



**HAL**  
open science

# Fonctionnement et production primaire des herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile en Méditerranée

Alexandre Vela

► **To cite this version:**

Alexandre Vela. Fonctionnement et production primaire des herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile en Méditerranée. Biodiversité et Ecologie. Université de Corse Pascal Paoli, 2006. Français. NNT : . tel-04570565

**HAL Id: tel-04570565**

**<https://hal.science/tel-04570565>**

Submitted on 7 May 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

---

---

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE CORSE

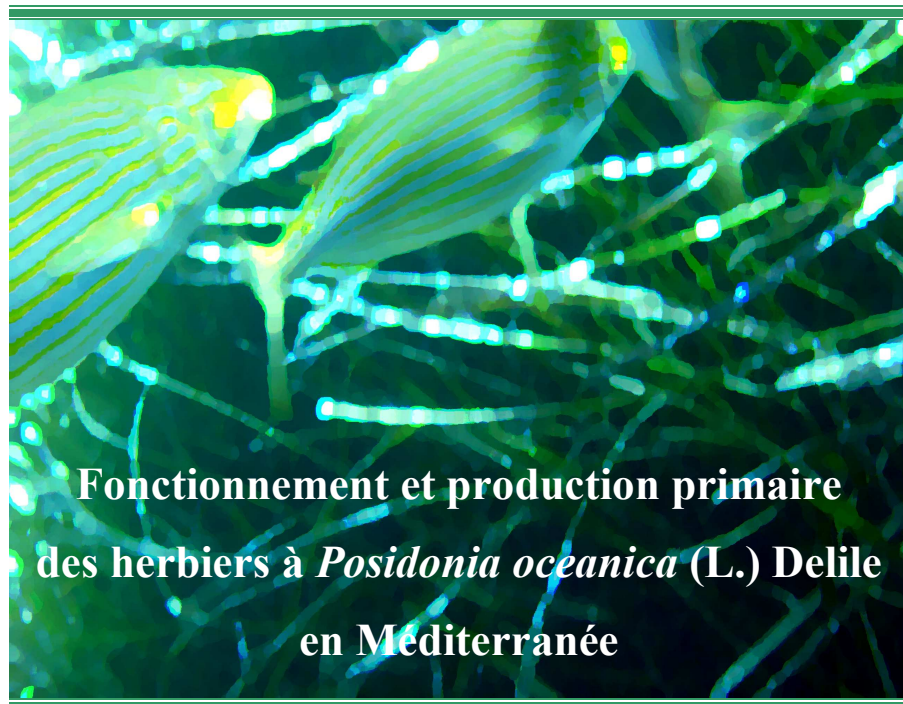
---

---

*Equipe Ecosystèmes Littoraux*

Présentée par  
**Alexandre VELA**

En vue de l'obtention du titre de Docteur en Biologie  
Spécialité : Ecologie Marine



Soutenue à Corte, le 26 juin 2006, devant le jury composé de :

Mme Maria-Cristina BUIA  
Mme Sylvie GOBERT  
Mme Christine PERGENT-MARTINI  
M. Mohamed KTARI  
M. Gérard PERGENT

(Professeur, Station zoologique de Naples)  
(Docteur, Université de Liège)  
(Docteur HDR, Université de Corse)  
(Professeur, Université Tunis El Manar)  
(Professeur, Université de Corse)

Rapporteur  
Rapporteur  
Examineur  
Examineur  
Directeur de thèse



*Per a miò mamma*

---

---

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE CORSE

---

---

*Equipe Ecosystèmes Littoraux*

Présentée par  
**Alexandre VELA**

En vue de l'obtention du titre de Docteur en Biologie  
Spécialité : Ecologie Marine

**Fonctionnement et production primaire  
des herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile  
en Méditerranée**

Soutenue à Corte, le 26 juin 2006, devant le jury composé de :

Mme Maria-Cristina BUIA	(Professeur, Station zoologique de Naples)	Rapporteur
Mme Sylvie GOBERT	(Docteur, Université de Liège)	Rapporteur
Mme Christine PERGENT-MARTINI	(Docteur HDR, Université de Corse)	Examineur
M. Mohamed KTARI	(Professeur, Université Tunis El Manar)	Examineur
M. Gérard PERGENT	(Professeur, Université de Corse)	Directeur de thèse







*Posidonia oceanica* meadows constitute a major ecosystem in the Mediterranean. Their ecological and economical importance is internationally proven and recognized. New studies concerning the functioning and the influence of environmental factors upon the meadows are regularly performed. A particular interest is related to the primary production in relation to the other littoral settlements and ecosystems.

Within the framework of this work, we attempted to estimate and follow the future of the primary production of *Posidonia oceanica* meadows taking into consideration their geographical position in the Mediterranean. Five stations were selected in order to study shallow meadows subjected to various environmental factors. Two stations located at the level of a continental coast (Méjean - France; Sidi Raïs - Tunisia), two stations located at the level of an island coast (Alga - Corsica; Coda Cavallo - Sardinia) and one station located in an lagoonal environment (El Bibane - Tunisia) were the subject of an annual monitoring, between March 2002 and April 2003. Various biotic and abiotic parameters (temperature, salinity, nutrients) were considered. In parallel, a methodological study was performed to optimize the method of evaluation of the primary production of *Posidonia oceanica*.

With regard to the influence of the geographical position on the functioning of the meadows, it seems that some studied descriptive parameters, notably the length of the leaves, are subjected to the influence of the latitude. The three types of environment considered (continental, island, lagoonal) show particular characteristics, whose influence is observed on several parameters. However, in spite of the existence of indices making it possible to highlight the influence of the geographical position and/or the type of environment, the presence of specific local factors can mask, at least partly, this influence.

The improvement of the primary production estimation method allows, in addition to mitigate certain problems of applicability (in case of strong grazing pressure), to obtain a new information concerning the matter flows resulting from *Posidonia oceanica* meadows : the foliar matter loss. This new methodological approach suggests a revision with the rise of approximately 36 %, on average, of the estimations carried out by the lepidochronologic method of the primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean.

The obtained results, concerning the primary production of our five stations, let appear higher values for the stations located in a continental and lagoonal environment compared to those located in an insular environment. The total primary production (blades, sheaths and rhizomes) range from 820.6 to 1426.4 gDW.m<sup>2</sup>.yr<sup>-1</sup>. The consideration of the results of foliar matter loss highlights the importance of the pressure of herbivores and the hydrodynamism, in the functioning of the shallow meadows. The foliar matter loss allows to quantify the total matter flows exported towards other settlements and ecosystems.

**Key words :** *Posidonia oceanica*, phenology, lepidochronology, primary production, Western Mediterranean, foliar matter loss, environmental factors

Les herbiers à *Posidonia oceanica* constituent un écosystème majeur en Méditerranée. Leur importance écologique et économique est avérée et reconnue internationalement. Les modalités de fonctionnement et l'influence des facteurs environnementaux sur les herbiers font régulièrement l'objet d'études. Un intérêt particulier est porté sur la production primaire en relation avec les autres peuplements et écosystèmes littoraux.

Dans le cadre de ce travail, nous nous sommes attachés à évaluer et suivre le devenir de la production primaire des herbiers à *Posidonia oceanica* au regard de leur position géographique en Méditerranée. Cinq stations d'études ont été choisies afin d'étudier des herbiers superficiels soumis à différents facteurs environnementaux. Deux stations situées au niveau d'une côte continentale (Méjean – France ; Sidi Raïs – Tunisie), deux stations situées au niveau d'une côte insulaire (Alga – Corse ; Coda Cavallo – Sardaigne) et une station située dans un milieu lagunaire (El Bibane – Tunisie) ont fait l'objet d'un suivi annuel, entre mars 2002 et avril 2003. Différents paramètres biotiques et abiotiques (température, salinité, nutriments) ont été considérés. Parallèlement, une étude méthodologique a été réalisée pour optimiser la méthode d'évaluation de la production primaire de *Posidonia oceanica*.

En ce qui concerne l'influence de la position géographique sur le fonctionnement des herbiers, il apparaît que certains paramètres descriptifs étudiés, notamment la longueur des feuilles, sont soumis à l'influence de la latitude. Les 3 types d'environnement considérés (continentaux, insulaires, lagunaires) présentent des caractéristiques propres, dont l'influence est observée sur plusieurs paramètres. Cependant, malgré l'existence d'indices permettant de mettre en évidence la position géographique et/ou le type d'environnement, la présence de facteurs locaux spécifiques est de nature à masquer, tout au moins en partie, cette influence.

L'amélioration de la méthode d'estimation de la production primaire permet, outre de pallier à certains problèmes d'applicabilité (en cas de forte pression des herbivores), d'obtenir une nouvelle information concernant les flux de matières issus des herbiers à *Posidonia oceanica* : la perte de matière foliaire. Cette nouvelle approche méthodologique suggère une révision à la hausse, de près de 36 % en moyenne, des estimations réalisées par la méthode lépidochronologique de la production primaire de *Posidonia oceanica* en Méditerranée.

Les résultats obtenus, concernant la production primaire de nos 5 stations, laissent apparaître des valeurs plus élevées pour les stations situées dans un environnement continental et lagunaire par rapport à celles situées dans un environnement insulaire. La production primaire totale (limbes, bases et rhizomes) varie de 820.6 à 1426.4 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>. Les herbiers situés en milieu lagunaire présentent une production primaire intermédiaire. La prise en compte des résultats de perte de matière foliaire met en évidence l'importance de la pression des herbivores et de l'hydrodynamisme, dans le fonctionnement des herbiers superficiels. La perte de matière foliaire permet également de quantifier les flux totaux de matières exportées vers d'autres peuplements et écosystèmes.

**Mots clés :** *Posidonia oceanica*, phénologie, lépidochronologie, production primaire, Méditerranée occidentale, perte de matière foliaire, facteurs environnementaux



C'est avec un plaisir particulier (et non sans un certain soulagement) que je rédige enfin mes remerciements, symboles de l'achèvement de mon travail de thèse...

Il est évident que ceci n'est ni une liste exhaustive, ni un classement, mais juste mes remerciements adressés aux gens que ma mémoire n'occulte pas au moment de la rédaction de ces lignes. Aussi, à toutes les personnes qui, de près ou de loin, m'ont apporté une aide, un soutien, un réconfort, un encouragement : MERCI, MERCI, MERCI, MERCI, MERCI, MERCI, MERCI, MERCI, MERCI !!!

---

Pour commencer, je tiens à remercier les Professeurs et Docteurs, Maria Christina Buia, Sylvie Gobert, Christine Pergent-Martini, et Mohamed Nedi Ktari pour me faire l'honneur de juger mon travail. Et, plus particulièrement, mes deux « rapporteurs », Maria Christina Buia et Sylvie Gobert, qui n'ont eu que peu de temps pour accomplir leur tâche.

Je tiens à remercier le Pr. Gérard Pergent pour m'avoir dirigé et aidé tout au long de cette thèse, pour m'avoir fait confiance et pour m'avoir laissé toute la liberté dont j'avais besoin afin de mener à terme ce travail.

Il lui aura fallu faire preuve d'assez de patience pour voir enfin les premiers résultats...

Je souhaite remercier également le Dr. Christine Pergent-Martini pour son aide, ses conseils et son soutien logistique sans cesse sollicité. Elle fut, contre sa volonté et à ses dépens, le témoin de mon combat sans répit contre toutes formes de paperasses administratives...

Un grand merci au Dr. Vanina Pasqualini, ma « chef » cartographe, qui a toujours répondu à mes appels à l'aide et sans qui, il est probable, les positions tunisiennes pousseraient dorénavant sur la terre ferme. Les plus petites nuelles de Tataouine n'ont plus de secrets pour elle, et Brahim, le plus talentueux des guides, ne saurait l'y semer.

Je remercie aussi le Dr. Lila Ferrat, son enthousiasme et son humour font d'elle la plus recherchée des bidouilleuses de machines du bâtiment 18. Merci aussi pour avoir pu me donner un peu d'air au moment où celui-ci me faisait martellement défaut.

## REMERCIEMENTS

---

Merci à Benoit Himault pour son aide et son efficacité sur le terrain. Plus d'une mission en Sardaigne l'on contraint à renoncer, non sans peine, à son déjeuner pour satisfaire mes demandes.

Merci aussi à Céline Lagabrié, les longues heures passées au laboratoire à mes côtés n'ont nullement entamé sa bonne humeur, et ce, malgré mes efforts constants pour décoder ses choix radiophoniques.

Je tiens à remercier particulièrement Zorha et Aslam Djellouli, pour leur aide et leur accueil chaleureux à chacune de mes visites.

Merci également à M. Amar El Abed et M. Ridha M'rabet sans qui le travail en Tunisie n'aurait pu se faire.

Merci à Habib Langar et Djabou Hanem pour leur aide en Tunisie. Travailler à leurs côtés fut réellement un plaisir.

Merci à Selim Rivet pour son travail et sa rigueur sans faille...

Je souhaite remercier le Pr. Charles-François Boudouresque, qui a aimablement mis à ma disposition ses locaux lors de mes missions à Marseille, et sans qui j'aurais du travailler en tant que Sans Laboratoire Fixe.

Merci à Guillaume Bernard pour son aide et sa gentillesse. Merci de faire parti de ces gens sur qui l'on peut compter.

Merci au Dr. Cathy Fernandez et au Pr. Patrice Francour les conseils qu'ils m'ont prodigués au niveau de l'analyse statistique.

Merci aussi à Pierre, Corinne, Sylvain, Alex et aux autres membres du personnel de STARE SO. Leur accueil et leur gentillesse font de cette station l'endroit rêvé pour travailler sur le milieu marin.

Merci au Pr. Antoine-François Bernardini, qui en temps que directeur de l'école doctorale, a réussi à fournir aux étudiants en thèse des formations innovantes et efficaces dans plusieurs domaines.

## REMERCIEMENTS

---

Une sincère reconnaissance à la Collectivité Territoriale de Corse sans qui cette thèse n'aurait pu être réalisée. Je remercie particulièrement Mme Ottavio sans qui cette thèse aurait pu moult fois être stoppée pour cause de banqueroute.

Merci à Christophe, Magali, Samuel, Sébastien, Céline ainsi que tous les autres stagiaires et thésards du laboratoire, qui tous, sans exception, se sont révélés de sympathiques et joyeux collaborateurs.

Merci aussi à tous mes voisins du bâtiment 18 : Marie-Madeleine Spella, Jean et Michelle Ferrandini, Antoine Orsini, Bernard Marchand, Christophe Mori, pour leur gentillesse et leur sympathie. Merci à Julia, Sonia, Céline, Joséphine pour leur aide et leur bonne humeur.

Merci aussi à Fernand, pour son coaching avisé et sa gentillesse. Tu es attendu de pied ferme...

Merci à Alexis pour donner du sens au mot amitié.

Merci à Marcel et Sylvia pour m'avoir supporté et soutenu en tant que « chercheur ».

Merci à Christian Beauchêne ; sa pugnacité est un modèle et sa bienveillance, une motivation. J'espère que « le chemin » m'affrira toujours autant de choses à découvrir.

Merci à Florence pour trop de choses impossibles à écrire si brièvement.

Merci à toute ma famille pour leur aide et leur soutien inconditionnel et indéfectible depuis toujours.

Le plus grand des mercis à Vanina. Rien n'est possible sans toi.

Vi ringrazie tutti...



---

INTRODUCTION	1
1. Les magnoliophytes marines	1
1.1. Contexte général	1
1.1.1. Importance	2
1.1.2. Menaces	3
1.2. Productivité et fonctionnement des herbiers	6
1.2.1. Production primaire	6
1.2.2. Influence des paramètres environnementaux	7
1.2.2.1. La lumière	7
1.2.2.2. La température	9
1.2.2.3. L'azote et le phosphore	10
1.2.2.4. Le carbone	12
1.2.2.5. La salinité	12
1.2.2.6. La courantologie et autres mouvements d'eau	13
1.2.2.7. La profondeur	14
1.2.2.8. La nature du sédiment	14
2. Les magnoliophytes de Méditerranée	15
2.1. La mer Méditerranée	15
2.2. Les magnoliophytes	17
2.2.1. Taxonomie et répartition de <i>Posidonia oceanica</i>	18
2.2.2. Caractéristiques biologiques	19
3. Objectifs de l'étude	23
MATERIEL ET METHODES	25
1. Sites d'étude	25
1.1. Méjean	26
1.2. Alga	26
1.3. Coda Cavallo	27
1.4. Sidi Raïs	27
1.5. El Bibane	28
2. Paramètres étudiés	30
2.1. Récolte des échantillons	30



## TABLE DES MATIERES

---

2.1.1. Faisceaux de <i>Posidonia oceanica</i> _____	30
2.1.2. Echantillons d'eau _____	30
2.2. <i>Mesure des paramètres abiotiques</i> _____	31
2.2.1. Température _____	31
2.2.2. Concentration en nutriments de l'eau _____	31
2.3. <i>Mesures des paramètres biotiques</i> _____	32
2.3.1. Densité de l'herbier _____	32
2.3.2. Analyse phénologique _____	32
2.3.3. Analyse lépidochronologique _____	33
2.3.4. Estimation de la production primaire _____	35
2.3.5. Concentration en azote et en carbone _____	36
3. Traitement statistique _____	36
RESULTATS _____	37
1. Paramètres abiotiques _____	37
1.1. <i>Température</i> _____	37
1.2. <i>Concentration en nutriments de l'eau</i> _____	37
2. Paramètres biotiques _____	40
2.1. <i>Densité des herbiers</i> _____	40
2.2. <i>Phénologie</i> _____	41
2.2.1. Nombre de feuilles par faisceaux _____	41
2.2.2. Longueur des feuilles _____	43
2.2.3. Largeur des feuilles _____	45
2.2.4. Surface foliaire _____	47
2.2.5. Longueur des bases _____	49
2.2.6. Indice épiphytique _____	51
2.2.7. Indice épiphytique des feuilles de rang 1 _____	53
2.2.8. Coefficient A _____	55
2.2.9. Concentration en azote des tissus foliaires _____	57
2.2.10. Concentration en azote des épiphytes _____	59
2.2.11. Concentration en carbone des tissus foliaires _____	62
2.2.12. Concentration en carbone des épiphytes _____	64

2.3. <i>Lépidochronologie</i> _____	66
2.3.1. Rythme de chute des feuilles _____	66
2.3.2. Rythme de formation des feuilles _____	67
2.3.3. Longévité des feuilles _____	68
2.3.4. Croissance des rhizomes _____	69
2.3.5. Nombre d'écailles par cycle _____	70
3. Mise au point des méthodes d'estimation et calcul de la production primaire _____	72
3.1. <i>Méthode</i> _____	72
3.1.1. Cas général - Méthode Lépidochronologique Croisée _____	72
3.1.2. Cas particulier - Méthode Lépidochronologique Croisée Théorique _____	74
3.1.3. Perte de matière foliaire _____	75
3.2. <i>Estimation de la production primaire</i> _____	75
3.3. <i>Estimation de la perte de matière foliaire</i> _____	77
 DISCUSSION & CONCLUSION _____	 78
1. Paramètres abiotiques _____	78
1.1. <i>Température</i> _____	78
1.2. <i>Concentrations en nutriments de l'eau</i> _____	79
2. Paramètres biotiques _____	81
2.1. <i>Caractéristiques de la strate épigée</i> _____	81
2.1.1. Au niveau de l'herbier _____	81
2.1.2. Au niveau du faisceau _____	83
2.1.2.1. Nombre de feuilles par faisceaux _____	83
2.1.2.2. Longueur des feuilles _____	86
2.1.2.3. Largeur des feuilles _____	88
2.1.2.4. Surface foliaire _____	89
2.1.2.5. Longueur des bases _____	91
2.1.2.6. Indice épiphytique _____	91
2.1.2.7. Coefficient A _____	92
2.1.2.8. Rythme de chute des feuilles _____	93
2.1.2.9. Rythme de formation des feuilles _____	93
2.1.2.10. Longévité des feuilles _____	94

## TABLE DES MATIERES

---

2.1.2.11. Concentration en azote des tissus foliaire _____	94
2.1.2.12. Concentration en azote des épiphytes _____	96
2.1.2.13. Concentration en carbone des tissus foliaire _____	98
2.1.2.14. Concentration en carbone des épiphytes _____	98
2.2. <i>Caractéristique de la strate endogée</i> _____	100
2.2.1. Croissance des rhizomes _____	100
2.2.2. Nombre d'écailles par cycle _____	101
3. La production primaire des herbiers _____	102
3.1. <i>Principe général : Méthode lépidochronologique</i> _____	102
3.2. <i>Application aux sites étudiés</i> _____	104
3.3. <i>Application à d'autres sites méditerranéens</i> _____	108
3.3.1. Analyse de la méthode de calcul utilisée _____	108
3.3.2. Evaluation de la perte de matière foliaire _____	112
3.3.3. Production de rhizome _____	113
4. Synthèse _____	113
5. Perspectives _____	123
BIBLIOGRAPHIE _____	127

# *I*ntroduction

## 1. LES MAGNOLIOPHYTES MARINES

### 1.1. Contexte général

Les magnoliophytes marines (*Plantae*, Embryobiontes) constituent un petit groupe représentant moins de 0,02 % des angiospermes (Hemminga & Duarte, 2000). Les ancêtres des magnoliophytes marines, des angiospermes terrestres, sont retournées au milieu marin, il y a 100 millions d'années environ, à l'époque du Crétacé (Hartog, 1970 ; Larkum & Hartog, 1989).

Elles sont généralement regroupées en 4 familles : les *Posidoniaceae*, les *Zosteraceae*, les *Cymodoceaceae* et les *Hydrocharitaceae*, celles-ci comprenant 12 genres, eux-mêmes comprenant 60 espèces et 3 sous-espèces (Kuo & Hartog, 2001).

Les magnoliophytes marines sont présentes dans quasiment toutes les zones côtières, marines à lagunaires de la biosphère (Short *et al.*, 2001). On les classe généralement en espèces tempérées ou en espèces tropicales, cependant, les frontières entre les zones de répartition de ces 2 groupes ne sont pas radicalement marquées, et les aires de répartition de certaines espèces peuvent déborder de l'aire climatique qui leur est attribuée (*e.g Cymodocea nodosa*, considérée comme une espèce tropicale est pourtant présente sur les côtes tempérées de Méditerranée, Larkum & Hartog, 1989 ; Hemminga & Duarte, 2000).

Les magnoliophytes marines se développent si certaines conditions particulières sont respectées, et notamment : (i) un environnement marin, (ii) un substrat apte à être colonisé par un système racinaire, (iii) une immersion suffisante, (iv) une irradiance suffisante (Hemminga & Duarte 2000). Elles vont former de vastes herbiers principalement au niveau de l'étage infralittoral, généralement entre la surface et 30-40 m de profondeur (Hartog, 1970 ; Duarte, 1991), le plus souvent sur substrats meubles, sans exclure les rocheux (Hartog, 1970 ; Ben Alaya, 1972 ; Platini, 2000 ; Hemminga & Duarte, 2000).

Elles possèdent un certain nombre de caractéristiques biologiques communes, à savoir un système foliaire dressé, porté par des tiges ou des rhizomes (*i.e.* tige souterraine), et un système racinaire. Elles sont aussi capables de vivre totalement immergées, disposent d'un système de fixation au sédiment efficace, se sont adaptées à la vie en milieu salé et disposent toutes d'un système de pollinisation hydrophile (Arber, 1920 *in* Hartog, 1970 ; Hemminga & Duarte, 2000).

### 1.1.1. Importance

Les herbiers de magnoliophytes marines sont des espèces structurantes, à même de constituer des écosystèmes majeurs, et comptent parmi les composants les plus utiles (Costanza *et al.*, 1997) et productifs de la biosphère (Hartog, 1979 ; Ferguson *et al.*, 1980 ; Pergent *et al.*, 1994 ; Thayer *et al.*, 1997 ; Duarte & Chiscano, 1999 ; Hemminga & Duarte, 2000).

- ↳ Ils jouent un rôle écologique essentiel, notamment dans la structuration des communautés vivantes, car ils sont indispensables à la survie d'autres espèces qui leur sont associées (Bell & Harmelin-Vivien, 1983 ; Romero *et al.*, 1992). Ces herbiers constituent à la fois des sites de frayères, de nurseries et d'habitats permanents, ainsi qu'une source de nourriture ou de nutriments pour de nombreuses espèces (Mazzella *et al.*, 1989 ; Mazzella *et al.*, 1992 ; Pergent *et al.*, 1997 ; Boer, 2000 ; Duarte, 2000 ; Francour, 2000 ; Vizzini *et al.*, 2002). Des centaines d'espèces animales et végétales ont été dénombrées au sein d'herbier à *Posidonia oceanica* (Mazzella *et al.*, 1982 ; Mazzella *et al.*, 1989).
- ↳ Ils constituent une barrière qui atténue l'énergie cinétique des particules, qui se déposent plus rapidement, et contribuent ainsi à améliorer la clarté de l'eau,

réduire l'hydrodynamisme et ainsi protéger les côtes de l'érosion (Jeudy de Grissac & Boudouresque, 1985 ; Hemminga & Nieuwenhuize, 1990 ; Gacia *et al.*, 1999 ; Terrados & Duarte, 2000 ; Terrados & Borum, 2004).

- ↳ Ils assurent une production importante d'oxygène au niveau du sédiment (Terrados *et al.*, 1999) et de la canopée (Frankignoulle *et al.*, 1984 ; Terrados & Borum, 2004).
- ↳ De part leur production primaire importante, les herbiers sont considérés comme des formations essentielles dans le stockage du carbone atmosphérique (puits de carbone) en fixant des quantités non négligeables (Romero *et al.*, 1992 ; Hemminga & Duarte, 2000). Une partie de la production primaire des herbiers est en outre exportée, servant ainsi de production secondaire pour d'autres écosystèmes (Pergent *et al.*, 1994 ; Pergent *et al.*, 1997 ; Cebrian & Duarte, 2001).
- ↳ Enfin, par conséquent, le bon fonctionnement de ces écosystèmes permet la conservation d'intérêts économiques majeurs (Costanza *et al.*, 1997 ; Costanza *et al.*, 1999 ; Duarte, 2000), notamment halieutiques et touristiques (Thayer *et al.*, 1997).

### 1.1.2. Menaces

La régression des herbiers a été reportée quasiment partout dans le monde (Short & Willie Echeverria, 1996) et, bien que celle-ci puisse avoir une origine naturelle (*e.g.* ouragans, maladies ; Hartog, 1987 ; Larkum & West, 1990 ; Preen & Marsh, 1995 ; Frederiksen *et al.*, 2004), les activités humaines en sont souvent la cause (Short & Willie Echeverria, 1996 ; Pasqualini *et al.*, 1998a ; Duarte, 2002). En effet, de part leur localisation géographique (petits fonds côtiers), les herbiers sont directement soumis aux impacts engendrés par les activités humaines (PNUE, 2001). Ces pressions anthropiques sont nombreuses et impactent gravement la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes, de manière directe ou indirecte, au travers de modifications environnementales et notamment des conditions de lumière, des concentrations en nutriments et de la dynamique sédimentaire. Elles sont matérialisées par :

- ↳ L'aménagement du littoral (constructions d'habitations, d'infrastructures portuaires, endigages, modification, création de plages artificielles, pose de câbles sous-

marins, Meinesz *et al.*, 1981 ; Blanc, 1985 ; PNUE, 2001 ; Ruiz & Romero, 2003 ; Daby, 2003). Ces aménagements sont générés par l'accroissement des populations littorales ou des activités de loisir comme la plaisance. Ils peuvent entraîner (i) une réduction de la bande littorale où les herbiers sont susceptibles de se développer (Meinesz *et al.*, 1992), ceci étant d'autant plus problématique que le plateau continental est réduit et (ii) des modifications du régime courantologique ou rhéologique des masses d'eau (PNUE, 2001) avec impacts sur les bilans sédimentaires (*i.e.* ensevelissement des points végétatifs, déchaussement des rhizomes ; Boudouresque & Meinesz, 1982 ; Pergent *et al.*, 1995 ; PNUE, 2001 ; El Asmi-Djellouli, 2005) et/ou réduction de la transparence de l'eau.

- ↪ Le chalutage et mouillage des bateaux (Pasqualini *et al.*, 1999 ; Walker *et al.*, 1989 ; Francour *et al.*, 1999 ; Duarte *et al.*, 2004). Le chalutage provoque une abrasion du fond, la remise en suspension des sédiments, la destruction d'espèces non commerciales et donc des modifications à long terme des communautés benthiques (Boudouresque, 1996). Le mouillage peut être de plusieurs types (*e.g.* par ancres, corps morts isolés, corps morts et chaînes mères) et s'accompagne de l'arrachage des faisceaux, de l'abrasion des mattes, de phénomènes d'affouillements au niveau des structures immergées et d'un remaniement du substrat (Porcher, 1984). Les ancres de bâtiments commerciaux de grand tonnage peuvent induire de profondes cicatrices dans les herbiers (Platini, 2000).
- ↪ Le rejet de substances polluantes toxiques pour les magnoliophytes marines (*e.g.* herbicides, TBT, métaux lourds, hydrocarbures, Kelly *et al.*, 1990 ; Short & Willie Echeverria, 1996 ; Haynes *et al.*, 2000 ; Pergent-Martini & Pergent, 2000 ; Prange & Dennison, 2000 ; Ralph, 2000 ; Macinis-Ng & Ralph, 2003 ; Macinis-Ng & Ralph, 2004a ; Macinis-Ng & Ralph, 2004b ; Jensen *et al.*, 2004), accompagné ou non d'une augmentation de la turbidité. Les apports polluants résultent de grands complexes industrialo-portuaires, pétrochimiques et des chantiers navals. Ils se traduisent soit par le rejet direct de déchets non traités, soit par l'introduction accidentelle de produits polluants ou de substances non toxiques mais dont la combinaison donne lieu à des éléments toxiques (PNUE, 2001). De plus, le couplage ainsi que l'ordre de succession de produits polluants, sont susceptibles d'augmenter l'effet toxique (Macinis-Ng & Ralph, 2004b ; Chesworth *et al.*, 2004).

↳ L'enrichissement excessif en azote et en phosphore (*e.g.* fertilisants artificiels, élevage intensif, déforestation, défrichage, aquaculture, rejets d'eaux usées). Ce type d'influence est une des causes majeures du déclin des herbiers à magnoliophytes (Boudouresque & Meinesz, 1982 ; Pérès, 1984 ; Short & Burdick, 1996 ; Short & Willie Echeverria, 1996 ; Delgado *et al.*, 1999 ; Ruiz *et al.*, 2001 ; Cancemi *et al.*, 2003 ; Cardoso *et al.*, 2004). De fait, l'enrichissement excessif en nutriments (surtout azote et phosphore) modifie 2 paramètres essentiels au bon fonctionnement des herbiers : les concentrations en nutriments et l'irradiance (*e.g.* Cambridge & McComb, 1984 ; Giesen *et al.*, 1990 ; Valiela & Bowen, 2002 ; Lapointe *et al.*, 1994 ; Havens *et al.*, 2001 ; Waycott *et al.*, 2005). En effet, la concentration en nutriment régule le développement des herbiers, que se soit directement (*e.g.* au travers de modification du métabolisme interne, Invers *et al.*, 2004), ou indirectement (*e.g.* au travers du développement d'autres producteurs primaires - épiphytes, phytoplancton, macroalgues flottantes ou fixées - conduisant à une réduction de lumière, de la quantité d'oxygène dissous, Lapointe *et al.*, 1994).

Face au déclin de ces formations, en étroite relation avec les activités anthropiques, des mesures de protection des magnoliophytes marines, en tant qu'espèce ou habitats qu'elles constituent, ont été mises en oeuvre dans le cadre de conventions internationales et/ou législations nationales ou régionales :

- ↳ le sommet de Rio et plus particulièrement au niveau des dispositions particulières définies dans l'Agenda 21
- ↳ la Directive du 21 Mai 1992 (92/43/CEE - Commission des Communautés Européennes) sur la conservation des habitats naturels
- ↳ la Convention de Berne du Conseil de l'Europe, cette convention signée en 1979 est en cours de transcription en droit national dans les différents pays signataires
- ↳ l'inscription sur des listes nationales et régionales d'espèces protégées (PNUE, 1990 ; Boudouresque *et al.*, 1995)



## 1.2. Productivité et fonctionnement des herbiers

### 1.2.1. Production primaire

Les premières études portant sur la production primaire en milieu marin concernaient principalement le phytoplancton (Mc Roy & Mc Millan, 1977 ; Ferguson *et al.*, 1980). C'est plus récemment qu'ont été pris en considération les herbiers à magnoliophytes marines (Hartog, 1979). Par ailleurs, des progrès considérables ont été réalisés concernant les estimations de production et de biomasse des herbiers ces dernières décennies (Plante-Cuny & Libes, 1984 ; Pergent, 1990 ; Pergent & Pergent-Martini, 1991 ; Ibarra-Obando & Boudouresque, 1994 ; Zupo *et al.*, 1997 ; Guidetti, 2000).

La répartition géographique des études portant sur les productions d'herbiers est déséquilibrée. En effet, la majorité des études sur le sujet est située près des centres de recherches marines ; l'effort d'étude se concentre donc le long des côtes européennes, nord-américaines et australiennes, on note cependant de récents efforts concernant le sud-est de l'Asie. Malgré tout, les données concernant certaines zones géographiques sont sous représentées ou quasi inexistantes, notamment au niveau des côtes africaines et sud-américaines (Duarte & Chiscano, 1999). Par ailleurs, les estimations de production moyenne des magnoliophytes marines ont été sources de désaccords entre certains auteurs (Plante-Cuny & Libes, 1984 ; Duarte & Chiscano, 1999).

Les mers et les océans ont une production primaire relativement faible (Mc Roy & Mc Millan, 1977). Le phytoplancton est prédominant en milieu océanique en terme de biomasse et de production. Seules quelques zones particulières présentent des productions primaires importantes : zones côtières, d'upwellings, de récifs, d'estuaires (Figure 1 ; Ferguson *et al.*, 1980). Les recherches effectuées durant les dernières décennies ont définitivement affirmé l'importance de la productivité des herbiers à magnoliophytes marines au niveau des zones côtières (Hillman, *et al.*, 1989). Les populations de magnoliophytes sont parmi les autotrophes les plus productifs de la biosphère (Duarte & Chiscano, 1999).

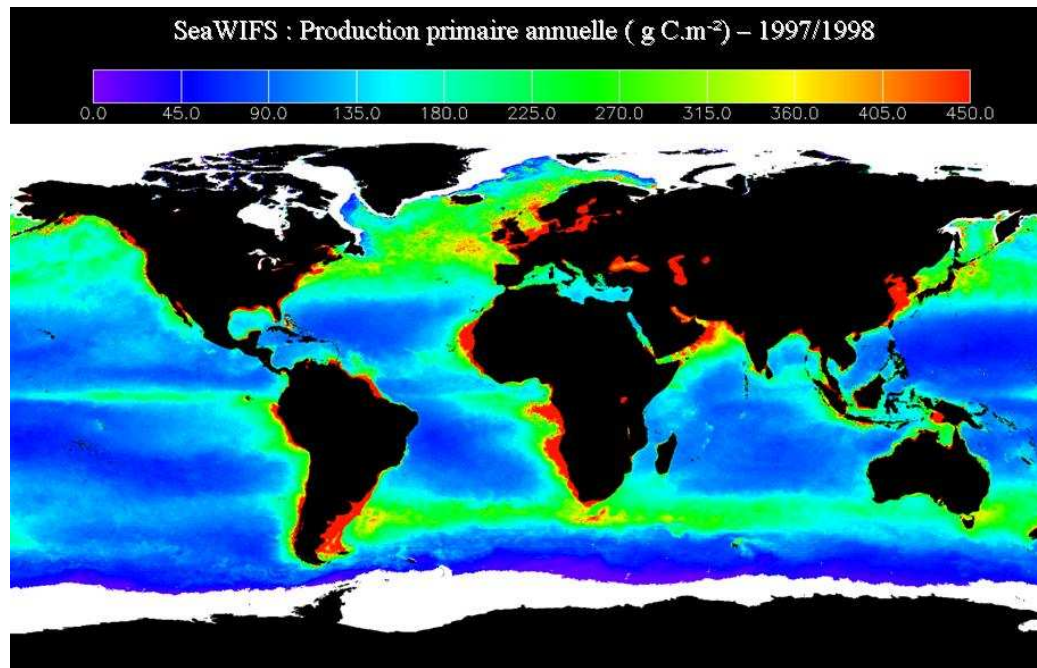


Figure 1 : Production primaire moyenne océanique phytoplanctonique entre Septembre 1997 et Août 1998 (NASA SeaWiFS project).

Les productions épigées et endogées des herbiers sont corrélées. Les productions épigées (les plus importantes) sont celles présentant les plus fortes différences entre espèces (Hemminga & Duarte, 2000). Au regard des mesures relevées en différents endroits de la biosphère, on note une tendance à l'augmentation de la production épigée des magnoliophytes marines avec l'augmentation de la latitude (Duarte & Chiscano, 1999). La production des magnoliophytes marines est la plus importante dans l'écosystème constitué par les herbiers. Toutefois, elle n'est pas la seule production au sein des herbiers. En effet, pour évaluer la production de l'écosystème, il faudrait prendre en considération les différents organismes chlorophylliens associés (*e.g.* microalgues et macroalgues benthiques, épiphytes - Hemminga & Duarte, 2000).

## 1.2.2. Influence des paramètres environnementaux

### 1.2.2.1. La lumière

La lumière influence le potentiel de productivité de la végétation aquatique submergée (Alcoverro *et al.*, 2001) au travers de l'activité photosynthétique (*e.g.* absorption des nutriments, production d'oxygène, production de matière organique). Elle

joue un rôle essentiel dans la maintenance, la croissance, la survie et la distribution des magnoliophytes marines (Dennison & Alberte, 1985 ; Dennison, 1987 ; Touchette & Burkholder, 2000a ; Olesen *et al.*, 2002 ; Peralta *et al.*, 2002).

La disponibilité en lumière détermine la profondeur à laquelle les magnoliophytes marines vont s'établir (Dennison, 1987 ; Kenworthy & Fonseca, 1996). La profondeur maximale où elles peuvent survivre (limite inférieure) correspond à la profondeur au niveau de laquelle la balance entre la demande en carbone (*i.e.* pour la croissance, la respiration et la reproduction) et le gain en carbone (fixation photosynthétique) est proche de zéro (Duarte, 1991 ; Ruiz & Romero, 2001). Cette profondeur maximale, désignée sous le terme de « profondeur de compensation » augmente avec la transparence de l'eau, qui permet une meilleure pénétration de la lumière. Les besoins en lumière des magnoliophytes marines diffèrent selon les espèces (4,4 à 29,4 % de la lumière de surface, Dennison *et al.*, 1993 ; 10,8 % en moyenne, Duarte, 1991a). Les résultats de Ruiz & Romero (2001) et Elkalay *et al.* (2003) suggèrent un minimum, pour *Posidonia oceanica*, entre 10 et 16 % de l'irradiance de surface. Ces différences de besoins en lumière seraient dues, entre autres, aux adaptations morphologiques et physiologiques des espèces, à la localisation géographique (Lee & Dunton, 1997 ; Longstaff & Dennison, 1999) et à la saison (Longstaff & Dennison, 1999). Les taux de croissance maximum sont observés à des niveaux de lumière intermédiaires (environ 50 % de l'irradiance de surface, Czerny & Dunton, 1995 ; Lee & Dunton, 1997 ; Peralta *et al.*, 2002).

La baisse d'intensité lumineuse va solliciter plusieurs mécanismes entraînant un panel de réponses de type morphologique et de type physiologique. La réduction de lumière présente des impacts significatifs sur la croissance et la survie des magnoliophytes marines (*e.g.* Neverauska, 1988 ; Abal *et al.*, 1994 ; Philippart, 1995 ; Bach *et al.*, 1998 ; Lee & Dunton, 1997 ; Ruiz & Romero, 2001 ; Holmer & Laursen, 2002). Elle agit directement sur le métabolisme et la biochimie des plantes induisant dès lors des modifications dans leur développement (Peralta *et al.*, 2002) et des changements physiologiques (*e.g.* augmentation de la concentration en chlorophylles, augmentation de la concentration en azote, en phosphore, diminution des réserves d'amidon, Neverauska, 1988 ; Abal *et al.*, 1994 ; Czerny & Dunton, 1995 ; Burke *et al.*, 1996 ; Lent *et al.*, 1995 ; Lee & Dunton, 1997 ; Ruiz & Romero, 2001 ; Peralta *et al.*, 2002 ; Holmer & Laursen,

2002), précédant des changements morphologiques des faisceaux (Longstaff & Dennison, 1999).

D'une façon générale, les magnoliophytes tendent à s'adapter afin de survivre dans des conditions de lumière restreintes (*i.e.* photoacclimatation, Drew & Jupp, 1976 ; Neverauska, 1988 ; Abal *et al.*, 1994 ; Lee & Dunton, 1997 ; Ruiz & Romero, 2001 ; Major & Dunton, 2002). Toutefois, au delà d'un certain seuil, la réduction d'irradiance devient létale (*e.g.* Lee & Dunton, 1997 ; Ruiz & Romero, 2001).

#### 1.2.2.2. La température

Dans un premier temps, la température affecte plus ou moins tous les processus physiologiques (Short & Neckles 1999 ; Greve & Binzer, 2004), principalement en augmentant les taux de réaction des voies biochimiques (Greve & Binzer, 2004). Elle peut notamment modifier les taux de photosynthèse (Biebl & McRoy, 1971 ; Drew 1978 ; Kerr & Strother, 1985 ; Marsh *et al.*, 1987 ; Pérez-Llorénz & Niell, 1993 ; Masini *et al.*, 1995).

Les optima thermiques sont propres à chaque espèce. Il semble qu'une température de 30°C soit généralement avancée comme optimum pour la croissance et la photosynthèse de plusieurs magnoliophytes (Zieman, 1975 ; Drew, 1978 ; Beer, 1989). En ce qui concerne la température optimale observée pour la croissance de *Posidonia oceanica* (L.) Delile, elle serait comprise entre 17 et 20 °C . Pour des températures inférieures à 10.5 °C ou supérieures à 30°C, sa croissance est nulle (Hartog, 1970 ; Augier *et al.*, 1980).

Les différences dans les réponses observées entre les différentes espèces de magnoliophytes, face aux variations de température, établissent en partie les « conditions de tolérance des espèces » et leur adaptabilité ou plasticité. La plasticité des espèces est un facteur déterminant dans leur distribution (Short *et al.*, 2001). En Europe, la température est considérée comme le principal facteur responsable de la distribution des magnoliophytes marines (Greve & Binzer, 2004).

Le processus de floraison semble également soumis à l'influence de la température chez certaines espèces (Mc Millan 1976 ; Mc Millan 1979 ; De Cock 1981 ; Mc Millan 1982 ; Ramage & Schiel 1998) ; il en est de même pour le processus de germination (Hootsmans *et al.*, 1987 ; Brenchley & Probert, 1998).

## 1.2.2.3. L'azote et le phosphore

Les magnoliophytes marines requièrent différents nutriments inorganiques, parmi lesquels l'azote et le phosphore sont les plus importants quantitativement (Greve & Binzer, 2004). Elles tirent l'azote et le phosphore de l'eau interstitielle du sédiment ainsi que de l'eau de la canopée (Figure 2) en proportions variables (Stapel *et al.*, 1996 ; Lee & Dunton, 1999 ; Touchette & Burkholder, 2000b ; Gras *et al.*, 2003).

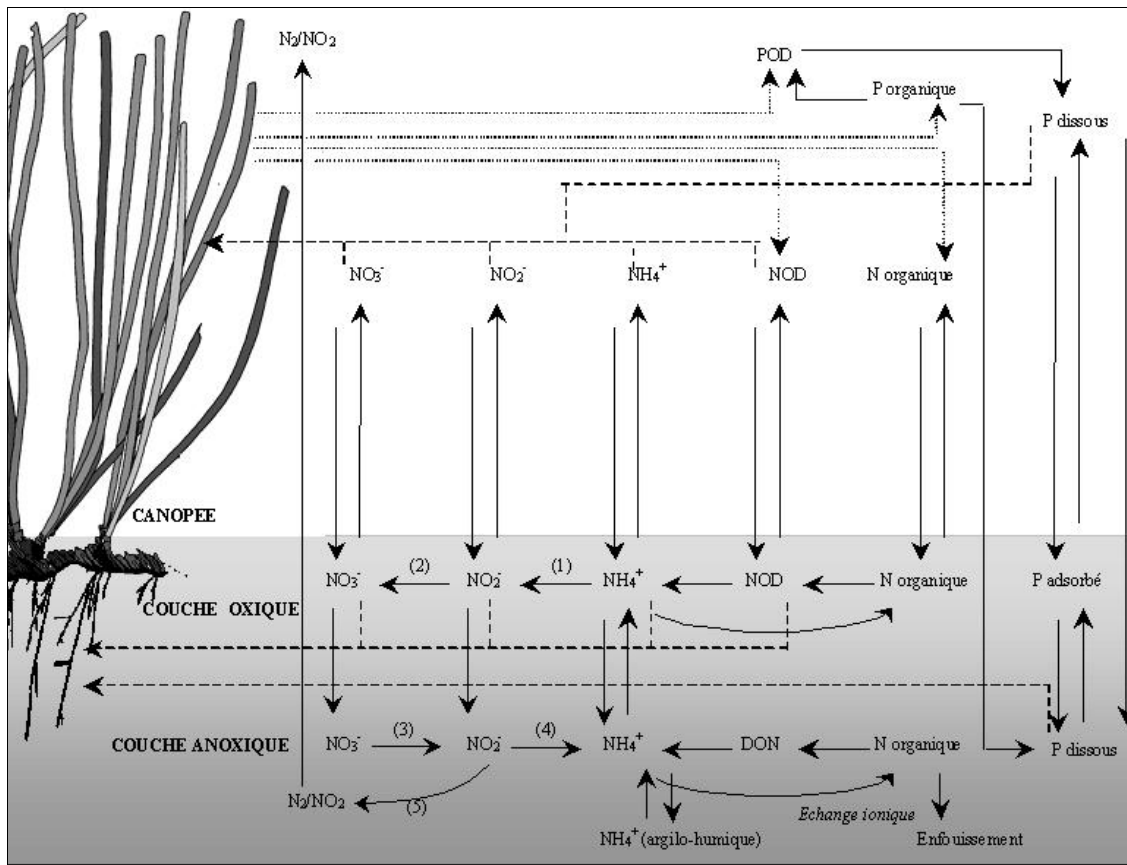


Figure 2 : Représentation schématique du cycle des nutriments dans les écosystèmes à magnoliophytes marines ; (1) et (2): nitrification ; (3) et (4): réduction des nitrates ; (5): dénitrification ; POD, phosphore organique dissous ; NOD, azote organique dissous ; .....: excretion, -----: absorption. Fenchel (1973) et Herbert (1999) modifiés (Leoni, 2005).

Pour *Posidonia oceanica*, la contribution des feuilles par rapport aux racines est estimée à 40 et 60 %, respectivement, de l'absorption annuelle d'azote. L'importance de l'absorption des feuilles par rapport aux racines peut être liée au type de substrat et à la morphologie de la plante qui s'y développe ; pour cette espèce, une importante biomasse de racines génère un fort taux d'absorption (Lepoint *et al.*, 2002), et le rôle des racines

dans l'absorption d'azote semble être secondaire quand cette biomasse est faible (Kraemer *et al.*, 1997). Globalement, l'absorption en nutriments par les magnoliophytes marines est influencée par un certain nombre de paramètres environnementaux, tels que les concentrations disponibles dans le milieu (Pedersen *et al.*, 1997), l'hydrodynamisme (Cornelisen & Thomas, 2004), la lumière (Zimmerman *et al.*, 1987 ; Gras *et al.*, 2003) et la saisonnalité (Lee & Dunton, 1999 ; Lepoint *et al.*, 2002 ; Walker *et al.*, 2004).

Le besoin annuel en nutriments des magnoliophytes marines pour leur croissance est estimé entre 6.6 et 50 g.m<sup>-2</sup> pour l'azote (Hemminga *et al.*, 1991) et entre 0.7 et 5.5 g.m<sup>-2</sup> pour le phosphore (Erfteimeijer, 1993 *in* Agawin *et al.*, 1996). Le stockage des nutriments et la retranslocation sont des mécanismes essentiels dans le budget nutritif des magnoliophytes marines (Alcoverro *et al.*, 1997 ; Pedersen *et al.*, 1997 ; Lepoint *et al.*, 2002). Quand l'absorption d'azote et/ou de phosphore excède les besoins (généralement en hiver en zone tempérée), l'excès est stocké (particulièrement sous forme d'acide aminés libre ou « FAA », Invers *et al.*, 2004), pour être utilisé pendant les périodes de forte croissance (généralement en été en zone tempérée ; Pedersen & Borum, 1993 ; Alcoverro *et al.*, 1997 ; Walker *et al.*, 2004). Les magnoliophytes marines peuvent être limitées par l'azote (Bulthuis & Woelkerling, 1981 ; Burkholder *et al.*, 1994 ; Lent *et al.*, 1995 ; Udy *et al.*, 1999 ; Peralta *et al.*, 2003 ; Ferdie & Fourqurean, 2004), par le phosphore (Powell *et al.*, 1989 ; Short *et al.*, 1990 ; Gras *et al.*, 2003), et parfois co-limitées par l'azote et le phosphore (Alcoverro *et al.*, 1997 ; Udy & Dennison, 1997a ; Ramírez-García *et al.*, 2002). La nature et l'ampleur de la limitation varient en fonction de l'espèce (Agawin *et al.*, 1996), de leurs modalités d'acquisition des nutriments et de leurs besoins (Walker *et al.*, 2004) et de la saison (Bulthuis *et al.*, 1992 ; Alcoverro *et al.*, 1997 ; Terrados *et al.*, 1999).

Face à une augmentation des concentrations en nutriments, les réponses observées varient considérablement, de la croissance (*e.g.* Bulthuis & Woelkerling, 1981 ; Harlin & Thorne Miller, 1981 ; Short, 1987 ; Short *et al.*, 1990 ; Kenworthy & Fonseca, 1992 ; Bulthuis *et al.*, 1992 ; Lent *et al.*, 1995 ; Agawin *et al.*, 1996 ; Udy & Dennison, 1997a ; Terrados *et al.*, 1999 ; Peralta *et al.*, 2003 ; Ferdie & Fourqurean, 2004) jusqu'au déclin de l'herbier (*e.g.* Burkholder *et al.*, 1994 ; Coleman & Burkholder, 1994 ; Lapointe *et al.*, 1994 ; Katwijk *et al.*, 1997 ; Invers *et al.*, 2004). La réaction de l'herbier, face à un enrichissement en nutriments, peut varier selon l'espèce (Burkholder *et al.*, 1994 ; Udy & Dennison, 1997a), la pression des herbivores (Moore & Wetzel, 2000 ; Neckles *et al.*,

1993 ; Ruiz, 2000), le type et l'ampleur de l'enrichissement (Taylor *et al.*, 1995), la saison (Burkholder *et al.*, 1992), les courants (Harlin & Thorne Miller, 1981) et les conditions propres aux sites étudiés (Alcoverro *et al.*, 1997 ; Ferdie & Fourqurean, 2004). Certaines magnoliophytes croissant dans des environnements oligotrophes semblent néanmoins capables de fortes productions. C'est le cas, notamment, de *Posidonia oceanica* qui use de plusieurs stratégies pour subvenir à ses besoins nutritionnels (*e.g.* recyclage interne des nutriments des feuilles sénescents, Lepoint *et al.*, 2002 ; rétention au niveau de la canopée des nutriments du sédiment, Gobert *et al.*, 2002).

#### 1.2.2.4. Le carbone

Le carbone inorganique est nécessaire aux végétaux pour effectuer la photosynthèse. Cet élément, présent sous 3 formes dans l'eau (*i.e.*  $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$  et  $\text{CO}_3^{2-}$  selon le pH,  $\text{CO}_3^{2-}$  n'étant pas assimilable), est parfois associé, dans la littérature, aux nutriments azotés et phosphorés. Pour de nombreuses espèces, dans des conditions normales de pH, la forme préférentielle d'assimilation est  $\text{HCO}_3^-$  (Beer & Waisel, 1979 ; Beer & Rehnberg, 1997). Les capacités d'absorption du carbone inorganique par les magnoliophytes font que nombre d'entre elles sont limitées par celui-ci dans leur habitat naturel (Beer & Rehnberg, 1997). Par ailleurs, il a longtemps été admis que les magnoliophytes marines utilisaient moins efficacement le carbone inorganique que d'autres organismes chlorophylliens aquatiques. Il semble toutefois que cette hypothèse ne soit pas valide ; le système d'utilisation du carbone inorganique par les magnoliophytes présente des capacités équivalentes aux « algues ». De plus, la production particulièrement importante attribuée aux magnoliophytes serait la résultante d'une utilisation très efficace de  $\text{HCO}_3^-$  (Beer *et al.*, 2002).

