

***Effets de la transplantation sur la biométrie
et sur la dynamique des nutriments, du
carbone et de la chlorophylle de Posidonia
oceanica (L.) Delile***



Denis Vangeluwe

***Dissertation présentée en vue de l'obtention du
grade de Docteur en Sciences***



Université de Liège
Année académique 2006-2007

***Effets de la transplantation sur la biométrie
et sur la dynamique des nutriments, du
carbone et de la chlorophylle de Posidonia
oceanica (L.) Delile***



Denis Vangeluwe

***Dissertation présentée en vue de l'obtention du
grade de Docteur en Sciences***



Université de Liège
Année académique 2006-2007

Remerciements

Je remercie très sincèrement Jean-Marie Bouquegneau qui m'a accueilli dans son laboratoire il y a 5 ans pour effectuer cette thèse. Je le remercie également pour la confiance qu'il m'a accordée et pour la liberté de travail qu'il m'a laissée tout au long de ces 5 années passées dans son service. Merci également à Sylvie Gobert et à Gilles Lepoint qui m'ont fourni l'aide, scientifique et morale, nécessaire pour mener à bien ce travail. Leurs conseils, leurs critiques et leur exigence ont largement contribué à l'amélioration de mes connaissances et de mon travail. Je les remercie tout particulièrement pour le soutien qu'ils m'ont apporté durant la phase finale de rédaction de ce manuscrit.

Je remercie également Pierre Lejeune et toute l'équipe de la STARESO pour l'accueil chaleureux qu'ils m'ont réservé lors de mes nombreux séjours à Calvi. Je remercie aussi tous les gens que j'y ai rencontré et côtoyé et qui ont égayé mes séjours là-bas.

Mes remerciements vont également à tous les membres du laboratoire d'Océanologie pour les bons moments passés en leur compagnie que ce soit pendant le travail ou pendant les moments de détente. Merci tout particulièrement à Renzo pour son aide précieuse et indispensable, sur le terrain comme au laboratoire.

Je remercie tout particulièrement ma famille qui m'a aidé dans ce travail par leur soutien et leur confiance.

Merci à toi Nathalie. Merci pour ton soutien dans les moments difficiles, pour ton investissement et ton aide pour la rédaction de cette thèse. Ca n'a pas été facile tous les jours et c'est en grande partie grâce à toi si j'en suis arrivé à bout. Enfin, je te remercie pour le plus beau cadeau que tu aurais pu m'offrir, notre petite Charline.

Ce travail de recherche a pu être réalisé grâce à la bourse doctorale que le FRIA m'a octroyée de 2002 à 2005.

TABLE DES MATERIES

Résumé

Chapitre 1 : Introduction

1. Les phanérogames marines	1
1.1 Description	1
1.2 Taxonomie et distribution mondiale.....	3
1.3 Causes de régression des herbiers.....	6
1.4 Avenir des herbiers.....	8
1.5 Réversibilité des régressions	10
1.6 Gestion des herbiers.....	11
1.7 Surveillance et cartographie des herbiers	13
1.8 Protection des herbiers	15
1.9 Restauration et transplantation des phanérogames marines	15
1.9.1 Méthodes de transplantation	18
a. Les méthodes sans ancrage.....	19
b. Les méthodes avec ancrage.....	19
c. Utilisation de graines et de plantules	19
1.9.2 Fertilisation	20
2 P. oceanica (L.) Delile.....	21
2.1 Description	21
2.2 Répartition géographique.....	23
2.3 Importance de l'écosystème à P. oceanica.....	24
2.4 Acquisition des nutriments	26
2.4.1 L'azote	26
2.4.2 Le phosphore.....	27
2.5 Régressions des herbiers à P. oceanica.....	28
2.5.1 Les aménagements littoraux.....	28
2.5.2 La pêche	29
2.5.3 La plaisance et l'ancrage	29
2.5.4 L'aquaculture	30
2.5.5 Les rejets en mer	31
2.6 Protection légale des herbiers à P. oceanica	32

2.7 Résumé des expériences de transplantation de <i>P. oceanica</i>.....	35
<hr/>	
Chapitre 2 : Objectifs	
<hr/>	
Problématique et objectif général.....	40
<hr/>	
Chapitre 3 : Matériel et méthodes	
<hr/>	
1. Sites.....	43
2. Campagnes de prélevements.....	44
3. Transplantation	45
3.1 Collecte et sélection des pousses	45
3.2 Mise en place des transplants sur les grilles	46
3.3 Installation des grilles de transplantation <i>in-situ</i>	48
3.4 Suivi des transplants <i>in-situ</i>.....	49
3.4.1 Suivi de la survie des transplants	49
3.4.2 Mesure des paramètres biométriques	49
3.4.3 Croissance.....	50
3.4.4 Mesure des concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle	51
3.4.5 Expériences de fertilisation.....	52
3.4.6 Expériences de marquage isotopique au ^{15}N	52
a. Expérience à court terme.....	52
b. Expérience à long terme.....	53
3.5 Mesures en laboratoire	54
3.5.1 Paramètres biométriques.....	54
3.5.2 Dosages	55
a. Chlorophylle.....	55
b. Concentrations élémentaires en carbone et azote.....	55
c. Concentrations en fer et phosphore.....	56
d. Mesures isotopiques.....	56
e. Mesure des concentrations en sels nutritifs dans l'eau interstitielle.....	57
4 Description des appareillages utilisés	57
4.1 Induction Coupled Plasma Spectrometer (I.C.P.S.).....	57

4.1.1	Principe de la méthode	57
4.1.2	Appareillage.....	57
4.2	Chaîne automatique de mesures des concentrations en nutriments..	59
4.2.1	Principe et méthode analytique.....	59
4.2.2	Appareillage.....	59
4.2.3	Mesures et calcul.....	59
4.3	Analyseur élémentaire	60
4.3.1	Principe de la méthode	60
4.3.2	Détails de la méthode (Figure 19).....	60
4.4	Spectromètre de masse.....	62
4.4.1	Principe et but de la mesure	62
4.4.2	Appareillage et mesure.....	62
4.5	Traitement statistique	64
4.5.1	Normalité des distributions	64
4.5.2	Comparaisons des moyennes	64

Chapitre 4 : Résultats

1.	Variables environnementales.....	65
1.2	La lumière	65
1.3	Température de l'eau	66
1.4	Vitesse du vent.....	67
1.5	Concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle.....	69
1.5.1	Concentration en ammonium.....	69
1.5.2	Concentration en nitrate	70
1.5.3	Concentration en phosphate.....	71
2	Observations des effets de la transplantation sur <i>P. oceanica</i>.....	72
2.1	Evolution des grilles de transplantation	72
2.2	Modification de la morphologie des transplants.....	73
3	Mesures réalisées <i>in-situ</i> sur les grilles de transplantation	75
3.1	Transplants orthotropes	75
3.1.1	Survie des transplants	76
3.1.2	Ramification des transplants.....	77

3.2 Transplants plagiotropes	81
4 Paramètres biométriques mesurés sur les transplants	84
4.1 Paramètres biométriques mesurés <i>in-situ</i>.....	84
4.1.1 Nombre de feuilles.....	84
4.1.2 Longueur maximale des feuilles	85
4.2 Paramètres biométriques mesurés au laboratoire.....	87
4.2.1 Nombre de feuilles.....	87
4.2.2 Longueur maximale des feuilles	88
4.2.3 Largeur des feuilles	89
4.2.4 Surface foliaire.....	90
4.2.5 Croissance des feuilles.....	91
4.2.6 Biomasse foliaire	92
4.2.7 Biomasse racinaire	94
5 Dosages	96
5.1 Concentrations relatives en carbone	96
5.2 Concentrations relatives en azote	99
5.3 Concentrations relatives en phosphore.....	103
5.4 Concentrations relatives en chlorophylles	106
5.5 Concentrations relatives en fer.....	107
6 Expériences de marquages isotopiques	111
6.1 Marquage à court terme.....	111
6.1.1 Faisceau terminal marqué	112
6.1.2 Faisceau latéral marqué	113
6.2 Marquage à long terme	115

Chapitre 5 : Discussion

1. Paramètres environnementaux	116
1.1 La lumière	116
1.2 La température de l'eau	119
1.3 Vitesse du vent.....	120
1.4 Concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle.....	121
2. Suivi des transplants	124

2.1 Transplants orthotropes	124
2.1.1 Survie des transplants	124
2.1.2 Ramification des transplants.....	128
2.1.3 Biométrie	131
2.1.4 Biomasse foliaire	133
2.1.5 Biomasse racinaire	134
2.1.6 Croissance des transplants	138
2.2 Transplants plagiotropes	140
2.2.1 Survie des transplants	140
2.2.2 Ramification des transplants.....	141
3. Dosages dans les transplants	142
3.1 Carbone.....	142
3.2 Azote	144
3.3 Phosphore	148
3.4 Chlorophylles	149
3.5 Fer.....	151
3.6 Effets de la fertilisation.....	153
4. Marquages isotopiques	156
4.1 Marquage à court terme.....	158
4.2 Marquage à long terme	160
 Chapitre 6 : Discussion générale.....	 161
 Chapitre 7 : Conclusion.....	 166
 Chapitre 8 : Bibliographie.....	 169

RESUME

En Méditerranée, comme dans de nombreux autres endroits autour du monde, les herbiers à phanérogames marines sont en régression suite à l'augmentation des pressions anthropiques sur les zones côtières. Dans ce travail, nous avons abordé la problématique de la transplantation de *Posidonia oceanica* dans la Baie de la Revellata.

Les objectifs de ce travail étaient, d'une part, de tester une technique de transplantation écologiquement « propre » et l'utilisation de pousses « flottantes » comme transplants. D'autre part, notre travail devait nous permettre d'essayer de mettre en évidence les modifications, tant morphologiques que physiologiques intervenant dans les transplants de *P. oceanica*. Enfin, le bouturage naturel étant une voie de recolonisation connue chez les phanérogames marines, notre recherche devait permettre de mieux appréhender la biologie fondamentale de cette espèce et de vérifier si cette recolonisation par bouturage naturel est vraiment envisageable.

Les matériaux choisis pour fabriquer les grilles de transplantation, à savoir, du bambou et des liens en sisal, ne permettent pas de réaliser des expériences de transplantation à long terme. En effet, le bambou bien que peu putrescible s'est quand même désagrégé après les 3 ans de transplantation mais surtout, les liens en sisal se sont rompus dès la première année d'expérience entraînant la destruction des grilles et le détachement des transplants.

Le taux de survie sur les grilles a été mesuré régulièrement entre mars 2002 et mars 2005. Les résultats obtenus pour les transplants orthotropes montrent que les transplants survivent bien durant la première année d'expérimentation mais par la suite, le taux de survie diminue régulièrement pour atteindre une valeur très basse après trois ans. De faibles taux de survie ont été observés dans d'autres expériences de transplantation réalisées sur *P. oceanica*. Au niveau des transplants plagiotropes, le taux de survie est resté très élevé durant plus d'un an mais est rapidement tombé à zéro par la suite. Une des principales causes de ces mauvais taux de survie est la destruction des grilles qui maintenaient les transplants en place.

Le taux de ramification obtenus sur les transplants orthotropes survivants sont encourageant puisque la grande majorité des transplants ont développé de nouveaux faisceaux. Le nombre de faisceaux de feuilles par transplant augmente

rapidement tout au long de l'expérience et après trois ans, certains transplants ne portant qu'un unique faisceau de feuille au départ, en présentaient jusqu'à six. Pour les transplants plagiotropes, on observe une augmentation rapide du nombre de faisceaux de feuilles en début d'expérience puis cette augmentation diminue et le nombre de faisceaux est resté stable.

Différents paramètres biométriques ont régulièrement été mesurés en laboratoire sur les transplants durant les 3 années d'expérience. On peut noter des différences significatives entre les résultats obtenus sur les transplants et ceux mesurés sur les pousses témoins à 17 mètres de profondeur. Le nombre de feuilles par faisceau est plus faible sur les transplants. De même, la longueur maximale des feuilles, leur largeur et donc la surface foliaire, bien que suivant les mêmes variations saisonnières que celles des pousses témoins, sont inférieures dans les transplants. La croissance et la biomasse foliaire des transplants sont significativement plus faibles que celles des pousses témoins. Au niveau de la biomasse racinaire, par contre, on observe un développement des racines dès le troisième mois d'expérience et cette augmentation se poursuit durant les trois années de croissance des transplants. Cette augmentation de la biomasse racinaire au détriment de la biomasse foliaire indique bien le rôle prépondérant joué par les organes souterrains dans la survie et le développement des transplants.

Les modifications des paramètres biométriques s'accompagnent de modifications au niveau morphologique. Les transplants initialement orthotropes changent de mode de croissance et deviennent progressivement plagiotropes avec des rhizomes horizontaux, des feuilles courbées, plus étroites et plus courtes que les témoins orthotropes. Le mode de croissance plagiotrope étant la forme colonisatrice de *P. oceanica*, ce changement constitue une modification positive et indispensable pour la recolonisation des zones altérées.

Les concentrations en chlorophylles ont été mesurées dans les feuilles des transplants et des pousses témoins entre mars 2002 et mars 2005. Les résultats obtenus montrent une évolution saisonnière marquée dans les deux types de pousses. Les transplants montrent des concentrations nettement inférieures à celles des pousses témoins dès leur mise en place. Malgré une augmentation constante

des concentrations dans les transplants durant les trois ans, les concentrations mesurées à la fin de l'expérience restent toujours plus faibles dans les transplants. Ce déficit en chlorophylle peut en partie expliquer la croissance et la biomasse réduites des transplants.

Les dosages des concentrations en fer dans les différents organes des transplants et des pousses témoins ne montrent pas de différence significative entre les deux types de pousses. Le fer et la chlorophylle étant métaboliquement liés, un déficit en fer aurait pu expliquer les différences observées dans les concentrations en chlorophylles entre pousses témoins et transplants mais cette situation doit trouver sa source ailleurs.

Les concentrations en carbone et en azote ont également été mesurées dans les différents organes des transplants tout au long de l'expérience. Si les concentrations en carbone ne montrent pas de différences significatives entre les pousses témoins et les transplants, les concentrations en azote, elles, diffèrent significativement. En effet, dans les feuilles des transplants, les concentrations en azote sont plus faibles tout au long de l'expérience. La situation est la même dans les rhizomes en début et en fin d'expérience. Enfin, dans les racines, les comparaisons ponctuelles effectuées semblent également indiquer un déficit en azote dans les tissus des transplants. Comme cela a déjà été noté dans d'autres expériences, il semble que les transplants n'ont pas les capacités d'assimilation nécessaires pour faire face à leurs besoins en nutriments. La situation est la même pour les concentrations en phosphore dans les différents organes des transplants. Les concentrations mesurées sont significativement plus faibles que celles mesurées dans les pousses témoins à la même profondeur. A nouveau, ce déficit en phosphore est présent dès la mise en place des transplants.

Au vu des différents dosages réalisés dans les transplants pendant notre étude, il semble que l'utilisation de pousses « flottantes » comme transplants ne constitue pas une bonne alternative à l'arrachage de pousses saines dans l'herbier en place. En effet, les dosages réalisés en début d'expérience ont montré que les pousses « flottantes » récoltées présentaient déjà un déficit en chlorophylles et en nutriments dans leurs feuilles, ce qui représente un handicap pour leur bon développement.

Etant donné le stress et les conditions de vie difficiles que doivent supporter les transplants (isolation de l'herbier, absence de racines), il est nécessaire que les pousses transplantées soient saines et en possession de leur stocks de nutriments intacts.

Les essais de fertilisation du sédiment à l'aide de bâtonnets d'engrais commerciaux n'ont pas donné de résultats satisfaisants. Les paramètres biométriques mesurés dans les transplants n'étaient pas différents de ceux mesurés sur les transplants non fertilisés. Au contraire, les grilles fertilisées montraient en moyenne moins de faisceaux de feuilles que les autres. Par contre, au niveau des concentrations en chlorophylles, les transplants fertilisés montraient des valeurs plus importantes. Toutefois, ces concentrations en chlorophylles plus élevées n'ont pas induit une augmentation de la croissance des feuilles. Dans les feuilles et les racines des transplants fertilisés, on a observé une augmentation des concentrations en azote mais à nouveau pas de stimulation de la croissance et du développement. La méthode d'engraissement utilisée ne semble donc pas convenir pour améliorer le développement des transplants.

Enfin, les expériences de marquages isotopiques réalisées en fin d'expérience nous montrent que les différents processus de transport des nutriments entre les différents compartiments de la plante sont bien présents et les nutriments assimilés au niveau des feuilles sont transportés vers les organes souterrains pour assurer le développement rapide des racines. Par contre, les processus de recyclage de ces nutriments sont très réduits voire absents dans les transplants puisqu'on n'observe aucun transport des nutriments depuis les feuilles adultes vers les feuilles intermédiaires en croissance active. Les expériences de marquages réalisées à long terme ont confirmé le transport des nutriments depuis les feuilles vers les organes souterrains et ce durant les 9 mois d'expérience. A nouveau, ces nutriments doivent être utilisés pour le développement du système racinaire indispensable à l'assimilation des nutriments nécessaires pour couvrir la croissance et le développement des transplants.

En conclusion, la transplantation de *P. oceanica* semble difficile à réaliser et en dehors d'un mauvais choix de support, les dosages réalisés nous montrent que les

transplants ont des difficultés à faire face à leurs besoins en nutriments nécessaires à leur développement en absence de connexion avec le reste de l'herbier et en absence de racines. La colonisation ou la recolonisation par bouturage de pousses de *P. oceanica* naturellement arrachées semble donc être peu probable et très aléatoire au vu des données récoltées dans ce travail.

INTRODUCTION

1. Les phanérogames marines

1.1 Description

L'appellation « phanérogames marines » rassemble l'ensemble des plantes à fleur qui vivent submergées dans les eaux peu profondes et les estuaires. Toutes ces espèces sont des monocotylées mais elles ne possèdent pas une origine évolutive unique, il s'agit d'un groupe polyphylétique défini par une niche écologique particulière (Green et Short, 2003). Afin de survivre dans l'environnement marin, les phanérogames marines ont développé différentes adaptations :

- Une capacité à se développer en milieu immergé malgré les problèmes de faible concentration en gaz et de vitesse de diffusion
- L'adaptation à une concentration en sel importante et souvent variable
- Un système d'ancre solide pour résister aux mouvements de l'eau
- Un mécanisme de pollinisation sous-marin
- La capacité d'être compétitives face aux autres espèces présentes en milieu marin

Ces adaptations ont entraîné le développement d'une série de caractéristiques morphologiques largement répandues parmi les différentes espèces de phanérogames marines telles que des feuilles aplatis (à l'exception de *Syringodium* et certains *Phyllospadix* spp.), allongées ou en forme de ruban (à l'exception des espèces du genre *Halophila*) et un système de racines et rhizomes fort développé (Green et Short, 2003; Short et Coles, 2001) (Figure 1).

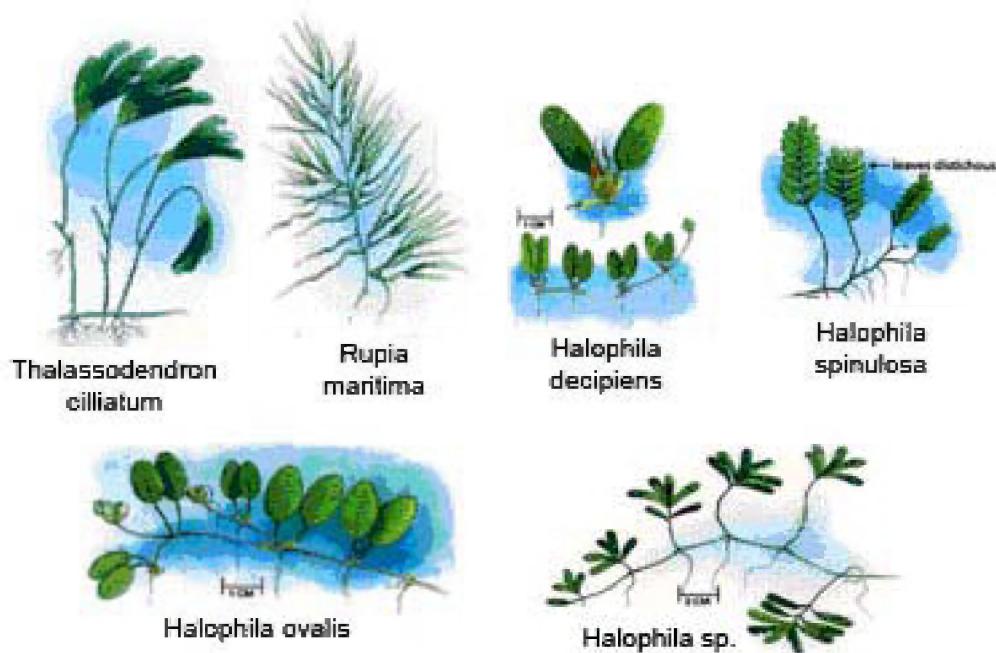
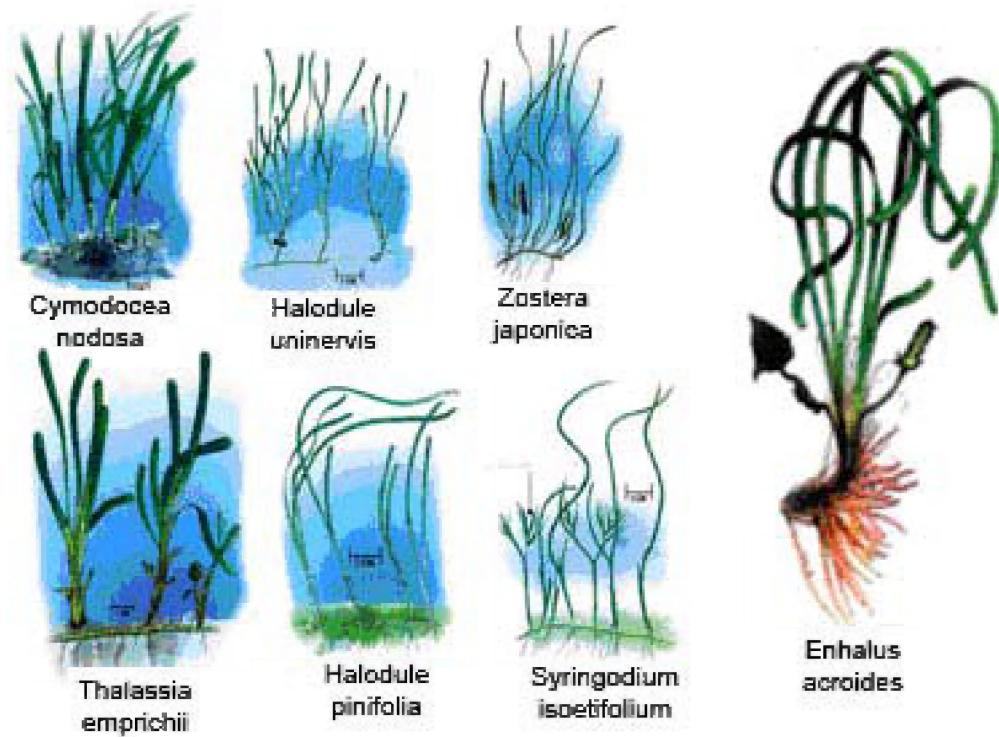


Figure 1 : Représentation schématique de différentes espèces de phanérogames marines. En haut, la forme typique avec des feuilles allongées et aplatis. En bas, différentes formes ne répondant pas au schéma habituel.

