

## Variations à différentes échelles spatiales de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile ; effets sur les paramètres physico-chimiques du sédiment

### Variations at different spatial scales of *Posidonia oceanica* (L.) Delilebeds; effects on the physico-chemical parameters of the sediment

S. Gobert <sup>a,\*</sup>, M. Kyramarios <sup>a</sup>, G. Lepoint <sup>a</sup>, C. Pergent-Martini <sup>b</sup>, J.-M. Bouqueneau <sup>a</sup>

<sup>a</sup> MARE Center, Océanologie, Université de Liège, Sart-Tilman, B6, 4000 Liège, Belgique

<sup>b</sup> Ecosystèmes littoraux, Faculté des Sciences et Techniques, BP F-20250 Corte, France

Reçu le 24 octobre 2001 ; révisé le 20 juin 2002 ; accepté le 18 octobre 2002

#### Résumé

Les paramètres biométriques (densité en pousses, longueur et largeur des feuilles, biomasses épiphyte et foliaire, surface foliaire) de l'herbier à *Posidonia oceanica* présentent une variabilité spatiale significative à mésoéchelle (100 m<sup>2</sup>). Tous les paramètres étudiés, sauf le nombre de feuilles, diminuent en fonction de la profondeur. Les variations horizontales (distributions centrifuge et centripète) sont maximales dans les zones moins profondes. L'analyse de la microstructures (m<sup>2</sup>) de l'herbier n'a pas permis de mettre en relation les variations spatiales des paramètres biométriques avec les facteurs environnementaux du sédiment (pH, teneurs en eau et en matière organique, potentiel oxydo-réduction, teneur en nutriments). L'hétérogénéité de l'herbier de la baie de La Revellata résulte certainement de la dynamique interne de croissance des pousses et des rhizomes. En revanche, la présence de l'herbier modifie les conditions physico-chimiques du sédiment. En effet, les taches de sable présentent des conditions physico-chimiques différentes : teneurs en matière organique plus faible, granulométrie différente, teneurs en nutriments de l'eau interstitielle beaucoup plus élevées, pH et potentiel d'oxydo-réduction plus élevés.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

#### Abstract

The biometric parameters (shoot density, length and width of leaves, leaf and epiphyte biomasses, leaf surface) of the *P. oceanica* meadow present a significant spatial variability at the mesoscale level (100m<sup>2</sup>). All the parameters studied, excepting the number of leaves, decrease according to the depth. The horizontal spatial variations (centrifuge and centripetal distributions) reach a maximum in the shallower areas. The analysis of the microstructures (m<sup>2</sup>) of the meadow has not allowed a relationship to be established between the spatial variations of the biometric parameters and the environmental factors in the sediment (pH, water and organic matter content, red-ox potential, nutrient content). The heterogeneity of the meadow in the Revellata Bay quite probably results from the internal shoot and rhizome growth dynamics. On the other hand, it appears that the presence of the prairie modifies the physical-chemical characteristics of the sediment. In fact, the sandy patches present different physical-chemical characteristics: lower organic matter, different granulometric and much higher interstitial water nutrient levels, as well as a higher pH and oxydo-reduction potential.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. All rights reserved.

**Mots clés :** *Posidonia oceanica* ; Distribution spatiale ; Biomasse ; Sédiment ; Phanérogame ; Méditerranée

**Keywords:** *Posidonia oceanica*; Spatial distribution; Biomass; Sediment; Seagrass; Mediterranean Sea

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [Sylvie.Gobert@ulg.ac.be](mailto:Sylvie.Gobert@ulg.ac.be) (S. Gobert).

## 1. Introduction

Les phanérogames marines constituent des vastes herbiers dont la structure spatiale est souvent très complexe. Leur distribution spatiale irrégulière s'explique par différents phénomènes. Au cours du développement d'un herbier, les plants se multiplient soit par reproduction sexuée, soit par propagation végétative (bouturage ou multiplication). Ces deux modes de multiplication seraient à l'origine de la distribution naturelle en taches, par exemple pour *Cymodocea nodosa*, (Duarte et Sand-Jensen, 1990). En effet, à partir d'un faisceau originel, la croissance des rhizomes est centrifuge. La ramification des rhizomes par rapport à l'axe principal conduit à une localisation accrue des jeunes faisceaux en périphérie. Les vieux faisceaux sont au centre, au niveau de la partie du rhizome plus âgée et mourante. La densité des faisceaux augmente donc du centre vers la périphérie (Hemminga et Duarte, 2000).

Le paysage en taches (*leopard skin* selon den Hartog, 1971) pourrait également être le reflet de l'amplitude et de la fréquence des perturbations subies par l'herbier : courants (Fonseca et Kenworthy, 1987), pression de broutage (Kirkman, 1981), activité humaine (Fonseca et Bell, 1998). Sans perturbation, l'herbier colonise tout le substrat de manière uniforme. En revanche, les perturbations naturelles ou non altèrent les pousses et provoquent des zones de mise à nu du sédiment (taches de sable).

La distribution spatiale des prairies à *P. oceanica* montre de très grandes variations, y compris à petite échelle, celle du mètre carré (Panayotidis et al., 1981). De nombreux facteurs modulent cette hétérogénéité spatiale. Leur interdépendance et leur multiplicité rendent complexe l'étude de la dynamique de l'herbier. Or, la compréhension des phénomènes qui contribuent à l'évolution de ces prairies est cruciale dans les problèmes de gestion des côtes méditerranéennes.

La disponibilité en nutriments peut conditionner la distribution de *P. oceanica* par ses effets sur la teneur des tissus, sur la production et donc sur la biomasse des feuilles (Pergent-Martini et al., 1995 ; Alcoverro et al., 1995 ; Alcoverro et al., 1997). La distribution en taches peut également être le reflet du type de substrat. Au niveau d'un substrat mixte (sable-rocher), la densité de l'herbier est plus élevée sur les zones sableuses et diminue vers les zones rocheuses (Augier et Cristiani, 1984).

Mais généralement, la mise en relation entre la structure des herbiers (densité, nombre et longueur de feuille, biomasse des faisceaux, biomasse des épiphytes, etc.) et les paramètres environnementaux est obtenue par comparaison d'herbiers géographiquement séparés (Alcoverro et al., 1995) ou le long de transect par rapport à une source de perturbation (rivière ; installation aquacole) (Delgado et al., 1999 ; De Falco et al., 2000).

