet effet, notre étude s'est organisée autour de différents axes traitant des zostères elles-mêmes et de la faune qui les colonisent, selon le plan suivant :

- Caractérisation du développement des populations de *Z. noltii*.
- Quantification de la production des herbiers de *Z. noltii* et contribution de ce compartiment à la production primaire totale dans le Bassin.
- Recyclage de la matière organique végétale : Consommation et dégradation de *Z. noltii*.
- Macrofaune associée aux herbiers de *Z. noltii*.
- Quantification de la production de la faune associée de façon permanente aux herbiers de *Z. noltii* et contribution de ce compartiment à la production secondaire dans les zones intertidales du Bassin d'Arcachon.

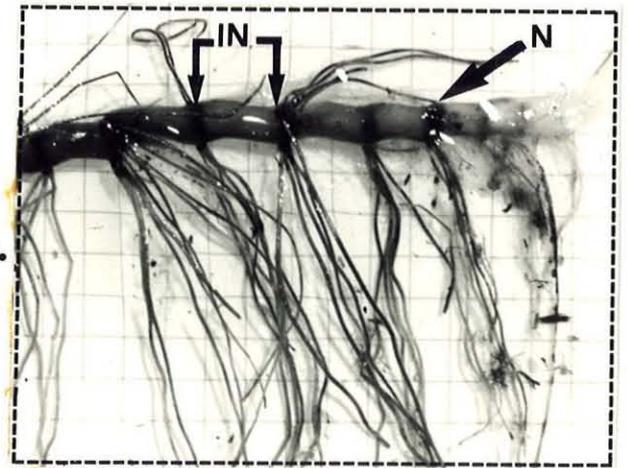


Feuilles

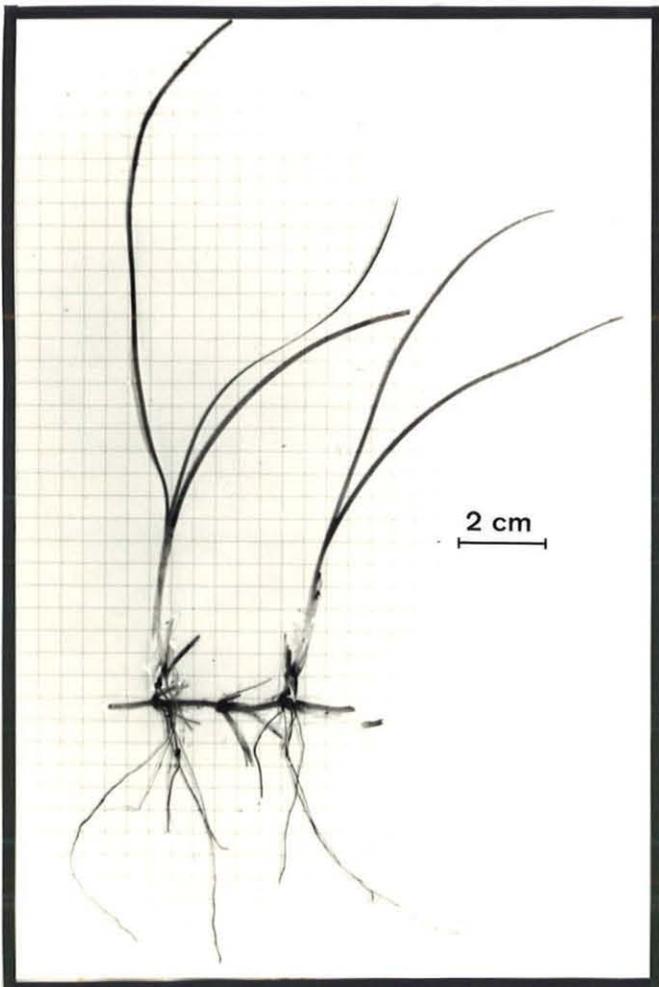
*Zostera marina*

Rhizome

Racines



(N = nœud; IN = internœud)



Feuilles

*Zostera noltii*

Rhizome

Racines

## **Position systématique, description et distribution des deux espèces de zostères du Bassin d'Arcachon**

Les phanérogames marines sont des monocotylédones, classifiées en deux familles et douze genres. La famille des Potamogetonaceae, à laquelle appartiennent les zostères comprend neuf genres et trente-neuf espèces.

A l'intérieur du genre *Zostera*, on distingue douze espèces réparties en deux sous-genres : *Zostera* et *Zosterella*; ils se différencient par la position de la pousse reproductrice, terminale chez *Zostera*, latérale chez *Zosterella*, par la structure de la gaine, tubulaire chez la première et ouverte chez la seconde, ainsi que par la position des faisceaux de racines sur les rhizomes.

Dans le Bassin d'Arcachon, les deux sous-genres sont représentés par deux espèces : *Zostera (Zostera) marina* L. et *Zostera (Zosterella) noltii* (voir photos ci-contre).

*Zostera marina* présente deux écotypes (DEN HARTOG, 1972) : une forme subtidale à feuilles longues et larges (magnozostéride) et une forme intertidale dont les feuilles sont plus courtes et plus étroites (parvozostéride).

### ***Zostera marina* L.**

#### Description

Le rhizome est rampant, jaune brun et mesure de 2 à 5 mm de diamètre; il porte de nombreuses racines et une feuille à chaque nœud. Les internœuds mesurent de 10 à 35 mm de longueur. Les branches installées à l'aisselle des feuilles rhizomatiques portent de 3 à 8 feuilles. Ces dernières mesurent jusqu'à 1,20 m de longueur, de 2 à 12 mm de largeur et comportent de 5 à 11 nervures.

Les pousses reproductrices mesurent jusqu'à 1,50 m de longueur et les branches portent de nombreux spathes.

Le spadice contient une vingtaine de fleurs mâles et autant de femelles.

Les fruits sont ellipsoïdes ou ovoïdes, de 2,5 à 4 mm de longueur, de couleur brune.

Les graines ont la même forme et présentent 16 à 25 côtes bien distinctes.

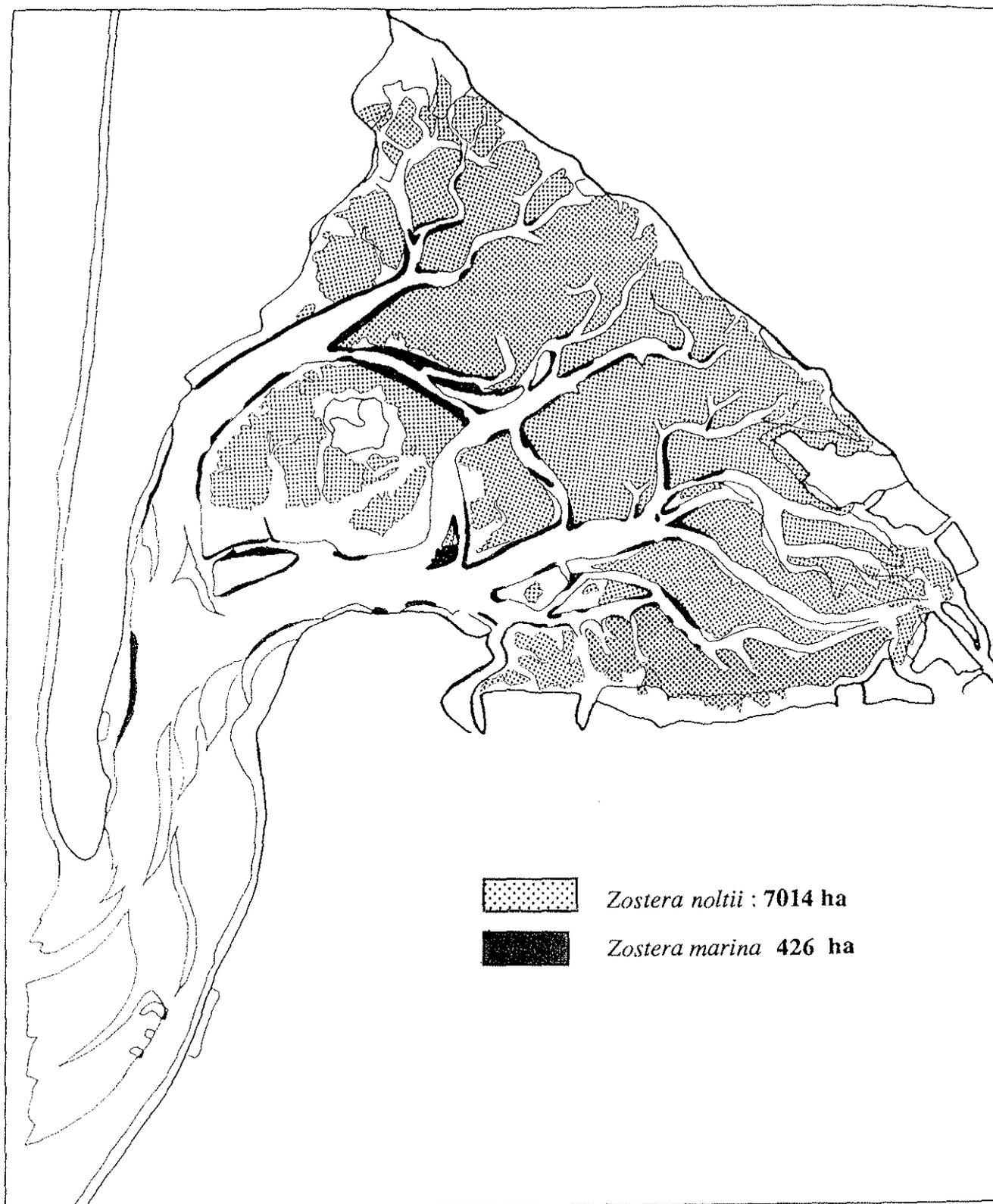


Figure 2: Localisation des herbiers de *Z. marina* et de *Z. noltii* dans le Bassin d'Arcachon.

### Distribution

Cette espèce est signalée dans des zones qui s'étendent du cercle polaire au sud de l'Espagne. Elle est présente au Japon et en Corée, dans le Nord de l'Adriatique et en Mer Egée. Elle colonise également les étangs saumâtres et les lagunes du sud de la France.

### ***Zostera noltii* Hornem.**

### Description

Le rhizome rampant jaune-brun mesure 0,5 à 2 mm d'épaisseur. A chaque nœud se développent de 2 à 4 racines et une feuille qui se détache rapidement. Les entrenœuds mesurent de 4 à 35 mm de longueur.

Les axes qui s'élèvent à l'aisselle des feuilles rhizomatiques portent de 2 à 5 feuilles. Seuls les axes florifères comportent des branches.

Les feuilles sont engainantes, distiques et linéaires (10 à 40 cm de longueur, 1 à 2 mm de largeur). Leur limbe possède de 1 à 3 nervures et se termine par deux oreillettes.

Les pousses reproductrices mesurent de 2 à 25 cm de hauteur et comportent 1 à 3 (6) spathes.

Le spadice contient de 4 à 5 fleurs mâles et autant de femelles.

Le fruit est ellipsoïde, noir, lisse et mesure 1,5 à 2 mm de longueur.

Les graines sont brun-rouge, de même taille que le fruit.

Cette espèce est le plus souvent intertidale, mais elle peut également être immergée en permanence (étangs méditerranéens).

### Distribution

*Zostera noltii* est très largement distribuée entre le sud de la Norvège et la Mauritanie. On la trouve également en Méditerranée où elle semble limitée aux environnements poikohalins : étangs, lagunes, embouchures de fleuves.

## I. LE BASSIN D'ARCACHON: PRESENTATION DU MILIEU ET DE SES CARACTERISTIQUES ABIOTIQUES

### 1. SITUATION GEOGRAPHIQUE ET CARACTERISTIQUES GENERALES

Le Bassin d'Arcachon est une lagune côtière mésotidale, de forme triangulaire, située sur le littoral aquitain de part et d'autre de 44°40' de latitude nord et 1°10' de longitude ouest. Sa superficie est de **156 km<sup>2</sup>**. Elle communique actuellement avec l'Océan Atlantique par l'intermédiaire de deux passes étroites (Fig. 1). En basse mer de vive eau, les deux-tiers de la baie émergent sous l'effet du mouvement des masses d'eau dont le volume oscillant est compris entre **370 et 400.10<sup>6</sup>m<sup>3</sup>**; en marée de morte eau, il est compris entre **130 et 200.10<sup>6</sup>m<sup>3</sup>** (L.C.H.F., 1973). Ce volume oscillant ne s'est pas modifié depuis le siècle dernier (CLAVEL, 1887), suggérant la conservation des profondeurs lagunaires (ORGERON, 1974).

D'après AMANIEU (1967), le marnage est de 4,50 m en vive eau et de 2 m en morte eau. Une étude plus récente (GASSIAT, 1989) fait état à Eyrac d'un marnage variant entre **1,10 m** (coefficient : 20) et **4,95 m** (coefficient : 120).

L'embouchure de la Leyre, au sud-est, et les canaux de Lège et de Cazaux, respectivement au nord et au sud de la baie, assurent au Bassin la majorité des apports d'eau douce, qui se trouvent renforcés par le débouché de 26 petits ruisseaux et "crastes" sur les côtes orientales et méridionales, ainsi que par les eaux de la nappe phréatique. Les travaux de LAMOUR et BALADES (1979) ont permis de quantifier ces volumes d'eau douce dont la somme s'élève à **1340.10<sup>6</sup>m<sup>3</sup>.an<sup>-1</sup>**.

Les chenaux qui parcourent la baie ont une profondeur maximale de 20 m. La surface des chenaux principaux est d'environ 4120 ha. Le talus et le fond de certains d'entre eux sont colonisés par les herbiers de *Zostera marina* (environ **426 ha**) (Fig. 2). Ils sont prolongés par un réseau de chenaux secondaires ("esteys") de faible profondeur. L'ensemble de ces chenaux occupe **5290 ha**.

Les zones émergées à basse mer ("replats de marée" des géologues) sont classées selon leur mode en trois types : plages océaniques, plages semi-abritées et plages abritées. A l'intérieur de ce dernier groupe, assimilable aux marais maritimes, des critères

bathymétriques et bionomiques permettent de distinguer, selon la classification de MASSART (1907) : la slikke, la haute slikke et le schorre.

- La **slikke** est immergée à chaque marée haute. Elle est peuplée principalement par les herbiers de *Zostera noltii*, et localement colonisée par certaines espèces d'algues. On y observe des Cyanophycées (*Lyngbia majuscula*, *Lyngbia confervoïdes*), des Chlorophycées de la famille des Ulvacées (*Enteromorpha* spp) et la Phéophycée *Fucus lutarius*.

La surface de ces herbiers, mesurée à l'aide d'un planimètre sur des photos aériennes du Bassin, s'est légèrement accrue entre **1966 (6678 ha)** et **1984 (7014 ha)**.

Hormis les herbiers, AMANIEU (1967) décrit dans cette zone deux autres types de faciès : vases à *Nereis diversicolor* et *Scrobicularia plana* et sables à *Arenicola marina*.

- La **haute slikke** limite le sommet de la formation précédente. Cette zone n'est pas immergée en période de morte eau. Elle recouvre différentes aires : sables argileux à *Bledius spectabilis*, sables vaseux à *Corophium volutator*, sables poreux à *Bledius arenarius* et *Bathyporeia*, microfalaises, et zones colonisées par les phanérogames halophiles : *Spartina maritima* et, plus récemment, *Spartina townsendi*.

- Sur les slikkes les plus abritées du Bassin, l'herbier vient directement au contact de la haute slikke. Autour de l'île aux Oiseaux (excepté à l'est), sur la côte orientale et une partie de la côte méridionale du Bassin, les sables à arénicoles s'intercalent entre l'herbier et les peuplements de spartines.

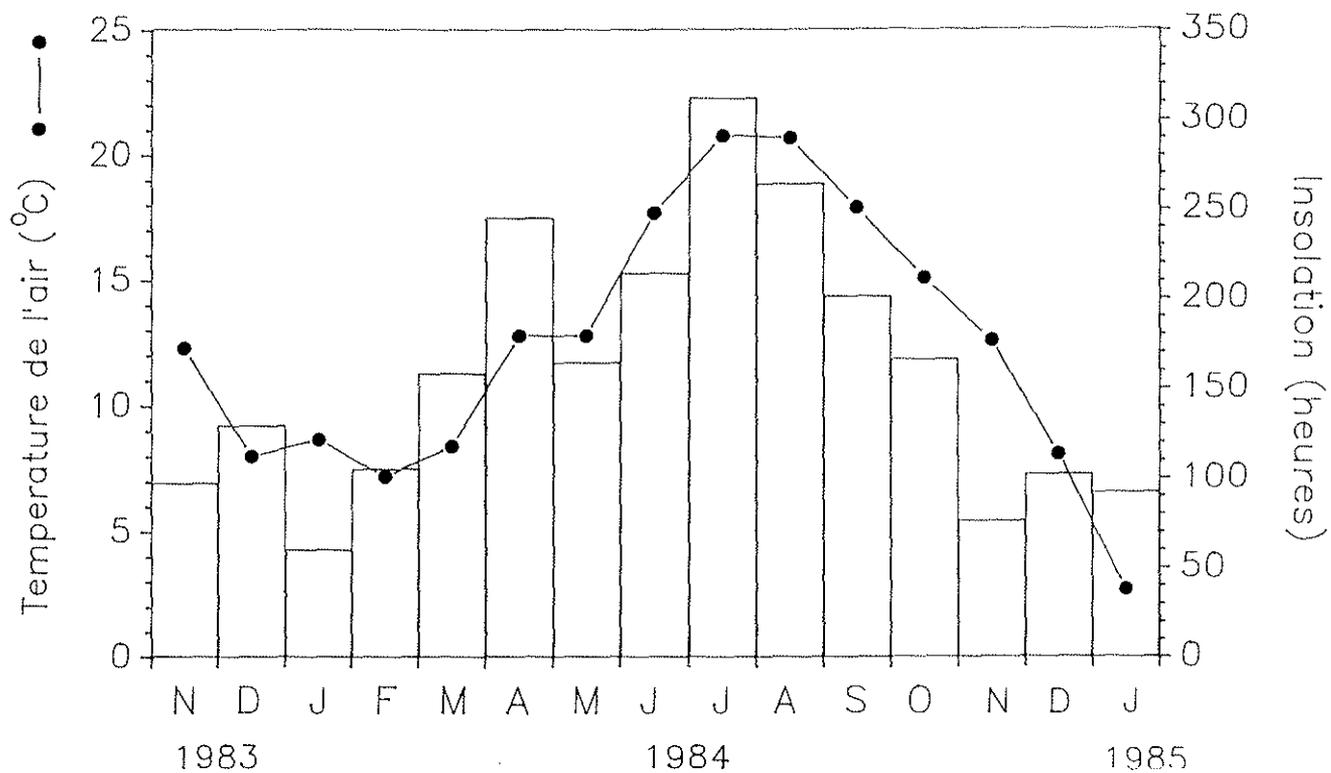
- Le **schorre**, ou pré-salé, est inondé seulement lors des marées de vive eau. Sa limite inférieure est souvent déterminée par les microfalaises. La végétation de cette zone est dense et principalement représentée par : *Juncus gerardii*, *Limonium vulgare*, *Halimione portulacoïdes*, *Puccinellia maritima* et *Salicornia* spp.

D'après SORIANO-SIERRA (comm. pers.), le schorre occupe dans la baie une surface de **766,8 ha**, dont **714,4 ha** sont colonisés par la végétation halophile.

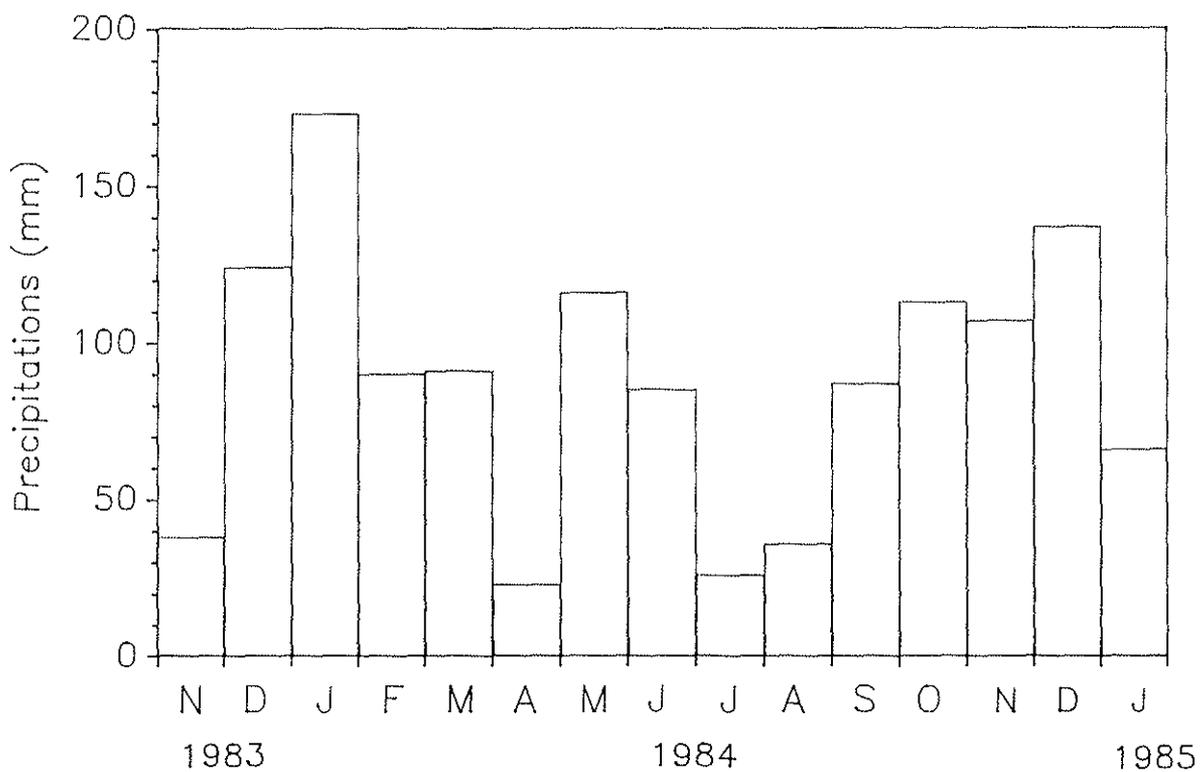
## 2. CLIMATOLOGIE

Les données climatologiques durant la période d'étude ont été extraites du Bulletin Climatologique de la météorologie nationale pour la station d'Arcachon-Marine.

En zone intertidale, où le substrat est souvent découvert, les facteurs climatiques ont une influence aussi importante que les paramètres hydrologiques (BACHELET,



**Figure 3:** Evolution mensuelle de la température de l'air (°C) et de l'insolation (heures) à Arcachon entre novembre 1983 et janvier 1985.



**Figure 4:** Evolution mensuelle des précipitations (mm d'eau) à Arcachon entre novembre 1983 et janvier 1985.

1979). Ces effets s'appliquent non seulement sur la masse d'eau, mais aussi sur les couches superficielles du sédiment.

### 2.1. Température (Fig. 3)

L'évolution mensuelle des températures de l'air est caractéristique des zones tempérées, avec des minima en décembre-février (7 à 8°C) et des maxima en juillet-août (21°C). Ces valeurs sont comparables avec la courbe des valeurs moyennes sur 18 ans établies par AMANIEU (1967). Toutefois, l'hiver 1985 a été particulièrement rigoureux (minima à -12,4°C) et l'on a observé, dans certaines parties de la slikke, le gel de la couche supérieure du sédiment ainsi que des zostères qui l'occupaient.

### 2.2. Précipitations (Fig. 4)

L'année 1984 a été particulièrement pluvieuse. Le total des précipitations a été de 1084 mm d'eau en 180 jours de pluie, ce qui correspond à des pluies fréquentes et d'intensité importante (moyenne = 760 mm). Comme c'est généralement le cas, les pluviosités maximales ont été observées pendant l'hiver (173 mm en janvier 1984) et l'automne (113 mm en octobre, 107 mm en novembre); cependant, la fin du printemps a été également très humide (116 mm en mai).

Les précipitations agissent sur la dessalure des eaux du Bassin par le biais d'une augmentation du débit des ruisseaux (HAUTREUX, 1909). De plus, LE DANTEC (1965) signale que les écoulements de la nappe phréatique sont plus importants lorsqu'elle se trouve à la surface du sol.

### 2.3. Insolation (Fig. 3)

Malgré la forte pluviosité, l'insolation de l'année 1984 a été importante (2067 h au total). Les valeurs maximales ont été observées pendant l'été et les minima en hiver et en automne.

Nous ne disposons pas de valeurs concernant l'irradiance reçue par les herbiers de *Zostera noltii*. Elle est a priori très variable compte tenu de leur position intertidale (hauteur d'eau sur l'herbier variant entre 0 et 4 m) et des fluctuations importantes de la turbidité dans la baie. D'autre part, il faut considérer l'auto-ombrage qu'imposent les pousses entre elles, ainsi que la présence d'épiphytes qui gêne la pénétration de la lumière dans les feuilles.

### 3. PRESENTATION DES STATIONS

#### 3.1. Localisation

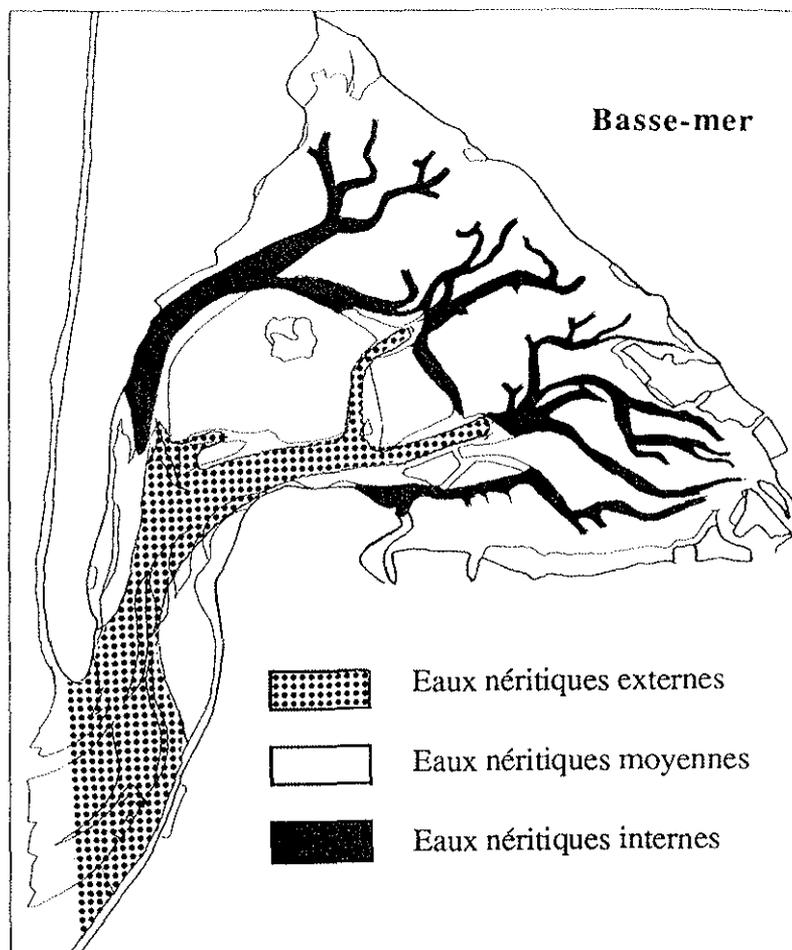
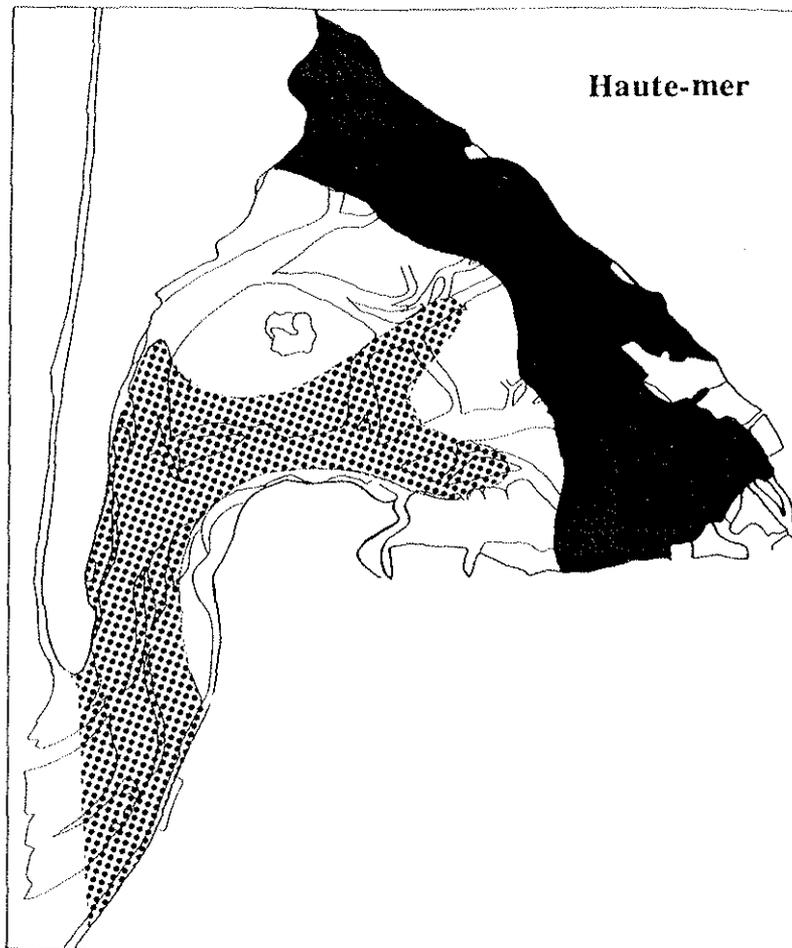
Les stations étudiées sont représentées sur la Figure 1. Leur choix a été réalisé dans le souci de caractériser l'ensemble de l'herbier de *Zostera noltii* ainsi que sa faune associée, en appréciant d'éventuelles différences :

- selon leur position par rapport au gradient océan-continent;
- selon leur altitude et les caractéristiques granulométriques des sédiments.

Les stations K, L, P et Q se trouvent sur l'île aux Oiseaux. L'herbier Q, en position occidentale, borde un grand estey qui remonte vers le nord (estey de la Réousse). Les trois autres stations se situent au nord de cette île: l'herbier L est proche du chenal (chenal de l'île); la station K, dans la même zone, est à mi-chemin entre le chenal et le schorre. La station P se trouve à 800 m au nord-ouest des précédentes, éloignée de 300 m environ du chenal le plus proche (chenal d'Arès). La station J est baignée par les eaux du même chenal, à l'est de la station P. Les herbiers B et D se trouvent en position plus orientale dans la Baie: le premier se situe environ à mi-distance entre l'île aux Oiseaux et le fond du Bassin, en bordure du chenal du Teychan, tandis que le second est plus proche des réservoirs à poissons de Certes, au bord d'un chenal plus interne (chenal d'Audenge).

#### 3.2. Altitude - Temps d'émersion

L'herbier de *Zostera noltii* est situé à des altitudes comprises entre +0,30 m (limite supérieure de l'herbier de *Z. marina*) et +3,10 m (AMANIEU, 1967; BOUCHET, 1968) par rapport au zéro des cartes marines à Arcachon (-2,05 m du 0 NGF.). Connaissant la hauteur des différents herbiers et grâce aux données d'AMANIEU (1967), nous avons établi un tableau synthétisant les fréquences d'émersion des stations.



**Figure 5:** Localisation des trois masses d'eau définies par BOUCHET (1968), à haute-mer et à basse-mer.

**Tableau 1:** Altitude (par rapport au zéro marin) des 7 herbiers étudiés. Durée journalière (heures) et fréquence annuelle des périodes d'émersion (d'après AMANIEU, 1967).

Station	Altitude (m)	Temps d'émersion moyen journalier (h)	Nbre de marées ayant découvert ce niveau au cours de l'année
B	1	3h10	542
D	2,6	13h10	705
J	1,8	7h50	701
K	2,9	15h30	705
L	2,5	12h30	705
P	2,9	15h30	705
Q	2	9h05	703

Les herbiers peuvent ainsi être séparés en trois groupes :

- Emersion fréquente mais de courte durée : B.
- Emersion pour chaque basse mer et de durée moyenne : J, Q.
- Emersion pour chaque basse mer et de durée prolongée : D, L, K, P.

Cependant, il faut considérer que la teneur en eau des sédiments de l'herbier est élevée même à marée basse. En effet, AMANIEU (1967) a mis en évidence l'existence dans l'herbier d'une "strate superficielle largement sursaturée qui inclut une couche de vase thixotropique à très haute teneur en eau" (jusqu'à 250 %). Les valeurs mesurées dans la couche profonde sont moins élevées et plus stables. La présence de cette couche permet aux organismes épibenthiques de supporter de longues périodes d'émersion dans l'herbier.

## 4. HYDROLOGIE

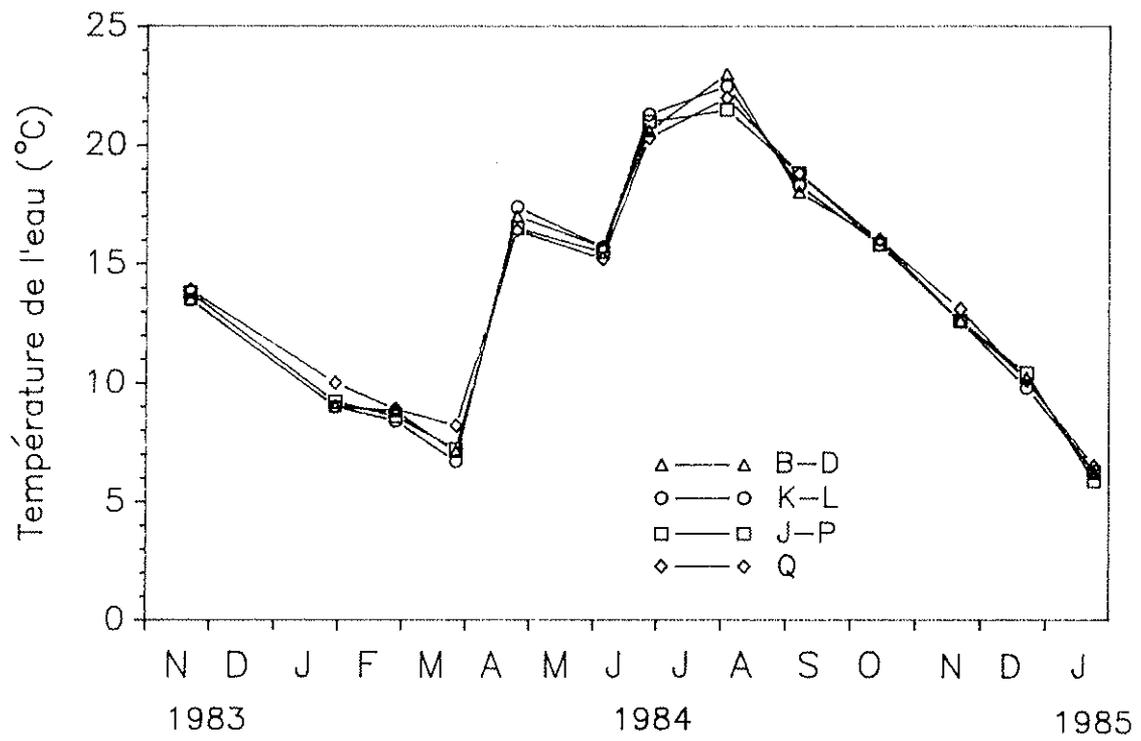
### 4.1. Température - Salinité

BOUCHET (1968) a défini trois types de masses d'eau baignant le Bassin d'Arcachon (Fig. 5). Elles sont caractérisées par leur régime de température et de salinité.

- Les eaux néritiques externes (ENE) ont les caractéristiques des eaux océaniques.

Température = 9,5°C - 21°C

Salinité = 34 ‰ - 35 ‰



**Figure 6:** Evolution mensuelle de la température (°C) de l'eau au niveau des 7 herbiers étudiés, entre novembre 1983 et janvier 1985.

- Les eaux néritiques moyennes (ENM) sont les eaux intermédiaires qui subissent de grandes variations de volume selon le coefficient de marée.

Température = 6°C - 22°C

Salinité = 27 ‰ - 33 ‰

- Les eaux néritiques internes (ENI) sont renouvelées en partie par les eaux de ruissellement et de résurgence. Lors des basses mers elles reçoivent l'eau qui s'écoule des replats de marée et qui a subi de fortes variations de température et de salinité (LE DANTEC, 1965).

Température = 1°C - 25°C

Salinité = 22 ‰ - 32 ‰

Selon cette classification, nos stations sont caractérisées de la façon suivante :

**Tableau 2:** Nature des masses d'eau baignant les 7 herbiers étudiés.

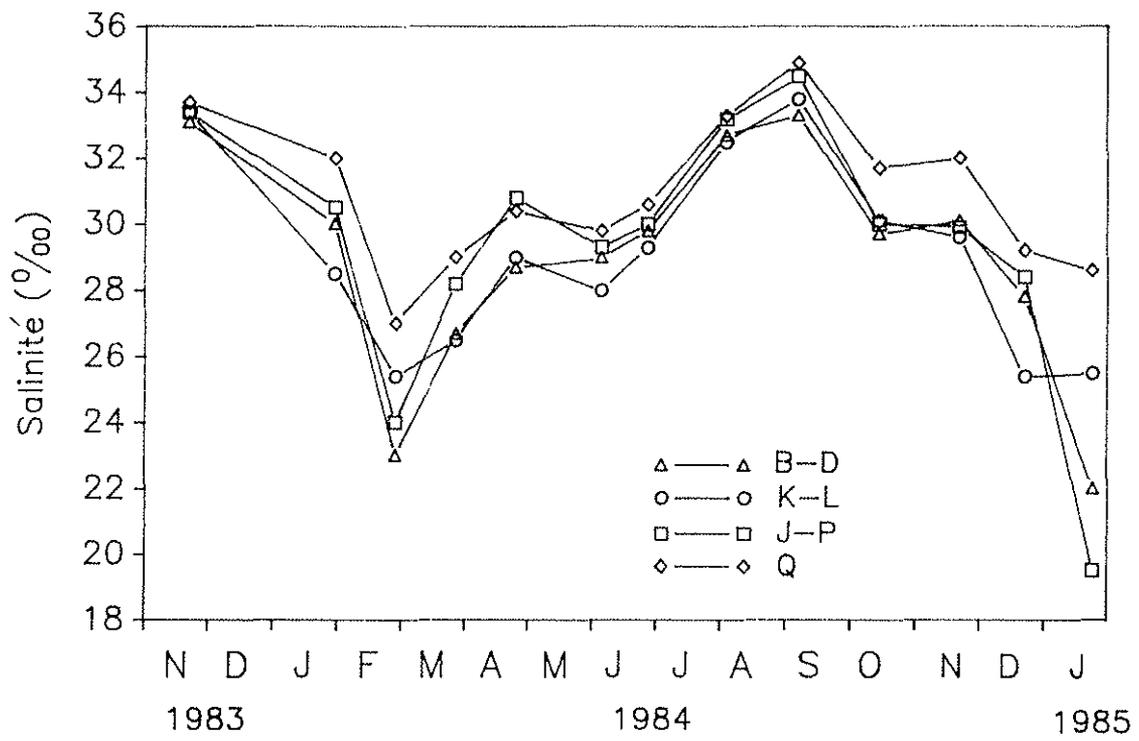
	ENE	ENM	ENI
B		● — — — ●	● — — — ●
D			●
J		● — — — ●	● — — — ●
K		●	
L		●	
P		●	
Q	● — — — ●	● — — — ●	

Les valeurs de température et de salinité ont été mesurées mensuellement dans les chenaux bordant chaque herbier (Fig. 6 et 7).

### Température

Dans tous les cas, les plus fortes températures ont été observées au début du mois d'août tandis que les minima sont situés pendant l'hiver 1985. Les températures différaient peu entre les stations, si ce n'est pendant les périodes de maxima (en août : 22°C à la station Q et 23°C à la station B) et surtout de minima (en janvier 1985 : 6,2°C en Q, 3,4°C en B et 1,6°C en J)

Plus que *Zostera marina*, qui est continuellement immergée, *Zostera noltii* est soumise à des variations de température déterminées par la température de l'air lors des périodes d'émersion.



**Figure 7:** Evolution mensuelle de la salinité (‰) de l'eau au niveau des 7 herbiers étudiés, entre novembre 1983 et janvier 1985.

LE CAMPION (1970) a mis en évidence le rôle d'écran thermique joué par l'herbier de *Zostera noltii*. Les écarts de température à l'intérieur du sédiment (-5 cm) sont réduits par rapport aux variations de température dans l'eau de ruissellement. Cette propriété assure à la faune endogée des conditions thermiques plus stables que dans les sédiments sans couverture végétale.

En revanche, DENIS et MAHEO (1982) ont démontré l'échauffement de la pellicule d'eau superficielle à basse mer dans l'herbier au mois d'avril, phénomène également observé par AMANIEU (1967) en été (+2°C par rapport à la température des eaux du chenal). Des mesures réalisées en septembre 1984 dans l'herbier du nord de l'île aux Oiseaux et dans le chenal qui le borde ont montré la même différence.

L'élévation de la température lors des basses mers diurnes estivales affecte donc l'épifaune et les zostères elles-mêmes. Cependant, *Z. noltii* est adaptée à supporter ces conditions thermiques. En effet, LUTOVA et FELDMAN (1981) ont démontré que la thermostabilité des fonctions cellulaires et des protéines est continuellement plus élevée chez *Zostera noltii* que chez *Z. marina*.

### Salinité

Les valeurs maximales de salinité ont été mesurées au début du mois de septembre. La salinité était d'autant plus élevée que la station était proche de l'océan (34,9 ‰ en Q, 33,8 ‰ en K et L, et 33,3 ‰ en B). Les fortes précipitations de la fin de l'hiver 1984 ont abaissé fortement les salinités selon un gradient inverse (en février : 23 ‰ en B, 25,4 ‰ en K et L, et 27 ‰ en Q).

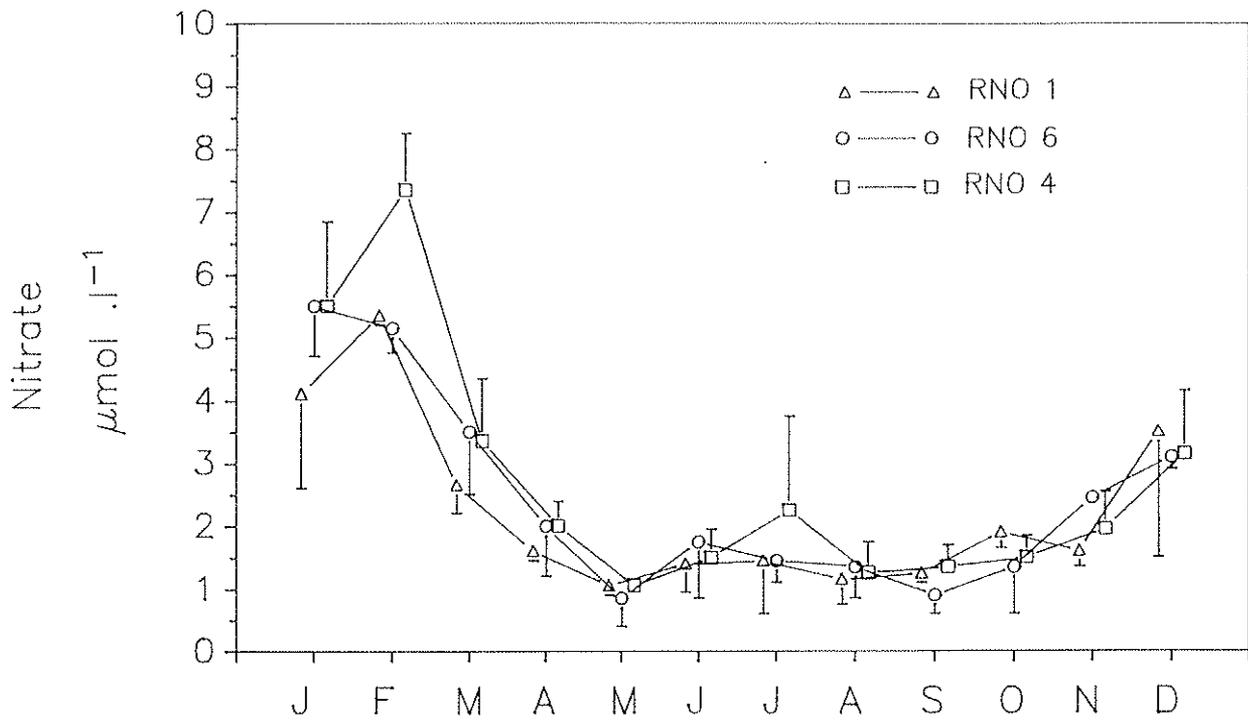
AMANIEU (1967) a observé des écarts de salinité importants dans l'eau interstitielle des herbiers, dessalée en période de pluie, sursalée pendant les chaleurs estivales.

Dans la strate superficielle, ces variations annuelles peuvent être trois fois plus importantes qu'en chenal. *Zostera noltii* tolère des salinités minimales de 3,5 à 5 ‰ (SCULTHORPE, 1967), aucune limite supérieure n'apparaissant dans la littérature.

## **4.2. Nutriments**

### **4.2.1. Azote**

Le cycle de l'azote dans les eaux marines et côtières a été décrit par de nombreux auteurs. Dans ces milieux, l'azote se trouve principalement sous trois formes : ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), nitrite ( $\text{NO}_2^-$ ) et nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ). En milieu marin, toutes les



**Figure 8:** Moyenne sur quatre années (1977-1980) des concentrations en nitrate ( $\mu\text{mol.l}^{-1}$ ) au niveau des stations 1, 4 et 6 du Réseau National d'Observation (R.N.O.) ( voir Fig. 1).

observations convergent vers un schéma général dans lequel l'azote est abondant en hiver et diminue au printemps; les teneurs estivales sont faibles et elles augmentent en automne. D'autre part, les nitrates sont toujours prépondérants par rapport aux autres formes de l'azote.

Cette évolution générale est également observée dans le Bassin d'Arcachon (Fig. 8). Toutefois, les apports continentaux de nitrates provenant du bassin versant de la Leyre, qui ont notablement augmenté depuis ces dernières années (1971:  $22 \mu\text{mol.l}^{-1}$ ; 1986:  $45 \mu\text{mol.l}^{-1}$ ), impriment des différences spatiales dans les eaux de la baie. Ces variations apparaissent dans le tableau 3.

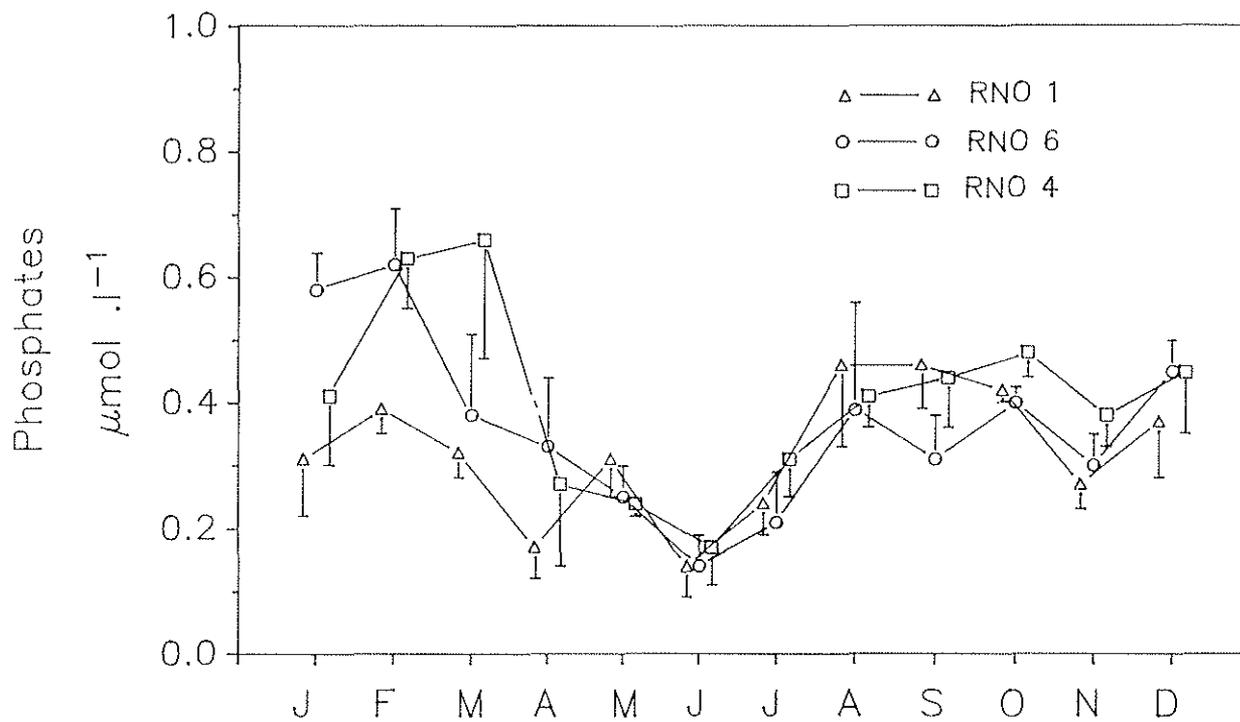
**Tableau 3:** Moyennes des concentrations en nitrate sur les années 1984-1985 (GUILLOCHEAU, 1988) (voir Fig 1).

Station	1	2	3	4	5	6
Moyenne (mini-maxi) ( $\text{NO}_3^-$ ) $\mu\text{mol.l}^{-1}$	1,78 (0-7,43)	1,58 (0-8,44)	1,52 (0-7,29)	1,30 (0-6,86)	1,90 (0-8,58)	2,36 (0-10,3)

Ces apports qui alimentent les eaux du chenal de Teychan déterminent un gradient décroissant de ( $\text{NO}_3^-$ ) entre l'embouchure de la Leyre et le sud-ouest de l'Île aux Oiseaux. D'après GUILLOCHEAU (1988), le canal de Lège enrichit beaucoup moins le chenal de Piquey dans lequel il se jette; les concentrations en nitrate que cet auteur y mesure sont généralement plus faibles que dans les autres stations. Il faut de plus remarquer que les mesures de GUILLOCHEAU ont été réalisées après la 4<sup>ème</sup> heure de flot dans les stations les plus orientales du Teychan. Des prélèvements à point fixe dans les Bouches de l'Eyre (RIBES, 1988) ont permis d'observer une forte élévation de la concentration en  $\text{NO}_3^-$  dans l'eau du chenal environ deux heures avant la basse mer. Cette eau douce restant en surface, il est probable qu'elle baigne les plus proches herbiers, à certains moments de la marée.

#### 4.2.2. Phosphore

Le phosphore est généralement présent en faible quantité dans le milieu marin, sous forme d'ions orthophosphates :  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  et  $\text{HPO}_4^{2-}$ . L'origine continentale de cet élément a été mise en évidence à plusieurs reprises (BARLOW *et al.*, 1963; PROCKAZKOVA, 1980). Les eaux de la Leyre ne montrent pas d'enrichissement particulier en ce nutriment : de 1973 à 1978, les concentrations en phosphates atteignaient  $2 \mu\text{mol.l}^{-1}$  en moyennes annuelles, avec des pics de  $13 \mu\text{mol.l}^{-1}$ .



**Figure 9:** Moyenne sur quatre années (1977-1980) des concentrations en phosphates ( $\mu\text{mol.l}^{-1}$ ) au niveau des stations 1, 4 et 6 du Réseau National d'Observation (R.N.O.) (voir Fig. 1).

Ainsi, lors de prélèvements à point fixe à l'embouchure de la rivière, RIBES (1988), n'observe aucune différence de concentration en cet élément entre le jusant et la basse mer.

De même, au niveau des stations échantillonnées par GUILLOCHEAU (1988), aucun gradient particulier n'est mis en évidence (tableau 4).

Par contre, il apparaît, sur la figure 9, que la concentration hivernale en phosphates est légèrement plus élevée au niveau du Teychan, cette différence ne concernant toutefois qu'une seule date de prélèvement.

**Tableau 4:** Moyennes des concentrations en phosphates sur les années 1984-1985 (GUILLOCHEAU, 1988).

Station	1	2	3	4	5	6
Moyenne (mini-maxi) ( $\text{PO}_4^-$ ) $\mu\text{mol.l}^{-1}$	0,35 (0-1)	0,33 (0-1)	0,34 (0-1,14)	0,34 (0-1,57)	0,32 (0-1)	0,36 (0-1)

Les ions orthophosphates ont la faculté de s'adsorber sur les particules et, à ce titre, sont à même de sédimenter ou d'être remis en suspension selon l'agitation de l'eau (GROBLER et DAVIES, 1981). De ce fait, les variations de la concentration en  $\text{PO}_4^{2-}$  sont en grande partie déterminées par les conditions hydroclimatiques (BERRY LYONS *et al.*, 1980). De plus, outre leur origine continentale, les phosphates sont également issus de la dégradation de la matière organique à l'intérieur du sédiment (ARENAS et DE LA LANZA, 1981). De ce fait, le compartiment sédimentaire fonctionne comme un réservoir de phosphore pour le milieu. A ce niveau, ce nutriment est souvent immobilisé du fait de son adsorption sur des précipités insolubles (phosphates ferriques notamment). Sa solubilisation intervient grâce à des mécanismes microbiens; par exemple, dans un environnement réducteur dans lequel les bactéries libèrent de l' $\text{H}_2\text{S}$  et du  $\text{CO}_2$ , ces molécules fixent le fer et le calcium sous forme de  $\text{FeS}$  et de  $\text{CaCO}_3$ , permettant la libération des phosphates. Les phanérogames marines peuvent ensuite utiliser ce phosphore grâce aux mécanismes d'absorption racinaire mis en évidence par de nombreux auteurs (BRISTOW et WHITCOMBE, 1971; PATRIQUIN, 1972; BEST et MANTAL, 1978; PENHALE et THAYER, 1980). D'autre part, des expériences ont permis de mettre en évidence le relargage de cet élément au niveau foliaire chez *Z. marina* (McROY et BARSDATE, 1970; PENHALE et THAYER, 1980), phénomène également observé chez *Z. noltii* (PEREZ-LLORENS et NIEL, 1989), lorsque la plante

est émergée. Ces plantes joueraient ainsi le rôle de pompe à phosphore en transportant les nutriments du sédiment à la colonne d'eau.

Dans le Bassin d'Arcachon, on a pu mettre en évidence à deux reprises le relargage de cet élément, à basse mer, dans les esteyes qui drainent les slikkes du chenal de l'île. Ces phénomènes ont été observés pendant l'été et le début de l'automne, périodes durant lesquelles l'eau interstitielle des sédiments est particulièrement riche en phosphates (de 24 à 42  $\mu\text{mol.l}^{-1}$  dans les parcs à huîtres et les herbiers, Annexe III).

En septembre 1985, dans un estey drainant un herbier, la concentration en  $\text{PO}_4^{3-}$  était de 0,6  $\mu\text{mol.l}^{-1}$  une heure avant la basse mer et atteignait 1,2  $\mu\text{mol.l}^{-1}$  dans le mince filet d'eau s'écoulant dans l'estey à basse mer.

Au mois d'août 1987, dans l'eau d'un petit estey situé entre deux parcs à huîtres pour les mêmes conditions de marée, les concentrations sont passées de 0,4 à 1,1  $\mu\text{mol.l}^{-1}$ . Des mesures effectuées en été lorsque la marée vient de recouvrir une vasière montrent un accroissement des teneurs en phosphates et en ammoniacque dissous dans les eaux interstitielles superficielles (0 à 2 cm) (P.J. LABOURG, comm. pers.).

Une partie des phosphates résultant des mécanismes de dégradation de la matière organique et de l'excrétion foliaire de *Z. noltii* semble ainsi transiter du sédiment des slikkes vers l'eau des esteyes à la faveur du drainage puissant imposé par le jusant, ainsi que grâce aux mécanismes d'ascension capillaire mis en évidence par GOULEAU (1975).

## 5. SEDIMENTOLOGIE

D'une façon générale, l'analyse granulométrique des sédiments est nécessaire à la compréhension des phénomènes écologiques en substrat meuble. En effet, les conditions sédimentaires déterminent en partie l'installation et le développement des espèces de la flore et de la faune. De plus, elles rendent compte de l'hydrodynamisme qui s'exerce sur un milieu de dépôt pendant de longues périodes de temps (granulométrie) ou de façon plus saisonnière (cycles d'érosion et d'accrétion des particules fines à la surface du sédiment).

D'autre part, une attention particulière doit être apportée à ces facteurs dans le cadre d'une étude sur les zostères. En effet, il est fréquemment admis que les herbiers de phanérogames induisent l'exhaussement des fonds grâce à la sédimentation des particules fines entre leurs pousses dans les zones où les courants sont réduits. Les mesures rapportées dans ce chapitre permettent de caractériser ces phénomènes dans le cas des herbiers de *Zostera noltii* de la baie.

### 5.1. Composition et origine du sédiment des herbiers

La structure minéralogique du sédiment des slikkes du Bassin d'Arcachon est relativement constante. Les analyses réalisées par DEBYSER (1957), VERGER (1968) et SALINERES (1972) montrent que le minéral dominant est le quartz (30 à 50 %). Les argiles sont constituées d'illite (15 à 35 %), de chlorite (20 %) et de kaolinite.

D'après FENIES (1984), la plus grande partie des sédiments composant les "platiers intertidaux" sont d'origine autochtone. Ils proviennent du remaniement des formations existantes, à l'intérieur desquelles s'incorpore la matière organique végétale et animale produite dans la baie.

### 5.2. Hydrologie des zones d'herbiers

FENIES (1984) distingue trois catégories de conditions hydrodynamiques s'appliquant sur les replats de marée :

- Lorsque ces zones sont immergées, les courants qui balaient leur surface dépendent de l'importance du chenal qui les borde. Dans les zones où d'importantes masses d'eau transitent par le chenal, ces courants sont suffisamment compétents pour provoquer des transports par **charriage**; en revanche, la période d'étale y est peu marquée et les mécanismes de **décantation** y sont limités. Le phénomène inverse est observé près des chenaux dans lesquels les flux sont plus limités.

- Au cours de l'émersion, les courants de vidange qui s'écoulent dans le sens de la plus grande pente s'appliquent sur les slikkes.

- Durant et après l'émersion, les eaux de drainage sont canalisées dans les marigots et les esteys. FENIES (1984) signale qu'on mesure à leur débouché des vitesses parfois aussi importantes que dans les chenaux.

Ces conditions déterminent la mise en place des structures sédimentaires dans les différents herbiers.

### 5.3. Granulométrie

L'analyse des sédiments a été réalisée au mois de novembre sur des carottes (4 par station) mesurant 15 cm de hauteur. Les prélèvements étaient ensuite homogénéisés.

La méthode utilisée est basée sur le triage hydraulique des particules en fonction de leur densité. L'appareillage a été réalisé et mis au point par J.M BOUCHET et

M.CORNET à l'Institut de Biologie Marine d'Arcachon. La courbe de fréquence cumulative est tracée. La **médiane** correspond à 50 % de la fréquence maximale; les quartiles Q<sub>1</sub> et Q<sub>3</sub> représentent respectivement 25 et 75 % de cette valeur. On calcule l'indice de TRASK= Q<sub>1</sub>/Q<sub>3</sub>, qui permet de qualifier le classement des particules.

Les résultats de ces mesures sont réunis dans le tableau 5.

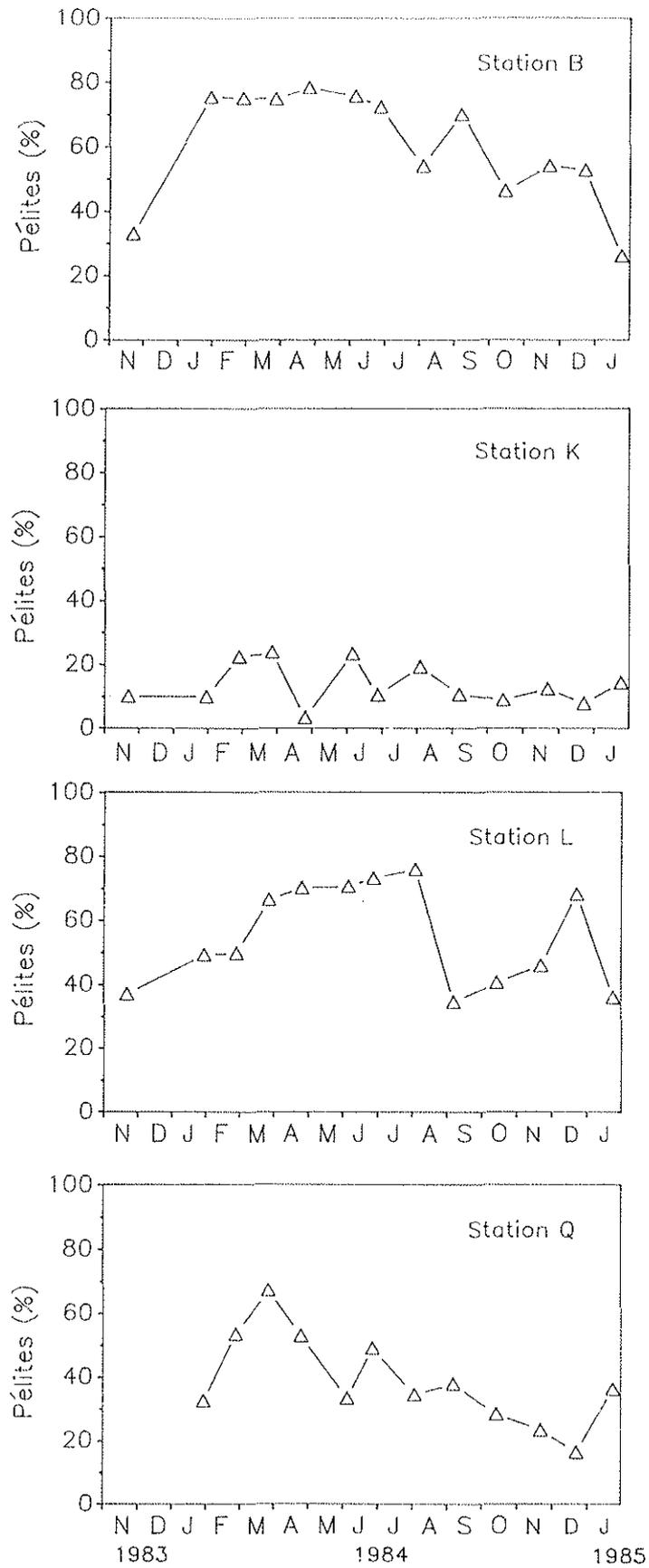
**Tableau 5:** Caractéristiques granulométriques du sédiment dans les 7 herbiers étudiés

Station	Médiane (µm)	Indice de Trask	Nature du sédiment
B	61	1,23	Vase
D	61	1,26	Vase
J	62	1,23	Vase
K	165	1,35	Sable fin
L	155	1,35	Sable fin
P	145	1,45	Sable fin
Q	150	1,36	Sable fin

Dans les zones les plus orientales de la baie, les sédiments sont vaseux (médiane inférieure à 63 µm). Ces stations sont caractéristiques du faciès de "Vases silteuses à *Zostera noltii*" décrites par FENIES (1984), de faible médiane et contenant une forte abondance de débris végétaux. Comme l'avait déjà constaté cet auteur, la proportion de sable est plus importante dans les sédiments de l'Ile aux Oiseaux. En effet, les quatre stations situées autour de l'Ile sont constituées de sables fins. De ce fait, on peut estimer que les herbiers de l'Ile aux Oiseaux, comparativement aux stations plus orientales subissent les effets d'un hydrodynamisme plus puissant, celui-ci comprenant les vitesses de courant intertidal, ainsi que les effets de la houle et du clapot.

#### 5.4. Teneur en pélites

Les teneurs en pélites ont été mesurées sur des carottes de 10 cm de hauteur (3 par station), prélevées mensuellement aux points B, L, K, Q, trimestriellement dans les autres stations.



**Figure 10:** Evolution mensuelle des teneurs en pérites (%) dans le sédiment des 4 herbiers échantillonnés mensuellement.

**Tableau 6:** Valeurs minimales, maximales et moyennes des teneurs en pélites (%) dans les 7 herbiers étudiés.

Station	Pélites (%)		
	minimum	maximum	moyenne
B	26	78,3	59,3
K	3,3	22,5	14,4
L	34,5	76	59
Q	16,4	67,3	38,8
D	51	72	61,5
J	54	64,5	59,1
P	15,6	33,5	24,5

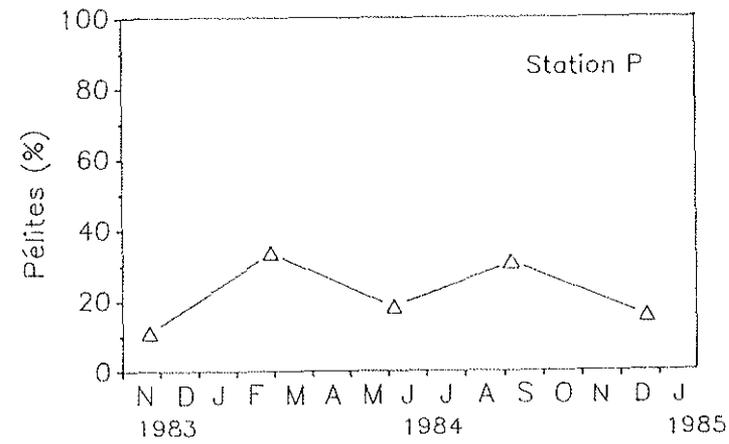
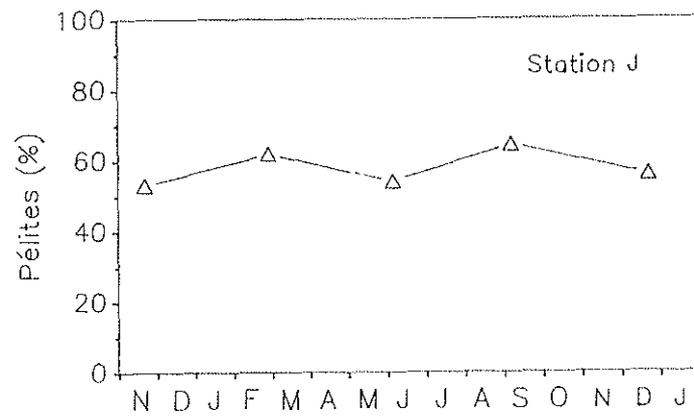
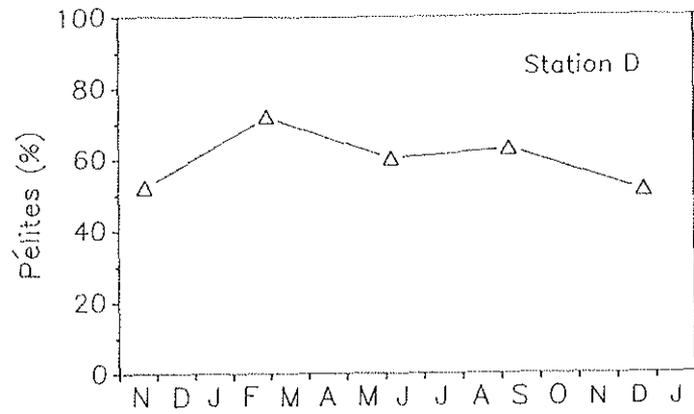
Sur le tableau 6, qui indique la valeur annuelle moyenne de ces pourcentages, il apparaît que les stations internes (B, D, J) ont une teneur en pélites plus élevée que la plupart des stations de l'Ile aux Oiseaux, soit parce que le pourcentage minimal y est plus élevé, soit du fait que la période pendant laquelle ce dépôt se maintient est plus longue.

La station L se distingue cependant de cette tendance. Cet herbier bénéficie des mécanismes de sédimentation qui provoquent le comblement progressif du chenal de l'Ile. L'étude des courants de marée montre en effet que ce chenal est exclu des grands axes hydrauliques de la baie (GASSIAT, 1989). A cet égard, on peut remarquer que la station EIHe, située en bordure de l'axe Mapouchet-Teychan, a une teneur en pélites moins élevée que la station NIHe (voir Fig. 1 et Annexe III).

La station P, pour sa part, subit l'influence des forts courants de jusant du chenal de Piquey; les courants intertidaux peuvent atteindre dans cette zone 0,40 m/s (CASTAING, comm. pers.). D'autre part, de même qu'à la station K, son altitude élevée dans l'étage intertidal y limite les probabilités de décantation en phase d'immersion.

Les taux de pélites présentent des variations importantes au cours de l'année, comme cela apparaît sur les figures 10 et 11.

Au début de l'étude, et jusqu'en janvier, les teneurs en pélites sont faibles. Elles augmentent ensuite rapidement jusqu'à représenter un pourcentage deux fois plus



**Figure 11:** Evolution mensuelle des teneurs en pérites (%) dans le sédiment des 3 herbiers échantillonnés trimestriellement.

important qu'au cours du mois précédent. Cette période de sédimentation est un phénomène classique dans le Bassin d'Arcachon. Il semble qu'elle ne soit pas le fait d'apports fluviaux. Les teneurs en suspension de la Leyre sont toujours très faibles. OH (1978) y mesure une turbidité moyenne de 7 mg/l. En revanche, le même auteur trouve une concentration en suspensions de 20 à 30 mg/l au-dessus des replats de marée lorsque le clapot est important (hiver, début du printemps). DEBYSER (1957) montre que l'érosion de la slikke libre des sables fins, des silts et des argiles. Le dépôt de surface, analysé en avril 1985 contient les mêmes minéraux, ainsi qu'une forte proportion de matière organique (3,55 % de carbone organique particulaire); 46 % de la fraction est composé de particules de diamètre inférieur à 2 µm. Cette strate est désignée sous le nom local de "barote" par les ostréiculteurs. Elle est rapidement colonisée par les diatomées. A ce titre, son apparition marque le début de la reprise de croissance des huîtres.

Au cours du mois de mars les valeurs se stabilisent (station B) ou augmentent encore légèrement.

La période de mauvais temps située en avril affecte les valeurs de la station Q, directement exposée au clapot, ainsi que celles de la station K dans laquelle l'herbier est peu homogène.

Dans les stations B et L, les forts pourcentages de pélites (environ 70 %) se maintiennent jusqu'à la fin de l'été, diminuent légèrement en automne, puis retrouvent les taux observés en janvier 1984.

A la station K on assiste en juin à une nouvelle accrétion, puis les valeurs fluctuent jusqu'en hiver.

A la station Q les teneurs en pélites diminuent progressivement jusqu'à l'hiver.

Les quatre stations à prélèvement trimestriel évoluent selon le même schéma, observé également par MATHIVAT-LALLIER (1989) dans une station de sables fins située à l'est de l'Ile aux Oiseaux :

- Fortes teneurs en pélites au début du printemps.
- Erosion plus ou moins accentuée jusqu'au mois de juin.
- Sédimentation jusqu'à la fin de l'été.
- Erosion hivernale.

Les herbiers de *Zostera noltii* du Bassin sont installés sur des sédiments de granulométrie différente; ce facteur semble plus directement déterminé par les conditions hydrodynamiques locales que par la présence des plantes, même s'il n'est pas exclu qu'elles interviennent, ponctuellement, sur le maintien du dépôt de surface.

En effet, dans tous les herbiers étudiés, on assiste à des périodes d'accrétion et d'érosion sans que l'on puisse mettre en évidence une accumulation nette de particules fines d'une année sur l'autre.

Cet état de fait a également été observé par RANWELL *et al.* (1974) qui ont mesuré un dépôt de "silt" de 2 cm dans un herbier de *Z. noltii* en période de croissance, suivi de sa disparition lorsque la végétation avait décliné.

DEN HARTOG (1970) estime que, dans le cas des zostères, la capacité d'exhaussement du fond est limitée à cause du sens strictement horizontal de la croissance des rhizomes. Les relations entre l'état de la végétation et la teneur en pélites sont traitées au chapitre II. D'après RANWELL *et al.* (1974), le développement de *Z. noltii* est justement favorisé dans les zones d'équilibre entre les forces d'accrétion et d'érosion.

Il est probable que, du point de vue physique, ces plantes interviennent plus comme éléments stabilisateurs d'un substrat qu'en tant que structures favorisant la décantation des particules allogènes à la surface du sédiment. Toutefois, sur un plan biologique, les herbiers produisent une quantité importante de matière organique végétale qui s'intègre, sous une forme plus ou moins fragmentée et plus ou moins dégradée aux faciès sédimentaires de la baie, et participe, de cette façon, à l'augmentation du stock de particules présentes dans le Bassin.

## II. CARACTERISATION DU DEVELOPPEMENT ANNUEL DES POPULATIONS DE *ZOSTERA NOLTII* DANS LE BASSIN D'ARCACHON

### 1. INTRODUCTION

Comme nous l'avons souligné en introduction générale, le développement de *Zostera noltii* a suscité très peu d'études comparativement à *Zostera marina* ou *Posidonia oceanica* en Méditerranée. Les rares publications traitant de cette espèce sont récentes et concernent pour la plupart les herbiers des Pays-Bas (JACOBS *et al.*, 1983; VERMAAT *et al.*, 1987).

Ce manque d'intérêt peut être expliqué par le fait que *Zostera noltii* recouvre, dans la plupart des zones où elle se développe, des superficies peu importantes par rapport à d'autres phanérogames.

La situation inverse est observée dans le Bassin d'Arcachon où les herbiers de *Z. marina* sont beaucoup plus limités dans l'espace que les prairies intertidales de *Z. noltii*, conférant à cette espèce une place importante dans cet écosystème.

L'étude de la végétation a été réalisée sur la base d'un suivi régulier des paramètres numériques et pondéraux des populations de *Zostera noltii* situées dans les stations préalablement définies.

### 2. MATERIEL ET METHODES

#### 2.1. Modalités de prélèvement

Les sites de prélèvement ont été choisis dans des herbiers homogènes sur une surface d'au moins 100 m<sup>2</sup>. Ils étaient repérés par des piquets plantés dans le sédiment. Quatre prélèvements de 225 cm<sup>2</sup> étaient réalisés au hasard dans ce périmètre à l'aide d'un carottier métallique de 15 cm sur 15 cm de côté.

Les stations B, L, K, Q ont été échantillonnées mensuellement. Les stations D, J, P ont fait l'objet de prélèvements trimestriels.

## 2.2. Traitement des échantillons

Le matériel végétal a été séparé en trois fractions :

- rhizomes vivants et racines
- pousses végétatives (comprenant les feuilles et leurs gaines)
- pousses reproductrices.

Les rhizomes étaient considérés comme vivants lorsque leur consistance était dure et leur couleur brune ou jaune. Toutefois, la distinction entre les parties souterraines mortes et vivantes était parfois délicate. En effet, dans les sédiments très anoxiques, les rhizomes vivants sont souvent beaucoup plus foncés que dans les sables. D'autre part, en hiver, la majeure partie des rhizomes est morte mais pas toujours détachée des courts fragments vivants qui portent les pousses.

Les feuilles étaient nettoyées afin d'éliminer leurs épibiontes.

Les pousses végétatives et reproductrices étaient dénombrées.

Dans chaque échantillon, la taille de 60 pousses choisies au hasard était mesurée, du bord supérieur de la gaine de la feuille la plus longue à son extrémité.

Les différentes fractions étaient ensuite séchées à l'étuve (90°C pendant 48 h) et pesées. Les biomasses sont exprimées en poids sec.

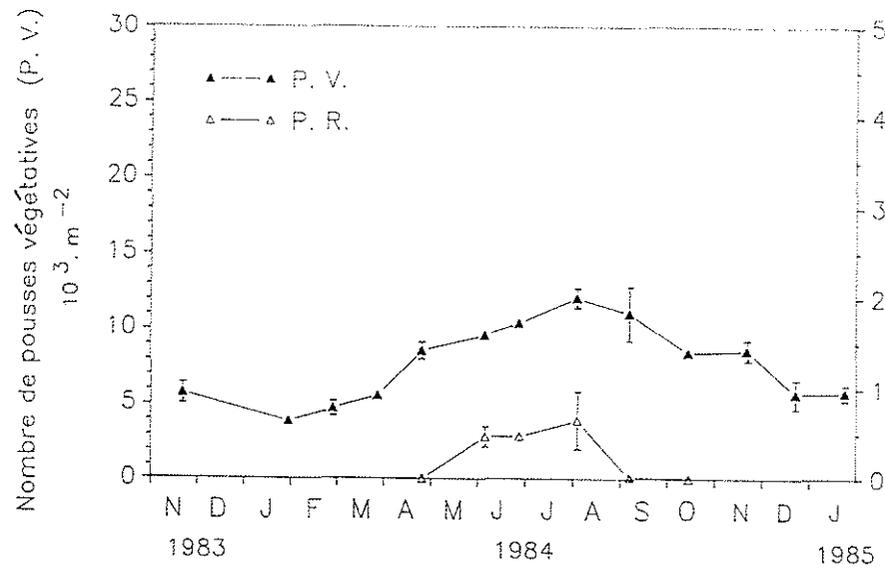
Les poids secs sans cendres ont été mesurés pour une centaine d'échantillons, après combustion à 550°C pendant deux heures.

## 3. RESULTATS

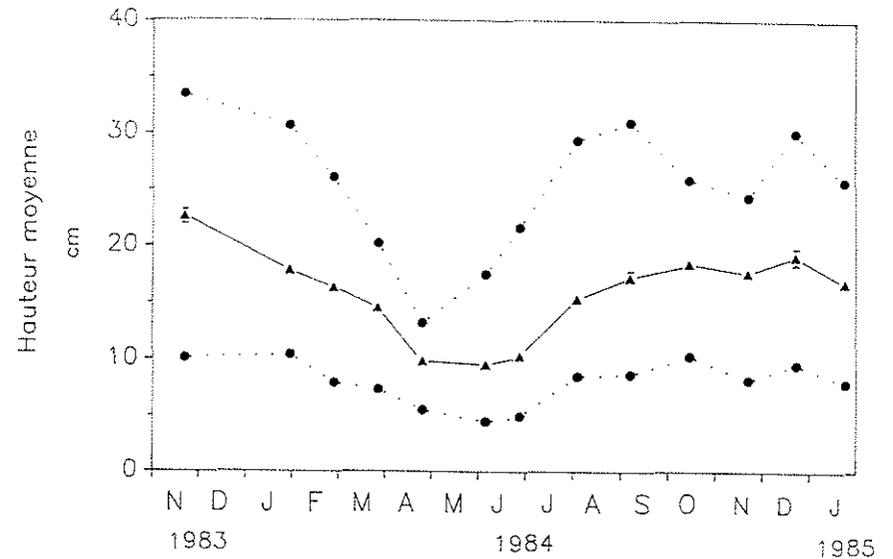
### 3.1. Station B (Fig 12)

#### Densité des pousses végétatives - Hauteur moyenne.

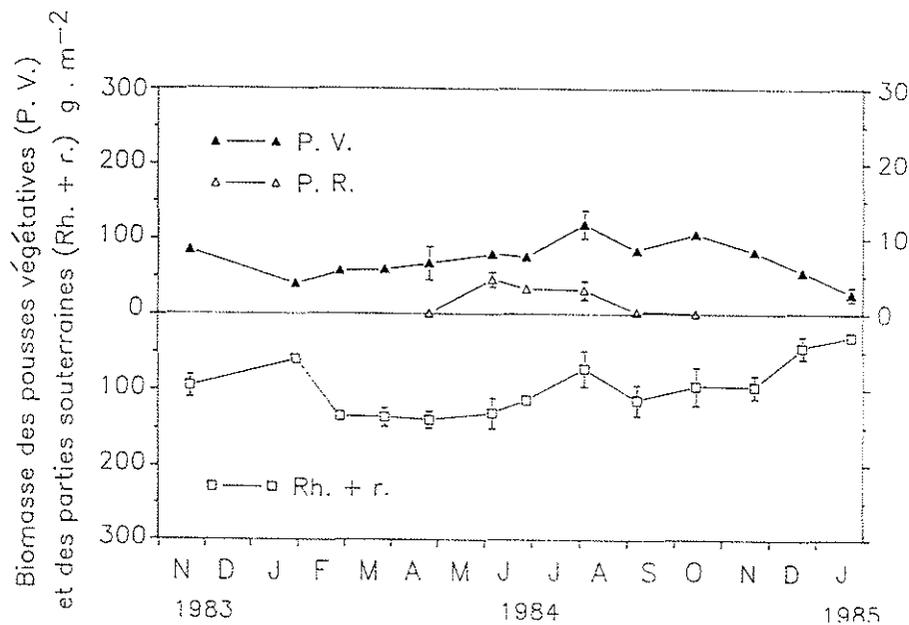
La densité des pousses augmente à partir du mois de février, d'abord assez lentement (environ 1000 pousses.m<sup>-2</sup> de plus chaque mois), puis fortement au mois d'avril (+ 3000 pousses.m<sup>-2</sup>). Pendant cette période, les histogrammes de hauteur se déplacent vers les petites tailles (annexe I), les hauteurs moyennes passant de 17,8 cm en janvier à 9,8 cm en avril.



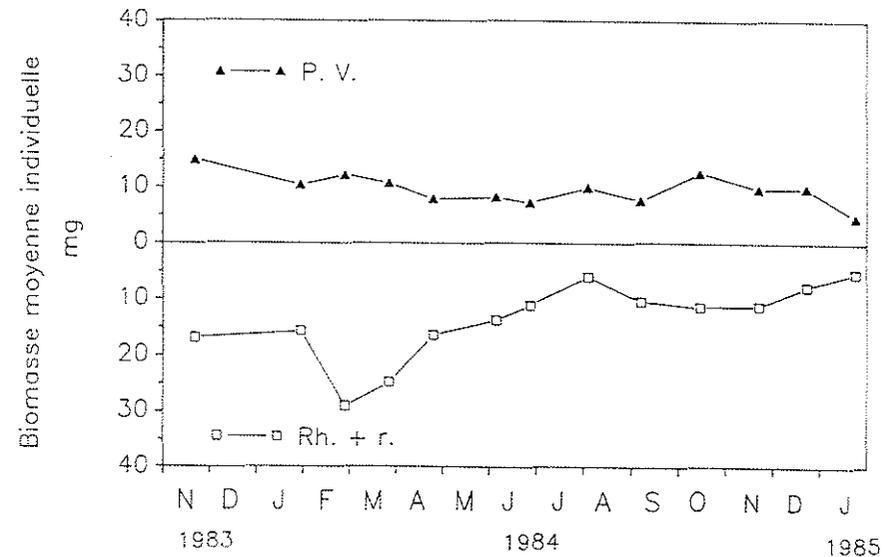
Nombre de pousses reproductrices (P.R.)  
 $10^3 \text{ m}^{-2}$



### Station B



Biomasse des pousses reproductrices (P.R.)  
 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$



Figures 12 à 18: Evolution mensuelle des principaux paramètres phytobiotiques des populations de *Z. noltii* - Densité ( $\text{n} \cdot \text{m}^{-2}$ ) des pousses végétaives (P.V.) et reproductrices (P.R.); Biomasse ( $\text{g} \cdot \text{PS} \cdot \text{m}^{-2}$ ) des pousses végétaives et reproductrices, ainsi que des organes souterrains (Rh = rhizomes + r = racines); Hauteur (cm) moyenne, minimale et maximale des pousses; Biomasse individuelle (mg) épigée et hypogée.

Jusqu'au mois d'août, la densité continue d'augmenter, atteignant 12.032 pousses.m<sup>-2</sup>. A cette époque, la distribution des tailles est comparable à celle du mois de février.

En automne et en hiver, la densité décroît tandis que la hauteur des pousses augmente légèrement. C'est en septembre que l'on observe les plus longues feuilles (jusqu'à 32 cm), mais la longueur moyenne est maximale en décembre (19,1 cm).

### Biomasses

En hiver, les biomasses de feuilles et de rhizomes sont faibles (respectivement 39,5 et 60,1 g.PS.m<sup>-2</sup>). Dès le mois de février, on observe un fort développement des parties souterraines (biomasse multipliée par 2,3 en un mois). Les valeurs restent à peu près constantes jusqu'à la fin du mois de juin (entre 130 et 140 g.m<sup>-2</sup>) et diminuent en août.

La biomasse des feuilles augmente lentement à partir du mois de février, jusqu'au mois de juin (39,5 à 79 g.m<sup>-2</sup>). Les pousses sont plus nombreuses mais plus petites.

Le maximum de biomasse des feuilles (118,9 g.m<sup>-2</sup>) est atteint au mois d'août, quatre mois après les plus fortes valeurs de biomasse souterraine.

En septembre, on assiste à une reprise de la croissance rhizomiale. La dégénérescence des parties souterraines intervient entre les mois de novembre et décembre.

La biomasse foliaire diminue graduellement de l'automne à l'hiver.

### Pousses reproductrices.

Les pousses reproductrices sont présentes à partir du début du mois de juin jusqu'en septembre, avec un maximum observé en août (651 pousses.m<sup>-2</sup>).

Pendant ces mois, leur nombre représente en moyenne 5 % de la totalité des pousses.

L'effort de reproduction sexuée (E.R.S.), défini par HARRISSON (1979) comme le rapport de la biomasse des pousses reproductrices sur la biomasse totale, est ici égal à 4 %.

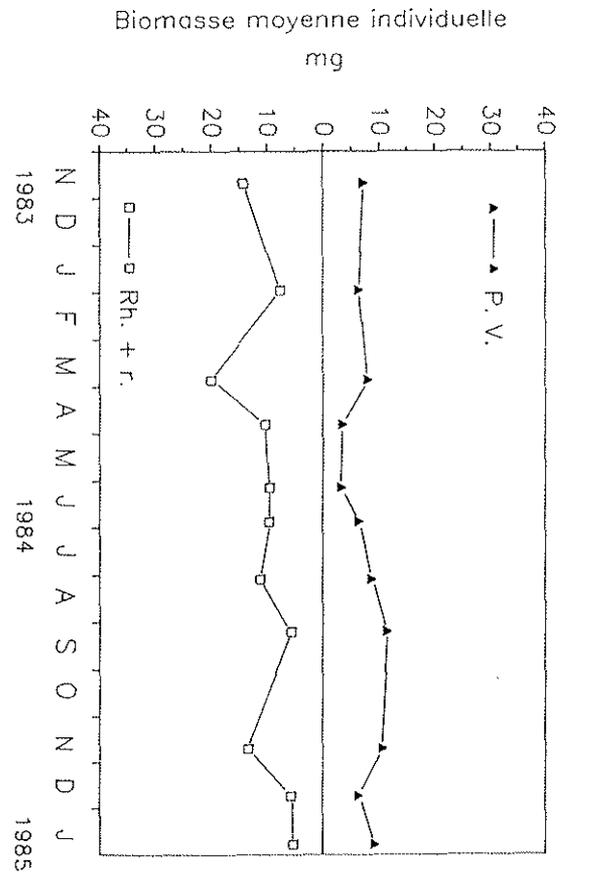
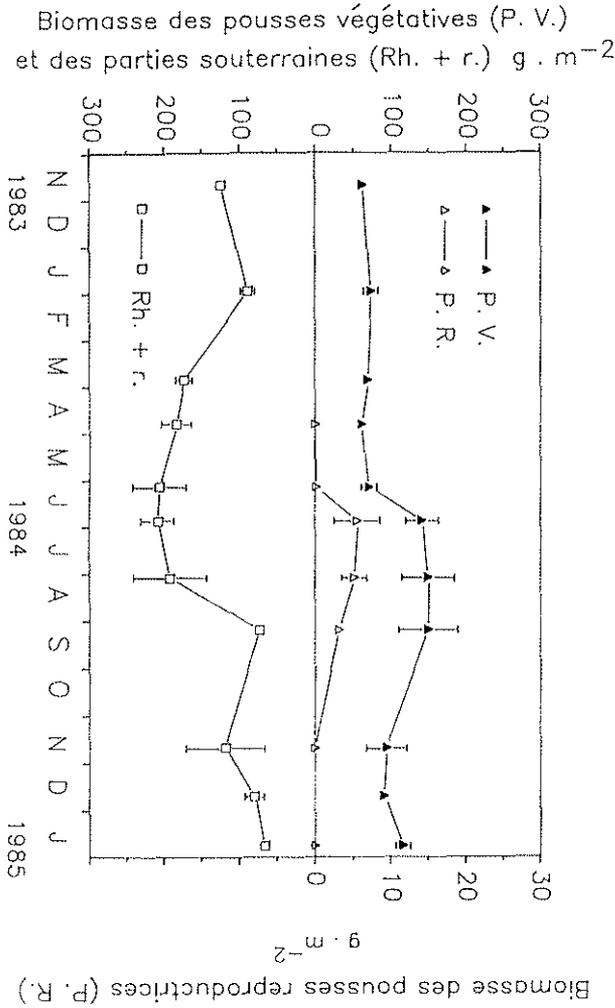
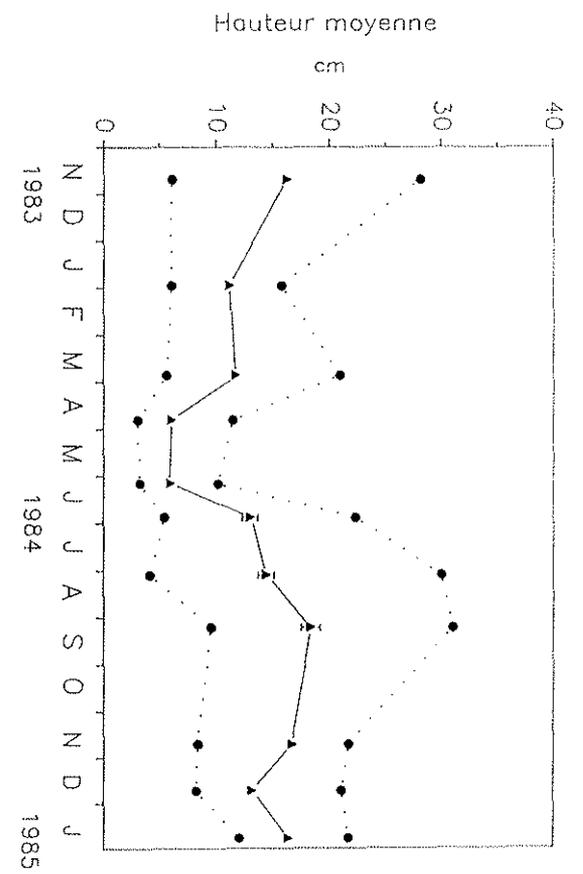
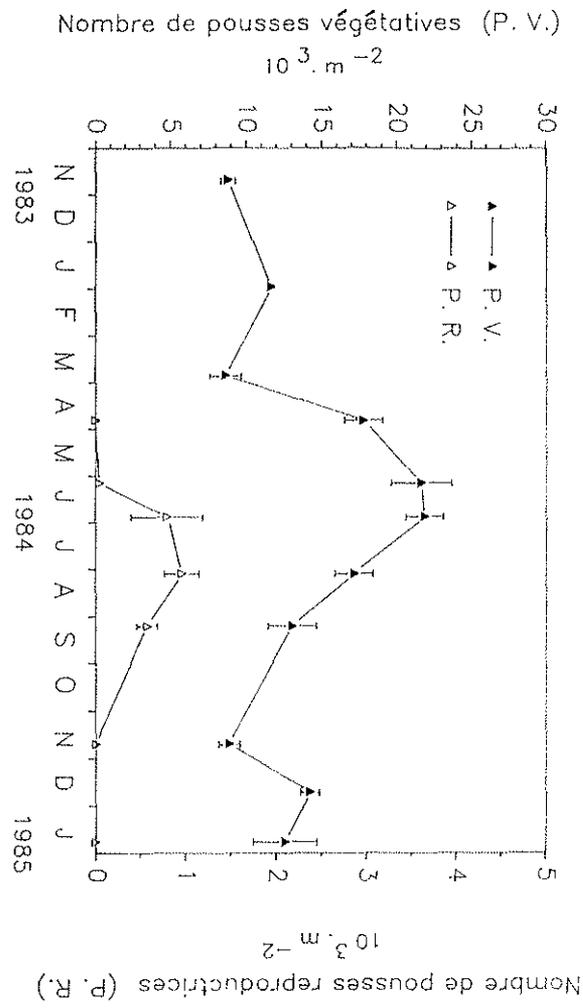


Figure 13

### 3.2. Station L (Fig 13)

#### Densité des pousses végétatives - Hauteur moyenne.

La densité des pousses s'élève de façon très importante entre les mois de mars et d'avril, passant de 8.673 à 17.804 pousses.m<sup>-2</sup>. La hauteur moyenne des pousses s'abaisse très significativement (de 11,8 à 6,1 cm) pendant cette période.

La densité maximale est atteinte à la fin du mois de juin avec des plantes dont la taille moyenne s'est accrue rapidement jusqu'à 13,1 cm.

La densité diminue ensuite rapidement jusqu'en novembre; ce phénomène est suivi d'une nouvelle phase de multiplication des pousses en décembre.

Au mois de janvier, le nombre de pousses est similaire à celui de l'année précédente, avec une hauteur moyenne légèrement plus élevée (16,4 cm en 1985 et 11,2 cm en 1984).

#### Biomasses.

Malgré l'augmentation des densités dès le mois de mars, la biomasse foliaire ne s'accroît qu'à partir du mois de juin, en raison de la faible hauteur des pousses qui se développent au printemps. A partir de cette période, la biomasse épigée s'accroît jusqu'à un maximum d'environ 150 g.m<sup>-2</sup> en août-septembre.

La biomasse hypogée, faible au début de l'étude augmente fortement à partir du mois de janvier et reste élevée jusqu'en août (entre 170 et 209 g.m<sup>-2</sup>).

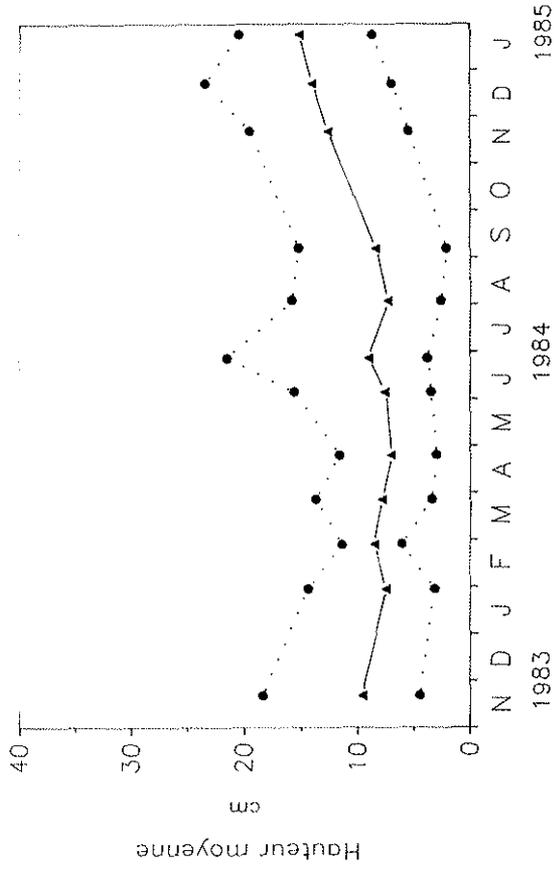
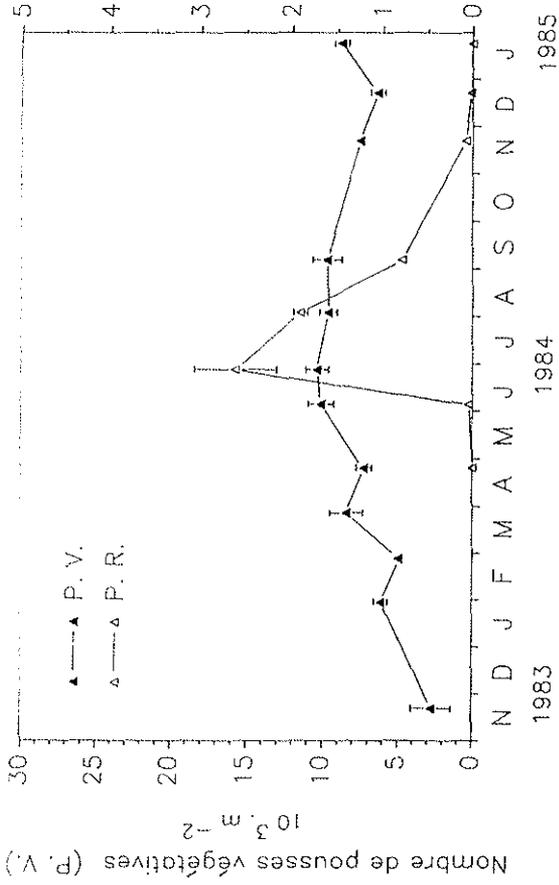
La biomasse épigée diminue d'août à décembre, puis augmente en janvier du fait de l'accroissement de la longueur des feuilles, jusqu'à une valeur supérieure à celle de l'année précédente.

Les rhizomes, après une diminution observée au mois de septembre, connaissent une légère période de croissance en novembre, et régressent ensuite jusqu'en janvier (valeur de biomasse trois fois inférieure à celle de l'hiver de l'année 1984).

#### Pousses reproductrices

Les rameaux reproducteurs se développent du mois de juin au mois de septembre (pas de prélèvement en octobre), avec un maximum en août. Les moyennes calculées sur les trois prélèvements où ces rameaux sont abondants indiquent un rapport de 4 % sur le nombre total de pousses et un E.R.S. de 3 %.

Nombre de pousses reproductrices (P. R.)  
 $10^3 \cdot m^{-2}$



Station K

Biomasse des pousses reproductrices (P. R.)  
 $g \cdot m^{-2}$

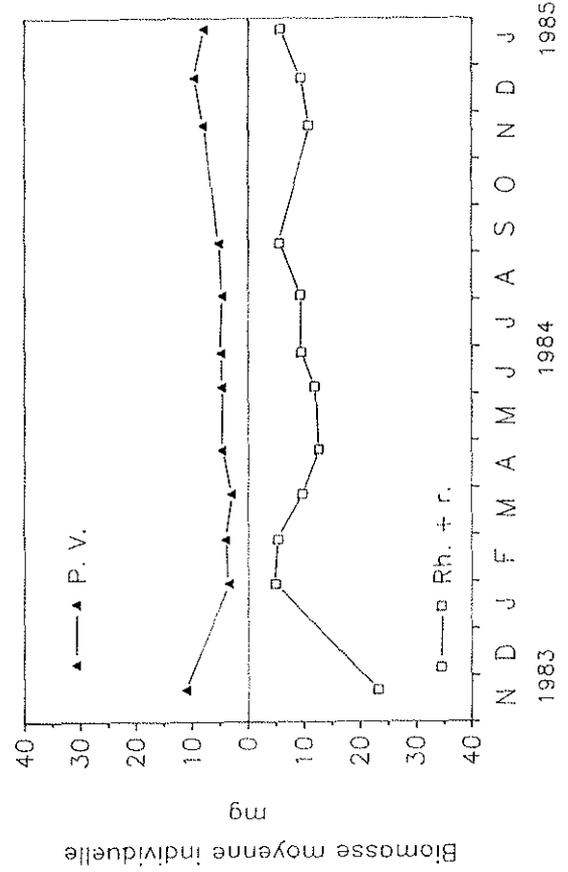
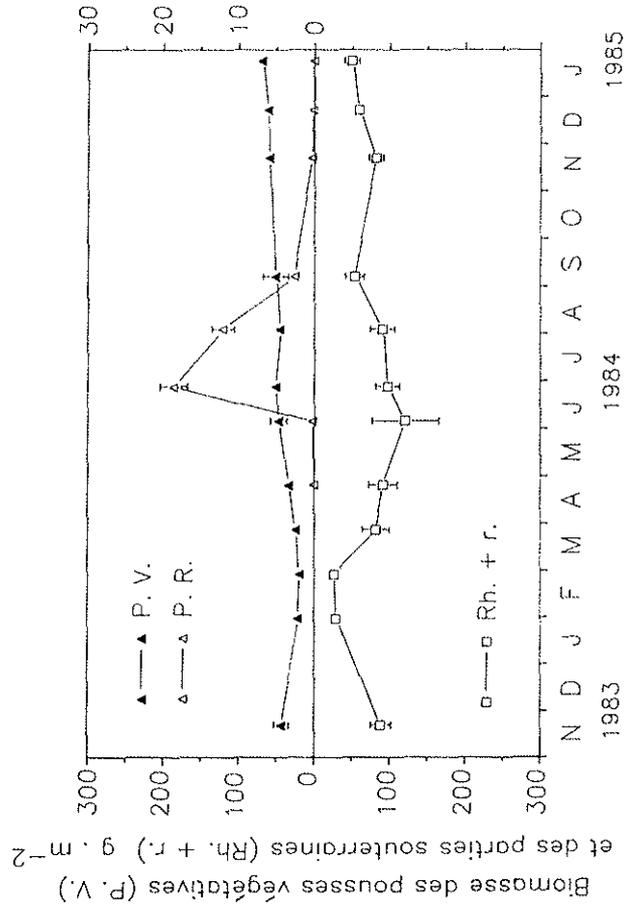


Figure 14

### 3.3. Station K (Fig 14).

#### Densités des pousses végétatives - Hauteur moyenne.

Les densités diminuent légèrement de janvier à février (4884 pousses.m<sup>-2</sup>) cependant que la hauteur moyenne augmente de 1 cm. Ensuite, les pousses se multiplient et leur nombre atteint un maximum annuel à la fin du mois de juin.

On observe une diminution peu importante des hauteurs entre l'hiver et l'été (8,5 cm en février, 7 cm en avril).

A partir du mois d'août, les densités diminuent progressivement, mais la hauteur des pousses est en hiver 1984-85 deux fois supérieure aux valeurs mesurées pendant l'hiver précédent.

#### Biomasses

Les rhizomes commencent à se développer entre février et mars, période pendant laquelle leur biomasse est multipliée par 3 (de 26,3 à 82,1 g.m<sup>-2</sup>).

Le maximum est atteint au début du mois de juin où l'on mesure une biomasse souterraine de 121,1 g.m<sup>-2</sup>.

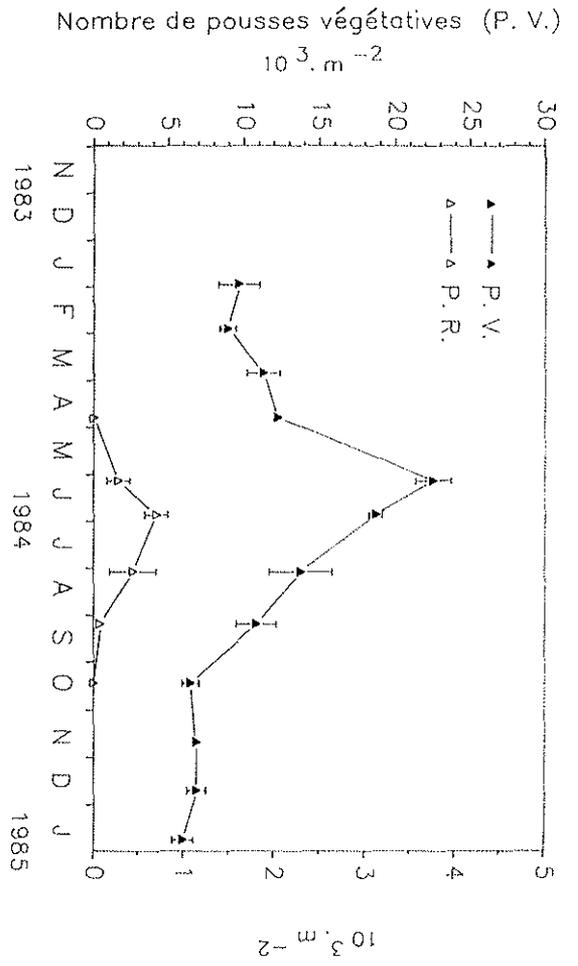
La biomasse foliaire, après une légère décroissance au début de l'année 1983 (diminution du nombre de pousses), augmente entre février (19,6 g.m<sup>-2</sup>) et la fin du mois de juin (50,2 g.m<sup>-2</sup>).

Entre les mois de juin et septembre, les parties souterraines régressent jusqu'à atteindre une biomasse de 50,8 g.m<sup>-2</sup>. Puis on observe, comme aux autres stations, une légère reprise de croissance pendant l'automne, suivie d'une dégénérescence hivernale.

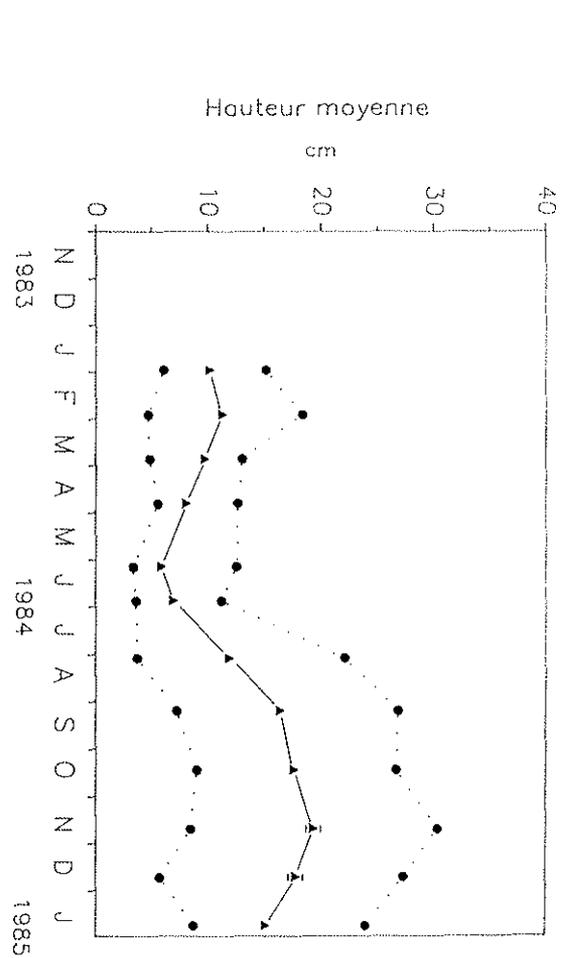
Le nombre de pousses décroît peu entre l'été et l'automne, et la hauteur moyenne augmente; de ce fait, la biomasse foliaire continue à s'accroître jusqu'à la fin de l'année, atteignant des valeurs trois fois supérieures à celles de l'année précédente.

#### Pousses reproductrices

Les pousses reproductrices sont observées entre juin et novembre, avec un maximum en juillet-août. A cette période, elles représentent 20 % du nombre total de pousses et l'E.R.S. est de 25 %.

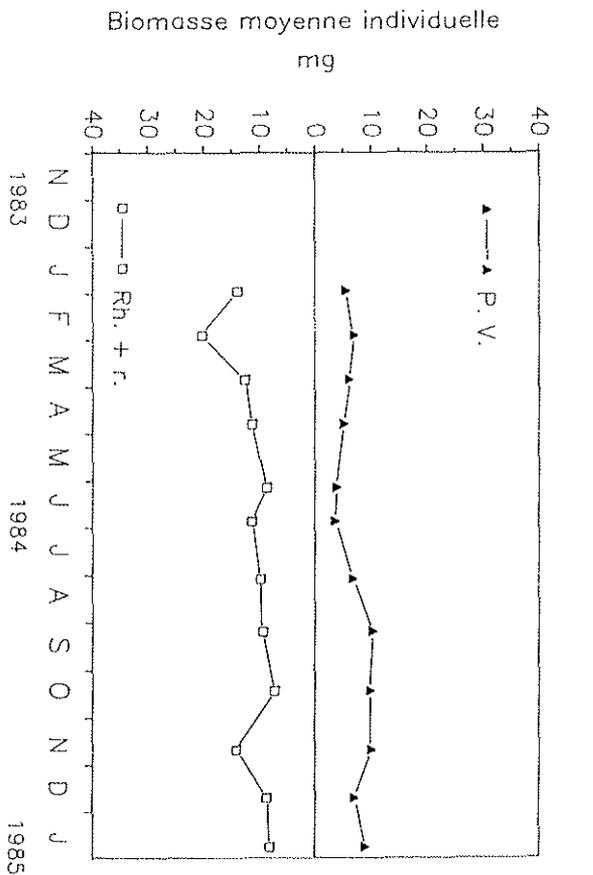


Nombre de pousses végétatives (P. V.)  
et des parties souterraines (Rh. + r.)  $g \cdot m^{-2}$



Station Q

Biomasse des pousses reproductrices (P. R.)  
et des parties souterraines (Rh. + r.)  $g \cdot m^{-2}$



Biomasse des pousses reproductrices (P. R.)  
et des parties souterraines (Rh. + r.)  $g \cdot m^{-2}$

Figure 15

### 3.4. Station Q (Fig 15)

#### Densité des pousses végétatives - Hauteurs moyennes.

La densité des pousses décroît de janvier à février, tandis que la hauteur moyenne augmente d'environ 1 cm. Les pousses se multiplient ensuite jusqu'au début du mois de juin. Entre avril et les premiers jours de juin, leur nombre est multiplié par deux (22570 pousses.m<sup>-2</sup>), avec un abaissement de la hauteur moyenne de 8,1 à 5,9 cm.

La densité diminue ensuite jusqu'en octobre et les pousses se développent, atteignant une hauteur de 19,4 cm. Les densités sont stables d'octobre à janvier.

#### Biomasses

La biomasse épigée augmente peu significativement entre janvier et mars puis diminue légèrement en avril (abaissement de la hauteur des pousses).

Le pic de densité est limité au début du mois de juin.

Le poids des feuilles augmente jusqu'à cette période puis diminue parallèlement avec la densité, jusqu'à ce que les pousses soient suffisamment développées (août-septembre, Hm = 12-16 cm). C'est à cette époque que l'on observe la biomasse maximale (111,8 g.m<sup>-2</sup>), nettement décalée dans le temps par rapport au maximum des densités.

Comme à la station L, les parties souterraines se développent assez tôt dans l'année et leur biomasse varie peu jusqu'au début de l'été (entre 145 et 213 g.m<sup>-2</sup>). Elle diminue ensuite, ainsi que la biomasse foliaire, jusqu'en octobre.

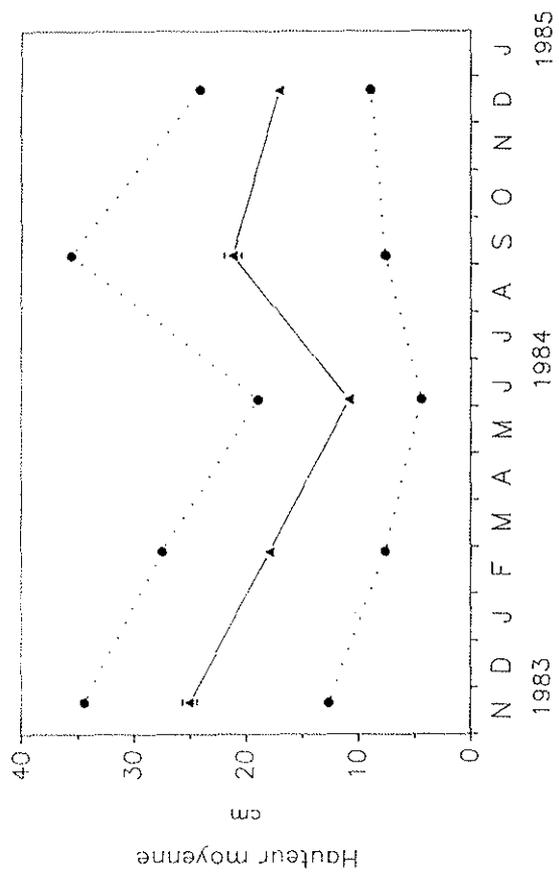
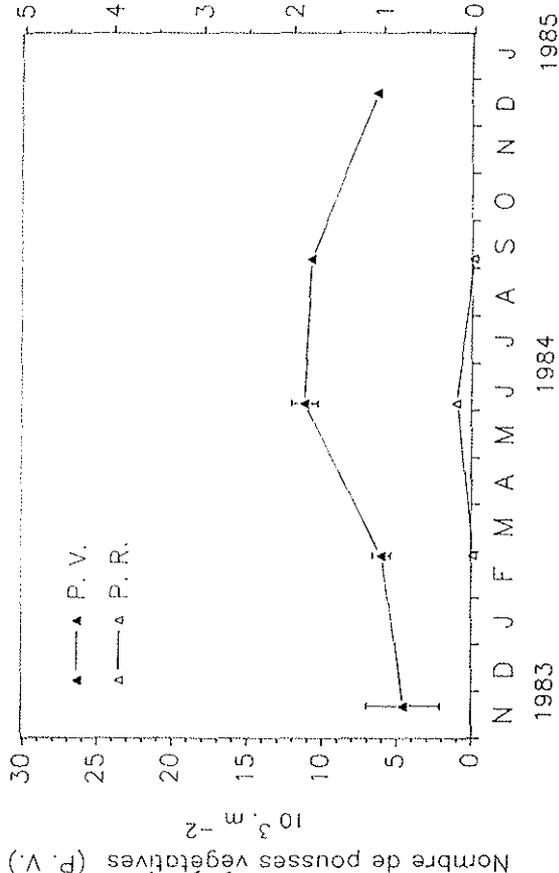
Après une légère reprise automnale, les biomasses diminuent pour atteindre en janvier une valeur égale à celle du début de l'année précédente dans le cas des pousses, tandis que la biomasse des parties souterraines est quatre fois inférieure à celle mesurée en 1984.

#### Pousses reproductrices

La reproduction sexuée se déroule de juin à septembre, avec un maximum fin juin.

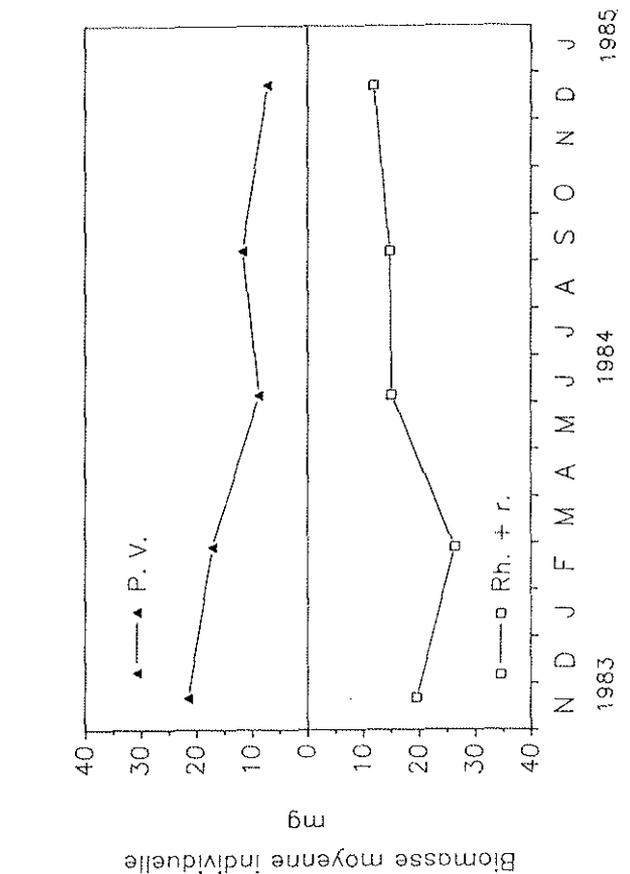
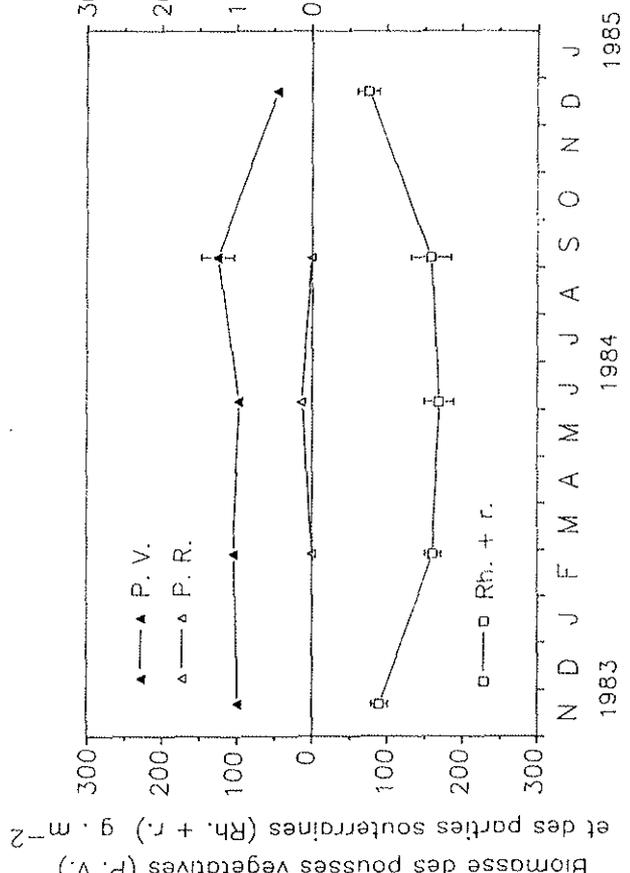
Une moyenne établie pour les prélèvements de juin et août montre que le nombre de pousses reproductrices représente 2,5 % du nombre total de pousses et un E.R.S. de 2,6 %.

Nombre de pousses reproductrices (P. R.)  
 $10^3 \cdot m^{-2}$



**Station D**

Biomasse des pousses reproductrices (P. R.)  
 $g \cdot m^{-2}$



**Figure 16**

### 3.5. Stations trimestrielles (D, J, P) (Fig 16, 17, 18)

#### Densités des pousses végétatives - Hauteurs moyennes.

Dans les quatre stations, l'évolution des densités suit le même modèle pendant une partie de l'année.

Le nombre de pousses augmente faiblement de novembre 1983 à février 1984. Puis, on mesure un accroissement important des densités jusqu'en juin (nombre de pousses multiplié par deux environ).

A partir de l'été, on observe des différences entre deux groupes de stations.

En effet, à la station P, le pic de densité est limité au mois de juin; les valeurs mesurées en automne sont proches des densités hivernales.

Dans les stations J et D, en revanche, les densités estivales et automnales sont peu différentes et ne diminuent qu'en hiver.

Les hauteurs moyennes évoluent selon un schéma inverse : elles diminuent lorsque le nombre de pousses augmente, sauf en hiver à la station D dans laquelle la hauteur des pousses décroît de l'automne à l'hiver.

Les variations annuelles de ce paramètre sont importantes à la station D et faibles en J et en P.

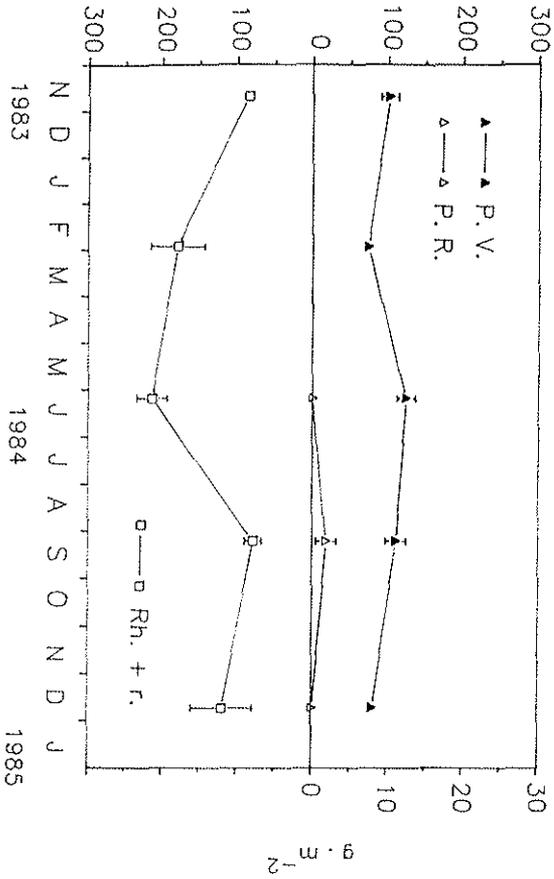
#### Biomasses.

