

Macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau (France, Méditerranée) et facteurs environnementaux associés

Lagune côtière
Macrophytes
Répartition
Facteurs
environnementaux

Coastal lagoon
Macrophytes
Spatial distribution
Environmental factors

Maryse GERBAL et Marc VERLAQUE

E.P. CNRS 75, Laboratoire de Biologie marine et d'Écologie du Benthos, Faculté des Sciences de Luminy, 163, avenue de Luminy, 13288 Marseille Cedex 9.

Reçu le 28/06/94, révisé le 24/04/95, accepté le 18/05/95.

RÉSUMÉ

Le macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau a été étudié en automne 1986. La biomasse totale est élevée (10073 ± 2006 tPS) et dominée par les Florideophyceae (67 %) et les Zostères (22 %). Sept peuplements sont mis en évidence, avec comme espèces caractéristiques : *Solieria chordalis* en zone profonde, *Ulva rigida*, *Monostroma obscurum* et *Gracilaria verrucosa* au nord-est, *Gracilaria* spp. associés à *Sargassum muticum* dans les parcs conchylicoles, *Halopitys incurvus* au sud-ouest, et *Zostera* spp. à la périphérie de l'étang. Leur différenciation est essentiellement déterminée par la profondeur, les apports du bassin versant (eau douce, nutriments, polluants), les entrées d'eau marine, l'hydrodynamisme et les activités conchylicoles. À l'est, les conditions d'instabilité environnementale et la pollution organique sont à l'origine de peuplements hétérogènes euryhalins et nitrophiles. À l'ouest, par contre, la faible profondeur, les teneurs modérées en nutriments et une relative stabilité hydrologique à court terme, permettent la différenciation de peuplements permanents de Florideophyceae.

ABSTRACT

Soft-bottom macrophytobenthos and associated environmental factors in Thau lagoon (France, Mediterranean).

The study of soft-bottom macrophytobenthos of the Mediterranean Thau lagoon was carried out in autumn 1986. The total biomass is high (10073 ± 2006 tDW) and is dominated by Florideophyceae (67 %) and *Zostera* (22 %). Seven communities have been identified, with the following characteristic species: *Solieria chordalis* in the deep zone; *Ulva rigida*, *Monostroma obscurum* and *Gracilaria verrucosa* to the northeast; *Gracilaria* spp. with *Sargassum muticum* in shellfish breeding zones; *Halopitys incurvus* to the southwest; and *Zostera* spp. along the shallow edge. The differentiation of these communities depends essentially on depth, catchment area inputs (fresh water, nutrients, pollutants), sea water flows, hydrodynamism and shellfish breeding activities. In the eastern part of the lagoon, unstable environmental conditions and organic pollution induce the development of heterogeneous euryhaline and nitrophilous communities. Conversely, to the west, shallow bottoms, moderate nutrient concentrations and relative short-term hydrologic stability permit the differentiation of permanent Florideophyceae communities.

Oceanologica Acta, 1995, 18, 5, 557-571

INTRODUCTION

La production primaire des lagunes qui est assurée en grande partie par les macrophytes benthiques, est équivalente à celle des milieux marins les plus productifs tels que les zones d'upwelling ou les champs de Laminariales (Newell, 1982). Si l'eutrophisation de certaines zones favorise la prolifération d'algues qui, en été, peuvent être à la base de crises dystrophiques plus ou moins sévères (Frisoni, 1990 ; Menesguen, 1991), il n'en reste pas moins que les macrophytes interviennent dans des processus essentiels du fonctionnement de l'écosystème lagunaire, tels que l'oxygénation, la dynamique des sels nutritifs et le développement des échelons trophiques supérieurs.

Le phytobenthos de l'étang de Thau a été très peu étudié jusqu'à l'arrivée d'algues exotiques introduites accidentellement avec le naissain d'huître, comme *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar et *Laminaria japonica* Areschoug (Ben Maiz *et al.*, 1988 ; Verlaque, 1994). La réalisation du programme de recherches ECOTHAU (Amanieu *et al.*, 1989) a permis d'étudier les peuplements d'algues libres et de phanérogames des substrats meubles de l'étang (Dubois et Lauret, 1991 ; Gerbal, 1994). Nous présentons ici l'estimation et la répartition de la biomasse totale du macrophytobenthos et des grands groupes taxonomiques qui le

constituent, ainsi que l'identification des peuplements et des principaux paramètres environnementaux qui leur sont associés. Les données hydrologiques issues du programme ECOTHAU et les synthèses en résultant constituent un support idéal pour réaliser ce type d'analyse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Échantillonnage

L'échantillonnage de la végétation des substrats meubles a été effectué, en octobre et novembre 1986, en soixante stations régulièrement réparties dans l'étang, suivant le plan établi pour ECOTHAU (fig. 1). Dans les zones conchylicoles (parcs A, B et C), les stations ont été positionnées dans les couloirs situés entre les tables d'élevage. En chaque station, trois ou quatre prélèvements distants de 5 m ont été réalisés soit en plongée, à l'aide d'un quadrat d'une surface de 1600 cm², soit à partir de la surface, à l'aide d'une benne de type Ekman d'une surface de 400 cm². Les relevés ont été triés au laboratoire et la biomasse des espèces appartenant aux Florideophyceae, Fucophyceae, Ulvophyceae et Phanérogames a été mesurée après passage à l'étuve (24 h à 70 °C).

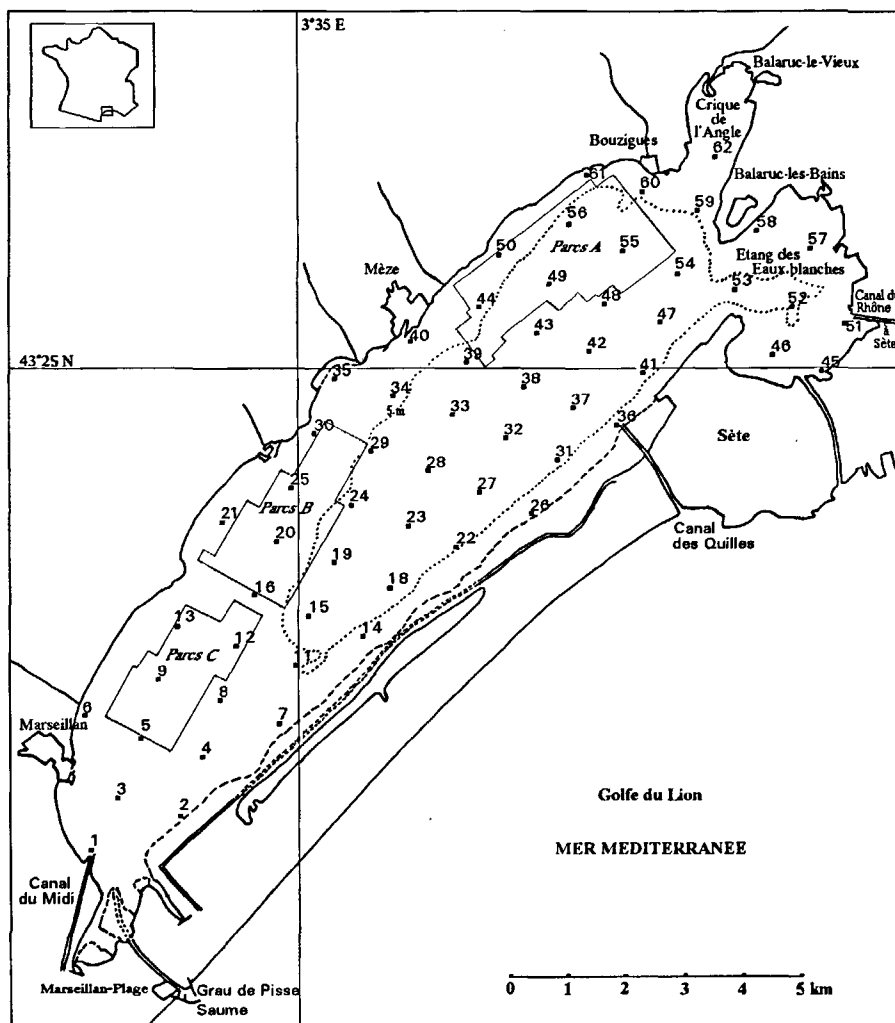


Figure 1

Situation générale de l'étang de Thau et localisation des 60 stations échantillonnées du programme ECOTHAU.

General profile of the Thau lagoon and position of the 60 sampled stations of the ECOTHAU programme.

Quatorze paramètres environnementaux ont été pris en compte (campagne ECOTHAU, octobre 1986) : salinité, pH, oxygène dissous, carbone organique dissous et particulaire, nitrates (NO_3^-), nitrites (NO_2^-), ammonium (NH_4^+), azote moléculaire total, phosphates (PO_4^{3-}), rapports nitrates/phosphates et azote total/phosphates, profondeur et enfin hydrodynamisme par l'intermédiaire du terme H^2V^2 (produit du carré de la hauteur d'eau et du carré de la vitesse moyennée sur la verticale). Ce terme qui traduit de façon globale la capacité d'échange au sein de la masse d'eau, est issu d'un modèle numérique de circulation sous différents régimes de vents (Millet, 1989).

Traitement des données

L'estimation de la biomasse totale est réalisée selon le principe de l'échantillonnage stratifié qui consiste à subdiviser une population hétérogène en sous-populations plus homogènes, mutuellement exclusives et collectivement exhaustives (Scherrer, 1983). Les surfaces sont mesurées par la méthode des pesées.

Dans le but de mettre en évidence les grandes unités de peuplement du macrophytobenthos, une classification est associée à une ordination des données. Seuls les macrophytes présents au moins dans deux stations et dont la biomasse est supérieure à 0,1 % de la somme des biomasses de la matrice de calcul sont retenus pour les analyses (tab. 1). L'analyse factorielle des correspondances (AFC) porte sur une matrice des biomasses moyennes par station de 18 espèces réparties dans 43 stations (17 stations étant dépourvues de végétation). La distance du χ^2 utilisée en AFC ne nécessite pas de normalité de distribution des données brutes, ne compte pas la double absence comme indicatrice de ressemblance et s'adapte bien au type de matrices quantitatives à structure faible comportant de nombreux zéros (Benzécri et Benzécri, 1980 ; Leprêtre, 1988). Nous considérons comme significatives les contributions absolues $\text{CA} > 1,5/\text{N}^{-1}$ (Roux M., comm. pers.), N étant l'effectif des variables ou des observations ou encore, dans le cas de la contribution des facteurs, la plus petite dimension de la matrice. La construction ascendante hiérarchique (CAH) est réalisée à partir des coordonnées des espèces et des stations sur les facteurs significatifs de l'AFC (cette dernière jouant un rôle de filtre de l'information) et en utilisant la distance euclidienne et le groupement à liens complets (Legendre et Legendre, 1984 ; Roux, 1985).

Afin de déterminer les principaux facteurs environnementaux associés aux unités de peuplement du phytobenthos, deux types d'analyse sont effectués. Dans le premier cas, l'AFC est réitérée en plaçant en variables supplémentaires les 14 paramètres physico-chimiques (codés en trois classes d'effectifs égaux), la biomasse totale des macrophytes et celle de chacun des quatre grands groupes systématiques (codées en quatre classes, la première regroupant les valeurs nulles). En raison de l'absence de mesures physico-chimiques dans l'extrême sud-ouest de l'étang, cinq stations (st. 1 à 4 et 7) sont traitées en observations supplémentaires. Dans un deuxième temps, une analyse canonique des correspondances est effectuée afin de préciser l'importance des relations existant entre les

Tableau 1

Liste des abréviations des espèces principales, des groupes systématiques et des paramètres utilisés.