Dans ce travail, nous avons établi la distribution et l'amplitude des variations spatiales des différents paramètres biométriques (densité, longueur, largeur et nombre de feuilles d'une pousse, biomasses foliaire et épiphyte, surface et in-

dice foliaires) dans un herbier à *P. oceanica* à différentes échelles spatiales [(mésoéchelle (400 m<sup>2</sup>), microstructure (10 m<sup>2</sup>)]. Nous avons mis en relation la microstructure de ces différents paramètres avec les facteurs environnementaux locaux (granulométrie, nutriments, pH et potentiel oxydo-réducteur, teneur en matière organique du sédiment), afin de déterminer les relations et l'impact des différents paramètres et facteurs les un par rapport aux autres.

## 2. Méthodes

### 2.1. Site

Les prélèvements ont été réalisés dans la Baie de La Revellata (Calvi-Corse) aux abords de la station de recherche sous-marine STARESO (Fig. 1). Les variations saisonnières de la biométrie de cet herbier à *P. oceanica* sont étudiées depuis 1976 (Bay, 1984 ; Gobert et al., 1995). L'herbier s'étend sur 60 % de la surface de la baie et colonise le substrat sableux jusqu'à 38 m de profondeur (Bay, 1984). À 10 m, l'herbier est dense (Soullard et al., 1994) selon la classification de Giraud (1979).

### 2.2. Quadrillage

#### 2.2.1. Étude à mésoéchelle

En mai 1993, 86 stations ont été échantillonnées sur une superficie de 4 hectares (100 m × 400 m). Onze radiales partant de la côte et allant vers le large ont été tracées. Sur chacune d'entre elle, huit stations ont été distribuées au hasard sur les nœuds d'une grille de maille de 10 m sur 10 m (Fig. 2). Chaque station a été positionnée de manière précise par un système de laser (Vinaire) et repérée en mer avec une bouée larguée à partir d'une embarcation.

En chaque station, 10 faisceaux de *P. oceanica* ont été prélevés pour les traitements ultérieurs (biométrie) et 5 comptages de densité (nombre de faisceau m<sup>-2</sup>) ont été réalisés in situ. Pour la mesure de la densité, les faisceaux ont été dénombrés en lançant, à l'aveuglette, un socle circulaire de 30 cm de diamètre (Soullard et al., 1994).

#### 2.2.2. Étude de la microstructure

En juin 1996 et 1997, à 10 m de profondeur, deux quadrillages ont été réalisés, sur des surfaces de 100 et de 9 m<sup>2</sup> respectivement. Ces deux grilles supplémentaires, de maille de 10 × 10 m et 3 × 3 m ont été tracées indépendamment les unes des autres. La grille de 9 m<sup>2</sup> était incluse dans la surface de 100 m<sup>2</sup>, elle-même, incluse dans la surface de 400 m<sup>2</sup> (Fig. 2). Ces deux quadrillages supplémentaires ont été effectués afin de réaliser des mesures biométriques de l'herbier et des mesures des paramètres physico-chimiques. En plus, des comptages et des prélèvements de faisceaux de *P. oceanica* (5 par station), des carottes de sédiment et de l'eau interstitielle ont été prélevées. Des mesures de pH et du potentiel d'oxydo-réduction ont été effectuées. Chaque station a été repérée in situ grâce à un flotteur. En 1996, 50 stations ont été

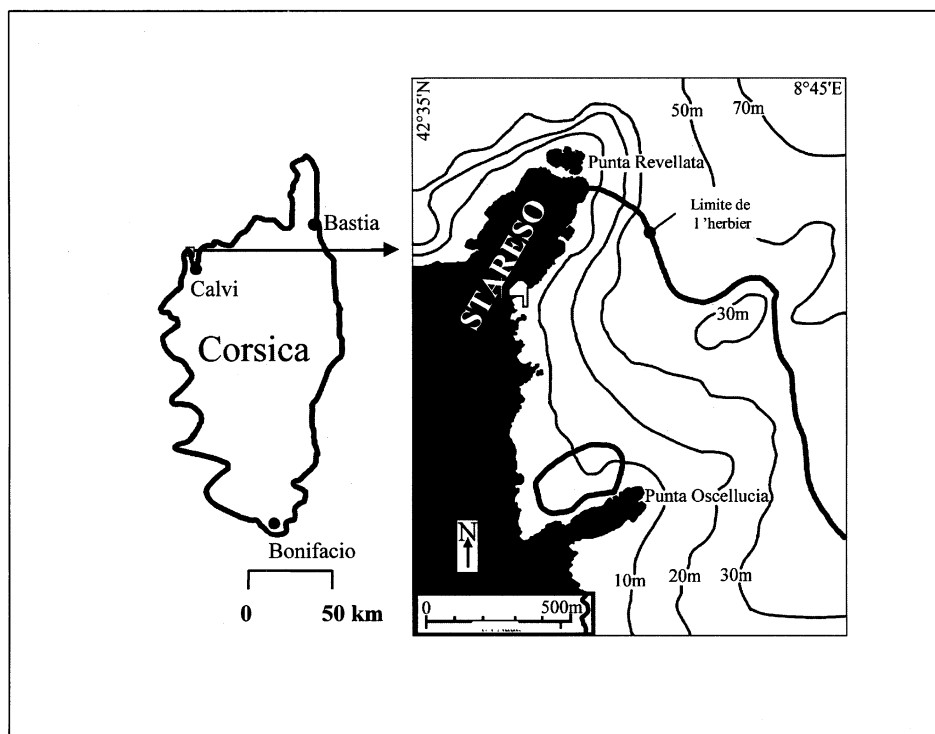


Fig. 1. Position de station océanographique STARESO sur la côte occidentale de la Corse.

Fig. 1. Position of the oceanographic station STARESO on the western coast of Corsica.

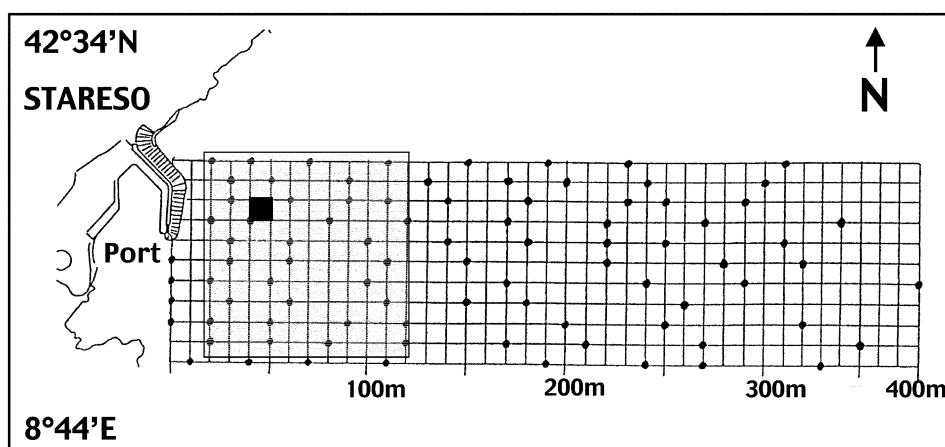


Fig. 2. Schéma des différents quadrillages réalisés en 1993, en 1996 et en 1997. La position des stations de prélèvement pour le quadrillage de 1993 est indiquée par des points. Les surfaces des quadrillages de 1996 et 1997 sont respectivement dessinées en gris et en noir.