En ce qui concerne les biomasses foliaires, les stations D et P présentent la même évolution : les valeurs évoluent peu entre février et juin, et les maxima sont observés en septembre.

A la station J, la biomasse épigée maximale est atteinte au début du mois de juin et la valeur estivale est plus faible.

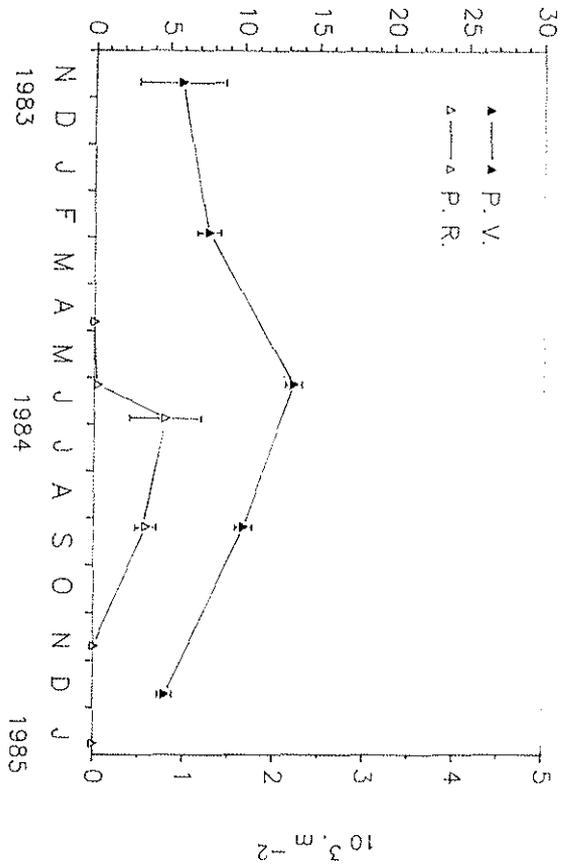
Les valeurs des biomasses hypogées sont dans les quatre cas maximales en février. Par la suite, leur évolution est variable, comme dans le cas des densités.

Biomasse des pousses végétatives (P. V.)  
et des parties souterraines (Rh. + r.)  $g \cdot m^{-2}$



Biomasse des pousses reproductrices (P. R.)

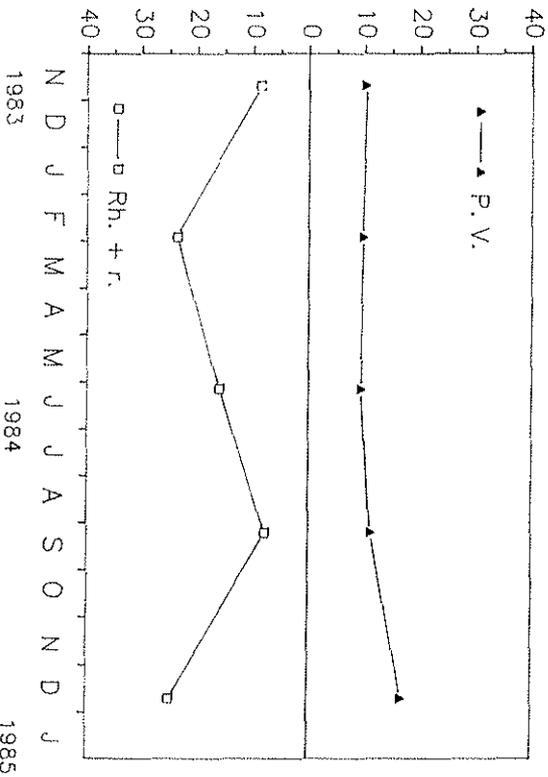
Nombre de pousses végétatives (P. V.)  
 $10^3 \cdot m^{-2}$



Nombre de pousses reproductrices (P. R.)

Station J

Biomasse moyenne individuelle  
mg



Hauteur moyenne  
cm

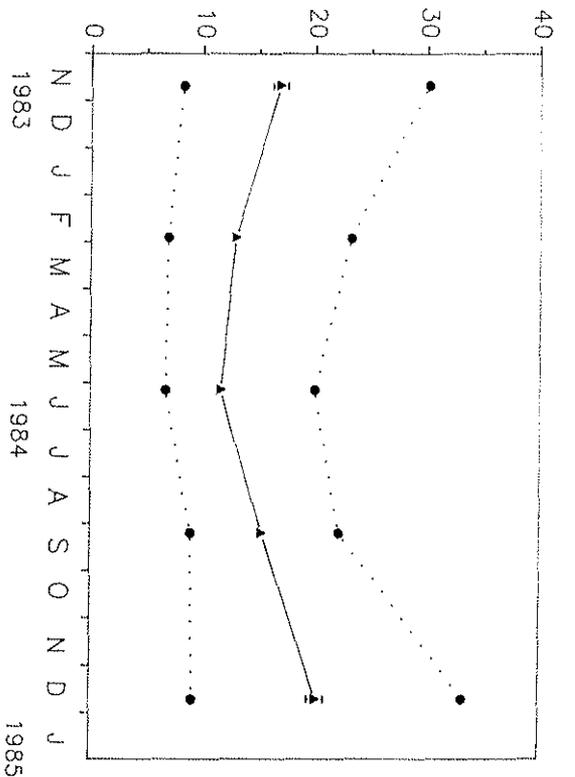


Figure 17

On observe successivement :

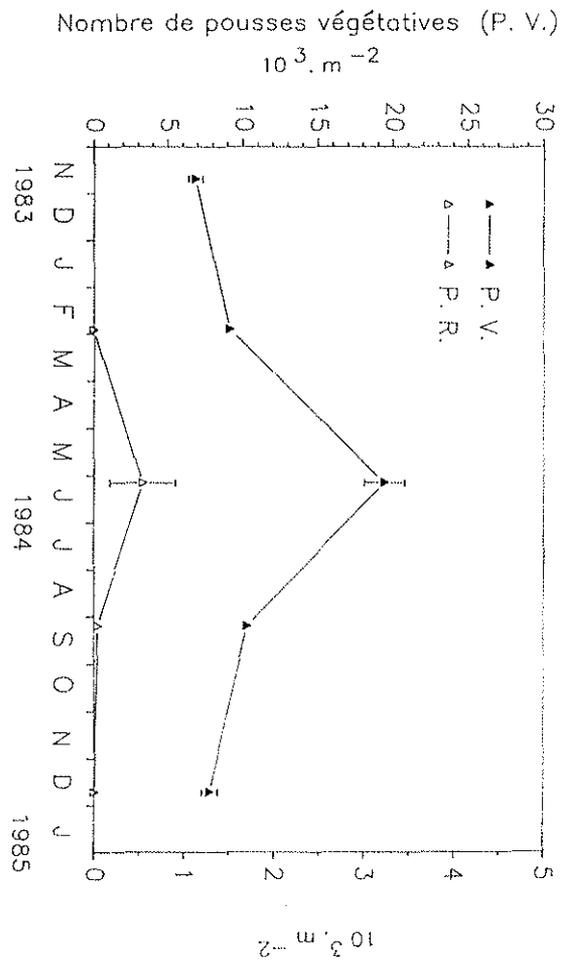
- une diminution importante du printemps à l'été, puis progressive jusqu'à l'hiver (station P),
- de faibles variations de l'hiver au printemps puis une décroissance en automne (les résultats de l'hiver sont difficilement exploitables du fait de l'erreur standard importante) (station J),
- de faibles variations jusqu'à l'automne puis une diminution en hiver (station D).

#### Pousses reproductrices

La fréquence trimestrielle des prélèvements rend délicate l'interprétation de ces résultats.

Toutefois, on peut remarquer qu'à la station P, dans laquelle la biomasse foliaire est faible, la proportion de pousses reproductrices est importante dès le début du mois de juin (29 %) avec un E.R.S. égal à 7 %.

Dans les autres stations, les E.R.S. ne dépassent pas ceux observés dans les prélèvements mensuels.



Station P

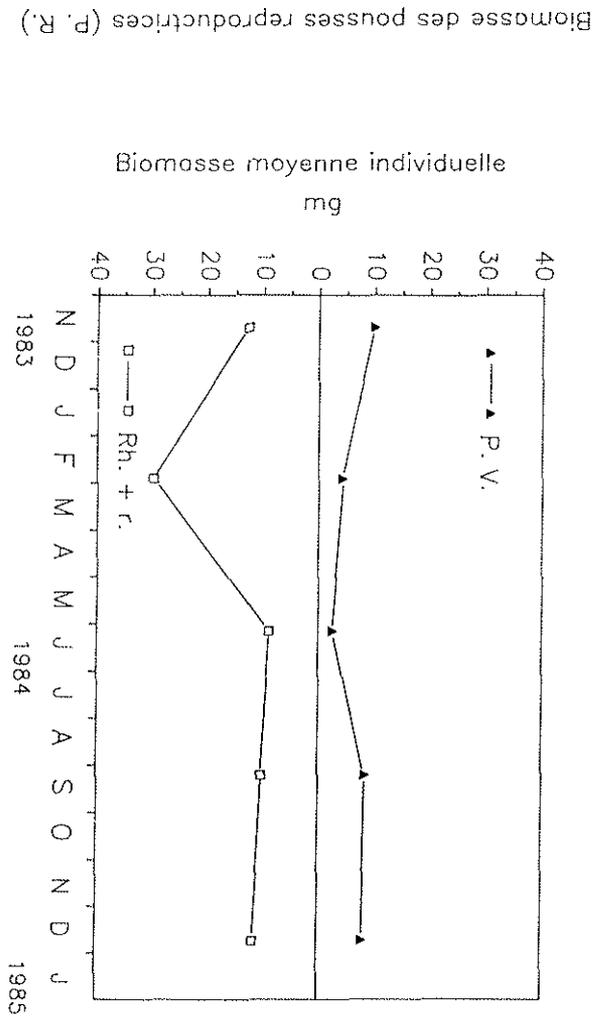
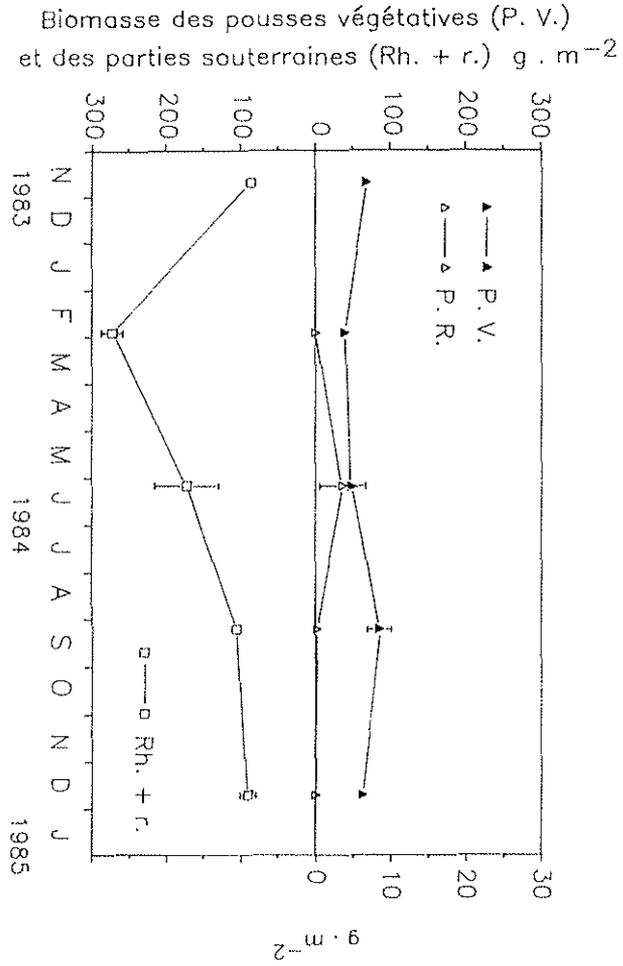
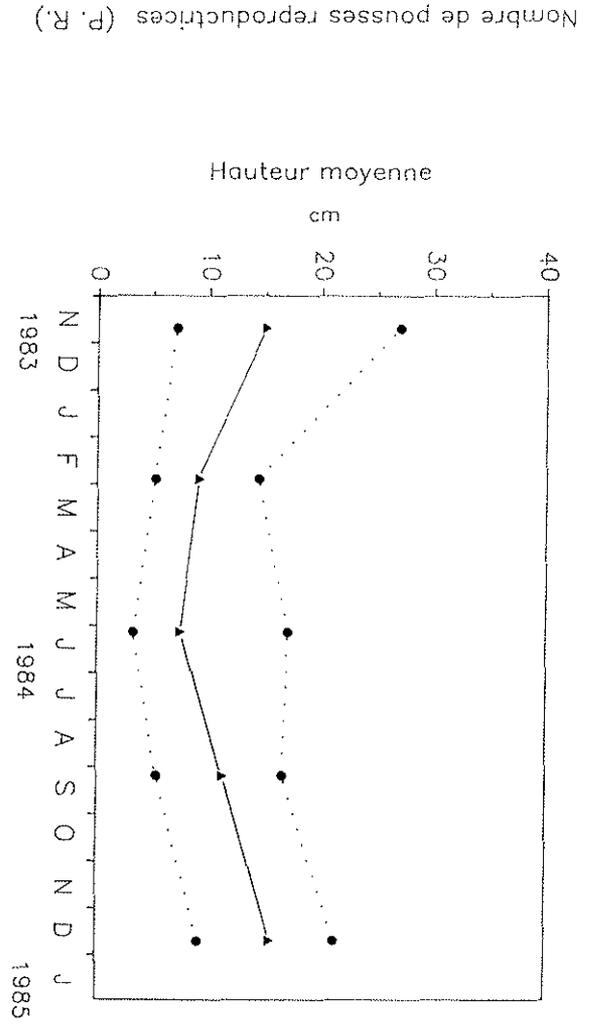


Figure 18



Tableau 7: Caractéristiques phytobiotiques de différents herbiers de zostères (*Z. marina* et *Z. noltii*)

Localités	Espèce	Gamme de température	Début de la croissance		Floraison			Densité des pousses (n.m <sup>-2</sup> )		Biomasse épigée (gPS.m <sup>-2</sup> )		Biomasse hypogée (gPS.m <sup>-2</sup> )		Auteurs
			Densité (t°C)	Biomasse (t°C)	T°	Période	Intensité	min	max	min	max	min	max	
JAPON Baie d'Odawa St. interne St. externe	<i>Z. marina</i> (infratidal)	12-26°C	déc (12°C)	déc (12°C)	15°C	avr-juil		59 (oct) 149 (déc)	171 (mars) 50 (avr)	21 (déc) 11 (déc)	138 (avr) 193 (mai)	10 (déc) 14,4 (déc)	16,7 (avr) 49,5 (mai)	AIOI, 1980
DANEMARK Veierup Vig Hvidore	"	5-22°C -1,5-20°C	mars avr (10°C)	mars avr (10°C)	12°C	avr-juil mai-sept	E.R.S.= 12% %N= 1 à 2,6%	1000 (oct) 600 (mars)	1800 (avr-mai) 4000(août)	55 (mars) 12 (avr)	211-226 (juin-août) 280 (juil-août)	95 (avr) 150 (jan)	217 (août) 350 (août)	SAND-JENSEN, 1975 WIJUM-ANDERSEN et BORUM, 1984
PAYS-BAS Lac Grevelingen	"	3-20°C	avr (8°C)	mai (12°C)		juin-oct	E.R.S= 19,5%	0 (déc)	3600 (juin-juil)	0-6 (déc-avr)	93-126 (août)	12 (mars)	50 (juil)	NIENHUIS et DE BREE, 1980
FRANCE Roscoff	<i>Z. marina</i> (intertidal)	9-15°C	fév (9°C)	fév (9°C)				500 (fév)	700 (mai)	92 (fév)	260 (juin-juil)	100 (mars)	314 (sep)	JACOBS, 1979
PAYS-BAS Zandkreek Mer des Wadden	<i>Z. noltii</i>	0-22°C 5-20°C		juin (17°C)	20°C	juin-sept juil-août	%N= 11% %N= 8%		11000 12000		91 (août) 80 (août)		32 (août) 100 (août)	VERMAAT <i>et al.</i> , 1987 JACOBS <i>et al.</i> , 1983
ESPAGNE Delta de l'Ebre	"	8-25°C		mai (16°C)							150 (août)		380 (juil)	PEREZ et CAMP, 1986
FRANCE Roscoff Golfe du Morbihan Bassin d'Arcachon	" " "	1-17°C 5-24°C 9-23°C	fév (8 à 9°C)	fév (8 à 9°C)	15-20°C	juin-oct	E.R.S= 2,7-7%	0 (hiv) 4000-8000 (hiv)	4100-15600 2000-4000 (été) 10000 à 22000 (juin-juil)	0 (hiv) 26-90 (hiv)	70-120 (été) 69-150 (été)	30-90 (hiv)	130-270 (déb. été)	JACOBS et HUISMAN, 1983 DENIS et MAHEO, 1982 Présente étude

## 4. DISCUSSION

Les herbiers de *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon connaissent un type de développement unimodal saisonnier identique à celui qui a été décrit pour cette espèce dans d'autres milieux (JACOBS *et al.*, 1983) ou pour *Zostera marina* (SAND JENSEN, 1975; JACOBS, 1979).

La biomasse des plantes est minimale entre les mois de décembre et janvier. Pendant cette période, les herbiers sont composés de pousses en faibles densités et dont les feuilles sont longues, ancrées dans le sédiment par des fragments de rhizomes.

La végétation commence à se développer dès la fin de l'hiver, lorsque la température de l'eau est comprise entre 8 et 9°C.

La biomasse des parties souterraines s'accroît assez rapidement et reste élevée jusqu'à l'été. Pendant que les pousses végétatives se multiplient, les plus longues feuilles se détachent des plantes. Pour cette raison les maxima de biomasse épigée ne sont observés qu'à la fin de l'été.

La reproduction sexuée débute au mois de juin.

A l'intérieur de ce schéma général, nos résultats permettent de distinguer des types de populations dans lesquelles la forme et l'évolution de la végétation sont différentes. Ces variations concernent la densité et la hauteur des pousses ainsi que le développement des organes souterrains. Dans les paragraphes suivants, il est fait allusion à d'autres populations de phanérogames marines, dont les caractéristiques sont réunies dans le tableau 7.

### 4.1. Densités

Dans les stations les plus internes (B, D, J), les densités varient entre des valeurs minimales de 4000 à 6000 pousses.m<sup>-2</sup>, et des maxima qui s'élèvent à 13000 pousses.m<sup>-2</sup>. L'augmentation des densités y est lente et les valeurs atteintes au début de l'été varient peu jusqu'en septembre.

Les densités des herbiers homogènes situés sur l'île aux Oiseaux sont plus élevées : 7500 à 22000 pousses.m<sup>-2</sup>. La multiplication des pousses est rapide et importante, mais les valeurs maximales ne sont observées que pendant un (station Q) ou deux mois (station L).

**Tableau 8:** Matrice de corrélations (BRAVAIS-PEARSON) entre les densités ( $n.m^{-2}$ ) maximales et moyennes des pousses de zostères et les valeurs moyennes annuelles de quelques facteurs abiotiques dans les 7 herbiers échantillonnés.

	NMAX	NMOY	PEL	IM	ALT	GRA
NMAX	1,000					
NMOY	0,888 (n.s.)	1,000				
PEL	-0,045 (n.s.)	0,049 (n.s.)	1,000			
IM	0,104 (n.s.)	0,307 (n.s.)	-0,598 (n.s.)	1,000		
ALT	0,341 (n.s.)	0,471 (n.s.)	-0,768 (p < 0,05)	0,831 (p < 0,05)	1,000	
GRA	0,570 (n.s.)	0,581 (n.s.)	-0,726 (n.s.)	0,611 (n.s.)	0,857 (p < 0,05)	1,000

NMAX: densité maximale des pousses de zostères; NMOY: densité moyenne; PEL: teneur en pélites du sédiment; GRA: granulométrie; IM: temps journalier d'immersion; ALT: altitude de la station.

**Tableau 9:** Idem tableau 8 .Calculs réalisés sans les données relatives à la station K.

	NMAX	NMOY	PEL	IM	ALT	GRA
NMAX	1,000					
NMOY	0,872 (p < 0,05)	1,000				
PEL	-0,576 (n.s.)	-0,351 (n.s.)	1,000			
IM	0,387 (n.s.)	0,558 (n.s.)	-0,457 (n.s.)	1,000		
ALT	0,748 (n.s.)	0,805 (n.s.)	-0,677 (n.s.)	0,785 (n.s.)	1,000	
GRA	0,979 (p < 0,01)	0,893 (p < 0,05)	-0,643 (n.s.)	0,515 (n.s.)	0,519 (n.s.)	1,000

A la station K, l'herbier est en voie de colonisation sur des sables à arénicoles. Il est constitué de petites taches à l'intérieur desquelles les densités sont relativement élevées. Cependant, l'hétérogénéité de la répartition fait que les densités moyennes dans cet herbier sont relativement faibles (de 3000 à 10000 pousses.m<sup>-2</sup>).

Comme le montre la matrice de corrélation présentée dans le tableau 8, les densités moyennes des pousses sont assez mal corrélées avec la durée d'immersion journalière ( $r = 0,31$ , n.s.) ainsi qu'avec la médiane du sédiment sur lequel est installé l'herbier ( $r = 0,58$ , n.s.). Toutefois, si l'on exclut du calcul les valeurs de la station K (herbier non homogène) (Tableau 9), cette seconde relation devient significative au seuil de 1 % ( $r = 0,89$ ,  $p < 0,05$ ), les densités maximales et les médianes étant alors fortement corrélées ( $r = 0,98$ ,  $p < 0,01$ ). Toutefois, les résultats de ce calcul sont à considérer avec prudence, du fait que les stations sont séparées en deux groupes distincts du point de vue de leur médiane. D'autre part, dans les deux cas, les densités et les teneurs en pélites ne sont pas corrélées.

D'après VERMAAT *et al.* (1987) les différences de densité entre des herbiers peuvent être expliquées grâce au concept de **mutualité** défini par CARPENTER (1956) et HANSON (1962). La mutualité est la défense mutuelle d'individus conspécifiques (ou dont la forme de croissance est identique) contre des conditions défavorables en s'agrégeant en un grand nombre d'individus. Cet auteur estime que ces conditions défavorables sont constituées par l'hydrodynamisme particulier qui régit la zone intertidale colonisée par *Zostera noltii*. D'une part, ces herbiers sont directement soumis aux courants de marée, d'autre part, la faible hauteur d'eau qui les recouvre est facilement agitée par le clapot lors des périodes de mauvais temps. Plus ces facteurs hydrodynamiques sont contraignants, plus ils risquent de provoquer le déracinement des pousses, et plus la capacité à réduire les courants intertidaux en augmentant leurs densités constitue un avantage adaptatif pour les populations de zostères.

Nos observations semblent corroborer cette théorie puisque, comme nous le signalons au chapitre I, la granulométrie des sédiments rend compte de l'hydrodynamisme qui s'exerce sur les substrats. Ainsi, les zostères se développant sur le platier sableux de l'Ile aux Oiseaux produiraient des densités plus élevées que les populations colonisant les platiers vaseux plus internes. Cette adaptation ne semble pas être affectée par les conditions saisonnières d'accrétion, puisqu'à la station L, où les teneurs en pélites sont plus importantes que sur les autres herbiers de l'Ile, les densités présentent à peu près la même valeur.

VERMAAT *et al.* (1987) avancent l'hypothèse de l'existence d'une valeur seuil des densités, à partir de laquelle la vitesse du courant serait suffisamment réduite pour permettre à la plante d'utiliser une part croissante de l'énergie fixée par la photosynthèse pour fabriquer de nouvelles pousses. Dans les herbiers qu'il étudie, ce seuil serait compris entre 1000 et 2000 pousses.m<sup>-2</sup>. Si un tel seuil existe dans les herbiers du Bassin d'Arcachon, d'une part, il est plus élevé, d'autre part, il n'a pas la même valeur dans toutes les stations. En effet, sur les points B, L et Q, la multiplication des pousses s'accélère à partir de valeurs de densités atteignant respectivement environ 5000, 8000 et 11000 pousses.m<sup>-2</sup>.

La nécessité d'atteindre ce seuil pour que la population se développe pourrait expliquer le retard de l'herbier de la station Q par rapport aux deux autres, alors que les trois stations sont soumises à des conditions de température et d'insolation similaires. Il apparaît en effet que les densités de B et L s'élèvent rapidement entre les mois de mars et d'avril, lorsque la température et l'insolation augmentent, alors que ce phénomène est différé d'un mois à la station Q, dont le mode est plus agité.

JACOBS (1979) observe également le début de la production de nouvelles pousses de *Zostera marina* au mois de mars, lorsque la température de l'eau atteint 9°C, dans les herbiers de Roscoff. Cependant, la structure de l'herbier intervient sur l'évolution des densités une fois que ce seuil est atteint. Ceci apparaît lorsqu'on compare le comportement des stations L et K dans lesquelles la même densité est atteinte au mois de mars (8000 pousses.m<sup>-2</sup>), les pieds se multipliant ensuite rapidement en L et faiblement en K. En effet, une même densité moyenne n'a pas la même valeur en terme de réduction des courants intertidaux selon que l'herbier est homogène ou formé de taches.

Les herbiers des deux groupes précédemment définis se distinguent également par leur mode d'évolution temporelle. Ainsi, dans les stations de l'Île aux Oiseaux, les densités élevées s'observent pendant un temps assez court, tandis que dans les herbiers internes les densités maximales se maintiennent jusqu'à l'automne.

Concernant *Zostera marina*, on trouve dans la littérature un certain nombre d'observations identiques aux nôtres. Au Japon, AIOI (1980) a étudié simultanément plusieurs herbiers situés à l'entrée et au fond de la baie d'Odawa. Dans les herbiers les plus externes, où le sédiment est sablo-vaseux, les pousses se multiplient rapidement jusqu'en mai, puis leur nombre décline dès le mois suivant. Les densités mesurées au fond de la baie (sédiment vaseux) sont en moyenne moins élevées et leur variation temporelle est d'une amplitude plus faible.

De même, dans le Golfe du Morbihan, DENIS et MAHEO (1982) observent, dans les populations de *Z. marina* installées en aval d'une rivière, un accroissement estival des densités, celles-ci restant élevées jusqu'en octobre. Dans une station située au milieu du Golfe, la multiplication des pousses est plus précoce et plus rapide, mais le pic de densité est limité au mois de juillet .

La granulométrie des sédiments n'est pas envisagée par DENIS et MAHEO (1982); ces auteurs évoquent l'effet des nutriments pour expliquer les différences d'évolution entre les populations. Ils observent un retard de colonisation des slikkes proches de la rivière par la forme annuelle de *Z. marina* et démontrent expérimentalement que les fortes teneurs en nitrates mesurées dans ces stations inhibent la germination des graines. En revanche, lorsque les plantes parviennent à s'installer, ces substances nutritives sont mises à profit par les herbiers pour se développer.

Les teneurs en nitrates mesurées dans le Bassin d'Arcachon sont beaucoup plus faibles que celles qui sont observées dans le Golfe du Morbihan (180 à 200  $\mu\text{mol.l}^{-1}$  en hiver dans les stations amont). A ce titre, il est improbable qu'elles induisent l'inhibition d'éventuelles germinations de *Z. noltii*. Par contre, l'évolution des densités entre le printemps et l'été semble se modifier selon un gradient B-D  $\rightarrow$  L-P  $\rightarrow$  Q, qui correspond à un éloignement croissant par rapport au delta de la Leyre, source principale de nitrates dans la baie.

Cependant, l'évolution des densités à la station J (plus proche de B et D que de L et P, malgré de faibles teneurs en  $\text{NO}_3^-$  dans l'eau) laisse à penser que l'enrichissement minéral par la masse d'eau, même s'il intervient, ne détermine pas seul le maintien des densités maximales jusqu'à l'automne.

#### 4.2. Hauteur des pousses

Dans tous les herbiers du Bassin, c'est à la fin de l'automne et au début de l'été que l'on observe les minima de la hauteur moyenne des pousses.

Cette diminution est consécutive à deux phénomènes concomitants : recrutement de nouvelles pousses et disparition des plus longues feuilles, comme le montrent les histogrammes réunis dans l'annexe I.

Ainsi que le signalent MUKAI *et al.* (1980), la défoliation intervient principalement à la fin du printemps et au début de l'été. Pendant ces périodes, les laisses de haute mer du Bassin d'Arcachon sont constituées de nombreuses feuilles vertes, entières et longues.

La diminution printanière des hauteurs ne peut être observée que dans les populations où les pousses âgées sont présentes en automne et en hiver, comme c'est le cas à Arcachon ou dans les herbiers de *Z. marina* de Roscoff (JACOBS, 1979). D'après les observations relevées dans la littérature, il est plus fréquent que les feuilles présentent de faibles longueurs hivernales, la taille des plantes augmentant au printemps, parallèlement à l'évolution des densités, puis diminuant à la fin de l'été. Cette évolution a été souvent décrite pour *Z. marina* (NIENHUIS et DE BREE, 1980; JACOBS, 1984) et *Posidonia oceanica* (OTT, 1980; PERGENT et PERGENT-MARTINI, 1988).

L'observation des différences saisonnières de l'aspect des feuilles de *Z. noltii*, notamment le degré de colonisation par les épiphytes, permet d'estimer leur taux de renouvellement. En effet, JACOBS *et al.* (1983) ont montré que, chez *Z. marina*, les épiphytes colonisent les feuilles les plus vieilles, ou les parties les plus anciennes des jeunes feuilles (apex), avec un maximum pendant l'hiver, lorsque la végétation se développe très peu. Dans les herbiers du Bassin, les feuilles observées entre le printemps et l'été sont d'un vert lumineux et ne portent pas d'épiphytes. Ils ne se développent sur les feuilles qu'à partir des mois d'octobre-novembre; les pousses prélevées en février sont également recouvertes de périphyton. Le renouvellement des feuilles est donc prépondérant entre le début du printemps et la fin de l'été; un certain nombre de pousses portant de longues feuilles plus ou moins sénescentes résistent aux conditions hivernales et ne disparaissent de la population que lors de l'apparition des nouvelles pousses.

Chez *Z. marina*, la hauteur des pousses varie considérablement d'un herbier à un autre (de 6 à 280 cm d'après la littérature). Ce paramètre est déterminé par un certain nombre de facteurs parmi lesquels la profondeur a longtemps été considérée comme étant prépondérante. En effet, on observe généralement les feuilles les plus courtes dans les herbiers des niveaux supérieurs, leur taille augmentant avec la profondeur (PHILLIPS et GRANT, 1965), jusqu'à une limite où la diminution de l'irradiance réduit la croissance des plantes.

Une expérience de KOCH *et al.* (1974) a montré que les feuilles de *Thalassia testudinum* se développent jusqu'à une taille correspondant au niveau moyen de l'eau.

En marais saumâtre, des observations du même ordre ont été réalisées concernant le développement de *Ruppia cirrhosa* dans des réservoirs de profondeur différentes (AUBY *et al.*, 1988).

**Tableau 10:** Corrélations (BRAVAIS-PEARSON) de la teneur en pélites du sédiment (%) avec la densité ( $n.m^{-2}$ ) et la hauteur (cm) des pousses dans les 4 herbiers échantillonnés mensuellement.

	Teneur en pélites (%)
Densité des pousses ( $n.m^{-2}$ )	St. B : $r = 0,39$ (n.s.) St. K : $r = 0,21$ (n.s.) St. L : $r = 0,65$ ( $p < 0,05$ ) St. Q : $r = 0,27$ (n.s.)
Hauteur moyenne des pousses (cm)	St. B : $r = - 0,70$ ( $p < 0,01$ ) St. K : $r = - 0,21$ (n.s.) St. L : $r = - 0,66$ ( $p < 0,05$ ) St. Q : $r = - 0,62$ ( $p < 0,05$ )

Cependant, d'autres facteurs sont impliqués dans ces différences de développement. En effet, depuis les travaux d'OSTENFELD (1908), un certain nombre d'auteurs ont mesuré des feuilles de *Zostera marina* plus longues dans les herbiers implantés sur un sédiment vaseux que dans ceux qui se développent sur un fond plus grossier.

D'autre part DENIS et MAHEO (1982) ont suggéré la prépondérance de l'effet positif des éléments minéraux sur la croissance des feuilles par rapport à l'influence de la profondeur.

Dans les herbiers de *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon, la hauteur moyenne des pousses est comprise entre 9,5 et 16,7 cm. Ce paramètre n'est pas corrélé avec l'altitude des herbiers, ni avec le temps d'émersion journalière, ce qui paraît assez logique concernant une espèce strictement intertidale, fréquemment émergée. La variation des hauteurs ne semble pas non plus dépendre directement de la concentration en  $\text{NO}_3$  dans l'eau, puisque la population de la station J montre des hauteurs équivalentes à celles des herbiers B et D.

JACOBS (1979), dans les herbiers de *Z. marina* de Roscoff a mis en évidence une corrélation négative entre les densités et la hauteur du limbe des feuilles. Dans notre cas, même si l'on exclut du calcul les valeurs de la station K, ces deux paramètres ne sont pas corrélés. En revanche, on mesure une corrélation hautement significative entre les hauteurs et les caractéristiques des sédiments : médiane ( $r = 0,90$ ,  $p < 0,01$ ) et teneur en pélites ( $r = 0,90$ ,  $p < 0,01$ ). Si l'établissement de la première relation est contestable, pour les mêmes raisons que celles qui étaient évoquées pour les densités, cette limitation n'intervient pas pour les pélites.

Au sein de chaque station, l'accrétion de pélites n'est pas déterminée par l'augmentation de la taille des pousses. En effet, dans tous les cas, les corrélations mesurées entre ces deux paramètres sont négatives (Tableau 10). Il faut, à cet égard, remarquer que les densités et les pélites sont également peu corrélées, sauf à la station L à laquelle on mesure entre ces deux paramètres une relation significative au seuil de 5 %. On peut en déduire que, même si le développement de la végétation permet une réduction des courants qui s'appliquent à la surface des herbiers, le maintien du dépôt de surface est généralement plus dépendant des facteurs hydrodynamiques locaux que des caractéristiques épigées des populations.

Si la hauteur des pousses n'influence pas le taux de sédimentation, on peut estimer que la présence de particules fines à la surface des herbiers favorise le développement des

feuilles, comme l'ont suggéré KENWORTHY et FONSECA (1977) pour *Z. marina*. Leur effet peut s'appliquer à différents niveaux :

- d'un point de vue physique : en permettant que se maintiennent dans le sédiment de fortes teneurs en eau durant les périodes d'émersion;
- d'un point de vue chimique : en apportant à l'herbier le stock de nutriments adsorbés sur les particules (notamment les phosphates) et en favorisant l'enfouissement de la matière organique qui sera dégradée et recyclée localement (cf. chapitre IV).

De plus, il faut considérer que l'accrétion de matériel fin se réalise dans les zones où l'agitation de l'eau est réduite, et dans lesquelles les phénomènes de défoliation sont limités par rapport aux herbiers les plus exposés. Il est probable que la puissance de l'hydrodynamisme qui s'exerce sur une population induit ainsi des différences dans la durée de vie des feuilles.

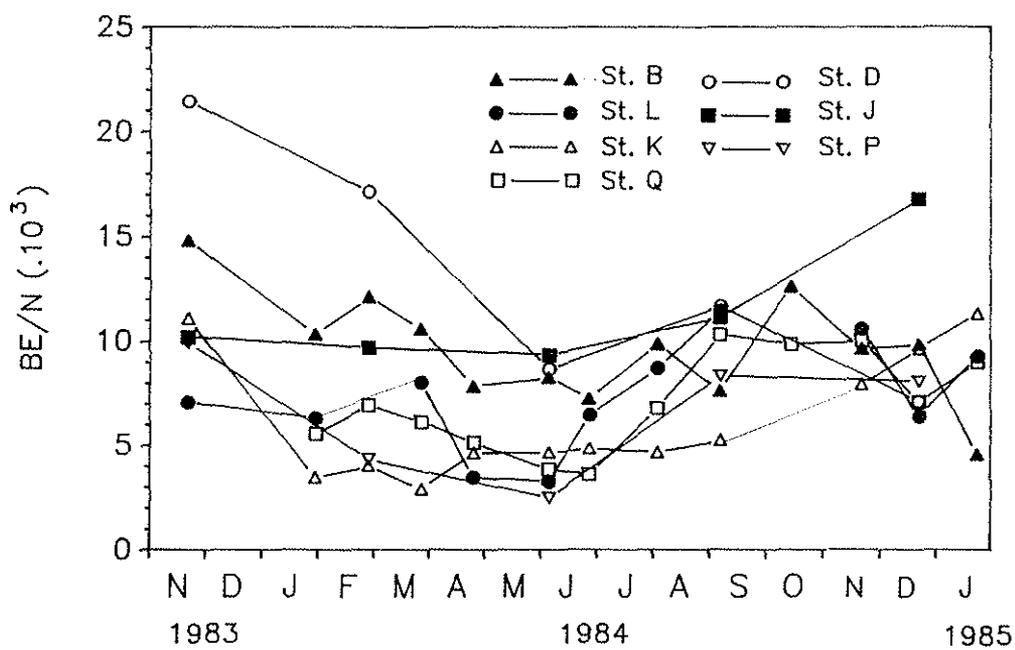
### 4.3. Biomasse épigée

Les variations de la biomasse épigée sont la résultante de trois paramètres caractérisant les populations de zostères : densité des pousses, longueur des feuilles et nombre de feuilles par pousse.

Dans les herbiers de la baie, les plus faibles biomasses épigées sont observées entre les mois de décembre et de février, lorsque les densités sont minimales et que les plus longues feuilles ont commencé à se détacher des pousses. Pendant cette période, dans la plupart des herbiers, les biomasses sont comprises entre 40 et 60 g PS.m<sup>-2</sup>.

Malgré cette diminution, on n'observe pas dans ces populations la disparition complète des feuilles, phénomène fréquemment rapporté dans la littérature. Ce déclin hivernal est parfois attribué aux conditions météorologiques (gel) ou hydrodynamiques (fortes tempêtes). Cependant, dans les étangs méditerranéens, où ces facteurs n'interviennent pas, RIOUALL (1972) observe, dès le mois d'octobre, la chute complète des feuilles de *Zostera noltii*, la repousse ne s'effectuant qu'au cours du mois de mars.

Il faut ici souligner que la plupart des herbiers intertidaux qui ont été étudiés (Pays-Bas, Bretagne) sont soumis au broutage exercé par les populations d'anatidés herbivores. Dans ces zones, les oiseaux contribuent significativement à la disparition hivernale de la partie épigée de la plante. Le Bassin d'Arcachon abrite, pour sa part, une importante population hivernante de Bernaches cravant (*Branta bernicla bernicla*), dont l'impact sur les herbiers a été estimé dans le cadre de ces travaux (chapitre IV). Cependant, contrairement à d'autres zones, les herbiers du Bassin sont largement sous-



**Figure 19:** Evolution mensuelle du rapport entre la biomasse épigée (BE) et la densité des pousses (N) dans les 7 herbiers échantillonnés.

exploités par les oies, permettant le maintien hivernal d'une grande partie de la végétation épigée.

D'une façon générale, les biomasses évoluent peu au cours du printemps. En effet, les pousses se multiplient mais les feuilles les plus longues se détachent des plantes. C'est pendant l'été que les biomasses augmentent rapidement, atteignant en août-septembre leurs valeurs maximales (de 70 à 150 g PS.m<sup>-2</sup>), même dans les stations Q et L où les densités ont déjà diminué. La plupart des auteurs observent également les plus fortes biomasses épigées de *Zostera marina* pendant cette période (Tableau 7).

Nous avons vu, dans les paragraphes précédents, que l'adaptation des herbiers aux conditions particulières du milieu amène les plantes à utiliser des "stratégies" différentes pour maintenir leurs populations.

Ces adaptations déterminent des variations dans la biomasse individuelle moyenne des pousses. Les différences entre stations apparaissent principalement pendant la fin de l'hiver et le printemps (Fig. 19). Ce paramètre varie approximativement de la même façon que la longueur des feuilles. Les plus fortes valeurs sont atteintes à la station D; viennent ensuite les herbiers B et J, L et Q, les plus petites biomasses individuelles étant mesurées dans les stations K et P. A partir des mois de juin-juillet, sauf dans les deux derniers herbiers, les valeurs de ce paramètre ont tendance à s'uniformiser.

Les densités relevées au mois d'août dans les stations B, Q, D, J étant également assez similaires, on mesure une biomasse épigée maximale peu différente dans ces quatre herbiers (environ 120 g PS.m<sup>-2</sup>). Les stations K et P sont caractérisées par une faible biomasse estivale (70 et 85 g PS.m<sup>-2</sup>). Bien que les densités y soient, en septembre, peu différentes de celles des autres herbiers, les pousses y sont individuellement moins développées (moindre croissance et/ou défoliation plus importante). L'herbier de la station L (forte densité et longueur des feuilles comparable avec celle des stations "internes") présente la biomasse épigée maximale la plus élevée (150 g.PS.m<sup>-2</sup>).

Ces valeurs sont en moyenne plus élevées que celles qu'observent JACOBS *et al.* (1983) et VERMAAT *et al.* (1987) dans les herbiers de *Zostera noltii* des Pays-Bas (respectivement 80 et 91 g PS.m<sup>-2</sup>).

Elles sont en revanche du même ordre que les biomasses mesurées par DENIS (1980) dans le Golfe du Morbihan : de 70 à 120 g PS.m<sup>-2</sup>, et en Méditerranée par PEREZ et CAMP (1986) : 150 g PS.m<sup>-2</sup>.

#### 4.4. Biomasse hypogée

Les organes souterrains des zostères connaissent un renouvellement plus ou moins constant au cours de l'année; de nouveaux internœuds sont formés cependant que les parties les plus anciennes des rhizomes dégèrent (JACOBS, 1984). Les résultats obtenus en terme de biomasse résultent de cette double dynamique, comme cela apparaît dans le tableau suivant.

**Tableau 11:** Accroissement simultané de la biomasse des rhizomes vivants et morts dans deux herbiers de *Z. marina* au cours de la période de croissance des organes souterrains.

Auteur	Période	Augmentation de biomasse des rhizomes vivants g PS.m <sup>-2</sup>	Augmentation de biomasse des rhizomes morts g PS.m <sup>-2</sup>
SAND-JENSEN (1975)	mars-octobre	118	81
JACOBS (1979)	mars-septembre	195	153

Dans les herbiers de *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon, le développement des rhizomes, comme celui des feuilles, est très ralenti au début de l'hiver. La reprise de croissance s'observe dès la fin de cette saison comme c'est le cas, pour *Z. marina*, dans les eaux où la gamme de température est similaire (JACOBS, 1979; AIOI, 1980). Dans les zones plus froides, par exemple aux Pays-Bas, dans la Zandkreek, les herbiers de *Z. noltii* ne commencent à se développer qu'à partir de l'été (VERMAAT *et al.*, 1987).

Au printemps, alors que les densités des pousses augmentent, on observe un faible accroissement des biomasses souterraines. SAND-JENSEN (1975) et JACOBS (1979) ont mis en évidence la faible longueur des internœuds de rhizomes fabriqués durant cette partie du cycle de *Z. marina*. D'autre part, chez cette espèce, PENHALE (1977) et EVANS *et al.* (1986) ont montré que le rapport : nombre de pousses/nombre de faisceaux de racines augmente rapidement pendant la période où les pousses se multiplient; ce phénomène a également été observé chez *Zostera noltii* (VERMAAT *et al.*, 1987).

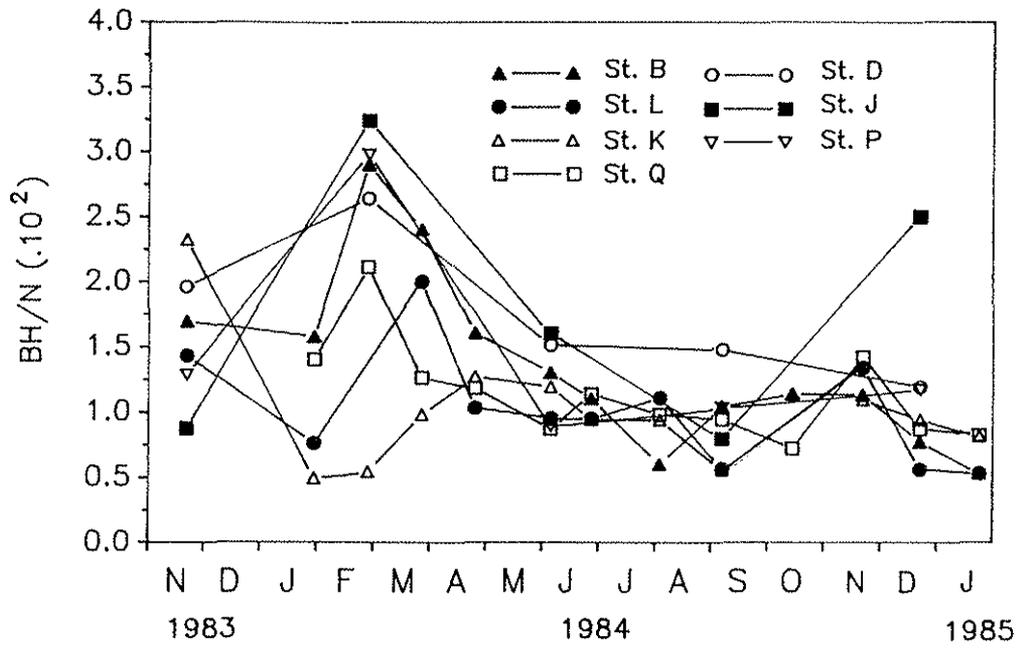
Après une période d'équilibre entre la production et la dégénérescence des organes souterrains, les biomasses hypogées décroissent assez brutalement, en juillet-août dans les stations J, L, P et Q. On observe également cette diminution à la station B, mais elle y est suivie d'une période de croissance automnale, phénomène beaucoup plus limité dans les herbiers des stations L et Q. De ce fait, dans les herbiers les plus internes (B et D) les biomasses hypogées sont peu différentes en juin et en septembre.

Dans le delta de l'Ebre, la biomasse des organes souterrains de *Z. noltii* s'élève à partir du mois de mai et augmente jusqu'au mois de juillet (environ 370 g PS.m<sup>-2</sup>), période à partir de laquelle elle diminue brutalement (PEREZ et CAMP, 1986).

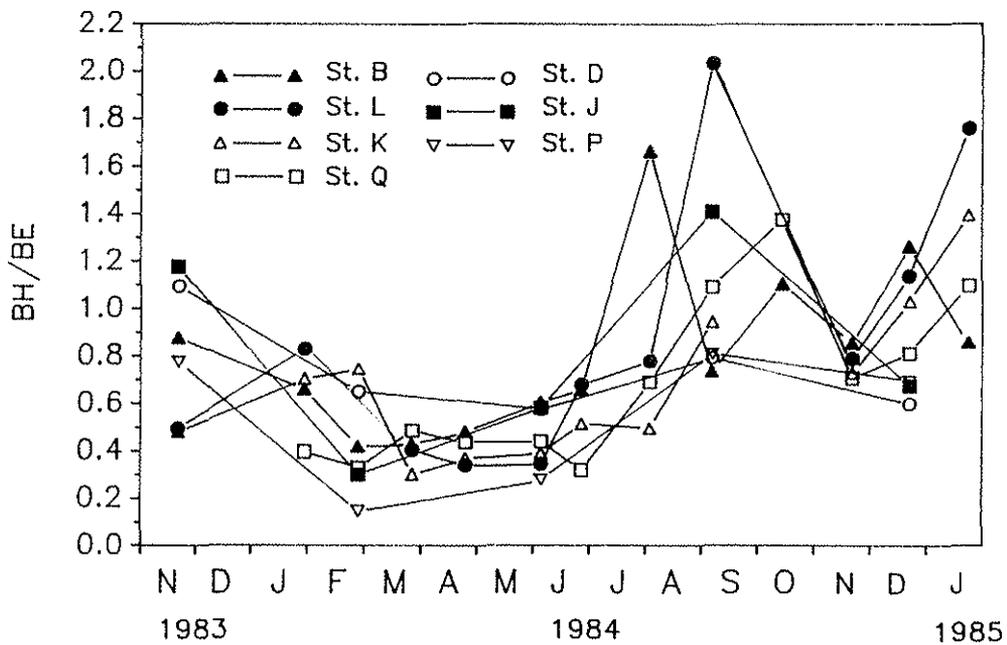
On observe, pour cette partie de la plante, d'importantes différences pondérales entre les stations. En effet les maxima varient entre 121 et 272 g PS.m<sup>-2</sup>. Les biomasses maximales sont généralement plus élevées dans les herbiers homogènes à sédiment sableux, principalement à la station P; la station J montre, comme dans le cas des densités, une valeur légèrement supérieure aux stations B et D.

D'après les travaux antérieurs concernant *Z. marina*, ces résultats peuvent être interprétés en prenant en compte les caractéristiques physiques et chimiques des milieux où les plantes se développent. Ainsi, FONSECA *et al.* (1984) mettent en cause l'effet des courants appliqués sur les herbiers, le développement des organes souterrains permettant d'accroître la stabilité de la plante. D'autre part, CONOVER (1964) a montré que les populations de zostères installées sur un sédiment sableux bien oxygéné développent un système racinaire de subsurface hypertrophié par rapport aux plantes qui colonisent les sédiments vaseux, le plus souvent anoxiques.

Les plantes étant capables d'absorber les nutriments à la fois au niveau foliaire et racinaire, la concentration de ces éléments dans le milieu pourrait également intervenir à deux niveaux sur le développement des organes souterrains. Dans un sédiment pauvre en éléments nutritifs, les zostères auraient tendance à étendre leur système racinaire afin d'augmenter leur capacité à capter les substances nutritives (SHORT, 1981). D'autre part, dans une eau oligotrophe, l'absorption racinaire serait privilégiée par rapport aux mécanismes d'absorption foliaire, conduisant les plantes au même type d'adaptation (Mc ROY et BARSDATE, 1970).



**Figure 20:** Evolution mensuelle du rapport entre la biomasse hypogée (BH) et la densité des pousses (N) dans les 7 herbiers échantillonnés.



**Figure 21:** Evolution mensuelle du rapport entre la biomasse hypogée (BH) et la biomasse épigée (BE) dans les 7 herbiers échantillonnés.

#### 4.5. Rapport entre le développement des organes épigés et hypogés

Il est possible que les différences de développement des racines, induites par les deux types de facteurs cités dans le paragraphe précédent, permettent d'expliquer le déterminisme selon lequel les herbiers produisent des densités de pousses plus ou moins importantes. En effet, d'après ZIMMERMAN *et al.* (1989), l'allocation d'une part importante de la biomasse dans les organes non photosynthétiques accroît le coût métabolique de la maintenance de la plante. La nécessité de maintenir un équilibre entre la production et la respiration pourrait induire l'accroissement des densités dans les stations où les organes souterrains sont plus développés, principalement pendant les périodes où les feuilles sont de petite taille.

A cet égard, si l'on compare les herbiers P et B, populations dont les caractéristiques sont très différentes, il apparaît que les valeurs du rapport : biomasse des organes souterrains/densité, varient dans les mêmes proportions au cours de l'année (Fig. 20).

Malgré cette adaptation des densités, les conditions dans lesquelles se développent les pousses induisent des différences du rapport : biomasse des pousses végétatives/biomasse des organes souterrains, comme cela apparaît sur le tableau suivant.

**Tableau 12:** Valeurs du rapport entre la biomasse maximale des pousses végétatives (BE max) et la biomasse maximale des organes souterrains (BH max) dans les 7 herbiers étudiés.

Station	B	D	J	K	L	P	Q
BE max / BH max	0,91	0,74	0,58	0,57	0,72	0,31	0,52

Dans tous les cas, ce rapport est inférieur à 1. Il est important de signaler que cette caractéristique semble distinguer cette espèce de la plupart des autres phanérogames marines. En effet, CAHET (1974) a comparé ce rapport pour les espèces constituant les herbiers du Golfe du Lion et mesure des valeurs supérieures à 1 pour *Ruppia maritima*, *Potamogeton pectinatus* et *Zostera marina*. En revanche, en ce qui concerne *Z. noltii*, il obtient une valeur de 0,43. D'après les différents auteurs cités dans le tableau 7, ce rapport est très variable selon les populations de *Z. marina* étudiées, mais la plupart du temps, il est supérieur à 1 (0,8 à 8,3).

Au cours de l'année, ce rapport varie entre des valeurs minimales observées de la fin de l'hiver au printemps et des maxima situés entre l'été et l'automne (Fig. 21). Pendant l'hiver, les valeurs sont relativement élevées. Cependant il est probable que les feuilles aient à cette époque une production réduite (sénescence, présence d'épiphytes, faible insolation), et qu'elles ne puissent de ce fait assurer les besoins en carbone de la plante. ZIMMERMAN *et al.* (1989) estiment qu'un stockage des carbohydrates a lieu pendant la période (printemps-été) où les populations se développent et qu'ils seront par la suite utilisés par les plantes pendant l'hiver.

#### 4.6. Reproduction sexuée

Au cours de l'année 1984, la floraison de *Zostera noltii* a débuté au mois de juin, lorsque la température de l'eau était comprise entre 15 et 20°C. La valeur de 15°C est classiquement citée dans la littérature comme induisant la floraison de *Z. marina* (SETCHELL, 1929; McROY, 1966, 1970). Cependant, de nombreux auteurs ont observé des floraisons en dessous de cette température (PHILLIPS, 1972; SILBERHORN *et al.*, 1983), suggérant que d'autres facteurs interviennent sur ces mécanismes. D'après JACOBS (1982), l'initiation de la reproduction sexuée est déterminée par l'augmentation des périodes d'insolation. A Arcachon, ce paramètre atteignait 200 heures lors de l'initiation de la floraison de *Z. noltii* ; cette valeur avait déjà été dépassée au mois d'avril (245 heures).

Dans le tableau 13 sont rassemblées les valeurs du pourcentage des pousses reproductrices, en nombre et en poids, ce second indice ayant été défini par HARRISSON (1979) sous le nom d'effort de reproduction sexuée (E.R.S.).

**Tableau 13:** Période et intensité de la reproduction dans les 7 herbiers étudiés.

Station	Période de présence des pousses reproductrices	% en densité des pousses reproductrices						% en biomasse des pousses reproductrices (E.R.S.)					
		6/06	28/06	4/08	7/09	15/10	23/12	6/06	28/06	4/08	7/09	15/10	23/12
B	juin-septembre	4,74	4,39	5,13	1,34			5,45	4,15	2,54	0,25		
L	juin-septembre	0,20	3,51	5,30	4,23			0,17	3,77	3,32	2,05		
K	juin-décembre	0,44	20,21	16,56	7,49	0,98	0,23	0,42	27	21,14	4,81	0,45	0,19
Q	juin-septembre	1,23	3,58	3,11	0,68			1,09	4,63	2,50	0,20		

Il est à remarquer que cet indice était particulièrement élevé à la station K (27 % au maximum), et il est probable qu'il en fut de même à la station P, dans laquelle on a mesuré un E.R.S. de 7 % au début du mois de juin, alors que dans les autres stations les valeurs ne dépassaient pas 4 à 5 %. ORTH *et al.* (1979) ont observé un E.R.S. élevé

(26 %) dans une partie d'herbier recouvert par un banc de sable en déplacement. Ils interprètent ces fortes proportions de fleurs comme une réponse à un stress. La plante, en produisant plus de fleurs, augmente les chances de développement et de survie de la population.

Si la floraison est une réponse à une perturbation, il apparaît anormal que la station Q ait un E.R.S. comparable aux herbiers plus protégés. Cependant, il faut considérer que, dans cette zone, la floraison se situe pendant une période où les pousses végétatives sont rapidement exportées de l'herbier. Il n'est donc pas exclu qu'un certain nombre de fleurs en soient arrachées peu après leur formation.

En tout cas, nous n'avons pas observé, comme HARRISSON (1979), une tendance à la diminution du nombre de fleurs dans les stations élevées du littoral. La croissance végétative de *Z. marina* étant plus limitée à ces niveaux, cet auteur attribue ce phénomène à une différence dans la quantité de substances transférées des pousses végétatives aux pousses reproductrices.

Comparativement aux rares données concernant la floraison de *Z. noltii* (JACOBS *et al.*, 1983; VERMAAT *et al.*, 1987), il semble que le pourcentage de pousses reproductrices par rapport à la population totale soit généralement plus faible dans les herbiers bien développés du Bassin d'Arcachon (4 à 5 %) que dans ceux du Pays-Bas (8 à 11 %).

## 5. CONCLUSION

GRIME (1974, 1977, 1979) a proposé une théorie concernant les stratégies adoptées par les végétaux face aux variations des conditions environnementales. Il définit deux catégories de facteurs externes limitant la biomasse des plantes :

- les contraintes ("stress"): ensemble des facteurs qui réduisent la production des plantes (diminution de l'éclairement, de l'eau, de l'apport en nutriments);
- les perturbations ("disturbance"): mécanismes qui limitent la biomasse de la plante en causant sa destruction partielle ou totale (tempêtes, broutage).

GRIME distingue, selon l'importance de ces facteurs, trois types de stratégies primaires, selon le modèle présenté dans le tableau 14, et définit également des stratégies secondaires, formes intermédiaires entre ces trois types.

**Tableau 15:** Quelques caractéristiques biologiques des végétaux en fonction de leur stratégie (d'après GRIME, 1979)

	Compétitive	Tolérante aux contraintes	Rudérale
Morphologie de la plante	Feuillage dense Expansion latérale importante des organes aériens et souterrains	Gamme étendue de formes de croissance	Faible stature Expansion latérale limitée
Forme de la feuille	Vigoureuse Souvent mésomorphique	Généralement petite ou coriace ou en forme d'épine	Variable Souvent mésomorphique
Détritus (litière)	Abondant Souvent persistant	Epars Parfois persistant	Epars Rarement persistant
Type biologique	Herbacées pérennes, arbustes et arbres	Lichens, herbacées pérennes, arbustes et arbres	Herbacées annuelles
Longévité des feuilles	Courte	Longue	Courte
Production de feuilles	Pics de production de feuilles coïncidant avec la (ou les) période(s) de productivité potentielle maximale	Persistance du feuillage Différents modèles de production	Courte période de production de feuilles pendant la période de productivité potentielle élevée
Phénologie de la floraison	Fleurs généralement produites pendant la période de productivité maximale	Pas de règle générale	Fleurs produites après la période temporairement favorable
Proportion de la production annuelle dévolue aux graines	Faible	Forte	Faible

**Tableau 14:** Stratégies primaires adoptées par les végétaux en fonction de l'intensité des contraintes et des perturbations environnementales (d'après GRIME, 1979).

	Faibles contraintes	Fortes contraintes
Faibles perturbations	Stratégie compétitive (C)	Stratégie stress tolérante (S)
Fortes perturbations	Stratégie rudérale (R)	Stratégie non viable

Ces stratégies déterminent des adaptations biologiques concernant notamment la morphologie des plantes, la durée de leur période de production et la quantité d'énergie allouée à la production de graines (Tableau 15).

De façon à mettre en relation les stratégies et le mode de développement des plantes, GRIME a mis au point un modèle triangulaire dans lequel les axes sont constitués par certaines caractéristiques des plantes, et qui permet d'attribuer à chaque espèce la stratégie qui la caractérise. De cette façon, JACOBS (1982) calcule que *Zostera noltii* se situe dans la zone des plantes "rudérales - stress-tolérantes", cependant que *Z. marina* est de type "compétiteur". Toutefois, cet auteur se réfère à une population de *Z. noltii* soumise à un broutage drastique pratiqué par le canard siffleur.

Si les facteurs de stress, liés principalement aux périodes d'émersion et aux variations spatiales de l'enrichissement en nutriments, concernent également les herbiers du Bassin d'Arcachon, la perturbation occasionnée par les oiseaux herbivores sur l'ensemble des herbiers du Bassin d'Arcachon est beaucoup moins importante (cf. chapitre IV). Les mécanismes qui interviennent sur la destruction de la plante sont ici principalement d'ordre hydrodynamique; l'intensité de ces phénomènes est variable selon les stations mais généralement assez limitée du fait de la situation protégée des herbiers dans la lagune.

Face à ces contraintes d'intensité variable, il apparaît, d'après nos observations, que les populations de *Z. noltii* déploient des stratégies différentes pour subsister dans des milieux qui lui sont plus ou moins favorables, et dans lesquels l'herbier est plus ou moins bien implanté. Ces différences apparaissent aussi bien au niveau de la morphologie des plantes qu'à celui de la phénologie de leur reproduction.

Ainsi, on peut remarquer, sur le tableau 15, que les populations que nous avons étudiées possèdent des caractéristiques qui rapprochent l'espèce de stratégies différentes. Nous avons pu observer, comme AIOI (1980) pour *Z. marina*, un type de population dans laquelle les individus sont nombreux mais peu développés individuellement

(herbiers sableux), alors que l'autre type de population présente des pousses moins nombreuses mais de taille plus élevée (sédiment vaseux), le développement des organes souterrains étant moins important dans le deuxième cas.

Cette plasticité phénotypique (que l'on peut considérer comme une solution tactique, JACQUARD, 1978), également observée chez *Z. marina*, permet sans doute à cette espèce de coloniser et de se maintenir dans des milieux intertidaux dont les conditions sont assez variées.

Il faut toutefois souligner que le Bassin d'Arcachon semble offrir à *Z. noltii* des conditions de développement excellentes (faible perturbation, facteurs de stress compensés par les phénomènes saisonniers de sédimentation). Son cycle de développement, caractérisé par une biomasse hivernale conséquente et un effort de reproduction sexuée généralement assez limité rapproche ces populations du groupe III défini par JACOBS (1984) pour *Z. marina*, groupe rassemblant les herbiers d'Alaska, du Danemark et de France, installés le plus souvent dans l'étage infra-littoral.

### III. CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA PRODUCTION

#### PRIMAIRE DANS LE BASSIN D'ARCACHON

Les lagunes côtières sont généralement considérées comme des zones dans lesquelles la production primaire est élevée, notamment grâce à la contribution des macrophytes qui se développent dans ces milieux.

Au-delà de cette appréciation générale, d'ailleurs relativisée par NIXON (1980, 1981a, b, 1982), un certain nombre de travaux ont permis de mettre en évidence la diversité des organismes impliqués dans cette production, et la complexité des processus qui régissent l'établissement du premier maillon des chaînes trophiques. En effet, il faut considérer que la synthèse de matière organique est non seulement le résultat de mécanismes différents (photosynthèse et chimiosynthèse), mais également que ces mécanismes font intervenir plusieurs composantes de l'écosystème : les bactéries et les différents types de végétaux (phanérogames, macro- et microalgues pélagiques et benthiques). Même lorsqu'on ne considère que le carbone fixé par les voies photosynthétiques, il est parfois délicat de distinguer les contributions respectives des micro-algues et des micro-organismes bactériens (FRISONI, 1984). A cet égard, les travaux de CAUMETTE (1987) ont montré que les bactéries phototrophes peuvent assurer jusqu'à 35 % de la production photosynthétique dans les eaux d'une lagune.

De plus, dans la colonne d'eau, une partie du carbone synthétisé par les végétaux est excrétée et utilisée par les micro-organismes qui constituent le premier maillon de la "boucle microbienne" mise en évidence par AZAM *et al.* (1983). Cette problématique est à la base d'une partie des critiques formulées par FENCHEL (1987) à l'égard de la méthode au  $^{14}\text{C}$ , couramment utilisée pour calculer la production algale.

L'ensemble de ces observations fait apparaître la difficulté d'appréhender dans son ensemble la production primaire d'un écosystème. Les estimations réunies dans ce chapitre ne représentent donc qu'une contribution à cette quantification, à l'intérieur de laquelle la production de *Zostera noltii* a fait l'objet d'un intérêt particulier.

Dans un second temps, les autres compartiments végétaux aquatiques du système lagunaire ont été recensés et, lorsque cela était possible, leur contribution à la production primaire a été quantifiée.

## A. PRODUCTION DES POPULATIONS DE *ZOSTERA NOLTII*

### 1. PRODUCTION EPIGEE

Il a longtemps été admis que la production épigée annuelle des phanérogames pouvait être estimée en multipliant par deux leur biomasse maximale, généralement observée à la fin de l'été (PETERSEN, 1918; ODUM *et al.*, 1973). Les mesures de la croissance de *Zostera marina*, réalisées à l'aide d'une méthode mise au point par ZIEMAN (1968), ont montré que l'emploi de ce facteur amenait à sous-estimer la production de cette espèce. En effet, les calculs réalisés à partir du marquage des feuilles montrent généralement que la production annuelle atteint de 4 à 6 fois la biomasse la plus élevée observée pendant l'année (rapport sensiblement égal à celui mesuré pour *Posidonia oceanica* en eaux peu profondes (OTT, 1980)).

Néanmoins VERHAGEN et NIENHUIS (1983) ont mis en évidence les différences qui apparaissent dans les résultats de production, selon la méthode de calcul employée. La plupart des valeurs de production citées dans la littérature sont exprimées en terme de biomasse produite par pousse (méthode A), plutôt qu'en biomasse produite par unité de biomasse de pousse (méthode B). Ces auteurs estiment qu'en utilisant cette dernière, on se dégage des différences pondérales existant entre les pousses d'une même population.

La comparaison des deux méthodes sur le même herbier de *Z. marina* du Lac Grevelingen à 3 ans d'intervalle révèle en effet des différences importantes :

- Méthode A : 649 g AFDW.m<sup>-2</sup> (soit environ 6 fois la biomasse épigée maximale).
- Méthode B : 274 g AFDW.m<sup>-2</sup> (un peu plus de deux fois cette biomasse).

La technique de ZIEMAN (1968) s'avère difficile à appliquer à *Zostera noltii*, dont les feuilles sont étroites et souvent partiellement envasées. Elle a cependant été utilisée par VERMAAT *et al.* (1987) qui ont ainsi calculé la production de cette espèce dans un herbier des Pays-Bas. Ces auteurs ont mesuré entre les mois de juin et septembre une production de **166 g PS.m<sup>-2</sup>**, tandis que la biomasse avait augmenté de **81 g PS.m<sup>-2</sup>**; **49 %** de la matière produite a été exportée, suite aux phénomènes de défoliation. En extrapolant à partir de leurs données les valeurs de production des mois de mai et d'octobre, et en considérant une faible croissance hivernale (6 g PS.m<sup>-2</sup> mois<sup>-1</sup>), ils ont estimé **la production annuelle à 283 g PS.m<sup>-2</sup>**, soit à peu près 3 fois la biomasse maximale observée en août.

**Tableau 16:** Variations numériques des paramètres phytobiotiques dans les 4 herbiers échantillonnés mensuellement.

$\Delta T$	Station B				Station L				Station Q				Station K			
	$\Delta N$	$\Delta H$	$\Delta BE$	$\Delta BH$	$\Delta N$	$\Delta H$	$\Delta BE$	$\Delta BH$	$\Delta N$	$\Delta H$	$\Delta BE$	$\Delta BH$	$\Delta N$	$\Delta H$	$\Delta BE$	$\Delta BH$
11/84-01/85	-1850	-4,8	-44,8	-36,26	+2901	-5	+11,7	-52,57					+2250	-2,1	-21,7	-59,5
01-02	+ 844	-1,5	+17,1	+75,8	-3004	+0,6	-3,9	+84,26	- 770	+1,1	+8,1	+52,27	-1214	+1	-1,3	-3,5
02-03	+ 843	-1,8	+1,8	+1,1					+ 2354	-1,5	+7,4	-45,89	+3522	-0,7	+4,8	+55,8
03-04	+3004	-4,7	+8,3	+3,1	+9131	-5,7	-8,4	+10,34	+ 1007	-1,7	-6,1	+3,23	-1169	-0,8	+9,1	+9,8
04-6/06	+1036	-0,3	+12,2	-9,2	+3863	-0,1	+9,5	+23,0	+10286	-2,2	+23,7	+9,4	+2871	+0,6	+13,6	+29,2
6/06-28/06	+ 769	+0,7	-4,0	-16,8	+ 244	+7,1	+70,9	+2,3	- 3848	+1,1	-19,2	+40,7	+ 237	+1,5	+3,1	-23,2
28/06-08	+1702	+5,1	+43,9	-41,5	-4728	+1,4	+8,0	-16,5	- 4914	+5	+26,2	-77,5	- 725	-1,8	-5,4	-7,1
08-09	-1036	+1,9	-35,0	+41,8	-4115	+3,9	-0,1	-118,6	- 2960	+4,5	+18,2	-33,0	+ 59	+1,1	+5,9	-36,9
09-10	-2619	+0,8	+21,9	-18,4	-4188	+1,7	-55,8	+45,6	- 4365	+1,2	-47,9	-56,0	-2190	+4,3	+8,6	+28,1
10-11	+ 163	-0,8	-23,5	+0,7					+ 400	+1,7	+5,2	+56,6				
11-12	-2872	+1,5	-26,5	-52,6	+5372	-3,5	-3,0	-39,2	+ 15	-1,5	-20,4	-38,0	-1169	+1,3	+1,5	-22,7
12-01/85	+ 74	-2,4	-29,7	-13,5	-1672	+3,2	+25,6	-13,72	- 932	+2,7	+5,0	-11,1	- 218	+1,2	+8,2	-9,6

$\Delta X = X_{t+1} - X_t$ . T = temps, N = densité des pousses ( $n \cdot m^{-2}$ ), H = Hauteur moyenne (cm), BE = biomasse épigée ( $g \text{ PS} \cdot m^{-2}$ ), BH = Biomasse hypogée ( $g \text{ PS} \cdot m^{-2}$ ).

Dans le Bassin d'Arcachon, cette croissance hivernale est mise en évidence dans le tableau 16. Pendant les mois les plus froids, même lorsque la biomasse épigée diminue, soit les densités augmentent, soit la longueur des feuilles s'accroît.

Dans les stations B, L, Q, herbiers homogènes échantillonnés mensuellement, le gain brut annuel de biomasse épigée est compris entre **94 et 114 g PS.m<sup>-2</sup>**, chiffres à peu près équivalents à la biomasse maximale moyenne des 7 stations échantillonnées : **112 g PS.m<sup>-2</sup>**.

Sur la base des calculs de VERMAAT *et al.* (1987) (environ 50 % de matière produite exportée et production annuelle égale à 3 fois la biomasse maximale), nous avons estimé que la production épigée de *Z. noltii* dans les herbiers de la Baie est comprise entre 2 et 3 fois 112 g PS.m<sup>-2</sup>, soit de **224 à 336 g PS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**.

## 2. PRODUCTION HYPOGEE

La production des rhizomes de *Zostera marina* est calculée en multipliant le nombre de feuilles formées pendant une certaine période par la biomasse moyenne d'un internœud de rhizome. En effet, la production d'une nouvelle feuille correspond à la formation d'un internœud sur la tige souterraine (SAND JENSEN, 1975).

Les auteurs qui ont utilisé cette approximation calculent une valeur de production hypogée annuelle correspondant en moyenne à 2,2 fois l'accroissement de biomasse.

VERMAAT *et al.* (1987) estiment que cette méthode n'est pas applicable à la population de *Z. noltii* qu'ils étudient. En effet, d'après ces auteurs, pendant la période de multiplication rapide des pousses, une certaine partie des internœuds n'est pas encore allongée, alors que les feuilles sont déjà présentes. Cette méthode engendrerait de ce fait une surestimation de la production hypogée. Toutefois, comme chez *Z. marina*, la croissance et la dégénérescence des organes souterrains de *Z. noltii* sont parfois concomitants, ainsi que l'indique, à certaines périodes, la faible élévation (ou la diminution) de biomasse des parties souterraines, alors que les densités augmentent (Tableau 16).

Pour ces raisons, afin d'estimer la production hypogée de *Z. noltii* dans la Baie, nous avons choisi de multiplier l'accroissement brut des biomasses souterraines par des facteurs un peu moins élevés que celui qui caractérise *Z. marina* (2,2), soit **1,5 à 2**.

Tableau 17: Production totale des populations de *Z. noltii* dans le Bassin d'Arcachon.

	Feuilles	Rhizomes et racines	Total
Surface d'herbier (ha)	7014		
Production moyenne (g PS.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup> )	224-336	215-287	439-623
Production totale (tonnes PS.an <sup>-1</sup> )	15711-23567	15080-20130	30791-43697
% Carbone par rapport au poids sec	33	24,5	
Production moyenne (g C.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup> )	74-111	53-70	127-181
Production moyenne (g C.m <sup>-2</sup> .jour <sup>-1</sup> )	0,20-0,30	0,14-0,19	0,34-0,49
Production totale (tonnes C.an <sup>-1</sup> )	5185-7777	3695-4932	8880-12709

Tableau 18: Production des populations de zostères (*Z. marina* et *Z. noltii*) dans différentes localités.

Localité	Espèce	Production			Auteur
		g PS.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>	g C.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>	g C.m <sup>-2</sup> .j <sup>-1</sup>	
ALASKA	<i>Z. marina</i>			8	McROY (1966)
DANEMARK Vellerup Vig	"	856 (feuilles) 241 (rhizomes)	328 87	0,9-3,2 0,5	SAND-JENSEN(1975)
Hvidore	"	1420 (feuilles) 784 (rhizomes)	554 260	1,52 0,71	WIUM-ANDERSEN & BORUM (1984)
PAYS BAS Lac Grevelingen	"	649 (feuilles) 108 (rhizomes)	207,5 27,4	0,56 0,08	NIENHUIS & DE BREE (1980)
Lac Grevelingen	<i>Z. noltii</i>	284 (feuilles)			VERMAAT <i>et al.</i> (1987)
FRANCE Roscoff	<i>Z. marina</i>	1116 (feuilles) 392 (rhizomes)	389 183	1,07 0,50	JACOBS (1979)
Bassin d'Arcachon	<i>Z. noltii</i>	224-336 (feuilles) 215-287 (rhizomes)	74-111 53-70	0,20-0,30 0,14-0,19	Présente étude

Ces calculs ont été réalisés à partir des données des quatre stations échantillonnées mensuellement, de janvier 1984 à janvier 1985. La moyenne de l'accroissement de biomasse dans ces quatre stations s'élevant à 143,5 g PS.m<sup>-2</sup>, la production annuelle des organes souterrains serait comprise entre **215 et 287 g PS.m<sup>-2</sup>**.

### 3. PRODUCTION TOTALE

La production totale des herbiers de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon (Tableau 17) est comprise entre **439 et 623 g PS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**. Le facteur de conversion du poids sec en carbone s'élève à 33% dans le cas des feuilles (valeur moyenne entre les dosages de BONJOUR et CARRUESCO (1986) et de ceux qui ont été réalisés au cours de cette étude), et à 23,5% pour les organes souterrains.

En terme de carbone, cette production est donc comprise entre **127 et 181 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**, chiffres qui situent ces milieux en position moyenne dans la gamme de productivité des herbiers de l'Atlantique Nord : **60-340 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>** (MANN, 1972).

Ces valeurs sont néanmoins relativement faibles par rapport aux productions mesurées pour *Zostera marina* (**200 à 800 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**) (Tabl. 18) ou *Posidonia oceanica* (jusqu'à **1000 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>** : OTT, 1980).

Toutefois, il est également nécessaire de considérer l'étendue des herbiers afin de raisonner en terme de quantité totale de matière végétale produite dans les milieux où ils se développent. Dans le lac Grevelingen, les zostères recouvrent **2764 ha** sur une surface totale de 10800 ha (NIENHUIS et DE BREE, 1980). Dans le Morbihan, les herbiers colonisent **2000 ha** sur l'étendue du Golfe qui totalise 11500 ha (DENIS, 1980). Les prairies mixtes de *Zostera* et *Ruppia* dans les baies espagnoles de Fangar et des Alfaques s'étendent sur des surfaces également assez faibles : respectivement **256 ha/986 ha** et **86 ha/5600 ha** (PEREZ et CAMP, 1986). Les herbiers de Roscoff, cités par JACOBS (1979) comme les plus étendus de la côte bretonne, ne couvrent pour leur part que **1270 ha**. Dans la Mer des Wadden, les herbiers de zostères (*Zostera marina* et *Z. noltii*) ont considérablement régressé depuis 1930 et ne recouvrent plus aujourd'hui que **500 ha** (POLDERMAN et DEN HARTOG, 1975).

Les herbiers de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon sont, par rapport à ces prairies, particulièrement développés (**7014 ha**). Une telle étendue leur permet, malgré une productivité assez faible, d'élaborer une quantité de matière végétale importante : **8880 à 12709 t C.an<sup>-1</sup>** (Tabl. 17), soit, par exemple, de 1,4 à 2 fois plus que *Zostera marina* dans le Lac Grevelingen, et de 1,2 à 1,7 fois plus que les herbiers de Roscoff.

## B. PRODUCTION DES AUTRES COMPARTIMENTS VEGETAUX DE L'ECOSYSTEME

Ces données sont issues de la compilation de travaux concernant certaines composantes de la production végétale dans le Bassin d'Arcachon. Dans certains cas, une évaluation de la quantité de matière élaborée annuellement a été possible. Ces valeurs sont rapportées dans ce chapitre.

### 1. *ZOSTERA MARINA*

Les herbiers de *Zostera marina* occupent une superficie d'environ **400 ha** dans la zone infratidale (chapitre. I.1).

Malgré l'absence de données concernant le développement de cette espèce dans le Bassin d'Arcachon, il semble possible d'estimer la production de ces herbiers en utilisant les valeurs calculées à Roscoff par JACOBS (1979) (Tableau 18). La production de *Z. marina*, s'élèverait environ à **2336 t C.an<sup>-1</sup>**, soit 1557 tonnes de gaines et de feuilles et 779 tonnes de rhizomes et de racines. Cette production est apparemment peu ou pas exportée de la Baie.

### 2. ALGUES EPIPHYTES DES ZOSTERES

Outre la production de matière végétale attribuable aux zostères elles-mêmes, il faut également signaler la participation de la flore épiphyte qui se développe sur les phanérogames.

Comme un certain nombre de travaux l'ont montré, des rapports étroits unissent ces algues à leurs plantes-hôtes, notamment grâce au transfert ionique ( $\text{PO}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{HCO}_3$ ) des zostères vers leurs épiphytes (HARLIN, 1971; McROY et GOERING, 1974). En revanche, la présence de ces algues à la surface des feuilles, en jouant le rôle d'écran à la surface des feuilles, provoque une réduction de la photosynthèse des phanérogames.

Dans les herbiers du Bassin d'Arcachon, les feuilles de *Zostera marina* servent de support à un certain nombre de macroalgues (notamment *Acrochaetium* sp., *Melobesia lejolissii* et *Enteromorpha clathrata*), tandis que la flore épiphyte de *Z. noltii* est principalement composée de diatomées (PARRIAUD, 1975 et obs. pers.). Le mucus sécrété par ces dernières piège d'ailleurs les particules en suspension, favorisant leur accumulation à la surface des feuilles pendant la période où celles-ci se renouvellent peu.

D'après la littérature, la productivité des épiphytes est aussi élevée que celle des phanérogames qui les supportent (PENHALE, 1977; KITTING, 1984). Dans le cas de *Z. marina*, ils contribuent en moyenne à 1/5 de la production du complexe **Plante-hôte + épiphytes** (PENHALE, 1977; KITTING, 1984). Sur cette base, on peut estimer à environ **390 t C.an<sup>-1</sup>** la production des épiphytes de *Z. marina* dans le Bassin d'Arcachon.

Il est, en revanche, difficile d'avancer une estimation en ce qui concerne les épiphytes de *Z. noltii*. Du fait de leur plus faible biomasse et du caractère temporaire de leur présence sur les feuilles (cf. chapitre II.4.2), il est probable que leur contribution à la production des herbiers est moindre que ce qui est observé dans le cas des zostères infratidales.

### 3. MACROPHYTOBENTHOS

Une étude exhaustive de la végétation aquatique du Bassin d'Arcachon a été réalisée par PARRIAUD (1975). Cet auteur met en évidence dans ce milieu la prépondérance des chlorophycées, et notamment des Ulvales qui sont à la fois très diversifiées et très abondantes. Cette situation s'est encore renforcée depuis quelques années du fait de la prolifération estivale d'*Enteromorpha clathrata*, espèce à laquelle a succédé, durant le printemps et l'été 1990, une ulve dont l'espèce n'a pas encore été déterminée.

La quantification de cette production pose des problèmes de méthodologie, liés notamment à la localisation de ces algues. En effet, *E. clathrata* se développe le plus souvent au niveau des herbiers (inter- et infratidaux). Du fait de la similitude de couleur entre les entéromorphes et les zostères, la cartographie des algues par photographie aérienne s'avère délicate. D'autre part, ces ulvacées sont facilement arrachées au substrat par les courants et constituent alors des nappes plus ou moins diffuses qui se déplacent dans les masses d'eau et sédimentent sur l'estran ou au fond des chenaux.

Dans les prochaines années, un plan d'échantillonnage adapté à ces particularités, devra être mis au point afin d'estimer la production de ce compartiment.

### 4. PHYTOPLANCTON

La répartition spatio-temporelle du phytoplancton dans le Bassin d'Arcachon a été étudiée par GUILLOCHEAU (1988). Cet auteur a notamment calculé la production de ces algues, utilisant à cet effet la méthode du <sup>14</sup>C. Ces mesures révèlent des valeurs de

Tableau 19: Production des populations phytoplanctoniques dans différentes localités.

Localité	Production phytoplanctonique g C.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>	Auteur
USA Izembek Lagoon, Alaska	20	BARSDATE <i>et al.</i> (1974)
Charlestown Pound, Rhode Island	20	NIXON et LEE (1981)
Hempstead Bay, Long Island	200	UDELLE <i>et al.</i> (1969)
Apalachicola Bay, Floride	360	ESTABROOK (1973)
PAYS-BAS Mer des Wadden	65	CADEE et HEGEMAN (1974)
Lac Grevelingen	60-225	VEGTER et DE VISSCHER (1984)
FRANCE - Méditerranée		
Etang de Thau	204	FRISONI (1984)
Etang de Mauguio	288	FRISONI (1984)
Etang d'Urbino	297	FRISONI (1984)
Etang de Diana	183	FRISONI (1984)
- Atlantique		
Baie de Morlaix	314	WAFAR (1981)
Baie de Brest	280	GUEGINER et TREGUER (1984)
Bassin d'Arcachon	30,8	d'après GUILLOCHEAU (1988)
Rang de production mondiale	50-300	CHARPY-ROUBAUD et SOURNIA (1980)

production comprises entre 4 (janvier) et 67 (mai)  $\text{mg C.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$ , soit une moyenne annuelle de **21  $\text{mg C.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$** .

Les données concernant la production primaire dans le Golfe de Gascogne sont assez rares. A notre connaissance, une seule étude décrit le cycle saisonnier de ce paramètre dans les eaux superficielles de la partie espagnole du Golfe (fonds de 100 m). Les travaux de FLOS (1982) mettent en évidence deux périodes de production maximale (début mars et juillet) pendant lesquelles les valeurs sont comprises entre **50 et 60 (exceptionnellement 207)  $\text{mg C.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$** , les minima étant compris entre 6 et 8  $\text{mg C.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$ .

D'autres mesures ponctuelles, réalisées au mois de juillet font état d'une production de **8 à 25  $\text{mg C.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$**  dans les eaux de surface au large du Cap Ferret (LABORDE, comm. pers.), et de **5 à 20  $\text{mg C.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$** , dans les eaux superficielles du Gouf de Capbreton (URRUTIA *et al.*, 1988).

Les populations phytoplanctoniques du Bassin d'Arcachon présentent donc des valeurs de production à peu près comparables à ce qui est observé au large de la Côte Basque. Cette similarité s'applique également aux concentrations en chlorophylle a, variant entre 0,5 et 12,7  $\text{mg.m}^{-3}$  (moyenne entre 6 stations réparties dans la Baie) dans le Bassin d'Arcachon et entre (< 1) et 9  $\text{mg.m}^{-3}$  dans une station située au large de St-Sébastien (FLOS, 1982).

Les mesures de chlorophylle a réalisées par GUILLOCHEAU (1988) en différents points de la baie, ou à différents stades de marée sur une même station, ne montrent pas d'augmentation significative de ce paramètre dans les eaux les plus internes du Bassin.

Ces mesures indiquent que la capacité photosynthétique du phytoplancton qui peuple les différentes masses d'eau de la baie (y compris les plus externes, c'est-à-dire les eaux océaniques qui pénètrent dans le Bassin pendant le flot) est sensiblement équivalente.

Ces observations ne sont pas en contradiction avec l'existence d'une production phytoplanctonique spécifique aux zones les plus continentales de la Baie. En effet, GUILLOCHEAU (1988) a mis en évidence un peuplement "interne", constitué d'espèces benthiques et à tendance estuarienne, qui développent une biomasse importante pendant certaines périodes de l'année. Toutefois, ces peuplements sont moins efficaces, du point de vue photosynthétique, que ceux qui colonisent les masses d'eau plus souvent renouvelées, comme en témoigne la proportion de chlorophylle active plus élevée chez ces derniers.

Cette situation distingue le Bassin d'Arcachon du site ostréicole le plus proche : Marennes-Oléron dans lequel, d'après HERAL *et al.* (1983), les principaux apports de chlorophylle proviennent de l'amont des estuaires (Charente et Seudre).

Afin de calculer la production totale annuelle du phytoplancton, nous avons été amenés à mesurer le volume moyen des masses d'eau contenues dans le Bassin d'Arcachon. Le détail de ces calculs est présenté dans l'annexe II. Ce volume s'élève à  $460.10^6 \text{m}^3$ . Si l'on considère que l'ensemble de cette masse d'eau est productive (faibles profondeurs, teneurs en matières en suspension peu élevées), la quantité de carbone phytoplanctonique produite annuellement s'élève à **3540,5 t**.

La plupart des valeurs de production étant exprimées par rapport à la surface d'une colonne d'eau, nous avons ramené cette quantité à la superficie immergée par ce volume moyen, soit  $115 \text{ km}^2$ . De cette façon, la production phytoplanctonique dans le Bassin d'Arcachon est estimée à **30,8 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**.

Cette valeur situe les eaux du Bassin d'Arcachon en position faiblement productrice par rapport à la majorité des baies et lagunes citées dans le Tableau 19. Toutefois, ce phénomène est en partie relatif à la faible hauteur d'eau moyenne dans la Baie. D'autre part, il faut considérer que la production phytoplanctonique, dont l'intensité est en grande partie déterminée par des blooms de durée parfois assez courte, est apparemment très variable selon les années. Ainsi, VEGTER et DE VISSCHER (1984) ont observé des valeurs variant entre 88 et 385 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> sur la même station du Lac Grevelingen, en l'espace de 5 ans.

## 5. MICROPHYTOBENTHOS

La production du compartiment microphytobenthique en zone intertidale a été calculée par ESCARAVAGE (1989), à partir des données recueillies en 1986-87 dans le Bassin d'Arcachon (GIS, Annexe III).

Ces calculs ont été réalisés à partir des concentrations en chlorophylle a dans le sédiment; en effet, un certain nombre de travaux ont permis de mettre en évidence une relation entre ce paramètre et la production du microphytobenthos (COLJIN et DE JONGE, 1984).

La relation formulée par BODIN *et al.* (1984) : **production (g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>) = 5.Chl a (µg.g<sup>-1</sup>)** a permis d'obtenir les résultats réunis dans le Tableau 20.

**Tableau 21:** Production des populations microphytobenthiques dans différentes localités.

Localité	Production microphytobenthique g C.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>	Auteur
CANADA Pecks Cove	48	SCHWINGHAMER <i>et al.</i> (1986)
USA Estuaire du North-Inlet	24-80	MONTAGNA (1984)
GRANDE-BRETAGNE Estuaire de l'Ythan	31	LEACH (1970)
PAYS-BAS Mer de Wadden Mer de Wadden (Balgzand) Lac Grevelingen Estuaire du Ems Dollard	58-170 29-188 32-35 36-81	CADEE et HEGEMAN (1974) CADEE et HEGEMAN (1977) NIENHUIS et DE BREE (1984) B.O.E.D.E. (1985)
FRANCE Bassin d'Arcachon	17-182	d'après ESCARAVAGE (1989)
Rang de production mondiale	20-300	CHARPY-ROUBAUD et SOURNIA (1980)

**Tableau 20:** Valeur moyenne annuelle de la concentration en chlorophylle a ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) dans le sédiment de stations intertidales du Bassin d'Arcachon (voir Fig.1 et Annexe III), et estimation de la production ( $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ ) du microphytobenthos.

Milieu	Station	Chl a ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ )	Production ( $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ )
Plages de sable semi-abritées	CFS	$7,03 \pm 3,53$	17 - 53
	EIS	$5,98 \pm 1,59$	22 - 38
Parcs à huîtres	CFPa	$19,65 \pm 4,35$	77 - 120
	EIPa	$14,52 \pm 6,00$	43 - 103
	NIPa	$28,33 \pm 8,00$	102 - 182
Herbiers de <i>Z. noltii</i>	EIHe	$12,62 \pm 8,84$	19 - 107
	NIHe	$23,62 \pm 9,03$	73 - 163

Les concentrations en chlorophylle mesurées dans les 2 ou 3 stations situées dans un même type de milieu sont souvent assez peu homogènes, notamment en ce qui concerne les parcs à huîtres et les herbiers. Toutefois, ces différences reflètent la variabilité des conditions d'hydrodynamisme et de sédimentation auxquelles sont soumises les différentes zones de la baie. Pour cette raison, il semble envisageable d'établir une moyenne des limites de production pour chaque type de milieu échantillonné.

Plages de sable semi-abritées :  $19,5 - 45,5 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$

Parcs à huîtres :  $74 - 135 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$

Herbiers de *Z. noltii* :  $46 - 135 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$

Le microphytobenthos des zones intertidales du Bassin d'Arcachon présente une production moyenne par rapport aux limites des valeurs mondiales rassemblées par CHARPY-ROUBAUD et SOURNIA (1990) :  $20 \text{ à } 300 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ , et assez comparable aux données concernant les sédiments côtiers des Pays-Bas (Tableau 21). Le calcul de la production totale du microphytobenthos dans la baie nécessite d'adjoindre à ces valeurs des estimations concernant le reste de la zone intertidale (bancs de sable dunaire) ainsi que les chenaux sous-tidaux. Par rapport aux plages semi-abritées, les bancs de sable dunaire sont caractérisés par une moindre teneur en carbone organique particulière (BONJOUR, 1985). La relation positive entre ce paramètre et la production primaire du microphytobenthos démontrée par CADEE et HEGEMAN (1977) dans la Mer des Wadden permet de considérer que ce compartiment est donc moins productif au

niveau des bancs de sable. Pour cette raison, une fourchette de  $10$  à  $20 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  a été utilisée afin d'estimer la production de ce type de milieu.

Le fond des chenaux est en majorité constitué également de sables dunaires (BOUCHET, 1968). En position subtidale, ces sédiments bénéficient d'un éclaircissement moins important, ce qui justifie qu'on leur attribue une capacité productive plus faible. La production du microphytobenthos dans les chenaux a été estimée à  $10 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ , valeur également utilisée par NIENHUIS et DE BREE (1984) pour la zone infratidale du Lac Grevelingen.

Connaissant la surface occupée par ces différents milieux, on peut estimer la quantité de carbone microphytobenthique produit annuellement dans le Bassin d'Arcachon.

**Tableau 22:** Estimation de la production totale (tonnes  $\text{C.an}^{-1}$ ) du microphytobenthos dans le Bassin d'Arcachon.

Milieu	Superficie (ha)	Production tonnes $\text{C.an}^{-1}$
Plages de sable semi-abritées	2156	422 - 980
Parcs à huîtres	930	688 - 1255
Herbiers de <i>Z. noltii</i>	7014	3226 - 9469
Bancs de sable dunaire	780	78 - 156
Chenaux subtidaux	4120	412
Total	15400	4926 - 12268

Ces calculs ne permettent d'obtenir qu'une approximation très grossière de la production de ce compartiment, comprise entre **4926** et **12268 t  $\text{C.an}^{-1}$** , soit en moyenne de **32** à **79,7 g  $\text{C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$**  pour l'ensemble de la baie. Une série de mesures systématiques s'avérerait nécessaire, intégrant les différences sédimentaires et le niveau tidal des stations échantillonnées.

## CONCLUSION

La synthèse de ces approximations est présentée dans le tableau 23 dans lequel elles sont, pour indication, mises en parallèle avec les données concernant le lac Grevelingen.

**Tableau 23:** Total de la production (tonnes C.an<sup>-1</sup>) assurée par trois compartiments primaires, dans le lac Grevelingen (108 km<sup>2</sup>) et dans le Bassin d'Arcachon (155 km<sup>2</sup>).

	Production primaire (tonnes C.an <sup>-1</sup> )	
	Bassin d'Arcachon	Lac Grevelingen
Phytoplancton	3540,5	6480-24300
Microphytobenthos	4848-12116	3456-3780
Zostères	8880-12709	6495
Total	17268,5-27365,5	16431-37574

Nos résultats, dérivés de méthodes de calcul différentes et en partie basées sur des estimations, sont à considérer avec prudence par rapport au suivi prolongé et régulier de la production dans ce lac salé.

La précision de cette estimation est peu satisfaisante, d'autant plus qu'elle ne recouvre pas, au contraire des résultats du Lac Grevelingen, les variations annuelles de la production primaire. Il est d'ailleurs remarquable d'observer que ces fluctuations semblent en grande partie déterminées par le développement du compartiment phytoplanctonique, comme l'indique, de la même façon, la variabilité annuelle des concentrations en chlorophylle a dans l'eau des milieux échantillonnés durant plusieurs années. La difficulté d'appréhender les phénomènes de "blooms", souvent très localisés, survenant à l'intérieur d'un écosystème côtier explique peut être en partie cet état de fait.

Malgré ces limitations, également applicables au cas du Bassin d'Arcachon, il semble possible de convenir que le compartiment végétal benthique est ici plus productif que les organismes phytoplanctoniques, et ceci d'autant plus que cette estimation ne prend en compte ni les macroalgues (notamment les ulvacées) dont le développement printanier et estival est conséquent, ni la flore épiphyte de *Z. noltii*.

En effet, une part de **80 à 90 %** des **20 à 30.000 tonnes** du carbone produit annuellement par ces végétaux serait ici assurée par les microalgues benthiques et les zostères, dont plus de la moitié par ces dernières.

Cette situation rapproche le Bassin d'Arcachon de certaines lagunes nord-américaines peu profondes (Charlestown Pond, Izembek lagoon, Core-Bogue Sounds) dans lesquelles la faible production phytoplanctonique est suppléée par le développement des macrophytes et de la microflore benthique (NIXON, 1982).

Il est nécessaire de signaler qu'une partie de cette production est exportée vers l'océan par les courants de jusant et ne sera donc pas utilisée ou recyclée à l'intérieur de la baie. Ce transport concerne non seulement le phytoplancton, soumis au déplacement du volume d'eau oscillant, mais également une proportion difficilement quantifiable des feuilles de zostères détachées des pousses. Sur le plateau continental, elles sont parfois récoltées en abondance par les filets des pêcheurs et sédimentent sur les fonds, comme l'atteste la carte des fonds du Golfe de Gascogne dressée par BOUCHET et CORNET (1976), et les observations de SORBE (comm. pers.) dans le canyon du Cap-Ferret.

Ce type d'exportation concerne dans certains cas une part importante de la production macrophytique : 30 à 40 % d'après les estimations de DAY *et al.* (1973) dans une baie de Louisiane, et de ZIEMAN *et al.* (1979) dans la Tague Bay, aux U.S.A..

**IV. RECYCLAGE DE LA MATIERE ORGANIQUE VEGETALE :**  
**CONSOMMATION ET DEGRADATION DE *ZOSTERA NOLTII***  
**DANS LE BASSIN D'ARCACHON**

La plupart des auteurs s'accordent sur le fait que les phanérogames marines vivantes sont rarement consommées par les invertébrés herbivores, ceux-ci montrant une préférence pour les algues épiphytes ou benthiques (micro et macrophytobenthos).

Ces plantes présentent en effet une proportion importante de fibres cellulosiques qui ne peuvent être digérées par la plupart des invertébrés, du fait de l'absence de carbohydrases dans leur tube digestif (KRISTENSEN, 1972). De plus, elles contiennent de faibles teneurs en azote comparativement aux algues.

D'autre part, les travaux de VALIELA *et al.*, 1979, HARRISSON et CHAN (1980) et HARRISSON (1982) ont montré que les acides phénoliques contenus dans les plantes fraîches (*Zostera marina*, *Spartina alterniflora*) peuvent inhiber le broutage des feuilles par les Amphipodes.

Au sein de la macrofaune invertébrée associée à *Zostera noltii*, l'Isopode *Idotea chelipes* est, d'après NIENHUIS et VAN IERLAND (1978), la seule espèce qui consomme en quantités significatives les feuilles de ces plantes. NIENHUIS et GROENENDIJK (1986) trouvent en effet une forte proportion de fragments de zostères dans les pelotes fécales des idiotées. D'après GROENENDIJK (1984), la consommation de cet isopode atteint de 76 à 94 mg P.S. de zostères par g P.S. de zostères, à des températures variant entre 9 et 18°C. Néanmoins, dans le cas de cet invertébré comme dans celui des autres espèces qui consomment les épibiontes des feuilles (*Gibbula* sp, DAY (1967), *Amphitoe vaillanti*, *Gammarus locusta*, *Dexamine spinosa*, GREZE (1968), *Gammarus oceanicus*, HARRISSON (1977)), on peut se demander si la consommation du support des épiphytes n'est pas un processus secondaire lié à ce type de nutrition.

En revanche, un certain nombre de vertébrés se nourrissent, parfois exclusivement, de phanérogames marines. Ces espèces sont répertoriées dans un article de McROY et HELFERICH (1980); ce groupe est composé de poissons, d'oiseaux, de tortues, ainsi que de deux mammifères (*Dugong dugong*, *Trichechus manatus*). Sous nos latitudes,

**Tableau 24:** Biomasses (kg PS.m<sup>-2</sup>) des débris de feuilles de *Z. noltii* dans le sédiment de 5 stations intertidales du Bassin d'Arcachon (voir Fig. 1 et Annexe III).

	Cap Ferret		Est Ile aux Oiseaux		Nord Ile aux Oiseaux
	Sable (CFS)	Parc à huîtres (CFPa)	Sable (EIS)	Parc à huîtres (EIPa)	Parc à huîtres (NIPa)
Zostères Poids sec moyen annuel (kg.m <sup>-2</sup> )	1,7	2,9	0,5	5,1	9,7

seules certaines espèces d'oiseaux herbivores (Cygnes, Foulques, Canards et Oies) consomment les zostères.

Dans la **première partie** de ce chapitre, nous avons, pour cette raison, tenté de préciser l'**impact sur l'herbier de *Zostera noltii*** de l'une de ces espèces : la **Bernache cravant**, petite oie particulièrement abondante dans le Bassin d'Arcachon.

La consommation directe de ces plantes excède toutefois rarement 5 % de leur production annuelle (McROY, 1970; MANN, 1972; NIENHUIS et GROENENDIJK, 1986). Pour cette raison, du point de vue trophique, c'est sous forme de détritus que les phanérogames et, en général, les végétaux marins, jouent un rôle dans l'écologie des zones côtières abritées (BOYSEN-JENSEN, 1914; PETERSEN, 1918; MANN, 1988).

Cet état de fait a suscité de nombreux travaux concernant la dégradation des phanérogames. La décomposition de *Zostera marina* a notamment été largement étudiée (HARRISSON et MANN, 1975a, b; THAYER *et al.*, 1977; GODSCHALK et WETZEL, 1978a, b, c; RICE et TENORE, 1981).

Dans le Bassin d'Arcachon, la production élevée de *Zostera noltii* se traduit par l'omniprésence de feuilles plus ou moins dégradées aussi bien dans les chenaux qu'en zone intertidale (Tableau 24). Cette situation justifiait l'étude de l'**évolution détritique** de ce matériel végétal qui, à notre connaissance, n'avait jusqu'ici fait l'objet d'aucune recherche. Les résultats de cette expérience préliminaire sont présentés dans la **deuxième partie de ce chapitre**.

**Tableau 25:** Anatidés et Rallidés herbivores stationnant sur les herbiers de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon (d'après C. FEIGNE, comm. pers.)

Espèce	Régime alimentaire (1)	Nombre au 01/1984 (2)	Fréquentation de l'herbier intertidal (%)	Période d'utilisation
<i>Branta bernicla bernicla</i>	Végétarien strict	14500	100 %	novembre-mars
<i>Cygnus olor</i>	Végétarien	250	65 %	janvier-août
<i>Anas penelope</i>	Végétarien strict	600	100 %	novembre-février
<i>Anas acuta</i>	Omnivore opportuniste	900	80-100 %	novembre-mars
<i>Anas strepera</i>	Végétarien	230	> 80 %	novembre-février
<i>Anas platyrhynchos</i>	Omnivore	480	> 50 %	avril-mars
<i>Aythya ferina</i>	Omnivore (grande variabilité temporelle et spatiale)	250	100 %	octobre-février
<i>Fulica atra</i>	Omnivore opportuniste (végétarien sur le B.A.)	6200	60-80 %	octobre-mars

(1) d'après CRAMP et SIMMONS (1977)

(2) dénombrements CROAP (1984)

## A. CONSOMMATION DE *ZOSTERA NOLTII* PAR LES OISEAUX HERBIVORES : CARACTERISATION ET IMPACT DU STATIONNEMENT DES POPULATIONS D'OIE BERNACHE (*BRANTA BERNICLA BERNICLA*) SUR LES HERBIERS DU BASSIN D'ARCACHON.

Le Tableau 25 rassemble toutes les espèces d'oiseaux susceptibles de consommer les végétaux qui se développent dans les herbiers intertidaux. La majorité d'entre elles y consomment des chlorophycées, qu'elles prélèvent également dans les réservoirs à poissons situés à l'est de la baie, notamment dans les réservoirs du Teich qui fonctionnent en réserve naturelle. C'est, par exemple, le cas de la Foulque (*Fulica atra*), dont les contenus stomacaux contiennent principalement des chaetomorphes (*Chaetomorpha linum*) et des fragments de *Ruppia cirrhosa* en milieu lagunaire, alors qu'elle se nourrit de *Z. noltii* en milieu intertidal (P.J. LABOURG, comm. pers.).

Au sein de ce groupe d'oiseaux, trois espèces se nourrissent de zostères, dont deux de façon accessoire : *Anas penelope* et *Cygnus olor*, et une seule de manière exclusive dans le Bassin d'Arcachon : *Branta bernicla bernicla*.

Le canard siffleur (*Anas penelope*), espèce chassée, est représenté dans la baie par un nombre restreint d'individus. D'après CAMPBELL (1946), il ne se nourrit qu'accessoirement de zostères, et lorsque c'est le cas, cet oiseau consomme environ 50 g de matière sèche par jour. Cet oiseau stationne fréquemment sur les herbiers du Bassin d'Arcachon en compagnie des Bernaches.

Les populations de cygnes muets (ou cygnes tuberculés) (*Cygnus olor*) sont également assez limitées. En 1984, 254 individus étaient recensés dans la baie. Ils occupent principalement les réservoirs à poissons situés entre Audenge et la Hume dans lesquels ils se nourrissent de *Ruppia* spp, de chlorophycées et de graminées sur les bosses (bandes de prairies qui bordent les surfaces en eau). Leur stationnement dans l'herbier est occasionnel et limité aux zones attenantes à ces marais. Toutefois, lorsqu'ils consomment exclusivement des zostères, leur ration journalière est très élevée atteignant, selon les auteurs, de 401 (NIENHUIS et VAN IERLAND, 1967) à 575 g de matière sèche par jour (MATHIASSEN, 1973).

La **Bernache cravant** (*Branta bernicla bernicla*) , espèce protégée depuis 1966, hiverne traditionnellement dans le Bassin d'Arcachon. Depuis quelques années, on y observe des populations très importantes, qui ont atteint 40.000 individus pendant la saison 1987-1988. Cette espèce est, sans aucun doute, le principal consommateur de

zostères dans la baie. A ce titre, il importait de caractériser l'influence de cette espèce du point de vue trophique dans les herbiers intertidaux.

## 1. BIOLOGIE

La bernache cravant est une petite oie trapue d'une soixantaine de centimètres de longueur et d'un poids moyen de 1,4 kg. Elle se reproduit dans les régions subpolaires d'Europe, d'Asie et d'Amérique du Nord. On distingue deux sous-espèces : *Branta bernicla hrota* et *Branta bernicla bernicla*; cette dernière se reproduit en zone arctique, dans la presqu'île de Taimyr en Sibérie et en Nouvelle Zemble de juin à août. Deux périodes de stationnements, pré- et postnuptiaux, ont lieu au printemps et en automne dans la Mer des Wadden.

Elle hiverne en zone tempérée, dans les baies et les estuaires situés entre le sud de la mer du Nord et l'Atlantique français.

## 2. REGIME ALIMENTAIRE

D'après la majorité des observations, la bernache consomme préférentiellement des zostères (*Z. marina* et *Z. noltii*) et plus particulièrement les feuilles de ces plantes (CAMPBELL, 1946; JACOBS *et al.*, 1981). Lorsque la couverture des feuilles de zostères s'abaisse au-dessous de 15 %, les bernaches modifient leur régime alimentaire. En effet, si certains individus continuent à se nourrir sur l'herbier en consommant les rhizomes, une proportion croissante de la population exploite les ulvacées présentes dans le milieu (CHARMAN, 1977). Il faut cependant signaler que RANWELL et DOWNING (1959), en Angleterre, ont observé des populations d'oies se nourrissant préférentiellement d'entéromorphes, tandis que les zostères n'étaient pas systématiquement broutées.

Lorsque les plantes aquatiques font défaut, ou dans le cas de dérangements dans la zone intertidale qu'elles exploitent, les bernaches peuvent également brouter dans le schorre les *Spergularia* sp, *Puccinellia* sp, *Halimione* sp et *Plantago* sp (CHARMAN et MACEY, 1978) ou les graminées terrestres (MAHEO, 1983).

Lorsqu'elle consomme des zostères, l'oie adopte des comportements alimentaires différents selon le niveau de la marée : alimentation à pied sec à basse mer, puis, lors du flot, sur pied, la tête sous l'eau, à la nage tête et cou dans l'eau, ou par bascule, comme le canard colvert. MAHEO et DENIS (1987), dans le Golfe du Morbihan, observent que les bernaches privilégient le broutage sous l'eau, les feuilles de zostères étant alors redressées. D'autre part, dans le Bassin d'Arcachon, HAMEAUX (1988) remarque la

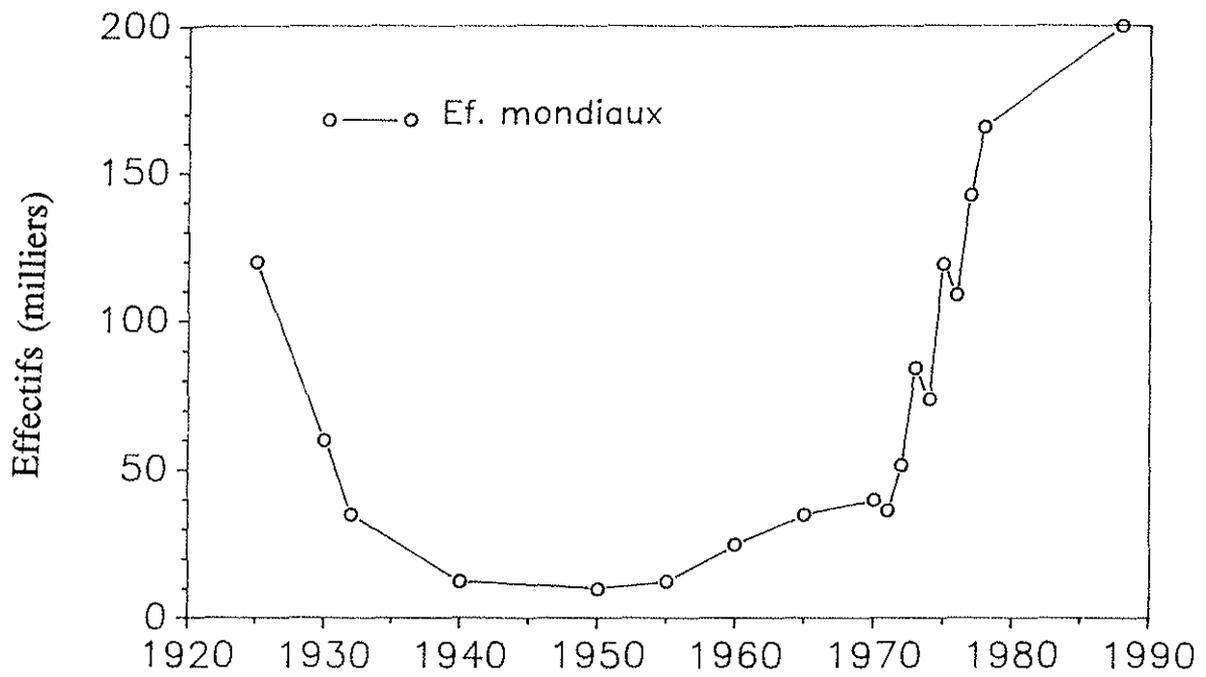


Figure 22: Evolution des effectifs mondiaux de la Bernache cravant de 1925 à 1989.

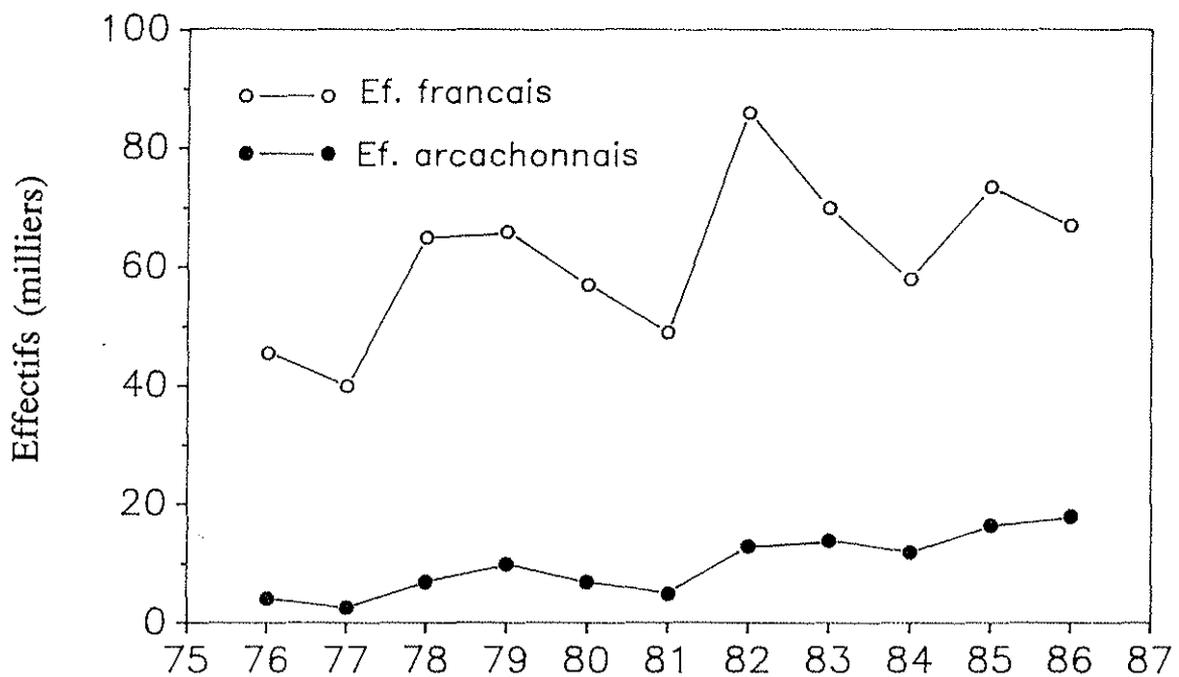


Figure 23: Evolution des effectifs français et arcachonnais de la Bernache cravant de 1976 à 1986.

capacité des oies à glaner dans l'eau les feuilles de zostères à la dérive. Dans ces deux sites d'hivernage, les zostères sont la nourriture exclusive des bernaches.

### 3. EVOLUTION DES POPULATIONS

L'évolution des effectifs mondiaux de la bernache cravant (Fig. 22) est marquée par une forte période de déclin dans les années 1930 pendant lesquelles la population diminua des trois-quarts, atteignant 12.000 individus (OGILVIE et MATTHEWS, 1969).

Ce phénomène est généralement attribué à la maladie qui détruisit la plus grande partie des herbiers de *Z. marina* à cette époque. Cependant, d'après DEN HARTOG et POLDERMAN (1975), cette maladie n'atteignit pas *Z. noltii*. Il est possible, comme le pense CHARMAN (1977) que la grande zostère ait été, à la fin du XIXème siècle, la seule espèce consommée par la bernache.

Quoiqu'il en soit, il fallut attendre les années 60 pour que les populations d'oies commencent à augmenter. A cette époque, BURTON (1961) observe que le régime alimentaire des oies se compose de *Z. noltii* et d'*Enteromorpha* spp.

La France accueille une grande partie des hivernants (Fig. 23), qui se localisent dans cinq sites : Bretagne nord, Bretagne sud, Vendée, Charente-Maritime et Bassin d'Arcachon. Dans cette dernière zone, la population d'oies est régulièrement estimée au cours de l'hivernage qui se situe entre novembre et mars (Fig. 23).

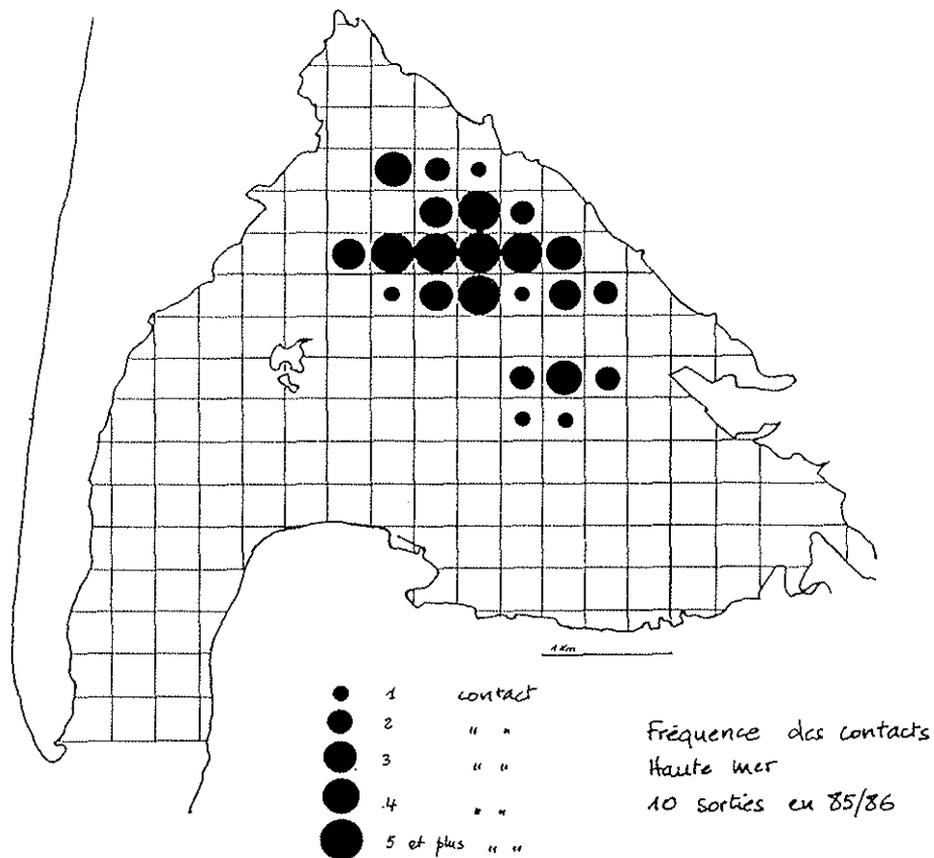
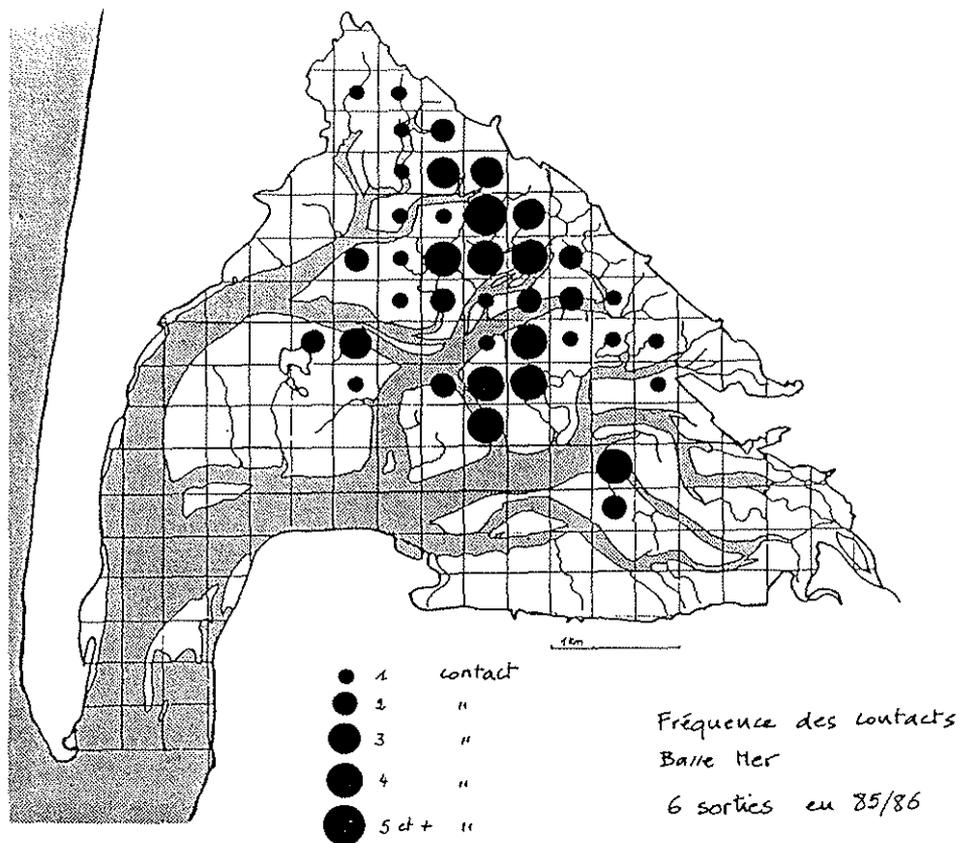
### 4. BESOINS ALIMENTAIRES

Il est possible de mesurer le métabolisme de base (MB) des oiseaux, grâce à la formule de LASIEWSKY et DAWSON (1967) :

$$MB = 5,42 \times \text{poids}^{0,73}$$

Pour une oie de 1,4 kg, on obtient une valeur de MB égale à 6,92 kcal/heure, soit 166 kcal/24 h.