Les phanérogames marines forment de véritables prairies sous-marines appelées « herbiers » dont la structure varie selon les endroits, allant d'un état clairsemé (de zéro à quelques dizaines de pousses par mètre carré) à un état particulièrement dense (plus de 3000 pousses par mètre carré) (McRoy *et al.*, 1977). En général, elles colonisent les zones dominées par les substrats sableux ou vaseux mais certaines espèces sont capables de coloniser des substrats rocheux (e.g. *Phyllospadix*). Etant donné leur structure souterraine complexe formée de nombreux tissus non photosynthétiques qui nécessitent l'apport de constituants provenant des feuilles, les phanérogames marines requièrent de grandes quantités de lumière pour leur développement. Donc, bien qu'exceptionnellement présentes jusqu'à 70 mètres en eaux très claires, les phanérogames marines vivent généralement dans les eaux peu profondes sauf certaines espèces qui peuvent coloniser les fonds jusqu'à 40-50 mètres (Green et Short, 2003).

1.2 Taxonomie et distribution mondiale

La taxonomie des phanérogames marines est, depuis longtemps, sujette à de nombreux remaniements. Actuellement, 59 espèces de phanérogames marines sont classées dans 12 genres et 5 familles (Tableau 1) (Hemminga & Duarte, 2000; Short & Coles, 2001). Trois de ces genres, *Halophila*, *Zostera* et *Posidonia*, qui ont vraisemblablement évolué à partir de lignées anciennes (Den Hartog, 1970), comprennent une grande partie des espèces répertoriées (55%) tandis que le genre *Enhalus*, le genre le plus récent, est représenté par une unique espèce (*Enhalus acroides*) (Hemminga et Duarte, 2000). Les espèces du genre *Rupia* spp. sont incluses dans les phanérogames marines lorsqu'on les retrouve en milieu marin ou dans les estuaires mais, n'étant pas exclusivement marines, elles ne sont pas universellement acceptées comme telles (Green et Short, 2003).

Tableau 1 : Liste des espèces de phanérogames marines (d'après Green et Short, 2003)

Genre	Espèce	Auteur	Genre	Espèce	Auteur
Hydrocharitaceae					
<i>Enhalus</i>	<i>acorooides</i>	(L.f.) Royle	<i>Posidonia</i>	<i>angustifolia</i>	Cambridge & Kuo
<i>Halophila</i>	<i>australis</i>	Doty & Stone	<i>Posidonia</i>	<i>australis</i>	Hooker f.
<i>Halophila</i>	<i>baillonii</i>	Ascherson	<i>Posidonia</i>	<i>coriacea</i>	Cambridge & Kuo
<i>Halophila</i>	<i>beccarii</i>	Ascherson	<i>Posidonia</i>	<i>denhartogii</i>	Kuo & Cambridge
<i>Halophila</i>	<i>capricorni</i>	Larkum	<i>Posidonia</i>	<i>kirkmanii</i>	Kuo & Cambridge
<i>Halophila</i>	<i>decipiens</i>	Ostenfeld	<i>Posidonia</i>	<i>oceania</i>	(L.) Delile
<i>Halophila</i>	<i>engelmanni</i>	Ascherson	<i>Posidonia</i>	<i>ostendfeldii</i>	den Hartog
<i>Halophila</i>	<i>hawaiiiana</i>	Doty & Stone	<i>Posidonia</i>	<i>sinuosa</i>	Cambridge & Kuo
<i>Halophila</i>	<i>johsonii</i>	Eiseman			
<i>Halophila</i>	<i>minor</i>	(Zollinger) den Hartog	Zosteraceae		
<i>Halophila</i>	<i>ovalis</i>	(R. Brown) Hooker f.	<i>Zostera</i>	<i>asiatica</i>	Miki
<i>Halophila</i>	<i>ovata</i>	Gaudichaud	<i>Zostera</i>	<i>caespitosa</i>	Miki
<i>Halophila</i>	<i>spinulosa</i>	(R. Brown) Ascherson	<i>Zostera</i>	<i>capensis</i>	Setchell
<i>Halophila</i>	<i>stipulacea</i>	(Forsskål) Ascherson	<i>Zostera</i>	<i>capricorni</i>	Ascherson
<i>Halophila</i>	<i>tricostata</i>	Greenway	<i>Zostera</i>	<i>caulescens</i>	Miki
<i>Thalassia</i>	<i>hemprichii</i>	(Ehrenberg) Ascherson	<i>Zostera</i>	<i>japonica</i>	Aschers. & Graebner
<i>Thalassia</i>	<i>testudinum</i>	Banks ex König	<i>Zostera</i>	<i>marina</i>	Linnaeus
			<i>Zostera</i>	<i>noltii</i>	Hornemann (Martens ex Aschers.) den Hartog
			<i>Zostera</i>	<i>tasmanica</i>	
Cymodoceaceae					
<i>Amphibolis</i>	<i>antarctica</i>	(Labill.) Sonder et Ascherson	<i>Phyllospadix</i>	<i>iwatensis</i>	Makino
<i>Amphibolis</i>	<i>griffithii</i>	(Black) den Hartog	<i>Phyllospadix</i>	<i>japonicus</i>	Makino
<i>Cymodocea</i>	<i>angustata</i>	Ostenfeld	<i>Phyllospadix</i>	<i>scouleri</i>	Hooker
<i>Cymodocea</i>	<i>nodosa</i>	(Ucria) Ascherson	<i>Phyllospadix</i>	<i>serrulatus</i>	Ruprecht ex Aschers.
<i>Cymodocea</i>	<i>rotundata</i>	Ehrengerg & Hemprich ex Ascherson	<i>Phyllospadix</i>	<i>torreyi</i>	S. Watson
<i>Cymodocea</i>	<i>serrulata</i>	(R. Brown) Ascherson			
<i>Halodule</i>	<i>beaudeletii</i>	(den hartog) den Hartog	Ruppiaceae		
<i>Halodule</i>	<i>bermudensis</i>	den Hartog	<i>Ruppia</i>	<i>cirrhosa</i>	(Petagna) Grande
<i>Halodule</i>	<i>emarginata</i>	den Hartog	<i>Ruppia</i>	<i>maritima</i>	Linnaeus
<i>Halodule</i>	<i>pinifolia</i>	(Miki) den Hartog	<i>Ruppia</i>	<i>megacarpa</i>	Mason
<i>Halodule</i>	<i>uninervis</i>	(Forsskål) Ascherson	<i>Ruppia</i>	<i>tuberosa</i>	Davis & Tomlisson
<i>Halodule</i>	<i>wrightii</i>	Ascherson			
<i>Syringodium</i>	<i>filiforme</i>	Kützing			
<i>Syringodium</i>	<i>isoetifolium</i>	(Ascherson) Dandy			
<i>Thalassodendron</i>	<i>ciliatum</i>	(Forsskål) den Hartog			
<i>Thalassodendron</i>	<i>pachyrhizum</i>	den Hartog			

Malgré leur faible diversité spécifique, les phanérogames marines colonisent la plupart des régions côtières du globe. Les pays présentant la plus grande diversité de phanérogames marines sont l'Australie (29 espèces), les Etats-Unis (23 espèces) et le Japon (16 espèces). Ces pays ont pour particularité de posséder des côtes tant en milieu tempéré que tropical. Ensuite, viennent les pays tropicaux tels que l'Inde et les Philippines (14 espèces chacun) et la Papouasie Nouvelle-Guinée (12 espèces). Les Philippines, la Papouasie et l'Indonésie (12 espèces) sont généralement

considérés comme le centre de la diversité des phanérogames marines (Green et Short, 2003) (Figure 2).

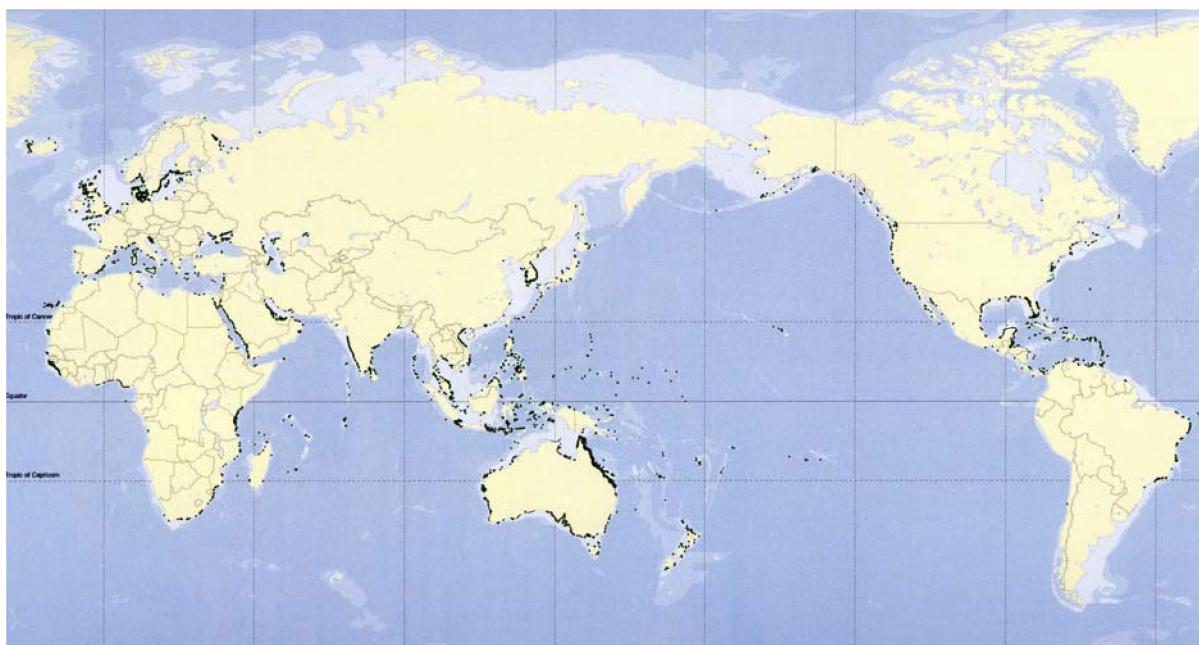


Figure 2 : Distribution mondiale des phanérogames marines (Green et Short, 2003)

Seules 5 espèces différentes de phanérogames marines colonisent la Méditerranée: *P. oceanica*; *Cymodocea nodosa*, également présente sur la côte nord-atlantique africaine et portugaise; *Zostera marina* et *Zostera noltii*, avec une large distribution en milieu tempéré et enfin *Halophila stipulacea* résultant d'une introduction récente depuis la Mer rouge (Short et Coles, 2001). *P. oceanica* est très largement répandue et de nombreuses études ont abordé les différents aspects de sa distribution (Pasqualini *et al.*, 1998; Piazzi *et al.*, 2000), de son écologie, de sa physiologie (Lepoint *et al.*, 2002, 2004; Alcoverro *et al.*, 1997, 2001; Invers *et al.*, 2002, 2004; Marbà *et al.*, 2002) et, plus récemment, de la génétique (Capiomont *et al.*, 1996; Micheli *et al.*, 2005).

1.3 Causes de régression des herbiers

Le déclin des populations de phanérogames marines dans le monde a le plus souvent été associé à l'augmentation du développement industriel et urbain (Larkum et West, 1982; Cambridge *et al.*, 1986; Livingston, 1987; Fortes, 1998; Bourcier, 1989; Kirkman, 1990; Short et Wyllie-Echeverria, 1996). En effet, l'accroissement constant des activités humaines sur le littoral constitue un facteur de déstabilisation de l'équilibre, jusqu'alors établi, du milieu marin. Cependant, certains phénomènes naturels peuvent également être responsables de la dégradation des herbiers (Short et Wyllie-Echeverria, 1996).

Les événements géologiques tels que les éruptions volcaniques, l'érosion côtière due aux vagues et aux courants, peuvent avoir un impact sur les herbiers voire même éliminer totalement les phanérogames. De plus, les événements météorologiques comme les pluies importantes et prolongées, l'augmentation de la vitesse du vent (orages hivernaux, ouragans, cyclones) (Preen *et al.*, 1995) ou encore la formation et le retrait des glaces peuvent provoquer une diminution de la couverture des herbiers ou une modification de la répartition des espèces (Short et Wyllie-Echeverria, 1996).

Les interactions biologiques telles que le broutage, la bioturbation et les maladies peuvent également avoir des effets négatifs importants sur les phanérogames. Dans l'hémisphère nord, certaines espèces de *Zostera* sont fréquemment consommées par des oiseaux marins, réduisant ainsi fortement la couverture (Baldwin et Lovvorn, 1994). En milieu tropical, les tortues herbivores, les dugongs et les lamantins peuvent fortement réduire la biomasse foliaire, mais aussi souterraine, des phanérogames marines (Thayer *et al.*, 1982; Lanyon *et al.*, 1989). Certains poissons herbivores se nourrissent d'espèces tropicales (McRoy et Helfferich, 1980; Klumpp *et al.*, 1989) ou tempérées (Cebrian *et al.*, 1996; Jadot *et al.*, 2002) allant parfois jusqu'à contrôler la répartition des espèces suivant leurs préférences alimentaires (Short et Wyllie-Echeverria, 1996). Enfin, de nombreux invertébrés (mollusques, crabes, oursins) se nourrissent également de phanérogames marines (Dirnberger et Kitting, 1988; Wigand et Churchill, 1988; Short *et al.*, 1993) et peuvent provoquer des dégâts importants dans les herbiers en cas de surpopulation (Larkum et West, 1990). Les maladies constituent également une cause de régression pour les phanérogames marines. Ainsi, les infections dues aux champignons du genre

Labyrinthula ont provoqué durant les années 30 d'énormes déclins dans les populations de *Z. marina* en Atlantique occidental où les populations ont pratiquement été décimées en une année (Short et al., 1988; Hemminga et Duarte, 2000).

Des études récentes sur le réchauffement climatique indiquent que ce dernier pourrait avoir un impact négatif non négligeable sur les herbiers de phanérogames marines à long terme (Short et Neckles, 1999). En effet, les effets directs et indirects du changement climatique sur les phanérogames marines risquent d'altérer leur productivité, leur distribution voire leur fonctionnement. Parmi les effets les plus critiques, on peut citer l'augmentation de la température de l'eau dû à l'effet de serre, l'augmentation du niveau de la mer qui en découle et ses impacts secondaires sur la profondeur de la colonne d'eau (diminution de la quantité de lumière atteignant le fond) et l'ampleur des marées, la direction et l'intensité des courants (augmentation de la turbidité et diminution de l'intensité lumineuse) et la salinité dans les estuaires et les rivières. De plus, une augmentation de la concentration en CO₂ et les impacts d'une augmentation des radiations UV-B pourraient altérer directement les processus de photosynthèse et la productivité des phanérogames. La distribution naturelle des phanérogames marines étant contrôlée par les facteurs tels que la lumière, la profondeur de la colonne d'eau, les mouvements de l'eau, la salinité et la température (Short & Coles, 2001), ces changements entraîneront des modifications de la distribution des populations de phanérogames marines et certaines communautés risquent de décliner ou de disparaître totalement (Short & Neckles, 1999).

Les herbiers à phanérogames marines, situés dans les zones côtières peu profondes, sont en première ligne face aux activités anthropiques croissantes. Les activités qui agissent de façon directe sur les herbiers ou qui altèrent la qualité et la transparence des eaux causent les dommages les plus importants. Les évaluations des dégâts provoqués par ce type d'activité (Short et Wyllie-Echeverria, 1996) suggèrent que l'expansion des populations humaines constitue aujourd'hui la cause principale de régression des herbiers à phanérogames marines à travers le monde. Les causes anthropiques de régression les plus fréquentes étant semblables pour les différentes espèces autour du globe, celles-ci seront décrites dans le chapitre traitant de la régression de *P. oceanica* en Méditerranée.

1.4 Avenir des herbiers

Soumises aux pressions anthropiques, directes ou indirectes, l'avenir des zones côtières dans les prochaines décennies, et par conséquence des herbiers, est incertain et dépend fortement de l'évolution de la population humaine.

La majeure partie des herbiers à phanérogames marines situés sur les côtes des pays en voie de développement font face aujourd'hui aux plus importantes dégradations environnementales et celles-ci ne feront que s'accroître dans le futur. Dans ces régions, les principaux impacts sur les herbiers sont dus aux modifications de l'utilisation du territoire et particulièrement la déforestation et les effets qui lui sont associés (envasement, forts apports en nutriments et en déchets suite au lessivage des sols) (Turner et Schwarz, 2006).

Le développement et l'expansion des menaces déjà existantes ne feront qu'augmenter la destruction des herbiers dans un avenir proche. La croissance des populations côtières (résidents et touristes), comme celle observée en Méditerranée par exemple, va induire une augmentation des rejets d'eaux usées ainsi qu'une augmentation des perturbations physiques directes sur les herbiers à travers la construction d'infrastructures côtières, la plaisance et la pêche. Le développement des techniques aquacoles et la diminution parallèle des populations naturelles de poissons risquent également d'avoir des impacts sur les herbiers. L'utilisation accrue d'engrais en agriculture, couplée à l'augmentation des rejets d'eaux usées, vont mener à l'augmentation des décharges de nutriments dans les zones côtières et donc à l'expansion des problèmes d'eutrophisation. De plus, l'étendue des impacts anthropiques indirects sur les herbiers devrait également augmenter suite à l'intensification des émissions de CO₂ et autres gaz à effet de serre. Ces activités conduiront à une augmentation de la concentration en CO₂ dans l'eau de mer induisant une diminution du pH, une augmentation de la température de l'eau, un accroissement du niveau de la mer, une intensification des courants et une augmentation de la fréquence et de la force des tempêtes. Tous ces phénomènes mèneront, à plus ou moins long terme, à la régression d'importantes surfaces d'herbier à phanérogames marines (Duarte, 2002).

Malgré les difficultés à estimer l'étendue des pertes dans les prochaines décennies, l'étendue géographique de ces derniers peut déjà être délimitée dans les pays en voie de développement. Les herbiers qui seront principalement affectés se

situent en Asie du sud-est, en Afrique de l'est et, dans une moindre mesure, dans les Caraïbes. Les zones côtières des autres régions en développement (Amérique du Sud, Afrique de l'ouest) possèdent des herbiers de taille plus réduite et les impacts locaux n'auront que des effets limités. L'Océanie constitue la seule région possédant d'importants herbiers où les pertes attendues seront réduites grâce aux politiques de protections mises en place mais surtout grâce aux faibles populations dans ces régions. Malgré cela, les zones côtières proches des grandes villes australiennes montrent déjà des régressions importantes et les herbiers sont considérés, avec les récifs coralliens, comme les écosystèmes les plus menacés dans ces régions (Turner et Schwarz, 2006).

Bien que les données sur les modifications des écosystèmes à phanérogames marines soient restreintes, les rapports existants montrent une tendance au déclin que ce soit dans les écosystèmes tempérés ou tropicaux. On a rapporté des déclins à grande échelle dans plus de 40 endroits à travers le monde (Hemminga et Duarte, 2000) et 70 % de ceux-ci peuvent être attribuables à des perturbations anthropiques (Short et Wyllie-Echeverria, 1996). Depuis quelques décennies, les rapports concernant les régressions d'herbiers se sont multipliés par 10 et cette tendance ne devrait pas ralentir. Short et Wyllie-Echeverria (1996) ont estimé à partir d'extrapolation des divers rapports disponibles que la surface totale d'herbier perdue pendant les années 90 s'élève à 12000 km² soit une perte de 2% de la surface totale des herbiers durant cette période.

Etant donné les tendances actuelles et l'évolution de celles-ci, il est clair que le scénario le plus probable pour l'avenir est une perte majeure des herbiers partout autour du globe. Toutefois, une estimation quantitative de l'ampleur des régressions est, comme nous l'avons dit précédemment, impossible à réaliser.

Bien que les régressions d'herbiers aient été bien documentées dans le monde, les conséquences de ces pertes sont généralement mal comprises. La nature, l'intensité et la fréquence, le moment et/ou la durée d'une perturbation influenceront l'étendue de la régression et la durée du rétablissement. Avec les pressions anthropiques croissantes sur les écosystèmes côtiers et leurs effets négatifs sur les communautés de phanérogames marines, la compréhension des processus de rétablissement est essentielle dans les stratégies développées afin de faire face aux perturbations potentielles (Turner et Schwarz, 2006).