#### 1.2.2.5. La salinité

La plupart des espèces de magnoliophytes marines sont capables de survivre dans une importante plage de salinité, pouvant aller des eaux saumâtres aux eaux hypersalines (Hemminga & Duarte, 2000). Toutefois, les réponses des magnoliophytes aux variations de salinité sont multiples et affectent les organismes à différents niveaux physiologiques et biochimiques (Fernández-Torquemada & Sánchez-Lizaso, 2005). Lors de l'exposition à des variations de salinité, les organismes vont subir un stress osmotique qui peut se

traduire par l'altération des taux de photosynthèse (Biebl & McRoy, 1971; Kerr & Strother, 1985; Dawes *et al.*, 1987, 1989, Kamermans *et al.*, 1999), des concentrations en carbone (Murphy *et al.*, 2003), de la reproduction (Ramage & Schiel, 1998), de la croissance (Walker, 1985 ; Walker & McComb, 1990) et des taux de survie (Vermaat *et al.*, 2000). Une diminution de la croissance de la plante (pouvant avoir pour origine une diminution de la photosynthèse ou de la division cellulaire) peut être apparentée à un phénomène d'adaptation aidant à la survie de l'organisme dans un environnement stressant (Zhu, 2001). De même, la germination de certaines magnoliophytes peut être affectée par la modification de la salinité du milieu (Hootsmans *et al.*, 1987 ; Koch & Dawes, 1991). La salinité élevée de certains secteurs est supposée à l'origine de mortalité importante au niveau d'herbiers superficiels (Greve & Binzer, 2004).

Selon l'étude de Fernández-Torquemada & Sánchez-Lizaso (2005), *P. oceanica* est une des espèces de magnoliophytes les plus sensibles aux variations de salinité, ceci étant peut être lié à la stabilité importante de ce facteur dans son habitat d'origine. La salinité optimale pour la croissance des limbes de *P. oceanica* se situe entre 25 et 39 ‰, suggérant une plus grande tolérance à la diminution plutôt qu'à l'augmentation de salinité, la salinité moyenne en Méditerranée étant proche de 38 ‰ (Béthoux & Gentili, 1996). Toutefois, la présence de *Posidonia oceanica*, dans des régions de Méditerranée où la salinité est plus importante (plus de 40 ‰, Marine Research Center, 1982 ; Zaouali, 1982 ; Pergent & Zaouali 1992 ; Pergent *et al.*, 2001), suggère que l'espèce est capable de supporter des taux importants de salinité en fonction de la population, de l'écotype, de la localisation et des conditions préliminaires considérées (Benjamin *et al.*, 1999; Kamermans *et al.*, 1999; Vermaat *et al.*, 2000). Au-delà de certains niveaux de salinité (moins de 29 ‰ et plus de 42 ‰) *P. oceanica* présente une mortalité importante pouvant aller jusqu'à 100 % à 50 ‰. Cependant, les phénomènes induits par les variations de salinité semblent réversibles si la période de stress est de courte durée (Fernández-Torquemada & Sánchez-Lizaso, 2005).

#### 1.2.2.6. La courantologie et autres mouvements d'eau

Les études concernant l'effet des mouvements d'eau sur la physiologie et la distribution des magnoliophytes marines sont peu nombreuses. Les caractéristiques des mouvements d'eau vont modeler la structure des herbiers (Fonseca *et al.*, 1983 ; Worcester,



1995), et, toute modification importante des courants est donc susceptible d'éroder les herbiers déjà installés (Harlin *et al.*, 1982 ; Greve & Binzer, 2004). Les actions des courants, des vagues et des marées sont autant de facteurs qui vont contrôler la position de la limite supérieure des herbiers (Greve & Binzer, 2004). La croissance des herbiers peut être augmentée, dans une certaine mesure, par l'augmentation de la vitesse des courants (Conover, 1968 ; Fonseca & Kenworthy, 1987 ; Short, 1987). La courantologie peut influencer la fonction de nurserie des herbiers en régulant la complexité de l'habitat (Polte, *et al.*, 2005), et/ou en modifiant le pouvoir de recrutement des larves au niveau de la canopée, par un phénomène d'oscillations synchrones des limbes (Grizzle *et al.*, 1996). Les courants peuvent accroître l'absorption des nutriments par la surface foliaire (*e.g.* en modifiant les turbulences au niveau de la canopée, en apportant plus de nutriments aux feuilles). Par ailleurs, la vitesse des courants et l'action des vagues créent des conditions qui influencent la distribution des graines (Fonseca & Kenworthy, 1987). De même, la pollinisation est fortement dépendante des courants (Ackerman, 1997). Dans les zones soumises à des marées importantes, la profondeur maximale d'établissement des magnoliophytes marines sera en partie contrôlée par le phénomène de marée agissant sur la disponibilité en lumière (Koch & Beer, 1996).

#### 1.2.2.7. La profondeur

Le principal effet de la profondeur peut être assimilé à une réduction de lumière, avec les conséquences qui en découlent (Short *et al.*, 2001). Par ailleurs, l'effet direct de l'augmentation de profondeur est l'augmentation de la pression exercée sur les organismes. Ce phénomène est susceptible d'agir négativement sur la photosynthèse de certaines espèces et donc de limiter leur profondeur maximale d'établissement (Beer & Waisel, 1982).

#### 1.2.2.8. La nature du sédiment

La présence d'un sédiment apte au développement des magnoliophytes et une des conditions primaires nécessaire au développement des herbiers (Greve & Binzer, 2004). Les caractéristiques physiques du sédiment, notamment la distribution granulométrique des particules (présence de sable, vase, argile) peuvent influencer l'établissement et le développement des herbiers. Par ailleurs, les caractéristiques chimiques du sédiment telles

que la présence de résidus carbonés et/ou de roches non calcaires, et la salinité du sol peuvent expliquer en partie, le recouvrement par les magnoliophytes marines (Bradley & Stolt, 2006). Des modifications sédimentaires (*e.g.* anoxie, hypoxie, sulfides), observables notamment dans le cadre d'un enrichissement en nutriments, peuvent, de manière indirecte, impacter gravement le fonctionnement et la physiologie des magnoliophytes marines (Delgado *et al.*, 1999). Des concentrations importantes de sulfides dans le sédiment, généralement des sédiments riches en matières organiques et pauvres en fer, peuvent inhiber la respiration au niveau des racines, s'introduire dans la plante et entraîner sa mort si le méristème est affecté (Greve & Binzer, 2004). Enfin, les faibles niveaux d'oxygène dans le sédiment peuvent induire une augmentation du développement des épiphytes en éliminant d'importants groupes d'herbivores (Lapointe *et al.*, 1994 ; Duarte, 1995) et donc induire des modifications des communautés, susceptibles de modifier l'herbier en retour.

## **2. LES MAGNOLYOPHYTES DE MÉDITERRANÉE**

### **2.1. La mer Méditerranée**

La mer Méditerranée est une mer semi-fermée, elle est entourée par 3 continents : l'Afrique, l'Asie et l'Europe. Elle s'étend sur 4000 Km d'est en ouest et la largeur la plus grande au niveau du bassin occidentale, est de 800 Km (entre le fond du golfe de Gênes et la Tunisie) et seulement de 138 Km entre la Sicile et la Tunisie. La largeur maximale de la méditerranée est de 1400 Km entre la haute Adriatique et la Libye. Sa profondeur moyenne est d'environ 1500 m et elle représente 0.7 % (3,5 millions Km<sup>2</sup>) de la surface des océans mondiaux pour seulement 0.3 % de leur volume (Bethoux *et al.*, 1999). La frange côtière (comprise entre 0 et 200 m de profondeur) représente environ 20 % de la surface totale de la Méditerranée. Malgré sa profondeur, la Méditerranée peut être considérée comme un « océan côtier », notamment par rapport à la longueur des ses côtes, ses lignes de séparations des eaux, son nombre d'habitants et la rapidité des ses réponses aux changements climatiques et environnementaux (Bethoux & Gentili, 1996).

Les caractéristiques géomorphologiques de la Méditerranée (*e.g.* bords peu profonds, bassin intérieur très profond), ainsi que la formation d'eaux denses sont à l'origine de l'homogénéité physico-chimique des eaux profondes (*e.g.* leur température d'environ 13°C

s'étend de -100 m jusqu'à - 5100 m dans la mer Ionienne, alors qu'à même profondeur l'océan Atlantique a une température d'environ 2°C ; Bethoux *et al.*, 1999). Néanmoins, les budgets en nutriments des bassins occidentaux et orientaux sont dépendants à la fois des flux et des concentrations en nutriments des masses d'eau au niveau du passage de Gibraltar et de la Sicile, ainsi que des apports atmosphériques et terrestres (Bethoux *et al.*, 1998). Les eaux de surface entrant depuis l'Atlantique, bien que contenant des nutriments organiques, sont épuisées en nutriments inorganiques. Parallèlement les eaux de subsurface présentent des concentrations variables et, de fait, la concentration moyenne résultante, bien que relativement faible, est difficilement mesurable (Bethoux *et al.*, 1999). S'ajoutant à ces apports Atlantique, et mis à part ceux d'origine anthropique, les principaux apports en phosphore, azote, et silice sont liés à des phénomènes climatiques (*e.g.* apport continentaux atmosphériques, dépôts de poussières sahariennes). De plus, certains organismes marins sont capables de fixer l'azote atmosphérique. Ces conditions particulières sont à l'origine de l'oligotrophie générale de la mer Méditerranée, particulièrement au niveau de la partie la plus orientale (Bethoux *et al.*, 1999). Le caractère oligotrophique de la Méditerranée est comparable à celui de la Mer des Sargasses, où les nitrates sont réduits à des concentrations nanomolaires, dans les eaux proches de la surface (Denis-Karafistan *et al.*, 1998). Une autre particularité des eaux profondes de Méditerranée est leur rapport azote sur phosphate élevé par rapport aux autres océans (Bethoux *et al.*, 1999), ceci étant probablement lié à de hauts taux de fixation de l'azote (Fanning, 1992). L'environnement continental, la limitation en phosphore, la fixation de l'azote et un rapport N/P élevé fixent les conditions initiales des écosystèmes méditerranéens (Bethoux *et al.*, 1999).

Malgré la relative homogénéité des masses d'eau, il apparaît, d'après les données relevées au cours des dernières décennies, au niveau du bassin occidental, que la température, la salinité, les concentrations en nutriments et en métaux traces subissent des changements au cours du temps. Au niveau des couches superficielles et particulièrement dans les eaux côtières, les tendances climatiques et/ou environnementales peuvent être masquées par les variabilités saisonnières et interannuelles des caractéristiques physiques et chimiques, mais aussi par les contraintes climatiques ou les impacts anthropiques. D'un point de vue global, les eaux de Méditerranée enregistrent une augmentation de certains paramètres, tels que la concentration en certains nutriments (*e.g.* augmentation des

phosphates liée à l'augmentation des populations, de l'agriculture et de l'industrialisation sur le littoral), la température moyenne ainsi que la salinité, ces dernières étant plus à relier aux phénomènes de changements climatiques globaux (Bethoux & Gentili, 1996).

Les caractéristiques de la Méditerranée font d'elle une mer d'autant plus fragile que son intérêt écologique est important. Bien que de taille modeste, la Méditerranée abrite 8 % des espèces végétales et animales connues (Platini, 2000), ce qui la place immédiatement après les écosystèmes tropicaux en terme de richesse spécifique (Ramade, 1990a ; 1990b), et parmi les 5 régions du monde où les problèmes environnementaux sont les plus graves (classement du PNUE, Ramade, 1993). De tous les écosystèmes présents en Méditerranée, ceux propres aux zones littorales, tant côtiers que marins, subissent les conséquences les plus lourdes des activités anthropiques (Ramade, 1990b). En effet, le développement des pays riverains de la Méditerranée s'appuie souvent sur des modes de production et de consommation qui ne tiennent pas compte de la fragilité de son environnement (Kerdoun, 1992). Le littoral méditerranéen se trouve soumis à une pression démographique croissante (1/3 de la population mondiale vit à moins de 50 Km du littoral) liée entre autres au tourisme et à l'exode rural (Pergent *et al.*, 1995). Par ailleurs, la mer Méditerranée est devenue un réceptacle pour de nombreux déchets industriels, de grandes quantités de pétrole et de nutriments (Ramade, 1993). De plus, le littoral reste le site privilégié de nombreuses activités économiques liées au tourisme ou à l'exploitation des ressources naturelles (Pergent *et al.*, 1995).

## 2.2. Les magnoliophytes

En Méditerranée, seulement quelques espèces de magnoliophytes sont présentes. Si l'on considère la Méditerranée en incluant la Mer Noire, la Mer Caspienne, la Mer d'Aral et le nord-ouest africain, 9 espèces ont été signalées : *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, *Zostera noltii* (ou *Nanozostera noltii*) (Hornemann), *Zostera marina* (Linnaeus), *Halophila stipulacea* (Forsskal) Ascherson, *Ruppia cirrhosa* (*spiralis*, Petagna) Grande, *Ruppia maritima* (Linnaeus), *Halodule wrightii* (Ascherson) et *Halophila decipiens* (Ostenfeld). Les magnoliophytes marines forment une ceinture quasi-continue tout le long des côtes de Méditerranée (Augier, 1985 ; Procaccini *et al.*, 2003), l'espèce la plus répandue étant *Posidonia oceanica* (Kuo & Hartog, 2001 ; Short *et al.*,

2001 ; Borum & Greve, 2004). De toutes les espèces de magnoliophytes existant dans le monde, seules 4 sont originaires des eaux européennes : *Zostera marina*, *Zostera noltii*, *Cymodocea nodosa* et *Posidonia oceanica*. L'espèce *Halophila stipulacea* est une espèce introduite par le canal de Suez (introduction lessepsienne). Certains auteurs n'attribuent pas le même statut aux espèces de *Ruppia* (e.g. Borum & Greve, 2004). En effet, le terme générique anglophone, sous lequel sont généralement regroupées les actuelles magnoliophytes marines, est « seagrass », or ce terme correspond à une définition biologique précise de ces plantes aquatiques (et non à une « définition » taxonomique – classement phylogénétique). Les « seagrass » sont des plantes aquatiques qui, entre autres caractéristiques, vivent en milieu marin océanique, c'est-à-dire à forte salinité. Ainsi, l'établissement des espèces de *Ruppia*, dans des milieux de salinité faible à moyenne, ne s'accorde pas avec la définition initiale, et, ces espèces sont donc parfois occultées de la littérature concernant les « seagrass » méditerranéennes.

#### 2.2.1. Taxonomie et répartition de *Posidonia oceanica*

*Posidonia oceanica* (Figure 3) appartient au règne des *Plantae*, aux Embryobiontes, à la division des *Magnoliophyta*, à la classe des *Liliopsida* et à la famille des *Posidoniaceae* (Kuo & Hartog, 2001).

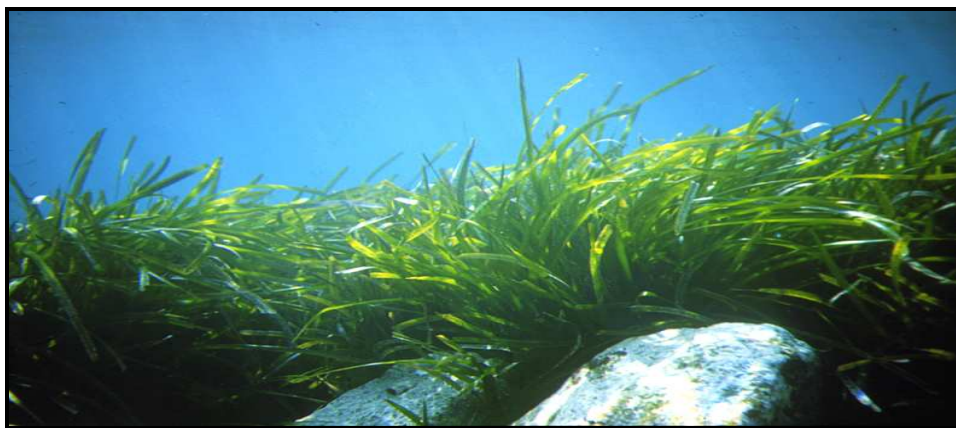


Figure 3 : Photographie sous-marine d'un herbier à *Posidonia oceanica*.

C'est une magnoliophyte longévive, endémique stricte de Méditerranée, et présente dans l'ensemble du bassin Méditerranéen, à l'exception des parages immédiats de Gibraltar, de la haute Adriatique, des côtes d'Israël, des côtes libanaises, du Bosphore, de la Mer de

Marmara et de la Mer Noire (Molinier & Picard, 1956 ; Hartog, 1970 ; Lipkin, 1977 ; Boudouresque *et al.*, 1994 ; Hartog & Phillips, 2001). Les herbiers actuels se sont installés il y a plus de 8000 ans (durant l'Holocène) lors de la dernière remontée des eaux en Méditerranée (Boudouresque *et al.*, 1981). Ils recouvrent, de nos jours, une surface estimée entre 25000 et 50000 Km<sup>2</sup> (Pasqualini *et al.*, 1998b). Ils constituent une des formations les plus caractéristiques, les plus riches et les plus productives du domaine benthique méditerranéen (Augier & Maudinas, 1977).

### 2.2.2. Caractéristiques biologiques

A l'instar des autres magnoliophytes, *Posidonia oceanica* s'organise en rhizomes (*i.e.* tige enfouie dans le sédiment), racines et feuilles (Figure 4).

Les rhizomes de *Posidonia oceanica* peuvent croître selon 2 directions, leur conférant des rôles différents. On trouve, soit des rhizomes à croissance orthotrope (dressés), soit à croissance plagiotrope (rampants, Molinier & Picard, 1952). Les rhizomes orthotropes ont peu de racines adventives, leur division est peu fréquente. Ils portent de longues feuilles et les internœuds entre les feuilles sont courts. De part la densité de ses feuilles, l'herbier à *Posidonia oceanica* piège des quantités importantes de sédiment et les rhizomes réagissent par une croissance verticale de quelques millimètres à quelques centimètres par an (Boudouresque *et al.*, 1984), permettant d'éviter l'enfouissement du faisceau foliaire (Boudouresque & Jeudy de Grissac, 1983 ; Molenaar *et al.*, 2000). Les rhizomes plagiotropes présentent de nombreuses racines adventives (Molenaar *et al.*, 2000). Ils ont une croissance plus rapide que les rhizomes orthotropes et ils présentent des faisceaux avec un plus grand nombre de feuilles incurvées (Wittmann, 1984 ; Molenaar *et al.*, 2000). Les rhizomes plagiotropes permettent de coloniser l'espace libre environnant (Caye, 1989). Leur croissance est d'environ 4 cm par an et elle n'excède pas 10 cm par an (Drew & Jupp, 1976 ; Mossé, 1984). Toutefois, la croissance des rhizomes plagiotropes reste lente et implique une propagation des clones aussi lente. Certains modèles prédictifs, estiment qu'il faudrait environ 350 ans pour développer un clone de 15 m de diamètre (Marbà *et al.*, 2004). C'est la croissance verticale et horizontale des rhizomes, qui est à l'origine de l'édification de la « matte ». Cette matte est constituée par le lacis des rhizomes et des racines, très peu putrescibles, et par le sédiment (autochtone et/ou allochtone) qui colmate les interstices (Blanc, 1956). La matte peut croître au dessus du

niveau initial d'un mètre par siècle, et son épaisseur peut dépasser 8 m (Molinier & Picard, 1952 ; Romero *et al.*, 1994). La croissance de la matre et son évolution au cours du temps en fonction des paramètres environnementaux vont conduire à l'édification de différents types d'herbiers (*e.g.* récifs barrières, récifs frangeants, herbiers tigrés, Molinier & Picard, 1952 ; Boudouresque & Meinesz, 1982).

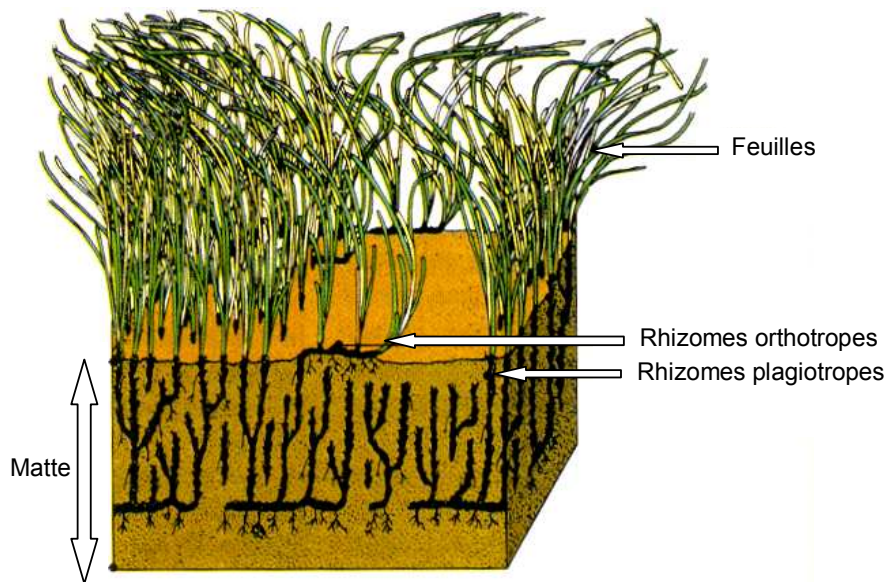


Figure 4: Schéma illustrant l'arrangement caractéristique des rhizomes de *Posidonia oceanica* (D'après Boudouresque & Meinesz, 1982).

Les feuilles de *Posidonia oceanica* s'insèrent de façon distique et sont rassemblées en « faisceaux de feuilles » (Grenier, 1860 *in* Giraud 1979) de différents types (juvéniles, intermédiaires et adultes, Giraud, 1979, Figure 5). Les faisceaux portent de 5 à 10 feuilles rubanées, pouvant mesurer plus d'un mètre de long et 12 mm de largeur (Borum & Greve, 2004). La base des feuilles, ou « pétiole », est engainante, et persiste sur les rhizomes après la chute du limbe. Elle est alors appelée improprement « écaille » (Grenier, 1860 *in* Pergent-Martini, 1994). L'épaisseur des écailles varie de façon cyclique en fonction de leur rang d'insertion sur le rhizome (Crouzet, 1981). L'évolution au cours du temps, de l'épaisseur de la dernière écaille, apparue à l'apex du rhizome, montre une périodicité annuelle avec un maximum et un minimum d'épaisseur par an. Les écailles « fines » apparaissent à la fin de l'hiver ou au début du printemps et les écailles « épaisses », en automne. Par analogie avec la dendrochronologie, l'étude des cycles d'épaisseur des écailles est appelée « lépidochronologie » (Boudouresque *et al.*, 1983 ; Pergent, 1987 ;

Figure 5). L'apparition de nouvelles feuilles se fait tout au long de l'année, leur longévité est variable (de 5 à 8 mois) et peut atteindre plus de 13 mois (Thelin & Boudouresque, 1983). La chute des feuilles s'observe également toute l'année, mais en début d'automne, une chute massive de feuilles intervient, ceci donne lieu à la formation d'accumulations caractéristiques sur les côtes : les banquettes de *Posidonia oceanica* (Figure 6). Suite à cette chute, le taux de production des feuilles est généralement élevé (Hartog, 1970 ; Romero, 1989a ; Pergent & Pergent-Martini, 1991 ; Alcoverro *et al.*, 1995).

La floraison de cette plante reste rare (Molinier & Picard, 1952 ; Boudouresque *et al.*, 1979, 1980 ; Thelin & Boudouresque, 1985 ; Borum & Greve, 2004). Quand elle a lieu, elle se déroule en automne et intervient généralement sur des aires géographiques limitées (Caye & Meinesz, 1984 ; Mazzella *et al.*, 1984 ; Thelin & Boudouresque, 1985 ; Pergent *et al.*, 1989 ; Buia & Mazzella, 1991 ; Stopelli & Peirano, 1996 ; Marbà *et al.*, 2004). La floraison semble induite par des modifications de paramètres environnementaux, notamment l'élévation de la température estivale (Caye & Meinesz, 1984 ; Thelin & Boudouresque, 1985 ; Pergent *et al.*, 1989 ; Stopelli & Peirano, 1996 ; Borum & Greve, 2004).

La fécondation donne naissance à des fruits (environ 6 par faisceaux, Marbà *et al.*, 2004), qui se détachent à maturité (au printemps) pour se laisser disséminer par les courants pendant plusieurs jours, avant de libérer la graine qui va couler sur le fond, où elle va germer si les conditions de substrat sont favorables (Caye & Meinesz, 1984 ; Cinelli *et al.*, 1995). Toutefois, on observe chez *Posidonia oceanica* un avortement massif des fruits (expliquant près de 87 % de la perte du potentiel reproducteur) ainsi que des phénomènes de prédation des fruits par les herbivores réduisant encore le potentiel reproducteur (Balestri & Cinelli, 2003). Par ailleurs, la germination lorsqu'elle intervient donne rarement lieu à l'installation de nouveaux individus, faisant de la reproduction asexuée la voie principale de multiplication de l'espèce (Molinier & Picard, 1952 ; Meinesz *et al.*, 1992). Des études génétiques sur différentes souches de Méditerranée confirment l'hypothèse d'un mode de reproduction principalement par voie asexuée chez *Posidonia oceanica* (Procaccini & Mazzella, 1996).



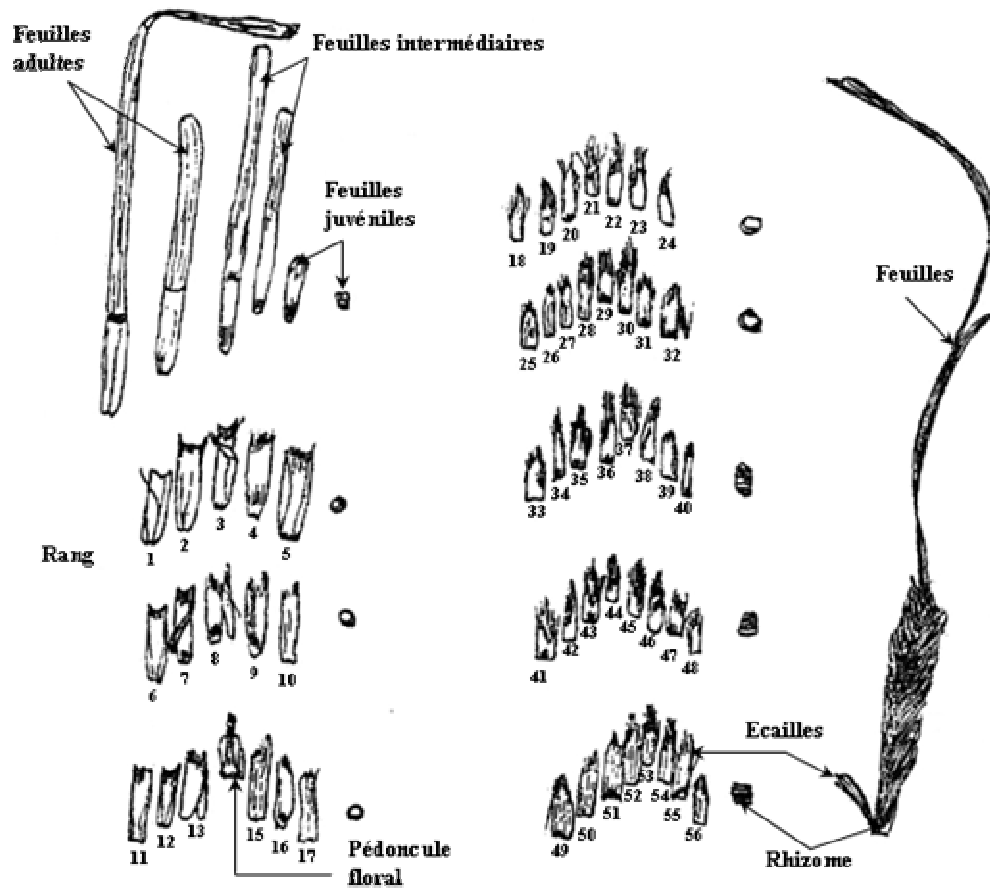


Figure 5 : Rhizome de *Posidonia oceanica* disséqué en vue de l'étude lépidochronologique et phénologique. Le rang des écailles (1 à 56) et les écailles correspondant aux minima (m) et maxima (M) sont indiqués ; les tronçons délimités entre 2 minima d'épaisseur sont figurés (Pergent, 1987).



Figure 6 : Banquette de *Posidonia oceanica* - plage de l'Alga (photo : Vanina Leoni)

Les connaissances acquises concernant la biologie et la physiologie de l'espèce,

permettent d'utiliser *Posidonia oceanica* (individuellement ou en herbier) comme bioindicateur de la qualité globale des eaux (Pergent-Martini *et al.*, 2005). Les herbiers à *Posidonia oceanica* rendent compte, par leur présence et leur vitalité, de la qualité des eaux environnantes (Pergent *et al.*, 1995). L'utilisation de cette espèce comme indicateur biologique est liée à sa large répartition géographique (Pasqualini *et al.*, 1998b ; Procaccini *et al.*, 2003), sa longévité, sa capacité à accumuler les polluants stables (Augier *et al.*, 1977 ; Pergent- Martini & Pergent, 2000) et sa sensibilité à la pollution et aux agressions liées aux activités humaines (Ardizzone & Pelusi, 1984 ; Pergent *et al.*, 1999 ; Pasqualini *et al.*, 2000 ; Delgado *et al.*, 1999 ; Ruiz *et al.*, 2001 ; Ruiz & Romero, 2003), son abondance et sa facilité de collecte (Pergent-Martini *et al.*, 2005).

### 3. OBJECTIFS DE L'ETUDE

La large répartition de *Posidonia oceanica* au sein de la Méditerranée, et ce malgré les caractéristiques différentes des milieux colonisés a, en partie, suggéré les objectifs du présent travail.

En effet, si l'on considère la Méditerranée dans son ensemble, 2 principales sous unités, avec des caractéristiques morphologiques et physico-chimiques propres, se distinguent, à savoir un bassin occidental et un bassin oriental. Le bassin occidental est délimité par 2 rives (nord et sud) se rejoignant au niveau de Gibraltar et au niveau de la Sicile. Elles sont éloignées de plus de 800 Km, et bien que situées dans la zone de climat méditerranéen (30 à 40° de latitude), près de 8° de latitude les séparent. Pour ce qui est d'une zone comme la Méditerranée occidentale – enclave de mers entre 2 continents – la variation de latitude entre les 2 rives va être synonyme de modifications graduelles des paramètres climatologiques (*e.g.* température, intensité et durée de l'ensoleillement, précipitations). Ces variations peuvent agir sur la distribution et le développement des organismes, et particulièrement des organismes chlorophylliens. Dans le cas d'une plante comme *Posidonia oceanica*, dont la zone de répartition géographique est représentée par l'ensemble de la Méditerranée, les conséquences de ces variations de conditions peuvent se traduire par des modalités de développement différentes.

Les îles ont toujours eu une signification particulière dans les études sur l'écologie ou/et l'évolution (Denslow, 2001). La spécificité des îles a suscité un effort de

recherches depuis les années 1960, la théorie de Mac Arthur & Wilson (1963 ; 1967) sur l'équilibre dynamique (bien que dépassée de nos jours), met en avant les particularismes de l'insularité et leurs conséquences sur les populations. En Méditerranée, plusieurs îles couvrent environ 4 % de la Méditerranée, et sont inégalement réparties dans chacun des 2 bassins. Le bassin occidental comporte 4 îles principales (ou groupes d'îles). Si l'on excepte la Sicile et Malte qui peuvent être considérées comme une situées sur une zone de séparation entre les 2 bassins méditerranéens. On rencontre donc les îles Baléares, dans l'ouest du bassin occidental, et au niveau central de ce bassin, la Corse, la Sardaigne. Ces îles vont bénéficier de conditions particulières, tant d'un point de vue naturel (*e.g.* biologique, physico-chimique, courantologique) que d'un point de vue artificiel (*e.g.* pression démographique, pollution, urbanisation). Ces conditions particulières propres à l'insularité, vont être susceptibles d'influencer le développement de *Posidonia oceanica*.

Bien qu'ayant colonisée la majeure partie des côtes méditerranéennes, *Posidonia oceanica* n'est que rarement présente en milieu lagunaire côtier. La présence de celle-ci dans certains milieux lagunaires (*e.g.* Bahiret El Bibane – sud-est Tunisie, Lagune de Farwà – nord-ouest Libyen) laisse supposer une certaine plasticité. Toutefois, les conditions environnementales des milieux lagunaires sont relativement éloignées des conditions de mer ouverte. En effet, bien qu'étant des milieux aquatiques en communication directe avec le milieu marin, les milieux paraliques possèdent un certain nombre de caractéristiques propres, susceptibles d'engendrer des modifications des modalités de développement de *P. oceanica*.

Afin de mieux cerner les mécanismes intervenant dans le développement des herbiers à *Posidonia oceanica*, nous nous sommes attachés dans ce présent travail à estimer précisément la production primaire et à appréhender le fonctionnement de 5 herbiers, repartis en Méditerranée occidentale selon un gradient latitudinal et dans des milieux différents (côtes continentales, côtes insulaires, lagune), en relation avec les facteurs environnementaux associés.

# *M*atériel et méthodes

## 1. SITES D'ETUDE

Les sites d'étude en mer sont localisés dans le bassin méditerranéen occidental. Ils sont placés de sorte à fournir des points d'études depuis la rive nord (France) jusqu'à la rive sud (Tunisie) en passant par la partie centrale du bassin (Corse et Sardaigne, Figure 7). Le site d'étude en lagune se situe dans l'ouest du bassin méditerranéen oriental (Figure 7).

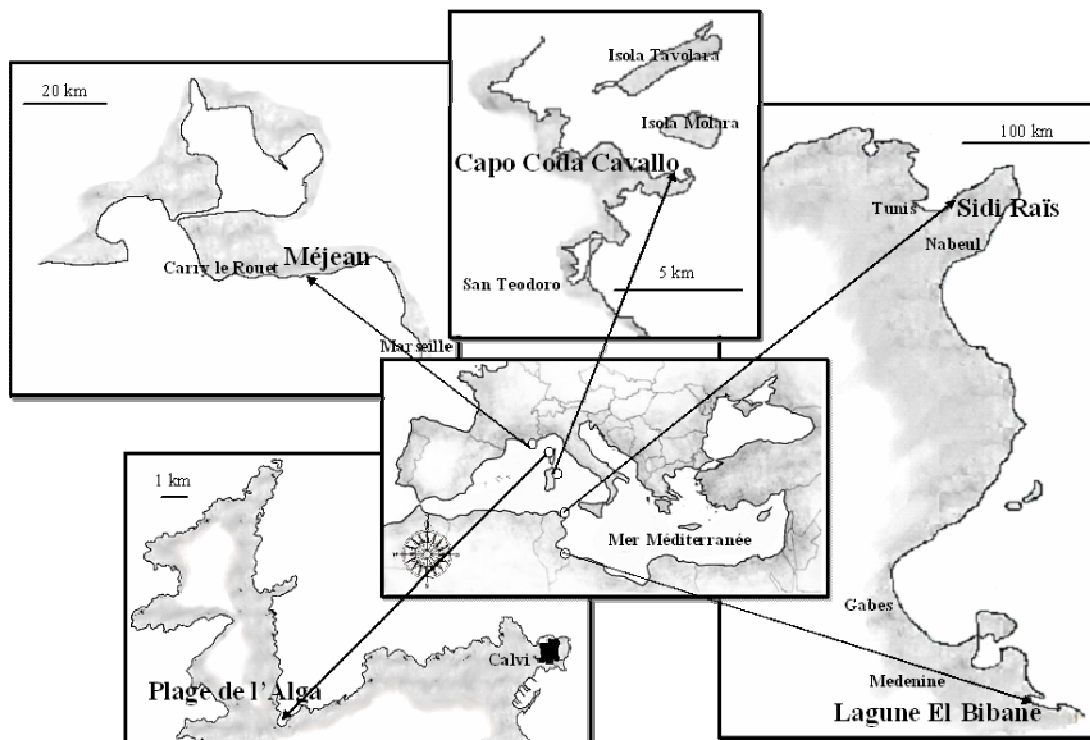


Figure 7 : Localisation des différents sites d'études.

### 1.1. Méjean

Les prélèvements sont réalisés à proximité du petit port de Méjean (Bouches du Rhône – France ;  $43^{\circ} 19'50''$  N –  $5^{\circ} 13'01''$  E ; Figure 8), dans la partie nord-ouest de la rade de Marseille, qui est la principale agglomération de ce secteur (environ 1.4 millions d'habitants) et le premier port de Méditerranée. L'herbier est présent sous forme de taches à faible profondeur, et il devient plus continu au fur et à mesure que la profondeur augmente. Les mesures et prélèvements ont été réalisés à une profondeur comprise entre - 2 m et - 2.5 m. Le petit port de Méjean abrite relativement peu de bateaux tout au long de l'année, et l'augmentation de la population estivale est restreinte.



Figure 8 : Localisation du site de prélèvement de Méjean (croix rouge).

### 1.2. Alga

Les prélèvements sont réalisés au niveau de la plage de l'Alga (Haute-Corse - Nord-ouest Corse ;  $42^{\circ} 33'43''$  N –  $8^{\circ} 43'38''$  E), dans la baie de la Revellata (Figure 9). L'herbier commence très près du rivage et est relativement continu en s'éloignant. Les mesures et prélèvements ont été réalisés à une profondeur d'environ - 2 m. Peu d'habitants résident sur place, toutefois, durant la saison touristique, la population de Calvi (environ 5000 habitants) subit une augmentation très forte et les activités nautiques deviennent importantes dans toute la baie.

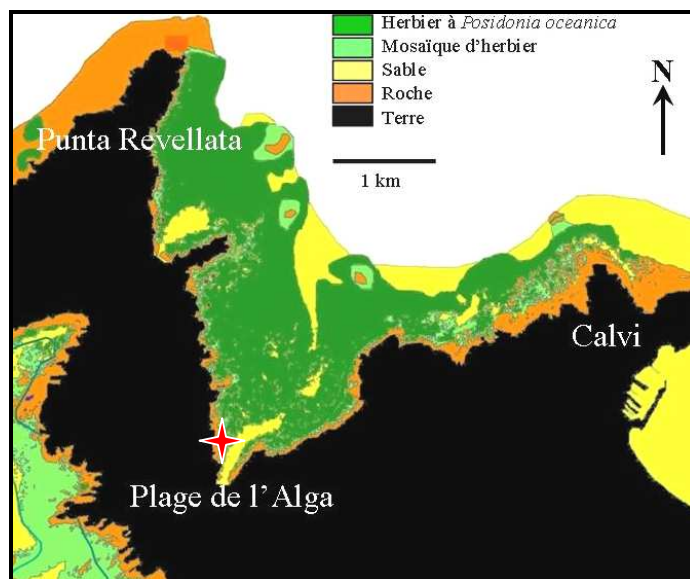


Figure 9 : Localisation du site de prélèvement de la plage de l'Alga (croix rouge) et cartographie des types fond (Pasqualini, 1997).

### 1.3. Coda Cavallo

Les mesures et prélèvements sont réalisés sur la côte nord du Cap « Coda Cavallo » (Capo Coda Cavallo – nord-est Sardaigne ;  $40^{\circ} 50'33''$  N -  $009^{\circ} 42'56''$  E) en face des îles Tavolara et Molara (Figure 10). L'herbier est présent sous forme de taches dans la zone peu profonde, pour devenir continu avec l'augmentation de la profondeur. Les mesures et prélèvements ont été réalisés à une profondeur comprise entre - 2 m et -3 m. Peu d'habitants résident sur place à l'année, toutefois, durant la période estivale la population subit une augmentation considérable dans l'ensemble du secteur, la fréquentation des plages est particulièrement importante durant les mois de juillet et d'août. Les activités nautiques deviennent très présentes directement au niveau du site d'étude, avec l'installation d'une entreprise de location de bateaux, utilisant 2 pontons flottants pour l'amarrage de leur flotte.

### 1.4. Sidi Raïs

La station de Sidi Raïs se situe en mer ouverte le long de la côte rocheuse du Cap Bon (Golfe de Tunis – Cap Bon – Nord Tunisie ;  $36^{\circ} 46'10''$  N;  $10^{\circ} 32'53''$  E), à 45 Km de Tunis, principale agglomération de Tunisie (environ 1.8 millions d'habitants). Le site de

prélèvement se trouve à une centaine de mètres en avant de la plage (Figure 11), au niveau d'un récif-barrière à *Posidonia oceanica* profond de - 1.5 à - 2.0 m (El Asmi *et al.*, in press). Les activités humaines sont peu marquées au niveau de ce site, néanmoins, la pêche est pratiquée sur le secteur, comme en témoigne la présence du village de pêcheurs de Sidi Rais.



Figure 10 : Localisation du site de prélèvement de Coda Cavallo (croix rouge).

### 1.5. El Bibane

La lagune d'El Bibane (Gouvernorat de Médenine - Est Tunisie ;  $33^{\circ} 12'29''$  N –  $11^{\circ} 12'46''$  E), située à la frontière tuniso-libyenne dans une zone climatique de type aride (Pilkey *et al.*, 1989), a une superficie d'environ 230 km<sup>2</sup> (Guelorget *et al.*, 1982). La lagune est caractérisée par une salinité croissante du grau jusqu'aux extrémités confinées ; elle peut atteindre plus de 50 ‰ pendant l'été (Medhioub, 1979; Guelorget *et al.*, 1982). La station de prélèvement d'El Bibane est située sur la rive sud de la lagune, près du petit port de La Marsa (Figure 12). L'herbier à *Posidonia oceanica* est présent sous forme de taches, dont certaines sous forme de micro-atolls (PNUE, 1990), de tailles variables et plus ou moins proches. La station se trouve à environ 80 m du rivage et à une profondeur comprise entre - 1.5 et - 2.5 m. Bien que la lagune soit relativement peu affectée par les activités humaines (Pilkey *et al.*, 1989), et que la pression démographique soit très faible (Ounalli,



2001), elle reste cependant une ressource économique dans ce secteur de Tunisie, du fait de son exploitation traditionnelle par des pêcheries (Guelorget *et al.*, 1982).

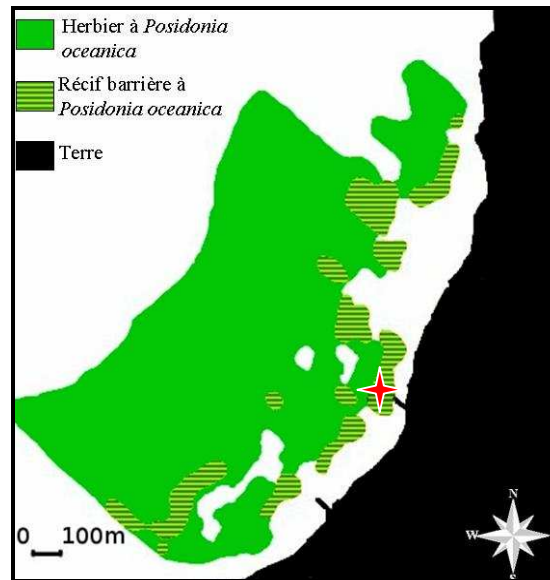


Figure 11 : Localisation du site de prélèvement de Sidi Raïs (croix rouge) et cartographie du récif barrière de la région de Sidi Raïs (El Asmi *et al.*, in press, modifié).

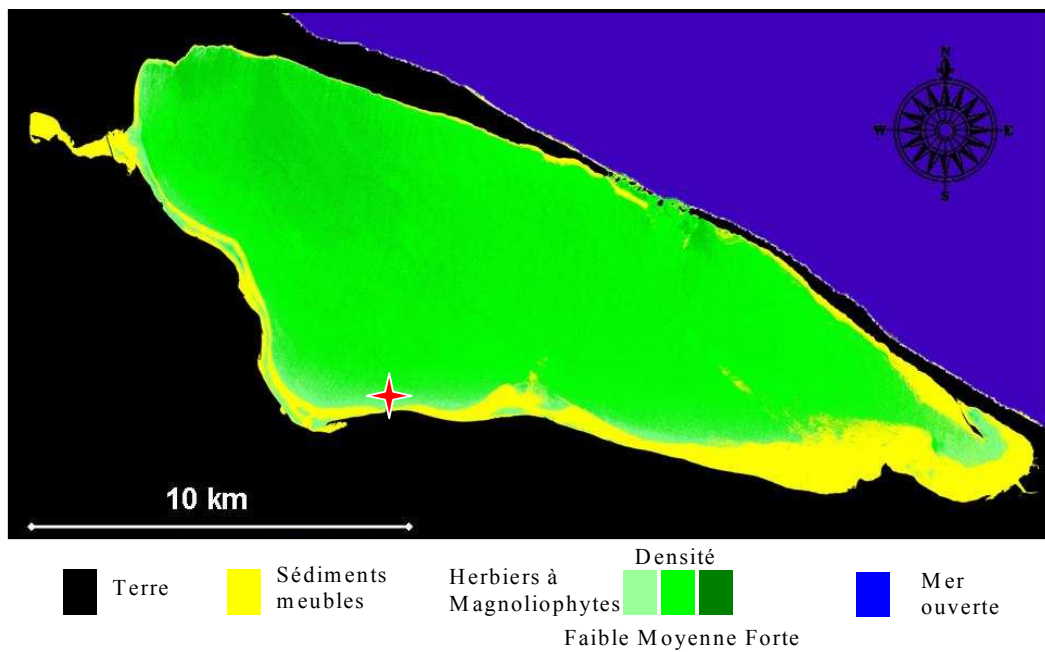


Figure 12 : Localisation du site de prélèvement d'El Bibane (croix rouge) et cartographie des types fond (Vela *et al.*, 2005).



## 2. PARAMETRES ETUDIES

### 2.1. Récolte des échantillons

#### 2.1.1. Faisceaux de *Posidonia oceanica*

20 ± 5 faisceaux orthotropes (à croissance verticale) de *Posidonia oceanica*, sans faisceaux secondaires apparents, sont récoltés en scaphandre autonome, chaque mois pour chacune des 5 stations.

Les prélèvements ont été effectués de mars 2002 à mars 2003, pour les sites d'Alga, El Bibane et Sidi Rais ; ils ont été effectués d'avril 2002 à avril 2003, pour les stations de Méjean et Coda Cavallo. Le prélèvement d'octobre, à Méjean, n'a pu être réalisé en raison de conditions météorologiques très défavorables.

Les faisceaux sont récoltés distants d'environ un mètre les uns des autres, afin de récolter des rhizomes appartenant à des individus *a priori* différents, donc non rattachés à un même rhizome parent encore vivant (Rico-Raimondino, 1995). Les rhizomes sont, dans la mesure du possible, choisis peu déchaussés, pour éviter une détérioration des écailles résultant de l'impact des brouteurs (Verlaque, 1987). Les faisceaux sont conservés dans de l'alcool dénaturé (95 %) jusqu'à leur étude.

#### 2.1.2. Echantillons d'eau

Les prélèvements d'eau de mer sont effectués *in situ*. Pour l'analyse quantitative des nutriments présents dans le milieu, ces prélèvements portent sur 2 couches d'eau différentes.

Le premier prélèvement se fait dans la couche d'eau comprise entre la base des faisceaux et le haut des limbes. Cette couche dite « eau de canopée » correspond à l'eau directement en contact avec les frondes de *Posidonia oceanica*. Le prélèvement se fait à l'aide de flacons en polypropylène (500 ml) et à une hauteur constante par rapport au fond (soit entre 20 et 30 cm). Le deuxième prélèvement est effectué directement dans le sédiment ; cette « eau interstitielle » correspond à l'eau associée à la partie enfouie de l'herbier (rhizomes et racines). On prélève l'échantillon d'eau interstitielle à l'aide de

seringues, dotées d'aiguilles à perforation latérales, directement dans les 5 premiers centimètres du sédiment. Cette manipulation est répétée avec plusieurs seringues jusqu'à l'obtention de la quantité nécessaire aux analyses (500 ml).

Après les prélèvements, les échantillons d'eau sont conservés dans la glace et ramenés au laboratoire où ils sont filtrés. Le dosage des nutriments (ortho-phosphates, nitrates, nitrites, azote ammoniacal) est effectué sur l'eau à température ambiante, par analyse spectrophotométrique (spectrophotomètre Hach DR/2000®) selon le protocole Hach DR/2000.

## 2.2. Mesure des paramètres abiotiques

### 2.2.1. Température

Chaque mois, la température est mesurée *in situ* (profondimètre Uwater®, précision 1°C) pour chaque site.

### 2.2.2. Concentration en nutriments de l'eau

Les dosages de nutriments sont réalisés sur les 2 types de prélèvements d'eau, mensuellement et pour chaque site.

- ✓ Les ortho-phosphates sont dosés par la méthode acide ascorbique (0 à 2.50 mg.l<sup>-1</sup> PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, précision de 0.01 mg.l<sup>-1</sup>). L'ortho-phosphate réagit avec le molybdate en milieu acide pour produire un complexe phosphomolybdate. L'acide ascorbique réduit le complexe, donnant une coloration intense de bleu de molybdène qui est lue au spectrophotomètre.
- ✓ Le dosage de l'azote ammoniacal est réalisé par la méthode salicylate (0 à 0.50 mg.l<sup>-1</sup> N-NH<sub>3</sub>, précision de 0.015 mg.l<sup>-1</sup>). Les composés ammoniacaux se combinent avec le chlore pour former la monochloramine. Celle-ci réagit avec le salicylate pour former le 5-aminosalicylate. Ce composé est oxydé en présence d'un catalyseur au nitroprussiate pour former un complexe coloré bleu. La coloration bleue est masquée par la coloration jaune du réactif en excès pour donner une solution finale colorée en vert qui est lue au spectrophotomètre.

- ✓ Le dosage des nitrates faibles est effectué par la méthode de réduction au cadmium (0 à 40 mg.l<sup>-1</sup> N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, précision de 0.010 mg.l<sup>-1</sup>). Le cadmium métallique réduit le nitrate présent dans l'échantillon en nitrite. Le nitrite réagit en milieu acide avec l'acide sulfanilique pour former un sel de diazonium qui réagit avec l'acide chromotrope pour former un complexe coloré rose qui est lu au spectrophotomètre.
- ✓ Les nitrites faibles sont dosés par une méthode de diazotation (0 à 0.300 mg.l<sup>-1</sup> N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, précision de 0.0011 mg.l<sup>-1</sup> N). Le nitrite dans l'échantillon réagit avec l'acide sulfanilique pour former un sel de diazonium qui réagit avec l'acide chromotrope pour produire un complexe coloré rose qui est lu au spectrophotomètre.

### 2.3. Mesures des paramètres biotiques

#### 2.3.1. Densité de l'herbier

La densité de l'herbier correspond au nombre de faisceaux de *Posidonia oceanica* par m<sup>2</sup> et est déterminée au moyen de quadrats de 40 cm de côté, en considérant 10 répliques (Pergent *et al.*, 1995). Un comptage de densité est réalisé sur chaque station. Les herbiers sont ensuite caractérisés selon la classification de Giraud (1977) et Pergent *et al.* (2005).

#### 2.3.2. Analyse phénologique

Les parties épigées des faisceaux (feuilles et bases vivants) sont mesurées afin d'obtenir un ensemble de données biométriques caractérisant le site et la période de prélèvement.

Les caractéristiques morphologiques ainsi que l'âge des feuilles diffèrent en fonction de leur position au sein du faisceau. L'apparition des feuilles se faisant par le centre du faisceau, l'âge de celles-ci augmente vers la périphérie. Chaque faisceau est disséqué en respectant l'ordre distique d'insertion des feuilles. Pour chaque feuille, la longueur totale et la largeur du limbe sont mesurées, ainsi que la longueur de la base quand celui-ci existe ; en effet, l'acquisition de ce dernier par les feuilles se fait lorsque leur allongement est presque terminé (Rico-Raimondino, 1995). On regroupe alors les feuilles en 3 catégories, selon le protocole de Giraud (1979) :

- ✓ Les feuilles adultes, pourvues d'une base (supérieur ou égal à 2 mm) et mesurant plus de 50 mm de long.
- ✓ Les feuilles intermédiaires, sans base et mesurant plus de 50 mm de long.
- ✓ Les feuilles juvéniles dépourvues de base et mesurant moins de 50 mm de long.

Les épiphytes des feuilles sont récoltés à l'aide d'une lame de rasoir en distinguant la feuille adulte de rang 1, l'ensemble des autres feuilles adultes et les feuilles intermédiaires. Les tissus foliaires et les épiphytes correspondant sont placés à l'étuve, à 70°C, jusqu'à l'obtention d'un poids constant, puis pesés sur une balance de type Mettler-Toledo AT21 Comparator ® (précision 0.1 mg).

D'autres paramètres relatifs à la phénologie sont aussi déterminés :

- ✓ Le nombre moyen de feuilles par faisceaux.
- ✓ Le coefficient A (pourcentage de feuilles ayant perdues leur apex, Giraud, 1979).
- ✓ La surface foliaire (cm<sup>2</sup>), qui correspond à la surface des feuilles par faisceaux (surface correspondant à une face seulement).
- ✓ L'indice épiphytique (mgPS.cm<sup>-2</sup>), qui correspond au rapport entre la biomasse d'épiphytes et la surface foliaire.
- ✓ La densité foliaire de l'adulte de rang 1 (mgPS.cm<sup>-2</sup>), où poids sec moyen des feuilles par unité de surface, variable selon les caractéristiques des feuilles (*e.g.* épaisseur, largeur ; Bedhomme *et al.*, 1983 ; Thelin & Giorgi, 1984). Les densités du limbe et de la base sont calculées séparément.