L'observation du comportement des oiseaux, soit l'étude du temps moyen dédié à différents types d'activités pendant une journée, permet de calculer leur besoin en énergie. Dans le Bassin d'Arcachon, HAMEAUX (1988) estime cette valeur à **279 kcal/24 h**. Sachant que le pourcentage d'assimilation des zostères est de **67,2 %** (CHARMAN, 1977), la bernache doit assimiler journalièrement **415 kcal/jour**.



**Figure 24:** Localisation des aires de gagnage de la Bernache cravant dans le Bassin d'Arcachon, à haute-mer et à basse-mer (d'après FLEURY, 1987).

La valeur calorique attribuée aux zostères diffère selon les auteurs: 3,26 kcal/g de matière sèche selon CUMMING et WUYCHECK (1971), 4,81 dans la même unité selon CHARMAN (1977), et de 3,6 à 3,74 kcal/g selon WYER *et al.* (1977). Il est, de toute façon, probable que ce paramètre varie selon les saisons.

Selon l'équivalence adoptée, l'absorption nécessaire à une bernache pour combler ses besoins énergétiques peut être estimée entre **86 à 127 g de zostères (matière sèche)**.

Les expériences utilisant des enclos d'exclusion ont permis de calculer un prélèvement journalier compris entre ces deux valeurs (CHARMAN, 1975; OWEN, 1977). Sachant que la teneur en eau de cette plante avoisine 80 %, la consommation en poids frais de zostères est comprise entre 430 et 635 g par 24 heures.

Il est à remarquer que les entéromorphes ont une valeur calorique en poids frais beaucoup plus faible que *Zostera noltii* (5 fois inférieure, d'après WYER *et al.*, 1977). D'autre part, leur pourcentage d'assimilation est également moins élevé (40,7 %); CHARMAN (1977) signale que les oies qui se nourrissent de cette algue perdent du poids et passent de longs temps de repos à la digérer.

## 5. RESSOURCES ALIMENTAIRES DANS LE BASSIN D'ARCACHON

Des observations ont permis d'établir que les bernaches n'exploitent pas tous les herbiers de la baie mais se nourrissent simplement dans certains crassats représentés sur la figure 24. La surface de l'ensemble de ces zones, mesurée à l'aide d'un planimètre, atteint environ **3.600 ha**, soit à peu près la moitié de la surface totale que colonise *Zostera noltii*.

Au mois de novembre 1983, la moyenne des biomasses foliaires de l'ensemble des stations s'élève à 77 g P.S. m<sup>-2</sup>. En février 1984 et en décembre de la même année, les valeurs de ce paramètre atteignaient respectivement 63 et 65 g P.S. m<sup>-2</sup>.

Comme nous l'avons montré dans le chapitre III, les effets de la fanaison des plantes matures sont contre-balançés par la persistance d'une production hivernale. On peut ainsi estimer que la biomasse de *Z. noltii* avoisine 70 g P.S. m<sup>-2</sup> dans les herbiers non broutés, pendant la période d'hivernage des bernaches.

La biomasse épigée disponible pour les oiseaux est donc d'environ **2.520 tonnes de matière sèche**, si l'on considère que la production hivernale n'est pas assez

importante pour que se reconstitue, dans un herbier brouté, une végétation assez dense pour y attirer les bernaches une seconde fois pendant la même saison.

## 6. IMPACT DU BROUTAGE DES BERNACHES SUR L'HERBIER DE *ZOSTERA NOLTII*

### 6.1. Quantification du prélèvement de zostères

On peut calculer la consommation des oies au cours de leur hivernage en multipliant le nombre de jours.oiseaux par la quantité de nourriture ingérée journalièrement par un oiseau (Tableau 26). Ce prélèvement a été estimé en moyenne à **110 g P.S. j<sup>-1</sup>**.

**Tableau 26:** Evolution annuelle de la fréquentation des Bernaches sur le Bassin (jours.oiseaux) et estimation de la quantité de zostères consommée (tonnes de poids sec), entre 1983 et 1989.

Saison	Jours.bernaches (x10 <sup>3</sup> )	Consommation estimée (tonnes PS)
1983-1984	1607	177
1984-1985	1806	199
1985-1986	2640	290
1986-1987	2143	236
1987-1988	1644	181
1988-1989	3351	369

Si l'on considère que les bernaches broutent presque exclusivement les feuilles des zostères et que la biomasse épigée hivernale varie peu d'une année à l'autre, on peut calculer quelle part de la végétation est consommée annuellement par les oies.

De la saison 1983-1984 aux années 1988-1989, ce prélèvement représente respectivement 7 %, 7,9 %, 11,5 %, 9,4 %, 7,2 % et 14,6 % de la biomasse foliaire dans les 3.600 ha d'herbiers de *Zostera noltii* exploités par les bernaches.

Il faut remarquer que ces calculs, réalisés sur la base d'un besoin métabolique, prennent également en compte la consommation des feuilles à la dérive qui sont naturellement exportées hors de l'herbier. D'après HAMEAUX (1988), ce mode d'alimentation n'est pas négligeable pour les populations installées dans le Bassin d'Arcachon. Cela signifie qu'une certaine partie, difficile à quantifier, de sa ration journalière n'est pas arrachée activement par la bernache.

La consommation des oies représente donc au maximum 7 % de la biomasse épigée totale des zostères de la baie (7.014 ha), soit 1,9 % de la production annuelle (estimée à 20.000 tonnes).

On peut en conclure que le Bassin d'Arcachon offre aux Bernaches cravants en hivernage des ressources alimentaires largement sous-exploitées.

Cependant, l'activité des oies, en intervenant sur l'équilibre de la végétation peut induire des modifications sur son développement et sa décomposition, ainsi que des transformations sur les caractéristiques physiques de l'herbier.

## 6.2. Impact du broutage sur le développement de *Zostera noltii*

Le broutage n'affecte pas la reproduction sexuée des zostères. En effet, la plupart du temps, les graines sont émises avant l'arrivée des bernaches (cf. chapitre II.4.6). DEN HARTOG (1970) estime que la voie sexuée est secondaire pour le développement des herbiers par rapport à la prolifération des rhizomes. Cependant DENIS (1980) observe que la recolonisation des herbiers intertidaux de *Zostera marina* se fait essentiellement par germination des graines. Dans le Bassin d'Arcachon, si nous n'avons jamais observé de germinations de *Z. noltii* au cours de nos prélèvements, il est apparu que l'effort de reproduction sexuée était beaucoup plus élevé dans les herbiers en voie de colonisation que dans les populations homogènes et plus anciennes. Ce mode de reproduction est certainement également privilégié dans les zones d'herbier dans lesquelles les faibles densités sont causées par un broutage drastique.

Le développement végétatif des zostères peut être affecté par le broutage dès lors que les rhizomes sont consommés.

Au mois de janvier 1988, la comparaison de deux zones d'herbier, l'une intacte, l'autre broutée, a montré que les bernaches avaient absorbé 96 % des feuilles et 45 % des organes hypogés. Dans le Golfe du Morbihan, DENIS (1980) a également mis en évidence une consommation des rhizomes par les oies.

En effet, l'hivernage des bernaches se situe durant la partie du cycle des zostères où les organes souterrains de la plante sont constitués de courts fragments. Dans ces circonstances, ils peuvent être plus facilement arrachés par les oiseaux, ce qui compromet la reprise végétative printanière.

### 6.3. Impact sur la dynamique sédimentaire de l'herbier

Le broutage des zostères, principalement lorsqu'il concerne les rhizomes, peut rompre l'équilibre érosion-accrétion évoqué au chapitre I.

Une expérience consistant à supprimer les zostères (feuilles et rhizomes) dans deux parcelles de 4 m<sup>2</sup> situées dans un herbier homogène a été réalisée au cours de l'été 1985. Assez rapidement se sont constituées des dépressions par rapport au niveau de l'herbier. Ces cuvettes n'étaient pas comblées 4 ans après le début de l'expérience. La recolonisation y a été assez lente : aucune pousse n'y a été observée jusqu'au printemps suivant. En 1989, elles étaient peuplées d'une végétation mixte de *Zostera marina* et *Z. noltii*, la première espèce étant dominante.

On observe aussi à la surface de l'herbier un grand nombre de cuvettes, bien visibles sur les photos aériennes prises à basse altitude (RIBES, 1988), ou des tranchées peu profondes creusées par les hélices des bateaux à moteur. Ces dépressions sont fréquemment colonisées par des chlorophycées (principalement des ulvacées), et secondairement par la forme parvozostéride de *Zostera marina*.

Ces observations permettent de relativiser l'hypothèse de CHARMAN (1979) selon laquelle le broutage, en diminuant la compétition intraspécifique, favorise l'équilibre des populations de *Z. noltii*. En effet, dans certains cas, le broutage permet une compétition interspécifique entre les deux espèces de zostères.

### 6.4. Impact de la digestion sur l'évolution de la matière organique végétale

Un aspect rarement abordé dans l'étude de l'impact des bernaches cravant sur l'herbier de zostères est la transformation de la plante dans les voies digestives des oiseaux, et le rôle de ces modifications dans le recyclage de la matière organique végétale. En effet, si le pourcentage d'assimilation des zostères est d'environ 67 %, cela signifie que 33 % de la biomasse ingérée (soit, selon les années, de 58 à 122 tonnes de matière sèche) est ensuite rejetée dans le milieu par les oies.

La digestion agit à deux niveaux sur les plantes : d'une part, elle induit une fragmentation des végétaux, et d'autre part, du fait de l'absorption sélective de certains éléments, elle provoque des modifications de la composition chimique des zostères.

**Tableau 27:** Composition chimique des feuilles de *Z. noltii* et des fientes de Bernaches cravant.

	Feuilles de <i>Z. noltii</i>	Fientes de Bernaches		Feuilles de <i>Z. noltii</i>	Fientes de Bernaches
Matières sèches (% PF)	17,1	16,1	Mat. cellulosiques (1) (% PF)	8,9	12,6
Mat. minérales (% PS)	31,0	25,6	(% PS)	51,8	78,3
C.O.P. (% PS)	26,4	31,6	(% AFDW)	73,9	100
N.O.P. (% PS)	1,78	1,40	Hémicellulose (2) (% PF)	3,0	1,6
Soufre (% PS)	0,54	0,97	(% PS)	19,1	11,04
Phosphore (% PS)	0,25	0,40	(% AFDW)	25,4	13,4
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (% PS)	0,057	0,156	Cellulose (% PF)	2,3	2,5
			(% PS)	14,6	17,2
			(% AFDW)	19,5	20,9
			Lignine (% PF)	1,6	1,1
			(% PS)	10,2	7,6
			(% AFDW)	13,6	9,2

(1) Méthode de Van SOEST

(2) Méthode de WENDEE

PS : poids sec; PF : poids frais; AFDW : poids libre de cendres

A ces deux titres, le broutage intervient sur le potentiel de dégradation de la partie épigée de la plante qui se décompose généralement lentement dans les conditions naturelles (chapitre IV-B)

- Fragmentation

Pour les raisons exposées au chapitre IV-B, la réduction en taille des morceaux de feuilles accroît fortement le taux de décomposition.

HARRISSON et MANN (1975b) ont démontré que la proportion de matière organique perdue en 20 jours par un détritus est de 10 % pour des fragments de 1 cm, et de 20 % lorsque les débris ont une taille inférieure à 1 mm. L'observation des morceaux de feuilles contenus dans les fèces a montré que la majorité des fragments mesuraient de 1 à 4 mm de longueur, ces débris étant également réduits en largeur par rapport à la taille des feuilles.

De ce point de vue, le broutage augmente donc le taux de décomposition des zostères.

- Modifications de la composition chimique

Par rapport aux mammifères herbivores, la plupart des oiseaux ne possèdent pas un tube digestif assez long pour retenir la nourriture pendant le temps nécessaire à une fermentation efficace de la cellulose (SILBY, 1981). En effet, la nourriture subit un transit intestinal qui, souvent, n'excède pas 30 minutes (OWEN, 1975).

Cependant, il semble que des mécanismes particuliers, agissant sans doute après les caeca, au niveau intestinal (HERD et DAWSON, 1984), permettent aux oiseaux de digérer une partie de la cellulose. Ainsi BUSCHAUM *et al.* (1986), en se servant de la lignine comme marqueur, démontrent que les bernaches digèrent de 18 à 29 % des parois cellulaires lorsqu'elles se nourrissent de spartines. D'après VAN SOEST (1969), la capacité des herbivores à digérer les fibres varie selon l'espèce et le stade de maturité de la plante, même si les pourcentages de fibres sont les mêmes.

Afin de déterminer quelles modifications chimiques subissent les zostères lors de leur passage dans le tube digestif, des feuilles et des fientes de bernaches ont été récoltées dans un herbier où les oies broutaient depuis 1 heure et demie, au mois de novembre 1989.

Les résultats des dosages réalisés par le Laboratoire Municipal de Bordeaux sont présentés dans le tableau 27.

Les méthodes de WENDEE et de VAN SOEST ne sont pas superposables. Les résultats obtenus par la première méthode présentent des interférences avec certains éléments contenus dans les parois cellulaires. La méthode de VAN SOEST, qui permet de doser la cellulose et les hémicelluloses, semble également présenter des inconvénients (LESSIRE - I.N.R.A. Nouzilly, comm. pers.). C'est pourquoi nous avons présenté dans le tableau 27 les résultats des deux méthodes.

On peut tout d'abord remarquer que le pourcentage de matières minérales est peu différent dans les plantes et dans les fientes. BUSCHBAUM *et al.* (1986) observent également ce phénomène dans certains de leurs échantillons, mais généralement, le pourcentage de cendres ainsi que la proportion de silice sont plus élevés dans les excréments.

D'après les résultats de la méthode de WENDEE, on peut conclure que les fèces contiennent surtout des "matières cellulosiques", le système digestif des oiseaux ayant sans doute absorbé préférentiellement les glucides solubles et les protéines. Dans le tableau 27, on observe effectivement une élévation du contenu carboné et une diminution de l'azote organique dans les fientes.

Cependant, les résultats suivants (VAN SOEST) ne montrent aucune concentration de la lignine et des glucides pariétaux dans les fèces. On observe au contraire une légère diminution de la lignine. Il n'est pas exclu que les bernaches aient consommé accessoirement les ulvacées (*Enteromorpha* sp) présentes en petites quantités sur l'herbier. Ces algues contenant moins de fibres que les zostères, ceci pourrait expliquer notamment la moindre concentration de la lignine dans les fèces, sachant que les polyphénols qui composent cet élément ne sont jamais absorbés par les herbivores, même s'ils peuvent être légèrement transformés dans le tractus digestif (MUNTIFERING, 1980).

Ces résultats ne permettent pas de mettre en évidence l'assimilation de la cellulose. En revanche, les hémicelluloses semblent avoir été partiellement digérées au cours du transit digestif. D'après BUSCHBAUM *et al.* (1986), ces composés sont surtout attaqués au niveau stomacal, par hydrolyse.

Il faut également remarquer que les fientes sont enrichies en soufre, phosphore et ammonium par rapport aux zostères vivantes. L'apport de ces éléments dans le milieu favorise d'une part la croissance bactérienne, et d'autre part, en fertilisant les sols, le développement du microphytobenthos et des cyanobactéries. En outre, BUSCHBAUM *et al.* (1984) mettent en évidence la digestion d'une grande partie des composés phénoliques

solubles, dont HARRISSON (1982) avait montré le rôle inhibiteur sur le développement de certaines bactéries marines.

Du fait de la fragmentation subie par les feuilles et de la disparition d'une partie des fibres qu'elles contiennent, les produits de la digestion des bernaches sont aptes à se décomposer plus rapidement que les feuilles non consommées par les oies.

Cependant, ce "détritus" est moins riche en azote que les plantes, et même si la diminution observée est faible, il est probable que, comme dans le cas des spartines, les protéines sont absorbées sélectivement par rapport aux formes d'azote non protéiques. Il est possible que la décomposition des fragments, ou leur consommation par la faune invertébrée, soit limitée par cette variation.

Il serait intéressant, quoique délicat s'agissant d'une espèce **sauvage et protégée**, de mener une série d'expériences en laboratoire afin de préciser plus exactement le bilan digestif de la bernache cravant et sa participation au recyclage de la matière organique végétale.

## CONCLUSION

Le Bassin d'Arcachon présente d'importantes superficies de vasières intertidales (slikke) recouvertes d'herbiers de *Zostera noltii* (environ 7.014 ha) qui offrent aux bernaches cravant des potentialités alimentaires telles qu'elles y consomment à peine 2 % de la production annuelle malgré la présence d'abondantes populations en hivernage depuis ces dernières années. Contrairement à d'autres zones d'hivernage (Golfe du Morbihan), ou de stationnement (Mer des Wadden), les superficies occupées par les zostères n'ont pas diminué dans la baie depuis une vingtaine d'années.

Pour cette raison l'impact des bernaches sur l'herbier paraît assez limité, même si, localement, le broutage peut favoriser l'érosion de certaines parcelles, permettant l'installation d'algues vertes puis de la forme parvozostéride de *Zostera marina*. La consommation des zostères permet en tout cas de limiter les phénomènes d'accumulation des feuilles sur les estrans et au fond des esteys, non seulement parce qu'une partie des plantes est assimilée, mais également parce que les produits d'excrétion sont facilement dispersés et sans doute plus rapidement recyclés.

Le maintien des populations d'oiseaux herbivores permet par ce biais de limiter les phénomènes dystrophiques dus à l'accumulation sur les fonds d'une matière organique végétale difficile à dégrader.

## B. DEGRADATION DE *ZOSTERA NOLTHI* : ETUDE DE L'EVOLUTION DU DETRITUS VEGETAL DANS LE MILIEU INTERTIDAL

### 1. MATERIEL ET METHODES

Des pousses de zostères ont été prélevées au début du mois de juin 1985 dans un herbier situé à l'est de l'île aux Oiseaux. Le matériel végétal a été séparé en deux parties : feuilles et organes souterrains (rhizomes et racines). Les plantes n'ont pas été déshydratées.

Des sacs en nylon de 10 x10 cm et d'un vide de maille de 1 mm ont été remplis de ce matériel et disposés sur des piquets plantés dans l'herbier de la façon suivante :

1. Sacs contenant des feuilles accrochés aux piquets à 15 cm du sol de l'herbier (conditions aérobies avec une alternance émergence -immersion).
2. Sacs contenant des feuilles, enfouis dans le sédiment à 10 cm de profondeur.
3. Sacs contenant des rhizomes, enfouis dans le sédiment à 10 cm de profondeur (conditions anaérobies dans la couche réduite du sédiment, typiquement riche en hydrogène sulfureux).

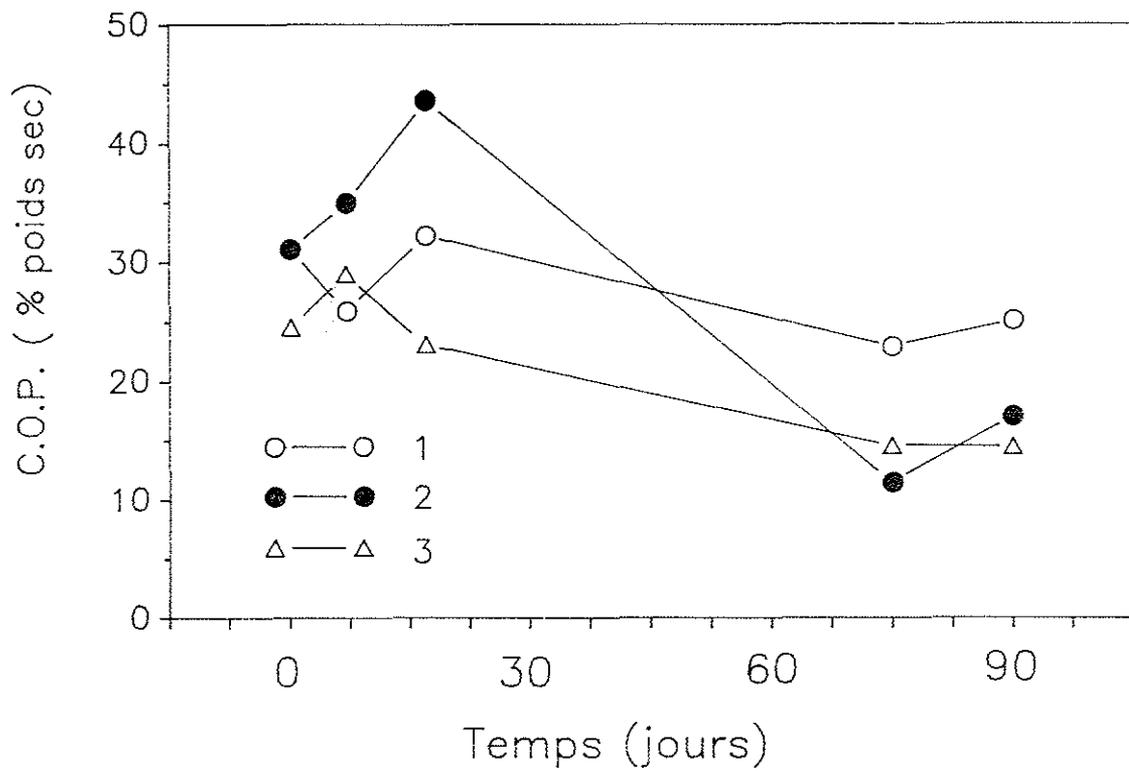
Deux poches de chaque série ont été prélevées à des temps compris entre 7 et 90 jours. Après que le matériel végétal ait été rincé afin de le débarrasser des particules de sédiment, le carbone, l'azote et le phosphore ont été dosés dans chaque fraction par le Laboratoire Municipal de Bordeaux.

- Carbone organique particulaire : Méthode Anne modifiée (manuel RNO).
- Azote organique particulaire : Minéralisation Kjeldahl -  
Méthode AFNOR NFT 90023
- Phosphore organique particulaire : Minéralisation par  $\text{HNO}_3$  -  $\text{H}_2\text{SO}_4$ .  
Réactif vanado-molybdique.  
Dosage colorimétrique.

### 2. RESULTATS

#### 2.1. Carbone (Fig. 25)

Le taux de carbone dans les feuilles fraîches représente 31 % du poids sec; cette valeur est un peu plus faible dans les rhizomes : 24,5 %. Cette différence a également été observée chez *Z. marina* par AIOI (1980) qui a mesuré dans les feuilles 37 à 43 % de carbone et de 29,6 à 39,2 % dans les rhizomes. NIENHUIS et DE BREE (1980) ont rapporté pour la même espèce des concentrations similaires aux nôtres: 30 % dans les feuilles et 23 % dans les rhizomes. Les concentrations en carbone varient donc selon les



**Figure 25:** Evolution de la concentration en carbone organique particulaire (% du poids sec) dans les 3 séries d'échantillons, au cours des 3 mois d'expérience. (1: feuilles dans l'eau; 2: feuilles dans le sédiment; 3: rhizomes dans le sédiment)

populations considérées et sont, de plus, soumises à des fluctuations saisonnières, comme l'ont démontré HARRISSON et MANN (1975a) et THAYER *et al.* (1977).

Pendant les trois mois qu'a duré l'expérience, les teneurs en carbone ont diminué dans les trois séries. Cette décroissance a été beaucoup plus importante dans les échantillons placés à l'intérieur du sédiment (valeurs initiales divisées par deux) que dans la première série, dans laquelle 15 % du carbone a disparu.

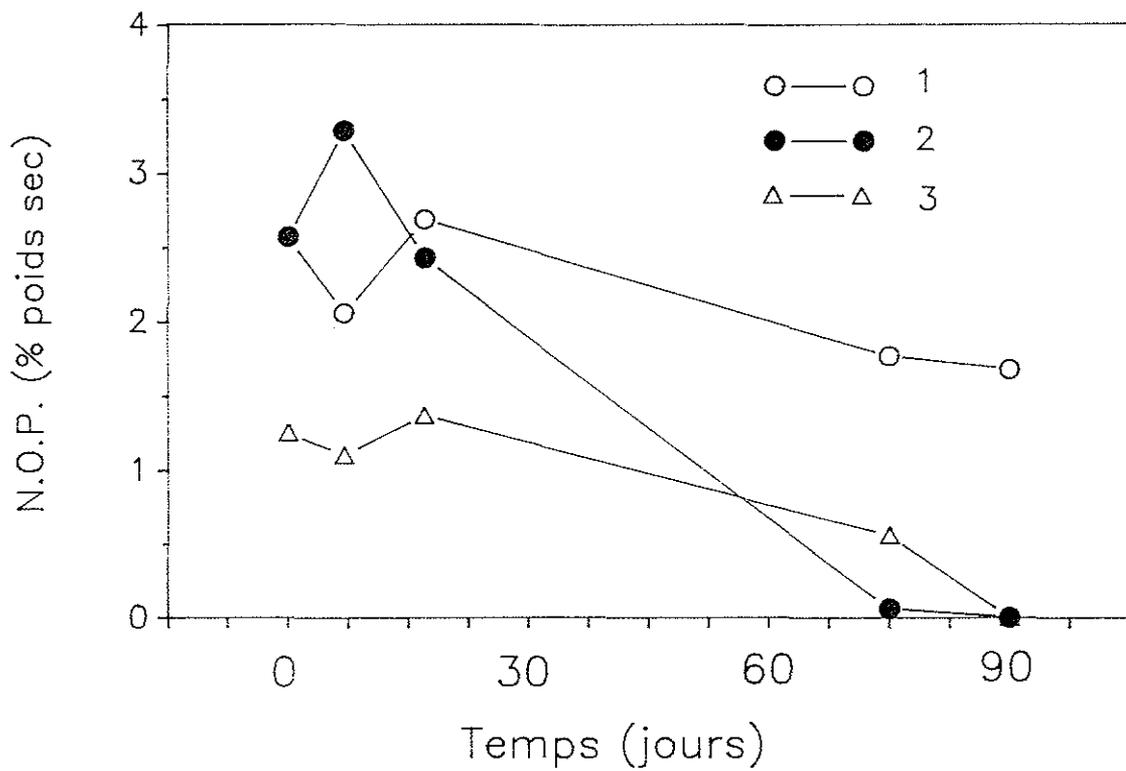
En début d'expérience, le matériel placé en dehors du sédiment a subi une perte en carbone durant les sept premiers jours; l'hydrolyse des substances solubles est sans doute responsable de ce phénomène. Puis, la concentration en carbone s'est élevée légèrement, comme cela a été observé par PELLIKAAN (1984) dans des détritiques se dégradant dans l'eau. Les teneurs en carbone se sont ensuite abaissées lentement jusqu'à atteindre une valeur de 25,1 % en fin d'expérience.

Une diminution de cet ordre a également été observée par d'autres auteurs au cours d'expériences de dégradation dans des fioles. PELLIKAAN (1984), au bout de 60 jours, en conditions aérobies a mesuré dans les feuilles un pourcentage en carbone de 27 % alors que la teneur initiale était de 33,8 %. GODSCHALK et WETZEL (1978c), dans les mêmes conditions, ont également observé une décroissance du pourcentage de carbone pendant les cinquante premiers jours, mais pendant le mois suivant, ce pourcentage a augmenté. En conditions anaérobies, en revanche, la diminution observée au bout d'un mois (de 30 à 20 %) n'était pas suivie d'une augmentation.

Les échantillons placés dans le sédiment ont connu une évolution différente.

Au début de l'expérience, les teneurs en carbone ont augmenté, comme si le lessivage de la fraction carbonée soluble était différé dans ces conditions, d'autres éléments subissant certainement une hydrolyse plus rapide. Cette augmentation s'est poursuivie pour les feuilles dans lesquelles, au bout de 15 jours, la teneur en carbone atteignait 43,7 %. Puis, dans les deux séries, les concentrations ont diminué de façon drastique, jusqu'à atteindre les valeurs très faibles de 17,06 % dans les feuilles et 14,45 % dans les rhizomes.

Si certains auteurs ont mesuré des proportions aussi faibles dans des détritiques récoltés sur le terrain (HARRISSON et MANN, 1975; THAYER *et al.*, 1977), il semble qu'une telle diminution n'ait jamais été observée, en conditions aérobies ou anaérobies lors d'études de la dégradation réalisées dans l'eau, même après 6 mois d'expérience (GODSCHALK et WETZEL, 1978c).



**Figure 26:** Evolution de la concentration en azote organique particulaire (% du poids sec) dans les 3 séries d'échantillons, au cours des 3 mois d'expérience. (1: feuilles dans l'eau; 2: feuilles dans le sédiment; 3: rhizomes dans le sédiment)

## 2.2. Azote (Fig. 26)

Comme dans le cas du carbone, les teneurs en azote mesurées dans *Zostera marina* varient selon la saison (de 1,5 % au printemps-été, à 2,5 % en automne-hiver d'après THAYER *et al.*, 1977), et selon l'âge de la plante (feuilles jeunes : 4,8 %, feuilles matures : 1,5 % (HARRISSON et MANN, 1975b)) et respectivement 3,6 et 0,9 % (AIOI et MUKAI, 1980).

De même, les teneurs en cet élément varient au cours de l'année dans les pousses de *Z. noltii*. Les feuilles récoltées en juin contenaient 2,57 % d'azote, tandis qu'un dosage réalisé en novembre 1989 a montré cette proportion réduite à 1,8 %.

Les rhizomes contenaient initialement 1,25 % d'azote. AIOI et MUKAI (1980) ont mesuré dans les organes souterrains de *Z. marina* des teneurs comprises entre 1 et 1,9 %.

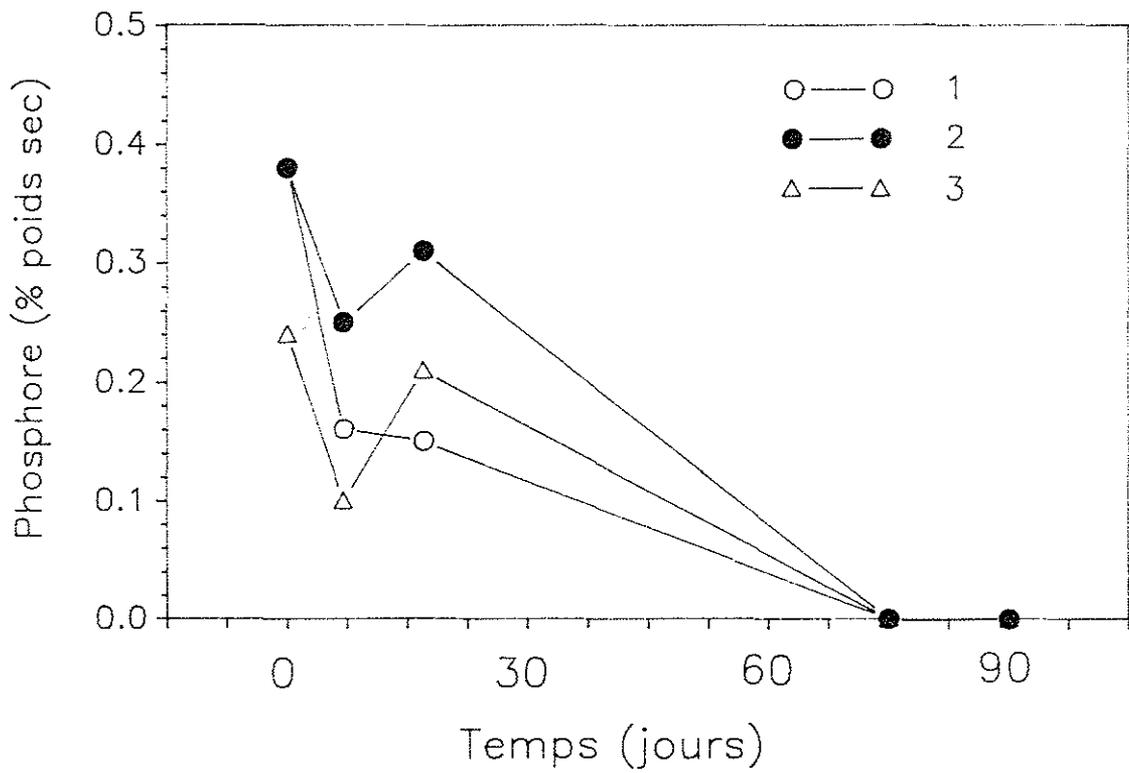
Au cours de l'expérience, la proportion d'azote a diminué d'environ 1/3 dans les feuilles placées hors du sédiment. Dans le matériel végétal enfoui, on a observé la disparition quasi complète de la fraction azotée.

Les feuilles placées dans l'eau ont subi dans un premier temps la perte de leurs substances solubles et l'on a assisté, comme pour le carbone, à une diminution de la teneur en azote. Après une légère augmentation observée au cours du 15<sup>ème</sup> jour, le pourcentage d'azote a décru jusqu'à la fin de l'expérience pour atteindre une valeur de 1,68 %.

PELLIKAAN (1982) a mesuré dans un détritus installé dans des poches immergées une diminution du pourcentage d'azote, passant de 1,61 à 1,32 % en trois mois. THAYER *et al.* (1977) et HARRISSON et MANN (1975a) ont également observé des teneurs en azote plus faibles dans les détritus que dans les feuilles vivantes.

En revanche, au cours des expériences de dégradation réalisées *in vitro*, il semble que le pourcentage d'azote particulaire évolue peu au cours du temps dans le matériel végétal (PELLIKAAN, 1982; GODSCHALK et WETZEL, 1978c).

A l'intérieur du sédiment, on a observé, dans les premiers jours d'expérience, une augmentation de la teneur en azote des feuilles alors que celle des rhizomes diminuait. Or, les feuilles étaient initialement plus riches en cet élément que les rhizomes. Cette différence a également été observée par PELLIKAAN (1984) en comparant l'évolution initiale de la dégradation des feuilles vertes par rapport aux feuilles mortes. Par la suite,



**Figure 27:** Evolution de la concentration en phosphore organique particulaire (% du poids sec) dans les 3 séries d'échantillons, au cours des 3 mois d'expérience. (1: feuilles dans l'eau; 2: feuilles dans le sédiment; 3: rhizomes dans le sédiment)

les concentrations en azote ont diminué jusqu'à devenir presque nulles au bout de trois mois de dégradation.

Ces résultats sont en désaccord avec les observations des autres auteurs qui n'observent en aucun cas la disparition complète de l'azote dans les détritux végétaux. Ils seront discutés par la suite.

### 2.3. Phosphore (Fig. 27)

Les taux initiaux de phosphore mesurés dans les feuilles et les rhizomes étaient respectivement de 0,38 % et 0,24 %. Ces valeurs sont un peu plus faibles que celles que PELLIKAAN (1982) mesure dans les feuilles de *Zostera marina* : 0,55 %.

Dans les trois séries, les concentrations ont diminué pendant la première semaine. Elles se sont ensuite légèrement accrues au niveau du matériel placé dans le sédiment.

A la fin de l'expérience, le phosphore, comme l'azote, avait disparu des détritux.

### 2.4. Rapport C/N (Fig. 28)

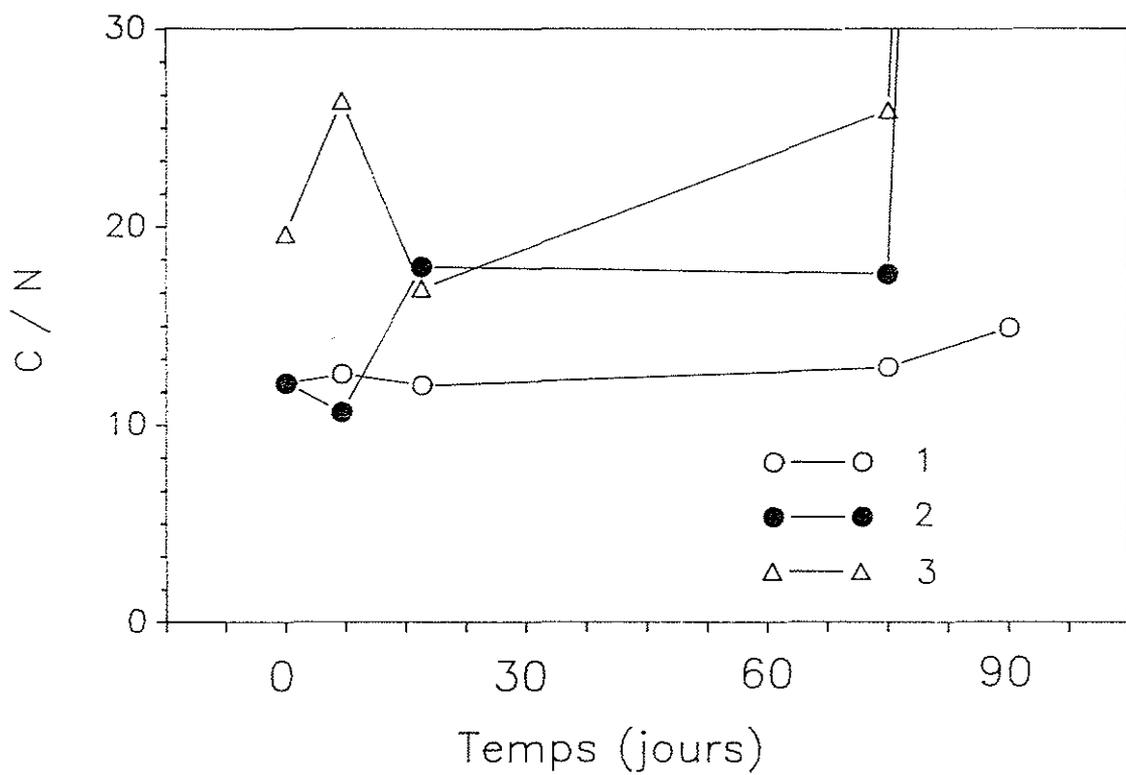
Au début de l'expérience, les feuilles de *Z. noltii* présentaient un rapport C/N égal à 12,1, celui des rhizomes étant supérieur (19,6).

En ce qui concerne *Z. marina*, cet indice varie considérablement en fonction de l'âge des pousses et du stade des feuilles. Les jeunes limbes présentent, d'après AIOI et MUKAI (1980), un rapport C/N plus faible (19-21/1) que les feuilles âgées (35-40/1). Ces variations expliquent sans doute le manque d'homogénéité des données recueillies dans la littérature : 20,1 (PELLIKAAN, 1982), 16 (THAYER *et al.*, 1977), 12,8 (HARRISSON et MANN, 1975a). Dans les rhizomes, le rapport C/N est également variable mais généralement plus élevé que dans les feuilles (AIOI et MUKAI, 1980).

Au cours de l'expérience, les rapports C/N ont assez peu augmenté dans les feuilles situées dans l'eau (de 12,1/1 à 15/1).

Dans le sédiment, dès la fin de la deuxième semaine, le rapport C/N a atteint 17/1, valeur qui s'est maintenue dans le cas des feuilles et a augmenté encore pour les rhizomes. A la fin de l'expérience, ces rapports étaient très élevés du fait de la disparition de l'azote.

Le rapport C/N a souvent été utilisé pour estimer la capacité nutritive du détritux pour ses consommateurs. Un rapport égal à 17/1 correspondrait au régime alimentaire adéquat pour les animaux (RUSSEL-HUNTER, 1970). Si c'est le cas, la fraction de



**Figure 28:** Evolution du rapport C/N dans les 3 séries d'échantillons, au cours des 3 mois d'expérience.  
 (1: feuilles dans l'eau; 2: feuilles dans le sédiment; 3: rhizomes dans le sédiment)

détritus qui se trouve dans le sédiment pourrait rapidement être utilisée par les consommateurs.

Toutefois, comme l'indique VELIMIROV (1987), cet indice ne détermine pas seul la disponibilité du matériel végétal pour les brouteurs. En effet, les phanérogames marines développent des stratégies pour éviter le broutage, par exemple en produisant et en stockant des composés phénoliques toxiques pour leurs consommateurs. Il remarque également, sur la plante vivante (*Posidonia oceanica*), que les jeunes feuilles qui ont un rapport C/N assez faible pour être consommées sont entourées par les feuilles les plus vieilles (C/N élevé) et sont de ce fait peu accessibles aux organismes brouteurs.

De même ROBERTSON et MANN (1980) observent peu de variations de ce rapport entre des feuilles de *Z. marina* fraîches et celles, âgées de plus d'un mois, qui sont consommées préférentiellement par les invertébrés herbivores.

Ces observations remettent en question l'utilisation des conclusions de RUSSEL-HUNTER en ce qui concerne la consommation des phanérogames marines.

### 3. DISCUSSION

#### 3.1. Conditions d'expérience

La dégradation des plantes marines est généralement étudiée selon deux méthodes expérimentales :

- **En laboratoire** : en plaçant dans des fioles une quantité connue de matériel végétal dans de l'eau aérée ou non, qui peut, dans le second cas, êtreensemencée avec le sédiment de l'herbier. Cette méthode présente l'avantage de permettre un dosage des substances relarguées dans l'eau par les plantes.

Cependant, lorsqu'il s'agit d'expériences en anaérobiose, supposées reproduire les conditions intrasédimentaires, deux critiques peuvent être apportées à cette technique. D'une part le sédiment réduit récolté doit être exposé à l'air à un moment ou à un autre, modifiant la structure des populations bactériennes; d'autre part, les cellules et les groupes de cellules sont séparés les uns des autres, contrairement à ce qui se passe dans le sédiment, ce qui abaisse l'influence de la compétition et de l'inhibition (LUTZ-AREN et MEYER-REIL, 1984).

- **In situ** : en plaçant le matériel végétal dans des poches ("litter-bags" des anglo-saxons).

Dans ce cas, les éléments dissous produits par la dégradation ne peuvent pas être dosés. D'autre part, les plus petits fragments des plantes peuvent être entraînés à l'extérieur des poches, faussant ainsi les résultats de l'expérience. Toutefois, le choix d'une maille fine (1 mm) permet certainement de limiter cette exportation. De plus, ces poches excluent de l'environnement de la plante les crustacés et les gastéropodes utilisateurs des zostères ou de leur épiflore, et peuvent à ce titre amener à sous-estimer le taux de dégradation.

En effet, le broutage pratiqué par les invertébrés, même s'il n'est que partiel et limité à la couche extérieure des cellules intervient sur la plante :

- en abaissant la taille des particules, offrant de plus grandes surfaces sur lesquelles se développent les décomposeurs, et en facilitant l'hydrolyse (FENCHEL, 1970; HARGRAVE, 1970; HARRISSON, 1977);
- en augmentant le turnover des nutriments (LOPEZ *et al.*, 1977);
- en sélectionnant les populations de micro-organismes qui se développent plus rapidement (FENCHEL et HARRISSON, 1976).

Malgré ces limitations, l'utilisation des poches nous a paru plus adaptée pour estimer la décomposition dans les conditions naturelles. En effet, elle permet d'inclure un grand nombre de facteurs physiques, chimiques et biologiques difficilement reproductibles en laboratoire.

Les modalités d'expériences (position des poches) ont été choisies eu égard aux conditions dans lesquelles les zostères sont amenées à se dégrader dans les zones médio-littorales du Bassin d'Arcachon.

Série 1 : De grandes quantités de feuilles de zostères s'accumulent dans les parties supérieures des estrans, à pleine mer. Elles subissent alors des périodes de dessiccation, plus ou moins longues, avant d'être reprises par la marée.

Ces conditions étaient reproduites dans la première série d'expérience.

Séries 2 et 3 : Une partie des feuilles est amenée à se dégrader à l'intérieur du sédiment. Dans un herbier situé au nord de l'île aux Oiseaux, dans lequel la sédimentation en particules fines ( $< 63 \mu\text{m}$ ) est importante, on a pu observer une biomasse de feuilles mortes jusqu'à trois fois supérieure à celle des feuilles vivantes.

Enfin, les rhizomes et les racines restent généralement en place après leur mort et se dégradent *in situ*.

### 3.2. Evolution du détritus végétal

Série 1 : La dégradation des feuilles de *Zostera noltii* dans l'eau est comparable à ce qui est observé pour *Z. marina*.

Dans nos conditions expérimentales, la dégradation est lente; on n'observe pas de fragmentation des feuilles et les teneurs en carbone et en azote évoluent peu au cours des trois mois d'expérience.

Il faut remarquer que le séchage du matériel végétal peut influencer à plusieurs niveaux son taux de dégradation. D'après GODSCHALK et WETZEL (1978a, b), le lessivage des substances solubles est plus rapide pour les feuilles séchées. Cependant, après dessiccation, le matériel végétal deviendrait plus réfractaire et le détritus serait moins attaqué par les micro-organismes (HARRISSON et MANN, 1975b; BROCK *et al.*, 1982).

L'alternance humidification-séchage peut également perturber l'activité bactérienne, en partie du fait que l'apport en nutriments n'est pas constant dans ces conditions (JOSSELYN et MATHIESON, 1980). D'après de la CRUZ (1975) et HUNTER (1976), la décomposition est plus rapide pour les plantes immergées en permanence.

(Il faut noter, à cet égard, que le matériel enfoui dans le sédiment de l'herbier bénéficie d'une humidité constante, maintenue par la saturation en eau des vases thyxotropiques).

Les résultats de la première série d'expérience sont comparables avec les conclusions des travaux antérieurs qui constatent que les phénomènes de décomposition interviennent très lentement sur les détritus de phanérogames.

#### Séries 2 et 3 :

Dans les sédiments de l'herbier, le taux de décomposition du matériel végétal semble, en revanche, bien supérieur à ce qui est généralement observé dans les conditions expérimentales anaérobies pour *Z. marina*.

A la fin de l'expérience, les rhizomes sont mous et presque transparents; les feuilles sont fragmentées et sans consistance.

Il est à remarquer que les feuilles sont encore vertes. PELLIKAAN (1982) trouve aussi des chloroplastes intacts dans des feuilles mortes depuis sept mois.

L'étude des débris végétaux contenus dans différents types de sédiments intertidaux (annexe III) montre que les détritiques à tous les stades contiennent encore de la chlorophylle. De ce fait, le contenu en pigment chlorophyllien ne peut être utilisé comme témoin du caractère vivant des cellules, comme KNAUER et AYERS (1977) l'avaient déjà suggéré.

Dans ces échantillons, on observe une disparition totale de l'azote contenu dans le matériel végétal au bout de trois mois de dégradation. Ce phénomène n'a apparemment jamais été observé chez *Zostera marina*.

Au sein des détritiques récoltés dans le milieu, certains auteurs mesurent des teneurs en azote qui peuvent être de quatre à cinq fois inférieures aux concentrations contenues dans les plantes vivantes (HARRISSON et MANN, 1975a; THAYER *et al.*, 1977). Au contraire, au cours des expériences de dégradation, l'évolution inverse est fréquemment observée (ODUM et de la CRUZ, 1967 (*Spartina* sp); BOYD, 1970 (*Typha* sp), FENCHEL, 1977 (Phanérogames)), ou bien la concentration en azote reste constante (PELLIKAAN, 1984).

Le lessivage d'une partie des substances azotées des plantes ayant été démontré, cet enrichissement en azote est généralement attribué à la colonisation du détritique par les micro-organismes. Les bactéries ont une plus grande teneur en protéines que les macrophytes (SEKI et YOKOHAMA, 1978; FENCHEL et JORGENSEN, 1977), et leurs excréments extracellulaires (surtout mucopolysaccharides) participent également à l'enrichissement en azote (HOBBIE et LEE, 1980).

On peut estimer que le fait d'avoir lavé le matériel végétal avant d'y doser ses composants a pu le débarrasser d'une partie des micro-organismes qui colonisaient sa surface, excluant ainsi de la mesure l'azote bactérien.

Cependant, LEE *et al.* (1980) ont montré que les bactéries interviennent simplement pour une faible part dans cette élévation de la teneur en azote.

SUBERKROPP *et al.* (1976) qui étudiaient la décomposition des feuilles de chêne, ont mis en évidence l'accumulation d'azote dans la fraction lignocellulosique. La présence de cet élément était attribuée à des mécanismes de complexation d'enzymes microbiens par des composés phénoliques.

Cette accumulation est donc fonction de la solubilité de la fraction humique contenue dans le détritique, qui inclut les produits de condensation des protéines avec les polyphénols et les glucides (RICE, 1979). D'après RICE et TENORE (1981), cette

solubilité est réduite dans le détritit de mangrove, et plus élevée dans les phanérogames et les macro-algues.

De ce fait, même s'il existe toujours un flux d'azote en direction du système détritit-micro-organismes, plus le détritit évolue rapidement vers des produits solubles, plus l'efflux d'azote est rapide.

La disparition de l'azote dans les séries 2 et 3 peut donc être interprétée en terme d'efficacité du système détritit-facteurs de dégradation à solubiliser la fraction humique.

Confirmant cette interprétation, on observe que les teneurs en carbone organique particulaire diminuent également beaucoup plus dans nos échantillons que ce qui est rapporté dans la littérature au cours des expériences de dégradation de *Z. marina*.

A ce sujet, nous avons été amenés à nous interroger sur l'efficacité de la méthode employée pour doser le carbone dans nos échantillons.

En effet, on peut penser que les faibles teneurs en carbone mesurées dans le détritit en fin d'expérience s'expliquent par le fait que cette technique ne prend pas en compte une partie du "carbone réfractaire" contenu dans les plantes; le procédé d'oxydation par voie thermique (dosage du CO<sub>2</sub> produit au cours d'une combustion à 1000°C) s'avérerait, à cet égard, plus efficace (H. ETCHEBER, comm. pers.).

Cependant, si l'on compare nos valeurs avec celles d'autres auteurs qui n'ont pas utilisé la même méthode de dosage, il apparaît que les concentrations en carbone par rapport au poids sec des zostères vivantes sont, dans tous les cas, assez peu différentes. NIENHUIS et DE BREE (1980) mesurent à l'aide d'un analyseur COLEMAN C-H une concentration en carbone de 30 % dans les feuilles et 23 % dans les parties souterraines; en utilisant un analyseur C-H-N, F et M, THAYER *et al.* (1977) mesurent, dans les feuilles des teneurs variant au cours de l'année entre 27 et 31 %.

D'autre part, les concentrations finales observées dans notre expérience diffèrent peu de celles que mesurent dans les détritits HARRISSON et MANN (1975b) : 10 % au minimum, et THAYER *et al.* (1977) : 18 % au minimum.

Il faut de plus remarquer que la méthode Anne modifiée est employée en routine par les chimistes de l'INRA qui s'intéressent principalement au matériel végétal.

Dès lors, il semble que l'on puisse déduire de nos résultats que la disparition de la fraction carbonée de *Zostera noltii* est effectivement plus rapide, dans les circonstances où

elle a été étudiée, que ce qui a été observé par les autres auteurs à propos de l'évolution du détritit de *Z. marina*.

Cette différence peut être attribuée soit à des dissemblances dans la composition chimique des deux espèces, soit à la spécificité des conditions expérimentales dans lesquelles ont évolué les détritits.

### 3.3. Remarques sur l'évolution des détritits de zostères

GODSCHALK et WETZEL (1978b, c) ont démontré, dans le cas d'angiospermes d'eau douce, qu'il existait un rapport entre la teneur en hémicelluloses + cellulose + lignine ainsi que la concentration initiale en azote, et le taux de décomposition des plantes.

On peut dès lors envisager la possibilité que la proportion de fibres soit nettement plus faible pour *Z. noltii* que pour *Z. marina*.

Les concentrations en cellulose et hémicellulose sont en effet légèrement différentes dans les deux espèces, comme cela apparaît sur le tableau 28.

**Tableau 28:** Teneurs en cellulose, hémicellulose et lignine dans les feuilles de *Z. marina* et *Z. noltii*.

	% du Poids Sec		
	Hémicellulose	Cellulose	Lignine
<i>Zostera marina</i> (a)	23,2	22,1	7,3
<i>Zostera noltii</i> (b)	-	15	9,9
<i>Zostera noltii</i> (c)	19,1	14,6	10,2

(a) GODSCHALK et WETZEL (1978d)

(b) FAUCILLE (1984)

(c) présente étude

Toutefois, ces différences ne semblent pas suffisantes pour entraîner une dégradation beaucoup plus rapide chez *Z. noltii*.

GODSCHALK et WETZEL (1978b, c) suggèrent qu'en plus de la composition du matériel végétal des différences peuvent intervenir dans la façon dont les composants cellulaires sont associés dans les tissus.

Mais, dans l'hypothèse où l'ultrastructure de *Z. noltii* la rendrait plus propice à être dégradée que la grande zostère, les phénomènes de décomposition observés dans notre première série d'expérience devraient également être plus accentués que ceux observés dans les mêmes conditions, pour *Z. marina*. Or ce n'est pas le cas.

En fait, il est probable, comme WILLIAMS (1984) l'a démontré pour la macro-algue *Caulerpa* sp, que la décomposition du matériel végétal est beaucoup plus efficace à l'intérieur des sédiments que dans l'eau.

A cet égard, on trouve dans la littérature quelques allusions indirectes à la rapidité de la dégradation des parties souterraines des zostères.

Ainsi JACOBS (1979) mesure une diminution importante de la biomasse des rhizomes morts de *Z. marina* dans le sédiment d'un herbier en l'espace de quatre mois (cf. Tableau 11, Chapitre II).

Du simple point de vue des densités, le sédiment contient des concentrations en micro-organismes beaucoup plus élevées que l'eau qui baigne les herbiers.

La question est alors de savoir si les souches bactériennes anaérobies présentes dans les sédiments des herbiers sont capables d'assimiler le matériel mis à leur disposition.

CAHET (1974) a mis en évidence l'existence d'une symbiose développée entre les microflores cellulolytiques et sulfatoréductrices dans les sédiments lagunaires.

La flore hétérotrophe primaire transforme les grosses molécules en substances de faible poids moléculaire (acides organiques simples, acides gras, alcools).

Les bactéries sulfato-réductrices assimilent ces composés et réalisent l'oxydation complète (jusqu'au CO<sub>2</sub>) ou incomplète des substrats (CAUMETTE, 1987).

Dans certains sédiments, on observe également des bactéries sulfo-réductrices (BIEBL et PFENNIG, 1977), qui réduisent le soufre élémentaire. Ces dernières utilisent principalement l'acétate comme substrat.

Les sulfures résultant de ces réactions sont ensuite réoxydés par les bactéries chimiolithotrophes et phototrophes dans la strate anaérobie, ou bien recyclés dans la partie aérobie du cycle du soufre après diffusion dans la couche oxydée du sédiment.

Il est à remarquer que, dans les herbiers, cette zone oxydée n'est pas limitée à la surface du sédiment. En effet, il a été démontré par IZUMI *et al.* (1980) qu'une partie de l'oxygène produit par les phanérogames marines est relarguée au niveau des racines. Ce phénomène conduit à l'oxydation de la rhizosphère lorsque les plantes sont bien développées et que la photosynthèse est importante.

D'après CAUMETTE (1987), dans les zones anoxiques riches en sulfate, ces bactéries sont capables de dégrader complètement la matière organique, même lorsqu'elle est peu riche en soufre (*Zostera noltii* en contient environ 0,5 % par rapport au poids sec).

L'intervention de ces mécanismes particuliers aux sédiments littoraux peut sans doute expliquer les différences du taux de dégradation entre le matériel placé dans la colonne d'eau et celui qui se trouvait dans la zone anoxique du sédiment de l'herbier.

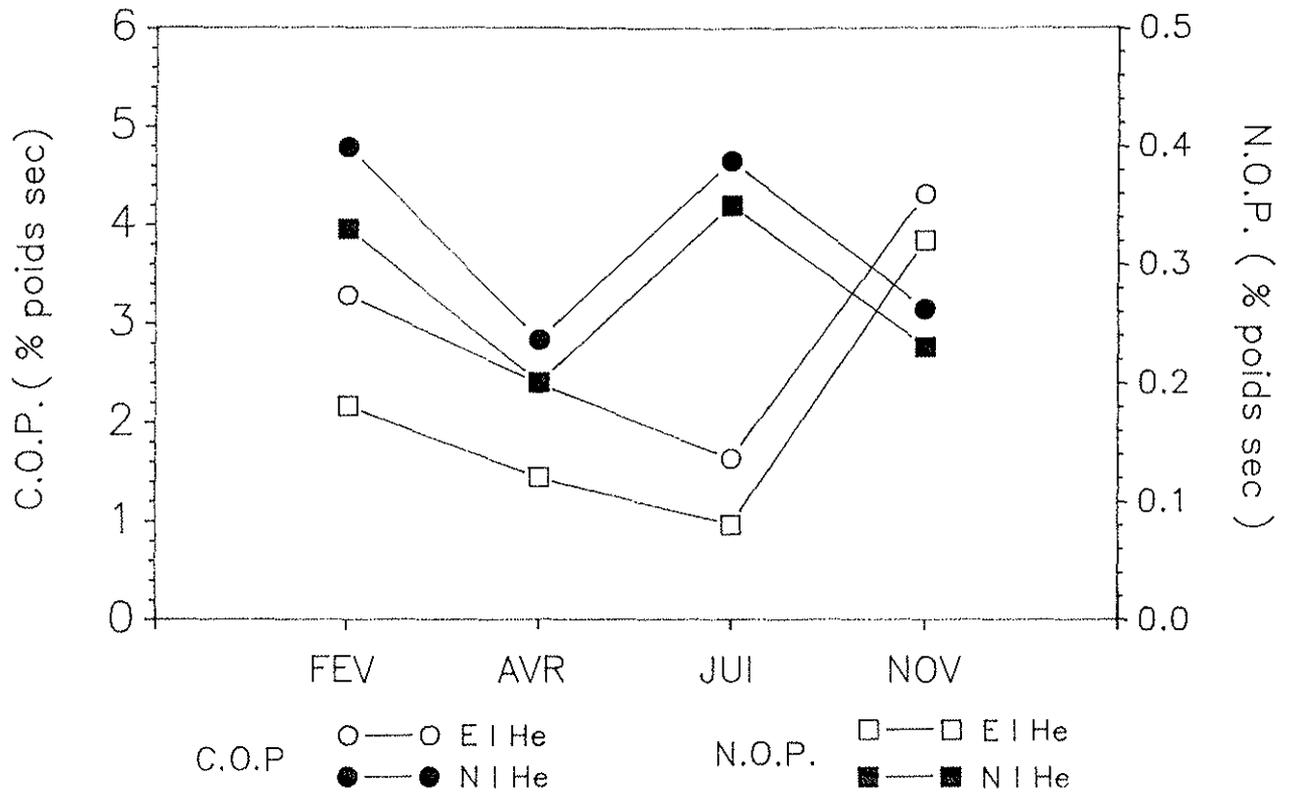
Dans le paragraphe suivant sont présentés et discutés, à titre indicatif, des résultats d'expériences qui mettent en évidence la dynamique de la matière organique détritique dans les sédiments des herbiers de la baie.

#### **3.4. Evolution saisonnière du matériel détritique endogé dans quelques stations intertidales du Bassin d'Arcachon**

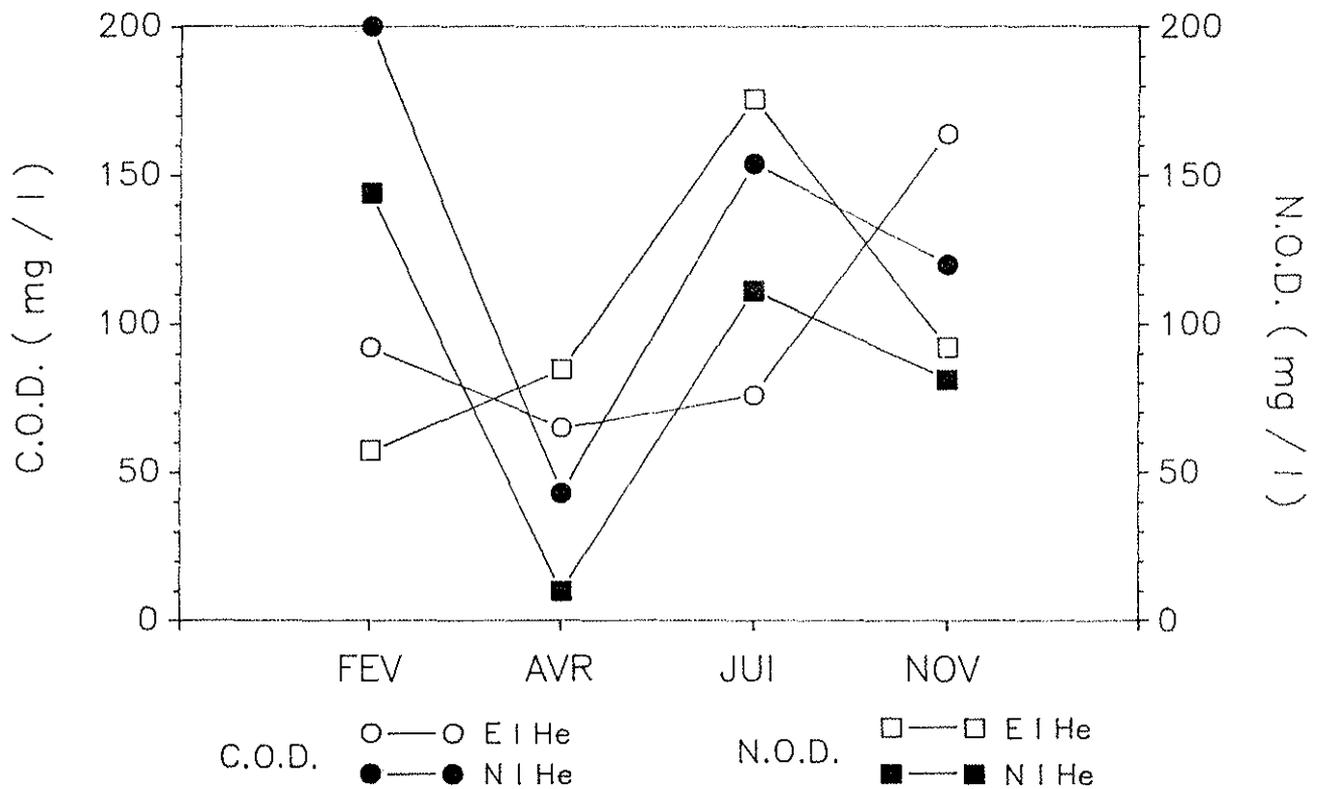
Les résultats qui sont discutés dans ce chapitre ont été obtenus dans le cadre d'un programme de recherches effectué en 1986, dont le protocole expérimental est consigné en Annexe III.

Au cours de cette étude, les sédiments et les eaux interstitielles de différentes stations ont été analysés notamment du point de vue de leur teneur en carbone et en azote.

Comme cela apparaît sur le tableau 29, les quantités de carbone et d'azote organique sont, à l'intérieur d'une même zone géographique, plus élevées dans les herbiers que dans les parcs à huîtres ou les sédiments sans végétation. Cette tendance est particulièrement évidente dans la fraction dissoute, distinguée de la fraction particulaire par filtration sur 0,45  $\mu\text{m}$ .



**Figure 29:** Evolution des teneurs (% du poids sec) en carbone et azote particuliers dans le sédiment de deux herbiers de l'Ile aux Oiseaux.



**Figure 30:** Evolution des teneurs (mg/l) en carbone et azote dissous dans l'eau interstitielle de deux herbiers de l'Ile aux Oiseaux.

**Tableau 29:** Valeurs moyennes annuelles (1986) des concentrations en carbone et azote dissous dans l'eau interstitielle (mg/l) et en carbone et azote particulaires dans le sédiment (% du poids sec) de 5 stations intertidales de l'île aux Oiseaux (voir Fig. 1 et Annexe III).

	Eaux interstitielles (mg/l)		Sédiment (% PS)	
	C.O.D.	N.O.D.	C	N
EIS	45	42	0,84	0,05
EIHu	44	49,2	2,33	0,15
EIHe	78	106	2,43	0,13
NIHu	58	62,7	3,06	0,22
NIHe	132	88,6	4,09	0,29

En effet, l'apport organique provenant des zostères mortes ainsi que de leur faune associée est plus important dans les herbiers que dans les autres stations (Annexe III).

Cette matière organique subit des transformations qui mettent en jeu des phénomènes d'échanges entre les fractions particulaire et dissoute : la plante, lorsqu'elle se dégrade, libère assez rapidement ses substances dissoutes (Mc DOWELL et FISHER, 1976). Une partie de ces substances est ensuite agrégée en matière organique particulaire, soit par les bactéries (PAERL, 1978), soit par des processus de précipitation chimique.

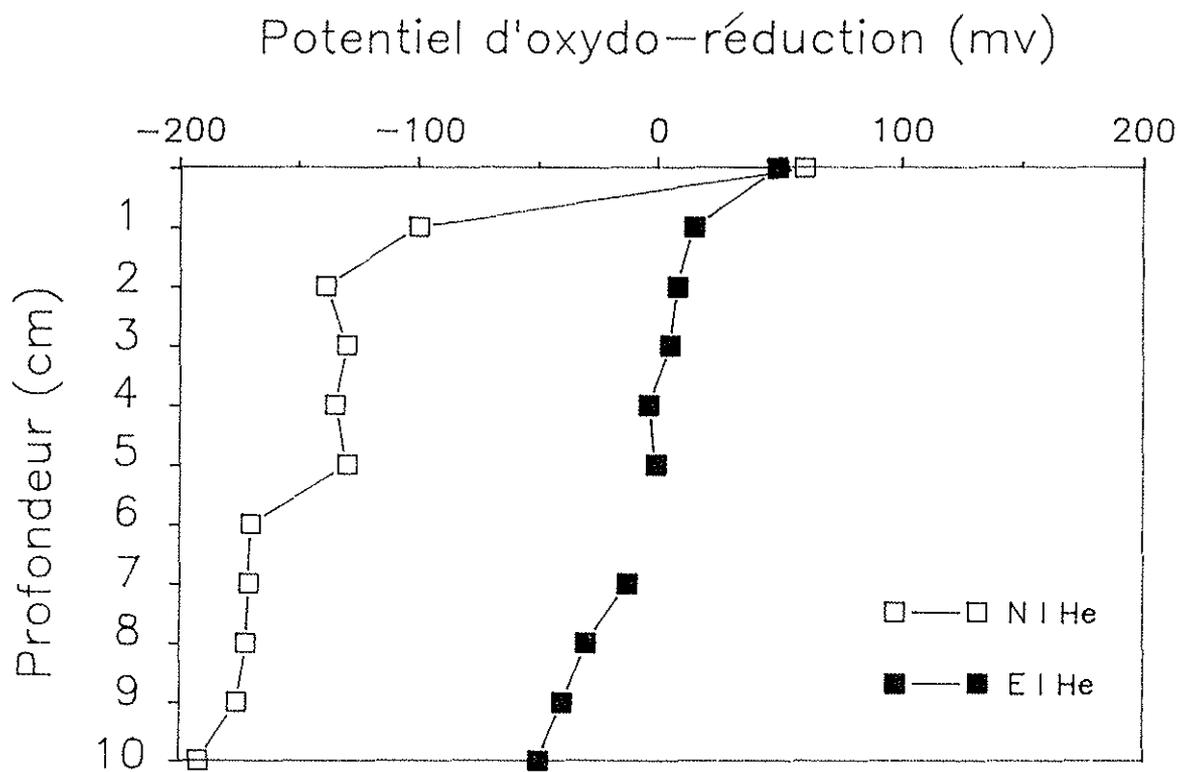
Ainsi, selon BOWEN (1984), on peut distinguer deux types de matière organique particulaire (M.O.P.) :

- M.O.P. amorphe : formée par ces agrégats;
- M.O.P. morphe : composée des fragments végétaux qui ne sont pas encore dégradés.

Pour cette raison, il est impossible d'interpréter les courbes des figures 29 et 30 en simple terme de transfert du compartiment organique particulaire vers l'organique dissous.

Néanmoins, on peut remarquer que les variations des concentrations en carbone et azote organique ont une amplitude plus importante dans l'herbier où le sédiment est le plus réduit (NIHe) (Fig. 31)

D'autre part, on observe que les concentrations en ces éléments diminuent ici pendant les périodes où CAUMETTE (1987), dans l'étang du Prévost, situe la dominance des phénomènes de sulfato-réduction.



**Figure 31:** Variations du potentiel d'oxydo-réduction (mV) en fonction de la profondeur (0-10 cm) dans le sédiment de deux herbiers de l'île aux Oiseaux.

Les rapports unissant la dégradation des zostères et le cycle du soufre dans le Bassin d'Arcachon restent à étudier, mais il y a lieu de penser que les bactéries sulfato-réductrices jouent un rôle prépondérant dans la dégradation des végétaux à l'intérieur des sédiments anaérobies, comme cela a déjà été suggéré dans d'autres écosystèmes côtiers.

Ainsi JORGENSEN (1977) estime que 53 % de la minéralisation de la matière organique des sédiments du Limfjorden, au Danemark, est réalisé via la sulfato-réduction.

#### 4. CONCLUSION

Les travaux antérieurs concernant la dégradation des feuilles de zostères ont abouti à la conclusion qu'il s'agissait d'un matériel végétal à faible taux de décomposition. Elles ont souvent été, de ce point de vue, opposées aux algues dont le "turnover" est souvent très rapide.

D'après nos résultats, il apparaît que le milieu constitué par les sédiments anoxiques permet une dégradation plus rapide des différentes parties de la plante (rhizomes et feuilles) que le milieu aquatique, grâce sans doute à l'intervention des bactéries sulfato-réductrices et de champignons.

Au vu de cette expérience, il est possible d'envisager deux voies d'évolution de la matière organique végétale constituée par les zostères dans le Bassin d'Arcachon.

Lorsque les feuilles sont entraînées par les courants et alternativement déposées sur les estrans et reprises par la marée, leur dégradation est lente. Il en serait de même dans certains chenaux à faible hydrodynamisme. Ce tissu résistant à la décomposition présente l'intérêt de constituer une réserve énergétique pour l'écosystème (HARRISSON et MANN, 1975b) y compris pour les zones côtières en communication avec la baie. Cependant, il contribue aussi à accélérer le colmatage des petits chenaux intertidaux qui drainent l'herbier ainsi que de certains grands chenaux (Courbey, Cousse, Nord de l'île, Courant).

Les plantes, ou les parties de plantes, qui se dégradent dans le sédiment des herbiers et les zones de saturation des plages semi-abritées sont plus rapidement décomposées. Ces processus procurent au système une réserve importante d'éléments particuliers et dissous qui pourront être utilisés par les micro-organismes, le phytobenthos ou les zostères elles-mêmes. D'autre part, comme le signalent KIKUCHI et PERES (1977), l'entrée des phanérogames dans le cycle de la dégradation permet aux animaux de les consommer. Ainsi ROBERTSON et MANN (1980) ont montré que les

crustacés isopodes et amphipodes consomment les feuilles de zostères détachées des plantes depuis plus de cinq semaines. Par ailleurs, lorsque les fragments détritiques atteignent une petite taille, ils sont ingérés par les invertébrés et les poissons dépositives.

L'importance du détritus de phanérogames dans la chaîne alimentaire est cependant mise en doute par les études isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$ ) qui révèlent, en zone tempérée, que la majorité du carbone des animaux côtiers dérive de sources algales, tandis que la contribution des phanérogames s'avère assez faible (THAYER *et al.*, 1978).

Il n'en reste pas moins que, chez certains invertébrés, le carbone des tissus dérive à 25 % du carbone des zostères, ce qui est loin d'être négligeable. C'est le cas du bivalve *Macoma balthica* (Mc CONNAUGHEY et Mc ROY, 1979). De plus, comme le remarque KITTING (1984), il est probable qu'un certain nombre d'espèces herbivores (*Hydrobia*, Mulets) consomment les détritus de phanérogames lorsque leur source principale de nourriture fait défaut dans le milieu qu'elles exploitent. D'autre part, il semble nécessaire de considérer le détritus végétal comme un ensemble comprenant non seulement les débris de phanérogames mais également ses épibiontes. Si les champignons sont peu développés sur les détritus de zostères, les bactéries y sont abondantes ( $2 \times 10^4$  à  $1 \times 10^5$  cellules.mm<sup>-2</sup> (HARRISSON et HARRISSON, 1980),  $10^8$  à  $10^{10}$  cellules.g P.S. de détritus (NEWELL, 1981)), et fournissent au système, outre leur biomasse, un matériel extracellulaire riche en azote (HOBBIE et LEE, 1980). Ces populations bactériennes, ainsi que les bactéries phototrophes qui réoxydent les sulfures, sont consommées par certains organismes benthiques et planctoniques (CAUMETTE, 1987). Ainsi, même si l'intérêt nutritionnel des zostères dégradées est faible, elles présentent l'intérêt de constituer un substrat favorable au développement d'organismes qui participent à la chaîne trophique.

Les résultats présentés dans ce chapitre sont préliminaires et devront, dans le futur, être complétés par d'autres séries d'expériences *in situ* et *in vitro*. Il sera notamment nécessaire d'étudier la dégradation de *Z. noltii* à des températures plus basses (correspondant à la période hivernale), ainsi que l'évolution du détritus immergé en permanence. D'autre part, les liens unissant la dégradation des plantes et les populations microbiennes des sédiments de la baie restent à déterminer. L'étude de ce compartiment permettra de préciser et d'expliquer les cycles de la matière organique au niveau du benthos intertidal.

**CHAPITRE V**  
**ETUDE DE LA MACROFAUNE ASSOCIEE AUX HERBIERS**  
**INTERTIDaux DE *ZOSTERA NOLTII***  
**DANS LE BASSIN D'ARCACHON**

## 1. INTRODUCTION

Depuis une vingtaine d'années, de nombreux auteurs ont étudié les peuplements des herbiers infralittoraux de *Zostera marina* tant du point de vue structurel (abondance, richesse spécifique, diversité) que fonctionnel et énergétique (MARSH, 1973; THAYER *et al.*, 1975; LAPPALAINEN et KANGAS, 1975a et b; YOUNG et YOUNG, 1978; JACOBS et HUYSMAN, 1982).

En Méditerranée, les peuplements des herbiers de *Z. noltii* sont décrits de longue date (LEDOYER, 1962; TRUE-SCHLENTZ, 1965). En revanche, les études quantitatives concernant la macrofaune invertébrée des zostères intertidales sont plus récentes et limitées à certaines zones géographiques. (Allemagne : REISE, 1978; Pays-Bas : JACOBS *et al.*, 1983; Bretagne : DENIS, 1978; JACOBS et HUISMAN, 1982).

Dans les herbiers du Bassin d'Arcachon, un certain nombre de groupes zoologiques appartenant à la méiofaune ont fait l'objet de recherches approfondies : Foraminifères (LE CAMPION, 1970), Ostracodes (CARBONEL, 1980), Nématodes (GARCIA-LANCIEGO, 1990), Copépodes (ESCARAVAGE, 1989). En ce qui concerne la macrofaune invertébrée, seul l'aspect qualitatif des peuplements avait été abordé par LUBET (1956) et, de façon beaucoup plus systématique, à travers les travaux d'AMANIEU (1967) sur les plages abritées.

Il s'avérait donc nécessaire d'acquérir des données numériques propres à préciser la distribution et l'évolution annuelle des espèces de la macrofaune invertébrée associée aux herbiers intertidaux de la Baie, d'autant plus que de nombreux taxons d'intérêt économique (Mollusques, Crevettes et Poissons) y séjournent temporairement ou en permanence.

Ces données permettront de mieux préciser l'intérêt écologique des herbiers de *Z. noltii* au sein de l'écosystème littoral, notamment en comparant leurs peuplements avec le

macrobenthos des autres zones intertidales du Bassin (GIS (voir annexe III); CRABOS, 1988); elles constitueront également une série de référence pour des comparaisons à long terme.

## 2. MATERIEL ET METHODES

La caractérisation d'un ensemble faunistique nécessite de prendre en compte tous les organismes qui colonisent le milieu, que ce soit de façon temporaire ou permanente. D'une manière générale, le macrobenthos est subdivisé en trois ensembles :

- l'**endobenthos** : espèces qui vivent à l'intérieur du sédiment;
- l'**épibenthos** : espèces qui colonisent la surface du sédiment;
- le **suprabenthos** : espèces qui occupent, temporairement ou de façon continue, la couche d'eau adjacente au fond.

Dans les herbiers de phanérogames marines, la nature du lien des organismes avec le support végétal détermine un autre type de classement. Ainsi, KIKUCHI et PERES (1977) distinguent, outre l'endobenthos :

- la faune associée aux feuilles vivantes, qui peut être épiphyte (bactéries, micro et méiofaune), sessile (Hydrozoaires, Bryozoaires, Actiniaires), ou mobile. Cette dernière catégorie renferme les animaux se déplaçant sur les feuilles (Mollusques, Gastéropodes, Crustacés, Echinodermes), ainsi que les organismes qui évoluent dans l'espace interfoliaire (Mysidacées, certains Poissons : Syngnathidés, *Lepadogaster* sp);
- la faune associée aux tiges et aux rhizomes (Amphipodes tubicoles : *Corophium*, *Erichtonius*);
- la faune vagile se déplaçant activement entre les feuilles (Décapodes, Poissons).

L'ensemble de la faune associée aux supports végétaux immergés est souvent rassemblée sous le nom de macrofaune phytophile par les hydrobiologistes.

Il faut remarquer qu'en zone intertidale, la faune vagile ainsi qu'une partie de la faune associée aux feuilles (Poissons et Crustacés notamment) effectuent des migrations tidales entre les herbiers de *Z. noltii* et les zones plus profondes de l'infralittoral.

La récolte de la totalité de ces organismes nécessite donc la mise en œuvre d'une stratégie d'échantillonnage adaptée à la localisation et au comportement des différents groupes d'espèces. Dans cette optique, deux techniques de prélèvement ont été utilisées :

- prélèvements à basse mer par carottage, qui permettent de récolter l'endobenthos et les espèces de la faune associée aux plantes qui demeurent dans l'herbier à basse mer : ces espèces ont été réunies sous le terme de **macrofaune sédentaire** (PERES, 1961);

- prélèvements à haute mer à l'aide d'un chalut de petite dimension, permettant de capturer la faune vagile *sensu stricto* ainsi que les espèces sédentaires qui se déplacent sur ou entre les feuilles. A l'instar de LEDOYER (1962, 1964), nous avons rassemblé ces taxons sous le terme de **macrofaune vagile**.

Il est évident qu'une partie des espèces du peuplement est commune à ces deux ensembles : c'est le cas d'un certain nombre de Gastéropodes et de Crustacés. Seules certaines de ces espèces sont adaptées à l'émersion (Mollusques, Décapodes Reptantia), les autres parvenant à résister à ces conditions grâce à la sursaturation en eau de l'épistrate des herbiers ou en se réfugiant dans les dépressions du domaine intertidal (flaques et esteys).

## 2.1. Modalités de prélèvements. Traitement des échantillons

### 2.1.1. Prélèvements à basse mer

Les stations B, K, L et Q ont été échantillonnées suivant un rythme trimestriel en janvier, avril, juillet et octobre 1984.

L'échantillonnage "représentatif" de la macrofaune benthique présente un certain nombre de difficultés liées à la diversité des organismes qui composent les peuplements. En effet, ce compartiment englobe des espèces de tailles très différentes et dont les types de répartition varient non seulement en fonction de l'espèce mais également en fonction de l'âge des individus (BACHELET, 1979). Comme le signale cet auteur, "il est pratiquement impossible de sélectionner une surface de prélèvement adéquate pour l'ensemble de la communauté", et ceci d'autant plus que la nature et la structure des peuplements varient dans le temps et dans l'espace.

La taille et le nombre d'échantillons sont le résultat d'un compromis entre les nécessités statistiques déterminées par le type de peuplement étudié et les possibilités pratiques du benthologue (aussi bien au niveau du prélèvement qu'à celui du tri).

Un certain nombre d'auteurs utilisent des carottiers de petite taille (qui échantillonnent une surface unitaire généralement comprise entre 45 et 64 cm<sup>2</sup>) pour étudier les peuplements d'herbiers (STONER, 1980; JACOBS *et al.*, 1982, 1983). La surface totale de ces prélèvements varie entre 381 et 954 cm<sup>2</sup>. Une surface unitaire plus étendue (225 cm<sup>2</sup>) nous est apparue mieux appropriée pour récolter non seulement les

espèces de petite taille, mais également les grandes Annélides, ou les crabes enfouis dans le sédiment. L'utilisation de la formule d'ELLIOTT (1971) nous a permis de montrer que trois prélèvements de cette taille étaient suffisants pour obtenir une précision de 5 à 10% sur les effectifs du peuplement entier. La surface totale de nos prélèvements recouvre ainsi 675 cm<sup>2</sup>. La hauteur des carottes est d'environ 30 cm.

Les échantillons sont ensuite ramenés au laboratoire et tamisés sur une maille de 1 mm. En effet, si l'emploi d'une maille de 0,5 mm est souvent préconisée dans la littérature (LEWIS et STONER, 1980), l'abondance de débris végétaux dans les sédiments de l'herbier est telle que son utilisation génère un volume important de refus de tamis, volume d'ailleurs déjà conséquent en employant un maillage de 1 mm.

Les Mollusques (sauf *Hydrobia ulvae* et *Rissoa labiosa*) ont fait l'objet d'un échantillonnage particulier, de manière à ne pas sous-estimer leur présence dans les herbiers où ils sont parfois relativement peu abondants (c'est notamment le cas de *Littorina littorea*, *Gibbula umbilicalis*, *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea*). A cet effet, trois prélèvements de 2500 cm<sup>2</sup> sont réalisés à l'aide d'un cadre métallique de 50 cm de côté, puis tamisés sur une maille de 5 mm. Seuls les individus de longueur supérieure à cette taille sont comptabilisés dans ces échantillons, tandis que les individus de taille comprise entre 1 et 5 mm sont pris en compte dans les carottages de 225 cm<sup>2</sup>.

Les échantillons étaient ensuite colorés au rose bengale (100 mg/l) et conservés dans une solution de formol neutralisé à 10%.

### 2.1.2. Prélèvements à haute mer

Trois herbiers (B, L et Q) correspondant aux zones échantillonnées à basse mer (Fig. 1) ont fait l'objet de pêches mensuelles de février 1984 à février 1985.

Ces pêches sont réalisées à l'aide d'un petit chalut épibenthique cylindro-conique, d'ouverture rectangulaire (hauteur: 35 cm, largeur: 100 cm, longueur: 350 cm). Le vide de maille du filet est de 0,5 mm, avec un rapport de surface ouverte égal à 5. Deux patins posés sur la partie inférieure du cadre permettent à cet engin de glisser sur le fond et surélèvent son ouverture de 3 cm par rapport à la surface du sédiment. Ce petit chalut à cadre est maintenu débordé latéralement par une perche fixée à l'embarcation afin de l'éloigner de la zone de turbulences de l'hélice, et traîné à vitesse constante à la surface des herbiers. Une distance de 100 m, mesurée grâce à une roue odométrique, est ainsi parcourue. Les trois stations sont échantillonnées autour de la même étale de haute-mer, généralement matinale.

Au mois de juin, deux séries de prélèvements diurnes et nocturnes ont été réalisées dans les herbiers du nord de l'île aux Oiseaux, afin d'étudier l'influence du rythme nyctéméral sur les migrations de la macrofaune vagile.

Hormis le fait qu'ils ne sont pas tamisés, ces échantillons sont soumis au même traitement que les prélèvements de faune sédentaire.

Dans les deux séries de prélèvements, l'ensemble des échantillons est trié, la détermination étant ensuite précisée jusqu'au niveau spécifique. Cette méthodologie, quoiqu'assez fastidieuse est rendue nécessaire par la présence d'espèces de petite taille parfois représentées par un faible nombre d'individus et qui doivent toutefois être prises en compte dans le cadre de l'étude de la structure des peuplements.

## 2.2. Expression des résultats - Traitement mathématique

Deux types de données numériques sont classiquement utilisées dans l'étude des peuplements: **la densité** et **la biomasse**. Ce dernier paramètre permet de prendre en compte les différences dimensionnelles des organismes et de préciser l'importance de chaque espèce dans le peuplement.

**Les biomasses** ont été mesurées selon les méthodes définies par les benthologues, ce qui permet de comparer les résultats acquis dans différents milieux.

- **Le poids sec ( P.S.)** est obtenu après passage à l'étuve jusqu'à poids constant (80°C, 48h). Au préalable, les Mollusques sont débarassés de leur coquille, soit directement, soit par immersion dans une solution d'HCl à 10%.

- **Le poids organique libre de cendres (A.F.D.W.)** est calculé par différence entre le poids sec et le poids de cendres de l'échantillon obtenu après calcination (2 h, 600°C). Cette méthodologie permet d'éliminer de la biomasse les particules minérales ingérées par les organismes.

Les échantillons sont pesés au centième de milligramme (balance SARTORIUS).

Dans le but de comparer facilement ces données à celles de la littérature, les résultats ont été exprimés en nombre d'individus ou en unité de poids par mètre carré.

**La Richesse spécifique (S)**, soit le nombre d'espèces contenues dans un ensemble d'échantillons, permet de compléter la description du peuplement. Toutefois, ce paramètre est fortement influencé par la taille de l'échantillon et prend en compte les espèces rares au même titre que les espèces abondantes.

Pour cette raison, la structure des peuplements doit être abordée par le biais de l'examen des fréquences relatives de ses composantes. L'étude de la diversité permet ainsi d'après DAGET (1976), de "rendre compte de l'inégale répartition des densités, ou de la biomasse, entre les espèces". Un certain nombre d'indices permettent de rendre compte de cette diversité. **L'indice de SHANNON** est le plus employé par les écologistes. Il se formule de la façon suivante:

$$H' \text{ (bit)} = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i$$

S= Nombre d'espèces contenues dans l'échantillon

$p_i$ = Fréquence relative des espèces

La valeur de  $H'$  varie de 0 (tous les individus appartiennent à la même espèce) à un nombre théoriquement infini (tous les individus appartiennent à une espèce différente). Cet indice a été calculé pour les effectifs:  $H'_N$  où  $p_i = n_i / N$ , et pour les biomasses :  $H'_B$  où  $p_i = b_i / B$ . L'indice de SHANNON dépend à la fois de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique de l'échantillon, paramètre qui varie selon les peuplements.

**L'Équitabilité ( E )** a également été calculée. Cet indice est défini comme le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale, soit:

$$E = \frac{H'}{H'_{\max}} = \frac{H'}{\log_2 S}$$

E varie de 0 (une espèce strictement dominante), à 1, valeur mesurée lorsque toutes les espèces présentent le même effectif. L'équitabilité est calculée pour les effectifs ( $E_N$ ), et les biomasses ( $E_B$ ).

D'après AMANIEU et LASSERRE (1982), on peut convenir que  $H'$  mesure le degré d'organisation de la communauté et E la qualité de cette organisation.

### 3. NATURE DES PEUPEMENTS

Au cours de cette étude, 142 espèces ont été recueillies, soit 77 dans les pêches au filet et 87 par carottage, à basse mer. On peut adjoindre à ce total les 19 espèces d'Annélides Polychètes récoltées dans d'autres herbiers de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon (AUBY *et al*, 1987; MATHIVAT-LALLIER, 1989; LABOURG, comm. pers.). Il faut toutefois signaler que certains Crustacés anomoures (*Upogebia stellata*, par exemple) ne sont pas capturés par ces engins de prélèvement, du fait que leurs terriers sont trop profonds. La liste exhaustive de ces espèces est présentée en annexe IV. Elles se répartissent de la façon suivante entre les différents embranchements, classes et ordres :

		Nbre d'espèces récoltées			Abré- viations	
		(1)	(2)	(3)		
Cnidaires	Hexacoralliaires	3		3	CNI	
Annélides	Polychètes	Errantes	26	1	26	POE
		Sédentaires	25		25	POS
	Oligochètes	1		1	OLI	
Némertiens		1		1	NEM	
Mollusques	Polyplacophores	2	2	2	POL	
	Gastéropodes	8	11	11	GAS	
	Pélécy-podes	9		9	PEL	
Arthropodes	Pycnogonides	2	6	6	PYC	
	Crustacés	Mysidacés		3	3	MYS
		Tanaidacés		4	4	TAN
		Isopodes	3	6	6	ISO
		Amphipodes	4	17	17	AMP
	Décapodes	Natantia		12	12	NAT
		Reptantia	1	3	3	REP
Insectes	Diptères	1		1	INS	
Echinodermes	Ophiurides	1	2	2	ECH	
Poissons	Téléostéens		10	10	POI	

(1) Espèces récoltées à basse mer par carottage; (2) Espèces récoltées à haute mer au filet;  
(3) Total.

**Tableau 31:** Espèces de la macrofaune sédentaire communes à l'ensemble des quatre stations, ou à trois d'entre elles.

Espèces communes aux quatre stations	Espèces communes à trois stations
<p><i>Cereus pedunculatus</i>  <i>Phyllodoce mucosa</i>  <i>Glycera tridactyla</i>  <i>Heteromastus filiformis</i>  <i>Tubificoides benedeni</i>  <i>Hydrobia ulvae</i>  <i>Rissoa labiosa</i>  <i>Bittium reticulatum</i>  <i>Gibbula umbilicalis</i>  <i>Littorina littorea</i>  <i>Haminea navicula</i>  <i>Cerastoderma edule</i>  <i>Abra ovata</i>  <i>Loripes lucinalis</i>  <i>Cyathura carinata</i>  <i>Idotea chelipes</i>  Larves de Chironomides</p>	<p><i>Parapionosyllis gestans</i>  <i>Platynereis dumerili</i>  <i>Glycera rouxi</i>  <i>Aonides paucibranchiata</i>  <i>Paradoneis lyra</i>  <i>Tharyx marioni</i>  <i>Notomastus laticereus</i>  <i>Amage adspersa</i>  <i>Melinna palmata</i>  <i>Lanice conchilega</i>  <i>Lineus ruber</i>  <i>Lepidochitona cinerea</i>  <i>Modiolus barbatus</i>  <i>Venerupis aurea</i>  <i>Tapes decussatus</i>  <i>Melita palmata</i>  <i>Amphipholis squamata</i></p>

### 3.1. Peuplements sédentaires

Au sein de ces peuplements, les groupes faunistiques ainsi distingués présentent les caractéristiques suivantes:

**Tableau 30** : Contribution des différents groupes zoologiques à la densité et à la biomasse moyennes des peuplements sédentaires dans les 4 herbiers échantillonnés.

		CNI	POE	POS	OLI	NEM	POL	GAS	PEL	PYC	ISO	AMP	REP	INS	ECH
% Densité	St B	0,55	3,12	41,51	47,04	0,38	0,18	1,28	2,01	0	2,54	0,06	0	1,31	0,02
	St K	0,16	0,75	0,91	3,89	0	0,07	88,84	4,07	0	0,66	0,56	0,03	0,06	0
	St L	0,70	0,39	2,10	74,05	0,18	0,25	17,42	0,95	0	0,87	0	0	2,66	0,42
	St Q	1,68	1,61	12,29	72,52	0,27	0	1,80	1,33	0,13	2,07	0,31	0,08	4,64	1,29
% Biomasse	St B	8,19	13,05	46,41	5,03	3,36	0,78	8,83	11,63	0	2,56	0,02	0	0,10	0,03
	St K	2,83	3,98	7,66	0,09	0	0,02	18,24	66,79	0	0,12	0,07	0,20	0	0
	St L	9,22	8,83	5,63	20,44	0,71	0,64	43,70	8,29	0	1,17	0	0	1,25	0,14
	St Q	5,95	12,37	37,11	12,97	1,79	0	17,41	5,26	0,05	3,18	0,45	2,71	0,48	0,27

D'une façon générale, les peuplements sédentaires sont numériquement dominés par les Annélides et les Mollusques, embranchements qui présentent également la richesse spécifique la plus élevée. Cet état de fait est très généralement observé au niveau des herbiers de zostères intertidales (REISE, 1978; JACOBS *et al*, 1982, 1983; DENIS, 1983).

Selon les herbiers, la dominance numérique est exercée en majorité par un seul groupe: Oligochètes (Stations L et Q) ou Gastéropodes (Station K), ou bien par deux groupes à la fois: Polychètes sédentaires et Oligochètes (Station B).

Les biomasses sont généralement mieux réparties entre les Cnidaires, les Polychètes errantes et sédentaires, et les Mollusques Gastéropodes et Pélécy-podes.

L'examen des listes d'espèces classées par rang d'abondance et de biomasse, permet de réaliser les observations suivantes :

- Un groupe de 17 espèces est commun aux peuplements des quatre stations, 17 autres taxons étant, par ailleurs, représentés dans trois des herbiers échantillonnés (Tableau 31). Les espèces qui dominent les quatre peuplements appartiennent en majorité à ces deux groupes.

Ce "peuplement de base" comprend un certain nombre d'espèces caractéristiques de deux biocénoses méditerranéennes: la biocénose des sables vaseux de mode calme (S.V.M.C.) et la biocénose lagunaire euryhaline et eurytherme (L.E.E.), décrites par PERES et PICARD (1964) et TRUE-SCHLENTZ (1965), comme l'a également observé

DENIS (1980) pour les peuplements des vasières du golfe du Morbihan. La faune des herbiers du Bassin présente d'ailleurs des analogies importantes avec ces derniers (46 espèces communes).

Les ressemblances avec les peuplements des herbiers intertidaux plus septentrionaux (Bretagne nord, Pays-Bas) sont beaucoup plus réduites: 23 espèces communes avec les herbiers de Roscoff (JACOBS *et al*, 1982), et seulement 16 avec ceux de la Krabbenkreek (JACOBS *et al*, 1983).

Par ailleurs, on peut remarquer que les peuplements des herbiers intertidaux néerlandais (voir également REISE, 1978) présentent un certain nombre de similitudes avec la macrofaune de la station K, non seulement du point de vue de leur faible richesse spécifique, mais également au niveau de leur composition marquée par la dominance des espèces de la communauté à *Macoma*, décrite par PETERSEN (1913) et WOLFF (1973).

- Dans les stations où une forte dominance numérique est exercée par une classe, elle est le fait d'une seule espèce: *Tubificoïdes benedeni* dans le cas des Oligochètes, *Hydrobia ulvae* pour les Gastéropodes. Comme nous le verrons par la suite, ces deux taxons dominant assez fréquemment les peuplements des vasières intertidales et estuariennes, même en l'absence de zostères. De ce fait, dans les herbiers L, K et Q, une seule espèce totalise plus de 70% de l'abondance, tandis qu'à la station B, cette proportion est atteinte en sommant les abondances de 3 espèces.

- La dominance pondérale est exercée à la fois par des espèces de petite taille et d'abondance élevée (*T. benedeni* et *H. ulvae*) et par les Cnidaires, Mollusques et Annélides moins nombreux et de taille plus conséquente. A la station K, *Cerastoderma edule* totalise 66,5% de la biomasse, 4 taxons représentant à eux seuls 90% de ce paramètre. Ce type de dominance pondérale exercée par un petit nombre d'espèces de Mollusques Pélécytopodes semble relativement fréquent dans le domaine intertidal. Dans certaines stations de l'Estuaire de la Gironde, elle est le fait de *Scrobicularia plana* (BACHELET, 1979), et de *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*, *Cerastoderma edule* et *Macoma balthica* dans la mer des Wadden (BEUKEMA, 1976).

Par contre, dans les autres herbiers, cette dominance est moins marquée; en effet, 12 à 23 espèces contribuent à 90% de la biomasse des peuplements.

**Tableau 33:** Espèces de la macrofaune vagile communes à l'ensemble des stations, ou à trois d'entre elles.

Espèces communes aux trois stations	Espèces communes à deux stations
<p> <i>Platynereis dumerilii</i>  <i>Lepidochitona cinerea</i>  <i>Bittium reticulatum</i>  <i>Gibbula umbilicalis</i>  <i>Hydrobia ulvae</i>  <i>Littorina littorea</i>  <i>Littorina obtusata</i>  <i>Rissoa labiosa</i>  <i>Haminea navicula</i>  <i>Anoplodactylus angulatus</i>  <i>Endeis spinosa</i>  <i>Praunus flexuosus</i>  <i>Zeuxo sp</i>  <i>Cyathura carinata</i>  <i>Idotea chelipes</i>  <i>Perioculodes longimanus</i>  <i>Apherusa bispinosa</i>  <i>Atylus swammerdami</i>  <i>Megaluropus agilis</i>  <i>Melita palmata</i>  <i>Dexamine spinosa</i>  <i>Gammarus locusta</i>  <i>Hyale nilsonni</i>  <i>Microdeutopus gryllotalpa</i>  <i>Amphitoe ferox</i>  <i>Ericthonius difformis</i>  <i>Hippolyte longirostris</i>  <i>Hippolyte varians</i>  <i>Hippolyte sp (juvéniles)</i>  <i>Athanas nitescens</i>  <i>Palaemon adspersus</i>  <i>Palaemon elegans</i>  <i>Palaemon sp (juvéniles)</i>  <i>Crangon crangon</i>  <i>Carcinus maenas</i>  <i>Amphipholis squamata</i>  <i>Atherina presbyter</i>  <i>Siphonostoma typhle</i>  <i>Syngnathus abaster</i>  <i>Pomatoschistus minutus</i>  <i>Pomatoschistus microps</i> </p>	<p> <i>Phyllodoce mucosa</i>  <i>Doris verrucosa</i>  <i>Trinchesia genovae</i>  <i>Callipallene spectrum</i>  <i>Callipallene emaciata</i>  <i>Cumopsis goodsiri</i>  <i>Iphinoe tenella</i>  <i>Sphaeroma serratum</i>  <i>Dynamene bidentata</i>  <i>Jaera albifrons</i>  <i>Palaemon serratus</i>  <i>Erythropus mysanthropus</i>  <i>Anguilla anguilla</i>  <i>Corophium insidiosum</i>  <i>Phtisica marina</i>  <i>Hippolyte inermis</i> </p>

### 3.2. Peuplements vagiles

Ces peuplements sont numériquement dominés par les Mollusques Gastéropodes et les Crustacés Amphipodes et Décapodes (Tableau 32). Comme dans le cas de la faune sédentaire, ces ensembles sont également ceux au sein desquels les espèces sont les plus nombreuses. Les peuplements de Poissons, dont la richesse spécifique est élevée (10 espèces) présentent une abondance relative assez faible (1,61% au maximum).

Dans tous les cas, les Décapodes dominent la biomasse à plus de 60%; cette dominance est exercée à part égale par les crabes et les crevettes (Stations L et Q) ou uniquement par les Décapodes Natantia. Les Gastéropodes et les Poissons contribuent à la plus grande partie des 40% restant.

**Tableau 32 :** Contribution des différents groupes zoologiques à la densité et à la biomasse moyennes des peuplements vagiles dans les 3 herbiers échantillonnés.

		POE	POL	GAS	PYC	MYS	TAN	ISO	AMP	NAT	REP	ECH	POI
% Densité	St B	0,64	0,01	<b>46,79</b>	0,29	2,06	0,01	4,00	<b>16,96</b>	<b>27,52</b>	0,01	0,10	1,61
	St L	0,09	0,02	<b>58,43</b>	0,06	0,19	0	1,85	<b>6,25</b>	<b>31,07</b>	0,03	0,95	1,06
	St Q	0,59	0,02	<b>28,94</b>	0,33	0,11	0,03	6,44	<b>20,39</b>	<b>38,08</b>	0,03	4,76	0,28
% Biomasse	St B	0,24	0	<b>12,59</b>	0,13	5,15	0	1,54	3,06	<b>63,04</b>	0,53	0,01	<b>13,71</b>
	St L	0,05	0,01	<b>18,11</b>	0,02	0,41	0	0,80	0,88	<b>24,66</b>	<b>27,79</b>	0,04	<b>27,26</b>
	St Q	0,41	0,07	<b>25,44</b>	0,14	0,42	0	2,30	2,77	<b>32,34</b>	<b>31,40</b>	0,57	4,13

Lorsque l'on considère le classement des espèces par ordre d'abondance et de biomasse, les caractéristiques suivantes apparaissent:

- 45 taxons (soit 57% de la totalité des espèces) sont communs aux trois peuplements. On retrouve dans ce groupe les Mollusques Gastéropodes et les Crustacés Isopodes appartenant au peuplement de base de la faune sédentaire. Les espèces dominantes en densité appartiennent à ce groupe. Par ailleurs, 13 espèces ont été récoltées dans deux herbiers sur trois (6 dans les stations L et Q, 1 dans les stations B et L, 6 dans les stations B et Q) (Tableau 33).

Ces peuplements présentent peu de ressemblances avec la faune des herbiers méditerranéens étudiés par LEDOYER (1962) : 26 espèces communes sur 87, et les herbiers intertidaux de Roscoff: 20 espèces communes sur 67 (LEDOYER, 1964). Il est délicat de les comparer avec les données de DENIS (1983) qui n'a échantillonné les

vasières qu'à basse mer. Cependant, on peut remarquer, malgré cette limitation, que la liste d'espèces récoltées dans ce milieu contient 20 taxons communs avec les herbiers du Bassin.

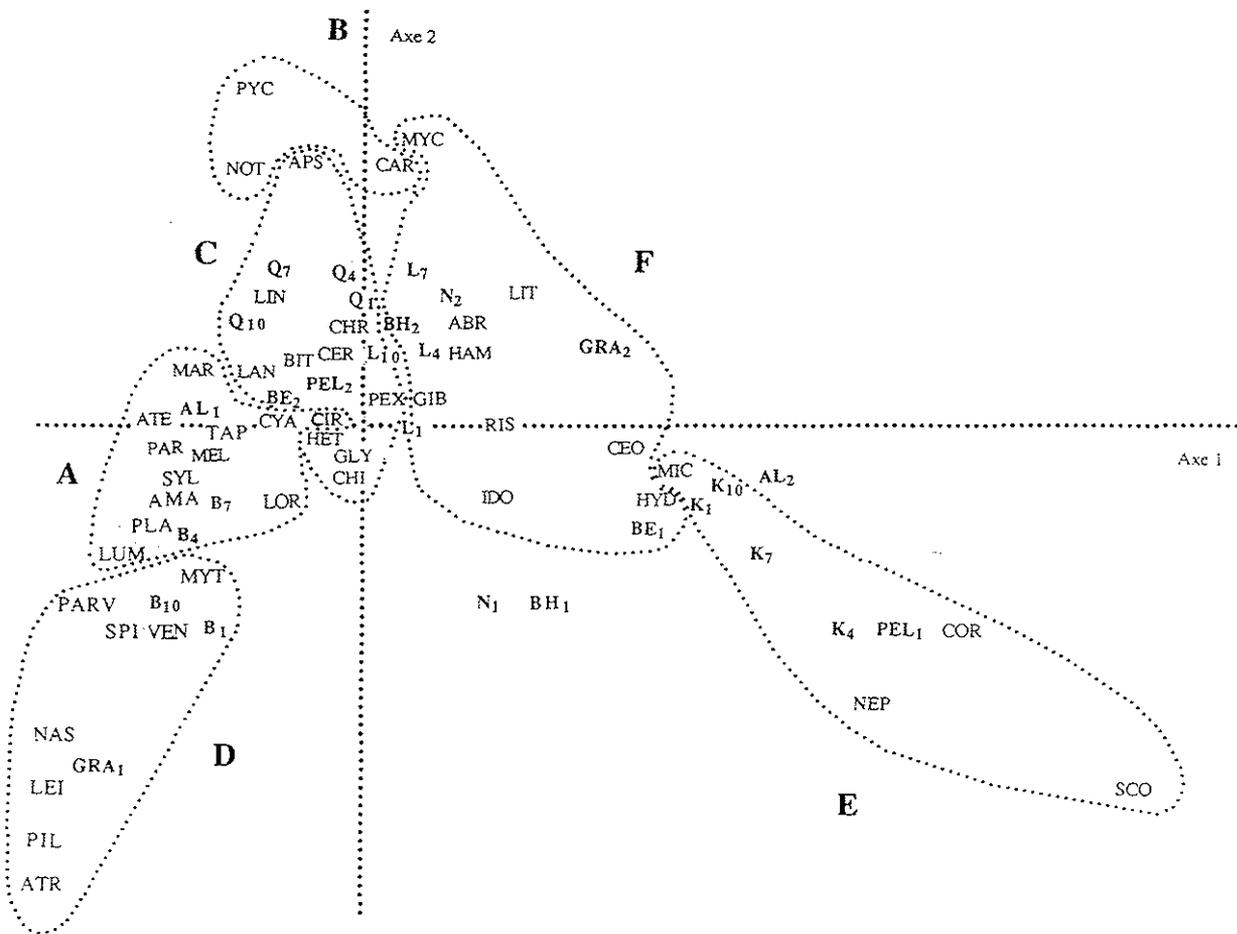
- Les espèces les plus abondantes sont les mêmes dans les trois herbiers : *Rissoa labiosa*, *Hydrobia ulvae*, *Hippolyte longirostris*, les juvéniles d'*Hippolyte sp.*, *Idotea chelipes*, *Gammarus locusta* et *Apherusa bispinosa*. Il est intéressant de noter que deux de ces espèces (*R. labiosa* et *A. bispinosa*) ainsi que les crevettes du genre *Hippolyte* sont également récoltées en abondance dans les herbiers de Roscoff (LEDOYER, 1964). La somme des densités de ces espèces représente ici de 71 à 95% de l'abondance totale des peuplements; leur densité détermine par ailleurs de façon plus ou moins nette l'importance relative des groupes auxquels elles appartiennent (Tableau 34).

**Tableau 34** : Abondances relatives des espèces ou des genres les plus abondants par rapport à la densité totale du groupe zoologique auxquels ils appartiennent, dans les 3 herbiers échantillonnés.

Espèce ou genre	Groupe zoologique	Abondance relative
<i>Rissoa labiosa</i> <i>Hydrobia ulvae</i>	Gastéropodes	B: 56% ; L: 98% ; Q: 96%
<i>Idotea chelipes</i>	Isopodes	B: 98% ; L: 99% ; Q: 96%
<i>Gammarus locusta</i> <i>Apherusa bispinosa</i>	Amphipodes	B: 38% ; L: 81% ; Q: 73%
<i>Hippolyte</i>	Décapodes	B: 56% ; L: 98% ; Q: 96%

- *R. labiosa* et *H. longirostris* font également partie des espèces qui dominent la biomasse, aux côtés d'autres Décapodes Natantia (*Palaemon sp*) ou Reptantia (*Carcinus maenas*), de certains poissons (*Syngnathus*, *Anguilla*, *Pomatoschistus*) et du Gastéropode *Gibbula umbilicalis*. L'isopode *Idotea chelipes* précède dans tous les cas les amphipodes dans cette classification.

La dominance pondérale n'est pas très marquée; l'espèce contribuant le plus à la biomasse (*C. maenas* ou *P. elegans*) représente de 28 à 37% de la biomasse totale. Dans tous les cas, trois espèces suffisent pour totaliser la moitié de la valeur de ce paramètre.



**Variables actives**

- ABR: *Abra ovata*
- AMA: *Amage adspersa*
- APS: *Amphipholis squamata*
- ATE: *Ampharete acutifrons*
- ATR: *Amphirrite gracilis*
- BIT: *Bittium reticulatum*
- CAR: *Carcinus maenas*
- CEO: *Cerastoderma edule*
- CER: *Cereus pedunculatus*
- CHI: Chitons
- CHR: Larves de Chironomes
- CIR: Cirratulidae
- COR: *Corophium spp.*
- CYA: *Cyathura carinata*
- GIB: *Gibbula umbilicalis*
- GLY: *Glycera tridactyla*
- HAM: *Haminea navicula*
- HET: *Heteromastus filiformis*
- HYD: *Hydrobia ulvae*
- IDO: *Idotea chelipes*
- LAN: *Lanice conchilega*
- LEI: *Chymerura clypeata*

- LIN: *Lineus ruber*
- LIT: *Littorina littorea*
- LOR: *Loripes lucinalis*
- LUM: *Lumbrineris impatiens*
- MAR: *Marphysa spp.*
- MEL: *Melina palmata*
- MIC: *Microdeutopus gryllotalpa*
- MYC: *Manayunkia aestuarina*
- MYT: *Mytilus edulis*
- NAS: *Nassarius reticulatus*
- NEP: *Nephtys hombergii*
- NOT: *Notomastus latericeus*
- PAR: *Paradoneis lyra*
- PARV: *Parvicardium exiguum*
- PEX: *Tubificoides benedeni*
- PIL: *Pilargis verrucosa*
- PLA: *Platynereis dumerillii*
- PYC: Pycnogonides
- RIS: *Rissoa labiosa*
- SCO: *Scoloplos armiger*
- SPI: Spionidae
- SYL: Syllidae
- TAP: *Ruditapes decussatus*
- VEN: *Venerupis aurea*

**Variables supplémentaires**

- ALT: Niveau tidal de la station (AL<sub>1</sub><+0,5m; AL<sub>2</sub>>+0,5m)
- GRA: Médiane du sédiment (GRA<sub>1</sub><100; GRA<sub>2</sub>>100)
- PEL: Teneur en pélites (PEL<sub>1</sub><30%; PEL<sub>2</sub>>30%)
- N: Densité des pousses de zostères (N<sub>1</sub><10<sup>3</sup>; N<sub>2</sub>>10<sup>3</sup>)
- BE: Biomasse épigée des zostères (BE<sub>1</sub><60 g.m<sup>-2</sup>; BE<sub>2</sub>>60 g.m<sup>-2</sup>)
- BH: Biomasse hypogée des zostères (BH<sub>1</sub><100 g.m<sup>-2</sup>; BH<sub>2</sub>>100 g.m<sup>-2</sup>)

**Figure 32:** A.F.C. sur les abondances des espèces de la macrofaune sédentaire recensées dans les 4 herbiers (B, K, L et Q), à 4 périodes (1 = janvier 1984, 4 = avril, 7 = juillet, 10 = octobre).

## 4. DISTRIBUTION ET REPARTITION DES ESPECES DE LA MACROFAUNE

Au sein du stock d'organismes récoltés au cours de ces prélèvements, les espèces de la macrofaune invertébrée se répartissent différemment dans l'espace et dans le temps. Dans ce chapitre sont abordées les modalités de cette répartition. L'interprétation de ces résultats s'appuie sur les données réunies dans l'annexe IV qui rassemble, pour les principales espèces du peuplement, leur cycle biologique dans les herbiers du Bassin (parfois comparé avec d'autres biotopes), et certains aspects de leur écologie.

### 4.1. Macrofaune sédentaire

Dans un premier temps, les données relatives aux quatre herbiers échantillonnés en 1984 sont étudiées. Ces résultats sont ensuite complétés avec ceux des prélèvements réalisés parallèlement dans les herbiers et les parcs à huîtres en 1985-86 (annexe III).

L'analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) réalisée sur une matrice combinant les 46 principaux taxons et leur effectif  $n'$  ( $n' = \log(n+1)$ ), dans les quatre stations aux quatre saisons, permet de mettre en évidence les groupements d'espèces et de stations. Cette analyse est précisée par des classifications ascendantes hiérarchiques (C.A.H.) réalisées sur la même matrice.

Le plan factoriel 1-2 de l'A.F.C. extrait 45,8% de la variance totale (Fig. 32). Les points-lignes et les points-colonnes se projettent en forme de parabole (effet GUTMAN: BENZECRI *et al.*, 1973), ce qui ne permet pas d'interpréter séparément les deux facteurs. La distribution des variables et des observations est donc examinée sur le plan factoriel 1-2.

En ce qui concerne les observations, la transition entre deux situations extrêmes, représentées par les stations B et K, apparaît très nettement, les herbiers L et Q se situant en position moyenne. Cette interprétation est précisée par l'examen de la C.A.H. sur les lignes. Sur la figure 33, on constate d'une part que les observations sont nettement regroupées par station et, d'autre part que les observations de la station K sont isolées, les herbiers L et Q présentant la proximité inter-stations la plus élevée.

Les variables se répartissent selon le même modèle: les espèces exclusivement récoltées dans les stations B et K se plaçant aux extrémités des branches de la parabole. Le groupe d'espèces situées à son sommet correspond à la fois aux taxons communs à toutes les stations, ainsi qu'aux espèces particulières à l'herbier le plus externe (Q).

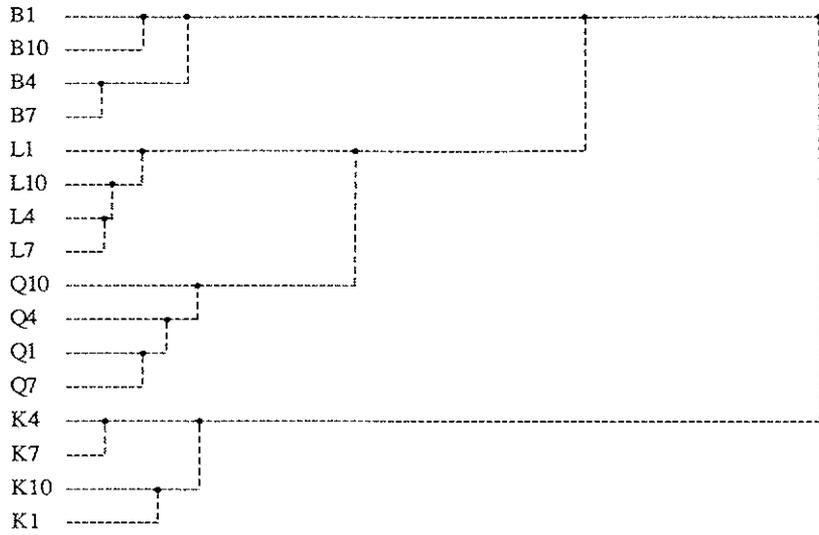


Figure 33: C.A.H. sur les lignes de la matrice de l'A.F.C.générale (Fig. 32).

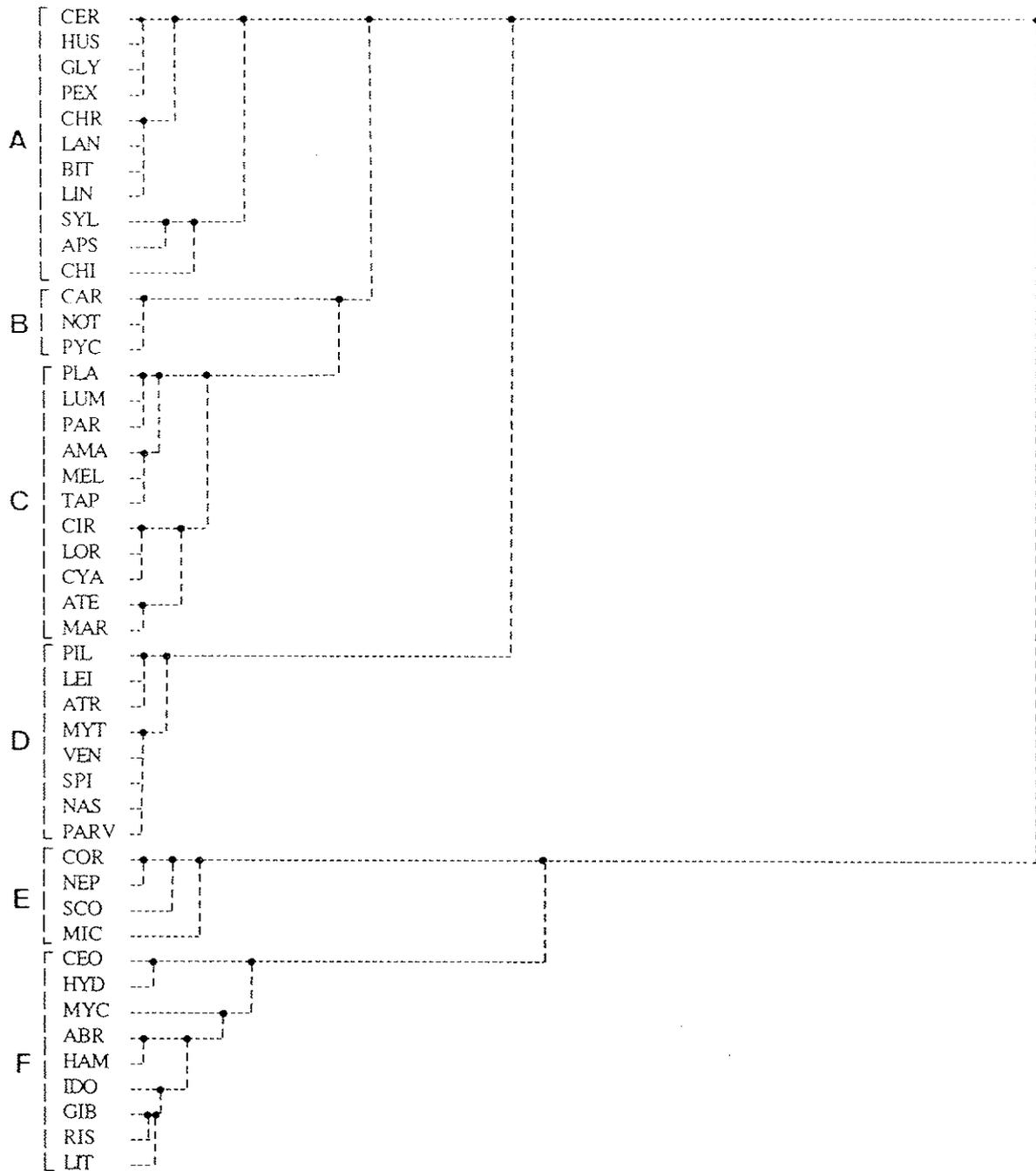


Figure 34: C.A.H. sur les colonnes de la matrice de l'A.F.C.générale (Fig. 32).

Sur la C.A.H. réalisée à partir de cette matrice (Fig. 34), ces groupes particuliers apparaissent plus ou moins clairement:

- Groupe E- Espèces et taxons caractéristiques de la station K: *Corophium spp.*, *Nephtys hombergii*, *Scoloplos armiger*, *Microdeutopus gryllotalpa*.

-Groupe D- Espèces et taxons caractéristiques de la station B: *Pilargis verrucosa*, *Clymenura clypeata*, *Amphitrite gracilis*, Spionidae, *Nassarius reticulatus*, *Parvicardium exiguum*.

-Groupe B- Espèces et taxons caractéristiques de la station Q: *Carcinus maenas*, *Notomastus latericeus*, Pycnogonides. Deux espèces caractéristiques de cette station n'appartiennent pas à ce groupe: *Manayunkia aestuarina* et *Amphipholis squamata*.

Les groupes C, A et F contiennent les espèces du peuplement de base précédemment défini. Le groupe F, qui recouvre les observations de la station L, est principalement composé de Gastéropodes, tandis que les deux autres partitions contiennent en majorité des Annélides.

Dans cet espace, la position des variables supplémentaires par rapport aux points actifs permet de dégager quelques relations entre les caractéristiques du milieu et les groupes de stations et d'espèces.

Les peuplements de la station K sont établis sur un sédiment pauvre en pélites et de haut niveau tidal, au niveau duquel la biomasse épigée des zostères est peu développée.

La station L est caractérisée par un sédiment de médiane élevée contenant, en surface, une forte proportion de pélites. Les populations de zostères y présentent des densités importantes et leurs organes souterrains sont développés.

Les stations B et Q sont marquées par un faible niveau tidal; d'autre part, les espèces caractéristiques de la station B sont liées à la faible médiane du sédiment.

Par rapport aux stations L et Q, les herbiers B et K sont plutôt caractérisés par un faible développement des rhizomes et des racines.

Les données recueillies dans l'annexe IV permettent d'interpréter la localisation de certaines espèces dans les différents herbiers.

La présence de *Scoloplos armiger* à la station K est sans doute liée au niveau tidal élevé de cet herbier. La localisation de *Nephtys hombergii* dans cette même zone pourrait par contre être déterminée par la structure de l'herbier, peu développé et en taches; en effet, comme nous le verrons par la suite, cette Annélide semble préférer les sédiments sans végétation. Il est difficile d'expliquer la présence à cette station des Amphipodes tubicoles du genre *Corophium* et *Microdeutopus* en fonction des caractéristiques du milieu. On peut toutefois remarquer que MUUS (1967) a observé que *C. insidiosum* et

*M. gryllotalpa* sont souvent associés et que l'abondance de la première espèce n'est pas dépendante du développement des phanérogames.