List of abbreviations of main species, systematic groups and parameters used.

ACO	<i>Alsidium corallinum</i> C. Agardh
CBA	<i>Cystoseira barbata</i> (Goodenough et Woodward) C. Agardh f. <i>aurentia</i> (Kützing) Giaccone
CFR	<i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot
CSP	<i>Cladophora</i> spp.
DHU	<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey in Hooker
GBU	<i>Gracilaria bursa-pastoris</i> (Gmelin) Silva
GDU	<i>Gracilaria dura</i> (C. Agardh) J. Agardh
GSP	<i>Gracilaria</i> sp.
GVE	<i>Gracilaria verrucosa</i> (Hudson) Papenfuss
HIN	<i>Halopitys incurvus</i> (Hudson) Batters
LOB	<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) Lamouroux
MOB	<i>Monostroma obscurum</i> (Kützing) J. Agardh
RTI	<i>Rytiphloea tinctoria</i> (Clemente) C. Agardh
SCH	<i>Solieria chordalis</i> (C. Agardh) J. Agardh
SMU	<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt
USP	<i>Ulva</i> spp. (<i>Ulva rigida</i> C. Agardh ; <i>Ulva</i> sp.)
ZMA	<i>Zostera marina</i> Linnaeus
ZNO	<i>Zostera noltii</i> Hornemann
FLO	Florideophyceae
FUC	Fucophyceae
PHA	Phanérogames
ULV	Ulvophyceae
TOT	total du phytobenthos
COD	[carbone organique dissous]
COP	[carbone organique particulaire]
HV	H^2V^2
NH_4	[ammonium]
NO_2	[nitrites]
NO_3	[nitrates]
NP	rapport NO_3/PO_4
Ntm	[azote moléculaire total]
NtP	rapport Ntm/ PO_4
O_2	[oxygène dissous]
PH	pH
PO_4	[phosphates]
S	salinité
Z	profondeur

paramètres environnementaux et la végétation. Dans ce type d'analyse, on recherche une combinaison linéaire du groupe " espèces " et une du groupe " environnement " qui soient les plus corrélées possible ; les données de base sont ainsi remplacées par des valeurs approchées, calculées par une formule de régression multiple (Ter Braak, 1986 ; Lebreton *et al.*, 1988 ; Bouroche et Saporta, 1992). Ordinations et classifications sont réalisées avec le logiciel «BIO-MECO» (Avenix, Montpellier).

RÉSULTATS

Estimation et répartition de la biomasse

En fonction de la répartition des peuplements, l'application des principes de l'échantillonnage stratifié a permis de sub-

diviser l'étang en quatre secteurs : trois avec des données de biomasse moyenne par station qui suivent une distribution normale ; le quatrième (secteur central) étant pratiquement dépourvu de végétation. Si l'on exclut ce dernier secteur, la biomasse automnale totale du macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang est estimée à 10073 ± 2006 tPS (risque $\alpha = 5\%$), soit $1,30$ à $1,95$ tPS.ha⁻¹ sur 6200 ha, ou $2,36 \pm 0,47$ tPS.ha⁻¹ sur les 4269 ha effectivement couverts par la végétation (fig. 2). Elle est constituée essentiellement par les Florideophyceae (67 %) et les Zostères (22 %) ; les Fucophyceae et les Ulvophyceae n'en représentant respectivement que 4 et 7 % (fig. 3). Trois espèces, *Halopitys incurvus*, *Gracilaria* sp. et *Zostera marina* constituent, à elles seules, 64 % de la biomasse (30 % pour le seul *H. incurvus*). Cette végétation est inégalement répartie dans l'étang (tab. 2), avec :

- dans le secteur est (31 % de la superficie de l'étang), 27 % de la biomasse totale, soit $2720,7 \pm 843$ tPS, constitués par 51 % de Florideophyceae, 23 % de Zostères, 20 % d'Ulvophyceae et seulement 6 % de Fucophyceae ;
- dans le secteur ouest (32 % de la superficie de l'étang), 71 % de la biomasse totale, soit $7180,0 \pm 1899$ tPS, largement dominés par les Florideophyceae (76 %) ; le reste étant constitué par les Zostères (20 %) ;
- au sud, une zone peu étendue (6 % de l'étang), à biomasse faible ($172,5 \pm 90$ tPS) et constituée à 81 % par des Zostères ;
- et enfin, sur les 1931 ha du secteur central (31 % de l'étang), une biomasse insignifiante (13,5 tPS).

Identification des peuplements

Afin de regrouper les espèces ou les stations en ensembles homogènes sur le plan floristique, une analyse factorielle des correspondances est effectuée sur les données de biomasse.

Tableau 2

Superficie, biomasse végétale (risque = 5 %), groupes systématiques et taxons principaux dans les différentes zones de l'étang de Thau.

Area, plant biomass (risk = 5 %), main systematic groups and taxa in the different zones of Thau lagoon.

Secteurs	Superficie %	n	Biomasse % Biomasse totale	Groupes dominants % Biomasse secteur	Espèces dominantes % Biomasse secteur
Est	1916 ha 31%	17	1.42 ± 0.44 tPS.ha ⁻¹ 2720.7 ± 843 tPS 27%	51% Florideophyceae 23% Phanérogames 20% Ulvophyceae	23% <i>Gracilaria verrucosa</i> 17% <i>Zostera marina</i> 16% <i>Gracilaria</i> sp. 14% <i>Ulva rigida</i>
Ouest	1978 ha 32%	16	3.63 ± 0.96 tPS.ha ⁻¹ 7180.1 ± 1899 tPS 71%	76% Florideophyceae 20% Phanérogames	43% <i>Halopitys incurvus</i> 17% <i>Gracilaria</i> sp. 17% <i>Zostera marina</i>
Sud	375 ha 6%	5	0.46 ± 0.24 tPS.ha ⁻¹ 172.5 ± 90 tPS 1.7%	81% Phanérogames	42% <i>Zostera noltii</i> 39% <i>Zostera marina</i>
Centre	1931 ha 31%	22	0.007 tPS.ha ⁻¹ 13.5 tPS 0.1%	44% Florideophyceae 36% Ulvophyceae	40% <i>Solieria chordalis</i> 29% <i>Monostroma obscurum</i>

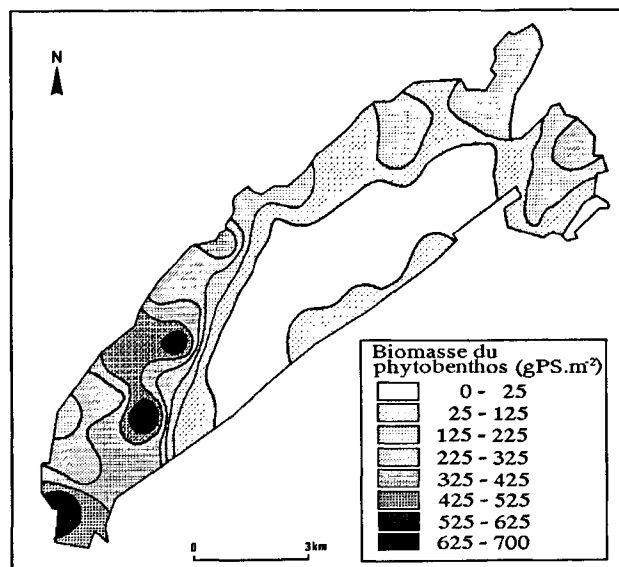


Figure 2

Répartition de la biomasse totale du macrophytobenthos de substrat meuble en automne 1986.

Spatial distribution of the total biomass of soft-bottom macrophytobenthos in autumn 1986.

Les valeurs propres, très élevées et très proches ($\lambda_1 = 0,84$, $\lambda_2 = 0,81$, $\lambda_3 = 0,78$), indiquent que les axes sont définis par un nombre réduit d'éléments qui peuvent être liés à plusieurs d'entre-eux. Les trois premiers facteurs expliquent 40 % de la variance et le sixième facteur apporte encore une part significative (supérieure à 8,8 %) à l'inertie du système. Une construction ascendante hiérarchique est ensuite effectuée à partir des coordonnées des espèces et des stations sur les six facteurs significatifs de l'AFC. La classification des espèces permet d'individualiser sept principales unités de peuplement des substrats meubles de l'étang (fig. 4a) :

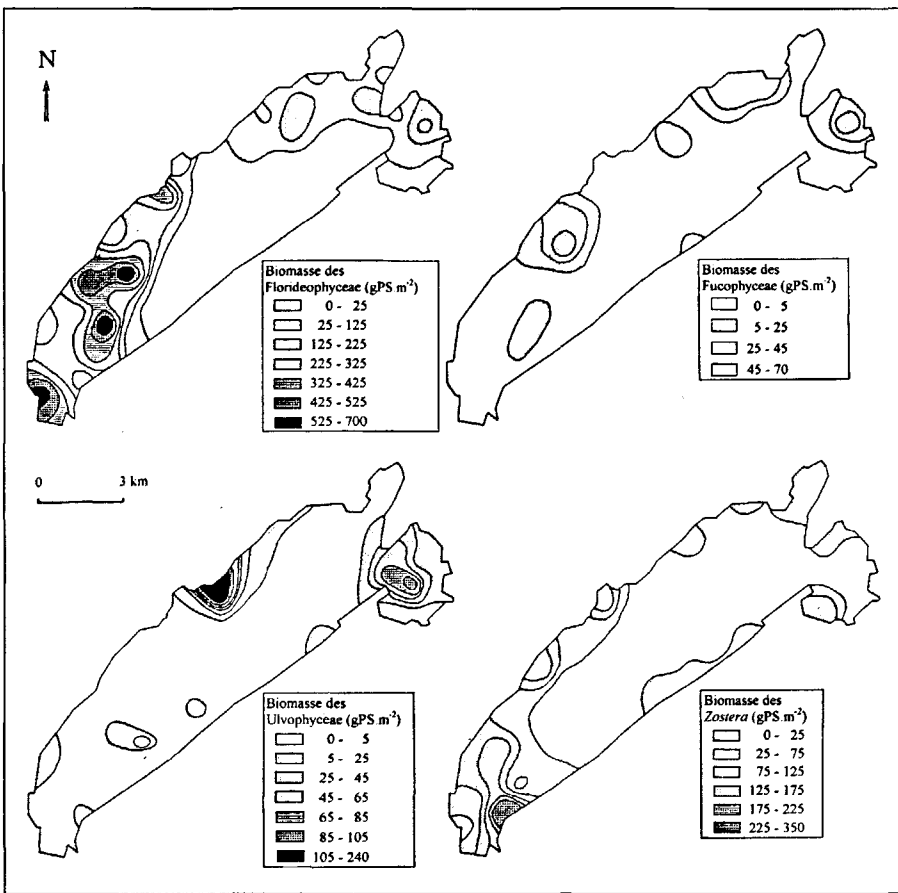
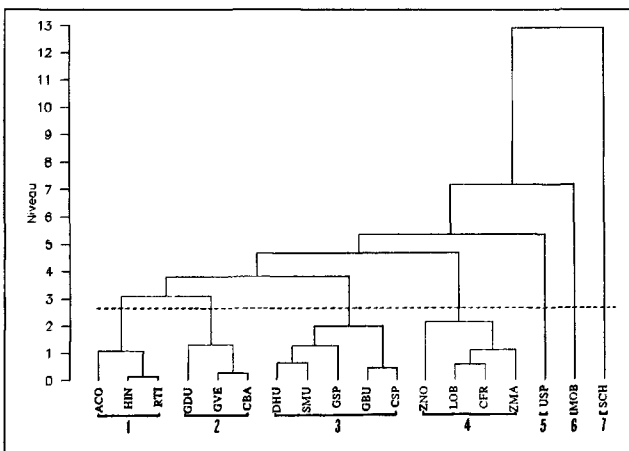


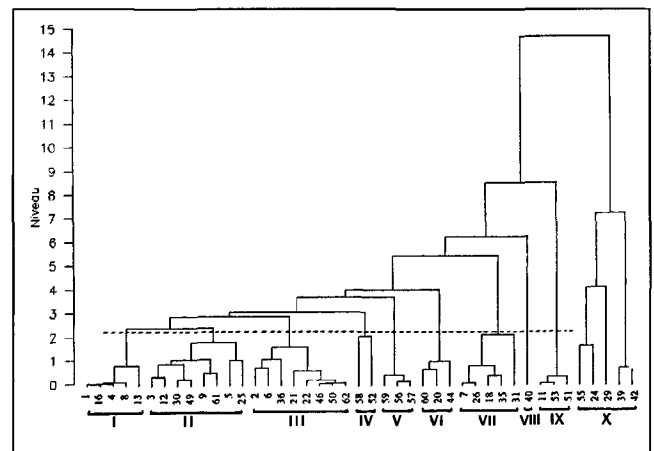
Figure 3

Répartition de la biomasse des groupes systématiques : Florideophyceae, Fucophyceae, Ulvophyceae et Phanérogames.