Fig. 2. Diagram of the grids done in 1993, 1996 and 1997. The position of the sampling stations for the 1993 grid is indicated by dots. The areas of the 1996 and 1997 grids are respectively drawn in grey and black.

marquées dans la surface de 100 m<sup>2</sup>. En 1997, 16 stations ont été repérées. Ces quadrillages ont été réalisés dans la zone peu profonde de l'herbier car c'est dans cette zone que la variation spatiale est la plus grande.

Pour effectuer des comparaisons, des prélèvements supplémentaires de sédiment ont été réalisés dans une tache de sable ( $\pm 100$  m<sup>2</sup>) adjacente aux sites de quadrillage.

### 2.3. Prélèvement

Les pousses de *P. oceanica* ont été récoltées en plongée dans un rayon de 15 cm autour du point de repérage de

chaque station étudiée. Les échantillons ont été directement congelés en vue des mesures ultérieures.

Le sédiment a été prélevé à l'aide de carotte (tube en PVC,  $\varnothing$  : 4 cm, longueur : 20 cm) et directement congelé après les mesures du pH et du potentiel d'oxydo-réduction. Les mesures de pH et de potentiel d'oxydo-réduction ont été réalisées à -10 cm dans le sédiment.

L'eau interstitielle du sédiment a été prélevée à l'aide de seringue (50 ml) à 10 cm de profondeur et filtrée (GF/C) avant les mesures des concentrations en phosphates, (nitrites + nitrates) et ammonium.

## 2.4. Mesures

En laboratoire, après décongélation, les faisceaux ont été grattés (Dauby et Poulícek, 1995) et disséqués puis mesurés selon la technique de Giraud (1979) (nombre moyen de feuilles par faisceau, longueur et largeur moyennes des feuilles, longueur maximale des feuilles d'un faisceau). La longueur maximale correspond à la valeur la plus élevée de longueur de feuille pour l'ensemble des faisceaux prélevés à une station donnée. Les traces d'altération sur les feuilles (trace de broutage, feuilles abîmées) ont été notées. À partir de ces données et des comptages de densité, les différents paramètres biométriques ont été calculés : surface foliaire ( $\text{cm}^2$  feuille par pousse) et l'indice foliaire ( $\text{m}^2$  feuille par mètre carré de substrat), le coefficient A (% de feuille portant des altérations). Ensuite, les feuilles et les épiphytes ont été lyophilisés et pesés (biomasses).

L'analyse granulométrique du sédiment a été réalisée sur un échantillon de 10 cm de haut, la teneur en matière organique a été évaluée par calcination. Les résultats sont exprimés en % du poids sec de sédiment.

Les mesures du potentiel d'oxydo-réduction ont été réalisées à la sortie de l'eau à l'aide d'une électrode de platine enfoncée dans le sédiment au niveau d'une ouverture réalisée à 10 cm de profondeur dans le PVC de la carotte.

Le pH a été mesuré à la sortie de l'eau, introduisant une électrode (Ross<sup>®</sup>) dans le sédiment au niveau d'une ouverture réalisée à 10 cm de profondeur du sédiment dans le PVC de la carotte. Les dosages de (nitrites + nitrates) et d'ammonium de l'eau interstitielle ont été réalisés sur une chaîne automatique d'analyse selon les procédures décrites par Hansen et Grasshoff (1983) pour les (nitrites + nitrates) et selon la méthode modifiée de Folkard (1978) pour l'ammonium. Les techniques ont été adaptées aux dosages en milieu oligotrophe. Les limites de détection sont de 0,1 et 0,02  $\mu\text{m}$  pour l'ammonium et les (nitrites + nitrates) respectivement.

Les phosphates (phosphates inorganiques dissous) ont été dosés par spectrophotométrie par la méthode de Koroleff (1983). La limite de détection est de 0,05  $\mu\text{m}$ .

Les données sont présentées sous forme de moyenne  $\pm$  écart-type. Les calculs statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel Statistica<sup>®</sup> (5.1). Les tests statistiques ont été réalisés en fonction de la normalité ou non (Kolmogorov-Smirnov) de la distribution des échantillons. Les coefficients de corrélations linéaires ( $r$ ) entre 2 variables ont été calculés selon B. Pearson (paramétriques) ou Spearman (non-paramétriques). Les résultats ont été jugés significatifs pour des valeurs de  $p \leq 0,05$ . Pour la présentation de la distribution spatiale des données, nous avons utilisé le logiciel Surfer<sup>®</sup> (6.01). À partir des données mesurées sur le terrain, ce logiciel calcule les valeurs présumées de ces données et à partir de celles-ci, trace des cartes de distribution. Cette technique a déjà été utilisée en écologie marine et au niveau benthique pour l'herbier à *P. oceanica* (Scardi et al., 1989 ; Pergent, 1990).

## 3. Résultats

### 3.1. Étude à mésoéchelle

Sur la surface de 4 ha étudiée en 1994, tous les paramètres de l'herbier (densité, poids feuilles. pousse<sup>-1</sup>, poids épiphytes. Pousse<sup>-1</sup>, longueur maximale des feuilles, le coefficient A, la surface et l'indice foliaires) sauf le nombre de feuilles par faisceau, diminuent de manière significative ( $p \leq 0,05$ ) en fonction de la profondeur (Fig. 3). Cette zonation apparaît également clairement sur la Fig. 4. Mais dans la zone superficielle de l'herbier, les variations des paramètres biométriques sont plus grandes.

Le regroupement des données biométriques en tranches bathymétriques 8–12 m ; 13–17 m ; 18–22 m ; 23–27 m ; 28–32 m et 33–37 m montre qu'une grande variabilité horizontale des paramètres existe également. L'amplitude des variations horizontales de tous les paramètres de l'herbier (Tableau 1) est maximale dans la zone superficielle sauf pour le nombre de feuilles par faisceau où l'écart entre le minimum et le maximum est le plus grand dans la zone située entre 13 et 19 m. L'herbier montre une distribution en tache avec, d'une part des zones de plus fortes densité et biomasse au centre des taches (distribution centripète) et d'autre part, des zones de plus faibles densité et biomasse (distribution centrifuge) (Fig. 4) au centre d'autres taches.