La localisation de *Notomastus latericeus* à la station Q doit être rapprochée des observations de CRABOS (1988) qui n'a récolté cette espèce que dans les stations les plus externes de la Baie. De même, le Pycnogonide *Endeis spinosa* semble plus abondant dans les masses d'eau externes. Toutefois, la situation de cette espèce dans l'analyse doit être considérée avec prudence du fait que les Pycnogonides n'apparaissent dans ces prélèvements à la station Q que durant l'automne. Le crabe *Carcinus maenas*, récolté régulièrement dans cet herbier (et occasionnellement à la station K) présente, d'après KLEIN-BRETELER (1976), une préférence pour les sédiments peu envasés. Dans la zone des stations K-L, où il est récolté en abondance lors des pêches, nous avons pu observer que ce crabe se réfugie à basse mer dans les terriers aménagés dans les microfalaises argileuses des rives d'esteys, phénomène qui explique sa rareté dans les carottes prélevées à marée basse dans ces herbiers.

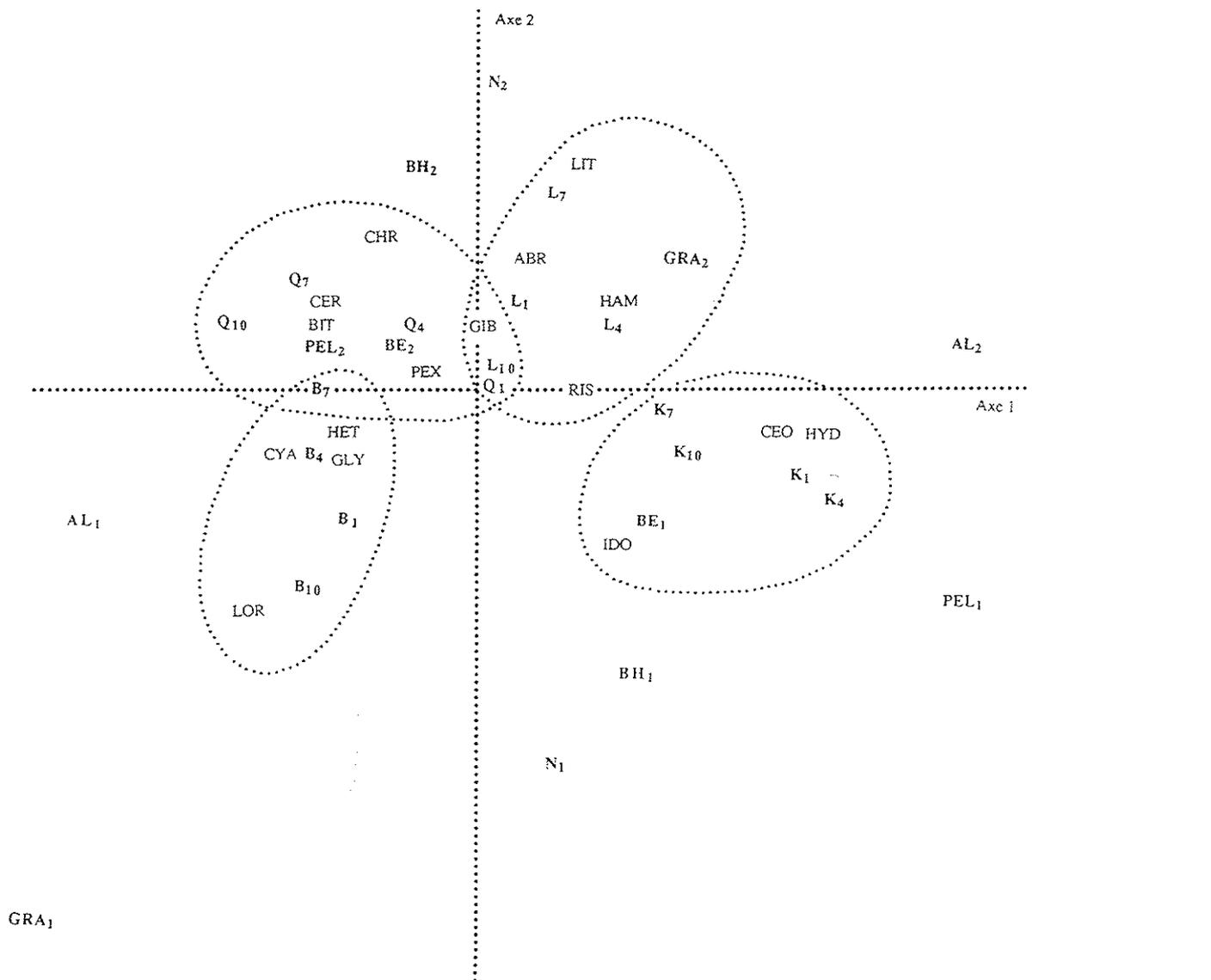
La station B est caractérisée par la présence d'Annélides sédentaires de la famille des Spionidae (*Aonides paucibranchiata*, *Prionospio malmgreni* et *Pygospio elegans*) ainsi qu'*Amphitrite gracilis*, *Clymenura clypeata*, *Amage adspersa* et *Melinna palmata*. Ces espèces appartiennent au groupe trophique des dépositivores de surface, et trouvent sans doute dans cet herbier des conditions sédimentaires favorables à leur alimentation. D'après STONER (1980), les quatre dernières espèces, constructrices de tubes, pourraient également être favorisées ici par le faible volume d'organes souterrains de zostères.

Cette analyse met en évidence les particularités faunistiques des quatre stations dont les peuplements s'organisent, autour d'un groupe d'espèces communes, en des assemblages dont la nature est conditionnée par les caractéristiques abiotiques (nature du sédiment, niveau tidal) et phytobiotiques des différents herbiers.

Une seconde analyse a été réalisée sur les 16 espèces qui composent le peuplement de base.

Dans cette A.F.C. (Fig. 35), les deux premiers axes représentent 57,2% de l'inertie totale. Les points se projettent une fois encore sur une parabole, indiquant que le premier axe est une fonction quadratique du second.

Le long de l'axe 1 s'opposent les variables *C. pedunculatus*, *B. reticulatum*, *H. filiformis*, *C. carinata*, *G. tridactyla*, *L. lucinalis* et les Chironomides à *H. navicula*, *I. chelipes*, *C. edule* et *H. ulvae*. Sur l'axe 2, *L. littorea*, *A. ovata* et les Chironomides



### Variables actives

ABR: *Abra ovata*  
 BIT: *Bittium reticulatum*  
 CEO: *Cerastoderma edule*  
 CER: *Cereus pedunculatus*  
 CHR: Larves de Chironomes  
 CYA: *Cyathura carinata*  
 GIB: *Gibbula umbilicalis*  
 GLY: *Glycera tridactyla*  
 HAM: *Haminea navicula*  
 HET: *Heteromastus filiformis*  
 HYD: *Hydrobia ulvae*  
 IDO: *Idotea chelipes*  
 LIT: *Littorina littorea*  
 LOR: *Loripes lacteus*  
 PEX: *Tubificoides benedeni*  
 RIS: *Rissoa labiosa*

### Variables supplémentaires

ALT: Niveau tidal de la station (AL<sub>1</sub><+0,5m; AL<sub>2</sub>>+0,5m)  
 GRA: Médiane du sédiment (GRA<sub>1</sub><100; GRA<sub>2</sub>>100)  
 PEL: Teneur en pélites (PEL<sub>1</sub><30%; PEL<sub>2</sub>>30%)  
 N: Densité des pousses de zostères (N<sub>1</sub><10<sup>3</sup>; N<sub>2</sub>>10<sup>3</sup>)  
 BE: Biomasse épigée des zostères (BE<sub>1</sub><60 g.m<sup>-2</sup>; BE<sub>2</sub>>60 g.m<sup>-2</sup>)  
 BH: Biomasse hypogée des zostères (BH<sub>1</sub><100 g.m<sup>-2</sup>; BH<sub>2</sub>>100 g.m<sup>-2</sup>)

**Figure 35:** A.F.C. sur les abondances des 16 espèces du peuplement de base de la macrofaune sédentaire dans les 4 herbiers (B, K, L et Q), à 4 périodes (1 = janvier 1984, 4 = avril, 7 = juillet, 10 = octobre).

sont opposés à *L. lucinalis* et *I. chelipes*. L'axe 1 est , en majorité, déterminé par *H. ulvae* , *C. edule* (36,3 et 13,7% de contribution relative) et *C. carinata* (8,6%), et l'axe 2 par *L. littorea*, les Chironomides (17,9 et 13,7%), *L. lucinalis* et *I. chelipes* (21,1 et 13,7%).

Dans cet espace, les stations s'organisent de la même façon que dans l'analyse précédente, indiquant que la tendance qui y était observée n'était pas uniquement conditionnée par la présence d'espèces exclusivement récoltées dans certains herbiers. Les observations sont ici encore regroupées par zone et non par saison.

Les quatre stations sont caractérisées par les espèces suivantes:

- Station B: *H. filiformis*, *G. tridactyla*, *C. carinata*, *L. lucinalis* (Groupe A)
- Station K: *C. edule*, *H. ulvae*, *I. chelipes* (Groupe B)
- Station L: *L. littorea*, *A. ovata*, *H. navicula*, *G. umbilicalis* (Groupe C)
- Station Q: *C. pedunculatus*, *T. benedeni*, *B. reticulatum*, *G. umbilicalis* (Groupe D)

La position des variables supplémentaires permet de situer les noyaux spécifiques du peuplement de base par rapport aux caractéristiques environnementales des différents herbiers.

AL<sub>1</sub> et AL<sub>2</sub> sont les variables les mieux représentées sur l'axe 1 et se situent de part et d'autre de l'axe 2. *C. carinata* et *L. lucinalis* se projettent à proximité des faibles niveaux tidaux, tandis que *C. edule* et *H. ulvae* se situent près de AL<sub>2</sub>.

D'autre part, les espèces des groupes B et C correspondent aux valeurs élevées de BH et N (et de BE pour la station Q). On trouve d'ailleurs dans cet ensemble un certain nombre de Gastéropodes herbivores: *L. littorea*, *G. umbilicalis* et *H. navicula*.

Les fortes teneurs en pérites (P<sub>2</sub>) se projettent à proximité de *C. pedunculatus* et *B. reticulatum*.

Ces analyses factorielles permettent de distinguer les assemblages spécifiques au sein de la macrofaune sédentaire de ces herbiers intertidaux et d'envisager les relations entre ces groupements et certaines caractéristiques abiotiques et phytobiotiques du milieu.

On a pu observer, dans les deux cas (analyse générale et analyse du peuplement de base), que la structure spatiale domine les variations saisonnières de la composition des peuplements.

La composante géographique (gradient océan-continent) intervient apparemment assez peu sur la nature des assemblages. Toutefois, en l'absence de prélèvements dans les zones les plus orientales de la Baie, il est difficile de savoir si ce phénomène est généralisable à l'ensemble des herbiers.

En fait, la dérive spatiale des arrangements spécifiques semble en grande partie conditionnée par le niveau tidal des stations; la nature du sédiment et la structure des populations de zostères semble jouer ici un rôle plus secondaire dans la répartition des espèces. La teneur en pélites intervient sans doute d'un point de vue trophique; le développement des rhizomes et des racines influence la structure spatiale du substrat en modifiant son hétérogénéité et en générant un encombrement plus ou moins important du sédiment.

L'effet de la présence des zostères sur la composition spécifique des peuplements peut, par ailleurs, être précisé en examinant les données recueillies en 1985-86 dans des herbiers intertidaux et des parcs à huîtres contigus, de même niveau tidal et de caractéristiques sédimentaires comparables. A cet effet, nous avons comparé les échantillons estivaux et automnaux provenant de ces deux types de milieux, au nord et à l'est de l'Île aux Oiseaux.

Comme cela apparaît sur le tableau 41 (chapitre V.5) et sur le tableau VI de l'annexe III, les paramètres de structure des peuplements sont nettement affectés par le type de milieu dans lequel ils se développent, notamment au niveau de leur richesse spécifique. Bien que les raisons de ces différences soient discutées par la suite, on peut d'ores et déjà remarquer qu'un certain nombre d'espèces récoltées dans les herbiers sont absentes des parcs à huîtres. C'est le cas de *Marphysa bellii*, *Lumbrineris impatiens*, *Sabella pavonina*, *Prionospio malmgreni*, *Owenia fusiformis*, *Lineus ruber*, *Gibbula umbilicalis*, *Modiolus barbatus*, *Venerupis aurea*, *Endeis spinosa*, *Cyathura carinata*, *Melita palmata* et *Corophium insidiosum*. D'autres taxons apparaissent dans l'herbier de l'une des deux zones et ne sont pas représentés dans le parc à huîtres de la même station: *Melinna palmata* et *Clymenura clypeata*. La situation inverse est plus rare: *Scololepis fuliginosa* n'est récolté qu'au niveau du parc au nord de l'Île, de même que *Nephtys hombergii* à l'est de l'Île.

Dans les deux zones et aux deux saisons, la moitié des espèces environ est commune aux peuplements d'un herbier et d'un parc à huîtres contigus, ainsi que l'indique le tableau suivant:

**Tableau 37:** Densité relative (%) des dix espèces les plus abondantes dans les peuplements des 2 herbiers de *Z. noltii* et des 2 parcs à huîtres, en été et en automne.

NIHe			
Été		Automne	
<i>T. benedeni</i>	87,5	<i>T. benedeni</i>	90,5
Chironomides	4,6	<i>M. gryllotalpa</i>	2,0
<i>C. capitata</i>	2,5	<i>H. filiformis</i>	1,9
<i>G. tridactyla</i>	1,5	Chironomides	1,4
<i>C. clypeata</i>	0,9	<i>N. hombergii</i>	1,0
<i>H. ulvae</i>	0,8	<i>Melita palmata</i>	0,4
<i>I. chelipes</i>	0,5	<i>G. locusta</i>	0,3
<i>Melinna palmata</i>	0,5	<i>G. tridactyla</i>	0,2
<i>B. reticulatum</i>	0,3	<i>H. ulvae</i>	0,2
<i>A. ovata</i>	0,3	<i>I. chelipes</i>	0,2
	99,0		98,1

EIHe			
Été		Automne	
<i>H. ulvae</i>	45,6	<i>T. benedeni</i>	43,1
<i>T. benedeni</i>	12,2	<i>A. tentaculata</i>	8,2
<i>P. elegans</i>	7,5	<i>S. shrubsolii</i>	7,5
<i>C. edule</i>	6,4	<i>H. ulvae</i>	3,9
<i>A. ovata</i>	2,4	<i>H. filiformis</i>	1,9
<i>S. shrubsolii</i>	1,2	<i>C. capitata</i>	0,7
<i>H. filiformis</i>	0,7	<i>P. elegans</i>	0,6
<i>M. picta</i>	0,6	<i>D. neapolitana</i>	0,5
Chironomides	0,5	<i>G. tridactyla</i>	0,4
<i>M. barbatus</i>	0,3	<i>Melinna palmata</i>	0,4
	77,4		67,2

NIHu			
Été		Automne	
<i>T. benedeni</i>	90,1	<i>T. benedeni</i>	71,2
<i>H. ulvae</i>	3,8	<i>N. hombergii</i>	11,1
<i>N. hombergii</i>	1,9	<i>F. sabella</i>	5,3
Chironomides	0,4	<i>G. locusta</i>	4,9
<i>C. capitata</i>	0,3	<i>M. gryllotalpa</i>	1,7
<i>P. elegans</i>	0,3	<i>S. fuliginosa</i>	1,1
<i>I. chelipes</i>	0,3	Cumacés	0,9
<i>C. edule</i>	0,3	<i>C. capitata</i>	0,6
<i>G. tridactyla</i>	0,2	<i>G. tridactyla</i>	0,4
<i>L. lacteus</i>	0,2	<i>A. ovata</i>	0,4
	97,8		97,6

EIHu			
Été		Automne	
<i>P. benedeni</i>	59,8	<i>P. benedeni</i>	72,8
<i>S. shrubsolii</i>	16,1	<i>C. capitata</i>	11,4
<i>H. ulvae</i>	14,1	<i>S. shrubsolii</i>	5,5
<i>N. hombergii</i>	3,9	<i>H. ulvae</i>	2,1
<i>A. tentaculata</i>	2,3	<i>N. hombergii</i>	2,0
<i>C. edule</i>	1,1	<i>M. gryllotalpa</i>	1,7
<i>P. elegans</i>	0,7	<i>H. filiformis</i>	0,6
<i>A. ovata</i>	0,3	<i>S. filicornis</i>	0,4
<i>C. capitata</i>	0,3	<i>S. fuliginosa</i>	0,4
<i>H. filiformis</i>	0,3	<i>G. tridactyla</i>	0,4
	98,9		97,3

**Tableau 35 :** Nombre d'espèces communes ( $\cap$ ) aux peuplements de l'herbier et du parc d'une même zone, et nombre d'espèces total ( $\cup$ ) des deux peuplements.

	Nord de l'Ile		Est de l'Ile	
	NIHe $\cap$ NiHu	NIHe $\cup$ NiHu	EIHe $\cap$ EiHu	EIHe $\cup$ EiHu
Eté	16	46	14	26
Automne	17	37	19	42

D'autre part, lorsque l'on distingue les groupes zoologiques dans lesquels sont réparties les espèces, il apparaît que la différence de richesse spécifique entre les peuplements d'une même zone est en majorité due aux Annélides polychètes (tableau 36); cette classe regroupe, dans les quatre stations, au moins la moitié de la totalité des espèces.

**Tableau 36:** Richesse spécifique des principaux groupes zoologiques dans les quatre peuplements.

	POE	POS	GAS	BIV	ISO	AMP
NIHe	12	15	5	5	2	5
NiHu	4	7	4	3	2	2
EIHe	9	16	3	4	3	2
EiHu	8	11	3	3	2	1

L'examen des listes réunies dans le tableau 37 permet de faire les observations suivantes:

- Un certain nombre d'espèces dominantes en terme de densité sont présentes simultanément dans l'herbier et le parc d'une même station (EI: 7 et 6 espèces communes en été et en automne; NI: 6 et 5). Parmi celles-ci se trouvent *Tubificoides benedeni* et *Hydrobia ulvae*, espèces précédemment signalées pour les densités élevées qu'elles atteignent dans les herbiers de la Baie et, plus généralement, en zone intertidale (voir également annexe IV). De ce fait, en terme de fréquence relative, les mêmes espèces contribuent à une forte proportion de la densité dans les deux peuplements d'une même zone: 89 à 95% au nord de l'Ile, 58 à 93% à l'est de l'Ile.

- Les espèces les plus abondantes sont rarement celles qui n'apparaissent que dans un type de milieu. Toutefois, certains taxons présentent une abondance relative plus élevée au niveau des herbiers (*Heteromastus filiformis*, *Hydrobia ulvae*, *Idotea chelipes*, Chironomides) ou dans les parcs (*Nephtys hombergii*).

La localisation préférentielle de *Nephtys hombergii* à l'extérieur de la végétation rejoint l'observation réalisée lors de la comparaison des 4 herbiers échantillonnés en 1984, ainsi que les résultats de MATHIVAT-LALLIER (1989) qui recueille plus d'individus de cette espèce à l'extérieur de l'herbier (sédiment sablo-vaseux) qu'au niveau des phanérogames.

On peut remarquer que les espèces qui présentent une fréquence relative plus élevée au niveau des herbiers ainsi que celles qui y sont, dans le cadre de cette étude, exclusivement récoltées, appartiennent en majorité au peuplement de base précédemment défini. La présence des phanérogames aurait ainsi, pour ces espèces, une importance écologique supplémentaire par rapport aux facteurs abiotiques du milieu, déterminant la composition du peuplement commun à tous les herbiers prospectés.

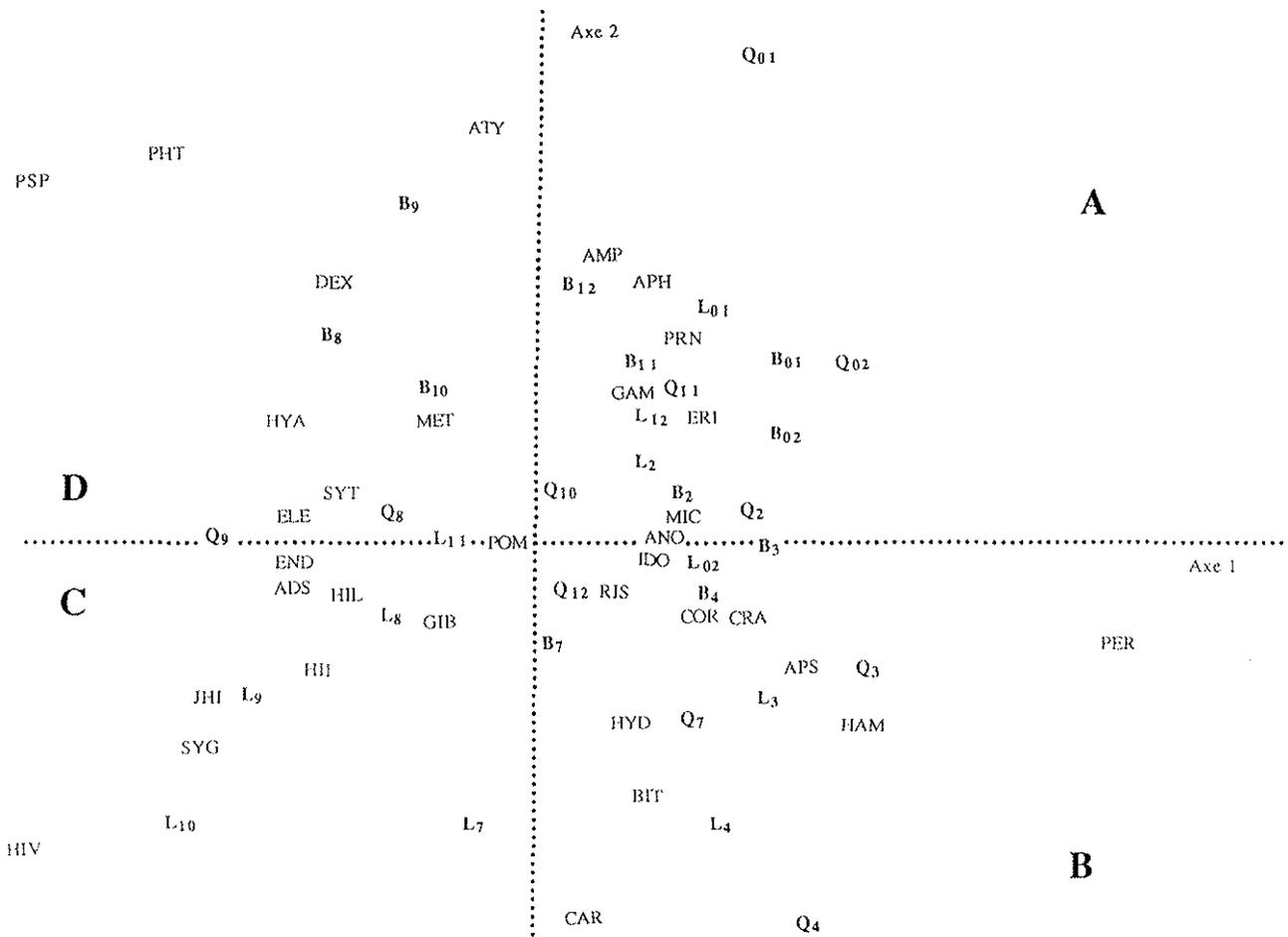
En conclusion de ces quelques remarques, on peut estimer que la présence des zostères influence la composition des peuplements non seulement en permettant à un plus grand nombre d'espèces de coloniser ou de se maintenir dans la zone intertidale, mais également en modifiant suffisamment les conditions de leur développement (nutrition, compétition, prédation) pour affecter la place des espèces au sein des assemblages. Toutefois, comme l'avaient remarqué KIKUCHI et PERES (1977) dans les herbiers de *Z. marina*, la majorité des espèces dominantes sont présentes simultanément à l'intérieur et à l'extérieur de l'herbier. Ainsi, dans le cas présent, la dominance de *T. benedeni* est établie aussi bien au niveau des parcs qu'à celui des herbiers.

## CONCLUSION

En dépit de l'existence d'un lot d'espèces communes à tous les herbiers intertidaux prospectés dans le cadre de cette étude, la composition de ces peuplements de macrofaune sédentaire présente une certaine variabilité, mise en évidence par les analyses de correspondances réunies dans ce chapitre.

La diversité des substrats sur lesquels se développe *Z. noltii* permet d'expliquer ces différences, les espèces qui colonisent ces milieux étant assujetties, d'un point de vue métabolique et trophique, à la nature du sédiment ou aux modalités d'émersion par exemple. De plus, comme nous l'avons montré dans les chapitres précédents, la structure des populations de zostères est influencée par les conditions physico-chimiques du milieu qu'elles colonisent, la présence des plantes induisant par ailleurs des modifications (parfois simplement temporaires) des caractéristiques du substrat.

De ce fait, la composition des peuplements d'herbier dépend à la fois des caractéristiques hydro-sédimentaires de la zone intertidale et du résultat des interactions



#### Variables actives

ADS: <i>Palaemon adspersus</i>	HII: <i>Hippolyte inermis</i>
AMP: <i>Amphitoe ferox</i>	HYA: <i>Hyale nilsonni</i>
ANO: <i>Anoptodactylus angulatus</i>	HYD: <i>Hydrobia ulvae</i>
APH: <i>Apherusa bispinosa</i>	HIL: <i>Hippolyte longirostris</i>
APS: <i>Amphipholis squamata</i>	HIV: <i>Hippolyte varians</i>
ATY: <i>Atylus swammerdami</i>	IDO: <i>Idotea chelipes</i>
BIT: <i>Bittium reticulatum</i>	JHI: Juvéniles d' <i>Hippolyte</i>
CAR: <i>Carcinus maenas</i>	MET: <i>Metaphoxus fultoni</i>
COR: <i>Corophium spp.</i>	MIC: <i>Microdeutopus gryllotalpa</i>
CRA: <i>Crangon crangon</i>	PER: <i>Perioculodes longimanus</i>
DEX: <i>Dexamine spinosa</i>	PHT: <i>Phthisica marina</i>
ELE: <i>Palaemon elegans</i>	POM: <i>Pomatoschistus spp.</i>
END: <i>Endeis spinosa</i>	PRN: <i>Praunus flexuosus</i>
ERI: <i>Erichthonius difformis</i>	PSP: Juvéniles de <i>Palaemon</i>
GAM: <i>Gammarus locusta</i>	RIS: <i>Rissoa labiosa</i>
GIB: <i>Gibbula umbilicalis</i>	SYG: <i>Syngnathus abaster</i>
HAM: <i>Haminea navicula</i>	SYT: <i>Siphonostoma typhle</i>

**Figure 36:** A.F.C. sur les densités des 34 taxons les plus abondants du peuplement de la macrofaune vagile dans les 3 herbiers (B, L et Q), à 11 périodes (1 = février 1984, 3 = mars, 4 = avril, 7 = juin, 8 = août, 9 = septembre, 10 = octobre, 11 = novembre, 12 = décembre, 01 = janvier 1985, 02 = février).

des zostères avec le milieu, ces dernières pouvant favoriser ou défavoriser l'installation et le développement des espèces, en fonction de leur éthologie.

Il semble toutefois que la majorité des espèces qui colonisent les substrats vaseux et sablo-vaseux des zones intertidales de la Baie retirent un avantage de la présence des zostères, puisqu'un certain nombre d'entre elles n'apparaissent qu'au niveau des phanérogames.

#### 4.2. Macrofaune vagile

Une première A.F.C. (non présentée) effectuée sur les espèces communes aux trois stations donne des résultats difficilement interprétables du fait de la faible abondance de certaines d'entre elles. Pour cette raison, nous n'avons conservé que les 34 taxons les plus abondants pour effectuer une seconde analyse, dont le plan factoriel 1-2 (57,2 % de la variance totale) est représenté sur la figure 36. Dans cet espace, les observations sont assez nettement regroupées par saison. Du côté négatif de l'axe 1 se projettent les observations estivales et automnales, qui sont opposées aux prélèvements d'hiver et de printemps (eux-mêmes situés de part et d'autre de l'axe 2). Une certaine tendance spatiale est malgré tout observée dans la partie négative de l'axe 1. En effet, les observations de la station B sont plutôt regroupées dans le quartile D, tandis que les prélèvements de l'herbier L se situent dans le quartile C; les observations de la station Q sont localisées entre ces deux groupes.

En ce qui concerne les variables, on observe que les Décapodes Natantia (sauf *Crangon crangon*) et les poissons se situent dans la partie négative de l'axe 1, alors que les Amphipodes se répartissent principalement en A et D, et les Gastéropodes dans le quartile B.

Afin de dégager d'éventuelles tendances spatiales dans l'arrangement des espèces, 4 analyses supplémentaires ont été réalisées, en utilisant les prélèvements correspondant à chacune des 4 saisons. Certaines variables ont été retirées de ces analyses, lorsque les colonnes correspondantes contenaient trop de valeurs nulles.

Ces A.F.C., dont les caractéristiques sont rassemblées sur la figure 37, sont interprétées simultanément dans les paragraphes suivants.

D'une façon générale, l'axe 1 figure les modifications temporelles des peuplements entre les différents mois de la saison sans que l'on puisse distinguer de gradient chronologique. Selon les périodes, la partition des groupes d'observations est toutefois plus ou moins nette.

	Pourcentage d'inertie expliqué par l'axe	
	Axe 1	Axe 2
Hiver	26,1	25,3
Printemps	41,8	22,9
Été	34,9	22,7
Automne	43,1	22,8

	Contribution (%) à l'inertie des axes	
	Axe 1	Axe 2
Hiver	+APH (29,4), ATY (21,4) -CRA (9,4), ADS (9,2), ERI (8,4)	+MIC (24,5), MEL (9,4), HYD (8,6) -AMP (17,8), ATY (12,5)
Printemps	+APS (9,7), APH (8,2), PER (7,7) -POM (19,8), HYD (8,2)	+HYD (12,8) -PRN (17,6), POM (10,1), GAM (8,8), ADS (6,4)
Été	+DEX (8,9), PSP (8,8), ELE (8,0) -APS (1,7), HYD (9,5)	+HYV (11,2), COR (8,8), HYA (7,3) -HYL (11,1), PHT (7,8)
Automne	+HYV (15,4), HYL (10,8), SYG (8,7) -APS (10,9), ATY (9)	+PRN (17,8), SYT (8,7) -APS (17,6), MIC (12,7), HYV (6,8)



**Figure 37:** A.F.C. sur les densités des taxons les plus abondants du peuplement de la macrofaune vagile dans les 3 herbiers (B, L et Q), en hiver (1 = février 1984, 12 = décembre, 01 = janvier 1985, 02 = février), au printemps (3 = mars, 4 = avril), en été (7 = juin, 8 = août) et en automne (9 = septembre, 10 = octobre, 11 = novembre).

- En hiver, on observe l'opposition entre les prélèvements de début de saison et de février 1984 et 1985. Toutefois, l'observation Q<sub>02</sub> se projette à proximité de L<sub>12</sub> et Q<sub>12</sub>.

- Au printemps, les observations de mars et d'avril sont nettement séparées.

- En été, la partition est également assez marquée, sauf au niveau de B<sub>7</sub> et L<sub>8</sub>.

- En automne, l'observation Q<sub>10</sub> se projette dans la zone occupée par les stations au mois de novembre.

Autour du second axe, apparaissent les différences spatiales entre les peuplements des trois stations. Dans la majorité des cas, les observations des stations Q et B sont opposées le long de cet axe, la station L étant, selon les cas, proche de l'une ou l'autre ou équidistante de celles-ci.

Au cours du temps, les variables se positionnent de façon plus ou moins marquée à proximité des groupes d'observations.

- En hiver, la station Q est caractérisée par *Apherusa bispinosa* et *Amphipholis squamata*, sauf en février où cette station se projette près de *Palaemon adspersus* et *Erichtonius difformis*. La station B est influencée par *Pomatoschistus spp.*, *Praunus flexuosus* et *Amphithoe ferox*, sauf également en février (*Crangon crangon* en 1984, *Hippolyte longirostris* en 1985). L'herbier L est surtout marqué par les espèces sédentaires *Rissoa labiosa* et *Idotea chelipes* ainsi que *Gammarus locusta* en décembre et *Hydrobia ulvae* et *Melita palmata* en février 1985.

- Au printemps, les stations L et Q se projettent à proximité l'une de l'autre pendant les deux mois. En mai *A. squamata* et *A. bispinosa* caractérisent toujours la station Q, avec *Perioculodes longimanus* et *Anoplodactylus angulatus*, tandis qu'en mars-avril, la situation de cette station se rapproche de *Carcinus maenas* et *Endeis spinosa*. L'herbier L est toujours surtout influencé par *H. ulvae*, *R. labiosa* et *I. chelipes* ainsi que par *Gibbula umbilicalis* et *Bittium reticulatum*. L'herbier B est également en partie caractérisé par les mêmes espèces qu'en hiver (*Pomatoschistus spp.*, *P. flexuosus* et *A. ferox*) et par *Gammarus locusta* et *Palaemon adspersus*.

- En été, les stations L et B se trouvent rapprochées par la présence massive d'*H. longirostris* dans ces deux herbiers, phénomène qui se manifeste plus tardivement à la station Q. La station L est caractérisée par cette espèce ainsi que par *G. umbilicalis*. Au mois d'août, on observe encore la proximité de la station B avec *Pomatoschistus spp.*, *P. flexuosus*, *Atylus swammerdami* et surtout *A. ferox*. Les observations de la station Q

sont assez individualisées avec, comme espèces caractéristiques, *C. maenas* et *H. ulvae* en juillet, et *Microdeutopus gryllotalpa*, *Corophium insidiosum* et *Hyale nilsonni* en août.

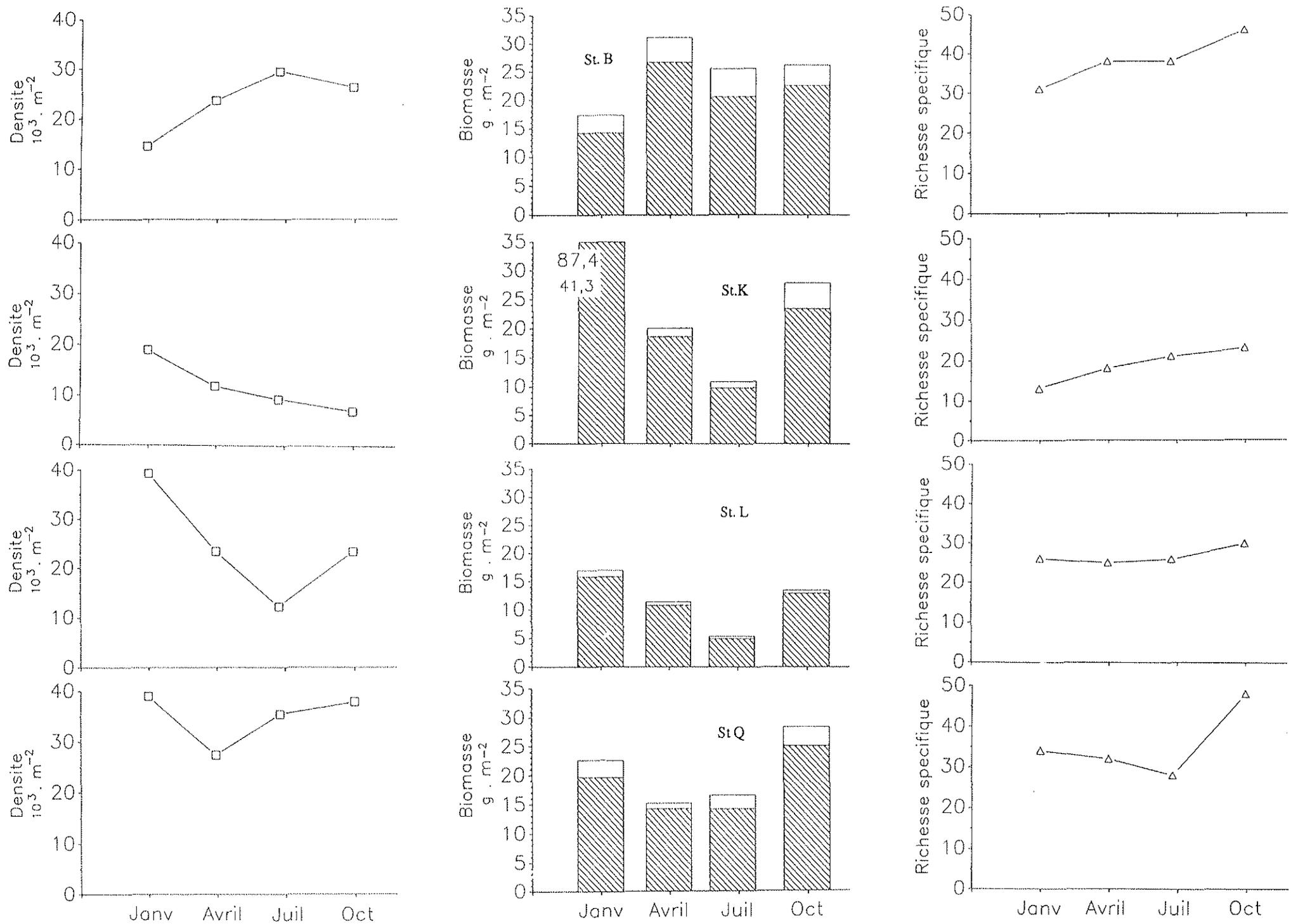
- En automne, les observations de la station B sont bien regroupées et proches de *P. flexuosus*, *A. ferox*, et *A. swammerdami*. La station L (mois de septembre-octobre) est marquée par la présence des Décapodes (*Hippolyte sp.*, *P. adpersus*, *P. elegans*); l'observation du mois suivant est caractérisée par les Amphipodes *Melita palmata* et *Dexamine spinosa*. Les observations de la station Q sont très étalées dans le plan: le mois de septembre est marqué par *Hippolyte sp.*, octobre par *G. umbilicalis*, *I. chelipes* et les Amphipodes *A. bispinosa*, *G. locusta* et *E. difformis*. A cette époque, la station Q se rapproche de l'herbier B, alors qu'en novembre Q est caractérisé par *A. squamata* et *M. gryllotalpa*.

## CONCLUSION

Ces analyses permettent de dégager quelques tendances concernant l'arrangement des espèces vagiles au sein des trois herbiers étudiés. Les variations saisonnières des peuplements sont prépondérantes par rapport aux différences spatiales. Elles apparaissent aussi bien dans l'analyse générale (Fig.36) qu'au niveau des A.F.C. par saison (Fig.37). Une certaine distribution spatiale des espèces se dégage de ces dernières; il est toutefois nécessaire de relativiser ces images saisonnières en les confrontant. On peut ainsi distinguer trois groupes de taxons:

- Espèces qui, au cours de l'année, caractérisent tour à tour les trois stations étudiées: *I. chelipes*, *R. labiosa*, *G. umbilicalis*, *G. locusta*, *E. difformis*, *P. adpersus*.
- Espèces qui influencent deux stations: (L et Q) *H. longirostris* et juvéniles de ce genre, *H. ulvae*.
- Espèces caractérisant plus particulièrement une station: (Q) *A. bispinosa*, *A. squamata*, *H. varians*, *C. maenas*, *M. gryllotalpa*. (B) *A. ferox*, *A. swammerdami*, *P. flexuosus*.

La position des variables actives n'est pas, comme au chapitre précédent, confrontée à des variables supplémentaires caractérisant le milieu. En effet, les herbiers intertidaux présentant dans l'espace une grande hétérogénéité, il est impossible de considérer que les données sédimentaires ou phytobiotiques recueillies dans l'espace restreint des prélèvements à basse mer permettent de caractériser l'ensemble de la zone de pêche. Pour cette raison, il est difficile de savoir quels facteurs favorisent, dans l'un ou l'autre des herbiers, le développement et/ou les migrations intertidales de ce troisième groupe d'espèces.



**Figure 38:** Evolution de la densité (n.m<sup>-2</sup>), de la biomasse (g.m<sup>-2</sup>) en poids sec et en poids sec libre de cendres (hachuré) et de la richesse spécifique des peuplements de macrofaune sédentaire dans les 4 herbiers échantillonnés.

## 5. ETUDE DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DES PEUPEMENTS

### 5.1. Macrofaune sédentaire

#### 5.1.1. Richesse spécifique - Abondance - Biomasse (Fig. 38)

Le tableau 38 rassemble les valeurs de richesse spécifique totale ainsi que l'abondance et la biomasse moyennes dans les quatre stations échantillonnées au cours de cette étude. A titre indicatif, nous y avons adjoint les données récoltées dans les herbiers échantillonnés en 1985-86.

**Tableau 38:** Richesse spécifique totale, abondance ( $n.m^{-2}$ ) et biomasse ( $g.m^{-2}$ ) moyennes annuelles des peuplements de macrofaune sédentaire dans 6 herbiers de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon.

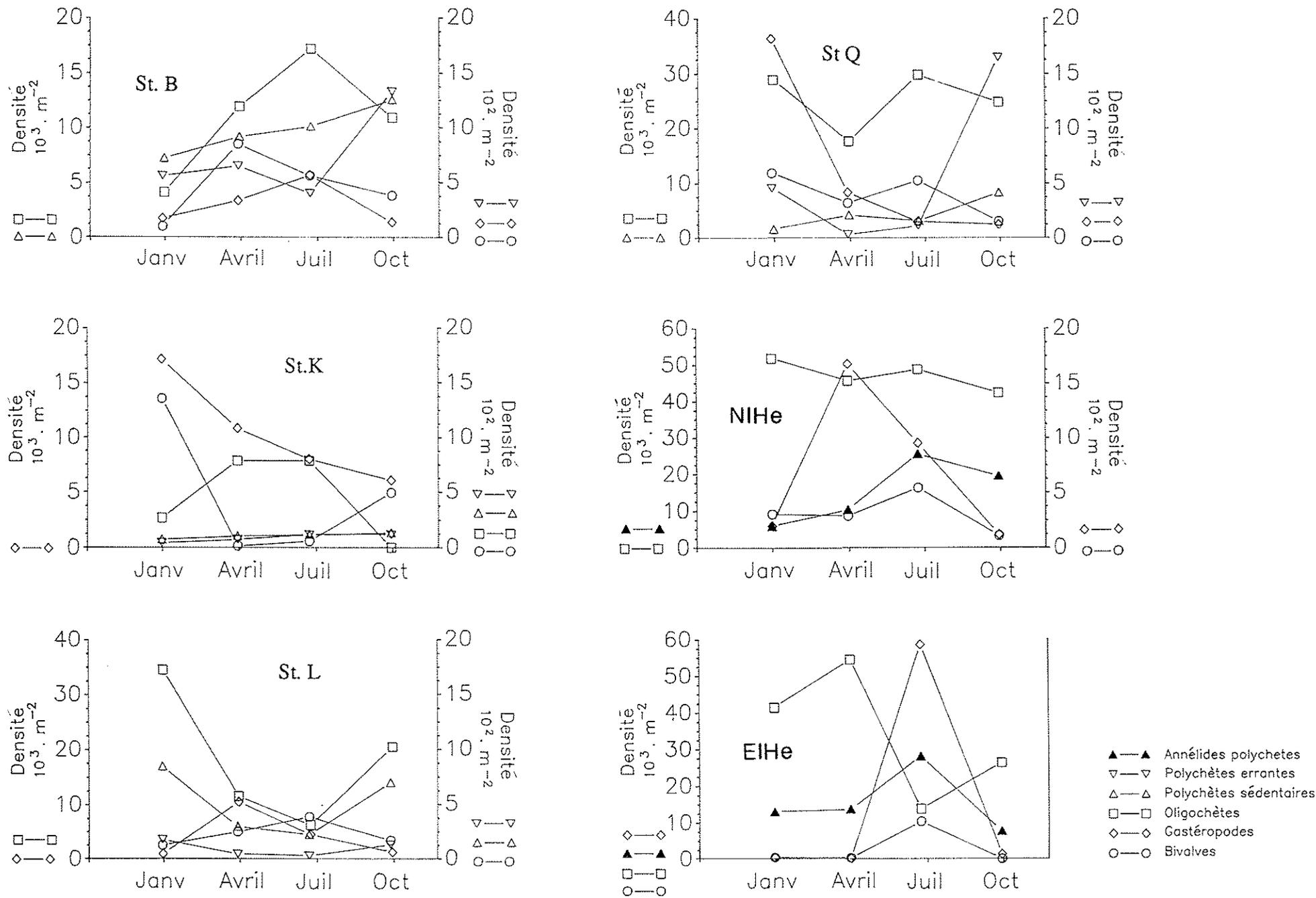
Station	Richesse spécifique *	Densité ( $n.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )	
			PS	AFDW
B	56 (49)	23445	25,05	21,02
K	31 (26)	11802	36,63	21,46
L	41 (31)	24474	11,77	9,51
Q	60 (45)	34880	20,57	15,58
NIHe et EIHe	51 - 42 (37 - 36)	55825-67762	18,6 - 22,3	

\* La valeur notée entre parenthèses restreint ce paramètre à la somme des espèces représentées par plus d'un individu.

#### Richesse spécifique

Dans les herbiers intertidaux de la Baie, la richesse spécifique varie entre 31 et 60; si l'on ne considère que les espèces récoltées à plus d'un exemplaire (cette restriction est appliquée dans la suite de ce paragraphe), leur nombre est compris entre 26 et 49.

Les stations B et Q supportent un nombre d'espèces plus élevé (49 et 45) que les herbiers du Nord de l'Île aux Oiseaux (L: 31, K: 26).



**Figure 39:** Evolution de la densité ( $n \cdot m^{-2}$ ) des différents groupes zoologiques dans les 6 herbières échantillonnés.

D'autre part, hormis une tendance à l'élévation de la richesse spécifique en automne dans certains herbiers, on n'observe pas de fluctuations saisonnières très marquées à l'intérieur de chaque station.

Comme l'indique le tableau 39, la majorité des espèces appartient aux embranchements des Mollusques et des Annélides. Le nombre d'espèces d'Annélides Polychètes détermine en grande partie les différences de richesse spécifique entre les quatre stations.

**Tableau 39** : Richesse spécifique des différents groupes zoologiques dans les quatre stations échantillonnées à basse mer.

	CNI	POE	POS	OLI	NEM	POL	GAS	BIV	PYC	ISO	AMP	DEC	INS	ECH
St B	2	14	13	1	1	1	6	7		2	1		1	
St K	2	2	5	1		1	5	3		2	3		1	
St L	1	3	8	1	1	2	6	5		2			1	1
St Q	1	9	13	1	1		7	3	2	2	3	1	1	1

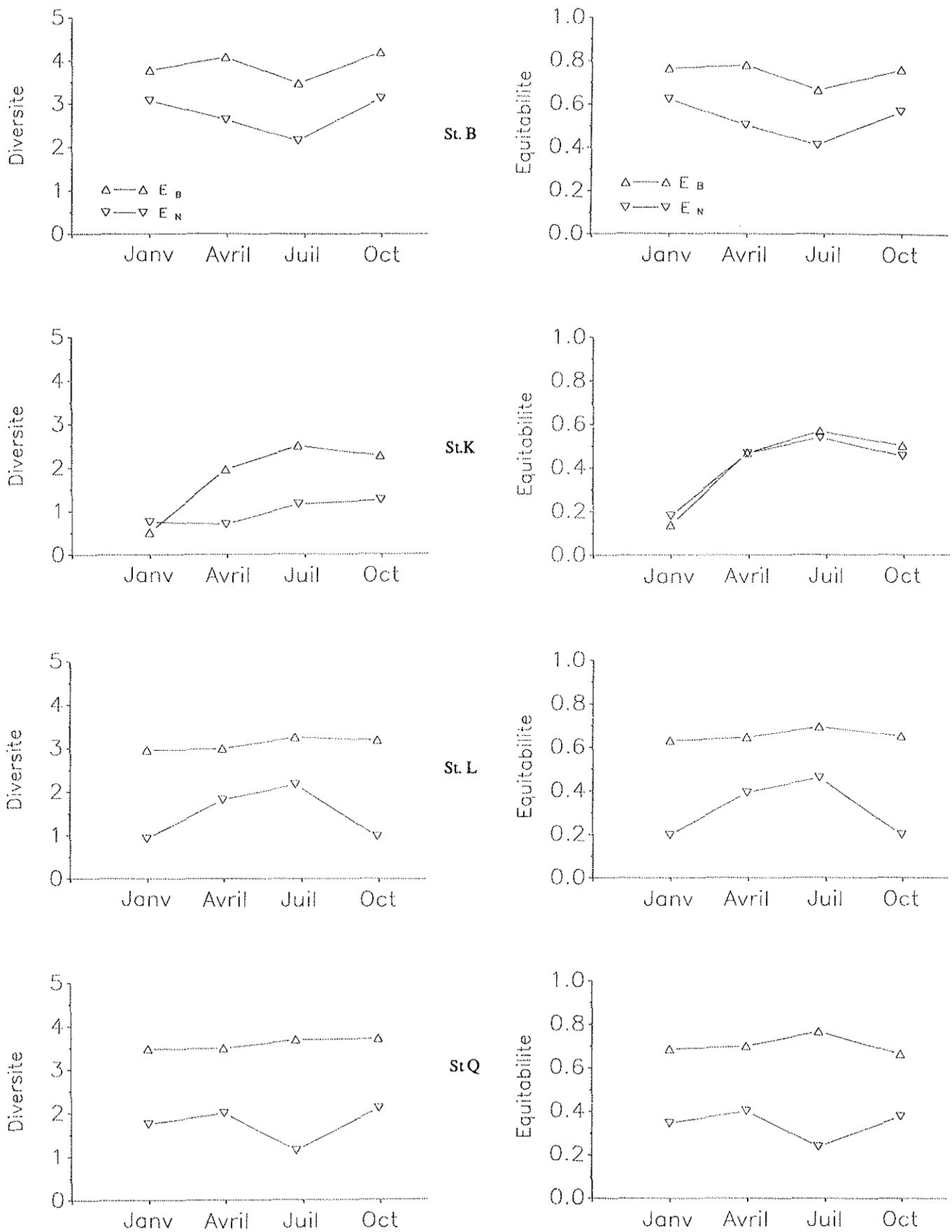
### Abondance

Comme cela apparaît sur le tableau 38, les densités varient de manière importante selon les herbiers prospectés (11 800 à 67 800 individus.m<sup>-2</sup>). Les densités moyennes mesurées dans les herbiers échantillonnés en 1985-86 sont sensiblement plus élevées que celles des quatre stations étudiées en 1984. Ce phénomène reflète la meilleure efficacité de la maille de 0,5 mm pour capturer la totalité des petits organismes.

Au cours de l'année, les densités évoluent de manière différente dans les quatre herbiers. En l'absence d'un cycle saisonnier s'appliquant à l'ensemble des organismes qui peuplent ces stations, l'examen de l'évolution des principaux groupes faunistiques (Fig. 39) permet d'observer quelques tendances générales.

- L'évolution globale des densités est en grande partie déterminée par les fluctuations d'abondance des Oligochètes notamment dans les herbiers où ce groupe est dominant (L et Q).

- La densité des Annélides Polychètes augmente globalement de l'hiver à l'automne. On peut remarquer qu'au sein des herbiers échantillonnés en 1985-86 (NIHe, EIHe), les maxima de densité pour ce groupe se situaient au printemps ou en automne.



**Figure 40:** Evolution des indices de diversité ( $H'_N$ ,  $H'_B$ ) et de l'équitabilité ( $E_N$  et  $E_B$ ) calculés pour les peuplements de macrofaune sédentaire des 4 herbiers échantillonnés.

- Les Mollusques présentent une densité maximale au printemps ou en été, phénomène également observé dans les herbiers NIHe et EIHe, sauf dans le cas des bivalves à la station K et des Gastéropodes en K et Q (diminution des densités de l'hiver à l'automne).

### **Biomasse**

La biomasse moyenne est nettement plus élevée à la station K que dans les autres herbiers, du fait des fortes valeurs mesurées en hiver et en automne, attribuables en grande partie à la présence de *Cerastoderma edule*. Par rapport aux herbiers B et Q, dans lesquels les Annélides Polychètes génèrent la majeure partie de la biomasse, les peuplements de la station L, marqués par la présence d'Oligochètes et de Gastéropodes de petite taille, présentent une biomasse peu élevée.

Dans les stations K, L et Q, les biomasses sont plus faibles au printemps et en été que pendant les autres saisons, tandis qu'à la station B, ce paramètre augmente de l'hiver au printemps et reste élevé jusqu'à l'automne. Dans les herbiers échantillonnés en 1985-86 (EIHe et NIHe), les biomasses étaient élevées en hiver et au printemps et diminuaient par la suite. La biomasse des Mollusques est généralement maximale en hiver ou au printemps (sauf à la station K). Dans le cas des Annélides, on distingue deux types d'évolution saisonnière pour ce groupe : biomasses maximales au printemps ou en été dans les stations B et K, en hiver et/ou en automne dans les autres herbiers.

#### **5.1.2. Diversité - Equitabilité (Fig. 40)**

L'indice de Shannon appliqué aux biomasses ( $H'_B$ ) atteint en moyenne des valeurs plus élevées que  $H'_N$ .

$H'_N$ :	$H'_B$ :
- Station B : 2,74	- Station B : 3,84
- Station Q : 1,74	- Station Q : 3,61
- Station L : 1,46	- Station L : 3,14
- Station K : 0,95	- Station K : 1,75

$H'_N$  présente des valeurs minimales en été dans les herbiers B et Q, à l'inverse de la station L, alors que cet indice s'élève progressivement du printemps à l'automne dans la station K.

La diversité évolue en sens inverse des densités, comme BACHELET (1979) l'a observé pour les peuplements intertidaux de l'estuaire de la Gironde.

Dans les herbiers B, L et Q,  $H'_B$  évolue peu au cours de l'année. La faible valeur hivernale de cet indice à la station K est la conséquence de la forte dominance pondérale de *Cerastoderma edule* à cette saison (cf chapitre V.4.1). Le reste de l'année, dans cette station,  $H'_B$  varie entre 1,94 et 2,36.

L'Équitabilité calculée à partir des densités et des biomasses présente la même gradation que  $H'_N$  et  $H'_B$  dans les quatre herbiers. D'autre part, les fluctuations annuelles des deux séries de paramètres ( $H'_N-E_N$  et  $H'_B-E_B$ ) sont à peu près parallèles.

$E_N$ :	$E_B$ :
Station B = 0,52	Station B = 0,73
Station Q = 0,34	Station Q = 0,71
Station L = 0,31	Station L = 0,66
Station K = 0,23	Station K = 0,41

### 5.1.3. Discussion

L'acquisition des données quantitatives concernant la macrofaune invertébrée "sédentaire" des herbiers de *Z. noltii* permet de mettre en parallèle leur structure par rapport à celle des autres peuplements intertidaux de la Baie. Des comparaisons ont été établies entre ces différents milieux sur la base des données recueillies en 1985-86 (Annexe III) et des travaux de CRABOS (1988). Elles font l'objet de la première partie de cette discussion. Dans un second temps, nous avons abordé le cas des variations spatiales observées dans les quatre herbiers échantillonnés au cours de cette étude.

La densité des macroinvertébrés est, dans la majorité des cas, plus élevée dans les herbiers que dans les autres milieux intertidaux. La même tendance a été observée pour les deux groupes dominants de la méiofaune : Copépodes et Nématodes (Tableau III, annexe III et GARCIA-LANCIEGO, 1990). Cette gradation est systématique lorsque l'on compare les herbiers et les parcs à huîtres qui leur sont contigus. Les densités mesurées dans les sables sont, en général, également beaucoup plus faibles, excepté dans le cas où ces zones sont colonisées par le petit Gastéropode *Hydrobia ulvae* qui présente, dans certains cas, des abondances très élevées dans l'étage intertidal (Annexe IV).

Dans les sédiments sableux, les biomasses sont extrêmement variables; elles peuvent atteindre  $50 \text{ g PS.m}^{-2}$  (soit deux fois plus que la moyenne mesurée dans les herbiers) lorsque les prélèvements contiennent des organismes de grande taille, tels que des Sipunculiens ou des Holothurides. Les biomasses de macrofaune mesurées dans les parcs à huîtres sont dans tous les cas plus faibles que dans les herbiers.

L'élévation des densités de la macrofaune au niveau des phanérogames est un phénomène très généralement observé (travaux cités dans ORTH *et al.*, 1984). Différents facteurs sont évoqués pour expliquer cet état de fait.

D'une part, le réseau de rhizomes et de racines offre une protection efficace aux espèces proies contre les crabes et les poissons carnivores (ORTH, 1977; STONER, 1979; NELSON, 1979; COEN *et al.*, 1981; REISE, 1985). D'autre part, la dégradation *in situ* des phanérogames fournit au sédiment d'importantes quantités de matière organique utilisable par les détritivores (THAYER *et al.*, 1975; KIRKMAN et REID, 1979). Enfin, au niveau des sédiments anoxiques, l'oxydation de la rhizosphère permet à certaines espèces endobenthiques de s'abstraire des conditions anaérobies. Il est, à cet égard, significatif d'observer qu'une forte proportion des Oligochètes récoltés dans les herbiers sont enroulés autour des racines de zostères.

Le fait que les biomasses ne soient pas particulièrement élevées dans les herbiers par rapport à d'autres milieux littoraux et ce, en dépit des densités élevées, s'explique par le fait que la majorité des individus récoltés sont de petite taille, comme l'ont également observé THAYER *et al.* (1975).

Les peuplements des herbiers sont plus riches que ceux des zones ostréicoles : 12 et 23 espèces sont récoltées dans les parcs à huîtres NIHu et EIHu contre 37 et 36 dans les herbiers qui les bordent (et 26 à 49 dans les stations échantillonnées en 1984).

En ce qui concerne les sédiments sablo-vaseux, les données de CRABOS (1988) révèlent que la richesse spécifique des peuplements est parfois aussi (ou plus) élevée que celle que nous mesurons dans les herbiers. Il faut toutefois remarquer qu'au sein d'une même station, cet auteur dénombre généralement plus d'espèces au niveau des basses mers de vives eaux (côte  $\cong$  0) qu'à celui des basses mers de mortes eaux (côte  $\cong$  +1,1 - +1,2 m).

Ces observations rejoignent les résultats de GARCIA-LANCIEGO (1990) qui, dans le groupe de stations situées à l'est de l'île aux Oiseaux, récolte un plus grand nombre d'espèces de Nématodes dans les zostères que dans les parcs à huîtres, ces derniers présentant une richesse spécifique plus faible que les peuplements des sables.

Ces différences sont en grande partie imputables à la structure des habitats considérés, ainsi que l'ont mis en évidence les travaux de nombreux benthologues.

Comme le signalent SANDERS (1968) et RHOADS et YOUNG (1970), les sédiments vaseux présentent en effet une diversité moins élevée que les sédiments

sableux, du fait de leur plus faible variété en microhabitats. La présence de phanérogames, ainsi que l'indique l'abondante littérature citée par FITZHARDINGE (1983) et ORTH *et al.* (1984), en augmentant la complexité de l'habitat, favorise l'installation d'un plus grand nombre d'espèces dans les sédiments vaseux.

D'après STONER (1980), l'influence de la présence de végétation sur la composition des peuplements doit d'ailleurs, pour que les résultats soient directement interprétables, être étudiée en comparant des stations dont les sédiments présentent des caractéristiques identiques, comme c'est le cas pour les herbiers et les parcs à huîtres contigus analysés dans cette étude.

D'autre part, il est important de distinguer, au sein de ces comparaisons, les espèces endo et épibenthiques. En effet, un certain nombre d'auteurs estiment que la présence de phanérogames n'affecte pas la composition de l'endofaune et n'enrichit les peuplements qu'au niveau de leur épifaune (SANTOS et SIMON, 1974; THAYER *et al.*, 1975; KIKUCHI et PERES, 1977).

Dans les milieux que nous avons comparés, la distinction des deux compartiments de la faune (Tableau 40) montre que les herbiers contiennent un plus grand nombre d'espèces dans les deux niveaux, comme STONER (1980) l'a observé dans les herbiers de *Thalassia testudinum*.

**Tableau 40** : Richesse spécifique de l'épifaune\* et de l'endofaune\*\* des herbiers et des parcs à huîtres de l'Ile aux Oiseaux.

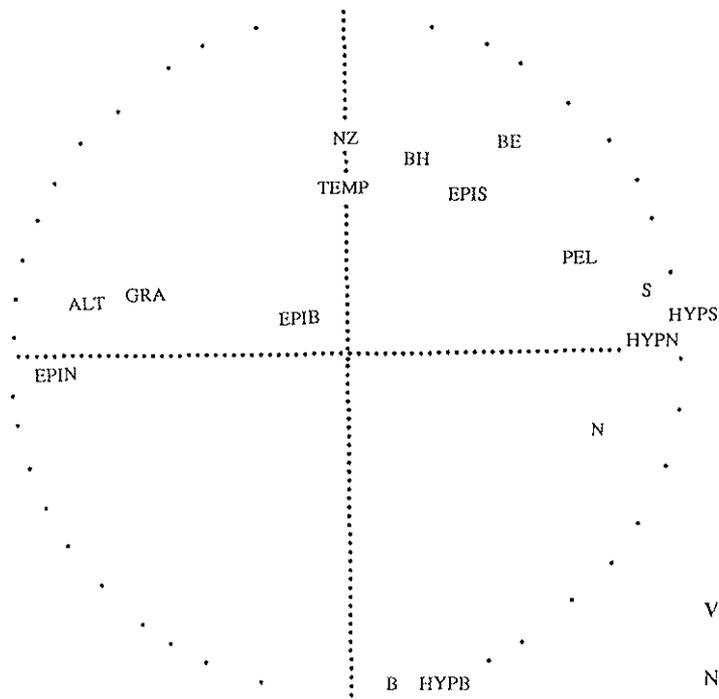
		NIHe	NIHu	EIHe	EIHu
R.S.	épifaune	16	6	9	6
	endofaune	21	11	27	17

\* = CNI + POL + GAS +PYC + MYS + TAN + ISO + AMP + REP + INS + ECH

\*\* = POE + POS + OLI + NEM + PEL

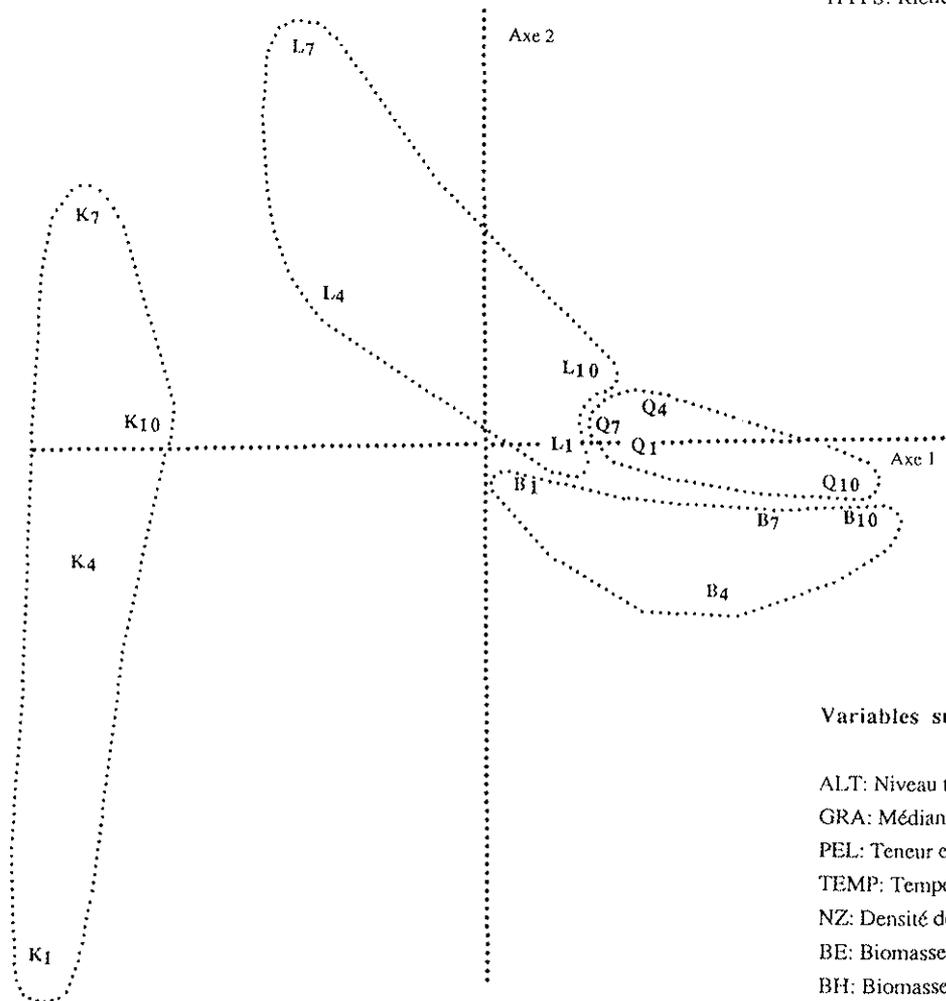
En résumé, la macrofaune invertébrée sédentaire des herbiers de *Z. noltii* présente, par rapport aux peuplements des autres zones intertidales de la Baie, les caractéristiques suivantes :

- Les densités y sont plus élevées qu'au niveau des sédiments de granulométrie comparable et, dans la majorité des cas, également plus importantes que dans les stations sableuses et sablo-vaseuses, notamment au niveau de l'endofaune.



**Variables actives**

- N: Densité totale du peuplement
- S: Richesse spécifique du peuplement
- B: Biomasse (A.F.D.W.) du peuplement
- EPIN: Densité de l'épifaune
- EPIB: Biomasse de l'épifaune
- EPIS: Richesse spécifique de l'épifaune
- HYPN: Densité de l'endofaune
- HYPB: Biomasse de l'endofaune
- HYPS: Richesse spécifique de l'endofaune



**Variables supplémentaires**

- ALT: Niveau tidal de la station
- GRA: Médiane du sédiment
- PEL: Teneur en pélites
- TEMP: Température de l'eau
- NZ: Densité des zostères
- BE: Biomasse épigée des zostères
- BH: Biomasse hypogée des zostères

**Figure 41:** A.C.P. sur les caractéristiques numériques des peuplements de macrofaune sédentaire.

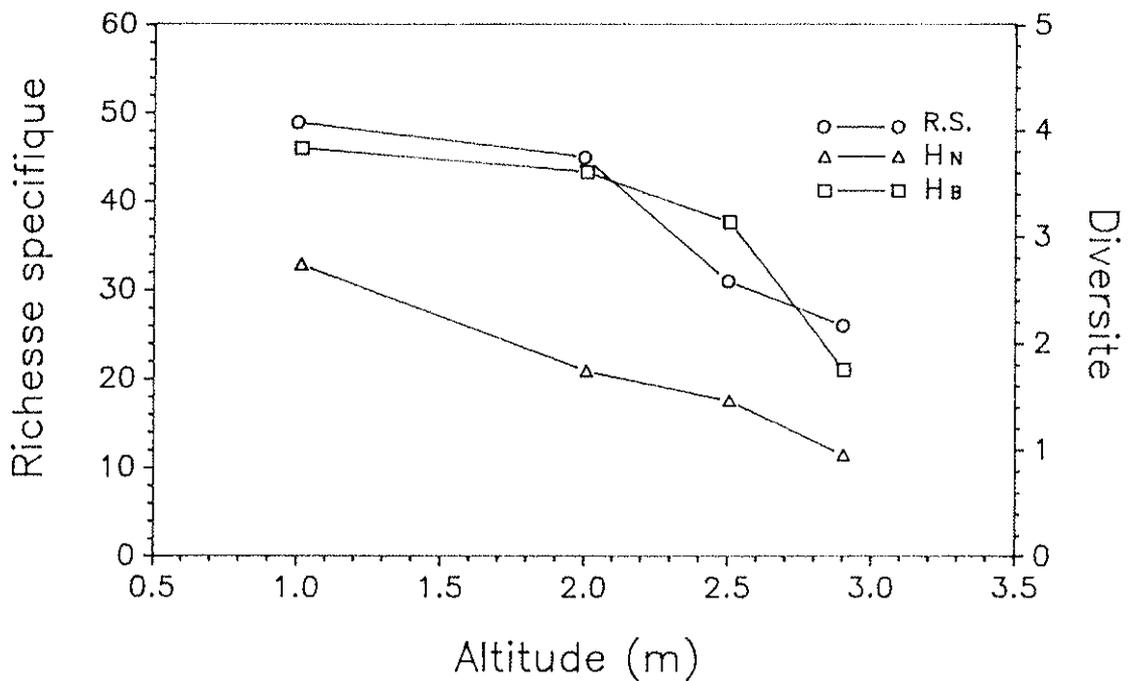
- Les biomasses sont également plus élevées que dans les parcs à huîtres. Il faut toutefois considérer que les huîtres elles-mêmes n'ont pas été prises en compte dans ces calculs (sachant que leur biomasse de chair sèche peut atteindre  $100 \text{ g.m}^{-2}$ ). Les peuplements des sables et des sables vaseux présentent des biomasses dont la gamme varie entre le dixième et le double du poids de la faune des herbiers, en fonction de l'absence ou de la présence dans les prélèvements d'un petit nombre d'individus de grande taille.

- La richesse spécifique est plus élevée dans les herbiers que dans les sédiments vaseux dépourvus de végétation. La faune des stations sableuses est, selon leur localisation et leur niveau tidal plus ou moins diversifiée que les peuplements des herbiers.

Au-delà des différences entre les peuplements des sédiments couverts ou non de végétation, on observe également des variations entre les différents herbiers, du point de vue des caractéristiques quantitatives de leurs peuplements. Ces différences sont mises en évidence par une analyse en composantes principales dans laquelle les variables caractérisent la macrofaune totale, l'épifaune et l'endofaune (densité, poids sec et richesse spécifique), les observations correspondant aux valeurs atteintes par ces variables dans les quatre stations aux quatre dates. Huit variables supplémentaires concernant la végétation (biomasse épigée et hypogée, densité et hauteur des pousses), le sédiment (granulométrie et teneur en pélites), ainsi que la température de l'eau et l'altitude des stations ont été adjointes à ce calcul. Le cercle des corrélations des variables et la représentation graphique de la distribution des observations sur le plan factoriel 1-2 (68,1 % de la variance) sont représentés sur la Figure 41.

L'axe 1 oppose l'abondance, la richesse spécifique des espèces de l'endofaune et le nombre d'espèces total, aux densités de l'épifaune. Les variables supplémentaires les plus corrélées à l'axe 1 sont, du côté positif, la teneur en pélites, et du côté négatif l'altitude et la granulométrie. Les variables actives liées à l'axe 2 sont la biomasse totale et la biomasse de l'endofaune; les variables supplémentaires caractérisant le développement de la végétation sont également corrélées avec cet axe, mais se situent à l'opposé de B et de HYPB.

Aucune tendance saisonnière n'apparaît dans cette analyse; les observations sont en revanche assez nettement regroupées par station. Les herbiers B et Q sont caractérisés par l'abondance et la diversité de leur endofaune, et se distinguent l'un de l'autre par leur biomasse. La station K présente les caractéristiques inverses de ces deux herbiers et supporte des densités élevées d'épifaune. La dispersion de ces observations autour de



**Figure 42:** Evolution de la richesse spécifique et des indices de diversité en fonction du niveau tidal de l'herbier.

**Tableau 41:** Caractéristiques numériques des peuplements de macrofaune sédentaire dans différents milieux: herbiers infra- ou intertidaux, plages semi-abritées et parcs à huîtres.

Localités	Richesse spécifique	Densité (ind.m <sup>-2</sup> )	Biomasse (g.m <sup>-2</sup> )		Auteurs
			Poids sec	AFDW	
<b>PAYS-BAS</b> <u>Krabbenkreek</u> . Herbier intertidal . Herbier infratidal	23 23	17998 22545	111,4 (25,8 - 177)*	14,8 (8,3 - 23,8)	Jacobs, 1983 "
<b>FRANCE</b> <u>Roscoff</u> . Herbier intertidal . Herbier infratidal	16 - 25 18 - 30	7152 - 18810 2384 - 10637			Jacobs, 1982 "
<u>Golfe du Morbihan</u> . Vasière intertidale	14-22	3781 (805 - 18139)	21,9		Denis, 1978 "
<u>Bassin d'Arcachon</u> . Plages sableuses et sablo vaseuses	10-59**	57 - 1671	1,3 - 42,5 (10-59)		Crabos, 1988 "
. Plages semi-abritées . Parcs à huîtres	27-33	1937 - 29925 11627 - 13377	5,8 - 52,9 2,78 - 3,01		GIS, voir annexe III "
. Herbiers intertidaux: - NI, EI	42-51	55825 - 67762	18,6 - 22,3		"
- B, K, L, Q	31-60	11802 - 34880	11,76 - 24,55	9,51 - 21,02	Présente étude

\* Poids sec comprenant les coquilles des mollusques

\*\* Une seule série de prélèvements entre janvier et mars

l'axe 2 suggère une forte variabilité saisonnière des biomasses dans cet herbier. La station L se situe en position moyenne du point de vue des abondances et de la richesse spécifique; par ailleurs, ses peuplements sont caractérisés par de faibles biomasses endogées et totales.

Le fait le plus marquant qui ressort de cette analyse est l'absence de relations entre les caractéristiques de la végétation et la richesse spécifique ou l'abondance de la macrofaune. Il semble donc que, si la présence de phanérogames permet à une faune sédentaire plus abondante et plus diversifiée de coloniser les sédiments, les différences quantitatives entre les peuplements ne sont pas fonction du développement de la végétation.

D'autre part, on observe une relation inverse entre le volume des organes souterrains des zostères et la biomasse de la faune endogée. Ce phénomène peut être mis en parallèle avec les observations de STONER (1980) et BRENCHLEY (1982). Ces auteurs estiment en effet que l'activité des espèces endogées fouisseuses ou tubicoles, surtout lorsqu'elles sont de grande taille, peut être gênée lorsque les rhizomes et les racines sont très développés.

La densité des peuplements endobenthiques est inversement liée au niveau tidal des stations, comme l'indique également la gradation des indices qui la caractérise en fonction de l'altitude des herbiers échantillonnés (Fig. 42). Ces observations rejoignent les résultats de JOHNSON (1970) au niveau de la zone intertidale et ceux de JACOBS et HUISMAN (1982) dans les herbiers de *Z. noltii* de Roscoff. D'après ces auteurs, ce phénomène s'explique par le fait que la stabilité du milieu augmente avec la profondeur, notamment, en la zone intertidale, dans la mesure où les zones les plus basses sont moins souvent, et moins longtemps, découvertes par le jusant.

Cette diversité semble également liée à la nature du sédiment : elle est maximale dans les stations de faible médiane et riches en pélites et minimale dans l'herbier où le sédiment est le plus grossier. Cependant, les deux stations qui présentent les caractéristiques granulométriques les plus différentes (B et K) sont également les plus opposées du point de vue de leur niveau tidal. Pour cette raison, il est difficile d'interpréter cette observation en tant que telle.

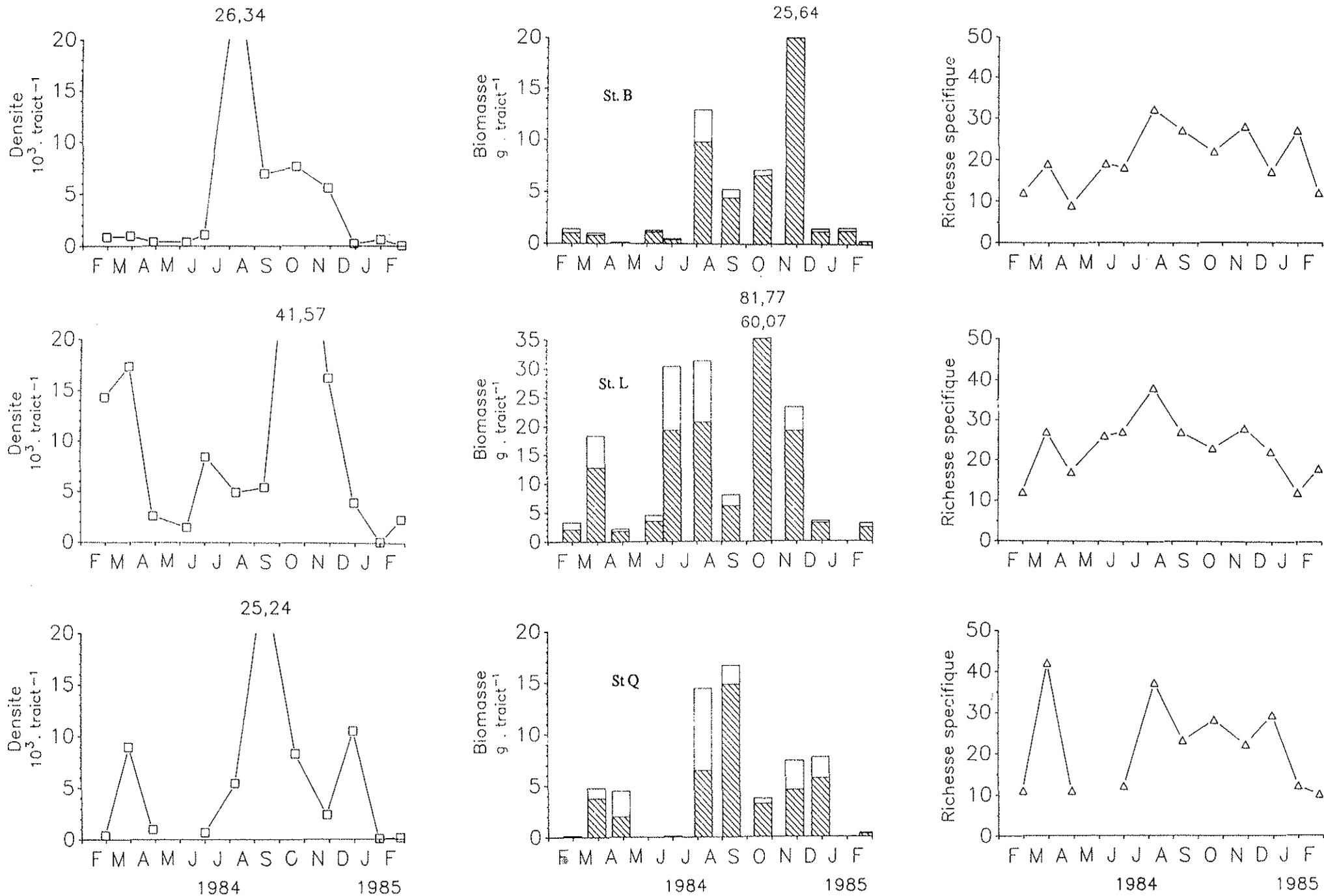
En revanche, le fait que de fortes teneurs en pélites déterminent l'abondance des espèces endobenthiques est assez compréhensible dans la mesure où les groupes dominant cet ensemble (Oligochètes et Polychètes sédentaires) sont essentiellement composés d'espèces dépositives, tandis que l'épifaune est dominée par des Gastéropodes herbivores, a priori plus indifférents à l'égard de la nature du sédiment.

D'autre part, la teneur en eau du sédiment est certainement un facteur qui influence la répartition et la densité des espèces.

#### **5.1.4. Conclusion**

Si l'on compare nos résultats avec les données concernant les herbiers de *Z. noltii* des localités plus septentrionales ou avec les autres zones intertidales du Bassin d'Arcachon (Tableau 41), il apparaît que les peuplements caractérisés au cours de cette étude sont marqués par une richesse spécifique et une abondance élevée. Toutefois, comme c'est souvent le cas au sein des peuplements faunistiques, les fortes densités sont le fait d'organismes de petite taille, si bien que les biomasses mesurées ici s'écartent peu des valeurs caractérisant d'autres milieux estuariens ou littoraux (BEUKEMA, 1976).

Au cours de l'année, la richesse spécifique des peuplements est relativement stable. Cette observation confirme les résultats du chapitre précédent dans lequel il était question de leur composition. Pour cette raison, on peut considérer que les modifications saisonnières des densités et des biomasses rendent compte des cycles biologiques des espèces adaptées au milieu ainsi que de la prédation qui s'exerce sur les peuplements.



**Figure 43:** Evolution de la densité ( $\text{n.traict}^{-1}$ ), de la biomasse ( $\text{g.traict}^{-1}$ ) en poids sec et en poids sec libre de cendres (hachuré) et de la richesse spécifique des peuplements de macrofaune vagile dans les 3 herbiers échantillonnés.

## 5.2. Macrofaune vagile

Par rapport aux peuplements endobenthiques et épibenthiques sédentaires des herbiers intertidaux, l'épifaune mobile (poissons et crustacés principalement) se signale par le caractère temporaire de ses déplacements vers la zone intertidale.

La migration de ces espèces est soumise, non seulement au rythme tidal bi-quotidien (auquel ces animaux sont contraints), mais également à des modifications saisonnières de leur intérêt, de quelque nature qu'il soit, pour la zone intertidale.

De plus, comme un certain nombre d'auteurs l'ont montré, les mouvements de ces espèces peuvent également être soumis à un rythme nyctéméral. Cette problématique, sans faire l'objet d'une étude systématique, a été abordée au cours de cette recherche, dans le cadre d'une expérience rapportée en annexe VI.

De ce fait, les variations d'abondance des populations vagiles échantillonnées au chalut reflètent à la fois la fluctuation de leurs effectifs dans les eaux de la Baie et l'intensité de leurs remontées dans l'herbier de *Z. noltii*, sans qu'il soit ici possible de distinguer ces deux facteurs.

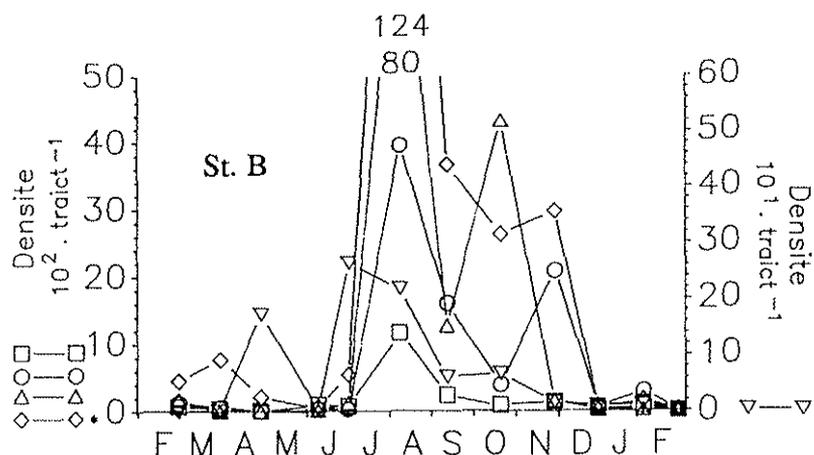
Les données rassemblées dans ce chapitre doivent, pour cette raison, être interprétées dans le cadre restreint de l'analyse faunistique du groupe d'espèces présentes sur et autour des feuilles de *Z. noltii* durant les hautes mers diurnes.

### 5.2.1. Richesse spécifique - Abondance - Biomasse (Fig. 43)

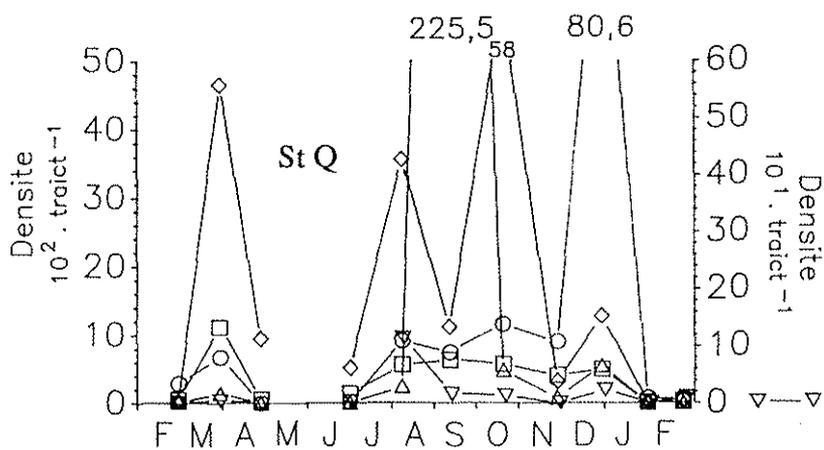
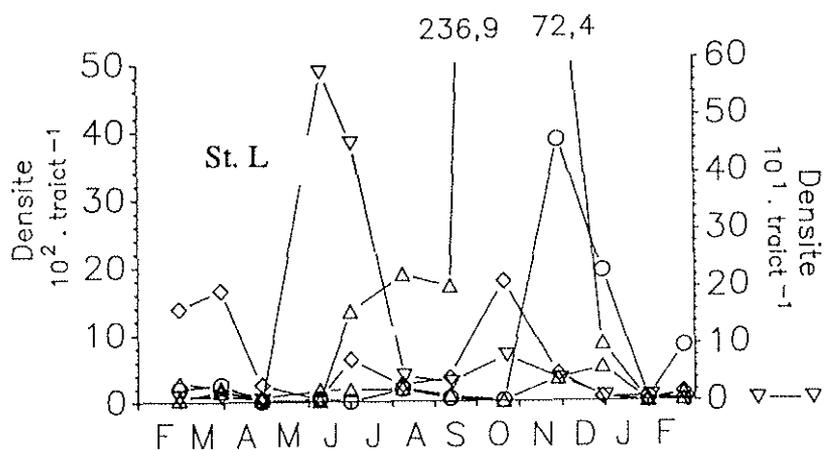
**Tableau 42:** Richesse spécifique totale, abondance (n.traict<sup>-1</sup>) et biomasse (g.traict<sup>-1</sup>) moyennes des peuplements vagiles dans les trois herbiers échantillonnés.

	Richesse spécifique*	Densité (ind.traict <sup>-1</sup> )	Biomasse (g.traict <sup>-1</sup> )	
			Poids sec	AFDW
Station B	55 (54)	4263,0	4,89	4,16
Station L	53 (50)	9905,5	17,49	12,59
Station Q	62 (58)	5743,9	5,44	3,73

\* La valeur notée entre parenthèses exclue de cette somme les taxons représentés par un seul individu dans l'ensemble des prélèvements.



\*sauf à la station L, pour laquelle l'échelle de densité des Gastéropodes est 0-50.10<sup>3</sup>.traict<sup>-1</sup>.



- Isopodes
- Amphipodes
- △—△ Décapodes
- ◇—◇ Gastéropodes
- ▽—▽ Poissons

**Figure 44:** Evolution de la densité (n.m<sup>-2</sup>) des différents groupes zoologiques dans les 3 herbiers échantillonnés.

Le tableau 42 présente la richesse spécifique totale, ainsi que les densités et les biomasses moyennes des peuplements vagiles récoltés au cours d'un cycle annuel. Ces moyennes doivent cependant être considérées avec prudence du fait de la forte variabilité annuelle des deux derniers paramètres.

### Richesse spécifique

Au total, la station L présente une richesse spécifique un peu moins élevée que les herbiers B et Q (respectivement 50, 54 et 58, si l'on exclut les espèces représentées par un seul individu). Comme cela apparaît sur le tableau 43, un ordre et deux classes rassemblent plus de la moitié des espèces dénombrées : Gastéropodes et Crustacés Amphipodes et Décapodes. Les poissons sont également assez diversifiés (7 à 8 espèces).

**Tableau 43:** Richesse spécifique à l'intérieur des différents groupes zoologiques de la macrofaune vagile dans les trois herbiers échantillonnés.

	POL	GA	PYC	ISO	AMP	DEC	ECH	POI	MYS	TAN	PE	Total
St B	1	9	4	5	14	9	1	8	2	1	1	55
St L	1	9	3	3	14	11	1	7	2	1	1	53
St Q	1	9	5	5	16	10	2	7	3	3	1	62

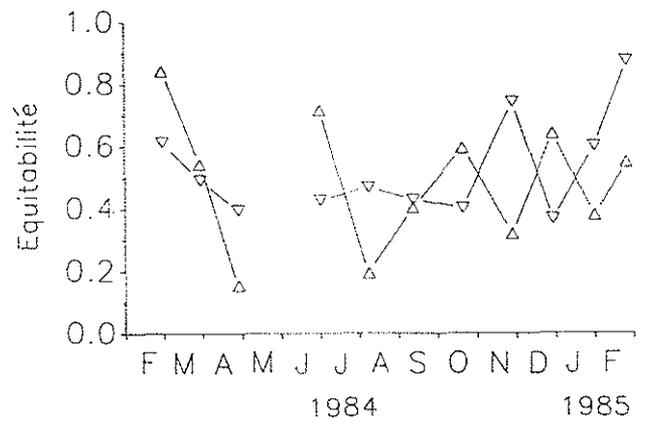
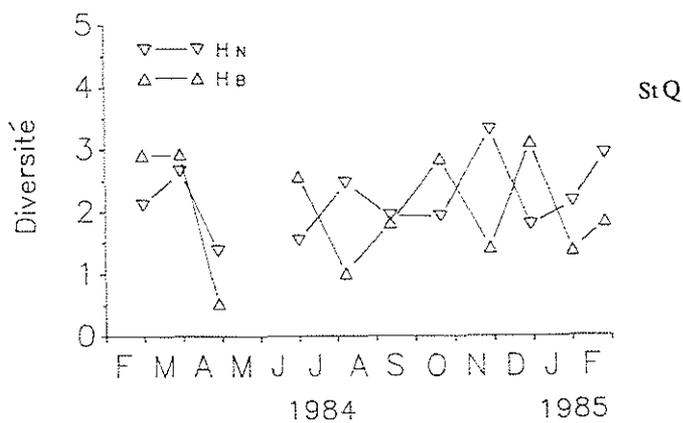
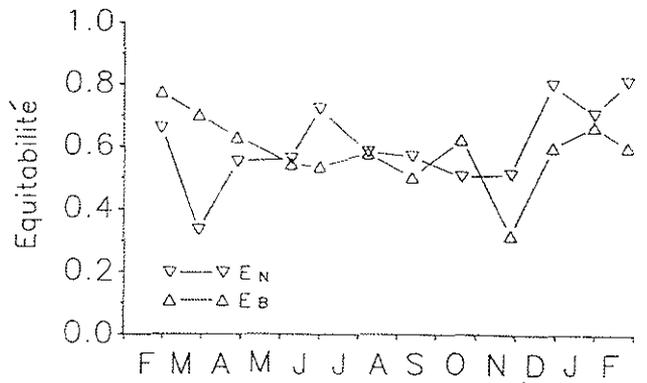
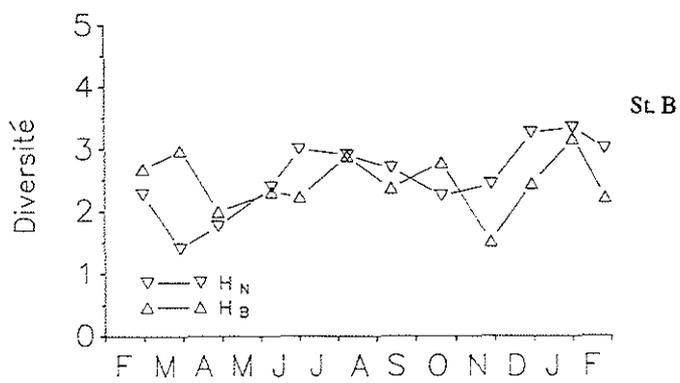
Les minima de richesse spécifique sont observés pendant l'hiver (janvier-février); on dénombre pendant ces périodes de 9 à 11 espèces. Dans les herbiers L et B, la richesse spécifique maximale est mesurée au mois d'août (38 et 32 respectivement). A la station Q, ce pic estival (37) est précédé d'un maximum plus élevé au mois de mars (42 espèces).

### Abondance

Dans les trois stations, la macrofaune vagile est dominée numériquement à la fois par des espèces sédentaires et mobiles. Pour cette raison, les variations de densité doivent être envisagées en distinguant les différents groupes faunistiques, dont les densités mensuelles sont rapportées sur les graphiques de la figure 44..

Dans les trois stations, l'évolution des densités est marquée par de faibles valeurs à la fin du printemps et au début de l'hiver, les abondances élevées étant observées au cours de l'été et de l'automne.

Les Gastéropodes sont présents toute l'année sur les feuilles de zostères, mais leur abondance est généralement maximale entre juillet et novembre. A la station L toutefois,



**Figure 45:** Evolution des indices de diversité ( $H'_N$ ,  $H'_B$ ) et de l'équitabilité ( $E_N$  et  $E_B$ ) calculés pour les peuplements de macrofaune vagile des 3 herbiers échantillonnés.

les abondances élevées de ce groupe en février-mars déterminent un pic hivernal particulier à cet herbier. L'élévation des densités à cette période dans la station Q est due à la participation d'autres groupes faunistiques (Isopodes, Amphipodes et Echinodermes). D'autre part, les Décapodes et les Amphipodes remontent dans les herbiers à partir de l'été, les premiers présentant des maxima d'abondance généralement plus précoces (fin de l'été-automne) que les seconds (automne-début de l'hiver). La forte abondance automnale des Décapodes à la station L y détermine un pic de densité de grande amplitude; ces valeurs se répercutent également sur la moyenne des densités à cette station, qui atteint presque le double de celle qui caractérise les deux autres herbiers.

On peut également remarquer que les poissons sont surtout capturés dans les herbiers dans la période qui précède les abondances maximales de macro-invertébrés. Leur abondance maximale est également mesurée à la station L.

### **Biomasse**

Grâce aux densités élevées qu'on y mesure, l'herbier L se distingue des autres stations par une biomasse élevée, d'autant plus que les Décapodes et les Poissons, particulièrement abondants dans cet herbier, présentent un poids individuel beaucoup plus important que les autres groupes.

Les biomasses sont minimales à la fin de l'hiver et à la fin du printemps, deux pics se succédant en été et en automne dans les stations L et B, en début d'automne et en début d'hiver à la station Q. Les maxima sont automnaux et décalés dans le temps entre l'herbier Q (septembre), L (octobre) et B (novembre). A la station Q, les pics de biomasses sont presque exclusivement attribuables aux Décapodes, alors que les Poissons y participent également à la station B, et de façon encore plus marquée dans l'herbier L.

#### **5.2.2. Diversité - Equitabilité (Fig. 45)**

La valeur moyenne de l'indice de Shannon appliqué aux densités ( $H'_N$ ) est plus élevée à la station B (2,56 bits) que dans les herbiers L et Q (1,99 et 2,19 bits). Les fluctuations de cet indice présentent, dans les stations L et B un rythme bi-annuel, avec des minima au printemps et en automne, et des maxima en été et en hiver. Dans ces herbiers, l'indice  $H'_B$  varie assez peu au cours de l'année (entre 2 et 3 bits) et n'est pas, en moyenne, plus élevée que  $H'_N$ .

La station Q présente des variations beaucoup plus chaotiques de ces deux indices.

L'équitabilité évolue de la même façon que la diversité. Ce paramètre atteint des valeurs maximales pendant l'hiver. En moyenne  $E_N$  est plus élevé à la station B (0,61) que dans les herbiers Q (0,53) et L (0,44).

### 5.2.3. Discussion

L'absence de données concernant la faune mobile dans les autres zones intertidales du Bassin ne permet pas de comparer les peuplements des herbiers avec ceux des zones dépourvues de végétation. Toutefois, comme l'ont montré ORTH et HECK (1980) et HECK et ORTH (1980), il est probable que la variété et l'abondance des ressources trophiques présentes dans les herbiers y attirent préférentiellement les espèces mobiles aptes à consommer cette production.

Au niveau de ce compartiment de la faune, les différences spatiales entre les trois stations sont beaucoup moins marquées que les variations temporelles, contrairement à ce qui a été observé pour l'endobenthos. Cependant, certaines tendances se dégagent de la comparaison des trois herbiers.

La station L présente notamment des densités et des biomasses plus élevées que les autres herbiers. Ce phénomène peut sans doute s'expliquer par sa situation contiguë à un herbier sous-tidal très développé, dans lequel la plupart des espèces mobiles se tiennent à basse mer. Outre cette proximité qui facilite les déplacements des espèces entre les deux milieux, l'existence de ce continuum réduit sans doute les possibilités de prédation à laquelle sont soumis les invertébrés lorsqu'ils ne sont plus protégés par les herbiers.

D'autre part, les faibles courants de marée qui s'appliquent à cette zone (cf. chapitre II-5-4) permettent sans doute à la faune sédentaire (principalement aux Gastéropodes) de se maintenir au niveau des feuilles plus facilement que dans les herbiers soumis à un hydrodynamisme plus important.

Outre le fait que cette station est celle qui présente la plus forte densité de pousses de zostères, ces courants réduits permettent également aux feuilles de rester érigées pendant les mouvements de marée, déterminant une structure tridimensionnelle de l'habitat plus favorable à la faune vagile que lorsque les feuilles sont couchées par les mouvements d'eau (HOMZIAK *et al.*, 1982).

La richesse spécifique décroît de l'herbier le plus externe à la station moyenne (L), celle-ci présentant également moins d'espèces que la station la plus interne. Toutefois, ces différences doivent être interprétées avec précaution du fait que les espèces qui en sont responsables présentent de faibles abondances, les taxons dominants apparaissant au

niveau des trois stations. Néanmoins, comme cela est apparu dans le chapitre précédent, les abondances relatives des espèces du "peuplement de base" présentent des variations spatiales, ce qui permet d'établir une certaine zonation de ces taxons.

Les gradations de la diversité et de l'équitabilité sont, a priori, plus significatives. En effet,  $H'_N$  est d'autant plus élevé et présente des variations d'autant plus progressives que les herbiers sont situés vers le fond de la Baie. De même, l'équitabilité est plus élevée à la station B que dans les autres herbiers.

A propos des peuplements benthiques du Dypso Fjord (MUUS, 1967), AMANIEU et LASSERRE (1982) interprètent le même type de résultats dans les termes suivants : les stations externes, marquées par la pénétration d'espèces marines, présentent des peuplements peu structurés, tandis que les communautés du fond du fjord sont composées d'espèces mieux adaptées aux conditions écologiques lagunaires et constituent des communautés plus structurées. Dans le cas des herbiers du Bassin d'Arcachon, il semble que ces différences sont plutôt imputables aux variations spatiales de la stabilité entre les différentes zones échantillonnées.

En effet, les résultats rapportés dans les chapitres précédents montrent que les contraintes hydrodynamiques (houle résiduelle et clapot) décroissent de l'entrée au fond de la baie, les populations de zostères présentant par ailleurs des variations de densité moins importantes et moins brutales dans les sédiments vaseux de l'est du Bassin qu'au niveau de l'Ile aux Oiseaux. Il est donc possible que la plus ou moins grande variabilité de l'habitat, comprenant à la fois les zostères et la colonne d'eau qui les recouvre à marée haute, détermine des contraintes d'intensités suffisamment différentes selon les sites pour que la structure des peuplements vagiles en soit affectée.

Au-delà de ces différences spatiales, les peuplements des trois stations présentent des similitudes importantes notamment au niveau de leur cycle d'abondance. En effet, d'une façon générale, les densités sont faibles à la fin du printemps, élevées entre l'été et le début de l'hiver et diminuent fortement en janvier-février. Ce cycle saisonnier a également été mis en évidence dans les prairies de *Z. marina* par MARSH (1973) et PIHL-BADEN et PIHL (1983).

Les facteurs abiotiques (température, insolation et teneur en pélites du sédiment) interviennent a priori assez peu dans l'établissement de ce schéma temporel, comme l'ont également observé FEELEY (1967) et NELSON (1979) dans le cas des amphipodes. En revanche, on peut établir certaines correspondances entre le cycle de développement des zostères et leur occupation par la totalité de la faune mobile :

- les densités et les richesses spécifiques les plus fortes sont mesurées lorsque les herbiers présentent une biomasse épigée maximale;

- la diminution des densités et des biomasses de la macrofaune vagile coïncide avec la période où la hauteur des pousses, leur densité ainsi que leur biomasse épigée diminuent.

Néanmoins, certains des événements qui marquent le cycle de la faune mobile ne correspondent pas à des modifications de la végétation. C'est par exemple le cas des pics de densité et de richesse spécifique de la macrofaune au cours du mois de mars. De plus, ces considérations générales doivent être relativisées du fait que les deux ordres dominants (Gastéropodes et Décapodes) déterminent en majorité l'allure du cycle d'abondance. Or, les autres groupes faunistiques ne présentent pas systématiquement la même périodicité. Par exemple, les Amphipodes montrent, dans les stations L et Q, des abondances maximales au début de l'hiver. Dans l'estuaire de la Newport River, NELSON (1979) a d'ailleurs mis en évidence une relation inversée, qu'il estime fortuite, entre le développement des zostères et l'abondance ainsi que la diversité des Amphipodes.

#### 5.2.4. Conclusion

La macrofaune vagile des herbiers de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon est caractérisée par la variabilité saisonnière et nyctémérale (voir annexe VI) de l'abondance et de la richesse spécifique des peuplements qui la composent. Les manifestations d'un tel "turnover" ne sont pas particulières à ces milieux intertidaux; en effet, le même type de phénomène est décrit au sujet des communautés nectoniques des zones côtières (ARNOLDI *et al.*, 1974; KNUDSEN et HERKE, 1978), ou des herbiers infralittoraux de *Z. marina* (MARSH, 1973). Ces variations sont imputables à l'alternance d'immigrations et d'émigrations des différentes populations qui constituent les communautés.

Outre le cas des espèces qui effectuent des migrations de grande amplitude entre l'intérieur et l'extérieur de la Baie, la variabilité observée dans nos prélèvements traduit la possibilité d'un choix des populations à demeurer au niveau des chenaux ou à remonter, à haute-mer, dans la zone intertidale. Comme nous l'avons déjà souligné, l'existence, dans certaines zones du Bassin, d'un continuum entre les herbiers de zostères infra- et intertidales représente, sans nul doute, un avantage pour les populations capables de se déplacer entre ces deux zones. Non seulement ces milieux supportent une production primaire élevée (zostères + épiphytes + microphytobenthos) (voir chapitre III), mais ils constituent également un habitat permettant à de nombreuses espèces de cohabiter, en

fortes densités. Il semble d'ailleurs que la structure de ces milieux permet à certaines d'entre elles (*Idotea chelipes*, annexe V) d'y atteindre une productivité particulièrement élevée.

## CHAPITRE VI

### CONTRIBUTION A L'ESTIMATION DE LA PRODUCTION SECONDAIRE DANS LE BASSIN D'ARCACHON

#### 1. INTRODUCTION

Les valeurs de biomasse rassemblées dans le chapitre précédent permettent d'estimer la production du macrobenthos dans les herbiers intertidaux de la Baie. Ces résultats sont regroupés avec les données concernant le méio-et le macrobenthos des plages semi-abritées et des parcs à huîtres (annexe III). D'autre part, nous avons calculé la quantité de matière organique produite par les populations d'huîtres (*Crassostrea gigas*) élevées dans ces concessions ostréicoles.

Toutefois, la compilation de ces données ne permet pas d'établir un bilan complet de la production secondaire en zone intertidale. L'importance du compartiment bactérien est notamment absolument ignorée, alors qu'il a été démontré que la production des micro-organismes benthiques équivaut, et dans certains cas dépasse, celle des organismes eucaryotes (ANKAR, 1979; SCHWINGHAMER *et al*, 1986). De même, la macrofaune vagile (Poissons, Crevettes), présente par intermittences dans la zone intertidale, n'a jamais fait l'objet d'une quantification exhaustive. Au sein du compartiment pélagique, seule la production des populations planctoniques a été estimée par CASTEL (comm. pers.) et serait comprise entre **1 et 1,5 mg C.m<sup>-3</sup>.j<sup>-1</sup>**, soit de **168 à 252 tonnes C.an<sup>-1</sup>**.

Par ailleurs, la production de la faune benthique infratidale est, en l'état actuel des connaissances, impossible à calculer. En effet, le macrobenthos des chenaux n'a été étudié que d'un point de vue qualitatif par BOUCHET (1968), les travaux de MONTAUDOUIN (1988) n'apportant de données quantitatives à ce sujet qu'à une seule période de l'année.

Même si, dans certains cas, l'incertitude des valeurs calculées est élevée, les estimations réunies dans ce chapitre permettent de préciser les limites dans lesquelles se situe la production secondaire dans le domaine intertidal du Bassin d'Arcachon et de la comparer avec celle d'autres milieux littoraux.

**Tableau 44:** Biomasse et production bactérienne dans différentes localités

Localité	Biomasse bactérienne mgC.m <sup>-2</sup> **	Production bactérienne gC.m <sup>-2</sup> .an	Auteur
Mer Baltique Asko	877	22,4	Ankar (1979)
Manche Estuaire du Lynher	109	3 (13,3)	Warwick <i>et al.</i> (1979)
Canada Baie de Fundy	44	12,9 - 129,3	Schwinghamer <i>et al.</i> (1986)
Manche ** Golfe Normand-Breton	175	-	Chardy (1987)
Mer Baltique Kiel Bight	1-10 <sup>3</sup>	3,6 - 36,5	Meyer-Reil (1986)

\* sauf valeurs de Meyer-Reil (1986) : µg.g<sup>-1</sup> sédiment sec.

\*\* estimation à partir d'un modèle

## 2. BACTERIES

Comme l'ont démontré de nombreux auteurs, les micro-organismes interviennent dans la chaîne alimentaire non seulement en tant que décomposeurs et minéralisateurs de la matière organique, mais également en tant que biomasse assimilable par les organismes benthiques bactériophages (FENCHEL et JORGENSEN, 1977; GERLACH, 1978). Bien que l'on ne dispose d'aucune donnée sur la biomasse et la productivité des bactéries dans les sédiments du Bassin, une fourchette d'estimation peut être proposée, sur la base des valeurs calculées dans d'autres zones côtières. Comme cela apparaît sur le tableau 44, la biomasse et la production des populations bactériennes varient en de larges proportions selon les milieux étudiés. Ces différences sont le reflet des conditions plus ou moins favorables au développement des bactéries, notamment en ce qui concerne la quantité et la qualité (proportion de composés réfractaires) de la matière organique disponible. D'après MEYER-REIL (1986), la diversité des méthodes utilisées pour mesurer la productivité de ces populations induit également des variations dans les valeurs mesurées.

En milieu côtier, cet auteur estime que la production bactérienne benthique est comprise entre **10 et 100 mg C.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>**, soit **3,6 à 36,5 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**. Cette fourchette d'approximation, lorsqu'on l'applique au cas du Bassin d'Arcachon, est loin d'être satisfaisante: **369 à 3.686 tonnes de carbone bactérien** seraient produites annuellement dans la zone intertidale. On peut cependant estimer, étant donné la forte proportion de matière organique dans les sédiments vaseux et sablo-vaseux de la Baie (annexe III), que ces substrats sont favorables au développement des populations bactériennes, et notamment aux micro-organismes associés au cycle du soufre (voir chapitre IV-B); leur participation à la production de la zone intertidale serait donc loin d'être négligeable, même s'il est, pour l'instant, impossible de préciser dans quelle proportion.

### 3. MEIO- ET MACROBENTHOS DE LA ZONE INTERTIDALE

Ces résultats sont issus de la compilation des données recueillies en 1985-1986 dans différents milieux du Bassin d'Arcachon (annexe III), des calculs de ESCARAVAGE (1989) et des résultats de la présente étude.

Dans tous les cas, les calculs ont été réalisés en admettant qu'1 g de poids sec animal correspond à 0,5 g de carbone (équivalence de GERLACH, 1978).

La productivité des différents taxons de la méiofaune a été calculée par ESCARAVAGE (1989) (P/B= 21 pour les Copépodes; 9,75 pour les Nématodes) en utilisant les données de LASSERRE *et al.* (1976).

En ce qui concerne la macrofaune, il est assez délicat de choisir une valeur de productivité applicable à l'ensemble du peuplement. Comme nous l'exposons en conclusion de l'annexe consacrée à *Idotea chelipes*, dès lors que la phase juvénile des espèces (notamment de Mollusques Bivalves) est prise en compte dans les calculs de production, le P/B mesuré est supérieur à 2, valeur généralement admise pour caractériser la productivité de ce compartiment (SCHWINGHAMER *et al.*, 1986). Un certain nombre d'espèces de petite taille (Oligochètes<sup>1</sup>, petites Annélides<sup>2</sup>) présentent par ailleurs une productivité supérieure à 2, comme l'ont montré HAKA *et al.* (1974)<sup>1</sup> et STEIMLE (1985)<sup>2</sup> par exemple. Du fait que les peuplements étudiés sont composés en majeure partie de ce type d'organismes, nous avons estimé que l'utilisation d'un rapport P/B compris entre 2 et 3 était ici plus justifiée.

Comme dans le cas du microphytobenthos (chapitre III), nous avons utilisé les moyennes entre stations d'un même type de milieu intertidal et calculé les productions totales en multipliant ces valeurs par les surfaces occupées par ces milieux dans la Baie.

**Tableau 45:** Estimation de la production du méiobenthos dans différents milieux intertidaux du Bassin d'Arcachon.

Milieu	Production	
	g C.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>	tonnes C.an <sup>-1</sup>
Plages de sable semi-abritées	5	107,8
Parcs à huîtres	13	120,9
Herbiers de <i>Z. noltii</i>	20,5	1437,9

**Tableau 46:** Estimation de la production du macrobenthos sédentaire dans différents milieux intertidaux du Bassin d'Arcachon.

Milieu	Production	
	g C.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>	tonnes C.an <sup>-1</sup>
Plages de sable semi-abritées *	29,7 - 44,5	639,6 - 959,4
Parcs à huîtres (sans les huîtres)	4,1 - 6,1	37,8 - 56,7
Herbiers de <i>Z. noltii</i> **	22,2 - 33,3	1557 - 2335,7

\* Les stations CFS et EIS présentent des biomasses et, de ce fait, des productions très différentes. Ces variations sont en majorité dues à la présence dans certains prélèvements d'Holothurides. CRABOS (1988) observe également cette hétérogénéité des biomasses au niveau des peuplements d'estran sableux et sablo-vaseux dans le Bassin d'Arcachon. Dans ces conditions, l'établissement d'une valeur moyenne est discutable.

\*\* Ces calculs sont réalisés en utilisant la moyenne des biomasses dans les six herbiers intertidaux échantillonnés entre 1984 et 1986.

En l'absence de données permettant de caractériser la production des peuplements des bancs de sable dunaire, on peut estimer que la quantité de matière organique produite par le méio- et le macrobenthos du reste de la zone intertidale serait compris entre **3.901 et 5.019 tonnes C.an<sup>-1</sup>**, soit **1.667 tonnes par la méiofaune** et entre **2.234 et 3.352 tonnes par la macrofaune sédentaire**.

#### 4. POPULATIONS DE *CRASSOSTREA GIGAS*

##### 4.1. Estimation de la production

Il paraissait logique d'adjoindre à ce bilan une estimation de la production des huîtres cultivées dans la Baie dans la zone intertidale, à l'emplacement de la partie inférieure de l'herbier. Ces calculs ont été réalisés à partir des données recueillies par la station I.F.R.E.M.E.R. d'Arcachon.

Dans le Bassin, les stocks d'huîtres sont estimés depuis 1985 à environ **45.000 tonnes** (dont 6000 tonnes d'huîtres sauvages) (MAURER *et al.*, 1987; 1988). D'après DELTREIL (comm. pers.), le P\*/B (P\* représentant la quantité d'huîtres vendues annuellement) varie entre 0,3 et 0,5 selon les années. Le tonnage d'huîtres commercialisées serait ainsi compris entre **13.500 et 22.500 tonnes.an<sup>-1</sup>**. La mortalité représente environ 10% du gain de biomasse (MAURER, comm. pers.), pourcentage également calculé par DAME (1976) pour *Crassostrea virginica*. Toutefois, il est évident que ce paramètre fluctue de façon importante selon les sites, les conditions d'élevage, les facteurs climatiques et la prédation. La production annuelle, en poids

frais, serait donc comprise entre **14.850 et 24.750 tonnes**. Sachant que la coquille représente en moyenne 80% du poids d'une huître et que le poids sec de chair équivaut à 2% de cette biomasse, les productions de coquille et de chair (en poids sec) atteindraient respectivement **11.880-19.800 et 297-495 tonnes.an<sup>-1</sup>**. Si l'on applique, pour la chair, l'équivalence de GERLACH (1 gP.S.= 0,5 gC) et pour la coquille un rapport de 1 gP.S.= 4 mgC (DAME, 1976), la production annuelle de carbone organique des huîtres de la Baie peut être estimée entre **196 et 327 tonnes C.an<sup>-1</sup>**. Exception faite du pourcentage de Mollusques qui meurent ou qui sont consommés dans la Baie, cette production en est exportée et doit de ce fait être considérée comme un stock d'énergie perdue par le système.

La production secondaire de la macrofaune (huîtres comprises) dans les parcs à huîtres de la Baie serait donc comprise entre **233,8 et 383,7 tonnes C.an<sup>-1</sup>**, soit entre **25,1 et 41,3 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**, valeur peu différente de la production des plages semi-abritées et des herbiers de *Z. noltii*.

#### 4.2. Biodépôts

Le mode de nutrition de l'huître (filtration de particules organiques et inorganiques du seston) induit la formation de fèces<sup>1</sup> et de pseudofèces<sup>2</sup> dans lesquelles les particules partiellement digérées<sup>1</sup> ou intactes<sup>2</sup> sont engluées dans un mucus, puis excrétées par les huîtres.

Ces biodépôts sédimentent sur le fond plus rapidement que les particules non filtrées; de plus, le mucus qu'ils contiennent augmente la cohérence de ces particules une fois qu'elles sont déposées à la surface du sédiment. D'autre part, les caractéristiques biochimiques des particules sont modifiées au cours de ces mécanismes de filtration. Comme NEWELL et JORDAN (1983) et DAME *et al.* (1985) l'ont montré chez *Crassostrea virginica*, DESLOUS-PAOLI *et al.* (sous presse) observent que les pseudo-fèces de *C. gigas* sont enrichis en glucides et appauvris en protéines et en lipides par rapport à la composition chimique du seston; ce phénomène pourrait être attribué à une sélection des molécules au niveau des palpes et/ou à la composition du mucus sécrété par les huîtres.

Ainsi, bien que ces biodépôts correspondent au résultat d'une excrétion et ne peuvent, à ce titre, être considérés comme une production *sensu stricto*, la quantification de ces mécanismes intéresse les sédimentologues et les géochimistes dans la mesure où ces processus interviennent sur les transferts de matière entre les compartiments pélagique et benthique.

Au niveau du Bassin d'Arcachon, BONJOUR et CARRUESCO (1986) ont estimé à **21.600 tonnes P.S.** la production annuelle de ces biodépôts, en utilisant les valeurs calculées par SORNIN (1981) dans le Bassin de Marennes-Oléron et en les ramenant à la superficie des parcs exploités dans la Baie. Cependant, ces auteurs n'ont pas pris en compte les différences importantes de la teneur en seston total de ces deux bassins ostréicoles. En effet, à Marennes-Oléron, cette concentration varie entre 10 et 340 g.m<sup>-3</sup>, avec une moyenne de **110 g.m<sup>-3</sup>** (HERAL *et al.*, 1983). Dans le Bassin d'Arcachon, les valeurs de ce paramètre sont beaucoup plus faibles (**10 g.m<sup>-3</sup>** en moyenne), ses variations temporelles étant très limitées.

Or, il a été démontré que la quantité de biodépôts rejetée par les huîtres est liée à la charge sestonique de la colonne d'eau (OTA, 1959; TENORE et DUNSTAN, 1973): l'élévation de la turbidité provoque un accroissement du taux de décharge des pseudofèces, la production de fèces demeurant par ailleurs assez stable quelle que soit la teneur en seston dans les eaux (HAVEN et MORALES-ALAMO, 1966). Une expérience de DESLOUS-PAOLI *et al.* (sous presse) a permis de mettre en évidence une relation hautement significative ( $r=0,93$ ) entre la teneur en seston dans l'eau (S) et la quantité de biodépôts rejetés par les populations de *C. gigas*:

$$B \text{ (mg.h}^{-1}\text{.g}^{-1} \text{ de chair sèche)} = 1,93 S \text{ (g.m}^{-3}\text{)} - 2,96$$

Les paramètres expérimentaux choisis par ces auteurs sont proches des conditions observées dans le Bassin : température = 18°C, turbidité comprise entre 2 et 42 g.m<sup>-3</sup>. Il est donc possible d'appliquer cette formule aux populations de la Baie.

Pour **900 tonnes de chair sèche**, on obtient une production annuelle de biodépôts qui s'élève à **126.000 tonnes P.S.**, soit, pour une teneur en carbone organique de 1,5% (SORNIN, 1981), **1.890 tonnes C.an<sup>-1</sup>**.

Si cette valeur est environ 50 fois plus faible que celle qui a été calculée par BONJOUR et CARRUESCO (1986), elle reste suffisamment élevée pour nécessiter sa prise en compte au sein des bilans de sédimentation dans la Baie, non seulement en tant que facteur possible d'exhaussement des fonds (MARIOJOULS et SORNIN, 1987) mais également, comme tout matériel organique déposé à la surface des sédiments, en tant qu'inducteur des mécanismes bien connus mis en œuvre par son recyclage.

Il faut également considérer que la quantité de biodépôts excrétés diffère selon les espèces d'huîtres. Dans le Bassin d'Arcachon, *C. gigas* est une espèce introduite relativement récemment (dans les années 1970), à la suite de la disparition de *C. angulata*, due à une pathologie virale. De même, quelques dizaines d'années plus

**Tableau 47:** Estimation de la production secondaire (tonnes C.an<sup>-1</sup>) au niveau des zones intertidales du Bassin d'Arcachon.

Milieu	Production secondaire (tonnes C.an <sup>-1</sup> )			
	Bactéries	Méiofaune	Macrofaune invertébrée	Total
Plages de sable semi-abritées	77,6776,2	107,8	639,6-959,4	825-1843,4
Parcs à huîtres (huîtres comprises)	33,5-334,8	120,9	233,8-383,7	388,2-839,4
Herbiers de <i>Z. noltii</i>	252,2-2525,0	1437,9	1557-2335,7	3247,4-6298,6
Total	363,6-3636	1666,6	2430,4-3678,8	4460,6-8981,4

tôt, l'huître portugaise avait supplanté dans la Baie la "Gravette", dénomination locale de l'huître plate *Ostrea edulis*. Or, il a été démontré qu'à température et à charge en seston identique, *O. edulis* filtre environ deux fois moins d'eau que *C. angulata* (MATHERS, 1974), cette dernière présentant un taux de filtration plus faible que *C. gigas* (HIS, 1970). Il est donc probable que les populations d'huîtres japonaises excrètent une plus grande quantité de pseudo-fèces que les espèces cultivées auparavant dans la Baie, et ceci d'autant plus que la charge en huîtres est actuellement au moins aussi élevée que lors des pics de production des espèces précédentes (DELTREIL, comm. pers.).

Hormis le fait que la quantité de biodépôts est sans doute plus élevée que par le passé, leur accumulation dans la zone intertidale est favorisée par la modification des techniques d'exploitation. L'élevage "en surélevé", qui consiste à enclore des huîtres dans des poches ajourées fixées sur des "chantiers" à 50 cm du sol, est pratiqué depuis les années 1960. Il concerne environ 20% du stock d'huîtres dans le Bassin. Au niveau de ces installations, les courants qui s'exercent à la surface du sédiment sont réduits, si bien que les biodépôts s'y accumulent sur des hauteurs atteignant plusieurs dizaines de centimètres. Les élevages "à plat" traditionnels ne présentent pas ce type d'inconvénient, d'autant plus que le hersage des huîtres pratiqué dans ce mode d'exploitation permet de remettre en suspension une partie de ces dépôts.

