

Ifremer



LEONARDO DA VINCI
programme



Étude de la croissance et des caractéristiques structurelles de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon



Cristina Ribaudò

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PARMA
FACOLTA' DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI

Maîtres de stage : Martin Plus et Isabelle Auby, LER-Arcachon

1. INTRODUCTION.....	3
1.1. Pourquoi l'étude des phanérogames	3
1.2. Caractéristiques biologiques de <i>Zostera noltii</i>	3
1.3. <i>Zostera noltii</i> et le marnage	5
2. OBJECTIFS	6
3. MATERIEL ET METHODE	7
3.1. Site d'étude	7
3.2. Paramètres environnementaux.....	8
3.3. Marquage des feuilles.....	8
3.3.1. Marquage sur le terrain et mesure au laboratoire.	8
3.3.2. Exploitation des données.....	10
3.4. Mesure de la croissance du rhizome.....	12
3.4.1. Travail sur le terrain et mesure au laboratoire.	12
3.4.2. Exploitation des données.....	13
4. RESULTATS	15
4.1. Paramètres environnementaux.....	15
4.2. Croissance de <i>Zostera noltii</i>	16
4.2.1. Croissance des feuilles.	16
4.2.2. Croissance des feuilles le long du transect.	17
4.2.3. Croissance du rhizome le long du transect.	20
4.2.4. Biométrie du rhizome.....	22
5. DISCUSSION	24
5.1. Evolution saisonnière de la croissance de <i>Zostera noltii</i>	24
5.2 Différences observées le long du transect entre octobre et décembre 2005	25
6. CONCLUSIONS	28
7. BIBLIOGRAPHIE	29

1. INTRODUCTION

1.1. Pourquoi l'étude des phanérogames

Les bassins côtiers sont des milieux naturels très dynamiques, sous influences marines et continentales ; les communautés végétales qui y vivent doivent faire face à des fluctuations importantes des paramètres environnementaux.

Les phanérogames marines constituent des herbiers caractérisés par une grande productivité. De Wit *et al.* (2001) soulignent le rôle-clé de ces macrophytes comme « tampon » contre l'enrichissement de l'eau en sels nutritifs ; un système « tampon » est un composant strictement lié au réseau de l'écosystème, qui modifie le flux de masse ou d'énergie entre les compartiments de ce dernier ; ce flux peut-être amorti par des tampons, qui préviennent l'accumulation de nutriments ou de composés toxiques et freinent leurs fluctuations.

Les macrophytes ont plusieurs fonctions environnementales qui dérivent directement de leurs caractéristiques physiologiques et structurelles. En conditions d'autotrophie, elles participent de façon importante à l'oxygénation et à l'absorption des nutriments de la colonne d'eau et du sédiment ; elles protègent en outre le sédiment de l'érosion et abritent certaines communautés aquatiques, y compris les communautés bactériennes.

Si l'on considère que les assemblages multispécifiques ont une meilleure probabilité de contenir une ample diversité fonctionnelle et de soutenir des interactions positives entre les membres d'une communauté (Tilman, 1997), on situe bien l'importance des phanérogames pour la conservation de la biodiversité naturelle.

Les herbiers formés par ces plantes aquatiques abritent en effet différentes communautés de poissons et d'invertébrés, leur fournissant un habitat et un refuge contre les prédateurs, en plus d'être une source de nourriture et une zone nursery pour les juvéniles (Bell et Pollard, 1989). On opposera à ces milieux les zones de substrats nus caractérisées par une faible diversité spécifique (Gray *et al.*, 1998).

1.2. Caractéristiques biologiques de *Zostera noltii*

La phanérogame *Zostera noltii* est présente le long des côtes atlantiques de l'Europe, et en Méditerranée, depuis la Norvège méridionale au nord, jusqu'à la Mauritanie au sud.

Liée aux conditions d'eau saumâtre (lagunes, baies côtières, embouchures des fleuves) dans la Méditerranée et dans la Mer Noire, elle est la seule plante aquatique de la Mer Caspienne et de la Mer d'Aral (MarLIN, 2005).

La croissance des macrophytes est généralement limitée par les radiations solaires et par la température de l'eau (Philippart, 1995). *Zostera noltii* est plus tolérante aux hautes intensités de lumière et à la dessiccation, conditions liées aux basses mers, que *Zostera marina*, ce qui lui permet de coloniser les milieux intertidaux.

Les variations saisonnières de biomasse suivent généralement un schéma unimodal, avec un maximum en été et un minimum en hiver, essentiellement basé sur une reproduction végétative. De nouvelles feuilles apparaissent au printemps, et l'herbier se développe par augmentation de la densité des pousses dérivant de la continue ramification du rhizome.

Une densité de 1000-23000 pousses/m² a été reportée pour l'estuaire du Zandkreek, aux Pays Bas (Vermaat et Verhagen, 1996), de 4000-22000 pousses/m² pour le Bassin d'Arcachon (Auby et Labourg, 1996).

Le nombre de feuilles subit une chute vers septembre/octobre : Nacken et Reise (2000) reportent une perte de 50 % des feuilles due à l'arrivée de l'hiver, tandis que le reste était mangé par certains oiseaux. Certaines pousses survivent à la saison froide, tandis que d'autres perdent complètement leurs feuilles et restent à l'état de rhizome (Jacobs *et al.*, 1983) ; au printemps suivant, la repousse des plantes commence à partir des rhizomes survivants.

Le rhizome de *Zostera noltii* est plus fin et fragile que celui de *Zostera marina*, sa croissance est rapide et de nature éphémère, et il tire avantage des augmentations saisonnières de lumière et de nutriments, plutôt que des métabolites stockés dans le tissu végétal (Dawes et Guiry, 1992).

D'après une étude de De Wit *et al.* (2001), la surface des rhizomes de *Zostera noltii* supporte des biofilms bactériens et des diatomées. D'une manière générale, les rhizomes et les racines des phanérogames marines font office d'habitat pour les bactéries sulfato-réductrices et fixatrices d'azote (Donnelly et Herbert, 1999 ; Nielsen *et al.*, 2001).

Les pousses des macrophytes se développent en même temps que la croissance du rhizome, qui est le processus qui règle le taux de formation et la distribution spatiale des pousses dans l'herbier (Marbà et Duarte, 1998) : la connaissance du processus de croissance du rhizome est donc d'une importance centrale pour la compréhension de la productivité de ces macrophytes. La croissance clonale (ou végétative) dépend d'une série de paramètres, tels que le taux d'allongement ou bien la nature de la ramification du rhizome, et présente des réponses adaptatives au milieu, les variations de lumière et de température, la disponibilité en nutriments (Marbà et Duarte, 1994 ; Marbà *et al.*, 1996 ; Pérez *et al.*, 1994).

Les informations sur la croissance et les stratégies de ramification du rhizome sont encore maigres (Duarte, 1991 ; Marbà *et al.*, 1996 ; Marbà et Duarte, 1998) : la plupart des

recherches sur la croissance des phanérogames étant en effet focalisées sur la croissance des feuilles.

1.3. *Zostera noltii* et le marnage

L'étude de la croissance de *Zostera noltii* à différentes hauteurs hypsométriques semble intéressante pour prendre en compte les périodes d'émersion des herbiers du Bassin d'Arcachon.

Silva *et al.* (2005) ont étudié la productivité photosynthétique de *Zostera noltii* pendant un cycle tidal, en confrontant l'exposition à l'air avec la submersion par l'eau. L'assimilation de dioxyde de carbone par la communauté végétale a indiqué que le taux photosynthétique (le taux de transport des électrons) des plantes exposées à l'air était plus haut.

Peu d'études existent sur ce sujet. Néanmoins, selon Leuschner *et al.*, (1989) la cuticule des feuilles et les racines permettent à *Zostera noltii* un approvisionnement en eau qui la protège du dessèchement. Ces auteurs ont observé un contenu en eau dans les feuilles strictement dépendant du niveau de basse mer, et donc de la durée d'émersion. Björk *et al.* (1999) aussi, ils ont mis en évidence une relation directe entre le degré d'hydratation et le rendement photosynthétique.

Selon Silva et Santos (2003) la dessiccation des feuilles, pendant la période de basse mer, est aussi limitée par la forte densité des pousses, qui maintient les plantes humides. Les auteurs supposent que ce sont aussi les petites dépressions du sédiment qui retiennent une grande quantité d'eau, suffisante pour fournir une hydratation suffisante pendant la période d'émersion.

Cependant la dessiccation et la photoinhibition restent strictement liées aux conditions locales et saisonnières, et arrivent normalement pendant l'été et à basses latitudes (Van Lent *et al.*, 1991), en provoquant un stress de la plante.

Mercado *et al.* (2003) ont étudié l'assimilation du CID (carbone inorganique dissous) en fonction des niveaux d'éclairement (PAR, radiation photosynthétique disponible). Leurs résultats rapportent une meilleure capacité d'assimiler l'ion HCO_3^- chez les plantes exposées souvent à l'air, que chez celles subissant des durées d'émersions faibles ou nulles.

2. OBJECTIFS

Ce travail a comme objectif l'étude de la croissance de la phanérogame *Zostera noltii*, en fonction de certains facteurs environnementaux : température, rayonnement, niveau hypsométrique.

Les paramètres mesurés sont :

- le taux de croissance des feuilles, selon la méthode de marquage Zieman (1974), modifiée par Vermaat *et al.* (1987);
- le taux de croissance des rhizomes, selon une méthode expérimentée dans cette étude;
- les données des facteurs environnementaux, tels que le niveau hypsométrique, le rayonnement et la température du milieu.

Cette étude a aussi pour objectif de fournir les paramètres utiles au développement d'un modèle mathématique simulant la dynamique des herbiers à zostères dans le Bassin d'Arcachon.

3. MATERIEL ET METHODE

3.1. Site d'étude

Le Bassin d'Arcachon (44°40N, 01°10W) est une lagune côtière située au sud-ouest de Bordeaux, qui couvre une surface d'environ 155 km². Ce bassin triangulaire est relié à l'Océan Atlantique par une ouverture de 3 km de large, où transitent d'importantes masses d'eau, environ 130 x 10⁶ m³ pendant les marées de coefficients inférieurs à 70 (mortes eaux) et 400 x 10⁶ m³ pendant les marées de coefficients supérieurs à 70 (vives eaux) (Auby et Labourg, 1996).

Le marnage varie de 1.10 m en mortes eaux à 4.95 m en vives eaux ; le bassin reçoit de l'eau douce par les nombreuses rivières qui viennent s'y déverser, dont l'Eyre représente le majeur apport (débit annuel moyen 21 m³.s⁻¹, Auby et Labourg, 1996).