Spatial distribution of each systematic group : Florideophyceae, Fucophyceae, Ulvophyceae and Phanerogams.



a



b

Figure 4

Classification obtenue à partir des coordonnées des facteurs significatifs de l'AFC. (4a) Dendrogramme des espèces. (4b) Dendrogramme des stations.

Cluster analysis performed on significant factor co-ordinates of the FCA. (4a) Dendrogram of species. (4b) Dendrogram of stations.

- *Halopitys incurvus* (HIN), *Rytiphloea tinctoria* (RTI) et *Alsidium corallinum* (ACO),
- *Gracilaria verrucosa* (GVE), *Cystoseira barbata* f. *aurentia* (CBA) et *Gracilaria dura* (GDU),
- *Gracilaria bursa-pastoris* (GBU), *Cladophora* spp. (CSP), *Gracilaria* sp. (GSP), *Dasya hutchinsiae* (DHU) et *Sargassum muticum* (SMU),
- *Zostera marina* (ZMA), *Laurencia obtusa* (LOB), *Codium fragile* (CFR) et *Zostera noltii* (ZNO),

- *Ulva* spp. (USP, essentiellement *Ulva rigida*),
- *Monostroma obscurum* (MOB),
- *Solieria chordalis* (SCH).

A partir de la classification des stations, nous distinguons dix groupes, parmi lesquels neuf sont bien individualisés alors que le dernier est constitué par cinq stations isolées et faiblement reliées entre elles (fig. 4b). La réorganisation de la matrice de base en fonction de ces deux classifications permet de caractériser la végétation de chaque grou-

pe de stations et la cartographie qui en résulte (fig. 5) montre l'homogénéité des peuplements occidentaux par opposition à la structure morcelée de la partie est de l'étang, avec :

– au sud-ouest (stations 1, 4, 8, 13 et 16 ; groupe I), un peuplement à *Halopitys incurvus*, *Rytiphloea tinctoria* et *Alsidium corallinum* ;

– le long de la rive nord, dans les secteurs conchylicoles, un peuplement assez hétérogène à Florideophyceae et à zostères, dominé par *Gracilaria* sp. et *Zostera marina* (stations 3, 5, 9, 12, 25, 30, 49 et 61 ; groupe II), ainsi qu'un peuplement à *Gracilaria bursa-pastoris*, *Gracilaria* sp., *Dasya hutchinsiae*, *Sargassum muticum* et *Cladophora* spp. (stations 20, 44 et 60 ; groupe VI) ;

– dans les petits fonds, des herbiers à *Zostera marina* avec ou sans *Z. noltii* (stations 2, 6, 21, 22, 36, 46, 50 et 62 ; groupe III) et des herbiers à *Z. noltii* (stations 7, 18, 26, 31 et 35 ; groupe VII) ;

– essentiellement dans le secteur nord-est, un peuplement à *Gracilaria verrucosa*, *Cystoseira barbata* f. *aurantia* et *Gracilaria dura* (stations 56, 57 et 59 ; groupe V), des peuplements denses et localisés d'Ulvoiphyceae, dominés par *Ulva rigida* (station 40 ; groupe VIII), par *Monostroma obscurum* (stations 11, 51, 53 ; groupe IX) ou par un mélange des deux espèces (stations 52 et 58 ; groupe IV) ;

– enfin, à la périphérie du secteur profond dépourvu de macrophytes, une végétation pauvre marquée par la présence de *Solieria chordalis* (stations 24, 29, 39, 42 et 55 ; groupe X).

Facteurs environnementaux associés

L'analyse factorielle des correspondances réitérée avec les stations pour lesquelles les paramètres physico-chimiques ont été mesurés, ces derniers étant placés en variables supplémentaires, donne des valeurs propres toujours élevées ($\lambda_1 = 0,82$, $\lambda_2 = 0,81$, $\lambda_3 = 0,77$). Les six premiers facteurs apportent une contribution significative (>8,8 %) à l'inertie du système. Les éléments supplémentaires ont une contribution relative faible (<260) ; seuls ceux dont les coordonnées sont supérieures ou égales à 500 en valeur absolue sont pris en compte. L'axe 1 (fig. 6a et b) oppose de façon significative : *Halopitys incurvus* (HIN) ainsi que les fortes biomasses du phytobenthos et des Florideophyceae (TOT4, FLO4) du côté négatif, à *Ulva* spp. (USP), *Monostroma obscurum* (MOB), les fortes biomasses d'Ulvoiphyceae (ULV3 et 4), la faible salinité (S1) et la concentration élevée en oxygène dissous (O₂3), en carbone organique particulaire (COP3) et en nitrites (NO₂3) du côté positif. Cet axe met en évidence l'opposition entre le secteur ouest de l'étang, où *Halopitys incurvus* est l'espèce dominante, et le secteur nord-est marqué par des apports d'eau douce riche en matière organique. L'axe 2 isole, du côté positif, *Solieria chordalis* (SCH), *Gracilaria verrucosa* (GVE) et les faibles valeurs de biomasse (TOT2, FLO2, ULV2, PHA2), associées à une profondeur élevée (Z3), des teneurs en carbone organique particulaire faibles (COP1) et des valeurs moyennes à fortes de nitrates, d'ammonium, de phosphates

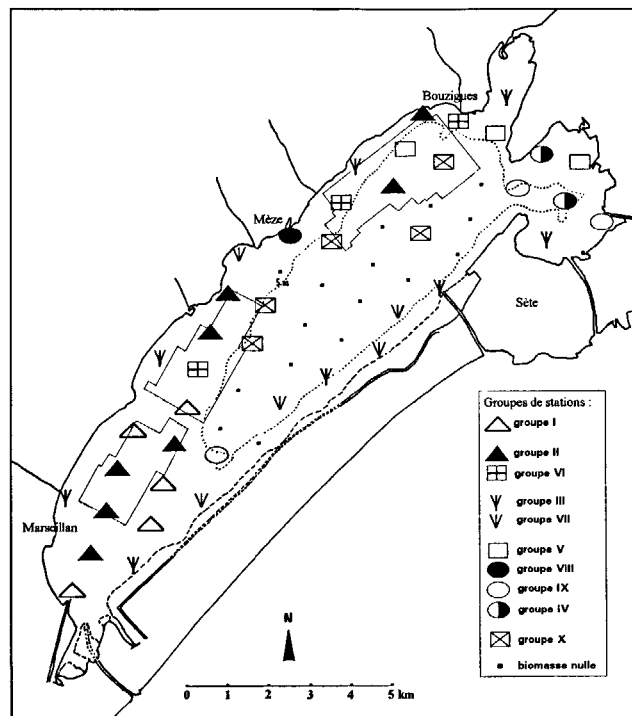


Figure 5

Répartition des dix groupes de stations obtenus par classification.

Distribution of ten groups of stations defined by the cluster analysis.

et de rapports NO₃/PO₄ et N total/PO₄ (NO₃, NH₄2 et 3, PO₄2 et 3, NP3 et NtP3). Du côté négatif apparaissent les fortes biomasses d'Ulvoiphyceae (ULV4) et la faible profondeur (Z1). Cet axe met en évidence un gradient bathymétrique avec des concentrations assez élevées en sels nutritifs, en particulier en azote, dans la zone profonde. Sur l'axe 3 (fig. 7a et b), *Solieria chordalis* (SCH) réapparaît toujours avec les mêmes paramètres que sur l'axe 2. L'axe 4 individualise les herbiers de Zostères (ZNO, ZMA, PHA) essentiellement associés à une faible profondeur (Z1), une faible concentration en nitrites (NO₂1), un pH élevé (PH3) et des concentrations élevées en carbone organique particulaire (COP3) et en oxygène dissous (O₂3). L'examen du plan 5-6 permet de discriminer le peuplement à *Monostroma obscurum* (MOB) qui est lié à des stations plutôt profondes (Z3), à salinité faible (S1) et à concentration en oxygène dissous, en carbone organique particulaire et dissous élevées (O₂3, COP3 et COD3), du peuplement à *Ulva* spp. (USP) plutôt inféodé à une faible profondeur (Z1).

Dans l'analyse factorielle, les faibles contributions relatives des variables physico-chimiques et leur position proche du centre de gravité, nous ont conduits à réaliser une analyse canonique des correspondances. Le rapport entre la première corrélation canonique de l'ACC et celle de l'AFC est proche de 1 (0,902/0,908 = 0,993), indiquant ainsi que les variables choisies expliquent une part importante des variations de la composition du macrophytobenthos. Les valeurs propres obtenues en ACC sont élevées ($\lambda_1 = 0,81$, $\lambda_2 = 0,79$ et $\lambda_3 = 0,71$) et relativement voisines de celles de l'AFC ; les deux premiers axes semblent donc représenter assez bien la variabilité floristique. Le schéma

de répartition des espèces est pratiquement identique à celui de l'AFC. Sur l'axe 1 (fig. 8a et b), les peuplements à Ulvophyceae (USP et MOB) correspondent aux fortes concentrations en carbone organique particulaire (COP3, coefficient de corrélation $r = -0,53$) et en azote (NO_23 , $r = -0,57$ et $\text{Ntm}3$, $r = -0,44$), alors que le peuplement à *Halopitys incurvus* (HIN) est essentiellement associé aux

faibles concentrations en carbone organique particulaire (COP1, $r = 0,66$), aux concentrations moyennes en azote total ($\text{Ntm}2$, $r = 0,55$) et à un hydrodynamisme élevé (HV3, $r = 0,67$). Cette dernière liaison est douteuse et vient peut-être du fait que cinq stations du sud-ouest ne sont pas prises en compte. Sur l'axe 2, *Solieria chordalis* (SCH) se trouve totalement isolé du côté négatif mais sa liaison avec