### 2.3.3. Analyse lépidochronologique

L'étude lépidochronologique (Pergent, 1990) est réalisée sur les mêmes faisceaux que l'étude phénologique. Elle est réalisée sur des faisceaux orthotropes réhydratés et nettoyés de façon à retirer le sédiment entre les écailles, ainsi que les épiphytes et épibiontes macroscopiques du rhizome. Les écailles de chaque rhizome sont très soigneusement détachées en respectant leur ordre distique d'insertion le long du rhizome. Les écailles étant emboîtées les unes dans les autres, la dissection se fait à partir des plus anciennes vers les plus récentes (Pergent, 1987). Les écailles sont classées par rang en fonction de leur position sur le rhizome : l'écaille qui se trouve juste après la première feuille vivante a le rang 1. Le rang des écailles augmente donc en s'éloignant du point

végétatif. Le rang des minima et des maxima d'épaisseur est noté pour chaque rhizome. Après avoir rencontré chaque écaille d'épaisseur minimale, le rhizome est coupé au niveau de l'insertion de cette écaille, puis sa longueur mesurée (Figure 13).

On obtient donc un certain nombre d'écailles correspondant à un fragment de rhizome et à une année lépidochronologique. On appelle année lépidochronologique, la période de temps écoulée entre l'apparition de 2 minima d'épaisseurs, ceci pour distinguer cette période des années calendaires (Pergent, 1993 ; Pergent-Martini, 1994). Chaque tronçon de rhizome est placé dans une étuve à 70°C, jusqu'à obtention d'un poids constant puis pesé.

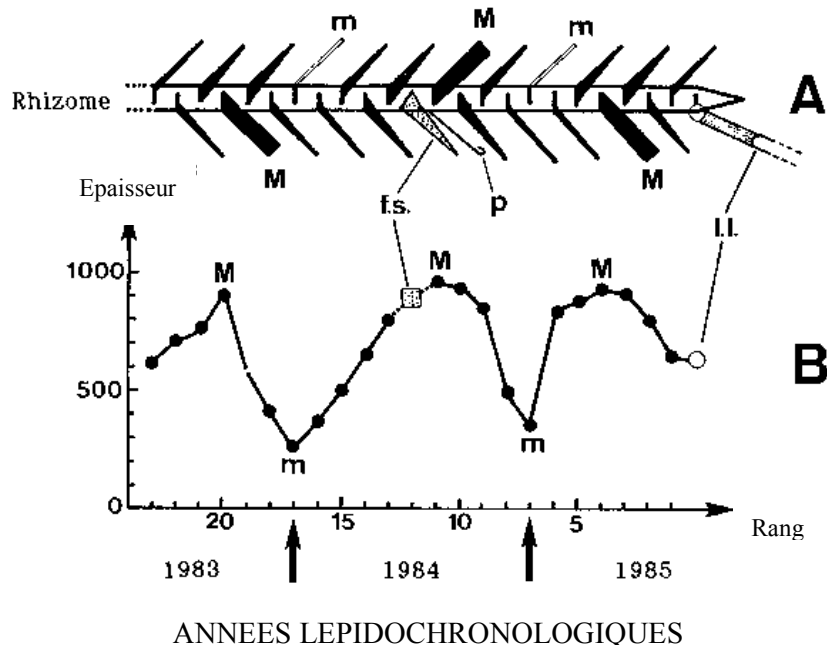


Figure 13 : Arrangement des écailles le long d'un rhizome orthotrope (A) et cycle de variation d'épaisseur des écailles correspondants (B). M - maximum d'épaisseur pour chaque cycle ; m - minimum d'épaisseur pour chaque cycle; f. s. - pédoncule floral ; p - pré feuille ; l.l. - feuille vivante (Pergent *et al.*, 1989).

Outre la production de rhizome et d'écailles par cycle, les paramètres calculés sont ceux décrits par Pergent (1990) et Pergent & Pergent-Martini (1990):

↳ Le rythme de chute et de formation des feuilles :

La chute des feuilles (annuelle et mensuelle) est déterminée à partir de l'évolution de la position de l'écaille présentant l'épaisseur minimale entre un temps t1 et un temps t2.

$$\text{Nb de feuilles tombées} = \text{Rang mini (m) t1} - \text{Rang mini (m) t2}$$

- ↳ Le taux de formation correspond à la différence du nombre de feuilles total dans le faisceau, entre un temps t1 et un temps t2, augmenté du nombre de feuilles tombées au cours de la même période.

$$\text{Nb de feuilles formées} = (\text{Nb global t1} - \text{Nb global t2}) + \text{chute}$$

- ↳ la longévité des feuilles est déterminée à partir des 2 paramètres précédents (Rico-Raimondino, 1995).

#### 2.3.4. Estimation de la production primaire

Dans le cadre de cette étude la production primaire totale correspond à la production primaire foliaire augmentée de la production de rhizome. La production primaire foliaire de l'herbier correspond à la production de limbe et de base.

Classiquement, la production primaire foliaire par faisceaux est calculée à partir des paramètres morphologiques de l'adulte de rang 1 entière, sur la base de l'équation suivante :

$${}^1\text{Production primaire foliaire des limbes (mgPS.fx}^{-1}\text{.an}^{-1}) = \text{nb feuilles formée} \cdot \text{an}^{-1} \times \text{longueur limbe ad. 1} \times \text{largeur ad. 1} \times \text{densité ad.1}$$

$${}^2\text{Production primaire foliaire des bases (mgPS.fx}^{-1}\text{.an}^{-1}) = \text{nb feuilles formée} \cdot \text{an}^{-1} \times \text{longueur base ad. 1} \times \text{largeur ad. 1} \times \text{densité ad.1}$$

La production primaire foliaire par m<sup>2</sup> est obtenue par par la multiplication de la production primaire par faisceaux à la densité de l'herbier.

Cependant, du fait de leur position dans le faisceau (feuilles externes), les feuilles adultes de rang 1 sont souvent cassées et il est parfois impossible de trouver des feuilles entières, notamment dans les stations les plus superficielles (hydrodynamisme) et/ou à certaines saisons (macro-herbivores).

Sur la base de cette méthode, de nouvelles approches sont testées, afin de s'affranchir de ces contraintes et d'obtenir des résultats plus en adéquation avec la production réelle. Elles s'appuient sur l'étude morphométrique des faisceaux foliaires de nos différents sites ainsi que d'un site de référence, qui présente des feuilles entières toute l'année.

#### 2.3.5. Concentration en azote et en carbone

Les concentrations en azote et en carbone (%) des différents compartiments foliaires finement broyés – limbe, base et épiphytes de la feuille de rang 1, limbe et base des feuilles adultes, feuilles intermédiaires, épiphytes totaux (excepté la feuille de rang 1) – sont déterminées, tous les 2 mois, sur une fraction de  $4 \pm 1$  mg (poids sec) à l'aide d'un analyseur CHN Carlo-Erba®.

### 3. TRAITEMENT STATISTIQUE

Afin de comparer les moyennes, des analyses de variances à un facteur (Anova ; effet du mois, du site) sont utilisées lorsque les conditions d'application sont satisfaites (normalité et égalité des variances). Sinon, des tests non paramétriques de comparaison de médianes ont été effectués (Kruskall-Wallis). Lorsque des différences significatives sont décelées, le test de Student-Newman-Keuls (programme DOS réalisé par Francour P.) est utilisé pour localiser ces différences en non paramétrique et celui de Tukey (HDS), en paramétrique. Afin de comparer le nombre de feuilles produites et tombées sur la période d'étude, une comparaison de droites de régression est réalisée (comparaison de pente). Les intervalles de confiances, sur les graphiques, sont donnés à 95 %. Les traitements statistiques sont effectués avec le logiciel Statgraphics ®.

# Résultats

## 1. PARAMETRES ABIOTIQUES

### 1.1. Température

Les variations de température des différents sites présentent une saisonnalité très marquée (Figure 14). Les températures maximales sont observées en août et les températures minimales sont observées en janvier - février selon le site. L'amplitude thermique augmente avec la diminution de la latitude (du Nord vers le Sud). L'amplitude la plus forte est rencontrée au niveau du site d'El Bibane (19°C) et l'amplitude la plus faible est rencontrée au niveau de Méjean (11°C). La température moyenne annuelle varie à l'identique (Figure 15), avec un maximum observé à El Bibane (21°C) et un minimum observé à Méjean (17°C).

### 1.2. Concentration en nutriments de l'eau

Les concentrations en ortho-phosphates et en azote ammoniacal sont significativement plus importantes dans l'eau interstitielle que dans l'eau de canopée ( $p < 0.001$ , Anova ; Figure 16), et inversement, en ce qui concerne les nitrates ( $p < 0.05$ , Anova).

Peu de différences significatives sont observées entre les sites selon le type de nutriment. Les concentrations en nitrites de l'eau de la canopée mesurées à Méjean sont



supérieures à celles mesurées à Coda Cavallo ( $p < 0.05$ , Anova). Les concentrations en azote ammoniacal de l'eau de la canopée et en nitrites de l'eau interstitielle sont supérieures à Sidi Raïs par rapport à Méjean et Alga (respectivement :  $p < 0.001$ , Kruskall-Wallis et  $p < 0.01$ , Anova). Les concentrations en azote total de l'eau de canopée et interstitielle présentent peu de différences significatives entre les sites ( $p < 0.05$ , Kruskall-Wallis ; Figure 17). Les concentrations en azote total de l'eau de canopée de Sidi Raïs sont significativement supérieures à celles de Coda Cavallo. Les concentrations en azote total de l'eau interstitielle de Sidi Raïs sont significativement supérieures à celles de Coda Cavallo et de Méjean ( $p < 0.05$ , Kruskall-Wallis).

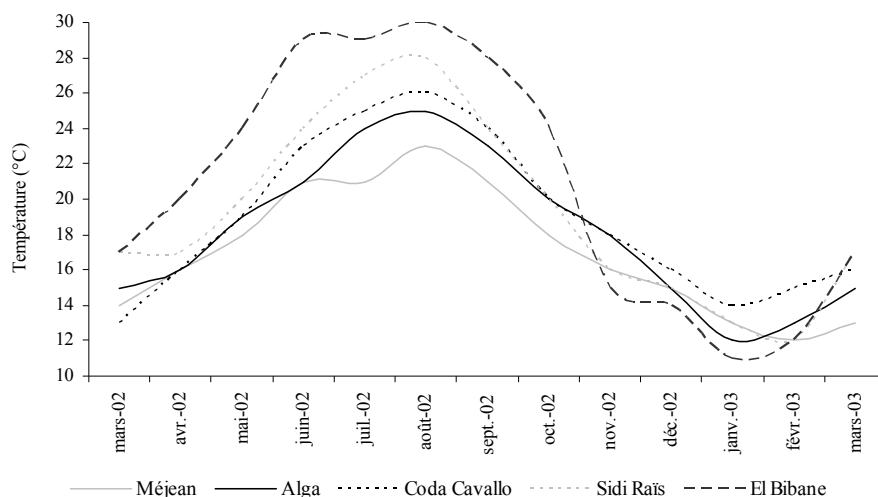


Figure 14 : Evolution de la température de l'eau au cours de l'année pour les différents sites d'étude.

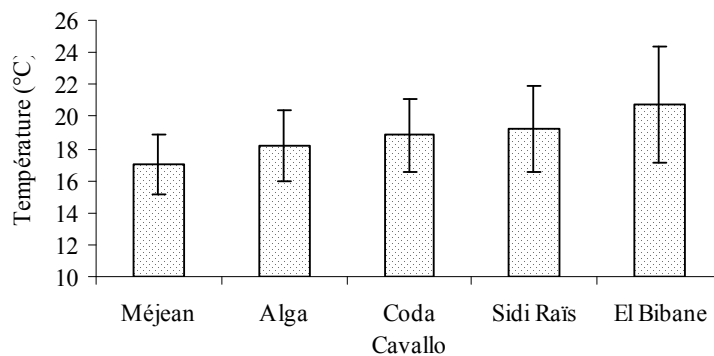


Figure 15: Température moyenne annuelle de l'eau pour les différents sites d'étude.

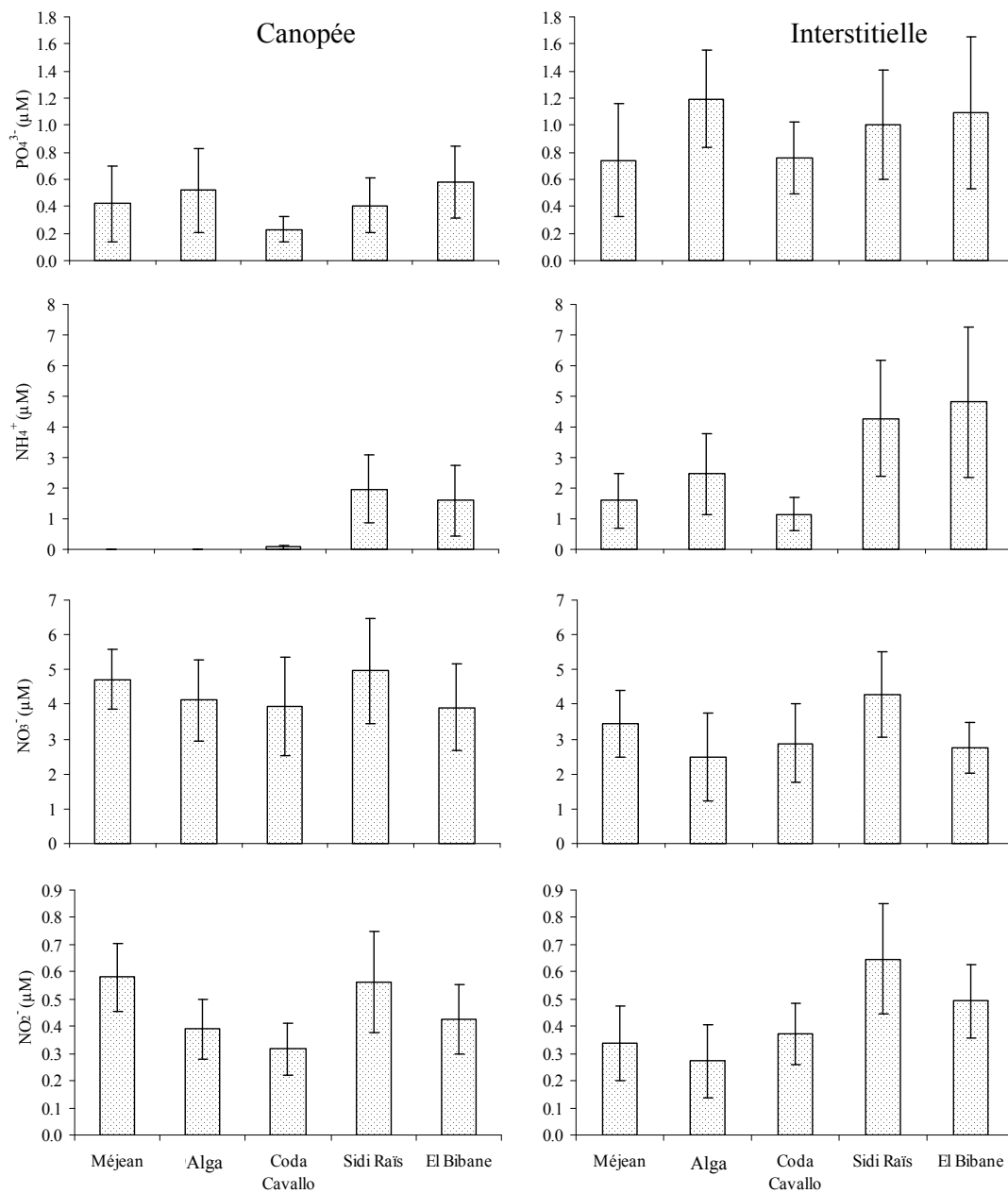


Figure 16: Concentrations moyennes annuelles en nutriments de l'eau interstitielle et de l'eau de canopée, pour les différents sites d'étude.

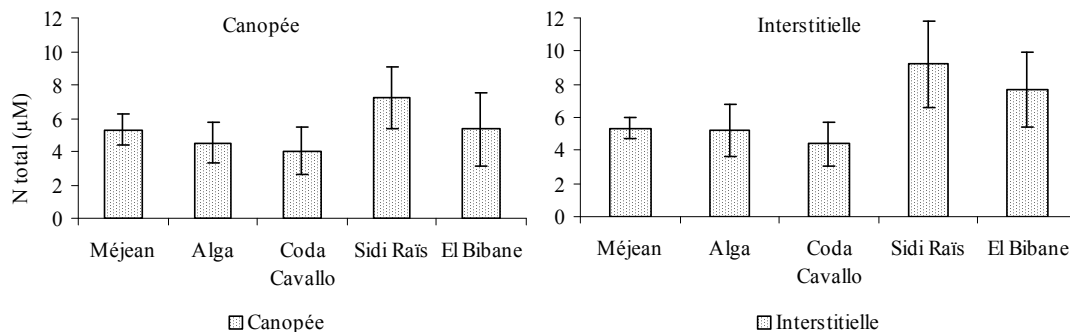


Figure 17 : Concentrations moyennes annuelles en azote total de l'eau interstitielle et de l'eau de canopée, pour les différents sites d'étude.

## 2. PARAMETRES BIOTIQUES

### 2.1. Densité des herbiers

La densité des herbiers varie significativement selon le site d'étude ( $p < 0.001$ , Anova ; Figure 18). Le maximum est observé à El Bibane ( $821.3 \text{ fx.m}^{-2}$ ) et le minimum est observé à Sidi Raïs ( $547.3 \text{ fx.m}^{-2}$ ).

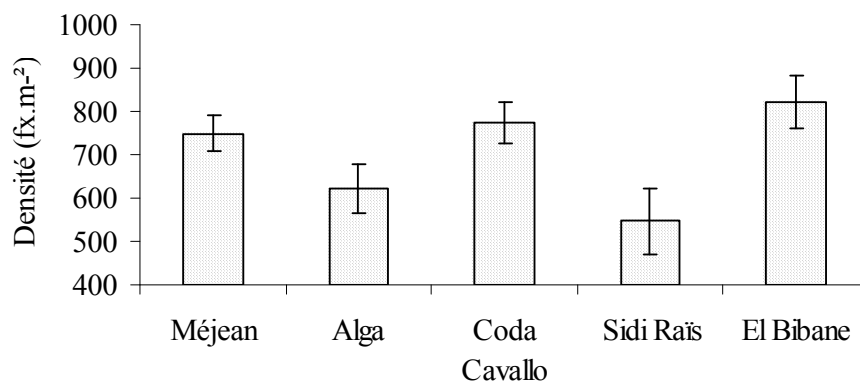


Figure 18 : Densité de l'herbier pour les différents sites d'étude.

## 2.2. Phénologie

### 2.2.1. Nombre de feuilles par faisceaux

Les nombres moyens de feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis ; Figure 19). Le nombre moyen maximum de feuilles adultes est observé à Alga (5.1 en août), et à El Bibane (3.7 en janvier) pour les feuilles intermédiaires. Le nombre moyen minimum est observé à Sidi Raïs (2.4 en février) pour les feuilles adultes, et à Alga (0.7 en juillet) pour les feuilles intermédiaires.

Le nombre moyen annuel de feuilles adultes est significativement supérieur à celui des feuilles intermédiaires, quelque soit le site considéré ( $p < 0.001$ , Anova ; Figure 20). Les nombres moyens des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives entre certains sites ( $p < 0.001$ , Anova ; Tableau 1). La valeur maximum annuelle est observée à Alga (3.9) pour les adultes, et à El Bibane (2.6) pour les intermédiaires. La valeur minimum annuelle est observée à Méjean (2.9) pour les adultes, et à Sidi Raïs (2.1) pour les intermédiaires.

Tableau 1 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD), pour les nombres de feuilles intermédiaires (en gris) et de feuilles adultes (en blanc).

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		M<A	M<CC	M<SR	M<EB
Alga (A)	-		-	A>SR	A>EB
Coda Cavallo (CC)	CC<M	-		CC>SR	-
Sidi Raïs (SR)	SR<M	-	-		SR<EB
El Bibane (EB)	-	-	EB>CC	EB>SR	

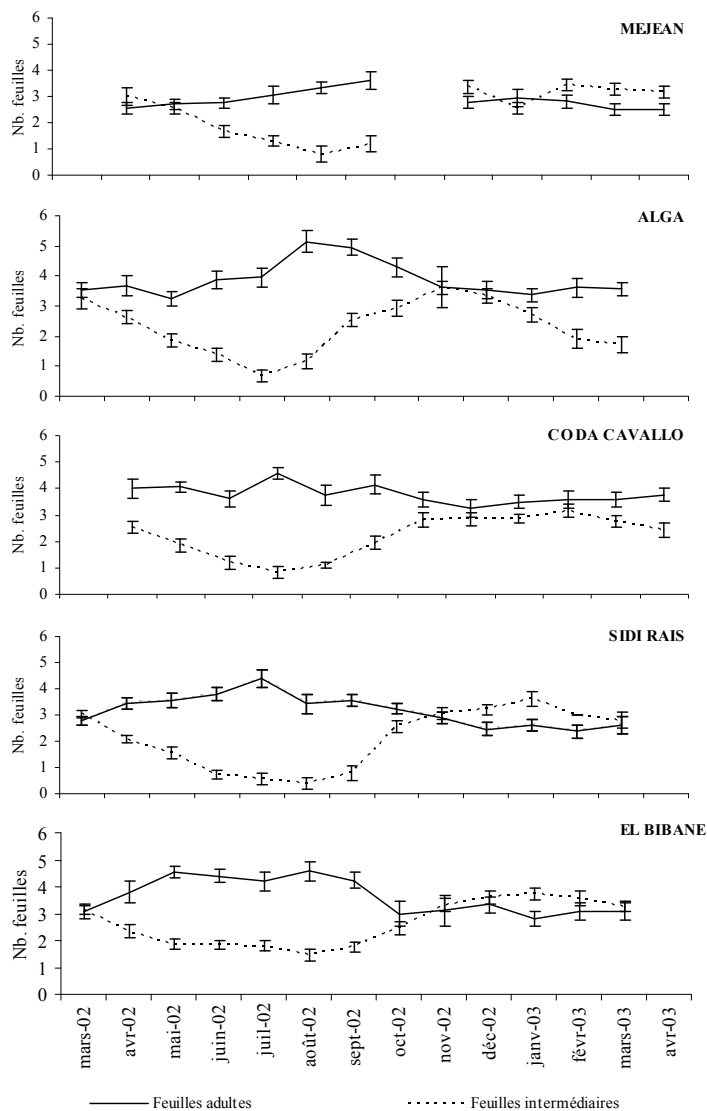


Figure 19 : Evolution du nombre moyen mensuel de feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

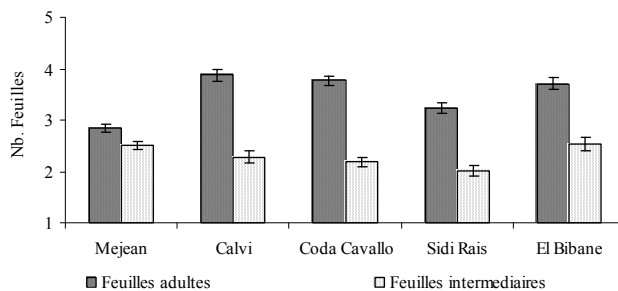


Figure 20 : Nombre moyen annuel de feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

2.2.2. Longueur des feuilles

Les longueurs moyennes des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.001$ , Kruskal-Wallis ; Figure 21). La longueur moyenne maximale pour les feuilles adultes est observée à Sidi Raïs (650.1 mm en juin). La longueur moyenne minimale est observée à Méjean (115.7 mm en janvier). Les longueurs moyennes maximales et minimales pour les feuilles intermédiaires sont observées à Sidi Raïs (respectivement 624.2 mm en mai et 63.9 mm en juillet).

Les longueurs moyennes annuelles varient sur chacun des sites et en fonction du type de feuilles (Figure 22). Les longueurs moyennes des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives entre certains sites ( $p < 0.001$ , Anova ; Tableau 2). Les feuilles adultes sont significativement plus longues que les feuilles intermédiaires ( $p < 0.001$ , Anova), à l'exception du site de Méjean où elles sont de tailles comparables.

La longueur moyenne annuelle maximale des feuilles adultes et intermédiaires est observée à Sidi Raïs (respectivement 436.4 mm et 316.7 mm). La longueur moyenne annuelle minimale des feuilles adultes est observée à Méjean (217.1 mm), et à Coda Cavallo (183.8 mm) pour les intermédiaires.

Tableau 2 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD), pour les longueurs des feuilles intermédiaires (en gris) et des feuilles adultes (en blanc).

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		M<A	M<CC	M<SR	M<EB
Alga (A)	A>M		A>CC	A<SR	A<EB
Coda Cavallo (CC)	-	CC<A		CC<SR	CC<EB
Sidi Raïs (SR)	SR>M	SR>A	SR>CC		-
El Bibane (EB)	EB>M	-	EB>CC	EB<SR	

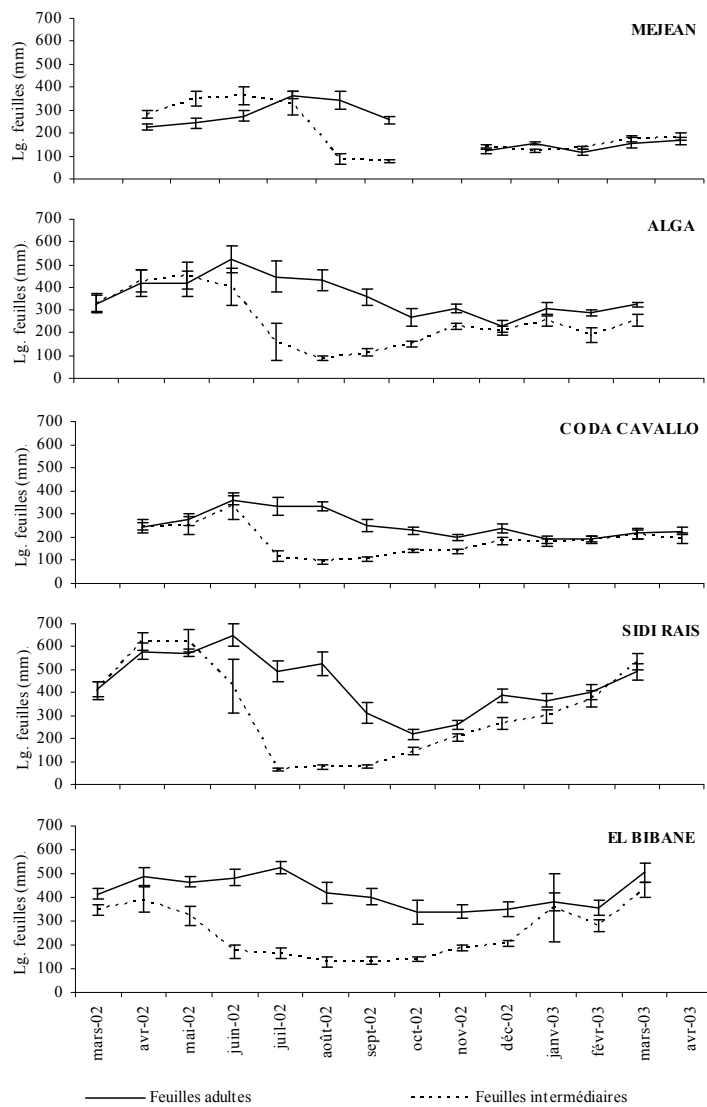


Figure 21 : Evolution des longueurs moyennes mensuelles des feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

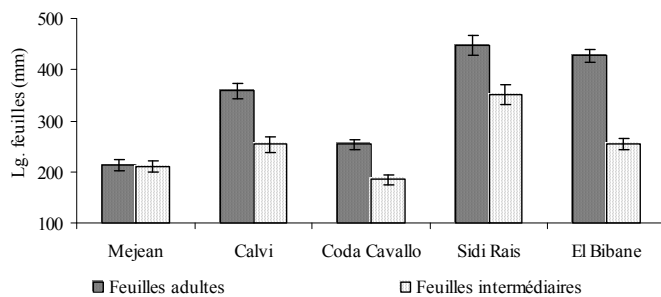


Figure 22 : Longueurs moyennes annuelles des feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

2.2.3. Largeur des feuilles

Les largeurs moyennes des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis ; Figure 23). La largeur moyenne maximale des feuilles adultes et intermédiaires est observée à Méjean (respectivement 11.6 et 10.9 mm en février). La largeur moyenne minimale des feuilles adultes et intermédiaires est observée à Coda Cavallo (respectivement 8.4 et 7.9 mm en août).

Les largeurs moyennes annuelles varient en fonction des sites et du type de feuille considéré (Figure 24). Les largeurs moyennes des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives entre certains sites ( $p < 0.001$ , Anova ; Tableau 3). Les feuilles adultes sont significativement plus longues que les feuilles intermédiaires ( $p < 0.001$ , Anova). Les largeurs moyennes annuelles maximales des feuilles adultes et intermédiaires sont observées au niveau de Méjean (respectivement 10.8 et 10.1 mm), les minimales sont observées au niveau Coda Cavallo (respectivement 8.9 et 8.5 mm).

Tableau 3 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD), pour les largeurs des feuilles intermédiaires (en gris) et des feuilles adultes (en blanc).

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		M>A	M>CC	M>SR	M>EB
Alga (A)	A<M		A>CC	A<SR	-
Coda Cavallo (CC)	CC<M	CC<A		CC<SR	-
Sidi Raïs (SR)	SR<M	SR>A	SR>CC		SR>EB
El Bibane (EB)	EB<M	-	-	EB<SR	



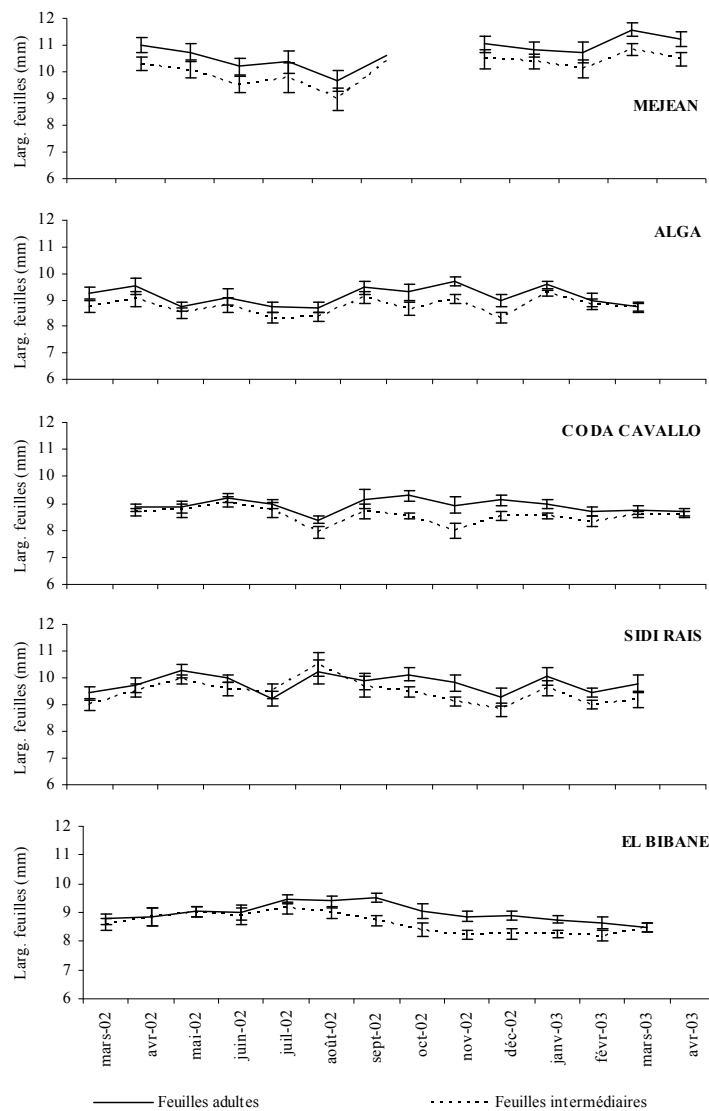


Figure 23 : Evolution des largeurs moyennes mensuelles des feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

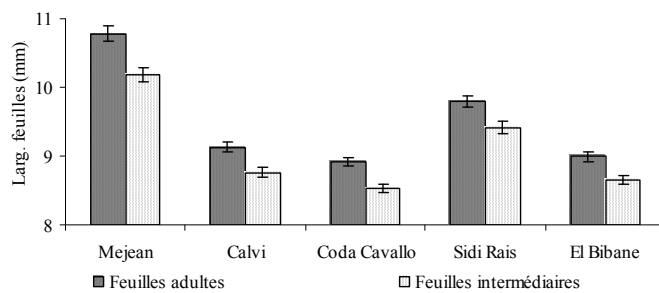


Figure 24 : Largeurs moyennes annuelles des feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

2.2.4. Surface foliaire

Les surfaces foliaires moyennes des feuilles adultes et intermédiaires, par faisceaux, présentent des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis ; Figure 25). Les valeurs maximales, pour les feuilles adultes et intermédiaires, sont observées à Sidi Raïs (respectivement 246.2 en juin et 139.1  $\text{cm}^2$  en mars), et les valeurs minimales, respectivement, à Méjean (37.5  $\text{cm}^2$  en novembre) et à Sidi Raïs (6.1  $\text{cm}^2$  en juillet).

La surface foliaire moyenne annuelle des feuilles adultes est significativement supérieure à celle des feuilles intermédiaires, quelque soit le site considéré ( $p < 0.001$ , Anova ; Figure 26). Les surfaces foliaires moyennes des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives entre certains sites ( $p < 0.001$ , Anova ; Tableau 4). Les surfaces foliaires moyennes annuelles maximales, des feuilles adultes et intermédiaires, sont observées à Sidi Raïs (respectivement 138.8 et 69.6  $\text{cm}^2$ ), et les minimales, respectivement, à Méjean (138.8  $\text{cm}^2$ ) et à Coda Cavallo (69.6  $\text{cm}^2$ ).

Tableau 4 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD), pour les surfaces foliaires des feuilles intermédiaires (en gris) et des feuilles adultes (en blanc).

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		M<A	M<CC	M<SR	M<EB
Alga (A)	-		A>CC	A<SR	A<EB
Coda Cavallo (CC)	CC<M	CC<A		CC<SR	CC<EB
Sidi Raïs (SR)	SR>M	SR>A	SR>CC		-
El Bibane (EB)	-	-	EB>CC	EB<SR	

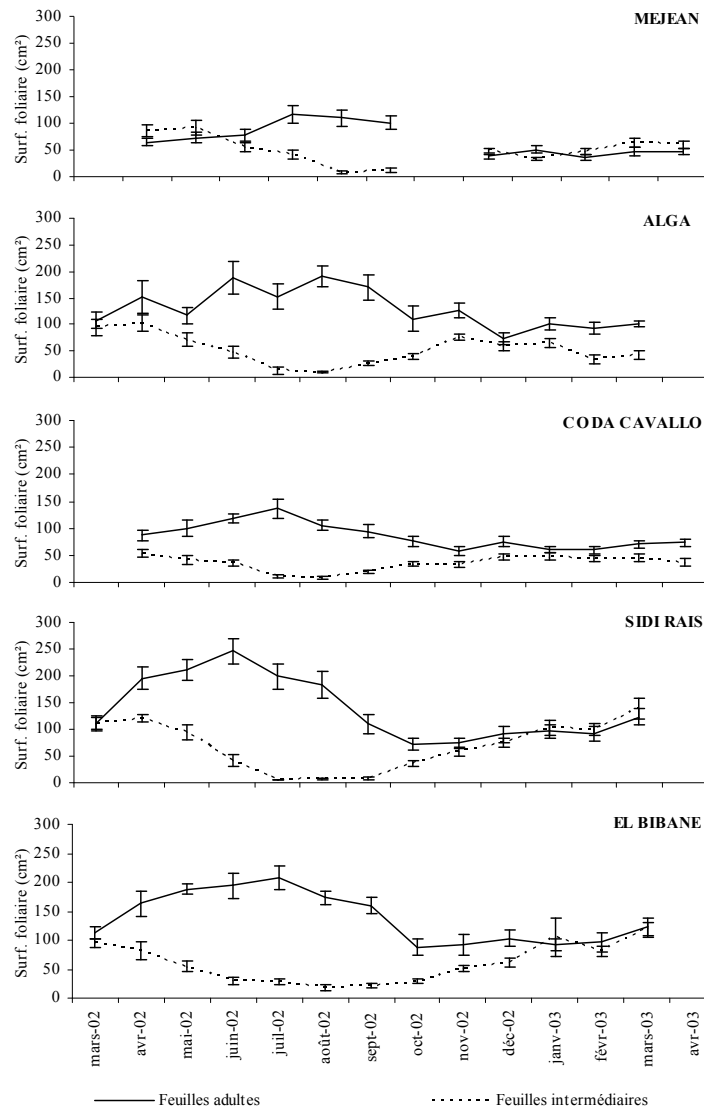


Figure 25 : Evolution des surfaces foliaires moyennes mensuelles des feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

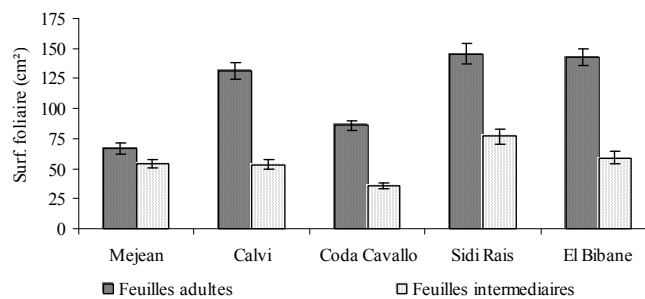


Figure 26 : Surfaces foliaires moyennes annuelles des feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

2.2.5. Longueur des bases

Les longueurs moyennes des bases présentent des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis ; Figure 27). La valeur maximale est observée à Sidi Raïs (45.1 mm en février). La valeur minimale est observée à Coda Cavallo (24.5 mm en novembre).

Les longueurs moyennes des bases présentent des différences significatives entre certains sites ( $p < 0.001$ , Anova, Tableau 5). La longueur moyenne annuelle maximale des bases est observée à Sidi Raïs (39.5 mm ; Figure 28). La longueur moyenne annuelle minimale des bases est observée à Coda Cavallo (26.8 mm).

Tableau 5 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD), pour les longueurs des bases.

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		M<A	-	M<SR	M<EB
Alga (A)			A>CC	A<SR	-
Coda Cavallo (CC)				CC<SR	CC<EB
Sidi Raïs (SR)					SR>EB
El Bibane (EB)					

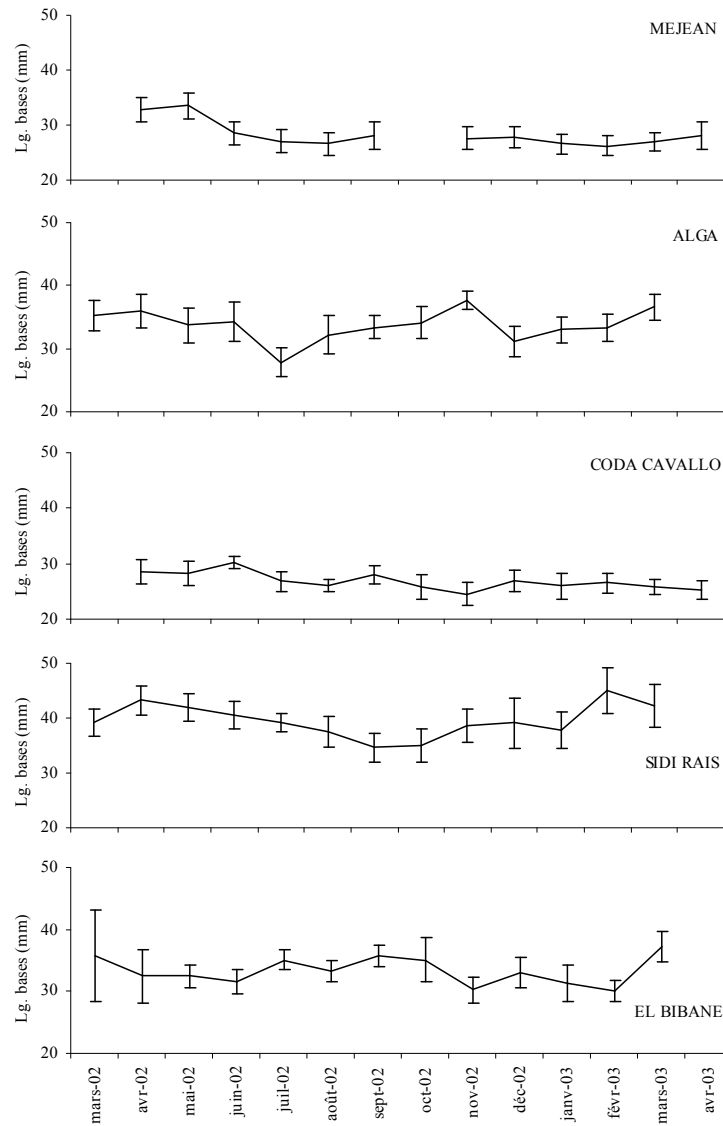


Figure 27 : Evolution de la longueur moyenne des bases pour les différents sites d'étude.

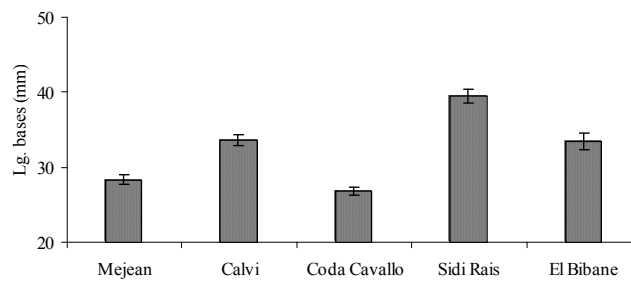


Figure 28 : Longueur moyenne annuelle des bases pour les différents sites d'étude.

2.2.6. Indice épiphytique

L'indice épiphytique présente des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis ; Figure 29). La valeur maximale pour l'indice épiphytique est observée à El Bibane ( $1.7 \text{ mg.cm}^{-2}$  en octobre). La valeur minimale est de  $0.1 \text{ mg.cm}^{-2}$ , elle est observée à Alga, Coda Cavallo et Sidi Raïs entre mars 2002 et mars 2003.

L'indice épiphytique moyen annuel présente des différences significatives en fonction des sites ( $p < 0.001$ , Anova ; Figure ; Tableau 6). L'indice épiphytique moyen annuel maximal est observé à El Bibane ( $0.8 \text{ mg.cm}^{-2}$ ) et le minimal, à Coda Cavallo ( $0.4 \text{ mg.cm}^{-2}$  ; Figure 30).

Tableau 6 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD), pour les indices épiphytiques.

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		M>A	M>CC	M>SR	-
Alga (A)			A>CC	-	A<EB
Coda Cavallo (CC)				CC<SR	CC<EB
Sidi Raïs (SR)					SR<EB
El Bibane (EB)					

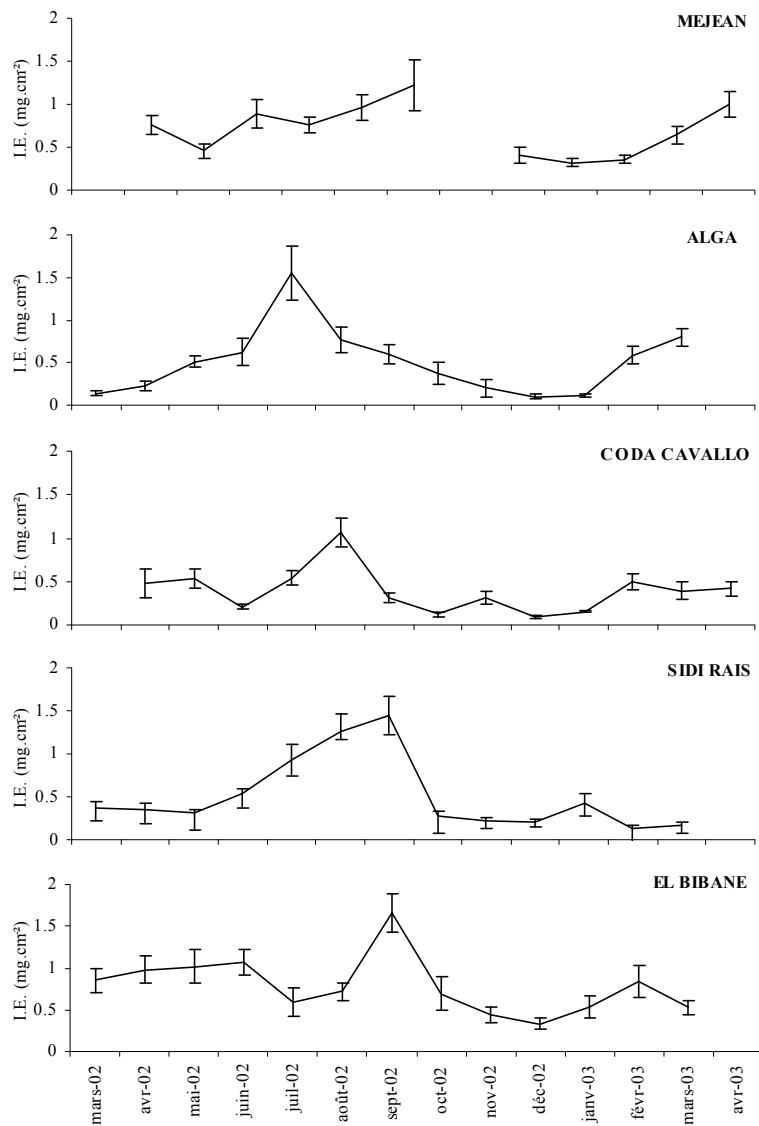


Figure 29: Evolution de l'indice épiphytique pour les différents sites d'étude.

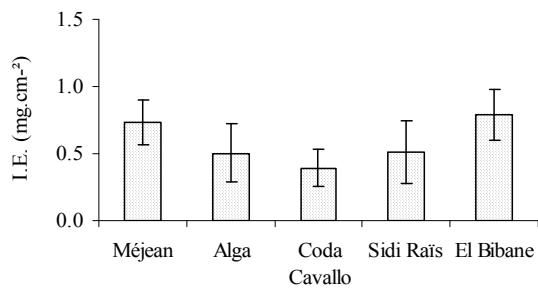


Figure 30 : Indice épiphytique moyen annuel pour les différents sites d'étude.

2.2.7. Indice épiphytique des feuilles de rang 1

L'indice épiphytique des feuilles de rang 1 présente des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis ; Figure 31). La valeur maximale est observée à El Bibane ( $3.9 \text{ mg.cm}^{-2}$  en juin), la minimale est observée à Coda Cavallo ( $0.2 \text{ mg.cm}^{-2}$  en décembre).

L'indice épiphytique moyen annuel des feuilles de rang 1 présente des différences significatives en fonction des sites ( $p < 0.001$ , Anova ; Figure 32 ; Tableau 7). L'indice épiphytique moyen annuel maximal des feuilles de rang 1 est observé à El Bibane ( $2.1 \text{ mg.cm}^{-2}$ ) et le minimal est observé Alga et Sidi Raïs ( $0.9 \text{ mg.cm}^{-2}$ ).

Tableau 7 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD), pour les indices épiphytiques des feuilles de rang 1.

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		M>A	M>CC	M>SR	M<EB
Alga (A)			-	-	A<EB
Coda Cavallo (CC)				-	CC<EB
Sidi Raïs (SR)					SR<EB
El Bibane (EB)					



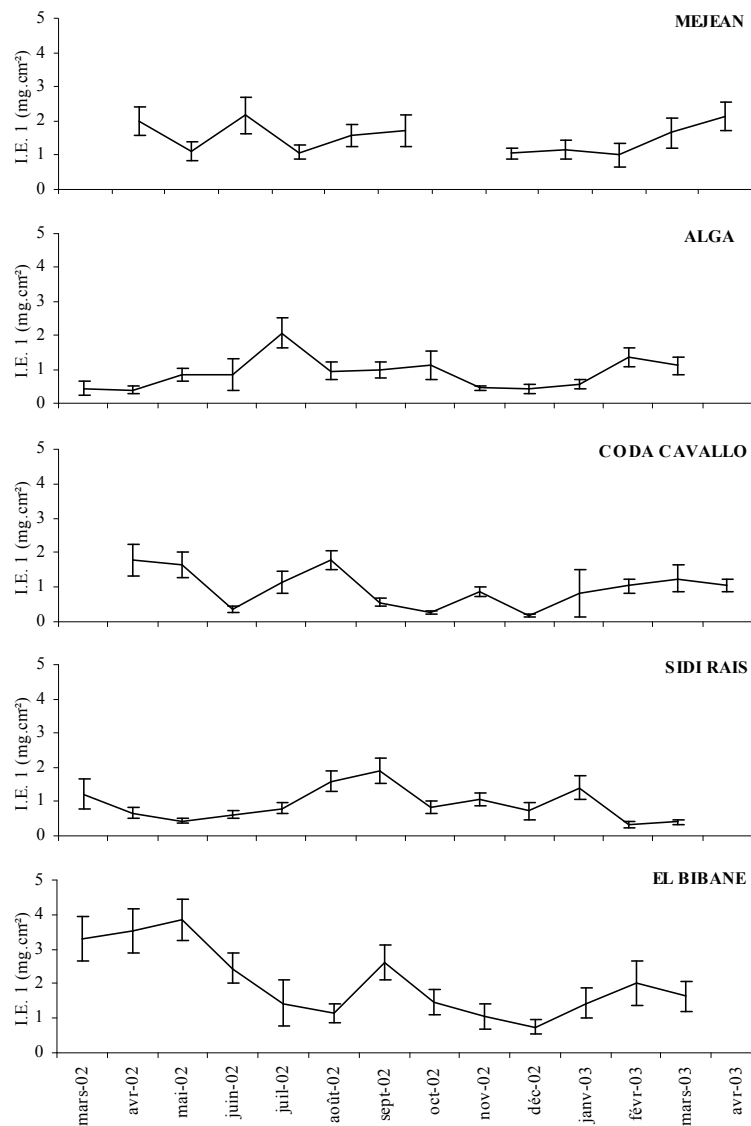


Figure 31 : Evolution de l'indice épiphytique des feuilles de rang 1 pour les différents sites d'étude.

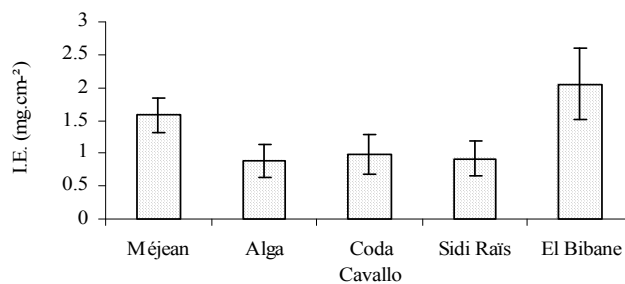


Figure 32 : Indice épiphytique moyen annuel des feuilles de rang 1 pour les différents sites d'étude.

2.2.8. Coefficient A

Le coefficient A des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis ; Figure 33). Les valeurs maximales, pour les feuilles adultes et intermédiaires, sont observées à Méjean (respectivement 100 % en avril 2002, mai, juillet, novembre, janvier, février, avril 2003 et 78 % en mai). La valeur minimale pour les feuilles adultes est observée à Sidi Raïs (6 % en novembre). La valeur minimale pour les feuilles intermédiaires est de 0 %, elle est observée au moins une fois sur chaque site entre juin et mars.

Le coefficient A moyen annuel pour les feuilles adultes est significativement supérieur à celui des feuilles intermédiaires quelque soit le site considéré ( $p < 0.001$ , Anova ; Figure 34). Les coefficients A moyens des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives entre certains sites ( $p < 0.001$ , Anova ; Tableau 8). Les coefficients A moyens annuels maximaux, des feuilles adultes et intermédiaires, sont observés à Méjean (respectivement 95 % et 49 %) et les minimaux, respectivement à Alga (44 %) et à Coda Cavallo (2 %).

Tableau 8 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD), pour les coefficients A des feuilles intermédiaires (en gris) et des feuilles adultes (en blanc).