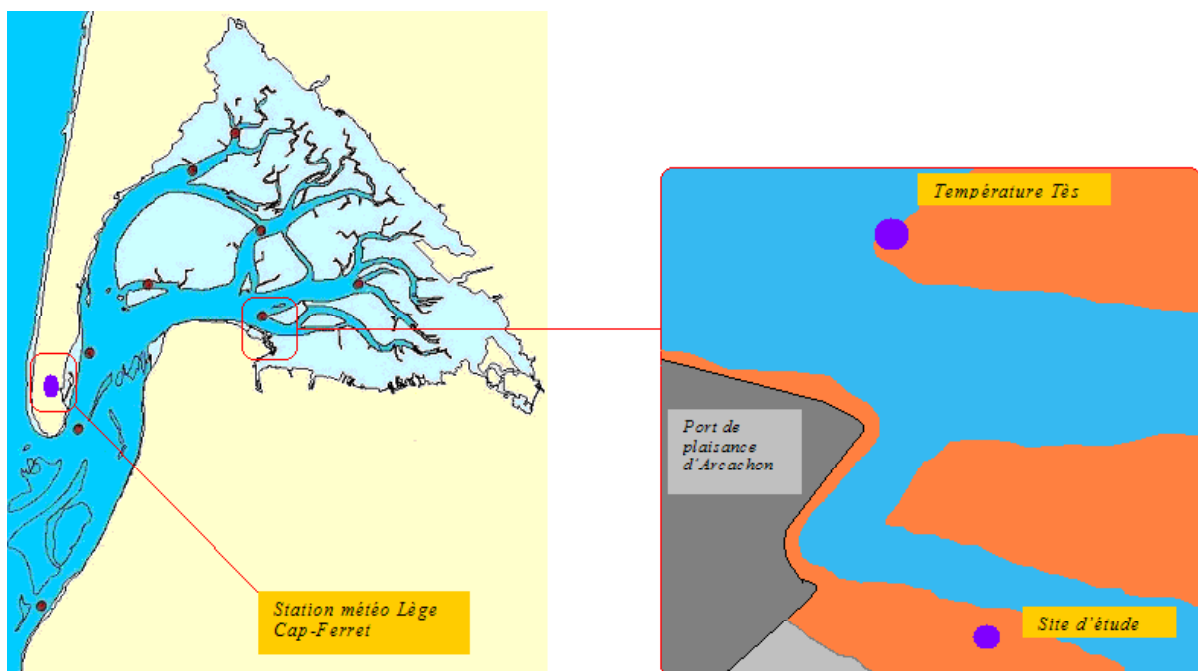


Fig. 3.1. Bassin d'Arcachon et site d'étude.

Les herbiers de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon occupaient 70.1 km² en 1984 (Auby, 1991). L'herbier pris en considération dans cette étude se trouve sur une plage abritée près du Port de Plaisance d'Arcachon (figure 3.1.). Même si des bateaux transitent aux alentours, le site est peu perturbé, car il est recouvert par l'eau pendant la plus grande partie de la journée. À partir du 11 octobre les données se réfèrent à deux points différents sur l'herbier, dont les coordonnées géographiques et l'altitude sont les suivants :

Point "Péril" (bas de l'herbier) : 44.655172 N, 1.140194 W - niveau hypsométrique +1,5m

Point "Salut" (haut de l'herbier): 44.655063 N, 1.140528 W, - niveau hypsométrique +2,2m

3.2. Paramètres environnementaux

Les données journalières de température intertidale sont acquises à l'aide d'une sonde (Seamon mini®, réseau REMORA) située sur un herbier proche du site d'étude, à la station de Tès (figure 3.1.), à une hauteur hypsométrique d'environ 1.3 m. La sonde mesure la température toutes les heures, sous l'eau quand elle est immergée, dans l'air quand elle est émergée. Les données journalières de rayonnement et de température de l'air proviennent de la station de Météo France - Lège Cap-Ferret (figure 3.1.).

3.3. Marquage des feuilles

3.3.1. Marquage sur le terrain et mesure au laboratoire.

Le marquage hebdomadaire des feuilles a été effectué à partir de la fin de septembre sur un point de l'herbier ("Salut"). Ces mesures faisaient suite à celles entreprises par Gouillieux (2005), en mai-juin 2005, qui ont ensuite été poursuivies, avec quelques interruptions, par le LER Arcachon. À partir du 11 octobre, un second point a été ajouté au suivi (point "Péril"), situé à un niveau hypsométrique plus bas.



Fig. 3.2. Prélèvement de l'échantillon et enterrement après le marquage.

Un échantillon d'une trentaine de pieds de *Zostera noltii* est collecté sur le terrain et transplanté dans un pot carré (24 cm de côté) contenant de la vase du site (figure 3.2.).

Les pieds sont ensuite marqués selon la méthode décrite par Zieman (1974), modifiée par Vermaat *et al.* (1987) : on perce à l'aide d'une aiguille l'ensemble des feuilles d'un pied au sommet de la gaine foliaire. Le marquage est réalisé sur un total de 25 à 30 pieds. Le pot est enterré à nouveau dans le milieu naturel (figure 3.2). Après une période de 6 à 8 jours, le pot est déterré, les pieds récupérés et rapportés au laboratoire.

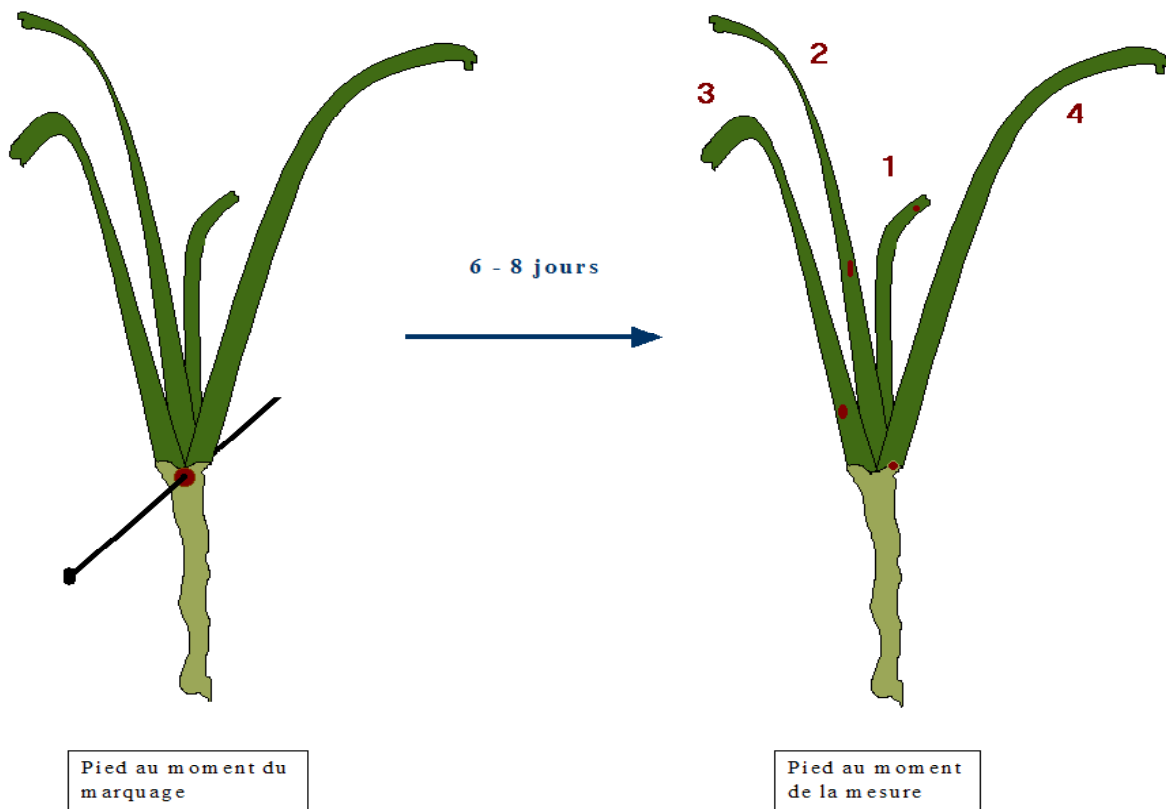


Fig. 3.3. Méthode de marquage.

Pour chaque pied, le nombre des feuilles est mesuré : la numérotation des feuilles est effectuée à partir de la plus jeune, qui se trouve au cœur du pied (fig. 3.3).

En règle générale, le nombre de feuilles par pied de *Zostera noltii* varie de 2 à 6 feuilles.

Après la période de croissance, il peut arriver que quelques feuilles soient cassées. Au contraire on peut observer la présence, hors de la gaine, de nouvelles feuilles non marquées car elles se trouvaient, au moment du marquage, dans le fourreau.

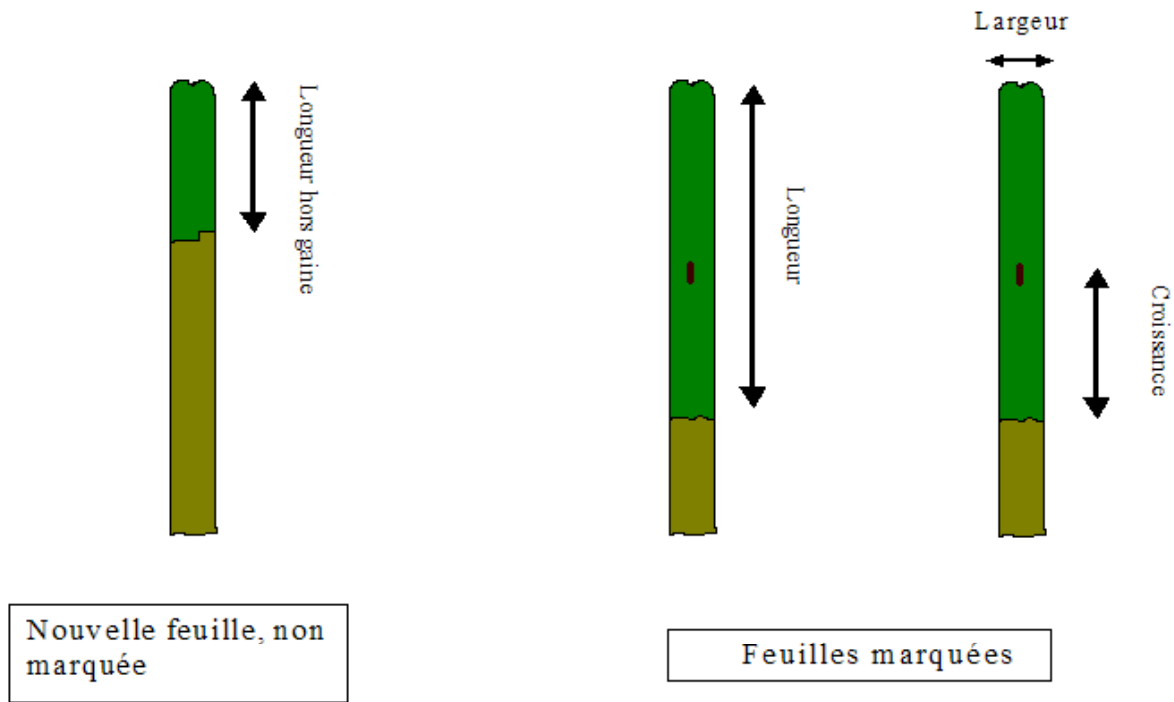


Fig. 3.4. Biométrie

Toutes les feuilles sont débarrassées de leurs épibiontes ; pour chaque feuille, la longueur, la largeur et la croissance sont mesurées, à l'aide d'une loupe binoculaire avec micromètre (précision ± 0.05 mm), comme sur le schéma décrit en figure 3.4.