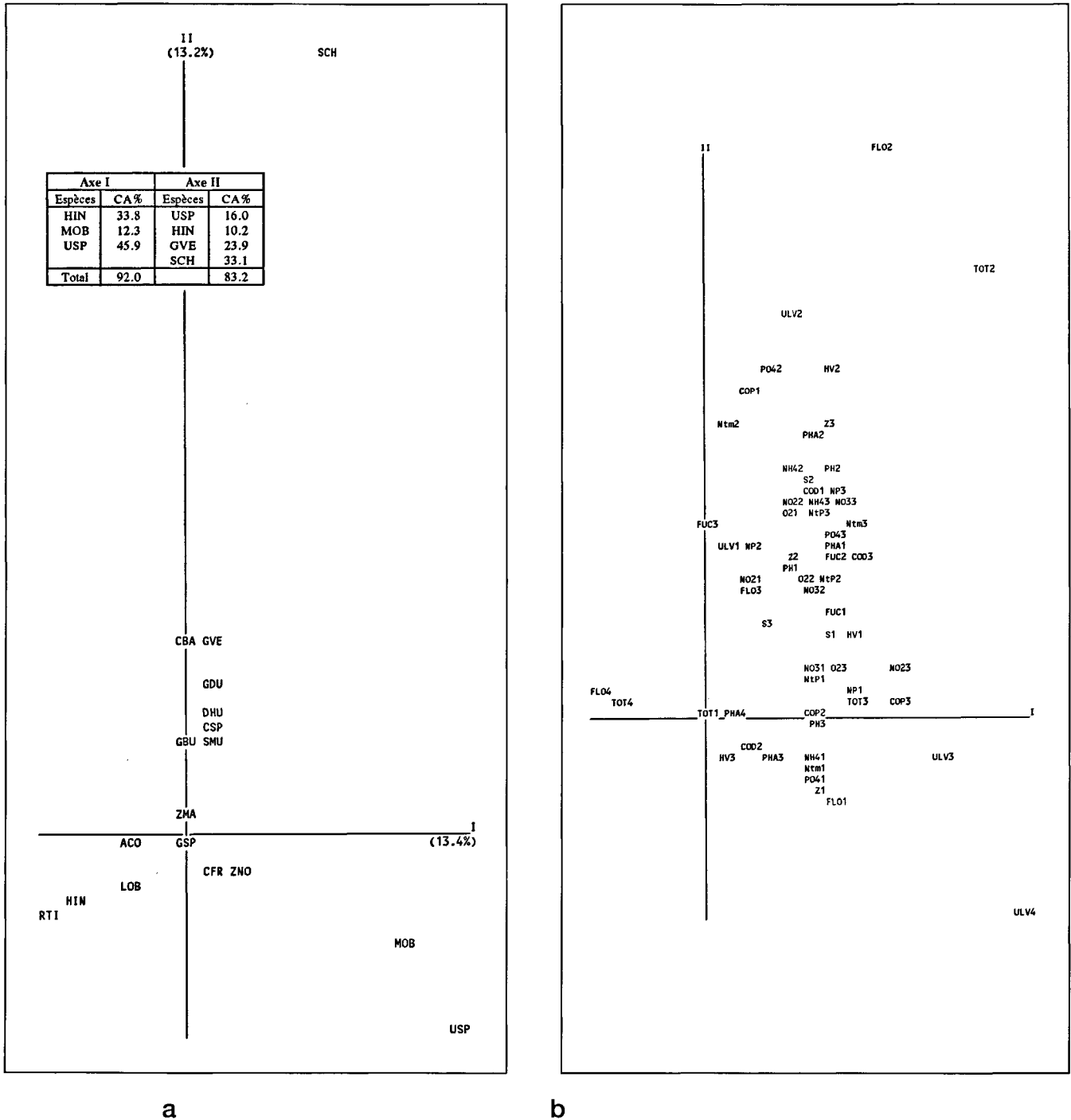
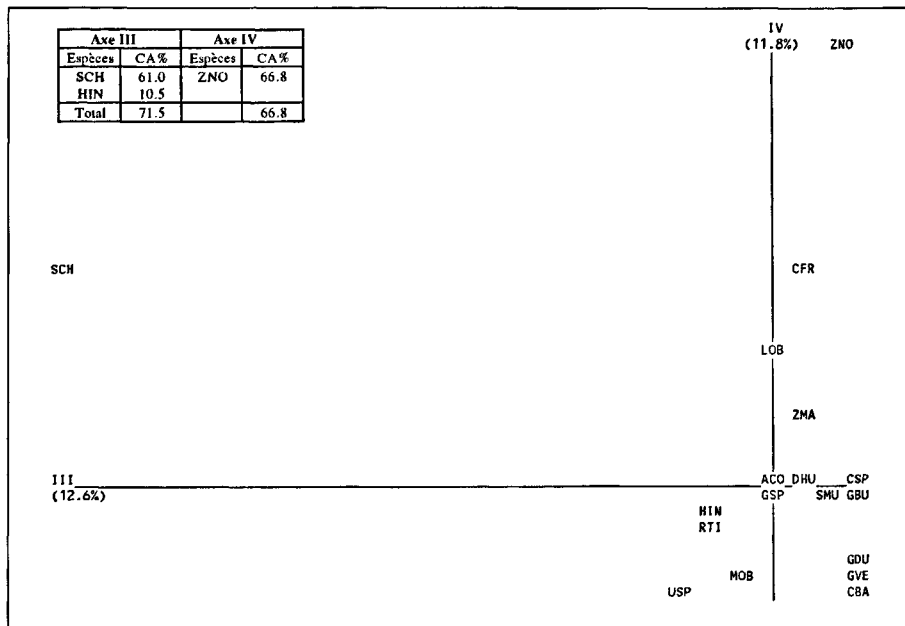


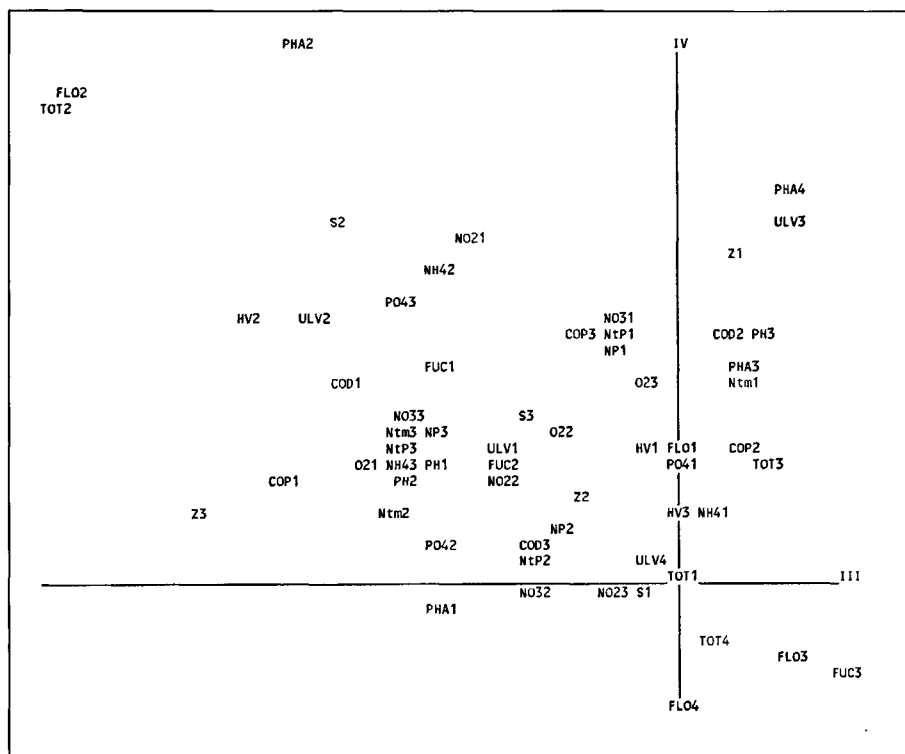
Figure 6

Plan F1/F2 de l'AFC effectuée sur 18 espèces et 19 éléments supplémentaires échantillonnés dans 60 stations (abréviations cf. tab. 1). (6a) Distribution des espèces et contributions absolues significatives exprimées en pourcentage de l'inertie des axes. (6b) Distribution des éléments supplémentaires.

F1/F2 plot of the FCA ordination model performed on 18 species and 19 additional components sampled in 60 stations (abbreviations as in Tab. 1). (6a) Distribution of species and significant absolute contributions in terms of percent of axis inertia. (6b) Distribution of additional components.



a



b

Figure 7

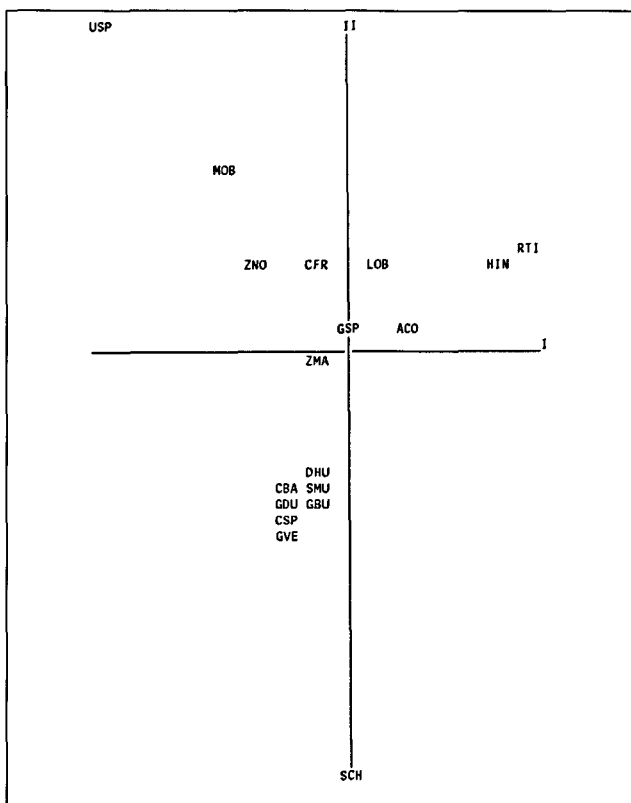
Plan F3/F4 de l'AFC (abréviations cf. tab. 1). (7a) Distribution des espèces et contributions absolues significatives exprimées en pourcentage de l'inertie des axes. (7b) Distribution des éléments supplémentaires.

F3/F4 plot of the FCA ordination model (abbreviations as in Tab. 1). (7a) Distribution of species and significant absolute contributions in terms of percent of axis inertia. (7b) Distribution of additional components.

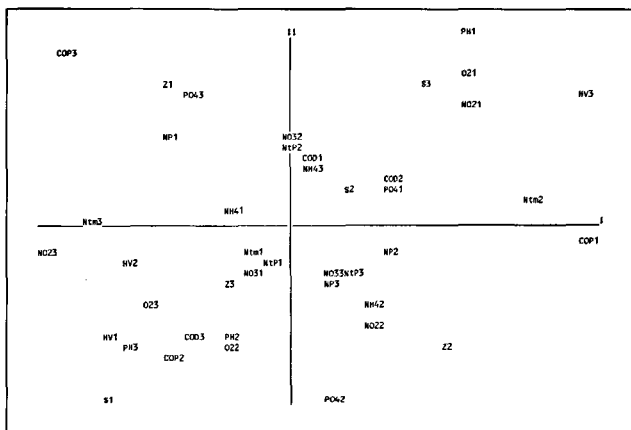
la profondeur élevée (Z3), évidente en AFC, est moins claire en ACC. Le secteur central de l'étang est suffisamment vaste pour être soumis à des conditions physico-chimiques variables et la profondeur n'apparaît pas ici comme le seul facteur discriminant. Les paramètres prépondérants dans l'analyse canonique (teneurs en carbone organique particulière et en azote) sont liés aux importants apports d'eau douce chargée en matières en suspension et en nutriments dans le secteur est de l'étang.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les données quantitatives concernant la végétation aquatique des lagunes sont peu nombreuses et les comparaisons s'avèrent souvent ardues du fait des divergences existant entre les unités de mesure, les saisons ou les peuplements considérés (tab. 3). Sur les 70 % de la superficie de l'étang de Thau effectivement couverts par la végétation macrophytique, la biomasse automnale moyenne



a



b

Figure 8

Plan F1/F2 de l'ACC effectuée sur 18 espèces et 19 éléments supplémentaires échantillonnés dans 60 stations (abréviations cf. tab. 1). (8a). Distribution des espèces. (8b) Distribution des éléments supplémentaires.