La biomasse des pousses ( $g_{PS}$  pousse<sup>-1</sup>) est d'autant plus élevée que la longueur maximale des feuilles par pousse est grande. Cette relation est conservée quelque soit la tranche bathymétrique envisagée ( $p \leq 0,05$  ;  $0,59 \leq r \leq 0,92$ ).

### 3.2. Étude de la microstructure

Entre 1996 et 1997, la zone superficielle (8–12 m de profondeur) a été étudiée de manière plus précise. Les paramètres biométriques ont été analysés ainsi qu'une série de facteurs physico-chimiques. Les valeurs moyennes des paramètres biométriques de l'herbier enregistrées en juin 1996 et 1997 (Tableau 2) correspondent aux données recueillies en 1993 entre 8 et 12 m. Des variations inter-annuelles apparaissent : la densité et la biomasse des faisceaux sont significativement plus faibles en 1997. Ces variations inter-annuelles ne seront pas discutées ici, seule la variation spatiale à petite échelle (microstructure) sera envisagée.

Au niveau du sédiment de l'herbier (Tableau 2), la fraction granulométrique dominante est celle qui contient les grains compris entre 0,25 et 0,50 mm (Fig. 5). Le sédiment qui compose la matrice contient également, en quantité non négligeable (plus de 10 %) des grains dont le diamètre est supérieur à 2 mm. La teneur en eau ( $39 \pm 4$  %) et le pH ( $7,46 \pm 0,07$ ) sont peu variables. La matière organique représente en moyenne 9 % du poids sec du sédiment et est constituée de rhizomes, de racines de *P. oceanica*, de matériel fin non identifiable (observation personnelle) et de micro-organismes (Delille et al., 1996). Par comparaison aux données de la littérature, les propriétés physico-chimiques des sédiments de la baie de La Revellata correspondent à celles d'un herbier dense, piégeant beaucoup de matière

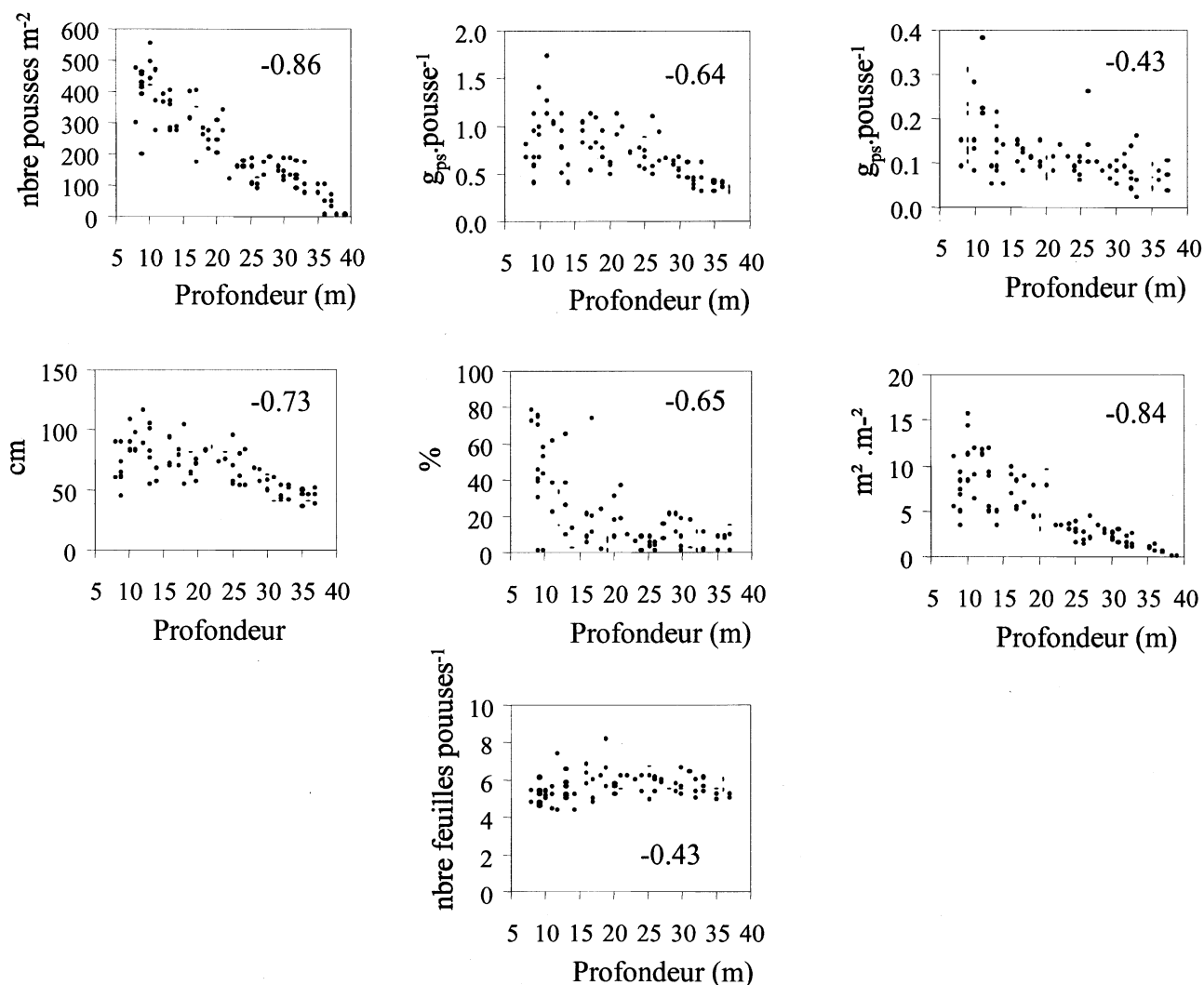


Fig. 3. Évolution des paramètres biométriques (densité, biomasses foliaire et épiphyte, longueur maximale, coefficient A, indice foliaire et nombre de feuilles par pousse) en fonction de la profondeur, données obtenues en 1993. Coefficient de corrélation  $r$ .

Fig.3. Evolution of the biometric parameters (density, leaf and epiphyte biomasses, maximum length, coefficient A, leaf area index and number of leaves per shoot) according to depth, data obtained in 1993. Correlation coefficient  $r$ .

organique mais dont le sédiment est modérément réduit (Alcoverro et al., 1995 ; Terrados et al., 1999). La teneur en eau, en matière organique du sédiment de l'herbier sont similaires à d'autres données recueillies dans d'autres prairies de Méditerranée (De Falco et al., 2000). Les autres données physico-chimiques, pH et potentiel d'oxydo-réduction, correspondent également à des mesures effectuées par d'autres auteurs (Fresi et al., 1981 ; Terrados et al., 1999).