La distance mesurée entre le fourreau et la marque correspond à la nouvelle matière végétale formée; la longueur et la largeur servent à calculer la surface des feuilles.

Trois réplicats de 10 feuilles, dont les surfaces ont été précisément mesurées, sont séchés à l'étuve (au minimum 72 heures, à 60 °C) pour obtenir une mesure de poids sec (PS).

3.3.2. Exploitation des données.

Pour calculer la croissance des feuilles, on suppose un modèle de croissance exponentielle :

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

où B_0 et B_t sont, respectivement, les poids secs (PS) initial et final des feuilles, μ (j^{-1}) est le taux de croissance brute, et t (jour) est le temps.

Les calculs des différents termes de l'équation sont les suivants :

- Biomasse finale: $B_f = R \times \sum_{i=1}^n (L_i \times l_i)$

$$- \text{Croissance: } C = R \times \sum_{i=1}^n (c_i \times l_i)$$

$$- \text{Biomasse initiale: } B_0 = B_f - C + P$$

$$- \text{Taux de croissance brute: } \mu = \frac{\ln(B_0 + C) - \ln B_0}{t}$$

$$- \text{Taux de croissance nette: } \mu' = \frac{\ln(B_f) - \ln B_0}{t}$$

où R ($\mu\text{g PS}\cdot\text{mm}^{-2}$) exprime le rapport entre la biomasse et la surface des feuilles, n (feuilles.pieds⁻¹) est le nombre total de feuilles sur le pied, L_i (mm) est la longueur de la feuille i , l_i (mm) est la largeur de la feuille i , c_i (mm) est la distance entre le fourreau et la marque, μ' (j⁻¹) est le taux de croissance nette, C ($\mu\text{g PS}$) est la croissance brute, et P est la perte.

Dans le cas d'une nouvelle feuille (sans marque), on considère que la croissance est égale à la surface de la feuille au dessus de la gaine.

Dans le cas de feuilles cassées, on sépare deux possibilités :

- si la longueur de la feuille tronquée est supérieure à la longueur moyenne calculée sur les vieilles feuilles entières (numérotées 3 à 6): la donnée est considérée valide
- si la longueur est inférieure à la longueur moyenne calculée sur les feuilles 3 à 6: on considère que la longueur de la feuille au moment du marquage était égale à la moyenne des vieilles feuilles (et on en déduit donc une estimation de la perte).

Dans le cas où la feuille 1 est cassée, on ne prend pas compte les données concernant ce pied pour calculer la croissance, mais on les garde pour les calculs statistiques (par exemple, apparition de nouvelles feuilles, largeur moyenne des feuilles, mesure de la hauteur de la canopée).

Dans le cas où la croissance de la feuille la plus ancienne retrouvée est non nulle, on estime que le pied a perdu sa plus vieille feuille. La biomasse de la feuille perdue par ce pied est calculée à partir de la biomasse moyenne des anciennes feuilles (numérotées 3 à 6) conservées sur d'autres pieds.

Pour chaque période le Plastochrone Interval (P_f) est calculé, suivant la méthode décrite par Jacobs (1979), et représente le temps nécessaire (jours) pour qu'une nouvelle feuille se forme.

$$P_f = \frac{\Delta t \times n^{\circ} \text{pieds}}{n^{\circ} \text{nouvelles feuilles}}$$

où Δt est l'intervalle de temps (jour) passé du début du marquage, $n^{\circ} \text{pieds}$ est le nombre de pieds marqués et analysés dans la période, $n^{\circ} \text{nouvelles feuilles}$ est le nombre de nouvelles feuilles apparues dans la période.

Pour chaque période la hauteur moyenne de la canopée (H_c) des plantes est calculée, à partir de la feuille la plus grande de chaque pied ; la largeur moyenne des feuilles (L_f) est calculée à partir de la largeur de chaque feuille analysée dans la période.

3.4. Mesure de la croissance du rhizome

3.4.1. Travail sur le terrain et mesure au laboratoire.

Un échantillon contenant au moins 4 rhizomes de *Zostera noltii* est collecté sur le terrain et transplanté dans un tamis rond (27 cm de diamètre).

À l'aide d'une pissette remplie d'eau de mer, on fait affleurer les rhizomes de la vase, en prenant soin de ne pas sortir les petites racines du sédiment. Pour chaque rhizome, on mesure le nombre d'internœuds et leurs longueurs, à l'aide d'un pied à coulisse (précision ± 0.1 mm) (figure 3.5.); on note la présence et la structure (nombre et longueur des segments) de ramifications latérales. Le tamis est ensuite enterré dans le milieu naturel.

Après une période de 13 à 14 jours, le tamis est déterré, puis transporté au laboratoire.

Sans transvaser les plantes (pour éviter de casser les rhizomes et les ramifications), on tamise l'échantillon afin de récupérer les plantes.

Tous les rhizomes sont bien nettoyés et les racines supprimées; après avoir noté la présence d'éventuels nouveaux internœuds et leur position, on coupe les internœuds de



Fig.3.5. Mesure préliminaire des internœuds du rhizome.

chaque rhizome au niveau des nœuds.

Les nouveaux internœuds sont soigneusement séparés des vieux : pour chacun, le diamètre (D_r) et la longueur (L_r) sont mesurés, à l'aide d'une loupe binoculaire avec micromètre.

Tous les internœuds sont séchés à l'étuve (au minimum 72 heures, à 60 °C) pour obtenir une mesure de poids sec, et calculer la croissance du rhizome dans le temps (Cr).

3.4.2. Exploitation des données.

Pour chaque période la croissance moyenne du rhizome Cr ($\mu\text{g PS.pousse}^{-1}.\text{jour}^{-1}$, d'après Short et Duarte, 2001) est calculée, à partir de valeurs de croissance de chaque rhizome analysés.

Pour chaque rhizome le Plastochrone Interval P_r (jours nécessaires pour qu'un nouveau internœud se forme à partir d'une pousse méristématique) est calculé, suivant les indications de Short et Duarte (2001), adaptées à cette étude :

$$P_r = \frac{\Delta t}{n^{\circ} \text{ nouveaux.segments}}$$

où Δt est l'intervalle de temps (jour) passé du moment de la mise en place du tamis, et $n^{\circ} \text{ nouveaux.segments}$ est le nombre de nouveaux internœuds apparus dans la période.

La méthode décrite par Short et Duarte (2001) prévoit l'étude du seul internœud méristématique principal, celui qui se trouve à la fin du rhizome. Néanmoins, les rhizomes de *Zostera noltii* présentent beaucoup d'embranchements méristématiques (ramifications), qui lui permettent de développer sa croissance végétative. Pour cela, notre étude prend en considération ces ramifications aussi, soit pour le calcul de la croissance, que pour le calcul du Plastochrone Interval du rhizome entier (voir figure 3.6.).

La mesure préliminaire des segments sur le terrain est effectuée tous les quinze jours environ, à partir du 29 septembre, jusqu'au premiers jours de décembre. Cette étude est effectuée le long d'un transect constitué de deux points à différentes hauteurs de l'estran, Péril et Salut, situés au même niveau et juste à côté des pots utilisés pour le marquage des feuilles.

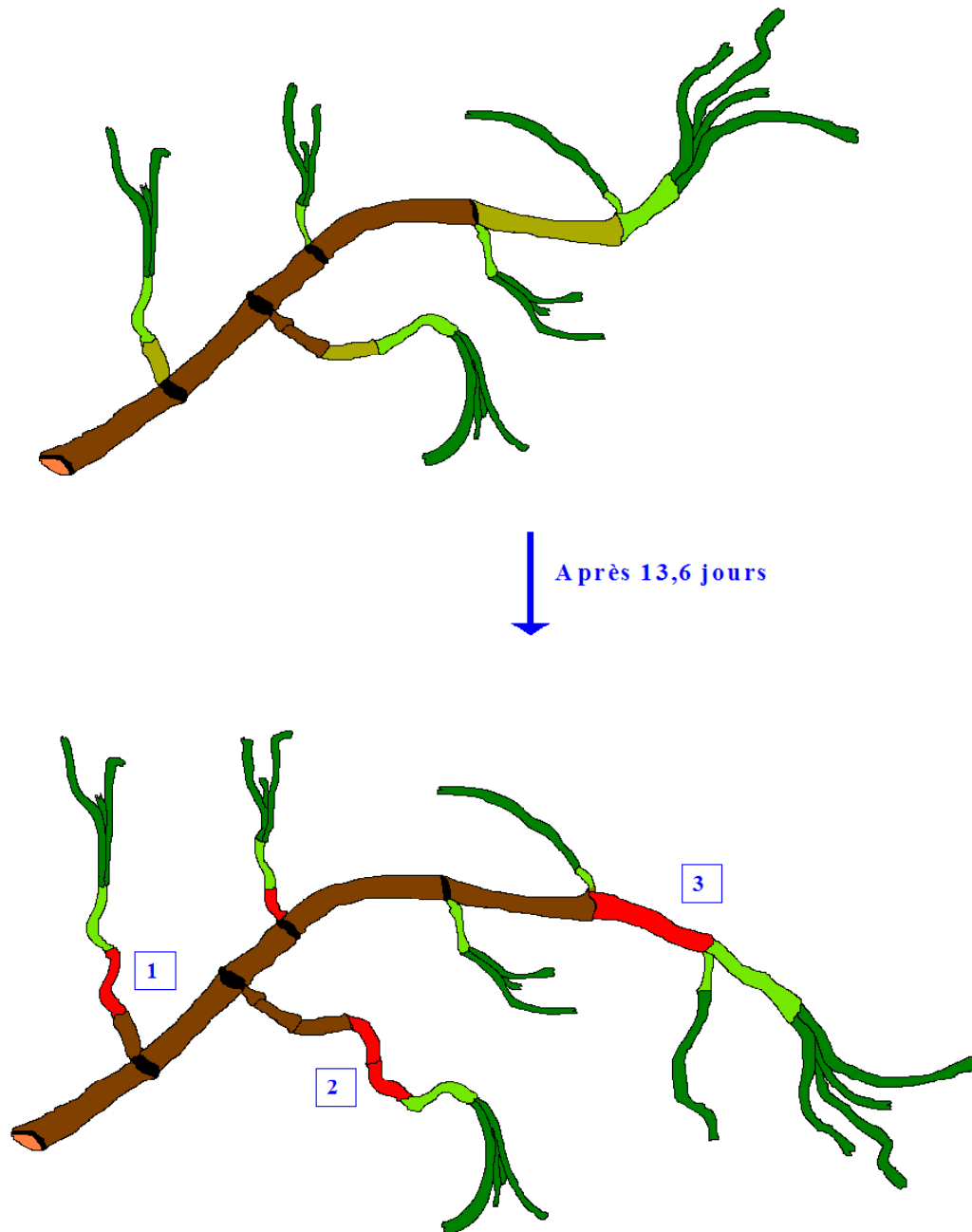


Fig. 3.6. Exemple de calcul du plastochrone interval P_r :

Le rhizome a 4 pousses qui ont donné vie à 5 nouveaux internœuds, mais seulement 3 d'entre d'eux étaient méristématiques (en beige) au début. La présence de nouveaux internœuds apparus à partir de segments non-méristématiques n'est pas prise en compte pour le calcul.

$$Pr_{pousse1} = 13.6 \text{ j} / 1 \text{ nouveau internœud} = 13.6 \text{ j}$$

$$Pr_{pousse2} = 13.6 \text{ j} / 2 \text{ nouveaux internœuds} = 6.8 \text{ j}$$

$$Pr_{pousse3} = 13.6 \text{ j} / 1 \text{ nouveau internœud} = 13.6 \text{ j}$$

$$Pr_{rhizome} = \text{moyenne} (Pr_{pousse1} : Pr_{pousse3}) = 11.3 \text{ jours}$$

4. RESULTATS

4.1. Paramètres environnementaux

Les données des facteurs environnementaux mesurés au cours de la période d'étude mai-décembre sont rapportées figure 4.1.