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		M>A	M>CC	M>SR	M>EB
Alga (A)	A<M		-	A<SR	A<EB
Coda Cavallo (CC)	CC<M	-		-	-
Sidi Raïs (SR)	SR<M	-	-		-
El Bibane (EB)	EB<M	EB>A	EB>CC	EB>SR	

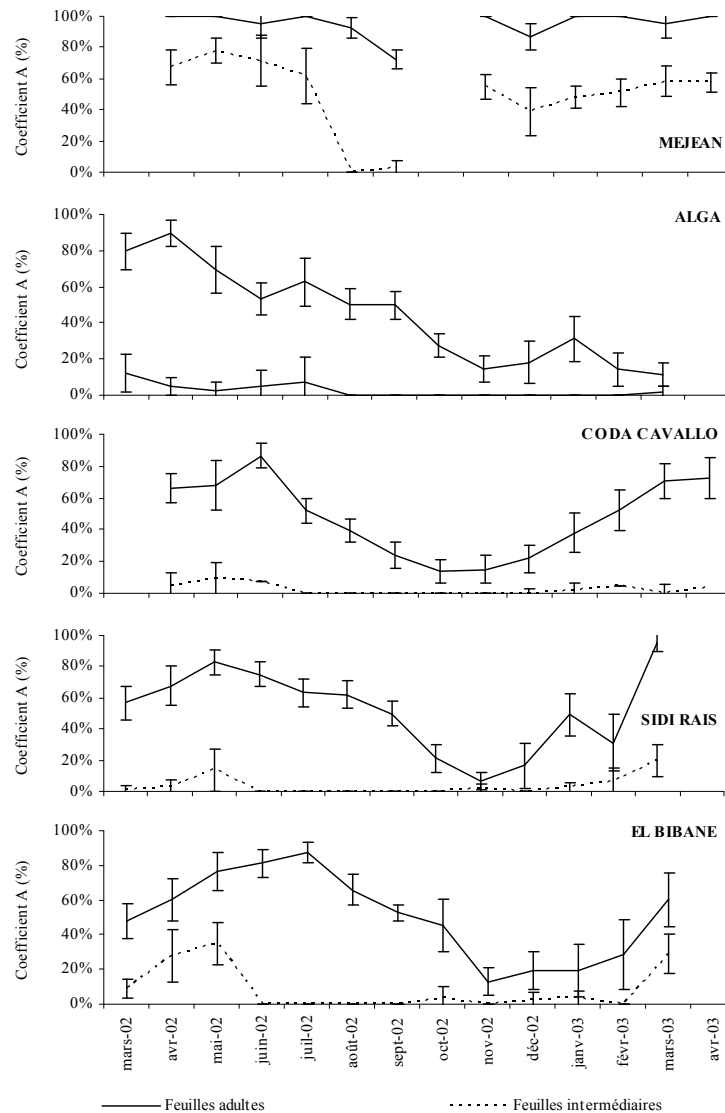


Figure 33 : Evolution du coefficient A moyen mensuel de feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

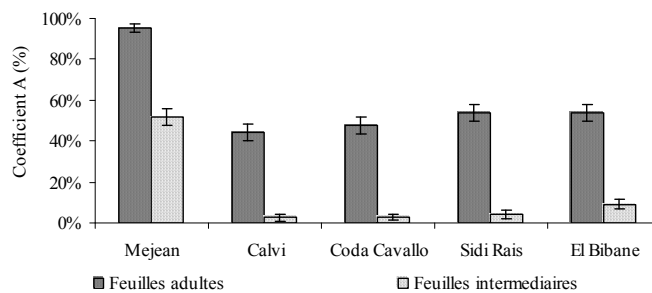


Figure 34 : Coefficient A moyen annuel des feuilles adultes et intermédiaires pour les différents sites d'étude.

2.2.9. Concentration en azote des tissus foliaires

Les concentrations en azote des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives en fonction de la saison sur chaque site ( $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis ; Figure 35). On observe une concentration maximale, pour les feuilles adultes et intermédiaires, en février à El Bibane (respectivement 2.94 % et 3.33 %). La concentration minimale en azote des feuilles adultes est observée en juin et en août à Coda Cavallo (1.67 %), et la concentration minimale en azote des feuilles intermédiaires est observée en août sur ce même site (1.97 %)

Les concentrations en azotes diminuent avec l'âge des tissus (limbes et bases) et ceci quelque soit le site considéré (Figure 36). Les concentrations des feuilles adultes et intermédiaires présentent des différences significatives selon les sites ( $p < 0.001$ , Kruskal-Wallis ; Tableau 9).

Concernant les premières adultes, la concentration en azote est significativement supérieure à El Bibane par rapport à Alga et Coda Cavallo ( $p < 0.01$  ; Kruskal-Wallis ; Figure 36). Les concentrations en azote des bases des premières feuilles adultes présentent une différence significative entre Coda Cavallo et El Bibane. Les concentrations en azote sont inférieures à Coda Cavallo ( $p < 0.01$  ; Kruskal-Wallis).

Tableau 9 : Résultat du test post-hoc (Student-Newman-Keuls), pour les concentrations en azote des feuilles intermédiaires (en gris) et des feuilles adultes (en blanc).

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		-	M>CC	-	-
Alga (A)	-		-	-	A<EB
Coda Cavallo (CC)	CC<M	CC<A		-	CC<EB
Sidi Raïs (SR)	-	-	SR>CC		SR<EB
El Bibane (EB)	-	EB<A	EB>CC	-	

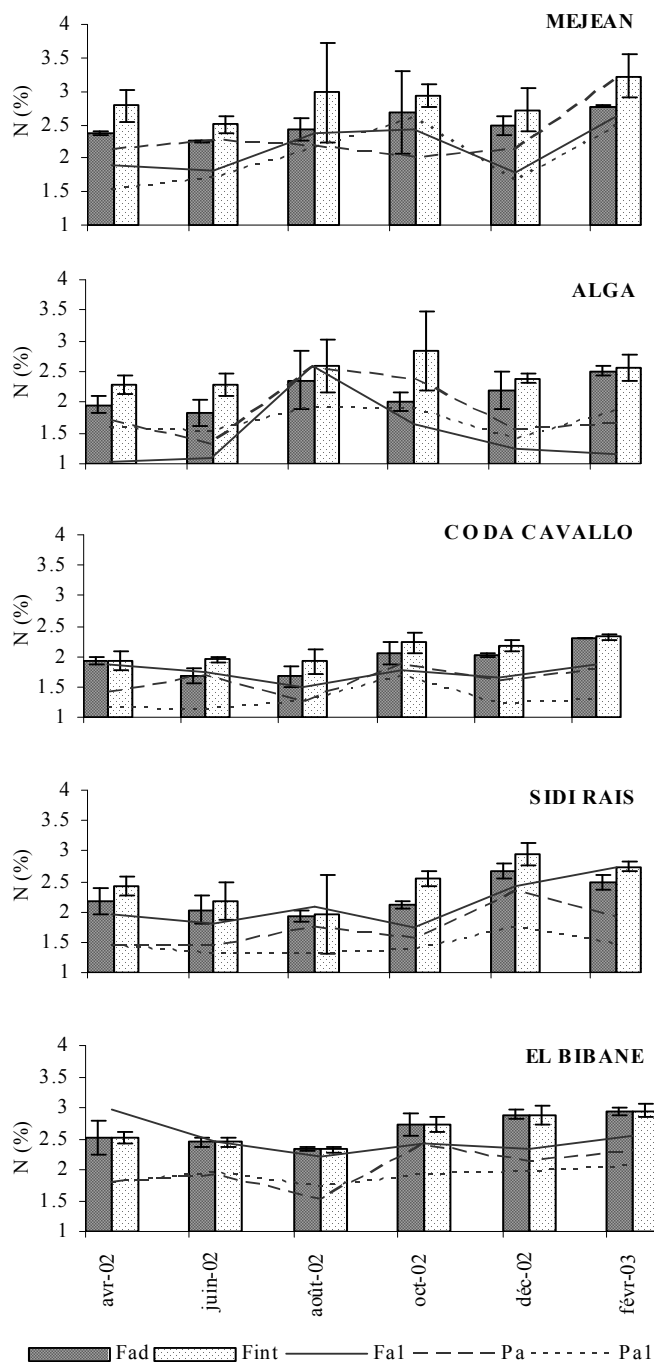


Figure 35 : Evolution des concentrations en azote des tissus des feuilles pour les différents sites d'étude (Fad : feuilles adultes ; Fint : feuilles intermediaires ; Fa1 : feuilles adultes de rang 1 ; Pa : bases ; Pa1 : bases de rang 1).

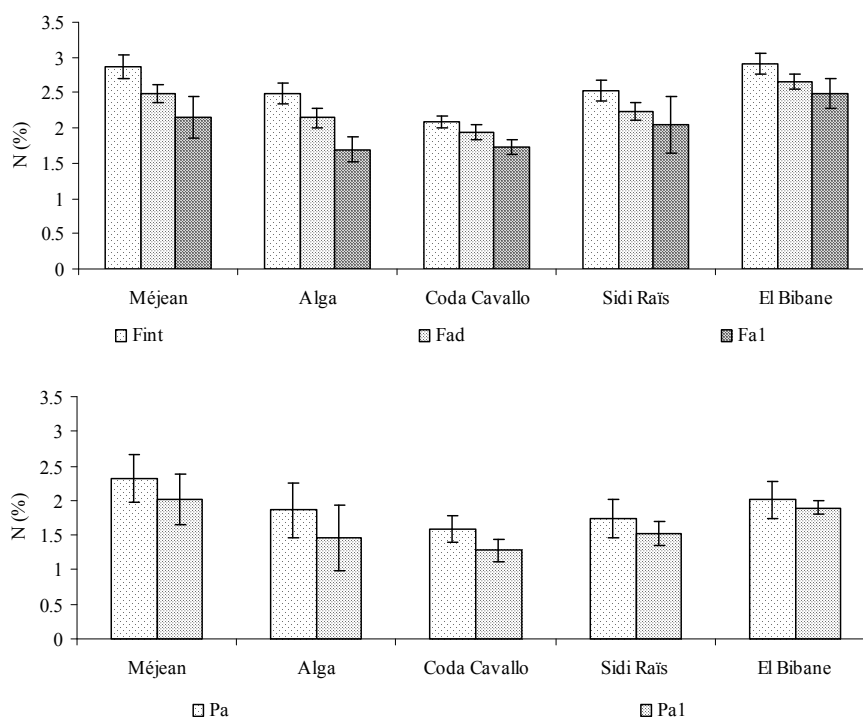


Figure 36 : Concentrations moyennes annuelles en azote des tissus des feuilles pour les différents sites d'étude.

### 2.2.10. Concentration en azote des épiphytes

Les concentrations moyennes en azotes, des épiphytes récoltés sur la première feuille adulte\* et ceux récoltés sur l'ensemble du faisceau♦, présentent peu de différences significatives selon la période, pour chaque site ( $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis ; Figure 37). Les concentrations maximales en azote des épiphytes « Fa1 » et « Tot » sont observées respectivement à Coda Cavallo (4.10 % en juin) et à Alga (5.50 % en avril). Les concentrations minimales en azote des épiphytes « Fa1 » et « Tot » sont observées respectivement à Coda Cavallo (1.27 % en août) et à El Bibane (1.42 % en octobre).

Les concentrations annuelles en azote des épiphytes « Fa1 » et « Tot », présentent des différences significatives selon les sites ( $p < 0.01$  et  $p < 0.001$ , Kruskal-Wallis ; Tableau

\* Les épiphytes récoltés sur la feuille adulte de rang 1 sont nommés épiphytes « Fa1 »  
 ♦ Les épiphytes récoltés sur l'ensemble du faisceau sont nommés épiphytes « Tot »

10 ; Figure 38). Les concentrations moyennes annuelles maximales en azote des épiphytes « Fa1 » et « Tot » sont observées à Coda Cavallo (respectivement 2.78 % et 3.58 %). Les concentrations minimales sont observées à El Bibane (respectivement 1.88 % et 2.15 %).

Les quantités annuelles moyennes d'azote par unité de surface, stockées au niveau des épiphytes « Tot », diminuent en suivant le positionnement géographique pour les sites en mer ouverte (Figure 39). Toutefois, il n'existe pas de différences significatives entre les sites.

Tableau 10 : Résultat du test post-hoc (Student-Newman-Keuls), pour les concentrations en azote des épiphytes « Fa1 » (en gris) et des épiphytes « Tot » (en blanc).

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		-	-	-	-
Alga (A)	-		-	-	A>EB
Coda Cavallo (CC)	-			CC>SR	CC>EB
Sidi Raïs (SR)	-	-	-		-
El Bibane (EB)	-	EB>A	EB>CC	-	

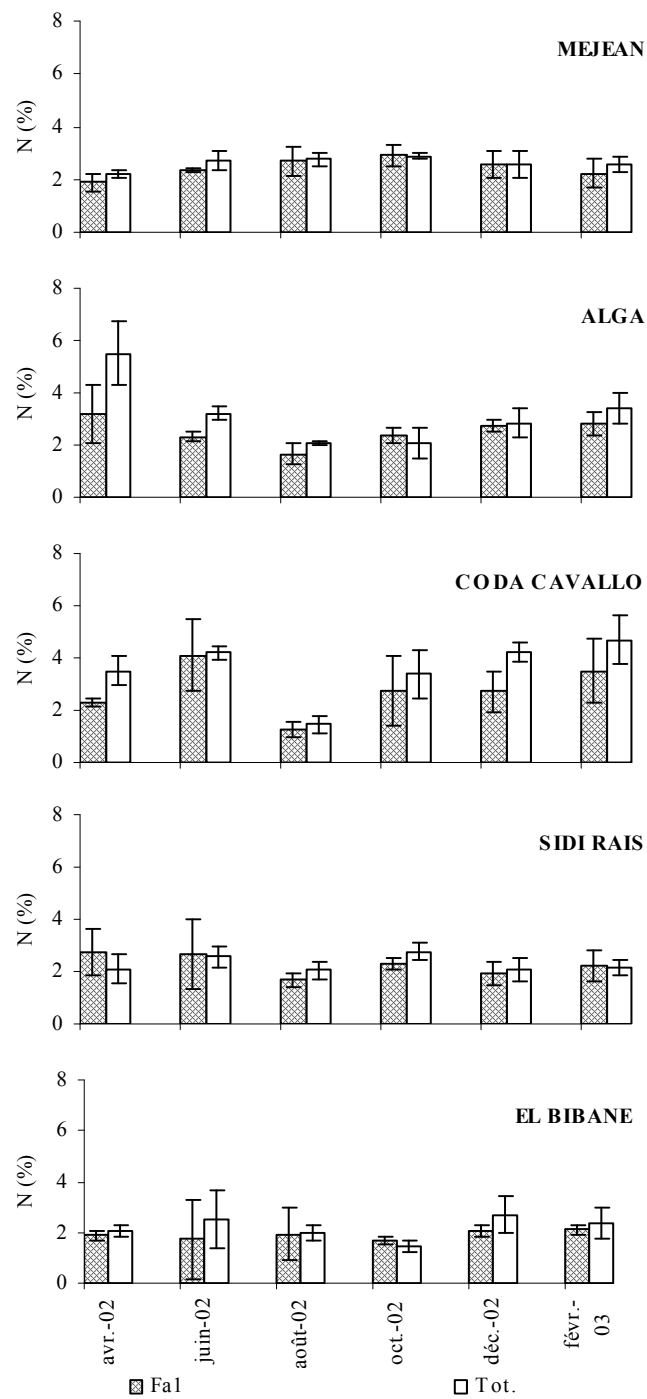


Figure 37 : Evolution des concentrations en azote des épiphytes pour les différents sites d'étude.



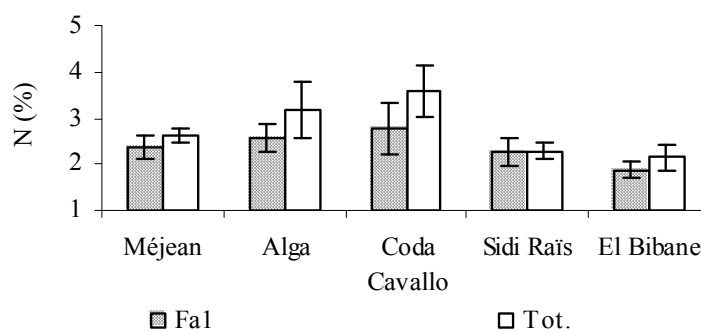


Figure 38 : Concentrations moyennes annuelles en azote des épiphytes pour les différents sites d'étude (Fad : feuilles adultes ; Fint : feuilles intermédiaires ; Fa1 : feuilles adultes de rang 1 ; Pa : bases ; Pa1 : bases de rang 1).

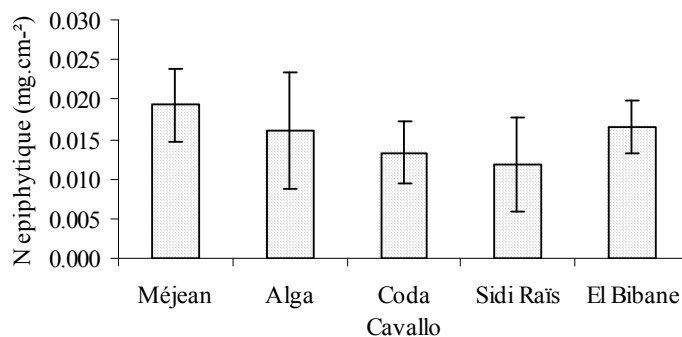


Figure 39 : Quantité d'azote par unité de surface piégée au niveau des épiphytes « Tot » pour les différents sites d'étude.

### 2.2.11. Concentration en carbone des tissus foliaires

Les concentrations en carbone des feuilles adultes et intermédiaires présentent peu de différences significatives en fonction de la saison, sur chaque site ( $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis ;  $p < 0.001$ , Anova ; Figure 40). Les concentrations maximales et minimales en carbone des feuilles adultes sont observées à Alga (respectivement 44.08 % en août et 27.70 % en octobre). Les concentrations moyennes annuelles en carbone sont similaires entre les tissus et entre les différents sites (Figure 38). Seule la concentration en carbone des bases adultes est significativement supérieure à Alga par rapport à El Bibane ( $p < 0.001$ , Kruskal-Wallis).

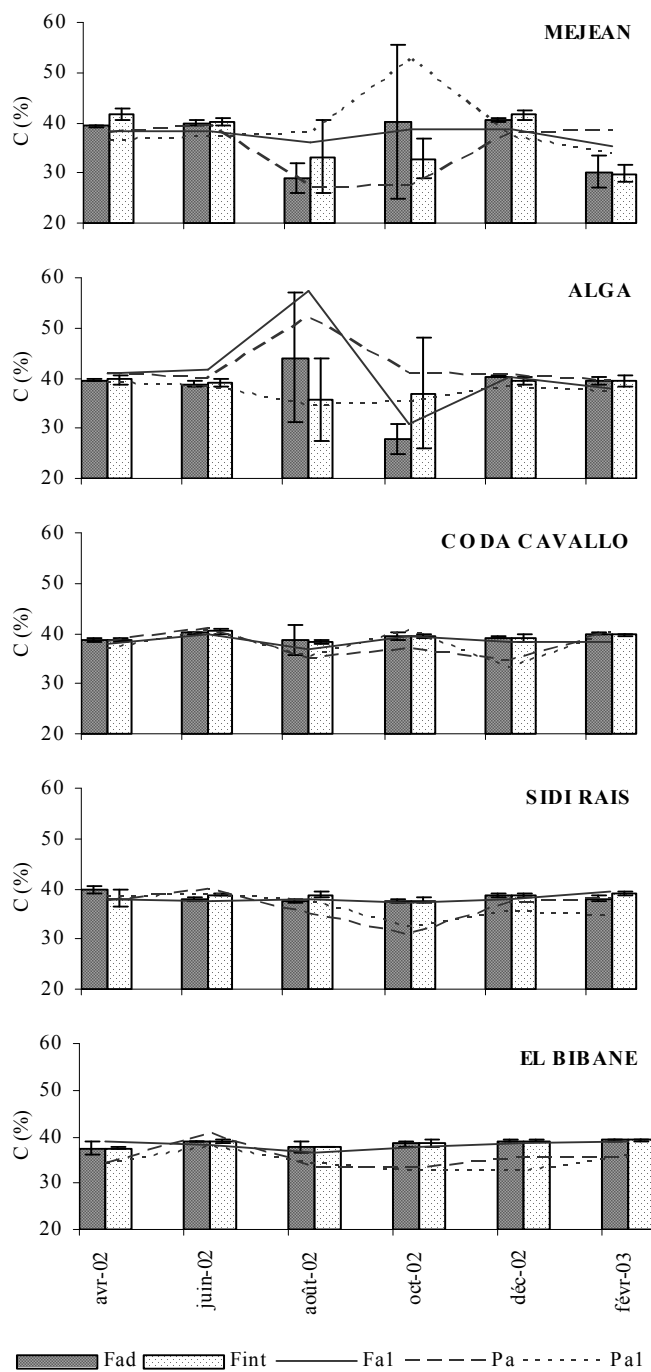


Figure 40 : Evolution des concentrations en carbone des tissus des feuilles pour les différents sites d'étude (Fad : feuilles adultes ; Fint : feuilles intermediaires ; Fa1 : feuilles adultes de rang 1 ; Pa : bases ; Pa1 : bases de rang 1).

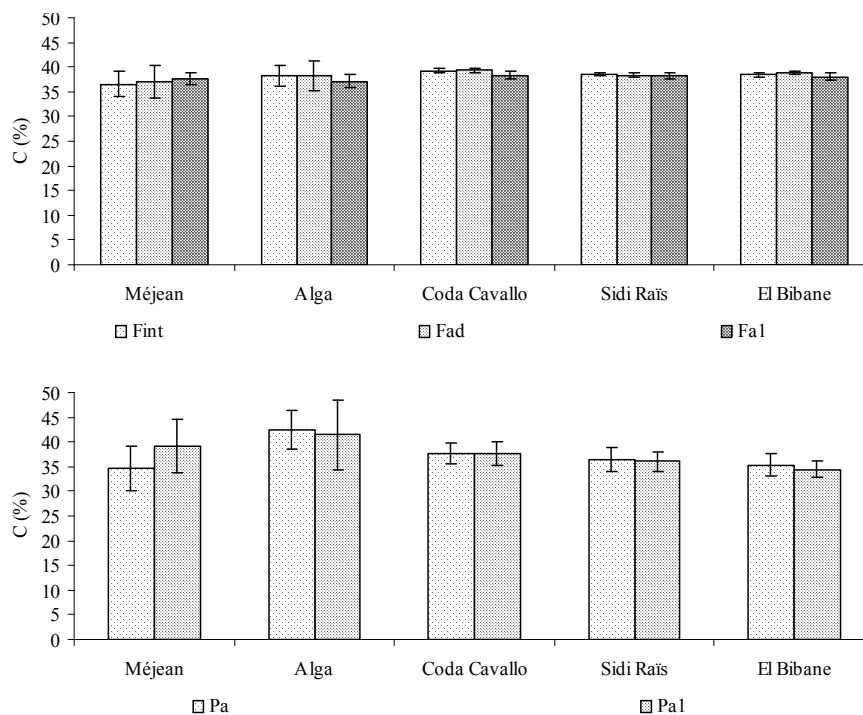


Figure 41 : Concentrations moyennes annuelles en carbone des tissus des feuilles pour les différents sites d'étude (Fad : feuilles adultes ; Fint : feuilles intermediaires ; Fa1 : feuilles adultes de rang 1 ; Pa : bases ; Pa1 : bases de rang 1).

### 2.2.12. Concentration en carbone des épiphytes

Les concentrations en carbone des épiphytes « Fa1 » et « Tot » présentent peu de différences significatives selon la période, sur chaque site ( $p < 0.05$ , Kruskal-Wallis ; Figure 42). Les concentrations maximales en carbone, pour les épiphytes « Fa1 » et « Tot », sont observées en avril, respectivement à Sidi Raïs (41.18 %) et à Alga (36.03 %) ; les concentrations minimales sont observées respectivement à Coda Cavallo (17.52 % en août) et à El Bibane (14.90 % en octobre).

Les concentrations annuelles en carbone des épiphytes « Fa1 » et « Tot », présentent des différences significatives selon les sites ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis ; Tableau 11). Les concentrations moyennes annuelles maximales en carbone, pour les épiphytes « Fa1 » et « Tot », sont observées respectivement à Sidi Raïs (35.06 %) et à Alga (32.87 % ; Figure 43). Les minimales sont observées à Coda Cavallo (respectivement 21.55 % et 24.63 %).

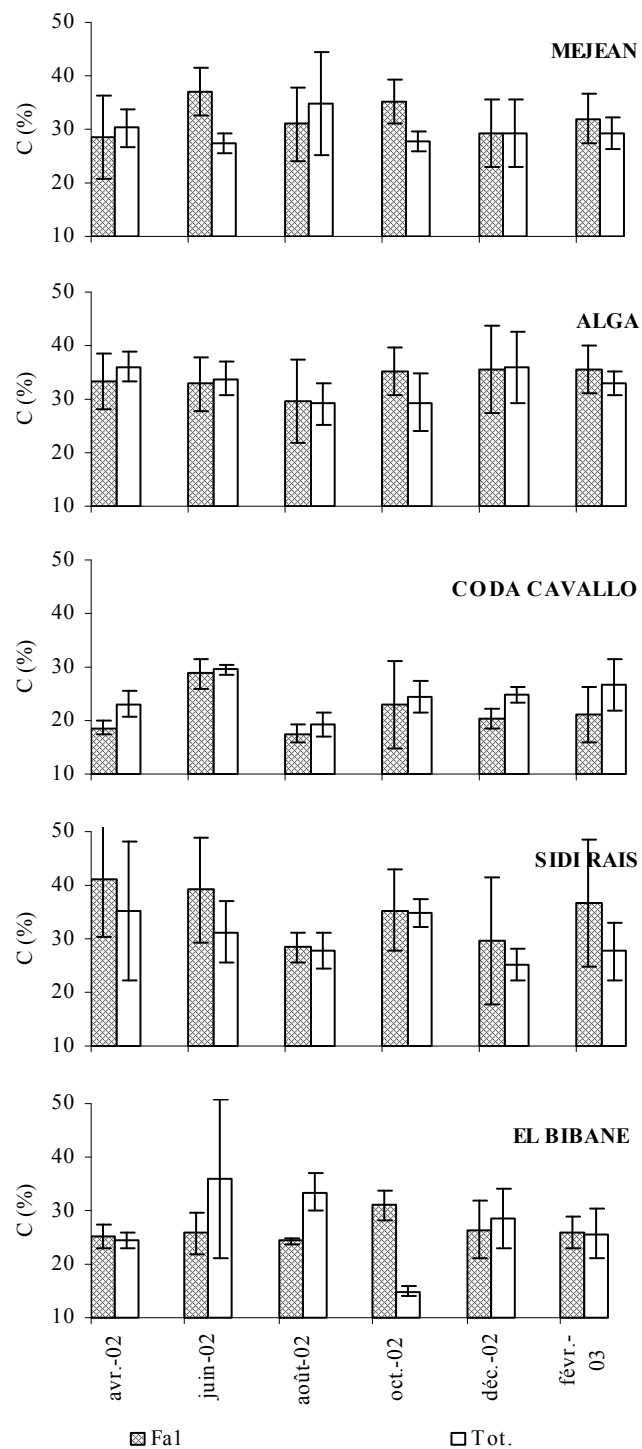


Figure 42 : Evolution des concentrations en carbone des épiphytes pour les différents sites d'étude.

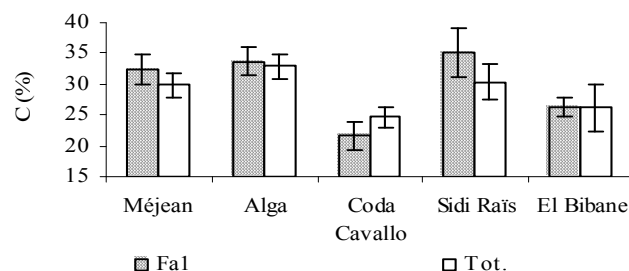


Figure 43 : Concentrations moyennes annuelles en carbone des épiphytes pour les différents sites d'étude.

Tableau 11 : Résultat du test post-hoc (Tukey HSD ; Student-Newman-Keuls), pour les concentrations en carbone des épiphytes « Fa1 » (en gris) et des épiphytes « Tot » (en blanc).

	Méjean (M)	Alga (A)	Coda Cavallo (CC)	Sidi Raïs (SR)	El Bibane (EB)
Méjean (M)		-	M>CC	-	-
Alga (A)	-		A>CC	-	A>EB
Coda Cavallo (CC)	CC<M	CC<A		CC<SR	-
Sidi Raïs (SR)	-	-	SR>CC		-
El Bibane (EB)	EB<M	EB<A	EB>BB	EB<SR	

### 2.3. Lépidochronologie

#### 2.3.1. Rythme de chute des feuilles

Le rythme de chute des feuilles est variable selon les sites et la période d'étude (Figure 44). Il existe des différences significatives entre les rythmes de chute des 5 sites ( $p < 0.05$  ; test de comparaison de pentes). Le rythme de chute observé sur le site de Coda Cavallo est significativement supérieur à ceux observés sur les sites de Méjean et de Sidi Raïs (respectivement  $p < 0.01$  et  $p < 0.1$ , test de comparaison de pente). Le rythme de chute observé sur le site de Méjean est significativement inférieur à ceux observés sur les sites d'Alga, Sidi Raïs et El Bibane ( $p < 0.05$  ; test de comparaison de pente).

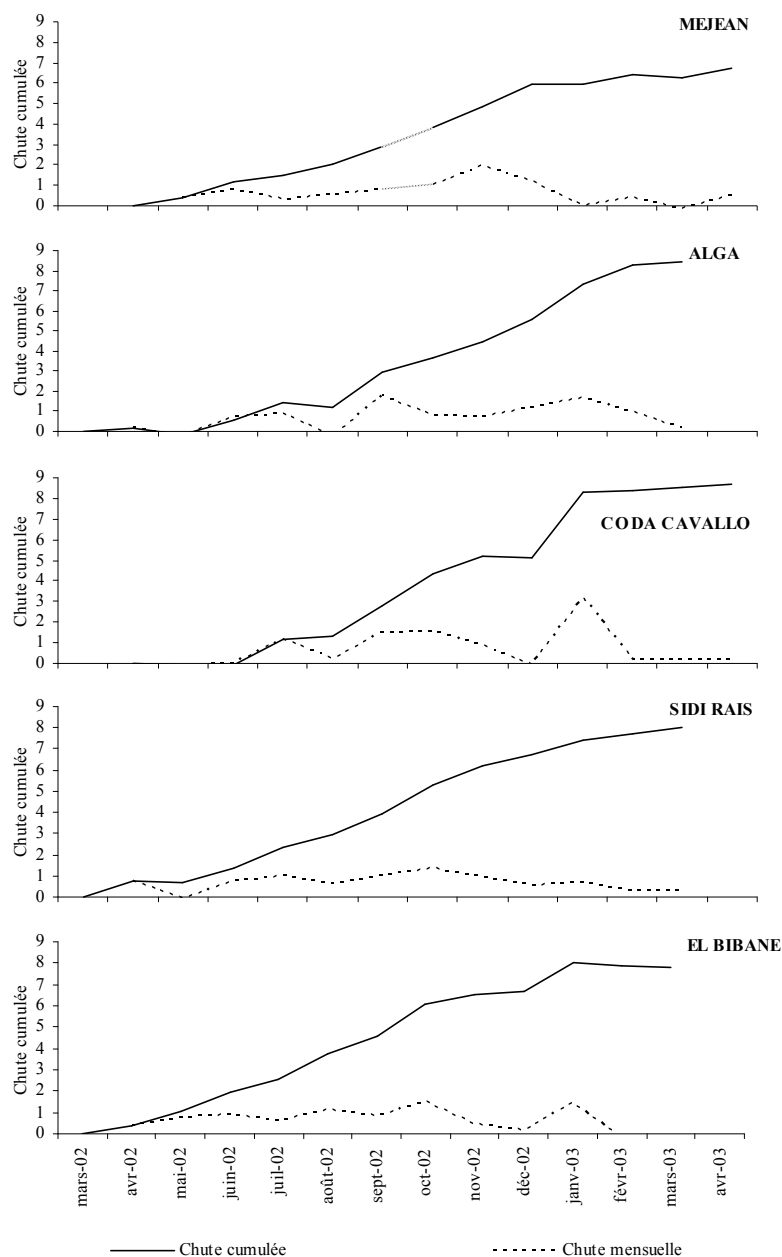


Figure 44 : Chute cumulée et chute mensuelle feuilles pour les différents sites d'étude (les courbes de chute à Méjean sont volontairement continues au mois d'octobre malgré l'absence de ces données).

### 2.3.2. Rythme de formation des feuilles

Le rythme de formation des feuilles est variable selon les sites et la période d'étude (Figure 45), cependant, il n'existe pas de différences significatives entre les rythmes de formation de feuilles des 5 sites.

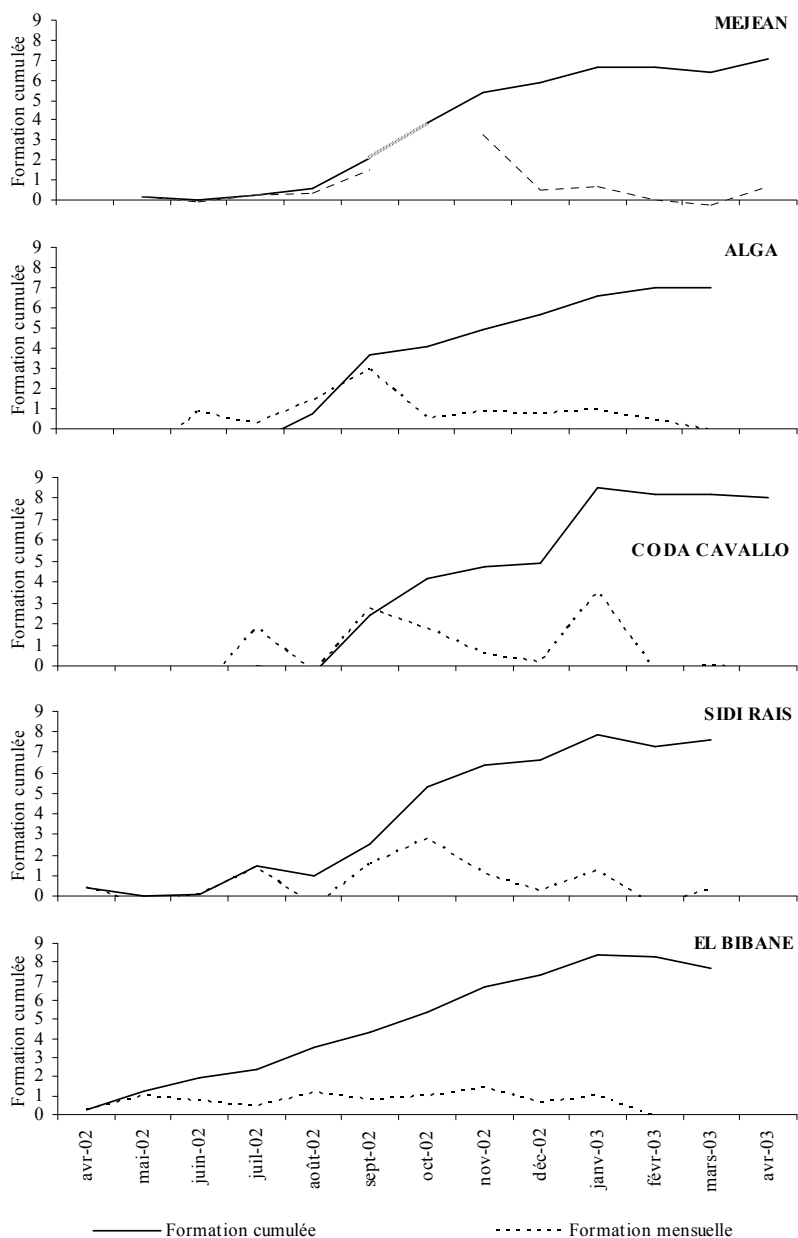


Figure 45 : Formation mensuelle et cumulée et des feuilles pour les différents sites d'étude (la courbe de formation cumulée à Méjean est volontairement continuée au mois d'octobre malgré l'absence de cette donnée).

### 2.3.3. Longévité des feuilles

La longévité des feuilles est variable selon les sites (Tableau 12). La longévité maximale est observée à Alga, El Bibane et Méjean avec 11.5 mois pour les feuilles apparues respectivement en septembre, en janvier et en novembre. La longévité

minimale est observée à Coda Cavallo et à Sidi Raïs avec 5.5 mois pour les feuilles apparues respectivement en septembre et en juillet.

Tableau 12 : Nombre moyen de feuilles formées et tombées annuellement et longévité moyenne des feuilles (mois) pour les différents sites d'étude.

	Méjean	Alga	Coda Cavallo	Sidi Raïs	El Bibane
<b>Nb feuilles formées</b>	7.06	6.96	8.05	7.62	7.70
<b>Nb feuilles tombées</b>	6.72	8.44	8.72	8.02	7.77
<b>Longévité</b>	9.5 ± 1.3	9.7 ± 1.3	9.4 ± 1.3	8.4 ± 1.4	10.0 ± 0.8

#### 2.3.4. Croissance des rhizomes

La croissance annuelle des rhizomes présente des différences significatives en fonction de l'année et du site pris en compte (Figure 46). L'année 2002 montre des vitesses de croissance du rhizome significativement plus élevées pour Alga, Coda Cavallo et El Bibane ( $p < 0.001$ , Kruskal-Wallis).

La vitesse de croissance moyenne, calculée sur les 6 dernières années, présente des différences significatives entre les sites ( $p < 0.001$ , Anova). Elle augmente, depuis Méjean jusqu'à El Bibane, en respectant l'ordre de leur position géographique. Si l'on retire les années 2001 et 2002, pour lesquelles la croissance des rhizomes n'est pas encore achevée (Boudouresque *et al.*, 1984), tous les sites présentent des différences significatives entre eux, à l'exception d'Alga, qui présente des valeurs similaires avec Coda Cavallo et Méjean ( $p < 0.001$ , Anova).

La vitesse de croissance moyenne augmente depuis Méjean jusqu'à El Bibane en respectant l'ordre de leur position géographique. El Bibane présente une vitesse de croissance moyenne, sur cette période, significativement supérieure à tous les autres sites.



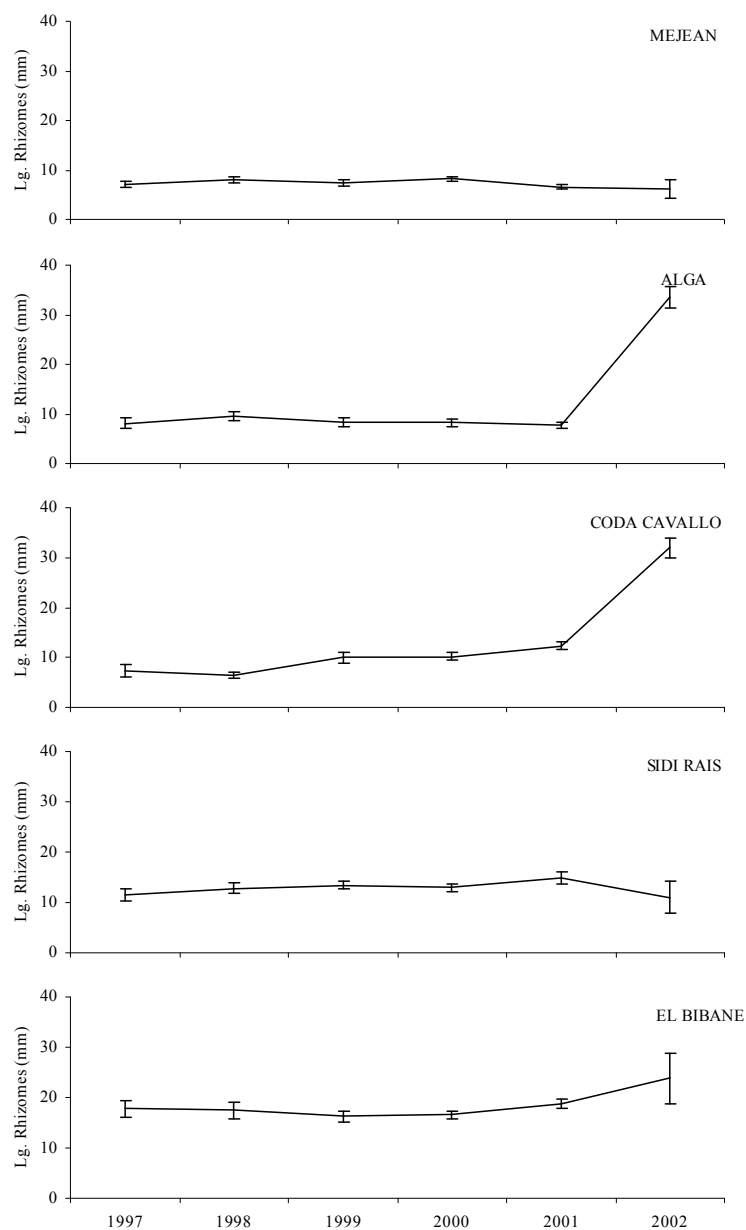


Figure 46 : Evolution de la taille des rhizomes pour les différents sites d'étude.

### 2.3.5. Nombre d'écailles par cycle

Le nombre moyen d'écailles par cycle présente des différences significatives selon l'année ( $p < 0.001$ , Anova, Kruskal-Wallis), sur chaque site à l'exception de Sidi Raïs (Figure 47). Le nombre maximal d'écailles par cycle est observé à Coda Cavallo (8.9 en 2002) et le minimal, à Méjean (6.8 en 1997, 2000, 2001). Les sites présentent des différences significatives pour chacun des cycles lépidochronologique étudiés ( $p < 0.001$ ,

Anova, Kruskal-Wallis). Le nombre d'écailles par cycle du site de Coda Cavallo, présentant les valeurs les plus fortes, est significativement supérieur à la plupart des autres sites pour les années 1999, 2000, 2001 et 2002.

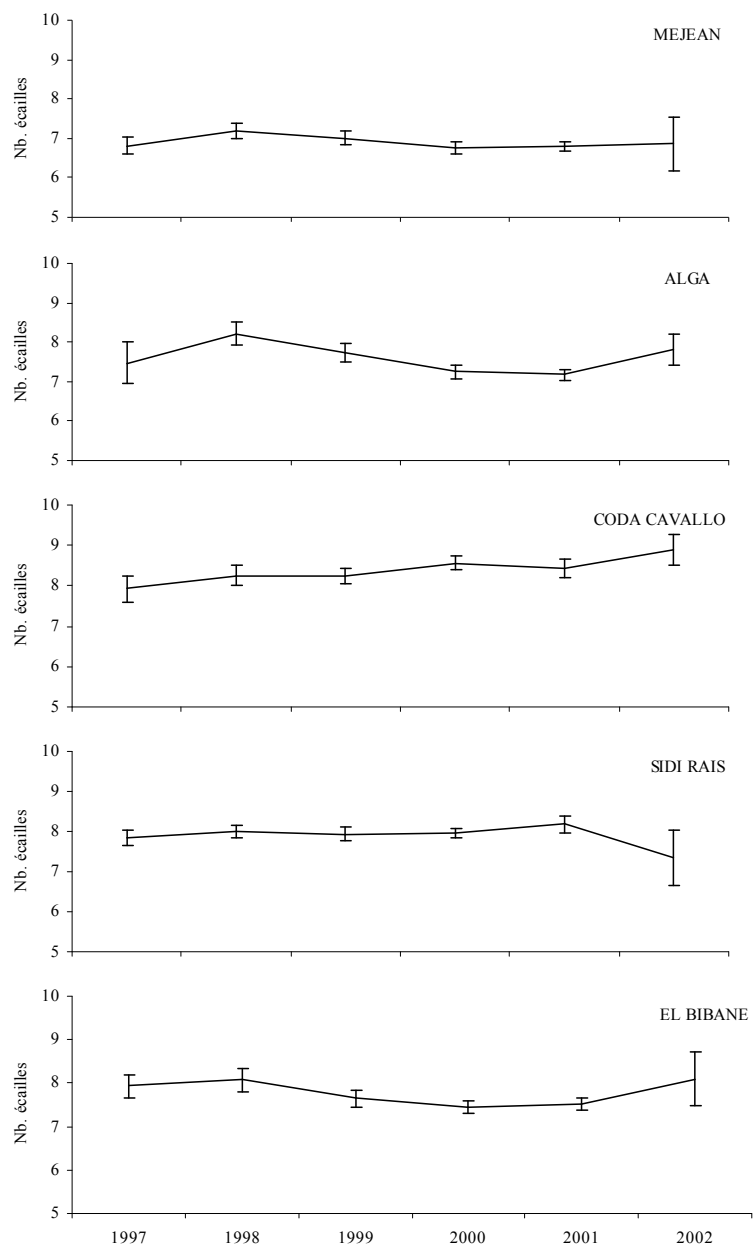


Figure 47 : Evolution du nombre d'écailles par cycle pour les différents sites d'étude.

### 3. MISE AU POINT DES METHODES D'ESTIMATION ET CALCUL DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

#### 3.1. Méthode

La méthode d'estimation de la production primaire, basée sur la morphologie de la feuille adulte de rang 1 entière, présente certains problèmes d'applicabilité et de pertinence du résultat qui nous ont amenés à reconsidérer cette approche.

La première difficulté rencontrée consiste à trouver, au sein du site étudié, des faisceaux présentant des limbes de feuilles de rang 1\* entiers, sur toute la période d'étude. Or, compte tenu de la présence de macro-herbivores (*e.g. Sarpa salpa* Linnaeus) et de la sénescence naturelle des feuilles, associées à l'hydrodynamisme, on observe généralement une dégradation de l'apex des limbes de rang 1, tout au moins sur une partie de l'année (période estivale).

La deuxième difficulté rencontrée réside dans la représentativité de la biométrie foliaire effectivement mesurée. En effet, les longueurs moyennes mensuelles des limbes de rang 1 entiers peuvent être inférieures à celles des limbes de rang 1 dont l'apex est coupé. Ce deuxième point de la problématique génère un risque de sous-estimation de la production primaire foliaire, même lorsque la pression d'herbivores et/ou l'hydrodynamisme sont réduits.

Aussi, afin d'évaluer la production primaire foliaire en s'affranchissant de ces contraintes, il est indispensable de déterminer la longueur maximale réelle des limbes de rang 1.

##### 3.1.1. Cas général - Méthode Lépidochronologique Croisée

Cette méthode de calcul s'applique pour des sites dans lesquels l'apex des limbes de rang 1 sont souvent brisés, mais dont l'apex des limbes de rang 3 sont souvent entiers.

---

\* « Limbes de feuilles de rang x » sera noté dans la suite du texte : « limbes de rang x ».

La prise en compte de mesures réalisées dans un site de référence (Tonnara – Corse ; Capiomont, *non publiée*), où des limbes entiers (rang 1 et supérieurs) sont observés toutes l’année, permet de comparer les longueurs moyennes de ces limbes en fonction de leur position au sein du faisceau. De manière générale, la longueur des limbes entiers de rang 3 s’avère égale ou supérieure à celle des limbes entiers des autres rangs (Figure 48). Il semble donc que la croissance du limbe soit d’ores et déjà achevée à partir de cette position.

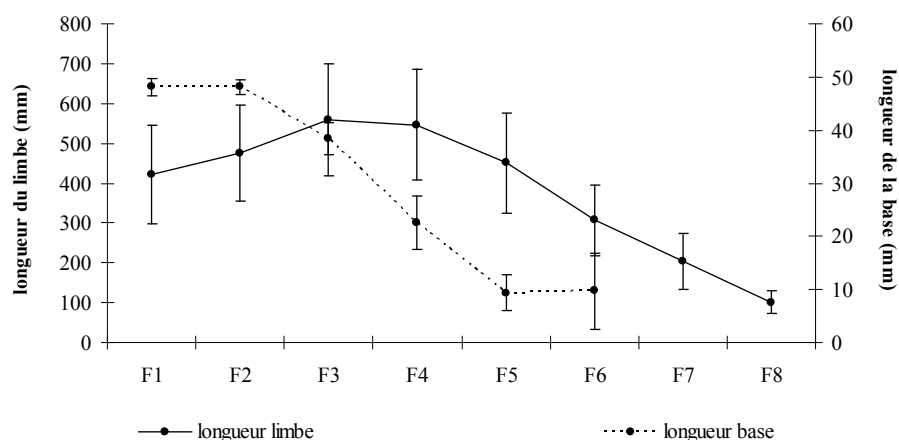


Figure 48 : Evolution de la longueur des limbes entiers et des bases selon le rang de la feuille (1 à 8) sur la moyenne annuelle d’un site de référence (Tonnara, Corse).

La production primaire de limbes sera donc estimée à partir :

- (i) Du nombre moyen de feuilles formées annuellement (rythme de formation des feuilles),
- (ii) De la longueur moyenne des limbes adultes de rang 3, car ils fournissent la longueur maximale atteinte par les limbes au cours de leur vie,
- (iii) De la largeur moyenne des limbes adultes de rang 1,
- (iv) De la densité moyenne des limbes de rang 1.

La production de limbes est calculée à partir de l'équation suivante :

$$\text{Production primaire foliaire des limbes (mgPS.fx}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}) = \text{nb feuilles formées} \cdot \text{an}^{-1} \times \text{lg limbe ad. 3} \times \text{largeur ad. 1} \times \text{densité ad.1}$$

Nb : nombre ; ad.3 : adulte de rang 3 ; ad.1 : adulte de rang 1

Contrairement aux limbes adultes, les bases continuent leur croissance jusqu'au rang 1 (Figure 48). Leur production est donc estimée directement à partir de la feuille la plus âgée.

L'équation est la suivante :

$$\text{Production primaire foliaire des bases (mgPS.fx}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}) = \text{nb feuilles formées} \cdot \text{an}^{-1} \times \text{lg base ad. 1} \times \text{largeur ad. 1} \times \text{densité ad.1}$$

### 3.1.2. Cas particulier - Méthode Lépidochronologique Croisée Théorique

Cette méthode de calcul s'applique pour des sites dans lesquels l'apex des limbes de rang 1 et de rang 3 est souvent brisé.

L'impossibilité de mesurer la longueur des limbes de rang 3 nécessite d'avoir recours à une mesure indirecte de ce paramètre. Une corrélation significative, entre la longueur des limbes entiers (rang 3) et des bases (rang 1) qui ont terminés leur croissance, est utilisée dans ce cas. Cette corrélation est estimée au moyen des données de 9 sites de Méditerranée qui ont bénéficiés d'une étude annuelle. Les résultats permettent d'obtenir une équation de régression de type exponentiel, présentant un coefficient de détermination important ( $R^2 = 0.62$ ) :

$$\text{Lg théo. limbe ad.3} = 104.74e^{0.0353 (\text{lg. base})}$$

Lg théo. limbe ad. 3 = longueur moyenne annuelle théorique du limbe de rang 3

La production des limbes est ensuite calculée à partir de l'équation suivante :

$$\text{Production primaire foliaire des limbes (mgPS.fx}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}) = \text{nb feuilles formées} \cdot \text{an}^{-1} \times \text{lg théo. limbe ad. 3} \times \text{largeur ad. 1} \times \text{densité ad.1}$$

La méthode de calcul de la production foliaire des bases reste inchangée :

$$\text{Production primaire foliaire des bases (mgPS.fx}^{-1}\text{.an}^{-1}\text{)} = \text{nb feuilles formées . an}^{-1} \times \text{lg base ad. 1} \times \text{largeur base ad. 1} \times \text{densité base ad.1}$$

### 3.1.3. Perte de matière foliaire

L'utilisation conjointe des feuilles adultes de rang 3, dans ces 2 méthodes, permet, en outre, d'estimer la perte de biomasse moyenne sur les feuilles vivantes, au cours de l'année. En effet, la soustraction de la production estimée à partir des limbes de rang 1 (en considérant la longueur moyenne annuelle des limbes entiers et coupés) à celle estimée à partir des limbes de rang 3, permet de connaître la perte qui a lieu entre le moment où le limbe atteint sa longueur maximale (en position de rang 3) et le moment où le limbe atteint sa position finale au sein du faisceau (avant la chute, rang 1). Cette perte quantifie l'action des macro-herbivores et/ou de l'hydrodynamisme sur l'herbier.

## 3.2. Estimation de la production primaire

La production primaire, par faisceaux et par m<sup>2</sup>, varie selon les sites (Tableau 13). La production primaire par faisceaux la plus élevée est celle de Sidi Raïs ; la plus faible est celle de Coda Cavallo (respectivement : 2117.7 mgPS.fx<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> ; 1059.4 mgPS.fx<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>). La production primaire par m<sup>2</sup> la plus élevée est celle observée à Méjean ; la plus faible est celle de Coda Cavallo (respectivement : 1426.4 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> ; 820.6 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). La part d'azote des tissus foliaires produits annuellement varie suivant les sites (Figure 49). La part d'azote maximale mobilisée annuellement au niveau des faisceaux est observée à Sidi Raïs (48.30 mg), la part minimale est observée Coda Cavallo (17.26 mg). La part d'azote maximale mobilisée pour un m<sup>2</sup> est observée à Méjean (36.66 g), la part minimale est observée à Coda Cavallo (13.49 g).

Tableau 13 : Production primaire annuelle pour les différents sites (Nb : nombre ; Long. : longueur moyenne annuelle du limbe de rang 3 ; Larg. : largeur moyenne annuelle du limbe de rang 1 ; d. : densité des feuilles de rang 1 ; D. : densité de l'herbier).