F1/F2 plot of the CCA ordination model performed on 18 species and 19 additional components sampled in 60 stations (abbreviations as in Tab. 1). (8a) Distribution of species. (8b) Distribution of additional components.

($2,36 \pm 0,47$ tPS.ha⁻¹) est comparable aux maxima saisonniers mesurés dans des peuplements à dominance de zostères tels que ceux de l'étang de Bages-Sigean en Méditerranée (Mercier, 1973), ou du bassin d'Arcachon (Auby, 1991) et du Ninigret Pond (Thorne-Miller *et al.*, 1983) en

Atlantique. Elle est inférieure à la biomasse hivernale du Stagnone de Marsala où abonde l'algue rouge *Rytiphloea tinctoria* (Calvo *et al.*, 1979), toutefois, l'écart se réduit si l'on considère uniquement le secteur ouest de Thau ($3,63 \pm 0,96$ tPS.ha⁻¹) où se développe un peuplement comparable à *Halopitys incurvus*, *R. tinctoria* et *Alsidium corallinum*. Dans les lagunes envahies par des algues vertes, telles que l'étang du Prévoist (Rioual, 1976) ou le Lac de Tunis (Belkhir, 1984 ; Ben Maiz, 1989), les valeurs les plus fortes de biomasse avoisinent celles obtenues à Thau dans les quelques stations riches en Ulvophyceae (240 gPS. m⁻² au maximum, soit 2,4 tPS.ha⁻¹).

L'analyse de la végétation automnale a permis de mettre en évidence les principaux peuplements des fonds meubles de l'étang et de distinguer parmi les paramètres environnementaux retenus ceux qui paraissent prépondérants dans leur différenciation : profondeur, apports du bassin versant (eau douce, sels nutritifs, polluants), influence marine, hydrodynamisme et présence des tables conchylicoles. Les mesures physico-chimiques de la campagne ECOTHAU d'octobre 1986 reflètent les conditions hydroclimatiques de la saison automnale : pluviométrie élevée et marées barométriques induisant des apports d'eaux marines et continentales parfois simultanés (Jarry *et al.*, 1990 ; Jouffre *et al.*, 1991). Cependant, les macrophytes intègrent les variations environnementales sur des périodes différentes selon leur type biologique (Raunkiaer, 1905 ; Feldmann, 1966) : périodes courtes pour les éphémérophytes telles que les Ulvales, beaucoup plus longues pour les phanérophycées et les phanérophytes telles que *Halopitys incurvus* ou *Zostera* spp. Nous avons donc analysé la signification écologique de nos résultats en fonction des données de la littérature concernant les espèces présentes et les caractéristiques physico-chimiques moyennes ou dominantes régnant au cours de l'année dans l'étang.

L'absence de végétaux strictement paraliques tels que *Potamogeton pectinatus* Linnaeus, *Ruppia* spp. ou les Characeae et la présence d'espèces marines (*Alsidium*, *Halopitys*, *Rytiphloea*, *Sargassum*, *Solieria* ...) confèrent un caractère marin prononcé à l'étang de Thau. L'un des aspects les plus importants du phytobenthos est la corrélation négative qui existe entre la biomasse végétale et la profondeur. Maximale entre 3 et 5 m, la biomasse chute brusquement au-delà et devient quasi-inexistante dans la partie profonde de l'étang en raison essentiellement du manque de lumière et des conditions transitoires d'anoxie (Tournier et Deslous-Paoli, 1993). *Solieria chordalis*, uniquement présente au-delà de 6 m, caractérise les secteurs profonds de l'étang notamment à l'est (Schaub, 1986). Cette algue d'origine atlantique (Verlaque, 1994) n'est pas citée dans les autres étangs méditerranéens. Dans la baie de Quiberon, grand site ostréicole atlantique, elle domine en profondeur, entre -6 et -12 m (Gaudefy, 1994). Cette espèce est particulièrement bien adaptée aux faibles éclaircissements puisqu'elle a une croissance optimale à 100-150 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et survit jusqu'à 10 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Le Gall, 1985). En dehors de cette zone profonde pauvre en macrophytes, plusieurs grands types de peuplements ont été individualisés, faisant apparaître une opposition très nette, tant sur le plan qualitatif que quantitatif, entre le secteur oriental et le secteur occidental (tab. 4).

Tableau 3

Biomasse phytobenthique de quelques milieux saumâtres. * : valeurs originales en poids humide transformées en poids sec avec un rapport PS/PH de 0,14 pour les *Chaetomorpha*, *Cladophora* et *Enteromorpha* et de 0,17 pour les *Ulva*.

*Phytobenthic biomass in some brackish environments. * : original data in wet weight converted into dry weight with a DW/WW ratio of 0.14 for Chaetomorpha, Cladophora and Enteromorpha and 0.17 for Ulva.*

Lieux	Auteurs	Périodes	Biomasses	Remarques
Atlantique : Arcachon (7014 ha) Ninigret Pond (645 ha)	Auby, 1991 Thome-Miller <i>et al.</i> , 1983	juin-sept. année juillet	2-4.2 tPS.ha ⁻¹ 1.4-2.6 tPS.ha ⁻¹ 2.9 ± 0.8tPS.ha ^{-1*}	herbier à <i>Zostera noltii</i> totalité étang, <i>Zostera marina</i>
Méditerranée : Bages-Sigean (5240 ha) Prévost (260 ha) Marsala (1350 ha) Tunis (2400 ha) Thau (6200 ha)	Mercier, 1973 Riouall, 1976 Calvo <i>et al.</i> , 1979 Belkhir, 1984 " " Ben Maiz, 1989 Gerbai, 1994	juin-oct. juin octobre novembre février nov-janvier oct.-avril juillet-sept. avril novembre	1.4tPS.ha ⁻¹ 2-2.8 tPS.ha ⁻¹ 6 tPS.ha ⁻¹ 3.9 tPS.ha ^{-1*} 3.7 tPS.ha ^{-1*} 1.7 tPS.ha ^{-1*} 1.5 tPS.ha ^{-1*} 4.2 tPS.ha ⁻¹ 0.3-0.9 tPS.ha ^{-1*} 0.7-2 tPS.ha ⁻¹ 1.4 tPS.ha ^{-1*} 1.6 ± 0.3 tPS.ha ⁻¹ 2.36 ± 0.47 tPS.ha ⁻¹ 3.63 ± 0.96 tPS.ha ⁻¹	totalité étang, <i>Zostera</i> spp. zone couverte zones denses totalité étang, <i>Ulva</i> " " <i>Enteromorpha</i> " " <i>Enteromorpha</i> " " <i>Ulva</i> , <i>Enteromorpha</i> totalité étang, <i>Rytiphloea tinctoria</i> totalité étang, <i>Enteromorpha</i> , <i>Chaetomorpha</i> et <i>Cladophora</i> <i>Ulva</i> totalité étang, <i>Ulva</i> totalité étang zone couverte zone dense (sud- ouest)

Dans le secteur oriental, le peuplement phytobenthique a une structure spatiale très hétérogène et une biomasse moyenne modérée (1,42 ± 0,44 tPS.ha⁻¹). Ce secteur est caractérisé par un hydrodynamisme complexe avec individualisation de masses d'eau de qualités différentes (fig. 9a) (Millet, 1989 ; Tournoud, 1991), de fortes teneurs en nitrates (fig. 9b et 9c) (Jarry *et al.*, 1990 ; Picot *et al.*, 1990 ; Péna *et al.*, 1991a) et un degré élevé de pollution (rejets urbains, agricoles et industriels) (Anonyme, 1990). La contamination métallique des sédiments riches en particules fines est importante avec, localement, de fortes concentrations de cuivre, de cadmium, de plomb et de zinc (fig. 9d et 9e) (Picot *et al.*, 1987 ; Péna et Picot, 1991). Ces éléments sont connus pour leur action toxique sur les algues (Haritonidis *et al.*, 1983). Les zones les plus affectées sont quasiment dépourvues de végétation et le reste du secteur est occupé par des peuplements nitrophiles. Quantitativement dominantes dans les biotopes pollués (Rizzi-Longo et Giaccone, 1974 ; Boudouresque, 1984), les Ulvales constituent à Thau deux peuplements distincts : l'un superficiel à *Ulva rigida* et l'autre, plus profond, à *Monostroma obscurum*. *Ulva rigida* prolifère dans l'étang des Eaux blanches et devant le port de Mèze, zones à fortes teneurs en composés azotés (Casellas *et al.*, 1990). La croissance des *Ulva* est favorisée par des apports de nitrates et d'ammonium (Harlin *et al.*, 1979), ce dernier pouvant constituer 33 à 100 % des besoins en azote d'*Ulva rigida*

(Fujita *et al.*, 1988). Le secteur nord-est de l'étang est également caractérisé par un autre peuplement nitrophile à *Gracilaria verrucosa* et *Cystoseira barbata* f. *aurentia* déjà observé dans les lagunes adriatiques (Giaccone, 1974).

Dans la partie occidentale se développent des peuplements denses et permanents de Florideophyceae et de Zostères (biomasse : 3,63 ± 0,96 tPS.ha⁻¹ en moyenne), alors que les Ulvales restent très rares. Ce secteur se caractérise par : une profondeur inférieure à 5 m, des écarts saisonniers marqués de température et de salinité, des valeurs d'oxygène dissous et de pH supérieures à celles enregistrées à l'est, des concentrations en nitrates plus faibles et en phosphates plus élevées et enfin par des sédiments pauvres en particules fines, carbone organique, azote, phosphore et micropolluants (Tournier *et al.*, 1983 ; Péna, 1989). Dans cette zone, la dispersion horizontale par cisaillement est faible et les masses d'eau occupent des surfaces importantes, direction et vitesse de déplacement se conservant sur de grandes distances (Millet, 1989). Il en résulte des conditions environnementales relativement homogènes et stables à court terme. Inféodé à ce secteur, l'important peuplement à *Halopitys incurvus*, *Rytiphloea tinctoria* et *Alsidium corallinum* constitue un groupement permanent (Dubois, 1972 ; Dubois et Lauret, 1991). Au centre du Stagnone de Marsala (Sicile), se maintient un peuplement proche de celui-ci mais dominé

Figure 9

Répartition de différents paramètres environnementaux : (9a) Comportement hydrodynamique à partir du terme H2V2 (d'après Millet, 1989). (9b) Concentration de l'eau en nitrates, en octobre 1986 (d'après Péna *et al.*, 1991a). (9c) Concentration annuelle moyenne de l'eau en nitrates (d'après Jarry *et al.*, 1990). (9d et e) Granulométrie et degré de contamination du sédiment superficiel (d'après Péna et Picot, 1991).