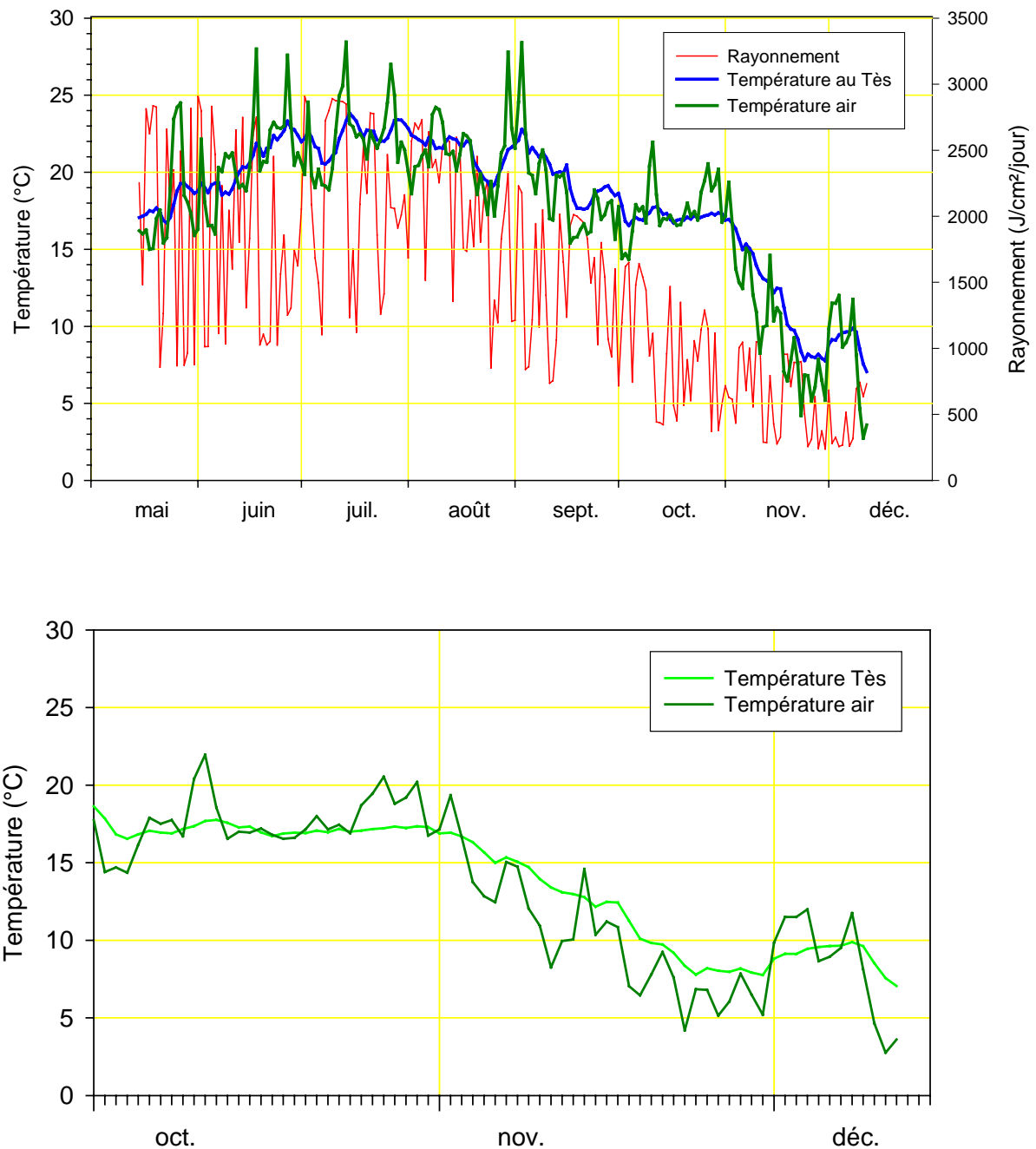


Fig. 4.1. Paramètres environnementaux mesurés pendant la période d'étude.

4.2. Croissance de *Zostera noltii*

4.2.1. Croissance des feuilles.

Les données des croissance brute de *Zostera noltii* mesurées au cours de la période d'étude mai-décembre, sont rapportées sur la figure 4.2.

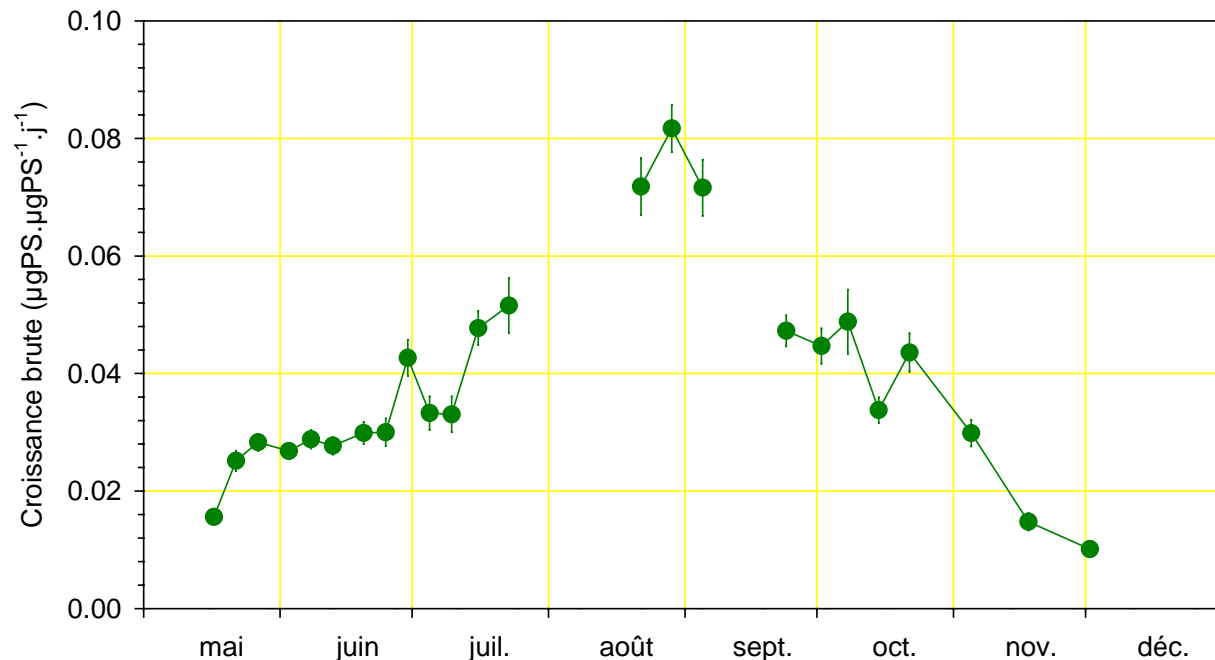


Fig. 4.2. Croissance brute des feuilles du point Salut entre mai et décembre 2005.

La valeur maximale de $0.082 \mu\text{g PS} \cdot \mu\text{g PS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ est mesurée à la fin du mois d'août, celle minimale de $0.01 \mu\text{g PS} \cdot \mu\text{g PS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ est mesurée au mois de décembre.

L'évolution temporelle du Plastochrone Interval est représentée sur la figure 4.3. La valeur minimale de P_f est calculée à la fin du mois de août, où une nouvelle feuille se forme tous les quatre jours. À partir de la fin du mois d'octobre, on observe un ralentissement du renouvellement des feuilles ; en décembre il ne croît une feuille que tous les 28 jours.

La hauteur de la canopée présente une valeur minimale de 5 cm au mois d'octobre, et une maximale de 15.3 cm au mois de juillet, avec une valeur moyenne de 9.4 cm (e.s.= 0.48).

La largeur des feuilles reste constante pendant la période d'étude, avec une valeur moyenne de 1.05 cm (e.s.=0.031).

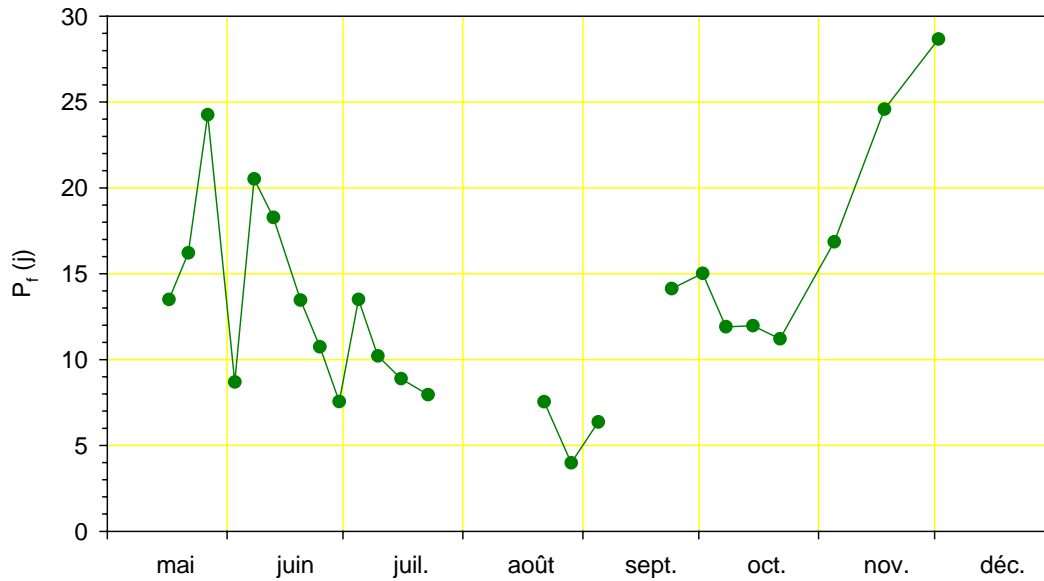


Fig. 4.3. Valeurs du Plastochrone Interval entre mai et décembre 2005.