1.5 Réversibilité des régressions

Les régressions peuvent être rapides avec d'importantes modifications dans la distribution et l'abondance sur une échelle de temps aussi courte que quelques semaines ou mois (Short *et al.*, 1996; Seddon *et al.*, 2000). La question de la réversibilité des régressions est primordiale, particulièrement parce que la disparition des herbiers s'accompagne généralement de la disparition de la faune et des ressources qui lui sont associées. Alors que les perturbations et les régressions sont bien documentées, les mécanismes de recolonisation et les facteurs qui l'influencent sont généralement mal connus. Les phanérogames reposent, à des degrés différents, sur la reproduction végétative ou sur la reproduction sexuée pour le maintien en place des herbiers tandis que la reproduction végétative est connue pour être le mécanisme principal dans la dispersion et la recolonisation des herbiers (Patriquin, 1975; Meehan & West 2000). Bien que la recolonisation naturelle soit possible pour les espèces à croissance rapide et utilisant la reproduction sexuée pour se multiplier (*Halophila* spp. et *Enhalus acroides*) (Hemminga et Duarte, 2000), la recolonisation naturelle des espèces à croissance lente et se reproduisant principalement de façon végétative (*P. oceanica* par exemple) est lente et la restauration des surfaces détruites peut nécessiter plusieurs décennies (Hemminga et Duarte, 2000; Neckles *et al.*, 2005). Pour ces espèces, les pertes actuelles et futures affecteront de nombreuses générations à venir. De plus, le rétablissement naturel des herbiers entraîne une modification de la composition spécifique en faveur d'espèces à croissance rapide, des espèces pionnières, telles que *Halophila* et *Halodule* spp. (Marbà et Duarte, 1998) et/ou d'espèces à reproduction sexuée bien développée telles que *Enhalus acroides* dans la région indo-pacifique (Duarte *et al.*, 1997).

La colonisation de nouvelles surfaces ou la recolonisation de zones perturbées pouvant parfois être éloignées des herbiers existants dépendront des capacités de dispersion et du succès du recrutement spécifiques de l'espèce concernée. Enfin, le rétablissement des herbiers est le plus souvent dépendant de la qualité de l'eau et du sédiment indispensable à la croissance et à la survie des phanérogames (Orth *et al.*, 2002).

1.6 Gestion des herbiers

Afin de conserver les herbiers actuels, il sera indispensable d'intervenir sur les différentes causes responsables des régressions et d'essayer de minimiser les impacts sur l'écosystème.

La qualité de l'eau étant essentielle pour la santé des phanérogames marines, le maintien et l'amélioration de la qualité des eaux côtières constituent les points centraux pour la gestion des herbiers. Dans ce cadre, il est nécessaire de réduire les apports de sédiment et de nutriment afin de limiter la réduction de la lumière et les problèmes d'eutrophisation (Orth *et al.*, 2002). Ces apports provenant des activités sur le continent, les rivières et les estuaires, leur gestion nécessitera une intégration accrue des activités terrestres et une coordination des différentes agences de gestion afin d'assurer une approche commune de la gestion des écosystèmes côtiers. L'idée sous-jacente est que, si la qualité de l'eau est maintenue ou améliorée, l'herbier persistera.

La bonne gestion des activités dans les zones côtières est également importante pour la conservation des herbiers à phanérogames marines. En effet, le développement des constructions côtières et des activités telles que le chalutage, le dragage ou encore la plaisance doit être pris en considération dans les programmes de protection des écosystèmes afin de minimiser les impacts directs sur les herbiers. Ces activités pouvant avoir un impact à longue distance (modification de la qualité de l'eau, transport de sédiment), il est également important de prendre en considération ces effets indirects. Une gestion efficace des herbiers à phanérogames marines nécessitera donc de prendre conscience et de bien comprendre les conséquences des altérations et des activités dans les zones côtières (Turner et Schwarz, 2006).

La distribution et l'étendue d'un herbier et la valeur qu'il représente constituent des informations indispensables pour les gestionnaires afin de planifier et de prendre les décisions qui minimiseront les impacts sur l'habitat (Coles et Fortes, 2001; Coles *et al.*, 2003). Pour correctement évaluer les effets d'une proposition de développement sur les herbiers, les gestionnaires doivent avoir une compréhension détaillée de l'importance de l'herbier dans le site considéré incluant des considérations sur l'importance écologique, sociale, culturelle et économique ainsi que des pertes et dégradations que ce développement risque d'entraîner (Walker *et al.*, 2001).

L'identification et la quantification de l'importance de l'herbier et les coûts associés à la perte et à la dégradation de ces habitats sont critiques si les gestionnaires veulent avoir une information complète sur les conséquences de leurs décisions.

Alors que les impacts sur les herbiers associés aux activités individuelles peuvent être relativement insignifiants, les impacts cumulatifs des effets directs et indirects associés à la pression des populations côtières constituent une menace sérieuse à la survie à long terme des herbiers. L'augmentation progressive des impacts associés aux pressions anthropiques doit absolument être gérée si les récentes régressions observées partout dans le monde veulent être évitées dans le futur (Turner et Schwarz, 2006). Il sera donc nécessaire d'apporter une plus grande considération aux impacts environnementaux cumulatifs pouvant résulter des « petites » décisions environnementales en considérant l'écosystème dans sa totalité lors des prises de décision de gestion des ressources. Par exemple, si un herbier est déjà stressé (par la dégradation de la qualité de l'eau par exemple), le dragage d'un nouveau canal ou l'augmentation du trafic maritime pourraient conduire l'herbier avoisinant au-delà de ses limites physiologiques entraînant sa dégradation voire sa disparition. Les programmes actuels de gestion des systèmes côtiers n'utilisent pas ce genre d'approche. Tant qu'une approche globale de l'écosystème ne sera pas considérée, ce genre de régressions cumulatives continuera à se produire (Turner et Schwarz, 2006).

Enfin, la gestion des herbiers à *P. oceanica* pourrait tirer bénéfice de campagnes d'informations auprès du public et de conseils ciblés et appropriés sur les rôles et l'importance de cet écosystème, les activités pouvant l'affecter, les besoins de gestion nécessaires à sa conservation (Coles et Fortes, 2001). Les programmes d'éducation publique devraient donc se concentrer sur les actions pouvant être prises par les populations afin de réduire les impacts anthropiques sur les phanérogames marines.

Un exemple d'initiative internationale pour promouvoir la gestion des herbiers a été l'établissement du programme « Seagrass-Watch » dans le Queensland (Australie) (McKenzie *et al.*, 2000). Le Seagrass-Watch est un programme de surveillance qui se base sur un partenariat entre les communautés et différentes agences gouvernementales. Ce programme a été développé afin de récolter un maximum de données sur le statut, les conditions environnementales et les

tendances observées dans les herbiers du Queensland. Ces relevés permettront une mise en garde rapide sur les changements majeurs dans l'abondance, la distribution et la composition spécifique des herbiers. Ces données auraient été impossibles à rassembler par les agences gouvernementales seules. Ce programme a réussi à susciter l'intérêt des communautés sur les conditions et les régressions des herbiers à phanérogames marines dans ces régions et à motiver les communautés à jouer un rôle de collecte d'informations.

L'augmentation des pressions et des menaces sur les herbiers présente un sérieux risque pour leur survie à long terme. Une meilleure éducation, une plus grande prise de conscience et une implication plus grande des populations ainsi qu'une amélioration des activités sur le continent permettront la réduction des impacts directs dus au développement des zones côtières sur les herbiers à phanérogames marines (Turner et Schwarz, 2006).

1.7 Surveillance et cartographie des herbiers

L'absence d'inventaire complet des herbiers rends difficile l'estimation précise des impacts sur ces écosystèmes. La surveillance des modifications, de la distribution et des conditions de vie des herbiers devrait permettre une identification rapide des zones menacées (Kelly *et al.*, 2001).

La surveillance est un aspect important dans la gestion de tout écosystème naturel. Il est nécessaire de développer des programmes à long terme afin de régulièrement estimer et quantifier la distribution, l'étendue, l'abondance et les conditions de vie des phanérogames. Ces estimations doivent être réalisées tant au niveau local que régional voire national et ce à des échelles saisonnières ou interannuelles. La connaissance des gammes naturelles de variation des différents paramètres tant dans l'espace que dans le temps, est essentielle pour distinguer les modifications anthropiques des variations naturelles. Sans ces données, il sera impossible d'interpréter les changements du système et d'estimer les besoins nécessaires à sa bonne gestion (Kelly *et al.*, 2001). Cette surveillance permet aux gestionnaires de réagir rapidement et de prendre les décisions nécessaires pour améliorer le succès de leurs programmes de gestion. La surveillance permet a

posteriori d'évaluer le succès des politiques et des réglementations qui ont été mises en place pour protéger l'écosystème.

Un exemple d'un tel programme de surveillance est le SeagrassNet (<http://www.seagrassnet.org/>). Ce programme est une initiative globale de surveillance initié en 2001 pour étudier et documenter la situation mondiale des herbiers. Il a débuté par une étude pilote dans différents pays du Pacifique occidental mais depuis, un protocole de surveillance global a été établi. Le but final d'une telle action est d'augmenter les connaissances et la conscience publique sur l'importance des phanérogames marines et l'importance de la gestion des écosystèmes côtiers. Ce programme a aussi permis de développer la participation des communautés concernées et permettra, à long-terme, la surveillance et l'étude des patterns saisonniers des herbiers (McKenzie et Campbell, 2002).

De tels programmes nécessitent le développement et l'utilisation de méthodes de cartographie des herbiers (McKenzie *et al.*, 2003). Le choix de l'outil à utiliser dépend de la zone étudiée, de la limite inférieure de la communauté (la profondeur maximale), du degré de précision requis et du rapport coût-efficacité en relation avec le temps dépensé (Green *et al.*, 1996; McKenzie *et al.*, 2003). Les phanérogames peuvent être surveillées à différentes échelles spatiales et temporelles. Des échelles spatiales variant de moins de 1 m² (échelle d'une pousse de *P. oceanica*) à plus de 10⁹ m² (échelle d'un herbier entier) et des échelles temporelles variant de la minute à la décennie peuvent fournir des informations significatives en fonction de la problématique abordée.

Alors que la télédétection satellitaire est largement utilisée aujourd'hui pour la cartographie à grande échelle, la plupart de ces instruments à haute résolution tels que le « Landsat Thermic Mapper » (TM) ou le « SPOT High-Resolution Visible » (HRV) fournissent une résolution descriptive de l'écosystème utile mais limitée (Green *et al.*, 1996; Mumby *et al.*, 1997). En effet, la taille des pixels (20-30 m) est similaire à la taille des patches observés dans les herbiers rendant l'interprétation des images laborieuse. Le besoin de pixels plus petits a conduit à rechercher d'autres outils tels que les photos aériennes ou le sonar à balayage latéral (Pasqualini *et al.*, 1998). Ces derniers outils semblent particulièrement appropriés pour la cartographie des herbiers à méso-échelle.

1.8 Protection des herbiers

La protection totale et la suppression des impacts humains sur les phanérogames marines constituent les stratégies les plus efficaces pour assurer la persistance des herbiers et la conservation de leur valeur écologique. Dans le futur, un plus grand niveau de protection devra être accordé aux phanérogames marines. Les herbiers devraient être intégrés dans les réserves ou les zones protégées afin d'assurer leur protection à long terme et conserver les herbiers actuels. Il sera également important d'identifier les zones d'herbiers d'importance écologique particulière ou pouvant être considérées comme unique ou rare (Turner et Schwarz, 2006).

Si les phanérogames peuvent être protégées dans les limites des réserves ou des zones protégées, cela sera vain si les eaux adjacentes ne sont pas correctement gérées. En effet, de nombreuses menaces proviennent de sources éloignées et il n'y a actuellement que peu de moyens disponibles pour faire face aux activités qui affectent les sites mais dont la source est géographiquement éloignée des limites des réserves. Ceci renforce l'importance d'adopter une approche croisée entre les différents secteurs de gestion des écosystèmes. Il est également important d'identifier et d'implémenter des indicateurs permettant de mesurer le succès des programmes de protection entrepris (Coles et Fortes, 2001).

1.9 Restauration et transplantation des phanérogames marines

Une fois perdues, les phanérogames marines ne se rétablissent pas naturellement facilement. Ces plantes nécessitent des conditions environnementales spécifiques qui sont généralement perdues parallèlement au déclin des herbiers. Les zones qui présentaient un herbier dense auparavant peuvent devenir inappropriées pour le développement d'un nouvel herbier. Etant donné l'importance des herbiers et des communautés associées, les efforts concernant la restauration des herbiers se sont intensifiés partout dans le monde (Fonseca, 1992; Hemminga et Duarte, 2000).

Par définition, le but de la restauration est de remettre en place les ressources naturelles dégradées ou perdues après l'arrêt de la cause initiale de la dégradation. Pour les phanérogames marines, les technologies de transplantation, développées en tant que premières stratégies de restauration, ont montré des résultats fort

variables quant au succès, suivant l'espèce transplantée et le type de technique utilisée (Fonseca *et al.*, 1998).

La transplantation constitue une option indispensable pour la restauration des écosystèmes des espèces de phanérogames marines à croissance lente. Cependant, la transplantation est une technique souvent trop coûteuse pour être implémentée à grande échelle ce qui est un inconvénient d'autant plus grand que les futures importantes régressions risquent de se produire dans les pays en voie de développement où le coût de ces programmes de transplantation est un obstacle quasi insurmontable. Enfin, la transplantation des phanérogames marines entraîne des dégâts dans une population donneuse réduisant ainsi la valeur de ces techniques pour les programmes de gestion de l'environnement.

Malgré tout, aux Etats-Unis et en Australie, la politique de la « perte nulle » signifie que toute perte de phanérogame causée par une intervention humaine directe doit être compensée par la création, généralement par transplantation, d'une surface équivalente de nouvel herbier (Coles et Fortes, 2001). C'est pourquoi, dans ces pays, les méthodes de transplantation sont largement développées et sont testées à grande échelle. Par exemple, dans l'estuaire de Great Bay (New Hampshire), 2,5 hectares de *Z. marina* ont été transplantés afin de réduire l'impact de la construction de l'extension du port (Davis et Short, 1997). 250000 transplants (représentant moins d'1% de la population du site donneur) de *Z. marina* ont ainsi été mis en place entre 50 cm et 2 m de profondeur. Pour maximiser les chances de survie, seuls des sites où des herbiers existaient précédemment et dont les caractéristiques physiques permettaient de supporter un nouvel herbier ont été choisis. Malgré cela, la survie sur les différents sites était fort variable. Le taux moyen de survie des transplants dans ces expériences était de 48 % après deux ans. Les principales causes de la mort des transplants étant d'une part, la présence de glace en hiver et le frottement de celle-ci sur le fond et, d'autre part, la présence de nombreux vers marins (*Neanthes virens*) qui ont enfouis les transplants sous le sable en créant leur terrier. Malgré le faible taux de survie des transplants après deux ans, 1,2 hectares de nouvel herbier se développent à présent dans la baie et cette expérience a donc été considérée comme une réussite. De même, sur les côtes de la péninsule de Delmarva (Delaware), ce ne sont pas moins de 24.2 millions de graines de *Z. marina* prélevées dans la baie de Chesapeake qui ont été transplantées entre 2001 et 2004 sur une surface de 46 hectares (Orth *et al.*, 2005). Les auteurs ont

estimé que 5 à 10 % de ces graines se sont développés en plantules viables après 4 ans d'expérience et les photos aériennes prises dans la région montrent que l'herbier continue de s'étendre prouvant ainsi la réussite de la campagne de restauration de cet herbier.

Malgré les bons résultats obtenus aux Etats-Unis, en Australie c'est le pessimisme qui prévaut. En effet, les expériences de transplantations réalisées sur la côte ouest ont donné peu de résultats satisfaisants. Ceci peut s'expliquer par la morphologie des espèces présentes, *Amphibolis* sp. et *Posidonia* sp., caractérisées par une croissance lente, et aux conditions environnementales. En effet, ces espèces vivent dans des milieux très battus contrairement à *Z. marina* qui se développe principalement dans les baies protégées. La force des courants associée à un mauvais ancrage des transplants entraîne l'arrachage des plants quelle que soit la méthode utilisée (Lord *et al.*, 1999). Dans ces régions, la méthode la plus efficace est la méthode de la « motte » où les transplants sont prélevés avec les rhizomes intacts et le sédiment. Cette méthode améliore les propriétés d'ancrage des transplants et réduit les perturbations mécaniques et physiologiques au niveau des rhizomes (Paling *et al.*, 2001a). Dans ce cadre, Paling *et al.* (2001a et b) ont mis au point des machines (ECOSUB1 et 2), véritables « moissonneuses » sous-marine (Figure 3), qui permettent de récolter des blocs de matte (d'une surface de 0.25 m² et profonds de 50 cm), de les stocker et de les transplanter directement sur le site receveur.



Figure 3 : Une unité d'ECOSUB2 (à gauche) et la navette permettant de transporter les blocs de matte sur le site receveur (à droite).

Les résultats obtenus grâce à cette méthode sont encourageants mais dépendent fortement de l'espèce transplantée. Sur les 1500 blocs transplantés entre 1996 et 1999, les transplants de *P. sinuosa* et *P. coriacea* ont donné les meilleurs résultats avec 76.8 et 75.8 % de transplants survivants après 2 ans de transplantation. Par contre, seuls 44.3 % des transplants d'*Amphibolis griffithii* étaient encore vivants après la même période. Cette méthode s'avère donc relativement efficace mais elle est très onéreuse puisque le coût de la machine s'élève à 60000€ et chaque bloc transplanté coûte 120€ (Paling *et al.*, 2001b).

Il est donc clair, étant donné les futures menaces encourues par les herbiers, que la transplantation constitue un outil utile pour la restauration des écosystèmes à phanérogames marines. Toutefois, elle ne peut être utilisée que si les causes ayant provoqué la régression ont disparu. De plus, la transplantation constitue la dernière solution pour réparer les dégâts subis par les écosystèmes mais il est évident que les politiques de protection du littoral doivent intervenir en premier afin d'éviter la disparition de nouvelles zones d'herbier. Malgré cela, comme aux Etats-Unis ou en Australie, le développement des techniques de transplantation progresse et les programmes de restauration, financés entièrement ou en partie par les autorités, permettent de tester ces techniques à grande échelle.

1.9.1 Méthodes de transplantation

Le plus ancien projet de transplantation de phanérogames marins a été développé par Addy en 1947 (Phillips, 1980, 1990) dans une optique de restauration de l'habitat. Cette première étude a été menée avec succès dans le Massachusetts (Etats-Unis) à l'aide de graines et de parties végétatives de *Zostera marina*. Depuis, de nombreux auteurs utilisant des techniques différentes se sont penchés sur la transplantation des phanérogames marins. La plupart de ces méthodes a été passée en revue par Phillips (1980, 1990), Fonseca *et al.* (1988) et Harrison (1990).

Les différentes méthodes de transplantation peuvent être classées en 3 catégories :

a. Les méthodes sans ancrage

Ces méthodes consistent à mettre en place les transplants sur le site receveur sans aucun système d'ancrage, le maintien des transplants ne reposant que sur le dépôt de sédiment sur les transplants. Différentes méthodes ont été mises au point : 1) utilisation de plantes prélevées avec le sédiment intact (méthode de la « motte »), 2) Prélèvement de carottes de sédiment intact et les pousses qui les accompagnent et repiquage direct des carottes sur le site receveur, 3) repiquage des transplants dans des trous ou 4) dans des boîtes placées dans le sédiment.

Ces méthodes ont longtemps été utilisée aux Etats-Unis pour la transplantation de *Z. marina* (Addy, 1947; Burkholder & Doheny, 1968; Phillips, 1974), *Z. noltii* (Ranwell *et al.*, 1974), *Thalassia testudinum* (Van Breedveld, 1975, Phillips, 1974, 1976, Kelly *et al.*, 1971) ou encore *Halodule wrightii* (Phillips, 1974, 1976)..

b. Les méthodes avec ancrage

Ces méthodes de transplantation consistent à attacher des pousses dépourvues de tout sédiment sur différents supports. Ces supports sont ensuite fixés sur ou dans le sédiment du site receveur.

La première méthode consiste à fixer un morceau de rhizome intact sur *des tuyaux ou des tiges*. Le support est ensuite enfoncé dans le sédiment et maintient le transplant en place. Cette méthode a été beaucoup utilisée pour des expériences de transplantation de *T. testudinum* et *H. wrightii*. D'autres supports de fixation ont été testés tels que des parpaings, des clous ou encore des cavaliers métalliques (Kelly *et al.*, 1971; Augier *et al.*, 1996; Derrenbacker et Lewis, 1982; Fonseca *et al.*, 1982). Ces méthodes sont généralement utilisées pour des espèces de petite taille comme *H. wrightii*, *T. testudinum* ou encore *Z. marina*.

c. Utilisation de graines et de plantules

L'usage de matériel sexué pour restaurer les herbiers de phanérogames marines possède théoriquement certains avantages. Par exemple, le recrutement des plants suivant la transplantation pourrait préserver voire augmenter la diversité génétique naturelle dans les populations restaurées ce qui n'est pas le cas avec l'utilisation de

matériel asexué (Williams & Orth, 1998). Toutefois, les expériences de transplantation de plantules de *P. sinuosa*, *P. australis* et *P. coriacea* réalisées en Australie par Kirkman (1998) n'ont pas donné beaucoup de résultat : après une chute drastique du taux de survie pendant les premiers mois de transplantation, celui-ci atteignait rapidement zéro après un peu plus d'un an de développement quelle que soit l'espèce considérée.

1.9.2 Fertilisation

La transplantation, particulièrement en cas d'absence de racine, constitue pour la plante une perturbation qui peut retarder sa croissance jusqu'au développement d'un système racinaire fonctionnel (Kenworthy et Fonseca, 1992). De plus, un système racinaire réduit induit un ancrage faible et une assimilation de nutriments insuffisante. Afin de fournir les nutriments nécessaires au bon développement des transplants après la formation d'un système racinaire fonctionnel, l'utilisation de fertilisants dans le sédiment peut être une méthode efficace. En effet, les expériences de fertilisation *in-situ*, montrent toutes un effet positif de l'enrichissement du sédiment sur la croissance des phanérogames (Kenworthy et Fonseca, 1992). Ce type de traitement a été testé par Peralta *et al.* (2003) dans des expériences de restauration de *Z. marina*. Les résultats obtenus ont montré que cette espèce répondait positivement à la fertilisation et que l'addition d'azote et de phosphore dans le sédiment augmentait la biomasse et le taux de croissance des feuilles des transplants.