Spatial distribution of different environmental parameters : (9a) Hydrodynamic behaviour according to the H2V2 term (after Millet, 1989). (9b) Concentration of nitrates in water, in October 1986 (after Péna *et al.*, 1991a). (9c) Annual mean concentration of nitrates in water (after Jarry *et al.*, 1990). (9d and e) Granulometry and degree of contamination of the superficial layer of sediment (after Péna and Picot, 1991).

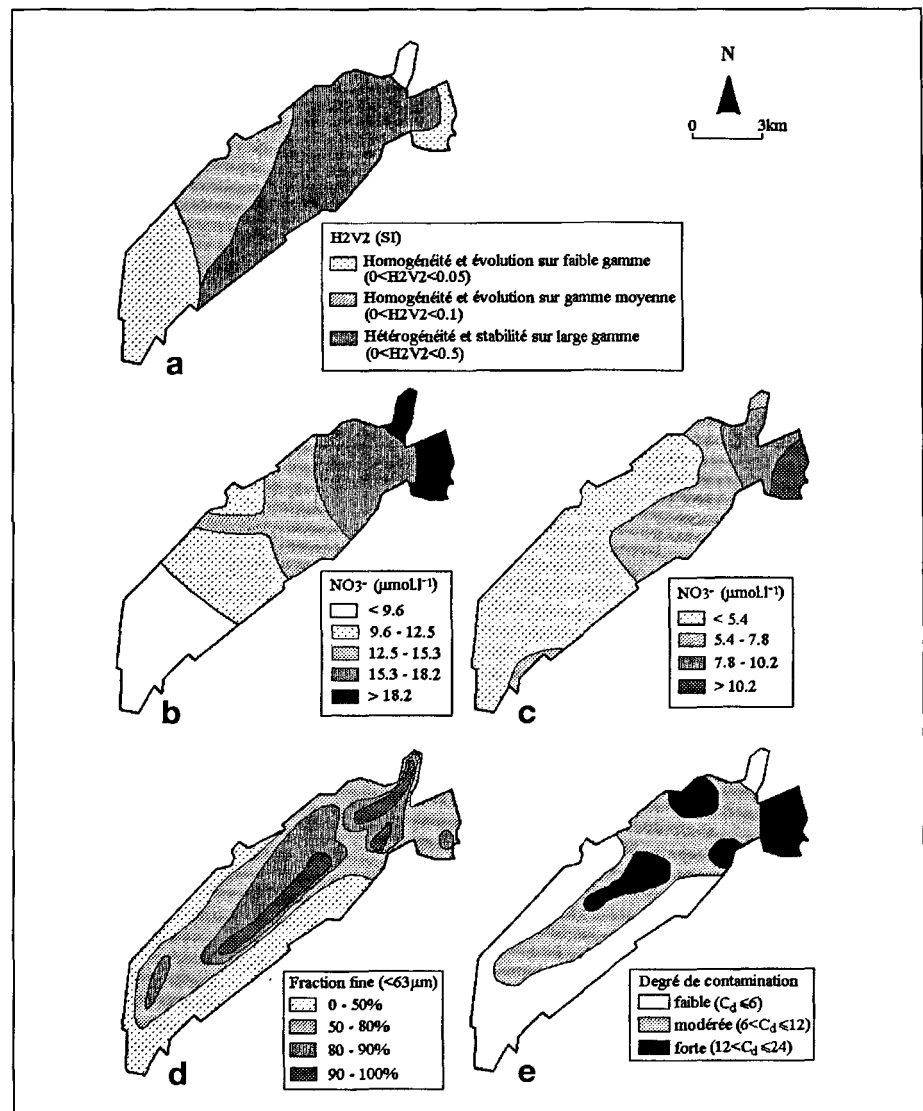


Tableau 4

Peuplements phytobenthiques des substrats meubles de l'étang de Thau avec leurs principales caractéristiques environnementales.

Soft-substrate phytobenthic communities of Thau lagoon with their main environmental characteristics.

Secteurs	Peuplements	Caractéristiques	Paramètres environnementaux
Nord-est	à <i>Gracilaria verrucosa</i> à <i>Ulva rigida</i> à <i>Monostroma obscurum</i>	peuplements nitrophiles et euryhalins ; milieu très instable	Instabilité hydrologique et pollution ; H ² V ² élevé, fort niveau de dispersion par cisaillement avec individualisation de masses d'eau différentes ; alternance rapide d'influences marines et continentales ; fortes teneurs en matière organique, azote, phosphates et micropolluants (Cd, Cu, Pb, Zn).
Parcs	à <i>Gracilaria bursa-pastoris</i> , <i>Gracilaria</i> sp. et <i>Sargassum muticum</i>	peuplement riche et diversifié	Impact des installations conchylicoles ; apport d'algues et de spores ; flux importants d'ammonium; biodéposition et envasement.
Ouest	à <i>Haloptys incurvus</i> et <i>Gracilaria</i> sp.	peuplement permanent ; milieu sain et stable	Stabilité environnementale à court terme et absence de pollution ; H ² V ² faible, courants rapides sans dispersion par cisaillement ; profondeur moyenne (3-5m) ; confinement ; concentration en O ₂ dissous et pH élevés ; sédiments pauvres en particules fines ; faibles concentrations en matière organique, azote, phosphates et micropolluants.
Bordure	à <i>Zostera marina</i> et/ou à <i>Zostera noltii</i>	milieu saumâtre	Faible profondeur (< 4 m); concentration en O ₂ dissous et pH élevés ; faibles concentrations en azote.
Centre	à <i>Solieria chordalis</i>	peuplement profond	Faible éclaircissement ; substrat vaseux ; concentration en O ₂ dissous faible ; fortes teneurs en azote et phosphates.

par *R. tinctoria* (Calvo *et al.*, 1979), alors que *H. incurvus* est signalé en petite quantité sur les substrats durs (Sortino *et al.*, 1981). *Rytiphloea tinctoria* se rencontre également au centre de la lagune tunisienne de la Bahiret el Biban au sein d'un herbier de *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascher-son (Zaouali, 1982). En mer ouverte, *H. incurvus* et *R. tinctoria* se rencontrent en eaux pures notamment dans les biotopes infralittoraux de mode calme des secteurs les plus chauds de Méditerranée occidentale tels que le Var, les Baléares et la Corse (Boudouresque, 1971 ; Ribera Siguan, 1983 ; Verlaque, 1987). Par ailleurs, *H. incurvus* peut tolérer un degré modéré de pollution (Molinier, 1960 ; Avcin *et al.*, 1974 ; Giaccone et Rizzi-Longo, 1974). Enfin, *Alsidium corallinum*, espèce rare en Méditerranée occidentale, est signalée, surtout en été et en automne, dans plusieurs lagunes méridionales : le Mar Ménor, lagune sursalée d'Espagne (Perez-Ruzafa, 1990), le Mar Piccolo, en Italie, où il constitue 14 % de la biomasse annuelle totale (Cecere *et al.*, 1992) et la lagune de Bizerte, en Tunisie (Verlaque, inéd.). Boudouresque (1984) place ces trois Florideophyceae dans le groupe écologique des espèces photophiles infralittorales thermophiles. Parmi les conditions environnementales régnant dans le secteur ouest de Thau, l'hydrodynamisme modéré, les températures estivales élevées et les teneurs relativement faibles en nitrates et en micropolluants peuvent expliquer la présence de ce peuplement permanent.

Dans les zones des parcs, se développe un peuplement particulier, riche en espèces et dominé par *Gracilaria bursa-pastoris*, *Gracilaria* sp. et, localement, *Sargassum muticum*. L'association de *G. bursa-pastoris* et de *S. muticum* a déjà été observée auparavant dans les parcs " A " (Ben Maiz, 1986) et sur les substrats rocheux de l'étang (Gerbai *et al.*, 1985). L'espèce non-identifiée *Gracilaria* sp. pourrait faire partie du contingent d'algues exotiques arrivées avec les huîtres japonaises. Hormis l'introduction accidentelle d'espèces, les activités conchylicoles ont une incidence importante sur l'environnement (Grenz, 1989 ; Outin, 1990 ; Grenz *et al.*, 1992 ; Tournier et Deslous-Paoli, 1993). Les mollusques et les organismes fixés sur les structures produisent des substances organiques dissoutes (NH_4^+ , acides aminés libres...) qui peuvent être favorables aux macrophytes benthiques (Lüning, 1990). De même, les biodépôts, soumis à une action bactérienne intense, libèrent du NH_4^+ et du PO_4^{3-} immédiatement disponibles pour le phytobenthos. Par contre, l'envasement lié à la forte biodéposition peut lui être néfaste. Par ailleurs, la flore abondante qui se développe sur les structures ostréicoles (Lauret *et al.*, 1985 ; Ben Maiz, 1986), bien qu'exportatrice d'éléments reproducteurs et de thalles adultes arrachés, entre en compétition avec les algues libres du fond pour l'utilisation des ressources (lumière, nutriments). Il est toutefois difficile d'établir un bilan de tous ces effets sur le développement du phytobenthos. Cependant, selon Lauret (1990) et Hamon et Pichot (1994), la réduction de la turbidité due à la filtration de l'eau par les mollusques serait favorable aux herbiers de zostères et expliquerait leur extension récente (depuis 1960) dans les parcs B et C. C'est également dans cette zone que nous avons mesuré les valeurs maximales de biomasse végétale (420 à 700 gPS.m⁻²).

D'une façon générale, les herbiers de *Zostera marina* et de *Z. noltii* se rencontrent à faible profondeur sur presque tout le pourtour de l'étang. *Zostera noltii* est présente le long du cordon littoral sur des substrats sablo-vaseux pauvres en matière organique mais également sur les sédiments réduits situés devant la station de lagunage de Mèze (potentiel-redox < -350 mV, Dutrieux *et al.*, 1991). Cette espèce peut supporter des teneurs élevées en matière organique (Giaccone et Pignatti, 1967 ; Zaouali 1980 ; Boutière *et al.*, 1982 ; Auby, 1991). Par contre, *Zostera marina* se localise essentiellement dans le secteur ouest de l'étang, sur des substrats sablo-vaseux, pauvres en particules fines et en matière organique et dans des eaux assez bien oxygénées, à faibles teneurs en nitrates. Le développement de cette phanérogame est stimulé par des apports d'ammonium ou de phosphates, alors qu'un enrichissement en nitrates n'a aucun effet (Harlin et Thorne-Miller, 1981 ; Short et McRoy, 1984 ; Thayer *et al.*, 1984), ce qui pourrait expliquer son extension dans les parcs conchylicoles. A Thau, comme dans d'autres lagunes littorales (Giaccone et Pignatti, 1967 ; Riouall, 1972 ; Mercier, 1973 ; Zaouali, 1980), *Z. noltii* croît dans des biotopes moins profonds (< 1m) que *Z. marina* (1-4 m) et souvent en bordure des herbiers constitués par cette dernière, peut-être en relation avec une meilleure adaptation aux irradiances fortes (Jime- nez *et al.*, 1987).