Stations	Tissus	Nb feuilles formées .fx <sup>-1</sup>	Long. (mm)	Larg. (mm)	d. (mg. cm <sup>-2</sup> )	D. (fx.m <sup>-2</sup> )	Production primaire	
							mgPS.fx <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup>	gPS.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>
Méjean	Limbe	7.1	402.1	10.8	5.3	749.6	1636.8	1227.0
	Base	7.1	35.5		8.8	749.6	238.4	178.7
	Rhizome	-					27.6	20.7
	<b>Total</b>						<b>1902.9</b>	<b>1426.4</b>
Alga	Limbe	7.0	411.91	9.2	4.1	621.9	1068.1	664.2
	Base	7.0	40.0		11.6	621.9	297.6	185.1
	Rhizome	-					150.7	93.7
	<b>Total</b>						<b>1516.3</b>	<b>943.0</b>
Coda Cavallo	Limbe	8.1	271.99	8.9	3.7	774.6	730.0	565.4
	Base	8.1	31.5		8.3	774.6	189.3	146.7
	Rhizome	-					140.1	108.5
	<b>Total</b>						<b>1059.4</b>	<b>820.6</b>
Sidi Raïs	Limbe	7.6	494.5	9.8	4.6	547	1682.6	920.9
	Base	7.6	49.4		10.1	547	373.1	204.2
	Rhizome	-					62.0	33.9
	<b>Total</b>						<b>2117.7</b>	<b>1159.0</b>
El Bibane	Limbe	7.7	445.7	9.0	3.8	821.3	1184.2	972.6
	Base	7.7	38.5		11.1	821.3	295.2	242.4
	Rhizome	-					118.4	97.2
	<b>Total</b>						<b>1597.8</b>	<b>1312.2</b>

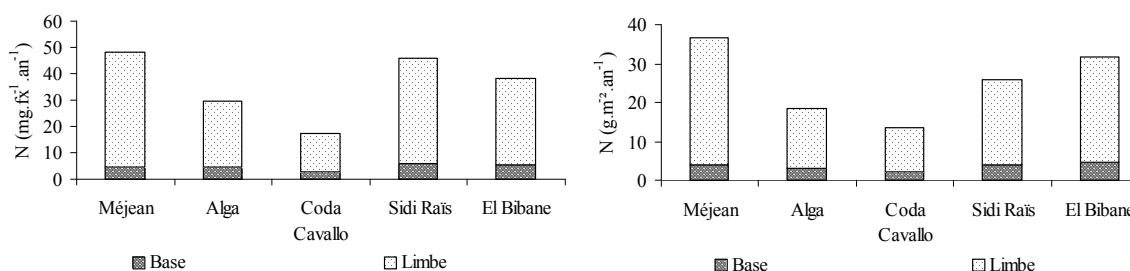


Figure 49 : Estimation de la quantité d'azote mobilisée dans la production primaire foliaire (par faisceaux et par m<sup>2</sup>).

### 3.3. Estimation de la perte de matière foliaire

La perte de matière foliaire, due à l'action des macro-herbivores et/ou de l'hydrodynamisme, varie en fonction des sites (Tableau 14). La perte la plus forte est de 69 % à Méjean, soit 846.6 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>. La perte la plus faible est de 24 % à El Bibane, soit 229.5 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>.

Tableau 14 : Perte de matière foliaire annuelle pour les différents sites.

Stations	Production foliaire (rang 3)		Production foliaire (rang 1)		Perte foliaire (casse et herbivorie)		
	mgPS.fx <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup>	gPS.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>	mgPS.fx <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup>	gPS.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>	%	mgPS.fx <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup>	gPS.m <sup>-2</sup> .an <sup>-1</sup>
Méjean	1636.8	1226.9	504.7	378.3	69	1132.1	848.6
Alga	1068.0	664.2	642.8	399.7	40	425.3	264.5
Coda Cavallo	730.8	565.4	479.1	371.1	34	250.9	194.4
Sidi Raïs	1682.5	920.9	1032.1	564.9	39	650.5	356.0
El Bibane	1184.2	972.6	864.1	709.7	24	279.4	229.5



# *D*iscussion & conclusion

Les différents résultats obtenus lors de cette étude laissent apparaître plusieurs tendances quant aux origines des variations des paramètres descriptifs de *Posidonia oceanica*. En effet, les herbiers étudiés sont soumis à un certain nombre de contraintes liées à leur environnement. Ainsi, si l'on considère les principaux paramètres descripteurs de *Posidonia oceanica*, et de l'herbier qu'elle constitue, il est possible de distinguer parmi les principales sources de variations, celles dont l'influence apparaît comme prépondérante. Les variations de chacun des paramètres mesurés sur l'ensemble des sites résultent principalement d'une influence de type saisonnière, latitudinale ou locale. La quasi-totalité des variations enregistrées résultent de la combinaison de ces influences.

## **1. PARAMETRES ABIOTIQUES**

### **1.1. Température**

Le cycle saisonnier de température est principalement déterminé par le cycle solaire, il est représentatif de la disponibilité en lumière et des contraintes qui en découlent sur le métabolisme de la plante (Alcoverro *et al.*, 1995). Les variations de température observées lors de cette étude, reflètent l'évolution des paramètres climatologiques selon la latitude (Figure 50).

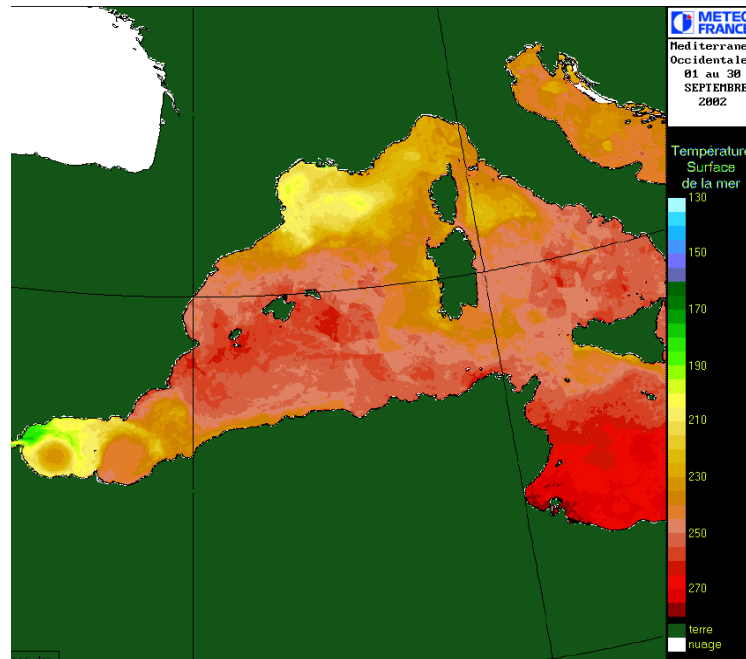


Figure 50 : Température moyenne de la surface de la mer en septembre 2002 (dixième de °C ; source : Météo France).

## 1.2. Concentrations en nutriments de l'eau

Les concentrations en nutriments des sites restent faibles dans l'ensemble, suggérant une influence anthropique peu marquée sur ce paramètre. Elles confirment le caractère relativement oligotrophe du bassin méditerranéen (*e.g.* Claustre *et al.*, 2002 ; Bosc *et al.*, 2004 ; Figure 51). Seules les valeurs observées en Tunisie (Sidi Raïs et El Bibane) pour l'ammonium de la canopée sont assez élevées, elles sont supérieures à ce que l'on peut rencontrer à proximité d'installations aquacoles (*e.g.* Cancemi *et al.*, 1998 ; Villedieu, 1996).

Les concentrations en nutriments observées sur chacun des sites ne permettent pas de mettre en évidence une zonation géographique. Il apparaît, toutefois, que les variations observées traduisent une augmentation des concentrations en nitrites et en nitrates au niveau des côtes continentales (Méjean et Sidi Rais ; Figure 16). Les apports atmosphériques et/ou terrestres sont généralement plus élevés à proximité des grandes agglomérations (Golfes de Marseille et de Tunis) que dans des sites insulaires peu anthropisés.

Si l'on se réfère au rapport  $\text{NO}_3^- : \text{PO}_4^{3-}$  de l'eau de canopée pour chacun des sites, il diffère du rapport généralement observé, en Méditerranée, en eau profonde (21 à 23, Béthoux *et al.*, 1992). En effet, Méjean présente un rapport de 11.2 (12.6 pour N:P, avec N correspondant à la somme des nitrates, des nitrites et de l'azote ammoniacal). Au niveau du site d'Alga, le rapport observé est de 8 (8.7 pour N:P). En ce qui concerne le site de Coda Cavallo, le rapport est de 17.2 (18.9 pour N:P). Au niveau de Sidi Raïs, le rapport est de 12.2 (18.4 pour N:P). Enfin, pour le site de El Bibane on observe un rapport de 6.7 (10.2 pour N:P). Les différences marquées entre le rapport  $\text{NO}_3^- : \text{PO}_4^{3-}$  et le rapport N:P des sites de Tunisie proviennent essentiellement du fait que ces 2 sites présentent des concentrations plus élevées en ammonium dans l'eau de canopée.

Les variations observées pour les différents rapports s'expliquent en partie par la faible profondeur des sites et la saisonnalité des cycles nutritifs des eaux méditerranéennes. En effet, les eaux de surface subissent une stratification saisonnière (pendant la saison la plus chaude). Elles sont donc moins soumises à l'influence des eaux de fonds, avec lesquelles il y a un brassage vertical enrichissant les couches superficielles en nutriment, notamment en hiver. De fait, durant la saison chaude, les concentrations en nutriments sont essentiellement affectées par les apports atmosphériques (poussières) et terrestres (lessivage ; Béthoux & Copin-Montégut, 1988 ; Béthoux, 1989 ; Migon & Sandroni, 1999). L'importance relative des apports atmosphériques en Méditerranée augmente depuis les côtes jusqu'en mer ouverte, en même temps que décroît l'influence des apports terrestres.

Le plan d'échantillonnage retenu (stations superficielles en bordure du littoral, prélèvements mensuels) est de nature à masquer l'évolution saisonnière et latitudinale des concentrations en nutriments. En effet, des événements ponctuels, liés principalement aux conditions météorologiques (tempêtes, précipitations, pics de température), sont susceptibles de masquer ces évolutions. Ainsi, un épisode pluvieux est à même de modifier significativement les concentrations en phosphates et en nitrates, même plusieurs jours après l'arrêt des précipitations (Arhonditsis *et al.*, 2002). De plus, l'absorption des nutriments par les racines de *Posidonia oceanica* affecte les concentrations observées dans le sédiment (Lepoint *et al.*, 2002 ; Gobert *et al.*, 2003).

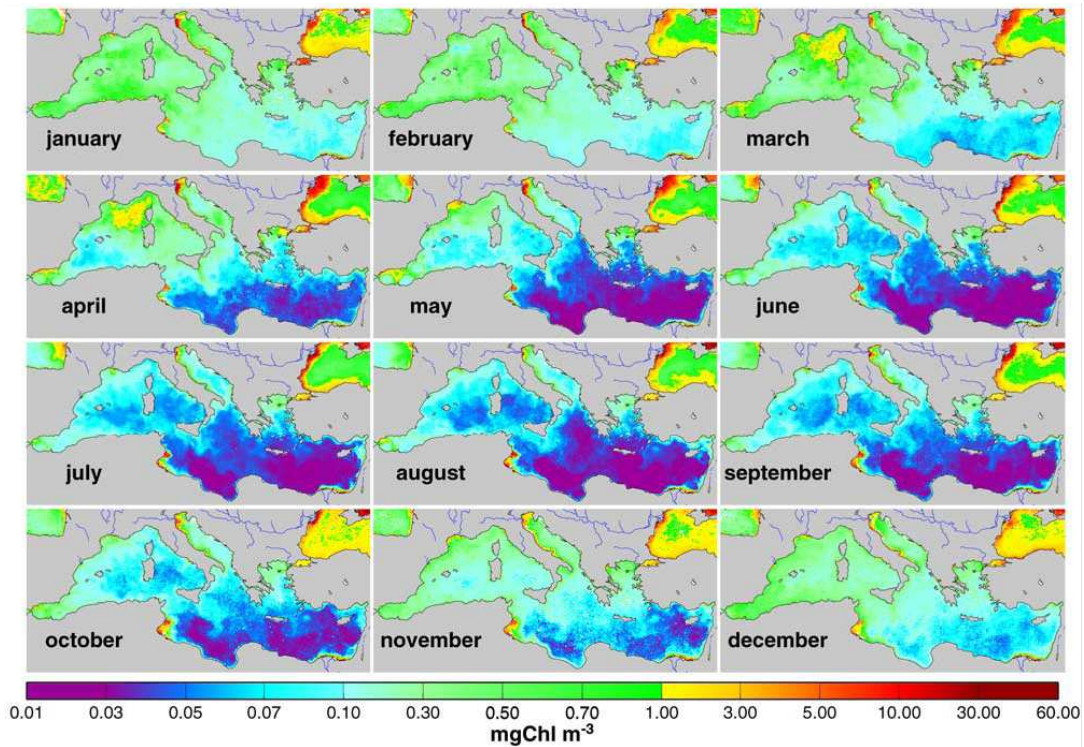


Figure 51. Carte de concentrations en chlorophylle dans l'eau pour l'année 1999 (Données SeaWiifs corrigées par Bosc *et al.*, 2004).

## 2. PARAMETRES BIOTIQUES

### 2.1. Caractéristiques de la strate épigée

#### 2.1.1. Au niveau de l'herbier

Les mesures de densité obtenues (nombre de faisceaux par m<sup>2</sup>) sont comparables aux valeurs observées sur d'autres sites de Méditerranée à des profondeurs équivalentes (Tableau 15).

Si l'on utilise la classification de densité de Giraud (1977a), 4 herbiers sont de types II – dense, et 1 est de type I – très dense (El Bibane). Si l'on considère les classifications intégrant la profondeur (Pergent-Martini, 1994 ; Pergent *et al.*, 2005), il est possible d'évaluer la signification écologique de cette densité. L'échelle retenue est la plus récente (Pergent *et al.*, 2005). Elle prend en compte la nomenclature de la Directive Cadre sur l'Eau (N° 2000/60/CE, du Parlement Européen et du Conseil – 23 octobre 2000) et se

décline en 5 classes : « Très bonne », « Bonne », « Normale », « Médiocre » et « Mauvaise ». Trois sites (Méjean, Coda Cavallo et El Bibane) traduisent alors une densité « Normale », et les 2 autres (Alga et Sidi Rais), une densité « Médiocre » (Figure 52). Même si la profondeur joue un rôle important sur la densité (Pergent & Pergent-Martini, 1988 ; Buia *et al.*, 1992 ; Alcoverro *et al.*, 2001), d'autres facteurs comme le type de substrat (Augier & Cristiani, 1984), la topographie (Zupo *et al.*, 2006) ou la dynamique de l'herbier (Scardi *et al.*, 1989) vont affecter ce paramètre.

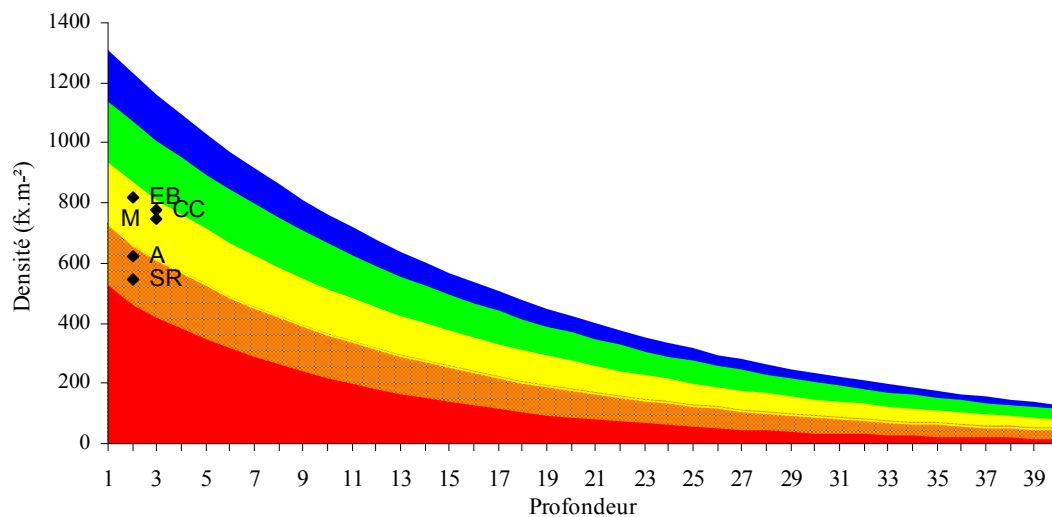


Figure 52 : Classification de la densité des herbiers (Pergent *et al.*, 2005) – bleu : Très bonne ; verte : Bonne ; jaune : Normale ; orange : Médiocre ; rouge : Mauvaise – M : Méjean ; A : Alga ; CC : Coda Cavallo ; SR : Sidi Rais ; EB : El Bibane.

Des corrélations négatives entre la densité de l'herbier et la longueur moyenne des feuilles adultes (limbes et bases) et intermédiaires sont mises en évidence (coefficients de corrélation respectifs : -0.34,  $p < 0.05$  ; -0.68,  $p < 0.01$  ; -0.26,  $p < 0.1$ ). Les coefficients les plus élevés sont observés pour les bases, ceci est probablement dû au fait que les facteurs tels que le broutage, la saisonnalité et l'hydrodynamisme, affectent moins ces tissus par rapport aux autres. L'existence d'une relation entre la taille et/ou la biomasse des organismes aquatiques et leur densité est proposée par certains auteurs (*e.g.* Duarte & Kalff, 1987 ; Duarte *et al.*, 1987). Cette relation pourrait correspondre à une stratégie de croissance de *Posidonia oceanica* par rapport aux ressources disponibles (notamment la lumière, Duarte & Kalff, 1987). Ainsi, les conditions de milieu (*e.g.* quantité de lumière disponible, concentrations en nutriments) favoriseraient, soit la production d'un grand nombre de « petits » faisceaux, soit d'un petit nombre de « grands » faisceaux, tout en

maintenant une surface foliaire par m<sup>2</sup> équivalente (c.f. « loi de la récolte finale constante », Barbault, 1990). Hackney & Durako (2004) observent, au niveau de la baie de Floride, des différences significatives de distribution de fréquences pour l'ensemble des paramètres « faisceaux-spécifiques » mesurés (e.g. longueur des feuilles) d'une année à l'autre, chez *Thalassia testudinum* Banks ex König. Cependant, ils n'observent aucune différence significative de distribution de fréquences des paramètres « surface-spécifiques » (e.g. LAI, biomasse par m<sup>2</sup>). Gobert (2002) observe également, dans la baie de Calvi et sur une période de près de 6 ans, une corrélation négative entre l'évolution de la longueur maximale des feuilles et de la densité, qui pourrait être liée à une compétition pour la lumière. Wang *et al.* (2005) attribuent à un phénomène de densité-dépendance, la réduction de la surface foliaire (de 72 %) concomitante à une augmentation de la densité chez une *Chenopodiaceae* de marais salants, *Atriplex prostrata* Boucher. Au final, la production primaire serait en partie inhibée par l'augmentation de la densité (Wang *et al.*, 2005). Marbà & Duarte (2003) mettent en évidence une relation de dépendance entre la biomasse des faisceaux et leur espacement. L'hypothèse d'un contrôle inhérent à l'architecture de l'herbier, de la densité et de la biomasse épigée maximale, est suggérée pour les herbiers de magnoliophytes marines (Marbà & Duarte, 2003).

Toutefois, outre la densité et la longueur des faisceaux foliaires, le paramètre recouvrement pourrait intervenir dans ce phénomène de densité dépendance. Ainsi, Koch & Huettel (2000) montrent une disponibilité différente des ressources pour des faisceaux isolés par rapport à des faisceaux situés dans l'herbier.

### 2.1.2. Au niveau du faisceau

#### 2.1.2.1. Nombre de feuilles par faisceaux

Le nombre de feuilles adultes et intermédiaires présente des variations saisonnières caractéristiques. Les résultats obtenus sont cohérents avec ceux observés en Méditerranée à des profondeurs similaires (Tableau 16).

Le nombre moyen de feuilles adultes par faisceaux présente des variations pouvant être liées aux caractéristiques des sites. En ce qui concerne les sites en mer ouverte, les 2 sites insulaires présentent des valeurs supérieures aux 2 sites continentaux.

Tableau 15 : Densité moyenne d'herbiers superficiels dans différents secteurs de Méditerranée.

Site	Densité (fx.m <sup>-2</sup> )	Profondeur (m)	Références
<b>Algérie</b>			
Anse de Kouali	640 à 898	0.3 à 2	Boumaza, 1995
La Marsa	275	2	Semroud <i>et al.</i> , 1990
Tamentfoust	476	2	Semroud <i>et al.</i> , 1990
<b>Egypte</b>			
Alexandrie	381 à 405	5	Mostafa, 1991
Poll	426 à 455	5	Mostafa, 1991
<b>Espagne</b>			
Giverola	111	5	Alcoverro <i>et al.</i> , 1995
Iles Medes	410	limite supérieure	Alcoverro <i>et al.</i> , 1995
Iles Mèdes	600	5	Romero, 1986
Iles Mèdes	628	5	Romero, 1989b
Iles Mèdes	604 à 607	5	Romero-Martinengo, 1985
Non précisé	1200	2	Esteban, 1989
Port-Lligat	627	5	Alcoverro <i>et al.</i> , 1995
Tabarca	1074	4	Sanchez-Lizaso, 1993
<b>France</b>			
Banyuls-sur-mer	863	5	Centene, 1992
Banyuls-sur-mer	1163 à 1278	1 à 2	Pergent & Pergent-Martini, 1988
Banyuls-sur-mer	783	3	Pergent <i>et al.</i> , 1988
Bouches du Rhône	700	4	Pergent, 1988
Calanque d'Encrine	600	5	Giraud, 1977a
Cannes	750	3	Caye, 1989
Carry-le-Rouet	1110	2	Nieri <i>et al.</i> , 1991
Côte Bleue	382 à 949	3 à 5	Cristiani, 1980
Giens	900 à 1200	0 à 5	Giraud, 1977a
Juan-les-pins	800 à 1100	2 à 5	Giraud, 1977a
La Palud	775	4	Garcia-Charton <i>et al.</i> , 1993
Le Cap Brun	380	3	Giraud, 1977a
Le Mourillon	700 à 900	1 à 3	Giraud, 1977a
Méjean	749	2 à 3	<b>Cette étude</b>
Pointe de la Corbière	700	5	Giraud, 1977a
Port-Cros	500	4	Garcia-Charton <i>et al.</i> , 1993
Port-Cros	586 à 695	2	Panayotidis <i>et al.</i> , 1980
Port-Cros	645 à 942	1 à 2	Pergent & Pergent-Martini, 1988

## DISCUSSION & CONCLUSION

Site	Densité (fx.m <sup>2</sup> )	Profondeur (m)	Références
Pyénées Orientales	829	2	Pergent <i>et al.</i> , 1988
Var	640 à 1200	0.5 à 2	Giorgi & Thelin, 1983
Alga - Corse	622	1.5 à 2	<b>Cette étude</b>
Corse	600 à 690	3 à 5	Boudouresque <i>et al.</i> , 1985
Corse	1050	5	Molenaar, 1992
Corse	835	3	Pasqualini & Pergent, 1993
Corse	418	2	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1992
Corse	579 à 846	2 à 5	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1993
Galeria - Corse	480 à 1100	2 à 5	Giraud, 1977a
Marine d'Elbo - Corse	900	5	Giraud, 1977a
<b>Grèce</b>			
Saronikos	600 à 950	5	Panayotidis & Simboura, 1989
<b>Italie</b>			
Ischia	750	5	Battiato <i>et al.</i> , 1982
Ischia	950	2	Giraud <i>et al.</i> , 1979
Ischia	1138	4.5	Ott, 1980
Ischia	473	5	Pergent, 1990
Ischia	392	5	Pirc, 1984
Ligurie	725	5	Pessani <i>et al.</i> , 1987
Lacco Ameno - Ischia	341	5	Buia <i>et al.</i> , 1992
Lacco Ameno - Ischia	341	5	Zupo <i>et al.</i> , 1997
Punta Vivo - Ischia	503	4	Wittmann, 1984
Santa Liberata	843 - 1440	Récif barrière	Lenzi, 1987
Alghero - Sardaigne	525	5	Rico & Pergent, 1990
Coda Cavallo - Sardaigne	775	2 à 3	<b>Cette étude</b>
Sicile	557 à 1003	3 à 4	Frada-Orestano <i>et al.</i> , 1993
<b>Libye</b>			
Benghazi	700	4	Farghaly & Denizot, 1984
<b>Tunisie</b>			
El Bibane	821	2	<b>Cette étude</b>
Sidi Raïs	544	Récif barrière - 1.5 à 2	<b>Cette étude</b>
<b>Turquie</b>			
Urla-Iskele	450 à 1129	0.5 à 5	Pergent & Pergent-Martini, 1988
Urla-Iskele	730	4	Pergent <i>et al.</i> , 1988



Pour le site situé en milieu lagunaire, les valeurs sont également élevées. La présence d'un plus grand nombre de feuilles adultes sur les sites d'Alga, Coda Cavallo et El Bibane pourrait être liée aux caractéristiques physico-chimiques des sites (*e.g.* hydrodynamisme, concentrations en nutriments). En effet, la présence d'un hydrodynamisme réduit, comme cela est généralement observé en milieu lagunaire, permettrait aux feuilles les plus âgées de se maintenir plus longtemps au sein des faisceaux (Mazzella & Ott, 1984). De même, une faible concentration en certains nutriments comme on peut l'observer au niveau des sites insulaires (Figure 16) est de nature à réduire le développement des algues épiphytes qui accélèrent la fragilisation des feuilles et leur chute (Wittmann *et al.*, 1981).

Le site de Méjean se caractérise par un nombre minimal de feuilles adultes et maximal de feuilles intermédiaires, par rapport aux sites en mer ouverte. L'apparition de ces tissus jeunes pourrait traduire un phénomène de compensation lié à la perte de surface foliaire photosynthétiquement active, en relation avec une importante pression des herbivores dans ce site (Dalla Via *et al.*, 1998 ; Leoni *et al.*, in press). Une augmentation du nombre global moyen de feuilles avec la profondeur est généralement observée (*e.g.* Boumaza, 1995 ; Pergent, 1987). Toutefois, au niveau des types de feuilles concernés, l'augmentation du nombre d'intermédiaires peut être plus important que celui des adultes (respectivement : 57.6 % et 24.5 % ; Boumaza, 1995).

Le nombre de feuilles intermédiaires également élevé, observé à El Bibane, pourrait résulter d'un phénomène de compensation similaire, en relation avec la forte couverture épiphytique des feuilles. De façon générale, l'augmentation du nombre de feuilles intermédiaires est de nature à optimiser les surfaces photosynthétiquement actives (forte croissance et faible recouvrement épiphytique).

#### 2.1.2.2. Longueur des feuilles

Les valeurs enregistrées pour la longueur des feuilles, qui est l'un des paramètres les plus pris en compte pour étudier les herbiers à *Posidonia oceanica* (Leoni, 2005 ; Pergent-Martini *et al.*, 2005), sont cohérentes avec celles observées en Méditerranée à des profondeurs similaires (Tableau 16). Tous les sites présentent une évolution saisonnière marquée des longueurs de feuilles, comme c'est généralement le cas pour ce paramètre (*e.g.* Buia *et al.*, 1992 ; Alcoverro *et al.*, 1995).

Les sites les plus au sud (Sidi Raïs, El Bibane) présentent des longueurs moyennes de feuilles plus élevées que les sites de la zone centrale (Alga, Coda Cavallo) et de la zone nord (Méjean) de la Méditerranée. Ainsi, près de 50 % de la variabilité observée, pour les longueurs moyennes des feuilles adultes, peuvent être expliqués par un modèle issu d'une régression linéaire multiple ( $p < 0.01$ ), combinant la latitude (expliquant près de 32.5 % de la variabilité observée) et la saison (expliquant près de 17.5 % de la variabilité observée). Dans ce modèle, l'influence de la latitude se traduit par une diminution de la taille des limbes adultes, au fur et à mesure que l'on se déplace vers le nord. L'origine de cette influence est à rechercher dans la réduction de l'ensoleillement et/ou de la de la température (Figure 15 ; Zupo *et al.*, 1997 ; Gobert, 2002) :

La quantité de lumière disponible peut influencer la longueur des feuilles. Une réduction significative est observée pour des profondeurs croissantes (Dalla Via *et al.*, 1998) ou lors d'expériences d'ombrages (Ruiz & Romero, 2001 ; Masini & Manning, 1997). La réduction de longueur des feuilles, en réponse à une réduction de la lumière, est également observée chez d'autres espèces (*e.g. Halodule pinifolia* (Miki) den Hartog, *Halophila ovalis* (R. Brown) Hooker : Longstaff & Dennison, 1999 ; *Posidonia angustifolia* Cambridge & Kuo : Neverauskas, 1988, *Posidonia sinuosa* Cambridge & Kuo : Neverauskas, 1988 ; Masini & Manning, 1997).

La croissance des feuilles de *Posidonia oceanica* est corrélée à la température (Zupo *et al.*, 1997). De manière générale, la température va accroître la photosynthèse des magnoliophytes jusqu'à un optimum (Marsh *et al.*, 1987 ; Perez & Romero, 1992 ; Masini & Manning, 1997). Toutefois, d'autres paramètres sont également susceptibles d'affecter l'activité photosynthétique (*e.g.* concentration en chlorophylle des feuilles, Drew, 1978 ; concentration en nutriments du milieu, Alcoverro *et al.*, 2001).

La station de Méjean, caractérisée par la longueur moyenne annuelle la plus faible, présente un coefficient A particulièrement élevé tout au long de l'année. La pression d'herbivorie est à même de réduire de façon drastique la longueur des feuilles de *Posidonia oceanica* (Ruiz, 2000).

Les longueurs de feuilles adultes seraient donc contrôlées par :

- (i) l'alternance des saisons (et des facteurs abiotiques associés)
- (ii) la position latitudinale du site
- (iii) des facteurs locaux (e.g. pression des herbivores, hydrodynamisme).

#### 2.1.2.3. Largeur des feuilles

La largeur des feuilles de *Posidonia oceanica* est un paramètre régulièrement pris en compte dans les études pour décrire les herbiers (e.g. Pergent & Pergent-Martini, 1988 ; Gobert *et al.*, 2003 ; Borg *et al.*, 2005). La largeur des feuilles augmente avec l'âge sur tous les sites, et les valeurs sont comparables à celles rencontrées en Méditerranée à même profondeur (Tableau 16). Comme pour le nombre moyen de feuilles par faisceaux, les largeurs moyennes présentent des différences entre, d'une part les sites insulaires et lagunaires (valeurs minimales) et d'autre part, les sites situés à proximité des côtes continentales (valeurs maximales). Ainsi, les largeurs moyennes globales sont maximales à Méjean (10.5 mm) et Sidi Rais (9.6 mm), et minimale à Coda Cavallo (8.7 mm) et El Bibane (8.8 mm).

Au niveau de nos sites, on observe une corrélation entre le coefficient A et la largeur pour les feuilles adultes et intermédiaires (coefficient de corrélation respectifs : 0.59 et 0.61 ;  $p < 0.01$ ). La prise en compte du paramètre « perte de matière foliaire » est encore plus informative, puisqu'il existe une corrélation hautement significative ( $r = 0.99$  ;  $p < 0.01$ ) entre ce paramètre et la largeur globale moyenne des feuilles. La perte de matière foliaire, par les herbivores et/ou l'hydrodynamisme, serait ainsi compensée par une augmentation de la largeur des feuilles. Cette stratégie permettrait de maintenir une surface foliaire élevée face à une réduction de la longueur des feuilles liée à la perte des apex. Cette optimisation de la surface photosynthétique active, à travers une augmentation de sa largeur, se retrouve lorsque la plante se trouve confrontée à une diminution de l'intensité lumineuse (Dalla Via *et al.*, 1988 ; Abbate *et al.*, 2000). Ainsi, plusieurs auteurs observent une augmentation de la largeur des feuilles lorsque la profondeur augmente (Boumaza, 1995 ; Dalla Via *et al.*, 1988 ; Gobert *et al.*, 2003 ; Pergent, 1987 ; Pergent-Martini, 1994). Rico-Raimondino (1995) observe également une diminution de la largeur des feuilles à

l'intérieur de cages, où les pertes de tissus foliaires sont minimales (exclusion des herbivores), alors que les largeurs restent importantes à l'extérieur. Cet auteur précise également que les largeurs maximales sont observées dans les stations présentant un fort pâturage notamment par *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et *Sarpa salpa* (e.g. archipel de Riou).

D'autres facteurs sont également susceptibles de faire varier la largeur moyenne des feuilles :

-Une diminution de la largeur des feuilles est mise en évidence lorsque *Posidonia oceanica* est en situation de compétition vis-à-vis d'autres macrophytes (*Caulerpa taxifolia* (Valh) C. Agardh; De Villèle & Verlaque, 1995).

-Une réduction de la largeur des feuilles est observée lorsque les concentrations en nutriments diminuent (Pergent-Martini, 1994).

-Une augmentation de l'hydrodynamisme pourrait également entraîner une augmentation de la largeur des feuilles (Rico-Raimondino, 1995).

Cette dernière hypothèse est de nature à confirmer, de manière indirecte, la relation entre la largeur des feuilles et la perte de tissus foliaires.

#### 2.1.2.4. Surface foliaire

La surface foliaire par faisceaux constitue un paramètre intégrateur de la biométrie foliaire. Les valeurs maximales correspondent aux sites les plus méridionaux (Sidi Raïs, El Bibane), et la valeur minimale, au site le plus septentrional (Méjean). Cette répartition entre les régions sud et nord du bassin est à rapprocher, entre autres, de :

- (i) l'évolution de la lumière et de celle de la température (Figure 15, 53), ce qui pourrait correspondre aux conditions physiques du milieu
- (ii) la pression des herbivores et l'hydrodynamisme, responsables des pertes des tissus foliaires.

Tableau 16 : Biométrie foliaire de *Posidonia oceanica* d'herbiers superficiels pour différents sites de Méditerranée.

Sites	Prof. (m)	Long. (mm)		Larg. (mm)		Base (mm)	Nb. feuilles		Coeff. A (%)		Références
		Globale		Globale			Globale		Globale		
		Ad.	Int.	Ad.	Int.		Ad.	Int.	Ad.	Int.	
<b>Algérie</b>											
Anse Kouali	0.3	249.9		8.7		18.1	4.9		48.1		Boumaza, 1995
		285.8	175.6	8.8	8.5		3.3	1.6	66.9	9.1	
Anse Kouali	0.7	447.8		9.8		29.8	5.4		58.9		Boumaza, 1995
		535.3	272.3	10.0	9.5		3.6	1.8	82.8	11.1	
Anse Kouali	2	451.1		10.4		31.7	6.2		55.8		Boumaza, 1995
		538.5	289.6	10.6	10.1		4.0	2.2	79.5	11.9	
La Marsa	2	-		10.8		27.3	5.8		76.5		Semroud <i>et al.</i> , 1990
		176.0	173.0	-	-		-	-	98.7	51.1	
Tamentfoust	2	-		11.0		33.3	5.9		70.4		Semroud <i>et al.</i> , 1990
		217.0	173.0	-	-		-	-	99.9	38.3	
<b>France</b>											
Banyuls	0.7	-		-		16.8	4.9		75.6		Pergent & Pergent-Martini, 1988
		115.0	104.0	8.9	8.4		-	-	90.8	42.2	
Banyuls	2	-		-		17.1	5.1		79.4		Pergent & Pergent-Martini, 1988
		115.0	111.0	8.6	8.0		-	-	94.9	41.7	
Méjean	3	211.7		10.5		28.30	5.3		74		<b>Cette étude</b>
		217.1	205.3	10.8	10.1		2.9	2.5	95.2	49.1	
Port-Cros	1	-		-		30.6	5.1		57.5		Pergent & Pergent-Martini, 1988
		386.0	272.0	9.4	9.0		-	-	73.7	29.3	
Port-Cros	2	-		-		32.9	5.8		51.2		Pergent & Pergent-Martini, 1988
		401.0	306.0	10.0	9.6		-	-	64.6	27.0	
Alga - Corse	2	317.9		9.0		33.7	6.2		29.0		<b>Cette étude</b>
		357.7	250.2	9.13	8.75		3.9	2.3	43.8	2.5	
<b>Libye</b>											
Farwà	<6	409.0		10.7		39.1	6.0		21.7		Pergent <i>et al.</i> , 2001*
		478.2	270.5	10.7	10.6		4.0	2.0	30.0	5.0	
Farwà	<6	470.6		8.5		30.9	5.8		55.2		Pergent <i>et al.</i> , 2001*
		512.5	325.4	8.5	8.4		4.5	1.3	66.7	15.4	
<b>Italie</b>											
Alghero Sardaigue	-	144.0		-		-	6.5		-		Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Coda Cavallo - Sardaigue	3	227.7		8.8		26.8	6.0		31.0		<b>Cette étude</b>
		253.1	183.8	8.9	8.5		3.8	2.2	47.6	2.4	
<b>Tunisie</b>											
Sidi Raïs	2	388.6		9.7		39.5	5.3		33.0		<b>Cette étude</b>
		436.4	316.7	9.8	9.5		3.2	2.1	52.1	3.6	
El Bibane	2	349.3		8.8		33.3	6.3		33.0		<b>Cette étude</b>
		420.5	250.9	9.0	8.6		3.6	2.6	50.5	8.4	

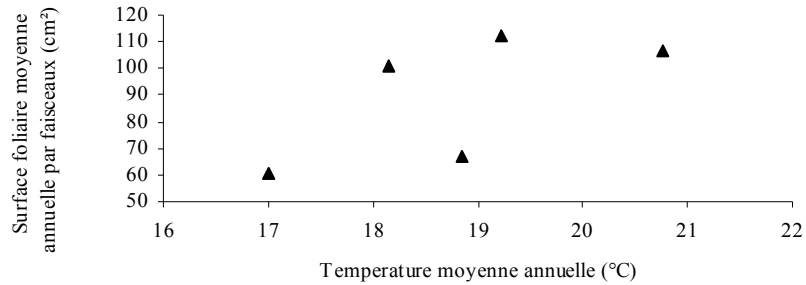


Figure 53 : Evolution de la surface foliaire par faisceaux, en fonction de la température (moyennes annuelles) ; de gauche à droite : Méjean, Alga, Coda Cavallo, Sidi Raïs et El Bibane.

#### 2.1.2.5. Longueur des bases

Les valeurs observées pour nos 5 sites sont comparables à ce qui est observable en Méditerranée, à même profondeur (Tableau 16). La longueur des bases varie sur le faisceau en fonction du rang de la feuille. Elle est donc maximale lorsque la feuille arrive en position de rang 1 (Giraud, 1977b ; Pergent, 1987 ; Figure 48). La taille varie également avec la période de récolte (Pergent, 1987). La longueur finale des bases est corrélée à la longueur des limbes (Pergent, 1987 ; Boumaza, 1995 ; Rico-Raimondino, 1995 ; Guidetti & Fabiano, 2000), aussi ces variations correspondent à celles observées pour les longueurs des limbes.

#### 2.1.2.6. Indice épiphytique

L'indice épiphytique (biomasse d'épiphytes par unité de surface) présente des variations saisonnières très marquées sur l'ensemble des sites étudiés. Les valeurs sont en moyenne maximale au nord et diminuent vers le sud, une augmentation est toutefois observée pour la côte tunisienne, et notamment la lagune d'El Bibane (Figure 54).

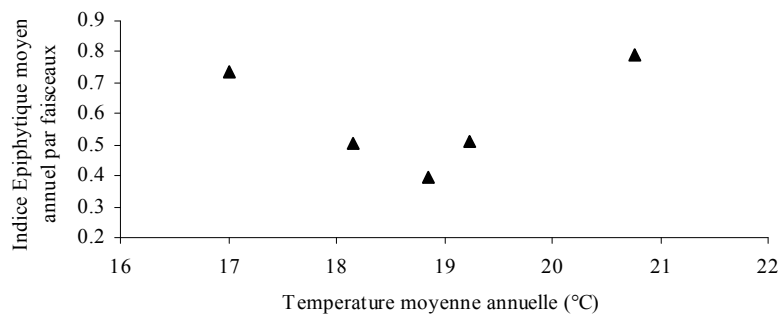


Figure 54 : Evolution de l'indice épiphytique ( $\text{mg.cm}^{-2}$ ) en fonction de la température (moyennes annuelles) ; de gauche à droite : Méjean, Alga, Coda Cavallo, Sidi Raïs et El Bibane.

Sur l'ensemble des stations, l'évolution saisonnière de la température explique près de 32 % de la variation de ce paramètre ( $r = 0.57$  ;  $p < 0.01$ ), le maximum est généralement observé pendant l'été. Si plusieurs auteurs confirment l'importance du facteur température dans la croissance des épiphytes (Mazzella *et al.*, 1989 ; Alcoverro *et al.*, 1997) ; les nutriments et la lumière semblent également jouer un rôle (Harlin, 1980 ; Mazzella *et al.*, 1989 ; Fitzpatrick & Kirkman, 1995 ; Leoni, 2005). Par ailleurs, l'utilisation de l'indice épiphytique permet de s'affranchir de l'influence de la surface de feuilles colonisables (Jacobs & Noten, 1980).

La cinétique d'apparition des épiphytes est plus précoce dans les stations situées dans le nord du bassin. L'indice épiphytique maximum suit le même décalage (juin à septembre). Le site de Méjean présente un second maximum, 3 mois après (septembre), qui pourrait être en relation avec la chute de la pression des herbivores à cette période de l'année (Figure 33). L'influence de ce facteur a déjà été soulignée par d'autres auteurs (Alcoverro *et al.*, 1997). En effet, le prélèvement par « le haut des feuilles », zone la plus chargée en épiphyte, par les herbivores (*e.g. Sarpa salpa*), implique un prélèvement maximal (Alcoverro *et al.*, 1997 ; Ruiz, 2000).

Pour l'ensemble des sites étudiés, il apparaît que le nombre de feuilles intermédiaires joue un rôle important dans la variation des valeurs d'indice épiphytique observées. Une corrélation négative significative existe entre ces 2 paramètres ( $r = -0.57$  ;  $p < 0.01$ ), expliquant 32.5 % de la variation. Les feuilles intermédiaires sont moins exposées (à l'intérieur du faisceau) et depuis moins longtemps, elles sont donc moins recouvertes par les épiphytes (Alcoverro *et al.*, 1997 ; Cebrian *et al.*, 1999, Peirano *et al.*, 2001). L'augmentation de leur nombre au sein du faisceau tend ainsi à faire baisser l'indice épiphytique.

#### 2.1.2.7. Coefficient A

Les valeurs mesurées pour les 5 sites sont cohérentes avec celles observées en Méditerranée (Tableau 16). Le coefficient A observé est représentatif de la pression de broutage et de l'hydrodynamisme. Il est donc propre à chaque site et reflète une pression locale. Au niveau des 4 sites d'Alga, Coda Cavallo, Sidi Raïs et El Bibane, la variation temporelle du coefficient A est clairement visible (Figure 33). Ces variations semblent en

relation avec les populations de *Sarpa Salpa*. En effet, cette espèce se nourrit sur l'herbier principalement pendant la période estivale (Peirano *et al.*, 2001 ; Leoni, 2005), et semble privilégier les zones superficielles où se trouvent nos stations, durant cette même période (Jadot *et al.*, 2002).

Le site de Méjean présente un coefficient A maximum, pour les feuilles adultes et intermédiaires, tout au long de l'année. L'origine de cette forte pression est peut être à relier à la présence sur le site de l'oursin *Paracentrotus lividus* (obs. pers.) et à l'importance des populations dans ce secteur de la côte bleue (*e.g.* Sausset-les-pins, Verlaque & Nedelec, 1983 ; Carry-le-Rouet, Nieri *et al.*, 1991). En effet, *Paracentrotus lividus*, qui peut être responsable d'un broutage allant d'une forte augmentation du coefficient A (Rico-Raimondino, 1995) jusqu'à la destruction de l'herbier (Verlaque & Nedelec, 1983), se nourrit indistinctement de feuilles adultes et intermédiaires (Peirano *et al.*, 2001). Il semble que le site de Méjean soit soumis à l'action conjuguée des 2 principaux macro-herbivores. Ainsi, au moment où *Paracentrotus lividus* exerce la pression de broutage la plus faible (juin, Peirano *et al.*, 2001), l'herbivore *Sarpa Salpa* commence sa période de broutage la plus forte sur l'herbier (Peirano *et al.*, 2001 ; Leoni, 2005). L'action saisonnière de l'hydrodynamisme peut se surajouter à celle des herbivores.

#### 2.1.2.8. Rythme de chute des feuilles

Les rythmes de chute observés sont cohérents avec les observations faites en Méditerranée (*e.g.* Boumaza, 1995 ; Pergent, 1987 ; Rico-Raimondino, 1995 ; Tableau 17). La chute des feuilles se produit tout au long de l'année, cependant, il peut exister des périodes d'accélération du rythme, généralement liées aux phénomènes hydrodynamiques (Caye, 1982 ; Buia *et al.*, 1992). Le site de Méjean, le plus abrité, présente un rythme de chute plus faible traduisant une influence réduite de l'hydrodynamisme.

#### 2.1.2.9. Rythme de formation des feuilles

Les valeurs observées pour la formation de nouvelles feuilles sont en accord avec celles de la littérature (Tableau 17). La formation survient plus ou moins régulièrement, tout au long de l'année, sur l'ensemble des sites. La valeur maximale est enregistrée à Coda Cavallo (8.05 feuilles par an) et la valeur minimale à l'Alga (6.96 feuilles par an).



#### 2.1.2.10. Longévité des feuilles

Les valeurs mesurées pour les 5 sites sont similaires à ce que l'on observe généralement pour *Posidonia oceanica* en Méditerranée (Tableau 17). Elles varient entre 6 et 11.5 mois pour une station donnée. La longévité moyenne varie quant à elle entre 8.4 (Sidi Raïs) et 10.0 mois (El Bibane). Ce paramètre dépend essentiellement de la période d'apparition de feuilles au sein du faisceau (Romero, 1989a) ; les feuilles dont la longévité est la plus importante sont apparues en hiver.

#### 2.1.2.11. Concentration en azote des tissus foliaire

Les concentrations en azote des tissus foliaire des différents sites sont comparables aux concentrations en azote observées pour les mêmes tissus en Méditerranée (Tableau 18). Les concentrations en azote des tissus foliaires sont susceptibles d'informer sur la disponibilité en azote pour la plante (Atkinson & Smith, 1983 ; Agawin *et al.*, 1996 ; Ceccherelli & Cinelli, 1997 ; Udy & Dennison, 1997ab ; Moore & Wetzel, 2000 ; Ruiz, 2000 ; Ruiz *et al.*, 2001 ; Touchette *et al.*, 2003 ; Invers *et al.*, 2004 ; Leoni, 2005 ). Le site de Coda Cavallo, qui présente les concentrations en azote total les plus faibles dans l'eau de la canopée et l'eau interstitielle, présente également des concentrations en azote minimales dans les tissus foliaires (Figure 35, 36). Les valeurs moyennes annuelles enregistrées dans les tissus foliaires à Coda Cavallo sont proches de la valeur critique susceptible d'entraîner une forte limitation par l'azote (Figure 55 ; Duarte, 1990). Ces valeurs pourraient expliquer la biométrie foliaire observée à Coda Cavallo (valeurs minimales). Cependant, il n'existe pas toujours, pour nos stations, de relations significatives entre les concentrations en azote du milieu et celles des tissus foliaires. Ainsi, la concentration maximale en azote total dans l'eau de la canopée et l'eau interstitielle, observée pour le site Sidi Raïs, ne se retrouve pas dans les tissus foliaires.

La concentration en azote des tissus foliaire (limbe et base) diminue avec l'âge sur tous les sites étudiés (Figure 36). Ce phénomène pourrait être lié, au moins en partie, à la re-translocation des nutriments des feuilles les plus âgées (Alcoverro *et al.*, 2000 ; Lepoint *et al.*, 2002). En effet, la remobilisation de l'azote contenu dans les tissus âgés, fait parti des mécanismes permettant à *Posidonia oceanica* de soutenir une production primaire plus importante malgré l'oligotrophie du milieu (Gobert *et al.*, 2002 ; Lepoint *et al.*, 2002).

Tableau 17 : Chute, formation annuelle et longévité moyenne des feuilles de *Posidonia oceanica* dans différents sites de Méditerranée.

Sites	Prof.	Chute annuelle	Formation annuelle	Longévité moyenne	Longévité Min-Max	Références
<b>Algérie</b>						
Anse Kouali	10	-	8.9	-		Amarouche, 2005
Anse Kouali	0.3 à 10	5.5 à 8.5	5.5 à 8.5	-	6 - 12	Boumaza, 1995
Bou Ismail	10	-	8.8	-		Amarouche, 2005
<b>Espagne</b>						
Cala Junquet	4	-	-	11.5		Cebrian <i>et al.</i> , 1994
<b>France</b>						
Banyuls	1 à 19	6.9 à 7.6	6.6 à 8.1	8.4 à 10.7	7 - 13	Pergent, 1987
Méjean	3	6.7	7.1	9.5	7 - 11.5	<b>Cette étude</b>
Plateau des Chèvres	10	6.9	6.6	10.7	9.5 - 11.5	Rico-Raimondino, 1995
Port-Cros	1 à 32	5.4 à 7.0	5.6 à 7.9	9.8 à 11.5	8 - 14	Pergent, 1987
Port-Cros	0.5 à 2	-	-	7.8 à 9.9	5 - 13	Theлин & Boudouresque, 1983
Riou	10 à 20	6.5 à 7.0	6.2 à 6.7	10.7 à 10.8	8.5 - 12.5	Rico-Raimondino, 1995
Alga - Corse	2	8.4	6.96	9.7	6 - 11.5	<b>Cette étude</b>
Calvi - Corse	11	10.3	9.20	9.3		Leoni, 2005
<b>Italie</b>						
Ischia	4	-	-	6.5	5 - 8	Ott, 1980
Ischia	5.5	-	5.6 à 7.3	-		Guidetti & Fabiano, 2000
Lacco Ameno - Ischia	22	6.9	-	-		Buia <i>et al.</i> , 1992
Lacco Ameno - Ischia	5 à 20	7.0 à 7.8	6.2 à 8.7	9.2 à 9.7	7 - 12	Pergent & Pergent-Martini, 1991
Alghero Sardaigne	5	-	6.5	-		Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Coda Cavallo - Sardaigne	3	8.7	8.1	9.4	5.5 - 11.5	<b>Cette étude</b>
<b>Tunisie</b>						
El Bibane	2	7.8	7.7	10	7.5 - 11.5	<b>Cette étude</b>
Sidi Raïs	2	8.0	7.6	8.4	5.5 - 10.5	<b>Cette étude</b>
<b>Turquie</b>						
Urla-Iskele	2 à 5	6.6 à 7.9	6.5 à 7.9	-		Pergent, 1987

## 2.1.2.12. Concentration en azote des épiphytes

La concentration en azote des épiphytes (concentration des épiphytes de toutes les feuilles et concentration des épiphytes du limbe de rang 1) est comparable à ce qui est généralement rapporté en Méditerranée (Tableau 19). Au niveau du site de Coda Cavallo, la concentration en azote des épiphytes est la plus forte alors que ce site présente la concentration en nutriments azotés du milieu la plus faible (Figure 16, 17). Inversement, les sites de Sidi Raïs et d'El Bibane, qui présentent les concentrations en azote total dans l'eau les plus élevées, présentent des épiphytes avec une concentration minimale en azote.

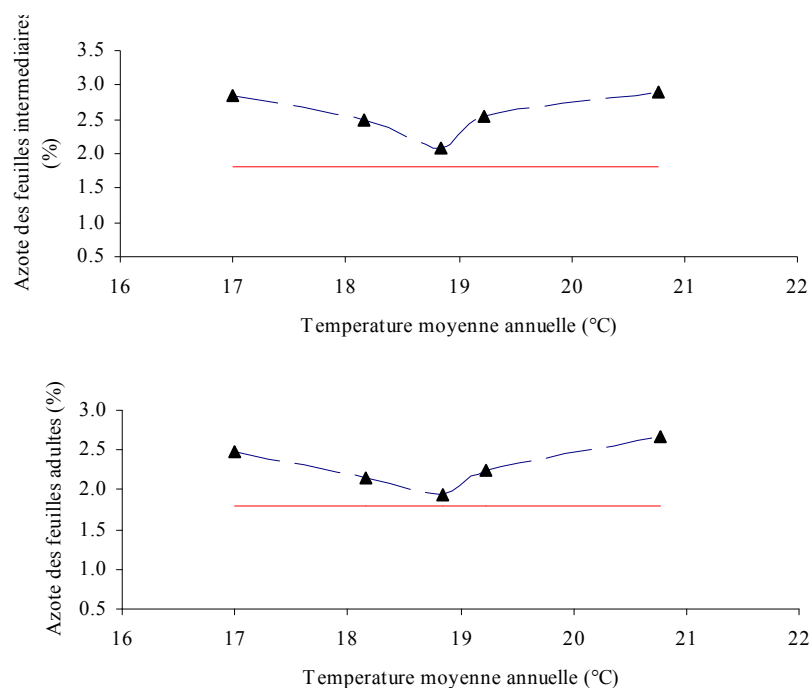


Figure 55 : Evolution de la concentration en azote des feuilles (% PS) en fonction de la température (moyennes annuelles) ; de gauche à droite : Méjean, Alga, Coda Cavallo, Sidi Raïs et El Bibane ; en rouge : seuil indicatif de limitation (Duarte, 1990).