4.2.2. Croissance des feuilles le long du transect.

Dans le tableau 4.4. la durée d'émergence journalière de deux points du transect est rapportée. Sa valeur change en fonction de l'importance du coefficient : le point Péril, situé à une hauteur hypsométrique de 1.54 m, est soumis à des périodes d'émergence variant entre 4h50min (coefficient faible) à 6h50min (coefficient élevé) par marée. Par contre, le point Salut (2.25 m) est soumis à des périodes d'émergence presque constantes : pendant la journée, tous les jours de l'année, le point reste à l'air au moins 10 heures par jour.

Tableau 4.4. Durée d'émergence (par jour) à différents coefficients de marée.

coefficient	Temps d'émergence journalier		Différence de durée d'émergence par jour
	Point Péril (en bas : 1.54 m)	Point Salut (en haut : 2.25 m)	
40	4h50	11h20	6h30
70	6h30	10h30	4h
100	6h50	10h00	3h10

Le long du transect, à différents hauteurs hypsométriques, la morphologie des plantes change (observations automnales). Les feuilles du point haut présentent des feuilles bien vertes et peu abîmées, tandis que les feuilles des plantes du bas sont d'une couleur plus foncée et ont une gaine brune.

Pendant toute la durée de l'expérience, l'herbier au niveau du point Salut (figure 4.5.b.) présente une densité des pousses supérieure à celui du point Péril, où les plantes se regroupent d'une façon irrégulière.

A partir de la fin du mois de novembre, au niveau bas de l'herbier, les zostères sont très disséminées, indiquant que la croissance n'est plus suffisante pour maintenir les densités observées au début de l'automne.



Fig. 4.5.a. Site d'étude. ; b. Condition de l'herbier au point Salut en octobre.

La croissance brute de *Zostera noltii* sur les deux points entre octobre et décembre est représentée sur la figure 4.6.

Les plantes au point Salut atteignent une croissance maximale de $0.044 \mu\text{g PS} \cdot \mu\text{g PS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ dans la période du 20 au 25 octobre, et une valeur minimale de $0.01 \mu\text{g PS} \cdot \mu\text{g PS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ au mois de décembre. Au point Péril la valeur maximale est de $0.03 \mu\text{g PS} \cdot \mu\text{g PS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ dans la période du 11 au 19 octobre, alors que le minimum est atteint au mois de décembre avec une croissance de $0.015 \mu\text{g PS} \cdot \mu\text{g PS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$. La croissance des plantes au point Salut est supérieure à celle des feuilles du point Péril jusqu'aux premiers jours de novembre, puis la tendance s'inverse.

Les valeurs du Plastochrone Interval sur les deux points sont rapportés sur la figure 4.7.

Pendant toute la durée de l'expérience, les plantes du point Péril présentent des valeurs de P_f supérieures à celles du point Salut. Dans la période du 11 au 20 octobre, quelque soit le niveau hypsométrique, les pousses donnent vie à une nouvelle feuille tous les 12 jours environ. D'octobre à décembre, le Plastochrone Interval augmente sur les deux sites jusqu'à atteindre 50 jours à Péril et 28 jours à Salut.

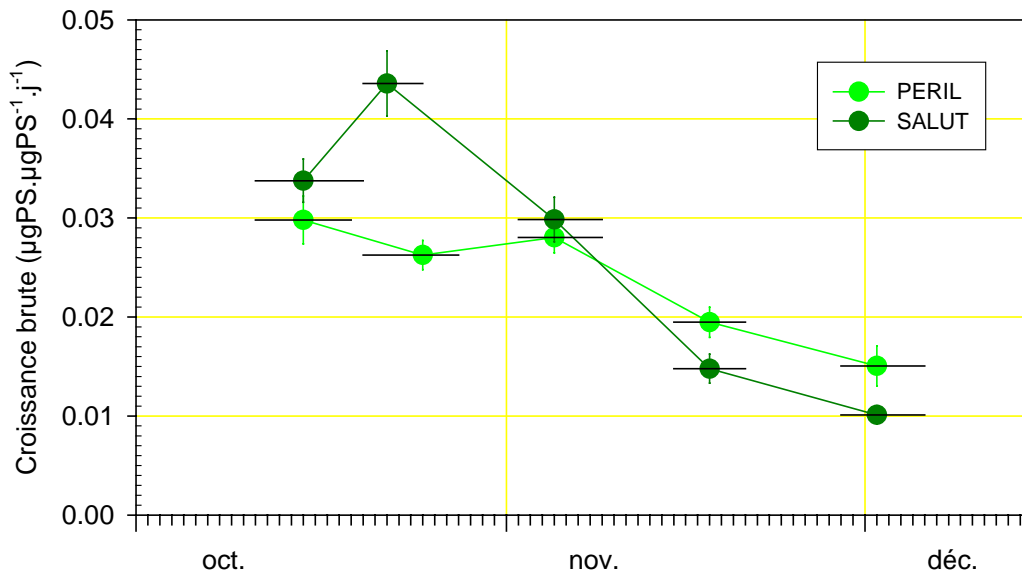


Fig. 4.6. Croissance de *Zostera noltii* à différentes hauteurs hypsométriques. Les traits noirs indiquent la durée (en jours) de l'expérience pour chaque période de marquage.

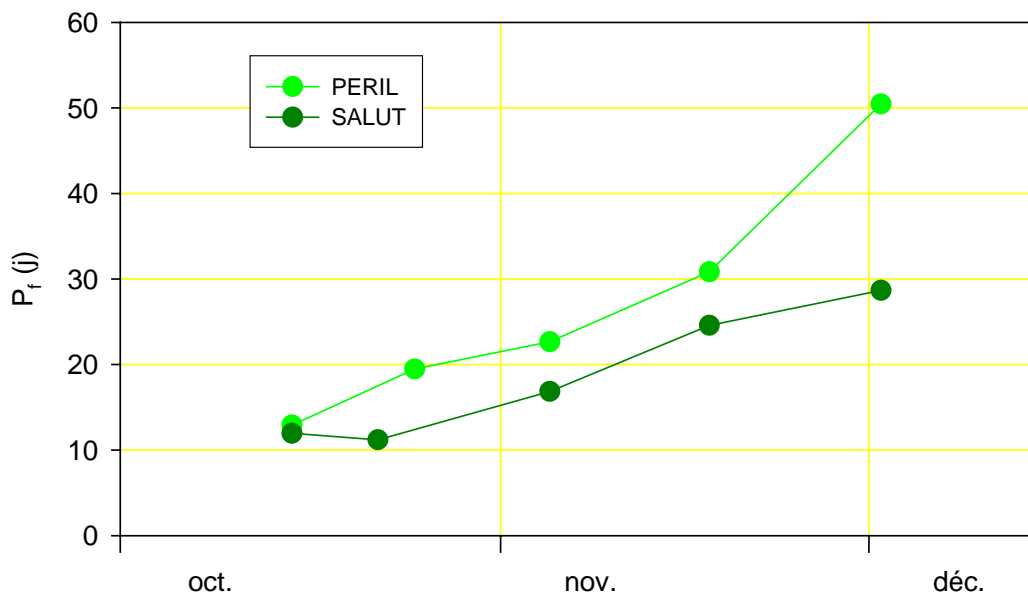


Fig. 4.7. Valeurs de Plastochrone Interval calculé sur les deux niveaux du transect.

La hauteur de la canopée (Figure 4.8.) présente une différence significative entre les deux niveaux (test Student, unilatéral : $P= 0.026$). Les feuilles de *Zostera noltii* au niveau bas de l'herbier sont plus grandes que celles du niveau haut ; à Péril, elles atteignent une hauteur de 16 cm, alors que la hauteur maximale des feuilles du point Salut est de 11 cm.

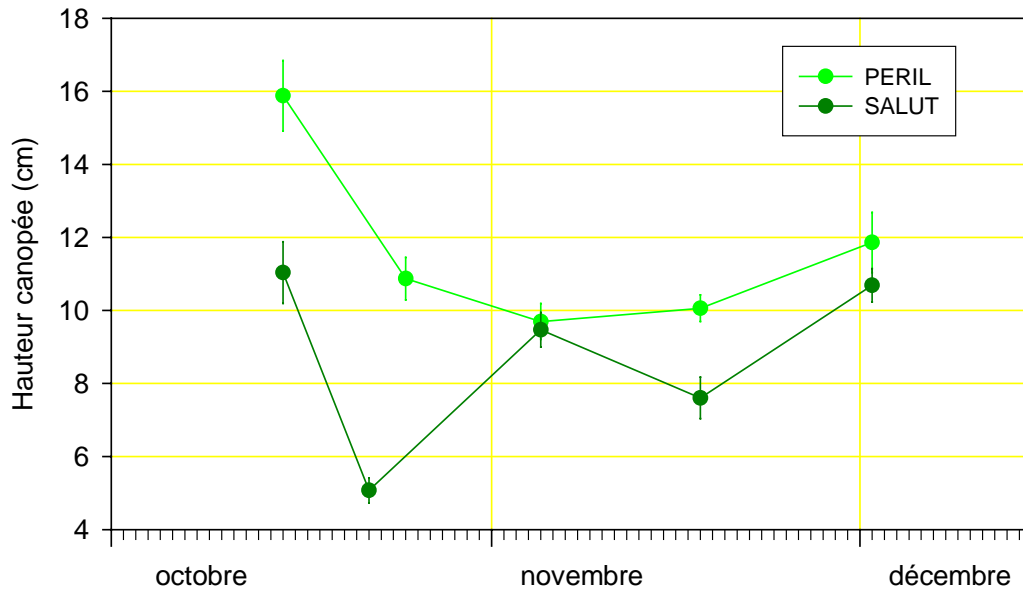


Fig. 4.8. Hauteur de la canopée pour les deux niveaux.

La largeur des feuilles au deux niveaux reste presque constante pendant la période d'étude, avec une valeur moyenne de 0.92 cm (e.s.=0.059) pour le point Péril, de 0.97 cm (e.s.=0.056) pour le point Salut ; il n'y a pas de différences significatives entre les deux points.

4.2.3. Croissance du rhizome le long du transect.

La morphologie des rhizomes est différente entre les deux points du transect. En haut, les segments sont pour la plupart d'une couleur marron clair ou jaune ; les segments des rhizomes situés en bas sont tous marrons, à l'exception des internœuds méristématiques.

A partir du début du mois de novembre les rhizomes commencent à se fragmenter, et il devient de plus en plus difficile, surtout au niveau bas, de trouver des rhizomes en bon état de santé (longs, bien marrons, formés de plusieurs internœuds).