La répartition du macrophytobenthos, marquée par une division est-ouest de l'étang, s'accorde bien avec la zonation déjà mise en évidence pour plusieurs compartiments biologiques : phytoplancton (Jarry, 1991), zooplancton (Jouffre *et al.*, 1991) et macrozoobenthos (Dutrieux *et al.*, 1991 ; Guelorget *et al.*, 1994). La répartition des peuplements planctoniques met en évidence une zone à caractère lagunaire confiné à l'ouest et une zone sous influence marine à l'est. Par contre, la composition du benthos ne se distribue pas suivant un gradient simple de confinement tel qu'il a été défini pour d'autres lagunes (Guelorget et Perthuisot, 1983 ; 1992). Pour le macrozoobenthos, Guelorget *et al.* (1994) distinguent un sous-bassin nord-est, caractérisé par une organisation de confinement concentrique, et un sous-bassin sud-ouest à organisation transverse qui pourrait être en relation avec des entrées diffuses d'eau marine à travers le cordon littoral. Ce schéma de distribution ne se retrouve pas au niveau du macrophytobenthos. La répartition des peuplements végétaux ne suit pas un gradient marqué de confinement mais semble plutôt lié au degré de perturbation *sensu lato* de l'environnement beaucoup plus marqué à l'est qu'à l'ouest.

Les facteurs biologiques évoqués jusqu'à présent dans la dynamique des sels nutritifs de l'étang ont surtout été la consommation par le phytoplancton et la régénération, directe ou indirecte, due aux coquillages (Péna *et al.*, 1991b). Or, les macrophytes jouent un rôle important dans la régulation des flux de nutriments en les assimilant et en les stockant en fonction de leur disponibilité dans le milieu (De Boer, 1981 ; Hanisak, 1983). Les apports massifs de composés azotés ont surtout lieu en automne-hiver (Picot *et al.*, 1990), période à laquelle les macroalgues utilisent au maximum les nitrates (Valiela, 1984 ; Lüning, 1990). L'existence d'une forte biomasse macrophytobenthique, notamment dans le secteur occidental, doit donc jouer un rôle important dans la régula-

tion de ces apports saisonniers et dans la présence du gradient décroissant est-ouest de la teneur en nitrates (Picot *et al.*, 1990). En ce qui concerne les phosphates, les macrophytes lagunaires les utilisent surtout au début du printemps (Chassany de Casabianca, 1979). A Thau, leur teneur diminue de janvier à avril (Hamon *et al.*, 1979), probablement en partie à cause du phytobenthos, le phytoplancton ayant peu d'effet sur leur concentration (Picot *et al.*, 1990). En été, certaines algues (Ulvaes notamment) peuvent, en se décomposant, entraîner un enrichissement en nutriments de l'eau et des sédiments (Owens et Stewart, 1983 ; Sfriso *et al.*, 1987 ; De Casabianca-Chassany, 1988) ; cependant, dans l'étang de Thau, les peuplements d'Ulvaes restent très localisés (Dubois et Lauret, 1991 ; Gerbal, 1994). La participation des macrophytes au fonctionnement de l'écosystème et leur rôle dans le déroulement des crises dystrophiques estivales ou "malalgues" restent donc à préciser.

Une bonne gestion de l'étang de Thau doit prendre en compte tous les grands compartiments du milieu lagunaire et le phytobenthos en est un. Toute modification ou dégra-

dation trop marquée des conditions environnementales pourrait constituer une menace pour les peuplements végétaux, notamment pour ceux du secteur ouest qui ne sont pas adaptés à des perturbations trop fortes et surtout trop rapprochées, alors qu'ils semblent contribuer, pour une large part, au maintien de l'équilibre de l'écosystème.

Remerciements

Ce travail s'intègre au programme ECOTHAU. Nous tenons à remercier le Professeur Amanieu pour l'aide qu'il nous a accordée, ainsi que l'ensemble des participants au programme. Nous remercions également les Professeurs André Bourdillon et Maurice Roux qui nous ont guidés lors du traitement des données ainsi que le Dr. Michel Lauret pour sa participation aux campagnes d'échantillonnage et au tri et pour nous avoir permis d'utiliser les données à sa disposition.

RÉFÉRENCES

- Anonyme** (1990). Projet de contrat de baie étang de Thau. Pollution non traitée, risques accidentels. *Rapp. Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse*, 9 p. + 32 annexes.
- Amanieu M., P. Legendre, M. Troussellier, G.F. Frisoni** (1989). Le programme Ecothau : théorie écologique et base de la modélisation. *Oceanologica Acta* **12**, 189-199.
- Auby I.** (1991). Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon : dynamique, production et dégradation ; macrofaune associée. *Thèse Écologie, Université Bordeaux I*, 162 p. + annexes.
- Avcin A., N. Meith-Avcin, A. Vukovic, B. Vrizer** (1974). Primerjava bentoskih združb strunjanskega in kopresega zaliva z ozirom na njihove polucijsko pogojene razlike. (Résumé et légendes en anglais). *Biol. vestn.*, Slovénie, **22**, 2, 171-208.
- Belkhir M.** (1984). Dynamique des peuplements algaux dans le Lac de Tunis. *Bull. Inst. nation. sci. tech. Océanogr. Pêche Salammbô* **11**, 63-91.
- Ben Maiz N.** (1986). Flore algale (Rhodophyta, Phacophyceae, Chlorophyceae, Bryopsidophyceae) de l'étang de Thau (Hérault). *Thèse 3^e cycle, Université Aix-Marseille II*, 354 p.
- Ben Maiz N.** (1989). Rapport annuel sur la qualité des eaux du Lac Nord de Tunis. *Rapp. Société Promotion du Lac de Tunis*, 12 p. + annexes.
- Ben Maiz N., C.F. Boudouresque, M. Lauret, R. Riouall** (1988). Inventaire bibliographique des macrophytes (algues, phanérogames) signalés dans l'étang de Thau (Hérault, France). *Naturalia monspeliensis*, sér. Bot. **52**, 71-84.
- Benzécri J.P., F. Benzécri** (1980). *Pratique de l'analyse des données. I - Analyse des correspondances. Exposé élémentaire*. Dunod, Paris, 432 p.
- Boudouresque C.F.** (1971). Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Téthys* **3**, 1, 79-104.
- Boudouresque C.F.** (1984). Groupes écologiques d'algues marines et phytocénoses benthiques en Méditerranée nord-occidentale : une revue. *G. bot. ital.* **118**, 1-2, 7-42.
- Bouroche J.M., G. Saporta** (1992). L'analyse des données. *Que sais-je? 1854*, P.U.F., Paris, 127 p.
- Boutière H., F. De Bovée, D. Delille, M. Fiala, C. Gros, G. Jacques, M. Knoepffler, J.P. Labat et M. Panouse** (1982). Effet d'une crise dystrophique dans l'étang de Salses-Leucate, in :
- Actes du Symposium international sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, *Oceanologica Acta*, vol. sp. n°3, 231-242.
- Calvo S., D. Drago, M. Sortino** (1979). Ricerche sulla possibilità di utilizzazione merceologica dei popolamenti fitobentonici dello Stagnone (costa occidentale della Sicilia). Cartogramma e biomassa della vegetazione invernale. *Atti Conv. sci. nazion. Progetto final. Oceanogr. Fondi mar.*, Roma, 5-7 mars 1979, 413-422.
- Casellas C., G. Péna, B. Picot, S. Illes, J. Bontoux** (1990). Structure spatiale des sels nutritifs au sein d'un écosystème lagunaire : l'étang de Thau. *Water Research*. **24**, 1479-1489.
- Cecere E., O.D. Saracino, M. Fanelli, A. Petrocelli** (1992). Presence of a drifting algal bed in the Mar Piccolo basin, Taranto (Ionian Sea, Southern Italy). *J. applied Phycol.* **4**, 323-327.
- Chassany de Casabianca M.L.** (1979). Phosphates dans les étangs méditerranéens : hautes teneurs, teneurs critiques - prévision et déclenchement des « eaux décolorées ». *Rapp. P.V. Comm. int. Explor. sci. Mer Médit.*, Monaco, **25/26**, 3, 105-108.
- De Boer J.A.** (1981). Nutrients, in : *The biology of seaweeds*. C.S. Lobban et M. J. Wynne éditeurs. Botanical monographs 17, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 356-392.
- De Casabianca-Chassany M.L.** (1988). Dynamique des populations d'ulvacées et cycles du carbone et de l'azote (lagune du Prévost, France). *Rapp. P.V. Comm. int. Explor. sci. Mer Médit.*, Monaco, **31**, 2, 62.
- Dubois A.** (1972). Le peuplement végétal du bassin de Thau. *Rapp. P.V. Comm. int. Explor. sci. Mer Médit.*, Monaco, **20**, 4, 495-497.
- Dubois A., M. Lauret** (1991). Macroflore benthique, in : *ECOTHAU, Synthèse des résultats*, D. Jouffre et M. Amanieu éditeurs, Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale, Université Montpellier II, 115-118.
- Dutrieux E., J. Calvario, O. Guelorget, B. Gout** (1991). Macrofaune. Répartition spatiale des peuplements benthiques de l'étang de Thau, in : *ECOTHAU, Synthèse des résultats*, D. Jouffre et M. Amanieu éditeurs, Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale, Université Montpellier II, 119-128.
- Feldmann J.** (1966). III- Les types biologiques des cryptogames non vasculaires. Les types biologiques d'algues marines benthiques. *Bull. Soc. bot. Mém.* 45-60.