Cette matière organique est, à un moment ou à un autre, redistribuée dans d'autres zones de la Baie grâce aux phénomènes hydrodynamiques (marées, tempêtes), et sans doute partiellement exportée vers l'océan par les courants de jusant. Toutefois, selon la position des parcs (plus ou moins protégés), cette remise en suspension est sans doute très variable.

## 5. CONCLUSION

Comme l'indiquent les résultats consignés dans le tableau 47, la production secondaire dans les zones intertidales du Bassin d'Arcachon serait comprise entre **4.460,6 et 8.981 tonnes C.an<sup>-1</sup>**, soit entre **44 et 89 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**. La principale source d'incertitude provient de la gamme de valeurs proposées pour caractériser la production bactérienne, celle-ci représentant de 7 à 70 % de la quantité de matière produite par la faune sédentaire.

Cette production est relativement élevée par rapport aux valeurs calculées par ANKAR (1979) dans le Mer Baltique (29,5 g C.m<sup>-2</sup>), WARWICK *et al.* (1979) dans un estuaire de la Manche (30-39 g C.m<sup>-2</sup>) et THIMEL (1988) dans un bassin des réservoirs à poissons de l'est du Bassin d'Arcachon (macrofaune + méiofaune : 28,1 g C.m<sup>-2</sup>). En revanche, elle est du même ordre que la valeur proposée par

SCHWINGHAMER *et al.* (1986) dans la zone intertidale de Pecks Cove, au Canada (78-195 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). A partir de ces calculs, il apparaît que les trois types de milieux intertidaux étudiés présentent à peu près la même production. Toutefois, il faut considérer que, non seulement, les peuplements faunistiques de ces zones diffèrent par la nature et/ou la structure de leurs assemblages spécifiques, mais également, que les conditions abiotiques auxquelles ils sont soumis varient selon les biotopes. Pour ces raisons, il est probable que, malgré leur biomasse moyenne à peu près similaire, ces peuplements présentent une production différente déterminée par la productivité du lot d'espèces dominantes.

## CONCLUSION GENERALE

Les herbiers de *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon recouvrent 7014 ha, soit environ la moitié de la superficie de la Baie, et un peu moins des 3/4 de la zone intertidale. Même si l'on ne considère pas la surface colonisée par *Z. marina* (426 ha), cette étendue leur confère, sans aucun doute, **le premier rang européen** de ce point de vue.

De plus, il semble que le Bassin soit l'une des rares zones de notre continent dans laquelle les herbiers de zostères n'ont pas régressé, au moins depuis les 25 dernières années. En effet, sur la carte dressée par BOUCHET en 1966, la surface occupée par les plantes (6678 ha) est peu différente de la valeur qu'on mesure actuellement .

S'il est établi qu'une maladie de type épidémique fut responsable de la destruction des herbiers de *Z. marina* dans les années 30, maladie qui, d'ailleurs n'affecta pas les populations de *Z. noltii* (FISCHER-PIETTE *et al.*, 1932), d'autres raisons sont invoquées pour expliquer la régression actuelle des herbiers de phanérogames. Les pollutions organiques (excès de nutriments, herbicides, pesticides) et/ou minérales (métaux lourds), généralement dérivées d'effluents urbains ou agricoles, sont souvent mises en cause pour expliquer ce phénomène (MAGGI, 1972; PERES et PICARD, 1975; JONES et JORDAN, 1979; WATSON *et al.*, 1981). Si l'enrichissement des eaux littorales en azote et en phosphore n'intervient pas négativement sur la croissance végétative des phanérogames, il peut, dans certains cas inhiber leur germination, comme l'ont démontré DENIS et MAHEO (1982), chez *Z. marina*. D'autre part, ces apports organiques élevés peuvent avoir un effet de type indirect sur les herbiers en favorisant le développement d'algues vertes à croissance rapide (Ulvacées, le plus souvent), qui entrent en compétition, pour l'espace et pour la lumière, avec les phanérogames. De tels processus sont observés localement, dans certains chenaux du Bassin, où d'épaisses litières d'ulves (*Ulva rigida*) recouvrent une portion d'herbier de *Z. marina* et y provoquent la disparition des phanérogames.

Dans le Bassin d'Arcachon, la position intertidale de *Z. noltii*, et le fait que ces proliférations algales soient, pour l'instant, dues à une entéromorphe à thalle filamenteux (*Enteromorpha clathrata*), moins encombrante d'un point de vue spatial que les ulves, n'ont pas, jusqu'à présent, rendu cette espèce sensible à une compétition de ce type. Toutefois, il n'est pas exclu que cette situation ne soit que temporaire. En effet, depuis l'hiver de l'année 1989, on assiste au développement en zone intertidale d'une espèce d'ulve qui présente une grande ressemblance avec la nouvelle espèce (*Ulva peregrina*) responsable des "blooms" sur certaines côtes bretonnes (PIRIOU, comm.

pers.). Si la croissance de cette algue, déjà spectaculaire dans certaines parties du Bassin s'étendait à l'ensemble de la Baie, les herbiers de *Z. noltii* pourraient en être affectés.

Néanmoins, même dans cette perspective, il faut considérer que *Z. noltii* s'avère, d'une façon générale, plus résistante que la forme parvozostéride de *Z. marina*; elle aurait d'ailleurs fréquemment pris la place de cette dernière en zone intertidale après la maladie de 1930 (BUTCHER, 1934, 1935, WILSON, 1949).

Les grandes lignes du développement des zostères dans le Bassin d'Arcachon sont à peu près identiques à ce qui a été décrit pour d'autres populations de *Z. noltii* (JACOBS *et al.*, 1983; VERMAAT *et al.*, 1987) ou pour *Z. marina* (SAND-JENSEN, 1975; JACOBS, 1979; AIOI, 1980). Les biomasses et les densités sont minimales en hiver, les feuilles atteignant à cette période leur longueur maximale. La multiplication des pousses débute dès la fin de l'hiver cependant que les plus longues feuilles se détachent des pieds. Au printemps, les densités et la biomasse des organes souterrains augmentent et atteignent rapidement leurs valeurs annuelles les plus fortes; la longueur des feuilles est minimale à cette époque de l'année. La biomasse épigée maximale n'est atteinte qu'à la fin de l'été. La reproduction sexuée de ces populations se déroule entre les mois de juin et d'octobre.

Les valeurs moyennes de densité (8000 à 14000 pousses.m<sup>-2</sup>), de biomasse foliaire (70 à 100 g PS.m<sup>-2</sup>) et souterraine (70 à 160 g PS m<sup>-2</sup>) situent ces herbiers en position intermédiaire entre les populations des Pays-Bas (JACOBS *et al.*, 1983; VERMAAT *et al.*, 1987) et du Delta de l'Ebre (PEREZ et CAMP, 1986), ce qui, du point de vue phénologique, peut être interprété en terme de réponse aux différences environnementales constituées, dans ce cas, par les variations de l'éclairement et de la température entre les différents sites.

Les résultats obtenus au cours de cette étude ont permis de mettre en évidence une **adaptation des caractéristiques phytobiotiques des populations de zostères** en fonction des conditions abiotiques (notamment nature du sédiment et vitesse des courants) dans lesquelles elles se développent, au sein d'une même zone géographique. Ces adaptations concernent non seulement la morphologie des plantes, mais également l'allure de leur cycle saisonnier. Deux types principaux de populations ont ainsi pu être distingués. Dans les zones soumises à un hydrodynamisme puissant et dont le sédiment renferme peu d'éléments fins, les zostères forment des populations denses, fortement enracinées et qui présentent un faible développement épigé (feuilles courtes). Les herbiers installés dans des milieux abrités, propices à la sédimentation, présentent les caractéristiques inverses (faibles densité, feuilles longues, organes souterrains peu développés). De plus, la part d'énergie allouée à la reproduction sexuée est plus élevée dans le premier type de population. Cette **plasticité phénotypique**,

déjà mise en évidence chez *Z. marina*, permet à *Z. noltii* de coloniser avec succès les zones intertidales du Bassin, malgré la gamme étendue de conditions abiotiques qui les caractérise.

D'après nos estimations, la production de ces herbiers est comprise entre **130 et 180 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>** (75 à 110 par les feuilles et 55 à 70 par les organes souterrains). En additionnant ces valeurs à la production estimée du microphytobenthos des herbiers intertidaux (46-135 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>) et du phytoplancton (13 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>)<sup>1</sup>, on obtient pour ces zones une production primaire (sans les épiphytes et les macroalgues) comprise entre **190 et 330g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**. De telles valeurs situent ces milieux dans la gamme de production primaire des lagunes côtières, située d'après NIXON (1982), entre 200 et 400 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>.

Au total, de **9.000 à 13.000 tonnes de carbone** seraient donc produites annuellement par ces plantes, tandis que le compartiment microphytobenthique en fournirait entre **4.900 et 12.000 tonnes**. Comme dans un certain nombre de lagunes côtières peu profondes, la production primaire benthique est ici nettement prépondérante par rapport à la production phytoplanctonique, estimée à **3500 tonnes C.an<sup>-1</sup>**.

Les populations hivernantes de **Bernache cravant**, seules consommatrices significatives de *Z. noltii* dans le Bassin, n'absorbent pas plus de **2%** de l'ensemble de la production phanérogamique. Leur impact sur l'herbier est donc négligeable, même si localement, elles peuvent arracher les zostères qui sont peu enracinées à cette période de l'année.

Si une fraction, difficilement quantifiable, des zostères est entraînée à l'extérieur du Bassin par les courants de jusant, la majeure partie de ce matériel végétal est recyclée à l'intérieur de la Baie. Après leur mort, les rhizomes et les racines demeurent généralement en place dans le sédiment des herbiers. Les feuilles, par contre, sont entraînées par les courants et se retrouvent, après un séjour plus ou moins long dans l'eau, et dans un état plus ou moins fractionné, dans tous les milieux du Bassin, y compris au niveau du schorre.

L'étude de la **dégradation** des différentes parties de la plante, réalisée *in situ* pendant la période estivale, a montré que la décomposition du matériel végétal (qu'il s'agisse des feuilles ou des organes souterrains) est **plus rapide à l'intérieur du sédiment anoxique de l'herbier** que lorsque les plantes sont placées au-dessus du substrat, en situation intertidale (alternance humidification-séchage). En effet, les

---

<sup>1</sup>En considérant que l'altitude moyenne des herbiers intertidaux est de + 1,5m, si bien qu'une hauteur d'eau moyenne de 0,6 m les recouvre (voir Annexe II).

détritus placés dans le sédiment subissent une perte de carbone et surtout d'azote d'une intensité rarement observée dans les expériences de dégradation pratiquées pour la plupart en laboratoire, en immergeant des feuilles de *Z. marina* dans des fioles remplies d'eau (GODSCHALK et WETZEL, 1978c; PELLIKAAN, 1984). Au-delà de la différence entre les tissus des deux espèces de zostères, il est probable que la spécificité de nos résultats soit due aux conditions expérimentales adoptées, et que la **flore microbienne sulfato-réductrice**, sans doute associée à la flore cellulolytique, soit fortement impliquée dans ces mécanismes, comme l'a démontré JORGENSEN (1977).

La macrofaune qui colonise les herbiers de *Z. noltii* peut être divisée en deux ensembles.

Les espèces **sédentaires** sont présentes en permanence dans la zone intertidale, soit à l'intérieur du sédiment (Annélides et Mollusques Bivalves), soit à sa surface ou sur les feuilles (Mollusques Gastéropodes et certains Crustacés Isopodes et Amphipodes).

Les taxons **vagiles** (principalement Poissons et Crustacés) effectuent des migrations entre les chenaux et la zone intertidale. Ces déplacements présentent des variations saisonnières (parfois liées à leur cycle reproductif), et sont également soumis à un rythme nyctéméral.

Une partie des taxons est commune à ces deux groupes : il s'agit en majorité de Mollusques Gastéropodes adaptés à l'émersion ainsi que de Crustacés Amphipodes et Isopodes qui, à basse mer, se réfugient dans les flaques de l'étage intertidal, ou dans la couche superficielle du sédiment saturée en eau.

Au total, **161 espèces** ont été recueillies dans les herbiers de *Z. noltii* du Bassin (AUBY *et al.*, 1987; MATHIVAT-LALLIER, 1989; P.J. LABOURG, comm. pers.; présente étude), soit 77 dans les pêches au filet et 106 par carottage à basse-mer. Les **Annélides Polychètes** regroupent la majorité de ces taxons (70 espèces). Les groupes présentant ensuite la richesse spécifique la plus élevée sont les Crustacés Amphipodes (17 espèces) et Décapodes Natantia (12), les Mollusques Gastéropodes (11) et les Poissons (10).

En ce qui concerne la macrofaune sédentaire, la richesse spécifique est ici comparable à la valeur caractérisant le peuplement d'une vasière du Golfe du Morbihan étudiée par DENIS (1983) (118 espèces). Elle est par contre beaucoup plus élevée qu'au niveau des herbiers intertidaux de Roscoff (36 espèces) ou de la Krabbenkreek, aux Pays-Bas (30) (JACOBS et HUISMAN, 1982; JACOBS *et al.*, 1983). De même, les valeurs moyennes de la diversité ( $H'_N$ ) sont plus élevées pour les peuplements sédentaires des herbiers du Bassin (0,95 à 2,74) que dans les milieux décrits par ces auteurs (respectivement 0,73 - 2,09 et 1,21 - 1,92).

Les peuplements vagiles présentent une richesse spécifique bien supérieure à la valeur rapportée par PIHL-BADEN et PIHL (1983) dans les herbiers de *Z. marina* de Suède (20 espèces), et du même ordre que celles qui ont été observées par LEDOYER, 1962, 1964) à Roscoff (67) et en Méditerranée (87).

Dans le Bassin d'Arcachon, la richesse spécifique des peuplements sédentaires d'herbier (26 à 39) ainsi que leurs densités moyennes (11000 à 68000 individus.m<sup>-2</sup>) sont **plus élevées que dans les sédiments de granulométrie comparable dépourvus de végétation** (respectivement 12 - 23 espèces et 11500 - 13500 individus. m<sup>-2</sup>). Ce double phénomène s'explique à la fois par le fait que la présence des zostères **accroît l'hétérogénéité spatiale de l'habitat**, et qu'elles **protègent** certains taxons de la **prédation**. Toutefois, la richesse et la diversité des peuplements ne semblent pas directement subordonnées aux caractéristiques phytobiotiques (densité et biomasse de zostères) des herbiers dans lesquels ils se développent. Les valeurs de ces paramètres évoluent ici en fonction inverse du **niveau tidal** des herbiers, niveau qui conditionne également, dans certaines limites, la teneur en pélites de leur sédiment (qui, globalement, augmente avec la profondeur) et la morphologie des populations de zostères. Cette gradation, également observée par JACOBS et HUISMAN (1982) dans les herbiers de Roscoff, peut s'expliquer par le fait que la **stabilité** de l'environnement physique des peuplements animaux diminue en fonction de la fréquence et de la durée d'émersion.

Au niveau de la macrofaune vagile, il semble que les différences de stabilité du milieu (cette fois déterminées par les contraintes hydrodynamiques appliquées sur la masse d'eau) interviennent également, à la fois sur les densités et sur la diversité des peuplements.

Les espèces les plus abondantes au sein des deux groupes de la macrofaune (*Tubificoides benedeni* ou *Hydrobia ulvae* pour les peuplements sédentaires, *Rissoa labiosa* et *Hippolyte longirostris* dans le cas de la faune vagile) sont caractérisées par leur petite taille. De ce fait, la macrofaune des herbiers intertidaux n'atteint pas des biomasses significativement plus élevées (12 à 37 g PS.m<sup>-2</sup>) que dans les autres types de zones intertidales du Bassin. En conséquence, la production estimée à partir des biomasses est à peu près identique dans le cas des peuplements d'herbiers (**22 à 33 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>**) et des plages semi-abritées par exemple (30 à 44,5 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). Toutefois, étant donné justement la petite taille des espèces récoltées dans l'herbier, et sachant que la productivité des taxons diminue en fonction de leur volume, il est probable que ces peuplements soient en fait plus productifs que ne l'indiquent nos estimations établies à l'aide du même rapport P/B (compris entre 2 et 3) pour l'ensemble de la macrofaune des zones intertidales. A cet égard, on peut remarquer que la productivité calculée pour l'isopode *Idotea chelipes*, espèce caractéristique de ces

herbiers, est beaucoup plus élevée que ces valeurs. Quoi qu'il en soit, étant donné la surface étendue que les herbiers intertidaux recouvrent dans la Baie, leurs peuplements de macrofaune sédentaire fourniraient au système, d'après ces calculs, environ la moitié du carbone produit par les macrobenthos de la zone intertidale. Si l'on considère également les bactéries et le méiobenthos, la production secondaire des herbiers de *Z. noltii* du Bassin serait comprise entre **3200 et 6300 tonnes C.an<sup>-1</sup>**, c'est à dire plus des 3/4 de la production de l'ensemble des milieux intertidaux (Herbiers, Parcs à huîtres et plages semi-abritées).

Tant du point de vue de la production primaire qu'ils assurent que de la production secondaire qu'ils supportent, les herbiers de *Z. noltii* représentent, pour le Bassin d'Arcachon, une source et un vecteur prépondérant de matière organique. A partir de cette étude, en majorité descriptive, se sont dégagées un certain nombre de questions portant sur l'implication de ces milieux dans les mécanismes biotiques et abiotiques qui régissent le cycle de cette matière organique. Les recherches futures devront notamment permettre de préciser la nature des processus impliqués dans la dégradation de ce matériel végétal, principalement au niveau des sédiments anoxiques, ainsi que de quantifier la biomasse et la production des micro-organismes impliqués plus ou moins directement dans ce recyclage. D'autre part, ces travaux ont mis en évidence la rareté (et l'absence, pour certains compartiments) de données quantitatives concernant les macroalgues et le macrobenthos. Il serait, à cet égard, nécessaire d'entreprendre une étude des différents peuplements de macrofaune vagile (notamment Crevettes et Poissons), dans le but d'estimer leur production et de préciser la nature de leur lien avec les zones infra- et intertidales de la Baie.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

**Aioi K.** (1980). Seasonal changes in the standing crop of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Odawa Bay, Central Japan. *Aquat. Bot.*, **8**, 343-354.

**Aioi K., Mukai H.V.** (1980). On the distribution of organic contents in a plant of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Jap. J. Ecol.*, **30**, 189-192.

**Allen K.R.** (1971). Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **28**, 1573-1581.

**Amanieu M.** (1967). Recherches écologiques sur la faune des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Thèse Doctorat d'Etat*, Université Bordeaux I, 270 pp.

**Amanieu M., Lasserre G.** (1982). Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Oceanol. Acta*, n°sp. 201-213.

**Ankar S.** (1979). Annual dynamics of a Northern Baltic bottom. In: *Cyclic phenomena in marine plants and animals*. (E. Naylor et Hartnold, eds). Pergamon Press, Oxford, pp 29-36.

**Ankar S.** (1980). Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a northern Baltic soft bottom. *Ophelia*, suppl. **1**, 31-48.

**Arenas V., De la Lanza G.** (1981). The effect of dried and cracked sediments on the availability of phosphorus in a coastal lagoon. *Estuaries*, **3**, 206-212.

**Arnaud F.** (1973). Les pycnogonides du Golfe de Gascogne (Atlantique Nord-Est). *Téthys* **5** (1), 147-154.

**Arruda L.M., Andrade J.P., Cunha M.M.** (1988). Abundance, diversity and community structure of the fish population in the Ria de Aveiro. *Oceanol. Acta*, **11**(3), 235-240.

**Auby I., Castel J., Escaravage V., Etcheber H., Garcia M.H., Labourg P.J., Relexans J.C., Salinères J.B.** (1987). Origine et évolution de la matière organique à l'interface eau-sédiment de zones ostréicoles et d'herbiers de *Z. noltii* dans le Bassin d'Arcachon". *Compte-rendu scientifique. Contrat 85/5080580, G.I.S. Ressources vivantes Région Atlantique Sud-Vilaine*, 26 pp.

**Auby I., Castel J., Escaravage V., Etcheber H., Garcia M.H., Labourg P.J., Ounissi M., Pourtier F., Relexans J.C., Thimel A.** (1988). Programme de recherche et de développement en aquaculture extensive du domaine de Certes. *Rapport d'activités 1987*, 95pp.

**Azam F., Fenchel T., Field J.G., Gray J.S., Meyer-Reil L.A., Thingstad F.** (1983). The ecological role of the water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **10**, 257-263.

**Bachelet G.** (1979). Dynamique de la macrofaune benthique et production des lamellibranches de l'Estuaire de la Gironde. *Thèse 3ème cycle*, Université Paris VI, 163 pp.

- Bachelet G.** (1987). Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. *Thèse Doctorat Etat*, Université Bordeaux I, 478 pp.
- Bachelet G., Cazaux C., Gantes H., Labourg P.J.** (1980). Contribution à l'étude de la faune marine dans la région d'Arcachon, IX. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci., Biarritz*, 13(1), 45-64.
- Bachelet G., Bouchet J.M., Cornet M., Dauvin J.C., Gentil F., Labourg P.J., Madani I.** (1986). Dynamique comparée de populations du genre *Abra* (Mollusque Lamellibranche) : rôle des contraintes du milieu dans l'acquisition des stratégies démographiques. *Coll. Nat. CNRS "Biologie des Populations"*, Lyon 4-6 septembre 1986, 107-115.
- Bachelet G., Yacine-Kassab M.** (1987). Intégration de la phase post-recrutée dans la dynamique des populations du gastéropode intertidal *Hydrobia ulvae* (Pennant). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 111, 37-60.
- Barlow J.P., Lorenzen C.J., Myren R.T.** (1963). Eutrophication of a tidal estuary. *Limnol. Oceanogr.*, 8, 203-208.
- Barsdate R.J., Nebert M., McRoy C.P.** (1974). Lagoon contributions of sediment and water of the Bering Sea. In : *Oceanography of the Bering Sea*. D.W. Hood & E.J. Kelley, éditeurs, Inst. Mar. Sci., University Alaska, Fairbanks, AK, 623 pp.
- Bauchot M.L., Pras A.** (1980). *Guide des poissons marins d'Europe*. Delachaux & Niestle, éditeurs, Paris, 427 pp.
- Bauersfield P., Kifer R.R., Durrant N.W., Sikes J.E.** (1969). Nutrient content of turtle grass (*Thalassia testudinum*). *Proc. 6th Intl. Seaweed Symp., Santiago de Compostela, Spain*.
- Benke A.C.** (1979). A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. *Limnol. Oceanogr.*, 24, 168-171.
- Benzecri J.P. et al.** (1973). L'analyse des données. 2. L'analyse des correspondances. Dunod éditeur, 619 pp.
- Berglund A.** (1982). Co-existence, size overlap and population regulation in tidal v.s. non-tidal *Palaemon* prawns. *Oecologia (Berl)*, 54, 1-7.
- Berry-Lyons W., Pybus M.J.S., Coyne J.** (1980). The seasonal variation in the nutrient chemistry of the surface microlayer of Galway Bay, Ireland. *Oceanol. Acta*, 3, 151-155.
- Best M.D., Mantai K.** (1978). Growth of *Miriophyllum*: sediment or lake water as the source of nitrogen and phosphorus. *Ecology*, 59(5), 1075-1080.
- Beukema J.J.** (1976). Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 10 (2), 236-261.
- Biebl H., Pfennig N.** (1977). Growth of sulfate reducing bacteria with sulfur as electron acceptor. *Arch. Microbiol.*, 112, 115-117.
- Birtwell I.K.** (1972). Ecophysiological aspects of tubificids in the Thames estuary. *Ph D Thesis*, University of London.

- Bodin P., Boucher D., Guillou J., Guillou M.** (1984). The trophic system of the benthic communities in the Bay of Douanenez (Brittany). In: *Proceedings of the 19th E.M.B.S.*. P.E. Gibbs, ed.. Cambridge University Press, pp361-370.
- B.O.E.D.E.** (1985). Biological research Ems-Dollard estuary. *Rijkswaterstaat communications*, **40**, 182 pp.
- Boisseau J.P.** (1952). Notes sur la faune d'Arcachon. *Bull. Soc. Zool. France*, **77** (2-3), 148-151.
- Boisseau J.P.** (1962). Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. *P.V. Soc. linn. Bordeaux*, **99**, 113-126.
- Bonjour D.** (1983). Origine et dynamique de la matière organique dans la Baie d'Arcachon. *Rapp. D.E.A. Université de Bordeaux*, 88pp.
- Bonjour D., Carruesco C.** (1986). Origine de la matière organique dissoute et particulaire dans le Bassin d'Arcachon. Apports autochtones et allochtones. Essai de bilan. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*, **39**, 83-83.
- Borja A.** (1986). La alimentacion y distribucion del espacio en tres moluscos gasteropodos: *Rissoa parva* (da Costa), *Barleeia unifasciata* (Montagu) y *Bittium reticulatum* (da Costa). *Cah. Biol. Mar.*, **27** (1), 69-76.
- Bouchet J.M.** (1962). Etude bionomique d'une fraction de chenal du Bassin d'Arcachon (Chenal du Courbey). *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, **1252**, 1-16.
- Bouchet J.M.** (1968). Etude océanographique des chenaux du Bassin d'Arcachon. *Thèse Doctorat Etat, Université Bordeaux I*, 306 pp.
- Bouchet J.M., Cornet M.** (1976). Etude biosédimentaire au large de la Salie et de l'entrée du Bassin d'Arcachon. (*Rapp. Contrat Université Bordeaux I*), 76 pp.
- Bougis P.** (1974). Ecologie du plancton marin. Tome I. Le Phytoplancton. Masson, Paris, 196 pp.
- Bourdon R.** (1965). *Inventaire de la faune marine de Roscoff - Décapodes - Stomatopodes*. Station Biologique de Roscoff, éditeur, 45 pp.
- Bouvier E.L.** (1923). Pycnogonides. *Faune de France*, **7**, Lechevallier, Paris.
- Bowen S.H.** (1984). Evidence of a detritus food chain based on consumption of organic precipitates. *Bull. Mar. Sci.*, **35**, 440-448.
- Boyd C.E.** (1970). Loss of mineral nutrients during decomposition of *Typha latifolia*. *Arch. Hydrobiol.*, **66**, 511-517.
- Boysen-Jensen P.** (1914). Studies concerning the organic matter of the sea bottom. *Rep. Danske Biol. Stat.*, **22**, 1-39.
- Brenchley G.A.** (1982). Mechanisms of spatial competition in marine soft-sediment communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **60**, 17-33.
- Bristow J.M., Whitcombe M.** (1971). The role of the roots in the nutrition of aquatic vascular plants. *Am. J. Bot.*, **58**, 8-13.

**Brock Th.C.M., Huybregts C.A.M., Van de Steeg-Huberts, Vlassak M.A.** (1982). *In situ* studies of the breakdown of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquat. Bot.*, **17**, 189-214.

**Burton P.J.K.** (1961). The brent goose and its winter food supply in Essex. *Wildfowl*, **12**, 104-112.

**Buschbaum R., Valiela I., Swain T.** (1984). The effect of phenolic compounds and other plant constituents on feeding by Canada geese in a coastal marsh. *Oecologia (Berl.)* **63**, 343-349.

**Buschbaum R., Wilson J., Valiela I.** (1986) Digestibility of plant constituents by Canada geese and Atlantic brant. *Ecology*, **67** (2), 386-393.

**Butcher, R.W.** (1934). *Zostera*. Report on the present condition of eelgrass on the coasts of England, based on the survey during August to October, 1933. *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer*, **9**, 49-65.

**Butcher, R.W.** (1935). Wasting disease of *Zostera marina*. *Nature*, London, **135**, 545.

**C.E.M.A.G.R.E.F.** (1984). Etude de suivi halieutique de l'estuaire de la Gironde. Div. A.L.A., 175 pp.

**Cadée G.C., Hegeman J.** (1974). Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **8** (2), 240-259.

**Cadée G.C., Hegeman J.** (1977). Distribution of benthic primary production on the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **11**(1), 24-41.

**Cahet G.** (1974a). Evolution de la matière organique à l'interface eau-sédiment de milieux margino-littoraux méditerranéens (Golfe de Lion). *Thèse d'Etat*, Université Paris VI, 148 pp.

**Cahet G.** (1974b). Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfato-réducteurs. I. Les acides organiques en milieu lagunaire et marin (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, **24**, 235-258.

**Campbell J.W.** (1946). The food of the wigeon and brent goose. *Br. Birds*, **39**, 194-200 and 226-232.

**Carbonel P.** (1980). Les Ostracodes et leur intérêt dans la définition des écosystèmes estuariens et de plateforme continentale. Essais d'application à des domaines anciens. *Thèse d'Etat. Univ. Bordeaux I*, 350 pp.

**Carpenter J.R.** (1956). *An ecological glossary*. Hafner. New York, 305 pp.

**Casabianca de M.L., Kiener A.** (1969). Niches écologiques des *Gobius* des étangs saumâtres corses. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **17**, 665-668.

**Caspari E.** (1874). Mémoire sur le Bassin d'Arcachon. *Dépôt de cartes et plans de la marine*, 32 pp.

**Castel J.** (1985). Diversité spécifique et structure des peuplements méiobenthiques d'un écosystème lagunaire. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, **6**(4), 395-412.

**Castel J., Cassifour P., Labourg P.J.** (1977). Croissance et modifications du régime alimentaire d'un Téléostéen Mugiliforme: *Atherina boyeri* Risso 1810 dans les étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. *Vie Milieu*, **27**, 3A, 385-410.

**Castel J., Labourg P.J., Escaravage V., Auby I., Garcia M.E.** (1989). Influence of Seagrass Beds and Oysters Parks on the Abundance and Biomass Patterns of Meio- and Macrobenthos in Tidal Flats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **28**, 71-85.

**Caumette P.** (1987). Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires. Editions de l'ORSTOM. *Coll. Etudes et thèses*, Paris, 304pp.

**Caumette P.** (1988). Les lagunes et les marais maritimes. In: *Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques*. Masson, Paris, pp 249-282.

**Cazaux C.** (1970). Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des Polychètes de la région d'Arcachon. *Thèse Doctorat Etat*, Université Bordeaux I, 395 pp.

**Cazaux C., Labourg P.J.** (1967). Observations préliminaires sur l'essaimage de *Platynereis dumerilii* dans le Bassin d'Arcachon. *Actes Soc. Lin. Bordeaux*, **104A**, **4**, 1-8.

**Cazaux C., Labourg P.J.** (1969). Essaimage de *Platynereis dumerilii* dans le Bassin d'Arcachon. *Vie Milieu*, **20**, 3A, 559-564.

**Cazaux C., Labourg P.J.** (1973). Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon. VII. *Bull. Soc. Lin. Bordeaux*, **III**, **6**, 133-143.

**Chardy P.** (1987). Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du golfe normand-breton (Manche). *Oceanol. Acta*, **10**, 421-439.

**Charman K.** (1975). The feeding ecology of the Brent goose. *Report of the Maplin Ecological Research Programme*, part II 3b, Dept of Environment, London, 259-289.

**Charman K.** (1977). The seasonal pattern of food utilisation by *Branta bernicla bernicla* on the coast of southeast England. Proceedings of the First European Ecological Symposium. *Ecol. proc. coast. envir.*, 64-75.

**Charman K.** (1979). Feeding ecology and energetics of the Dark-bellied Brent Goose (*Branta bernicla bernicla*). In: *Ecological Processes in Coastal environments*. Essex and Kent, eds. Blackwell Scientific Publications, 451-465.

**Charman K., Macey A.** (1978). The winter grazing of saltmarsh vegetation by Dark-bellied Brent geese. *Wildfowl*, **29**, 153-162.

**Charpy-Roubaud C., Sournia A.** (1990). The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the ocean. *Mar. Microb. Food Webs*, **4** (1), 31-57.

**Chassé C.** (1972). Economie sédimentaire et biologique (production) des estrans meubles des côtes de Bretagne. *Thèse Doct. Etat Sci. Nat*, Paris VI, 293 pp.

**Chevreaux E., Fage L.** (1925). *Faune de France. 9: Amphipodes*. Lechevalier, Paris, 488 pp.

**Clavel A.** (1887). *Les ports maritimes de France. Notice sur le Bassin d'Arcachon.* Imprimerie Nationale, Paris, 80 pp.

**Cloarec M.** (1979). Dynamique des populations de deux crustacés. *Palaemonetes varians* et *Idotea chelipes* dans un écosystème lagunaire (région d'Arcachon). *Mem. Ing., U.S.T.L. Montpellier*, 69 pp.

**Cloarec M., Labourg P.J., Lasserre G.** (1983). Cycle, croissance et production d'un isopode : *Idotea chelipes* (Pallas) d'une lagune aménagée du Bassin d'Arcachon. *Cah. Biol. Mar.*, **24**, 21-33.

**Coen L.D., Heck K.L., Abele L.G.** (1981). Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. *Ecology*, **62**, 1484-1493.

**Coljin F., De Jonge V.N.** (1984). Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **14**, 185-196.

**Conover J.T.** (1964). The ecology, seasonal periodicity and distribution of benthic plants in some Texas lagoons. *Bot. Mar.*, **17** (4).

**Cooper W.E.** (1965). Dynamics and production of a natural population of a freshwater amphipod, *Myalella azteca*. *Ecol. Monogr.*, **35**, 377-394.

**Crabos J.L.** (1988). Etude quantitative des peuplements de macrofaune benthique des plages sableuses et sablo-vaseuses du Bassin d'Arcachon. *Rapp. DEA Bordeaux I*, 11 pp.

**Crawford G.I.** (1937). A review of the Amphipod genus *Corophium*, with notes on the British species. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **21**(2), 589-630.

**Crisp D.J.** (1971). Energy flow measurement. In : *Methods for the study of marine benthos*. I.B.P. Handbook n° 16 (N.A. Holme et A.D. Mc Intyre, eds), Blackwell, Oxford, 197-279.

**C.R.O.A.P.** (1984). Dénombrements intégrés à la banque de données de l'International Waterfowl Research Bureau.

**Cruz A.A. de la,** (1975). Proximate nutritive value changes during decomposition of salt marsh plants. *Hydrobiologia* **47**, 475-480.

**Cuénot L.** (1921). Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon, VIII. Pycnogonides. *Bull. Soc. Zool. France*, **60** (2), 21-22.

**Cummins K.W., Wuycheck J.C.** (1971). Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. int. Ver. Limnol.*, **18**, 1-158.

**Cushman R.M., Elwood J.W., Hildebrand S.G.** (1975). Production dynamics of *Alloperla mediana* Banks (Plecoptera : Chloroperlidae) and *Diplectrona modesta* Banks (Trichoptera : Hydropsychidae) in Walker Branch, Tennessee. *Oak Ridge Natl. Lab. Environ. Sci. Div. Publ.*, **785**, 66 pp.

**Daget J.** (1976). *Les modèles mathématiques en écologie.* Masson, Paris, 172 pp.

**Dame R.F.** (1976). Energy flow in an intertidal oyster population. *Estuar. coast. mar. Sci.*, **4**, 243-253.

- Dame R.F., Wolaver T.G., Libes S.M.** (1985). The summer uptake and release of nitrogen by an intertidal oyster reef. *Neth. J. Sea Res.*, **19**, 265-268.
- Day J.H.** (1967). The biology of Knysna Estuary, South Africa. In : Estuaries, G.D. Lauff, éditeur, *Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ.* **83**, Washington D.C., 757 pp.
- Day J.W.Jr., Smith W.G., Wagner P.R., Stowe W.C.** (1973). Community structure and carbon budget of a salt marsh and shallow bay estuarine system in Louisiana. *Louisiana State Univ., Center for Wetland Resources, Baton Rouge, Louisiana Sea Grant Publ. No. LSU-SG-72-04*, 80 pp.
- Debysier J.** (1957). La sédimentation dans le Bassin d'Arcachon. *Bull. C.E.R.S., Biarritz* **1** (3), 405-418.
- Deltreil J.P., His E.** (1972). Evolution d'un gisement de *Cardium edule* dans le Bassin d'Arcachon. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (2), 101-108.
- Denis P.** (1978). Approche écologique sur les estrans meubles intertidaux de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Thèse 3ème cycle*, Université Paris VI, 146 pp.
- Denis P.** (1980). Les herbiers de zostères et leur importance écologique au sein des zones humides littorales. Exemple du Golfe du Morbihan (Sud-Bretagne). *Bull. Spec. O.N.C., Actes coll. Zones humides littorales, aquaculture et faune sauvage*, Montpellier 17-19 juin 1980, 75-82.
- Denis P.** (1983). La macrofaune benthique des vasières du Morbihan. *Cah. Biol. Mar.*, **24**, 257-268.
- Denis P., Maheo R.** (1982). Etude de la réactivité des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan aux concentrations du milieu en constituants chimiques exogènes (Nitrates et phosphates). *Rapp. Ministère de l'Urbanisme et du logement*, 58 pp.
- Den Hartog C.** (1970). The sea-grasses of the world. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wet. Afd. Natuurk.*, Reeks 2, **59**(1), 1-275.
- Deslous-Paoli J.M., Lannou A.M., Geiaron P., Bougrier S., Raillard O. Heral M.** Effects of the feeding behaviour of *Crassostrea gigas* (Bivalve-Molluscs) on biosedimentation of natural particulate matter. Sous presse.
- Dugas R.J.** (1975). Variation in day-night trawl catches in Vermillion Bay, Louisiana. *Louisiana Wildlife & Fisheries Commission Tech. Bull.*, **14**.
- Ebeling A., Bray R.N.** (1976). Day versus night activity of reef fishes in a kelp forest off Santa Barbara, California. *Fish. Bull.*, U.S. **74**, 703-717.
- Ekman S.** (1953). *Zoogeography of the sea*. Sidgwick and Jackson, London, 417 pp.
- Elliott J.M.** (1971). Some methods for the statistical analysis of benthic invertebrates. Scientific Publication 29, *Freshwat. Biol.*, 144 pp.
- Emson R.H., Whitfield P.J.** (1989). Aspects of the life history of a tide pool population of *Amphipholis squamata* (Ophiuroidea) from South Devon. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **69**, 27-41.
- Escaravage V.** (1989). Implication et contrôle du méiobenthos dans les écosystèmes littoraux exploités (Bassin d'Arcachon). *Thèse Doctorat*, Université Bordeaux I, 149 pp.

- Evans A.S., Webb K.L., Penhale P.A.** (1986). Photosynthetic temperature acclimation in two coexisting seagrasses, *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima* L.. *Aquat. Bot.*, **24**, 185-197.
- Estabrook R.H.** (1973). Phytoplankton ecology and hydrography of Apalachicola Bay. *M.S. Thesis*, Department Oceanography, Florida State University.
- Fage L.** (1933). Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banyuls-sur-mer et Concarneau. 3. Crustacés. *Arch. Zool. exp. gén.*, **76**, 105-248.
- Fager E.W.** (1969). Production of stream benthos : a critique of the method of assessment proposed by Hynes and Coleman (1968). *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 766-770.
- Fallesen G., Jorgensen H.** (1986). Distribution of *Nephtys hombergii* and *Nephtys ciliata* (Polychaeta: Nephtyidae) in Arhus Bay, Denmark, with emphasis on the effect of severe oxygen deficiency. *Proceedings of the 2nd international Polychaete conference*.
- Faucille S.** (1984). Digestion anaérobie de végétaux aquatiques. Végétaux marins et d'eau douce. *Thèse Institut national Polytechnique de Lorraine*, 100 pp.
- Fauvel P.** (1927). Polychètes sédentaires. *Faune de France*, **16**, 1-494.
- Feeley J.B.** (1967). The distribution and ecology of the Gammaridae (Crustacea: Amphipoda) of the lower Chesapeake estuaries. *M.S. thesis*, The College of William and Mary, Williamsburg, Virginia, 75 pp.
- Fell** (1946). The embryology of the viviparous ophiurid *Amphipholis squamata* Della Chiaje. *Trans. Roy. Soc. N. Zealand*, **75**, 419-464.
- Fenchel T.** (1970). Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 14-20.
- Fenchel T.** (1977). Aspects of the decomposition of seagrasses. In : *Seagrass ecosystems*. C.P. Mc Roy & C. Helfferich, ed., New York, 123-145.
- Fenchel T.** (1987). Ecology : potentials and limitations. O. Kinne, ed. Oldenhorf / Luhe, R.F.A., 186 pp.
- Fenchel T., Harrison P.** (1976). The significance of bacterial grazing and mineral cycling for the decomposition of particulate detritus. In : *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*, J.M. Anderson & A. Macfadyen, éditeurs, 17th Symposium British Ecological Society, 285-299.
- Fenchel T.M., Jorgensen B.B.** (1977). Detritus food chains of aquatic ecosystems : the role of bacteria. In : *Advances in microbial ecology*, M. Alexander, ed., Vol. I, Plenum Press, New York, 1-58.
- Feniès H.** (1984). Faciès, séquences et géométrie des dépôts de chenaux de marée du Bassin d'Arcachon. Une lagune mésotidale. *Thèse 3ème cycle*, Université Bordeaux I, 278 pp.
- Fincham A.A.** (1970). Amphipods in the surf plankton. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **50**, 177-198.
- Fisher-Piette R., Heim R., Lami R.** (1932). Note préliminaire sur une maladie bactérienne des zostères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **125**(26), 1420-1422.

- Fitzhardinge R.** (1983). Comparisons of the invertebrate faunas colonizing soft sediments in two different habitats. *Bull. Mar. Sci.*, **33** (3), 745-752.
- Flos J.** (1982). Produccion primaria en el Golfo de Viscaya. *Inv. Pesq.*, **46** (2), 215-230.
- Fonseca M.S., Zieman J.C., Thayer, G.W., Fisher J.S.** (1984). The role of current velocity in structuring eelgrass (*Zostera marina*) meadows. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **17**, 367-380.
- Forster G.R.** (1951). Notes on *Leander squilla* L. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **30**, 361-367.
- Frisoni G.F.** (1984). Contribution à l'étude du phytoplancton dans le domaine paraliq. *Thèse 3ème cycle*, Université Montpellier, 171 pp.
- Fuss C.M. Jr** (1964). Observations on burrowing behavior of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb*, **14**, 62-73.
- Fuss C.M., Ogren L.H.**(1966). Factors affecting activity and burrowing habits of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Bull. mar. biol. Lab:Woods Hole*, **130**, 170-191.
- Garcia-Lanciego M.E.** (1990). Ecologia de los nematodos libres marinos en ecosistemas litorales explotados (Bahia de Arcachon). *Tesis doctoral, Universidad de Navarra, Pamplona*, 204pp.
- Garwood P.R., Kendall M.A.** (1985). The reproductive cycles of *Monodonta lineata* and *Gibbula umbilicalis* on the coast of Mid-Wales. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **65**, 993-1008.
- Gassiat L.** (1989). Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale. Le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap-Ferret. *Thèse Doctorat*, Université Bordeaux I, 228 pp.
- Gerlach S.A.** (1978). Food chains relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (Berl.)*, **33**, 55-69.
- Giordani-Soika A.** (1949). Studi sulle olocenosi. Notizie e considerazioni preliminari sulla fauna sottobasale delle praterie di *Zostera* della laguna di Venezia. *Atti Soc. Nat. Mat. Modena*, **80**.
- Glemarec M.** (1964). Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cah. Biol. Mar.*, **5**, 33-96.
- Godshalk G.L., Wetzel R.G.** (1978a). Decomposition of aquatic angiosperms. I. Dissolved components. *Aquat. Bot.*, **5**, 281-300.
- Godshalk G.L., Wetzel R.G.** (1978b). Decomposition of aquatic angiosperms. II. Particulate components. *Aquat. Bot.*, **5**, 301-327.
- Godshalk G.L., Wetzel R.G.** (1978c). Decomposition of aquatic angiosperms. III. *Zostera marina* L. and a conceptual model of decomposition. *Aquat. Bot.*, **5**, 329-354.

- Gouleau D.** (1975). Les premiers stades de la sédimentation sur les vasières littorales atlantiques. Rôle de l'émersion. *Thèse Doct. Etat Sc. Nat.*, Nantes, 241 pp.
- Greening H.S., Livingston R.J.** (1982). Diel variation in the structure of seagrass-associated epibenthic macroinvertebrate communities. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **7**, 147-156.
- Greze I.I.** (1968). Feeding habits and food requirements of some amphipods in the Black Sea. *Mar. Biol.*, **1**, 316-321.
- Grime J.P.** (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26-31.
- Grime J.P.** (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, **111** (982), 1169-1194.
- Grime J.P.** (1979). Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, Chichester, 222 pp.
- Grobler D.C., Davies E.** (1981). Sediment as source of phosphate : a study of 38 impoundments. *Water S.A.*, **7**, 54-60.
- Groenendijk A.M.** (1984). Consumption of eelgrass (*Zostera marina* L.) by the isopod *Idotea chelipes* (Pallas) in lake Grevelingen, after the growing season. *Neth J. Sea Res.*, **18** (3-4), 384-394.
- Guélorget O., Michel P.** (1976). Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne. L'étang du Prévost (Hérault). II. Les peuplements benthiques. *Thèse 3ème cycle*, U.S.T.L., Montpellier, 122 pp.
- Guillocheau N.** (1988). Répartition spatio-temporelle du phytoplancton du Bassin d'Arcachon. *Thèse Doctorat*, Université Aix-Marseille II, 156 pp.
- Gutierrez M., Iturrondobetia J.C., Arresti A., Rallo A.** (1989). Crustaceos y picnogonidos en el Abra de Bilbao (Golfo de Vizcaya, Atlantico Nororiental). *Cuad. Invest. Biol. (Bilbao)*, **14**, 83-91.
- Haka P., Holopainen I.J., Ikonen E., Leihma A., Paasivirta L., Saaristo P., Sarvala J., Sarvala M.** (1974). Pääjärven pohjaeläimistö. *Luonnon Tutkya*, **78**, 157-173.
- Hameaux S.** (1988). L'écologie de la Bernache cravant (*Branta bernicla bernicla*) en hivernage et possibilités d'accueil du Bassin d'Arcachon. *Rapport de stage C.S.T.C./I.U.B.M. d'Arcachon*, 42pp.
- Hamilton A.L.** (1969). On estimating annual production. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (5), 771-782.
- Hanson H.H.** (1962). Dictionary of Ecology. Philosophy Library, New York, 382 pp.
- Hargrave B.T.** (1970). The effect of a deposit feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 21-30.
- Harlin M.M.** (1971). Epiphytic marine algae : interactions with their hosts. *Ph. D.*, University of Washington, Seattle, Washington, 194 pp.

- Harlin M.M.** (1980). Seagrass Epiphytes In: *Handbook of seagrass biology*. R.C. Phillips, MacRoy C.P. eds, New York, 117-151.
- Harris T.** (1970). The occurrence of *Manayunkia aestuarina* and *Mercierella enigmatica* in non brackish localities in Britain. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **5**, 105-112.
- Harrisson P.G.** (1977). Decomposition of macrophyte detritus in sea water : effect of grazing by amphipods. *Oikos*, **28**, 165-169.
- Harrisson P.G.** (1979). Reproductive strategies in intertidal populations of two co-occurring seagrasses (*Zostera* spp). *Can. J. Bot.*, **57**, 2635-2638.
- Harrisson P.G.** (1982). Control of microbial growth and of Amphipod grazing by water-soluble compounds from leaves of *Zostera marina*. *Mar. Biol.*, **67**, 225-230.
- Harrisson P.G., Chan A.T.** (1980). Inhibition of the growth of micro-algae and bacteria by extracts of eelgrass (*Zostera marina*) leaves. *Mar. Biol.*, **61**, 21-26.
- Harrisson P.G., Harrisson B.J.** (1980). Interactions of bacteria, microalgae and copepods on a detritus microcosm : through a flask darkly. In : *Marine benthic dynamics*, K.R. Tenore & B.C. Coull, éditeurs, University of South Carolina Press, Columbia, 373-385.
- Harrisson P.G., Mann K.H.** (1975a). Chemical changes during the seasonal cycle of growth and decay in eelgrass (*Zostera marina*) on the Atlantic Coast of Canada. *J. Fish. Res. Board. Can.*, **32**, 615-621.
- Harrisson P.G., Mann K.H.** (1975b). Detritus formation from eelgrass (*Zostera marina* L.). The relative effects of fragmentation, leaching and decay. *Limnol. Oceanogr.*, **20**, 924-934.
- Hartog den C.** (1970). The seagrasses of the world. North Holland Publ., Amsterdam, 275 pp.
- Hartog den C., Polderman P.J.G.** (1975). Changes in the seagrass populations of the Dutch Waddensea. *Aquat. bot.*, **1**, 141-147.
- Hautreux A.** (1909). Bassin d'Arcachon et région côtière des Landes. Températures et densités. *Bull. Sta. Biol. Arcachon*, **12**, 227-290.
- Haven D.S., Morales-Alamo R.** (1966). Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 486-498.
- Heck K.L. Jr.** (1977). Comparative species richness, composition, and abundance of invertebrates in Caribbean sea-grass (*Thalassia testudinum*) meadows (Panama). *Mar. Biol.*, **41**, 335-348.
- Heck K.L., Orth R.J.** (1980). Seagrass habitats: The roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrates assemblages. In: *Estuarine perspectives*. V.S. Kennedy, editor, Academic Press, Inc. New York, pp 449-464.
- Hendler G.** (1975). Adaptational significance of the patterns of ophiurid development. *Am. Zool.*, **15**, 691-715.

**Héral M., Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M.** (1983). Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un Bassin ostréicole: Premières approches. *Océanis*, **9** (3), 169-194.

**Herd R.M., Dawson T.J.** (1984). Fiber digestion in the emu, *Dromiceus novaehollandiae*, a large ratite bird with a simple gut and high rates of passage. *Physiol. Zool.*, **57**, 70-84.

**His E.** (1970). Comparaison de la filtration entre une population de *Crassostrea angulata* et une population de *C. gigas* élevées dans le Bassin d'Arcachon. *Cons. int. explor. mer.*, 6 pp.

**Hobbie J.E., Lee C.** (1980). Microbial production of extracellular material: importance in benthic ecology. In: *Marine benthic dynamics*, K.R. Tenore & B.C. Coull, Univ. South Carolina Press, 341-346.

**Hobson E.S.** (1965). Diurnal-nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California. *Copeia* **3**, 291-302.

**Hobson E.S.** (1973). Diel feeding migrations in tropical reef fishes. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **24**, 351-370.

**Hobson E.S.** (1975). Feeding patterns among tropical reef fishes. *Am. Sci.*, **63**, 382-392.

**Homziak J., Fonseca M.S., Kenworthy W.J.** (1982). Macrobenthic community structure in a transplanted eelgrass (*Zostera marina*) meadow. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **9**, 211-221.

**Howes N.H.** (1939). Observations on the biology and post-embryonic development of *Idotea viridis* (Slabber) (Isopode, Valvifera) from New England Creek, South-east Essex. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **23**, 279-310.

**Hunter J., Arthur D.R.** (1978). Some aspects of the ecology of *Pelosclex benedeni* Udekem (Oligochaeta: Tubificidae) in the Thames Estuary. *Estuar. coast. mar. Sci.*, **6**, 197-208.

**Hunter R.D.** (1976). Changes in Carbon and Nitrogen content during decomposition of three macrophytes in freshwater and marine environments. *Hydrobiologia* **51**, 119-128.

**Hynes H.B.N., Coleman M.H.** (1968). A simple method for assessing the annual production of stream benthos. *Limnol. Oceanogr.*, **13**, 569-573.

**Izumi H., Hattori A., McRoy 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.

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

**Jacobs R.P.W.M.** (1982). Reproductive strategies of two seagrass species (*Zostera marina* and *Z. noltii*) along West European coasts. In: *Studies on Aquatic Vascular Plants*. J.J. Symoens, S.S. Hooper and P. Compère, éditeurs. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels, pp 150-155.

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

**Jacobs R.P.W.M., den Hartog C., Braster B.F., Carrière F.C.** (1981). Grazing of the seagrass *Zostera noltii* by birds at Terschelling (Dutch Waddensea). *Aquat. Bot.*, **10**, 241-259.

**Jacobs R.P.W.M., Hegger H.H., Ras-Willems A.** (1983). Seasonal variations in the structure of a *Zostera* community on tidal flats in the SW Netherlands, with special reference to the benthic fauna. *Proc. Kon. Ned. Acad. Wet.*, **86** (3), 347-375.

**Jacobs R.P.W.M., Huisman W.H.T.** (1982). Macrobenthos of some *Zostera* beds in the vicinity of Roscoff (France) with special reference to relations with community structure and environmental factors. *Proc. Kon. Ned. Acad. Wet.*, **85** (3), 335-356.

**Jacobs R.P.W.M., Noten T.M.P.A., Classeen E.** (1983). Populations and growth characteristics of the seagrass *Zostera noltii* Hornem in the Dutch Wadden Sea. *Proc. int. Symp. Aquat. Macrophytes*, 18-23 September, 95-100.

**Jacquard P.** (1980). Stratégies adaptatives chez les végétaux. Aspects démographiques et niveaux d'étude (organe, individu, population, espèce). In : *Recherches d'Ecologie Théorique*. Maloine, éditeur, 159-192.

**Janssen H., Scheepmaker M., Couwelaar Van M., Pinkster S.** (1979). Biology and distribution of *Gammarus aequicauda* and *Gammarus insensibilis* (Crustacea, Amphipoda) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). *Bijdr. Dierk.*, **49**(1), 43-70.

**Jansson B.O., Källander C.** (1968). On the diurnal activity of some Peracarid Crustaceans in the Baltic Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **2**, 24-36.

**Johnson R.G.** (1970). Variations in diversity within benthic marine communities. *Am. Nat.*, **104**, 285-300.

**Jones J.A.** (1968). Primary productivity by the tropical marine turtle grass, *Thalassia testudinum* König, and its epiphytes. *Ph.D. Dissert., Univ. Miami, Coral Gables* 196 pp.

**Jones N.S.** (1948). The ecology of the Amphipoda of the south of the Isle of Man. *J. mar. biol. Ass U.K.*, **27**, 400-439.

**Jones G.B., Jordan M.B.** (1979). The distribution of organic material and trace metals in sediments from the River Liffey estuary, Dublin. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **8**, 37-47.

**Jorgensen B.B.** (1977). The sulfur cycle of coastal marine sediment (Limfjorden, Denmark). *Limnol. Oceanogr.*, **22** (5), 815-832.

**Josselyn M.N., Mathieson A.C.** (1980). Seasonal influx and decomposition of autochthonous macrophyte litter in a North temperate estuary, *Hydrobiologia*, **71**, 197-208.

**Kendall M.A.** (1979). The stability of the deposit feeding community of a mud flat in the river Tees. *Estuar. coast. mar. Sci.*, **8**, 15-22.

**Kenworthy W.J., Fonseca M.** (1977). Reciprocal transplant of the seagrass *Zostera marina* L. Effect of substrate on growth. *Aquaculture*, **12**, 197-213.

- Kiener A., Spillman C.J.** (1969). Contribution à l'étude systématique et écologique des Athérines des côtes françaises. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, série A, zoologie, **60** (2), 257-266.
- Kikuchi T., Pérès J.M.** (1977). Consumer ecology of seagrass beds. *Seagrass ecosystems: a scientific perspective*. C.P. McRoy & C. Helfferich editors, Marcel Dekker, New York, pp 147-193.
- Kirkman H., Reid D.D.** (1979). A study of the role of the seagrass *Posidonia australis* in the carbon budget of an estuary. *Aquat. Bot.*, **7**, 173-183.
- Kitting C.L.** (1984). Selectivity by dense populations of small invertebrates foraging among seagrass blade surfaces. *Estuaries*, **7**, 4A, 276-288.
- Klein-Breteler W.C.M.** (1976). Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on tidal flats in the Dutch Wadden sea. *Neth. J. Sea Res.*, **10**, 354-376.
- Klovach N.V.** (1981). Energy metabolism and food requirements of the Atherine *Atherina mochon pontica* (Eichwald) from the sea of Azov. *Biol. Nauki*, **7**, 47-53.
- Knauer G.A., Ayers A.V.** (1977). Changes in carbon, nitrogen, adenosin triphosphate and chlorophyll in decomposing *Thalassia testudium* leaves. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 408-414.
- Koch S.J., Elias R.W., Smith B.N.** (1974). Influence of light intensity and nutrients on the laboratory culture of seagrasses. *Contrib. Mar. Sci.*, **18**, 221.
- Kouwenberg J., Pinkster S.** (1985). Population dynamics of three brackish water isopods species (crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). II. Life cycles, sexual activity and fecundity. *Vie Milieu*, **35** (2), 79-92.
- Kristensen J.H.** (1972). Carbohydrases of some marine invertebrates with notes on their food and on the natural occurrence of the carbohydrates studied. *Mar. Biol.*, **14**, 130-142.
- Laboratoire central d'hydraulique de France.** (1973). Desserte hydraulique du fond du Bassin d'Arcachon. *Rapport général*, Mérignac.
- Labourg P.J.** (1968). Cycle reproducteur annuel à Arcachon de *Corophium insidiosum* Crawford, Amphipode Corophiidae. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, **105A** (4), 1-16.
- Labourg P.J.** (1969). Contribution à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Thèse 3<sup>o</sup> cycle*. Faculté des Sciences de Bordeaux, 108pp.
- Labourg P.J.** (1971). Cycle reproducteur d'un isopode des étangs saumâtres de la région d'Arcachon : *Idotea viridis* (Slabber). *Vie Milieu*, suppl. **22**, 155-166.
- Labourg P.J., Clus C., Lasserre G.** (1985). Résultats préliminaires sur la distribution des juvéniles de poissons dans un marais maritime du Bassin d'Arcachon. *Oceanol. Acta*. **8** (3), 331-342.
- Labourg P.J., Pinkster S., Stock J.H.** (1971). Les amphipodes du genre *Gammarus* dans le Bassin d'Arcachon. *Bijdr. Dierk.*, **41** (1), 31-36.
- Lagardère F.** (1972). Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron, cartographie bionomique. 3. Les peuplements benthiques. *Téthys*, **3** (3), 507-538.

**Lagardère J.P.** (1971). Les crevettes des côtes du Maroc. *Trav. Inst. Scient. Chérif., série Zool.*, **36**, 140 pp.

**Lamour J., Balades J.D.** (1979). Suivi de la qualité des eaux du Bassin d'Arcachon. *Rapport du Centre d'Etudes Techniques de l'Équipement (C.E.T.E.)*. Laboratoire Régional de Bordeaux, 26 pp.

**Lapchin L., Neveu A.** (1980). The production of benthic invertebrates : comparison of different methods. I- Theoretical populations. *Acta Oecologia. Oecol. Gener.*, **1**(3), 307-322.

**Lappalainen A., Kangas P.** (1975). Species diversity of macrofauna in a *Zostera marina* community in Tvarminne, S. Finland. *Merentutkimuslait. Julk/Havsforskningsinst Skr.*, **239**, 316-324.

**Lasiewski R.C., Dawson W.R.** (1967). A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, **69**, 13-23.

**Lasserre P., Renaud-Mornand J., Castel J.** (1976). Metabolic activities of meiofaunal communities in a semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. In: *Proceedings of the 10th E.M.B.S.* G. Persoone & E. Jaspers, ed., Universa Press, Wetteren, vol. 2, pp 393-414.

**Leach J.H.** (1970). Epibenthic algal production in an intertidal mudflat. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 343-521.

**Le Campion J.** (1970). Contribution à l'étude des foraminifères du Bassin d'Arcachon et du proche Océan. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux, **8**, 3-98.

**Le Dantec J.** (1965). Remarques sur un cycle saisonnier des variations de la température de l'eau de mer au cours de la marée en une station fixe du Bassin d'Arcachon. *Cons. Inter. Explor. Mer Com. Moll Crustacés*.

**Ledoyer M.** (1962). Etude de la faune vagile des herbiers superficiels de *Zosteracées* et de quelques biotopes d'algues littorales. *Recl. Trav. Sta. Mar. Endoume*, **25** (39), 117-235.

**Ledoyer M.** (1964a). La faune vagile des herbiers de *Zostera marina* et de quelques biotopes d'algues infralittorales dans la zone intertidale en Manche et comparaisons avec des milieux Méditerranéens identiques. *Recl. Trav. Sta. Mar. Endoume*, **34** (50), 227-240.

**Ledoyer M.** (1964b). Les migrations nyctémérales de la faune vagile au sein des herbiers de *Zostera marina* de la zone intertidale en Manche et comparaison avec les migrations en Méditerranée. *Recl. Trav. Stn Mar. Endoume*, **34** (50), 241-247.

**Lee C., Howarth R.W., Howes B.L.** (1980). Sterols in decomposing *Spartina alterniflora* and the use of ergosterol in estimating the contribution of fungi to detrital nitrogen. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (2), 290-303.

**Lens S.** (1986). Alimentacion del pejerrey, *Atherina presbyter* Cuvier, en la Ria de Arosa. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, **3** (2), 11-36.

**Lewis F.G., Stoner A.W.** (1983). Distribution of macrofauna within seagrass beds. An explanation for patterns of abundance. *Bull. Mar. Sci.*, **33**, 296-304.

- Lincoln R.J.** (1979). *British marine Amphipoda : Gammaridae*. British Museum Natural History, Londres, 658 pp.
- Lindeboom H.J., De Klerk H.A.J., Driessche V.D., Sandee A.J.J.** (1982). Production and decomposition of eelgrass (*Zostera marina* L.) in saline lake Grevelingen. *Hydrobiol. Bull.*, **16** (1), 93-102.
- Linke O.** (1939). Die biota des Jadebusenwattes. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 1: 201-348.
- Lopez G.R., Levington J.S., Slobodkin L.B.** (1977). The effect of grazing by the detritivore *Orchestia grillus* on *Spartina* litter and its associated microbial community. *Oecologia (Berl.)* **30**, 111-128.
- Lubet P.** (1953). Variations saisonnières du zooplancton dans le Bassin d'Arcachon. *Bull. Soc. Zool. France*, **78** (2-3), 204-216.
- Lubet P.** (1956). Considérations écologiques sur les herbiers du Bassin d'Arcachon. *P.V. Soc. linn. Bordeaux*, **96**, 147-155.
- Lutova M.I., Feldman N.L.** (1981). Genotypic temperature adaptations of cellular functions and proteins in two *Zostera* species. *Oecologia (Berl.)* **49**, 92-95.
- Lutz-Arend, Meyer-Reil L.A.** (1984). Bacterial biomass and heterotrophic activity in sediments and overlying waters. In: *Heterotrophic activity in the sea*, Plenum Press, New York and London, pp 523-546.
- Macquart-Moulin C.** (1984). La phase pélagique nocturne et les comportements migratoires des amphipodes benthiques (Méditerranée Nord-occidentale). *Téthys* **11** (2), 171-196.
- Madani I.** (1989). Dynamique des populations et processus de recrutement chez quatre espèces de bivalves appartenant aux genres *Abra* et *Cerastoderma* dans le Bassin d'Arcachon. *Thèse Doctorat*, Université Bordeaux I, 152 pp.
- Maggi P.** (1972). Les herbiers de Posidonies et la pollution urbaine dans le Golfe de Giens (Var). *Ann. Inst. Michel Pacha*, **5**, 1-11.
- Maheo R.** (1983). Bernache cravant: sauvée car elle s'est adaptée. *Connaissance de la Chasse*, **84**, 58-61 et 93.
- Maheo R., Denis P.** (1987). Les bernaches hivernant dans le Golfe du Morbihan (sud-Bretagne) et leur impact sur les herbiers de zostères : premiers résultats. *Rev. ecol. (Terre Vie)*, suppl. **4**, 35-45.
- Mann K.H.** (1967). The cropping of the food supply. In : *The biological basis of freshwater fish production*. S.D. Gerking, éditeur, Int. Biol. Progr. Symp., J. Wiley & Sons, New York, 243-257.
- Mann K.H.** (1972). Macrophyte production and detritus food chains in coastal waters. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **29** (suppl.), 353-383.
- Mann K.H.** (1988). Production and use in various fresh water, estuarine and coastal marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, **33** (4, part 2), 910-930.

- Mariojouis C., Sornin J.M.** (1987). Surexploitation et détérioration de la qualité des terrains conchylicoles: conséquence sur les systèmes d'exploitation, exemples en France et au Japon. *Noroi*, **34** (133-135), 51-61.
- Mars P.** (1956). Sur quelques espèces du genre *Rissoa* (Moll. Gast.). *Boll. Mus. Civ. Venezia*, **9**, 27-61.
- Marsh G.A.** (1973). The *Zostera* epifaunal community in the York River, Virginia. *Chesapeake Sci.*, **14**, 87-97.
- Massart J.** (1907). Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. *Rec. Int. Botan. "Leo Errera"*, **1**, 167-184 et **2**, 1-12.
- Mathers N.F.** (1974). Some comparative aspects of filter-feeding in *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea angulata* (Lam.) (Mollusca: Bivalvia). *Proc. malac. Soc. Lond.*, **41**, 89-97.
- Mathiasson S.** (1973). A moulting population of non breeding mute swans with special reference to flight-feather moult, feeding ecology and habitat selection. *Wildfowl*, **24**, 42-93.
- Mathivat-Lallier M.H.** (1989). Processus de dissémination larvaire et recrutement benthique chez les annélides polychètes dans un écosystème côtier. *Thèse Doctorat*, Université Bordeaux I, 119 pp.
- Mauchline J.** (1971). The biology of *Praunus flexuosus* and *P. neglectus* (Crustacea, Mysidacea). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **51**, 641-652.
- Maurer D., Borel M., Dreno J.P.** (1987). Estimation de la biomasse d'huîtres *Crassostrea gigas* dans le Bassin d'Arcachon. Été 1985. *Rapport I.F.R.E.M.E.R., DRV-87017-RA/ Arcachon*, 31 pp.
- Maurer D., Parache A., Dreno J.P.** (1988). Estimation de la biomasse d'huîtres *Crassostrea gigas* en élevage dans le Bassin d'Arcachon. Étés 1986 et 1987. *Rapport I.F.R.E.M.E.R., DRV-88025-RA/ Arcachon*, 24 pp.
- Mayère C.** (1979). Dynamique des populations de Mollusques dans un écosystème lagunaire : l'étang de Prévost (Hérault). Application à *Venerupis decussata*, *Venerupis aurea*, *Scrobicularia plana*, *Cerastoderma edule*, *Abra ovata*. *Mem. Ingeniorat*, Sci. et Techn. de l'eau, U.S.T.L. Montpellier, 83 pp.
- Mc Connaughey T., Mc Roy C.P.** (1979). <sup>13</sup>C label identifies eelgrass (*Zostera marina*) carbon in an alaskan estuarine food web. *Mar. Biol.*, **53**, 263-269.
- Mc Dowell W.H., Fisher S.G.** (1976). Autumnal processing of dissolved organic matter in a small woodland stream ecosystem. *Ecology* **57** (3), 561-569.
- McRoy C.P.** (1966). Standing stock and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Izembek lagoon, Alaska. *M.S. Thesis*, University of Washington, 138 pp.
- McRoy C.P.** (1970). Standing stock and other features of eelgrass (*Zostera marina*) populations of the coast of Alaska. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **27**, 1811-1821.
- McRoy C.P.** (1973). Seagrass ecosystems : Reseach Recommendations of the International Seagrass Workshop. *Proc. International Seagrass Workshop; Leiden, The Netherlands*, 22 pp.

- McRoy C.P., McMillan** (1977). Production ecology and physiology of seagrasses. In : *Seagrass ecosystems*. C.P. Mc Roy & C. Helfferich, ed., New York, 123-145.
- McRoy, C.P., Barsdate R.J.** (1970). Phosphate absorption in eelgrass. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 6-13.
- McRoy C.P., Goering J.J.** (1974). Nutrient transfer between the seagrass *Zostera marina* and its epiphytes. *Nature*, **248**, 173-174.
- McRoy C.P., Helfferich C.** (1980). Applied aspects of Seagrasses. In : *Handbook of Seagrass Biology*, Garland STPM Press, New York, 353 pp.
- Menzel D.W., Vaccaro R.F.** (1964). The measurement of Dissolved Organic and Particulate Carbon in seawater. *Limnol. Oceanogr.*, **9**, 138-142.
- Menzie C.A.** (1980). A note on the Hynes method on estimating secondary production. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (4), 770-773.
- Meyer-Reil L.A.** (1986). Spatial and temporal distribution of bacterial populations in marine shallow water surface sediments. In: *Biogeochemical processes at the land-sea boundary*. P. Lasserre & J.M. Martin (eds). Elsevier, pp 141-160.
- Möller P., Rosenberg R.** (1983). Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, western Sweden. *Ophelia*, **22**, 33-56.
- Montagna P.A.** (1984). In situ measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **18**, 119-130.
- Montaudouin X. de** (1988). Etude quantitative et qualitative de la macrofaune benthique des chenaux du Bassin d'Arcachon. *D.E.A. Océanologie*. Université de Bordeaux I.
- Monteiro C., Lam Hoai T., Lasserre G.** (1987). Distribution chronologique des poissons dans deux stations de la lagune Ria Formosa (Portugal). *Oceanol. Acta*, **10** (3), 359-371.
- Mukai H., Aioi K., Ishida Y.** (1980). Distribution and biomass of eelgrass (*Zostera marina* L.) and other sea-grasses in Odawa Bay, Central Japan. *Aquat. Bot.*, **8**, 337-342.
- Mulicki Z.** (1947). The food and the feeding habit of the flounder (*Pleuronectes flesus* L.) in the Gulf of Gdansk. *Archwm. Hydrobiol. Ryb.*, **13**, 221-259.
- Munksgaard C.** (1990). Electrophoretic separation of morphological similar species of the genus *Rissoa* (Gastropoda: Prosobranchia). *Ophelia*, **31** (2), 97-104.
- Muntifering R.B.** (1980). Evaluation of various lignin assays for determining the digestibility of roughages by lambs. *J. anim. Sci.*, **56**, 432-438.
- Muus B.J.** (1967). The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Meddr. Danm. Fisk. - og Havunders.*, N.S. **5** (1), 1-316.
- Naylor E.** (1955a). The comparative external morphology and revised taxonomy of the British species of *Idotea*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **34**, 467-493.

- Naylor E.** (1955b). The ecological distribution of British species of *Idotea* (Isopoda). *J. anim. Ecol.*, **24**, 255-269.
- Naylor E.** (1958). Locomotory rhythms in *Carcinus maenas* (L.) from non tidal conditions. *J. exp. Biol.*, **37**, 481-488.
- Nelson W.G.** (1979a). An analysis of structural pattern in an eelgrass (*Zostera marina* L.) amphipod community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **39**, 231-264.
- Nelson W.G.** (1979b). Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **38**, 225-245.
- Neveu A.** (1973). Estimation de la production de populations larvaires du genre *Simulium* (Diptera, Nematocera). *Ann. Hydrobiol.*, **4**, 183-199.
- Newell R.** (1964). Some factors controlling the upstream distribution of *Hydrobia ulvae* (Pennant) (Gastropoda, Prosobranchia) *Proc. Zool. Soc. London*, **142**, 85-106.
- Newell R.** (1965). The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma baltica*. *Proc. Zool. Soc. London*, **144**, 25-45.
- Newell R.I.E., Jordan S.J.** (1983). Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **13**, 47-53.
- Newell S.Y.** (1981). Fungi and bacteria in or on leaves of eelgrass (*Zostera marina* L.) from Chesapeake bay. *Appl. envir. Microbiol.*, **41** (5), 1219-1224.
- Nienhuis P.H., De Bree B.H.H.** (1980). Production and growth dynamics of eelgrass (*Z. marina*) in brackish Lake Grevelingen (The Netherlands). *Neth. J. Sea Res.*, **14**, 102-118.
- Nienhuis P.H., De Bree B.H.H.** (1984) Carbon fixation and chlorophyll in bottom sediments of brackish lake Grevelingen, the Netherlands. *Neth. J. Sea Res.*, **18**, 337-359.
- Nienhuis P.H., Groenendijk A.M.** (1986). Consumption of eelgrass (*Zostera marina*) by birds and invertebrates : an annual budget. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **29**, 29-35.
- Nienhuis P.H., Van Ierland E.T.** (1978). Consumption of eelgrass, *Zostera marina*, by birds and invertebrates during the growing season in Lake Grevelingen (SW Netherlands). *Neth. J. Sea Res.*, **12**, 180-194.
- Nixon S.W.** (1980). Between coastal marshes and coastal waters - a review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. In : *Estuarine and wetland processes*, P. Hamilton & K.B. MacDonald, éditeurs, Plenum Publishing Corp., NY, 437-525.
- Nixon S.W.** (1981a). Remineralization and nutrient cycling in coastal marine ecosystems. In : *Estuaries and nutrients*, B.J. Neilson & L.E. Cronin, éditeurs, Humana Press, NY, 111-138, 643 pp.
- Nixon S.W.** (1981b). Freshwater inputs and estuarine productivity. In : *Proc. National Symposium on freshwater inflow to estuaries*. R.D. Cross & D.L. Williams, éditeurs, US Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, 31-57.

- Nixon S.W.** (1982). Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. *Oceanol. Acta*, 357-371.
- Nixon S.W., Lee V.** (1981). The flux of carbon, nitrogen and phosphorus between coastal lagoons and offshore waters. In : *Coastal lagoon research, present and future*. *Unesco, Div. Mar. Sci., Paris*, 325-348.
- Nouvel H., Nouvel L.** (1939). Observations sur la biologie d'une Mysis : *Praunus flexuosus*. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, **761**, 1-10.
- O'Connor B.D.S.** (1987). The Glyceridae (Polychaeta) of the North East Atlantic and Mediterranean, with descriptions of two new species. *J. Nat. Hist.*, **21**, 167-189.
- Odum E.P., De La Cruz A.A.** (1967). Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem. In : *Estuaries*, G.H. Lauff, éditeur, Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, 383-388.
- Odum W.E., Zieman E.J.C., Heald E.J.** (1973). The importance of vascular detritus to estuaries. *Proc. 2nd Coastal Marsh Est. Management Symp., Baton Rouge, CA*, 91-114.
- Ogilvie M.A., Matthews G.V.T.** (1969). Brent geese, mudflats and man. *Wildfowl*, **20**, 180-194.
- Oh J.K.** (1978). Contribution à l'étude sédimentologique du Delta de l'Eyre (Bassin d'Arcachon, France). *Thèse 3ème cycle*, Université Bordeaux I, 192 pp.
- Ollivier M.T.** (1970). Etude des peuplements de zostères, Lanice et sabelles de la région dinardaise. *Téthys*, **1** (4), 1097-1138.
- Orgeron.C.** (1974). Sédimentologie des passes d'entrée du Bassin d'Arcachon. *Bull. I.G.B.A.*, **15**, 31-51.
- Orth R.J.** (1977). The importance of sediment stability in seagrass communities. In: *Ecology of Marine Benthos*. B.C. Coull, editor. Univ. South Carolina Press, Columbia, pp 281-300.
- Orth R.J., Heck K.L.** (1980). Structural component of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake Bay fishes. *Estuaries*, **3**, 278-288.
- Orth R.J., Heck K.L., Van Montfrans J.** (1984). Faunal communities in Seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries*, **7** (4A), 339-350.
- Orth R.J., Moore K.A., Gordon H.H.** (1979). Distribution and abundance of submerged aquatic vegetation in the lower Chesapeake Bay, Virginia. *Final Rep., U.S. EPA Chesapeake Bay Program*, Grant No. R805953, 219 pp.
- Ostenfeld C.H.** (1908). On the ecology and distribution of the grass wrack (*Zostera marina*) in Danish waters. *Rep. Danish Biol. Sta.*, **16** (1), 1-62.
- Ota S.** (1959). Studies on feeding habits of *Pinateda martensii*. Seasonal changes in amount of feces. *Bull. National Pearl. Res. Lab.*, **5**, 429-433.
- Ott J.A.** (1980). Growth and production in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Mar. Ecol., P.S.Z.N.I.*, **1**, 47-64.

- Owen M.** (1971). Cutting and fertilizing grassland for winter goose management. *J. Wildl Mgmt.*, **39**, 163-167.
- Owen M.** (1977). Food selection in geese. In: *Feeding ecology of Waterfowl Symposium*, Gwatt, Switzerland.
- Paerl M.W.** (1978). Microbial organic carbon recovery in aquatic ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, **23** (5), 927-935.
- Palmer C.J.** (1979). The biology of the British Atherinidae with particular reference to *Atherina presbyter* Cuvier of Langstone Harbour, Hampshire. Ph D thesis, Portsmouth Polytechnic, 240 pp.
- Parriaud H.** (1975). Recherches phyco-écologiques sur le Bassin d'Arcachon : les ceintures de végétation et leur relation avec les marées. *Le Botaniste*, **57**, 12-312.
- Patriquin D.** (1972). The origin of nitrogen and phosphorus for growth of the marine angiosperm *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.*, **15**, 35-46.
- Pellikaan G.C.** (1982). Decomposition processes of eelgrass, *Zostera marina* L. *Hydrobiol. Bull.*, **16** (1), 83-92.
- Pellikaan G.C.** (1984). Laboratory experiments on eelgrass (*Zostera marina* L.) decomposition. *Neth. J. Sea Res.*, **18** (3/4), 360-383.
- 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.N.** (1980). Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Z. marina* L.) and its epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **42**: 113-123.
- Pérès J.M.** (1961). Océanographie biologique et Biologie marine. I. *La vie benthique*. P.U.F Paris, 541 pp.
- Pérès J.M., Picard J.** (1964). Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, **31** (47), 1-137.
- Pérès J.M., Picard J.** (1975). Causes de la raréfaction et de la disparition des herbiers de *Posidonia oceanica* sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Aquat. Bot.*, **1**, 133-139.
- Perez M., Camp J.** (1986). Distribucion espacial y biomasa de las fanerogamas marinas de las bahias des delta del Ebro. *Inv. Pesq.*, **50**(4), 519-530.
- Perez-Llorens J.L., Niell F.X.** (1989). Emergence and submergence effects on the distributional pattern and exchange of phosphorus in the seagrass *Zostera noltii* Hornem..In: *Topics in Marine Biology*, Ros J.D., ed. *Scient. Mar.*, **53**(2-3), 497-503.
- Pergent G., Pergent-Martini C.** (1988). Phénologie de *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans le Bassin méditerranéen. *Ann. Inst. Oceanogr.*, **64** (2), 79-100.
- Perkins E.J.** (1958). The food relationships of the microbenthos, with particular reference to that found at Whitsable, Kent. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **13** (1), 64-77.
- Petersen C.G.L.** (1891). Fiskenes biologiske Forhold i Hoalbaek Fjord. *Rep. Danish Biol. Stn.*, **1**, 1-63.

- Petersen C.G.L.** (1913). Valuation of the sea. II. The animal communities of sea bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Danish Biol. Stat.*, **21**, 1-44.
- Petersen C.G.L.** (1918). The sea bottom and its production of fish food. A survey of work done in connection with the valuation of the Danish waters from 1883-1917. *Rep. Danske Biol. Stat.*, **25**, 1-82.
- Phillips R.C.** (1972). Ecological life history of *Zostera marina* (eelgrass) in Puget Sound, Washington. *PhD Dissertation*, University Washington, Seattle, 154 pp.
- Phillips R.C., Grant S.V.** (1965). Environmental effects on *Phyllospadix scouleri* Hook and *Zostera marina* L. leaves. *Am. J. Bot.*, **52**, 644.
- Pihl L., Rosenberg R.** (1982). Production, abundance and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, Western Sweden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **57**, 273-301.
- Pihl-Baden S., Pihl L.** (1983). Abundance, biomass and production of mobile epibenthic fauna in *Zostera marina* (L.) meadows, Western Sweden. *Ophelia*, **23** (1), 65-90.
- Plante-Cuny M.R.** (1974). Evaluation par spectrophotométrie des teneurs en chlorophylle a fonctionnelle et en phéopigments des substrats meubles marins. *Documents Scientifiques de la mission de l'O.R.S.T.O.M. à Nosy Bé*, **45**, 76pp.
- Polderman P.J.G., Den Hartog C.** (1975). De zeegrassen in de Waddenzee. *Wet. Meded. K.N.N.V.*, **107** (1), 1-32.
- Poli G.** (1973). Cycle reproducteur de Mollusques, Lamellibranches et Gastéropodes, du Bassin d'Arcachon. *Thèse 3ème cycle*, Université Paris VI, 230 pp.
- Pomeroy L.R.** (1960). Primary productivity of Boca Ciega Bay, Florida. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, **10**(1), 1-10.
- Ponder W.F.** (1985). *A review of the genera of the Rissoidae*. Records of the Australian Museum, suppl. 4, 98 pp
- Prochazkova L.** (1980). Agricultural impact on the nitrogen and phosphorus concentration in water. In : *MAB Project 5*, Facultas-Verlag, Vienne, 78-100.
- Quéguiner B., Tréguer P.** (1984). Studies on the phytoplankton in the Bay of Brest (Western Europe). Seasonal variations in composition, biomass and production in relation to hydrological and chemical features (1981-1982). *Bot. Mar.*, **27**, 449-459.
- Ranwell D.S., Downing B.M.** (1959). Brent goose winter feeding pattern and *Zostera* resources at Scolt Head Island, Norfolk. *Anim. Behav.*, **7**, 42-56.
- Ranwell D.S., Wyer D.W., Boorman L.A., Pizzey J.M., Waters R.J.** (1974). *Zostera* transplants in Norfolk and Suffolk, Great Britain. *Aquaculture*, **4**, 185-198.
- Rasmussen E.** (1973). Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* **11**, 1-495.

- Rasmussen E.** (1977). The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on environmental factors and fauna. In : *Seagrass ecosystems*. C.P. Mc Roy & C. Helfferrich, ed., New York, 1-52.
- Ré P.** (1983). The eggs of planktonic stages of Portuguese marine fishes. 2. Ichthyoplankton of Tejo Estuary. *Bol. Soc. Port. Cienc. Nat.*, **19**.
- Rehfeldt N.** (1968). Reproductive and morphological variations in the prosobranch *Rissoa membranacea*. *Ophelia*, **5**, 157-173.
- Reise K.** (1978). Experiments on epibenthic predation in the Wadden sea. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **31**, 55-101.
- Reise K.** (1985). Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Springer Verlag, 191 pp.
- Reish D.J.** (1957). The relationship of the polychaetous annelid *Capitella capitata* (Fabricius) to waste discharges of biological origin. In : U.S. Public Health Serv., *Biol. Problems in Water pollution*, C.M. Tarzwell, éditeur, 195-200.
- Relexans J.C., Etcheber H.** (1985). La mesure de l'activité des systèmes transporteurs d'électrons (ETS) : méthodologie. Application au domaine estuarien. *Océanis*, **11**, 433-459.
- Rhoads D.C, Young D.K.** (1970). The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, **28**, 150-178.
- Ribes E.** (1988). Contribution à l'étude de la prolifération des algues vertes dans le Bassin d'Arcachon. I.U.B.M. Arcachon, *Rapport Ifremer*, 29 pp.
- Rice D.L.** (1979). Trace element chemistry of aging marine detritus derived from coastal macrophytes. PhD. Dissertation, Georgia Institute of Technology, Atlanta, Georgia, 144 pp.
- Rice D.L., Tenore K.R.** (1981). Dynamics of carbon and nitrogen during the decomposition of detritus derived from estuarine macrophytes. *Estuar. coast. shelf Sci.*, **13**, 681-690.
- Riouall R.** (1972). Contribution à l'étude de la flore des étangs de Berre et de Vaine (Bouches du Rhône). *Thèse de spécialité, Marseille*, 528 pp.
- Robertson A.I., Mann K.H.** (1980). The role of Isopods and Amphipods in the initial fragmentation of eelgrass detritus in Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, **59**, 63-69.
- Rumrill S.S.** (1982). Contrasting reproductive patterns among Ophiuroidea. *M. Sc. Thesis*, Université California, Santa-Cruz.
- Russel-Hunter W.D.** (1970). *Aquatic productivity: an introduction to some basic aspects of biological oceanography and limnology*, Collier-Macmillan, London, 306 pp.
- Salemaa H.** (1979). Ecology of *Idotea* spp (*Isopoda*) in the Northern Baltic. *Ophelia*, **18** (1), 133-150.
- Salinères J.B.** (1972). Contribution à l'étude géochimique du Bassin d'Arcachon. *Thèse 3ème cycle*, Université Bordeaux I, 90 pp.

- Sanders H.L.** (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.*, **102**, 243-282.
- 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.
- Santos S.I., Simon J.I.** (1974). Distribution and abundance of the polychaetons annelids in a south Florida estuary. *Bull. Mar. Sci.*, **24**, 669-689.
- San Vicente C., Sorbe J.C.** (1990). Biología del misidáceo suprabentónico *Schistomysis kervillei* (Sars, 1885) en la plataforma continental aquitana (Suroeste de Francia). *Bentos*, **6**, 245-267.
- Schwinghamer P., Hargrave B., Peer D., Hawkins C.M.** (1986). Partitioning of production and respiration among size group of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **31**, 131-142.
- Sculthorpe C.D.** (1967). The biology of aquatic vascular plants. *St. Martins Press, N.Y.*, 610 pp.
- Seki H., Yokohama Y.** (1978). Experimental decay of eelgrass (*Zostera marina*) into detrital particles. *Arch. Hydrobiol.*, **84**, 109-119.
- Setchell W.A.** (1929). Morphological and phenological notes on *Zostera marina* L. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **14**, 389-452.
- Short F.T.** (1981). Nitrogen resource analysis and modelling in an eelgrass (*Zostera marina* L.) meadow in Izembek lagoon, Alaska, *Ph. D. thesis*, University of Alaska, Fairbanks, 173 pp.
- Silberhorn G.M., Orth R.J., Moore K.A.** (1983). Anthesis and seed production in *Zostera marina* L. (eelgrass) from the Chesapeake bay. *Aquat. Bot.*, **15**, 133-144.
- Silby R.M.** (1981). Strategies of digestion and defecation. In: *Physiological ecology: an evolutionary approach*, C. Townsend and P. Calanus, éditeurs, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, 109-139.
- Sorbe J.C.** (1984). Contribution à la connaissance des peuplements suprabenthiques néritiques sud-Gascogne. *Thèse Doctorat d'Etat*, Université Bordeaux I, 265 pp.
- Sornin J.M.** (1981). Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture. *Thèse Doctorat Univ. Nantes*, 155 pp.
- Sornin J.M., Feuillet M., Héral M., Deslous-Paoli J.M.** (1983). Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du Bassin de Marennes-Oléron. *J. moll. Stud. Suppl.* **12A**, 185-197.
- Spooner G.M.** (1957). Amphipoda. In : *Plymouth marine fauna*, pp 207-234.
- Spooner G.M., Moore H.B.** (1940). The ecology of the Tamar estuary. VI. An account of the macrofauna on the intertidal muds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **24**, 283-330.
- Starck W.A., II, Davis W.P.** (1966). Night habits of fishes of Alligator Reef, Florida, Ichthyologica, *Aquarium J.*, **38**, 313-356.

- Stauffer R.C.** (1937). Changes in the invertebrate community of a lagoon after disappearance of the eelgrass. *Ecology*, **18**, 427-431.
- Steimle F.W.** (1985). Biomass and estimated productivity of the benthic macrofauna in the New York Bight: a stressed coastal area. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **21**, 539-554.
- Stock J.H.** (1967). A revision of the European species of the *Gammarus locusta* group (Crustacea-Amphipoda). *Zool. Verh.*, **90** (1), 56 pp.
- Stoner A.W.** (1979). Species-specific predation on amphipod crustacea by the pinfish *Lagodon rhomboides*: mediation by macrophyte standing crop. *Mar. Biol.*, **55**, 201-207.
- Stoner A.W.** (1980). The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bull. mar. Sci.*, 537-551.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R.** (1972). A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **167**, 311pp.
- Strong D.R. Jr** (1972). Life history variation among populations of an amphipod (*Myalella azteca*). *Ecology*, **53**, 1103-1111.
- Suberkropp K., Klug M.J.** (1976). Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, **57**, 707-719.
- Summerson H.C., Peterson C.H.** (1984). Role of predation in organizing benthic communities of a temperate-zone seagrass bed. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **15**, 63-77.
- Tattersall W.M.** (1913). Clare Island Survey. 42. Amphipoda. *Proc. roy. Irish Acad.*, **31**, 1-24.
- Tattersall W.M., Tattersall O.S.** (1951). *The British Mysidacea*. Ray Society, London, 460 pp.
- Tenore K.R., Dunstan W.N.** (1973). Comparison of feeding and biodepositing of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, **21**, 190-195.
- Thayer G.W., Adams S.M., Lacroix M.W.** (1975). Structural and functional aspects of a recently established *Zostera marina* community. *Estuar. Res.*, **1**, 518-540.
- Thayer G.W., Engel D.W., Lacroix M.W.** (1977). Seasonal distribution and changes in the nutritive quality of living, dead and detrital fractions of *Zostera marina* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **30**, 109-127.
- Thayer G.W., Parker P.L., Lacroix M.W., Fry B.** (1978). The stable carbon isotope ratio of some components of an eelgrass (*Zostera marina*) bed. *Oecologia (Berl.)*, **35**, 1-12.
- Thimel A., Labourg P.J.** (1987). Recherches d'indicateurs biologiques dans les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon en vue d'une caractérisation écologique. II. Macrofaune. *J. Rech. Océanogr.*, **12** (2), 51-54.
- Thimel A.** (1988). Etude in-situ du métabolisme aérobie d'une communauté benthique dans une lagune mixohaline peu profonde. *Thèse Doctorat Université de Bordeaux*, 161pp.
- Thimel A.** (1990). La pêche dans le Bassin d'Arcachon. *Rapp. I.F.R.E.M.E.R. RRV-RH : 89/5/515/067*, 73pp.

**Troussellier M.** (1981). Approche expérimentale et méthodologique pour l'étude des peuplements bactériens d'un milieu lagunaire atlantique (domaine de Certes, Arcachon). *Thèse doct. spécialité. USTL Montpellier*, 124 pp.

**Truchot J.P.** (1963). Etude faunistique et écologique des amphipodes des faciès rocheux intertidaux de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, **5**, 121-176.

**True-Schlenz R.** (1965). Données sur les peuplements des sédiments à petites phanérogames marines (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson) comparés à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, **39** (55), 97-119.

**Tuomi J., Jormalainen V., Ilvessalo H.**, 1988. Does the aquatic isopod *Idotea baltica* minimize the survival costs of reproduction ? *Oikos*, **52** (3), 245-249.

**Turpeny A.W.H., Bamber R.N., Henderson P.A.** (1981). Biology of the sand-smelt (*Atherina presbyter* Valenciennes) around Fawley power station. *J. Fish. Biol.*, **18**, 417-427.

**Udell H.F., Zarudsky J., Doheny T.E., Burkholder P.R.** (1969). Productivity and nutrient values of plants growing in the salt marshes of the town of Hampstead, Long Island. *Bull. Torrey Bot. Club*, **96**, 42-51.

**Urrutia J., Motos L., Valencia V., Castro R., Borja A.** (1988). De la memoria 1987 del Servicio de Investigacion Oceanografica, 15 pp.

**Van der Ben D.** (1969). Epiphytes on the leaves of *Posidonia oceanica* in the French Mediterranean coast. *Proc. 6th Intl. Seaweed Symp.*.

**Van Soest P.J.** (1969). Climate, maturity and the nutritive value of forages. In : *Cellulose and their application*, G.J. Hazing & E.T. Reese, éditeurs, Amer. Chem. Soc. publ., 262-278.

**Vaughan D.E.** (1982). Production ecology of eelgrass (*Zostera marina* L) and its epiphytes in Little Egg Harbor, New Jersey. *Ph. D.*, Rutgers University, 137 pp.

**Vegter F., de Visscher P.R.M.** (1984). Phytoplankton production in brackish lake Grevelingen (SW Netherlands) during 1976-1981. *Neth. J. Sea Res.*, **18** (3-4), 246-259.

**Velimirov B.** (1987). Organic matter derived from a seagrass meadow: origin, properties and quality of particles. *Mar. ecol.*, **8** (2), 143-174.

**Verduin A.** (1976). On the systematics of recent *Rissoa* of the subgenus *Turboella* Gray, 1847, from the Mediterranean and European Atlantic coasts. *Basteria*, **40**, 21-73.

**Verduin A.** (1982). On the taxonomy and variability of recent European and North African marine species of the subgenus *Rissostomia* Sars, 1878, of the genus *Rissoa*. *Basteria*, **45**, 143-166.

**Verger F.** (1968). Marais et Wadden du littoral français. Biscaye Frères, Imp. Bordeaux.

**Verhagen J.H.G., Nienhuis P.H.** (1983). A simulation model of production, seasonal changes in biomass and distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in Lake Grevelingen. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **10**, 187-195.

- Vermaat J.E., Hootmans M.J.M., Nienhuis P.H.** (1987). Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* hornem, a perennial intertidal seagrass. *Aquat. Bot.*, **28**, 287-299.
- Vives F.** (1966). Zooplancton nerítico de las aguas de Castellon (Mediterraneo occidental). *Inv. pesq.*, **30**, 49-166.
- Wafar M.** (1981). Nutrients, primary production, and dissolved and particulate organic matter in well-mixed temperate coastal waters (Bay of Morlaix - Western English Channel). *Thèse 3<sup>o</sup> cycle*, Université Paris VI, 226pp.
- Wallerstein B.R., Brusca R.C.** (1982). Fish predation : a preliminary study of its role in the zoogeography and evolution of shallow water isopods. *J. Biogeogr.*, **9**, 135-150.
- Warwick R.M., Joint I.R. & Radford P.J.** (1979). Secondary production of the benthos in an estuarine environment. In: *Ecological processes in coastal environment*. R.L. Jeffries & A.J. Davy (eds). Blackwell, London, pp 429-450.
- Warwick R.M., Price R.** (1975). Macrofauna production in an estuarine mud flat. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **55**, 1-18.
- Waters T.F., Crawford F.W.** (1973). Annual production of a stream mayfly population : a comparison of methods. *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 286-296.
- Waters T.F., Hokenstrom J.C.** (1980). Annual production and drift of the stream Amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* in Valley Creek, Minnesota. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (4), 700-710.
- Watson V.L., Loucks O.L., Wosner W.** (1981). The impact of urbanization on seasonal hydrologic and nutrients budgets of a small North American watershed. *Hydrobiologia*, **77**, 87-96.
- Wernstedt C.** (1942). Studies on the food of *Macoma balthica* and *Cardium edule*. *Videnskab. Medd. Dansk. Naturh. Forening*, **106**, 241-252.
- Wheeler A.** (1969). *The fishes of the British Isles and North-West Europe*. MacMillan & Co Ltd, éditeur, London, 613 pp.
- Wier D.W., Boorman L.A., Waters R.** (1977). Studies on the distribution of *Zostera* in the outer Thames Estuary. *Aquaculture*, **12**, 215-227.
- Williams S.L.** (1984). Uptake of sediment ammonium and translocation in a marine green macroalga *Caulerpa cupressoides*. *Limnol. Oceanogr.*, **29** (2), 374-379.
- Wilson D.P.** (1949). The decline of *Zostera marina* at Salcombe and its effects on the shore. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **28**, 395-412.
- Wium -Andersen S., Borum J.** (1984). Biomass variation and autotrophic production of an epiphyte-macrophyte community in a coastal Danish area: I. Eelgrass (*Zostera marina* L.) biomass and net production. *Ophelia*, **23**(1), 33-46.
- Wolff W.J.** (1973). The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft bottom macrofauna of the estuarine area of the river Rhine, Meuse and Scheldt. *Zool. Verhand.*, **126**, 1-242.

**Young D.K., Young M.W.** (1978). Regulation of species densities of seagrass associated macrobenthos: Evidence from field experiments in the Indian River estuary, Florida. *J. Mar. Res.*, **36**, 569-593.

**Zieman J.C.** (1968). A study on the growth and decomposition of the seagrass *Thalassia testudinum*. *M.S. Thesis, University of Miami*, 50pp.

**Zieman J.C., Thayer G.W., Robblee M.B., Zieman R.T.** (1979). Production and export of seagrasses from a tropical bay. In: *Ecological processes in coastal and marine systems*. R.J. Livingston, ed., New York and London, pp 21-33.

**Zieman J.C., Wetzel R.G.**(1980). Productivity in seagrasses: Methods and rates In: *Handbook of seagrass biology*. R.C. Phillips, MacRoy C.P. eds, New York, 87-116.

**Zimmerman R.C., Smith R.D., Alberte R.S.** (1989). Thermal acclimation and whole plant carbon balance in *Zostera marina* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **130** (2), 93-110.

**Zwick P.** (1975). Critical notes on a proposed method to estimate production. *Freshwat. Biol.*, **5**, 65-70.

N° d'ordre : 605

# THESE

PRESENTEE A

L'UNIVERSITE DE BORDEAUX I

POUR OBTENIR LE GRADE DE

**DOCTEUR**

Spécialité : Ecologie

PAR

**Isabelle AUBY**

-----

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DES HERBIERS  
DE ZOSTERA NOLTII DANS LE BASSIN D'ARCACHON :  
DYNAMIQUE, PRODUCTION ET DEGRADATION,  
MACROFAUNE ASSOCIEE.**

Volume II : Annexes

-----

*soutenue le 17 mai 1991, devant la commission d'examen :*

MM.	J. BOISSEAU	Professeur.....	<i>Président</i>
	M. GLEMAREC	Professeur.....	<i>Examineurs</i>
	G. LASSERRE	Professeur.....	
	P. J. LABOURG	Maître de Conférences.....	
	J. CASTEL	Chargé de Recherche C.N.R.S.....	

-----

-1991-

## TABLE DES MATIERES

Annexe I:  
HISTOGRAMMES DE FREQUENCE DE TAILLE  
DES POUSSÉS DE *Z. NOLTII*..... 1

Annexe II :  
CALCUL DU VOLUME D'EAU MOYEN  
DANS LE BASSIN D'ARCACHON

1. Calcul du volume d'eau moyen dans les chenaux au dessous du zéro marin..... 8  
2. Calcul du volume moyen des masses d'eau dans la baie..... 9

Annexe III :  
"ORIGINE ET EVOLUTION DE LA MATIERE ORGANIQUE  
A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT DE ZONES OSTREICOLES  
ET D'HERBIERS DE *Z. NOLTII*"  
PRINCIPAUX RESULTATS

1. INTRODUCTION..... 11  
2. SITES D'ETUDE..... 11  
3. MATERIEL ET METHODES..... 12  
    Techniques de prélèvement..... 12  
    Techniques d'analyse..... 13  
4. RESULTATS..... 15

Annexe IV :  
ANALYSE FAUNISTIQUE DES PRINCIPALES ESPECES RECOLTEES  
DANS LES HERBIERS DE *Z. NOLTII* DU BASSIN D'ARCACHON"

Cnidaires..... 16  
Annélides Oligochètes..... 16  
Annélides Polychètes sédentaires..... 18  
Annélides Polychètes errantes..... 23  
Mollusques Gastéropodes..... 26  
Mollusques Pelecypodes..... 30  
Pycnogonides..... 33  
Crustacés Mysidacés..... 34  
Crustacés Isopodes..... 35  
Crustacés Amphipodes..... 36  
Crustacés Décapodes Natantia..... 41  
Crustacés Décapodes Reptantia..... 43  
Echinodermes..... 44  
Poissons..... 45  
  
Liste d'espèces récoltées au cours de cette étude..... 53

Annexe V :  
CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA BIOLOGIE  
DE L'ISOPODE *IDOTEA CHELIPES*  
DANS LES HERBIERS DE *Z. NOLTII* DU BASSIN D'ARCACHON"

1. INTRODUCTION..... 55  
2. METHODES..... 55

3. RESULTATS ET DISCUSSION.....	57
3.1. Structure démographique des populations.....	57
3.2. Etude de la fécondité.....	58
3.3. Evolution de la distibution des fréquences de taille.....	60
3.4. Production secondaire.....	62
3. CONCLUSION.....	64

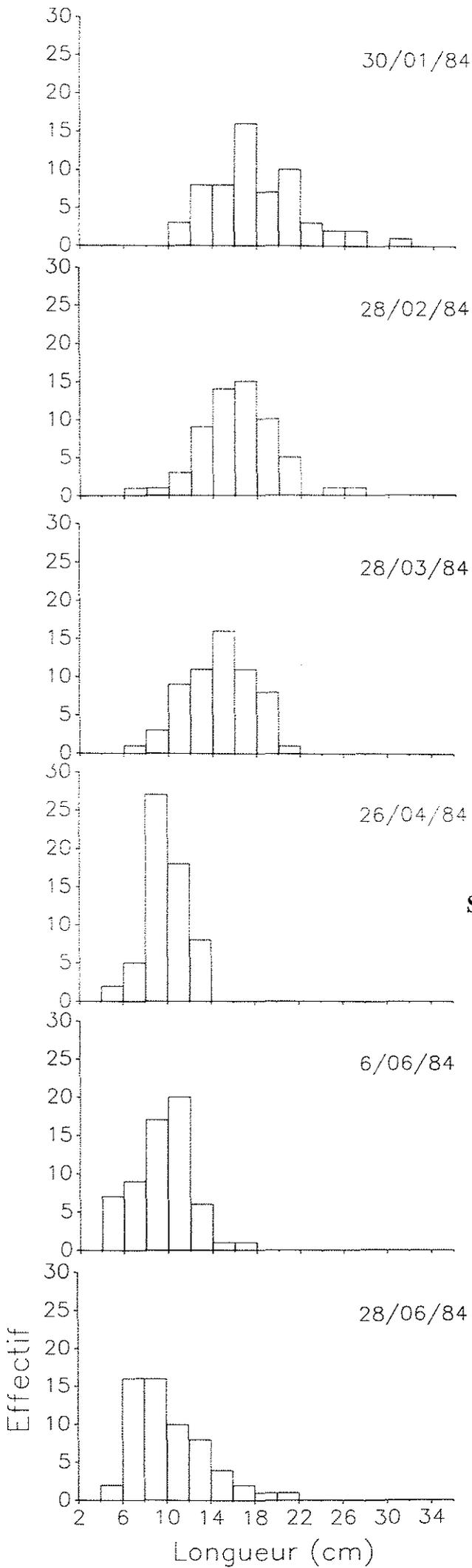
Annexe VI :  
 VARIATIONS NYCTHEMERALES DE LA STRUCTURE DES  
 PEUPELEMENTS VAGILES DANS LES HERBIERS DE *Z. NOLTHII* DU  
 BASSIN D'ARCACHON"

1. INTRODUCTION.....	67
2. MATERIEL ET METHODES.....	67
3. RESULTATS ET DISCUSSION.....	68
4. CONCLUSION.....	72

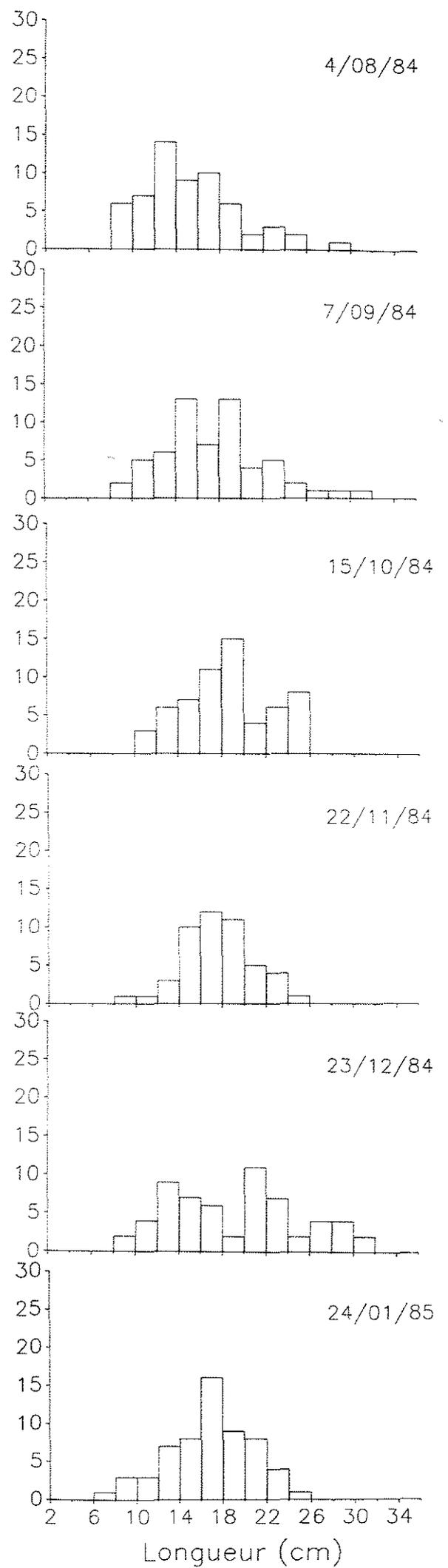
ANNEXE I

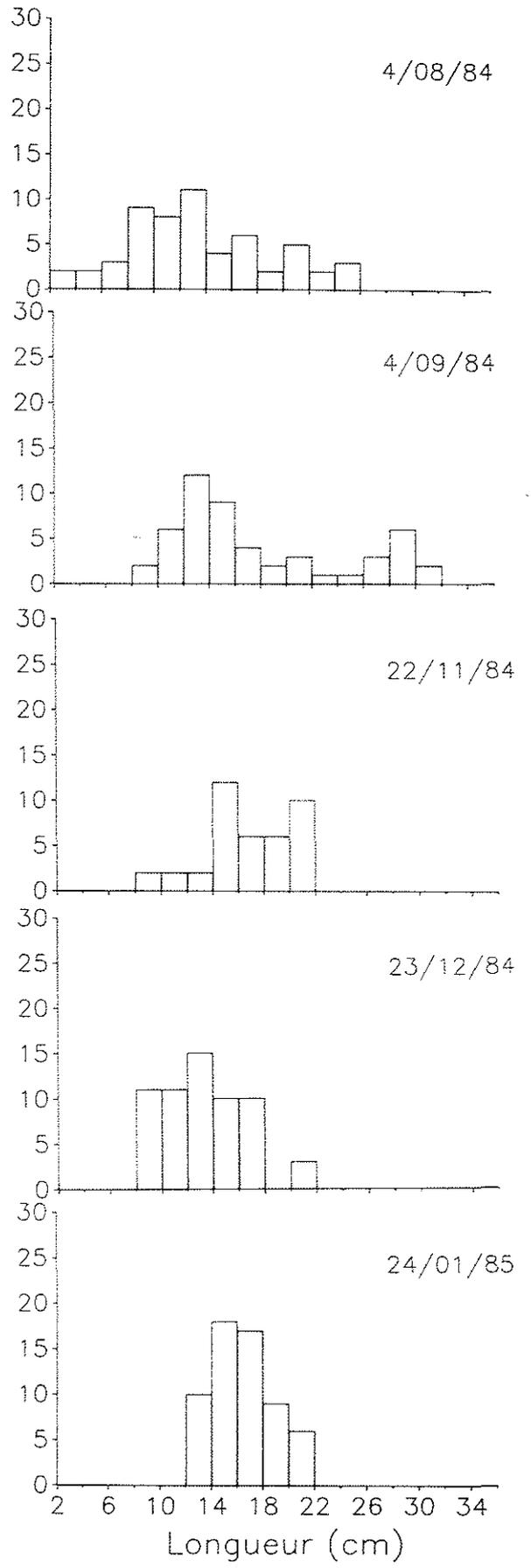
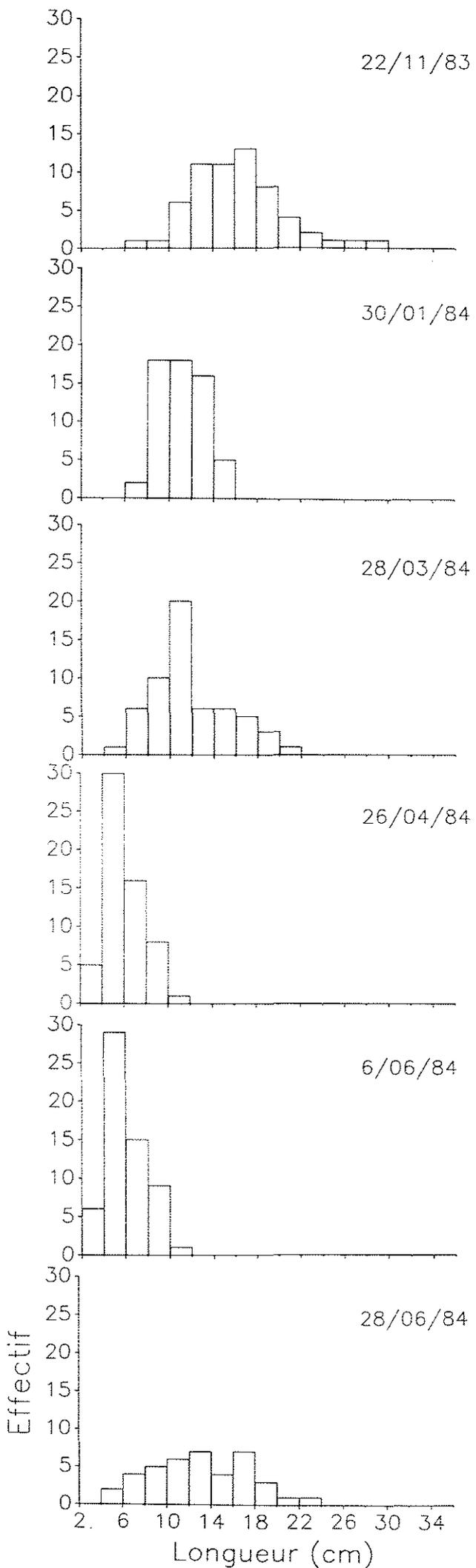
## ANNEXE I

**Histogrammes de fréquence de taille (cm) des pousses de *Z. noltii*  
(mesure du bord supérieur de la gaine à l'extrémité de la feuille la plus longue)**

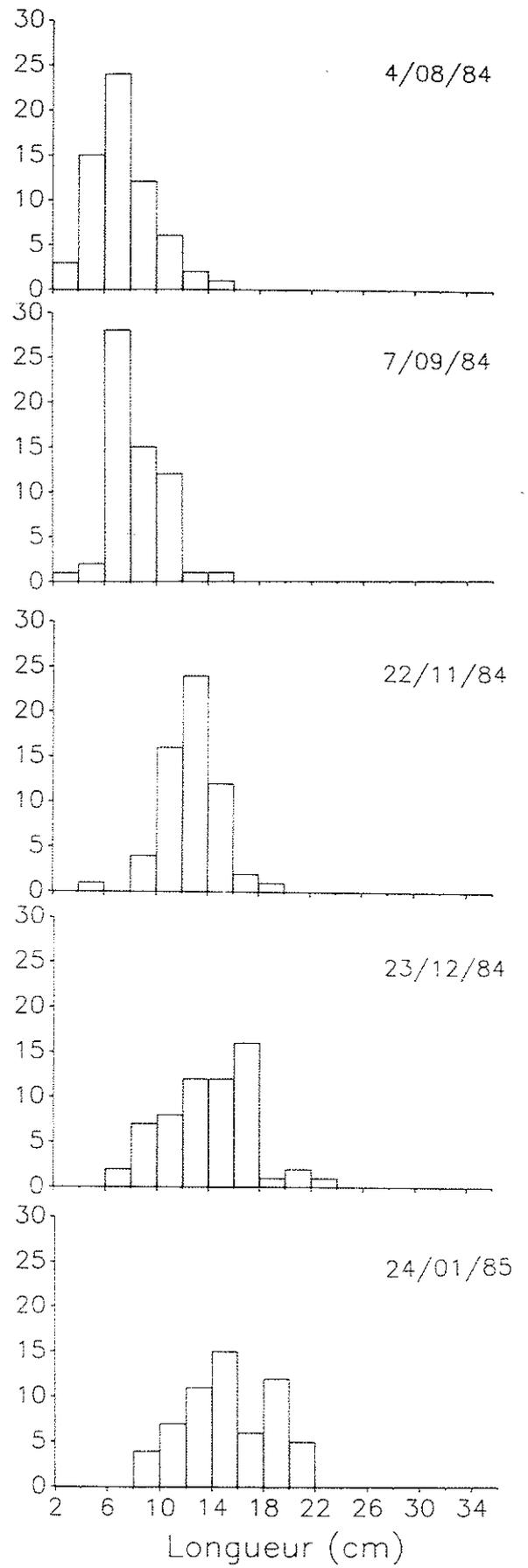
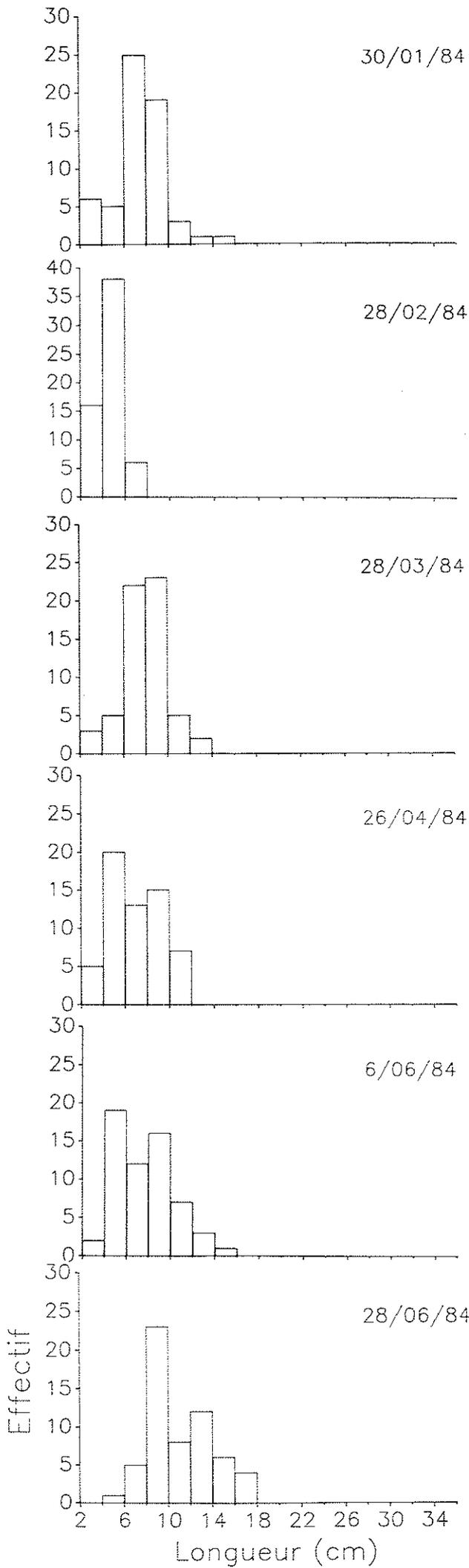


**Station B**

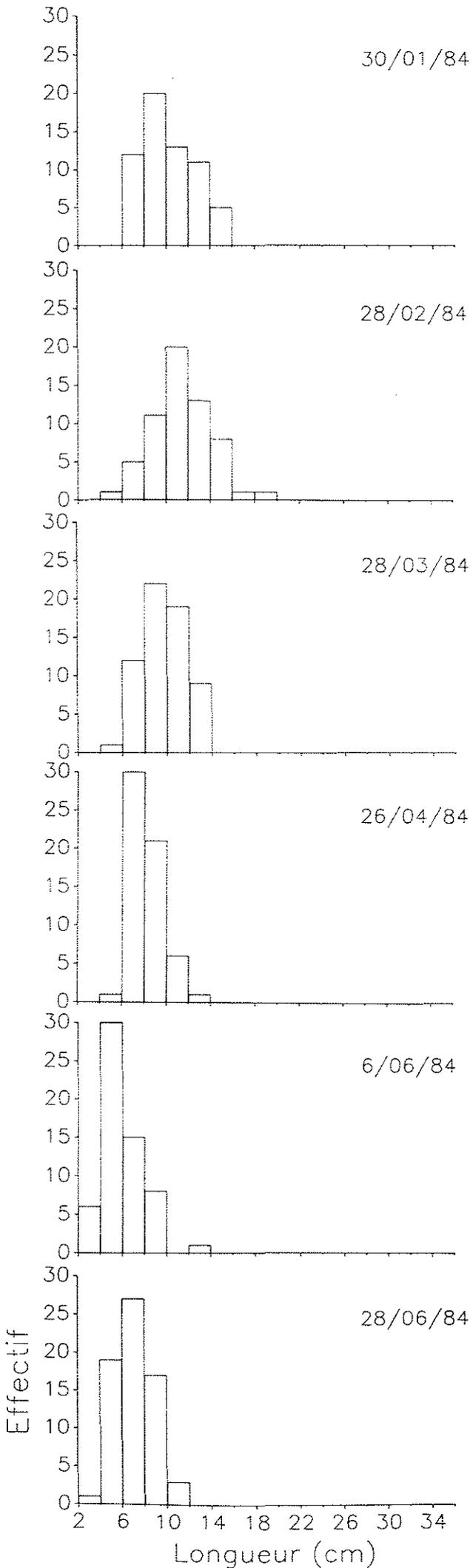




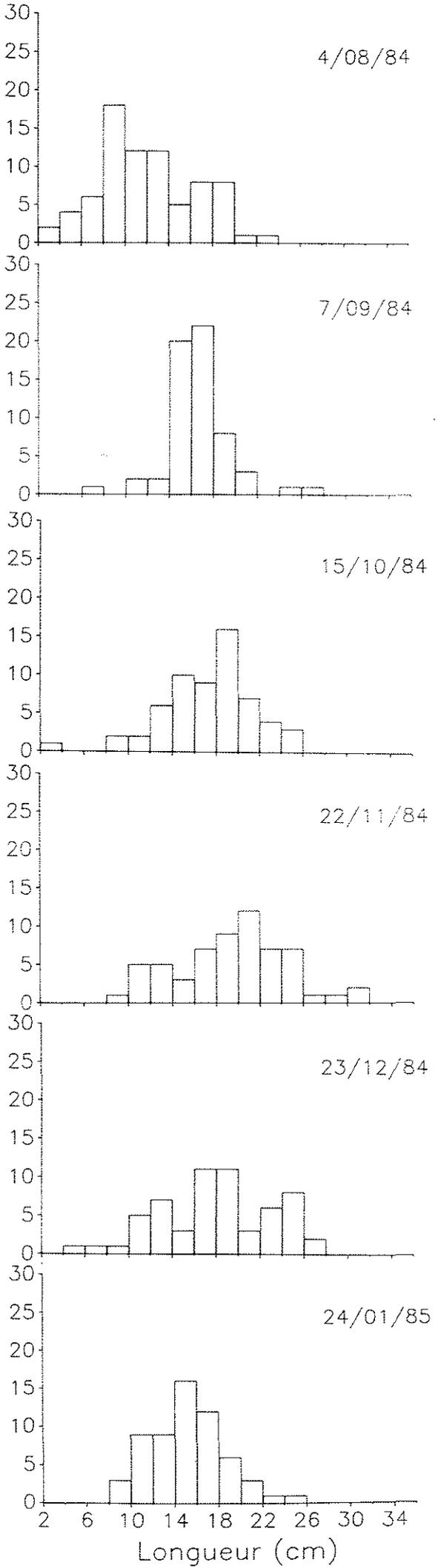
**Station L**

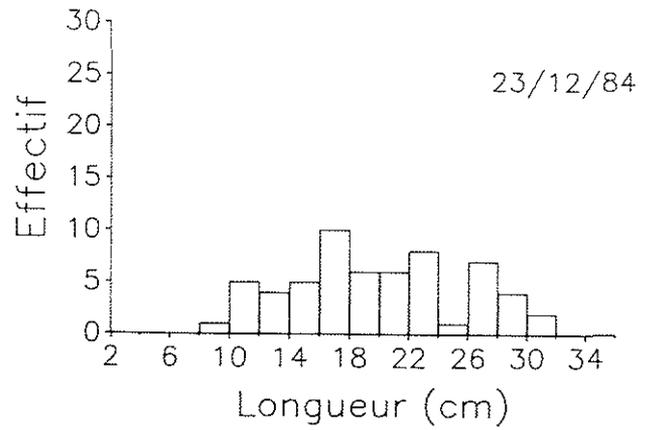
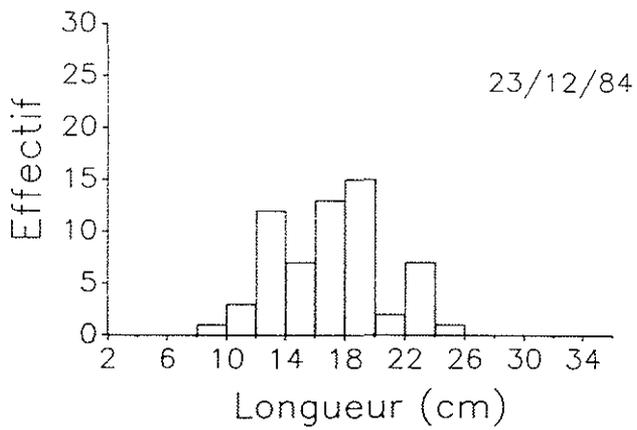
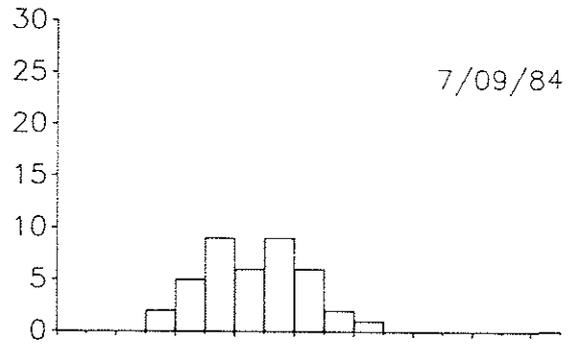
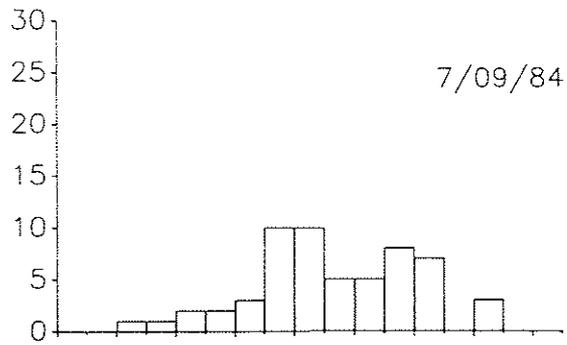
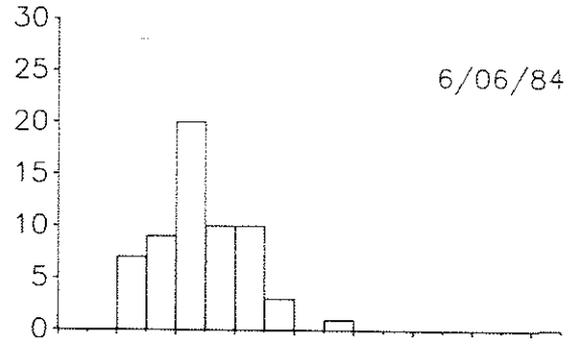
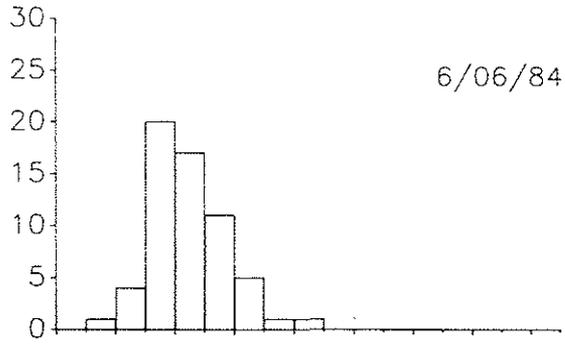
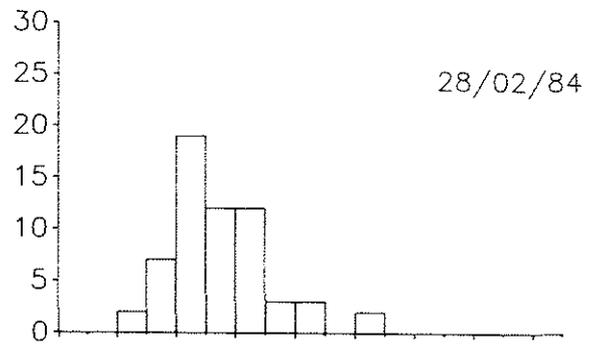
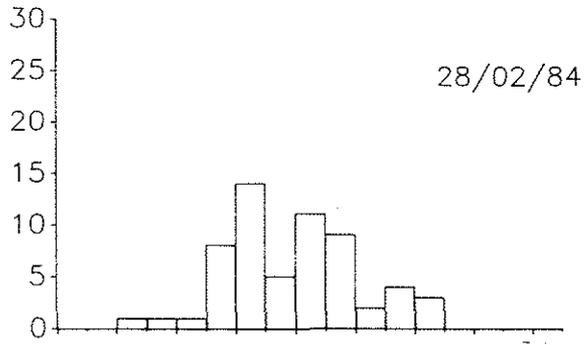


Station K



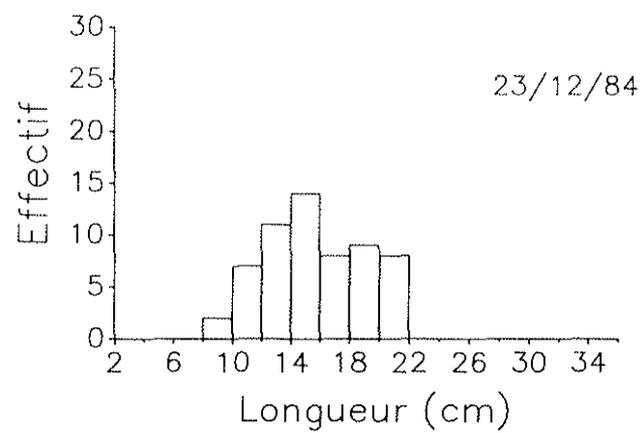
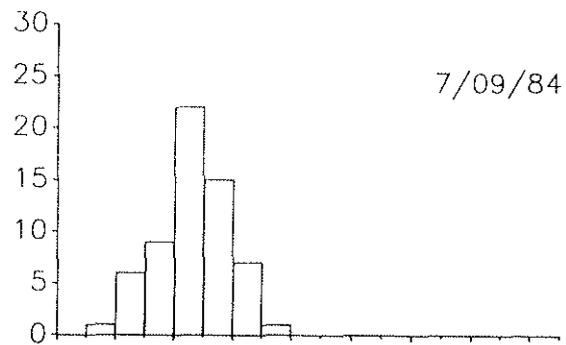
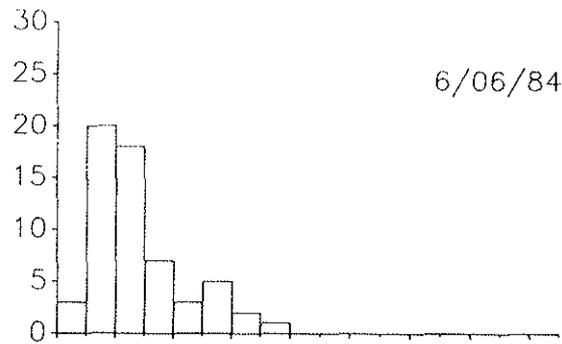
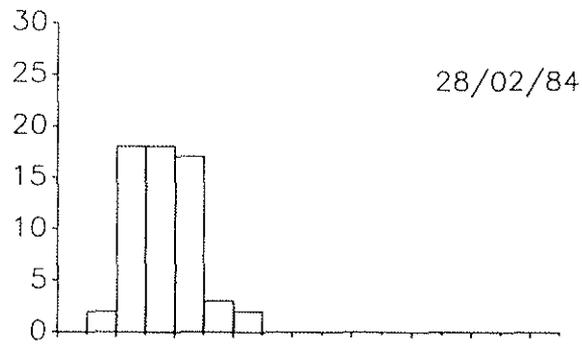
**Station Q**





**Station D**

**Station J**



**Station P**

ANNEXE II

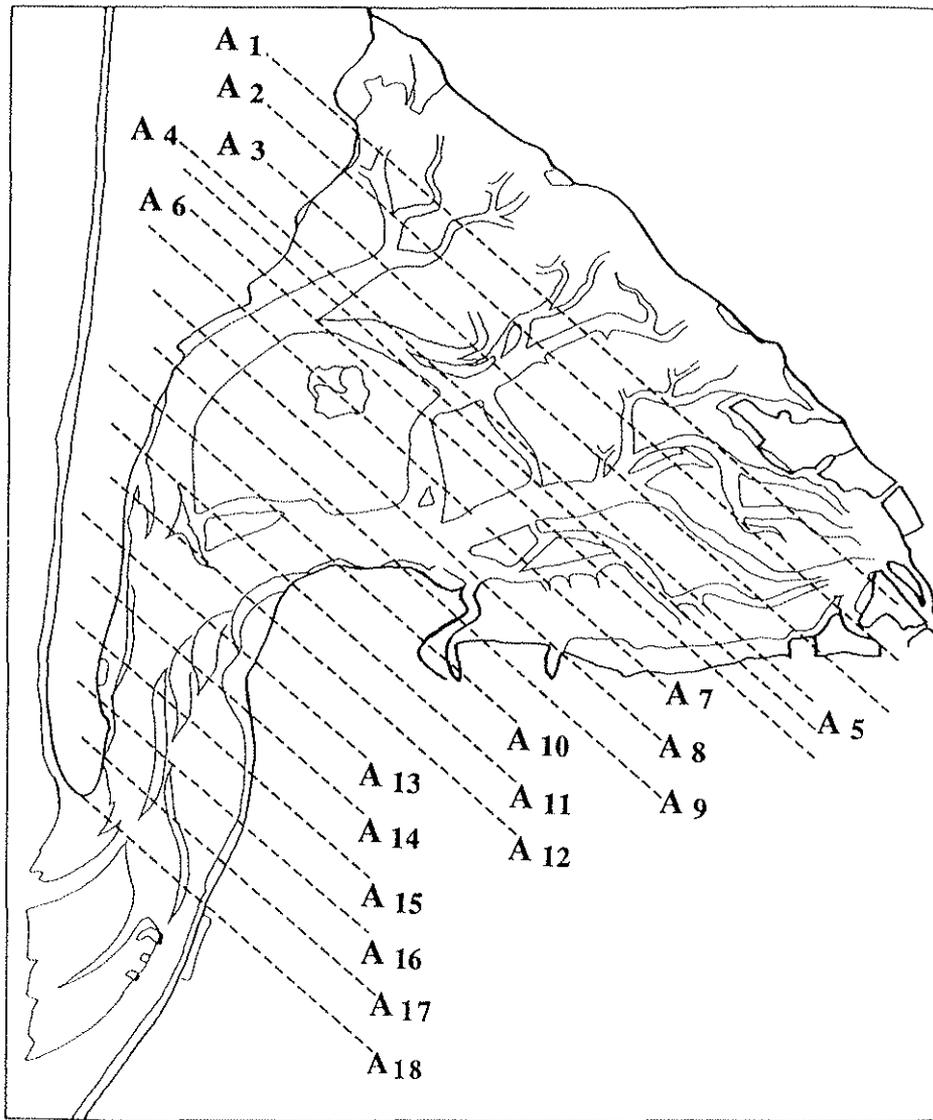


Figure 1: Position des profils bathymétriques.