La croissance moyenne des rhizomes est rapportée sur la figure 4.9. Trois échantillonnages (17 rhizomes analysés, 46 pousses) ont été réalisés sur le point Salut et deux (9 rhizomes analysés, 32 pousses) sur le point Péril.

Les rhizomes du point niveau haut de l'herbier croissent généralement plus que les rhizomes du niveau bas. Sur le point Salut, la croissance maximale mesurée atteint $92 \mu\text{g PS.pousse}^{-1}.\text{j}^{-1}$ en octobre; sur le point Péril on mesure une valeur maximale de $42 \mu\text{g PS.pousse}^{-1}.\text{j}^{-1}$ à la fin du mois d'octobre.

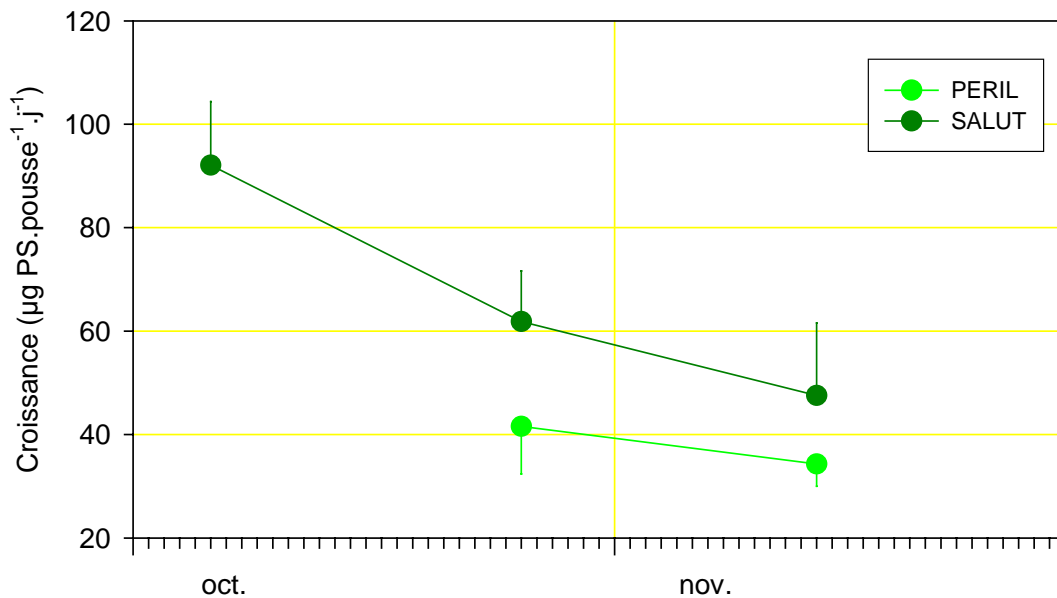


Fig. 4.9. Croissance du rhizome, calculée sur la période octobre-décembre.

La croissance du rhizome mesurée pendant la période d'étude est en général essentiellement apicale (comme déjà rapporté en 1997 par Terrados *et al.* pour l'espèce *Cymodocea nodosa*). On notera toutefois que les croissances latérales ne sont pas négligeables et peuvent représenter jusqu'à 80 % pour le point Péril et 75 % pour le point Salut, de la croissance totale du rhizome.

De la même façon que pour les feuilles, le Plastochrone Interval des rhizomes augmente entre octobre et novembre sur les deux points, et semble plus élevé sur le point bas que sur le point haut (figure 4.10.).

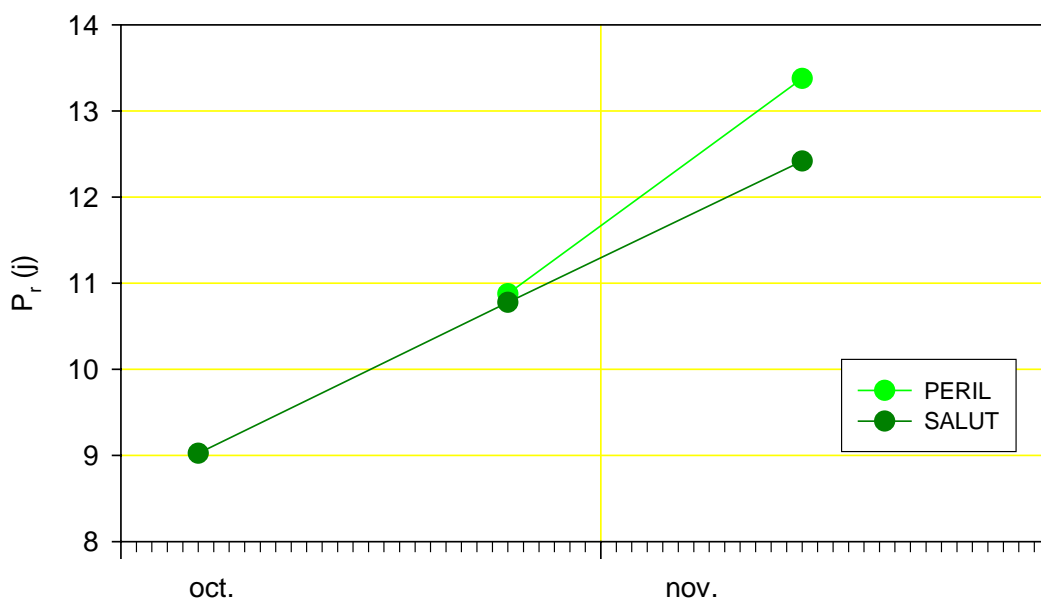


Fig. 4.10. Valeurs de Plastochrone Interval du rhizome.

4.2.4. Biométrie du rhizome.

L'analyse statistique effectuée sur les mesures concernant tous les internœuds (en totale 136 segments analysés sur Péril, 244 sur Salut) montre certaines différences significatives entre les deux niveaux de l'estran et entre segments vieux et nouveaux.

Les diamètres des rhizomes nouveaux et vieux (figure 4.11.) ont été comparés, en utilisant le test non paramétrique de Wilcoxon.

Le diamètre des nouveaux segments est inférieur à celui des vieux segments (test Wilcoxon rank-sum, $P < 0.001$). Le diamètre moyen des rhizomes est de 1.23 mm (vieux) et 1.07 mm (jeunes), et de 1.4 mm (vieux) et 1.21 mm (nouveaux), respectivement pour les points Péril et Salut.

Le diamètre des internœuds du rhizome change le long de l'estran (Figure 4.12): les plantes situées en bas (Péril) ont des rhizomes plus fins (test Wilcoxon rank-sum, $P < 0.001$) que les plantes en haut.

En ce qui concerne la longueur moyenne des internœuds, aucune différence significative n'a été relevée entre les deux points du transect ; par contre le test Wilcoxon (rank-sum, $P < 0.001$) met en évidence des différences de longueur entre les vieux et les nouveaux segments, sur les deux points (voir figure 4.13). La longueur des nouveaux segments est sensiblement inférieure à celle des vieux segments. Pour le point Péril la valeur moyenne des vieux segments est de 1.06 cm, contre 0.52 cm pour les nouveaux ; au point Salut on trouve une valeur moyenne de 1.22 cm pour les vieux segments, contre 0.63 cm pour les nouveaux.

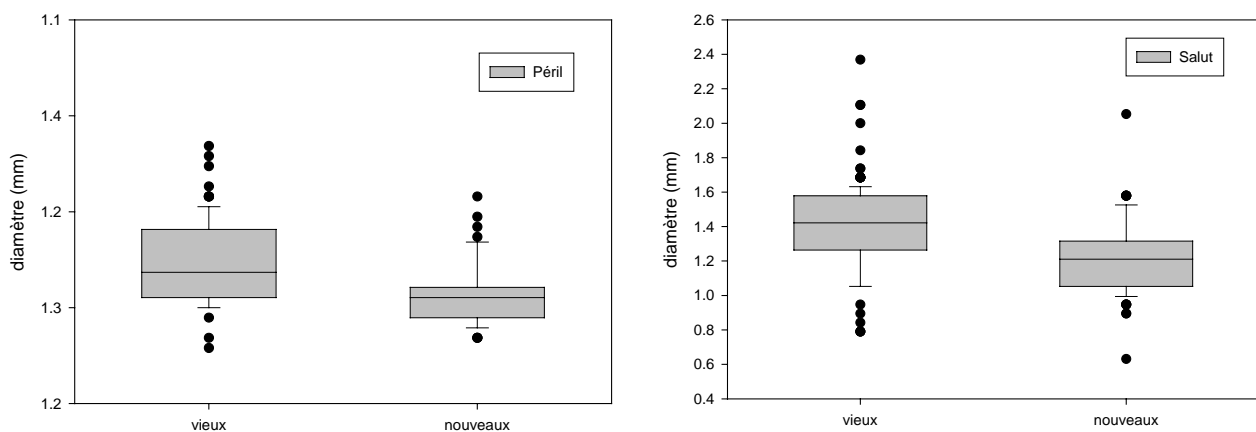


Fig. 4.11. Comparaison des diamètres entre segments vieux et nouveaux (à gauche : Péril – à droite : Salut).

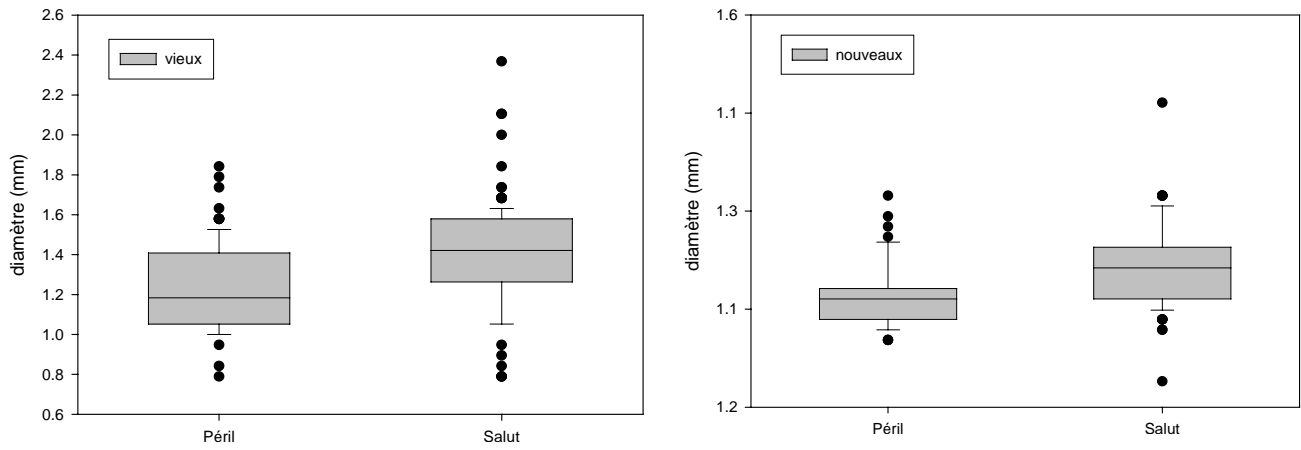


Fig. 4.12. Comparaison des diamètres entre les deux points de l'estran (à gauche : vieux internoeuds – à droite : nouveaux internoeuds).