2 *Posidonia oceanica* (L.) Delile

Ce travail est consacré à la problématique de la transplantation de la phanérogame *P. oceanica* (L.) Delile. Avant de définir de manière précise les objectifs de cette étude, la dernière partie de cette introduction sera consacrée à l'ensemble des éléments nécessaires à la compréhension de la suite du travail, à savoir :

- Une brève description de l'espèce et de sa physiologie
- Un état des lieux des méthodes et des connaissances concernant la transplantation

2.1 Description

P. oceanica est une phanérogame marine endémique de la Méditerranée appartenant à la famille des Posidoniaceae. Elle fut décrite de manière précise pour la première fois en 1623 par G. Bauhin (Den hartog, 1970) sous le nom d'*Alga marina*. Ce n'est qu'en 1813 que Delile, dans la flore d'Egypte, lui a donné son nom actuel de *P. oceanica* (Linnaeus) Delile. La structure des pousses de posidonies a été largement décrite dans de nombreux ouvrages et travaux (par ex. : Den hartog, 1970; Caye 1980; Boudouresque et Meinesz, 1982; Bay, 1984; Gobert et al., 2005a). Elles ont la même structure cellulaire (Colombo et al., 1983) et la même morphologie que les autres phanérogames marines.

La posidonie, qui constitue l'unité de base des herbiers, est formée de tiges rampantes ou dressées, de consistance ligneuse et généralement enfouies dans le sédiment. Ces tiges, appelées rhizomes, présentent des nœuds de croissance et se terminent par des groupes de feuilles appelés faisceaux. Les feuilles aplatises présentent à leur base une courte gaine correspondant au pétiole des plantes terrestres. Cette dernière est séparée du reste de la feuille par une petite languette ligneuse appelée ligule (Caye, 1980). Molinier et Zevaco (1962) ont mis en évidence l'enchaînement de trois phases dans le cycle phénologique de la plante : une phase de latence, d'octobre à janvier, caractérisée par une croissance très limitée des feuilles; une phase de grande activité, de février à mai, au cours de laquelle les

feuilles présentent une croissance accélérée; enfin, une phase de ralentissement de la croissance (ou phase sénile), de juin à septembre, se terminant par une chute massive des feuilles lors des tempêtes d'automne et d'hiver. Lorsque la feuille sénescente tombe, la gaine reste attachée à la pousse et forme les écailles. Le renouvellement des feuilles est continu chez *P. oceanica*: tout au long de l'année, des feuilles se mettent en place au centre du faisceau tandis que les vieilles feuilles tombent à la périphérie (Panayotidis et Giraud, 1981, Romero, 1989a). Le rhizome présente des racines qui fixent la plante au sédiment et lui permettent de prélever les nutriments nécessaires à sa croissance et à son développement (Bristow et Whitcombe, 1971; Hemminga, 1998). Les rhizomes et les racines constituent de véritables pièges à sédiment; peu putrescibles, ils édifient ce que l'on appelle « la matte », stabilisant ainsi les fonds meubles (Figure 4). Ces mattes peuvent atteindre une épaisseur de 8 m. La dégradation accidentelle de ces mattes peut signifier, localement, la mort de l'herbier par écroulement, érosion et bris des plants.

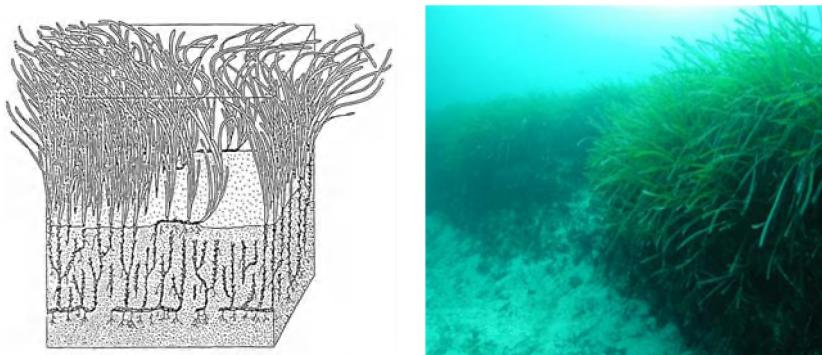


Figure 4 : Schéma et photo représentant une matte typique d'un herbier à *P. oceanica*

Les rhizomes de *P. oceanica* ont une croissance soit horizontale (pousse plagiotrope) permettant la colonisation de surfaces découvertes et donc l'extension horizontale de l'herbier, soit verticale (pousse orthotrope), contribuant à lutter contre l'enfouissement qui menace sans cesse la plante suite à la sédimentation des particules présentes dans la colonne d'eau et au développement continual de la canopée (Caye, 1980, 1989; Pergent *et al.*, 1989). C'est ce polymorphisme caulinaire qui est à la base de la formation de la matte (Caye, 1980). La croissance orthotrope participe à l'élévation de l'herbier et peut conduire, après un certain temps, à l'affleurement de la frondaison à la surface de l'eau formant ainsi un « récif barrière » généralement séparé de la côte par un lagon ou lagune (Figure 5).

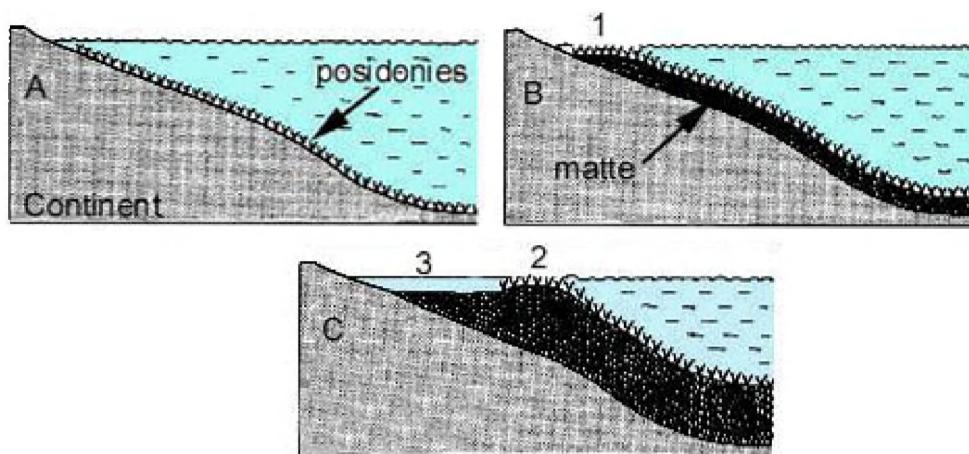


Figure 5 : Formation d'un récif barrière de *P. oceanica*. 1= Récif frangeant, 2= Récif barrière, 3= Lagon
(d'après Boudouresque & Meinesz, 1982)

La reproduction des posidonies se fait soit par reproduction végétative avec multiplication et croissance des rhizomes ou bouturage, soit par reproduction sexuée avec formation de fleurs, de fruits et de graines. Toutefois, la floraison est peu fréquente et souvent limitée dans la moitié sud du bassin méditerranéen. La maturation des graines semble, elle, relativement rare et les pousses de *P. oceanica* se reproduisent donc surtout par croissance des rhizomes ou bouturage (Gobert et al., 2005a).

2.2 Répartition géographique

La distribution de *P. oceanica* est continue tout autour du bassin méditerranéen excepté au niveau des grands estuaires (Rhône, Nil, Pô, Ebre) (Figure 6) (Den hartog, 1970; Phillips et Meñez, 1988). Il semble en effet que la posidonie supporte mal la dessalure et les fortes augmentations de la turbidité de l'eau. Les herbiers à *P. oceanica*, recouvrent actuellement une surface estimée entre 25000 et 50000 km² (Pasqualini et al., 1998).

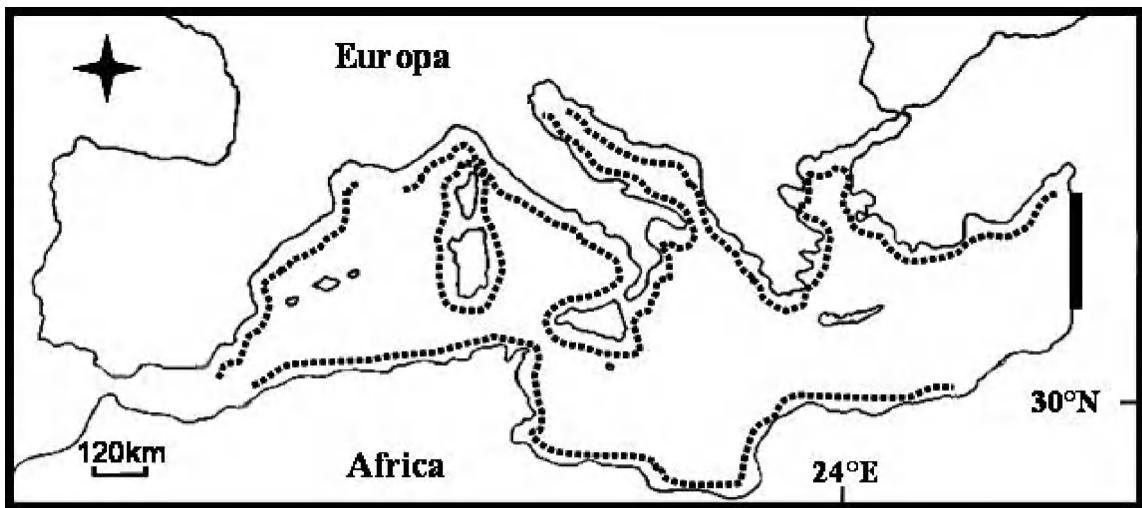


Figure 6 : Répartition de *P. oceanica* le long des côtes méditerranéennes (d'après Gobert *et al.*, 2006)

2.3 Importance de l'écosystème à *P. oceanica*

Dès l'Antiquité, la posidonie a été utilisée pour le carénage des bateaux, l'isolation thermique des maisons ou la confection de litières (Rico-Ramondimo, 1995). Actuellement, son utilisation directe dans l'économie humaine a pratiquement disparu. Néanmoins, il apparaît clairement que son rôle dans le maintien des écosystèmes côtiers méditerranéens est crucial. En effet, l'herbier à *P. oceanica* est aujourd'hui considéré comme un des écosystèmes les plus importants, voire l'écosystème central de l'ensemble des espaces littoraux méditerranéens. Au même titre que la forêt en milieu terrestre, l'herbier à *P. oceanica* constitue le climax d'une succession de peuplements et sa présence conditionne l'équilibre écologique de beaucoup de fonds littoraux méditerranéens. Les principaux rôles des herbiers peuvent être résumés comme suit (Boudouresque et Meinesz, 1982) :

- L'herbier est le principal producteur primaire benthique de la Méditerranée (Romero, 1989b). En effet, la production primaire de l'herbier de posidonies a été estimée à 21 tonnes de matière sèche par hectare et par an qui se répartissent de la façon suivante : 11800 kg/ha/an pour les feuilles (Thelin et Bedhomme, 1981), 280 kg/ha/an pour les rhizomes (Pergent *et al.*, 1982) et 9000 kg/ha/an environ pour les épiphytes des feuilles (Libes, 1984). Ces valeurs sont approximatives et variables suivant les régions.

- L'herbier intervient sur la qualité des eaux littorales, grâce à une importante production d'oxygène, et sur leur transparence par le piégeage de sédiment (Gacia et Duarte, 2001).
- L'herbier se trouve à la base de nombreuses chaînes alimentaires, par la production de biomasse végétale (dont une partie est exportée vers d'autres milieux) et par la production de biomasse animale.
- Cette formidable production attire et concentre une faune variée, souvent d'intérêt économique important pour la zone littorale concernée. Ces animaux (juvéniles ou adultes) trouvent au sein de l'herbier un lieu de gîte, de frayère et de nurserie leur procurant nourriture et protection.
- L'herbier joue également un rôle fondamental dans la protection hydrodynamique de la frange côtière et des plages, par l'atténuation de la puissance des vagues et des courants et la stabilisation des fonds sableux. Sans cette protection contre l'érosion, le trait de côte actuel serait probablement fortement modifié.

L'ensemble des travaux scientifiques consacrés à l'herbier à *P. oceanica*, ainsi que les observations des différents services en charge de l'aménagement, de la gestion et de la protection du littoral font apparaître que la préservation des herbiers est un élément majeur du maintien des équilibres littoraux méditerranéens, tant d'un point de vue biologique que physique (<http://www.com.univ-mrs.fr/gisposi/>).

2.4 Acquisition des nutriments

P. oceanica vit dans des milieux généralement pauvres en nutriments comme c'est le cas de la baie de Calvi (Gobert *et al.*, 2003; Goffart *et al.*, 2002). L'acquisition des nutriments nécessaires à la croissance constitue donc un problème fondamental.

2.4.1 L'azote

L'acquisition de l'azote par *P. oceanica* se fait suivant différents mécanismes. D'une part, elle capte les nutriments présents dans le sédiment grâce aux racines, d'autre part, elle peut prélever les ions directement dans la colonne d'eau via l'incorporation par les feuilles. Le budget en azote de *P. oceanica* est très complexe, tant au niveau des sources d'azote utilisées (sédiment, colonne d'eau) que de la nature de l'azote utilisé (ammonium, nitrate ou nitrite). C'est l'aptitude des phanérogames à utiliser différentes sources de nutriments qui leur permet d'assurer leurs besoins en nutriments de manière durable (Pedersen et Borum, 1992). En général, l'affinité des feuilles pour les nitrates et l'ammonium est plus grande que celle de racines (Lee et Dunton, 1999b). Les nitrates constituent la source essentielle d'azote incorporé par les feuilles tandis que l'ammonium est la source préférentielle de l'incorporation par les racines (Touchette & Burkholder, 2000a). Grâce à leurs feuilles, les posidonies prélèvent directement les nutriments présents dans la colonne d'eau et grâce à leurs racines, elles exploitent les stocks de nutriments dissous dans l'eau interstitielle. Les racines absorbent l'ammonium et le nitrate respectivement 10 et 2 fois plus vite que les feuilles (Lepoint 2001, 2002a et b). Cependant, étant donnés les problèmes de diffusion dans le sédiment, il est probable que les feuilles et les racines de *P. oceanica* contribuent de façon égale au budget en azote. Les rhizomes, quant à eux, ne jouent aucun rôle dans l'incorporation des nutriments et servent principalement pour le stockage de ceux-ci (Lee & Dunton, 1999a).

Des stratégies alternatives ont été développées par *P. oceanica* afin d'augmenter la compétitivité face aux autres producteurs primaires et limiter les pertes de nutriments. Parmi ces processus, on retrouve des mécanismes de stockage et de remobilisation de l'azote. Sur une base annuelle, l'absorption par les feuilles de *P. oceanica* représente 25 à 45 % des besoins en azote tandis que l'incorporation par les racines représente 15 à 30 % de ces besoins (Lepoint, 2001). Le reste est assuré

par les mécanismes de résorption des nutriments à partir des feuilles sénescentes vers les feuilles plus jeunes. Ce processus peut couvrir jusqu'à 40 % des besoins en azote chez *P. oceanica* (Alcoverro *et al.*, 2000).

Enfin, l'acquisition des nutriments par les rameaux individuels n'étant pas toujours suffisante pour combler leurs demandes en ressources, des processus de transport des ressources entre les différents rameaux ont été mis en évidence par Marbà *et al.* (2002). Cette translocation des ressources entre les rameaux peut couvrir entre 5 et 40% des besoins nécessaires au développement d'un rameau voisin et entre 5 et 36% des nutriments nécessaires à la croissance du rhizome.

2.4.2 Le phosphore

Les niveaux de phosphore dans les herbiers varient de 0.1 à 1.7 µM dans la colonne d'eau et on trouve des concentrations plus importantes dans l'eau interstitielle du sédiment (0.3-20 µM PO₄³⁻) (Touchette & Burkholder, 2000a). La majeure partie de l'absorption du phosphore se fait au niveau des racines, le reste étant absorbé par les feuilles (McRoy *et al.*, 1972).

Le phosphore issu de la matière organique morte est transformé par les micro-organismes détritivores du sédiment en phosphate dissous qui pourra directement être assimilé. Comme pour l'azote, des processus de recyclage interne (résorption et translocation) sont présents afin d'augmenter la compétitivité face aux autres producteurs primaires et limiter les pertes de nutriments. Sur base annuelle, l'incorporation du phosphore chez *P. oceanica* représente 41 % de l'incorporation totale tandis que la translocation du phosphore depuis les feuilles sénescentes vers les feuilles en croissance représente les 59 % restants (Alcoverro *et al.*, 2000).

2.5 Régressions des herbiers à *P. oceanica*

Depuis le début des années 70, les scientifiques et les administrations concernés par la gestion des espaces littoraux ont pris conscience de la régression quasi-générale de l'herbier à *P. oceanica* sur le littoral de la Méditerranée Nord-occidentale, notamment aux abords des agglomérations et des zones portuaires (Bourcier, 1980, 1989). En effet, dans le bassin méditerranéen, excepté quelques régressions locales imputées à la prolifération d'oursin *Paracentrotus lividus* (Alcoverro *et al.*, 1997), les causes de régressions des herbiers sont principalement d'origine anthropique. Parmi celles-ci, les principales sont :

2.5.1 Les aménagements littoraux

Les aménagements littoraux (construction de ports, endigages, plages artificielles) agissent directement sur les herbiers à phanérogames marines par la destruction de surface d'herbier nécessaire à leur construction mais aussi indirectement par la modification des courants et des bilans sédimentaires aux abords des côtes. La modification des courants peut provoquer la remise en suspension de particules dans la colonne d'eau et, de ce fait, limiter la quantité de lumière disponible pour l'herbier réduisant la croissance et le développement des pousses de *P. oceanica* (Ruiz et Romero, 2003). Cette limitation provoque généralement la remontée de la limite inférieure de l'herbier puisque la quantité de lumière à ces profondeurs n'est plus suffisante pour assurer la photosynthèse et donc le bon développement des pousses (Astier, 1984). La modification des apports sédimentaires peut conduire à l'ensevelissement des pousses ou, au contraire, au déchaussement des rhizomes et au déracinement des pousses (Boudouresque et Jeudy de Grissac, 1983). D'une façon générale, les aménagements provoquent les deux phénomènes selon que l'on se trouve en amont ou en aval de l'ouvrage par rapport au courant dominant (Astier, 1984; Blanc et Jeudy de Grissac, 1989; Ruiz *et al.*, 1993; Guidetti et Fabiano, 2000).

2.5.2 La pêche

Le chalutage qui altère directement l'herbier fait partie des causes de régression les plus importantes et ce particulièrement pour les herbiers dits profonds (entre 15 et 30 m) (Ardizzone et Pelusi, 1983; Ardizzone *et al.*, 2000; Gonzalez-Correa *et al.*, 2005). Le chalutage sur les herbiers de *P. oceanica* a une origine ancienne. Les premières pratiques utilisant des petits bateaux de faible puissance n'ont eu que peu d'effets sur les herbiers car ils prélevaient principalement les poissons nectobenthiques présents à la surface de la strate foliaire. Toutefois, les récentes améliorations des techniques de pêche (échosondeur,...) et l'utilisation de bateaux de plus en plus puissants qui pêchent toujours plus près des côtes ont aujourd'hui un impact négatif considérable sur les herbiers. En effet, le raclement continu des chaluts arrache un nombre important de pousses et mélange le fond, modifiant ainsi les taux de sédimentation. L'érosion de la matte et la réduction de la densité de l'herbier qui en découlent, facilitent l'action ultérieure des chaluts et augmentent donc d'autant plus le phénomène de régression (Ardizzone et Pelusi, 1984; Sanchez-Lizaso *et al.*, 1990; Ruiz *et al.*, 1999; Gonzales-Correa *et al.*, 2005).

2.5.3 La plaisance et l'ancrage

L'engouement pour la navigation de plaisance entraîne une augmentation importante du nombre de bateaux dans certaines zones de mouillage, particulièrement en période estivale (Porcher, 1984). L'impact réel des mouillages est toutefois assez difficile à déterminer au vu de la multitude des paramètres à prendre en compte, la spécificité des sites concernés et le caractère plus ou moins temporaire de la fréquentation. Toutefois, localement, les effets sur les herbiers peuvent être importants et, dans certaines conditions, conduire à la régression de l'herbier en place (Porcher, 1984). Les dégradations dues aux activités de plaisance sont liées, d'une part, au déversement des macro-déchets directement dans le milieu marin (Moreteau, 1981 cité par Porcher, 1984), d'autre part, à la pollution apportée par les détergents, les hydrocarbures, les peintures anti-fouling et les rejets des eaux usées (Vincente et Chabert, 1981). Enfin, l'action mécanique directe des ancrues et des systèmes de mouillage collectif sur les fonds constitue la plus grosse menace pour les herbiers. En effet, les expériences de Francour *et al.* (1999) dans le parc

national de Port-Cros (France) et à Scandola (Corse) montrent que suivant le type de bateau utilisé et l'état de l'herbier (déchaussé ou non), un cycle complet d'ancrage peut arracher ou casser de 10 faisceaux (bateau léger dans un herbier moyennement déchaussé) à 45 pousses (bateau lourd dans un herbier fortement déchaussé) (Tableau 2).

Tableau 2 : Estimation des dégâts infligés à l'herbier de *P. oceanica* lors du processus d'ancrage des bateaux en fonction du type d'ancrage et de l'état initial de l'herbier (d'après Francour, 2001).

Type de bateau	Nombre de faisceaux arrachés ou cassés par cycle d'ancrage	
	Déchaussement moyen (5-10 cm)	Déchaussement important (> 15 cm)
Bateau léger (<10 m) pas de guindeau électrique	10	15
Bateau lourd (10 m) guindeau électrique	30	45

Les 2 catégories de bateaux utilisées dans ces expériences sont représentatives des bateaux de plaisance généralement rencontrés en Méditerranée. Cependant, ces données doivent être lues avec précaution car les expériences réalisées ne considéraient qu'un ancrage d'une durée limitée. Il semble évident que la chaîne d'un bateau au mouillage arrachera ou cassera un nombre de faisceau proportionnel à sa durée d'ancrage, surtout en cas de mer agitée ou de fort courant (Porcher, 1984; Francour *et al.*, 1999). Les valeurs mentionnées doivent donc être considérées comme des valeurs minimales. De plus, il faut noter que suivant le type d'ancre utilisé ou la présence d'une chaîne ou d'une corde, les dégâts peuvent être plus ou moins importants (Milazzo *et al.*, 2004).