	Surface (m2)	Distance $A_x - A_{x+1}$ (m)		Surface (m2)	Distance $A_x - A_{x+1}$ (m)
A <sub>1</sub>	3693,3		A <sub>9</sub>	19358,6	1000
A <sub>2</sub>	6247	1000	A <sub>10</sub>	24717,5	"
A <sub>3</sub>	8390	"	A <sub>11</sub>	20776,5	"
A <sub>4</sub>	16629,6	"	A <sub>12</sub>	20822,2	"
A <sub>5</sub>	24915,7	500	A <sub>13</sub>	21950,4	"
A <sub>6</sub>	16766,8	"	A <sub>14</sub>	23231,1	"
A <sub>7</sub>	19530,1	1000	A <sub>15</sub>	21817	"
A <sub>8</sub>	20635,4	"	A <sub>16</sub>	51055	"

Tableau I: Distance entre les coupes et surfaces des profils bathymétriques.

**ANNEXE II**  
**CALCUL DU VOLUME D'EAU MOYEN**  
**DANS LE BASSIN D'ARCACHON**

Dans le cadre des estimations de la production totale des organismes planctoniques dans la baie, nous avons été amenés à calculer le volume d'eau moyen dans le Bassin d'Arcachon. En effet, si l'on connaît depuis longtemps les volumes oscillants qui transitent dans les passes (CLAVEL, 1887), décomposés par CASPARI (1874) en fonction de la hauteur de la marée, on ne trouve dans la littérature aucune donnée concernant le volume des masses d'eau contenues dans les chenaux à basse mer, ce qui rend impossible toute estimation d'un volume moyen des eaux qui baignent la baie.

**1. Calcul du volume d'eau dans les chenaux en dessous du 0 marin (-2,05 NGF)**

A partir des cartes de sondage dressées par le Port Autonome de Bordeaux (P.A.B.), des profils bathymétriques ont été réalisés, selon les coupes représentées sur la Figure 1, numérotées de A<sub>1</sub> à A<sub>16</sub>. Ces coupes étaient espacées de 0,5 à 1 km.

La surface des profils a été déterminée de façon indirecte, en pesant la surface de papier correspondant à chaque coupe, et en ramenant ces poids à celui d'une surface connue. Les résultats de ces calculs, ainsi que les distances séparant deux coupes entre elles sont réunis dans le Tableau I.

Les estimations volumétriques entre les profils ont été réalisées en calculant les cubatures par la méthode du tronc de pyramide. La formule suivante a été utilisée :

$$\text{Vol } A_1A_2 = \frac{d}{3} (A_1 + A_2 + \sqrt{A_1 \times A_2})$$

(d = distance en mètres séparant les coupes A<sub>1</sub> et A<sub>2</sub>).

Ces volumes sont rassemblés dans le Tableau II. La somme de ces valeurs permet d'estimer à **270.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup>** le volume des masses d'eau dans le domaine lagunaire du Bassin d'Arcachon, en dessous du 0 marin.

**Tableau II:** Volumes d'eau compris entre les profils successifs dans les chenaux, au dessous du 0 marin.

	Volume (10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup> )		Volume (10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup> )
A <sub>1</sub> - A <sub>2</sub>	4,91	A <sub>9</sub> - A <sub>10</sub>	21,98
A <sub>2</sub> - A <sub>3</sub>	7,24	A <sub>10</sub> - A <sub>11</sub>	22,72
A <sub>3</sub> - A <sub>4</sub>	12,22	A <sub>11</sub> - A <sub>12</sub>	20,80
A <sub>4</sub> - A <sub>5</sub>	10,32	A <sub>12</sub> - A <sub>13</sub>	21,38
A <sub>5</sub> - A <sub>6</sub>	10,35	A <sub>13</sub> - A <sub>14</sub>	22,58
A <sub>6</sub> - A <sub>7</sub>	18,13	A <sub>14</sub> - A <sub>15</sub>	22,52
A <sub>7</sub> - A <sub>8</sub>	20,08	A <sub>15</sub> - A <sub>16</sub>	35,41
A <sub>8</sub> - A <sub>9</sub>	19,99		

**Tableau III:** Evolution des volumes d'eau au dessus du 0 marin en fonction du niveau de la marée (d'après CASPARI (1874)).

Hauteur d'eau par rapport au 0 NGF (m)		Volumes d'eau au-dessus du 0 marin XIXème siècle (x10 <sup>6</sup> .m <sup>3</sup> )
XIXème siècle	1979-1987	
0	- 0,4	0
0,5	0,1	25
1,0	0,6	50
2,0	1,6	121
2,5*	2,1*	169*
3,0	2,6	236
4,0	3,6	378

## 2. Calcul du volume moyen des masses d'eau dans la baie

Le 0 marin correspond au niveau d'une basse mer de vive eau.

Le niveau d'eau moyen dans la baie (moyenne des hauteurs d'eau observées d'heure en heure pendant un intervalle de temps) est peu différent du niveau de mi-marée (moyenne des hauteurs de pleine-mer et de basse-mer pendant un intervalle de temps), du fait de la faible déformation de l'onde de marée (GASSIAT, 1989). Il est compris entre 2,03 et 2,49 m (en moyenne **2,25 m**).

Nous ne disposons pas de données actuelles précises sur les côtes des crassats. Pour cette raison, nous avons utilisé les calculs de CASPARI (1874) qui, ayant à l'époque effectué ces relevés, fut en mesure de calculer le volume des masses d'eau au-dessus du 0 des sondes pour des hauteurs d'eau croissantes (Tableau III).

Il faut toutefois considérer que le 0 marin à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle était situé à -1,578 m au-dessous du niveau 0 NGF. Si le 0 NGF s'est peu modifié depuis cette période, le 0 marin s'est abaissé à -2,05 m par rapport au 0 NGF. Il s'agit donc de retrancher, pour les données de CASPARI, environ 0,4 m aux niveaux annoncés pour les ramener aux côtes actuelles. Pour cette raison, nous avons choisi dans son tableau l'estimation du volume correspondant à 2,5 m de hauteur de marée, soit 2,1 m par rapport au 0 NGF actuel (niveau signalé par \* dans le tableau III), valeur proche du niveau moyen calculé par GASSIAT (1989) (Tableau III).

D'autre part, les calculs de CASPARI concernent uniquement la partie du Bassin "située au nord du méridien du phare". De ce fait, nous avons ajouté à la valeur de **169.10<sup>6</sup>m<sup>3</sup>**, le volume de la masse d'eau entre ce méridien et le profil A<sub>16</sub>, pour une hauteur d'eau de 2,1 m, soit **19,6.10<sup>6</sup>m<sup>3</sup>**.

De même, afin de calculer la surface immergée dans la baie pour ce niveau de marée, nous avons ajouté la surface comprise entre ce méridien et le profil A<sub>16</sub> (9 km<sup>2</sup>), aux 106 km<sup>2</sup> calculés par CASPARI.

L'apport volumique océanique pour un niveau moyen peut ainsi être estimé à  $169 + 19,6 = \mathbf{188,6.10^6m^3}$ .

En résumé, on peut estimer que le Bassin d'Arcachon contient environ **270.10<sup>6</sup>m<sup>3</sup>** d'eau en basse mer de vive eau et environ 1,7 fois plus (460.10<sup>6</sup>m<sup>3</sup>) pour un niveau moyen de marée, ce volume couvrant 115 km<sup>2</sup> dans la Baie (Tableau IV).

**Tableau IV:** Synthèse des résultats

Volume des masses d'eau dans le Bassin d'Arcachon (m <sup>3</sup> )	
Au-dessous du 0 marin	Au-dessous du niveau moyen
270.10 <sup>6</sup>	460.10 <sup>6</sup>

Il serait toutefois nécessaire de réactualiser les données de CLAVEL (1887) et de CASPARI (1874) afin de prendre en compte les modifications topographiques des passes et des crassats qui ont certainement eu lieu depuis la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle.

ANNEXE III

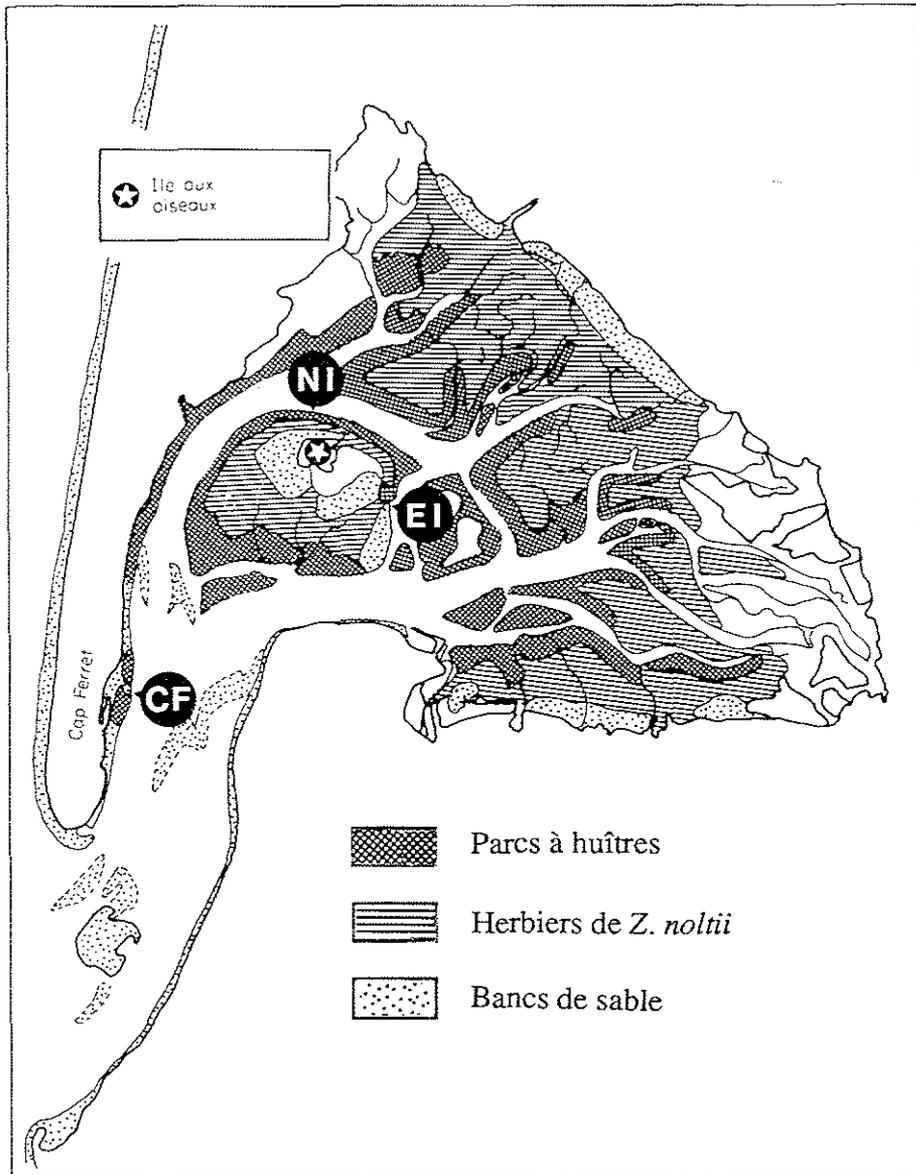


Figure 1: Localisation des stations de prélèvement.

ANNEXE III  
"ORIGINE ET EVOLUTION DE LA MATIERE ORGANIQUE  
A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT  
DE ZONES OSTREICOLES ET D'HERBIERS DE *Z. NOLTHI*  
DANS LE BASSIN D'ARCACHON"  
PRINCIPAUX RESULTATS

## 1. INTRODUCTION

En 1985-86, un projet financé par I.F.R.E.M.E.R. dans le cadre d'un G.I.S. (Ressources vivantes-Région Atlantique Sud-Vilaine) a réuni des biologistes et des chimistes aquitains sur le thème suivant: "Origine et évolution de la matière organique à l'interface eau-sédiment de zones ostréicoles et d'herbiers de *Z. nolthi* dans le Bassin d'Arcachon". Cette recherche a donné lieu à un compte-rendu scientifique (contrat 85/5080580) ainsi qu'à plusieurs publications et thèses qui sont citées à la fin de cette annexe.

Dans notre étude, il est souvent fait allusion aux données recueillies à cette occasion, qui permettent non seulement de préciser les résultats que nous avons obtenus au niveau des herbiers, mais également de les comparer avec ceux qui concernent d'autres types de milieux intertidaux du Bassin (bancs de sable, parc à huîtres).

Sans vouloir répéter le contenu de ces publications, nous rappelons ici les grandes lignes de la méthodologie employée, ainsi que les résultats cités dans notre texte.

## 2. SITES D'ETUDE.

En fonction de leur position par rapport au gradient hydrologique et hydrodynamique évoqué aux chapitres I et II, trois sites de prélèvement ont été retenus pour réaliser cette étude, chacune de ces zones comprenant deux ou trois stations (Fig. 1).

**-Cap-Ferret :** Cette zone est située à proximité de l'entrée de la Baie, au voisinage des influences océaniques. Deux stations y ont été étudiées: une plage sans végétation (CFS) et un parc à huîtres "en surélevé" (CFHu).

Les deux autres zones sont situées au milieu de la Baie, sur l'île aux Oiseaux.

**Tableau I : Variations saisonnières de la concentration des fractions organiques et minérales dans les eaux interstitielles (mg.l<sup>-1</sup>) et dans le sédiment (%).**

Février	Eaux interstitielles					Sédiment			
	COD (mg.l <sup>-1</sup> )	N Kjeldahl (mg.l <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	PO <sub>4</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	NH <sub>4</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	Humidité %	Carbone % sec	Azote % sec	C/N
EIS	29	33,1	3,03	0,39	0,59	41,3	2,02	0,12	16,8
EIHe	92	57	1,11	1,30	0,41	56,5	3,28	0,18	18,2
EIHu	28	33,1	5,81	0,09	0,72	22,6	1,11	0,06	18,5
NIHe	200	144,4	0,57	2,17	0,09	68,3	4,79	0,33	14,5
NIHu									
CFHu	68	49,6	1,61	0,2	0,63	23,4	0,51	0,01	10
CFS									

Avril	Eaux interstitielles					Sédiment			
	COD (mg.l <sup>-1</sup> )	N Kjeldahl (mg.l <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	PO <sub>4</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	NH <sub>4</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	Humidité %	Carbone % sec	Azote % sec	C/N
EIS	33	20	4,75	0,09	10,16	22,1	0,29	0,01	n.s.
EIHe	65	84,7	0,47	1,52	0,17	49,9	2,39	0,12	19,9
EIHu	43	65,4	0,31	0,29	0,32	56,1	2,29	0,12	19,1
NIHe	43	10	1,30	0,18	5,90	62,3	2,83	0,20	14,1
NIHu	48	42,3	0,26	0,75	0,26	67,3	2,83	0,20	14,2
CFHu	68	132	2,83	0,63	2,11	43,4	1,59	0,13	12,2
CFS	44	35,7	13,06	1,82	4,42	21,7	0,73	0,04	18,8

Juillet	Eaux interstitielles					Sédiment			
	COD (mg.l <sup>-1</sup> )	N Kjeldahl (mg.l <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	PO <sub>4</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	NH <sub>4</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	Humidité %	Carbone % sec	Azote % sec	C/N
EIS	73	72,80	21,8	3,31	0,34	21,94	0,22	0,01	22
EIHe	76	175,70	3,02	2,27	1,18	37,52	1,63	0,08	20,4
EIHu	62	58,10	0	4,08	0,25	69,11	3,58	0,26	13,8
NIHe	154	111,30	2,11	2,98	0,94	73,98	4,65	0,35	13,3
NIHu	68	82,95	1,50	3,20	1,95	65,96	3,28	0,24	13,7
CFHu	152	101,85	5,72	1,47	2,46	36,04	1,32	0,12	11
CFS	50	14,70	6,85	0,96	5,98	20,97	0,33	0,03	11

Novembre	Eaux interstitielles					Sédiment			
	COD (mg.l <sup>-1</sup> )	N Kjeldahl (mg.l <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	PO <sub>4</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	NH <sub>4</sub> (mg.l <sup>-1</sup> )	Humidité %	Carbone % sec	Azote % sec	C/N
EIS	5,4	33	2,68	0,25	8,9	21,25	0,26	0,02	13
EIHe	164	92,05	1,45	0,06	2,5	65,19	4,31	0,32	13,5
EIHu	24	60,2	0,99	0,58	2,3	73,09	2,74	0,19	14,4
NIHe	120	81,2	1,18	2,02	1,2	69,35	3,14	0,23	13,65
NIHu	66	96,95	0,72	3,16	1,2	72,17	3,84	0,31	12,4
CFHu	16	8,4	17,97	0,16	2,7	30,49	0,73	0,08	9,1
CFS	14	3,5	36,69	0	3,3	20,33	0,21	0,02	10,5

- **Est de l'île** : Ce site bénéficie de l'hydrodynamisme accentué du chenal qui le borde. Trois stations contiguës ont été échantillonnées: une plage sans végétation (EIS), un herbier de *Z. noltii* (EIHe) et un parc à huîtres dans lequel les mollusques sont élevés à même le sol (EIHu).

- **Nord de l'île** : Dans cette zone protégée, deux stations ont été étudiées: un herbier (NIHe) et un parc à huîtres (NIHu).

### 3. MATERIEL ET METHODES

Cette étude comprenait différents volets, propres à caractériser et à quantifier les paramètres biotiques et abiotiques de la zone intertidale. Les techniques de prélèvement et d'analyse utilisées par les différents chercheurs sont consignées dans les paragraphes suivants.

#### Techniques de prélèvement

Les stations ont été échantillonnées à basse-mer, aux quatre saisons de l'année 1985 (12 février, 23 avril, 21 juillet et 13 septembre).

##### - Interface eau-sédiment

Prélèvements de la couche superficielle du sédiment et de l'eau interstitielle sur une hauteur de 1 cm, effectués par raclage à l'aide d'une gouttière en matière plastique à fond plat, à marée basse.

##### - Sédiment jusqu'à 20 cm

Carottages effectués à l'aide de tubes plastiques (diamètre intérieur : 4,5 cm).

##### - Prélèvements biologiques

. **Microphytobenthos** : 4 prélèvements effectués au carottier de 3 cm de diamètre, sur une profondeur de 10 cm. Les carottes sont découpées en trois niveaux (0-1 cm, 1-3 cm, 3-10 cm). Dans chaque échantillon sont ajoutés quelques cm<sup>3</sup> d'une suspension de carbonate de magnésium destinés à empêcher l'acidification de la chlorophylle. De retour au laboratoire, les échantillons sont tamisés sur 500 µm pour éliminer les débris végétaux grossiers; cette opération est suivie d'une filtration sur Whatman GF/C. Les membranes sont alors congelées jusqu'au jour de l'extraction.

. **Méiobenthos** : Même technique que pour le microphytobenthos. Après fixation au formol à 10 %, les échantillons sont lavés sur un tamis de 63 µm. Les

**Tableau II** : Valeurs moyennes du pourcentage en pélites et de la concentration en pigments microphytobenthiques (chlorophylle a, phéopigments) ( $\mu\text{g.cm}^{-2}$ ) dans le sédiment.

Valeurs moyennes	Pélites %	Chlorophylle a ( $\mu\text{g.cm}^{-2}$ )	Phéopigments ( $\mu\text{g.cm}^{-2}$ )
EIS	4,60	9,37	2,55
EIHe	40,55	11,59	14,32
EIHu	34,70	12,95	25,36
NIHe	51,60	11,96	22,36
NIHu	50,9	17,35	30,22
CFHu	16,4	23,66	35,82
CFS	2,85	9,65	7,69

abondances des organismes sont déterminées après extraction des individus au Ludox TM, coloration au rose bengale et tri à la loupe binoculaire. Les biomasses sont estimées par pesées directes sur une microbalance.

. **Macrobenthos** : 4 prélèvements de 20 x 20 cm effectués sur une profondeur de 20 cm. Ils sont séparés en deux niveaux (0-2 cm, 2-20 cm). Après fixation, les prélèvements sont lavés sur tamis de 500 µm, les animaux dénombrés et pesés (poids sec et poids libre de cendres).

### Techniques d'analyses

- Sels nutritifs, selon les protocoles classiques de STRICKLAND et PARSONS (1972).

- Activité des systèmes transporteurs d'électrons (E.T.S.) selon le protocole décrit par RELEXANS et ETCHEBER (1985). Activité mesurée dans des conditions de vitesse maximale depuis des donneurs d'électrons fournis en excès (NADH et NADPH) jusqu'à un accepteur artificiel (INT) dont la réduction en INT-Formazan de couleur rouge est mesurée par spectrophotométrie.

La valeur nutritive de la fraction organique d'un sédiment ou de suspensions s'estime classiquement par l'évaluation de la somme Protéines + Glucides + Lipides contenus dans les échantillons.

- Protéines : Extraction selon la méthode de DAUMAS et dosage par le réactif de BRADFORD;

- Glucides : Méthode dérivée de celle de DUBOIS après extraction à l'eau bouillante;

- Lipides : Pesée du résidu sec obtenu après évaporation d'un extrait au méthanol-chloroforme selon la méthode de BLIGH et DYER.

- Pourcentage de pérites : Elimination des débris grossiers par tamisage sur 500 µm, puis séparation en deux fractions par tamisage sur 63 µm: évaluation du rapport pondéral des deux fractions après filtration sur Whatman GF/C et séchage à l'étuve.

- Azote organique : Dosage par la méthode de KJELDHAL après minéralisation par un acide fort.

- Carbone organique particulaire (> 0,45 µm) : méthode chimique d'oxydation par voie humide dérivée de celle de STRICKLAND et PARSONS (1972).

**Tableau III** : Valeurs moyennes de densité ( $n.10^3.m^{-2}$ ) et de biomasse ( $gPS.m^{-2}$ ) des Copépodes, Nématodes et de la méiofaune totale.

Valeurs moyennes	Copépodes		Nématodes			Méiofaune totale	
	Densité ( $10^{-3}.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )	Densité ( $10^{-3}.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )	Richesse spécifique	Densité ( $10^{-3}.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )
EIS	99	0,005	683	0,818	76	951	1,032
EIHe	150	0,030	6243	2,358	87	6599	2,978
EIHu	97	0,049	5588	3,454	50	5851	3,915
NIHe	281	0,030	7252	5,294		7586	6,009
NIHu	61	0,008	4028	2,192		4185	2,416
CFS	65	0,006	1227	1,253		1311	1,329
CFHu	87	0,009	2332	1,471		2512	1,664

- Carbone organique dissous : (< 0,45  $\mu\text{m}$ ) dosage sur appareil Kontron d'après une méthode dérivée de celle de MENZEL et VACCARO (1964).

- Chlorophylle a et phéopigments : Méthode spectrophotométrique de LORENZEN selon le protocole de PLANTE-CUNY (1974).

**Tableau IV** : Variations saisonnières et valeurs moyennes de densité ( $n.m^{-2}$ ) et de biomasse ( $gPS.m^{-2}$ ) de la macrofaune totale.

Février	Densité ( $n.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )
EIS	560	5,25
EIHe	57550	25,25
EIHu	5025	2,75
NIHe	60700	36,8
NIHu	3675	3,5
CFHu	5700	9
CFS	1387	29

Avril	Densité ( $n.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )
EIS	690	3,4
EIHe	67400	35
EIHu	14450	3,5
NIHe	58300	28,5
NIHu	18750	3,25
CFHu	1862,5	8,5
CFS	2060	41,5

Juillet	Densité ( $n.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )
EIS	78025	10,5
EIHe	111625	7,9
EIHu	15157,5	1,4
NIHe	57550	15
NIHu	25925	4
CFHu	1300	6,75
CFS	2058,2	134

Novembre	Densité ( $n.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )
EIS	40425	4
EIHe	35475	6,25
EIHu	11875	3,5
NIHe	46750	8,75
NIHu	5157,5	1,3
CFHu	2917,5	5,3
CFS	2242,5	7,1

Valeurs moyennes	Densité ( $n.m^{-2}$ )	Biomasse ( $g.m^{-2}$ )
EIS	29925	5,8
EIHe	68012,5	18,6
EIHu	116267	11,1
NIHe	55825	22,3
NIHu	13377	3
CFHu	2945	7,4
CFS	1937	52,9

#### 4. RESULTATS

Parmi l'ensemble de résultats récoltés au cours de cette étude, nous avons sélectionné ceux qui présentent une relation directe avec les thèmes abordés au cours de notre étude. Ces données sont consignées dans des tableaux au sein desquels sont rapportées, selon les cas, la totalité des valeurs saisonnières ou uniquement les valeurs moyennes annuelles. Ces tableaux concernent les caractéristiques chimiques des sédiments (Tableau I), le microphytobenthos (Tableau II), le méiobenthos (Tableau III) et le macrobenthos (Tableaux IV, V et VI). Les commentaires de ces résultats sont répartis dans le texte et ne font ici l'objet d'aucune discussion.

#### PUBLICATIONS ET THESES REALISEES A PARTIR DE CES DONNEES

**Castel J., Labourg P.J., Escaravage V., Auby I., Garcia M.E.** (1989). Influence of Seagrass Beds and Oysters Parks on the Abundance and Biomass Patterns of Meio- and Macrobenthos in Tidal Flats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **28**, 71-85.

**Escaravage V.** (1989). Implication et contrôle du méiobenthos dans les écosystèmes littoraux exploités (Bassin d'Arcachon). *Thèse Doctorat*, Université Bordeaux I, 149 pp.

**Escaravage V., Garcia M.E., Castel J.** (1989). The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathway in tidal flats (Arcachon Bay, France). Proc. 22nd Mar. Biol. Symp., Barcelona, August 1987. Topics in Marine Biology, Ros J.D. (ed). *Scient. Mar.*, **53** (2-3), 551-559.

**Garcia-Lanciego M.E.** (1990). Ecología de los nematodos libres marinos en ecosistemas litorales explotados (Bahía de Arcachon). *Tesis doctoral*, Universidad de Navarra, Pamplona, 204pp.

**Relexans J.C., Etcheber H., Castel J., Escaravage V., Auby I.** (1991). Biological potential and its dependance on sediment carbon quality in seagrass beds and oysters parks of tidal flats (Arcachon Bay, France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*. Sous presse.

**Tableau V : Variations saisonnières de la densité (n.m<sup>-2</sup>) au sein des différents embranchements, classes et ordres de la macrofaune.**

Février	CNI	NEM	POL	OLI	SIP	CHI	GAS	BIV	PYC	AMP	ISO	CUM	DEC	MYS	INS	OPH	HOL
EIS	1,3		300		1,3		21,3	54,7		175,7			4				
EIHe		25	13037,5	41400			275	325		125	112,5				2425		
EIHu		8,2	1267,5	3707,5			8,2	16,7									
NIHe		2	5800	51800			200	300		150	100		100		2150		
NIHu			1217,5	2407,5			50										
CFHu			3350	2175			8,2	16,7		58,2	16,5	8,2	8,2				
CFS	58,2		37,5	12,5			12,5			50	12,5			62,5			

Avril	CNI	NEM	POL	OLI	SIP	CHI	GAS	BIV	PYC	AMP	ISO	CUM	DEC	MYS	INS	OPH	HOL
EIS			527,5	28			5,3	70,7		53,2			1,3				
EIHe		158,2	13542,5	5242,5			132,5	257,5		16,7	400				432,5		
EIHu			2358,2	12017			25	41,7						8,2			
NIHe	12,5	50	10250	45575			167,5	287,5		275	37,5	50	12,5		75		
NIHu			775	17792			75	83,2		25							
CFHu	37,5		1262,5	425				50		12,5		37,5					
CFS		16,7	1632,5	166,7	8,2		8,2	91,7		57,5	41,7			8,2			16,5

Juillet	CNI	NEM	POL	OLI	SIP	CHI	GAS	BIV	PYC	AMP	ISO	CUM	DEC	MYS	INS	OPH	HOL
EIS			282,5	7,5			74725	3100	417		241,7			8,2			
EIHe	8,2		28400	13625			58500	10250			250		50		542,5		
EIHu			3825	8782,5			2258,5	325			8,2	8,2		8,2	16,7		
NIHe	16,8	8,2	2550	48725	8,2		950	542,5	25	100	200	25	16,7		3250		
NIHu	8,2		1400	23337			800	137		12,5	87,5	12,5			100		
CFHu	66,7		775	283,5				75		91,7			8,2				
CFS			1800	75	16,5		8,2	33,2		32,5	16,7	8,2				8,2	

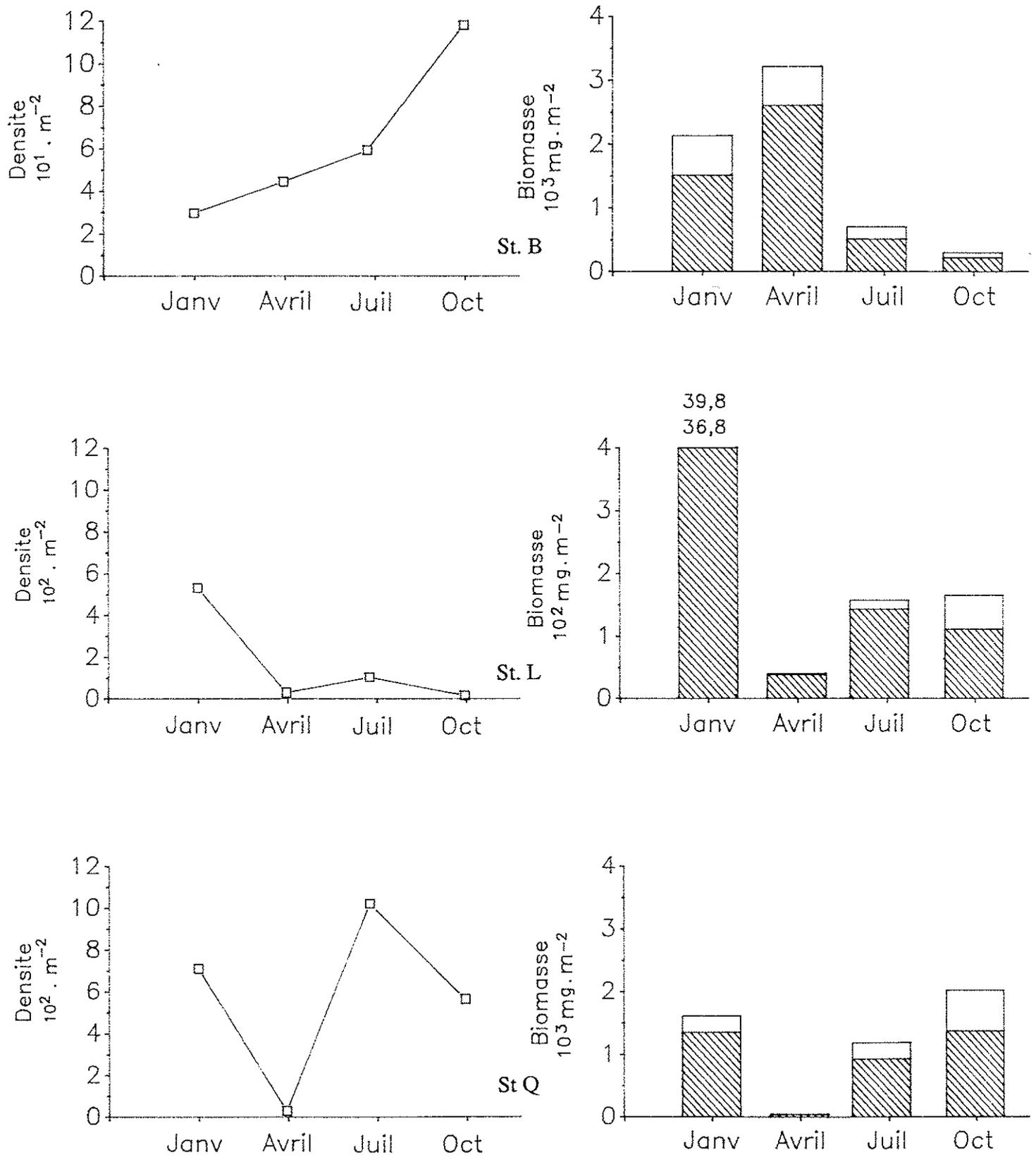
Novembre	CNI	NEM	POL	OLI	SIP	CHI	GAS	BIV	PYC	AMP	ISO	CUM	DEC	MYS	INS	OPH	HOL
EIS			667,5	41,7			38500	1033,2		100	75						
EIHe	8,2		7522,5	25207,5	108,2		1242,5	58,2		125	83,2	16,7	25		133,2		
EIHu	8,2		2533,2	8650	8,2		358,2	66,7		207,5	8,2	8,2	16,7				
NIHe	25	8,2	1942,5	42332	33,2		116,7	107,5		1300	158,2	33,2	8,2		667,5		
NIHu			750	3891,7			33,2	50		358,2	16,7	41,7				8,2	
CFHu	25		1916,7	766,7			8,2	191,7		25	8,2	8,2					
CFS			1708,2	50			16,7	141,7		175	75	75					

CNI= Cnidaires; NEM= Némertiens; POL= Annélides Polychètes; OLI= An. Oligochètes; SIP: An. Sipunculien; CHI= Mollusques Polyplacophores; GAS= Mol. Gastéropodes; BIV= Mol. Bivalves; Pyc= Pycnogonides; AMP= Crustacés Amphipodes; ISO= Crus. Isopodes; CUM= Crus. Cumacés; DEC= Crus. Décapodes; MYS= Crus. Mysidacés; INS= larves de Chironomides; OPH= Echinodermes Ophiurides; HOL= Ech. Holothurides.

**Tableau VI** : Densité (n.400 cm<sup>-2</sup>) des espèces récoltées en juillet et en novembre dans les herbiers et les parcs à huîtres de l'Ile aux Oiseaux.

	JUILLET				NOVEMBRE			
	NIHe	NIHu	EIHe	EIHu	NIHe	NIHu	EIHe	EIHu
<i>Cereus pedunculatus</i>	0,7	0,5	0,3		1			0,3
<i>Scolanthus callimorphus</i>	0,3							
<i>Phyllodoce mucosa</i>	0,3			0,3				
<i>Mysta picta</i>	0,7	0,5	29,3		2,3		0,3	
<i>Pilargis verrucosa</i>	0,3							
<i>Autolytus prolifer</i>					0,3			
<i>Perinereis cultrifera</i>			0,7					0,7
<i>Nereis diversicolor</i>			3		0,3			0,3
<i>Nephtys hombergii</i>	3,7	20		24,7	18,3	24,3		9,3
<i>Platynereis dumerilii</i>					1,7	0,3	1	0,3
<i>Glycera tridactyla</i>	25	2,5	2,7	1,3	4,3	1	6,3	2
<i>Eunice harassi</i>	0,3						0,3	
<i>Marphysa bellii</i>	1,3				1,3			
<i>Marphysa sanguinea</i>			0,7	0,3			3,7	
<i>Diopatra neapolitana</i>	0,3				0,7		7,3	
<i>Lumbrineris sp.</i>	2				2			1,3
<i>Scololepis fuliginosa</i>				0,7		2,3		
<i>Nerine cirratulus</i>	0,3							2
<i>Laonice cirrata</i>	0,3							
<i>Aonides oxycephala</i>	1				0,3	0,3		
<i>Spio filicornis</i>							1	2
<i>Pygospio elegans</i>	5,3	3	334,3	4,3	2,33	0,7	9,3	1,7
<i>Polydora ciliata</i>		1,5		0,3			0,7	0,3
<i>Pseudopolydora pulchra</i>							0,7	
<i>Prionospio malmgreni</i>					0,3		3	
<i>Audouinia tentaculata</i>			4,3	14,7	0,3		117	0,7
<i>Cirratulus cirratus</i>							0,7	
<i>Streblospio shrubsolii</i>			56	103			106,7	26,3
<i>Heteromastus filiformis</i>	34	1,5	32,7	1,67	35,3	0,7	27,3	2,7
<i>Capitella capitata</i>	56,7	3,5		2	1,67	1,3	10	54
<i>Chymentura chypeata</i>	19,3				0,3		5,3	0,3
<i>Owenia fusiformis</i>	0,3						1,3	
<i>Pectinaria koreni</i>							0,3	
<i>Ampharete acutifrons</i>	0,3							
<i>Mellinna palmata</i>	10,3		3	1	3,3		5,7	
<i>Sabella pavonina</i>	0,3						0,7	
<i>Fabricia sabella</i>	0,3					11,7		
<i>Sipunculus sp.</i>					1,3		4,3	0,3
<i>Tubificoides benedeni</i>	1952	934	545,7	382,3	1693,3	155,7	611	345,7
<i>Lineus ruber</i>	0,3				0,3			
<i>Bitium reticulatum</i>	7,3				0,7	0,3	0,3	0,7
<i>Hydrobia ulvae</i>	19	39,5	2037,3	90,3	4	0,7	55,3	10
<i>Rissoa labiosa</i>	4,3							0,3
<i>Nassarius reticulatus</i>	0,3	0,5						
<i>Haminea navicula</i>						0,3	0,3	
<i>Modiolus barbatus</i>	4,3		14,7					
<i>Loripes lacteus</i>	3,7	2	0,3	0,7	1	0,7		0,3
<i>Cerastoderma edule</i>	6	3	286,7	7,3	1,7	0,3		
<i>Abra ovata</i>	7,3	1,5	109,3	2	1,7	1	2	2
<i>Venerupis aurea</i>	1							
<i>Elysia viridis</i>							0,7	1
<i>Endeis spinosa</i>	1							
<i>Cyathura carinata</i>	0,66		6,3		1,3		1	
<i>Sphaeroma serratum</i>		0,5	3,3	0,3				
<i>Idotea chelipes</i>	11,3	3			3,7	0,7	1,3	0,3
<i>Cumacés</i>	1			0,3	1,3	2	0,7	0,3
<i>Melita palmata</i>					8,3			
<i>Gammarus locusta</i>		0,5			5,7	10,7	1,3	
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i>	3				37,7	3,7	3,3	8,3
<i>Corophium insidiosum</i>	1							
<i>Carcinus maenas</i>	0,3	0,3	2		1			1,3
<i>Chironomides (larves)</i>	103	4	21,7	1,3	27,7		5,33	
<i>Amphipholis squamata</i>						0,3		
Densité totale (n.400 cm <sup>-2</sup> )	2230	1037	4465	639	1870	219	1419	475
Richesse spécifique	42	19	21	20	34	20	34	28

ANNEXE IV



**Figure 1:** Variations numériques et pondérales des populations de *Cereus pedunculatus*.

ANNEXE IV  
ANALYSE FAUNISTIQUE  
DES PRINCIPALES ESPECES RECOLTEES  
DANS LES HERBIERS DE *Z. NOLTII*  
DU BASSIN D'ARCACHON

La liste complète des espèces récoltées dans les herbiers de *Z. noltii* dans le Bassin d'Arcachon est présentée à la fin de cette annexe.

**Cnidaires**

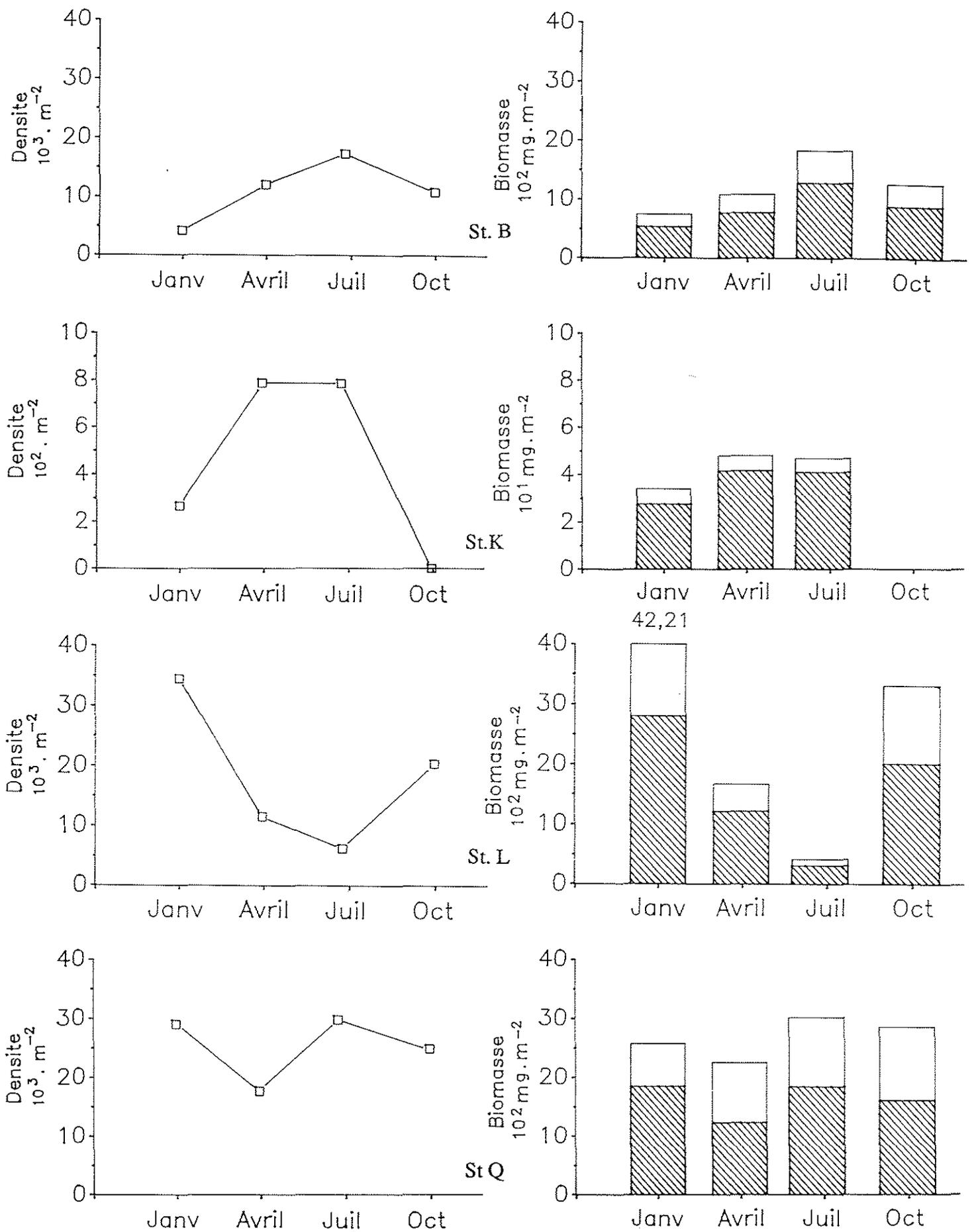
*Cereus pedunculatus*

Ce cnidaire vit fixé sur les substrats durs ou enfoncé dans le sable ou la vase au niveau de laquelle elle constitue des populations parfois très abondantes: 770 individus.m<sup>-2</sup> (SPOONER et MOORE, 1940). Considérée par TRUE-SCHLENZ (1965) comme une espèce caractéristique des herbiers de *Z. noltii*, elle a été régulièrement récoltée par AMANIEU (1967) dans les herbiers du Bassin. Dans nos prélèvements (Fig. 1), cette espèce présente des densités maximales en été, à la station Q (environ 100 ind.m<sup>-2</sup>).

**Oligochètes**

*Tubificoides benedeni*

Cette espèce euryhaline et bactériophage est largement distribuée sur les côtes de l'Europe boréale. Elle fait fréquemment partie des espèces dominantes des vasières littorales et estuariennes. *Tubificoides benedeni* est capable de s'enfoncer dans le sédiment et d'y supporter de longues périodes d'anoxie (BIRTWELL, 1972). Cette adaptation permet à *T. benedeni* de résister à la prédation qui s'exerce, notamment pendant l'été, sur les populations d'Annélides (REISE, 1978). Les juvéniles sont toutefois moins résistants que les adultes au manque d'oxygène; d'autre part, il leur est difficile de s'enfoncer dans les couches profondes du sédiment compacté. Pour ces raisons, d'après HUNTER et ARTHUR (1978), les petits individus colonisent principalement les couches superficielles du substrat, desquelles ils sont plus facilement exportés par les courants, ou consommés par les prédateurs épibenthiques.



**Figure 2:** Variations numériques et pondérales des populations de *Tubificoides benedeni*

Dans les réservoirs à poissons méso-polyhalins de la côte orientale du Bassin, *T.benedeni* est présent seulement à proximité des écluses. On ne le rencontre jamais dans les zones peu profondes où il est remplacé par *T.pseudogaster* (THIMEL et LABOURG, 1987).

Dans le bas-estuaire de la Tamise, HUNTER et ARTHUR observent une gradation des densités de cette espèce selon le pourcentage en éléments fins contenus dans le sédiment (142.000 ind.m<sup>-2</sup> dans les vases, apparition estivale sporadique dans les sables).

L'étude des populations d'Oligochètes des vasières de l'estuaire de la Gironde (BACHELET, 1987) ne permet pas de mettre en évidence un rapport entre les caractéristiques du sédiment et les densités de ces organismes, celles-ci étant en revanche corrélées positivement avec l'élévation de la station dans l'étage intertidal ( $r = 0,68$ ,  $p < 0,05$ ).

En ce qui concerne les populations des herbiers de la Baie, le même type de tendance est observé si l'on ne considère que les stations B, L et Q (Fig. 2). Les faibles densités de *T. benedeni* observées à la station K sont sans doute à mettre en relation avec le déficit en pélites dans son sédiment, alors que ce facteur n'explique pas les différences de densité entre les trois autres stations. Les résultats obtenus au cours des prélèvements du GIS (annexe III) font toutefois apparaître, pour cette espèce, des différences d'abondance indépendantes de l'altitude des stations, les parcs à huîtres et les herbiers échantillonnés se trouvant approximativement au même niveau tidal (voir annexe III). On observe en effet, malgré le parallélisme de l'évolution saisonnière des densités (Figure 39, chapitre V), des populations d'Oligochètes beaucoup plus abondantes au niveau de la végétation, quelle que soit la période de l'année.

D'autre part, les densités mesurées au Nord de l'Ile aux Oiseaux sont en moyenne plus élevées qu'à l'Est de l'Ile. La différence observée entre ces deux sites pourrait, d'un point de vue trophique, être expliquée par les teneurs en pélites et en C.O.P. plus élevées au Nord de l'Ile (Tableau I, annexe III).

Toutefois, il est nécessaire de remarquer que les densités sont similaires dans les deux sites d'échantillonnage jusqu'au printemps. Or, comme nous l'évoquons au chapitre I, la composition et la structure sédimentaires sont le résultat de l'hydrodynamisme qui s'exerce sur une zone. Les stations EI sont situées sur un axe hydraulique principal alors que le chenal qui borde les stations NI est soumis à de faibles courants de marée.

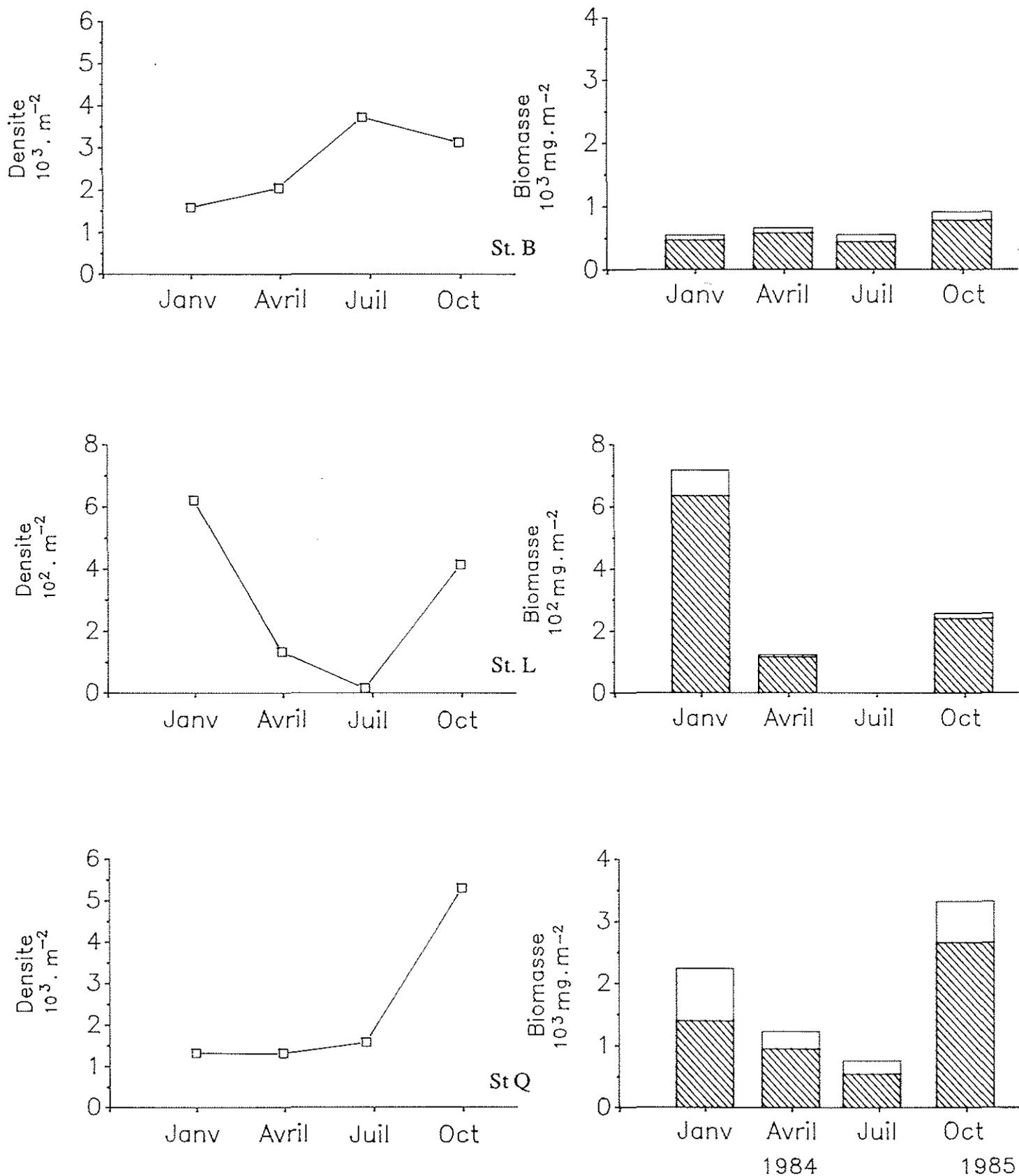


Figure 3: Variations numériques et pondérales des populations d'*Heteromastus filiformis*.

Si les juvéniles sont produits entre le printemps et l'été, comme HUNTER et ARTHUR (1978) l'ont montré dans l'estuaire de la Tamise, il est possible qu'ils soient en partie entraînés par les courants importants qui transitent à l'Est de l'Ile. Ces mécanismes permettraient d'interpréter la chute brutale des densités dans ces stations, alors qu'elles augmentent au Nord de l'Ile. D'autre part, la structure du sédiment peut permettre d'expliquer pourquoi la population de la station L ne montre pas, comme celles des autres herbiers, de maximum estival. En effet, sous la couche de pélites, le substrat de cet herbier est composé de sable compacté par l'argile. Ce matériau rend sans doute difficile l'enfouissement des juvéniles, tandis que les sédiments des autres stations, qu'il s'agisse de vase ou de sable vaseux, sont beaucoup plus meubles.

Pour cette raison, les juvéniles seraient ici plus exposés à la prédation épibenthique, et ceci d'autant plus que les prédateurs (*Carcinus maenas*, *Pomatoschistus spp.*) sont particulièrement abondants dans cet herbier.

L'intervention du facteur hydrodynamique sur le transport des juvéniles de *T. benedeni* et la variabilité des phénomènes de prédation qui s'exercent sur les populations pourraient expliquer que cette espèce ne montre généralement pas de fluctuations saisonnières très nettes et que les pics d'abondance mesurés à différentes stations ne coïncident pas (KENDALL, 1979; BACHELET, 1987).

### **Annélides polychètes sédentaires**

#### *Heteromastus filiformis*

Ce Capitellidae, présent dans toutes les stations, domine généralement le groupe des polychètes sédentaires, avec *Melinna palmata*.

Cette espèce est, d'un point de vue métabolique, adaptée à l'anaérobiose, ce qui lui permet de coloniser la couche réduite du sédiment en se nourrissant du dépôt de surface.

Dans le Bassin d'Arcachon, *Heteromastus filiformis* est signalé par BOISSEAU (1962) comme "très abondant dans les sables vaseux". Toutefois, CRABOS (1988) observe pour cette espèce une densité maximale de 28 ind.m<sup>-2</sup> dans ce type de substrats lors de prélèvements hivernaux. D'après JACOBS *et al.* (1982, 1983), cette espèce atteint des densités de 184 ind.m<sup>-2</sup> dans les herbiers de *Z. noltii* de Roscoff, et de 100 à 1000 ind.m<sup>-2</sup> dans ceux de la Krabbenkreek.

Les fortes abondances mesurées dans les herbiers de la Baie sont assez proches de celles qu'observe BACHELET (1987) dans les estrans vaseux de l'estuaire de la Gironde.

Les densités moyennes les plus élevées atteignent 2619 ind.m<sup>-2</sup> à la station B et 2373 ind.m<sup>-2</sup> à la station Q.

La similarité de ces valeurs semble indiquer que l'installation et le développement de cette espèce ne sont pas directement conditionnés par la granulométrie du sédiment.

D'après CAZAUX (1970), les larves planctoniques de cette espèce sont pêchées de février à septembre dans le Bassin d'Arcachon, avec un maximum en juin et se sédentarisent à l'âge d'un mois.

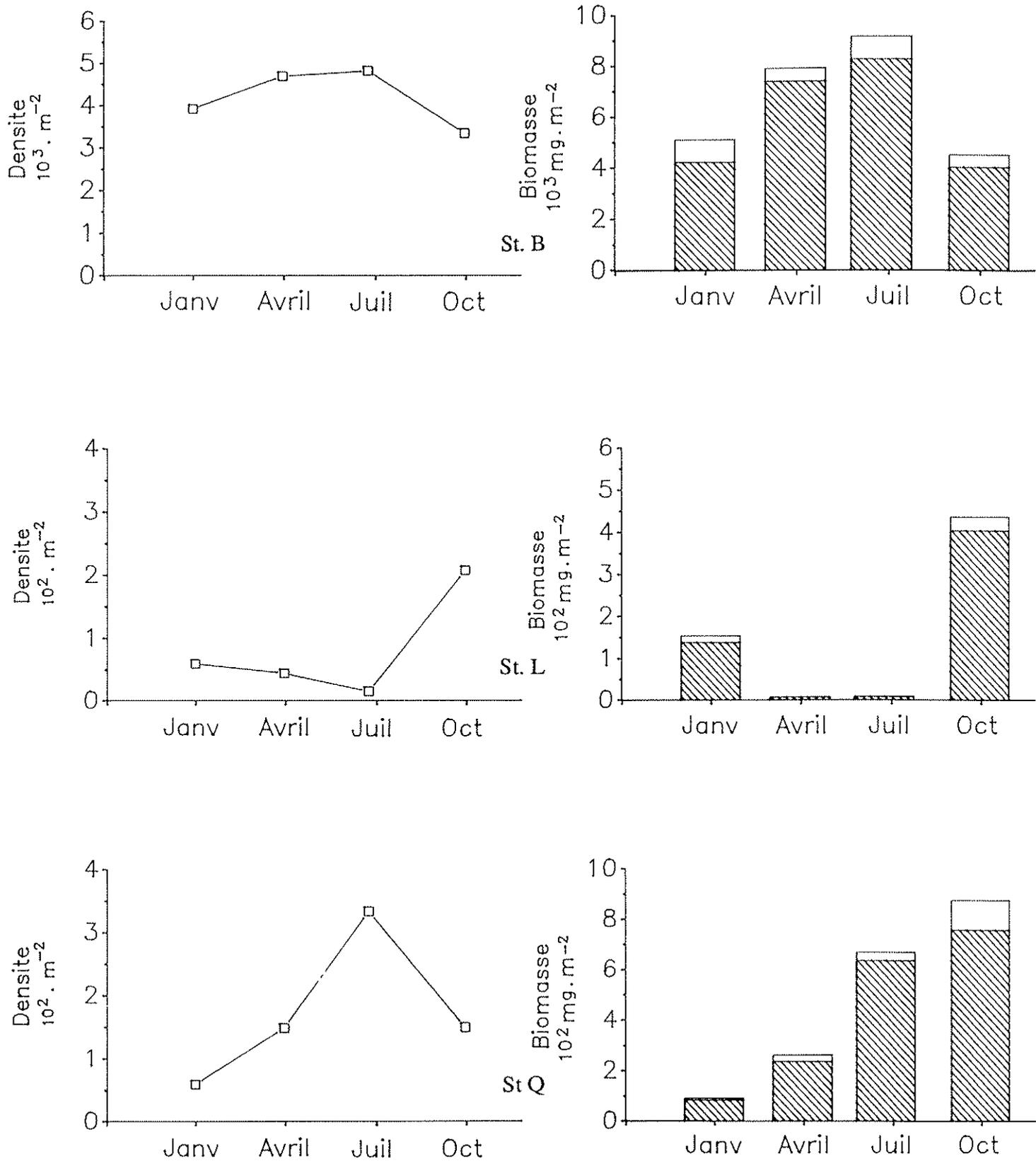
Dans nos prélèvements, comme cela apparaît sur la figure 3, les abondances s'élèvent à partir de l'été (station B) ou de l'automne (stations L et Q). Dans tous les cas, les biomasses moyennes individuelles diminuent faiblement de l'hiver au printemps puis de façon importante jusqu'à l'été, indiquant effectivement un recrutement estival dans les herbiers. Comme cela apparaît dans le tableau VI de l'annexe III, les densités d'*H. filiformis* sont systématiquement plus élevées dans les herbiers que dans les parcs à huîtres.

#### *Capitella capitata*

Il est à remarquer que *Capitella capitata* n'a été observée qu'à une seule saison à la station L (30 ind.m<sup>-2</sup>), alors que cette espèce apparaît en densités importantes dans l'herbier de la Krabbenkreek (JACOBS, 1983).

Souvent considérée comme une espèce indicatrice de pollution (REISH, 1957), ce dépositore de subsurface semble en fait préférer les sables riches en matière organique aux vases pures, comme WOLFF (1973) l'avait déjà observé. Ainsi, cette espèce montre des densités plus élevées dans le parc à huîtres EIHu (1358 ind.m<sup>-2</sup> en automne) qu'à la station NIHu, dont le sédiment est plus envasé et plus riche en matière organique (Tableaux I et II, annexe III).

Comme *T. benedeni*, cette espèce est bien représentée dans les zones vivifiées des Réservoirs à poissons de Certes (LABOURG, 1980).



**Figure 4:** Variations numériques et pondérales des populations de *Melinna palmata*.

### *Melinna palmata*

*Melinna palmata* appartient, ainsi que les deux espèces suivantes, à la famille des Ampharetidae, constituée d'espèces tubicoles qui font partie du groupe trophique des déposivores de surface. Ces animaux exploitent le film superficiel chargé en débris organiques ainsi que les féces et les pseudo-féces produits par leurs propres populations. Au sein de cette famille, *M. palmata* montre les densités moyennes les plus élevées dans les herbiers échantillonnés au cours de cette étude.

Dans le Golfe du Morbihan, cette espèce fait partie du peuplement de base des vasières (au maximum 192 ind.m<sup>-2</sup>) (DENIS, 1978); dans l'infralittoral, des densités atteignant 6000 ind.m<sup>-2</sup> sont rapportées par GLEMAREC (1964).

Cette espèce est absente du peuplement de l'herbier sableux de la Krabbenkreek (JACOBS, 1982 *et al.*); en revanche, à Roscoff, cet auteur l'observe dans un herbier sablo-vaseux situé au niveau des basses mers de mortes eaux (341 ind.m<sup>-2</sup>).

Dans le Bassin d'Arcachon, *Melinna palmata* occupe différents types de milieux : chenaux envasés (BOUCHET, 1962), herbiers de *Zostera marina* (BOISSEAU, 1962). En zone intertidale, l'herbier de *Z. noltii* semble constituer son habitat presque exclusif. En effet, elle n'a pas été récoltée dans les parcs à huîtres et n'apparaît qu'en faible densité (1 à 2 ind.m<sup>-2</sup>) dans les sables vaseux intertidaux échantillonnés par CRABOS (1988).

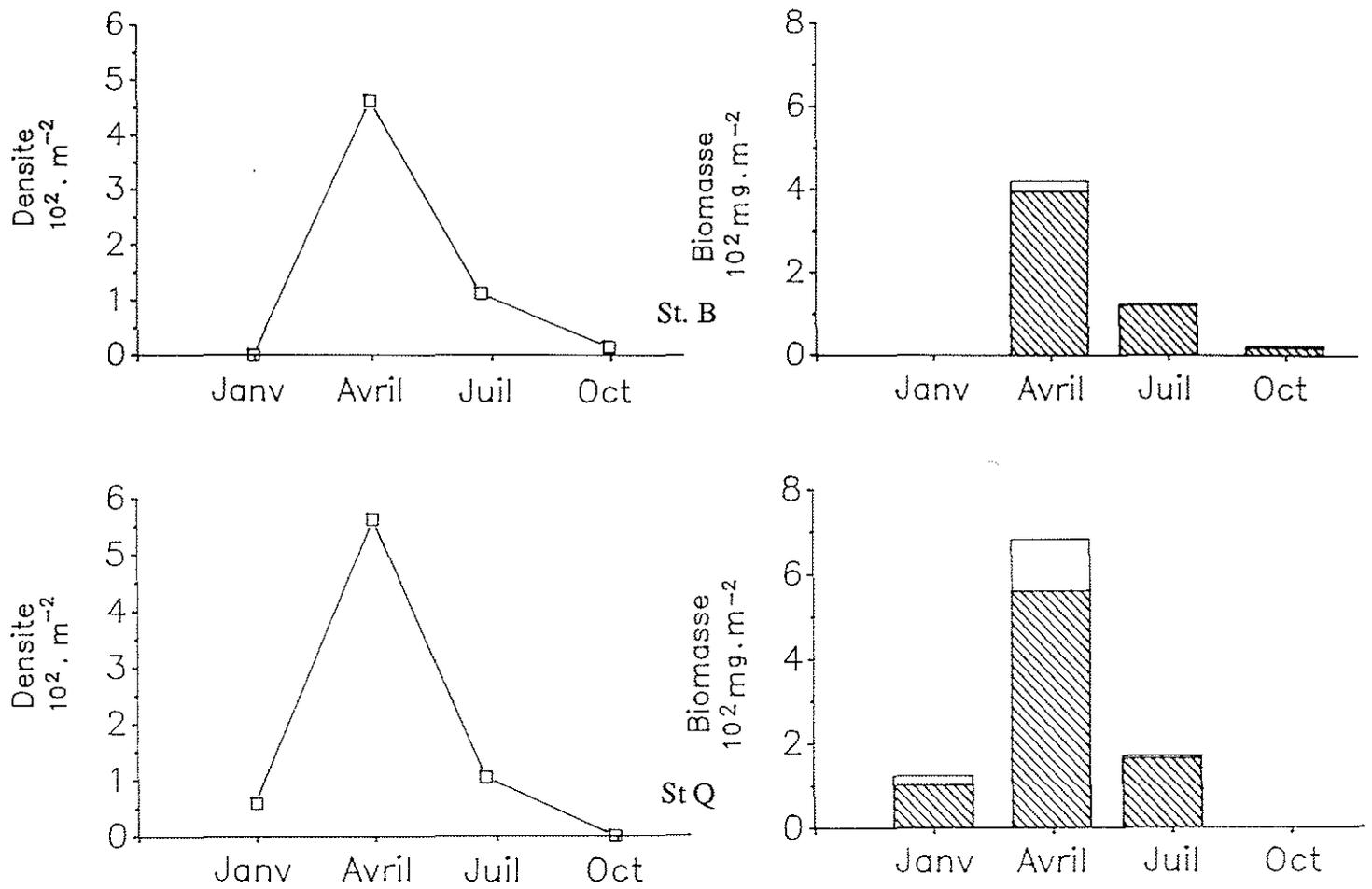
Son abondance moyenne est maximale à la station B (4181 ind.m<sup>-2</sup>) qui présente à la fois le sédiment le plus vaseux, l'altitude la plus basse et la biomasse d'organes souterrains de zostères la plus faible. Les stations L et Q montrent des densités plus réduites (respectivement 81 et 171 ind.m<sup>-2</sup>) (Fig. 4). Cette espèce est absente de la station K.

Selon les herbiers, les densités les plus élevées sont observées en été ou en automne.

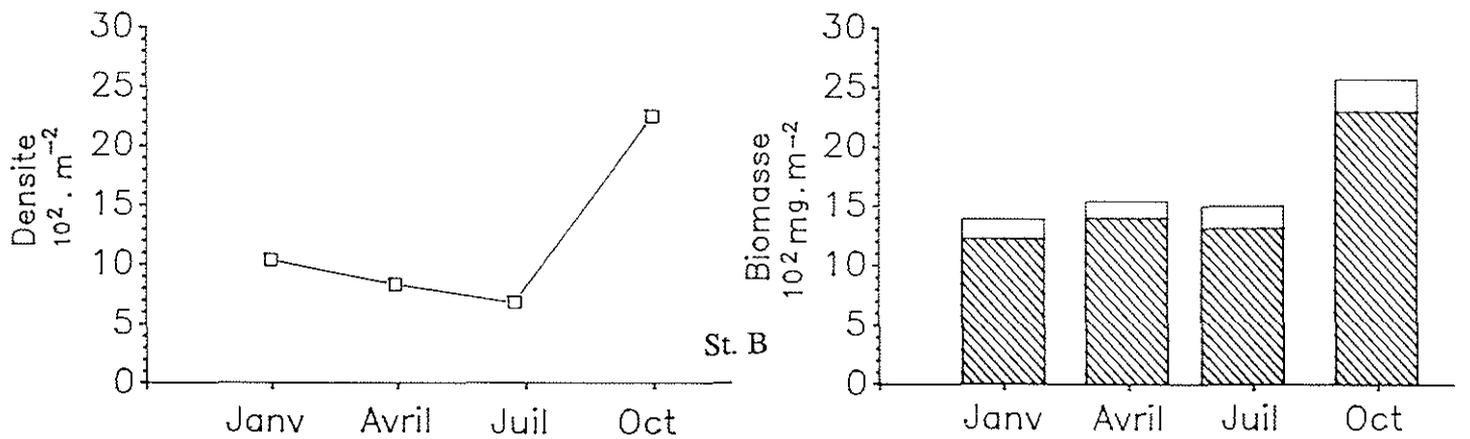
### *Ampharete acutifrons*

Cette Annélide est généralement associée à *Melinna palmata*, comme l'observent JACOBS *et al.*(1982) à Roscoff et SPOONER et MOORE (1940) dans différents estuaires anglais.

*Ampharete acutifrons* n'apparaît ici que dans les herbiers B et Q, avec des densités respectives de 190,9 et 146,5 ind.m<sup>-2</sup>, dans lesquels les populations évoluent selon le



**Figure 5:** Variations numériques et pondérales des populations d'*Ampharete acutifrons*.



**Figure 6:** Variations numériques et pondérales des populations d'*Amage adspersa*.

même cycle saisonnier (Fig. 5). SPOONER et MOORE (1940) observent pour cette espèce le même type de développement annuel.

#### *Amage adpersa*

D'après FAUVEL (1927), cette espèce est récoltée dans les dragages côtiers effectués "sur des fonds vaseux ou détritiques". Elle n'apparaît dans aucun des milieux intertidaux auxquels il est fait allusion dans les paragraphes précédents et n'est signalée dans le Bassin d'Arcachon que dans les réservoirs à poissons, à proximité des écluses (BACHELET *et al.*, 1980).

*Amage adpersa* a été récoltée à la station B en densité importante (1198 ind.m<sup>-2</sup>) ainsi qu'à la station Q, dans laquelle sa population est beaucoup plus réduite (55 ind.m<sup>-2</sup>) (FIG. 6). Cette espèce n'a pas été observée dans les parcs à huîtres.

#### **Autres polychètes sédentaires**

La station B présente le plus grand nombre d'espèces de polychètes sédentaires.

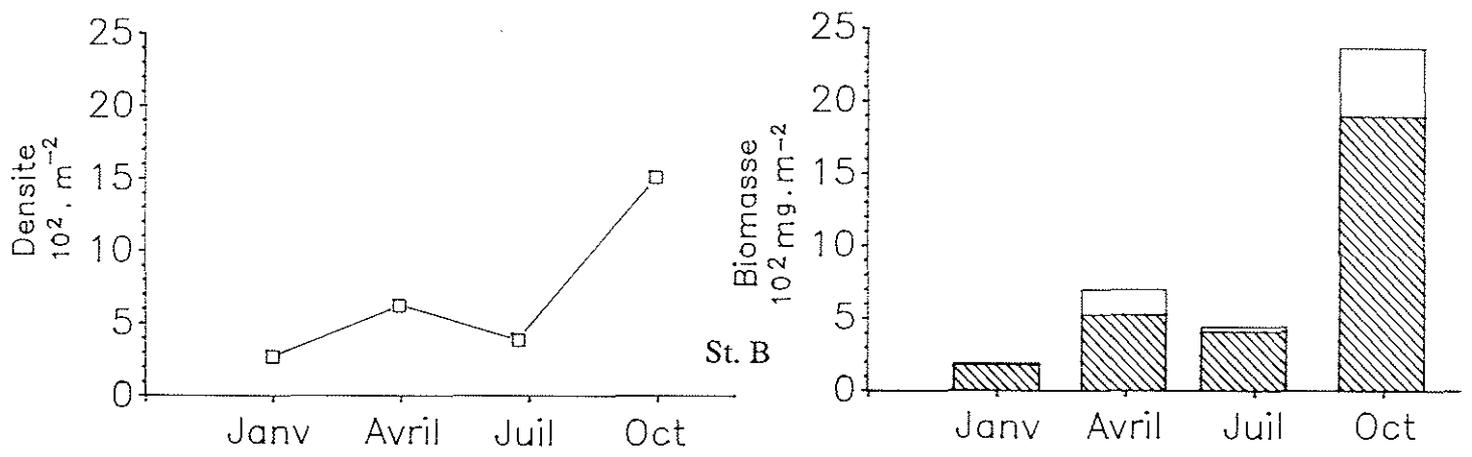
On y rencontre notamment *Lanice conchilega* (40,7 ind.m<sup>-2</sup> en moyenne) espèce citée par BOISSEAU (1962) comme étant abondante dans le Bassin d'Arcachon, principalement dans les tares perforées. D'après CAZAUX (1970), les larves de cette espèce sont abondantes dans les eaux néritiques externes en mars et en juillet.

SPOONER et MOORE (1940) n'ont récolté cette espèce que dans les stations très basses dans le littoral et contenant une abondance de coquilles mortes. Ces deux caractéristiques s'appliquent à la station B.

Cet herbier se distingue également des autres stations par la présence de différentes espèces de Spionidae. Cette famille, comme les Ampharetidae, est composée de déposivores de surface.

*Aonides paucibranchiata* est récolté à chaque saison à la station B (Fig. 7) (en moyenne 696 ind.m<sup>-2</sup>), tandis que cette espèce n'apparaît qu'en automne dans les autres stations, en densité très faible (14,8 ind.m<sup>-2</sup>). Les larves de cette Annélide sont généralement plus précoces et moins abondantes dans le plancton que celles de l'espèce *Aonides oxycephala* dont des individus adultes ont été récoltés par CRABOS (1988) dans les sables vaseux de la Baie et par JACOBS *et al.* (1982) dans les herbiers de *Zostera marina* de Roscoff.

*Prionospio malmgreni* est signalée par BOISSEAU (1962) comme une Annélide abondante dans les sables vaseux. Au banc d'Arguin, à l'entrée du Bassin d'Arcachon,



**Figure 7:** Variations numériques et pondérales des populations d'*Aonides paucibranchiata*.

CRABOS (1988) observe pour cette espèce une densité de 109 ind.m<sup>-2</sup>. *P. malmgreni* apparaît dans les prélèvements d'automne à la station B (1510 ind.m<sup>-2</sup>) ainsi que dans l'herbier EI (75 ind.m<sup>-2</sup>).

C'est également à cette saison que l'on observe *Pygospio elegans* à la station B (488,4 ind.m<sup>-2</sup>). D'après CAZAUX (1970), les larves de cette espèce sont limitées aux zones les plus internes de la Baie et se développent entre la fin de l'hiver et le printemps. Le stade de vie pélagique de *P. elegans* est par ailleurs assez court (environ 3 semaines). Dans l'estuaire de la Gironde, cette espèce annuelle montre deux pics de densité, l'un printanier et l'autre estival, la mortalité ramenant ensuite la population à un niveau presque nul (BACHELET, 1987).

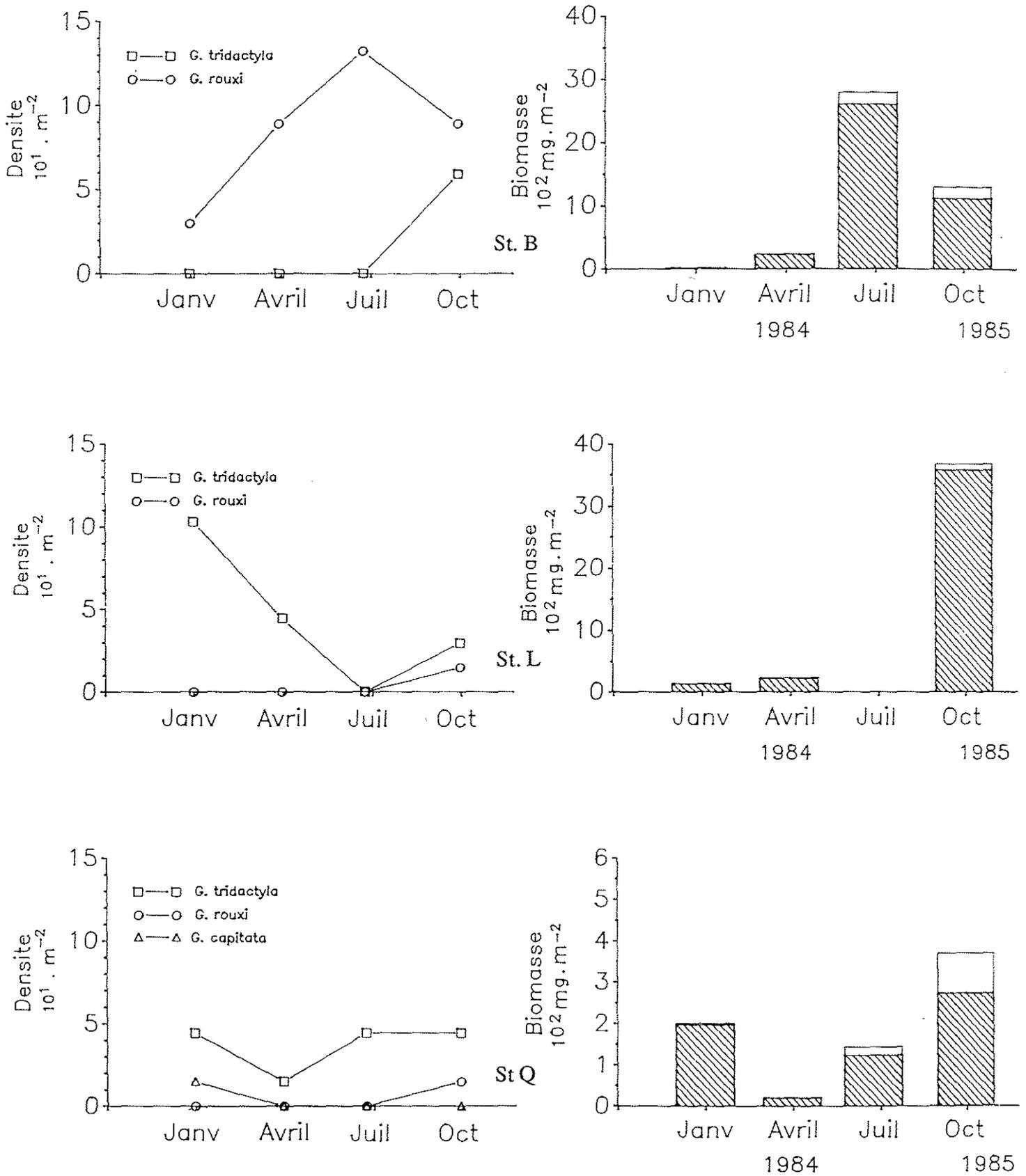
Dans les stations NIHe et EIHe, on observe également une forte diminution des abondances de *P. elegans* de l'été à l'automne (Tableau VI, annexe III). D'autre part, les densités mesurées dans les herbiers sont systématiquement plus élevées que dans les parcs à huîtres qui leur sont attenants.

Les prélèvements dans les stations EIHe et EIHu ont également révélé la présence d'un Cirratulidae (*Audouinia tentaculata*) et d'un Spionidae (*Streblospio shrubsolii*), espèces absentes des stations du nord de l'île.

*Audouinia tentaculata* présente des densités maximales de 367 ind.m<sup>-2</sup> dans le parc à huîtres et de 1000 ind.m<sup>-2</sup> dans l'herbier. Dans le Golfe du Morbihan, l'étage infralittoral supérieur exondable est caractérisé par l'abondance de cette espèce qui atteint des densités moyennes de 434 ind.m<sup>-2</sup> (DENIS, 1978).

*Streblospio shrubsolii* est, d'après BACHELET (1979), l'une des composantes les plus constantes et abondantes (densités supérieures à 100.000 ind.m<sup>-2</sup>) du peuplement d'une vasière de l'Estuaire de la Gironde. Signalée par LUBET (1956) et AMANIEU (1967) dans les marais salés de la région d'Arès, retrouvée en abondance dans les Réservoirs à poissons de Certes (CAZAUX et LABOURG, 1973), cette espèce a été récoltée par BOISSEAU (1962) dans les chenaux les plus orientaux du Bassin d'Arcachon. Dans les stations de l'Est de l'île aux Oiseaux, elle atteint des maxima relativement limités (2575 ind.m<sup>-2</sup> dans le parc à huîtres, 2267 ind.m<sup>-2</sup> dans l'herbier). Cette espèce a également été observée à la station Q (maximum printanier de 533 ind.m<sup>-2</sup>), alors qu'elle était absente des sédiments très envasés (stations B et L).

Dans les stations L et Q, on observe également le petit Sabellidae *Manayunkia aestuarina*. D'une façon générale, cette Annélide est considérée comme caractéristique des eaux saumâtres (EKMAN, 1953) et des sédiments vaseux. Toutefois, elle a



**Figure 8:** Variations numériques et pondérales des populations de *Glycera* sp..

également été signalée dans le milieu marin (HARRIS, 1970) et peut, d'après KENDALL (1979), intégrer des grains de sable dans son tube.

Il faut également signaler la présence, exclusivement à la station K, de *Scoloplos armiger* qui présente une densité maximale de 74 ind.m<sup>-2</sup>. D'après SPOONER et MOORE (1940), cette espèce est limitée aux niveaux les plus hauts des herbiers de zostères des estuaires anglais, dans une zone où les polychètes sont peu abondants. De même, dans un herbier de la Krabbenkreek dont le sédiment contient peu d'éléments fins, *S. armiger* est la polychète dominante (JACOBS *et al.*, 1983). Dans cet herbier, comme à la station K, le peuplement est dominé par *Hydrobia ulvae* et *Tubificoides benedeni*.

### Annélides polychètes errantes

#### *Glycera* sp.

Trois espèces du genre *Glycera* ont été récoltées dans les herbiers : *G. tridactyla* et *G. rouxii*, toutes deux carnivores, ainsi que *G. capitata*, espèce dépositivore qui n'est apparue qu'à la station Q, en automne.

Les deux premières espèces sont cosmopolites; d'après O'CONNOR (1987), elles se répartissent à des latitudes très variées sur les côtes de l'Atlantique et en Méditerranée. Toutefois, elles n'apparaissent pas dans les herbiers et vasières précédemment citées.

Dans le Bassin, *Glycera tridactyla* est régulièrement récoltée dans différents milieux : fonds des chenaux riches en sablons (BOUCHET, 1962), sables vaseux (BOISSEAU, 1962) dans lesquels cette espèce atteint des densités de 2 à 65 ind.m<sup>-2</sup> (CRABOS, 1988), parcs à huîtres (au maximum 62 ind.m<sup>-2</sup>).

Dans les herbiers L et Q, ces densités maximales s'élèvent respectivement à 103 et 44,4 ind.m<sup>-2</sup>. A la station B, cette espèce n'apparaît qu'en automne (59 ind.m<sup>-2</sup>); elle est remplacée par *Glycera rouxi*, espèce qui colonise les niveaux bathymétriques plus bas que la précédente (BOISSEAU, 1962; O'CONNOR, 1987) (Fig. 8).

LUBET (1953) observe dans le plancton de grandes quantités de larves de *Glycera* sp. entre avril et juin. La ponte de *G. tridactyla* est, d'après CAZAUX (1970) déclenchée par l'élévation de la température de l'eau au dessus de 10,5°C, la larve ne devenant benthique qu'après deux mois de vie pélagique.

Dans les herbiers de la baie, les densités évoluent selon des cycles différents, proches de ceux observés pour l'Oligochète *T. benedeni*.

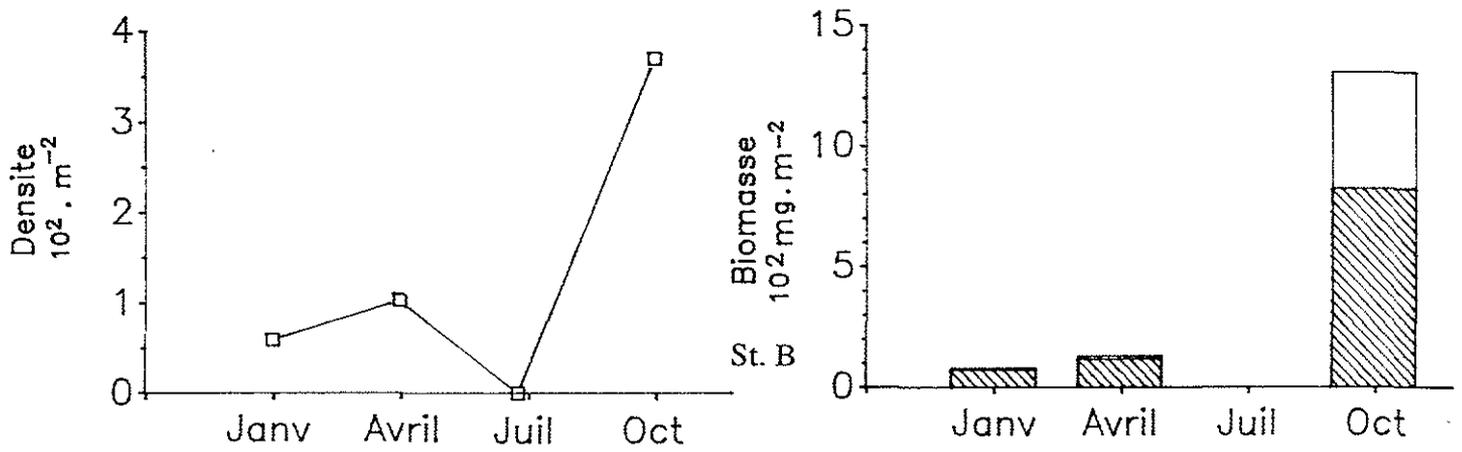


Figure 9: Variations numériques et pondérales des populations de *Pilargis verrucosa*.

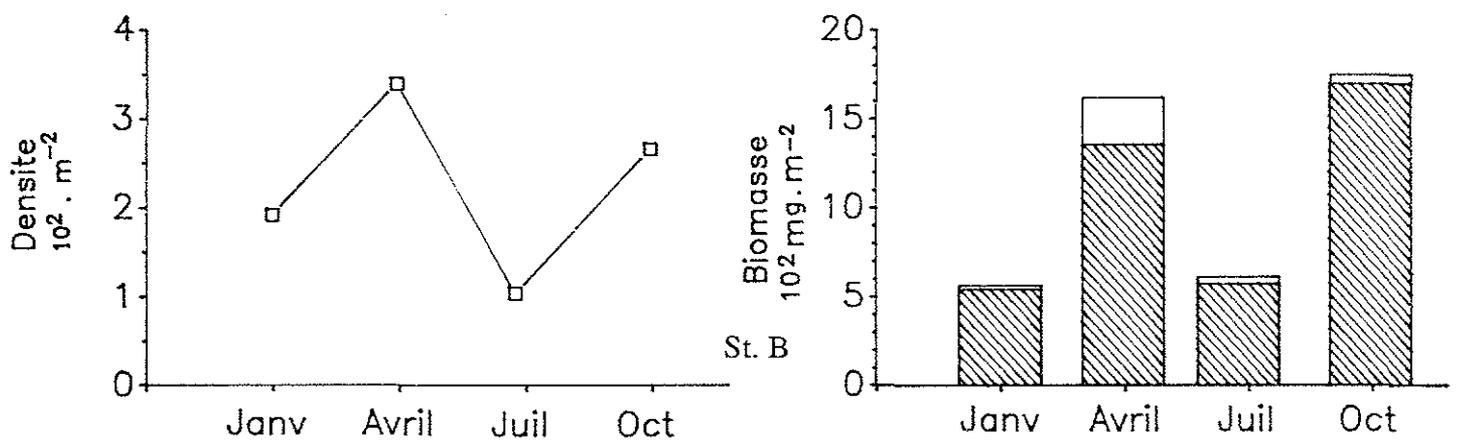


Figure 10: Variations numériques et pondérales des populations de *Lumbrineris impatiens*.

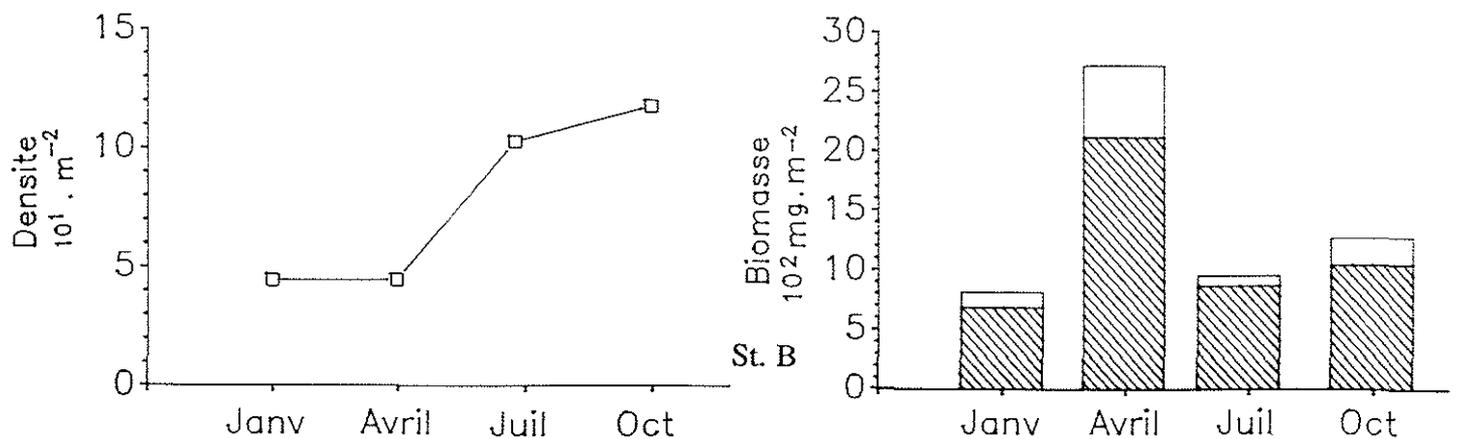


Figure 11: Variations numériques et pondérales des populations de *Nephtys hombergii*.

*Pilargis verrucosa*

Ce petit Hesionidae n'a été récolté qu'à la station B (Fig. 9). Il n'apparaît pas dans les peuplements des herbiers cités dans la littérature.

*Lumbrineris impatiens*

Ce Lumbrineridae, très répandu dans le Bassin d'Arcachon (BOISSEAU, 1962, AMANIEU, 1967), n'a cependant pas été récolté dans les parcs à huîtres, ni dans les herbiers les plus élevés sur le littoral (L et K). Il semble que cette espèce présente des densités maximales dans les herbiers les plus envasés (stations B (Fig. 10) et NIHe), notamment au printemps : respectivement 340 et 425 individus.m<sup>-2</sup>.

*Nephtys hombergii*

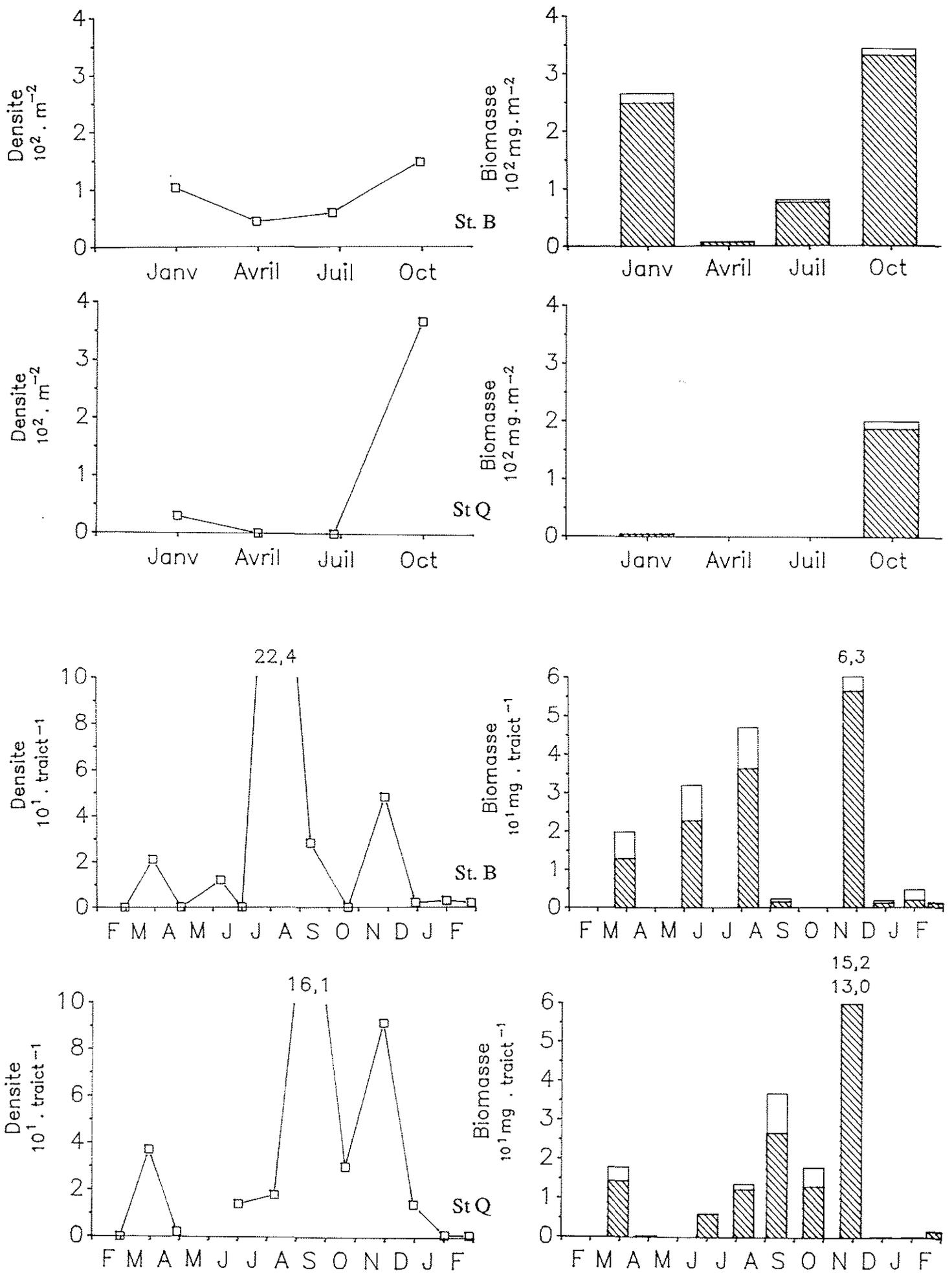
Cette Annélide, préférentiellement carnivore, colonise les sables plus ou moins envasés des étage intertidaux ou sous-tidaux. *N. hombergii* est résistante à l'anoxie (FALLESEN et JORGENSEN, 1986) et euryhaline. Ces capacités lui permettent de se développer dans les estrans vaseux estuariens, atteignant des densités de 180 ind.m<sup>-2</sup> dans un estuaire de Cornouailles (WARWICK et PRICE, 1975).

Dans le Bassin d'Arcachon, cette espèce est largement distribuée : chenaux (BOUCHET, 1968), plages sablo-vaseuses (BOISSEAU, 1962; CRABOS, 1988), où elle présente des densités maximales de 56 ind.m<sup>-2</sup> (MATHIVAT-LALLIER, 1989).

*N. hombergii* n'apparaît pas dans les herbiers néerlandais; en revanche DENIS (1978), dans le Golfe du Morbihan, fait état pour cette espèce de densités comprises entre 200 et 300 ind.m<sup>-2</sup>, avec un maximum de 568 ind.m<sup>-2</sup> dans un sous-peuplement à *Hydrobia ulvae*.

Dans les vasières du Verdon, BACHELET (1987) a mis en évidence une corrélation négative entre l'altitude des stations et les densités de *N. hombergii*. Une telle relation ne semble pas régir la distribution de cette espèce dans les herbiers de la Baie. Elle n'a en effet été récoltée que dans les stations K, NI et EI, élevées dans l'étage intertidal, alors qu'elle était absente des herbiers B et Q. Cette Annélide est l'une des seules espèces dont les densités sont plus élevées dans les parcs à huîtres que dans les herbiers attenants.

En effet, *N. hombergii* montre une abondance maximale de 617 individus.m<sup>-2</sup> à la station EIHu et de 1137 individus.m<sup>-2</sup> en NIHu, contre 92 individus.m<sup>-2</sup> en EIHe et



**Figure 12:** Variations numériques et pondérales des populations de *Platynereis dumerilii*.

417 individus.m<sup>-2</sup> en NIHe. La station K, pour sa part, révèle un maximum de 118,4 individus.m<sup>-2</sup>.

Le recrutement principalement estival de cette espèce a été mis en évidence par MATHIVAT (1989) et apparaît clairement dans la figure 11 (station K). Il faut en revanche remarquer, au niveau des herbiers du Nord et de l'Est de l'Ile, que les densités s'élèvent de l'été à l'automne (Tableau VI, annexe III), phénomène qui peut être expliqué en terme de migration secondaire des juvéniles vers les zones de végétation.

#### *Platynereis dumerilii*

RASMUSSEN (1973) considère cette Annélide comme une espèce typiquement associée aux communautés végétales. *Platynereis dumerilii* est herbivore et construit des tubes fixés aux algues et aux feuilles de zostères. Dans le Bassin d'Arcachon où cette espèce est très abondante, sa distribution est néanmoins étendue à différents milieux : pieux des jetées, pignots et chenaux à fonds coquillers.

A Roscoff, JACOBS *et al.* (1982) récoltent cette espèce dans les herbiers de *Z. marina*, alors qu'elle est absente de la zone intertidale. Dans les herbiers du Bassin d'Arcachon, il est possible que la bathymétrie intervienne également sur la distribution de cette espèce; en effet, elle n'est présente pendant toute l'année qu'à la station B.

D'après CAZAUX (1970), les larves de *P. dumerilii* apparaissent dans le plancton de mai à octobre, avec un maximum en août. Pendant le temps que dure sa reproduction, cette espèce devient épitoque. Les phénomènes d'essaimage des Heteronereis atteignent, dans certaines zones du Bassin, une amplitude considérable (CAZAUX et LABOURG, 1967, 1969).

Les prélèvements réalisés au filet révèlent un pic d'abondance situé à la fin de l'été dans les stations B et Q (Fig. 12) avec, dans les deux cas, une biomasse moyenne individuelle minimale en septembre. Au niveau des prélèvements effectués à basse mer, les densités maximales sont également observées en automne, cette espèce apparaissant également à cette saison dans les stations EI et NI, en densité plus élevée dans les herbiers que dans les parcs à huîtres.

#### *Marphysa bellii*

Cette Annélide carnivore caractérise l'étage infralittoral supérieur des vasières du Golfe du Morbihan où elle atteint, en zone non exondable, des densités de 750 individus.m<sup>-2</sup> (DENIS, 1978). Elle apparaît également dans les herbiers sableux de Roscoff : 26 individus.m<sup>-2</sup> (JACOBS *et al.*, 1982). BOISSEAU (1962) rencontre cette

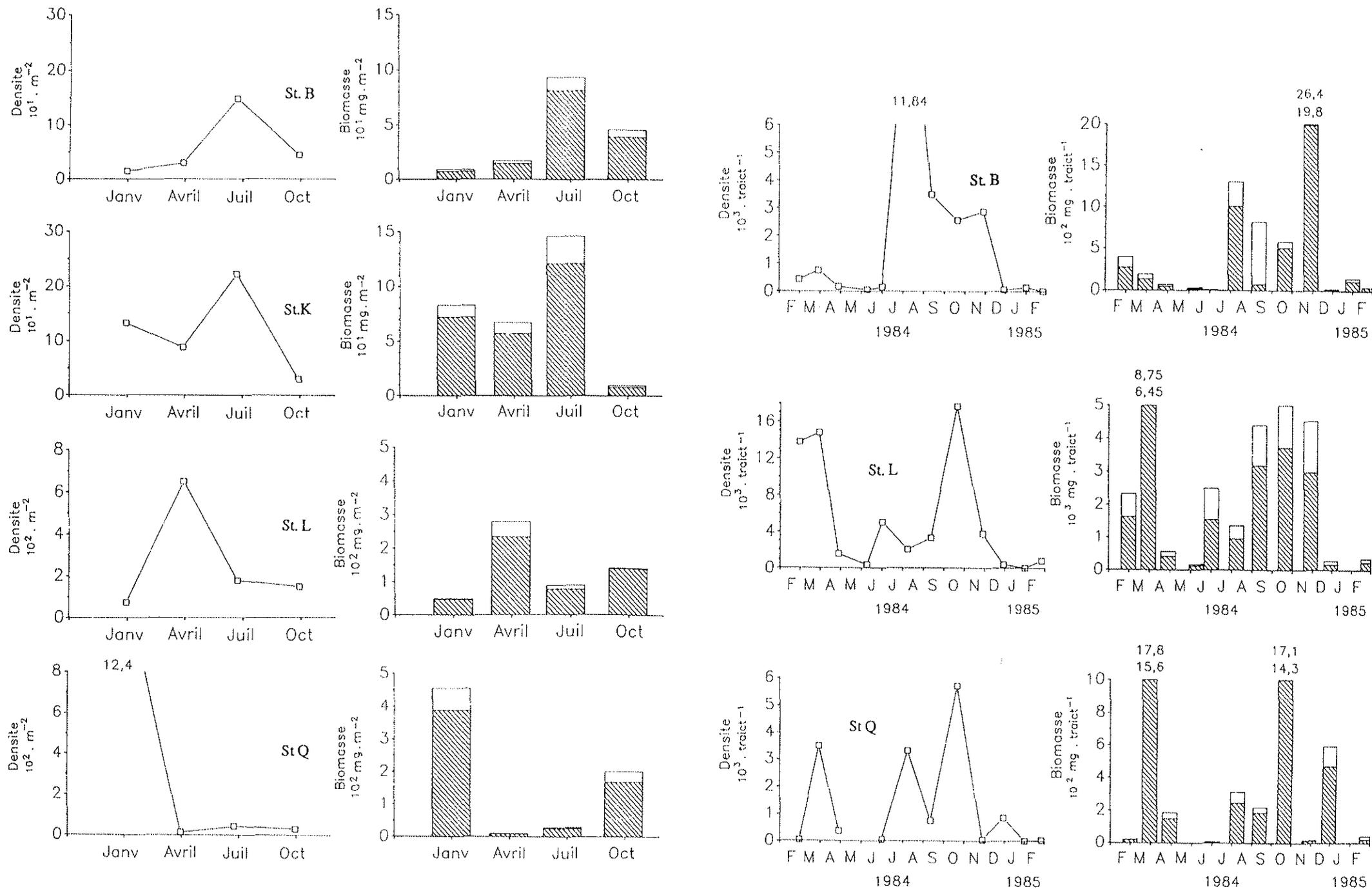


Figure 13: Variations numériques et pondérales des populations de *Rissoa labiosa*.

espèce de façon constante mais en faible densité dans les sables. Dans les herbiers de la baie, elle est également assez peu abondante et n'apparaît que dans les stations B (au maximum 30 individus.m<sup>-2</sup>) et dans les herbiers, NIHe et EIHe, où elle atteint au printemps des densités de 175 et 162 individus.m<sup>-2</sup>.

## Mollusques Gastéropodes

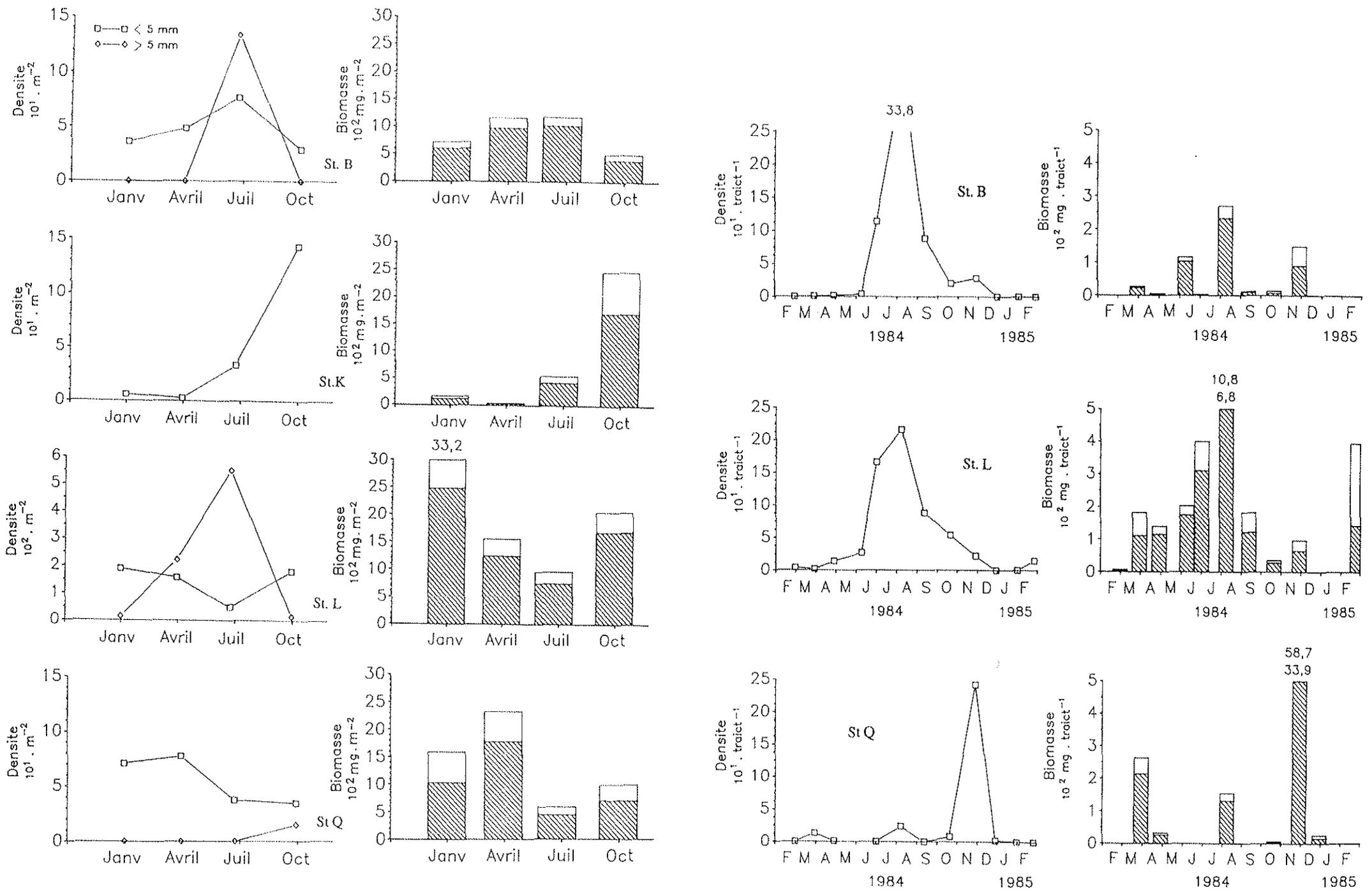
### *Rissoa labiosa*

Ce petit Gastéropode herbivore appartient à un genre dont les espèces montrent un polymorphisme important au niveau des coquilles. Pour cette raison, la taxonomie de ce groupe est très délicate, et fait régulièrement l'objet de révisions systématiques (MARS, 1956; VERDUIN, 1976; PONDER, 1985). Les échantillons prélevés au cours de cette étude ont été déterminés par A. VERDUIN comme appartenant tous à l'espèce *Rissoa* (*Rissostomia*) *labiosa*, malgré de grandes différences dans l'ornementation des coquilles. Cette dernière a longtemps été considérée comme une variété de *R. membranacea*. Cependant, il est apparu que les deux espèces sont bien distinctes, d'une part grâce aux mesures biométriques de la dimension de l'apex, réalisées par VERDUIN (1982), d'autre part, plus récemment, en comparant les protéines des deux espèces par électrophorèse (MUNKSGAARD, 1990). *R. labiosa* a été récoltée en grand nombre par LEDOYER (1964a) dans des parcelles d'herbiers de *Zostera marina* à Roscoff. Dans la même zone, JACOBS *et al.* (1982) signalent la présence de *Rissoa membranacea*, *R. guerini* et *R. parva*, espèces d'ailleurs absentes de l'herbier de *Zostera noltii*. MUUS (1967) et RASMUSSEN (1973) font, pour leur part, allusion à la seule espèce *R. membranacea*, qu'ils définissent comme euryhaline et caractéristique des herbiers de zostères. Toutefois, cette espèce colonise également *Ruppia* sp (MUUS, 1967), ainsi que les chlorophycées *Ulva* sp. et *Chaetomorpha* sp. (REHFELDT, 1968).

*Rissoa membranacea* appartient au peuplement de base des vasières du Golfe du Morbihan, sur lesquelles elle atteint des densités de 540 individus.m<sup>-2</sup> (DENIS, 1978).

Dans les herbiers de zostères, *Rissoa* sp. semble toutefois plus abondant en zone infratidale (*Z. marina*) que dans l'intertidal, ainsi que l'ont remarqué OLLIVIER (1970) à Dinard et LUBET (1956) dans le Bassin d'Arcachon.

Ainsi, les différences d'abondance observées entre les trois stations aussi bien au niveau des prélèvements effectués à basse mer que des récoltes au filet pourraient être interprétées en terme d'un gradient de proximité aux herbiers de *Z. marina*. En effet, les densités maximales sont enregistrées à la station L, situées près d'un herbier sous-tidal très développé, alors que celui qui jouxte la station B est beaucoup plus réduit (voir Fig



**Figure 14:** Variations numériques et pondérales des populations de *Gibbula umbilicalis*.

2, chapitre I). D'autre part, la station Q est assez éloignée de l'herbier qui colonise le chenal du Courbey.

L'évolution annuelle des densités est différente dans les quatre stations échantillonnées à basse mer, comme cela apparaît sur la figure 13.

A la station B, les pêches révèlent un maximum d'abondance pendant l'été (11.840 individus.traict<sup>-1</sup>), les populations se maintenant jusqu'en automne à un niveau assez élevé (entre 2 et 3000 individus.traict<sup>-1</sup>). Dans les herbiers L et Q, trois pics de densité apparaissent pendant l'année, au début du printemps, au début de l'été et pendant l'automne. L'augmentation des densités correspond généralement à une diminution de la biomasse moyenne individuelle (particulièrement en juillet-août à la station B et en octobre à la station L).