Le sédiment prélevé dans la tache de sable adjacente ( $\pm 100 \text{ m}^2$ ) présente des caractéristiques significativement différentes (Tableau 2, Fig. 5). La granulométrie est significativement différente. Il a des teneurs en eau et en matière organique plus basses. Le pH, le potentiel redox et les teneurs en nutriments (essentiellement du  $\text{NH}_4^+$ ) sont plus élevés. Il faut noter que les petites taches de sable ( $\leq 30 \text{ cm}$  de diamètre) présentes au sein de l'herbier ont des caractéristiques, au niveau du sédiment, similaires à celles des zones colonisées par des pousses. Ces petites zones nues sont souvent parcourues

de rhizomes, elles ont été considérées comme des zones de l'herbier.

Dans la baie de La Revellata, les teneurs en nutriments de l'eau interstitielle de tous les sédiments sont très hétérogènes. L'ammonium est la forme prépondérante d'azote dans le sédiment. Les teneurs en nutriments de l'eau interstitielle sont faibles mais néanmoins du même ordre de grandeur que d'autres données recueillies dans d'autres sédiments d'herbiers avoisinants.

#### 4. Discussion

##### 4.1. Variations spatiales bathymétriques

La diminution des paramètres biométriques (biomasse des faisceaux, des épiphytes, densité en pousses, longueur maximale des feuilles et des paramètres qui en dérivent comme la

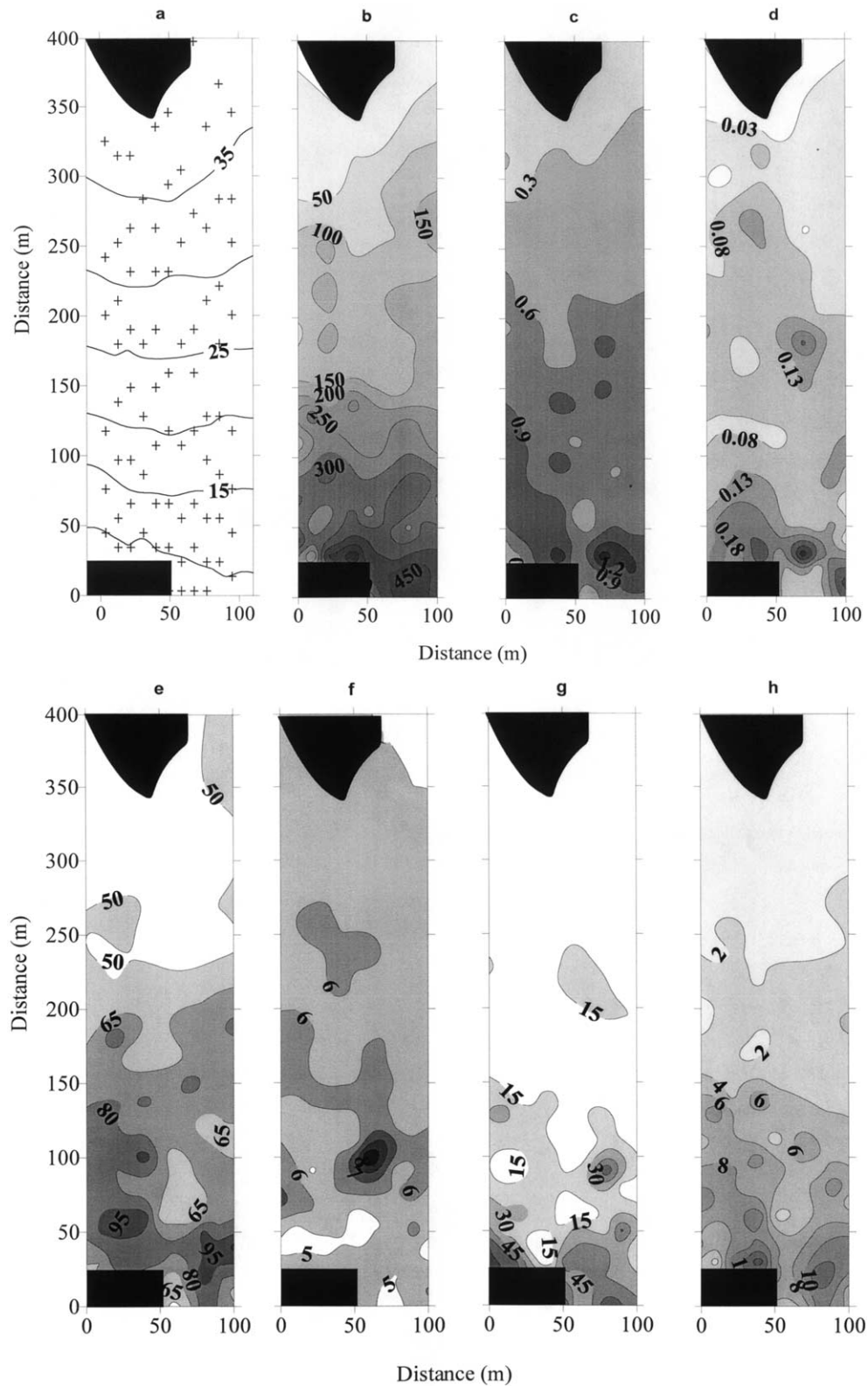


Fig. 4. Cartes de distribution des différents paramètres biométriques de l'herbier à *P. oceanica* sur une surface de 4 ha en face de STARESO ; a : bathymétrie et point de prélèvements, b : densité (nombre de faisceau  $m^{-2}$ ), c :  $g_{ps}$  feuille.faisceau $^{-1}$ , d :  $g_{ps}$  épiphytes.faisceau $^{-1}$ , e : longueur maximale (cm), f : nombre de feuille.faisceau $^{-1}$ , g : coefficient A (%) et h : indice foliaire ( $m^2/m^2$ ). Les surfaces noires correspondent à la bande rocheuse et au sable présent au-delà de la limite inférieure de l'herbier.

Fig. 4. Distribution maps for the different biometric parameters in the *P. oceanica* meadow over a 4 ha surface across from STARESO, a: bathymetry and sampling locations, b: density (number of shoots  $m^{-2}$ ), c:  $g_{dw}$  leaf.shoot $^{-1}$ , d:  $g_{dw}$  epiphytes.shoot $^{-1}$ , e: maximum length (cm), f: number of leaves.shoot $^{-1}$ , g: coefficient A (%) and h: leaf area index ( $m^2 m^{-2}$ ). Black surfaces correspond to the rocky and sandy zone.