2.5.4 L'aquaculture

L'augmentation des activités aquacoles le long des côtes méditerranéennes est aujourd'hui une priorité économique. Cependant, de récentes études (Pergent *et al.*, 1998; Delgado *et al.*, 1999; Ruiz *et al.*, 2001; Cancemi *et al.*, 2003) montrent que ces activités ont un effet non négligeable sur les herbiers sous-jacents. Toutefois, l'impact des aquacultures sur les phanérogames marines est hautement variable et dépend d'interactions complexes entre un grand nombre de processus tels que la

réduction des radiations lumineuses, l'augmentation de la turbidité de la colonne d'eau ou encore l'augmentation des teneurs en matière organique dans le sédiment provoquant une anoxie. Ces différents processus provoquent la disparition de l'herbier sous les cages et une dégradation importante de l'herbier aux alentours (diminution de la densité, réduction de la longueur et donc de la biomasse des feuilles, modification de la croissance des rhizomes,...) (Delgado *et al.*, 1997; Pergent *et al.*, 1999; Ruiz *et al.*, 2001).

Dans la baie de Calvi, la ferme aquacole mise en place est une infrastructure de petite taille située au milieu de la baie sur de grands fonds qui n'a qu'un impact limité sur l'herbier en place. En effet, l'influence de cette infrastructure ne se fait sentir que dans une zone de 50 à 100 mètres (Theyskens, 2005).

2.5.5 Les rejets en mer

Etant donné la localisation côtière des herbiers à *P. oceanica*, cet écosystème est particulièrement soumis aux rejets anthropiques apportés par les rivières ou directement rejetés en mer, qu'ils soient d'origine urbaine ou industrielle. Depuis de nombreuses années, des régressions massives des herbiers ont été répertoriées aux alentours des grands centres urbains et industriels autour du bassin méditerranéen. L'origine de ces régressions est généralement imputée à l'action des polluants chimiques (hydrocarbures, PCB, métaux lourds) qui réduisent le développement des feuilles et la croissance des rhizomes de *P. oceanica* (Balestri *et al.*, 2004). Toutefois, il ne faut pas négliger les rejets de nutriments qui ont fortement augmenté ces dernières décennies suite à l'utilisation massive d'engrais pour l'agriculture (Pergent-Martini *et al.*, 1995). Ces apports de matière organique dans les zones côtières provoquent une augmentation de la turbidité des eaux qui entraîne d'une part, une diminution de la photosynthèse en profondeur et qui favorise, d'autre part, une eutrophisation des eaux responsable de l'apparition d'efflorescences phytoplanctoniques plus importantes (Pérès, 1984; Bourcier, 1989; Pergent-Martini *et al.*, 1995). Ces apports de nutriments favorisent la croissance des épiphytes au détriment de la plante hôte, ce qui génère un phénomène de compétition plante/épiphyte (Pergent-Martini *et al.*, 1995). Cette compétition peut entraîner une diminution de la croissance des feuilles de *P. oceanica* accompagnée d'une diminution significative de la surface foliaire suivie par la mort de la plupart des

feuilles et, finalement, celle de nombreuses pousses de *P. oceanica*.

2.6 Protection légale des herbiers à *P. oceanica*

En Méditerranée, les régions côtières sont sujettes aux pressions croissantes résultant de l'augmentation de la population et du développement côtier (aquaculture, marinas,...). Avec cette pression anthropique croissante, la dégradation et la régression des herbiers va se poursuivre dans les années à venir. Des réflexions sérieuses sur les pratiques agricoles et la gestion des zones côtières vont être nécessaires afin de minimiser les impacts sur les écosystèmes côtiers. Le challenge est de coordonner la gestion des herbiers et les actions de conservation afin de réduire les pressions sur ces composantes de valeur des écosystèmes côtiers.

L'importance écologique des herbiers à *P. oceanica* rend leurs régressions particulièrement préoccupantes et la conservation des herbiers en place doit constituer la première mesure à prendre en termes de gestion de ces écosystèmes. En France, l'urgence d'une protection et d'une gestion raisonnée du domaine littoral et des herbiers de phanérogames marines a débouché sur des initiatives concrètes au niveau local, régional et national (<http://www.com.univ-mrs.fr/gisposi>) :

- Prise en considération de l'herbier à *P. oceanica* dans le cadre de la conservation des habitats naturels (Directive Européenne du 21 mai 1992 - 92/43/CEE). Les herbiers marins sont également pris en compte par l'Unesco, depuis la conférence de Rio en 1992.
- Arrêtés de protection de *P. oceanica* et *C. nodosa* (19 juillet 1988, J.O. du 9 août 1988) et de *Z. marina* et *Z. noltii* (9 mai 1994, J.O. du 26 juillet 1994) et prise en compte des herbiers dans le décret d'application de la "loi littoral" du 20 septembre 1989. La présence d'herbiers doit également être prise en considération dans les dossiers d'aménagement et les études d'impact. Un texte similaire existe en Catalogne (Ordre du 31 Juillet 1991), mais il concerne l'ensemble des phanérogames marines.

- Lors de la deuxième Conférence sur la Sécurité et la Coopération en Europe (CSCE, Paris, 1991), les états participants se sont engagés à "prendre acte que les signataires de la Convention de Barcelone se sont engagés à adopter toutes les mesures appropriées pour la protection des peuplements de *P. oceanica* et de toutes les autres phanérogames marines qui constituent des végétaux essentiels de l'écosystème méditerranéen, et à contrôler et réglementer la pêche au chalut et les autres activités entraînant la destruction des posidonies et de toutes les autres phanérogames marines".
- Enfin, la Directive de l'Union Européenne du 21 Mai 1992 sur la conservation des habitats naturels et de la faune et de la flore sauvages (dite "Directive habitat") inclut les herbiers à *Posidonia* dans son Annexe 1 (Natural habitat types of Community interest whose conservation requires the designation of special areas of conservation), avec la mention "priority habitat type".

P. oceanica apparaît sur les listes d'espèces menacées (Belsher *et al.*, 1987; Boudouresque *et al.*, 1990), bien que ce ne soit pas l'espèce en elle-même mais l'écosystème qu'elle édifie qui soit menacé. *P. oceanica* est protégée par la loi en France, dans le cadre de la Loi du 10 Juillet 1976 relative à la protection de la nature, par l'Arrêté du 19 Juillet 1988 relatif à la liste des espèces végétales marines protégées : il est interdit « de détruire, de colporter, de mettre en vente, de vendre ou d'acheter et d'utiliser tout ou partie de la plante ». Le Livre Rouge des végétaux menacés de Méditerranée (Boudouresque *et al.*, 1990) et les experts du colloque « Les espèces marines à protéger en Méditerranée » (Pergent, 1991) ont recommandé l'extension de la protection de *P. oceanica* à l'ensemble des pays riverains de la Méditerranée.

La plupart des textes législatifs ou des Conventions concernant *P. oceanica* ne sont que des recommandations assez vagues qui n'ont pas été suivies d'effets observables sur le terrain. Les surfaces d'herbiers à *P. oceanica* incluses dans des espaces protégés restent ainsi dérisoires; il convient de citer principalement la Réserve de Nueva Tabarca (Espagne), le Parc national de Port-Cros, la Réserve naturelle de Scandola et la Réserve des Lavezzi-Cerbicale (Augier et Boudouresque,

1975; Ramos-Espla, 1985; Meinesz *et al.*, 1987, 1988). La régression des herbiers se poursuit le long de la majorité des côtes méditerranéennes. Un seul récif-barrière est protégé pour l'ensemble de la Méditerranée, celui du Parc national de Port-Cros (Augier et Boudouresque, 1970; Boudouresque *et al.*, 1975).

Dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur ("région PACA", France), des systèmes de surveillance de l'herbier à *P. oceanica* ont été mis en place (Boudouresque *et al.*, 1990; Nieri, 1991; Nieri *et al.*, 1993b). Leur objectif est double : (1) suivre l'évolution (régression, stabilité ou progression) de l'herbier, (2) utiliser l'herbier (dont on connaît la sensibilité à la pollution) comme un indicateur global de la qualité des eaux littorales. Le système le plus important, avec 24 sites, est le RSP (Réseau de Surveillance Posidonies), mis en place à l'initiative du Conseil Régional (Nieri *et al.*, 1993a). Entre 1991 et 1993, un quart des sites ont présenté des régressions plus ou moins importantes, un quart des sites des signes de progression de l'herbier, tandis que les autres paraissaient stables (Charbonnel *et al.*, 1993). Dans la baie du Prado (Marseille), des progressions localisées de l'herbier ont également été mises en évidence, que l'on peut mettre en relation avec la mise en service d'une station d'épuration (en 1988) et le détournement d'un fleuve côtier (L'Huveaune), aux eaux très polluées, vers cette même station d'épuration (Nieri *et al.*, 1993b). Ces cas de progression de l'herbier, qui ne concernent en Méditerranée que la région PACA, sont certes un signe encourageant, qui traduit l'efficacité de la politique d'épuration des eaux et de protection de *P. oceanica* qui y a été menée; mais il convient de rappeler que la croissance de *P. oceanica* est très lente (Meinesz et Lefevre, 1984), alors que la régression d'un herbier peut être assez rapide, de telle sorte que, en termes de surface, la superficie totale de l'herbier continue à décliner, même dans cette région.

2.7 Résumé des expériences de transplantation de *P. oceanica*

Diverses techniques de transplantation de *P. oceanica* ont été mises au point depuis quelques dizaines d'années (Cooper, 1976, 1979, 1982; Cinelli, 1980; Giaccone et Calvo, 1980; Meinesz *et al.*, 1992; Molenaar, 1992; Molenaar et Meinesz, 1992; Molenaar *et al.*, 1993; Genot *et al.*, 1994). Des sites de transplantation, généralement expérimentaux, totalisant plus de 150 000 boutures, existent en particulier à Marseille, Giens, Cannes, Golfe-Juan, Nice (France continentale), Monaco et Galeria (Corse). La mise au point des techniques de transplantation apparaît comme une nécessité : la régénération naturelle des herbiers à *P. oceanica* étant très lente (Meinesz et Lefevre, 1984), il pourra s'avérer nécessaire, dans les secteurs où la régression a été considérable (Genova, Marseille, par exemple) d'accélérer la régénération naturelle par des transplantations. Naturellement, il conviendra de s'assurer au préalable que les causes de la régression de l'herbier ont cessé d'agir : les contraintes propres au milieu marin rendent en effet ces transplantations relativement coûteuses, et il ne serait pas cohérent d'essayer de régénérer quelques hectares d'herbier (en 10 à 50 ans) dans un secteur où plusieurs hectares d'herbier disparaissent chaque année du fait des activités humaines. Au total, les transplantations devront s'intégrer à une stratégie globale de gestion des herbiers prenant en compte les éléments suivants : (1) surface totale des herbiers existants; (2) surfaces perdues chaque année du fait de la régression et causes de cette régression; (3) surfaces gagnées chaque année du fait de la régénération naturelle (si elle existe); (4) surfaces que l'on peut espérer gagner par transplantation, avec un échéancier à 10, 20 et 50 ans; (5) coût des transplantations, et comparaison des effets d'un investissement identique alternatif dans la maîtrise des causes de la régression (épuration des eaux, mise en place de récifs anti-chaluts, équipement des mouillages forains, création d'espaces protégés, etc) (<http://www.com.univ-mrs.fr/gisposi/>).

Pour la transplantation de *P. oceanica*, qui est une espèce de grande taille, la méthode la plus utilisée est celle du « grillage » qui consiste à attacher les transplants dépourvus de tout sédiment sur une grille ou un grillage en plastique ou métallique et à ensuite fixer la grille sur le sédiment en plongée (Meinesz *et al.*, 1991, 1992, 1993; Molenaar & Meinesz, 1992).

Jusqu'il y a peu, la plupart des expériences de transplantation de *P. oceanica* se sont

basées sur l'utilisation de matériel végétatif collecté dans les herbiers existants (Meinesz *et al.*, 1993; Molenaar *et al.*, 1993; Piazz et *al.*, 1998). L'utilisation de graines ou de jeunes plants germés en laboratoire comme méthode alternative de transplantation a été peu étudiée (Meinesz *et al.*, 1993; Molenaar et Meinesz, 1995; Balestri *et al.*, 1998a et b),

L'augmentation de la floraison et ainsi la possibilité d'obtenir des graines et plantules ont permis de nouvelles expérimentations. Ainsi, la germination et le développement des plantules en laboratoire ont été réalisés avec succès par Balestri *et al.* (1998a). Dans les meilleures conditions, c'est-à-dire en utilisant un substrat solide d'eau de mer artificielle, 96.2% des graines testées ont germé et après 10 mois de développement, 75% des plantules ont survécu. Ces plantules peuvent ensuite être utilisées pour la restauration et la propagation des herbiers (Balestri *et al.*, 1998a). Le développement des racines étant un problème crucial pour la survie des transplants, l'utilisation d'hormones de croissance comme l'auxine, permet d'accélérer l'émergence des racines et d'augmenter la croissance du système racinaire (racines trois à dix fois plus longues après traitement à l'auxine) augmentant ainsi la probabilité de succès de la transplantation des plantules (Balestri et Bertini, 2003).

Actuellement, le principal problème lorsqu'on plante des jeunes plants issus de graines reste la mortalité importante observée durant le premier mois suivant la plantation (Balestri *et al.*, 1998b). Il semble en effet que, comme pour les autres phanérogames marines, le système racinaire des jeunes plants de *P. oceanica* soit insuffisant pour faire face efficacement aux perturbations physiques imposées par l'hydrodynamisme et l'instabilité du sédiment (Molenaar et Meinesz, 1995) et pour exploiter efficacement les ressources nécessaires au soutien de la croissance des pousses (Balestri et Bertini, 2003). Le broutage des plantules par les animaux constitue également une préoccupation majeure lors des premiers mois de transplantation des plantules (Charbonnel *et al.*, 1995). Toutefois, malgré ces différents problèmes, les expériences réalisées par Balestri *et al.* (1998b) en Mer Ligure (Italie) ont donné de bons résultats puisque 70% des graines transplantées sur de la matte ont survécu et se sont développées après trois ans d'expérimentation.

Différentes études ont tenté de mettre en évidence l'effet de différents facteurs sur la croissance et la survie des transplants de *P. oceanica*. Le tableau 3 résume les principales études effectuées sur la transplantation de *P. oceanica* en Méditerranée. Différentes conditions de transplantation ont été testées avec plus ou moins de succès suivant les cas. Les taux de survie mesurés varient fortement suivant le type morphologique des pousses utilisées (orthotropes vs plagiotropes), la profondeur de prélèvement des transplants, leur origine géographique ou le substrat choisi pour la transplantation.

Tableau 3 : Tableau récapitulatif des expériences de transplantation réalisées sur *P. oceanica*

	Type de transplants	Durée d'expérimentation	Taux de survie	Facteur testé
Procaccini et Piazzzi, 2001	plagiotropes	3 ans	58,8 - 81,2 %	Polymorphisme génétique
Piazzzi et al., 1998	plagiotropes & orthotropes	3 ans	59,5 - 76,4 %	Morphologie, géographie, profondeur d'origine
Molenaar et al., 1993	plagiotropes & orthotropes	11 mois	42-100 %	Morphologie, géographie, profondeur d'origine
Meinesz et al., 1993	orthotropes	3 ans	20 - 73 %	Géographie
Meinesz et al., 1992	orthotropes	1 an	53 - 97 %	Longueur rhizomes, saison
Molenaar et Meinesz, 1992	orthotropes	11 mois	72 - 100 %	Profondeur
Molenaar et Meinesz, 1995	plagiotropes & orthotropes	3 ans	39 - 85 %	Arrangements, substrat

Le type morphologique des pousses constitue un facteur critique dans le développement ultérieur de la plante (Molenaar et al., 1993). En effet, le matériel initialement plagiotrope s'adapte plus rapidement à la transplantation que les pousses orthotropes qui sont peu adaptées à la reproduction végétative. Les transplants orthotropes repiqués en position verticale subissent un changement du type de croissance : après quelques mois, ils deviennent plagiotropes (Molenaar et al., 1993). Cette modification qui demande du temps et une mobilisation importante des ressources a un effet négatif mais nécessaire sur la transplantation de pousses orthotropes. Toutefois, étant donné la difficulté de récolter des faisceaux plagiotropes et leur importance pour le développement des herbiers naturels, les pousses orthotropes restent le principal candidat pour les expériences de transplantation.

Pour la transplantation de pousses orthotropes, la longueur du rhizome prélevé affecte également la survie des transplants et une taille initiale de 10 à 15 cm constitue une longueur adéquate (Meinesz *et al.*, 1992).

En ce qui concerne la saison de repiquage, les meilleurs résultats sont obtenus lorsqu'on replante les pousses en automne lorsque la température descend en-dessous de 20°C (Meinesz *et al.*, 1992). En-dessous de cette température les processus de cicatrisation se révèlent plus efficaces (Wittman et Ott, 1982).

Dans toutes les expériences de transplantation réalisées par Molenaar et Meinesz (1995) afin de déterminer le meilleur arrangement des pousses transplantées, les meilleurs résultats ont été obtenus lorsque les pousses étaient proches les unes des autres. En effet, lorsque les pousses sont séparées de plus de 15 cm, leur survie diminue rapidement.

Le substrat choisi pour les expériences de transplantation semble aussi avoir une importance non négligeable sur les taux de survie obtenus puisque la survie après un an tombe à 0% sur le sable et à 28% sur de la matte morte (Molenaar et Meinesz, 1995).

Enfin, la transplantation de pousses en eau moins profonde que celle d'origine est favorable à la survie, à la croissance et au développement des transplants alors qu'une transplantation en eau plus profonde mène à une survie et un développement moindres des transplants (Molenaar *et al.*, 1993; Molenaar et Meinesz, 1992). Ces différences dans la survie et le développement des transplants sont probablement dues à une adaptation aux plus faibles intensités lumineuses en profondeur. Cette adaptation se caractérise par une augmentation de la teneur en chlorophylle et de plus fortes teneurs en réserves d'hydrates de carbone dans les pousses provenant de milieux plus profonds (Pirc, 1984). Ces réserves constituent un avantage en cas de transplantation.

Procaccini et Piazz (2001) ont, quant à eux, mis en évidence l'avantage d'une grande variabilité génétique du matériel prélevé pour le bon développement des transplants mis en place dans les programmes de restauration des herbiers à *P. oceanica*. Une variabilité génétique importante constitue un avantage non négligeable augmentant la probabilité de succès des expériences de restauration. Cette augmentation de la variabilité génétique peut se faire en transplantant des pousses d'origine géographique différente.

Au vu de ces différentes études, il est donc nécessaire, lorsqu'on entreprend des

expériences de transplantation de *P. oceanica*, de se rapprocher au maximum de ces conditions optimales afin de maximiser la probabilité de réussite et le bon développement des transplants. Toutefois, même lorsque les meilleures conditions sont réunies, le taux de mortalité des transplants orthotropes reste conséquent (57 % de mortalité, en moyenne, après 7 mois (Meinesz *et al.*, 1991)). Par contre, pour des transplants à croissance plagiotrope portant 3 faisceaux de feuilles, le taux de survie atteint 99% après 6 mois (Meinesz *et al.*, 1991).

A notre connaissance, la plupart des précédentes études sur la transplantation de *P. oceanica* se sont limitées à la mesure du taux de survie et des paramètres biométriques. Toutefois, Genot *et al.* (1994) ont abordé la transplantation d'un point de vue physiologique en mettant en évidence les modifications des concentrations en chlorophylles et en hydrates de carbone dans les feuilles et leurs effets sur la survie des transplants. Lepoint *et al.* (2004) ont étudié la dynamique de l'azote dans des transplants de *P. oceanica* et son implication dans la transplantation. L'effet de la transplantation sur les contenus en C, N et P des différents organes des transplants ont également été abordés récemment (Vangeluwe *et al.*, 2004). Ces dernières études ont mis en évidence les difficultés rencontrées par les transplants à faire face aux besoins en nutriments nécessaires à leur bon développement en l'absence d'un système racinaire bien développé. Des expériences réalisées à l'aide de traceurs isotopiques ont montré que les transplants sont incapables de restaurer leurs réserves d'azote en hiver contrairement aux pousses en situation naturelle (Lepoint *et al.*, 2004). De plus, les transplants réallouent une partie de l'azote contenu dans les feuilles et les rhizomes à la formation du système racinaire qui constitue une priorité dans le développement des transplants (Lepoint *et al.*, 2004). Cet azote une fois déplacé n'est plus disponible pour la croissance des feuilles et des autres organes limitant ainsi les capacités de photosynthèse et donc la productivité des transplants (Vangeluwe *et al.*, 2004). L'utilisation de fertilisants dans les expériences de transplantation de *P. oceanica* pourrait constituer une solution à ce problème en fournissant les nutriments nécessaires au développement et à la croissance des transplants. Toutefois, chez *P. oceanica* en milieu naturel, l'addition d'azote dans le sédiment induit une augmentation des contenus en azote dans les différents organes mais n'a que peu d'effet sur le taux de croissance (Invers *et al.*, 2004). A notre connaissance, l'utilisation de fertilisants n'a pas été testée dans des expériences de transplantation de *P. oceanica* jusqu'à présent.

OBJECTIFS

Problématique et objectif général

Depuis quelques années, des programmes de transplantation à grande échelle ont été mis en place dans différentes régions du monde (Etats-Unis, Australie, Asie) mais principalement sur des espèces vivant dans la zone d'estran où les besoins logistiques pour réaliser ce type de manipulation sont moindres. Souvent, après la transplantation, les sites sont laissés sans surveillance et aucun suivi n'est effectué ce qui explique que les résultats positifs ou non restent inconnus.