#### *Gibbula umbilicalis*

Bien que largement représenté dans les herbiers de *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon, ce Gastéropode est rarement signalé dans les autres herbiers intertidaux. Il apparaît en revanche en Méditerranée dans les Posidonies et en Manche au niveau des *Zostera marina* (LEDOYER, 1962, 1964). D'autre part, cette espèce colonise fréquemment les zones rocheuses intertidales (GARWOOD et KENDALL, 1985).

A l'instar de *Rissoa labiosa*, les abondances et les biomasses de cette espèce sont plus élevées à la station L que dans les autres herbiers, tout du moins dans les prélèvements à basse mer (en moyenne 343,3 individus.m<sup>-2</sup> et 1,54 g AFDW.m<sup>-2</sup>). Dans les herbiers B et L, les abondances maximales sont observées pendant l'été. Les juvéniles apparaissent au printemps à la station L, et pendant l'été à la station B (Fig. 14). Le calcul des biomasses moyennes individuelles sur les populations échantillonnées au cours des pêches montre dans ces stations deux minima, l'un situé fin juin et l'autre au mois de septembre. Ces observations correspondent à celles de POLI (1973) qui situe la période de reproduction de cette espèce entre les mois de mars et d'août dans le Bassin d'Arcachon. Le pic d'abondance observé en novembre à la station Q ne correspond pas à un recrutement, les individus récoltés à cette époque étant tous adultes.

#### *Hydrobia ulvae*

Cette espèce, caractéristique des vases estuariennes et lagunaires, domine assez fréquemment les peuplements des herbiers intertidaux (REISE, 1978; JACOBS *et al.*, 1982), dans lesquels elle peut atteindre des densités de 30.000 individus.m<sup>-2</sup>.

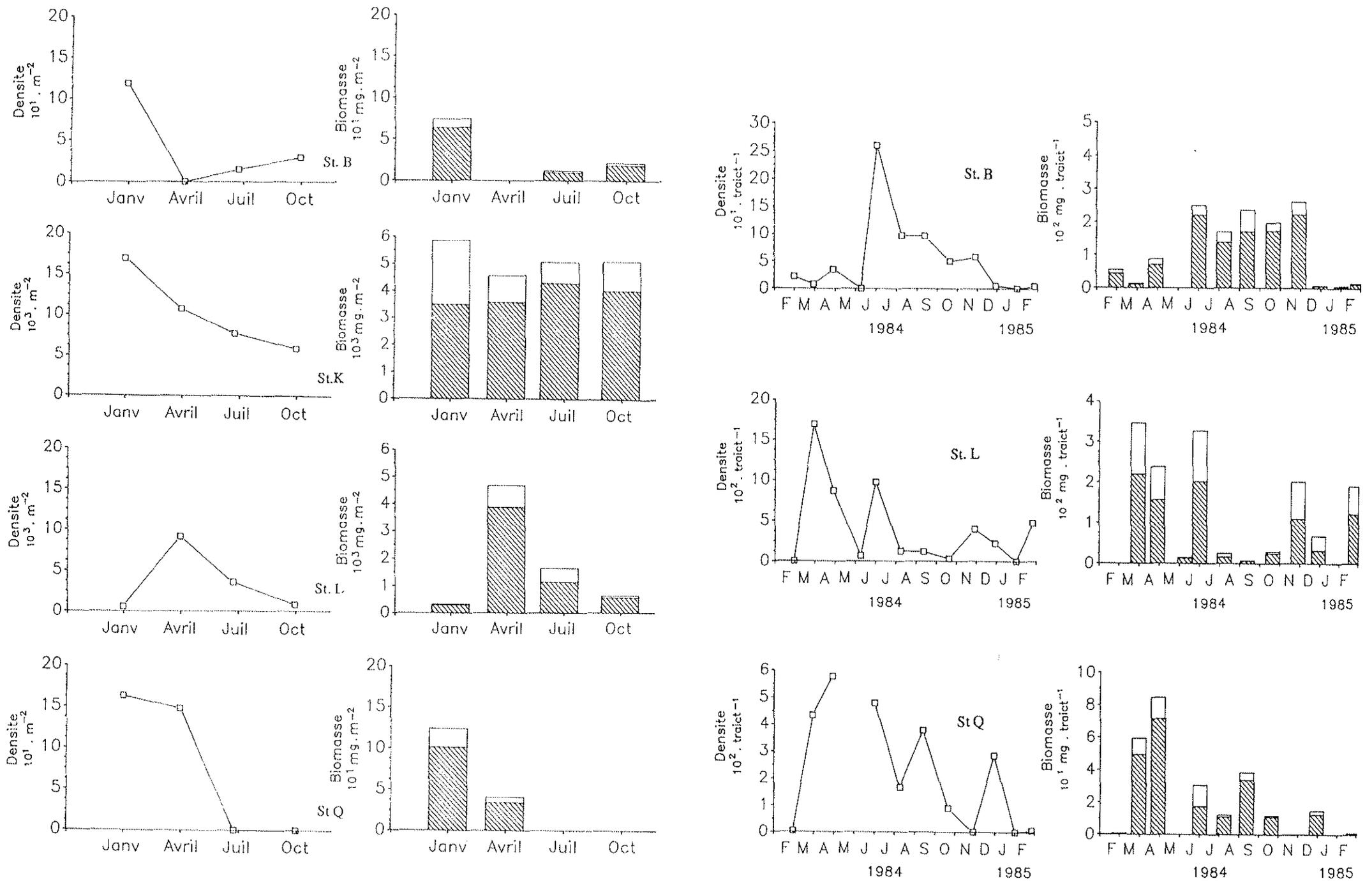


Figure 15: Variations numériques et pondérales des populations d'*Hydrobia ulvae*.

*H. ulvae* se nourrit de bactéries (NEWELL, 1965) et d'algues microscopiques (PERKINS, 1958) qui colonisent le sédiment ou la surface du thalle des algues et des feuilles de phanérogames.

La zonation verticale d'*H. ulvae* dans le domaine intertidal est variable selon les populations étudiées. Néanmoins, la majorité des auteurs signalent une concentration de ces Gastéropodes dans sa partie supérieure (voir BACHELET, 1987). Dans le Bassin d'Arcachon, AMANIEU (1967) a observé la localisation des adultes dans le schorre et les vases nues à *Nereis diversicolor*, tandis que les juvéniles sont concentrés dans les ripple-marks des sables à arénicoles.

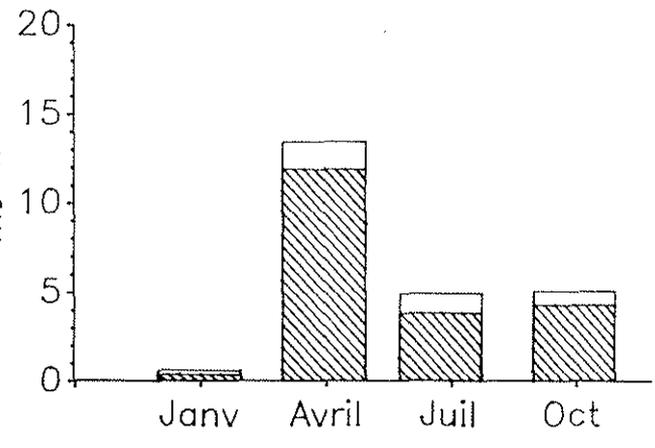
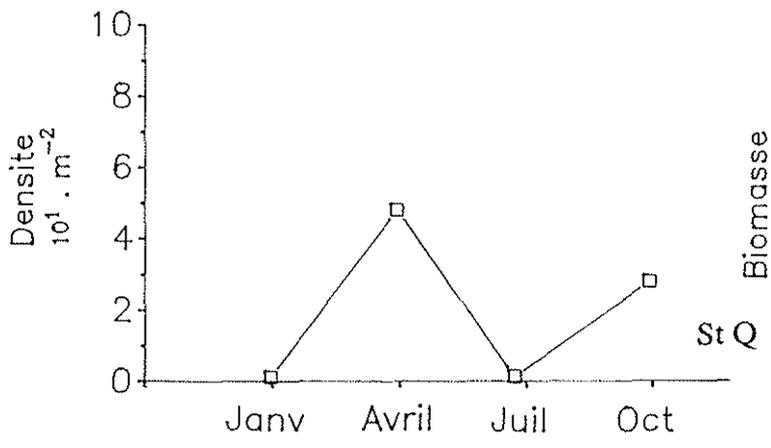
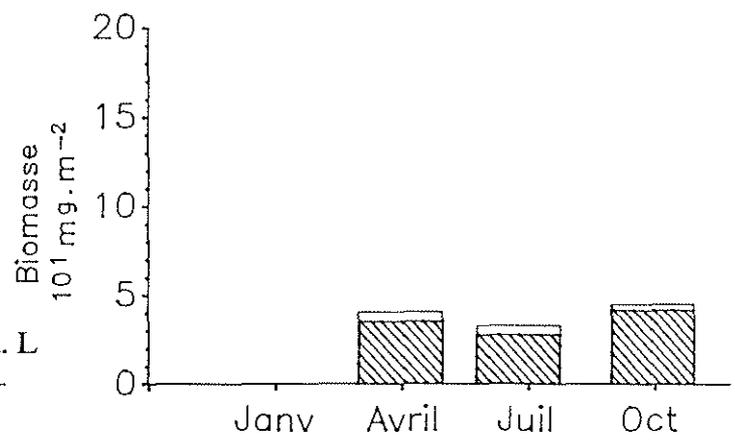
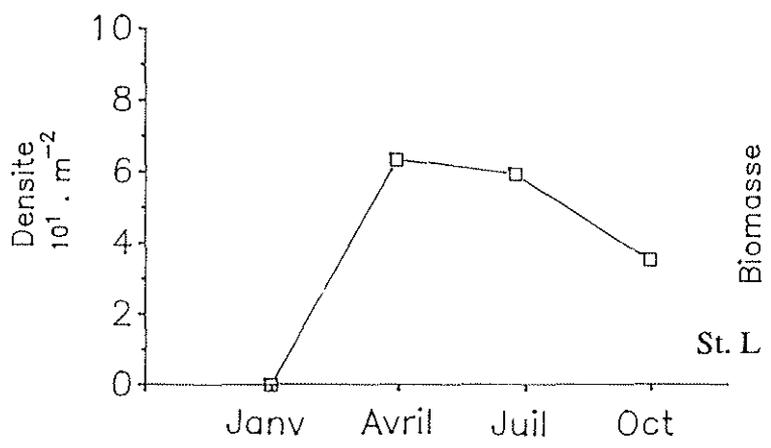
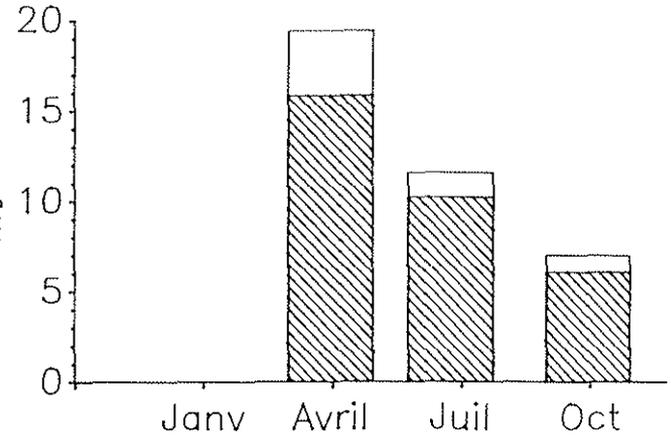
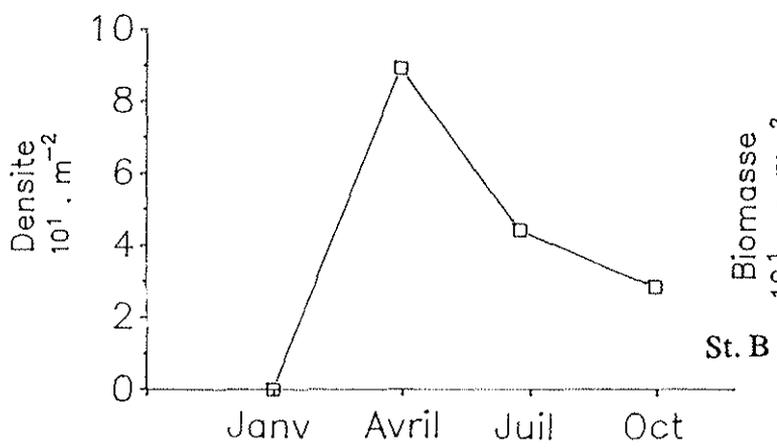
D'autres travaux ont mis en évidence la corrélation des abondances avec la teneur en pélites et en matière organique des sédiments (DENIS, 1978; BACHELET, 1987).

Dans les herbiers de la baie, les abondances d'*Hydrobia ulvae* semblent être plutôt déterminées par l'altitude des stations (et/ou la proximité du schorre), les herbiers K et L montrant les densités les plus élevées pour cette espèce, soit respectivement des abondances maximales de 16.946 et 9.047 individus.m<sup>-2</sup>. Les populations de la station B, malgré un sédiment riche en pélites, sont assez réduites (118 individus.m<sup>-2</sup> au maximum). D'autre part, cette espèce apparaît en densités plus importantes dans les stations EI que dans le parc à huîtres et l'herbier NI, dont le sédiment est plus envasé et plus riche en matière organique que les précédentes.

Ce Gastéropode est localement plus abondant dans les zostères que sur le sédiment nu. En été, on mesure une densité de 50.933 individus.m<sup>-2</sup> à la station EIHe, contre 2.258 individus.m<sup>-2</sup> dans le parc à huîtres attenant. Toutefois, cette différence n'est pas observée au Nord de l'île (respectivement 475 et 787 individus.m<sup>-2</sup> dans les stations NIHe et NIHu).

Le même type de gradation des abondances apparaît au niveau des pêches (Fig. 15). Le caractère polyhalin d'*Hydrobia ulvae* peut également permettre d'expliquer les faibles densités observées à la station B. En effet, en zone mésohaline, cette espèce est remplacée par *H. ventrosa*, qui abonde notamment dans les réservoirs à poissons situés sur la côte orientale de la Baie. Toutefois, cette espèce n'a pas été récoltée dans l'herbier de la station B.

Dans les populations d'*H. ulvae* de l'estuaire de la Gironde, BACHELET (1987) a mis en évidence deux périodes de ponte situées de mars à mai et de mi août à fin décembre. Dans l'Isefjord, la reproduction de cette espèce se déroule d'avril à août (RASMUSSEN, 1973). Les populations récoltées au cours des pêches montrent des



**Figure 16:** Variations numériques et pondérales des populations de *Bittium reticulatum*.

minima de biomasse moyenne individuelle situés selon les herbiers entre les mois de juillet et de septembre.

Les fluctuations d'abondance sont assez variables selon les herbiers et généralement assez désordonnées. Cet état de fait est sans à mettre en relation avec l'existence pour cette espèce d'un transport passif mis en évidence par LINKE (1939) et NEWELL (1964). En effet, les Hydrobiidae ont la capacité d'emprisonner de l'air dans leurs coquilles et sont ensuite transportés, souvent massivement, par les courants. Pour cette raison, il est difficile, notamment au sein de prélèvements benthiques très limités dans l'espace, d'interpréter l'évolution des densités de cette espèce.

#### *Bittium reticulatum*

Ce Gastéropode colonise les sables vaseux peuplés d'algues (*Fucus* sp) ou de zostères (RASMUSSEN, 1973). D'après BORJA (1986), cette espèce est en grande partie détritivore, se nourrissant de toutes sortes de débris et de diatomées contenues dans le sédiment fin accumulé au pied des plantes.

En Méditerranée, *Bittium reticulatum* est l'une des espèces dominantes de la majorité des biotopes de phanérogames (LEDOYER, 1962).

Sur la côte Atlantique, il apparaît en densités plus importantes dans l'herbier sous-tidal qu'au niveau de *Zostera noltii*, comme le remarquent LUBET (1956) à Arcachon et OLLIVIER (1970) à Dinard (3.120 individus.m<sup>-2</sup> au niveau de *Zostera marina* et 385 individus.m<sup>-2</sup> dans l'herbier de *Z. noltii* au printemps).

Dans les herbiers de *Z. noltii* du Bassin échantillonnées au cours de cette étude, *Bittium reticulatum* montre des densités assez modestes (125 individus.m<sup>-2</sup> au maximum à la station NIHe). Absents des herbiers intertidaux pendant la période hivernale, ces Gastéropodes apparaissent dans les prélèvements à partir du printemps (Fig. 16) et présentent une abondance plus élevée dans les stations situées à proximité des herbiers de *Zostera marina* (B et L).

#### *Littorina littorea*

Cette espèce est commune sur les côtes d'Europe, de la Norvège au Maroc. *Littorina littorea* est un Gastéropode herbivore, généralement abondant dans les *Fucus* et les zostères (RASMUSSEN, 1973). Dans le Bassin d'Arcachon, elle fait l'objet d'une pêche à pied intensive mais variable selon les herbiers: D'après THIMEL (1990), 1100 Kg de "bigorneaux" ont été ramassés sur le Bassin en 1988.

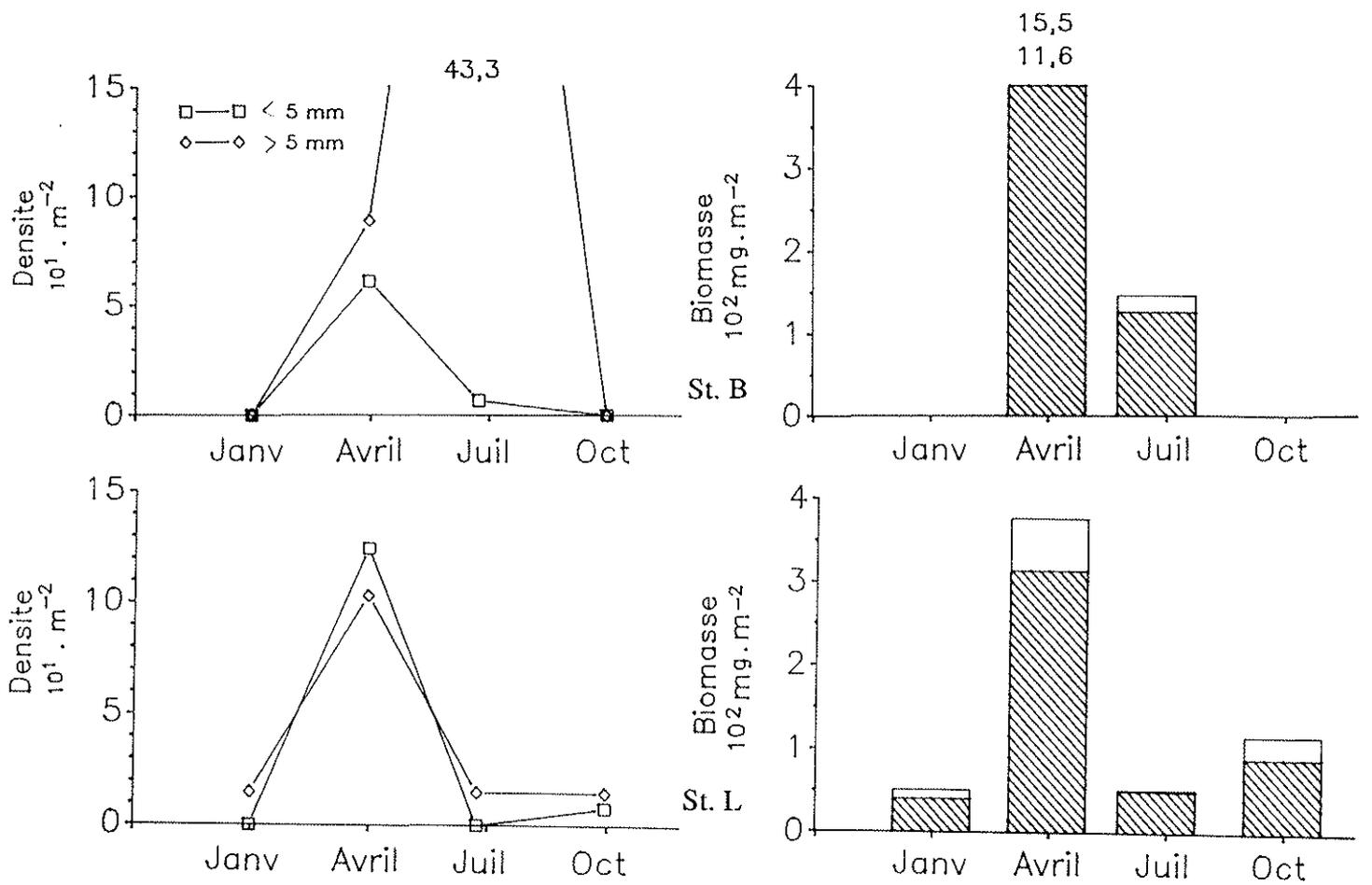


Figure 17: Variations numériques et pondérales des populations d'*Haminea navicula*.

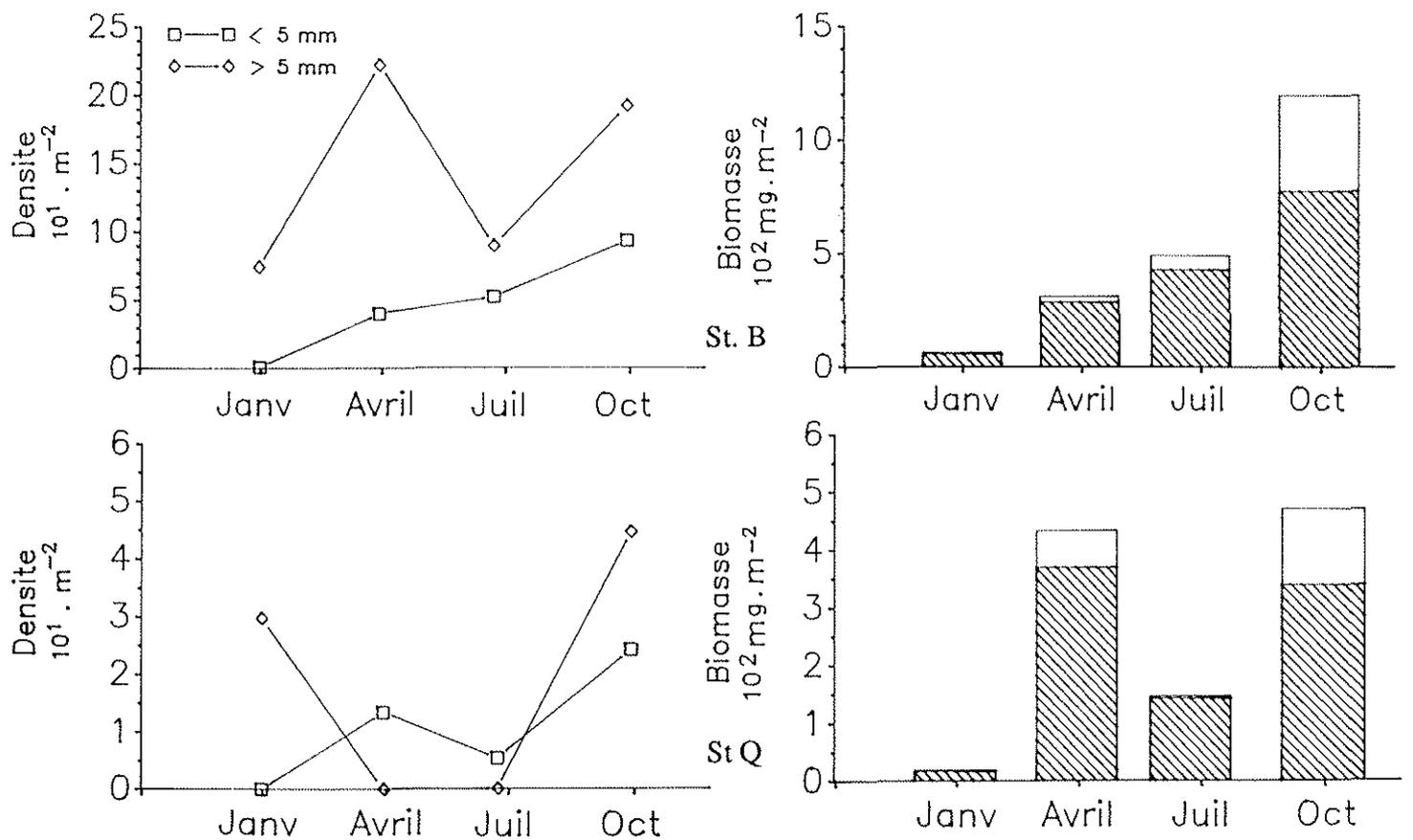


Figure 18: Variations numériques et pondérales des populations de *Loripes lucinalis*.

Ce Gastéropode est très rarement récolté à la station B (0,17 individus.t<sup>-1</sup> et 0,33 individus.m<sup>-2</sup>) tandis que ses densités moyennes sont plus élevées en K (13,7 individus.m<sup>-2</sup>) et Q (2 individus.t<sup>-1</sup> et 25,6 individus.m<sup>-2</sup>), et surtout à la station L (6,25 individus.t<sup>-1</sup> et 50,1 individus.m<sup>-2</sup>).

#### *Haminea navicula*

Cette espèce, au régime alimentaire principalement herbivore (*Ulva* sp.) (H. GANTES, comm. pers.), est distribuée de la Méditerranée aux côtes atlantiques où elle colonise les vasières intertidales et notamment les herbiers de zostères (GLEMAREC, 1964).

Au sein des prélèvements réalisés à basse mer, *H. navicula* présente une abondance moyenne plus élevée en Q (106,9 individus.m<sup>-2</sup>) que dans les stations L et B (environ 65 individus.m<sup>-2</sup>), phénomène également observé au niveau des pêches dans lesquelles l'apparition de cette espèce est sporadique.

Les densités maximales sont observées en hiver (station Q) ou au printemps (stations B et L), les jeunes individus étant observés plus tôt dans l'herbier le plus externe (Fig. 17).

### **Mollusques pélécy-podes**

#### *Loripes lucinalis*

Ce Bivalve suspensivore est une espèce typique des lagunes euryhalines. Sa répartition est méditerranéenne et atlantique. D'après GUELORGET et MICHEL (1976), *Loripes lucinalis* est capable de s'enfoncer assez rapidement dans le substrat (-20 cm) lorsque les conditions lui deviennent défavorables.

En Méditerranée ainsi qu'en Adriatique (GIORDANI-SOIKA, 1949), son habitat préférentiel se situe dans les sédiments où la fraction sableuse est élevée (55 à 75 %). Dans le Golfe du Morbihan où cette espèce appartient au peuplement de base, ses densités moyennes les plus élevées : 287 individus.m<sup>-2</sup> (avec des maxima supérieurs à 600 individus.m<sup>-2</sup>) sont en revanche mesurées dans un sédiment où la teneur en pélites dépasse 80 % (DENIS, 1978).

La même préférence est observée dans les herbiers du Bassin d'Arcachon, où cette espèce atteint ses densités les plus élevées à la station B (190,9 individus.m<sup>-2</sup> en moyenne) (Fig. 18). D'autre part, elle présente des populations plus denses dans les stations NI qu'à l'Est de l'île aux Oiseaux. Néanmoins, dans ces deux cas, *L. lucinalis*

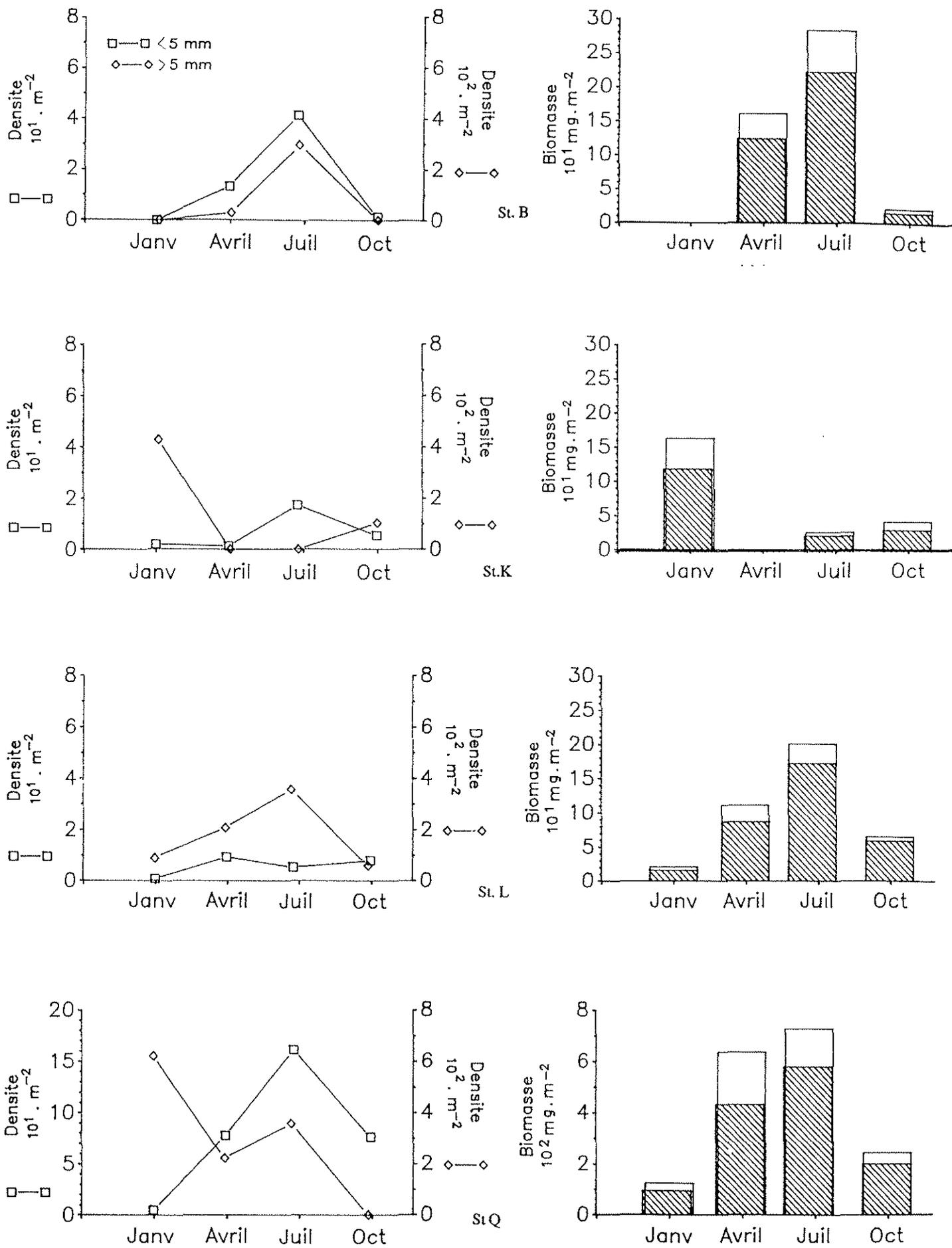


Figure 19: Variations numériques et pondérales des populations d'*Abra ovata*.

est moins abondante que dans l'herbier de Dinard (teneur en sable supérieure à 90 %) où sa densité moyenne annuelle s'élève à 1.279 individus.m<sup>-2</sup> (OLLIVIER, 1970).

Dans l'étang du Prévost, GUELORGET et MICHEL (1976) observent pour cette espèce un recrutement automnal, tandis que les populations du golfe du Morbihan semblent se reproduire tout au long de l'année (DENIS, 1978). Dans le Bassin d'Arcachon, la reproduction de *L. lucinalis* se situe entre décembre et juin, les juvéniles apparaissant surtout au mois de juillet (POLI, 1973). A la station B, les individus de taille comprise entre 1 et 2 mm sont observés du printemps à l'automne

#### *Abra ovata*

Cette espèce euryhaline et eurytherme possède un régime alimentaire à la fois suspensivore et déposivore. Elle colonise aussi bien les vasières littorales que les marais saumâtres. *Abra ovata* est localement très abondante dans les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon, atteignant des densités de 11.100 individus.m<sup>-2</sup> (MADANI, 1989).

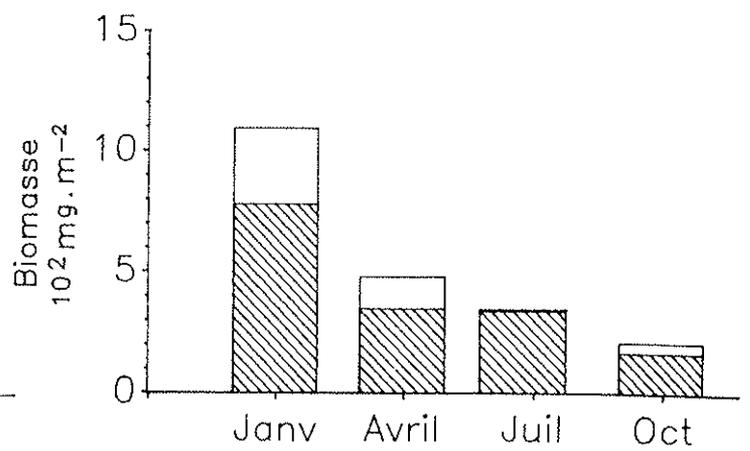
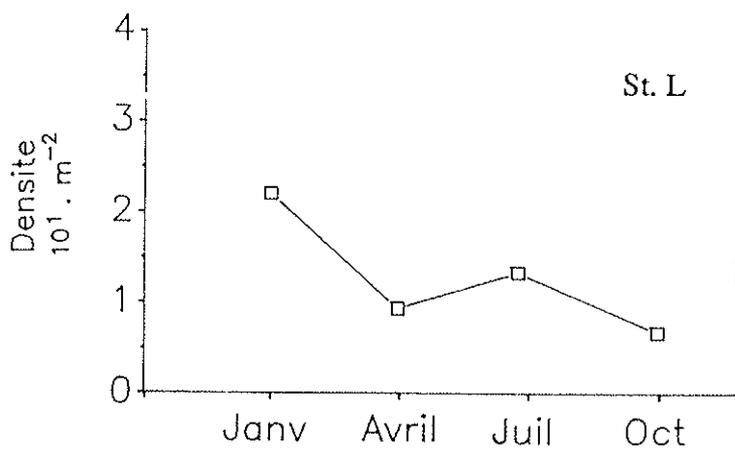
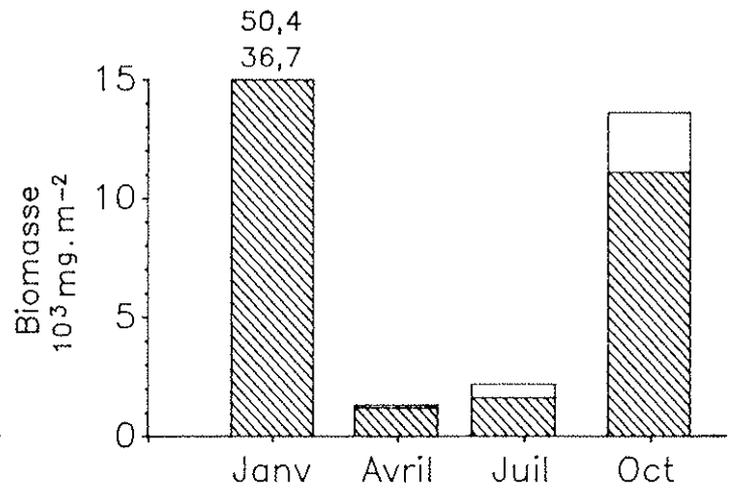
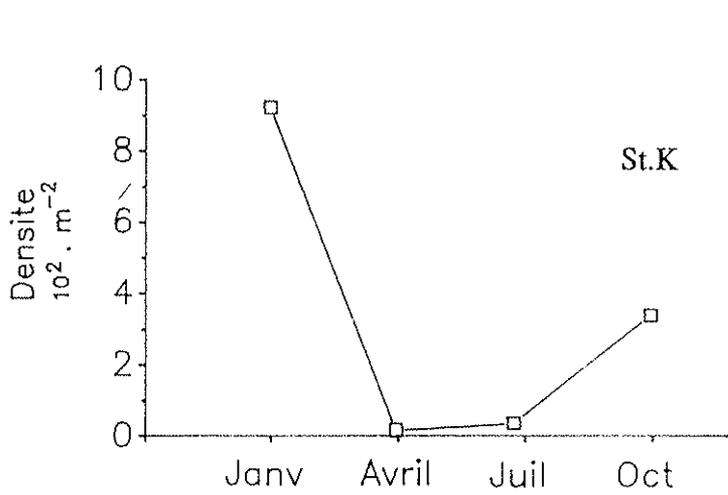
Dans le golfe du Morbihan, elle appartient comme l'espèce précédente au peuplement de base des vasières (DENIS, 1978).

GUELORGET et MICHEL (1976) observent, dans l'étang du Prévost, les densités les plus élevées d'*A. ovata* dans les sédiments les plus riches en pélites, cette espèce n'apparaissant pas dans les sables fins.

La richesse en particules fines ne semble pas déterminer la répartition des populations dans les herbiers de la Baie. En effet, l'abondance moyenne de ces Mollusques est plus élevée à la station Q (379,5 individus.m<sup>-2</sup>) que dans les herbiers L (183,4 individus.m<sup>-2</sup>) et B (95,3 individus.m<sup>-2</sup>) pourtant plus envasés. D'autre part, les densités observées dans les parcs à huîtres des stations NI et EI ainsi que dans les deux herbiers, sont comparables (et plus élevées dans les herbiers que dans les parcs).

La reproduction de cette espèce se situe à des périodes différentes selon les milieux dans lesquels les populations se développent. Dans le golfe du Morbihan, l'activité reproductrice se situe entre le printemps et l'été (DENIS, 1978), alors qu'elle débute à la fin de l'automne et s'achève au printemps dans l'étang du Prévost (MAYERE, 1979). Dans les réservoirs de Certes, MADANI (1989) observe un recrutement quasi permanent des juvéniles d'*A. ovata*.. En réalité, la reproduction a lieu en juillet dans ces milieux, mais des larves issues de pontes décalées pénètrent dans les bassins par les écluses.

Dans les herbiers du Bassin d'Arcachon, le recrutement est principalement printanier et estival, ainsi que l'indique, pendant ces périodes, l'augmentation en densité



**Figure 20:** Variations numériques et pondérales des populations de *Cerastoderma edule*.

des individus de taille inférieure à 5 mm. Cependant, comme cela apparaît sur la figure 19, une partie de la population hivernale de la station Q est composée d'individus de longueur comprises entre 1 et 4 mm, suggérant l'existence de pontes plus tardives.

#### *Ruditapes decussatus* - *Venerupis aurea*

Ces deux espèces de palourdes, signalées en Méditerranée et dans l'Atlantique, sont considérées par TRUE-SCHLENTZ (1965) comme caractéristiques des sables vaseux en mode calme.

A Dinard, OLLIVIER (1970) les récolte toutes deux dans les herbiers de *Zostera marina*, *Venerupis aurea* étant toutefois plus abondante (20 à 60 individus.m<sup>-2</sup>) que *Ruditapes decussatus* (1 à 10 individus.m<sup>-2</sup>). Dans cette zone, les herbiers de *Zostera noltii* ne contiennent que *V. aurea* (20 à 30 individus.m<sup>-2</sup>).

Dans le Bassin d'Arcachon, AMANIEU (1967) signale que *V. aurea* est l'un des lamellibranches les plus fréquents dans l'herbier de *Z. noltii*. *V. aurea* montre une abondance maximale à la station B (24,7 individus.m<sup>-2</sup> en moyenne), faible à la station L (2,66 individus.m<sup>-2</sup>), et minimale en Q (0,66 individus.m<sup>-2</sup>).

Les densités de *V. decussatus* sont faibles, elles oscillent entre 3 et 8 individus.m<sup>-2</sup>. Toutefois, il faut signaler que, comme *Littorina littorea*, *R. decussatus* est une espèce commerciale qui, à ce titre, fait l'objet d'une pêche intensive sur les herbiers. Cependant, ces deux espèces contribuent notablement à la biomasse de la faune endogée.

POLI (1973) rapporte que ces deux espèces pondent principalement pendant l'été, la reproduction de *R. decussatus* étant un peu plus précoce que celle de *V. aurea* (respectivement juin-juillet et août)

#### *Cerastoderma edule*

Réparti de l'Océan Arctique aux côtes marocaines, ce pélécy-pode est absent des eaux méditerranéennes dans lesquelles on observe uniquement *C. glaucum*. *Cerastoderma edule* colonise les milieux abrités, de salinité comprise entre 20 et 36,5 ‰, à sédiments sableux. Il est très rarement signalé dans les herbiers de zostères. Ce suspensivore se nourrit essentiellement de diatomées (WERNSTEDT, 1942).

Dans le Bassin d'Arcachon, la reproduction de cette espèce a été observée à des périodes variables selon les années : en 1968, deux périodes de reproduction, l'une de courte durée, en hiver, et l'autre, plus longue, en été (DELTREIL et HIS, 1972); en

1973, mai-août (POLI, 1973); en 1978, à partir du mois de mars (BACHELET, 1987), et en 1987, en février et août (MADANI, 1989).

Seule la station K (Fig. 20) contient des densités élevées de ce Mollusque (922 individus.m<sup>-2</sup> en moyenne); les autres herbiers montrent des densités comprises entre 1 et 20 individus.m<sup>-2</sup>.

La variabilité des abondances de "coques" en un site donné doit être interprétée en tenant compte des déplacements des individus juvéniles et adultes dans la zone intertidale, phénomène observé dans le milieu par DELTREIL et HIS (1972).

### **Pycnogonides**

En 1921, CUENOT signalait la présence de quatre espèces de Pycnogonides dans les chenaux du Bassin d'Arcachon : *Nymphon gracile* Leach, *Anoplodactylus petiolatus* (Kröyer), *Chilophoxus spinosus* Montagu (= *Endeis spinosa* (Montagu)), *Ammothella longipes* (Hodge). BOISSEAU (1952) a d'autre part récolté *Pallene emaciata* Dohrn (= *Callipallene emaciata* (Dohrn)) dans les fonds peuplés d'ascidies et d'éponges.

Au cours des prélèvements réalisés dans les herbiers de *Z. noltii*, trois espèces supplémentaires ont été récoltées : *Callipallene spectrum* (Dohrn), *Callipallene tiberi* (Dohrn) et *Anoplodactylus angulatus* Dohrn.

*A. petiolatus*, Pycnogonide largement dominant sur la côte ouest de l'île d'Oléron (LAGARDERE, 1972), n'a pas été observé dans les herbiers. C'est également le cas de *Nymphon gracile*, dont la répartition dans la Baie semble limitée aux chenaux où de MONTAUDOUIN (1988) la récolte également.

Il faut aussi signaler que parmi les seize espèces de ce groupe récoltées par ARNAUD (1973) dans le golfe de Gascogne, seules deux d'entre elles sont communes avec celles que l'on récolte dans le Bassin d'Arcachon; il s'agit d'*E. spinosa* et d'*A. longipes*.

*Endeis spinosa* est l'espèce qui domine ce groupe dans les herbiers du Bassin : 15 individus.t<sup>-1</sup> en Q, 9,2 individus.t<sup>-1</sup> en B et 4,7 individus.t<sup>-1</sup> à la station B. C'est également le seul pycnogonide récolté par LEDOYER (1964) dans les herbiers de Manche. Ce groupe est par ailleurs rarement signalé dans les herbiers intertidaux.

Les Pycnogonides colonisent les herbiers surtout pendant l'été et n'apparaissent dans les prélèvements à basse mer qu'à la station Q, en automne (103,6 individus.m<sup>-2</sup>).

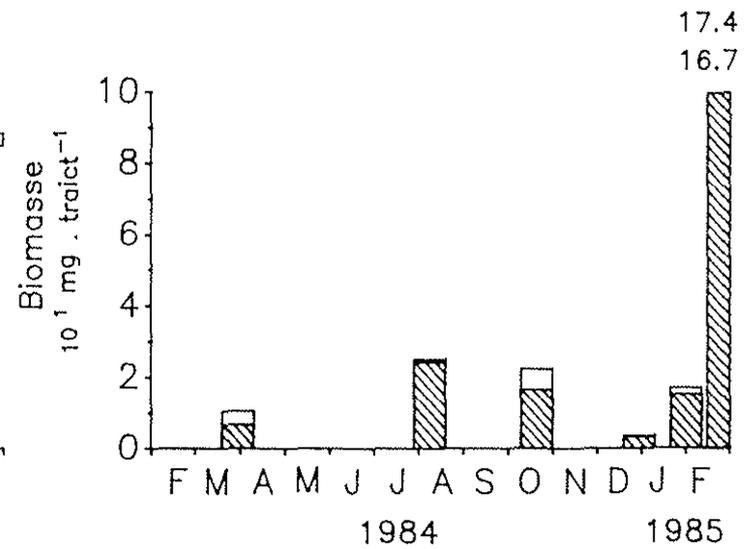
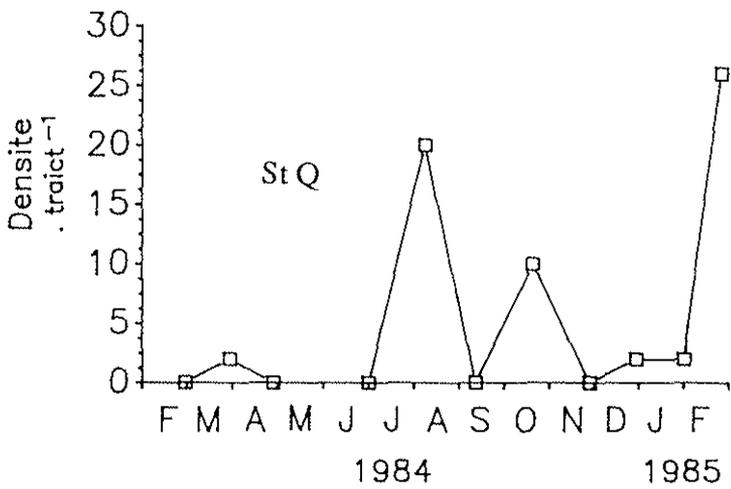
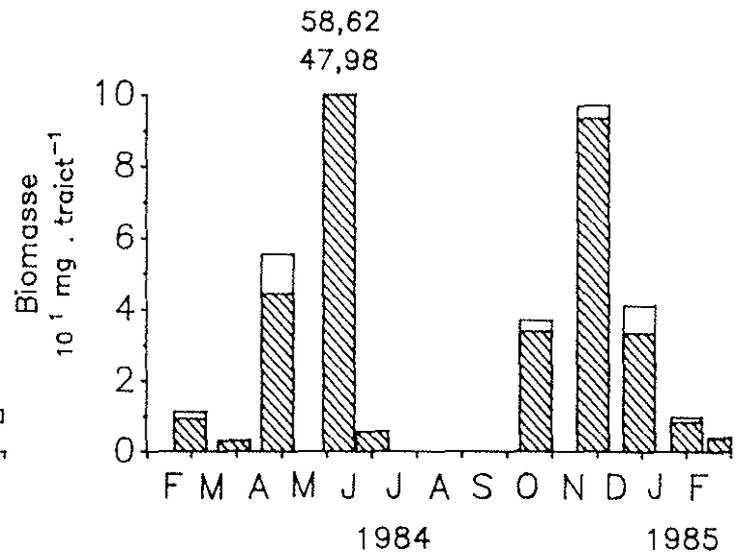
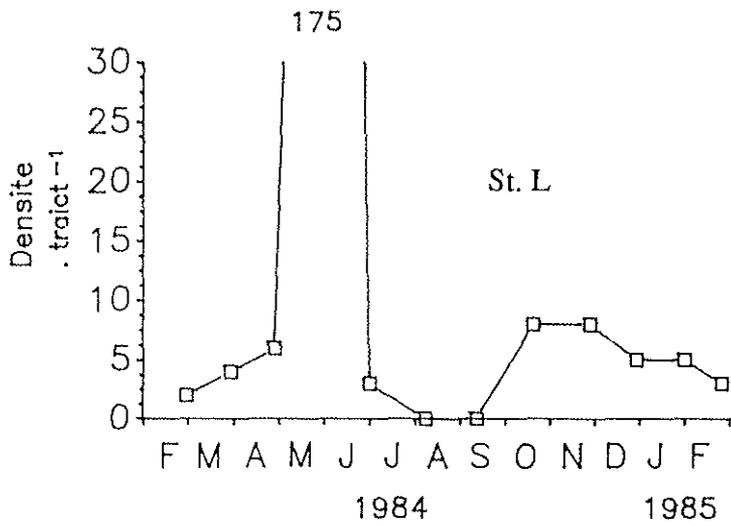
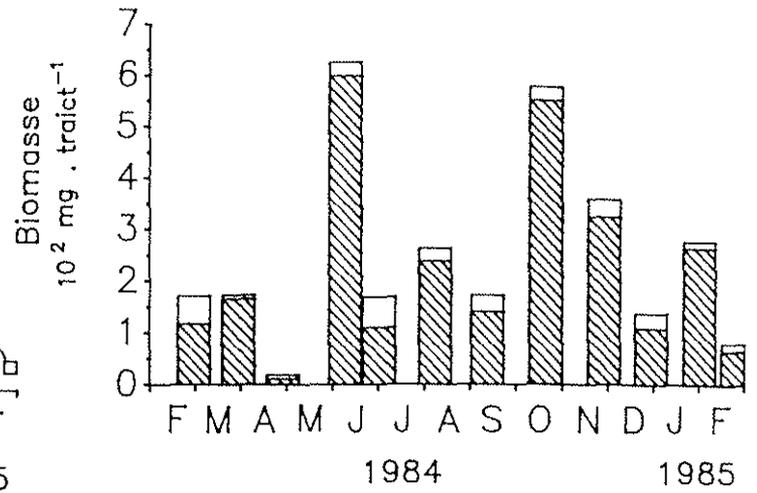
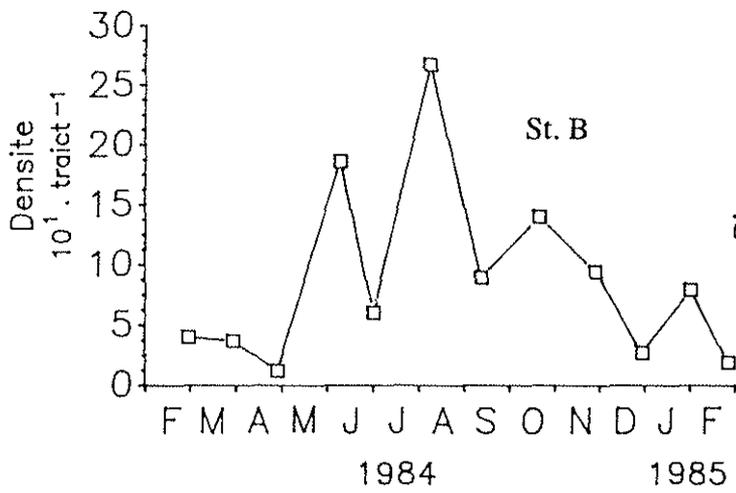


Figure 21: Variations numériques et pondérales des populations de *Praunus flexuosus*.

Les espèces de ce groupe sont strictement carnivores et consomment principalement des coelentérés et des hydraires (BOUVIER, 1923). Leur reproduction semble assez étalée dans le temps; en effet, des mâles ovigères ont été observés entre les mois de mars et de septembre.

### Crustacés Mysidacés

#### *Praunus flexuosus*

*Praunus flexuosus* est le seul Mysidacé qui ait été récolté en abondance lors de ces prélèvements.

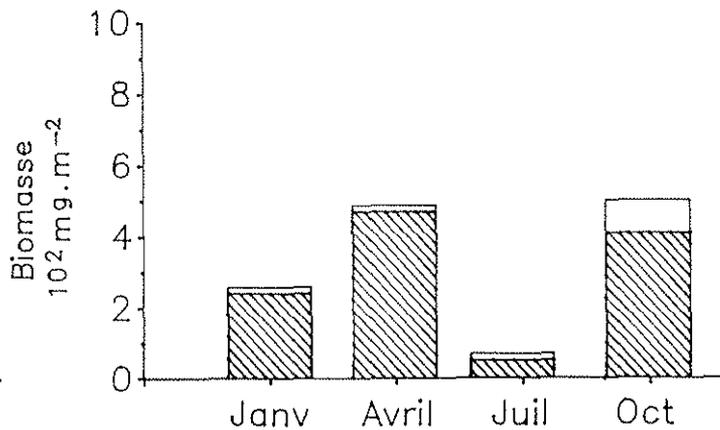
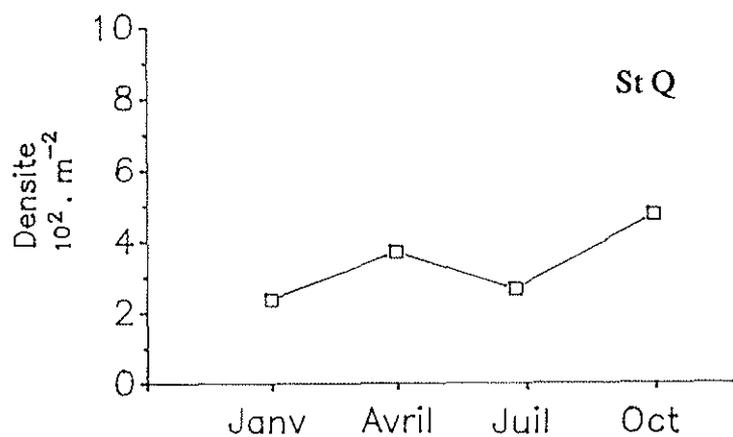
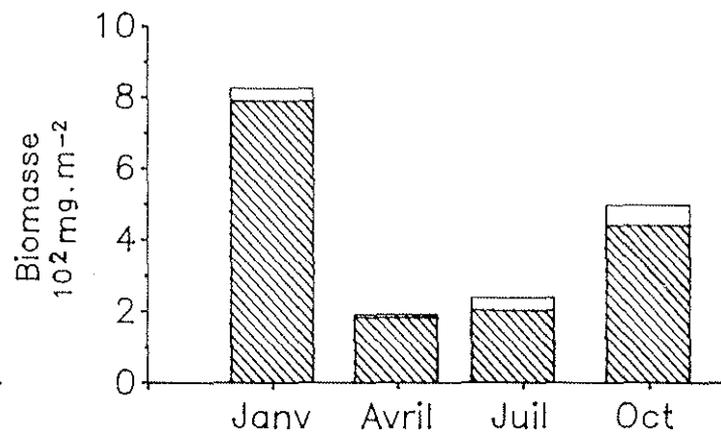
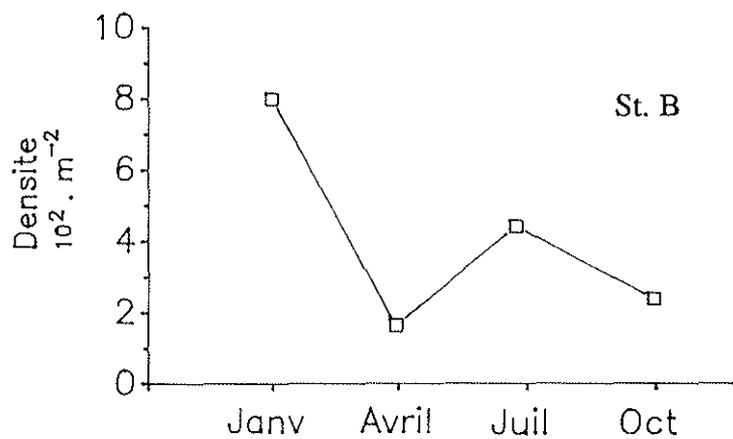
D'après MUUS (1967), il s'agit d'une espèce euryhaline largement distribuée dans les eaux peu profondes des côtes nord-ouest européennes. Cependant, MAUCLINE (1971) remarque la préférence de *P. flexuosus* pour les eaux saumâtres (dans lesquelles il est souvent associé à *Neomysis integer*) tandis que *P. neglectus* fréquente les zones plus marines. Cette seconde espèce a été récoltée par LEDOYER (1964) dans les herbiers de la Manche.

*P. flexuosus* est suspensivore, consommant aussi bien le zooplancton et le phytoplancton que les particules en suspension. RASMUSSEN (1973) signale qu'elle colonise les zostères et les *Fucus* et ne passe qu'une courte partie de son temps dans les eaux libres.

Dans les herbiers du Bassin d'Arcachon (Fig. 21), les populations les plus abondantes et les plus stables sont observées à la station B (densité moyenne 87,5 individus.t<sup>-1</sup>). Dans les autres herbiers, ses apparitions sont assez sporadiques, notamment dans la station la plus "océanique" (Q). Cette espèce n'est d'ailleurs pas récoltée par SORBE (1984) sur le plateau continental sud-Gascogne, et n'est pas citée dans les travaux d'AMANIEU (1967).

La période de reproduction de *P. flexuosus* est variable selon la localisation des populations : Angleterre : février-septembre (TATTERSALL et TATTERSALL, 1951), Ecosse : principalement entre la fin du printemps et le début de l'été, avec une seconde génération en automne (MAUCLINE, 1971), France (Bretagne) : pendant toute l'année avec un maximum estival (NOUVEL et NOUVEL, 1939).

Dans l'herbier de la station B, la biomasse individuelle moyenne de cette espèce diminue à partir de la fin du mois de juin pour atteindre un minimum en août, alors que



**Figure 22:** Variations numériques et pondérales des populations de *Cyathura carinata*.

les densités s'élèvent fortement, et reste faible jusqu'en septembre. Le recrutement de juvéniles est donc ici, au moins en grande partie, estival.

### Crustacés Isopodes

#### *Cyathura carinata*

Dans le Bassin d'Arcachon, les populations de *Cyathura carinata* ont fait l'objet d'une étude exhaustive réalisée par AMANIEU (1967). Cette espèce omnivore est répartie entre la haute slikke et la slikke; elle atteint des densités souvent supérieures à 1.000 individus.m<sup>-2</sup> dans les vases à scrobiculaires et dans certains herbiers. Dans les sables à arénicoles, cet Isopode présente des densités plus restreintes (400 individus.m<sup>-2</sup>) proches de celles mesurées sur les estrans estuariens par SPOONER et MOORE (1940) et BACHELET (1987). Cet Isopode n'est pas signalé dans les herbiers intertidaux évoqués précédemment mais fait partie des espèces caractéristiques de l'habitat à *Zostera noltii* méditerranéen (TRUE-SCHLENTZ, 1965).

Les densités mesurées dans les stations B et Q (respectivement 410,7 et 336,7 individus.m<sup>-2</sup> en moyenne) (Fig. 22) sont plus élevées que dans les stations L et K (entre 11 et 15 individus.m<sup>-2</sup>). D'autre part *C. carinata* n'apparaît pas dans le sédiment des concessions ostréicoles alors qu'elle colonise les stations EIHe et NIHe.

Ces observations suggèrent que la nature du sédiment intervient peu sur la distribution de cette espèce. En revanche, les densités de *C. carinata* semblent diminuer en fonction de l'élévation des stations sur l'estran, alors que BACHELET (1987) a mis en évidence la relation inverse pour les populations d'une vasière de l'estuaire de la Gironde.

D'après AMANIEU (1967), la libération des juvéniles intervient principalement de juin à juillet. Dans les populations échantillonnées au cours de cette étude, les biomasses individuelles moyennes diminuent en effet fortement durant l'été.

#### *Idotea chelipes*

*Idotea chelipes* est un Isopode très répandu en Méditerranée où il est signalé comme caractéristique de la biocénose lagunaire euryhaline et eurytherme (PERES et PICARD, 1964), ainsi qu'en Atlantique dans les eaux peu profondes peuplées d'algues (*Fucus* sp) et de zostères (NAYLOR, 1955; MUUS, 1967).

Le régime alimentaire de cette espèce est omnivore avec une préférence herbivore (NAYLOR, 1955). Lorsqu'elle consomme le périphyton qui se développe sur les feuilles

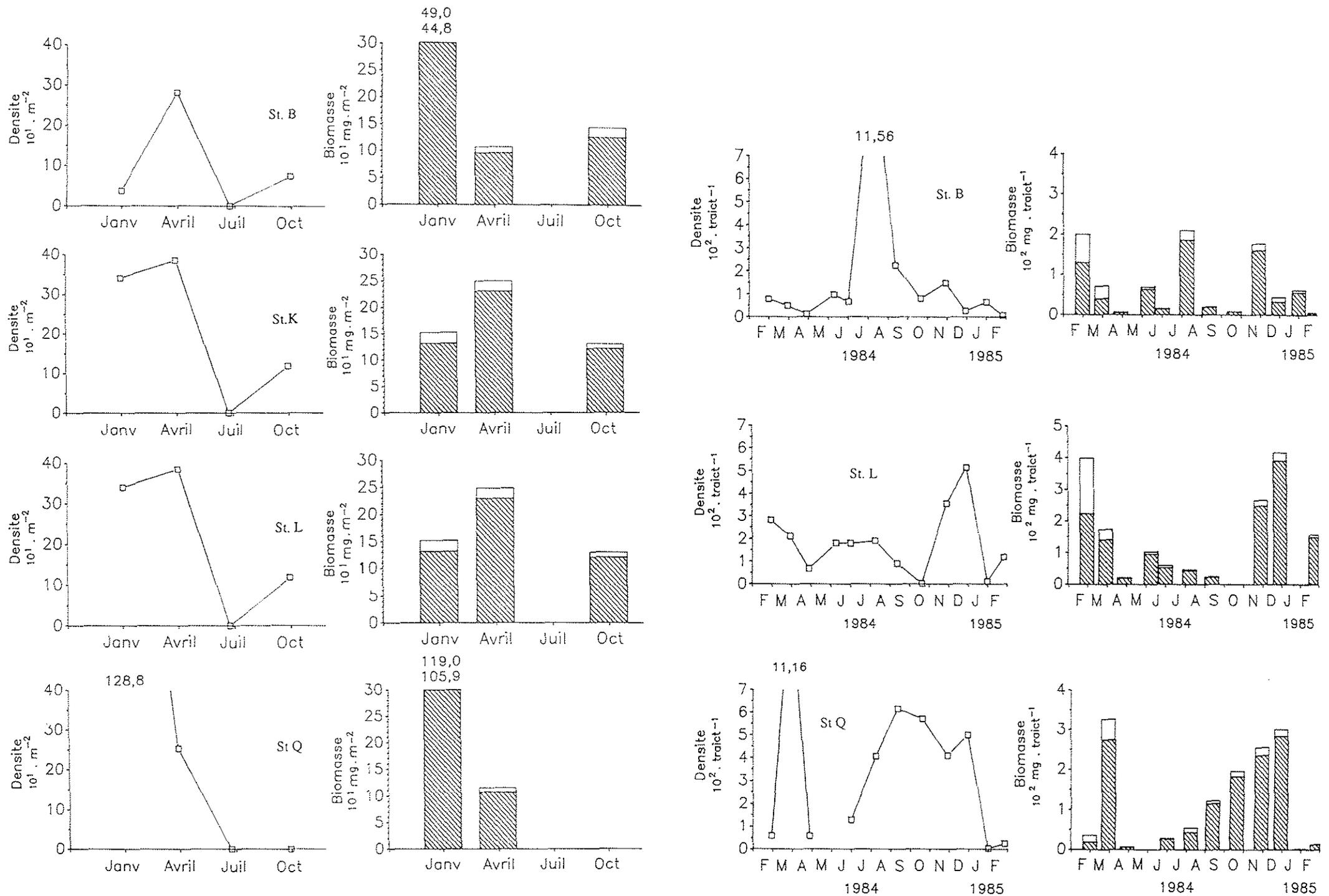


Figure 23: Variations numériques et pondérales des populations d'*Idotea chelipes*.

des phanérogames, elle se nourrit des anthozoécies de certains bryozoaires (HOWES, 1939; LABOURG, 1971). En l'absence de périphyton, *I. chelipes* consomme les feuilles de *Ruppia* sp (LABOURG, comm. pers.). Par ailleurs, GROENENDIJK (1984) a montré que cette espèce broute les feuilles de zostères vivantes et mortes, participant ainsi aux mécanismes de fragmentation initiale du matériel organique végétal.

Dans les herbiers de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon, *I. chelipes* domine fortement les peuplements d'Isopodes parmi lesquels on observe également *Jaera albifrons*, *Dynamene bidentata*. et *Sphaeroma serratum*, espèce abondante dans les réservoirs à poissons.

Les populations d'Idotées effectuent probablement des migrations entre les herbiers inter- et infratidaux comme beaucoup d'autres Crustacés ainsi que les poissons. Cependant, elles sont à même de demeurer dans les herbiers de *Z. noltii* à basse mer, comme l'attestent les densités élevées mesurées dans les carottages : Q : 384 individus.m<sup>-2</sup>, L : 201,9 individus.m<sup>-2</sup>, B : 181,3 individus.m<sup>-2</sup>, K : 62,9 individus.m<sup>-2</sup> en moyenne (Fig. 23).

Dans les pêches, la présence d'*Idotea chelipes* est à peu près continue tout au long de l'année, montrant plusieurs pics d'abondance dans les herbiers L et Q et un seul, estival, à la station B.

Cet Isopode est également abondant dans certains réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon, structures destinées à l'aquaculture extensive qui ont été décrites par AMANIEU (1967) et dans lesquelles le cycle reproducteur d'*I. chelipes* a été étudié par LABOURG (1971) et CLOAREC *et al.* (1983).

Il nous a paru intéressant de comparer le développement des populations de cet invertébré dans les eaux de la baie avec celui des Isopodes soumis, en milieu lagunaire, à une plus forte variabilité des facteurs physico-chimiques (température, salinité et pH notamment). Ces résultats sont présentés dans l'annexe V.

## **Amphipodes**

### *Apherusa bispinosa*

Ce petit Amphipode dépositivore est très commun dans les biotopes d'algues littorales (TRUCHOT, 1963; RASMUSSEN, 1973) ainsi que dans les herbiers de zostères de l'Océan Atlantique et de Méditerranée (LEDOYER, 1962, 1964). *Apherusa bispinosa* est également récolté jusqu'aux fonds de 200 m dans le Golfe de Gascogne (SORBE, 1984).

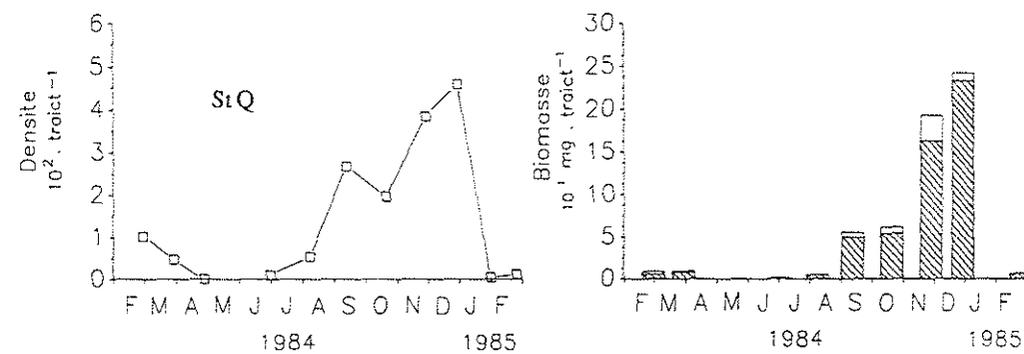
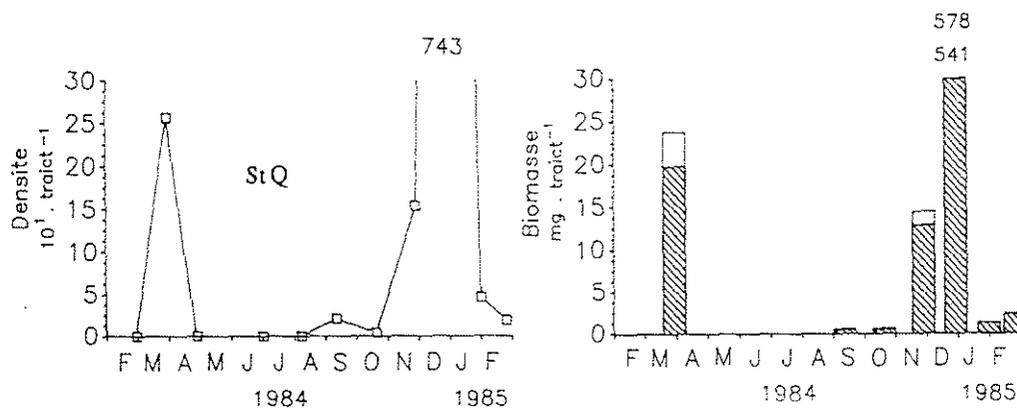
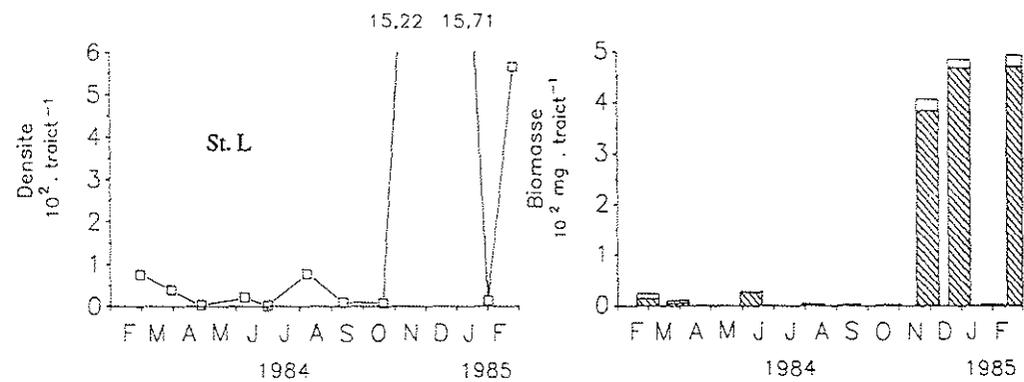
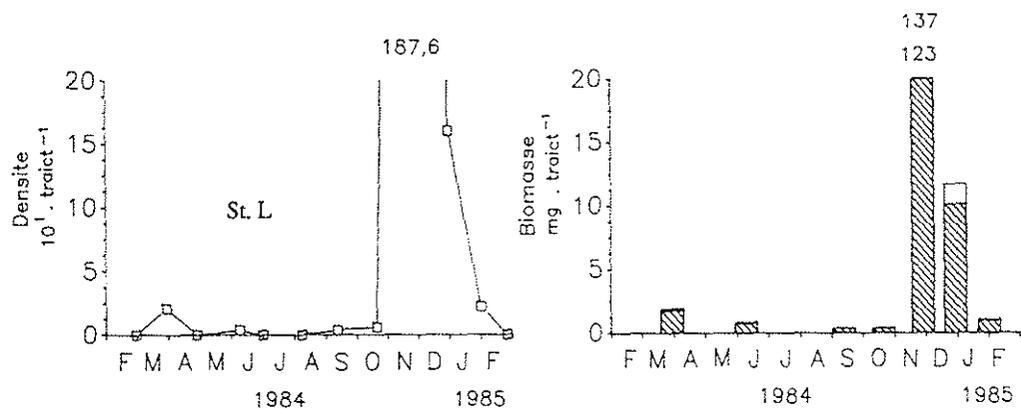
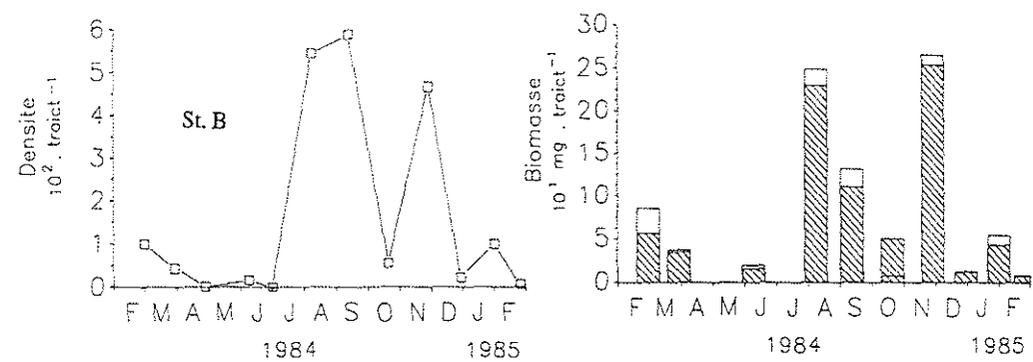
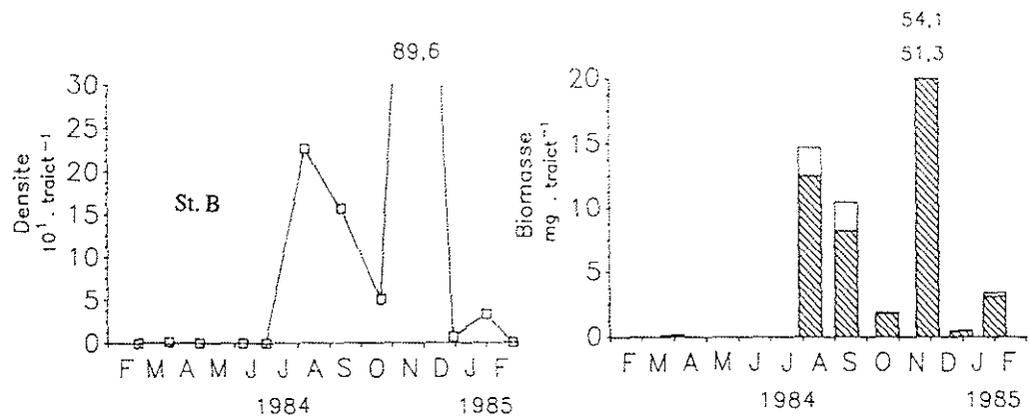


Figure 24: Variations numériques et pondérales des populations d'*Apherusa bispinosa*.

Figure 25: Variations numériques et pondérales des populations de *Gammarus locusta*.

D'après TRUCHOT (1963), cette espèce est caractéristique des zones dans lesquelles l'envasement est faible (crampons de Laminaires, sous-strate d'herbier et surtout Cystoseires). D'autre part, cet auteur, observant la prolifération hivernale de cet Amphipode, estime qu'*A. bispinosa* migre pendant l'été dans les eaux plus froides.

Dans le Bassin d'Arcachon, les pics de densité sont également hivernaux (Fig. 24). Les abondances maximales décroissent de la station la plus océanique (Q : 7430 individus.t<sup>-1</sup>) à la plus interne (B : 896 individus.t<sup>-1</sup>). De la même manière, le pic de densité printanier (constitué d'individus adultes) est élevé à la station Q, faible en L et presque inexistant en B. Cette saison correspondant à la période d'homothermie entre les eaux du large et celles de la baie, il est possible que ce phénomène traduise une immigration des populations océaniques vers l'intérieur de la baie.

Dans l'Isefjord, RASMUSSEN (1973) signale pour cette espèce deux périodes de reproduction, en mars-avril et de juin à novembre.

#### *Gammarus locusta*

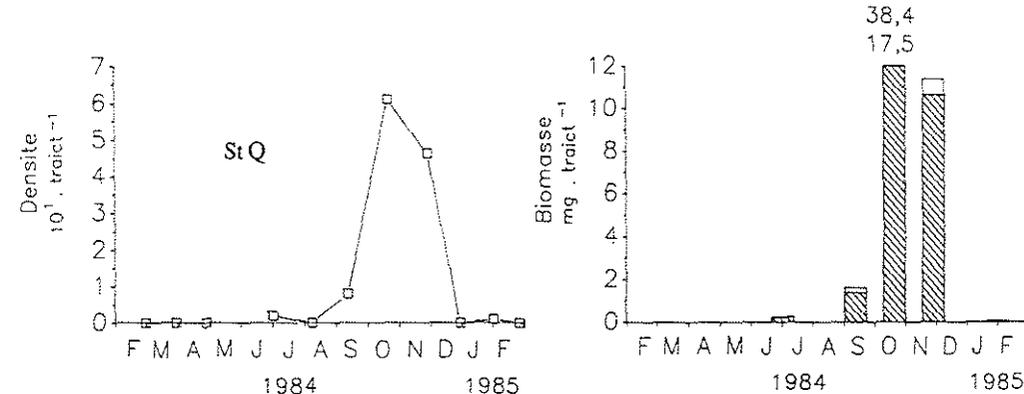
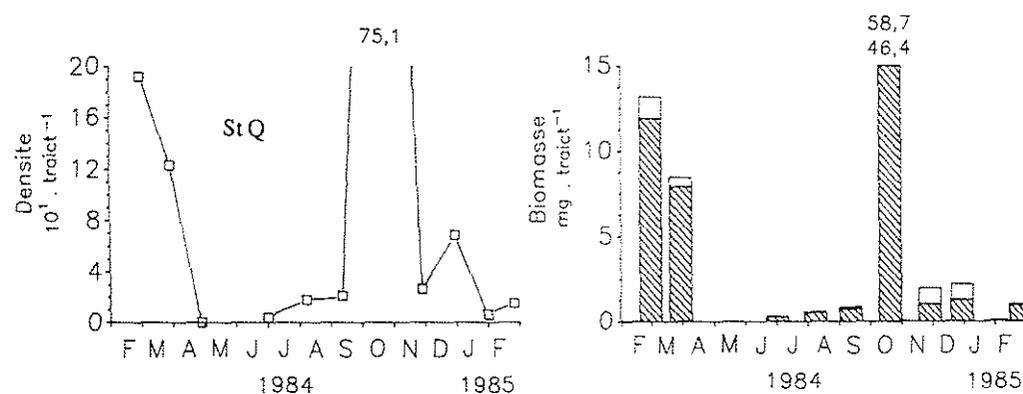
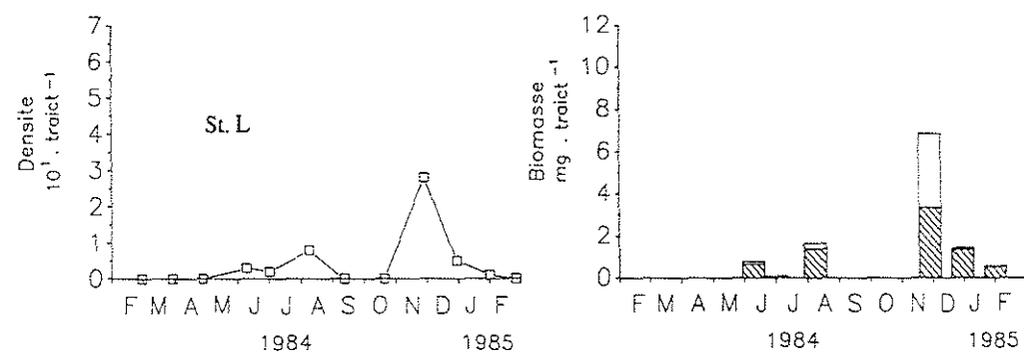
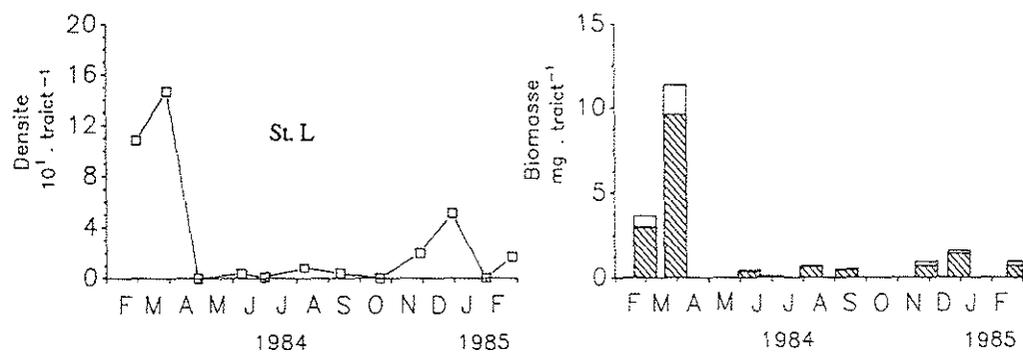
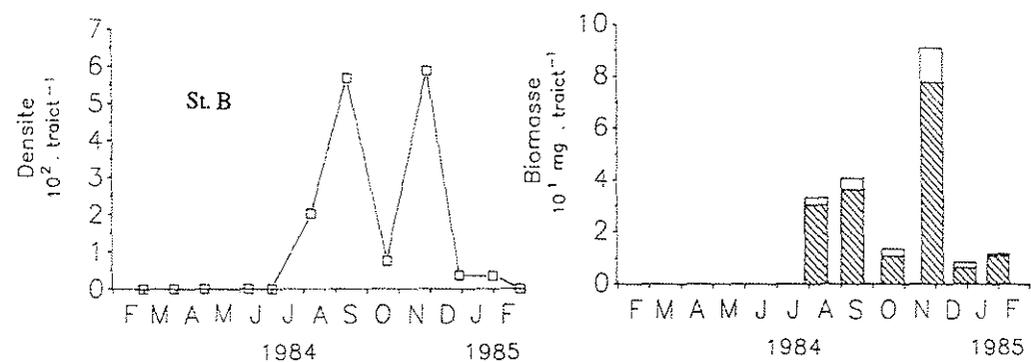
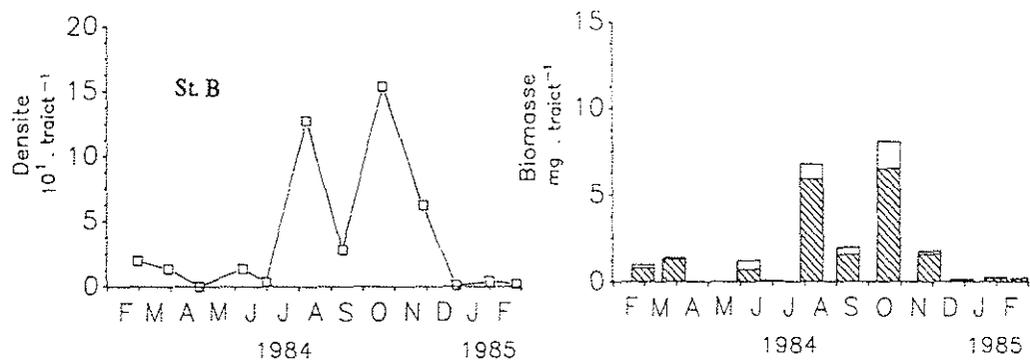
JONES (1948) et SPOONER (1957) estiment que ce Gammaridae est l'espèce la plus abondante dans les eaux côtières grâce à une fertilité importante et aux nombreuses générations qui se développent chaque année. Pour STOCK (1967), qui a publié une révision du groupe *Gammarus locusta*, il s'agit d'une espèce à affinité marine.

Ce taxon est notamment caractéristique des herbiers de Méditerranée (LEDOYER, 1962) et de Dinard, en Bretagne (OLLIVIER, 1970).

D'après MUUS (1967), les espèces du genre *Gammarus* ont un régime alimentaire de type omnivore. JACOBS *et al.* (1982) attribuent à *Gammarus locusta* le type nutritionnel mixte d'herbivore et de détritivore. ROBERTSON et MANN (1980) ont montré que *G. oceanicus*, en grande partie suspensivore, peut également consommer des feuilles de zostères.

Dans le Bassin d'Arcachon, LABOURG *et al.* (1971) signalent que *G. locusta* peuple principalement les régions eu- et polyhalines, tandis que la zone mésohaline (salinité : 5-18 ‰) est colonisée par *G. insensibilis*.

Les prélèvements réalisés dans les herbiers de la Baie contiennent une forte proportion de juvéniles, comme JACOBS *et al.* (1982) l'ont observé dans l'herbier de *Zostera marina* de Roscoff. A cet égard, JONES (1948) signalait une concentration des stades jeunes de *G. locusta* dans les étages élevés du littoral.



**Figure 26:** Variations numériques et pondérales des populations d'*Erichthonius difformis*.

**Figure 27:** Variations numériques et pondérales des populations d'*Arylus swammerdami*.

Dans les herbiers du Bassin d'Arcachon, cette espèce présente deux maxima d'abondance, l'un situé à la fin de l'été et l'autre au début de l'hiver, ces deux pics montrant une importance relative différente selon les stations (Fig. 25). Les densités maximales de cette espèce sont atteintes en novembre et décembre à la station L (1522 et 1571 individus.t<sup>-1</sup>).

#### *Erichthonius difformis*

D'après AMANIEU (1967), deux espèces du genre *Erichthonius* cohabitent dans les herbiers du Bassin d'Arcachon : *E. difformis* et *E. brasiliensis*.

Ces deux espèces se différencient principalement par la forme du corps du second gnathopode mâle (CHEVREUX et FAGE, 1925; LINCOLN, 1979), monodenté chez *E. difformis* et bidenté chez *E. brasiliensis*.

L'observation de nombreux individus mâles échantillonnés au cours de cette étude a révélé la présence exclusive d'*E. difformis*, tandis que la seconde espèce est récoltée en abondance dans les herbiers de Dinard (OLLIVIER, 1970) et de Méditerranée (LEDOYER, 1962).

Cet Amphipode filtreur est peu abondant à la station L, où son abondance connaît un maximum au début du printemps (147 individus.t<sup>-1</sup> en mars). Ce pic est également observé à la station Q (192 et 123 individus.t<sup>-1</sup> en février et mars), cette espèce atteignant une densité maximale en octobre (751 individus.t<sup>-1</sup>). A la station B, la présence de cet Amphipode est essentiellement estivale et automnale (Fig. 26).

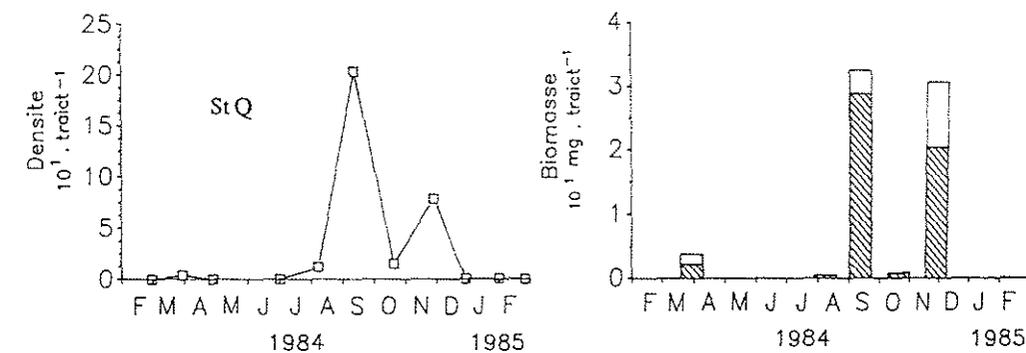
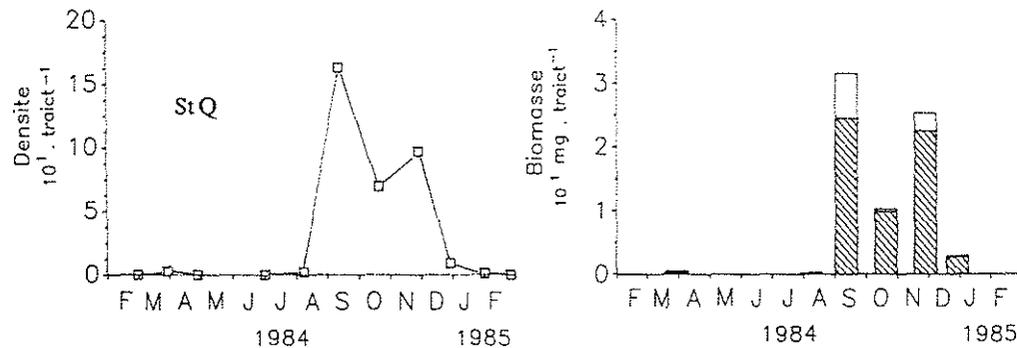
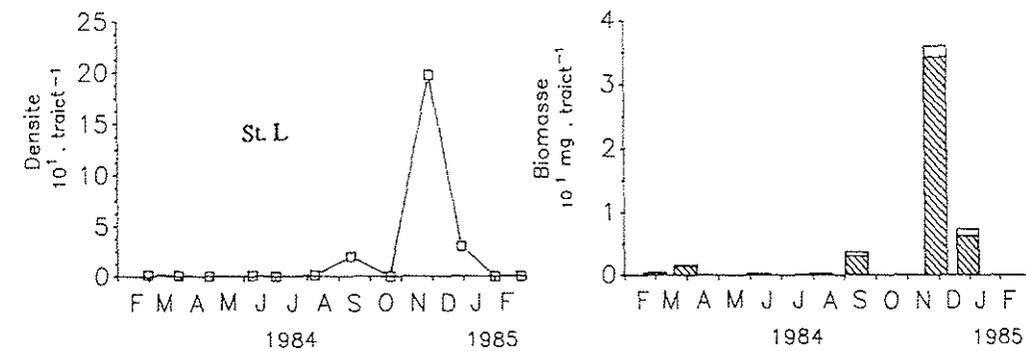
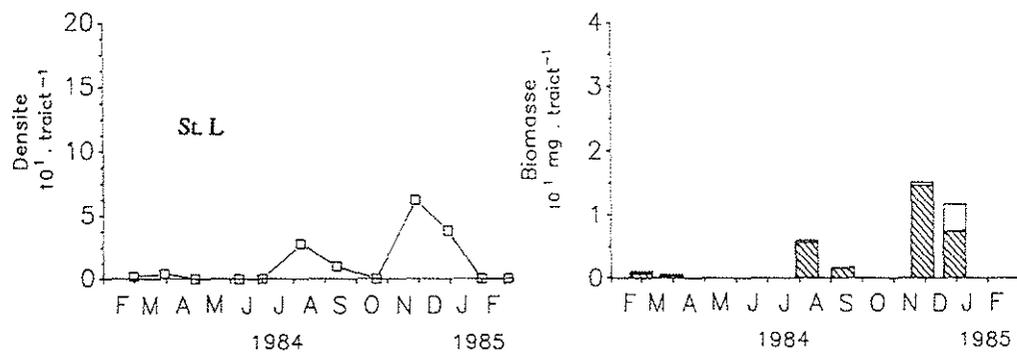
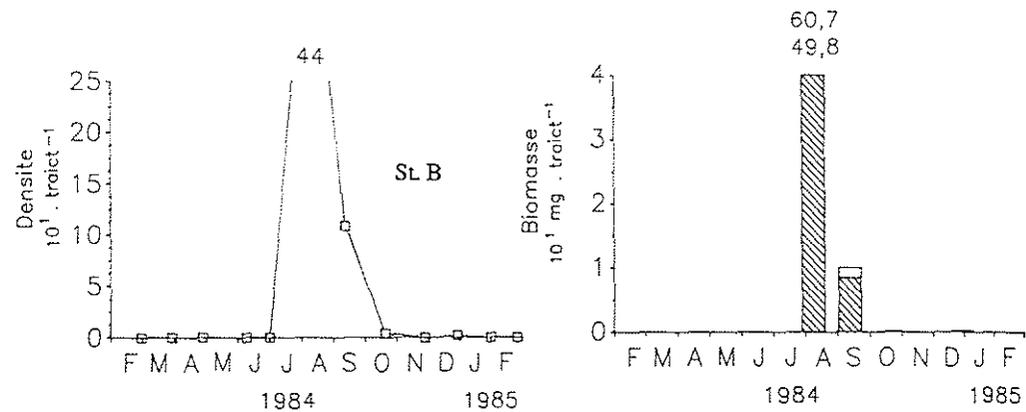
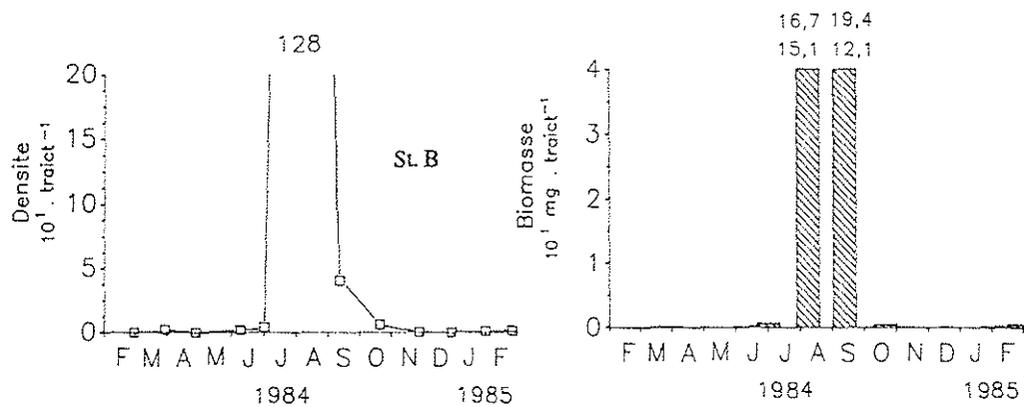
#### *Atylus swammerdami*

Largement distribué en Atlantique et en Méditerranée, *A. swammerdami* est récolté aussi bien dans les algues littorales et les herbiers qu'au large, jusqu'aux fonds de 90 m (SORBE, 1984).

Les populations de la station B montrent deux périodes d'abondance, en fin d'été et en automne (respectivement 568 et 588 individus.t<sup>-1</sup>), pics de densité également observés à la station L mais d'intensité beaucoup plus faible. A la station Q, cette espèce n'est présente qu'au cours de l'automne (61 individus.t<sup>-1</sup> en octobre) (Fig. 27).

#### *Melita palmata*

Beaucoup moins abondant que *Gammarus locusta*, ce Gammaridae dépositivore colonise les herbiers de *Z. noltii* de façon également plus temporaire.



**Figure 28:** Variations numériques et pondérales des populations de *Melita palmata*.

**Figure 29:** Variations numériques et pondérales des populations de *Dexamine spinosa*.

*Melita palmata* n'est pas signalée dans les herbiers de Bretagne et de Méditerranée; par contre, TRUCHOT (1963) la considère comme une espèce caractéristique des étages élevés de l'intertidal (niveau de *Fucus vesiculosus*). A la station B, elle n'apparaît en forte densité qu'à la fin de l'été (1280 individus.t<sup>-1</sup>). Dans les deux autres herbiers, elle est récoltée jusqu'au mois de décembre (Fig. 28).

#### *Dexamine spinosa*

Cet Amphipode, à la fois dépositore et herbivore, est très commun dans les biotopes d'algues littorales et de zostères (LEDOYER, 1962, 1964; RASMUSSEN, 1973; OLLIVIER, 1970).

Dans le Bassin d'Arcachon, AMANIEU (1967) récolte cette espèce euryhaline aussi bien au fond des chenaux les plus internes que dans les habitats océaniques, mais en densité assez faible.

Dans les stations Q et B, les abondances maximales sont mesurées à la fin de l'été (respectivement 203 et 440 individus.t<sup>-1</sup>), et en novembre à la station L (198 individus.t<sup>-1</sup>).

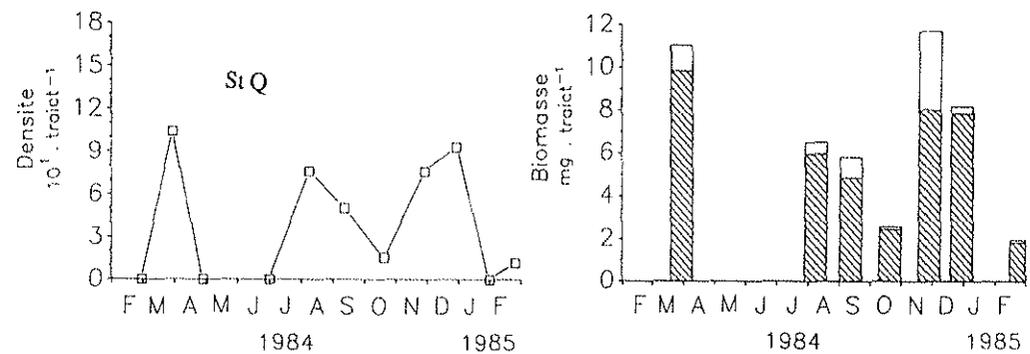
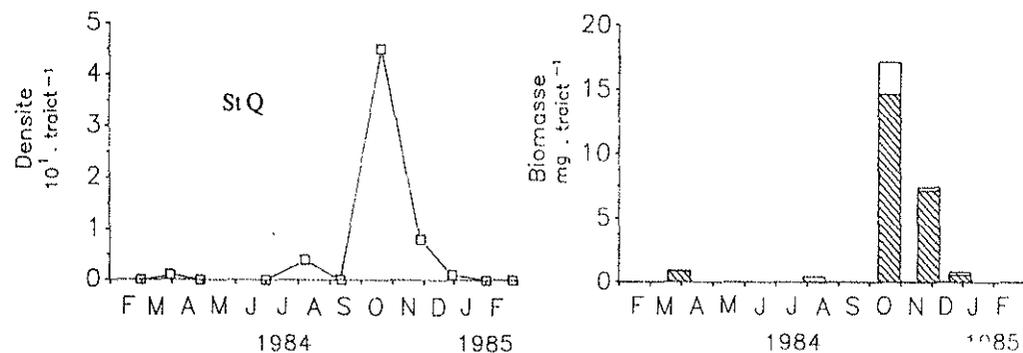
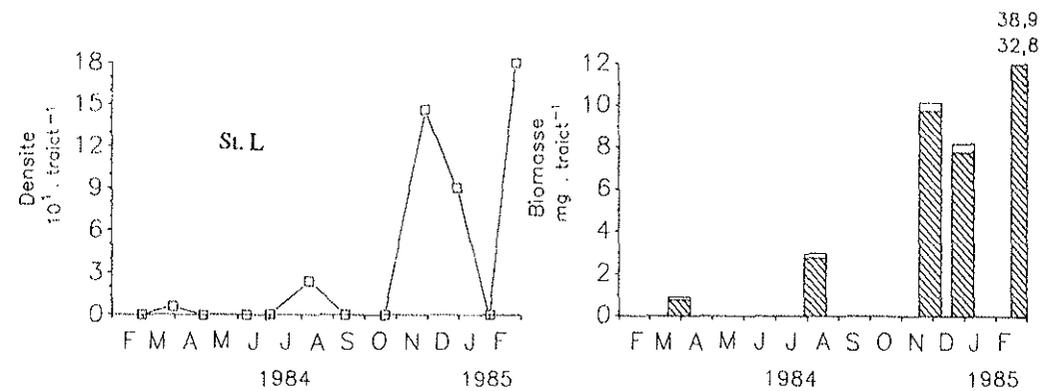
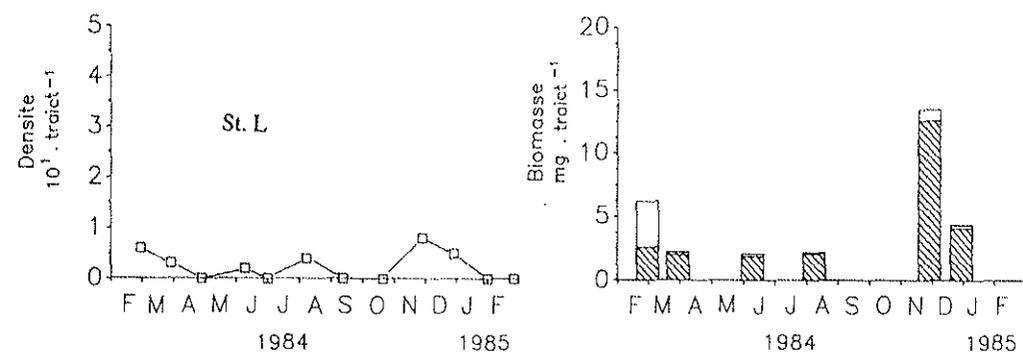
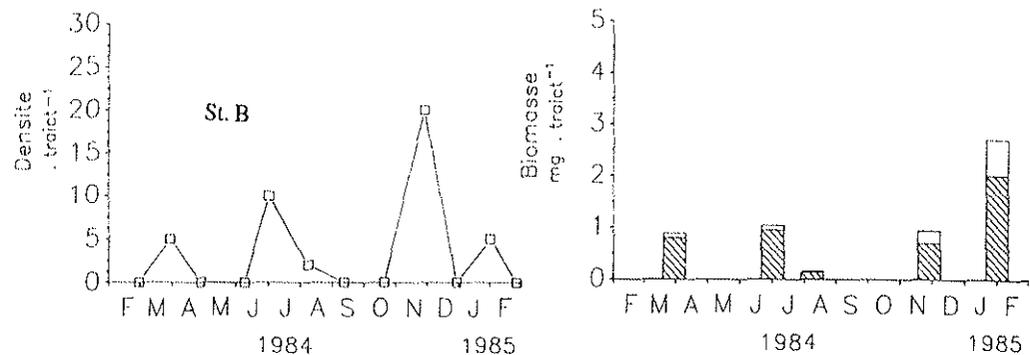
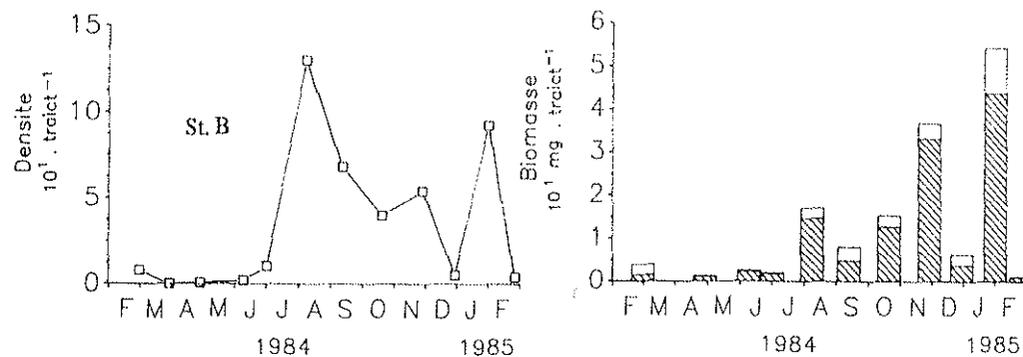
A Dinard, OLLIVIER (1970) récolte cette espèce principalement pendant l'été.

#### *Amphithæ ferox*

Signalée par CHEVREUX et FAGES (1925), sous le nom de *Pleonexes ferox* comme une espèce très répandue dans les algues du littoral (Ajaccio, Antibes), *A. ferox* n'a cependant pas été récoltée par LEDOYER (1962) dans les prairies de phanérogames et les biotopes d'algues littorales de Méditerranée.

A notre connaissance, cette espèce apparaît rarement sur la côte Atlantique, où elle n'est signalée qu'à Roscoff (LEDOYER, 1964), en faibles densités. Sur la côte basque espagnole (GUTIERREZ *et al.*, 1989), *A. rubricata*, *A. vaillanti* et *A. gammaroides* composent le peuplement d'Amphithoidae.

Dans le Bassin d'Arcachon, cette espèce herbivore (DAUVIN, comm. pers.) ne présente de densités élevées qu'à la station B dans laquelle elle est abondante de l'été à l'automne (Fig. 30). Dans cet herbier, l'apparition des juvéniles est estivale.



**Figure 30:** Variations numériques et pondérales des populations d'*Amphithoe ferox*.

**Figure 31:** Variations numériques et pondérales des populations de *Microdeutopus gryllotalpa*.

### *Microdeutopus gryllotalpa*

D'après MUUS (1967) cette espèce phytophile est fréquente dans les régions mésohalines où elle construit ses tubes sur les ulves, les coquilles, ou dans le sédiment. *M. gryllotalpa* est distribué du Sud-ouest de la Norvège à la Méditerranée, ainsi qu'en mer Noire.

Quoique citée par TRUE-SCHLENTZ (1965) et LEDOYER (1962) comme espèce caractéristique des herbiers de *Zostera noltii*, *Microdeutopus gryllotalpa* ne semble pas particulièrement abondante dans le Bassin d'Arcachon. En revanche, d'après AMANIEU (1967), elle prolifère en eau saumâtre dans les réservoirs à poissons. RASMUSSEN (1973) et MUUS (1967) situent la reproduction de cet Amphipode entre avril et octobre. Ce dernier auteur observe la présence constante de *M. gryllotalpa* dans les zones où la végétation est permanente (Characées), alors qu'au niveau des *Ruppia* les pics d'abondance sont bien séparés (mars, juillet-août et novembre).

Dans les herbiers échantillonnés au cours de cette étude, les populations de *M. gryllotalpa* subissent également de fortes variations de densité à peu près concomitantes dans les trois stations (Fig. 31), et situées approximativement pendant les mêmes périodes que celles qui sont signalées par MUUS.

### *Corophium acutum* - *Corophium insidiosum*

D'après AMANIEU (1967), *C. sextoni* est l'espèce du genre *Corophium* la plus abondante dans les slikkes du Bassin d'Arcachon. En fait, cette espèce colonise principalement les substrats durs: pignots, jetées, huîtres et moules fixées dans le médio-littoral. Au cours de nos pêches, nous avons récolté uniquement *C. acutum* et *C. insidiosum*, cette dernière espèce apparaissant par ailleurs dans les prélèvements benthiques de la station K. Elle est observée en grand nombre dans les réservoirs à poissons (AMANIEU, 1967; LABOURG, 1969).

Cité par RASMUSSEN (1973) comme le plus commun des Amphipodes tubicoles dans les fjords danois, *C. insidiosum* n'est pas signalé dans les herbiers de zostères. En revanche, *Corophium volutator* colonise l'herbier de *Z. noltii* de la Krabbenkreek (JACOBS *et al.*, 1983), alors que, dans le Bassin, cette espèce est limitée à la haute slikke.

La reproduction de ces Amphipodes est très étalée dans l'année (CRAWFORD, 1937; LABOURG, 1969; BACHELET, 1987). Leur abondance est généralement assez faible et soumise à des variations importantes dues, au moins en partie, à des

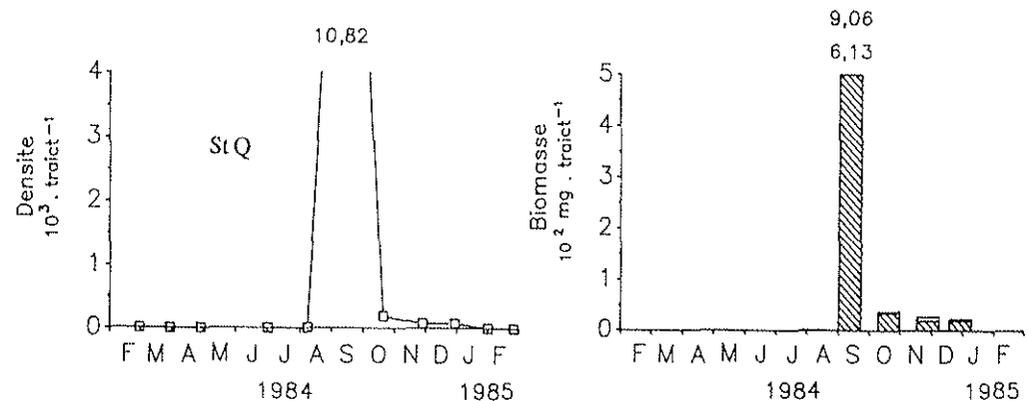
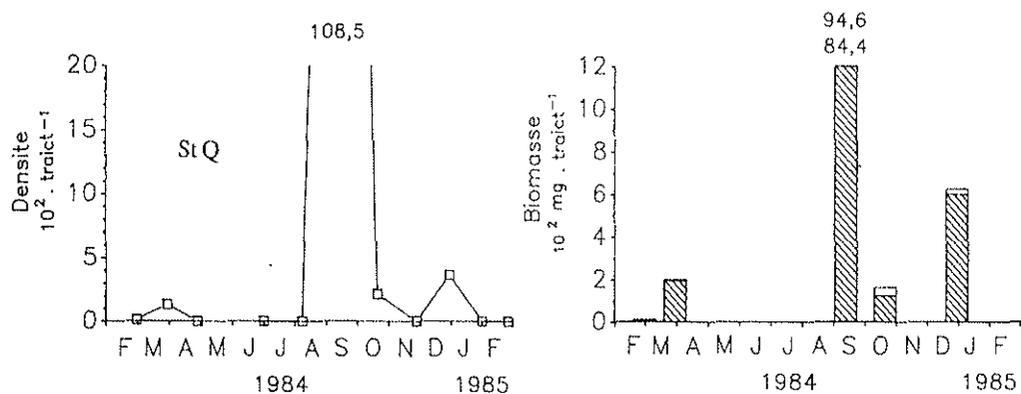
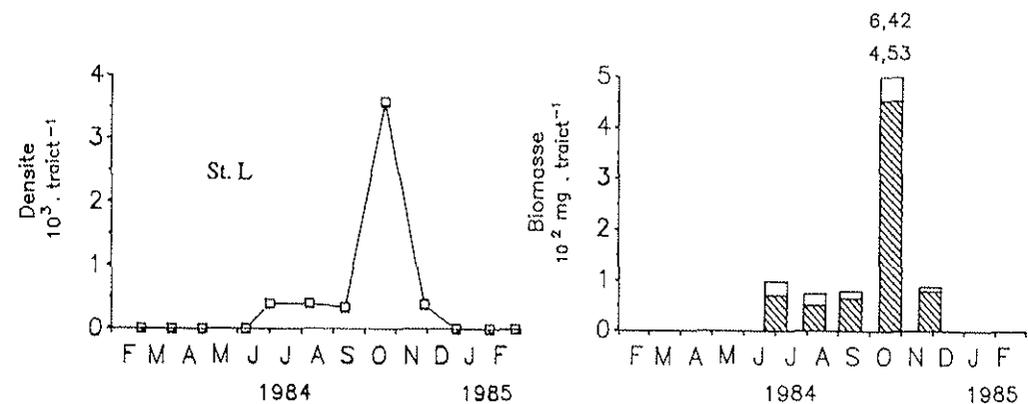
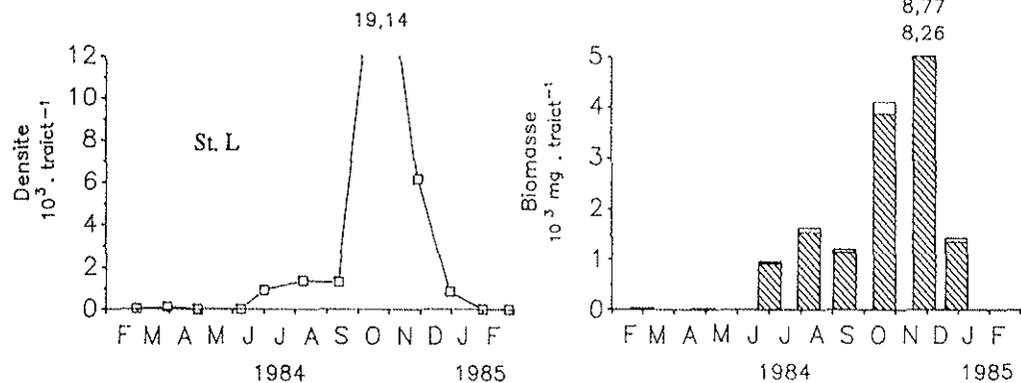
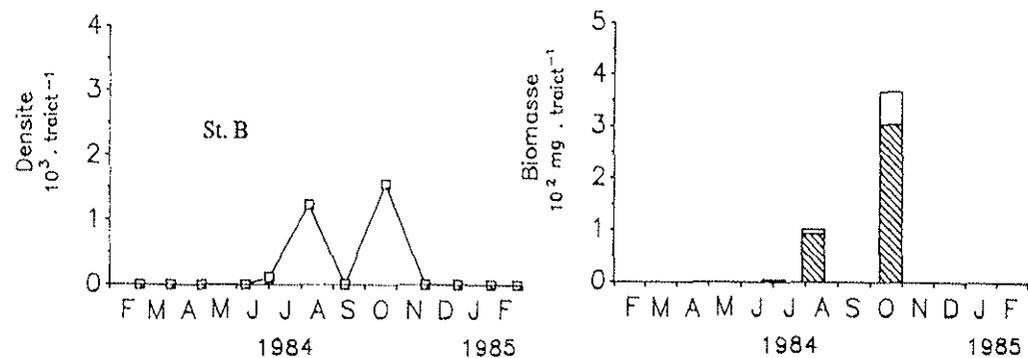
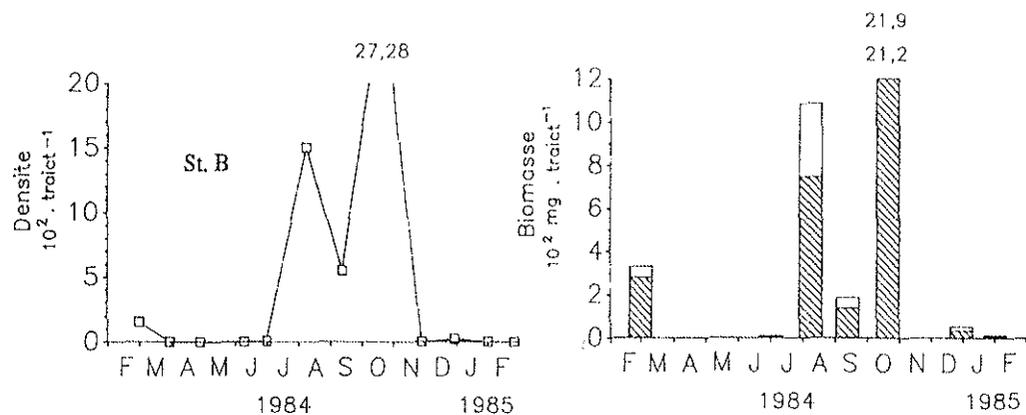


Figure 32: Variations numériques et pondérales des populations d'*Hippolyte longirostris*.

Figure 33: Variations numériques et pondérales des populations de juvéniles d'*Hippolyte*.

phénomènes de migration massive observés par AMANIEU (1967) et LABOURG (1969).

#### *Phthisica marina*

Ce caprellidae carnivore est, d'après LEDOYER (1962), caractéristique des herbiers méditerranéens et absent des zones de déferlement.

A Dinard, *Phthisica marina* est également présent dans les herbiers de zostères mais en moindre abondance que dans les sables à *Sabella pavonina* dans lesquels il est l'Amphipode dominant (OLLIVIER, 1970).

Récolté par SORBE (1984) dans le Golfe de Gascogne jusqu'aux fonds de 180 m, cette espèce n'est apparue qu'à la station B pendant l'été (484 individus.t<sup>-1</sup> en juillet).

#### *Hyalé nilssoni*

Généralement récolté dans la haute slikke, *Hyalé nilssoni* ne colonise qu'accidentellement la slikke (AMANIEU, 1967). TRUCHOT (1963) l'observe régulièrement dans les algues des niveaux supérieurs à Roscoff.

Sa présence dans les herbiers de *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon est exceptionnelle (station Q : 378 individus.t<sup>-1</sup> en juillet).

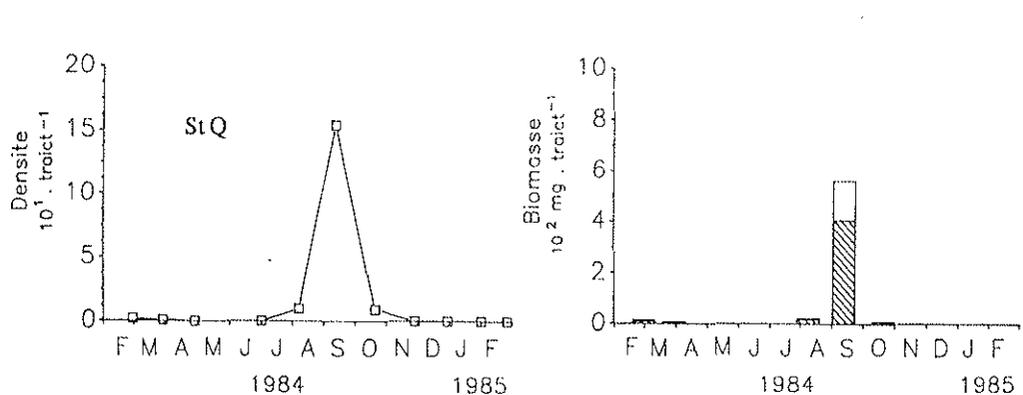
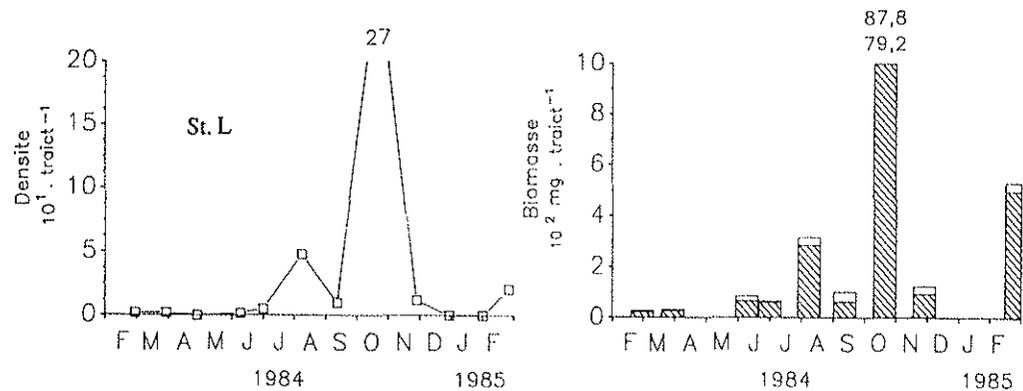
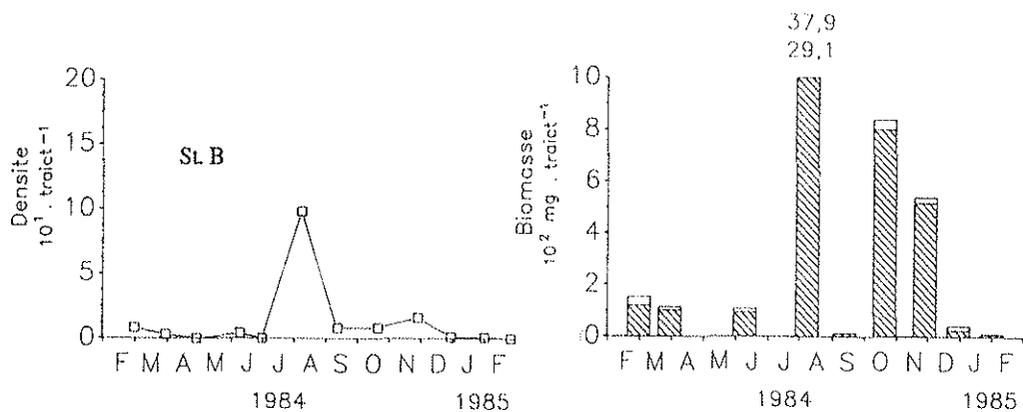
### **Décapodes natantia**

#### Genre *Hippolyte* Leach

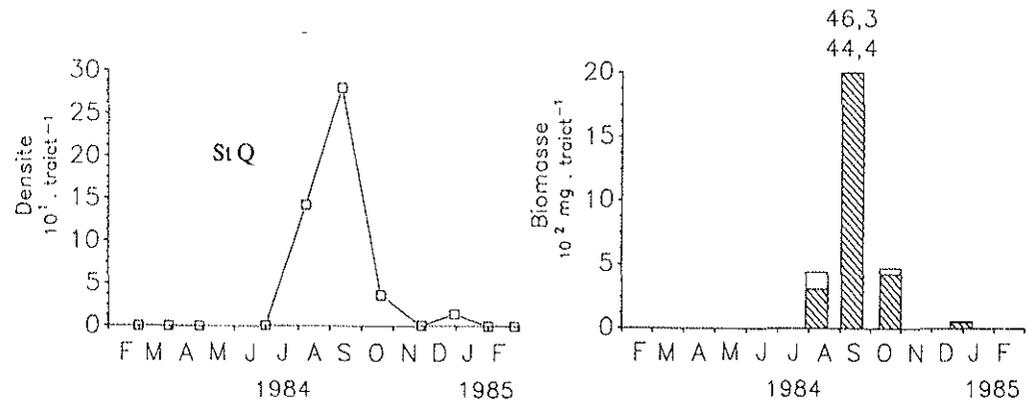
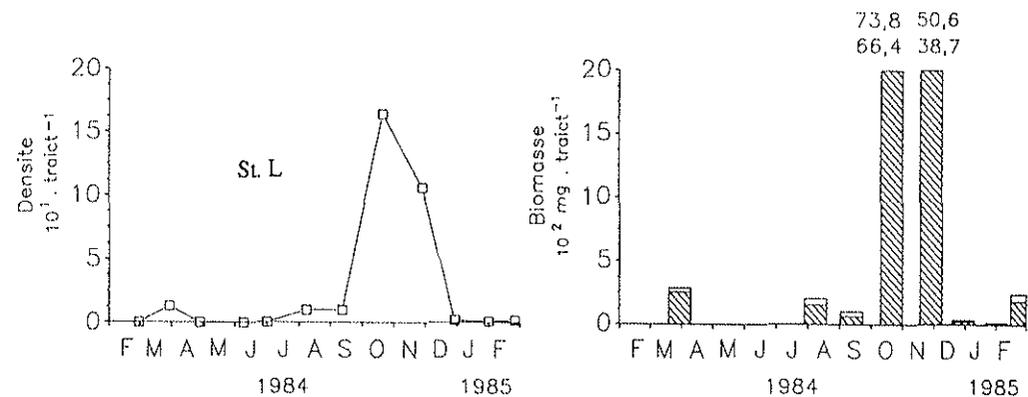
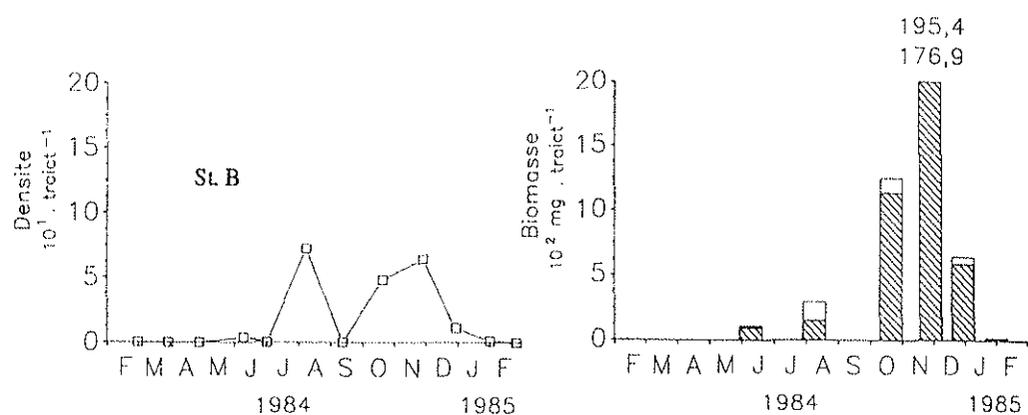
Le genre *Hippolyte* domine largement le peuplement des Décapodes nageurs dans les herbiers de *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon, ainsi que dans les prairies de phanérogames marines étudiées par LEDOYER (1962, 1964).