Tableau 1

Évolution des paramètres biométriques de l'herbier à *P. oceanica* en face de STARESO en fonction des tranches bathymétriques 8–12 m ; 13–19 m ; 20–27 m et 28–33 m sur une surface de 4 ha. Densité (nombre de faisceau .m<sup>-2</sup>), poids des feuilles (g<sub>ps</sub> feuille faisceau<sup>-1</sup>), poids des épiphytes (g<sub>ps</sub> épiphyte faisceau<sup>-1</sup>), longueur maximale (cm), nombre de feuilles.faisceau<sup>-1</sup>, coefficient A (%) et indice foliaire (m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>), (minimum-maximum)

1993 (4 ha)	Tranches bathymétriques					
	8–12	13–17	18–22	23–27	28–32	33–37
densité	196–486	165–400	116–338	85–184	82–187	0–170
g <sub>ps</sub> feuille .faisceau <sup>-1</sup>	0,4–1,7	0,4–1,1	0,5–1,1	0,4–1,1	0,3–0,7	0,0–0,6
g <sub>ps</sub> épiphyte .faisceau <sup>-1</sup>	0,05–0,38	0,08–0,21	0,06–0,14	0,05–0,25	0,04–0,13	0,00–0,15
longueur maximale	44–115	54–105	55–103	51–95	39–68	0–53
nbre feuille faisceau <sup>-1</sup>	4,4–7,4	4,4–6,8	5,2–8,2	4,9–6,7	5,0–6,6	0,0–6,1
coefficient A	0–78	2–74	0–36	0–15	0–21	0–14
indice foliaire	3–16	3–12	3–9	1–4	1–3	0–1

Tableau 2

Densité (nombre de faisceau.m<sup>-2</sup>), poids des feuilles (g<sub>ps</sub> feuille .faisceau<sup>-1</sup>), poids des épiphytes (g<sub>ps</sub> épiphyte.faisceau<sup>-1</sup>), longueur maximale (cm), nombre de feuille.faisceau<sup>-1</sup>, coefficient A (%) et indice foliaire (m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>) de l'herbier à *P. oceanica* en face de STARESO et paramètres physico-chimiques : teneur en eau (%), teneur en matière organique (%), pH, potentiel redox (mV), concentration en phosphates, nitrites + nitrates et en ammonium (μM) du sédiment correspondant. Paramètres physico-chimiques des taches de sable (moyenne ± écart-type (effectif))

Paramètres	Herbier	Sable	
	1996 (100 m <sup>2</sup> )	1997 (9 m <sup>2</sup> )	1997
densité	332 ± 133 (50)	277 ± 173 (16)	0
g <sub>ps</sub> feuille.faisceau <sup>-1</sup>	1,62 ± 0,62 (50)	1,09 ± 0,79 (80)	–
g <sub>ps</sub> épiphyte.faisceau <sup>-1</sup>	0,17 ± 0,09 (50)	0,24 ± 0,18 (80)	–
longueur maximale	92	88	–
nombre feuille.faisceau <sup>-1</sup>	6,5 ± 1,1 (50)	6,4 ± 1,8 (80)	–
coefficient A	53 ± 31 (47)	48 ± 24 (80)	–
indice foliaire	10,3 ± 4,0 (50)	6,5 ± 1,8 (80)	–
H <sub>2</sub> O	–	39 ± 4 (22)	30 ± 5 (10)
matière organique	–	9 ± 4 (22)	4 ± 2 (10)
pH	–	7,46 ± 0,07 (15)	7,91 ± 0,10 (10)
potentiel redox	–	78 ± 41 (15)	106 ± 85 (10)
PO <sub>4</sub>	–	1,4 ± 0,7 (43)	2,5 ± 0,7 (20)
nitrites + nitrates	1,0 ± 1,06 (30)	0,2 ± 0,4 (45)	1,5 ± 1,4 (20)
ammonium	3,3 ± 2,7 (30)	3,7 ± 3,5 (45)	26,1 ± 12,0 (20)

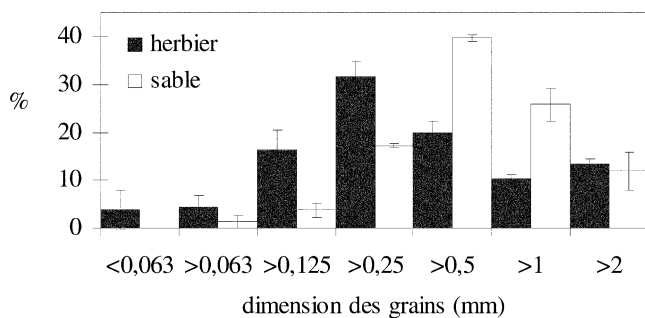


Fig. 5. Granulométrie (en pourcentage de chaque fraction par rapport au poids total de l'échantillon) du sédiment de l'herbier et du sédiment de la tache de sable.

Fig. 5. Granulometry (in percentage of each fraction according to the total weight of the sample) of the meadow sediment and the sediment from the sand patch.

surface foliaire) est à mettre en relation avec la lumière qui diminue en fonction de la profondeur (Pirc, 1985 ; 1986). Les pousses forment un herbier continu jusqu'à 38 m de profon-

deur. Les eaux particulièrement claires qui alimentent la baie permettent à l'herbier de se développer dans les zones profondes. Les variations bathymétriques enregistrées dans la baie de La Revellata correspondent aux variations notées dans d'autres herbiers. Elles ont été décrites et discutées par de nombreux auteurs, dans différentes régions de la Méditerranée (Augier et Cristiani, 1984 ; Pergent et al., 1994) y compris dans la baie de La Revellata (Bay, 1984 ; Gobert et al., 1995)

En face de STARESO, l'herbier colonise le sédiment meuble à partir de 8 m de profondeur. Entre la surface et cette zone, le substrat est rocheux et seules des algues y poussent.