En Méditerranée, depuis les années 60, l'augmentation de la pression anthropique (rejets industriels, constructions côtières et activités de pêche et de plaisance) a conduit à la destruction de grandes surfaces d'herbiers à phanérogames marines et plus particulièrement les herbiers à *P. oceanica*. L'importance écologique et économique de ces écosystèmes a obligé les autorités à prendre des mesures de protection et de conservation qui visent à empêcher de futures destructions d'herbiers. Toutefois, les zones altérées ne pourront se régénérer rapidement, étant donnée la lenteur des processus de croissance (3,75 cm par an) et de recolonisation des posidonies (Meinesz et Lefevre, 1984). Différentes techniques de transplantation ont déjà été mises au point, toutefois elles se révèlent limitées et leur utilisation n'est envisageable qu'à titre préventif pour éviter la progression des régressions ou sur une faible surface. De plus, les causes parfois élevées de la mortalité des transplants n'ont pas encore été élucidées.

En 2000, le laboratoire d'Océanologie de l'université de Liège s'est associé avec l'université de Duisburg-Essen (Allemagne), l'université Johannes Gutenberg-University Mainz (Allemagne), l'université de Naples (Italie), la station de recherche STARESO (Corse, France), le bureau d'étude « corsecologie » (Corse, France) et la société LIMARES GmbH (Allemagne) dans le contrat de recherche européen NOMATEC : Development of non-degrading, NOvel MArine TEChnologie for the sustainable exploitation and protection of Mediterranean marine ressources (Contrat EVK3CT2000 00033). Le dilemme d'un développement induisant un impact humain d'une part, et la volonté affichée de préserver la biodiversité et les ressources marines d'autre part, nécessite le développement de technologies propres et adaptées ne provoquant pas de dégradation de l'environnement. Le but de ce projet était donc de développer de nouvelles technologies propres pouvant être utilisées

dans différents secteurs de l'ingénierie marine, la réhabilitation et le développement côtier. Une fois développées, ces méthodes ont été utilisées pour essayer de réhabiliter et restaurer les herbiers à *P. oceanica*.

Dans ce cadre, l'objectif principal de ce travail était de mettre en évidence les modifications, tant morphologiques que physiologiques, pouvant intervenir durant la transplantation de *P. oceanica*. D'autre part, la technique de transplantation choisie pour ce travail est une méthode écologiquement « propre » et il sera donc nécessaire de déterminer si elle est utilisable à long terme et de voir si l'utilisation des pousses « flottantes » constitue une alternative efficace à l'arrachage de pousses saines dans l'herbier en place. Des essais de fertilisation du sédiment à l'aide d'engrais commerciaux afin améliorer le développement et la survie des transplants faisaient également partie des objectifs de ce travail. Enfin, Notre recherche permettra de mieux connaître la biologie fondamentale de *P. oceanica* étant donné que le bouturage naturel constitue une voie de colonisation connue chez les phanérogames marines. Nos résultats permettront de vérifier si cette colonisation par bouturage naturel est vraiment réalisable pour *P. oceanica*.

Notre stratégie scientifique suit le schéma suivant :

- Mise au point de la technique de transplantation à partir des méthodes utilisées précédemment dans la littérature et mise en place des grilles sur les sites choisis.
- Suivi de la survie et des paramètres biométriques des transplants tant *in situ* qu'en laboratoire (nombre, longueur, largeur, croissance des feuilles, ...).
- Suivi des concentrations relatives en C, N, P, Fe et Chlorophylles dans les différents compartiments des transplants (feuilles, rhizomes et racines).
- Suivi des modifications de l'environnement (dosages des concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle).

- Mise en évidence des processus de résorption et de translocation de l'azote entre les différentes parties de la plante (utilisation de marqueurs isotopiques stables).

Ces étapes font appel à différentes techniques de dosages parmi lesquelles la spectrométrie de masse pour les dosages des différents isotopes du carbone et de l'azote, la spectroscopie d'émission par I.C.P.S (Induction Coupled Plasma Spectrometer) pour les dosages du fer et du phosphore ou encore l'utilisation d'une chaîne d'analyse en flux continu de type SKALAR pour les dosages des phosphates et des composés azotés dans l'eau interstitielle du sédiment.

MATERIEL ET METHODES

1. Sites

Les expériences *in-situ* et les prélèvements ont été réalisés dans la Baie de La Revellata ($42^{\circ}35'N$, $8^{\circ}43'E$; Calvi, Corse) (Figure 7) face à la STATION de Recherches Sous-marines et Océanographiques STARESO. Cette baie constitue la partie occidentale de la Baie de Calvi. Elle est délimitée à l'ouest par la Pointe de la Revellata et à l'est par la citadelle de Calvi. La surface de la Baie de la Revellata est estimée à 245 hectares et son linéaire de côte à 12.3 km. La profondeur maximale est d'une soixantaine de mètres. La pente du fond est faible ($\pm 2\%$) et régulière jusqu'à 40 m (Janssens, 2000). En face de la Baie de Calvi, à 3 km des côtes, s'ouvre un canyon aux flancs abrupts atteignant une profondeur de 1000 m à 10 km des côtes.

Les expériences de transplantation ont été réalisées sur une tache de sable située à 17 m de profondeur (Figure 8) et le site témoin a été choisi à 17 m de profondeur en bordure du site d'expérimentation. En mars 2005, afin de comparer les données entre les transplants et des pousses plagiotropes naturelles, un site témoin plagiotope a été choisi en bordure de la tache de sable à 17 m.

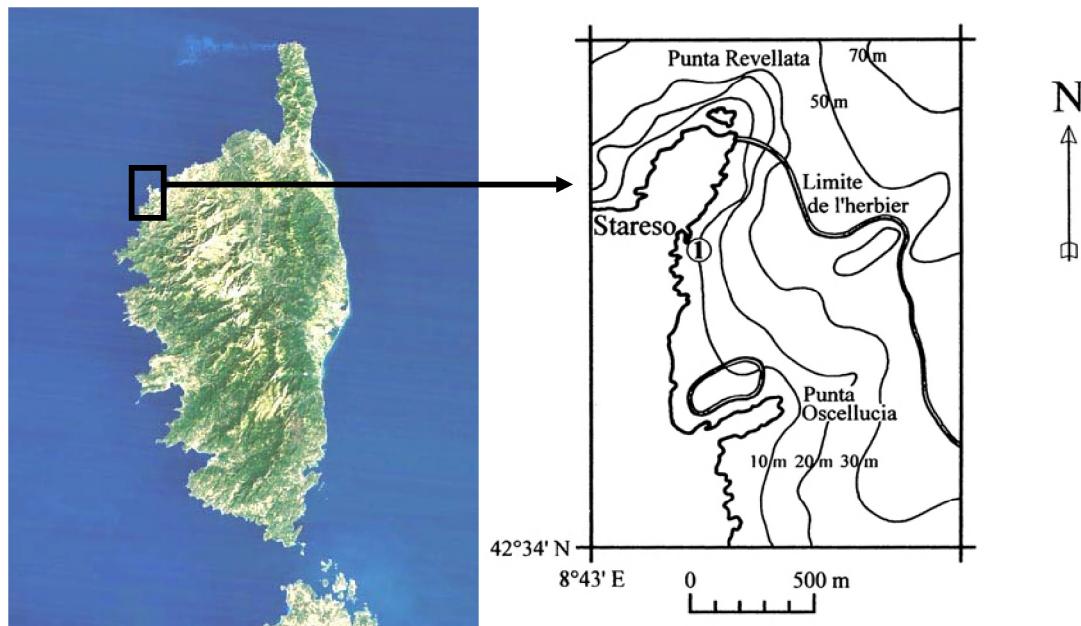


Figure 7 : Localisation de la baie de la Revellata et de la station de recherches sous-marines et océanographiques STARESO le long de la côte occidentale Corse. (1) = Site d'expérimentation.



Figure 8 : Photo aérienne montrant la STARESO et la tache de sable choisie pour nos expérimentations (cercle rouge).

2. Campagnes de prélevements

Dix campagnes de travail réalisées *in-situ* ont été organisées à la STARESO (Corse, France) entre mars 2002 et juin 2005. Le tableau 4 reprend les périodes et durées des différents séjours. L'ensemble de ces missions représente une centaine de jours de travail sur le terrain.

Tableau 4 : Dates et durées des campagnes effectuées à la STARESO entre mars 2002 et juin 2005

Années	Dates	Durées (jours)
2002	10/03-25/03; 22/05-17/06; 19/09-29/09; 22/11-29/11	47
2003	17/03-30/03; 28/05-07/06; 20/11-24/11	26
2004	20/03-29/03; 27/05-09/06	21
2005	06/03-16/03; 28/05-06/06	18

3. Transplantation

3.1 Collecte et sélection des pousses

Les transplants ont été récoltés en plongée en mars 2002 entre 5 et 10 m de profondeur aux alentours du port de la STARESO. Les transplants choisis étaient des pousses échouées, naturellement arrachées lors des tempêtes et gros coups de vent. Par l'action des courants, ces pousses sont rassemblées dans les zones relativement abritées de la baie. Plus de 600 pousses ont été ramenées à quai. Elles ont été soigneusement triées afin de sélectionner des transplants possédant les mêmes caractéristiques morphologiques. Les transplants choisis étaient constitués d'un morceau de rhizome orthotrope d'une dizaine de centimètres, dépourvu de racine et portant un unique faisceau de feuilles (Figure 9 photo de gauche). Parmi les pousses ramenées, nous avons également sélectionné des pousses plagiotropes constituées d'un rhizome horizontal d'une longueur de 10 à 20 cm et portants 2 à 3 faisceaux de feuilles. Ces transplants seront également mis en place sur le site afin d'étudier l'évolution du développement de ce type de pousses.

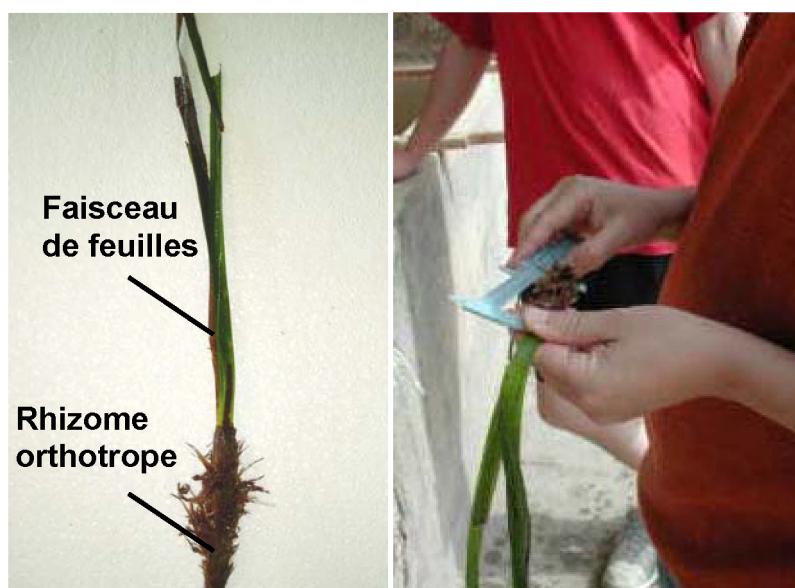


Figure 9 : Photos représentant un transplant orthotrope (à gauche) et la mesure des paramètres biométriques au temps T0 (à droite).

Les transplants sélectionnés ont été mesurés avant leur mise en place sur les grilles, le nombre de feuilles, leur longueur maximale et la longueur du rhizome ont été mesurés afin de déterminer l'état des transplants au temps T0 et pour mettre en

évidence les éventuelles différences morphologiques entre les transplants (Figure 9 photo de droite).

3.2 Mise en place des transplants sur les grilles

Afin d'utiliser des matériaux peu polluants, les grilles de transplantation ont été fabriquées en bambou (peu putrescible) et renforcées à l'aide de corde de chanvre naturelle (sisal). Ces grilles, tressées à la main au laboratoire, ont une surface d'environ 1 m² (Figure 10 droite).



Figure 10 : Photos représentant la fixation des transplants sur les grilles à l'aide de sisal (à gauche) et une grille de transplantation prête à être mise en place sur le site receveur (à droite).

Les transplants ont été fixés en position verticale sur les grilles à l'aide de sisal de manière telle que le rhizome dépasse de quelques centimètres sous la grille (Figure 10 gauche). Ces manipulations ont été effectuées sous eau, dans un bassin, afin de minimiser le stress sur les transplants. Cinq grilles ont ainsi été constituées, chacune d'elles portant 84 transplants orthotropes disposés en quinconce de manière à conserver une distance d'environ 10 cm entre chaque transplant. Afin d'étudier les différences entre transplants orthotropes et plagiotropes, une grille portant 26 transplants plagiotropes a également été fabriquée et mise en place en bordure de la tache de sable mais un peu à l'écart des autres.

Pour faciliter le suivi des pousses au cours du temps, chaque transplant a été référencé à l'aide de ses coordonnées horizontales et verticales (une lettre et un chiffre) (Figure 11).

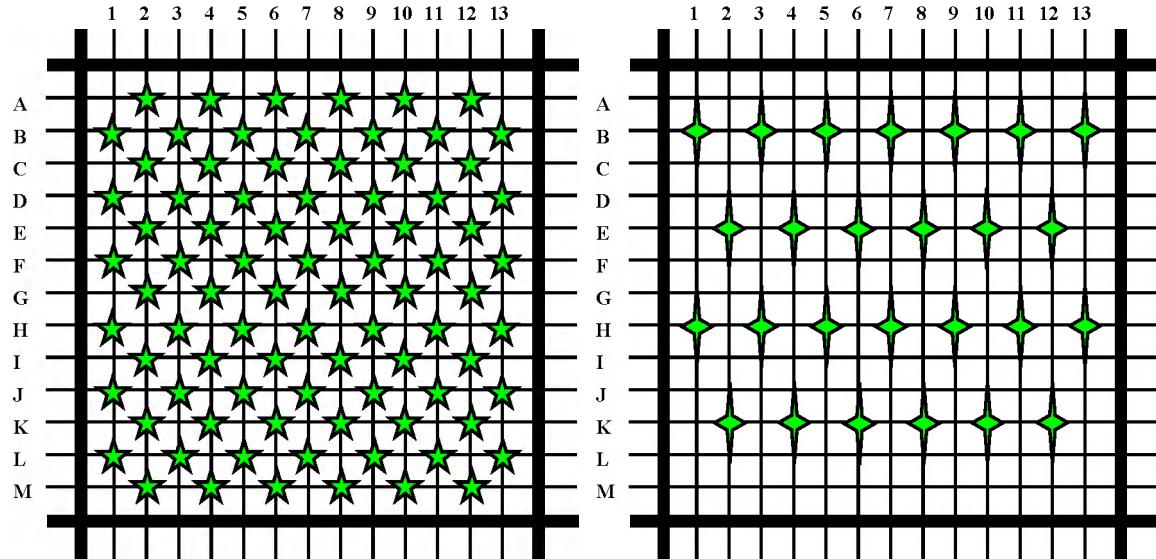


Figure 11 : Représentation schématique d'une grille de transplantation orthotrope (à gauche) et de la grille de transplantation plagiotrope (à droite) montrant la disposition des transplants (en vert) et les coordonnées utilisées.

3.3 Installation des grilles de transplantation *in-situ*

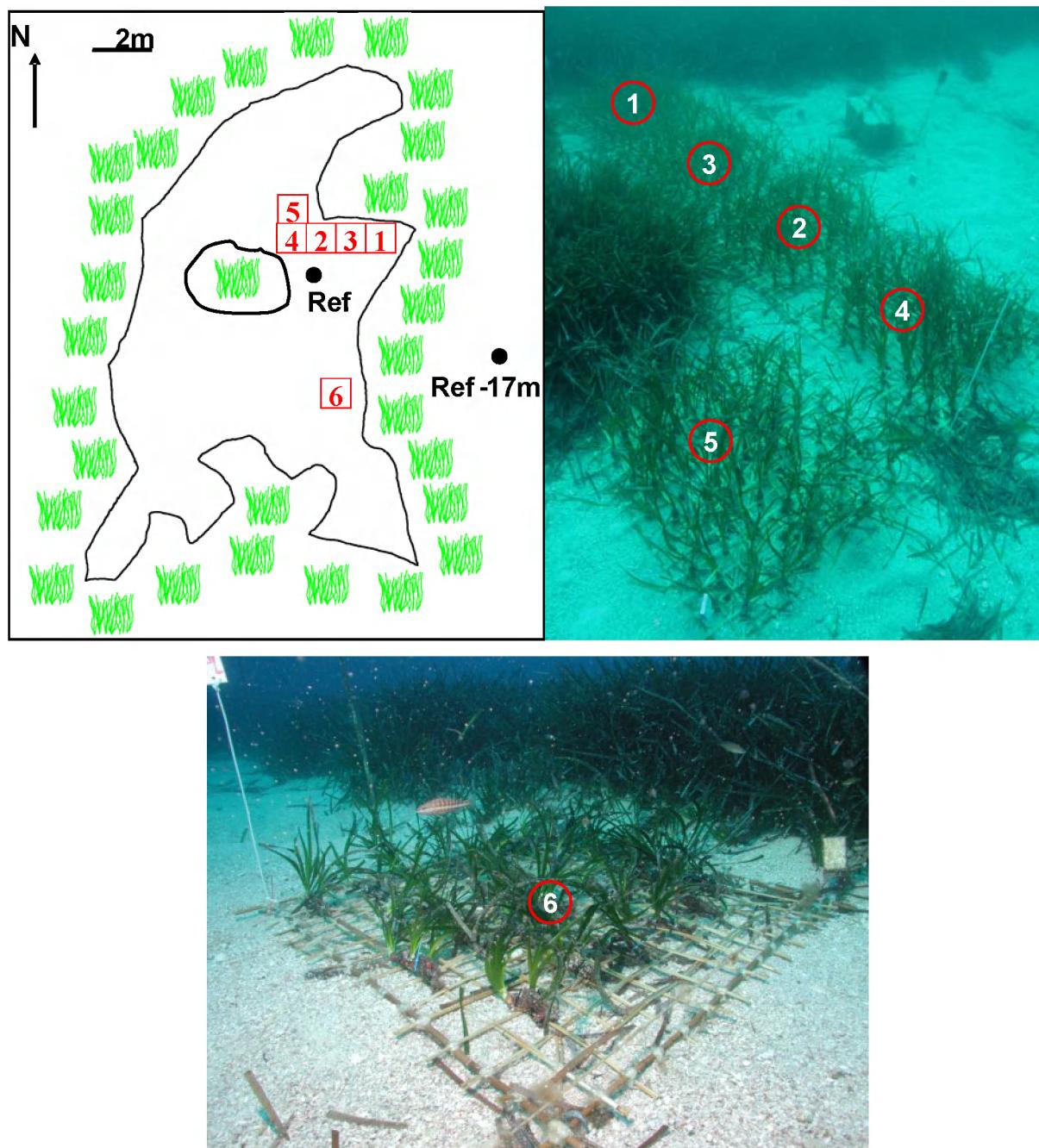


Figure 12 : Représentation schématique de la tache de sable utilisée comme site receveur et localisation des grilles de transplantation en rouge (grilles orthotropes numérotées de 1 à 5 et grille plagiotrope numérotée 6). Ref = site de référence sable pour les prélèvements d'eau interstitielle. Ref -17 m = site de référence pour le prélèvement des pousses témoins et les prélèvements d'eau interstitielle.

Le site de transplantation choisi est constitué d'une grande tache de sable située face à la STARESO à une profondeur de 17 m.

Lorsque tous les transplants ont été fixés, les 5 grilles orthotropes (grilles 1 à 5) et la grille plagiotrope (grille 6) ont été mises en place sur le sédiment en plongée (Figure 12a et b). Les grilles ont été positionnées côte à côte (excepté la grille plagiotrope placée à l'écart) sur la tache de sable (Figure 12a) et fixées à l'aide de piquets métalliques enfoncés profondément dans le sédiment, assurant ainsi une bonne fixation. Elles sont disposées de manière telle que les extrémités des rhizomes affleurent à la surface du sédiment. Parmi les 5 grilles installées, 2 ont servi de grilles de prélèvement (grilles 4 et 5) et ont été régulièrement échantillonnées tandis que les autres grilles sont restées en place durant toute la durée de l'expérimentation. La grille de transplantation plagiotrope a également été régulièrement échantillonnée.

3.4 Suivi des transplants *in-situ*

3.4.1 Suivi de la survie des transplants

Lors de chaque mission, un suivi des transplants *in-situ* a été effectué. La survie des transplants a été mesurée en comptant le nombre de transplants toujours en place sur les grilles. De plus, après identification de chaque pousse à l'aide des coordonnées sur la grille, le nombre de feuilles par transplant et la taille maximale des feuilles ont été mesurés. Ces mesures ont été réalisées sur chaque grille et lors de chaque campagne de prélèvement.

3.4.2 Mesure des paramètres biométriques

Lors de chaque campagne de travail, 5 pousses orthotropes ont été prélevées sur le site témoin à 17 m de profondeur et sur les deux grilles de prélèvement afin d'être ramenées au laboratoire et disséquées pour la mesure des différents paramètres biométriques (nombre de feuilles, longueur et largeur des feuilles).

3.4.3 Croissance

La croissance des transplants et des pousses contrôles a été estimée à l'aide de la méthode de Zieman (Zieman, 1974; Bedhomme *et al.*, 1983). Cette méthode consiste à faire un trou (d'un diamètre d'environ 2 mm) (Figure 13 droite), à l'aide d'un emporte-pièce (le « ziemaneur ») (Figure 13 gauche), à la limite de la gaine de la dernière feuille adulte (le trou ainsi formé servant de repère pour les mesures puisque ces feuilles adultes ont fini leur croissance) et à mesurer le déplacement de cette marque au fur et à mesure de la croissance de chaque feuille suite au développement des cellules méristématiques (Figure 14). Les résultats sont exprimés en cm de croissance.j⁻¹.faisceau⁻¹.