La concentration en azote des épiphytes pourrait apporter des informations sur la quantité d'azote utilisable dans le milieu (Mc Glathery, 1995 ; Ruiz, 2000). En effet, la rapidité de croissance et la durée de vie réduite des épiphytes font que les valeurs mesurées correspondraient à la disponibilité en nutriments, dans le milieu, sur une période relativement courte. Cependant, des variations dans la composition des communautés épiphytiques, liées aux conditions environnementales (*e.g.* influence de la profondeur et

de la lumière, Boero, 1981 ; Boudouresque *et al.*, 1981 ; Peirano *et al.*, 2001 ; herbivorie, Alcoverro *et al.*, 1997), peuvent se traduire par des concentrations en azote différentes (Peirano *et al.*, 2001).

La quantité d'azote mobilisée par les épiphytes (Figure 43) diminue, au fur et à mesure que l'on se déplace vers le sud, pour les sites en mer ouverte. Cette tendance s'accorde avec la diminution des nutriments généralement observée entre le nord et le sud du bassin occidental (Figure 51) et confirme le rôle potentiel de « sentinelle biologique » joué par les épiphytes vis-à-vis de l'enrichissement du milieu.

Tableau 18 : Concentration moyenne annuelle en azote et en carbone dans les feuilles de *Posidonia oceanica* (\*données ponctuelles ; NP : non précisé).

Sites	Prof. (m)	Tissus	N (%)	C (%)	Références
<b>Espagne</b>					
Bahia de Levante	7.5	Feuilles	2.26	40.00	Ruiz, 2000
NP	-	Feuilles	-	38.12	Enriquez <i>et al.</i> , 1995 in Peirano <i>et al.</i> , 2001
N-E Espagne	5-20	« Jeunes » feuilles	1.70*(mai-juin)	-	Alcoverro <i>et al.</i> , 2001
Menorca	5-30	« Jeunes » feuilles	1.25*(mai-juin)	-	Alcoverro <i>et al.</i> , 2001
Fornells Bay Baléares	- NP	Feuilles intermédiaires	0.70 à 1.24*(juill)	-	Delgado <i>et al.</i> , 1999
<b>France</b>					
Méjean	3	Feuilles adultes de rang 1	2.15	37.58	<b>Cette étude</b>
Méjean	3	Feuilles adultes	2.49	36.94	<b>Cette étude</b>
Méjean	3	Feuilles intermédiaires	2.86	36.54	<b>Cette étude</b>
NP	NP	Feuilles	2.18*	-	Molinier & Pelligrini, 1966
Alga - Corse	2	Feuilles adultes	2.14	38.30	<b>Cette étude</b>
Alga - Corse	2	Feuilles intermédiaires	2.50	38.37	<b>Cette étude</b>
Alga - Corse	2	Feuilles adultes de rang 1	1.69	37.14	<b>Cette étude</b>
Calvi - Corse	11	Feuilles	1.54	35.24	Leoni, 2005
Calvi - Corse	10	Feuille la plus jeune	1.30*(oct)	-	Lepoint <i>et al.</i> , 2002
Calvi - Corse	10	Feuille la plus âgée	0.30*(oct)	-	Lepoint <i>et al.</i> , 2002
Calvi - Corse	10	Feuilles	0.70* à 1.50*(juin)	-	Lepoint <i>et al.</i> , 2002

Sites	Prof. (m)	Tissus	N (%)	C (%)	Références
<b>Italie</b>					
Baie Monterosso, (La Spezia)	5-17	Feuilles	-	37.32 à 49.07	Peirano <i>et al.</i> , 2001
Lacco Ameno - Ischia	5-20	Feuilles adultes de rang 1	-	27.40	Pergent & Pergent- Martini, 1991
Lacco Ameno - Ischia	20	« Jeunes » feuilles	1.49* (juill)	33.80* (juill)	Romero <i>et al.</i> , 1992
Lacco Ameno - Ischia	20	« Vieilles » feuilles	1.32* (juill)	30.60* (juill)	Romero <i>et al.</i> , 1992
Lacco Ameno - Ischia	5	« Vieilles » feuilles	1.33* (juill)	-	Romero <i>et al.</i> , 1992
Coda Cavallo - Sardaigne	3	Feuilles adultes de rang 1	1.73	38.39	<b>Cette étude</b>
Coda Cavallo - Sardaigne	3	Feuilles adultes	1.94	39.33	<b>Cette étude</b>
Coda Cavallo - Sardaigne	3	Feuilles intermédiaires	2.08	39.26	<b>Cette étude</b>
<b>Tunisie</b>					
El Bibane	2	Feuilles adultes de rang 1	2.49	38.10	<b>Cette étude</b>
El Bibane	2	Feuilles adultes	2.66	38.72	<b>Cette étude</b>
El Bibane	2	Feuilles intermédiaires	2.91	38.42	<b>Cette étude</b>
Sidi Raïs	2	Feuilles adultes de rang 1	2.05	38.18	<b>Cette étude</b>
Sidi Raïs	2	Feuilles adultes	2.23	38.29	<b>Cette étude</b>
Sidi Raïs	2	Feuilles intermédiaires	2.54	38.52	<b>Cette étude</b>

#### 2.1.2.13. Concentration en carbone des tissus foliaire

Les concentrations en carbone varient peu entre les tissus et d'un site à l'autre. Les valeurs mesurées sont similaires à ce qui est généralement observé pour cette espèce (Tableau 18).

Les concentrations en carbone sont relativement stables d'un tissu à l'autre et d'un site à l'autre. Le carbone étant principalement impliqué dans la constitution structurale de la plante, il n'est pas (ou peu) affecté par la dynamique nutritionnelle de celle-ci (Atkinson & Smith, 1983).

#### 2.1.2.14. Concentration en carbone des épiphytes

Les concentrations en carbone des épiphytes enregistrées sont comparables à ce qui est observé en Méditerranée (Tableau 19). Les variations notées sont principalement

liées aux différentes communautés d'épiphytes présentes au moment du prélèvement, et à leur concentrations respectives en carbone (Peirano *et al.*, 2001). Les caractéristiques biotiques (*e.g.* herbivorie, Alcoverro *et al.*, 1997) et abiotiques (*e.g.* profondeur et la lumière, Boero, 1981 ; Boudouresque *et al.*, 1981 ; Peirano *et al.*, 2001) des sites vont réguler les communautés épiphytiques qui s'y développent.

Tableau 19 : Concentration moyenne annuelle en azote et en carbone dans les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica*.

Sites	Prof. (m)	Tissus	N (%)	C (%)	Références
<b>Espagne</b>					
Bahia de Levante	7.5	Epiphytes	1.03	19.83	Ruiz, 2000
Blanes	13	Epiphytes	1.38	15.10	Alcoverro <i>et al.</i> , 1997
Giverola	5	Epiphytes	1.50	17.20	Alcoverro <i>et al.</i> , 1997
Iles Medes	5 à 13	Epiphytes	1.48 à 1.57	13.10 à 16.60	Alcoverro <i>et al.</i> , 1997
Port Lligat	5	Epiphytes	0.96	16.30	Alcoverro <i>et al.</i> , 1997
<b>France</b>					
Méjean	3	Epiphytes	2.60	29.81	<b>Cette étude</b>
Alga - Corse	2	Epiphytes	3.19	32.87	<b>Cette étude</b>
Calvi - Corse	11	Epiphytes	1.44	19.01	Leoni, 2005
<b>Italie</b>					
Baie Monterosso - La Spezia	5 à 10	Epiphytes adultes (feuilles)	3.90 à 4.00	24.70 à 27.60	Peirano <i>et al.</i> , 2001
Baie Monterosso - La Spezia	5 à 10	Epiphytes intermédiaires (feuilles)	4.60 à 5.80	29.40 à 34.20	Peirano <i>et al.</i> , 2001
Baie Monterosso - La Spezia	17	Epiphytes adultes (feuilles)	4.70	27.30	Peirano <i>et al.</i> , 2001
Baie Monterosso - La Spezia	17	Epiphytes intermédiaires (feuilles)	4.10	20.60	Peirano <i>et al.</i> , 2001
Coda Cavallo - Sardaigne	3	Epiphytes	3.58	24.63	<b>Cette étude</b>
<b>Tunisie</b>					
El Bibane	2	Epiphytes	2.15	26.22	<b>Cette étude</b>
Sidi Raïs	2	Epiphytes	2.28	30.31	<b>Cette étude</b>

## 2.2. Caractéristique de la strate endogée

### 2.2.1. Croissance des rhizomes

La vitesse de croissance des rhizomes observée pour chaque site correspond à ce qui est généralement enregistré pour ce paramètre en Méditerranée (Figure 56).

Si l'on considère la vitesse de croissance moyenne (calculée entre 1997 et 2000), il apparaît que celle-ci augmente du nord au sud. La vitesse la plus élevée est rencontrée à El Bibane (17.3 mm.an<sup>-1</sup>).

Les valeurs obtenues traduisent, de manière générale, la dynamique sédimentaire au niveau des sites (Boudouresque *et al.*, 1984). En effet, au niveau d'El Bibane, une grande quantité d'organismes provenant de la mer meurt une fois à l'intérieur de la lagune, principalement du fait du fort écart de salinité (Medhioub & Perthuisot, 1981 ; Pilkey *et al.*, 1989), et sédimente donc sur place. D'autre part, l'apport éolien de poussières apparaît comme particulièrement important au niveau de cette lagune (Pilkey *et al.*, 1989), notamment au niveau des marges (Medhioub & Perthuisot, 1981). La combinaison de ces 2 sources d'apport potentiel, augmentée du ruissellement, conduit à une vitesse de croissance de rhizome élevée sur le site.

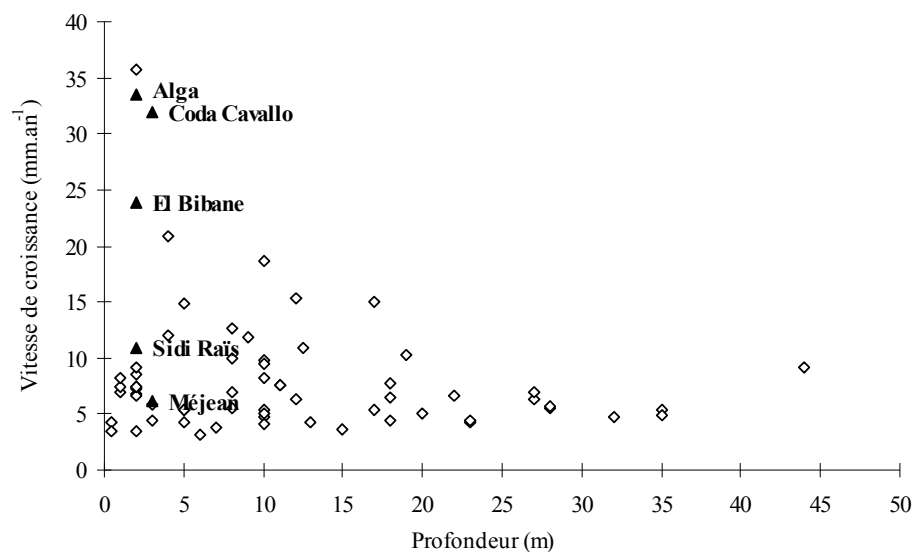


Figure 56 : Vitesses de croissance des rhizomes enregistrées pour différents sites de Méditerranée (d'après Pergent *et al.*, 2001).

Pour les autres sites, plusieurs facteurs sont à même d'interférer sur la vitesse de sédimentation. Ainsi le site de Sidi Raïs, caractérisé par la présence d'un récif-barrière, dont le front externe contribue à piéger une quantité de sédiment assez importante, présente également une vitesse de croissance moyenne des rhizomes élevée.

Par ailleurs, pour l'année de l'étude (2002), bien que les rhizomes n'aient pas achevé leur croissance (Boudouresque *et al.*, 1984), les vitesses de croissance des rhizomes à l'Alga et à Coda Cavallo sont très fortement élevées (respectivement 33.6 mm pour une moyenne de 12.6 mm par an, et 31.9 mm pour une moyenne de 13 mm par an). Le bilan sédimentaire des sites semble donc avoir été modifié au point d'entraîner un important phénomène de compensation par les rhizomes, pour éviter l'enfouissement.

Ainsi, au niveau de la plage de l'Alga, plusieurs « aménagements » susceptibles d'expliquer les résultats obtenus, ont été réalisés au cours des années précédentes. Le comblement d'une petite zone humide (une centaine de m<sup>2</sup>) en arrière de la plage a été réalisé au moyen des banquettes de *Posidonia oceanica* présentes *in situ*. La pose d'un drain pour faire disparaître la zone humide, de même que le « raclage » de toute la végétation dunaire et d'arrière plage, à l'aide d'engins de chantier, est probablement à l'origine d'un transfert de sédiment vers le milieu marin.

#### 2.2.2. Nombre d'écailles par cycle

Le nombre d'écailles par cycle correspond au nombre de feuilles tombées au cours d'une l'année lépidochronologique. Les valeurs observées sont conformes avec la littérature concernant ce paramètre pour des profondeurs similaires (*e.g.* Pergent, 1987 ; Boumaza, 1995 ; Figure 57).

Pour les sites de Coda Cavallo et de Sidi Raïs, l'évolution du nombre d'écailles par cycle est corrélée à la vitesse de croissance des rhizomes (respectivement  $r = 0.79$  ;  $p < 0.1$  et  $r = 0.81$  ;  $p < 0.05$ ). Ces résultats sont à rapprocher des observations de Pergent-Martini (1994).



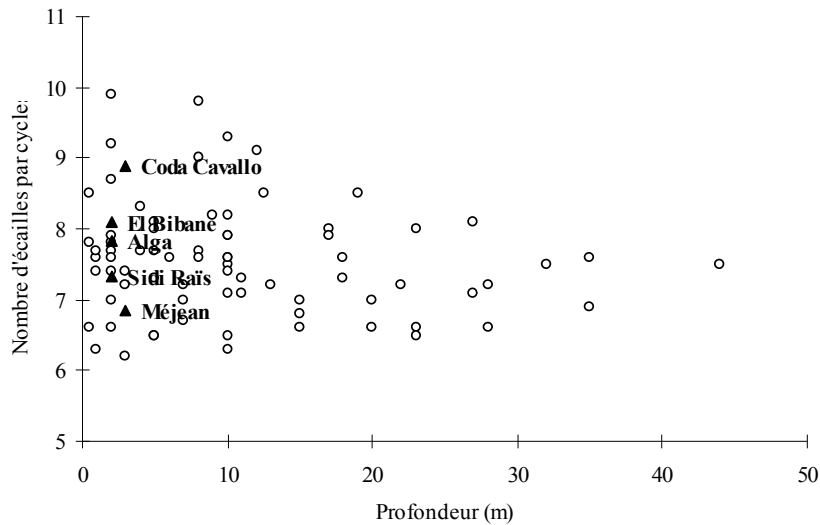


Figure 57 : Nombre d'écaillés par cycle enregistré pour différents sites de Méditerranée (d'après Pergent *et al.*, 2001).

### 3. LA PRODUCTION PRIMAIRE DES HERBIERS

#### 3.1. Principe général : Méthode lépidochronologique

Plusieurs méthodes, directes (*e.g.* marquage, Ott, 1980) ou indirectes (*e.g.* production d'O<sub>2</sub>, Bay, 1978 ; <sup>14</sup>C, Libes, 1986), sont utilisées pour évaluer, plus ou moins efficacement, la production primaire de *Posidonia oceanica*.

Depuis quelques années une nouvelle méthode basée sur la lépidochronologie a été proposée (c.f. Pergent & Pergent-Martini, 1990 ; Pergent & Pergent-Martini, 1991 ; Pergent *et al.*, 1992). Cette méthode présente plusieurs avantages : (i) elle fournit une mesure de production (nette) totale, (ii) elle distingue la production des différents tissus (limbes, bases et rhizomes), (iii) elle peut fournir une estimation de la production primaire passée, (iv) elle est applicable à toutes les profondeurs (Pergent-Martini *et al.*, 1994).

Toutefois, certaines imprécisions sont mises en évidence, notamment dans les stations présentant une forte pression des herbivores et /ou de la casse.

Dans le cadre de ce travail, une optimisation de la méthode lépidochronologique est proposée. Trois paramètres sont classiquement utilisés pour évaluer la production primaire foliaire : (i) la surface des tissus foliaires en fin de croissance, (ii) la densité de ces tissus et

(iii) le nombre de feuilles formées annuellement. Si l'estimation des 2 derniers paramètres est relativement précise ; en revanche, l'évaluation de la surface des tissus foliaire mérite d'être affinée.

Afin de s'affranchir de l'impact des herbivores sur la longueur des limbes, 2 stratégies sont généralement utilisées :

- travailler dans des stations où cette pression est relativement faible (*e.g.* Lacco Ameno, Pergent *et al.*, 1994) et ne prendre en compte que les limbes entiers.

- mettre en place des exclosures pour protéger les limbes du broutage (*e.g.* Rico-Raimondino, 1995 ; Leoni, 2005). En éliminant la pression des herbivores, le nombre de limbes entiers, qui constitue la principale limitation à l'utilisation de la méthode lépidochronologique (Boumaza, 1995 ; Rico-Raimondino, 1995), augmente considérablement. Cependant, l'action de l'hydrodynamisme sur les faisceaux, et la sénescence des tissus, ne peuvent être évités. La présence d'un nombre de limbes dont l'apex est manquant est donc inévitable en fonction des sites considérés.

Dans notre méthode nous proposons 2 stratégies permettant de travailler sans restrictions géographiques ni manipulations supplémentaires :

- dans le cas des stations où l'impact des herbivores est modéré :

L'utilisation de la longueur du limbe de la feuille adulte de rang 3 permet de s'affranchir, dans la plupart des cas, de la pression des herbivores et/ou de la casse. Le limbe de rang 3 semble d'ores et déjà avoir achevé sa croissance à partir de cette position (Ott, 1980). En effet, au-delà d'un âge critique (12 à 22 semaines, soit plus de la moitié de la vie des feuilles), la taille des feuilles diminue, essentiellement du fait de la casse (Ott, 1980). De plus, l'impact du broutage est plus réduit pour cette position (Alcoverro *et al.*, 1997). En effet, la situation plus centrale au sein du faisceau et le temps d'exposition plus court sont de nature à réduire cet impact.

- dans le cas des stations où l'impact des herbivores est très élevé :

Nous utilisons une relation entre la longueur moyenne du limbe adulte 3 et la longueur moyenne de la base de l'adulte 1, dont la croissance est également terminée (Figure 48). Cette relation, établie dans 9 sites du bassin méditerranéen, situés à

différentes profondeurs, permet d'évaluer la longueur théorique du limbe à partir de celle de la base.

La surface des tissus foliaires est estimée classiquement à partir de leur seule longueur, en partant du principe que leur largeur est de 1 cm (*e.g.* Pergent & Pergent-Martini, 1991 ; Rico-Raimondino, 1995). Dans notre calcul, nous avons précisé ce paramètre en tenant compte de la surface réelle des feuilles (la longueur multipliée à la largeur), car les largeurs moyennes varient d'un site à l'autre (8.9 à 10.8 mm soit plus de 20 %).

La différence de longueur de limbe enregistrée entre les valeurs mesurées pour le rang 1 (limbes entiers et brisés) et pour le rang 3 (limbes entiers), permet de quantifier la perte de matière foliaire due au broutage et/ou à l'hydrodynamisme.

### 3.2. Application aux sites étudiés

La production primaire foliaire mesurée pour chacun des sites est comparable à ce qui est observable en Méditerranée à profondeurs similaires (Tableau 20 ; Figure 58).

La production primaire foliaire par faisceaux est maximale en ce qui concerne les zones côtières continentales. Sidi Raïs et Méjean présentent les valeurs les plus importantes (respectivement 781.2 et 689.3 mgC.fx<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>). La production primaire foliaire par faisceaux est minimale au niveau des côtes insulaires (Alga : 534.1 mgC.fx<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>, Coda Cavallo : 358.2 mgC.fx<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>) ; le site en lagune présente des valeurs intermédiaires (El Bibane : 559.7 mgC.fx<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>). La part de production foliaire représentée par les bases varie de 13 à 23 % selon les sites.

Si l'on considère la production foliaire par m<sup>2</sup>, la distribution des valeurs est sensiblement identique. Toutefois, la production primaire foliaire par m<sup>2</sup> de Méjean (753.5 gC.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>) est plus élevée que celle de Sidi Raïs (622.6 gC.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). La production primaire foliaire par m<sup>2</sup> est toujours minimale au niveau des côtes insulaires (Alga : 295.0 gC.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>, Coda Cavallo : 172.6 gC.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). La lagune présente une production foliaire par m<sup>2</sup> intermédiaire (469.2 gC.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>).

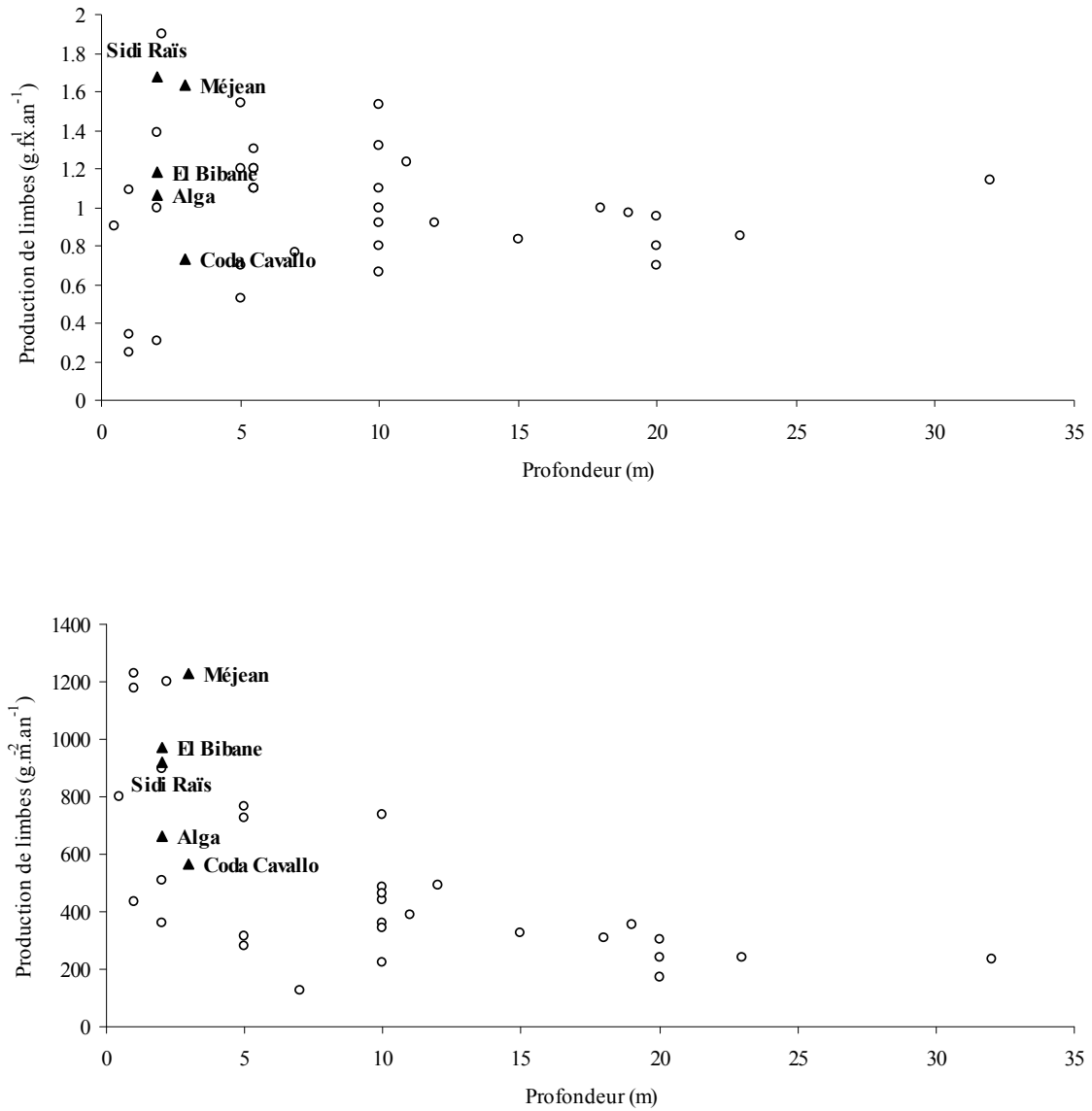


Figure 58: Production primaire de limbes (par faisceaux et par  $m^2$ ) pour différents sites de Méditerranée (Romero, 1989b ; Thelin & Bedhomme, 1983 ; Pergent-Martini *et al.*, 1994 ; Pergent *et al.*, 1997 ; Guidetti & Fabiano, 2000).

Tableau 20 : Production primaire par m<sup>2</sup> des différents tissus de *Posidonia oceanica* pour différents sites de Méditerranée (\*synthèse in Pergent-Martini *et al.*, 1994 ; Rhiz. : rhizome ; Lévido. : lépidochronologie ; Mod. : modifiée ; Dist. Internod. : distance internodale).

Sites	Prof. (m)	Production primaire (g.PS.an <sup>-1</sup> )			Méthode	Références
		Limbe	Base	Rhiz.		
<b>Algérie</b>						
Anse de Kouali	0.3	597.8	174.2	26.5	Lévido. Mod.	Boumaza, 1995
Anse de Kouali	0.7	804.7	272.6	37.9	Lévido. Mod.	Boumaza, 1995
Anse de Kouali	2	1035.0	410.9	50.0	Lévido. Mod.	Boumaza, 1995
<b>Espagne</b>						
Aguadulce	-	477.3	88.4	52.3	-	Cebrian & Duarte, 2001
Aguamarga	-	556.9	145.3	84.9	-	Cebrian & Duarte, 2001
Boadella	-	1107.9	120.6	71.1	-	Cebrian & Duarte, 2001
Bolnuevo	-	974.5	88.4	47.7	-	Cebrian & Duarte, 2001
Cala Jonquet	4	845.3	80.6	20.5	Dist. Internod.	Cebrian <i>et al.</i> , 1997
Cala Jonquet	-	851.3	89.4	20.6	-	Cebrian & Duarte, 2001
Calnegre	-	833.5	100	58.7	-	Cebrian & Duarte, 2001
El Mojon	-	13.7	1.5	2.0	-	Cebrian & Duarte, 2001
Els Estudiants	-	1286.9	169.1	140.7	-	Cebrian & Duarte, 2001
Iles Medes	5	1219.0	-	-	-	Romero, 1989*
Iles Medes	5	766.5	156.9	54.7	Zieman/Lévido.	Romero, 1989*
L'Albir	-	454.8	54.3	32	-	Cebrian & Duarte, 2001
L'Olla	-	982.8	89.1	41.9	-	Cebrian & Duarte, 2001
La Fossa	-	1128.6	111.9	185.5	-	Cebrian & Duarte, 2001
Plagetes	-	989.1	122.4	76.1	-	Cebrian & Duarte, 2001
Punta Prima	-	751.8	149.8	79.3	-	Cebrian & Duarte, 2001
Rodalquilar	-	807.8	146.9	142.2	-	Cebrian & Duarte, 2001
San Antonio	5	438	-	-	-	Esteban, 1989*
Sant Jordi d'Alfama	-	328.7	35.9	23.2	-	Cebrian & Duarte, 2001
Santa Pola	2	557	-	-	-	Esteban, 1989*

## DISCUSSION & CONCLUSION

Sites	Prof. (m)	Production primaire (g.PS.an <sup>-1</sup> )			Méthode	Références
		Limbe	Base	Rhiz.		
Villaricos	-	105.8	24.5	18.6	-	Cebrian & Duarte, 2001
<b>France</b>						
Banyuls	1	434.5		65.6	Lérido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Banyuls	2	360.5		59.7	Lérido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Méjean	3	1227.0	178.7	20.7	L.C.	<b>Cette étude</b>
Port-Cros	1	1177.5		42.9	Lérido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Port-Cros	2	896.6		38.4	Lérido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Port-cros	0.5	800		-	Zieman modifié	Theлин & Bedhomme, 1983
Port-cros	2.2	1200		-	Zieman modifié	Theлин & Bedhomme, 1983
Port-cros	1	1100		-	-	Theлин & Giorgi, 1984*
Port-cros	2	1200		-	-	Theлин & Giorgi, 1984*
Port-cros	0.7	1100	-	-	Zieman modifié	Theлин & Giorgi, 1984
Port-cros	0.5	800	-	-	Zieman modifié	Theлин & Giorgi, 1984
Port-cros	2.5	1200	-	-	Zieman modifié	Theлин & Giorgi, 1984
Alga - Corse	2	664.2	185.1	93.7	L.C.	<b>Cette étude</b>
<b>Italie</b>						
Ischia	5	438		-	Zieman	Buia <i>et al.</i> , 1992*
Ischia	5	728.4		37.8	Lérido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Ischia	4	3100		-	Zieman	Ott, 1980
Ischia	4	604		-	-	Wittmann & Ott, 1982*
Lacco Ameno - Ischia	5	530	142	37.8	Lérido.	Pergent <i>et al.</i> , 1994
Lacco Ameno - Ischia	5	378.5	-	-	Zieman	Zupo <i>et al.</i> , 1997
Punta Vico - Ischia	4	613	54	27	Meth. « Pirc 1983 »	Wittmann, 1984
Otranto	6.5 - 8	574		13 - 70	Lérido.	Guidetti <i>et al.</i> , 2000
S. Domino	6.5 - 8	509 - 587		13 - 40	Lérido.	Guidetti <i>et al.</i> , 2000
Alghero - Sardaigne	5	278.3		29.0	Lérido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Coda Cavallo - Sardaigne	3	565.4	146.7	108.5	L.C.	<b>Cette étude</b>

Sites	Prof. (m)	Production primaire (g.PS.an <sup>-1</sup> )			Méthode	Références
		Limbe	Base	Rhiz.		
Olbia - Sardaigne	7	126.3		4	Lépido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
<b>Tunisie</b>						
El Bibane	2	972.6	242.4	97.2	L.C.	<b>Cette étude</b>
Sidi Raïs	2	920.9	204.2	33.9	L.C.	<b>Cette étude</b>
<b>Turquie</b>						
Urla-Iskele	1	1230.6		53.4	Lépido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Urla-Iskele	2	510.0		28.4	Lépido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Urla-Iskele	5	315.0		23.5	Lépido.	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994

### 3.3. Application à d'autres sites méditerranéens

#### 3.3.1. Analyse de la méthode de calcul utilisée

L'application de la méthode d'estimation de la production primaire par lépidochronologie dite « classique » sur les sites étudiés et l'application de la méthode lépidochronologique croisée (L.C.), sur des données de la littérature, permettent d'évaluer les différences apportées par cette dernière.

- (i) Si l'on considère la différence apportée par l'utilisation de la feuille de rang 3 pour l'estimation de la longueur du limbe (Tableau 21), l'écart varie, selon le site, entre 18 et 69 %. L'ancienne méthode sous-estime cette longueur de 36 % en moyenne. Il apparaît que la différence enregistrée entre les 2 méthodes diminue avec la profondeur, sur un même site. La réduction de l'herbivorie ainsi que de l'hydrodynamisme, avec la profondeur, peut expliquer cette tendance. Les impacts des herbivores et de l'hydrodynamisme constituent donc des facteurs importants à prendre en compte pour estimer, de manière fiable, la longueur du limbe par lépidochronologie. On constate, notamment, que le site présentant les plus importants écarts entre les 2 méthodes d'estimations (63 et 69 % pour Banyuls à 1 et 2 m de profondeur), est soumis à un surpâturage par l'oursin *Paracentrotus lividus* (Pergent-Martini *et al.*, 1994). Inversement, les

stations d'Ischia (Lacco Ameno), où les populations d'herbivores sont très réduites (Pergent *et al.*, 1994), présentent des écarts beaucoup plus faibles 22 à 39 %.

- (ii) Si l'on considère la différence apportée par l'utilisation de la largeur réelle du limbe plutôt que la longueur moyenne théorique de 10 mm, l'écart peut dépasser 10 % dans les 5 sites étudiés (Tableau 22). L'erreur liée à la prise en compte de ce paramètre correspond à la formule suivante :

$$\text{Erreur (larg.) (\%)} = |1 - (\text{largeur en cm})| \times 100$$

Si l'on prend en compte une plage de largeurs moyennes annuelles de feuilles adultes observées pour l'espèce, allant de plus 0.8 à 1.2 cm (Pergent & Pergent-Martini, 1988 ; Pergent-Martini, 1994), cette différence peut atteindre 20 %.

La prise en compte de cette nouvelle méthode (L.C.) suggère une révision à la hausse des valeurs de production primaire évaluées par lépidochronologie, particulièrement pour les sites des zones peu profondes et/ou soumises à une pression des herbivores et/ou un hydrodynamisme important (Tableau 21).

La méthode lépidochronologique croisée et la méthode classique fournissent, en fait, des informations différentes et complémentaires concernant la production des limbes :

-La méthode classique rend compte d'une production primaire « observable/restante ».

-La méthode lépidochronologique croisée correspond à la production primaire « totale » de ces tissus.

La différence entre la production primaire foliaire « observée » et « totale » permet d'évaluer la quantité de limbe perdue par les feuilles vivantes (broutage, hydrodynamisme). Ainsi, tout en préservant les avantages de la méthode lépidochronologique classique (Pergent-Martini *et al.*, 1994), cette nouvelle méthode corrige les imprécisions de la précédente (surface des limbes) et apporte des informations complémentaires à même de préciser les flux de carbone.



Site	Date	Prof.	Nb. feuilles formées.an <sup>-1</sup>	d. (mg.cm <sup>-2</sup> )	Long. feuilles		D. (fx.m <sup>-2</sup> )	Production foliaire				Ecart d'estimation (%)
					Rang 1	Rang 3		g.fx <sup>-1</sup>		g.m <sup>-2</sup>		
								Rang 1	Rang 3	Rang 1	Rang 3	
Alga <sup>1</sup>	04-02 à 03-03	2 m	7.0	5.1	28.79	45.20	622	1.03	1.49 <sup>théo.</sup>	637.8	926.2 <sup>théo.</sup>	31
Coda Cavallo <sup>1</sup>	04-02 à 03-03	3 m	8.1	4.4	21.00	30.35	775	0.75	1.03	518.8	796.1	35
Sidi Rais <sup>1</sup>	03-02 à 02-03	2 m	7.6	5.3	35.27	54.39	547	1.44	2.10	786.8	1151.1	32
El Bibane <sup>1</sup>	03-02 à 02-03	2 m	7.7	4.6	36.37	48.42	821	1.29	1.65	1061.9	1355.1	22
Méjean <sup>1</sup>	04-02 à 03-03	3 m	7.1	6.1	15.95	43.76	750	0.69	1.73 <sup>théo.</sup>	515.1	1299.8 <sup>théo.</sup>	60
Ischia <sup>2</sup>	07-89 à 07-90	5 m	7.9	4.8	39.20	64.20	473	1.50	2.43	707.5	1151.5	39
Ischia <sup>2</sup>	07-89 à 07-90	10 m	8.7	4.5	42.10	53.90	351	1.64	2.11	576.0	740.7	22
Ischia <sup>2</sup>	07-89 à 07-90	20 m	6.9	4.1	32.00	42.50	253	0.91	1.20	229.6	304.2	25
Cortiou <sup>3</sup>	07-91 à 06-92	10 m	6.6	6.2	34.30	57.72	444	1.40	2.36 <sup>théo.</sup>	621.6	1048.8 <sup>théo.</sup>	41
Riou <sup>3</sup>	07-91 à 06-92	10 m	6.2	6.1	27.40	46.99	523	1.04	1.79 <sup>théo.</sup>	543.9	935.5 <sup>théo.</sup>	42
Riou <sup>3</sup>	07-91 à 06-92	18 m	6.7	5.8	32.20	52.09	319	1.25	2.02 <sup>théo.</sup>	398.7	644.6 <sup>théo.</sup>	38
Banyuls <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	1 m	7.4	4.9	9.30	25.61	1278	0.34	0.93 <sup>théo.</sup>	434.5	1186.8 <sup>théo.</sup>	63
Banyuls <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	2 m	7.6	4.9	8.40	26.60	1163	0.31	0.99 <sup>théo.</sup>	360.5	1151.9 <sup>théo.</sup>	69
Banyuls <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	12 m	7.3	4.7	26.70	43.72	535	0.92	1.50 <sup>théo.</sup>	492.2	802.5 <sup>théo.</sup>	39
Banyuls <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	19 m	7.5	4.2	30.70	45.13	367	0.97	1.42 <sup>théo.</sup>	356.0	521.7 <sup>théo.</sup>	32
Port-Cros <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	1 m	7.6	4.9	33.50	51.13	942	1.25	1.90 <sup>théo.</sup>	1177.5	1793.6 <sup>théo.</sup>	34
Port-Cros <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	2 m	7.9	4.9	35.80	56.61	645	1.39	2.19 <sup>théo.</sup>	896.6	1413.5 <sup>théo.</sup>	37
Port-Cros <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	11 m	7.1	4.7	36.90	60.53	317	1.23	2.02 <sup>théo.</sup>	389.9	640.3 <sup>théo.</sup>	39
Port-Cros <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	23 m	6.5	4.2	31.30	47.03	283	0.85	1.28 <sup>théo.</sup>	240.6	363.4 <sup>théo.</sup>	34
Port-Cros <sup>4</sup>	01-85 à 01-86	32 m	7.5	4.2	36.30	45.44	205	1.14	1.43 <sup>théo.</sup>	233.7	293.4 <sup>théo.</sup>	20
Urla <sup>4</sup>	08-83 à 08-84	1 m	6.3	4.9	35.20	43.01	1129	1.09	1.33 <sup>théo.</sup>	1230.6	1498.9 <sup>théo.</sup>	18
Urla <sup>4</sup>	08-83 à 08-84	2 m	7.0	4.9	29.10	39.55	510	1.00	1.36 <sup>théo.</sup>	510.0	691.9 <sup>théo.</sup>	26
Urla <sup>4</sup>	08-83 à 08-84	5 m	6.5	5.0	21.40	30.80	450	0.70	1.00 <sup>théo.</sup>	315.0	450.4 <sup>théo.</sup>	30
Ile d'Elbe <sup>5</sup>	01-98 à 01-99	11 m	7.0	3.7	30.60	52.10	725	0.80	1.36 <sup>théo.</sup>	579.9	986.0 <sup>théo.</sup>	41

Tableau 21 : Réestimation de la production primaire par la prise en compte de la longueur de la feuille de rang 3 (la largeur n'est pas prise en compte) avec écart d'estimation - Sur la base de données calculées au cours de cette étude ainsi que sur la base de données de la littérature ; <sup>1</sup> = cette étude ; <sup>2</sup> = Pergent & Pergent-Martini, 1991 ; <sup>3</sup> = Pergent *et al.*, 1997 ; <sup>4</sup> = Pergent-Martini *et al.*, 1994 ; <sup>5</sup> = Dumay, 1998 ; théo. =

Site	Date	Prof.	Nb. feuilles formées.an <sup>-1</sup>	d. (mg.cm <sup>-2</sup> )	Long. Feuilles (Rg 3)	D. (fx.m <sup>2</sup> )	Largeur	Production foliaire Calcul sans largeur		Production foliaire Calcul avec largeur		Ecart d'estimation (%)
								g.fx <sup>-1</sup>	g.m <sup>-2</sup>	g.fx <sup>-1</sup>	g.m <sup>-2</sup>	
Méjean <sup>1</sup>	04-02 à 03-03	3m	7.1	6.1	43.76	750	1.082	1.73	1299.8*	1.88	1405.7*	-8.2
Alga <sup>1</sup>	04-02 à 03-03	2m	7.0	5.1	45.20	622	0.917	1.49	926.2	1.37	849.3	8.3
Coda Cavallo <sup>1</sup>	04-02 à 03-03	3m	8.1	4.4	30.35	775	0.894	1.03	796.1	0.92	712.1	10.6
Sidi Raïs <sup>1</sup>	03-02 à 02-03	2m	7.6	5.3	54.39	547	0.977	2.10	1151.1	2.06	1125.1	2.3
El Bibane <sup>1</sup>	03-02 à 02-03	2m	7.7	4.6	48.42	821	0.897	1.65	1355.1*	1.48	1215.0*	10.3
Ischia <sup>2</sup>	07-89 à 07-90	5m	7.9	4.8	64.20	473	1.060	2.43	1151.5	2.58	1220.6	-6.0
Ischia <sup>2</sup>	07-89 à 07-90	10m	8.7	4.5	53.90	351	0.990	2.11	740.7	2.09	733.3	1.0
Ischia <sup>2</sup>	07-89 à 07-90	20m	6.9	4.1	42.50	253	0.930	1.20	304.2	1.12	282.9	7.0

Tableau 22 : Ecart d'estimation en relation avec la prise en compte de la largeur pour le calcul de la production primaire foliaire. Sur la base de données calculées au cours de cette étude ainsi que sur la base de données de la littérature ; <sup>1</sup> = cette étude ; <sup>2</sup> = Pergent & Pergent-Martini, 1991 ; \* = méthode du rang 3 théorique.

### 3.3.2. Evaluation de la perte de matière foliaire

La perte de matière foliaire observée, dépend de la pression des herbivores et/ou de l'hydrodynamisme.

Le site de Méjean pour lequel la production foliaire est la plus élevée (en  $m^2$ ), et le coefficient A maximum, présente la perte de matière foliaire la plus forte (69 %), soit  $311.7 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ . Les autres sites présentent une perte de matière foliaire annuelle beaucoup plus faible ( $101.4 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  à Alga ;  $76.4 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  à Coda Cavallo ;  $136.7 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  à Sidi Raïs ;  $88.5 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  à El Bibane). La perte de matière foliaire minimale enregistrée sur le site de Coda Cavallo, correspond à la production foliaire la plus faible (en  $m^2$ ).

Le site de l'Alga présente des pertes de matière foliaire plus élevées que celui d'El Bibane, alors que son coefficient A est plus faible. Si le coefficient A apparaît à même de nous renseigner sur l'existence d'une pression d'herbivores et/ou d'hydrodynamisme élevée, il ne peut en aucun cas quantifier la part de tissu foliaire perdue.

Pour les sites situés en mer ouverte, une corrélation entre la perte de matière foliaire et les concentrations en azotes des feuilles adultes et intermédiaires est mise en évidence (respectivement  $r = 0.64$  et  $r = 0.71$  ;  $p < 0.01$ ). Cette observation est de nature à conforter l'hypothèse d'une pression de broutage accrue pour les tissus possédant une qualité nutritive plus élevée (Ruiz, 2000).

En revanche, la corrélation négative observée entre la perte de matière foliaire et la concentration en azote des épiphytes, indiquerait qu'une faible concentration en azote dans les épiphytes pourrait induire une augmentation des quantités prélevées par les herbivores. Cette compensation quantitative permettrait de satisfaire leurs besoins nutritionnels (Valentine & Heck, 2001).

Compte tenu de l'impact du broutage sur la largeur des feuilles ainsi que celui potentiel sur leur croissance (Pergent-Martini, 1992 ; Cebrian *et al.*, 1998), la pression des herbivores et d'hydrodynamisme, visualisée par la perte de matière foliaire, tend à faire augmenter la production primaire foliaire. La perte régulière de matière foliaire, principalement sur la longueur des feuilles adultes, induit chez *Posidonia oceanica* une

compensation par un élargissement des feuilles et une production accrue. Une part importante d'énergie, allouée à la compensation de la perte de matière foliaire, est susceptible de placer l'herbier dans une position de fragilité face à d'autres perturbations du milieu.

### 3.3.3. Production de rhizome

La production de rhizome par faisceaux est cohérente avec les résultats de la littérature (Tableau 20). La part de production primaire totale consacrée à la production de rhizome est variable. Cette proportion varie, pour l'année de notre étude, entre 1 %, pour Méjean, et 13 %, pour Coda Cavallo.

Pour les 2 sites insulaires (Alga et Coda Cavallo), cette production de rhizome est particulièrement importante (cf. vitesse de croissance des rhizomes). Sidi Raïs présente une production plus importante que Méjean, tout en restant inférieure à celle des sites insulaires. Le site d'El Bibane présente une valeur élevée, mais inférieure à celle des sites insulaires. De façon générale, la production de rhizome est significativement corrélée à la vitesse de croissance (Pergent, 1987, Rico-Raimondino, 1995), et semble donc liée à la dynamique sédimentaire de chaque site. Ainsi, au niveau de Méjean, les faibles apports sédimentaires (littoral rocheux) pourraient expliquer la faible croissance des rhizomes.

## 4. SYNTHÈSE

Afin de quantifier l'influence des principaux facteurs pouvant moduler le développement d'un herbier à *Posidonia oceanica*, une analyse en composante factorielle a été réalisée. Cette analyse intègre les paramètres suivants : les facteurs abiotiques (température ; latitude), la structure de l'herbier (densité, biométrie foliaire, indice épiphytique), les flux de carbone (production primaire, perte de matière foliaire). Les concentrations en nutriments (N et P dans l'eau ou N et C dans les feuilles) ne sont pas prises en compte, car leur influence ne peut être appréciée qu'à la période au cours de laquelle les nutriments peuvent jouer le rôle de facteur limitant (*i.e.* l'été).

Les résultats de cette analyse font ressortir 4 facteurs principaux qui expliquent plus de 85 % de la variabilité observée entre les stations.

Le premier facteur identifié (*i.e.* facteur 1, Figures 59a, 59b, 60), explique 32.9 % de la variabilité. Il traduirait l'influence de facteurs locaux (*e.g.* pression des herbivores et/ou impact de l'hydrodynamisme) à travers la quantité de perte de matière foliaire. Le site de Méjean, qui présente la perte la plus élevée, est situé à droite du graphique alors que Coda Cavallo, caractérisé par une perte minimale, se trouve à l'extrême gauche (Figure 59a). Les principaux paramètres expliquant cette répartition correspondent à la réduction de la longueur des feuilles, du nombre de feuilles adultes ainsi qu'à l'augmentation de la largeur des feuilles.

Le deuxième facteur identifié (*i.e.* facteur 2, Figures 59a, 59b) explique 24.5 % de la variabilité observée. Ce facteur traduirait la variation saisonnière à travers notamment la température, le nombre moyen de feuilles intermédiaires, la longueur des feuilles et l'indice épiphytique. Les valeurs estivales se situent en haut du graphique alors que les valeurs hivernales sont situées en bas, quelque soit le site considéré (Figure 59b).

Le troisième facteur identifié (*i.e.* facteur 3, Figure 60) explique, quant à lui, 18.5 % de la variabilité enregistrée. Ce facteur traduirait la structure (ou l'architecture) de l'herbier à travers, notamment, la relation biométrie foliaire/densité de l'herbier. Le graphique oppose le site de Sidi Rais (à droite), caractérisé par une densité minimale et une longueur foliaire maximale, aux sites de Coda Cavallo et Méjean (à gauche), caractérisés par des densités maximales et des longueurs foliaires minimales (Figure 60). Le site d'El Bibane présente une réponse particulière, le situant à l'écart des autres stations. Ceci est probablement à relier à la structure de l'herbier sous forme de micro-atoll et de petites taches de forte densité (malgré des longueurs de limbes conséquentes).

Le quatrième facteur identifié (*i.e.* facteur 4, Figures 60) explique 9.3 % de variabilité. Ce facteur traduirait la variation latitudinale des sites, et des conditions climatiques associées, à travers la morphologie des feuilles (*e.g.* longueur des limbes, des bases). Si l'influence de la latitude apparaît nettement sur le graphique, avec le site de Méjean en bas et celui d'El Bibane en haut, il est plus difficile de différencier les 2 sites insulaires, malgré les 2 degrés de latitude qui les séparent. Certaines particularités propres aux îles et/ou aux masses d'eau qui les entourent sont peut être de nature à masquer cet état.

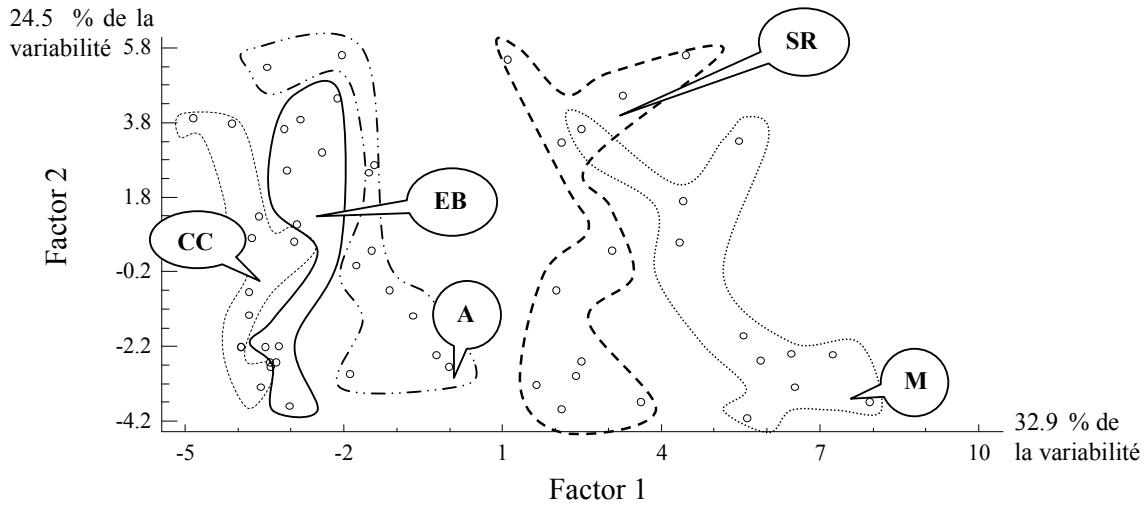


Figure 59a : Résultats de l'AFC, « facteur 1 » en fonction de « facteur 2 » (pour l'explication voir le texte ; M : Méjean, A : Alga, CC : Coda Cavallo, SR : Sidi Raïs, EB : El Bibane).

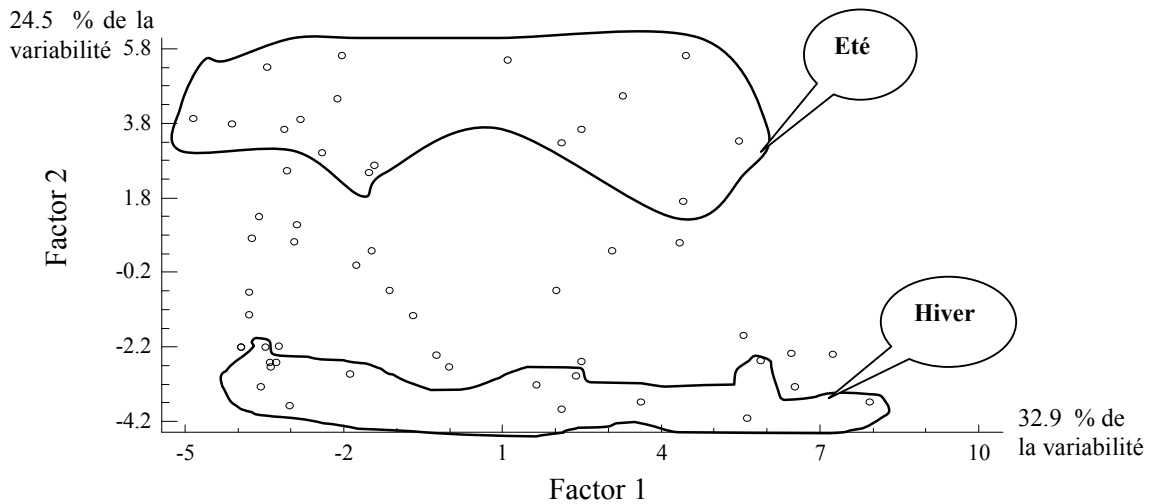


Figure 59b : Résultats de l'AFC, « facteur 1 » en fonction de « facteur 2 » (pour l'explication voir le texte ; Eté : juin, juillet, août, septembre – Hiver : décembre, janvier, février, mars).