- Frisoni G.F.** (1990). *Les milieux lagunaires du Languedoc-Roussillon. Connaissance et aménagement*. Institut Aménagements Régionaux Environnement, Montpellier, i-vi, 95 p.
- Fujita R.M., P.A. Wheeler, R.L. Edwards** (1988). Metabolic regulation of ammonium uptake by *Ulva rigida* (Chlorophyta) : a compartmental analysis of the rate-limiting steps for uptake. *J. Phycol.* **24**, 560-566.
- Gaudey A.L.** (1994). Les macroalgues d'eaux profondes de la baie de Quiberon. Distribution qualitative et quantitative. Relations avec l'activité ostréicole. *Mémoire D.E.A. Halieutique, IFREMER/DEL La Trinité-sur-Mer*, 115 p. + 46 annexes.
- Gerbai M.** (1994). Analyse spatio-temporelle des peuplements phytobenthiques de substrat meuble de l'étang de Thau (Hérault, France). *Thèse Écologie, Université Aix-Marseille II*, 241 p.
- Gerbai M., N. Ben Maiz, C.F. Boudouresque** (1985). Les peuplements à *Sargassum muticum* de l'étang de Thau : données préliminaires sur la flore algale. *Congr. nation. Soc. savantes, Montpellier*, **110**, 241-254.
- Giaccone G.** (1974). Lineamenti della vegetazione lagunare dell'alto Adriatico ed evoluzione in conseguenza dell'inquinamento. *Bol. Mus. civ. Stor. nat. Venezia* **26**, 87-98.
- Giaccone G., S. Pignatti** (1967). Studi della produttività primaria del fitobentos nel Golfo di Trieste. II- La vegetazione del Golfo di Trieste. *Nova Thalassia* **3**, 1-28.
- Giaccone G., L. Rizzi-Longo** (1974). Structure et évolution de la végétation marine dans les environnements pollués. *Rev. int. Océanogr. méd.* **34**, 67-72.
- Grenz C.** (1989). Quantification et destinée de la biodéposition en zones de production conchylicole intensive en Méditerranée. *Thèse Océanologie, Université Aix-Marseille II*, 145 p. + annexes.
- Grenz C., E. Alliot, D. Baudinet, L. Helis, H. Massé** (1992). Influence des opérations de dévasage sur les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment (Bassin de Thau - France). *Vie Milieu* **42**, 157-164.
- Guelorget O., J.P. Perthuisot** (1983). Le domaine paralytique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. ENS. Paris*, **16**, 136 p.
- Guelorget O., J.P. Perthuisot** (1992). Paralytic ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu* **42**, 215-251.
- Guelorget O., J.P. Perthuisot, N. Lamy, A. Lefebvre** (1994). Structure et organisation de l'étang de Thau d'après la faune benthique (macrofaune, méiofaune). Relations avec le confinement. *Oceanologica Acta* **17**, 105-114.
- Hamon P.Y., Y. Pichot** (1994). La conchyliculture en Méditerranée. 2^e partie. *Equinoxe* **53**, 21-32.
- Hamon P.Y., H. Tournier et P. Arnaud** (1979). Cycles annuels de quelques paramètres physico-chimiques de l'étang de Thau. *Rapp. P.V. Comm. int. Explor. sci. Mer Médit. Monaco* **25-26**, 3, 99-100.
- Hanisak M.D.** (1983). The nitrogen relationships of marine macroalgae, in : *Nitrogen in the marine environment*. E.J. Carpenter, D.G. Capone eds. Academic Press, New York, 699-730.
- Haritonidis S., H.J. Jäger, H.O. Schwantes** (1983). Accumulation of cadmium, zinc, copper and lead by marine macrophyceae under culture conditions. *Angew. Botanik* **57**, 311-330.
- Harlin M.M., B. Thorne-Miller** (1981). Nutrients enrichment of seagrass beds in a Rhode Island coastal lagoon. *Marine Biology* **65**, 221-229.
- Harlin M.M., B. Thorne-Miller, G.B. Thursby** (1979). Ammonium uptake by *Gracilaria* sp. (Floridophyceae), and *Ulva lactuca* (Chlorophyceae) in closed system fish culture, in : *Proceedings of the international Seaweed Symposium*, 9, A. Jensen et J.N. Stein éditeurs, Science Press, Princeton, 285-292.
- Jarry V.** (1991). Compartiment phytoplanctonique, in : *ECOTHAU, synthèse des résultats*, D. Jouffre et M. Amanieu éditeurs, Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale, Université Montpellier II, 85-96.
- Jarry V., M. Fiala, G.F. Frisoni, G. Jacques, J. Neveux, M. Panouse** (1990). The spatial distribution of phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Étang de Thau). *Oceanologica Acta* **13**, 503-512.
- Jimenez C., F.X. Niell, P. Algarra** (1987). Photosynthetic adaptation of *Zostera noltii* Hornem. *Aquatic Botany* **29**, 217-226.
- Jouffre D., T. Lam-Hoai, B. Millet, M. Amanieu** (1991). Structuration spatiale des peuplements zooplanctoniques et fonctionnement hydrodynamique en milieu lagunaire. *Oceanologica Acta* **14**, 489-504.
- Lauret M.** (1990). Les herbiers de Zostères de l'étang de Thau, campagne 1990. Rapp. CEPRALMAR Laboratoire de Cryptogamie, Université Sciences et Techniques Languedoc, 10 p.
- Lauret M., R. Riouall, A. Dubois** (1985). L'acclimatation et la croissance de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Phaeophyceae) dans l'étang de Thau, Languedoc, France. *Congr. nation. Soc. savantes, Montpellier* **110**, 223-231.
- Lebreton J.D., D. Chessel, R. Prodon, N. Yoccoz** (1988). L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I- Variables du milieu quantitatives. *Acta oecologica, Oecol. gener.* **9**, 2, 137-151.
- Le Gall Y.** (1985). Essai de culture et étude des carraghénanes de *Solieria chordalis* (C. Agardh) J. Agardh (Solieriaceae, Gigartinales). *D.E.A. Algologie, Université Paris VI*, 34 p.
- Legendre L., P. Legendre** (1984). *Écologie numérique. I et II, 2^e édition*. Collection d'Écologie 12 et 13, Masson, Paris, 280 p. et 344 p.
- Leprêtre A.** (1988). Analyse multivariée des peuplements entomologiques. Établissement d'une méthodologie, application à une situation d'interface écologique. *Thèse Biologie et Physiologie animales, Université Sciences et Techniques Lille-Flandres-Artois*, i-v, 255 p. + 155 p.
- Lüning K.** (1990). *Seaweeds. Their environment, biogeography, and ecophysiology*, Wiley and Sons, New York, i-xii, 527 p.
- Menesguen A.** (1991). Présentation du phénomène d'eutrophisation littorale, in *Actes colloque national Mer et Rejets urbains*, Guillaud et Romaña éditeurs, *IFREMER*, **11**, 35-52.
- Mercier A.** (1973). Étude écologique de la végétation du complexe lagunaire de Bages-Sigean. Biomasse et production primaire des macrophytes. *Thèse 3^e cycle, Université Paris VI*, 105 p. + 120 p. non num.
- Millet B.** (1989). Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme Ecothau). *Oceanologica Acta* **12**, 37-46.
- Molinier R.** (1960). Étude des biocénoses marines du Cap Corse. *Vegetatio* **9**, 121-192 et 217-312.
- Newell R.C.** (1982). The energetics of detritus utilization in coastal lagoons and nearshore waters, in : Actes du Symposium international sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, *Oceanologica Acta vol. sp. n°3*, 347-355.
- Oufin V.** (1990). Écophysologie de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) en milieu naturel. Rôle des populations d'une lagune méditerranéenne dans les transferts des matières particulaire et dissoute. *Thèse Océanologie, Paris VI*, 152 p.
- Owens N.J.P., W.D.P. Stewart** (1983). *Enteromorpha* and the cycling of nitrogen in a small estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **17**, 287-296.
- Péna G.** (1989). Sels nutritifs et micropolluants métalliques dans un écosystème lagunaire : l'étang de Thau. *Thèse Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations, Université Montpellier II*, 143 p.
- Péna G., B. Picot** (1991). Métaux traces dans les sédiments d'une lagune méditerranéenne : l'étang de Thau. *Oceanologica Acta* **14**, 459-472.
- Péna G., C. Casellas, A. Armstrong, B. Picot** (1991b). Compartiment sels nutritifs : modélisation, in : *ECOTHAU, synthèse des résultats*, D. Jouffre et M. Amanieu éditeurs, Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale, Université Montpellier II, 147-153.
- Péna G., B. Picot, C. Casellas, S. Canovas** (1991a). Évolution spatio-temporelle des sels nutritifs au sein de l'étang de Thau, in : *ECOTHAU, synthèse des résultats*, D. Jouffre et M. Amanieu

- éditeurs, Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale, Université Montpellier II, 63-74.
- Perez-Ruzafa I.** (1990). Fenología de las algas del Mar Menor (Murcia, SE de España). *Bot. Complutensis*, **16**, 21-36.
- Picot B., G. Péna, C. Pittaluga, C. Casellas, J. Bontoux** (1987). Évaluation de la pollution minérale de l'étang de Thau : choix d'une stratégie d'échantillonnage. *J. fr. Hydrobiol.* **18**, 91-102.
- Picot B., G. Péna, C. Casellas, D. Bondon, J. Bontoux** (1990). Interpretation of the seasonal variations of nutrients in a Mediterranean lagoon : étang de Thau. *Hydrobiologia* **207**, 105-114.
- Raunkiaer C.** (1905). Types biologiques pour la géographie botanique. *Bull. Acad. r. Sci.* **5**, 347 p.
- Ribera Siguan M.A.** (1983). Estudio de la flora bentonica marina de las islas Baleares. *Thèse Doct. Biologie, Université Barcelone*, 636 p.
- Riouall R.** (1972). Contribution à l'étude des étangs de Berre et de Vaïne (Bouches-du-Rhône). *Thèse 3^e Cycle, Université Aix-Marseille II*, 528 p.
- Riouall R.** (1976). Étude qualitative des algues macrophytes de substrat meuble de l'étang du Prévost (Hérault). *Naturalia monspeliensis, Sér. Bot.* **26**, 73-94
- Rizzi-Longo L., G. Giaccone** (1974). Le Ulvales e la vegetazione nitrofila del Mediterraneo. *Quaderni Lab. Tecnol. Pesca* **2**, 1-62.
- Roux M.** (1985). *Algorithmes de classification*. Collection Méthodes + Programmes. Masson, Paris, 152 p.
- Schaub B.E.M.** (1986). Les agarophytes *Gracilaria bursapastoris*, *G. dura*, *G. verrucosa* et le carrageenophyte *Solieria chordalis*, dans l'étang de Thau. *Doctoraal Verslag Marine Botanie, Université Aix-marseille II, France, Rijks Universiteit Groningen, Nederland*, 96 p.
- Scherrer B.** (1983). Biostatistique. Morin, Québec, i-xix, 850 p.
- Sfriso A., A. Marcomini, B. Pavoni** (1987). Relationship between macroalgal biomass and nutrient concentrations in a hypertrophic area of the Venice Lagoon. *Mar. Environ. Res.* **22**, 297-312.
- Short F.T., C.P. McRoy** (1984). Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. *Botanica mar.* **17**, 547-555.
- Sortino M., C. Andreoli, S. Calvo, R. Barone** (1981). Risultati preliminari sulla flora e la vegetazione di alcuni ambienti lagunari della costa occidentale della Sicilia. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca* **3**, 457-465.
- Ter Braak C.J.F.** (1986). Canonical correspondances analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**, 1167-1179.
- Thayer G.W., W.J. Kenworthy, M.S. Fonseca** (1984). *The ecology of eelgrass meadows of the Atlantic coast : a community profile*. U.S. Fish Wildl. Serv. FWS/OBS-84/02, USA., 147 p.
- Thorne-Miller B., M.M. Harlin, G.B. Thursby, M.M. Brady-Campbell, B.A. Dworetzky** (1983). Variations in the distribution and biomass of submerged macrophytes in five coastal lagoons in Rhode Island, U.S.A. *Botanica mar.* **26**, 231-242.
- Tournier H., J.M. Deslous-Paoli** (1993). Variation spatio-temporelle estivale de l'oxygène dans les secteurs conchylicoles de l'étang de Thau. *J. Rech. océanogr.* **18**, 71-73.
- Tournier H., P.Y. Hamon, S. Landrein** (1983). Conditions de milieu moyennes dans l'étang de Thau établies sur les observations réalisées de 1974 à 1980. *Rapp. P.V. Comm. int. Explor. sci. Mer Médit.*, Monaco **28**, 6, 195-200.
- Tournoud M.G.** (1991). Analyse du comportement d'un écosystème lagunaire à diverses échelles de temps et d'espace : application à l'étang de Thau. *Thèse Sciences, Université Montpellier II*, 210 p.
- Valiela I.** (1984). *Marine ecological processes*. Springer-Verlag, New York, i-x, 546 p.
- Verlaque M.** (1987). Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée occidentale. Etude structurale et dynamique du phytobenthos et analyse des relations faune-flore. *Thèse État Sciences, Université Aix-Marseille II*, 389 p. + 253 p. illustr. et annexes.
- Verlaque M.** (1994). Inventaire des plantes introduites en Méditerranée : origines et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta* **17**, 1-23.
- Zaouali J.** (1980). Flore et faune benthiques de deux lagunes tunisiennes : le lac de Bizerte, Tunisie septentrionale, et la mer de Bou Grara, Tunisie méridionale. *Bull. Off. nation. Pêche, Tunisie* **4**, 169-200.
- Zaouali J.** (1982). Bionomie benthique de la « mer des Bibans » : zone centrale et bassin oriental, in : Actes du Symposium international sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, *Oceanologica Acta vol. sp. n°3*, 457-461.