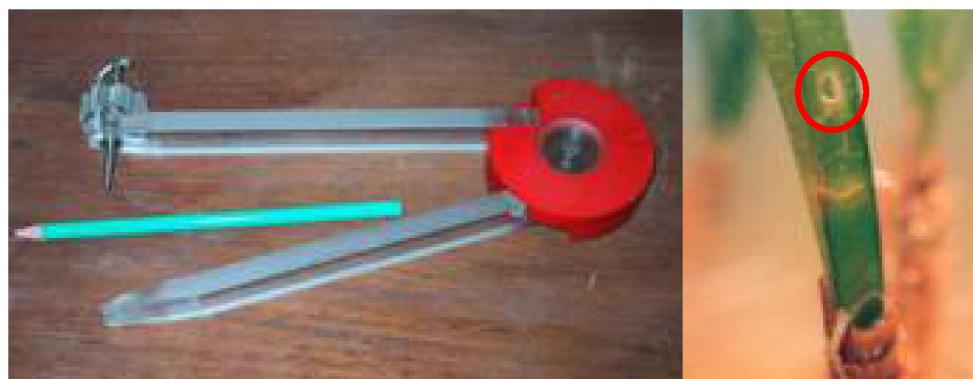


Figure 13 : Gauche : Le « Ziemaneur », ustensile tranchant permettant de réaliser un trou à travers les feuilles du faisceau. Droite : Marque laissée sur la feuille par le « Ziemaneur ».

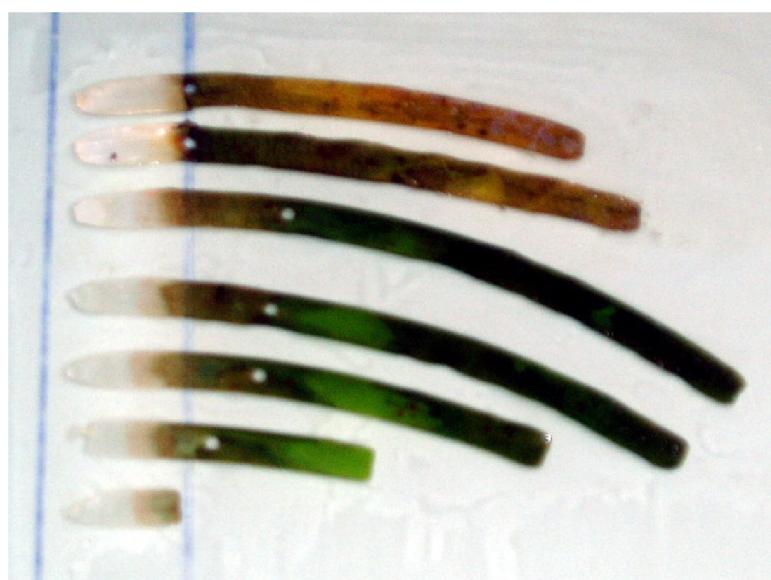


Figure 14 : Dissection d'un faisceau de feuille montrant le déplacement différentiel de la marque du « Ziemaneur » sur les différentes feuilles

Dans nos expériences, le marquage des feuilles a été réalisé au début de chaque campagne de prélèvement et les transplants et pousses témoins marqués ont été prélevés le dernier jour afin d'obtenir la croissance la plus longue possible.

3.4.4 Mesure des concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle

Des prélèvements d'eau interstitielle ont été effectués sur les grilles de transplantation et sur les sites témoins (herbier et sable). Les prélèvements sur les sites témoins ont débuté dès le mois de mars 2002 et ont été réalisés lors de chaque campagne de prélèvement. Sur les grilles de transplantation, les prélèvements ont été réalisés à partir du mois de septembre 2002.

Tout le matériel utilisé pour les prélèvements d'eau interstitielle est rincé préalablement avec de l'HCl (0.1M) afin d'être décontaminé.

Ces prélèvements sont réalisés en plongée à l'aide de seringues reliées par un tube à 4 aiguilles en inox de 10 cm (Figure 15). Après le rinçage des seringues à l'eau libre, les aiguilles sont enfoncées dans le sédiment et un petit volume d'eau interstitielle est aspiré et éjecté afin de rincer les aiguilles. Ensuite, 30 ml d'eau interstitielle sont prélevés et les seringues sont bouchées afin d'éviter toute entrée d'eau libre lors du transport (Gobert *et al.*, 2006). Pour chaque grille de transplantation et chaque site de référence, 5 répliquats sont prélevés. Ces échantillons sont ensuite ramenés à quai, filtrés (filtre Whatman GF/C) et récoltés dans des fioles rincées plusieurs fois avec une partie du prélèvement. Ces échantillons sont ensuite congelés en attendant les analyses de nutriments.

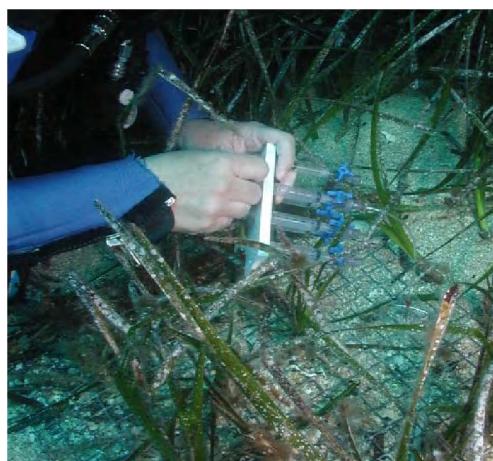


Figure 15 : Photo représentant les seringues utilisées pour les prélèvements d'eau interstitielle.

3.4.5 Expériences de fertilisation

Les expériences de fertilisation ont été réalisées à partir de mars 2003 et lors des campagnes suivantes en enfouissant des bâtonnets d'engrais NPK commerciaux (10.7/6.4/8.6) au pied de chaque transplant lors de chaque campagne et ceci sur la grille de prélèvement numéro 5 et sur une grille restant en place tout au long de l'expérience (grille numéro 1).

3.4.6 Expériences de marquage isotopique au ^{15}N

a. *Expérience à court terme*

Ces expériences ont été réalisées en juin 2004 sur des transplants plagiotropes installés en septembre 2002 sur la même tache de sable que nos expériences. Afin de mettre en évidence les échanges d'azote entre les faisceaux de feuilles des transplants et entre les feuilles et les organes souterrains de *P. oceanica*, nous avons marqué 12 pousses, réparties en deux groupes de 6 transplants, à l'aide d'une solution de nitrate de sodium enrichie en ^{15}N . Le premier groupe a été marqué au niveau du faisceau de feuilles terminal et le deuxième sur un faisceau latéral. Le marquage a été effectué *in-situ* à l'aide de sachets en plastique fixés à la base des faisceaux de feuilles des transplants. Une fois les sachets installés autour des faisceaux de feuilles choisis, 5 ml d'une solution de nitrate de sodium enrichie en ^{15}N (concentration 10 mM; 99.0% ^{15}N) (Eurisotop, France) ont été injectés dans ces derniers (Figure 16). Après une demi-journée d'incubation, les sachets ont été retirés et la moitié des pousses de chaque groupe a été prélevée afin de déterminer l'excès de ^{15}N présent dans les différents organes au temps T0. Les transplants restants ont été laissés en place durant quatre jours avant d'être prélevés à leur tour. Une fois prélevés, tous ces échantillons ont été directement congelés pour l'analyse ultérieure des contenus en ^{15}N au laboratoire.



Figure 16 : Gauche : Photo représentant une pousse isolée dans son sachet en plastique. Droite : Photo représentant l'injection de la solution marquée dans le sachet.

b. Expérience à long terme

En juin 2004, pour étudier les variations des stocks d'azote à plus long terme, nous avons fait incuber 20 pousses plagiotropes prélevées dans l'herbier bordant le site de transplantation pendant 24h dans un aquarium contenant un excès de solution de nitrate de sodium enrichi en ^{15}N (concentration finale d'environ 7 mM). Trois pousses ont été prélevées après 24h afin de déterminer les contenus initiaux en ^{15}N dans les différents compartiments de la plante. Les pousses restantes ont été fixées sur une grille de transplantation et mises en place sur une tache de sable située à 10 m de profondeur face au port de STARESO. Régulièrement (tous les 3 mois environ), 3 pousses ont été prélevées, congelées et ramenées au laboratoire afin de suivre l'évolution des concentrations en ^{15}N dans les différents organes de ces transplants.

3.5 Mesures en laboratoire

3.5.1 Paramètres biométriques

Après décongélation, les feuilles des transplants prélevés sur les différentes grilles et les sites témoins ont été séparées en respectant l'ordre distique d'insertion. Ensuite, la longueur et la largeur des différentes feuilles ainsi que la longueur de la gaine (pour les feuilles adultes) ont été mesurées. Les feuilles ainsi séparées ont ensuite été classées en trois catégories (Giraud, 1979) (Figure 17) :

- ✓ Feuilles juvéniles : longueur inférieure à 5 cm.
- ✓ Feuilles intermédiaires : longueur supérieure à 5 cm mais absence de ligule.
- ✓ Feuilles adultes : longueur supérieure à 5 cm et présence d'une ligule (séparation entre la gaine et le limbe de la feuille).

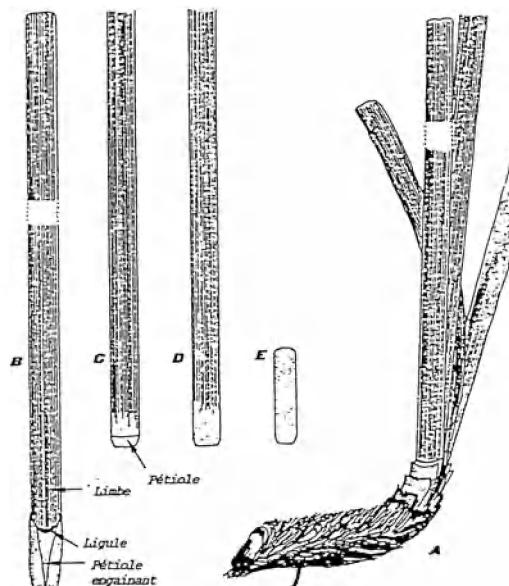


Figure 17: Feuilles de *P. oceanica*. A. Rhizome et faisceau de feuilles. B. Feuille adulte. C et D. Feuilles intermédiaires. E. Feuille juvénile (d'après Giraud, 1979).

Ces mesures permettent de calculer la surface foliaire : (somme des longueurs des feuilles intermédiaires x moyenne des largeurs des feuilles intermédiaires) + (somme des longueurs des feuilles adultes x moyenne des largeurs des feuilles adultes). Elle s'exprime en cm^2 de feuille par pousse ($\text{cm}^2 \text{ f.pousse}^{-1}$) et représente la moitié de la surface de la feuille puisqu'on ne tient compte que d'une seule des deux faces.

Après traitement, les différentes fractions de feuilles ont été grattées afin de retirer les épiphytes (Dauby et Poulichek, 1995), lyophilisées durant 24 heures avant d'être réduites en poudre à l'aide d'un broyeur.

3.5.2 Dosages

c. *Chlorophylle*

L'extraction de pigments chlorophylliens s'effectue sur 2 mg de poudre de *P. oceanica* auxquels on ajoute 12 ml d'acétone saturé à 90% en MgCO_3 . Après 24 heures passées dans l'obscurité totale à une température de 4°C, l'extrait est filtré puis passé au spectrophotomètre. La lecture s'effectue aux longueurs d'ondes suivantes : 750, 664 et 647 nm.

On utilise, ensuite, l'équation des plantes supérieures de Jeffrey et Humphrey (1975) pour le calcul des quantités de chlorophylles *a* et *b* présentes dans les échantillons.

$$\text{Chlorophylle a : } 11.93 E_{664} - 1.93 E_{647}$$

$$\text{Chlorophylle b: } 20.36 E_{647} - 5.50 E_{664}$$

d. *Concentrations élémentaires en carbone et azote*

Les teneurs en azote et carbone sont déterminées, sur une partie aliquote (± 8 et 3 mg de poids sec respectivement) de poudre lyophilisée, à l'aide d'un analyseur élémentaire C/N (Carlo Erba NA- 1500NC, FISONS). Les mesures fournies par l'analyseur élémentaire représentent la concentration relative d'un élément par rapport au poids sec total (%PS). A l'aide des données de poids sec, ces données

peuvent être converties en contenus, c'est-à-dire en quantité de l'élément donné contenue dans un échantillon (gN ou gC).

e. Concentrations en fer et phosphore

Pour réaliser ces analyses, on pèse entre 35 et 45 mg de poudre de *P. oceanica* lyophilisée et broyée auxquels on ajoute 0.3 ml de HNO₃ concentré à 65%. L'acide réagit d'abord à froid pendant 24 heures. Ensuite, les échantillons sont amenés à 40°C pendant 24 heures et ils sont portés à 90°C jusqu'à minéralisation complète de la poudre. On obtient à la fin de ce traitement un précipité blanc surmonté d'une solution jaune et limpide. Après séparation, la solution obtenue est diluée dix fois à l'eau distillée, centrifugée pendant 20 minutes à 3000 t/min et filtrée sur filtre GF/A. Les échantillons obtenus sont ensuite dosés par I.C.P.S. (Induction Coupled Plasma Spectrometer). Les résultats sont exprimés en µg de fer ou de phosphore par gramme de poids sec.

f. Mesures isotopiques

L'abondance relative d'un isotope peut être exprimée en atom%, unité qui représente la proportion de l'isotope le moins abondant (en nombre d'atomes) par rapport à la totalité des isotopes stables d'un élément (en nombre d'atomes), soit dans le cas de l'azote :

$$\text{atom}^{15}\text{N}\% = \left(\frac{[^{15}\text{N}]}{[^{14}\text{N}] + [^{15}\text{N}]} \right) \times 100$$

L'abondance naturelle du ¹⁵N dans les organismes vivants est d'environ 0.365 atom ¹⁵N%. Les premiers expériences sur les isotopes (Craig, 1953) ont rapidement montré que cette valeur moyenne variait dans la biosphère dans une proportion minime (entre la 2^{ème} et la 5^{ème} décimale) mais toutefois mesurable.

g. Mesure des concentrations en sels nutritifs dans l'eau interstitielle

Les échantillons d'eau interstitielle prélevés lors des différentes campagnes de prélèvement ont été décongelés et analysés à l'aide d'une chaîne automatique de type SKALAR qui effectue un dosage colorimétrique à l'aide d'un spectrophotomètre. Ces dosages se font en flux continu. Les sels nutritifs dosés sont l'ammonium (NH_4), les phosphates (PO_4), et l'ensemble nitrites-nitrates ($\text{NO}_2\text{-NO}_3$). La limite de détection de la méthode est de $0,002 \pm 0,003 \mu\text{M}$ pour les nitrites-nitrates, $0,01 \pm 0,003 \mu\text{M}$ pour l'ammonium et $0,001 \pm 0,18 \mu\text{M}$ pour le phosphate.

4 Description des appareillages utilisés

4.1 Induction Coupled Plasma Spectrometer (I.C.P.S.)

4.1.1 Principe de la méthode

Le spectromètre utilisé pour doser les concentrations en fer et en phosphore dans les différents compartiments des échantillons de *P. oceanica* est le modèle 3510 ICPS fabriqué par la firme BAUSCH et LOMB.

Le principe de la méthode est la spectroscopie d'émission : lorsqu'un atome est excité, certains de ses électrons passent à un niveau d'énergie supérieur (électron dit excité) puis retombent à leur niveau d'énergie fondamentale. Lors du passage spontané à un niveau d'énergie inférieur, les électrons émettent une quantité d'énergie sous forme de photons caractérisés par leur fréquence que l'on mesure.

4.1.2 Appareillage

La source d'excitation est constituée par une torche à plasma d'argon. Celle-ci est constituée de trois tubes concentriques de quartz entourés par une bobine d'induction alimentée par un générateur de haute fréquence (27.12 Mhz). Le système analyseur est un monochromateur comportant un réseau de diffraction

(2400 traits/nm; analyse séquentielle). Le détecteur est constitué par un photomultiplicateur. Le tout est piloté par un ordinateur (Figure 18).

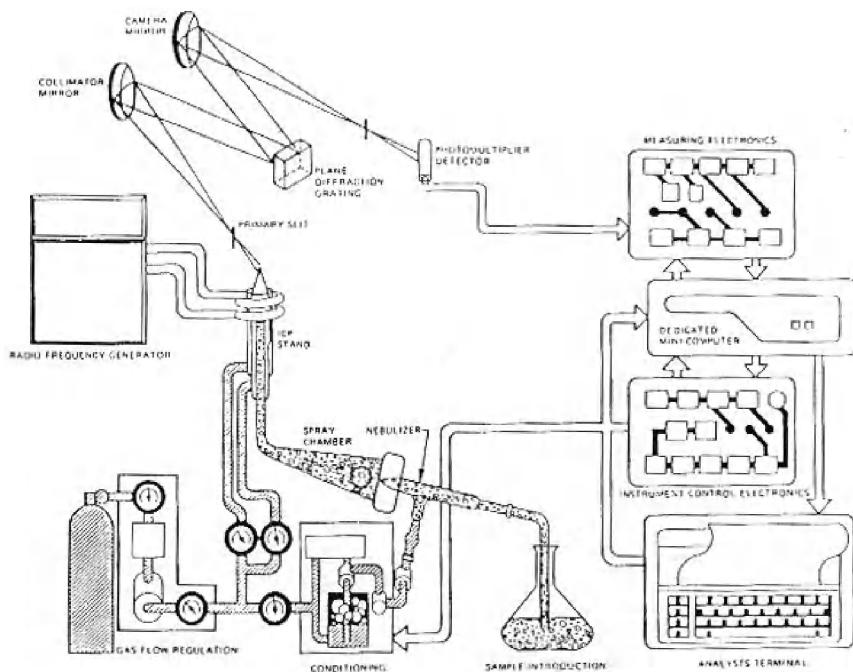


Figure 18 : Représentation graphique du spectromètre ICPS modèle 3510 (Bausch & Lomb)

Lorsqu'un courant de haute fréquence traverse la bobine, il génère un champ magnétique et électrique oscillant. Ce champ crée à son tour des courants induits qui circulent perpendiculairement à l'axe de la bobine. La résistance de l'argon gazeux à la circulation de ces courants se traduit par un échauffement (par effet Joule et Ohmique) qui favorise l'ionisation de l'argon. Pour initier la conductivité électrique dans le gaz quand il passe au travers de la bobine, une étincelle est produite par une bobine Tesla. L'énergie communiquée au gaz maintient le plasma à une température de 6000 à 10000 °K. L'échantillon à exciter passe au centre du plasma et atteint une température proche de 8000 °K. A cette température, l'atomisation est théoriquement complète et les atomes deviennent fortement excités et partiellement ionisés.

L'échantillon en solution est introduit via un nébuliseur et une chambre de nébulisation pour former un aérosol dont le gaz porteur est l'argon. Après introduction dans le plasma, l'échantillon est volatilisé, atomisé et, en grande partie, excité et ionisé. La quantification du spectre d'émission est réalisée grâce au monochromateur qui sélectionne la longueur d'onde d'analyse, et au photomultiplicateur qui convertit la lumière transmise en un signal électrique.

4.2 Chaîne automatique de mesures des concentrations en nutriments

4.2.1 Principe et méthode analytique

Le principe analytique de base est de générer un composé coloré spécifique de la molécule que l'on souhaite doser. L'absorbance de ce composé pour une longueur d'onde déterminée est mesurée par spectrophotométrie. L'intensité de la coloration (et donc l'absorbance) est proportionnelle à la concentration du composé coloré. Les dosages des nitrites-nitrates et de l'ammonium ont été réalisés suivant la méthode classique décrite par Strickland et Parson (1972) pour un système automatique (Grasshoff *et al.*, 1999) adaptée pour le milieu oligotrophe. La limite de détection de la méthode est de $0,002 \pm 0,003 \mu\text{M}$ pour les nitrites-nitrates, $0,01 \pm 0,003 \mu\text{M}$ pour l'ammonium

Les concentrations en phosphates (phosphates inorganiques dissous) ont été dosées par la méthode de Koroleff (1983) sur la chaîne analytique SKALAR®. La précision de la mesure est de $0,001 \mu\text{M}$

4.2.2 Appareillage

Les analyseurs automatiques de type Skalar® utilisent les principes et les méthodes décrits ci-dessus. Cependant, les différentes réactions et étapes sont rassemblées dans une même chaîne d'analyse. Schématiquement, les analyseurs automatiques sont composés de 3 éléments : un échantillonneur qui permet d'aspirer les échantillons, une cassette où se déroule le développement des complexes colorés et le spectrophotomètre proprement dit. Un système de pompe crée un flux continu entre les différents éléments de la chaîne, flux qui entraîne automatiquement l'échantillon au travers du système.

4.2.3 Mesures et calcul

Le signal d'absorption mesuré en continu par les spectrophotomètres est traduit sous la forme d'un pic soit sur un enregistreur papier soit sur un ordinateur interfacé. La hauteur du pic est proportionnelle à la concentration de la molécule dans l'échantillon. La mesure de standards de concentrations connues permet de calculer

une droite de régression qui est utilisée pour déterminer les concentrations inconnues. Les pics sont mesurés par rapport à une ligne de base constituée d'eau de mer oligotrophe prélevée dans la colonne d'eau en juin lorsque les nutriments sont épuisés.

4.3 Analyseur élémentaire

4.3.1 Principe de la méthode

L'analyseur élémentaire réalise, par un procédé de combustion éclair, une combustion instantanée et complète des échantillons. Le mélange de gaz issu de cette combustion est, après purification, séparé dans une colonne de chromatographie en phase gazeuse.

4.3.2 Détails de la méthode (Figure 19)

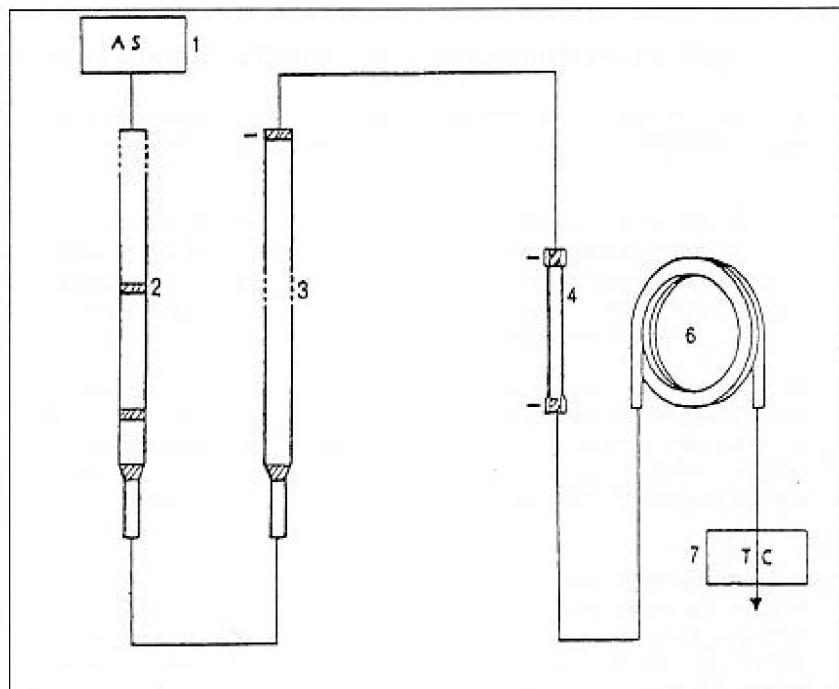


Figure 19 : Schéma de l'analyseur élémentaire. (1) système d'introduction automatique; (2) chambre de combustion; (3) chambre de réduction; (4) piège à eau; (6) colonne de chromatographie; (7) sonde à conductivité thermique. (D'après Instruction Manual NA-1500).