#### 4.2. Variations spatiales horizontales

Les paramètres biométriques de l'herbier présentent une variation horizontale significative traduisant une hétérogénéité spatiale, ceci surtout dans les zones moins profondes (Tableau 1, Figs. 3 et 4). Or, à l'échelle considérée (du mètre à la dizaine de mètres), la température et la lumière peuvent

être considérés comme constantes. Les variations spatiales sont donc dues à d'autres facteurs. Cependant, aucune corrélation significative entre l'un des paramètres physico-chimiques (pH, potentiel d'oxydo-réduction) du sédiment et la densité en pousses, la longueur des feuilles ou la biomasse de l'herbier n'a pu être mise en évidence que la distribution soit centrifuge ou centripète. De même, aucune relation n'a pu être établie entre les variations de concentrations en N et en P dans l'eau interstitielle et les données biométriques de l'herbier. Dans d'autres herbiers, certains auteurs ont pu mettre en relation les concentrations en nutriments plus élevées du sédiment et les paramètres de la strate foliaire (Fourqurean et al., 1992 ; Pergent-Martini et al., 1995)

Cette apparente indépendance des pousses par rapport aux paramètres du sédiment pourrait être expliquée par les différences de dynamique temporelle des paramètres analysés. La biomasse de l'herbier, à un moment donné, est évidemment le résultat de la dynamique de la croissance des rhizomes, de la multiplication des pousses, de l'apparition des feuilles et de la croissance de celles-ci. En revanche, les mesures de pH, du potentiel d'oxydo-réduction et les teneurs en nutriments sont le résultat de l'activité de l'herbier mais sont influencées par d'autres paramètres comme l'activité bactérienne. Dans le sédiment des herbiers, le taux de renouvellement du  $\text{NH}_4^+$  est d'une dizaine d'heures et celui du phosphore d'une dizaine de jours (Moriarty et Boon, 1989). En revanche, au niveau des feuilles de posidonies, le temps de renouvellement de l'azote est de l'ordre de 15 mois (Lepoint et al., 2002).

Les rhizomes, par leur capacité de stockage de composés de réserve, permettent de supporter, durant une période plus ou moins longue, une croissance foliaire indépendante des facteurs environnementaux locaux (Marbà et al., 1996 ; Zupo et al., 1997). Les posidonies peuvent, par l'intermédiaire de leurs rhizomes, redistribuer les ressources « de manière équitable » (Alcoverro et al., 2000 ; Lepoint et al., 2002) et ceci sur plusieurs mètres (Libes, 1983) en un temps relativement court : de l'ordre du jour. Enfin, *P. oceanica* (L.) est une des espèces de phanérogames marines caractérisées par des rythmes de croissance lents et une durée de vie de ses organes longue par rapport aux autres espèces (Marbà et Duarte, 1998). Ceci confère à cette espèce des temps de réaction plus lents face aux changements extérieurs.

Enfin, en baie de La Revellata, la reproduction se fait essentiellement par clonage (Gobert et al., 2001), réduisant pratiquement à néant la possibilité de formation de patch suite à la germination. La reproduction sexuée, plus rare que le clonage, n'est probablement pas la cause principale de la distribution en taches que nous avons mise en évidence sur notre site.

Dans les zones moins profondes de l'herbier, l'hétérogénéité spatiale est plus grande. Elle pourrait être la conséquence des tempêtes dont les effets se font ressentir dans les zones supérieures de l'herbier. Les courants entraînent des particules et pourraient déchausser certaines zones. À 17 m de profondeur, des *ripple marks* de 30 cm de haut ont été

observés après le passage des fortes tempêtes de la fin de l'automne.

Par la relation significative, quelque soit la tranche bathymétrique, qui apparaît entre la biomasse foliaire et la longueur maximale, cette dernière peut être utilisée dans un herbier comme paramètre biométrique indicateur de la biomasse foliaire. Cette mesure peut être réalisée in situ sans que les pousses ne soient arrachées et disséquées. Ceci est particulièrement intéressant pour des études d'impact ou toute autre étude demandant un suivi continu de la biomasse des pousses. La possibilité d'effectuer des mesures qui permettent d'obtenir une estimation de la biomasse des feuilles est importante car *P. oceanica* fait partie des espèces protégées de la Méditerranée qui ne peuvent être prélevées qu'après obtention d'une autorisation spéciale.

Il ressort de cette étude que l'hétérogénéité spatiale à micro-échelle de l'herbier n'est pas imputable à la structure du sédiment. En revanche, la structure du sédiment est influencée par la présence de l'herbier. Les résultats montrent clairement que les taches non colonisées par l'herbier ont des caractéristiques très différentes du sédiment colonisé. Cette différence résulte probablement de l'activité biologique des posidonies (racines) mais également de celle des organismes associés (bactéries, bioturbation). De plus, l'herbier, par ses feuilles, modifie les courants et la balance sédimentaire (Gacia et al., 1999). Comparée à une zone nue, l'herbier contribue à retenir le sédiment et à diminuer la resuspension de celui-ci (Gacia et Duarte, 2001).

Nos résultats corroborent les données obtenues par Fresi et al. (1981) qui trouvent, dans l'herbier, un sédiment plus hétérogène et dont les valeurs du potentiel d'oxydo-réduction sont plus élevées.

Les taches de sable présentent des teneurs en nutriments beaucoup plus élevées qui sont probablement la conséquence d'une activité bactérienne différente (Dellile et al., 1996). Les bactéries qui sont dix fois plus nombreuses dans le sédiment de l'herbier et représentent 8 % de la matière organique du sédiment, augmentent le taux de renouvellement des nutriments (Danovaro et al., 1994) mais les consomment également. Sur les taches de sable, en l'absence de *P. oceanica*, les processus de production de nutriments surpassent les processus de consommation. En revanche, dans l'herbier, l'incorporation racinaire est significative et conduit à des concentrations inférieures et à des vitesses de renouvellement différentes (Lepoint et al., 2002). Les dynamiques de nutriments dans un sédiment de taches de sable et de l'herbier diffèrent fondamentalement.

L'hétérogénéité spatiale de l'herbier de la baie de La Revellata résulte certainement de la dynamique interne de la croissance des pousses et des rhizomes.

## Remerciements

Les auteurs remercient les membres de la station de recherche STARESO pour leur accueil et le Dr A. Goffart pour son aide et ses conseils lors des dosages en azote dans l'eau.



Ils remercient également S. Havelange, F. Hourlay, N. Lau-mont, J.P. Nellissen, J.M. Théate pour leur aide durant les différentes campagnes de prélèvement. Cet article est une publication MARE (MARE 010).