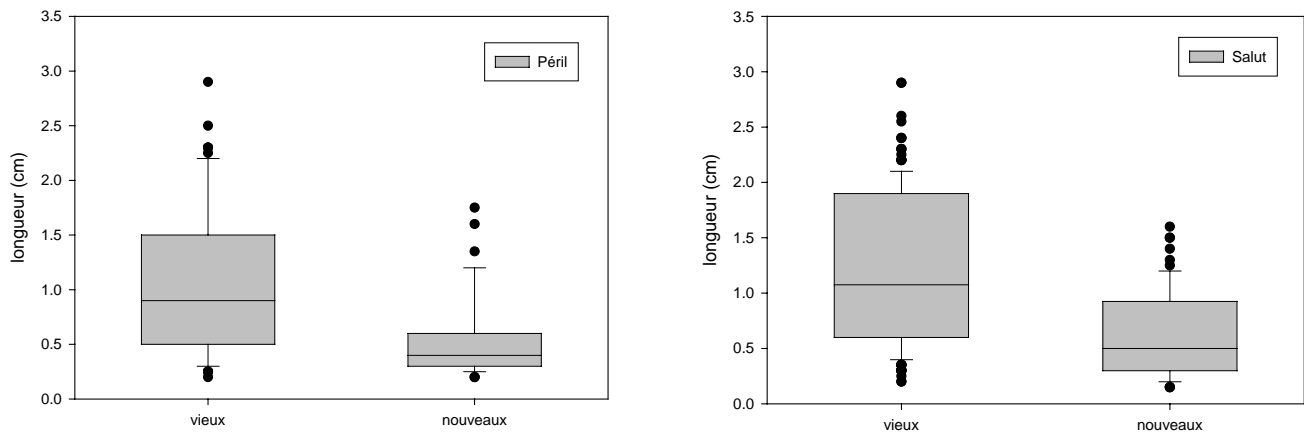


Fig. 4.13. Comparaison des longueurs entre vieux et nouveaux segments.

5. DISCUSSION

5.1. Evolution saisonnière de la croissance de *Zostera noltii*

La croissance de *Zostera noltii* présente des variations saisonnières, comme déjà rapporté par de nombreux auteurs (Van Lent *et al.*, 1991 ; Philippart, 1995 ; Vermaat et Verhagen, 1996); les valeurs relevées au printemps à Arcachon sont proches de celles rapportées par Plus (2001) ($0.033 \mu\text{g PS} \cdot \mu\text{g PS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ dans l'Etang de Thau, France), et par Van Lent *et al.* (1991) ($0.03 \mu\text{g PS} \cdot \mu\text{g PS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ au Banc d'Arguin en Mauritanie).

Deux principaux facteurs peuvent être évoqués pour expliquer cette saisonnalité : l'éclairement et la température (figure 5.1).

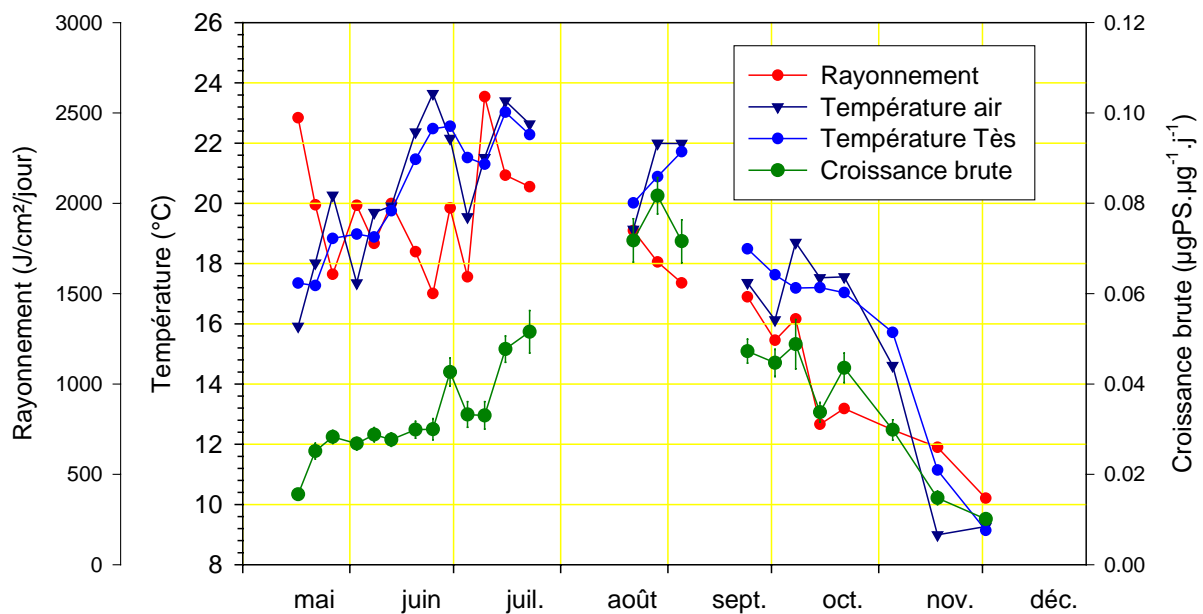


Fig. 5.1. Données de croissance de *Zostera noltii* sur le point Salut, éclairement journalier et températures mesurées au Tès et au Cap Ferret.

Toutefois, on observe un décalage important de l'effet de la température et de l'éclairement sur la croissance entre les observations réalisées de mai à juillet et les suivantes. Pour une même température et un même éclairement, la production mesurée en août est plus importante que celle mesurée au printemps. Il est probable que cette différence reflète une variation du rapport entre organes souterrains et aériens entre ces deux périodes de l'année. De Mai à Juillet les plantes n'ont peut-être pas encore développé un appareil végétatif hypogée suffisant. Les valeurs relevées au début du mois de décembre montrent que, malgré les baisses de température de l'eau, de l'air, et surtout de l'éclairement, les plantes arrivent à grandir encore,

même si les taux de croissance sont faibles. L'évolution saisonnière du Plastochrone Interval des feuilles est complémentaire à celle de la croissance des feuilles, et confirme le fait que les valeurs de croissance obtenues à l'aide du marquage, représentent non seulement l'accroissement de la taille des feuilles, mais aussi le développement de l'herbier dans son ensemble.

5.2 Différences observées le long du transect entre octobre et décembre 2005

Compte tenu des différences de niveaux hypsométriques, les deux points d'études subissent des contraintes environnementales différentes. Logiquement, le point Salut reste émergé plus longtemps que le point Péril et profite donc d'un meilleur éclairage. De la même façon l'importance relative de la température de l'air sera supérieure au point Salut qu'au point Péril.

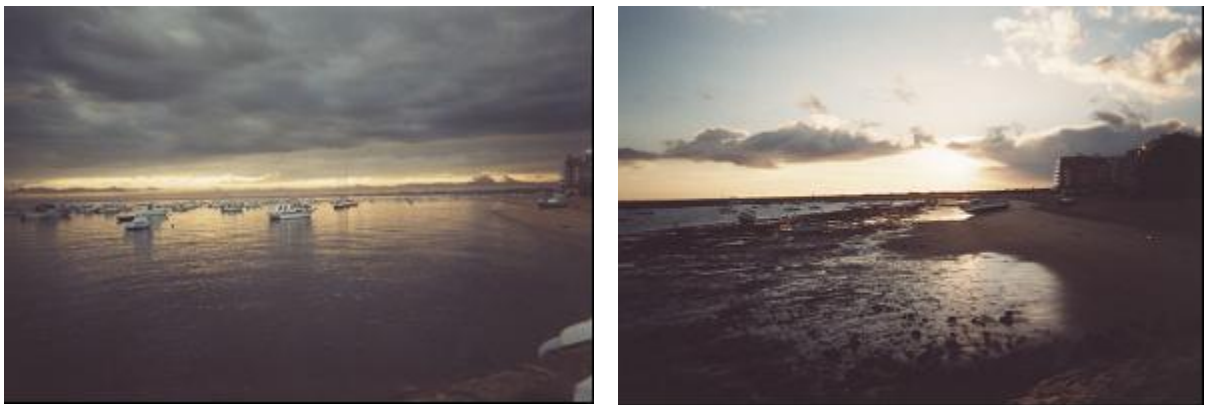


Fig. 5.2. L'herbier étudié est soumis à un marnage important.

Les résultats de cette étude, montrent que les plantes situées au point Salut ont des rhizomes plus vigoureux (diamètre supérieur) que celles situées en bas, aussi bien en ce qui concerne les vieux segments que les nouveaux. Les diamètres moyens des rhizomes mesurés dans cette étude sont un peu inférieurs à ceux mesurés par Marbà et Duarte (1998) (1.6 mm, dans les herbiers d'Espagne) et par Cebrià et al. (1998) (1.9 mm, au Golf du Mexique). En ce qui concerne les différences de longueur observées entre internœuds nouveaux et vieux, ce résultat montre que lors de la saison froide le rhizome continue à grandir, mais avec de plus petits segments.

La différence de hauteur de canopée entre niveaux de l'estran est une adaptation structurelle à la disponibilité de rayonnement : au point Péril, les feuilles sont en moyenne plus hautes pour

pouvoir mieux capter la lumière. Ce résultat a déjà été rapporté par d'autres auteurs (Auby et Labourg, 1996 ; Peralta et al., 2001). On a remarqué en outre que les feuilles des plantes situées plus haut sont généralement bien vertes, alors que les feuilles en bas ont la gaine rougie. Cette dissimilitude le long d'un gradient d'hauteur, rend probablement compte d'états de santé distincts : pour les plantes situées en bas de l'estran, le stress causé par le début de la saison froide et la baisse d'insolation, est probablement plus important qu'au point Salut.