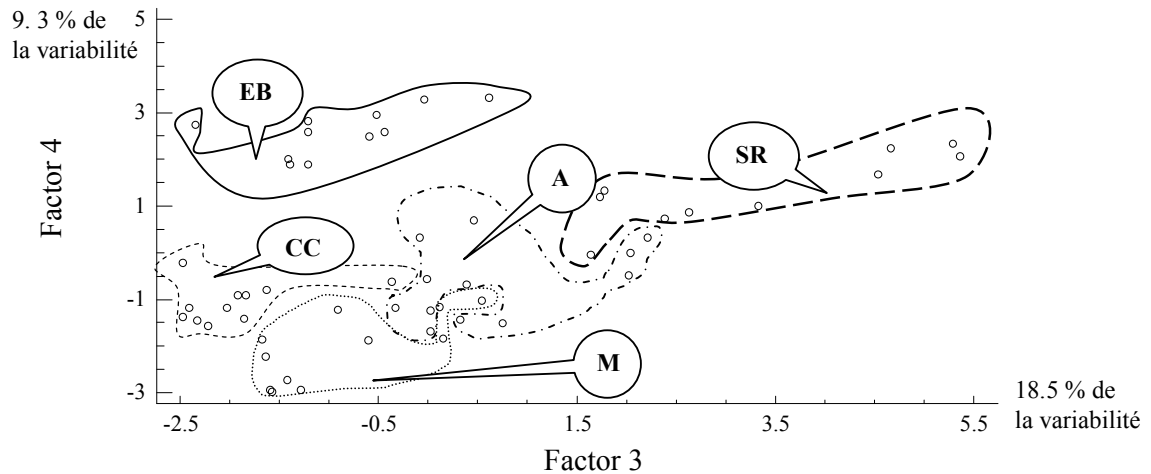


Figure 60 : Résultats de l'AFC, « facteur 3 » en fonction de « facteur 4 » (pour l'explication voir le texte ; M : Méjean, A : Alga, CC : Coda Cavallo, SR : Sidi Raïs, EB : El Bibane).

Au final, il semble donc qu'en ce qui concerne les sites étudiés, le développement des herbiers à *Posidonia oceanica* est principalement soumis à l'influence des caractéristiques locales des sites (e.g. pression des herbivores, hydrodynamisme, apports des terres adjacentes), ceci notamment du fait de la faible profondeur et de la proximité de la côte. Dans une moindre mesure, et au-delà de l'influence classique de la saisonnalité visible en tout point de la Méditerranée, l'amplitude des facteurs climatiques, liée notamment à la position latitudinale considérée, va intervenir dans le développement des herbiers.

Par ailleurs, certains résultats obtenus semblent isoler les îles par rapport aux sites continentaux (e.g. richesse nutritive, production primaire). La position centrale des îles, ainsi que les caractéristiques des masses d'eau en présences, sont de nature à engendrer des particularités au niveau des conditions environnementales, et donc des particularités au sein des herbiers qui s'y développent.

De même, les réponses de plusieurs paramètres tendent à distinguer le fonctionnement de l'herbier d'El Bibane de ceux des autres stations. Plusieurs similitudes sont observées entre les herbiers étudiés dans les 2 îles et au niveau de la lagune. Toutefois, les spécificités de la lagune d'El Bibane induisent un développement des herbiers globalement différent de ceux observés en mer ouverte.

### *Devenir de la production primaire*

La production de limbes observée sur chacun des sites va, après sa chute et/ou son excréation par les herbivores, constituer une quantité plus ou moins importante de matière végétale morte : la litière. La production de bases et de rhizomes va se retrouver piégée au sein de la matre, constituant ainsi une perte de matière (« sink » de carbone) à moyen ou long terme (Boudouresque *et al.*, 1980 ; Mateo *et al.*, 1997). A partir de la litière formée, l'hydrodynamisme va exporter, sous forme de feuilles mortes, des quantités importantes de détritrus organiques vers d'autres écosystèmes plus ou moins proches (Zibrowius, 1978 ; Pergent *et al.*, 1997 ; Chessa *et al.*, 2000 ; Leoni *et al.*, 2006). Une part de cette litière sera donc décomposée dans l'herbier mais également au sein d'autres écosystèmes « récepteurs » (Fenchel, 1977 ; Romero *et al.*, 1992 ; Rico-Raimondino, 1995). Le transfert d'énergie issu de la production primaire de *Posidonia oceanica*, emprunte

préférentiellement la voie des détritivores (Ott, 1981 ; Pergent *et al.*, 1994).

En se basant sur des taux d'assimilation avancés pour les macro-herbivores (*e.g.* 18% pour *Sarpa Salpa*, Velimirov, 1984 ; 68 % pour *Paracentrotus lividus*, Frantzis, 1992), ainsi que sur les taux d'exportation proposés par Romero *et al.* (1992), il est possible de dresser un bilan synthétique schématisant le devenir de la production primaire issue des herbiers à *Posidonia oceanica*, pour chacun des sites étudiés (Figure 61 à 65).

Le site de Méjean se caractérise par :

- (i) Une forte production foliaire (limbes et bases) par m<sup>2</sup>
- (ii) Une production de rhizomes minimale
- (iii) Une perte de matière foliaire maximale, soit près de 69% de la matière foliaire produite.

Comme le suggèrent nos résultats, en parallèle à l'observation d'une importante population de macro-herbivores sur le site, la pression de broutage semble principalement responsable cette perte. Ainsi, l'hypothèse d'une voie de transfert essentiellement liée à l'hydrodynamisme (hypothèse 1 : perte par hydrodynamisme ; Figure 61), avec 0 % de matière foliaire assimilée apparaît comme la moins pertinente. Les conclusions avancées quant aux pressions des macro-herbivores, suggèrent une voie de transfert impliquant l'échinoderme *Paracentrotus lividus* et le sparidé *Sarpa salpa*. Une part de la perte serait donc assimilée par les macro-herbivores ; cette assimilation moyenne peut être estimée supérieure à 18 % (hypothèse 2 : perte par *Sarpa salpa* comme herbivore unique ; Figure 61) et inférieure à 68 % (hypothèse 3 : perte par *Paracentrotus lividus* comme herbivore unique ; Figure 61). Les stocks de litières potentiels seront donc probablement compris entre les valeurs qui correspondent à ces 2 voies (respectivement 648.9 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> et 1074.2 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>), en fonction de l'importance relative des populations de macro-herbivores invoqués. Au final, entre 52.9 % et 87.5 % de la production primaire de limbe par m<sup>2</sup> de Méjean vont former le stock de litière, et près de 14 % de la production primaire totale vont se retrouver stockés dans la matre. Entre 33.8 et 56 % de la production primaire de limbe vont être exportés vers d'autres écosystèmes.



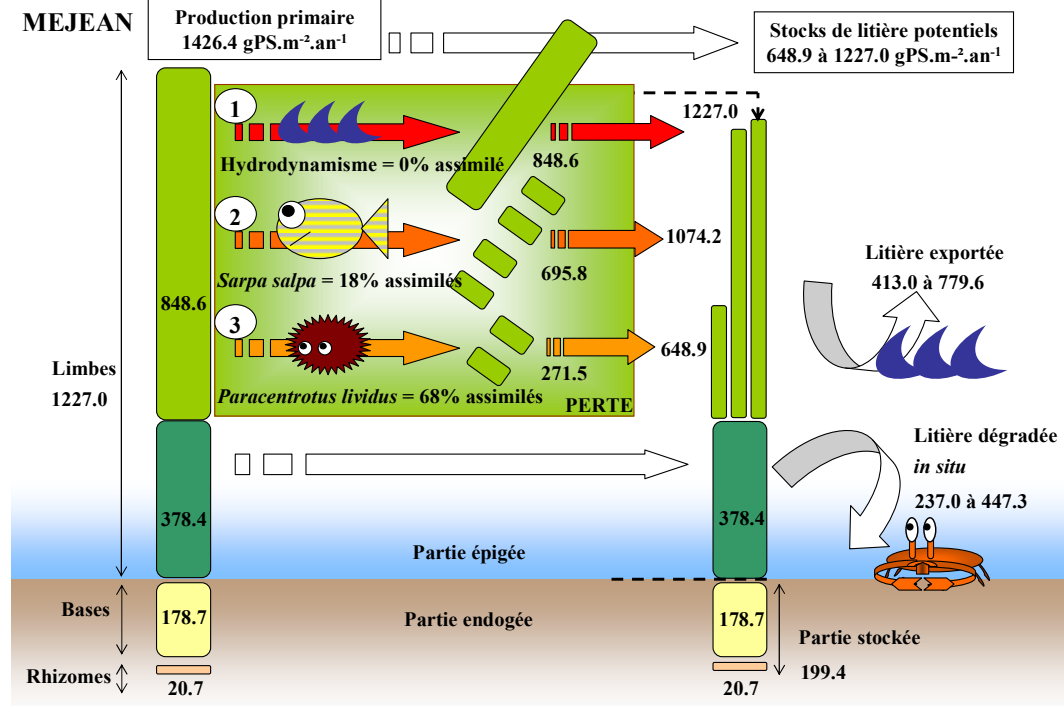


Figure 61 : Synthèse des flux et du devenir de la production primaire pour le site de Méjean.

Le site d'Alga se caractérise par :

- (i) Une faible production foliaire (limbes et bases) par m<sup>2</sup>.
- (ii) Une production élevée de rhizome par m<sup>2</sup>.
- (iii) Une perte de matière foliaire moyenne, soit près de 40 % de la matière foliaire produite.

La pression des herbivores et l'hydrodynamisme semblent à l'origine de cette perte. Toutefois, un seul macro-herbivore est régulièrement présent sur le site : *Sarpa salpa*. Ainsi, une voie de transfert intermédiaire entre les hypothèses 1 (perte par l'hydrodynamisme, Figure 62) et 2 (perte par *Sarpa salpa* comme herbivore unique ; Figure 62) apparaît comme la plus réaliste. L'assimilation moyenne serait alors comprise entre 0 % (hypothèse 1) et 18 % (hypothèse 2) Les stocks de litières potentiels seront donc probablement compris entre les valeurs limites issues de ces 2 voies (respectivement 616.6 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> et 664.2 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). Au final, le stock de litière est constitué de 92.8 % à 100 % de la production primaire de limbe par m<sup>2</sup>. La part de la production primaire totale

stockée dans la matre est estimée à près de 29.5 %, et la production primaire de limbe exportée vers d'autres écosystèmes, entre 52 et 66 %.

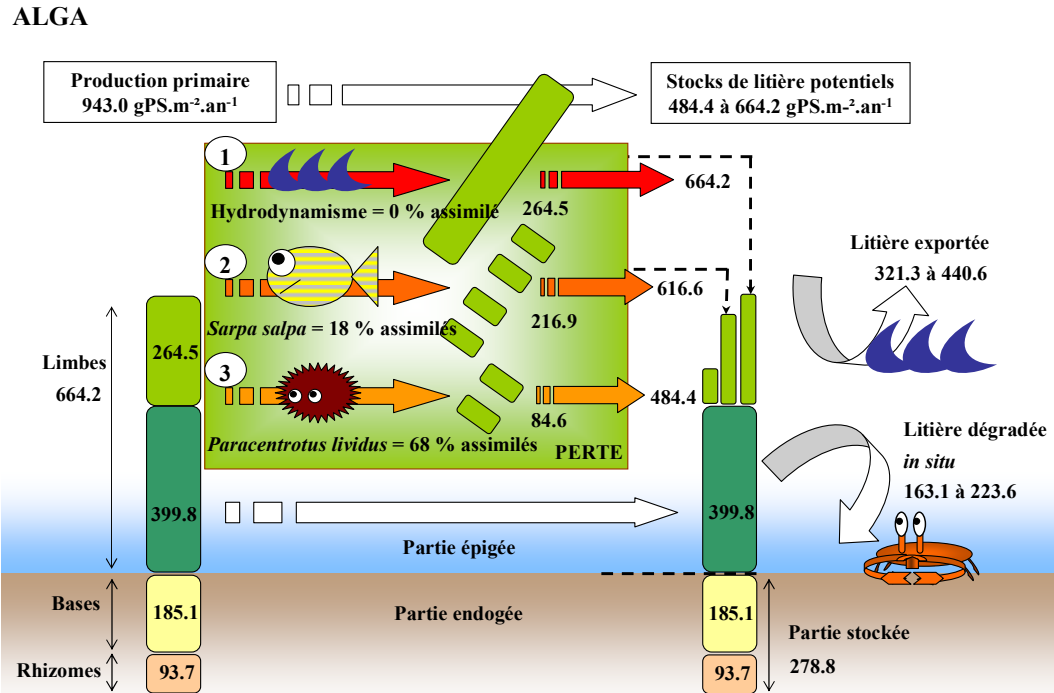


Figure 62 : Synthèse des flux et du devenir de la production primaire pour le site d'Alga.

Le site de Coda Cavallo se caractérise par :

- (i) Une production foliaire (limbes et bases) par m<sup>2</sup> minimale.
- (ii) Une production de rhizome par m<sup>2</sup> maximale.
- (iii) Une perte foliaire faible, soit près de 34 % de la matière foliaire produite.

Les observations réalisées sur ce site permettent d'identifier une pression saisonnière importante du poisson *Sarpa salpa* associée à l'hydrodynamisme. La perte foliaire s'explique donc principalement par les hypothèses 1 et 2. L'assimilation moyenne serait alors comprise entre 0 % (hypothèse 1, Figure 63) et 18 % (hypothèse 2, Figure 63). Les stocks de litières potentiels sont probablement compris entre les valeurs limites issues de ces 2 voies (respectivement 530.5 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> et 565.4 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). Le stock de litière est constitué de 93.3 à 100 % de la production primaire de limbe par m<sup>2</sup>. La part de

production primaire totale stockée dans la matrice est estimée à 31 % et la production primaire de limbe exportée vers d'autres écosystèmes, entre 60 à 66 %.

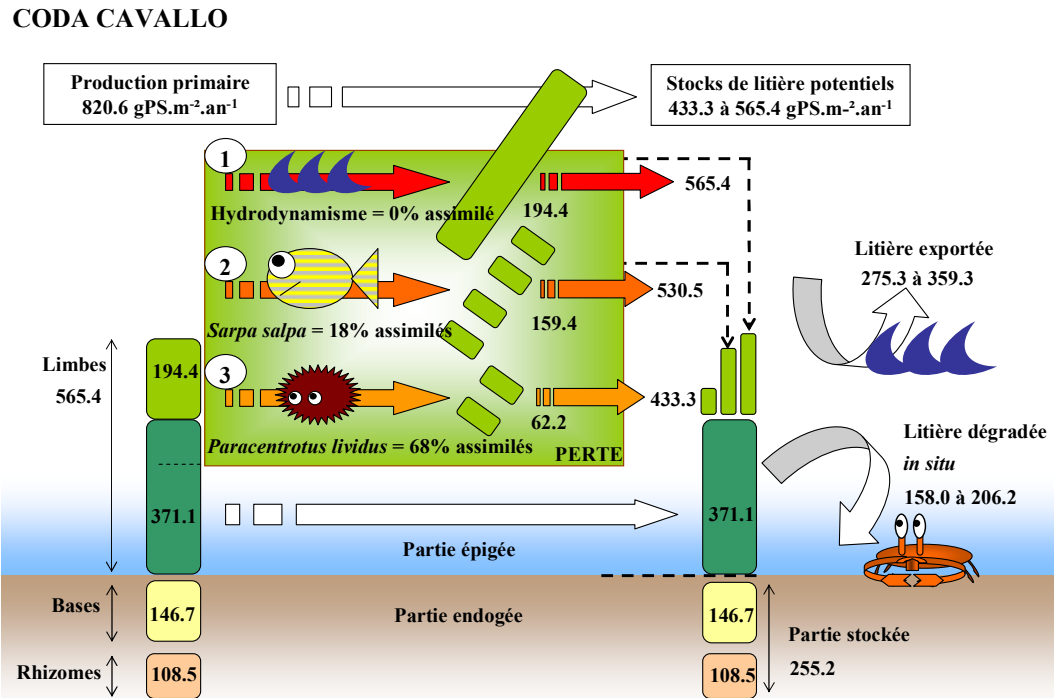


Figure 63 : Synthèse des flux et du devenir de la production primaire pour le site de Coda Cavallo.

Le site de Sidi Raïs se caractérise par :

- (i) Une forte production foliaire (limbes et bases) par m<sup>2</sup>.
- (ii) Une faible production de rhizome par m<sup>2</sup>.
- (iii) Une perte foliaire faible, soit près de 39 % de la matière foliaire produite.

Les résultats obtenus pour ce site suggèrent une pression saisonnière par *Sarpa salpa* associée à de l'hydrodynamisme. La perte foliaire s'explique donc essentiellement par les hypothèses 1 et 2. L'assimilation moyenne serait comprise entre 0 % (hypothèse 1, Figure 64) et 18 % (hypothèse 2, Figure 64). Les stocks de litières potentiels sont donc probablement compris entre les valeurs correspondantes à ces 2 voies (respectivement 856.8 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> et 920.9 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). Le stock de litière est constitué de 93 à 100 % de la production primaire de limbe par m<sup>2</sup>. La part de production primaire totale stockée

dans la matre est estimée à 20.5 %. 61 à 66 % de la production primaire de limbe vont se trouver exportés vers d'autres écosystèmes.

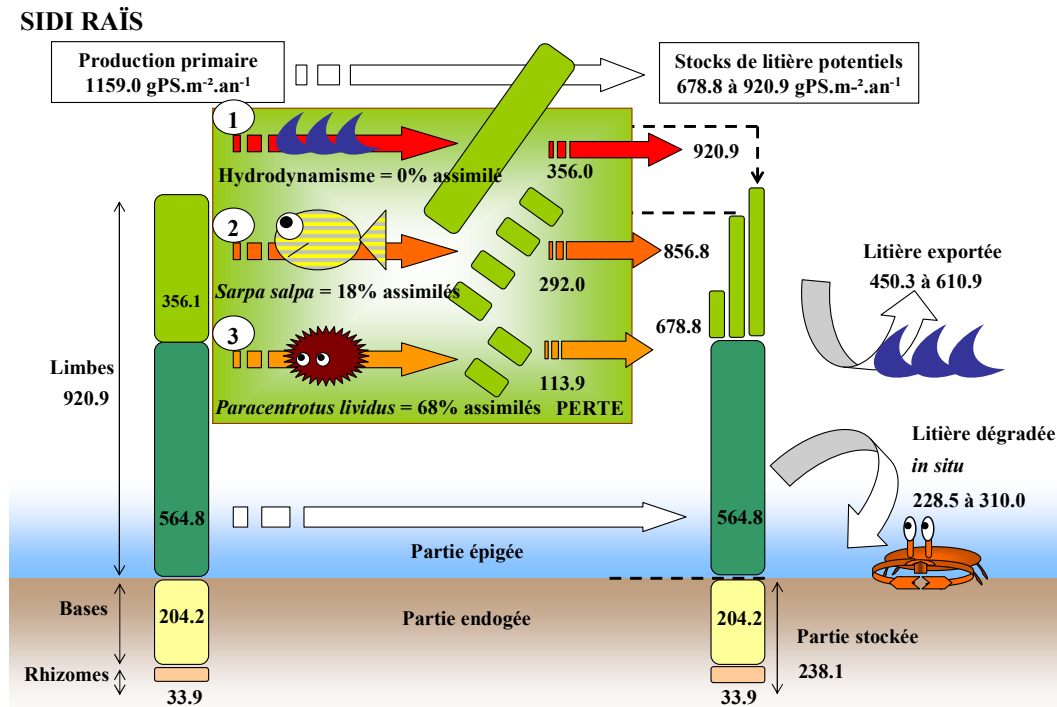


Figure 64 : Synthèse des flux du devenir de la production primaire pour le site de Sidi Raïs.

Le site d'El Bibane se caractérise par :

- (i) Une production foliaire (limbes et bases) par m<sup>2</sup> maximale.
- (ii) Une importante production de rhizome par m<sup>2</sup>.
- (iii) Une perte foliaire minimale, soit près de 24 % de la matière foliaire produite.

Les observations réalisées sur ce site permettent d'identifier une probable pression saisonnière par *Sarpa salpa* associée à de l'hydrodynamisme. La perte foliaire s'explique principalement par les hypothèses 1 et 2. L'assimilation moyenne serait alors comprise entre 0 % (hypothèse 1, Figure 65) et 18 % (hypothèse 2, Figure 65). Les stocks de litières potentiels seront donc probablement compris entre les valeurs limites issues de ces 2 voies (respectivement 925.3 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup> et 972.6 gPS.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>). Le stock de litière est constitué de 95.1 à 100 % de la production primaire de limbe par m<sup>2</sup>.

La part de production primaire stockée dans la matre est estimée à 25.9 %, et, la production primaire de limbe exportée vers d'autres écosystèmes entre 63 à 66 %.

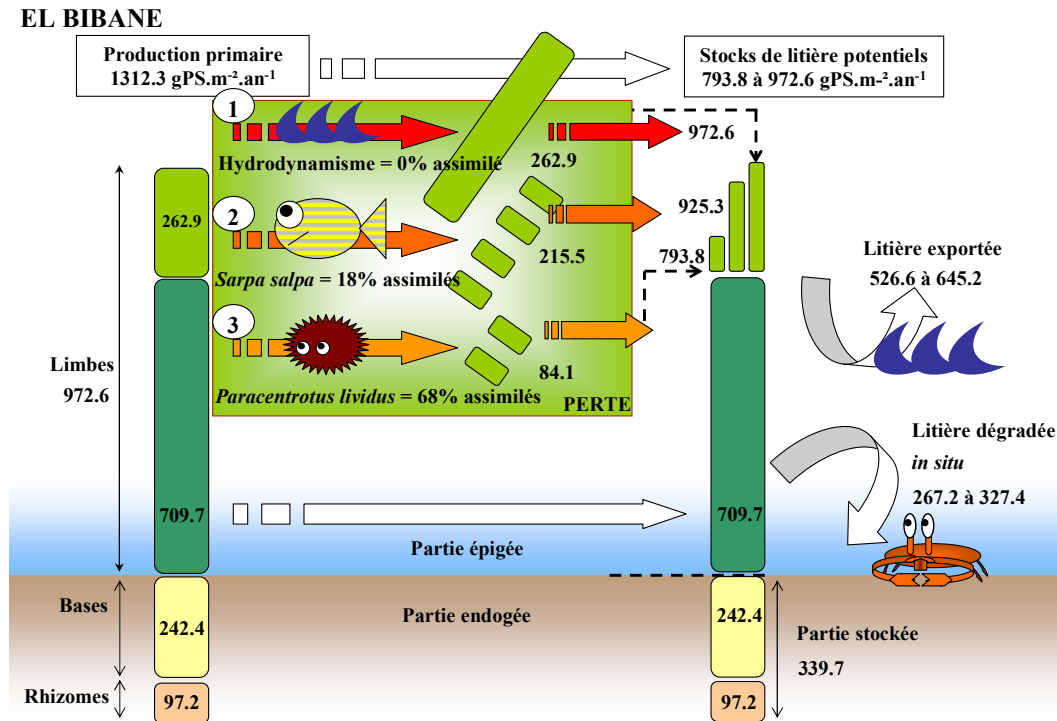


Figure 65 : Synthèse des flux du devenir de la production primaire pour le site d'El Bibane.

L'étude de ces différents herbiers permet de mettre en évidence les flux de matière issus de la production primaire ; ils se répartissent principalement en 2 voies :

- (i) La première voie correspond à un stockage dans la matre et donc à une perte, tout au moins à moyen terme, pour l'écosystème. Elle concerne la quasi-totalité de ce qui est produit sous forme de bases et de rhizomes (ces tissus étant peu dégradés). Au niveau de nos stations, la part de matière piégée dans la matre varie entre 14 et 31 % (24.2 % en moyenne) de la production primaire totale.
- (ii) La deuxième voie correspond à une intégration directe, ou tout au moins à court terme, dans les réseaux trophiques. Ce transfert de matière suit, lui-même, différentes voies : (a) une assimilation par les herbivores au moment du broutage, (b) une assimilation par des détritivores au sein de

l'herbier et (c) une assimilation par des détritivores dans d'autres écosystèmes. Pour les sites étudiés, 76.5 %, en moyenne, de la production de limbe par m<sup>2</sup>, vont se retrouver dans la litière (en fonction de la part assimilée par les herbivores), et, 59 %, en moyenne, de la production primaire de limbe par m<sup>2</sup>, vont être exportés vers d'autres écosystèmes.

## 5. PERSPECTIVES

Lors de cette étude nous nous sommes attachés à produire une méthode d'estimation de la production primaire, qui tout en gardant les avantages de la méthode lépidochronologique classique, permet de pallier à des problèmes d'applicabilité de la méthode selon les sites, notamment lorsque la pression des herbivores est significative, et, d'obtenir une nouvelle information (*i.e.* la perte de matière foliaire).

- (i) Bien que nos résultats semblent satisfaisants et en accord avec les données de la littérature, il serait intéressant de comparer les résultats obtenus par la méthode de calcul de la production primaire foliaire proposée avec ceux obtenus par d'autres méthodes (*e.g* marquage, Zieman, 1975) pour les mêmes sites, à la même période, ceci afin de pouvoir mieux appréhender l'ensemble des résultats de la littérature issues des différentes méthodes.
- (ii) L'estimation de la production primaire foliaire, à partir de la longueur des bases, pourrait également faire l'objet d'investigations supplémentaire. En effet, la prise en compte d'un plus grand nombre de stations tests, pour établir une relation entre la taille des bases et celles des feuilles adultes de rang 3, permettrait d'augmenter encore la précision et la fiabilité des résultats. Pour appréhender la précision de l'équation utilisée, il semblerait judicieux, au cours d'un retour sur les sites étudiés, de réaliser une étude de la production primaire passée, basée sur la mesure de la longueur des écailles (étude lépidochronologique).

- (iii) Enfin, une comparaison avec des données de production foliaire provenant d'expériences d'exclusures pourrait être informative sur les parts de perte de matière foliaire imputables aux macro-herbivores et à l'hydrodynamisme. Elle pourrait ainsi confirmer ou infirmer les résultats obtenus par le calcul de la perte foliaire. Par exemple, si l'on considère les résultats de Rico-Raimondino (1995) pour le site de Cortiou (dont la profondeur est la plus proche de celle des sites étudiés et dont le coefficient A est particulièrement élevé toute l'année), la part de matière prélevée sur les limbes par broutage, obtenue par la différence des résultats sous cage et hors cage, est de 47 %. En ce qui concerne Méjean (le secteur géographique le plus proches de Cortiou et dont le coefficient A est également très élevé), la perte de matière au niveau des limbes est estimé à 69 %, en appliquant la part découlant des résultats de Rico-Raimondino (1995), on aurait donc 22 % de la perte de matière des limbes liés à l'hydrodynamisme.

Parallèlement à l'aspect méthodologique de ce travail, nous avons essayé de cerner les différentes influences pouvant intervenir à l'échelle du bassin occidental de la Méditerranée.

A ce propos, il apparaît que le plan d'échantillonnage permet de mettre en exergue des tendances qu'il faudrait confirmer dans l'avenir. Il conviendra notamment de réaliser des études séparées pour mettre en évidence l'influence effective des facteurs « latitude », « île » et « lagune »:

1 – En ce qui concerne l'influence de la latitude, au regard des résultats obtenus, il semble que la prise en compte des îles est susceptible de générer un biais. En effet, la présence de masses d'eau spécifiques (e.g. faible anthropisation, forte oligotrophie) est de nature à masquer plus ou moins les réponses. L'étude des herbiers en fonction de la latitude pourrait se révéler plus informative le long d'un linéaire côtier continu (e.g. Espagne, Italie). Toutefois, plusieurs paramètres étudiés permettent de mettre en évidence des variations qui semblent en relation avec le facteur « latitude ». Par exemple, la morphologie des feuilles, et notamment leur longueur, varie dans une certaine mesure, en fonction de la position latitudinale de la station. Ainsi, un allongement des faisceaux

foliaires depuis le nord vers le sud est mis en évidence. D'autre part, des décalages temporels sont observés pour certains paramètres. Toutefois, les facteurs locaux peuvent présenter une amplitude suffisamment forte pour influencer efficacement, et masquer, tout au moins en partie, cette tendance.

2 - Les particularités enregistrées pour les milieux insulaires suggèrent également que ce point pourrait faire l'objet d'études plus approfondies, notamment par la prise en compte d'un plus grand nombre de stations insulaires ainsi que de stations de références situées à même latitude, au niveau continental. Au vu de nos résultats, la production primaire par faisceaux semble plus faible sur le pourtour des îles par rapport aux côtes continentales.

3 – Les résultats obtenus pour la lagune d'El Bibane suggèrent que des investigations supplémentaires pourraient apporter une plus ample connaissance du développement de *Posidonia oceanica* dans des milieux particuliers tels que les lagunes. L'étude de plusieurs stations lagunaires (e.g. Farwà en Libye) ainsi que de stations en mer ouverte à même latitude, semble à même de nous renseigner. L'herbier de lagune étudié rend compte d'un développement plus ou moins intermédiaire entre ce qui a été observé au niveau des côtes continentales et ce qui a été observé au niveau des îles. Il traduit également la plasticité de cette espèce, capable de se développer dans des milieux hyperhalins, pouvant être soumis à des épisodes de conditions environnementales extrêmes.

Notre contribution à l'étude des flux de carbone issus de l'herbier à *Posidonia oceanica* a permis de préciser plusieurs points, et ce, même si d'autres investigations seront nécessaires, pour apprécier, au plus juste, le rôle et l'importance des herbiers à *Posidonia oceanica* au sein de la Méditerranée, et, par extension, le rôle et l'importance des écosystèmes à magnoliophytes marines au niveau mondial.

- L'estimation de la production primaire des différents tissus individuellement, ne présente pas d'inconvénients grâce à la méthode lépidochronologique. Sur ce point, la méthode lépidochronologique croisée proposée dans cette étude semble en mesure de fournir des résultats fiables tout en augmentant l'applicabilité de la méthode.
- L'évaluation de la perte de matière foliaire en plus de la production primaire,



permet dorénavant de quantifier le flux global de carbone vers d'autres espèces et/ou écosystèmes. Cependant, des précisions sont à apporter quant à la part des 2 principales voies de transfert (herbivorie, hydrodynamisme).

- La définition plus précise de la pression des herbivores apparaît comme un point nécessaire à étudier. L'identification du ou des principaux herbivores, et de leur part de prélèvement sur l'herbier, permettrait de quantifier les flux trophiques vers les consommateurs primaires (assimilation) et également la quantité qui retourne dans le milieu (faeces). L'étude des marques caractéristiques sur les feuilles peut se révéler comme une première approche envisageable (e.g. Boudouresque & Meinesz, 1982 ; Alcoverro *et al.*, 1997 ; Peirano *et al.*, 2001).
- Il conviendrait ensuite de préciser le devenir de ce qui va être rejeté dans le milieu sous forme de litière (faeces, casse et chute des limbes). En effet, s'il est possible de connaître ce qui est dégradé *in situ* et le taux d'exportation (Romero *et al.*, 1992 ; Rico-Raimondino, 1995), en revanche, le devenir de cette exportation est plus difficile à cerner. La part de litière qui va former les banquettes de *Posidonia oceanica* sur les plages est une information qui peut se révéler indispensable pour ce qui est de la gestion des zones littorales. D'un point de vue méthodologique, ce type de résultats est désormais accessible (cf. programme PORIME, Leoni *et al.*, 2006) mais la variabilité inter-site étant très élevée, il sera nécessaire de conduire ce type d'étude sur de nombreux secteurs.

Une fois l'ensemble de ces étapes complétées il sera donc possible de dresser un schéma final caractérisant le devenir de la production primaire de *Posidonia oceanica*. L'importance de la production primaire des herbiers (notamment à l'égard des communautés de consommateurs primaires, des utilisateurs du littoral) est donc potentiellement évaluable dans tous les secteurs de la Méditerranée.

# Bibliographie

- Abal E.G., Loneragan N., Bowen P., Perry C.J., Udy J.W., Dennison W.C., 1994. Physiological and morphological responses of the seagrass *Zostera capricorni* Aschers. to light intensity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 178, 113-129.
- Abbate M., Peirano A., Ugolini U., 2000. Structural change in *Posidonia oceanica* leaves along the coast of Liguria (Italy) : response to environmental stress ? *Biol. Mar. Medit.* 7, 320-323.
- Ackerman J.D., 1997. Submarine pollination in the marine angiosperm *Zostera marina* (Zosteraceae) II. Pollen transport in flow fields and capture by stigmas. *Am. J. Bot.* 84, 1110-1119.
- Agawin N.S.R., Duarte C.M., Fortes M.D., 1996. Nutrient limitation of Phillipines seagrasses (Cape Bolinao, NW Phillipines) : *in situ* experimental evidence. *Mar. Eco. Prog. Ser.* 138, 233-243.
- Alcoverro T., Duarte C.M., Romero J., 1995. Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica* : Contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 120, 203-210.
- Alcoverro T., Romero J., Duarte C.M., López N.I., 1997. Spatial and temporal variations in nutrient limitation of seagrass *Posidonia oceanica* growth in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146, 155-161.
- Alcoverro T., Manzanera M., Romero J., 2000. Nutrient mass balance of the seagrass *Posidonia oceanica* : The importance of nutrient retranslocation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 194, 13-21.
- Alcoverro T., Cerbian E., Ballesteros E., 2001. The photosynthetic capacity of the seagrass *Posidonia oceanica* : influence of nitrogen and light. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 261, 107-120.

- Amarouche N., 2005. *Contribution à l'étude de l'accumulation et de la mémorisation des métaux traces (Hg, Zn et Cu) par Posidonia oceanica (Linnaeus) Delile dans la baie de Bou Ismail*. Thèse Doct. Int. Sciences de la mer et de l'Aménagement du littoral, Algérie 1-140.
- Ardizzone G.D., Pelusi P., 1984. Yield and damage evaluation of bottom trawling on *Posidonia* meadows. In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 63-72.
- Arhonditsis G., Tsirtsis G., Karydis M., 2002. The effects of episodic rainfall events to the dynamics of coastal marine ecosystems : applications to a semi-enclosed gulf in the Mediterranean Sea. *J. Mar. Syst.* 35, 183-205.
- Atkinson M.J., Smith S.V., 1983. C:N:P ratios of benthic marine plants. *Limnol. oceanogr.* 28, 568-574.
- Augier H., 1985. L'herbier à *Posidonia oceanica*, son importance pour le littoral méditerranéen, sa valeur comme indicateur biologique de l'état de santé de la mer, son utilisation dans la surveillance du milieu, les bilans écologiques et les études d'impact. *Vie Marine.* 7, 85-113.
- Augier H., Maudinas B., 1977. Variations de la croissance et de la teneur en pigments de la phanérogame marine *Posidonia oceanica* dans le Parc National de Port-Cros en fonction de la profondeur et de la pollution. Etude préliminaire des paramètres physiologiques et biochimiques susceptibles de caractériser le degré d'impact de la pollution sur l'herbier de Posidonies. *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros* 3, 39-55.
- Augier H., Cristiani G., 1984. Indice foliaire et biomasse de l'herbier de Posidonies de la zone de Carry-Sausset (Côte bleue, Bouches-du-Rhône, France). In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 245-254.
- Augier H., Gilles G., Ramonda G., 1977. Utilisation de la Phanérogame marine *Posidonia oceanica* Delile pour mesurer le degré de contamination mercurielle des eaux littorales méditerranéennes. *C.R. Acad. Sci.* 285, 1557-1560.
- Augier H., Robert P., Mafre R., 1980. Etude du régime thermique annuel des eaux au niveau des peuplements de Phanérogames marines de la baie de Port-Cros (Iles d'Hyères, Méditerranée, France). *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros* 6, 69-131.
- Bach S.S., Borum J., Fortes M.D., Duarte C.M., 1998. Species composition and plant performance of mixed seagrass beds along a siltation gradient at Cape Bolinao, The Philippines. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174, 247-256.
- Balestri E., Cinelli F., 2003. Sexual reproductive success in *Posidonia oceanica*. *Aquat. Bot.* 75, 21-32.

- Barbault R., 1990. Ecologie générale – Structure et fonctionnement de la biosphère – 2ème édition. Masson Edit. 1-269.
- Battiato A., Cinelli F., Cormaci M., Furnari G., Mazzella L., 1982. Studio preliminare della macroflora epifita della *Posidonia oceanica* (L.) Delile di una prateria di Ischia (Golfo di Napoli) (Potamogetonaceae, Helobiae). *Naturalista Sicil.* 6, 15-27.
- Bay D., 1978. Etude *in situ* de la production primaire d'un herbier de Posidonies (*Posidonia oceanica* (L.) Delile) de la baie de Calvi-Corse. *Progr. Rép. Stn. Océanogr. Stareso Univ. Liège* 18, 1-251.
- Bedhomme A.L., Thelin I., Boudouresque C.F., 1983. Mesure de la production primaire des feuilles de *Posidonia oceanica* : modification de la méthode de Zieman. *Bot. Mar. Germ.* 26, 35-43.
- Beer S., 1989. Photosynthesis and photorespiration of marine angiosperms. *Aquat. Bot.* 34, 153-166.
- Beer S., Waisel Y., 1979 - Some photosynthetic carbon fixation properties of seagrasses. *Aquat. Bot.* 7, 129-138.
- Beer S., Waisel Y., 1982. Effects of light and pressure on photosynthesis in two seagrasses. *Aquat. Bot.* 13, 331-337.
- Beer S., Rehnberg J., 1997. The acquisition of inorganic carbon by the seagrass *Zostera marina*. *Aquat. Bot.* 56, 277-283.
- Beer S., Bjork M., Hellblom F., Axelsson L., 2002. Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrasses). *Funct. Plant. Biol.* 29, 349-354.
- Bell J.D., Harmelin-Vivien M.L., 1983. Fish fauna of french mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. Feeding habits. *Téthys* 11, 1-14.
- Ben Alaya H., 1972. Répartition et conditions d'installation de *Posidonia oceanica* Delile et *Cymodocea nodosa* Ascherson dans le Golfe de Tunis. *Bull. Inst. Océanogr. Pêche Salammbô* 2, 331-416.
- Benjamin K.J., Walker D.I., McComb A.J., Kuo J., 1999. Structural response of marine and estuarine plants of *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. to long-term hyposalinity. *Aquat. Bot.* 64, 1-17.
- Béthoux J.P., 1989. Oxygen consumption, new production, vertical advection and environmental evolution in the Mediterranean Sea. *Deep Sea Res.* 36, 769-781.
- Béthoux J.P., Copin-Montegut G., 1986. Biological fixation of atmospheric nitrogen in the Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.* 31, 1353-1358.
- Béthoux J.P., Copin-Montegut G., 1988. Phosphorous and nitrogen in the Mediterranean Sea: specificities and forecasting. *Oceanol. Act.* 9, 75-78.

- Bethoux J.P., Gentili B., 1996. The Mediterranean Climatic Sea, coastal and deep-sea signatures of and environmental changes. *J. Mar. Syst.* 7, 383-394.
- Béthoux J.P., Morin P., Madec C., Gentili B., 1992. Phosphorus and nitrogen behaviour in the Mediterranean Sea. *Deep Sea Res.* 39, 1641-1654.
- Bethoux J.P., Morin P., Chaumery C., Connan O., Gentili B., Ruiz-Pino D., 1998. Nutrients in the Mediterranean Sea, mass balance and statistical analysis of concentrations with respect to environmental change. *Mar. Chem.* 63, 155-169.
- Bethoux J.P., Gentili B., Morin P., Nicolas E., Pierre C., Ruiz-Pino D., 1999. The Mediterranean Sea : a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic. *Prog. Oceanogr.* 44, 131-146.
- Biebl R., Mc Roy C.P., 1971. Plasmatic resistance and rate of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperature. *Mar. Biol.* 8, 48-56.
- Blanc J.J., 1956. Etudes géologiques et sédimentologiques. *Ann. Inst. Oceanogr.* 32, 123-153.
- Blanc J.J., 1985. Ruptures d'équilibre au littoral de Provence Occidentale : l'action des tempêtes, relation avec les aménagements littoraux sur les équilibres sédimentaires, et en particulier sur l'herbier à *Posidonia oceanica*. *Téthys* 11, 350-359.
- Boer W.F., 2000. Biomass dynamics of seagrasses and the role of mangrove and seagrass vegetation as different nutrient sources for an intertidal ecosystem. *Aquat. Bot.* 66, 225-239.
- Boero F., 1981. Bathimetric distribution of the epifauna of a *Posidonia oceanica* meadow of the isle of Ischia (Naples) : Hydroids. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 27, 197-198.
- Borg J.A., Attrill M.J., Rowden A.A., Schembri P.J., Jones M.B., 2005. Architectural characteristics of two bed types of the seagrass *Posidonia oceanica* over different spatial scales. *Estuar. Coast. Shelf S.* 62, 667-678.
- Borum J., Greve T.M., 2004. The four european seagrass species. *In* : European seagrasses: an introduction to monitoring and management. J Borum, CM Duarte, D Krause-Jensen, TM Greve, Edit., 1-7.
- Bosc E., Bricaud A., Antoine D., 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochem. Cycles* 18, GB1005, doi:10.1029/2003GB002034.
- Boudouresque C.F., 1996. Impact de l'homme et conservation du milieu marin en Méditerranée. 2ème édition. GIS posidonie publ. 1-243.
- Boudouresque C.F., Meinesz A., 1982. Découverte de l'herbier de Posidonies. *Cah. Parc Nat. Port-Cros* 4, 1-79.

- Boudouresque C.F., Cinelli F., Fresi E., Mazzella L., Richard M., 1979. La sous-strate algale de l'herbier à *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile : Etude de la courbe aire-espèces. *Rapp. P.V. Réun. Commiss. Internation. Explor. Sci. Médit.* 25-26, 205-207.
- Boudouresque C.F., Giraud G., Thommeret J., Thommeret Y., 1980. First attempt at dating by <sup>14</sup>C the undersea beds of dead *Posidonia oceanica* in the bay of Port-Man (Port-Cros, Var, France). *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros* 6, 239-242.
- Boudouresque C.F., Cinelli F., Fresi E., Mazella L., Richard M., 1981. Algal undergrowth of *Posidonia oceanica* beds in the gulf of Naples : floristic study. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 27, 195-196.
- Boudouresque C.F., Cruzet A., Pergent G., 1983. Un nouvel outil au service de l'étude des herbiers à *Posidonia oceanica* : la Lépidochronologie. *Rapp. P.V. Réun. Commiss. Internation. Explor. Sci. Médit.* 28, 111-112.
- Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., 1983. L'herbier à *Posidonia oceanica* en Méditerranée : les interactions entre la plante et le sédiment. *J. Res. Oceanogr.* 8, 99-122.
- Boudouresque C.F., Meinesz A., Pergent G., 1983. Mesure de la production annuelle de rhizomes dans l'herbier à *Posidonia oceanica* à Port-Cros (Var) et Galeria (Corse). *Rapp. P.V. Réun. Commiss. Internation. Explor. Sci. Médit.* 28(3) : 135-136.
- Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Meinesz A., 1984. Relations entre la sédimentation et l'allongement des rhizomes orthotropes de *Posidonia oceanica* dans la baie d'Elbu (Corse). In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 185-191.
- Boudouresque C.F., Gravez V., Meinesz A., Molenaar H., Pergent G., Vitiello P., 1995. L'herbier à *Posidonia oceanica* en Méditerranée : Protection légale et gestion. In : "Pour qui la méditerranée au 21 ème Siècle - Villes des rivages et environnement littoral en Méditerranée", OKEANOS 94, Maison de l'Environnement de Montpellier Edit. 209-220.
- Boumaza S., 1995. *Phénologie, biomasse, lépidochronologie et production primaire de l'herbier à Posidonia oceanica (L.) Delile de l'anse de Kouâli, Tipasa (Algérie)*. Thèse Doct. Institut des sciences de la mer et de l'aménagement du littoral. 1-125.
- Bradley M.P., Stolt M.H., 2006. Landscape-level seagrass-sediment relations in a coastal lagoon. *Aquat. Bot.* 121-128.
- Brenchley J.L., Probert R.J., 1998. Seed germination responses to some environmental factors in the seagrass *Zostera capricorni* from eastern Australia. *Aquat. Bot.* 62, 177-188.

- Buia M.C., Mazzella L., 1991. Reproductive strategies of the Mediterranean Seagrasses : *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers., *Zostera noltii* Hornem. *Aquat. Bot.* 40, 333-342.
- Buia M.C., Zupo V., Mazzella L., 1992. Primary production and growth in *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. P.S.Z.N.I.* 13, 2-16.
- Bulthuis D.A., Woekerling W.M.J., 1981. Effects of in situ nitrogen and phosphorus enrichment of the sediments on the seagrass *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers.) Hartog Den in Western Port, Victoria, Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 53, 193-207.
- Bulthuis D.A., Axelrad D.M., Mickelson M.J., 1992. Growth of the seagrass *Heterozostera tasmanica* limited by nitrogen in Port Phillip Bay, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 89, 269- 275.
- Burke M.K., Dennison W.C., Moore K.A., 1996. Non-structural carbohydrate reserves of eelgrass *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137, 195-201.
- Burkholder J.M., Mason K.M., Glasgow H.B., 1992. Water-column nitrate enrichment promotes decline of Eelgrass (*Zostera marina* L.) : Evidence from seasonal mesocosm experiments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 81, 163-178.
- Burkholder J.M., Glasgow H.B., Cooke J.E., 1994. Comparative effects of water-column nitrate enrichment on eelgrass *Zostera marina*, shoalgrass *Halodule wrightii*, and widgeongrass *Ruppia maritima*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 105, 121-138
- Cambridge M.L., McComb A.J., 1984. The loss of seagrass in Cockburn sound, Western Australia. I. The time course and magnitude of seagrass decline in relation to industrial development. *Aquat. Bot.* 20, 229-243.
- Cancemi G., Villedieu S., De Falco G., Pergent G., 1998. Evaluation de la vitalité de l'herbier à *Posidonia oceanica* et caractérisation des conditions du milieu dans des sites présentant différents niveaux d'anthropisation. Rapp. Office Environnement / Univ. Corse, Eq.E.L. Edit., 1-40.
- Cancemi G., De Falco G., Pergent G., 2003. Effects of organic matter input from a fish farming facility on a *Posidonia oceanica* meadow. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 56, 961-968.
- Cardoso P.G., Pardal M.A., Lillebø A.I., Ferreira S.M., Raffaelli D., Marques J.C., 2004. Dynamic changes in seagrass assemblages under eutrophication and implications for recovery. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 302, 233-248.
- Caye G., 1982. Etude sur la croissance de la Posidonie, *Posidonia oceanica* (L.) Delile, formation des feuilles et croissance des tiges au cours d'une année. *Téthys* 10, 229-235.

- Caye G., 1989. *Sur la morphogénèse, le cycle végétatif et la reproduction de deux phanérogames marines de Méditerranée : Posidonia oceanica (Linnaeus) Delile et Cymodocea nodosa (Ucria) Ascherson*. Thèse habilitation, Univ. Nice, 1-229.
- Caye G., Meinesz A., 1984. Observation sur la floraison et la fructification de *Posidonia oceanica* dans la baie de Villefranche et en Corse du sud. *In* : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 193-201.
- Cebrian J., Duarte C.M., 2001. Detrital stocks and dynamics of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Spanish Mediterranean. *Aquat. Bot.* 70, 295–309.
- Cebrian J., Marbà N., Duarte C.M., 1994. Estimating leaf age of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile using the plastochrone interval index. *Aquat. Bot.* 49, 59-65.
- Cebrian J., Duarte C.M., Marba N., Enriquez S., 1997. Magnitude and fate of the production of four co-occurring western Mediterranean seagrass species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 155, 29-44.
- Cebrian J., Duarte C.M., Agawin N.S.R., Merino M., 1998. Leaf growth response to simulated herbivory : a comparison among seagrass species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 220, 67-81.
- Cebrian J., Enriquez S., Fortes M., Agawin N., Vermaat J.E., Duarte C.M., 1999. Epiphyte accrual on *Posidonia oceanica* (L.) Delile Leaves : Implication for light absorption. *Bot. Mar.* 42, 123-128.
- Ceccherelli G., Cinelli F., 1997. Short-term effects of nutrient enrichment of the sediment and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green alga *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 217 : 165-177.
- Centene L., 1992. *Cartographie des herbiers à Posidonia oceanica en Baie de Peyrefite. Propositions de gestion des mouillages*. Mémoire DESS Univ. Corse / Réserve Naturelle de Cerbère - Banyuls sur mer 1-55.
- Chessa L.A., Fustier V., Fernandez C., Mura F., Pais A., Pergent G., Serra S., Vitale L., 2000. Contribution to the knowledge of "banquettes" of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Sardinia island. *Biol. Mar. Médit.* 7, 35-38.
- Chesworth J.C., Donkin M.E., Brown M.T., 2004. The interactive effects of the antifouling herbicides Irgarol 1051 and Diuron on the seagrass *Zostera marina*. *Aquatic Toxicol.* 66, 293–305.
- Cinelli F., Fresi E., Lorenzi C., Mucedola A., 1995. *La Posidonia oceanica*. A contribution to the preservation of a major mediterranean marine ecosystem. *Rivista marittima Publ.* 1-271.



- Claustre H., Morel A., Hooker S.B., Babin M., Antoine D., Oubelkheir K., Bricaud A., Leblanc K., Que'guiner B., Maritorea S., 2002. Is desert dust making oligotrophic waters greener? *Geophys. Res. Lett.* 29, 10.1029/2001GL014056
- Coleman, V.L., Burkholder, J.M., 1994. Community structure and productivity of epiphytic microalgae on eelgrass (*Zostera marina* L.) under water-column nitrate enrichment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 179, 29-48.
- Conover J.T., 1968. The importance of natural diffusion gradients and transport of substances related to benthic marine plant metabolism. *Bot. Mar.* 11, 1-9.
- Cornelisen C.D., Thomas F.I.M., 2004. Ammonium and nitrate uptake by leaves of the seagrass *Thalassia testudinum* : impact of hydrodynamic regime and epiphyte cover on uptake rates. *J. Mar. Syst.* 49, 177-194.
- Costanza R., Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., Van den Belt M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-260.
- Costanza R., Andrade F., Antunes P., Belt van den M., Boesch D., Boersma D., Catarino F., Hanna S., Limburg K., Low B., Molitor M., Pereira J.G., Rayner S., Santos R., Wilson J., Young M., 1999. Ecological economics and sustainable governance of the Oceans. *Ecol. Econ.* 31, 171-187.
- Cristiani G., 1980. *Biomasse et répartition de l'herbier de Posidonia oceanica de la Côte bleue (B.d. Rh., France) et pollution marine par les métaux lourds*. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille III 1-150.
- Crouzet A., 1981. Mise en évidence de variations cycliques dans les écailles de rhizomes de *Posidonia oceanica* (Potamogetonaceae). *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros* 7 : 129-135.
- Czerny A.B., Dunton K.H., 1995. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. *Estuaries* 18, 418-427.
- Daby D., 2003. Effects of seagrass bed removal for tourism purposes in a Mauritian bay. *Environ. Pollut.* 125, 313-324.
- Dalla Via J., Sturmbauer C., Schönweger G., Sötz E., Mathe kowitsch., Stifter M., Reiger R., 1998. Light gradients and meadow structure in *Posidonia oceanica* : ecomorphological and functional correlates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163, 267-278.
- Dawes C. J., Lobban C. S., Tomasko D.A., 1989. A comparison of the physiological ecology of the seagrasses *Halophila decipiens* ostenfeld and *H. Johnsonii* eiseman from Florida. *Aquat. Bot.* 33, 149-154.
- Dawes C., Chan M., Chinn R., Koch E. W., Lazar A., Tomasko D., 1987. Proximate composition, photosynthetic and respiratory responses of the seagrass *Halophila engelmannii* from Florida. *Aquat. Bot.* 27, 195-201.

- De Cock A.W.A.M., 1981. Influence of temperature and variations in temperature on flowering in *Zostera marina* L. under laboratory conditions. *Aquat. Bot.* 10, 125-131.
- De Villele X., Verlaque M., 1995. Changes and degradation in a *Posidonia oceanica* bed invaded by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia* in the north western Mediterranean. *Bot. Mar.* 38, 79-87.
- Delgado O., Ruiz J., Pérez M., Romero J., Ballesteros E., 1999. Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay : seagrass decline after organic loading cessation. *Oceanol. Acta* 22, 109-117.
- Denis-Karafistan A., Martin J.M., Minas H., Brasseur P., Nihoul J., Denis C., 1998. Space and seasonal distributions of nitrates in the Mediterranean Sea derived from a variational inverse model. *Deep Sea Res. Pt 1* 45, 387-408.
- Dennison W.C., 1987. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquat. Bot.* 27, 15-26.
- Dennison W.C., Alberte R.S., 1985. Role of daily light period in the depth distribution of *Zostera marina* (eelgrass). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 25, 51-61.
- Dennison W.C., Orth R. J., Moore K.A., Stevenson J.C., Carter V., Kollar S., Bergstrom P.W., Batiuk R.A., 1993. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *Bioscience* 43, 86-94.
- Denslow J.S., 2001. The ecology of insular biotas. *Trends Ecol. Evol.* 16, 423-424.
- Drew E., 1978. Factors affecting photosynthesis and its seasonal variation in the seagrasses *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers, and *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 31, 173-194.
- Drew E., Jupp B.P., 1976. Some aspects of the growth of *Posidonia oceanica* in Malta. In : Underwater Research. Academic Press, Drew, Lythgoe, Woods Edit. 357-367.
- Duarte C.M., 1990. Seagrass nutrient content. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 67, 201-207.
- Duarte C.M., 1991. Seagrass depth limits. *Aquat. Bot.* 40, 363-377.
- Duarte C.M., 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41, 87-112.
- Duarte C.M., 2000. Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 117-131.
- Duarte C.M., 2002. The future of seagrass meadows. *Environ. Conserv.* 29, 192-206.
- Duarte C.M., Kalff J., 1987. Weight-density relationships in submerged macrophytes : the importance of light and plant geometry. *Oecologia* 72, 612-617.