## Références

- Alcoverro, T., Romero, J., Duarte, C.M., Lopez, N.I., 1995. Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 120, 203–210.
- Alcoverro, T., Romero, J., Duarte, C.M., Lopez, N.I., 1997. Spatial and temporal variations in nutrient limitation of seagrass *Posidonia oceanica* growth in the NW Mediterranean. *Mar. Ecol. Progr. 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. Progr. Ser.* 194, 13–21.
- Augier, H., Cristiani, G., 1984. Indice foliaire et biomasse de l'herbier de *P. oceanica* : cas de la zone de Carry-Sausset (Côte Bleue, Bouches-Du-Rhone-France). In: Boudouresque, C.F., Jeudy de Grissac, A., Olivier, J. (Eds.), International Workshop on *Posidonia* Beds. G.I.S. *Posidonie* publ I, pp. 245–254.
- Bay, D., 1984. A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Calvi bay. Corsica. *Aquat. Bot.* 20, 43–64.
- Danovaro, R., Fabiano, M., Boyer, M., 1994. Seasonal changes of benthic bacteria in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the Ligurian Sea in relation to origin, composition and fate of the sediment organic matter. *Mar. Biol.* 119, 489–500.
- Dauby, P., Poulíček, M., 1995. Methods for removing epiphytes from seagrasses: SEM observations on treated leaves. *Aquat. Bot.* 52, 217–228.
- De Falco, G., Ferrari, S., Cancemi, G., Baroli, M., 2000. Relationship between sediment distribution and *Posidonia oceanica* seagrass. *Geo. Mar. Letters* 20, 50–57.
- Den Hartog, C., 1971. The dynamic aspect in the ecology of sea-grass communities. *Thalassia jugoslavica* 7, 101–112.
- Delgado, O., Ruiz, J., Perez, 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.
- Delille, D., Canon, C., Windeshausen, F., 1996. Comparison of planktonic and benthic bacterial communities associated with a Mediterranean *Posidonia* seagrass system. *Bot. Mar.* 39, 239–249.
- Duarte, C.M., Sand-Jensen, K., 1990. Seagrass colonization: patch formation and patch growth in *Cymodocea nodosa*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 65, 193–200.
- Folkard, A.R., 1978. Automatic analysis of seawater nutrients. Fisheries technical report, 46. Ministry of Agriculture, Fisheries and food, Lowestoft 23 p.
- Fonseca, M.S., Kenworthy, W.J., 1987. Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrasses. *Aquat. Bot.* 27, 59–78.
- Fonseca, M.S., Bell, S.S., 1998. Influence of physical setting on seagrass landscapes near beaufort, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 171, 109–121.
- Fourqurean, J.W., Zieman, J.C., Powell, G.V.N., 1992. Relationship between porewater and seagrasses in a subtropical carbonate environment. *Mar. Biol.* 114, 57–65.
- Fresi, E., Wittmann, K., Machan, R., 1981. In situ Eh measurements in subtidal sediments. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.* 27 (9).
- Gacia, E., Granata, T.C., Duarte, C.M., 1999. An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Aquat. Bot.* 65, 255–268.
- Giraud, G., 1979. Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* Fr. 39, 33–39.
- Gobert, S., Belkhiria, S., Dauby, P., Havelange, S., Soullard, M., Bouquegneau, J.M., 1995. Variations temporelles de la phénologie et de la composition biochimique de la phanérogame marine *Posidonia oceanica* en baie de Calvi. *Bull. Soc. roy. Sci. Lg.* 64, 263–284.
- Gobert, S., Defawe, O., Lepoint, G., Demoulin, V., Bouquegneau, J.M., 2001. Anthesis effects on *Posidonia oceanica* (L.) Delile phenology in the Bay of Calvi (Corsica, Mediterranean Sea). *Hydrobiologia* 455, 121–125.
- Hansen, H.P., Grasshoff, K., 1983. Automated chemical analysis. In: Grasshoff, K., Ehrhardt, M., Kremling, K. (Eds.), *Verlag Chemie weinheim Methods of seawater analysis*, 2<sup>nd</sup> Ed. pp. 347–379.
- Hemminga, M.A., Duarte, C.M., 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press., 298 p.
- Kirkman, H., 1981. Measurement of health, and echinoderm grazing on *Posidonia oceanica* (L.). *Delile. Aquat. Bot.* 10, 329–338.
- Koroleff, F., 1983. Determination of phosphorus. In: Grasshoff, K., Ehrhardt, M., Kremling, K. (Eds.), *Verlag Chemie weinheim Methods of seawater analysis* Grasshoff, 2<sup>nd</sup> Ed. pp. 125–139.
- Lepoint, G., Defawe, O., Gobert, S., Dauby, P., Bouquegneau, J.M., 2002. Experimental evidence for N recycling in *Posidonia oceanica* shoots. *J. Sea Res.* 48, 173–179.
- Libes, M., 1983. Mise en évidence in situ du transport à longue distance de photosynthétats chez *Posidonia oceanica* (phanérogame marine) et ses épiphytes: note préliminaire. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros* Fr. 9, 75–87.
- Marbà, N., Cebrian, J., Enriquez, S., Duarte, C.M., 1996. Growth patterns of western Mediterranean seagrasses : species-specific responses to seasonal forcing. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 133, 203–215.
- Marbà, N., Duarte, C.M., 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 174, 269–280.
- Moriarty, J.W., Boon, P.I., 1989. Interactions of seagrasses with sediment and water. In: McComb, A.J., Shepherd, S.A. (Eds.), *Biology of Seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region Larkum AWD*. Elsevier, Amsterdam, pp. 500–535.
- Panayotidis, P., Boudouresque, C.F., Marcot-Coqueugniot, 1981. Microstructure de l'herbier de *Posidonia oceanica* (L.). *Delile. Bot. Mar.* 24, 115–124.
- Pergent, G., 1990. Utilisation de la technique du krigeage en cartographie benthiques : intérêt et limites. *Rapp. P.V. Réun. Commiss. Internation. Explor. Sci. Médit.* 32, 6.
- Pergent, G., Romero, J., Pergent-Martini, M.C., Mateo, M.A., Boudouresque, C.F., 1994. Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 106, 139–146.
- Pergent-Martini, G., Rico-Raimondino, V., Pergent, G., 1995. Nutrient impact on *Posidonia oceanica* seagrass meadow: preliminary data. *Mar. Life* 5, 3–9.
- Pirc, H., 1985. Growth dynamics in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.* 6, 141–165.
- Pirc, H., 1986. Seasonal aspects of photosynthesis in *Posidonia oceanica*: influence of depth, temperature and light intensity. *Aquat. Bot.* 26, 203–212.
- Scardi, M., Fresci, E., Ardizzone, G.D., 1989. Cartographic representation of seagrass beds: application of a stochastic interpolation technique (kriging). In: Boudouresque, C.F., Meinesz, A., Fresi, E., Gravez, V. (Eds.), International Workshop on *Posidonia* Beds. G.I.S. *Posidonie* publ II. pp. 19–27.
- Soullard, M., Bourge, I., Fogel, J., Lardinois, D., Mathieu, T., Veeschens, C., Bay, D., Dauby, P., Bouquegneau, J.M., 1994. Évolution de la densité de l'herbier de *Posidonies* de la baie de Calvi (Corse). *Vie Milieu* 44, 199–201.
- Terrados, J., Duarte, C.M., Kamp-Nielsen, L., Agawim, N.S.R., Gacia, E., Lacap, D., Fortes, M.D., Borum, J., Lubanski, M., Greve, T., 1999. Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? *Aquat. Bot.* 65, 175–197.