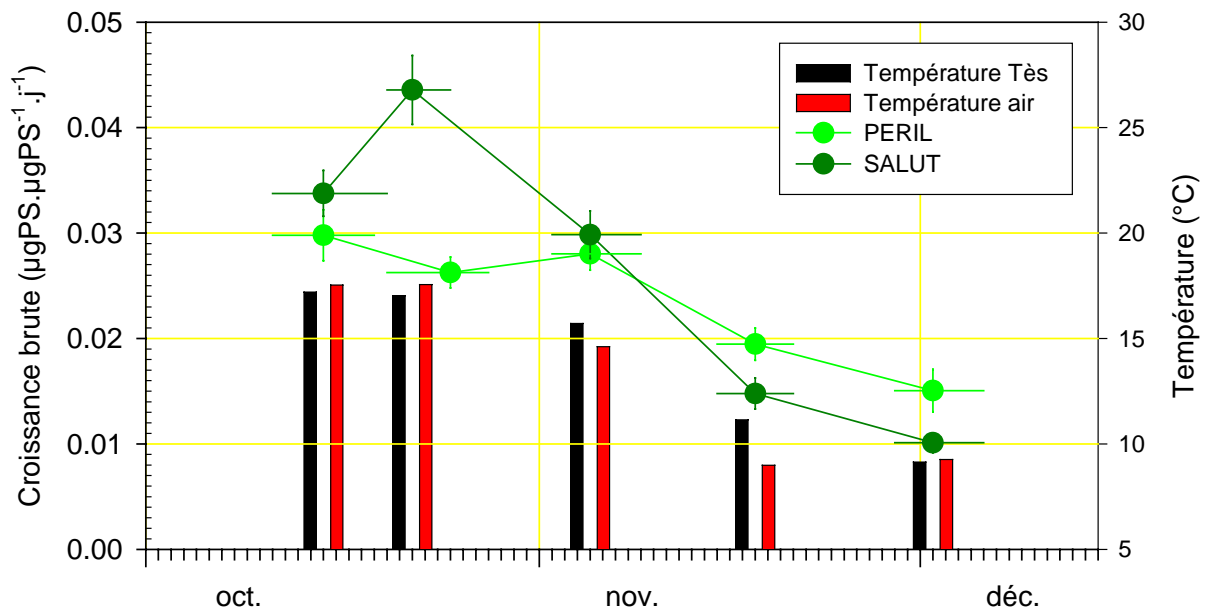


Fig. 5.3. Croissance des feuilles de *Zostera noltii* et températures mesurées au Tès et au Cap Ferret.

Les plantes situées en haut de l'estran présentent des caractéristiques de croissance supérieures à celles du points Péril jusqu'au début du mois de novembre (figure 5.3). Durant cette saison, les phénomènes de déshydratation et de photoinhibition qui arrivent souvent pendant les mois les plus chauds de l'année (Silva *et al.*, 2005), sont moins importants. Ceci explique peut-être pourquoi van Lent *et al.* (1991) ont trouvé le long d'un transect des caractéristiques inversées. Leur période d'étude étant l'été, l'insolation et la température sont beaucoup plus élevées et deviennent limitant. Il est donc possible que la tendance de croissance que l'on a relevée en automne, s'inverse à partir du printemps.

Les données de croissance des feuilles dont nous disposons ne révèlent pas de relation statistiquement significative entre la croissance et la température. Cependant la tendance observée nous permet de supposer que la lumière n'est pas le seul facteur contrôlant la croissance de *Zostera noltii*. Les figures 5.1 et 5.3. montrent en effet que le moment où la croissance mesurée au point Salut devient inférieure à celle mesurée au point Péril correspond

au moment où la température de l'air devient inférieure à celle du Tès. Le point Salut se trouvant au minimum plus d'une heure de plus (par cycle de marée, et donc plus de trois heures par jour) hors de l'eau par rapport au point Péril, on peut émettre l'hypothèse que, durant la période d'étude, la croissance des plantes situées en haut de l'estran est plus influencée par la température de l'air que les plantes du bas de l'estran, dont les conditions de température sont proche de celles mesurées au Tès.

6. CONCLUSIONS

Les valeurs de croissance relevées pendant la période mai-décembre sont comparables à celles d'autres auteurs, et confirment que la croissance de *Zostera noltii* suit une tendance unimodale, avec une augmentation au printemps et un déclin au début de l'hiver.

L'étude effectuée le long du transect de l'estran montre des différences significatives, soit de croissance, soit de caractéristiques structurales, entre plantes situées à différentes hauteurs hypsométriques.

Zostera noltii est une phanérogame qui dévoile une grande plasticité phénotypique, supportée par des changements sur certaines variables (Plastochrone Interval, hauteur de la canopée, longueur et diamètre des internœuds), qui lui permettent de faire face à des perturbations à bref et à long terme.

L'étude ici conduite montre que même sur de petites périodes il est possible d'apprendre beaucoup sur les caractéristiques de croissance et d'adaptation au milieu ; il sera pourtant nécessaire de mener des expériences sur de plus longues périodes sur la croissance des organes souterrains, afin de mieux comprendre le processus de régénération de l'herbier au début du printemps.

7. BIBLIOGRAPHIE

- Auby I., 1991. Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon : Dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. Thèse Doctorat, Université Bordeaux, I: 1-234.
- Auby I. et Labourg P.J., 1996. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. in the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research*, 35: 269-277.
- Bell J.D., Pollard D.A., 1989. Ecology of fish assemblages and fisheries associated with seagrasses. In: Larkum, A.W.D., Mc-Comb, A.J., Shepherd, S.A. (Eds.), *Biology of Seagrasses*. Elsevier, Amsterdam, pp. 536–564.
- Björk M., Uku J., Weil A., Beer S., 1999. Photosynthetic tolerances to desiccation of tropical intertidal seagrasses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 191: 121–126.
- Cebrià J., Duarte C.M., Agawin N.S.R., Merino M., 1998. Leaf growth response to simulated herbivory: a comparison among seagrass species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 220: 67–81
- Dawes C.J., Guiry M.D., 1992. Proximate constituents in the seagrasses *Zostera marina* and *Z. noltii* in Ireland. *Marine Ecology*, 13: 307-315.
- De Wit R., Stal L.J., Lomstein B.Aa., Herbert R.A., van Gemerden H., Viaroli P., Cecherelli V.U., Rodríguez-Valera F., Bartoli M., Giordani G., Azzoni R., Schaub B., Welsh D.T., Donnelly A., Cifuentes A., Antòn J., Finster K., Nielsen L.B., Underlien Pedersen A.G., Turi Neubauer A., Colangelo M.A., Heijs S.K., 2001. ROBUST: The ROle of BUffering capacities in Stabilising coastal lagoon ecosystems. *Continental Shelf Research*, 21: 2021–2041.
- Donnelly A.P., Herbert R.A., 1999. Bacterial interactions in the rhizosphere of seagrass communities in shallow coastal lagoons. *Journal of Applied Microbiology Symposium Supplement*, 85: 151S–160S.
- Duarte, C.M., 1991. Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 77: 289–300.
- Gouillieux B., 2005. Contribution à l'étude de la croissance de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon. Influence de paramètres environnementaux. Rapport de Stage, Université de Bordeaux, LER Arcachon. 12 pp.
- Gray C.A., Chick R.C., McElligot D.J., 1998. Diel changes in assemblages of fishes associated with shallow seagrass and bare sand. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 46: 849–859.

- Jacobs R.P.W.M., 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquat. Bot.*, 7: 151-172
- Jacobs R.P.W.M., Noten T.M.P.A., Claassen E., 1983. Population and growth characteristics of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. in the Dutch Wadden Sea. *Proc. Intern. Symp. on Aquatic Macrophytes*. Nijmegen, The Netherlands: 95-100.
- Leuschner C., Landwehr S., Mehlig U., 1998. Limitation of carbon assimilation of intertidal *Zostera noltii* and *Z. marina* by desiccation at low tide. *Aquat. Bot.*, 62 : 171– 176.
- Marbà N., Duarte C.M., 1994. Growth response of the seagrass *Cymodocea nodosa* to experimental burial and erosion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107: 307-311.
- Marbà N., Cebrián J., Enríquez S., Duarte C.M., 1996. Growth patterns of Western Mediterranean seagrasses: species-specific responses to seasonal forcing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 133: 203-215.
- Marbà N., Duarte C.M., 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 174: 269-280.
- Mercado J.M., Niell F.X., Silva J., Santos R., 2003. Use of light and inorganic carbon acquisition by two morphotypes of *Zostera noltii* Hornem. *J. Exp. Biol. Ecol.*, 297: 71-84.
- Nacken M., Reise K., 2000. Effects of herbivorous birds on intertidal seagrass beds in the northern Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, 54: 87-94.
- Nielsen L.B., Finster K., Welsh D.T., Donnelly A., Herbert R.A., De Wit R., Lomstein B.Aa, 2001. Sulfate reduction and nitrogen fixation rates associated with roots, rhizomes and sediments from *Zostera noltii* and *Spartina maritima* meadows. *Environmental Microbiology*, 3: 63–71.
- Peralta G., Pérez-Lloreéns J.L., Hernández I., Brun F., Vergara J.J., Bartual A., Gálvez J.A., García C.M., 2001. Morphological and physiological differences between two morphotypes of *Zostera noltii* Hornem. From the south-western Iberian Peninsula. *Helg. Mar. Res.*, 54: 80– 86.
- Pérez M., Duarte C.M., Romero J., Sand-Jensen K., Alcoverro T., 1994. Growth plasticity in *Cymodocea nodosa* stands : the importance of nutrient supply. *Aquat. Bot.*, 47: 249-264.
- Philippart C.J.M, 1995. Seasonal variation in growth and biomass of an intertidal *Zostera noltii* stand in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33: 205-218.
- Plus M., 2001. Etude et modélisation des populations de macrophytes dans la lagune de Thau (Hérault, France). Thèse Université de Paris 6, France. 369 pp.
- Sand-Jensen K., 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. *Ophelia*, 14: 185-201.

- Short F.T., Duarte C.M., 2001. Methods for the Measurement of Seagrass Growth and Production. pp: 155-182. In: 2001. Short, F.T., Coles, R.G. (eds.). Global Seagrass Research Methods. Elsevier, Amsterdam. 482 pages.
- Silva J., Santos R., 2003. Daily variation patterns in seagrass photosynthesis along a vertical gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 257: 37-44.
- Silva J., Santos R., Calleja M.L.L., Duarte C.M., 2005. Submerged versus air-exposed intertidal macrophyte productivity : from physiological to community-level assessments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 317: 87-95.
- Terrados J., Duarte C.M., Kenworthy W.J., 1997. Experimental evidence for apical dominance in the seagrass *Cymodocea nodosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 148: 263-268.
- Tilman D., 1997. Biodiversity and ecosystem functioning. In: Daily, G.C. (Ed.), *Nature's Services. Societal Dependence On Natural Ecosystems*. Island Press, Washington, DC, pp. 93-112.
- Van Lent F., Nienhuis P.H., Verschuure J.M., 1991. Production and biomass of the seagrasses *Zostera noltii* Hornem. and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers. at the Banc d'Arguin (Mauritania, NW Africa): a preliminary approach. *Aquat. Bot.*, 41: 353-367.
- Vermaat J.E., Hootsmans M.J.M., Nienhuis P.H., 1987. Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* Hornem., a perennial intertidal seagrass. *Aquat. Bot.*, 28: 287-285.
- Vermaat J.E. & Verhagen F.C.A., 1996. Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem.: coupling demographic and physiological patterns. *Aquatic Botany*, 52: 259-281.
- Zieman J.C., 1974. Methods for the study of the growth and production of the turtlegrass, *Thalassia testudinum* König. *Aquaculture*, 4: 139-143.

Sources WEB

http://www.marlin.ac.uk/species/adult_gen_Zosteranoltii.htm