- Duarte C.M., Chiscano C.L., 1999. Seagrass biomass and production : a reassessment. *Aquat. Bot.* 65, 159-174.
- Duarte C.M., Marbà N., Santos R., 2004. What may cause loss of seagrasses ? *In* : European seagrasses : an introduction to monitoring and management. J Borum, CM Duarte, D Krause-Jensen, TM Greve, Edit. 24-32.
- Duarte C.M.; Agusti S.; Peters H., 1987. An upper limit to the abundance of aquatic organisms. *Oecologia*, 74, 272-276.
- Dumay O., 1998. *Impact de l'algue Caulerpa taxifolia sur le cycle végétatif et la production primaire de la phanérogame marine Posidonia oceanica*. Mémoire DESS Univ. Corse, 1-32.
- El Asmi S., Rais C., Romdhane M.S., El Herry S., *in press*. Cartographie du récif-barrière de posidonies de la baie de Sidi Raïs (côtes nord-orientales de la Tunisie). *In* : Proceedings Second Mediterranean Symposium on Marine Vegetation, Athens 2003.
- El Asmi-Djellouli Z., 2005. Effets des herbiers à *Posidonia oceanica* sur la dynamique marine et la sédimentologie littorale dans la baie de Monastir (Tunisie orientale). Thèse Doct. Univ. Tunis-El Manar 1-185.
- Elkalay K., Frangoulis C., Skliris N., Goffart A., Gobert S., Lepoint G., Hecq J.H., 2003. A model of the seasonal dynamics of biomass and production of the seagrass *Posidonia oceanica* in the Bay of Calvi (Northwestern Mediterranean). *Ecol. Model.* 167, 1-18.
- Esteban J.L., 1989. *Dinamica, ciclo de hojas y produccion foliar en praderas de Posidonia oceanica del litoral de la comunidad valenciana (Mediterraneo occidental)*. Tesis de Licenciatura, Univ. Valencia 1-142.
- Fanning K.A., 1992. Nutrient Provinces in the Sea : Concentration Ratios, Reaction Rate Ratios, and Ideal Covariation. *J. Geophys. Res.* 97, 5693-5712.
- Farghaly M., Denizot M., 1984. *Posidonia oceanica* (L.) Delile on the eastern coasts of Libya. *In* : International Workshop *Posidonia oceanica* Beds, Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J., Edit., GIS Posidonie publ. 1, 419-422.
- Fenchel T., 1973. Aspects of the decomposition of seagrasses. *In* : International Seagrass Workshop, Leiden, Netherlands 18.
- Fenchel T., 1977. Aspects of the decomposition of seagrasses. *In* : Seagrass ecosystem, a scientific perspective. C.P Mc Roy, C. Helfferich Edit. 4, 123-145.
- Ferdie M., Fourqurean J.W., 2004. Responses of seagrass communities to fertilization along a gradient of relative availability of nitrogen and phosphorus in a carbonate environment. *Limnol. Oceanogr.* 46, 2082-2094.
- Ferguson R.L., Thayer G.W., Rice T.R., 1980. Marine primary producers. *In* : Functional adaptations of marine organisms. Vernberg, F.J., Vernberg, W. Edit. Academic Press 9-69.

- Fernández-Torquemada Y., Sánchez-Lizaso J.L., 2005. Effects of salinity on leaf growth and survival of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 57-63.
- Fitzpatrick J., Kirkman H., 1995. Effects of prolonged shading stress on growth and survival of seagrass *Posidonia australis* in Jervis Bay, New South Wales, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127, 279-289.
- Fonseca M.S., Kenworthy W.J., 1987. Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrasses. *Aquat. Bot.* 27, 59-78.
- Fonseca M.S., Zieman J.C., Thayer G.W., Fisher J.S., 1983. The role of current velocity in structuring eelgrass (*Zostera marina* L.) meadows. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 17, 367-380.
- Frada'orestano C., Calvo S., Arico S., 1993. Structural analysis of the *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile meadow in the bay of Mondello (Sicily, Italy). *Posidonia Newsletters* 4, 21-30.
- Francour P., 2000. Evolution spatio-temporelle à long terme des peuplements de poissons des herbiers à *Posidonia oceanica* de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée Nord-Occidentale). *Cybium* 24, 85-95.
- Francour P., Ganteaume A., Poulain M., 1999. Effects of boat anchoring in *Posidonia oceanica* seagrass beds in the Port-Cros National Park (north-western Mediterranean Sea). *Aquat. Conserv.* 9, 391-400.
- Frankignoulle M., Bouquegneau J.M., Ernst E., Biondo R., Rigo M., Bay D., 1984. Contribution de l'activité de l'herbier de posidonies au métabolisme global de la baie de Calvi. Premiers résultats. In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 277-282.
- Frantzis A., 1992. *Etude expérimentale des niveaux de consommation et d'utilisation des macrophytes et des détritiques dérivés par deux invertébrés benthiques Paracentrotus lividus et Abra ovata*. Thèse Doct. Univ. Aix Marseille II 1-319.
- Frederiksen M., Krause-Jensen D., Holmer M., Laursen J.S., 2004. Spatial and temporal variation in eelgrass (*Zostera marina*) landscapes : influence of physical setting. *Aquat. Bot.* 78, 147-165.
- Gacia E., Duarte C.M., Granata T., 1999. An approach to the measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Aquat. Bot.* 65, 255-268.
- García-Charton J.A., Bayle-Sempere T., Sánchez-Lizaso J.L., Chiesa P., Llaurodo F., Pérez C., Djian H., 1993. Respuesta de la pradera de *Posidonia oceanica* y su ictiofauna asociada al anclaje de embarcaciones en el parque nacional de Port-Cros (Francia). *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* 11, 423-430.

- Giesen W., Van Katwijk M.M., Hartog Den C., 1990. Eelgrass condition and turbidity in the Dutch Wadden Sea. *Aquat. Bot.* 37, 71-85.
- Giorgi J., Thelin I., 1983. Phénologie, biomasse et production primaire de *Posidonia oceanica* (feuilles et épiphytes) dans la baie de Port-Cros. Laboratoire d'Ecologie du Benthos, Faculté des Sciences de Luminy, Univ. Aix-Marseille II et Parc nation. Port-Cros 1-126.
- Giraud G., 1977a. Essai de classement des herbiers de *Posidonia oceanica* (Linné) Delile. *Bot. Mar.* 20, 487-491.
- Giraud G., 1977b. *Contribution à la description et à la phénologie quantitative des herbiers à Posidonia oceanica (L.) Delile*. Thèse Doct. Université Aix-Marseille II 1-150.
- Giraud G., 1979. Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. *B. Mus. Hist. Nat. Marseille* 39, 33-39.
- Giraud G., Boudouresque C.F., Cinelli F., Fresi E., Mazzella L., 1979. Observations sur l'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delile autour de l'île d'Ischia (Italie). *G. Bot. Ital.* 114, 261-274.
- Gobert S., 2002. *Variations spatiale et temporelle de l'herbier à Posidonia oceanica (L.) Delile*. Thèse Doct. Univ. Liege, 1-207.
- Gobert S., Laumont N., Bouquegneau J.M., 2002. *Posidonia oceanica* meadow : a low nutrient high chlorophyll (LNHC) system ? *BMC Ecol.* 2, 1-12.
- Gobert S., Kyramarios M., Lepoint G., Pergent-Martini C., Bouquegneau J.M., 2003. Variations à différentes échelles spatiales de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile ; effets sur les paramètres physico-chimiques du sédiment. *Oceanol. Acta* 26, 199-207.
- Gras A.F., Koch M.S., Madden C.J., 2003. Phosphorus uptake kinetics of a dominant tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Aquat. Bot.* 76, 299-315.
- Greve T.M., Binzer T., 2004. Which factors regulate seagrass growth and distribution ? *In* : European seagrasses : an introduction to monitoring and management. J Borum, CM Duarte, D Krause-Jensen, TM Greve, Edit. 19-23.
- Grizzle R.E., Short F.T., Newell C.R., Hoven H., Kindblom L., 1996. Hydrodynamically induced synchronous waving of seagrasses : 'monami' and its possible effects on larval mussel settlement. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 206, 165-177.
- Guelorget O., Frisoni G.F., Perthuisot J.P., 1982. Contribution à l'étude biologique de la Bahiret el Biban, lagune du Sud-Est tunisien. *Mem. Soc. Géol.* 144, 173-186.
- Guidetti P., 2000. Leaf primary production in *Posidonia oceanica* : two reconstructive aging techniques give similar results. *Aquat. Bot.* 68, 337-343.

- Guidetti P., Fabiano M., 2000. The use of lepidochronology to assess the impact of terrigenous discharges on the primary leaf production of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Pollut. Bull.* 40, 449-453.
- Guidetti, P.; Buia, M.C.; Mazzella, L., 2000. The use of lepidochronology as a tool of analysis of dynamic features of the seagrass *Posidonia oceanica* of the Adriatic Sea. *Bot. Mar.* 43, 1-9
- Hackney J.W., Durako M.J., 2004. Size–frequency patterns in morphometric characteristics of the seagrass *Thalassia testudinum* reflect environmental variability. *Ecol. Indic.* 4, 55–71.
- Harlin M.M., 1980. Seagrass epiphytes. *In* : Handbook of Seagrass Biology : An ecosystem Perspective. R.C. Phillips, C.P. Mc Roy, Edit. Garland STPM Press 117-151.
- Harlin M.M., Thorne Miller B., 1981. Nutrient enrichment of sea-grass beds in a Rhode Island coastal lagoon. *Mar. Biol.* 65, 221-229.
- Harlin M.M., Thorne-Miller B., Boothroyd J.C., 1982. Seagrass-sediment dynamics of a flood-tidal delta in Rhode Island (U.S.A.). *Aquat. Bot.* 14, 127-138.
- Hartog Den C., 1970. The seagrasses of the world. Verhand. Koninklijke Nederl Akad. Wetenschap Afd. Nat. Tweede reeks, North-Holland Publ. 1-272.
- Hartog Den C., 1979. Seagrasses and seagrass ecosystems, an appraisal of the research approach. *Aquat. Bot.* 7, 105-117.
- Hartog Den C., 1987. "Wasting disease" and other dynamic phenomena in *Zostera* beds. *Aquat. Bot.* 27, 3-14.
- Hartog Den C., Philipps, R.C., 2001. Common structures and properties of seagrass beds fringing the coasts of the world. *Ecol. Stud.* 151, 195-212.
- Havens K.E., Hauxwell J., Tyler A.C., Thomas S., McGlathery K.J., Cebrián J., Valiela I., Steinman A.D., Hwang S.J, 2001. Complex interactions between autotrophs in shallow marine and freshwater ecosystems : implications for community responses to nutrient stress. *Environ. Pollut.* 113, 95-107.
- Haynes D., Ralph P., Prange J., Dennison B., 2000. The impact of the herbicide diuron on photosynthesis in three species of tropical seagrass. *Mar. Pollut. Bull.* 41, 288-293.
- Hemminga M.A., Nieuwenhuize J., 1990. Seagrass wrack-induced dune formation on a tropical coast (Banc d'Arguin Mauritania). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 31, 499-502.
- Hemminga M.A., Duarte C.M., 2000. Seagrass ecology. Cambridge Univ. Press publ. 1-310.
- Hemminga M.A, Harrisson P.G., Lent van F., 1991. The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 71, 85-96.

- Herbert R.A., 1999. Nitrogen cycling in coastal marine ecosystems. *FEMS Microbiol. Rev.* 23, 563-590.
- Hillman K., Walker D.I., Larkum A.W.D., Mc Comb A.J., 1989. Productivity and nutrient limitation. *In* : Biology of seagrasses. Larkum A.W.D., Mc Comb A.J. & Shepherd S.A. Edit., Aquatic Plant Studies 2, Elsevier publ. 635-685.
- Holmer M., Laursen L., 2002. Effect of shading of *Zostera marina* (eelgrass) on sulphur cycling in sediments with contrasting organic matter and sulfide pools. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 270, 25-37.
- Hootsmans M.J.M., Vermaat J.E., Van Vierssen W., 1987. Seed-bank development, germination and early seedling survival of two seagrass species from The Netherlands : *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* hornem. *Aquat. Bot.* 28, 275-285.
- Ibarra-Obando S.E., Boudouresque C.F., 1994. An improvement of the Zieman leaf marking technique for *Zostera marina* growth and production assessment. *Aquat. Bot.* 47, 293-302.
- Invers O., Kraemer G.P., Pérez M., Romero J., 2004. Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 303, 97-114.
- Jacobs R.P.W.M., Noten T.M.P.A., 1980. The annual pattern of the diatoms in the epiphyton of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Roscoff, France. *Aquat. Bot.* 8, 355-370.
- Jadot C., Ovidio M., Voss J., 2002. Diel activity of *Sarpa salpa* (Sparidae) by ultrasonic telemetry in a *Posidonia oceanica* meadow of Corsica (Mediterranean Sea). *Aquat. Living Resour.* 15, 343-350.
- Jensen H.F., Holmer M., Dahllöf I., 2004. Effects of tributyltin (TBT) on the seagrass *Ruppia maritima*. *Mar. Pollut. Bull.* 49, 564-573.
- Jeu de Grissac A., Boudouresque C.F., 1985. Rôles des herbiers de phanérogames marines dans les mouvements des sédiments côtiers : les herbiers à *Posidonia oceanica*. *In* : Les aménagements côtiers et la gestion du littoral. Ceccaldi, H.J., Champalbert, G. Edit. Coll. pluridisciplinaire franco-japonais océanographie, 143-151.
- Kamermans P., Hemminga M. A., de Jong D.J., 1999. Significance of salinity and silicon levels for growth of a formerly estuarine eelgrass (*Zostera marina*) population (Lake Grevelingen, The Netherlands). *Mar. Biol.* 133, 527-539.
- Katwijk van M.M., Vergeer L.H.T., Schmitz G.H.W., Roelofd J.G.M., 1997. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 157, 159-173.
- Kelly J.R., Levine S.N., Buttel L.A., Carr K.A., Rudnick D.T., Morton R.D., 1990. The effects of tributyltin within a *Thalassia* seagrass ecosystem. *Estuaries* 13, 301-310.

- Kenworthy W.J., Fonseca M.S., 1992. The use of fertilizer to enhance growth and transplanted seagrass *Zostera marina* L. and *Halodule wrightii* Aschers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 163, 141-161.
- Kenworthy W.J., Fonseca M.S., 1996. Light requirements of seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme* derived from the relationship between diffuse light attenuation and maximum depth distribution. *Estuaries* 19, 740-750.
- Kerdoun A., 1992. Stratégie de développement et protection de l'environnement en Méditerranée. *In* : Symposium Sud et îles méditerranéennes : Terre d'initiatives ou terres d'assistances ? Univ. Corse publ. 399-405.
- Kerr E.A., Strother S., 1985. Effects of irradiance, temperature and salinity on photosynthesis of *Zostera muelleri*. *Aquat. Bot.* 23, 177-183.
- Koch E. W., Dawes C. J., 1991. Influence of salinity and temperature on the germination of *Ruppia maritima* L. from the North Atlantic and Gulf of Mexico. *Aquat. Bot.* 40, 387-391.
- Koch E.W., Beer S., 1996. Tides, light and the distribution of *Zostera marina* in Long Island Sound. *Aquat. Bot.* 53, 97-107.
- Koch E.W., Huettel M., 2000. The impact of single seagrass shoots on solute fluxes between the water column and permeable sediments. *In* : Proceedings on the fourth Biologia Marina Mediterranea. *Biol. Mar. Medit.* 7, 235-239.
- Kraemer G.P., Mazzella L., Alberte R.S., 1997. Nitrogen assimilation and partitioning in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol.* 18, 175-188.
- Kuo J., Hartog Den C., 2001. Seagrass Taxonomy and Identification Key. *In* : Global Seagrass Research Methods. Short, F.T., Coles, R.G. Edit. Elsevier Scientific publ. B.V. 31-58.
- Lapointe B.E., Tomasko D.A., Matzie W.R., 1994. Eutrophication and trophic state classification of seagrass communities in the Florida Keys. *B. Mar. Sci.* 54, 696-717.
- Larkum A.W.D., Hartog Den C., 1989. Evolution and biogeography of seagrasses. *In* : Biology of seagrasses. Aquatic Plant Studies 2, Elsevier publ. 112-156.
- Larkum A.W.D., West R.J., 1990. Long-term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. *Aquat. Bot.* 37, 55-70.
- Lee K.S., Dunton K.H., 1997. Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex König. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 210, 53-73.
- Lee K.S., Dunton K.H., 1999. Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum* : Development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnol. Oceanogr.* 44, 1204-1215.



- Lent van F., Verschuure J.M., Veghel van M.L.J., 1995. Comparative study on population of *Zostera marina* L. (eelgrass) : in situ nitrogen enrichment and light manipulation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 185, 55-76.
- Lenzi M., 1987. Le récif-barrière de *Posidonia oceanica* (L.) Delile de Santa Liberata (Toscane, Italie): cartographie et biometrie. *G. Bot. Ital.* 121, 155-164.
- Leoni V., 2005. *Utilisation de Posidonia oceanica (L.) Delile dans le cadre de la surveillance du littoral : Bilan des descripteurs – Réponses face à un enrichissement en nutriments (N & P)*. Thèse Doct. Univ. Corse 1-163.
- Leoni V., Pergent G., Vela A., Pergent-Martini C., 2006. Etude finale de faisabilité pour la réutilisation des banquettes de feuilles de *Posidonia oceanica* : du ramassage au recyclage – PORIME. Rapport d'Activité 2005/2006 – Région Corse. Programme INTERREG IIIA Sardaigne / Corse/ Toscane, Gis Posidonie Edit. 1-41.
- Leoni V., Pasqualini V., Pergent-Martini C., Vela A., Pergent G., *in press*. Morphological responses of *Posidonia oceanica* to experimental nutrient enrichment of the canopy water. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*
- Lepoint G., Defawe O., Gobert S., Dauby P., Bouquegneau J.M., 2002. Experimental evidence for N recycling in the leaves of the seagrass *Posidonia oceanica*. *J. Sea Res.* 48, 173-179.
- Libes M., 1986. Productivity-irradiance relationship of *Posidonia oceanica* and its epiphytes. *Aquat. Bot.* 26, 285-306.
- Lipkin Y., 1977. Seagrass vegetation of Sinai and Israel. *In* : Seagrass ecosystems, a scientific perspective. P. Mc Roy, C.Helfferich, Edit. Dekker publ. 263-293.
- Longstaff B.J., Dennison W.C., 1999. Seagrass survival during pulsed turbidity events : the effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. *Aquat. Bot.* 65, 105-121.
- Mac Arthur R. H., Wilson E. O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373–387.
- Mac Arthur R. H., Wilson E. O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press 1-203.
- Macinnis-Ng C.M.O., Ralph P.J., 2003. *In situ* impact of petrochemicals on the photosynthesis of the seagrass *Zostera capricorni*. *Mar. Pollut. Bull.* 46, 1395–1407.
- Macinnis-Ng C.M.O., Ralph P.J., 2004a. Variations in sensitivity to copper and zinc among three isolated populations of the seagrass, *Zostera capricorni*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 302, 63– 83.
- Macinnis-Ng C.M.O., Ralph P.J., 2004b. *In situ* impact of multiple pulses of metal and herbicide on the seagrass, *Zostera capricorni*. *Aquat. Toxicol.* 67, 227–237.

- Major K.M., Dunton K.H., 2002. Variations in light-harvesting characteristics of the seagrass, *Thalassia testudinum* : evidence for photoacclimation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 275, 173-189.
- Marbà N., Duarte C.M., 2003. Scaling of ramet size and spacing in seagrasses : implications for stand development. *Aquat. Bot.* 77, 87-98.
- Marbà N., Duarte C.M., Alexandra A., Cabaço S., 2004. How do seagrasses grow and spread ? *In* : European seagrasses: an introduction to monitoring and management. J Borum, CM Duarte, D Krause-Jensen, TM Greve, Edit. 11-18.
- Marine Research Center, 1982. Environmental conditions of the Farwà lagoon during 1981. *Bull. Mar. Res. Center* 3, 23-75.
- Marsh J.A., Dennison W.C., Alberte R.S., 1987. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 101, 257-267.
- Masini R.J., Manning C.R., 1997. The photosynthetic responses to irradiance and temperature of four meadow-forming seagrasses. *Aquat. Bot.* 58, 21-36.
- Masini R.J., Cary J.L., Simpson C.J., McComb A.J., 1995. Effects of light and temperature on the photosynthesis of temperate meadow-forming seagrasses in Western Australia. *Aquat. Bot.* 49, 239-254.
- Mateo M.A., Romero J., Perez M., Littler M.M., Littler D.S., 1997. Dynamics of millenary organic deposits resulting from the growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Estuar. Coast. Shelf S.* 44, 103-110.
- Mazzella L., Ott J., 1984. Seasonal changes in some features of *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves and epiphytes at different depths. *In* : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 119-127.
- Mazzella L., Wittman K., Fresi E., 1982. La communita epifita e suo ruolo nella dinamica dell'ecosistema *Posidonia*. *Atti Conv. Unit. oper. Sottoprg. Ris. biol. Inquin. mar.* 215-224.
- Mazzella L., Gambi M.C., Russo G.F., Buia M.C., 1984. Deep flowering and fruiting of *Posidonia oceanica* Beds around the island of Ischia (Gulf of Naples, Italy). *In* : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie Publ. 1, 203-209.
- Mazzella L., Scipione M.B., Buia M.C., 1989. Spatio-Temporal distribution of algal and animal communities in a *Posidonia oceanica* meadow. *Mar. Ecol.* 10, 107-129.
- Mazzella L., Buia M., Gambi M.C., Lorenti M., Russo G.F., Scipione M.B., Zupo V., 1992. Plant-animal trophic relationships in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean Sea : a review. *In* : Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos.. John, D.M, Hawkins, S.J., Price, J.H. Edit. Clarendon Press. 165-188.

- McGlathery K.J., 1995. Nutrient and grazing influences on a subtropical seagrass community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122, 239-252.
- McMillan C., 1976. Experimental studies on flowering and reproduction in seagrasses. *Aquat. Bot.* 2, 87-92.
- McMillan C., 1979. Flowering under controlled conditions by *Cymodocea rotundata* from the Palau Islands, Micronesia. *Aquat. Bot.* 6, 397-401.
- McMillan C., 1982. Reproductive physiology of tropical seagrasses. *Aquat. Bot.* 14, 245-258.
- McRoy C.P., McMillan C., 1977. Production ecology and physiology of seagrasses. In : Seagrass ecosystem : A scientific perspective. C.P. Mc Roy, C. Helfferich Edit. Marcel Dekker 53-87.
- Medhioub K., 1979. La bahiret El Bibane. Etude géochimique et sédimentologique d'une lagune du sud-est tunisien. *Trav. Lab. Géol.* 13, 1-150.
- Medhioub K., Perthuisot J.P., 1981. The influence of peripheral sabkhas on the geochemistry and sedimentology of a Tunisian lagoon : Bahiret el Biban. *Sedimentology* 28, 679-688.
- Meinesz A., Astier J.M., Lefevre J.R., 1981. Impact de l'aménagement du domaine maritime sur l'étage infralittoral du Var, France (Méditerranée occidentale). *Ann. Inst. Océanogr.* 57, 65-77.
- Meinesz A., Molenaar H., Caye G., 1992. Transplantation de phanérogames marines en Méditerranée. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 33.
- Migon C., Sandroni V., 1999. Phosphorus in rainwater: partitioning, inputs and impacts on the surface coastal ocean. *Limnol. Oceanogr.* 44, 1160-1165.
- Molenaar H., 1992. *Etude de la transplantation de boutures de Posidonia oceanica (L.) Delile, Phanérogames marines. Modélisation de l'architecture et du mode de croissance.* Thèse Doct. Univ. Nice-Sophia Antipolis, 1-221.
- Molenaar H., Barthélémy D., Reffye de P., Meinesz A., Mialet I., 2000. Modelling architecture and growth patterns of *Posidonia oceanica*. *Aquat. Bot.* 66, 85-99.
- Molinier R., Picard J., 1952. Recherches sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Ann. Inst. Océanogr.* 27, 157-234.
- Molinier R., Picard J., 1956. Aperçu bionomique sur les peuplements marins littoraux des côtes rocheuses méditerranéennes de l'Espagne. *Bull. Trav. Stn. Aquicult. Pêche Castiglione* 8, 251-268.
- Molinier R., Pellegrini M., 1966. Contribution à l'étude chimique des Phanérogames marines : composition en acides aminés des feuilles de Posidonies (*Posidonia oceanica* Delile). *Médecine tropicale* 26, 1-15.

- Moore K.A., Wetzel R.L., 2000. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 244, 1-28.
- Mossé R.A., 1984. Les écailles des rhizomes plagiotropes de *Posidonia oceanica* : étude des variations cycliques. In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 217-226.
- Mostafa H.M., 1991. *Ecological study of the marine phanerogam Posidonia oceanica and some of the associated communities in the Mediterranean sea off Alexandria*. Thesis, Univ. Alexandria 1-288.
- Murphy L.R., Kinsey S.T., Durako M.J., 2003. Physiological effects of short-term salinity changes on *Ruppia maritima*. *Aquat. Bot.* 75, 293–309.
- Neckles H.A., Wetzel R.L., Orth R.J., 1993. Relative effects of nutrient enrichment and grazing on epiphyte-macrophyte (*Zostera Marina*) dynamics. *Oecologia* 93, 285-293.
- Neverauska V.P., 1988. Response of a *Posidonia* community to prolonged reduction in light. *Aquat. Bot.* 31, 361-366.
- Nieri M., Francour P., Sinnassamy J.M., Urscheler F., Fleury M.C., 1991. Les fonds marins de l'anse du Rouet (Carry-le-Rouet, Bouches-du-Rhones) – Etude de site. GIS Posidonie publ. 1-107.
- Olesen B., Enriquez S., Duarte C.M., Sand-Jensen K., 2002. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236, 89-97.
- Ott J.A., 1980. Growth and Production in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Mar. Ecol. P.S.Z.N.I.* 1, 47-64.
- Ott J.A., 1981. Adaptative strategies at the ecosystem level : examples from two benthic marine systems. *Mar. Ecol. P.S.Z.N.I.* 2, 113-158.
- Ounalli A., 2001. Projet de dessalement d'eau de mer à El Bibane. *Desalination* 137, 293-296.
- Panayotidis P., Boudouresque C.F., Marcot-Coqueugniot J., 1980. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). Répartition spatiale des faisceaux de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros* 6, 223-237.
- Panayotidis P., Simboura N., 1989. Distribution and phenology of *Posidonia oceanica* in Saronikos gulf (Aegean sea, Greece). In : International Workshop on *Posidonia* Beds, Boudouresque C.F., Meinesz A., Fresi E., Gravez V. Edit., GIS Posidonie publ. 2, 43-48.
- Pasqualini V., 1997. *Caractérisation des peuplements et types de fonds le long du littoral corse (Méditerranée, France)*. Thèse Doct. Univ. Corse 1-165.

- Pasqualini V., Pergent G., 1993. Mise en place d'un cable sous-marin entre Piantarella et Cala di Greco (CORSE DU SUD). Retour sur site 1993. Contrat CODIL/GIS Posidonie, GIS Posidonie Edit. 1-23.
- Pasqualini V., Pergent-Martini C., Pergent G., 1998a. Identification of natural and anthropic impacts on littoral ecosystems. *In* : Third International Workshop on Seagrass Biology, Philippine, 102.
- Pasqualini V., Pergent-Martini C., Clabaut P., Pergent G., 1998b. Mapping of *Posidonia oceanica* using aerial photographs and side-scan sonar : Application of the island of Corsica (France). *Estuar. Coast. Shelf S.* 47, 359-367.
- Pasqualini V., Pergent-Martini C., Pergent G., 1999. Environmental impact identification along the Corsican coast (Mediterranean Sea) using image processing. *Aquat. Bot.* 65, 311-320.
- Pasqualini V., Clabaut P., Pergent G., Benyoussef L., Pergent-Martini C., 2000. Contribution of side scan sonar to the management of Mediterranean littoral ecosystems. *Int. J. Remote Sens.* 21, 367-378.
- Pedersen M.F., Borum J., 1993. An annual nitrogen budget for a seagrass *Zostera marina* population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 101, 169-177.
- Pedersen M.F., Paling E.I., Walker D.I., 1997. Nitrogen uptake and allocation in the seagrass *Amphibolis antarctica*. *Aquat. Bot.* 56, 105-117.
- Peirano A., Niccolai I., Mauro R., Bianchi C.N., 2001. Seasonal grazing and food preference of herbivores in a *Posidonia oceanica* meadow. *Sci. Mar.* 65, 367-374.
- Peralta G., Pérez-Lloréns J.L., Hernández I., Vergara J.J., 2002. Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 269, 9-26.
- Peralta G., Bouma T.J., Soelen van J., Pérez-Lloréns J.L., Hernández I., 2003. On the use of sediment fertilization for seagrass restoration : a mesocosm study on *Zostera marina* L. *Aquat. Bot.* 75, 95-110.
- Pérès J.M. 1984. La régression des herbiers à *Posidonia oceanica*. *In* : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 445-454.
- Perez M., Romero J., 1992. Photosynthetic response to light and temperature of the seagrass *Cymodocea nodosa* and the prediction of its seasonality. *Aquat. Bot.* 43, 51-62.
- Pérez-Llorénz J.L., Niell F.X., 1993. Temperature and emergence effects on the net photosynthesis of two *Zostera noltii* Hornem. morphotypes. *Hydrobiologia* 254, 53-64.

- Pergent C., 1987. *Recherches Lépidochronologiques chez Posidonia oceanica (Potamogetonaceae). Fluctuations des paramètres anatomiques et morphologiques des écailles des rhizomes.* Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille II, France 1-853.
- Pergent C., 1988. Variabilité de l'abondance des cellules à tanin dans les écailles de *Posidonia oceanica*. *Rapp. P.V. Réunion. Commiss. Int. Explor. Sci. Médit.* 31, 7.
- Pergent G., 1990. Lepidochronological analysis of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: a standardized approach. *Aquat. Bot.* 37, 39-54.
- Pergent G., 1993. *L'herbier à Posidonia oceanica (L.) Delile. Approche structurale, fonctionnelle et appliquée.* Diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches, Univ. Corse 1-141.
- Pergent G., Pergent-Martini, C., 1988. Phénologie de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile dans le bassin Méditerranéen. *Ann. Inst. Océanogr.* 64, 79-100.
- Pergent G., Pergent-Martini C., 1990. Some Applications of Lepidochronological Analysis in the Seagrass *Posidonia oceanica*. *Bot. Mar.* 33, 299-310.
- Pergent G., Pergent-Martini C., 1991. Leaf renewal cycle and primary production of *Posidonia oceanica* in the bay of Lacco Ameno (Ischia, Italy) using lepidochronological analysis. *Aquat. Bot.* 42, 49-66.
- Pergent G., Zaouali J., 1992. Analyse phénologique et lépidochronologique de *Posidonia oceanica* dans une lagune hyperhaline du Sud Tunisien. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 33, 48.
- Pergent G., Pergent C., Francour P., 1988. Cortiou état zéro. Reconnaissance des herbiers. Mise en place des balisages. DETSE & GIS Posidonie1-107.
- Pergent G., Boudouresque C.F., Cruzet A., Meinesz A., 1989. Cyclic changes along *Posidonia oceanica* rhizomes (Lepidochronology) : Present state and perspectives. *Mar. Ecol.* 10, 221-230.
- Pergent G., Pergent-Martini C., Rico-Raimondino V., 1992. Estimation of past primary production of *Posidonia oceanica* using Lepidochronological data. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 33, 47-48.
- Pergent G., Romero J., Pergent-Martini C., Mateo M.A., Boudouresque C.F., 1994. Primary production stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106, 139-146.
- Pergent G., Pergent-Martini C., Boudouresque C.F., 1995. Utilisation de l'herbier à *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en Méditerranée : Etat des connaissances. *Mésogée* 54, 3-29.
- Pergent G., Rico-Raimondino V., Pergent-Martini C., 1997. Fate of primary production in *Posidonia oceanica* meadows of the Mediterranean. *Aquat. Bot.* 59, 307-321.

- Pergent G., Mendez S., Pergent-Martini C., Pasqualini V., 1999. Preliminary data on the impact of fish farming facilities on *Posidonia oceanica* meadows in the Mediterranean. *Oceanol. Acta* 22, 95-107.
- Pergent G., Djellouli A., Hamza A.A., Ettayeb K.S., El Mansouri A.A., Talha F.M., Hamza M.A., Pergent-Martini C., Platini F., 2001. The benthic vegetation in the Farwà Lagoon (Libya). *In* : Fifth International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, MEDCOAST 01, E. Ozhan Edit., MEDCOAST Secretariat, Middle East Technical Univ. publ. 567-578
- Pergent G., Clabaut P., Mimault B., Pasqualini V., Pergent-Martini C., 2005. Mise en œuvre d'un Réseau de Surveillance Posidonies le long du littoral de la Corse. Deuxième phase : Porto-Vecchio / Ajaccio. Contrat Office de l'Environnement de la Corse et GIS Posidonie Centre de Corse, GIS Posidonie publ. 1-133.
- Pergent-Martini, C., 1992. *Contribution à l'étude des stocks et des flux d'éléments dans l'écosystème à Posidonia oceanica. 1 - Etude expérimentale sur la croissance. 2 - Mémorisation des teneurs en métaux traces.* Mémoire DESS Univ. Corse 1-64.
- Pergent-Martini C., 1994. *Impact d'un rejet d'eaux usées urbaines sur l'herbier à Posidonia oceanica, avant et après la mise en service d'une station d'épuration.* Thèse Doct. Univ. Corse, 1- 208.
- Pergent-Martini C., Pergent G., 2000. Marine phanerogams as a tool in the evaluation of marine trace-metal contamination : an example from the Mediterranean. *Int. J. Environ. Pollut.* 13, 126-147.
- Pergent-Martini C., Centene L., Fernandez C., Pergent G., 1992. Etude du site entre Piantarella et Cala di Greco (Corse du Sud) en vue de la mise en place d'un câble sous-marin. Contrat CODIL/GIS Posidonie, GIS Posidonie Edit. 1-41.
- Pergent-Martini C., Fernandez C., Pasqualini V., Pergent G., 1993. Etude de faisabilité d'un mouillage organisé dans le port-abri de Girolata. Approche environnementale. Contrat BCEOM/GIS Posidonie Edit. 1-73.
- Pergent-Martini C., Rico-Raimondino V., Pergent G., 1994. Primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean basin. *Mar. Biol.* 120, 9-15.
- Pergent-Martini C., Leoni V., Pasqualini V., Ardizzone G.D., Balestri E., Bedini R., Belluscio A., Belsher T., Borg J., Boudouresque C.F., Boumaza S., Bouquegneau J.M., Buia M.C., Calvo S., Cebrian J., Charbonnel E., Cinelli F., Cossu A., Di Maida G., Dural B., Francour P., Gobert S., Lepoint G., Meinesz A., Molenaar H., Mansour H.M., Panayotidis P., Peirano A., Pergent G., Piazza L., Pirrotta M., Relini G., Romero J., Sanchez-Lizaso J.L., Semroud R., Shembri P., Shili A., Tomasello A., Velimirov B., 2005. Descriptors of *Posidonia oceanica* meadows : Use and application. *Ecol. Indic.* 213-230.

- Pessani D., Caltagirone A., Poncini F., Vetere M., 1987. Confronto tra due praterie di *Posidonia oceanica* della Riviera ligure di Levante et di Ponente. 1. Descrizione e parametri fenologici. *Posidonia Newsletter* 1, 5-20.
- Philippart C.J.M., 1995. Effects of shading on growth, biomass and population maintenance of the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. in the Dutch Wadden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 188, 199-213.
- Pilkey O., Duncan H., William H., John K., Fred K., Scott T. 1989. The sedimentology of three Tunisian lagoons. *Mar. Geol.* 88, 285-301.
- Pirc H., 1984. Seasonal aspects of photosynthesis in *Posidonia oceanica*: influence of depth, temperature and light intensity. *Aquat. Bot.* 26, 203-212.
- Plante-Cuny M.H., Libes M., 1984. Revue critique des différentes approches méthodologiques de l'estimation de la production primaire des herbiers à *Posidonia oceanica*. In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 235-243.
- Platini F., 2000. La protection des habitats aux herbiers en Méditerranée. Rapp. PNUE, PAM, CAR/ASP Edit. PNUE publ. 1-65.
- PNUE, 1990. Livre rouge "Gérard Vuignier" des végétaux, peuplement et paysages marins menacés de Méditerranée. UNEP/IUCN/ GIS Posidonie. UNEP, MAP Technical Reports 43, 1-250.
- PNUE, 2001. Projet de lignes directrices pour les études d'impact sur les herbiers marins. PNUE/CARASP – Tunis 1-45.
- Polte P., Schanz A., Asmus H., 2005. Effects of current exposure on habitat preference of mobile 0-group epibenthos for intertidal seagrass beds (*Zostera noltii*) in the northern Wadden Sea. *Estuar. Coast. Shelf S.* 62, 627-635.
- Porcher M., 1984. Impact des mouillages forains sur les herbiers à *Posidonia oceanica*. In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 145-148.
- Powell G.V.N., Kenworthy W.J., Fourqurean J.W., 1989. Experimental evidence for nutrient limitation of seagrass growth in a tropical estuary with restricted circulation. *Bull. Mar. Sci.* 44, 324-340.
- Prange J.A., Dennison W.C., 2000. Physiological Responses of Five Seagrass Species to Trace Metals. *Mar. Pollut. Bull.* 41, 327-336.
- Preen A., Marsh H., 1995. Response of dugongs to large-scale loss of seagrass from Hervey Bay, Queensland, Australia. *Wildlife Res.* 22, 507-519.



- Procaccini G., Mazzella L. 1996. Genetic variability and reproduction in two Mediterranean seagrasses. *In* : Seagrass biology : proceedings of an international workshop, Kuo, J., Philipps, R.C., Walker, D.I., Kirkman, H., Edit. Univ. Western Australia publ. 85-92.
- Procaccini G., Buia M.C., Gambi M.C., Perez M., Pergent G., Pergent-Martini C., Romero J., 2003. The seagrasses of the western Mediterranean. *In* : World Atlas of Seagrasses. Green E.P., Short F.T. Edit. Univ. California Press 48-58.
- Ralph P.J., 2000. Herbicide toxicity of *Halophila ovalis* assessed by chlorophyll a fluorescence. *Aquat. Bot.* 66, 141–152.
- Ramade F., 1990a. La conservation des écosystèmes littoraux méditerranéens. *B. Soc. Zool. Fr.* 114, 121-136.
- Ramade F., 1990b. Conservation des Ecosystèmes méditerranéens – Enjeux et Perspectives. Les Fascicules du Plan Bleu, PNUE/PAM 3, 1-144.
- Ramade F., 1993. Discours d’ouverture. *In* : Rencontres scientifiques de la Côte Bleue « Qualité du milieu marin – Indicateurs biologiques et physico-chimiques », Boudouresque C.F., Avon M., Pergent-Martini C. Edit. GIS Posidonie publ. 3, 19-30.
- Ramage D.L., Schiel D.R., 1998. Reproduction in the seagrass *Zostera novazelandica* on intertidal platforms in southern New Zealand. *Mar. Biol.* 130, 479-489.
- Ramírez-García P., Terrados J., Ramos F., Lot A., Ocaña D., Duarte C.M., 2002. Distribution and nutrient limitation of surfgrass, *Phyllospadix scouleri* and *Phyllospadix torreyi*, along the Pacific Coast of Baja California (México). *Aquat. Bot.* 74, 121-131.
- Rico V., Pergent G., 1990. Evaluation de la production primaire de l'herbier à *Posidonia oceanica* de la baie de Porto Conte (Sardaigne) par la méthode lépidochronologique. Programme MEDSPA, Contrat GIS Posidonie & Marconsult, GIS Posidonie Edit. 1-136.
- Rico-Raimondino V., 1995. *Contribution à l'étude des stocks et flux d'éléments dans les herbiers à Posidonia oceanica*. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille II, 1-248.
- Romero J., 1986. Note sur une méthode d'évaluation de la densité des faisceaux dans les herbiers de Posidonies. *Rapp. P.V. Réun. Commiss. Int. Explor. Sci. Médit.* 30, 266.
- Romero J., 1989a. Seasonal pattern of *Posidonia oceanica* production : growth, age and renewal of leaves. *In* : International Workshop on Posidonia Beds. Boudouresque C.F., Meinesz A., Fresi E., Gravez V. Edit. GIS Posidonie publ. 2, 63-67.
- Romero J., 1989b. Primary production of *Posidonia oceanica* beds in the Medas Islands (Girona, NE Spain). *In* : International Workshop on Posidonia Beds, Boudouresque C.F., Meinesz A., Fresi E., Gravez V. Edit., GIS Posidonie publ. 2, 85-91.

- Romero J., Pergent G., Pergent-Martini C., Mateo M.A., Regnier C., 1992. The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow : litter features, decomposition rates and mineral stocks. *Mar. Ecol. P.S.Z.N.I.* 13, 73-83.
- Romero J., Perez M., Mateo M.A., Sala E., 1994. The belowground organs of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* as a biogeochemical sink. *Aquat. Bot.* 47, 13-19.
- Romero-Martinengo J., 1985. *Estudio ecologico de las Fanerogamas marinas de la costa Catalana : Produccion primaria de Posidonia oceanica (L.) Delile en las islas Medes.* Tesis Doct. Univ. Barcelon1-261.
- Ruiz J.M., 2000. *Repuesta de la fanerogama marina Posidonia oceanica (L.) Delile a perturbaciones antropicas.* Tesis Doct. Univ. Murcia 1-212.
- Ruiz J.M., Romero J., 2001. Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215, 107-120.
- Ruiz J.M., Romero J. 2003. Effects of disturbances caused by coastal constructions on spatial structure, growth dynamics and photosynthesis of the seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Pollut. Bull.* 46, 1523-1533.
- Ruiz J.M., Pérez M., Romero J., 2001. Effects of fish farm loadings on seagrass (*Posidonia oceanica*) distribution, growth and photosynthesis. *Mar. Pollut. Bull.* 42, 749-760.
- Sánchez Lizaso J.L., 1993. *Estudio de la pradera de Posidonia oceanica (L.) Delile de la Reserva Marina de Tabarca (Alicante) : Fenología y producción primaria.* Tesis Doct.Univ. Alicante 1-121.
- Scardi M., Fresi E., Ardizzone G.D., 1989. Cartographic representation of sea-grass beds : Application of a stochastic interpolation technique (Kriging). *In : International Workshop on Posidonia Beds.* Boudouresque C.F., Meinesz A., Fresi E., Gravez V. Edit. GIS Posidonie publ. 2, 19-27.
- Semroud R., Benkorteb N., Tamouza F.Z., 1990. Phénologie de *Posidonia oceanica* dans la région d'Alger (Algérie) : Données préliminaires sur la biométrie foliaire. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 32, 10.
- Short F.T., 1987. Effects of sediment nutrients on seagrasses: litterature review and mesocosm experiment. *Aquat. Bot.* 27, 41-57.
- Short F.T., Burdick D.M., 1996. Quantifying eelgrass habitat loss in relation to housing development and nitrogen loading in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries* 19, 730-739.
- Short F.T., Wyllie-Echeverria S., 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ. Conserv.* 23, 17-27.
- Short F.T., Neckles H.A., 1999. The effects of global climate change on seagrasses. *Aquat. Bot.* 63, 169-196.

- Short F.T., Dennison W.C., Capone D.G., 1990. Phosphorus limited growth of the tropical seagrass *Syringodium filiforme* in carbonate sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62, 169-174.
- Short F.T., Coles R.G., Pergent-Martini C., 2001. Global seagrass distribution. *In* : Global Seagrass Research Methods. Short, F.T., Coles, R.G. Edit. Elsevier Scientific publ. B.V. 5-30.
- Stapel J., Aarts T.L., Van Duynhoven B.H.M., De Groot J.D., Van den Hoogen P.H.W., Hemminga, M.A., 1996. Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 134, 195-206.
- Stoppelli N., Peirano A., 1996. Continuous flowering of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the bay of Monterosso al mare (SP) (North-Western Mediterranean Sea). *Boll. Mus. Lst. Biol. Univ. Genova* 60-61, 31-40.
- Taylor D.I., Nixon S.W., Granger S.L., Buckley B.A., McMahon J.P., Lin H.J., 1995. Responses of coastal lagoon plant communities to different forms of nutrient enrichment a mesocosm experiment. *Aquat. Bot.* 52, 19-34.
- Terrados J., Duarte C.M., 2000. Experimental evidence of reduced particle resuspension within a seagrass (*Posidonia oceanica* L.) meadow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 243, 45-53.
- Terrados J., Borum J., 2004. Why are seagrasses important ? - Goods and services provided by seagrass meadows. *In* : European seagrasses : an introduction to monitoring and management. J Borum, CM Duarte, D Krause-Jensen, TM Greve, Edit. 8-10.
- Terrados J., Agawin N.S.R., Duarte C.M., Fortes M.D., Kamp-Nielsen L., Borum J., 1999. Nutrient limitation of the tropical seagrass *Enhalus acoroides* (L.) Royle in Cape Bolinao, NW Philippines. *Aquat. Bot.* 65, 123-139.
- Thayer G.W., Fonseca M.S., Kenworthy J.W., 1997. Ecological Value of Seagrasses : A Brief Summary for the ASMFC Habitat Committee's SAV Subcommittee. *In* : Atlantic Coastal Submerged Aquatic Vegetation: A Review of its Ecological Role, Anthropogenic Impacts State Regulation, and Value to Atlantic Coastal Fish Stocks. C. Stephan, D. Bigford, T.E. Edit. 5-10.
- Thelin I., Bedhomme A.L., 1983. Etude d'un herbier superficiel à *Posidonia oceanica* dans la baie de Port-Cros (Var, France). Biomasse et production des feuilles. Contrat, Parc National de Port-Cros 1-24.
- Thelin I., Boudouresque C.F., 1983. Longévité des feuilles de *Posidonia oceanica* dans un herbier de la baie de Port-Cros (Var, France). *Rapp. P.V. Réunion. Commiss. Int. Explor. Sci. Médit.* 28, 115-116.

- Theelin I., Giorgi J., 1984. Production de feuilles dans un herbier superficiel à *Posidonia oceanica*, évaluée par une méthode dérivée de la méthode de Zieman. In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 271-276.
- Theelin I., Boudouresque C.F., 1985. *Posidonia oceanica* flowering and fruiting recent data from an international inquiry. *Posidonia Newsletter* 1, 5-14.
- Touchette B.W., Burkholder J.M., 2000a. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 169-205.
- Touchette B.W., Burkholder J.M., 2000b. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 133-167.
- Touchette B.W., Burkholder J.M., Glasgow, H.B., 2003. Variations in elgrass (*Zostera marina* L.) morphology and internal nutrient composition as influenced by increased temperature and water column nitrate. *Estuaries* 26, 142-155.
- Udy J.W., Dennison W.C., 1997a Growth and physiological responses of three seagrass species to elevated sediment nutrients in Moreton Bay, Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 217, 253-277.
- Udy J.W., Dennison W.C., 1997b. Physiological responses of seagrasses used to identify anthropogenic nutrient inputs. *Mar. Freshwater Res.* 48, 605-614.
- Udy J.W., Dennison W.C., Long W.J.L., McKenzie L.J., 1999. Responses of seagrasses to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 185, 257-271.
- Valentine J.F., Heck K.L.Jr., 2001. The role of leaf nitrogen content in determining turtlegrass (*Thalassia testudinum*) grazing by a generalized herbivore in the northeastern Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 258, 65-86.
- Valiela I., Bowen J.L., 2002. Nitrogen sources to watersheds and estuaries: role of land cover mosaics and losses within watersheds. *Environ. Pollut.* 118, 239-248.
- Vela, A., Djellouli, A., Langar, H., Pasqualini, V., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Mrabet, R., Djabou, H., 2005. Use of SPOT 5 and IKONOS satellites for mapping biocenoses in a Tunisian Lagoon. In : Proceedings of the seventh International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, MEDCOAST 05, E. Ozhan Edit., MEDCOAST Secretariat, Middle East Technical Univ. Publ. 1383-1391
- Velimirov B., 1984. Grazing of *Sarpa salpa* L. on *Posidonia oceanica* and utilization of soluble compounds. In : International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds. Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Olivier J. Edit., GIS Posidonie publ. 1, 381-387.
- 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 Doct. Univ. Aix-marseille II 1-389.

- Verlaque M., Nedelec H., 1983. Note préliminaire sur les relations biotiques *Paracentrotus lividus* (LMK.) et herbiers de Posidonies. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 28, 15-16.
- Vermaat J.E., Verhagen F.C.A., Lindenburg D., 2000. Contrasting responses in two populations of *Zostera noltii* Hornem. to experimental photoperiod manipulation at two salinities. *Aquat. Bot.* 67, 179-189.
- Villedieu S., 1996. *Contribution à l'élaboration d'un plan de gestion par l'étude de l'impact anthropique au niveau des herbiers à Posidonia oceanica. Projet de parc marin international des Bouches de Bonifacio.* Mémoire DESS, Univ. Corse 1-51
- Vizzini S., Sarà G., Michener R.H., Mazzola A., 2002. The role and contribution of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumers as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Acta Oecol.* 23, 277-285.
- Walker D. I., 1985. Correlations between salinity and growth of the seagrass *Amphibolis antarctica* (Labill.) Sonder & Aschers., in Shark Bay, Western Australia, using a new method for measuring production rate. *Aquat. Bot.* 23, 13-26.
- Walker D.I., McComb A.J., 1990. Salinity response of the seagrass *Amphibolis antarctica* (Labill.) Sonder et Aschers. : an experimental validation of field results. *Aquat. Bot.* 36, 359-366.
- Walker D.I., Lukatelich R.J., Bastyan G., McComb A. J., 1989. Effect of boat moorings on seagrass beds near Perth, Western Australia. *Aquat. Bot.* 36, 69-77.
- Walker D.I., Campey M.L. Kendrick G.A., 2004. Nutrient dynamics in two seagrass species, *Posidonia coriacea* and *Zostera tasmanica*, on Success Bank, Western Australia. *Estuar. Coast. Shelf S.* 60, 251-260.
- Wang L.W., Showalter A.M., Ungar I.A., 2005. Effects of intraspecific competition on growth and photosynthesis of *Atriplex prostrata*. *Aquat. Bot.* 83, 187-192.
- Waycott M., Longstaff B.J., Mellors J., 2005. Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region : A review and future research directions. *Mar. Poll. Bull.* 51, 343-350.
- Wittmann K.J., 1984. Temporal and morphological variations of growth in natural stand of *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Mar. Ecol. P.S.Z.N. I.* 5, 301-316.
- Wittmann K.J, Ott J.A., 1982. Effects of cropping on growth in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Mar. Ecol. P.S.Z.N.I.* 3, 151-159.
- Wittman K., Mazella L., Fresi E., 1981. Age specific patterns of leaf growth : their determination and importance for epiphytic colonization in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 27, 189-191.
- Worcester S.E., 1995. Effects of eelgrass beds on advection and turbulent mixing in low current and low shoot density environments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 126, 223-232.

- Zaouali J., 1982. Bionomie benthique de la « mer des Bibans » : zone central et bassin oriental. *Oceanol. Acta, Proceedings International Symposium on coastal Lagoons, SCOR/IABO/UNESCO* 457-461.
- Zhu J.-K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.* 6, 66-71.
- Zibrowius H., 1978. Observations biologiques au large du Lavandou (côte Méditerranéenne de France) à l'aide du sous-marin Griffon de la Marine Nationale *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros* 4, 171-176.
- Zieman J.C., 1975. Seasonal variation of turtle grass, *Thalassia testudinum* König, with reference to temperature and salinity effects. *Aquat. Bot.* 1, 107-123.
- Zimmerman R.C, Smith R.D., Alberte R.S., 1987. Is growth of eelgrass nitrogen limited ? A numerical simulation of the effects of light and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41, 167-176.
- Zupo V., Buia M. C., Mazzella L., 1997. A Production model for *Posidonia oceanica* based on temperature. *Estuar. Coast. Shelf S.* 44, 483-492.
- Zupo V., Mazzella L., Buia M.C., Gambi M.C., Lorenti M., Scipione M.B., Cancemi G., 2006. A small-scale analysis of the spatial structure of a *Posidonia oceanica* meadow of the Island of Ischia (Gulf of Naples, Italy) : Relationship with the seafloor morphology. *Aquat. Bot.* 84, 101-109.