En Manche (BOURDON, 1965) et en Méditerranée, les deux espèces *Hippolyte inermis* et *H. varians* sont les plus abondantes. Elles sont également récoltées dans les herbiers de *Zostera marina* du Bassin d'Arcachon (LABOURG, comm. pers.). *H. varians*, absent des prélèvements de la station B, apparaît à la fin de l'été en L (352 individus.t<sup>-1</sup> en septembre) et plus tardivement à la station Q (454 et 622 individus.t<sup>-1</sup> en octobre et novembre). *H. inermis* réalise également quelques incursions dans les herbiers de *Z. noltii*, notamment à la station B.

Dans les trois stations échantillonnées dans le cadre de cette étude, *H. longirostris* apparaît en densités bien supérieures aux deux autres espèces (1000 à 2000 individus.t<sup>-1</sup>



**Figure 34:** Variations numériques et pondérales des populations de *Palaemon adspersus*.



**Figure 35:** Variations numériques et pondérales des populations de *Palaemon elegans*.

en moyenne), sans doute en raison de la position élevée de ces herbiers. En effet, d'après BOURDON (1965), la distribution de ces crevettes est déterminée par la profondeur.

La reproduction de ce petit Décapode herbivore débute à des dates différentes selon la latitude où se développent ses populations (Maroc : mars; Espagne : avril (LAGARDERE, 1971); Bretagne : mai (BOURDON, 1965)). Dans tous les cas, les dernières femelles ovigères sont observées en octobre.

Dans le Bassin d'Arcachon, les femelles ovigères sont observées dans les populations dès qu'elles colonisent les herbiers (mois de juin) (Fig. 32). Il est probable que la reproduction débute avant cette période puisque les juvéniles d'*Hippolyte* sp apparaissent également dans les prélèvements pendant ce mois (Fig. 33). La reproduction se poursuit jusqu'en octobre, produisant une quantité très importante de juvéniles, dont les abondances varient selon le même modèle que celles des adultes.

Les densités maximales d'adultes sont atteintes en automne et sont plus élevées dans les herbiers L et Q (respectivement 19.140 et 10.850 individus.t<sup>-1</sup>) qu'à la station B (2.728 individus.t<sup>-1</sup>).

#### Genre *Palaemon* Weber

Trois espèces du genre *Palaemon* ont été récoltées, dont deux assez régulièrement : *P. adspersus* et *P. elegans*, et une plus sporadiquement dans les herbiers L et B : *P. serratus*. Cette dernière montre une abondance maximale au mois d'août, à la station B : 74 individus.t<sup>-1</sup>. Elle est, par ailleurs, régulièrement récoltée dans les herbiers de *Z. marina* de la Baie (BERGLUND, 1982; LABOURG, com.pers.). La coexistence, le chevauchement et la régulation des populations a été étudiée sur les côtes d'Europe en général et dans le Bassin en particulier par BERGLUND (1982). D'après cet auteur, *P. serratus* est l'espèce qui domine dans les habitats océaniques, tandis que *P. adspersus* et *P. elegans* sont plus abondantes dans les habitats estuariens; cette dernière espèce serait particulièrement bien adaptée à supporter les variations journalières des facteurs abiotiques dans les zones tidales peu profondes. A partir de l'étude de différents systèmes estuariens, cet auteur a montré que *P. adspersus* et *P. elegans* sont sympatriques dans les herbiers de zostères non tidaux et presque allopatriques dans les systèmes tidaux. Cependant, les herbiers de *Z. noltii* du Bassin font exception à cette règle, les deux espèces étant observées simultanément et en densités à peu près équivalentes (Fig. 33 et 34).

#### . *Palaemon adspersus*

**Tableau I :** Résultat des pêches à la drague réalisées en mars 1981, 1982, 1983 et 1984 dans trois herbiers de *Z. marina* du Bassin d'Arcachon - Décapodes Natantia (P.J. LABOURG, comm. pers.).  
(voir Fig. 1 : A = Cap-Ferret, B = Ile aux Oiseaux, C = Pointe du Congre, D = Chenal de Cousse.)

	Effectif ou effectif / poids frais (g)							
	mars 1981		mars 1982		mars 1983		mars 1984	
	Cap-Ferret 1	Cap-Ferret 2	Congre	Cap-Ferret	Cap-Ferret	Cousse	Cap-Ferret	Ile aux oiseaux
<i>Carcinus maenas</i>	5/124,5		28	5	34	39	48	
<i>Portunus arcuatus</i>	9/23,5	16/29,3	75	9	22	70	6	9
<i>Portunus holsatus</i>	1/2,4			1	3			
<i>Portunus puber</i>	4/32,1	27/1132		4				
<i>Pisa tetraodon</i>	1/4,4		39	1	4	6		2
<i>Macropodia rostrata</i>	281/109	171/71,5	157	281	108	5	14	155
<i>Eupagurus bernhardus</i>	91/31,7	11		91			9	
<i>Clibanarius mysanthropus</i>	28/8,8	6	92	28		44		

La distribution de cette espèce s'étend de la Méditerranée à l'Atlantique (côte sud de la Norvège) et apparaît également en Mer noire. *P. adpersus* est omnivore, se nourrissant de détritiques, d'algues et d'invertébrés, notamment *Rissoa* sp et *Hydrobia* sp (FIGUERAS, 1986).

Ses comportements migratoires en fonction de la température ont été décrits par de nombreux auteurs cités par MUUS (1967) et LAGARDERE (1971). Elle est généralement absente des eaux peu profondes lorsque la température y est élevée (> 19-20°C). Cependant, les herbiers de la Baie, cette espèce montre des pics d'abondance situés autour de la période où la température de l'eau est maximale (août à octobre).

Les abondances sont plus élevées à la station L (270 individus.t<sup>-1</sup> en octobre) que dans les autres herbiers dans lesquels les maxima sont compris entre 100 et 150 individus.t<sup>-1</sup>.

Dans les eaux marocaines, sa reproduction se situe entre les mois de mai et d'août (LAGARDERE, 1971).

#### *. Palaemon elegans*

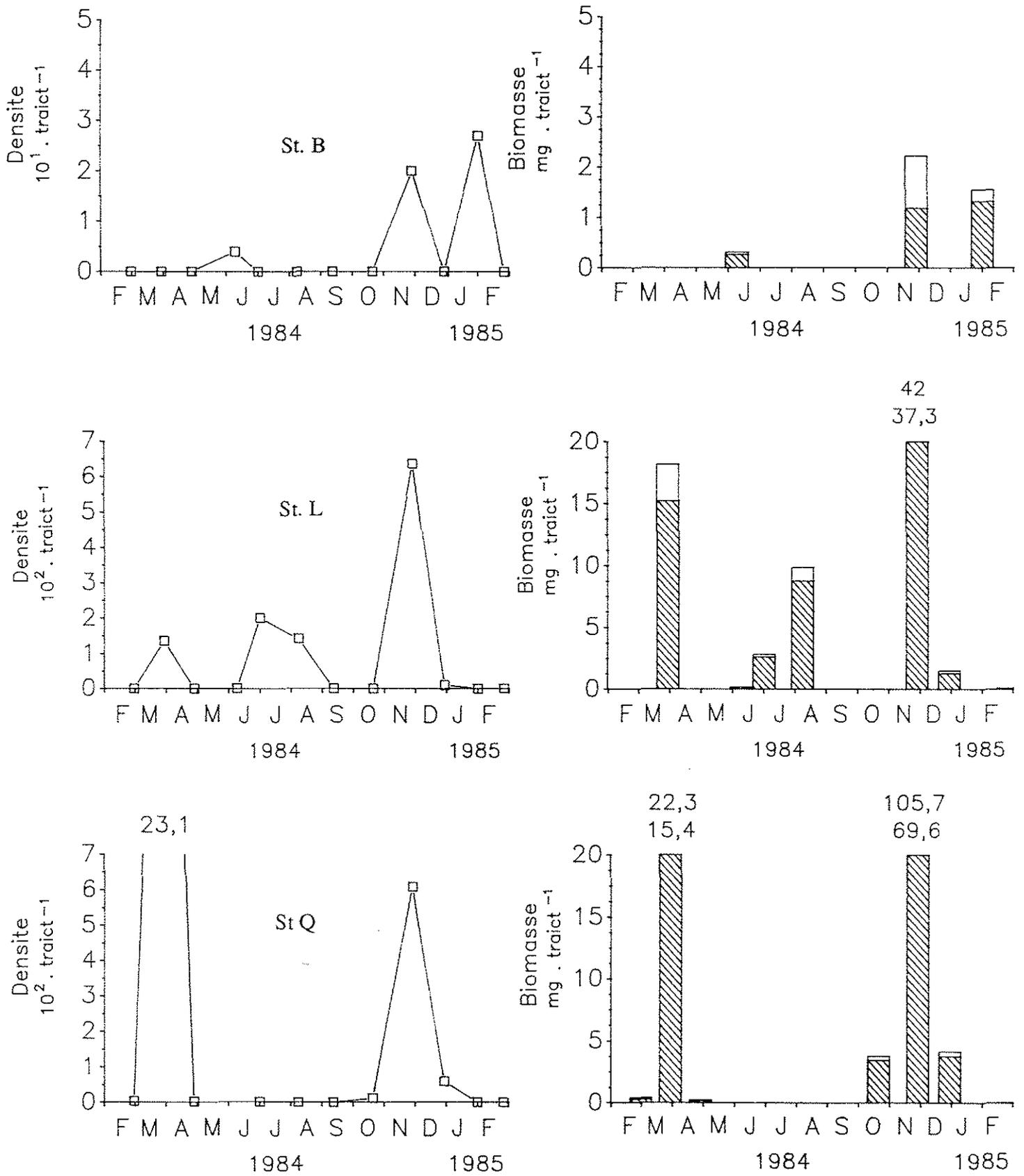
Cette crevette est signalée par LEDOYER (1962) comme une espèce caractéristique de l'herbier de *Z. noltii*. Elle est également commune dans les cuvettes rocheuses de l'étage intertidal sur les côtes atlantiques. Dans le Bassin d'Arcachon, elle présente des abondances assez comparables à celle de *P. adpersus* mais semble coloniser l'herbier pendant une période légèrement plus longue que cette dernière.

*P. elegans* est une espèce principalement herbivore pendant l'été ( elle consomme notamment l'algue brune *Pylaiella littoralis*), tandis qu'en automne un certain nombre de petits Crustacés entrent dans son alimentation (FORSTER, 1951).

Lors des pêches réalisées dans les herbiers, les juvéniles de *Palaemon* sp n'ont été récoltés qu'en août et en septembre, avec des densités maximales à la station B (respectivement 5.026 et 696 individus.t<sup>-1</sup>).

### **Décapodes Reptantia**

Dans l'herbier de *Z. noltii*, le sous-ordre des Décapodes Reptantia est représenté par une seule espèce : le crabe enragé (*Carcinus maenas*), tandis que huit espèces cohabitent dans les herbiers de *Z. marina* du Bassin d'Arcachon (Tableau I). En zone subtidale ce peuplement est composé principalement de *Macropodia rostrata*, espèce



**Figure 36:** Variations numériques et pondérales des populations d'*Amphipholis squamata*.

planctonivore qui se déplace sur les feuilles de zostères, ainsi que du crabe nageur *Portunus arcuatus*.

### *Carcinus maenas*

Le crabe enragé colonise les zones peu profondes de la Méditerranée et la frange intertidale des côtes de l'Atlantique jusqu'à la mer du Nord.

D'après NAYLOR (1958), l'activité locomotrice de *C. maenas* est soumise à deux rythmes, l'un tidal (activité maximale à marée haute), et l'autre circadien (activité maximale à l'obscurité).

Sa capacité à s'enfouir dans le sédiment lorsqu'un danger le menace fait que le filet employé au cours de cette étude est peu efficace pour capturer cette espèce (au maximum 22 individus.t<sup>-1</sup> à la station L en automne). Au niveau de l'échantillonnage à basse mer, seule la station Q révèle une présence quasi constante de ce crabe dans l'herbier de *Zostera noltii* (au maximum 89 individus.m<sup>-2</sup> en été).

D'après MUUS (1967), les populations de *C. maenas* migrent pendant l'hiver dans les eaux plus profondes. Si les crabes ne sont en effet pas récoltés pendant les mois les plus froids, dans les stations L et Q, le phénomène inverse est observé à la station B.

Etant donné les abondances importantes de cette espèce carnivore ( 405 tonnes récoltées en 1988, d'après THIMEL (1990)), notamment dans les chenaux intertidaux de la Baie, il serait nécessaire de lui consacrer une étude visant principalement à quantifier sa fonction prédatrice sur la macrofaune.

## **Echinodermes**

### *Amphipholis squamata*

Cette petite ophiure semble connaître une distribution presque cosmopolite dans les eaux peu profondes et apparaît également jusqu'aux fonds de 183 m (RUMRILL, 1982). Elle montre un phototrophisme négatif qui l'amène à se dissimuler dans les algues ou sous les coquilles et les pierres.

*Amphipholis squamata* est une espèce omnivore. L'analyse du contenu de ses viscères indique qu'elle consomme aussi bien des algues filamenteuses que de petits animaux : Annélides, Gastéropodes, Amphipodes et Isopodes (EMSON et WHITFIELD, 1989).

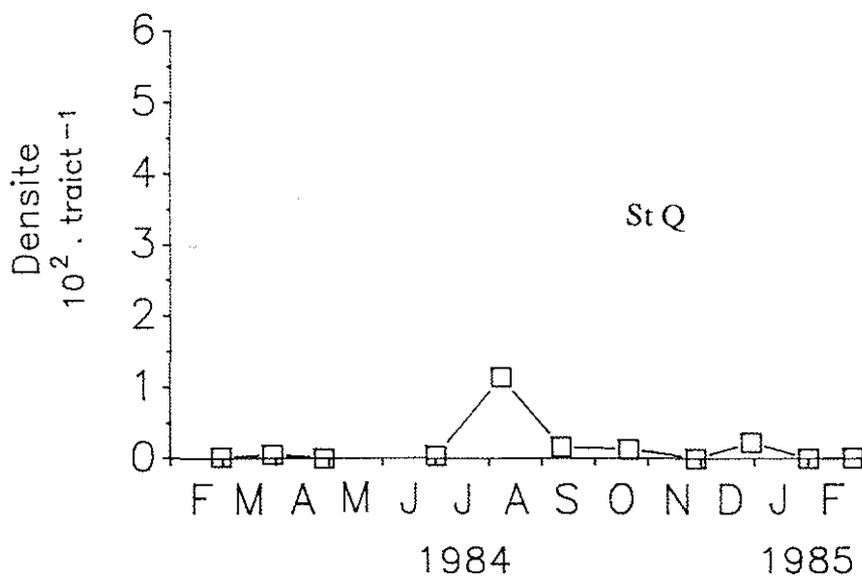
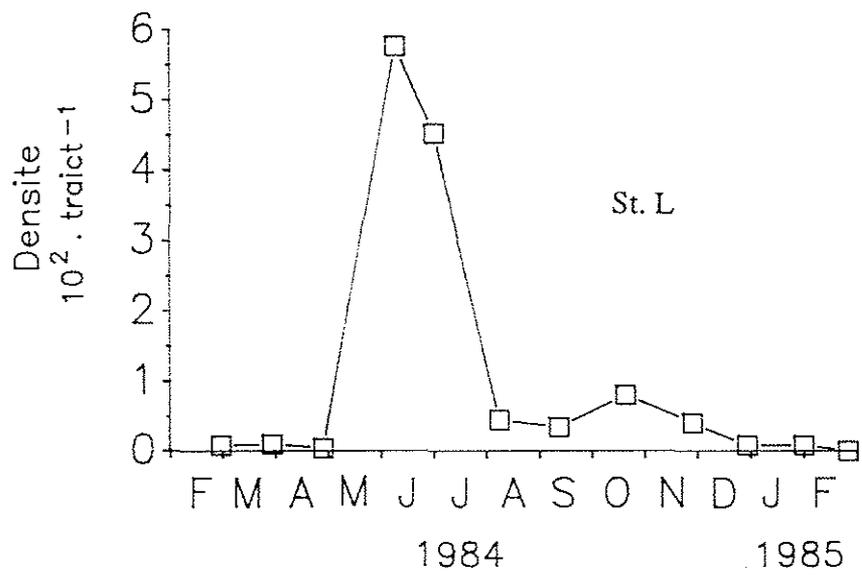
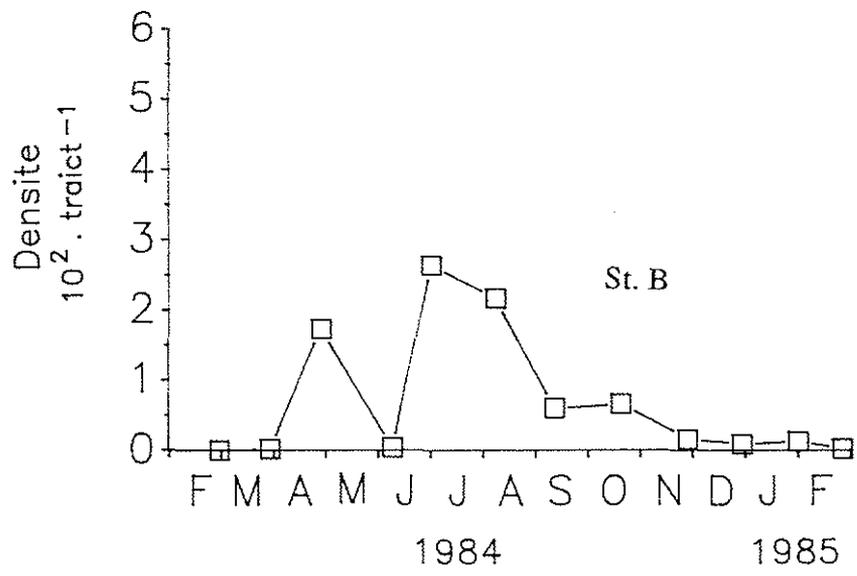


Figure 37: Variations numériques des peuplements de Poissons.

Sa reproduction est, dans certains cas, observée tout au long de l'année (FELL, 1946; RUMRILL, 1982), ou simplement de façon saisonnière (HENDLER, 1975; EMSON et WHITFIELD, 1989).

Les populations du Devon et du Golfe du Morbihan (DENIS, 1978) atteignent localement des densités supérieures à 3.000 individus.m<sup>-2</sup>. Dans les herbiers du Bassin d'Arcachon, le maximum observé en hiver à la station Q s'élève à 977 individus.m<sup>-2</sup>.

Assez rare à la station B, *A. squamata* présente dans les herbiers L et Q en mars et novembre des périodes d'abondance simultanées, ainsi qu'un pic estival qui n'apparaît qu'à la station L.

### Poissons

Dix espèces de poissons ont été récoltées au cours des pêches dans les herbiers de *Z. noltii*. Ces résultats sont complétés par les données de LABOURG *et al.* (1985), issues de prélèvements réalisés à proximité de la station L, en 1982 et 1983, au mois de mai. L'engin de pêche utilisé par ces auteurs est la courtine, filet fixe de 160 m de long constitué de deux ailes et d'une chambre de capture (10 mm de vide de maille). Ce matériel s'avère efficace pour piéger les espèces susceptibles, grâce à leur mobilité, d'éviter le traîneau utilisé pour cette étude. En revanche, l'utilisation de cette maille ne permet pas la capture des espèces (*Syngnathes*, *Pomatoschistus* sp), ou des individus les plus minces. Seize espèces ont ainsi été récoltées (Tableau II), dont simplement trois sont communes avec nos prélèvements.

D'autre part, des pêches au filet (maille : 4 mm) ont été réalisées dans différents herbiers de *Z. marina* pendant plusieurs années consécutives, au mois d'avril (Tableau III).

Ces données permettent de préciser la nature des peuplements, en zone subtidale et de déterminer, au sein de ces espèces, quelles sont celles qui remontent dans l'herbier intertidal.

#### *Atherina presbyter*

Dans les deux cas, *Atherina presbyter* domine le peuplement de poissons de l'herbier de *Z. noltii*.

L'Athérine est l'un des rares poissons pélagiques dont l'intégralité du développement se déroule dans la Baie. Cette espèce est distribuée en Atlantique (du

**Tableau II :** Résultat des pêches à la drague réalisées en mars 1981, 1982, 1983 et 1984 dans trois herbiers de *Z. marina* du Bassin d'Arcachon - Poissons (P.J. LABOURG, comm. pers.).  
(voir Fig. 1 : A = Cap-Ferret, B = Ile aux Oiseaux, C = Pointe du Congrès, D = Chenal de Cousse.)

	Effectif ou effectif / poids frais (g)							
	mars 1981		mars 1982		mars 1983		Mars 1984	
	Cap-Ferret 1	Cap-Ferret 2	Congre	Cap-Ferret	Cap-Ferret	Cousse	Cap-Ferret	Ile aux Oiseaux
<i>Raja undulata</i>					1		1	
<i>Siphonostoma typhle</i>		11/26,9	82		2	22	1/2,4	19/34,5
<i>Syngnathus abaster</i>	1/0,5			1		14		
<i>Syngnathus acus</i>	5/35,7	6/45,8	9	5	5	3		
<i>Nerophis ophidion</i>	8/8,2	24/20,1	11	8				3/2,6
<i>Entelurus aequorus</i>	1/1,66	10/55,4	34	1			2/2,8	7/4,5
<i>Hippocampus hippocampus</i>		1/10,6			6	9		
<i>Merlangius pollachius</i>	2/0,6			2				
<i>Merluccius merluccius</i>	1/2,4			1				
<i>Apletodon dentatus</i>	11/7,5	5/2,6	182	11		19	2/1,7	9/1,2
<i>Spinachia spinachia</i>							1/1,1	
<i>Diplodus sargus</i>		1/13,7						
<i>Symphodus melops</i>		1/21,2	1					
<i>Symphodus cinereus</i>	11/52,8		217	11	1	59	2/9,6	16/65,7
<i>Symphodus bailloni</i>	1/20,6			1				
<i>Echiistys vipera</i>					1			
<i>Callionymus lyra</i>						3	1/10,7	
<i>Gobius niger</i>	145/834,8	57/407,7	114	145	5	254	22/107,2	
<i>Pomatoschistus spp.</i>	43/55,5	16/15,8	10	43	23		74/101,1	10/13
<i>Atherina presbyter</i>	5/14,6	6/19,2	6	5	1		2/5,3	
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	2/17,8			1				
<i>Arnoglossus thori</i>	1/3			1	5			
<i>Ammodytes tobianus</i>					1			
<i>Solea vulgaris</i>							1/24,2	
Richesse spécifique	14	11	10	14	11	8	11	6

**Tableau III:** Résultats des pêches à la courtine réalisées en mai 1982 et 1983 au nord de L'Ile aux Oiseaux (d'après LABOURG *et al.*, 1985).

Effectif / poids frais (g)	mai 1982	mai 1983
	Somme de 4 pêches	Somme de 8 pêches
<i>Atherina presbyter</i>	176/1732	1139/1401
<i>Diplodus sargus</i>	17/ 469	10/ 314
<i>Liza aurata</i>	10/1049	11/ 705
<i>Symphodus cinereus</i>	29/ 784	1/ 32
<i>Chelon labrosus</i>	3/ 275	4/ 280
<i>Sparus aurata</i>	14/ 191	14/1640
<i>Dicentrarchus labrax</i>	13/1405	7/ 797
<i>Platyctys flesus</i>	5/ 645	10/1457
<i>Belone belone</i>	10/2410	20/4052
<i>Sardina pilchardus</i>	15/ 840	16/ 879
<i>Spondyliosoma cautharus</i>		
<i>Mullus barbatus</i>		1/ 80
<i>Trachurus trachurus</i>		9/ 573
<i>Symphodus melops</i>		9/ 108
<i>Gobius niger</i>	1/ 16	
<i>Sepia officinalis</i>	21/7140	39/14097

Maroc à la Mer du Nord), dans les eaux peu profondes. Elle est commune en été dans un certain nombre de baies, rias et estuaires et à proximité des ports.

Sa pêche est facilitée par un comportement grégaire. En Méditerranée, *A. presbyter* est remplacé par *A. mochon*, espèce récoltée occasionnellement dans les Réservoirs de Certes (CASTEL *et al.*, 1977). Dans le Bassin d'Arcachon, la reproduction d'*A. presbyter* se déroule entre les mois de mars et de mai. Les pontes agglomérées et muqueuses sont déposées au niveau des *Z. marina*, auxquelles elles sont accrochées par de longs filaments.

Les Athérines colonisent les herbiers de *Z. noltii* à partir du mois de mai, et pendant une période plus ou moins longue selon les stations (2 à 3 mois). Cette colonisation est le fait d'individus juvéniles (station B) ou adultes (station L). D'après WHEELER (1969), *A. presbyter* connaît d'ailleurs une croissance rapide, puisqu'il peut atteindre une taille de 7 cm au cours de sa première année.

Le régime alimentaire de cette espèce a donné lieu à de nombreuses études : PALMER (1979), TURPENNY *et al.* (1981), LENS (1986). En dépit de son caractère opportuniste, certaines caractéristiques nutritionnelles sont communes aux différentes populations. Le régime alimentaire de l'Athérine se compose à plus de 50 % de Copépodes calanoïdes, de larves de Décapodes brachyours et d'Amphipodes (Caprellidae, Gammaridae). Par ailleurs, cette espèce consomme occasionnellement des Gastéropodes.

La sélection des proies est visuelle; d'autre part, d'après les travaux de LENS (1986), l'alimentation est plus active pendant les heures de forte insolation.

Du fait de leur abondance dans les zones côtières et estuariennes, les Athérines prélèvent une grande partie de la production zooplanctonique dans ces milieux; en mer d'Azov, KLOVACH (1982) estime qu'*Atherina mochon* consomme 30 % de la production estivale des Copépodes. D'après KIENER et SPILLMAN (1969), les Athérines constituent un maillon trophique primordial entre les Crustacés herbivores (plancton, et Amphipodes) et de nombreuses espèces de poissons ichtyophages (Bars) ou d'oiseaux.

#### Gobiidae

Dans les herbiers de *Zostera marina*, *Gobius niger* est le Gobiidae le plus fréquemment récolté (Tableau II), tandis que *Pomatoschistus microps* et *P. minutus* ont été les seules espèces capturées lors des pêches dans les zostères intertidales. Cette distribution serait déterminée par la profondeur (WHEELER, 1969).

*Pomatoschistus microps*

Ce petit poisson (7 cm au maximum) est une espèce euryhaline, commune dans l'Atlantique, la Baltique, la Méditerranée et la Mer noire. En zone intertidale, c'est souvent l'espèce dominante des Gobiidae (MUUS, 1967). Cet auteur signale la préférence de ce poisson pour les zones protégées dans lesquelles la végétation est rare ou absente. Sa reproduction débute en avril et se poursuit jusqu'à la fin de l'été. Les œufs sont pondus sous une coquille vide et surveillés par le mâle. Ces pontes sont souvent observées en zone intertidale, dans les flaques.

*Pomatoschistus microps* est peu abondant dans l'herbier de *Z. noltii* pendant les mois les plus froids. Ses populations présentent généralement des densités maximales à la fin de l'été. D'après MUUS (1967), cette espèce migre pendant l'hiver dans les eaux plus profondes. Ce poisson est assez rarement récolté à la station Q, sans doute trop exposé par rapport aux autres herbiers.

Son régime alimentaire est composé essentiellement de petits Crustacés : Copépodes harpacticoïdes, d'Amphipodes (Gammaridae), d'Isopodes (*Idotea* sp) et de jeunes Annélides (de CASABIANCA et KIENER, 1969; CASTEL, 1985).

*Gobius niger*, espèce de plus grande taille, consomme également des petits crabes, des petits Mollusques (*Cerastoderma*, *Mytilus*) et d'autres poissons.

*Pomatoschistus minutus*

Cette espèce est légèrement plus grande que la précédente (jusqu'à 9,5 cm), et colonise généralement les eaux plus profondes (30 à 40 cm, exceptionnellement 60 m). C'est le poisson dominant en nombre dans l'estuaire de la Gironde (CEMAGREF, 1985).

Sa reproduction se déroule selon les mêmes modalités et durant la même période que *P. microps*.

*P. minutus* est moins fréquent que le précédent dans l'herbier de *Z. noltii*. Il a été récolté dans les stations B et L (au maximum 4 individus.t<sup>-1</sup>).

Son régime alimentaire est identique à celui de *P. microps*.

## Syngnathidae

Six espèces de Syngnathidae colonisent les herbiers de *Zostera marina* du Bassin d'Arcachon (Tableau II), parmi lesquels trois Syngnathes remontent à marée haute sur l'herbier de *Zostera noltii* : *Syngnathus abaster* (le plus abondant), *S. typhle* et *S. acus*. Un seul hippocampe (juvénile) a été récolté dans l'herbier intertidal; il n'a pas été pris en compte dans les calculs.

### *Syngnathus acus*

Cette espèce est commune sur les côtes de l'Atlantique ainsi qu'en Méditerranée. *S. acus* est l'un des plus grands Syngnathes qui colonise les fonds sableux ou vaseux ainsi que les herbiers de zostères. Il consomme les petits Crustacés (Amphipodes, Isopodes, juvéniles de Décapodes) ainsi que des petits poissons (*Pomatoschistus* spp) (WHEELER, 1969).

Dans cette famille, l'incubation des œufs s'accomplit dans la poche incubatrice ventrale des mâles; la ponte peut être aussi simplement fixée sur l'abdomen du mâle (*Nerophis*). Cette espèce se reproduit entre mai et août.

*S. acus* n'a été récolté qu'à la station B, à deux reprises (1 individu.t<sup>-1</sup>).

### *Syngnathus typhle*

*S. typhle* connaît la même répartition que l'espèce précédente. C'est une espèce typique des herbiers de zostères, mais elle apparaît également dans les algues du type *Himanthalia* et *Laminaria*. Dans ces milieux, *S. typhle* adopte une posture verticale qui le rend difficile à distinguer dans la végétation. Cette espèce remonte durant l'automne dans l'herbier de *Z. noltii* et présente à cette époque une abondance maximale à la station B (16 individus.t<sup>-1</sup> en septembre).

Son régime alimentaire est proche de celui de l'espèce précédente : Crustacés, petits poissons.

### *Syngnathus abaster*

Signalée par BAUCHOT et PRAS (1980) comme une espèce presque exclusivement méditerranéenne, ce Syngnathe est toutefois récolté dans les eaux portugaises (RE, 1983; ARRUDA *et al.*, 1988) et dans le Bassin d'Arcachon qui semble constituer sa limite nord de répartition.

Cette espèce littorale peut également coloniser les eaux douces. C'est, d'autre part, le seul syngnathe capturé par LABOURG (comm. pers.) dans les réservoirs de Certes, à proximité des écluses.

Quoique relativement peu abondant par rapport aux autres Syngnatidae (notamment *S. acus* et *S. typhle*) dans l'herbier de *Zostera marina*, cette espèce est la plus fréquente dans les zostères intertidales, à marée haute, entre le mois de juin et la fin de l'automne. Ses abondances maximales sont mesurées à la station L (36 individus.t<sup>-1</sup> en octobre), et minimales en Q, station la plus éloignée de l'herbier de *Z. marina*.

Son régime alimentaire n'a pas été particulièrement étudié, mais il est probable qu'il est semblable à celui des autres Syngnathes.

### *Anguilla anguilla*

Cette espèce est répandue dans les eaux marines, saumâtres et douces de l'Europe (Atlantique et Méditerranée) ainsi qu'en Mer Noire.

Sa biologie a fait l'objet d'études très nombreuses concernant, notamment, les migrations liées à sa reproduction. Celle-ci se déroule en pleine mer, les jeunes anguilles (civelles ou pibales) ne pénétrant ensuite dans les estuaires et les lagunes qu'à l'âge de 3 ans, lorsqu'elles atteignent environ 7 cm.

Dans les réservoirs à poissons, LABOURG (1969) a montré que son régime alimentaire se compose essentiellement de Crustacés Décapodes et Isopodes (*Palaemonetes varians*, *Idotea chelipes*) et de larves de Diptères. Elle consomme également des Bivalves (*Cerastoderma* sp) et des petits poissons (*A. presbyter*). Ce même auteur a observé, à l'île aux Oiseaux, des estomacs d'anguilles remplis uniquement de petits *Carcinus maenas*, proies particulièrement abondantes dans ces milieux.

Les pêches diurnes au filet ne permettent pas de quantifier les populations d'anguilles. En effet, celles-ci ont un comportement diurne d'évitement du filet, trop lent pour les capturer. Elles semblent toutefois particulièrement abondantes à la station L (4 individus.t<sup>-1</sup> en août).

### *Diplodus sargus*

Comme pour la plupart des espèces de ce genre, le Golfe de Gascogne constitue la limite nord de *Diplodus sargus*, espèce commune en Méditerranée.

Le Sar commun se nourrit presque exclusivement de Mollusques, qu'il broie grâce à ses molaires. Récolté exceptionnellement dans nos pêches (station L), *D. sargus* a été capturé par LABOURG *et al.* (1985), dans 8 pêches sur 12 (Tableau III). Cette espèce, abondamment pêchée à la ligne durant la période estivale, fréquente donc la zone intertidale, sans doute pour s'y nourrir.

### *Mugilidae*

Trois espèces de muges sont rencontrées dans les chenaux intertidaux du Bassin d'Arcachon : *Liza ramada* et *Chelon labrosus*, présents toute l'année et *Liza aurata*, d'avril à juillet (LABOURG *et al.*, 1985). Les espèces qui constituent cette famille sont des limnivores, capables grâce à leur estomac et leur système pharyngial adapté, d'effectuer un tri dans les particules absorbées. Les juvéniles sont carnivores (meiofaune et larves de Diptères), tandis que les adultes sont plutôt herbivores (débris d'algues, diatomées). Dans l'herbier de *Z. noltii*, LABOURG *et al.* (1985) ont récolté *Chelon labrosus* et *Liza aurata*.

Les espèces qui suivent apparaissent uniquement dans les pêches à la courtine.

### *Platichthys flesus*

D'après MUUS (1967), *P. flesus* est l'une des espèces de poissons dominantes des fjords et lagunes danoises. Il est présent en Atlantique, en Méditerranée, dans l'Adriatique et en Mer Noire. La reproduction des flets a lieu en pleine mer; les jeunes stades immigrent en zone côtière à partir du mois de mai, y complètent leur métamorphose, puis émigrent en automne vers les eaux plus profondes.

Cette espèce, récoltée par LABOURG *et al.* (1985) dans l'herbier du Nord de l'Île aux Oiseaux, n'apparaît pas dans nos prélèvements. De même que l'anguille, ce poisson passe la majeure partie de son temps sur le fond. Du fait que le filet utilisé dans cette étude repose sur des patins qui le surélève de quelques centimètres par rapport au substrat, il n'est pas étonnant qu'il n'ait pas été récolté par cet engin.

Le régime alimentaire du flet a été étudié par MULICKI (1947). Les juvéniles se nourrissent d'Oligochètes, de jeunes *Nereis diversicolor*, d'Ostracodes et de Copépodes Harpacticoïdes. Les flets plus âgés consomment des Amphipodes (*Corophium* sp, *Gammarus* sp) ainsi que de petits Mollusques. Les flets adultes sont des prédateurs de Mollusques : *Cerastoderma* sp, *Mytilus* sp (WHEELER, 1969), comme LABOURG (comm. pers.) l'a observé en ce qui concerne les populations du Bassin d'Arcachon.

### *Symphodus cinereus*

Cette espèce, très commune en Méditerranée (BAUCHOT et PRAS, 1980) est récoltée par LEDOYER (1962) dans les herbiers de phanérogames.

Absent des rias portugaises d'Aveiro et Formosa (ARRUDA *et al.*, 1988; MONTEIRO *et al.*, 1987), *S. cinereus* est une espèce typique des herbiers de *Zostera marina* du Bassin d'Arcachon. Ses remontées sur l'herbier de *Zostera noltii*, régulières en mai 1982 (présent dans 3 pêches sur 4), ont été beaucoup plus sporadiques en 1983.

Le régime alimentaire de cette espèce semble n'avoir pas fait l'objet de recherches particulières. L'examen de quelques contenus stomacaux d'individus adultes des herbiers de la baie pendant l'été, y révèle la présence de Copépodes.

### *Belone belone*

L'orphie est une espèce marine qui effectue des migrations vers les côtes lorsque la température s'élève. Elle pénètre dans le Bassin dès le mois de février et fait partie des premières espèces capturées en mars par les courtines fixes. Dans le Bassin d'Arcachon, elle colonise les zones intertidales, atteignant localement des densités élevées.

Son régime alimentaire est très varié : Crustacés, jeunes Poissons et Céphalopodes.

### *Sparus aurata*

Cette espèce, principalement méditerranéenne, est également fréquente sur les côtes atlantiques, espagnoles, portugaises et françaises.

Les juvéniles (10 à 27 mm) colonisent les chenaux intertidaux du Bassin dès le mois d'avril (LABOURG *et al.*, 1985). Dans l'herbier de *Zostera noltii*, ces auteurs ont capturé des individus de 19 à 23 cm.

Le régime alimentaire de *Sparus aurata* est composé de Mollusques Bivalves.

### *Dicentrarchus labrax*

*Dicentrarchus labrax* est une espèce largement distribuée en Atlantique (des Canaries à la Norvège), également commune en Méditerranée.

Dans le Bassin d'Arcachon, les juvéniles (17 à 23 mm) colonisent les chenaux intertidaux dès le mois de mai. A cette époque des individus adultes (jusqu'à 30 cm) sont capturés sur l'herbier (LABOURG *et al.*, 1985).

La nourriture du bar est assez variée : Crustacés Amphipodes et Isopodes, crevettes, crabes et Poissons. C'est une espèce migrante qui regagne les eaux du large en automne.

### *Sardina pilchardus*

La sardine est un poisson commun en Atlantique, Méditerranée et en Mer Noire. Ses déplacements en banc l'amènent pendant l'été dans les eaux côtières à la recherche du plancton dont elle se nourrit.

## Espèces récoltées dans l'herbier de Z. noltii au cours de cette étude

- Abra ovata* (Philippi)  
*Acanthochitona crinitus* (Pennant)  
*Amage adpersa* (Grube)  
*Ammothella longipes* (Hodge)  
*Ampelisca brevicornis* (Costa)  
*Ampharete acutifrons* (Grube)  
*Amphipholis squamata* (Delle Chiaje)  
*Amphithoe ferox* (Chevreux)  
*Amphitrite gracilis* (Grube)  
*Anemonia viridis* (Forsk.)  
*Anguilla anguilla* (Linné)  
*Anoplodactylus angulatus* Dohrn  
*Aonides paucibranchiata* Southern  
*Apherusa bispinosa* (Bate)  
*Apseudes latreilli* M.-Edwards  
*Arenicola marina* Linné  
*Armandia cirrosa* Filippi  
*Athanas nitescens* (Leach)  
*Atherina presbyter* Cuvier  
*Atylus swammerdami* (M.-Edwards)  
*Autolytus prolifer* (O.-F. Muller)  
*Bittium reticulatum* (Da Costa)  
*Callipallene emaciata* (Dohrn)  
*Callipallene spectrum* (Dohrn)  
*Callipallene tiberi* (Dohrn)  
*Capitella capitata* (Fabricius)  
*Carcinus maenas* (Linné)  
*Caulerpiella Killariensis* (Southern)  
*Cerastoderma edule* (Linné)  
*Cereus pedunculatus* (Pennant)  
*Chironomides* (larves)  
*Clymenura clypeata* Saint-Joseph  
*Corophium acutum* Chevreux  
*Corophium insidiosum* (Crawford)  
*Crangon crangon* (Linné)  
*Cumopsis goodsiri* (V. Beneden)  
*Cyathura carinata* (Kroyer)  
*Cyclope neritea* (Linné)  
*Dexamine spinosa* (Montagu)  
*Diopatra neapolitana* Delle Chiaje  
*Diplodus sargus* (Linné)  
*Doris verrucosa* (Linné)  
*Dynamene bidentata* (Adams)  
*Ehlersia cornuta* (Rathke)  
*Elysia viridis* (Montagu)  
*Endeis spinosa* (Montagu)  
*Epithonium clathrus* (Linné)  
*Erichthonius difformis* M.-Edwards  
*Erythropus mysanthropus* (Latreille)  
*Eteone longa* (Fabricius)  
*Euclymene oerstedii* Claparède  
*Eulalia parva* Saint-Joseph  
*Eulalia sanguinea* (Oersted)  
*Exogone gemmifera* Pagenstecher  
*Gammarella fucicola* (Leach)  
*Gammarus locusta* (Linné)  
*Gibbula umbilicalis* (Da Costa)  
*Glycera capitata* Oersted  
*Glycera rouxi* Audouin et M.-Edwards  
*Glycera tridactyla Schmarda*  
*Haminea navicula* (Da Costa)  
*Harmothoe imbricata* (Linné)  
*Harmothoe lunulata* (Delle Chiaje)  
*Heteromastus filiformis* (Claparède)  
*Heterotanaïs oerstedii* (Kroyer)  
*Hippocampus hippocampus* (Linné)  
*Hippolyte inermis* Leach  
*Hippolyte leptocerus* (Heller)  
*Hippolyte longirostris* (Czerniavsky)  
*Hippolyte* sp. (juvéniles)  
*Hippolyte varians* Leach  
*Hyalinoecia nilssonii* (Rathke)  
*Hyalinoecia bilineata* Baird  
*Hydrobia ulvae* (Pennant)  
*Idotea chelipes* (Pallas)  
*Iphinoe tenella* Sars  
*Jaera albifrons* Leach  
*Lanice conchilega* (Pallas)  
*Lepadogaster microcephallus* (Brook)  
*Lepidochitona cinereus* (Linné)  
*Leptocheilia savignyi* (Kroyer)  
*Lineus ruber* (Müller)  
*Littorina littorea* (Linné)  
*Littorina obtusata* (Linné)  
*Liza aurata* (Risso)  
*Loripes lacteus* (Linné)  
*Lumbrineris impatiens* Claparède  
*Lumbrineris latreilli* Audouin et M.-Edwards  
*Macropodia rostrata* (Linné)  
*Manayunkia aestuarina* (Bourne)  
*Marphysa bellii* (Audouin et M.-Edwards)  
*Marphysa sanguinea* (Montagu)  
*Megalomma vesiculosum* (Montagu)  
*Megaluropus agilis* Hoeck  
*Melinna palmata* Grube  
*Melita palmata* (Montagu)  
*Metaphoxus fultoni* (Th. Scott)  
*Microdeutopus gryllotalpa* A. Costa  
*Modiolus barbatus* (Linné)  
*Myriochele oculata* Zachs  
*Mysta picta* Quatrefages  
*Mytilus galloprovincialis* Lamark  
*Nassarius reticulatus* (Linné)  
*Nebalia bipes* (Fabricius)  
*Nematonereis unicornis* Grube  
*Nephtys hombergii* Audouin et M.-Edwards  
*Notomastus latericeus* Sars  
*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard)  
*Owenia fusiformis* Delle Chiaje  
*Palaemon adpersus* (Rathke)  
*Palaemons elegans* Rathke  
*Palaemon serratus* (Pennant)  
*Palaemon* sp. (juvéniles)  
*Paracentrotus lividus* (Lamarck)  
*Paradoneis armata* Glemarec  
*Paradoneis lyra* (Southern)  
*Parapionosyllis gestans* (Pierantoni)  
*Parvicardium exiguum* (Gmelin)  
*Perinereis cultrifera* (Grube)  
*Perioculodes longimanus* (Bate et Westw.)  
*Phisica marina* Slabber  
*Phyllococe mucosa* Oersted  
*Pilargis verrucosa* Saint-Joseph  
*Platynereis dumerilii* (Audouin et M.-Edwards)  
*Polycirrus caliendrum* Claparède  
*Polydora hamata* Webster  
*Pomatoschistus microps* (Kroyer)  
*Pomatoschistus minutus* (Pallas)  
*Praunus flexuosus* (Müller)  
*Prionospio malmgreni* Claparède  
*Processa edulis* Nouvel et Holthuis  
*Pygospio elegans* Claparède  
*Ruditapes decussatus* (Linné)  
*Rissoa labiosa* (Montagu)  
*Scolanthus callimorphus* (Gosse)  
*Scoloplos armiges* (O.F. Müller)  
*Sepia officinalis* Linné  
*Siphonostoma typhle* Linné  
*Sphaeroma rugicauda* Leach  
*Sphaeroma serratum* (Fabricius)  
*Spio filicornis* (Müller)  
*Sthenelais boa* (Johnston)  
*Streblospio shrubsolii* (Buchanan)  
*Syllis gracilis* Grube  
*Syllis variegata* Grube  
*Syngnathus abaster* Risso  
*Syngnathus acus* Linné  
*Tharyx marioni* (Saint-Joseph)  
*Trinchesia genovae* (O'Donoghue)  
*Tubificoides benedeni* (Udekem)  
*Venerupis aurea* (Gmelin)  
*Zeuxo* sp

Annélides polychètes récoltées par LABOURG (comm. pers.),  
MATHIVAT-LALLIER (1989) et AUBY *et al.* (1987)  
dans l'herbier de *Z. noltii*.

*Alkmaria romijni* Horst  
*Aonides oxycephala* (Sars)  
*Cirratulus cirratus* (Müller)  
*Cirriformia* (= *Audouinia*) *tentaculata* (Montagu)  
*Eunice harassi* Audouin et M-Edwards  
*Exogone gemmifera* (Pagenstecher)  
*Fabricia sabella* (Ehrenberg)  
*Laonice cirrata* (Sars)  
*Microspio mecznikowianus* (Claparède)  
*Nereis diversicolor* Müller  
*Owenia fusiformis* Delle Chiaje  
*Pectinaria koreni* Malmgren  
*Polydora ciliata* (Johnston)  
*Polydora hoplura* Claparède  
*Pseudopolydora pulchra* Claparède  
*Sabella pavonina* Savigny  
*Scolelepis squamata* (Müller)  
*Sphaerosyllis bulbosa* Southern  
*Thelepus setosus* (Quatrefages)

# ANNEXE V

ANNEXE V  
CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA BIOLOGIE  
DE L'ISOPODE *IDOTEA CHELIPES*  
DANS LES HERBIERS DE *Z. NOLTII* DU BASSIN D'ARCACHON

## 1. INTRODUCTION

*Idotea chelipes* est une espèce dont la biologie des populations a été étudiée dans des habitats géographiques éloignés les uns des autres et souvent en comparaison avec des populations sympatriques d'espèces très proches: *I. baltica* et *I. granulosa* en Baltique (SALEMAA, 1979), *I. baltica* et *I. granulosa* dans un étang méditerranéen français (KOUWENBERG et PINKSTER, 1985); toutes ces espèces sont connues pour leur plasticité phénotypique. Les milieux intertidaux et lagunaires du Bassin d'Arcachon se prêtent bien à la comparaison des cycles reproducteurs d'*Idotea chelipes*, et permettent de rechercher les causes des variations des profils démographiques, et de comparer les stratégies utilisées par cette espèce pour répondre à des pressions d'environnement importantes. Herbiers intertidaux et lagunes aménagées possèdent des ressemblances de structure (herbiers de *Zostera noltii* bordés de chenaux infratidaux à *Zostera marina*, disposition plat-profond des réservoirs à poissons) et peuvent être considérés comme des écosystèmes physiquement contrôlés mais relativement prévisibles (BACHELET *et al.*, 1986).

Certains aspects de la dynamique de population lagunaire d'*Idotea chelipes* ont été étudiés dans les réservoirs à poissons de la côte orientale du Bassin d'Arcachon par LABOURG (1971) puis par CLOAREC *et al.* (1983). Il était donc intéressant de comparer ces données avec celles obtenues à partir de notre propre échantillonnage, notamment le cycle reproducteur et la production de cette espèce.

## 2. METHODES

Dans chaque échantillon, le sexe des individus est déterminé grâce à l'observation de la seconde paire de pléopodes présentant, chez le mâle, un appendix masculina. Cette différenciation apparaissant chez les individus de longueur comprise entre 2 et 3 mm, nous avons, comme CLOAREC (1979), considéré les idotées de taille inférieure à 3 mm comme appartenant au stock de juvéniles le plus souvent indifférenciés.

Les femelles sont séparées en trois groupes :

- femelles incubantes : portant des embryons retenus par les oostégites;
- femelles post-incubantes : dont les oostégites ne contiennent plus d'embryons;
- femelles non reproductrices : ne présentant pas d'oostégites.

Les individus sont mesurés du bord antérieur du céphalon à l'extrémité du telson, cette mesure permettant d'établir les critères d'âge. Les tailles sont ensuite regroupées en classe de 1 mm, intervalle calculé grâce à la formule suivante :

$$K = 5 \log_{10} N$$

- $l = d/K$
- $K$  = nombre des classes de taille
- $N$  = nombre total d'individus mesurés
- $l$  = largeur de la classe de taille
- $d$  = écart entre la taille maximale et la taille minimale de l'ensemble des individus mesurés.

Pour des raisons qui seront évoquées par la suite, la production secondaire des populations a été calculée à l'aide de la méthode de la cohorte moyenne (HYNES et COLEMAN, 1968; HAMILTON, 1969; BENKE, 1979; WATERS et HOKENSTROM, 1980), méthode utilisée par SAN VICENTE et SORBE (1990) pour l'étude de la production de *Schistomysis kervillei*.

Le principe de cette méthode consiste à déterminer le nombre et la biomasse des individus perdus entre les classes de taille successives; la production est égale à la somme des pertes de biomasse.

D'après MENZIE (1980), la formulation de la production mesurée par cette méthode est la suivante :

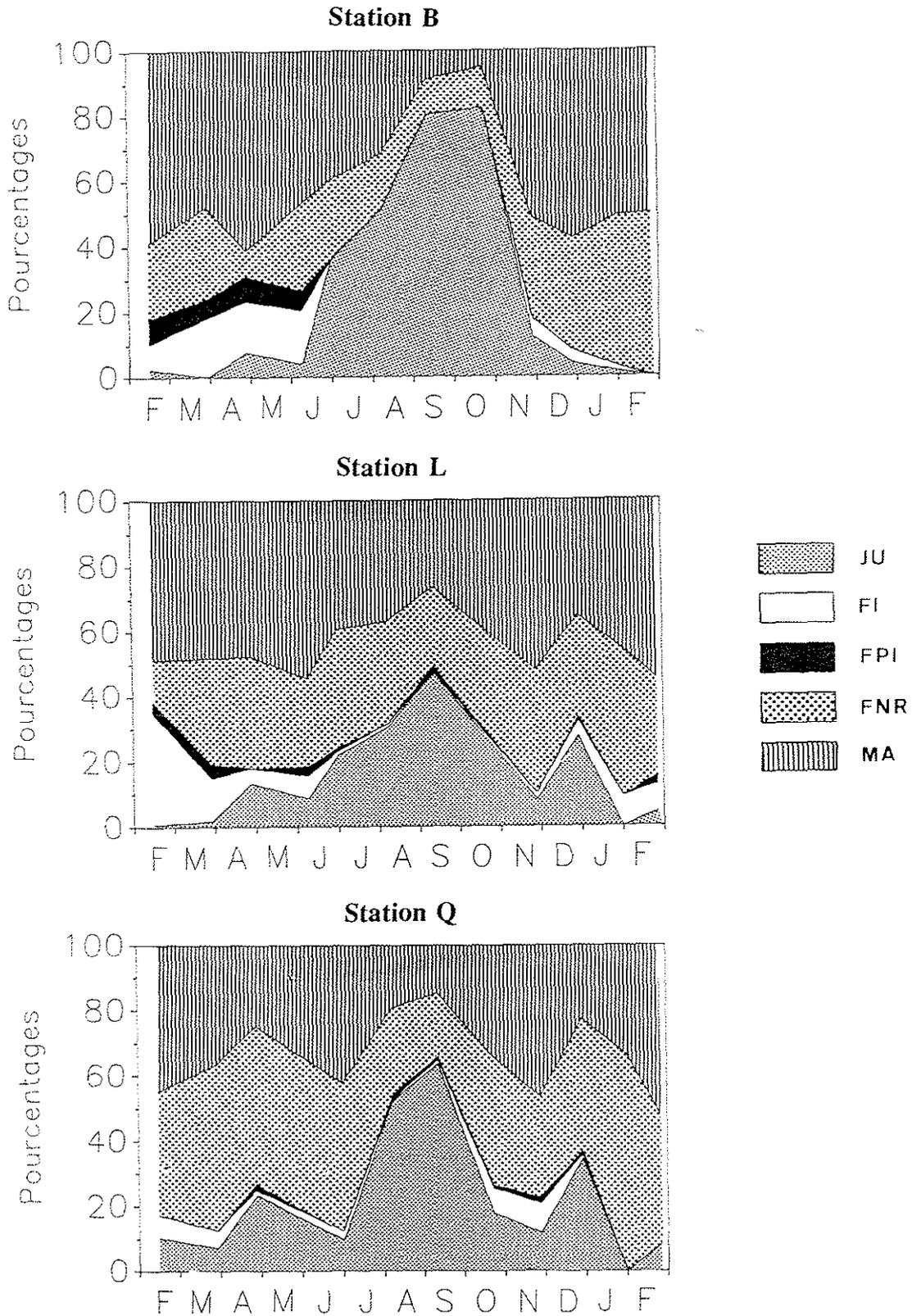
$$P = i \sum_{j=1}^i (D_j - D_{j+1}) (W_j \cdot W_{j+1})^{1/2} \cdot 12/CPI$$

$i$  = nombre de classes de taille  $j$  dans lesquelles se distribuent tous les individus récoltés;

$D_j$  = densité moyenne d'individus appartenant à la classe de taille  $j$ ;

$W_j$  = poids moyen des individus appartenant à la classe de taille  $j$ ;

CPI (Cohort production interval) = durée moyenne, en mois, du développement d'un individu, de sa naissance jusqu'à sa taille maximale.



**Figure 1:** Variations du pourcentage de juvéniles (JU), femelles incubantes (FI), femelles post-incubantes (FPI), femelles non reproductrices (FNR) et mâles (MA) dans les trois populations.

### 3. RESULTATS ET DISCUSSION

#### 3.1. Structure démographique des populations (Fig. 1)

##### - Femelles

Dans les herbiers L et Q, les femelles incubantes sont observées pendant presque toute l'année, sauf en septembre à la station L, et en janvier-février à la station Q, périodes pendant lesquelles les abondances totales sont très faibles. Les pourcentages maximaux de cette catégorie par rapport à la totalité des femelles sont observés en février, juin et novembre à la station Q, ce dernier pic apparaissant plus tardivement dans les populations de l'Ile aux Oiseaux.

Les populations de la station B ne présentent que deux pics d'abondance des femelles incubantes, l'un situé en avril, de forte intensité, et le second, plus limité, en décembre. Dans cet herbier, elles disparaissent totalement de la population échantillonnée pendant l'été et le début de l'automne.

Dans les réservoirs à poissons, LABOURG (1971) et CLOAREC *et al.* (1983) observent des femelles incubantes dans tous les prélèvements, avec une proportion maximale située à des périodes proches de celles des populations de l'herbier :

- 1966 : mars, juin, novembre;
- 1967 : avril, juillet, septembre;
- 1978 : mars, juin, octobre.

L'activité sexuelle (nombre de femelles incubantes x 100 / nombre total des femelles) est sensiblement moins élevée dans les populations des herbiers (en moyenne 7,1 % à la station Q et 15,4 % à la station L) que dans celles des réservoirs (23 % en moyenne).

D'autre part, ce pourcentage est beaucoup plus faible que les valeurs calculées par KOUWENBERG et PINKSTER (1985) pour les populations d'*I. granulosa* et *I. baltica* de l'étang de Bages-Sigean, soit de 40 à 90 % d'activité sexuelle entre les mois de mars et de septembre.

Le pourcentage de femelles post-incubantes est toujours très faible (au maximum 9 %). Cet état de fait a également été observé dans les réservoirs à poissons. Il semble que ce stade est, chez *I. chelipes*, très fugace, au contraire de ce qui est observé chez d'autres Isopodes.

Ce phénomène peut également être expliqué par la mortalité des femelles après la libération des juvéniles (LABOURG, 1971). Toutefois, TUOMI *et al.* (1988) ont démontré, dans le cas d'*Idotea baltica*, que l'énergie mise en jeu pour la production des œufs est ajustée à l'accumulation de réserves durant la maturation, les femelles post-incubantes et les femelles non ovigères présentant à peu près la même longévité.

Les femelles non reproductrices sont abondantes tout au long de l'année. Ce stade regroupe les femelles juvéniles ainsi que les individus adultes en phase de repos sexuel ou en voie de maturation.

#### - Juvéniles

Les trois populations d'idotées sont caractérisées par la présence quasi continue d'individus de petite taille dont la courbe de fréquence montre trois maxima dans les herbiers L et Q, en avril, septembre et décembre, les pourcentages s'élevant également en février. A la station B, un seul pic est observé, les juvéniles atteignant des proportions maximales en septembre-octobre (environ 80 % de la population).

Dans les deux autres herbiers, les pics printaniers et hivernaux sont de faible importance; l'essentiel du recrutement est également estival. Le pourcentage de juvéniles augmente progressivement de juin à septembre pour atteindre 46,7 % de la population totale à la station L et 63,6 % dans l'herbier de la station Q.

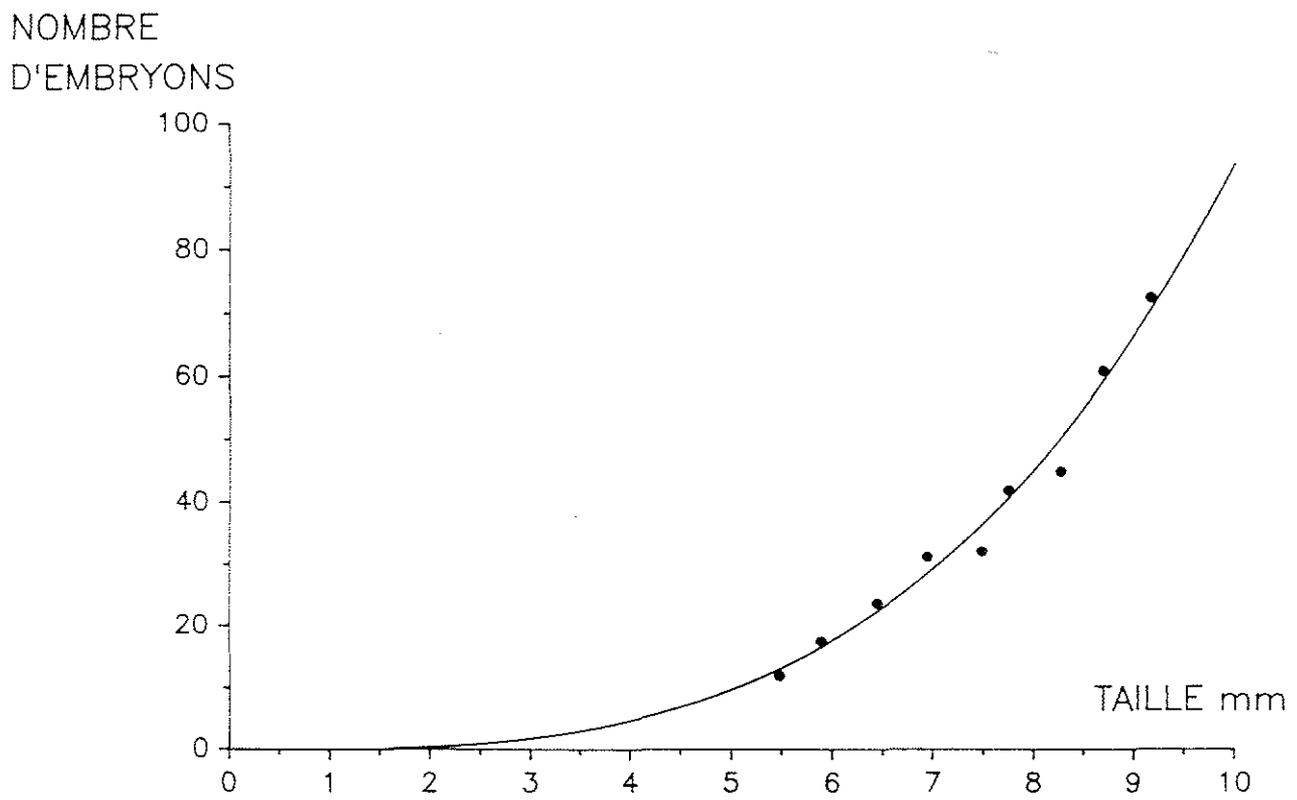
A Certes, CLOAREC *et al.* (1983) observent le recrutement des juvéniles selon un rythme tri ou quadrimensuel, cette phase étant majoritaire au printemps (66 à 78,5 % de la population totale).

#### - Mâles

Dans tous les cas, les proportions maximales de mâles sont observées au moment des périodes de reproduction, cependant que les minima automnaux sont la conséquence du recrutement important de juvéniles à cette saison. Dans les réservoirs à poissons, le pourcentage des mâles présente le même type de fluctuation.

### **3.2. Etude de la fécondité**

La longueur céphalothoracique des femelles incubantes varie entre 5,2 et 9,5 mm, valeurs proches de celles que CLOAREC (1979) a observé à Certes. Dans les populations d'*I. chelipes* du Nord de la Baltique, les femelles gravides présentent des tailles élevées : 8 à 12 mm (SALEMAA, 1979). Les plus grands individus de cette catégorie (8 à 10 mm) sont observés pendant l'hiver alors qu'au printemps et en été, la taille des



**Figure 2:** Relation entre la longueur céphalothoracique (mm) des femelles gestantes et le nombre d'embryons contenu dans les oostégites.

femelles ovigères ne dépasse pas 8 mm. Les populations des marais de Certes ne montrent pas ce type d'évolution. En revanche, le même phénomène est observé dans les populations d'Idotées qui colonisent les stations peu profondes de l'étang de Bagès-Sigean (KOUWENBERG et PINKSTER, 1985).

La fécondité (nombre d'embryons contenus dans la cavité incubatrice) a été mesurée sur 122 femelles incubantes prises au hasard dans tous les prélèvements. Comme c'est le cas pour un certain nombre de Crustacés (JANSSEN *et al.*, 1979), la fécondité augmente en fonction de la taille des femelles (Fig. 2).

La corrélation entre le nombre d'embryons (N) et la taille des femelles incubantes (L) est décrite par une fonction puissance :

$$N = 0,051 \cdot L^{3,264} \quad (r = 0,99) \quad (1)$$

Dans le cas des populations d'Idotées de Certes (CLOAREC, 1979), cette relation est de type linéaire :

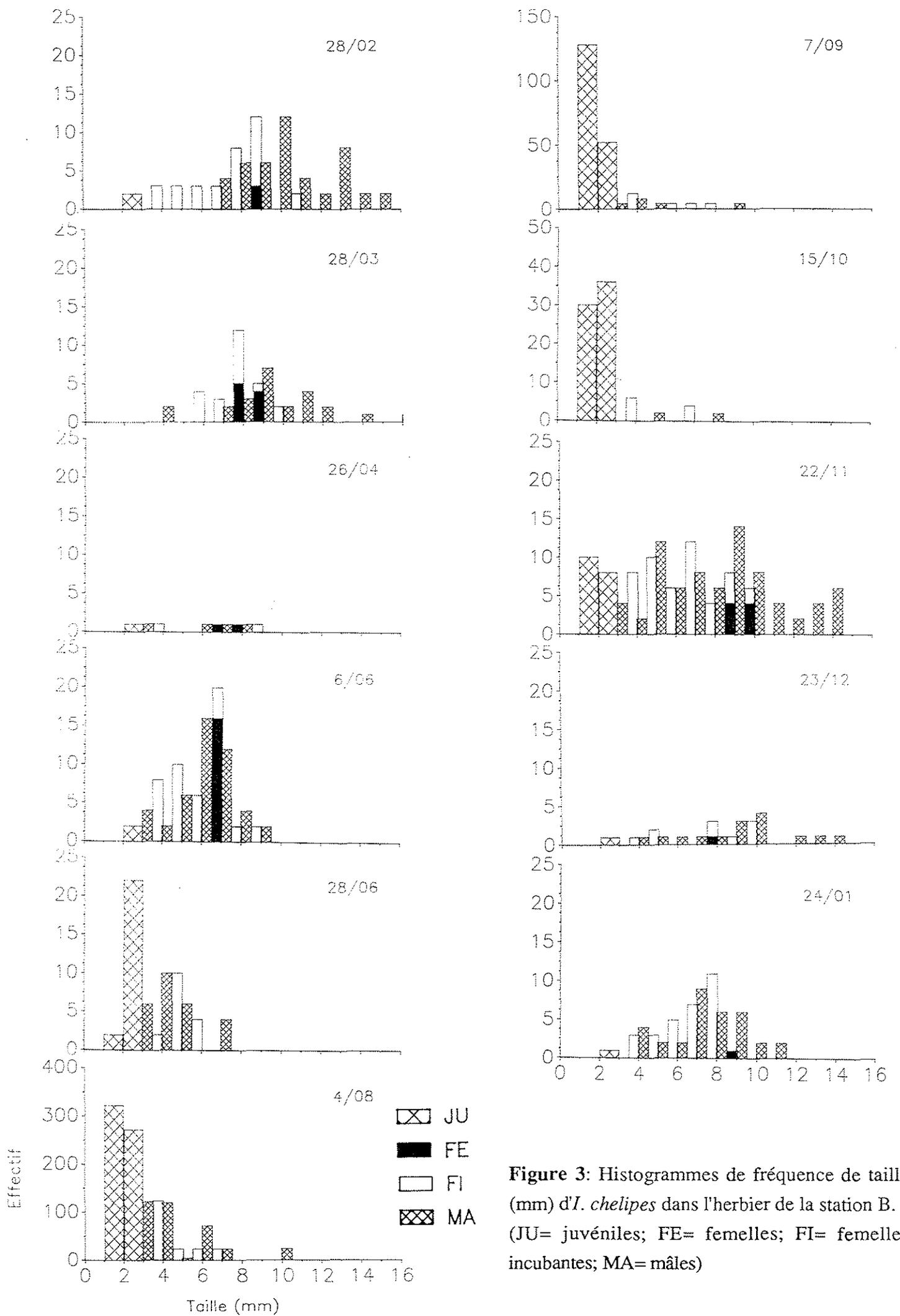
$$N = 11,63 \cdot L - 74,62 \quad (2)$$

En appliquant ces deux formules à des individus de taille croissante, il apparaît que **la fécondité des femelles incubantes d'*I. chelipes* est de deux à trois fois plus élevée dans les herbiers que dans les réservoirs à poissons**, comme le montre le tableau I :

**Tableau I** : Comparaison de la fécondité des femelles incubantes d'*I. chelipes* des herbiers de *Z. noltii* et des réservoirs à poissons du domaine de Certes

Longueur (mm)	Fécondité	
	Herbiers (1)	Réservoirs à poissons (2)
7	29,2	6,8
8	45,2	18,4
9	66,4	30,1

Faute d'un nombre suffisant de femelles incubantes dans les différentes classes de taille au cours du cycle annuel, il n'a pas été possible de préciser si leur fécondité évolue également en fonction des saisons. A Certes, CLOAREC (1979) estime que ce rapport est plus élevé au printemps qu'en hiver. Les Idotées de l'Etang de Bages-Sigean présentent pour leur part une plus grande fécondité en hiver qu'en été. KOUWENBERG et PINKSTER (1985) attribuent ce phénomène à la diminution hivernale des besoins



**Figure 3:** Histogrammes de fréquence de taille (mm) d'*I. chelipes* dans l'herbier de la station B. (JU= juvéniles; FE= femelles; FI= femelles incubantes; MA= mâles)

énergétiques autres que ceux dévolus à la reproduction (faible activité natatoire, niveau de saturation en oxygène élevé).

### 3.3. Evolution de la distribution des fréquences de taille

Les histogrammes de fréquence de taille des *Idotées* capturées dans les trois stations sont représentés sur les Figures 3, 4 et 5. L'examen de ces graphiques permet d'établir un certain nombre de remarques.

Tout d'abord, on observe que les mâles atteignent des tailles plus élevées que les femelles (respectivement 13,3 et 10,1 mm). Cette différence est particulièrement apparente au cours de la période hivernale.

LABOURG (1971), ayant mesuré le nombre d'articles du flagellum antennaire des *Idotées* des réservoirs de Certes, indique que seuls les mâles atteignent le stade VII défini par HOWES (1939) comme réunissant les individus chez lesquels cet organe comporte de 11 à 13 articles. D'après cet auteur, la croissance des femelles cesserait après la période correspondant à leur incubation.

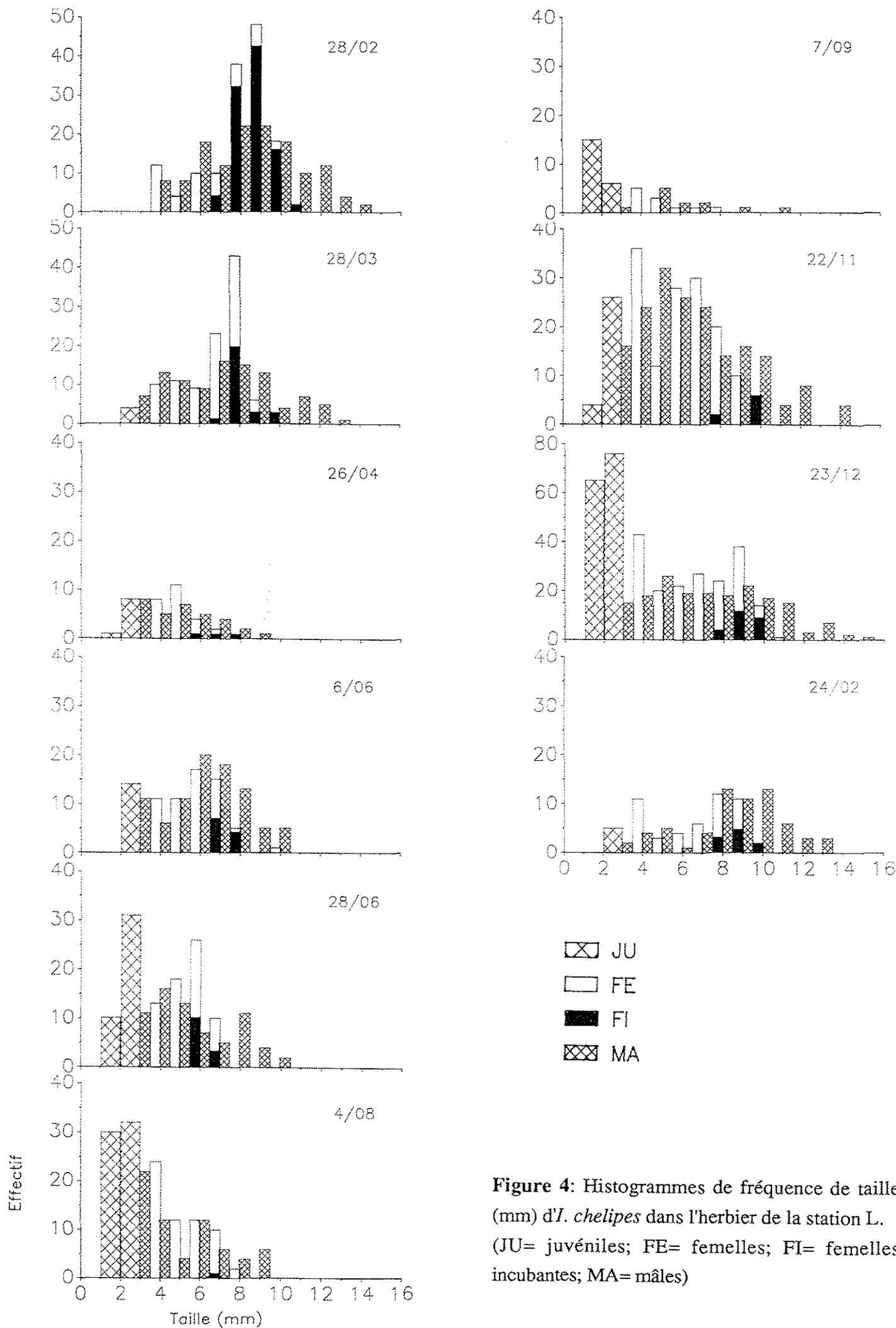
D'autre part, les trois séries d'histogrammes révèlent que la taille maximale des individus récoltés (particulièrement celle des mâles) diminue brutalement à partir du mois d'avril et reste peu élevée jusqu'à l'automne (octobre - novembre). Ce type d'évolution n'apparaît pas chez les *Idotées* qui colonisent les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon.

L'absence des individus de grande taille entre la fin du printemps et l'été, phénomène auquel s'ajoute la disparition des *Idotées* dans les prélèvements estivaux à basse mer (Fig. 23, annexe V), peut être attribuée à différentes causes.

La mortalité naturelle des individus âgés qui viennent de passer l'hiver pourrait expliquer la diminution des tailles maximales au mois d'avril.

La prédation peut également intervenir dans le même sens, notamment en ce qui concerne les femelles incubantes. En effet, COOPER (1965), STRONG (1972) et NELSON (1979) ont démontré la décroissance de la taille des femelles ovigères dans les populations d'Amphipodes soumis à la prédation.

Dans les herbiers B et L, on observe effectivement une certaine correspondance entre la période où les poissons carnivores sont récoltés dans les pêches (Fig. 37, annexe IV) et la limitation en taille des *Idotées*. Toutefois, comme l'a montré NELSON (1979), la sélection en taille des proies dépend de celle des prédateurs : les poissons de petite



**Figure 4:** Histogrammes de fréquence de taille (mm) d'*I. chelipes* dans l'herbier de la station L. (JU= juvéniles; FE= femelles; FI= femelles incubantes; MA= mâles)

taille, abondants dans la zone intertidale, sont à même de consommer les jeunes idotées, même si les adultes choisissent les proies les plus grandes.

La prédation semble par ailleurs influencer sur la densité des populations. Ainsi, on remarque que les abondances d'*I. chelipes* sont plus élevées en Q que dans les autres stations, parallèlement au fait que les poissons remontent assez peu dans cet herbier.

Au-delà de l'effet d'une mortalité naturelle ou due à la prédation, deux éléments permettent d'envisager l'explication de ce phénomène par un comportement migratoire des adultes entre l'intertidal et les zones plus profondes (herbier de *Z. marina*).

1. La rapidité avec laquelle les individus de grande taille disparaissent, puis réapparaissent dans les populations.

2. La rareté (et l'absence à la station B) des femelles incubantes en fin de période estivale, alors que le recrutement de juvéniles continue jusqu'en septembre. On peut d'ailleurs remarquer au cours de ce mois que la majorité des juvéniles est de taille comprise entre 1 et 2 mm. Sachant que la taille maximale des embryons contenus dans les oostégites atteint 1,8 mm, on peut estimer que les juvéniles qui apparaissent dans les prélèvements de septembre ont été libérés depuis peu de temps.

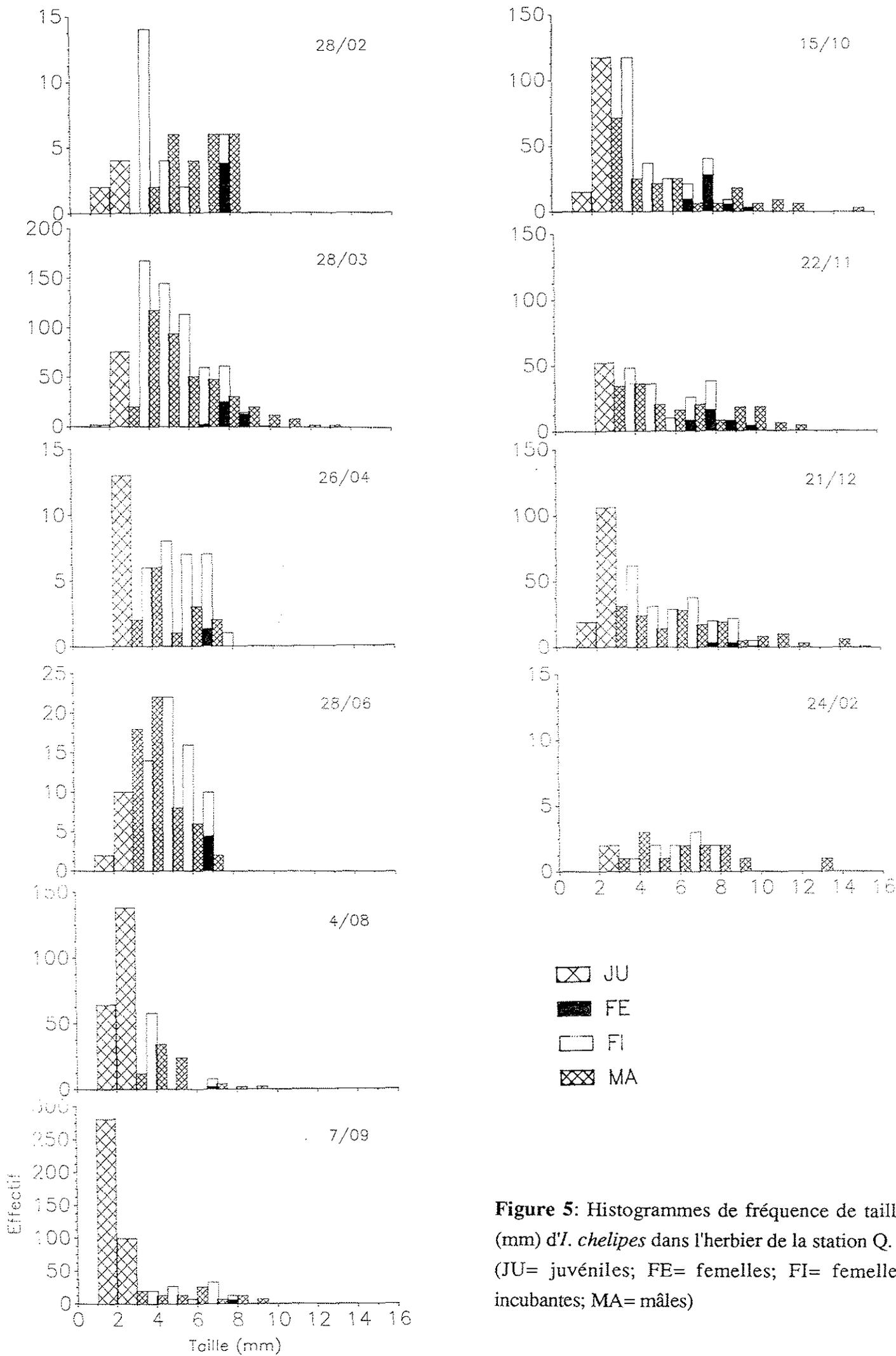
Différentes hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ces migrations. La première se rapporte à des notions trophiques, concernant le régime alimentaire d'*I. chelipes*, composé principalement d'algues épiphytes.

En effet, comme cela est rapporté au chapitre 2, les feuilles de zostères sont dépourvues de périphyton entre les mois d'avril et d'octobre-novembre, du fait de la croissance rapide et des mécanismes de défoliation des feuilles entre ces deux périodes.

La seconde hypothèse touche à la physiologie de ces Crustacés. On observe, en effet, que c'est au mois d'avril que la température de l'eau dépasse 15°C, tandis qu'elle diminue en dessous de cette limite en octobre-novembre (Fig. 6, chapitre I). De plus, il faut rappeler que ces mesures, pratiquées en pleine eau, sous-évaluent l'évolution estivale des températures à la surface des herbiers lorsqu'ils sont émergés ou recouverts d'une pellicule d'eau de faible hauteur.

Il est possible que les adultes d'*Idotea chelipes*, lorsqu'ils en ont la possibilité, choisissent d'émigrer vers les zones profondes dans lesquelles la température est à la fois moins élevée et moins variable.

Ces phénomènes migratoires affectant la distribution des Crustacés sont bien connus, notamment au sujet des Décapodes Natantia (voir par exemple *Palaemon adspersus*, annexe V) ou de certains mysidacés en zone côtière (J.C. SORBE, comm. pers.).



**Figure 5:** Histogrammes de fréquence de taille (mm) d'*I. chelipes* dans l'herbier de la station Q. (JU= juvéniles; FE= femelles; FI= femelles incubantes; MA= mâles)

En ce qui concerne d'autres espèces d'Idotées (*I. baltica*, *I. granulosa*, *I. emarginata*), NAYLOR (1955), SALEMAA (1979) ainsi que KOUWENBERG et PINKSTER (1985) ont également observé la disparition, uniquement dans les stations peu profondes, des plus grands individus pendant la saison estivale.

L'adaptabilité physiologique d'*I. chelipes* aux variations de température et de salinité est sans doute élevée (HOWES, 1939; SALEMAA, 1979), puisque cette espèce parvient à coloniser les marais dans lesquels ces facteurs connaissent une grande variabilité saisonnière. Cependant, il est possible que les adultes d'*I. chelipes*, lorsqu'ils en ont la possibilité, choisissent pendant l'été d'émigrer vers les herbiers de *Z. marina* dans lesquels la température est moins élevée et plus stable et qui, d'autre part, supportent pendant cette période des épiphytes dont les Idotées peuvent se nourrir.

La distinction des sous-populations sur les histogrammes de fréquence de taille est assez délicate lorsque l'on considère la population entière. Toutefois, à partir de l'examen des figures 3 à 5 dans lesquelles mâles et femelles sont distingués, il semble que l'on puisse dégager les lignes suivantes : entre février et avril, les géniteurs de la population  $G_0$  produisent les juvéniles de  $G_1$ . Les femelles de cette génération participent à la reproduction dès le mois de juin, produisant la sous-population  $G_2$  qui se reproduit en automne et libère, de novembre à décembre, les juvéniles de la génération  $G_3$ . Il semble que les représentants de  $G_2$  sont également à l'origine de la faible production de juvéniles en février.

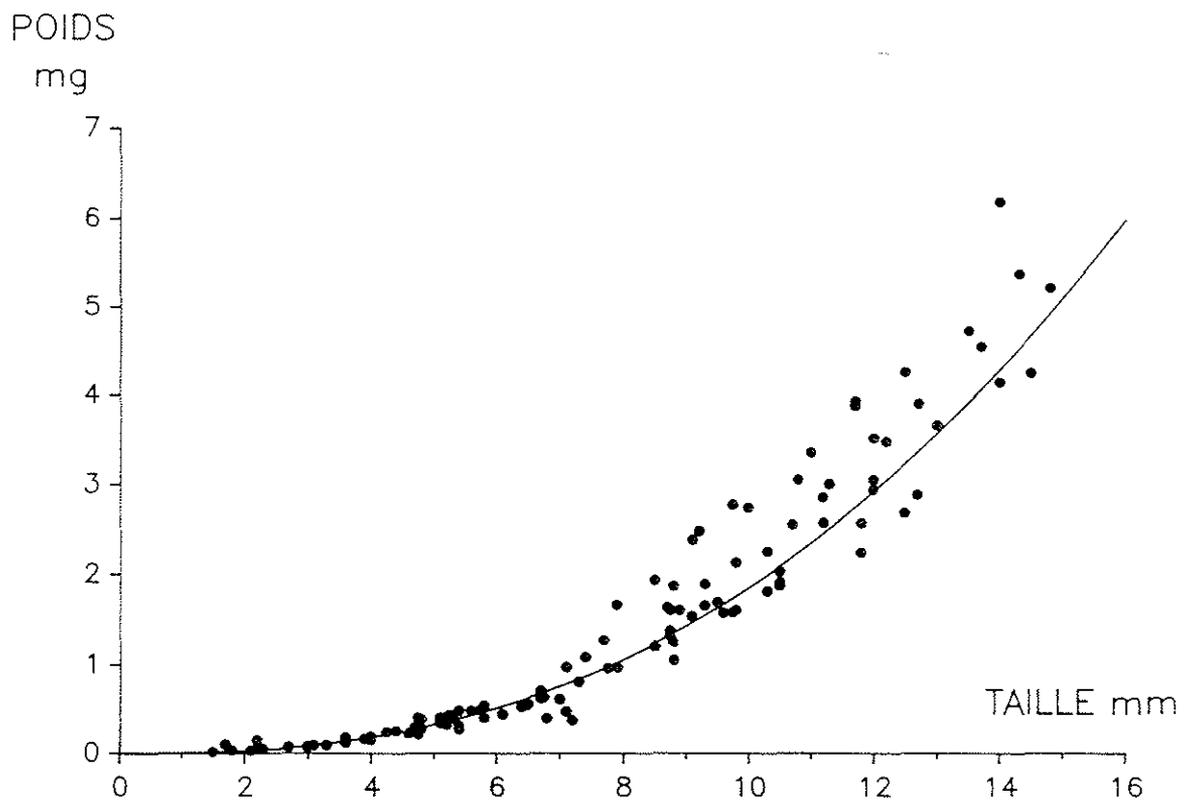
### 3.4. Production secondaire

L'utilisation de la méthode de la cohorte moyenne pour calculer la production des Idotées des herbiers est le résultat d'un choix inhérent à la structure des populations échantillonnées.

En effet, dans un premier temps, la séparation des sous-populations a été réalisée à l'aide de la méthode de HARDING, dans le but d'y appliquer la méthode de calcul de production de CRISP (1971).

La structure des résultats ainsi obtenus était trop complexe (disparition ou apparition de cohortes de taille moyenne entre deux dates de prélèvement) pour permettre une interprétation non arbitraire de la croissance des sous-populations.

La méthode de la "cohorte moyenne" permet justement d'estimer la production d'une population lorsqu'il est difficile de distinguer les sous-populations en présence et de suivre leur évolution au cours du temps. Comme c'est le cas pour un certain nombre



**Figure 6:** Relation allométrique entre le poids sec (mg) et la longueur céphalothoracique d'*I. chelipes* (individus des trois stations confondues).

de Crustacés, cette situation est observée pour *Idotea chelipes*, notamment à cause du recrutement continu de juvéniles.

Cette méthode est soumise à un certain nombre de critiques; toutefois, la plupart d'entre elles s'appliquent à son utilisation dans le but d'évaluer la production d'une communauté entière (FAGER, 1969; ZWICK, 1975). Lorsqu'elle est utilisée pour une seule espèce, cette méthode donne, dans un certain nombre de cas, des résultats de production comparables aux méthodes classiques (NEVEU, 1973; WATERS et CRAWFORD, 1973; CUSHMAN *et al.*, 1975; BACHELET, comm. pers.). Néanmoins, d'après LAPCHIN et NEVEU (1980), cette méthode est sensible au type de croissance de l'espèce considérée, ainsi qu'à la taille atteinte par les différentes générations. WATERS et CRAWFORD (1973) signalent d'autre part que dans le cas où les mâles et les femelles d'une population atteignent des tailles différentes, la production mesurée par cette méthode peut être surestimée de 10 à 20 %.

Malgré ces limitations, il nous a paru intéressant d'obtenir des données concernant la production d'*Idotea chelipes* dans les herbiers, ne serait-ce que dans le but de comparer les populations des deux stations (L et Q) dans lesquelles cette espèce montre des densités suffisantes pour un calcul de production.

La relation allométrique entre la longueur céphalo-thoracique (L) et le poids sec des individus en mg (W) a été établie (Fig. 6); son ajustement est le suivant :

$$W = 0,006 L^{2,490} \quad (r = 0,98)$$

Les étapes du calcul de la production dans les stations L et Q sont représentées dans les deux parties du tableau II.

D'après l'examen de l'évolution des histogrammes, nous avons considéré, comme CLOAREC (1979) que la longévité potentielle des individus est comprise entre 5 et 6 mois, soit un CPI de 5,5.

La production annuelle des populations calculée selon cette méthode s'élève ainsi à :

$$- 670,58 \times \frac{12}{5,5} = 1463,08 \text{ mg PS/100 m}^2 \text{ à la station L}$$

$$- 741,88 \times \frac{12}{5,5} = 1618,65 \text{ mg PS/100 m}^2 \text{ à la station Q}$$

avec un rapport P/B de **9,57. an<sup>-1</sup>** dans l'herbier L et de **11,13 an<sup>-1</sup>** à la station Q.

Taille (mm)	$\bar{d}_j$	$\bar{d}_j - \bar{d}_{j+1}$	$W_j$ (mg)	$\bar{b}$	$(W_j \cdot W_{j+1})^{1/2}$	Biomasse perdue	$\bar{p}$
1-2	11,36		0,016	0,182			
2-3	18,54	-7,18	0,059	10,939	0,0307	-0,2204	-3,306
3-4	24,18	-5,64	0,136	3,288	0,0895	-0,5048	-7,572
4-5	19,45	4,73	0,254	4,940	0,1859	0,8793	13,1896
5-6	23,45	-4	0,418	9,802	0,3258	-1,3032	-19,548
6-7	23,54	-0,09	0,634	14,924	0,5147	-0,0463	-0,6948
7-8	23,45	0,09	0,906	21,246	0,7579	0,0682	1,0232
8-9	20,91	2,54	1,237	25,866	1,0586	2,6888	40,3327
9-10	11,36	9,55	1,632	18,539	1,4208	13,5686	203,5296
10-11	6,91	4,45	2,094	14,469	1,8486	8,2263	123,3940
11-12	3,91	3	2,625	10,264	2,3445	7,0335	105,5025
12-13	2,82	1,09	3,232	9,114	2,9127	3,1748	47,6226
13-14	1,36	1,46	3,914	5,323	3,5567	5,1928	77,8917
14-15	0,73	0,63	4,677	3,414	4,2785	2,6954	40,4310
15-16	0,09	0,64	5,522	0,497	5,0820	3,2525	48,7872
		0,09					
Station L				B= 152,81 mg.100m <sup>-2</sup>		P= 670,58 mg.100m <sup>-2</sup>	

Taille (mm)	$\bar{d}_j$	$\bar{d}_j - \bar{d}_{j+1}$	$W_j$ (mg)	$\bar{b}$	$(W_j \cdot W_{j+1})^{1/2}$	Biomasse perdue	$\bar{p}$
1-2	35,00		0,016	0,56			
2-3	56,45	-21,45	0,059	3,33	0,0307	-0,6585	-9,877
3-4	65,09	-8,64	0,136	8,85	0,0895	-0,7732	-11,598
4-5	54,00	11,09	0,254	13,72	0,1859	2,0616	30,924
5-6	37,82	16,18	0,418	15,83	0,3258	5,2714	79,071
6-7	33,54	4,28	0,634	21,27	0,5147	2,2029	33,043
7-8	26,91	6,63	0,906	24,38	0,7579	5,0249	75,374
8-9	14,91	12	1,237	18,44	1,0586	12,7032	190,548
9-10	7,64	7,27	1,632	12,47	1,4208	10,3292	154,938
10-11	4,18	3,46	2,094	8,75	1,8486	6,3960	95,940
11-12	3	1,18	2,625	7,88	2,3445	2,7665	41,497
12-13	1,36	1,64	3,232	4,39	2,9127	4,7768	71,652
13-14	0,27	1,09	3,914	1,06	3,5567	3,8768	58,152
14-15	0,54	-0,27	4,677	2,52	4,2785	-5,4336	-81,504
15-16	0,36	0,18	5,522	1,99	5,0820	0,9148	13,722
		0,36					
Station Q				B= 145,44 mg.100m <sup>-2</sup>		P= 741,88 mg.100 m <sup>-2</sup>	

**Tableau II:** Calculs de production d'*I. chelipes* aux stations L et Q -  $\Sigma d_j$  = densité (n.100 m<sup>-2</sup>) dans la classe de taille j et  $\bar{d}_j = \Sigma d_j / x$  (= cohorte moyenne annuelle), dans laquelle x est le nombre d'échantillons récoltés (x= 11);  $W_j$  = poids sec des individus de la classe de taille j, calculé à partir de la relation taille-poids;  $\bar{b}$  = biomasse moyenne de la classe de taille j (=  $\bar{d}_j \cdot W_j$ ); biomasse perdue =  $(\bar{d}_j - \bar{d}_{j+1})(W_j \cdot W_{j+1})^{1/2}$ ;  $\bar{p}$  = biomasse perdue x i, avec i = nombre de classes de taille (i=15).

Les valeurs de production des populations d'*Idotea chelipes* des herbiers sont relativement faibles par rapport à celles calculées par CLOAREC (1979) dans les réservoirs à poissons. En effet, cet auteur estime la production annuelle de cette espèce entre 2,2 et 2,9 g PS/100 g PS de *Ruppia* sp., la biomasse de cette plante oscillant entre 50 et 350 g.m<sup>-2</sup>.

En revanche, le rapport P/B annuel (7,38 en 1974-75) qu'a mesuré cet auteur (Méthode de ALLEN, 1971) est sensiblement moins élevé que ceux qui ont été calculés dans cette étude. Toutefois, si l'on applique aux productions mesurées la réduction de 20 % proposée par WATERS et CRAWFORD (1973) dans le cas où les mâles et les femelles de la population n'atteignent pas la même taille, on obtient des valeurs de P/B se rapprochant des données de CLOAREC (1979) : 7,6 à la station L et 8,9 à la station Q.

Ces chiffres sont relativement élevés par rapport aux données de la littérature (SCHWINGHAMER *et al.*, 1986) mais se rapprochent des valeurs théoriques proposées par MANN (1967) en ce qui concerne les espèces multivoltines (P/B  $\cong$  10). Une productivité de cet ordre de grandeur (9,57) est mesurée par SAN VICENTE et SORBE (1990) dans une population de Mysidacés littoraux.

On peut, à cet égard, remarquer que la productivité des espèces composant la macrofaune est, dans un certain nombre de cas, beaucoup plus élevée que la valeur moyenne de P/B  $\cong$  1 ou 2, généralement attribuée à ce groupe.

Dans le cas des Mollusques, ANKAR (1980), MOLLER et ROSENBERG (1983) et BACHELET et YACINE-KASSAB (1987) ont montré que la prise en compte des stades juvéniles (tamisage sur maille de 100 ou 200  $\mu$ m) permet d'obtenir des valeurs de P/B annuels élevées, qui peuvent atteindre 21. De cette façon, pour *Abra alba*, MADANI (1989) mesure une productivité comprise entre 7,49 et 17 tandis que les valeurs précédentes citées dans la littérature s'élevaient au maximum à 6,09.

#### 4. CONCLUSION

Dans les herbiers de *Zostera noltii*, comme dans les réservoirs à poissons en communication avec la baie, *Idotea chelipes* montre une activité reproductrice continue détectable grâce à la présence d'individus juvéniles tout au long de l'année.

Trois (ou quatre) périodes de recrutement marquent le cycle de cette espèce, avec des maxima situés en avril, septembre, décembre (et février) dans les stations L et Q. Toutefois, dans l'herbier le plus interne (B), en dépit d'un léger pic printanier, l'essentiel de la reproduction se situe entre l'été et l'automne.

La possibilité d'une migration estivale des adultes vers les zones plus profondes est à envisager, cette hypothèse restant toutefois à démontrer en utilisant des techniques de marquage difficiles à mettre en œuvre sur des invertébrés de cette taille. Ce phénomène pourrait expliquer, au moins en partie, que l'activité sexuelle des Idotées est moins élevée dans les herbiers que dans les réservoirs à poissons, dans la mesure où les plus grands individus (reproducteurs) ne sont pas récoltés lors des pêches estivales dans les herbiers de *Z. noltii*.

La part d'énergie dévolue à la reproduction est plus importante dans les populations des herbiers que dans les réservoirs à poissons, comme l'atteste la fécondité plus élevée des femelles. En terme de bilan d'énergie et selon l'interprétation de KOUWENBERG et PINKSTER (1985), cette différence pourrait refléter l'influence des deux types de milieux sur l'orientation du métabolisme des Idotées. Dans les réservoirs, les hautes températures estivales ainsi que les phénomènes d'anoxie nocturne occasionneraient une demande énergétique beaucoup plus importante que les conditions moins drastiques qui s'appliquent aux populations qui colonisent le continuum *Z. noltii*-*Z. marina*, permettant à ces dernières de consacrer une plus grande part d'énergie à la reproduction.

Cette fertilité élevée pourrait également traduire une réponse à une prédation plus importante dans les herbiers que dans les marais saumâtres. Dans ces derniers, l'essentiel de la population de poissons est constitué de muges (*Crenimugil labrosus*, *Mugil ramada* et *Liza aurata*), espèces limivores, et de poissons carnivores dont le régime alimentaire comprend peu d'Idotées (LABOURG, comm. pers.) :

- *Anguilla vulgaris* : *Palaemonetes varians*, larves de chironomides, jeunes poissons
- *Dicentrarchus labrax* : Amphipodes (60 %), larves de chironomides (30 %), *Idotea chelipes* (6 %).

Au niveau de l'herbier, les espèces carnivores susceptibles de consommer les Idotées sont plus nombreuses (Sparidés, Bars, Anguilles, Crénilabre, Athérines, Gobies) et leur stock est également plus important.

La productivité d'*I. chelipes* semble légèrement plus élevée dans les herbiers que dans les réservoirs (P/B compris entre 7,5 et 11,1 selon les méthodes de calcul). Toutefois, si l'hypothèse du comportement migratoire est exacte, une partie de la

population n'est pas prise en compte dans ces calculs de production. Ces données traduisent donc la production d'une fraction de la population dans une zone donnée et non celle de la population entière. Ce type de problème se pose chaque fois que les différentes composantes d'une population se répartissent différemment, comme cela arrive fréquemment en biologie des populations.

ANNEXE VI

**ANNEXE VI**  
**VARIATIONS NYCTHEMERALES**  
**DE LA STRUCTURE DES PEUPEMENTS VAGILES**  
**DANS LES HERBIERS DE Z. NOLTII**  
**DU BASSIN D'ARCACHON**

## **1. INTRODUCTION**

De nombreux auteurs ont mis en évidence les variations nycthémérales de l'activité des animaux composant l'épifaune des fonds marins (FUSS, 1964; HOBSON, 1965; FUSS et OGREN, 1966; JANSSON et KALLANDER, 1968; GREENING et LIVINGSTON, 1982; MACQUART-MOULIN, 1984). Certaines de ces espèces sont posées sur le fond ou enfouies dans le substrat pendant le jour et ne le quittent que lorsque l'éclairement diminue. Leur capture dans la masse d'eau est ainsi facilitée pendant la nuit, lors de leurs déplacements. D'autre part, dans les milieux soumis à un rythme tidal, les animaux mobiles (notamment Crustacés et Poissons) peuvent alternativement demeurer dans l'étage infratidal ou coloniser la zone intertidale pendant ses périodes d'immersion.

Lorsque la description des communautés est fondée uniquement sur le résultat de pêches diurnes, ces variations peuvent amener à sous-estimer la richesse spécifique des peuplements ou l'abondance de certaines espèces. L'influence de ce paramètre sur la composition de l'épifaune en milieu côtier a notamment été étudiée dans les récifs coralliens (HOBSON, 1973, 1975; STARK et DAVIES, 1966; EBELLING et BRAY, 1976) et les herbiers de phanérogames (LEDOYER, 1962, 1964b; HECK, 1977; GREENING et LIVINGSTON, 1982).

Le but de cette étude était de mettre en évidence d'éventuelles variations nycthémérales dans la composition et la structure des peuplements vagiles au niveau des herbiers intertidaux du Bassin d'Arcachon.

## **2. MATERIEL ET METHODES**

La mise en œuvre de pêches nocturnes étant relativement compliquée, cette expérience s'est déroulée une seule fois, pendant le mois de juin, dans l'herbier de l'Île au Oiseaux. Deux séries de pêches ont été réalisées, pendant des hautes-mer successives de jour et de nuit sans lune (2 traicts de 50 m / H.M.).

**Tableau I** : Abondance et biomasse (mg PS) des espèces capturées dans les deux séries de pêches (somme des deux traicts).

	Jour		Nuit	
	Densité	Biomasse (mg PS)	Densité	Biomasse (mg PS)
<i>Platynereis dumerilii</i>	8	3,30	153	113,33
<i>Leptodochitona cinerea</i>	3	3,44	2	1,13
<i>Acanthochitona crinita</i>			1	0,28
<i>Bittium reticulatum</i>	24	3,14	42	3,68
<i>Gibbula umbilicalis</i>	166	400,40	208	1999,50
<i>Hydrobia ulvae</i>	977	327,40	843	354,15
<i>Littorina littorea</i>	7	5,17	5	2,15
<i>Littorina obtusata</i>	2	0,58	4	0,27
<i>Rissoa labiosa</i>	5059	2501,30	7577	3401,20
<i>Cyclope neritea</i>			1	21,82
<i>Haminea navicula</i>			6	5,94
<i>Elysia viridis</i>			1	1,45
<i>Doris verrucosa</i>	1	132,90	2	10,14
<i>Endeis spinosa</i>	5	5,37	2	1,20
<i>Ammothella longipes</i>			3	0,62
<i>Praunus flexuosus</i>	3	5,76	82	156,92
<i>Cumopsis goodsiri</i>			1	0,12
<i>Iphinoe tenella</i>			1	0,10
<i>Nebalia bipes</i>			2	0,57
<i>Apseudes latreilli</i>			4	0,25
<i>Sphaeroma serratum</i>			5	1,84
<i>Sphaeroma rugicauda</i>			6	0,99
<i>Dynamene bidentata</i>			1	0,31
<i>Idotea chelipes</i>	175	60,33	311	229,91
<i>Perioculides longimanus</i>			97	4,19
<i>Aphesura bispinosa</i>			79	2,16
<i>Atylus swammerdami</i>	2	0,07	29	1,59
<i>Melita palmata</i>			24	4,68
<i>Dexamine spinosa</i>			2	0,16
<i>Gammarus locusta</i>	2	0,015	160	32,34
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i>			9	0,85
<i>Amphitoe ferox</i>			1	0,75
<i>Erichthonius difformis</i>	1	0,09		
<i>Corophium insidiosum</i>			4	0,27
<i>Corophium acutum</i>			3	0,47
<i>Phtisica marina</i>	1	0,08	28	0,84
<i>Ampelisca brevicornis</i>			2	0,10
<i>Hyppolite longirostris</i>	923	952,20	444	357,30
<i>Hyppolite varians</i>	1	4,49		
<i>Hyppolite juveniles</i>	398	97,90	619	104,65
<i>Processa edulis</i>			5	162,20
<i>Palaemon adpersus</i>	5	66,05	41	1137,70
<i>Palaemon elegans</i>			2	130,20
<i>Palaemon serratus</i>			1	118,65
<i>Palaemon juveniles</i>			3	0,85
<i>Crangon crangon</i>	5	46,33	20	127,41
<i>Carcinus maenas</i>	5	12184,50	5	35761,80
<i>Amphipholis squamata</i>	201	2,85	250	5,23
<i>Atherina presbyter</i>	435	3589,70	86	115,40
<i>Siphonostoma typhle</i>	5	48,40	7	11,62
<i>Syngnathus abaster</i>	9	272,57	18	271,51
<i>Pomatoschystus minutus</i>			2	32,99
<i>Pomatoschystus microps</i>	2	25,61	9	211,95
<i>Anguilla anguilla</i>	1	9627,30	5	8741,80
<b>Total</b>	<b>8426</b>	<b>30367,38</b>	<b>11218</b>	<b>53667,53</b>

### 3. RESULTATS ET DISCUSSION

Le résultat de ces deux séries de pêches est présenté dans le Tableau I.

Dans les prélèvements diurnes et nocturnes, les communautés sont dominées par les quatre mêmes taxons: *Rissoa labiosa*, *Hippolyte longirostris* (et les juvéniles de ce genre) et *Hydrobia ulvae*. Ces trois espèces représentent **88** (jour) et **85,5 %** (nuit) de l'abondance totale.

Aux deux périodes, les densités sont dominées par les **Gastéropodes** (J: 74%, N: 77%) et les **Décapodes Natantia** (J: 16%, N:10%). Le jour, les biomasses sont dominées par les **Poissons** et les **Décapodes Natantia** (respectivement 45 et 40%), les **crabes** totalisant pendant la nuit 67% de la biomasse, suivis des Poissons (17%) et des Gastéropodes (11%) (tableau X).

Les prélèvements nocturnes contiennent un plus grand nombre d'individus (11218/ 2 traicts) que ceux réalisés pendant la journée (8426/ 2 traicts). La richesse spécifique est également plus élevée pendant la nuit: **50** espèces contre **27** récoltées dans les pêches diurnes. Si l'on exclue les espèces représentées par un seul individu, ces valeurs restent très différentes (respectivement 41 et 22). Les biomasses sont supérieures dans les pêches nocturnes (56,7 g PS contre 30,4 g PS), mais cette différence n'est due qu'à la plus grande taille des crabes (*C. maenas*) récoltées pendant la nuit.

#### Annélides

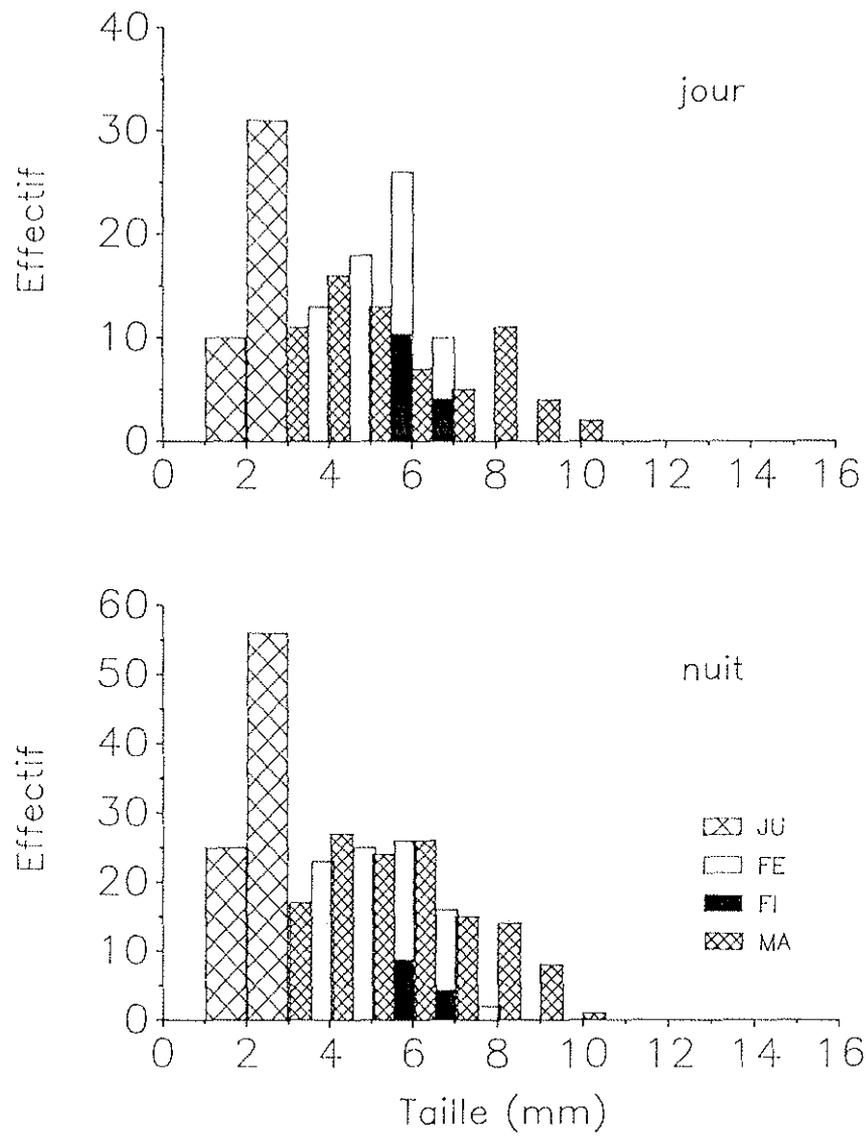
La Polychète errante *Platynereis dumerilii* apparaît en densité beaucoup plus élevée pendant la nuit (153 individus) que pendant la journée (8 individus). Cette Annélide n'est pas citée par LEDOYER (1962) dans le stock des espèces nocturnes; il est possible que ce phénomène soit en rapport avec son comportement sexuel (voir annexe IV).

#### Mollusques

Cet embranchement est numériquement dominant dans les deux séries de prélèvements, grâce à l'abondance élevée des petits Gastéropodes *Rissoa labiosa* et *Hydrobia ulvae*. Leurs abondances relatives diurnes et nocturnes sont assez peu différentes (respectivement 60 et 68% pour *R. labiosa* et 12 et 8% pour *H. ulvae*).

Dans les herbiers intertidaux de Manche, LEDOYER (1964b) observe également cet état de fait pour *R. labiosa*, tandis qu'en Méditerranée d'autres espèces de ce genre présentent des remontées principalement diurnes (LEDOYER, 1962).

La plupart des autres espèces de Mollusques ont été récoltées dans les deux séries de prélèvements et présentent des densités égales ou très légèrement supérieures pendant la nuit (*Gibbula umbilicalis*, *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *Bittium reticulatum*). En Manche, *G. pennanti* et *G. cineraria* sont, d'après LEDOYER (1964b), des espèces à



**Figure 1:** Histogrammes de fréquence de taille (mm) d'*I. chelipes*, dans les prélèvements diurnes et nocturnes à la station L.

(JU= juvéniles; FE= femelles; FI= femelles incubantes; MA= mâles)

tendance nocturne. L'Opisthobranche *Haminea navicula* n'apparaît que dans les pêches de nuit, à l'instar de *Bulla hydatis*, trois fois plus abondant au cours de cette période que pendant la journée dans les herbiers méditerranéens échantillonnés par cet auteur.

### **Crustacés**

Au sein de cette classe, les variations nyctémérales sont très accentuées. Elles apparaissent au niveau des abondances (J: 1521 individus, N: 1985 individus) et surtout de la richesse spécifique (en ignorant les espèces représentées par un seul individu, J: 11 et N: 23).

#### Mysidacés

*Praunus flexuosus* présente des densités très nettement supérieures pendant la nuit (82/3 individus). JANSSON et KALLANDER (1968) ont effectivement mis en évidence le caractère nocturne des déplacements de cette espèce.

#### Isopodes

Les deux espèces du genre *Sphaeroma* n'ont été récoltées que pendant la nuit, mais en densités assez faibles (5 à 6 individus); il en est de même pour *Dynamene bidentata* (1 individu), espèce benthique recueillie pendant la nuit dans le plancton par FAGE (1933). Dans ce groupe, seule *Idotea chelipes* présente des abondances diurnes significatives (175 individus contre 311 pendant la nuit). En effet, si JANSSON et KALLANDER (1968) ont montré que son activité natatoire est limitée aux périodes de faible éclaircissement, il est établi que cette espèce est généralement accrochée aux feuilles des phanérogames (*Zostera* ou *Ruppia*). De ce fait, même en période d'inactivité, les engins de pêche sont en mesure de la capturer, quoique sans doute moins efficacement que lors de ses déplacements. On peut remarquer que la structure des populations d'idotées est similaire dans les échantillons diurnes et nocturnes, y compris au niveau des femelles reproductrices (Figure 1).

#### Amphipodes

Comme LEDOYER (1962) l'avait observé dans les herbiers méditerranéens, l'abondance et la richesse spécifique des Amphipodes sont beaucoup plus élevées dans les prélèvements de nuit. De nombreuses études ont été consacrées aux déplacements des représentants de ce groupe ainsi qu'à leurs migrations entre le benthos et le pelagos (voir MACQUART-MOULIN, 1984), mettant en évidence qu'un certain nombre d'espèces effectuent des remontées nocturnes dans la couche d'eau.

Ces migrations concernent notamment les genres tubicoles (*Corophium*, *Microdeutopus*) et fouisseurs (*Perioculodes*, *Metaphoxus*) qui n'apparaissent ici que pendant la nuit.

Les Gammaridae benthiques *Melita palmata* et *Gammarus locusta* sont en majorité récoltés dans les pêches nocturnes. D'après MACQUART-MOULIN (1984), pour cette seconde espèce, les remontées dans le plancton sont uniquement le fait des jeunes immatures.

*Phtisica marina* est également plus abondante dans les prélèvements de nuit. Quoique ce Caprellidae ait été récolté dans les pêches diurnes de plancton en Méditerranée (VIVES, 1966; MACQUART-MOULIN, 1984), il est établi que ces déplacements sont préférentiellement nocturnes.

Les deux espèces vagiles *Apherusa bispinosa* et *Atylus swammerdami* n'ont été capturées que durant la nuit. Elles sont fréquemment signalées dans le plancton nocturne (TATERSALL, 1913; FAGE, 1933) notamment dans l'intertidal (FINCHAM, 1970).

### Décapodes

Les Hippolytidae dominent très fortement ce groupe, de jour comme de nuit. Les adultes d'*H. longirostris* sont plus abondants pendant la journée, à l'inverse des juvéniles. En Méditerranée, cette espèce montre des densités nocturnes plus élevées (LEDOYER, 1962). En fait, il semble que ce genre présente des comportements différents selon la localisation des peuplements: GREENING et LIVINGSTON (1982) ont montré qu'*H. zostericola* peut être, selon les stations, diurne ou indifférente au nyctémère.

Les autres espèces de crevettes sont plus abondantes dans les prélèvements de nuit, certaines apparaissant uniquement pendant cette période. C'est le cas notamment de *Processa edulis*, décrite par LEDOYER (1962) comme une espèce nocturne sciaphile.

Le crabe *Carcinus maenas* présente les mêmes abondances dans les deux séries de prélèvements, ce qui est également le cas dans les herbiers de Méditerranée (LEDOYER, 1962). Seule existe une différence de taille, comme nous l'avons signalé plus haut.

### **Echinodermes**

*Amphipholis squamata* ne présente pas ici la préférence nocturne mise en évidence par LEDOYER (1962).

## Poissons

Hormis *Atherina presbyter*, les Poissons ont été récoltés en plus grand nombre pendant la nuit. Si les mœurs nocturnes de l'anguille sont bien connues, les Syngnathes pourraient également remonter préférentiellement pendant ces périodes dans l'herbier intertidal. Toutefois, il n'est pas exclu que ces résultats traduisent une diminution des mécanismes d'évitement du filet en période d'obscurité.

Les remontées diurnes des athérines dans l'herbier de *Z. noltii* sont sans doute à mettre en relation avec le comportement alimentaire de cette espèce qui chasse à vue (voir annexe IV).

Ces résultats, quoique très ponctuels, permettent de mettre en évidence quelques caractéristiques du comportement de l'épifaune dans les herbiers intertidaux:

- Les espèces résidant en permanence dans l'herbier présentent, en général, des densités comparables dans les deux séries de pêches. Parmi celles-ci, les espèces tubicoles (Annélides et Amphipodes) atteignent cependant de plus fortes abondances à l'obscurité, phénomène que l'on peut expliquer par le fait que ces animaux quittent leur tube pendant la nuit soit en réponse à des modifications du milieu (diminution de l'oxygène dissous), soit en relation avec les processus de reproduction (accouplement, ponte).

- Les Opisthobranches semblent profiter de toutes les périodes pendant lesquelles l'herbier est immergé pour se déplacer sur les feuilles et consommer leurs épiphytes. Ce comportement a d'ailleurs été observé *de visu* lorsque la marée monte sur les herbiers.

- Les Amphipodes et certains Décapodes qui, dans ce cas, n'ont présenté que des remontées nocturnes ont, par ailleurs, été récoltés dans les pêches diurnes réalisées à d'autres périodes. Comme le remarquait FAGE (1933), le rythme nycthéral des espèces est soumis à des variations saisonnières. D'après cet auteur, le déplacement des Crustacés est influencé principalement par les exigences de leur sexualité, les reproducteurs présentant une activité locomotrice particulière. On peut, à cet égard, remarquer que la présence d'*H. longirostris* dans l'herbier intertidal (voir annexe IV) correspond effectivement à sa période reproductrice.

#### 4.CONCLUSION

Bien qu'aucune espèce nouvelle (non récoltée, au cours de l'année, dans les prélèvements diurnes) n'ait été capturée au cours de ces pêches de nuit, cette expérience met en évidence, à une période donnée, un accroissement de la richesse spécifique de la communauté vagile pendant la nuit. Certaines espèces rares (*Perioculodes longimanus*, *Sphaeroma rugicauda* et *S. serratum*) ou récoltées surtout pendant l'hiver (*Apherusa bispinosa*) présentent ici des abondances significatives. La fréquence des espèces dominantes est sensiblement équivalente dans les deux séries de pêches; toutefois, l'abondance totale du peuplement est plus élevée pendant la nuit. Ces résultats rejoignent les observations de nombreux auteurs (HOBSON, 1965, 1973, 1975; EBELING et BRAY, 1976; HECK, 1977), et permettent d'appliquer au cas des herbiers intertidaux les conclusions de DUGAS (1975) qui estime que la description des communautés mobiles est biaisée lorsque l'échantillonnage est exclusivement diurne ou nocturne. Pour cette raison, il s'avérait nécessaire d'apporter certaines restrictions quant à la signification de notre étude des peuplements vagiles (voir l'introduction du chap V.2).