Avant l'analyse, les échantillons sont lyophilisés, broyés, pesés et déposés dans des cupules en étain. Ces échantillons sont ensuite introduits, grâce à un système automatique de carrousel, dans une colonne de combustion. C'est dans cette chambre de combustion, sous une température de 1030 °C et une atmosphère enrichie en oxygène, qu'a lieu la combustion éclair. Ensuite, les gaz issus de cette combustion sont mis en contact avec des catalyseurs d'oxydation afin d'éviter la formation de différents oxydes d'azote. Le mélange de CO₂, N₂, NO_x et H₂O obtenu est entraîné par un flux constant d'hélium de la colonne de combustion à la colonne de réduction. Celle-ci contient du cuivre métallique à 650 °C et permet l'élimination de l'oxygène en excès et la réduction des oxydes d'azote en azote moléculaire.

Le CO₂, Le N₂ et la vapeur d'eau sortants de la colonne de réduction passent ensuite à travers un filtre contenant du perchlorate de magnésium qui va piéger la vapeur d'eau. La séparation des gaz est ensuite réalisée sur une colonne de chromatographie en phase gazeuse de 2 m de long et maintenue à 45 °C. La détection est assurée par une sonde à conductivité thermique qui génère un courant proportionnel à la concentration en azote et dioxyde de carbone.

L'analyse de standards élémentaires permet de calibrer l'analyseur et de quantifier le contenu en azote et carbone d'un échantillon de composition inconnue. La concentration élémentaire (C ou N) est exprimée en % du poids sec total et calculée à l'aide des équations suivantes :

$$\text{Conc.} = \frac{K \times (I - b)}{PS}$$

Où

Conc. est la concentration élémentaire (C ou N) de l'échantillon,

I est l'intégration du signal mesuré pour l'échantillon,

b est l'intégration du signal mesuré pour le blanc,

PS est le poids sec de l'échantillon et K un facteur calculé selon l'équation :

$$K = \frac{\text{Conc.}_{\text{Std}} \times PS_{\text{Std}}}{I_{\text{Std}} - b}$$

Avec

Conc._{Std}, la concentration élémentaire (C ou N) théorique du standard,

PS_{Std}, le poids du standard,

I_{Std}, l'intégration du signal mesuré pour le standard,

b, l'intégration du signal mesuré pour le blanc

En pratique, différents standards élémentaires sont placés tous les 15-20 échantillons.

4.4 Spectromètre de masse

4.4.1 Principe et but de la mesure

La spectrométrie de masse est une technique instrumentale d'analyse reposant sur la séparation, l'identification et la quantification des éléments constitutifs d'un échantillon en fonction de leur masse.

Lorsqu'un ion de masse M et de charge Z est accéléré dans un champ électrique de potentiel V et traverse un champ magnétique uniforme B, celui-ci subira l'action d'une force lui imposant une trajectoire circulaire de rayon R. Ce principe, généralement appelé équation du spectromètre de masse, est mathématiquement défini comme suit :

$$\left(\frac{M}{Z}\right) = \frac{B^2 R^2}{2V}$$

Les spectromètres les plus courants sont de type analytique. Ils permettent d'effectuer un balayage dans une plage de masse M et d'obtenir un spectre de pics caractéristiques d'une composition chimique.

Dans ce travail, nous avons utilisé un spectromètre conçu pour quantifier précisément les concentrations relatives des isotopes stables d'un élément connu (rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ dans ce travail).

4.4.2 Appareillage et mesure

Schématiquement, la structure d'un spectromètre de masse se compose de trois parties : une chambre de d'ionisation, une chambre d'accélération et une chambre de collection et de mesure. Un vide poussé est maintenu dans l'ensemble du système (de l'ordre de 10^{-8}mBar en absence d'hélium).

Pratiquement, le spectromètre utilisé au laboratoire est couplé à l'analyseur élémentaire et interfacé par un ordinateur qui permet de gérer directement les

opérations. L'échantillon gazeux qui arrive dans la chambre d'ionisation est le gaz, composé d'un mélange de N₂ et CO₂, issu de la combustion de l'échantillon dans l'analyseur élémentaire.

Le N₂ puis le CO₂ sont ionisés grâce à un rayon d'électrons produit par un filament de rhénium. Les ions possédant une charge positive sont « concentrés » pour former un rayon qui est accéléré au travers d'un champ magnétique. La différence de potentiel et le champ magnétique sont imposés par les différentes masses que l'on veut mesurer.

Le champ magnétique appliqué a pour effet de modifier le rayon de courbure de la trajectoire des ions. Cette modification est déterminée par le rapport M/Z de l'ion. Dans la dernière chambre, les ions de masses différentes sont collectés dans des coupes de Faraday distinctes. Les ions différents mais de masse identique sont collectés dans la même coupe. Dès lors, il est impératif d'injecter des gaz simples, de composition homogène et d'éviter toute contamination par d'autres gaz. Ces gaz peuvent, en effet, apparaître lors d'une mauvaise combustion de l'échantillon, d'une purification incomplète (présence d'eau par exemple) de ce dernier ou encore suite à la présence d'impuretés dans l'hélium ou l'introduction de gaz atmosphériques.

Les ions collectés dans les coupes de Faraday génèrent un courant électrique proportionnel au nombre d'ions incidents. Nous utilisons un spectromètre possédant trois groupes de coupes pouvant récolter trois masses différentes. Ces masses sont respectivement de 28, 29 et 30 pour l'azote et 44, 45, 46 pour le gaz carbonique.

Les calculs isotopiques sont effectués par le logiciel gérant l'automatisation et l'acquisition des mesures. Ces calculs prennent en compte l'occurrence de ces différentes masses et l'abondance isotopique de standards introduits parallèlement aux échantillons. Les abondances isotopiques sont exprimées par un delta ou en atom%.

4.5 Traitement statistique

Pour le traitement des données, nous avons exprimé les résultats des tests en termes de probabilité de dépassement (*P-value*), c'est-à-dire la probabilité d'avoir un résultat différent de l'hypothèse nulle (H_0) que celui trouvé. Plus cette probabilité est faible, et plus l'hypothèse nulle peut être rejetée avec certitude. Nous avons choisi de rejeter l'hypothèse nulle lorsque la valeur de p est inférieure ou égale à 0.05. Les tests ont été réalisés à l'aide du logiciel STATISTICA®.

Nous avons utilisé des tests paramétriques applicables si les distributions suivent une loi normale.

4.5.1 Normalité des distributions

Afin de vérifier la normalité des distributions, nous avons employé le test de Kolmogorov-Smirnov, test d'ajustement qui compare une distribution observée à une distribution théorique (H_0 : la distribution suit une loi normale).

4.5.2 Comparaisons des moyennes

Afin de comparer les moyennes de deux populations, nous avons utilisé, comme test paramétrique, le test bilatéral t de Student pour échantillons non appariés.

RESULTATS

4. Variables environnementales

1.2 La lumière

Les données des radiations solaires mesurées dans l'air et dans l'eau à 10 m de profondeur (Figure 20) sont caractérisées par une variation saisonnière très marquée de type sinusoïdale. Les valeurs sont maximales en juin/juillet (~ 3 mol h⁻¹/m².h dans l'air et ~ 0.8 mol h⁻¹/m².h dans l'eau) et minimales en décembre (~ 0.8 mol h⁻¹/m².h dans l'air et ~ 0.1 mol h⁻¹/m².h dans l'eau). La quantité de photons photosynthétiquement actifs (PAR) arrivant à 10 m de profondeur représente en moyenne un cinquième du flux de surface.

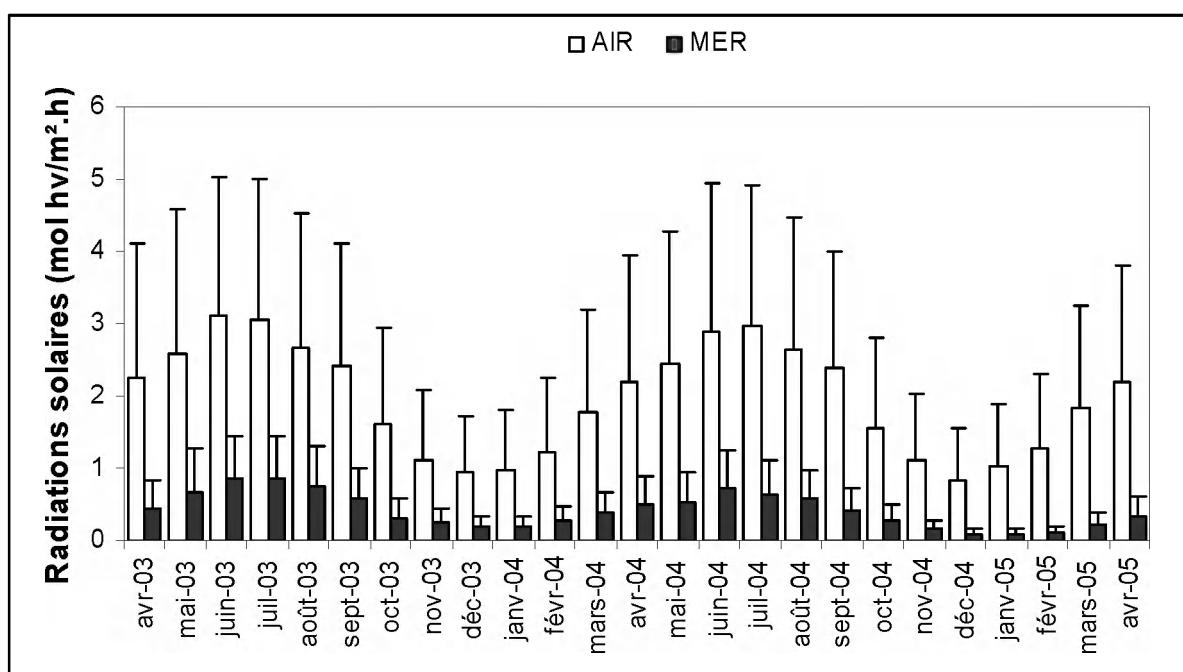


Figure 20 : Radiations solaires mensuelles moyennes (PAR) mesurées dans l'air et dans l'eau à 10 m de profondeur en face du port de STARESO entre avril 2003 et avril 2005.

1.3 Température de l'eau

La figure 21 représente l'évolution des températures moyennes mensuelles calculées à partir des données journalières enregistrées entre mars 2002 et mars 2005. La température de l'eau, présente une évolution saisonnière marquée. Durant les trois années d'expérimentation, elle était maximale en été (août 2002 et 2003 et juillet 2004) et minimale en février chaque année. Il y a donc un décalage d'environ 2 mois entre le maximum d'insolation et le maximum de température. Les valeurs minimale et maximale ont respectivement été mesurées en février 2005 (12.4°C) et août 2003 (26.6°C).

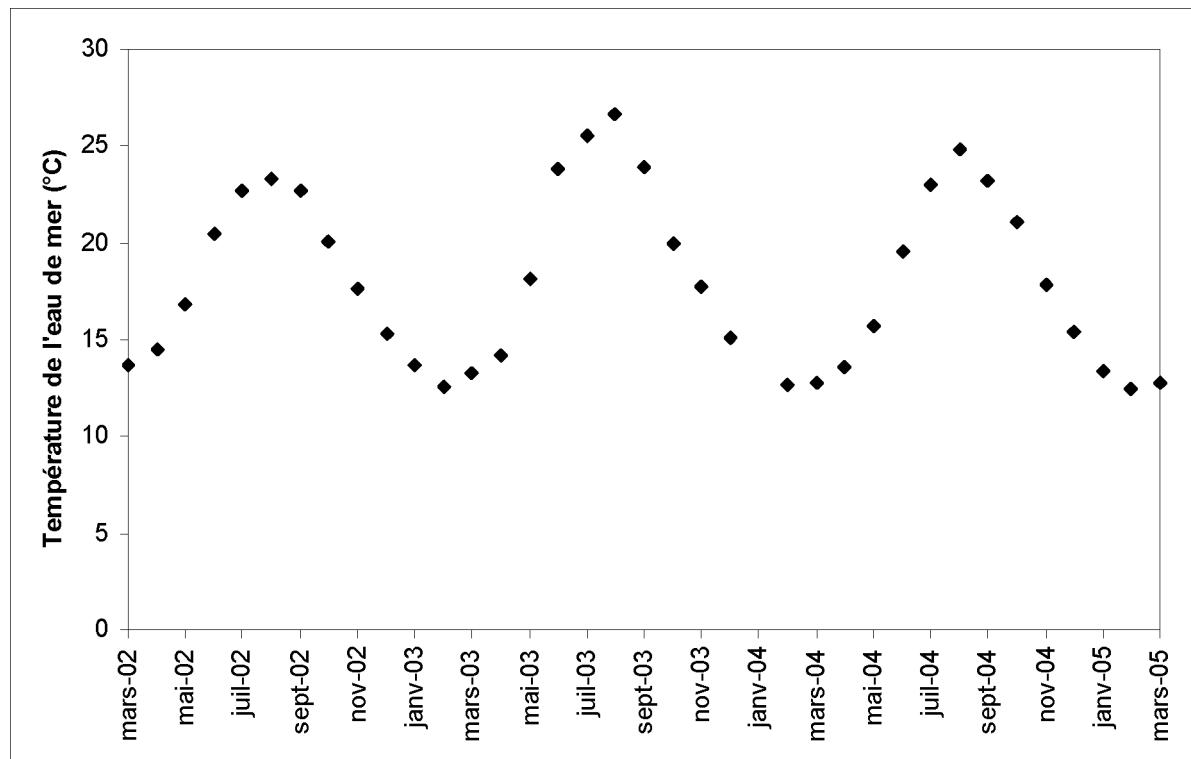


Figure 21 : Evolution temporelle de la température mensuelle moyenne de l'eau du port de STARESO entre mars 2002 et mars 2005 (température mesurée à 3 m de profondeur entre 9 et 10h)

1.4 Vitesse du vent

Les données de vitesse du vent mesurées à l'aéroport de Calvi durant ce travail sont représentées sur les figures 22 et 23.

Entre mars 2002 et décembre 2003 (Figure 22), les données représentées sont des moyennes journalières. Durant cette période, les données ne présentent pas d'évolution saisonnière claire. La vitesse moyenne maximale a été mesurée le 7 octobre 2003 (9.5 m.s^{-1}) et la vitesse moyenne minimale le 13 novembre 2003 (0.9 m.s^{-1}). De forts coups de vent (vitesse moyenne supérieure ou égale à 9 m.s^{-1}) ont été relevés en janvier, février, octobre et décembre 2003.

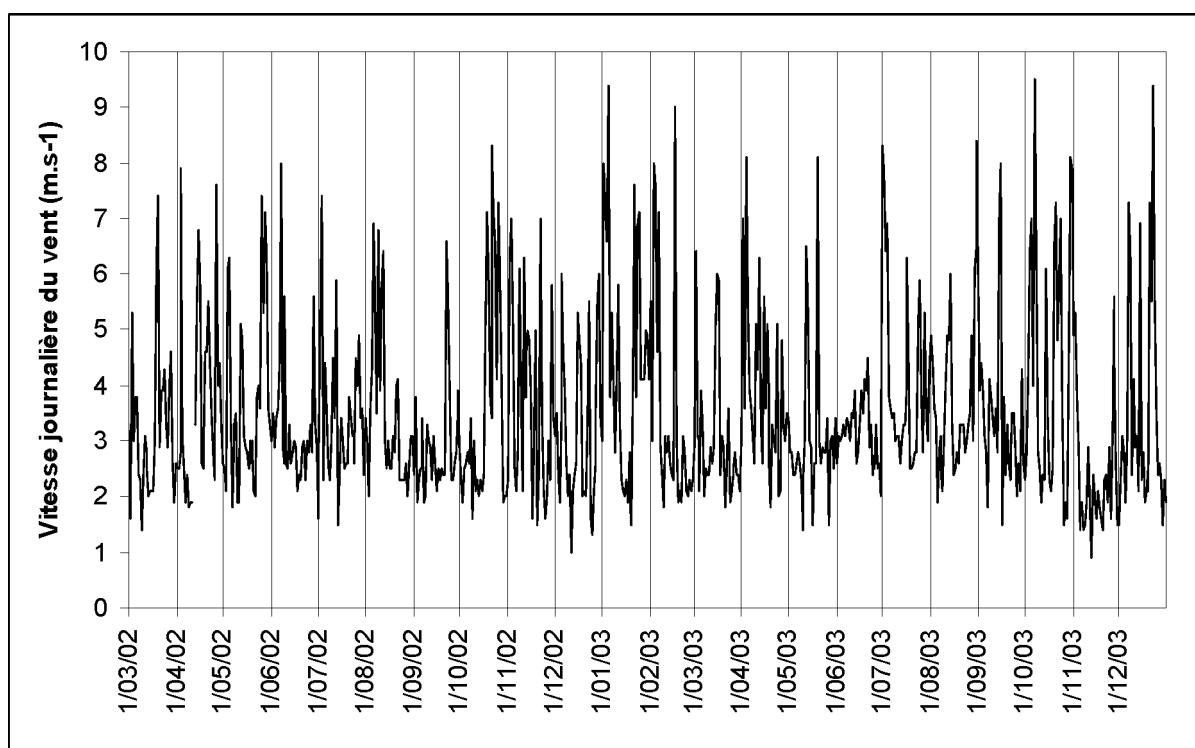


Figure 22 : Evolution journalière de la vitesse du vent (exprimée en m.s^{-1}) mesurée à l'aéroport de Calvi entre mars 2002 et décembre 2003.

Pour les années 2004 et 2005 (Figure 23), nous ne disposons que des moyennes mensuelles. Durant cette période, la vitesse moyenne la plus importante a été mesurée en juillet 2004 (5.7 m.s^{-1}) et la plus faible en juin 2005 (1.4 m.s^{-1}).

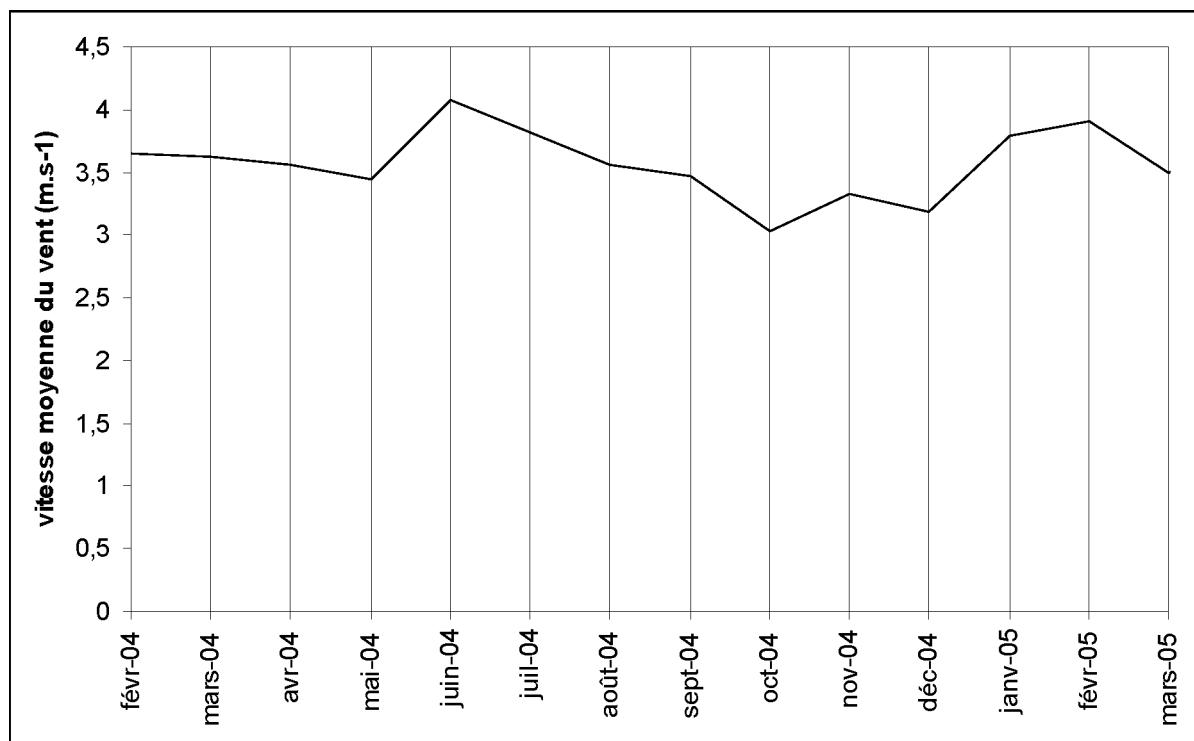


Figure 23 : Evolution de la vitesse moyenne du vent (exprimée en m.s⁻¹) mesurée à l'aéroport de Calvi entre février 2004 et mars 2005.

1.5 Concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle

1.5.1 Concentration en ammonium

Les concentrations en ammonium ont été régulièrement mesurées entre mars 2002 et mars 2005 et sont présentées à la figure 24. Les mesures ont été effectuées sur un site de référence au sein de l'herbier, sur un site de référence au milieu de la tache de sable et sur les grilles de transplantation fertilisées et non fertilisées. Les dosages sur les grilles de transplantation n'ont été effectués qu'à partir de juin 2003. Les concentrations mesurées varient entre 1.77 et 44.59 µM.

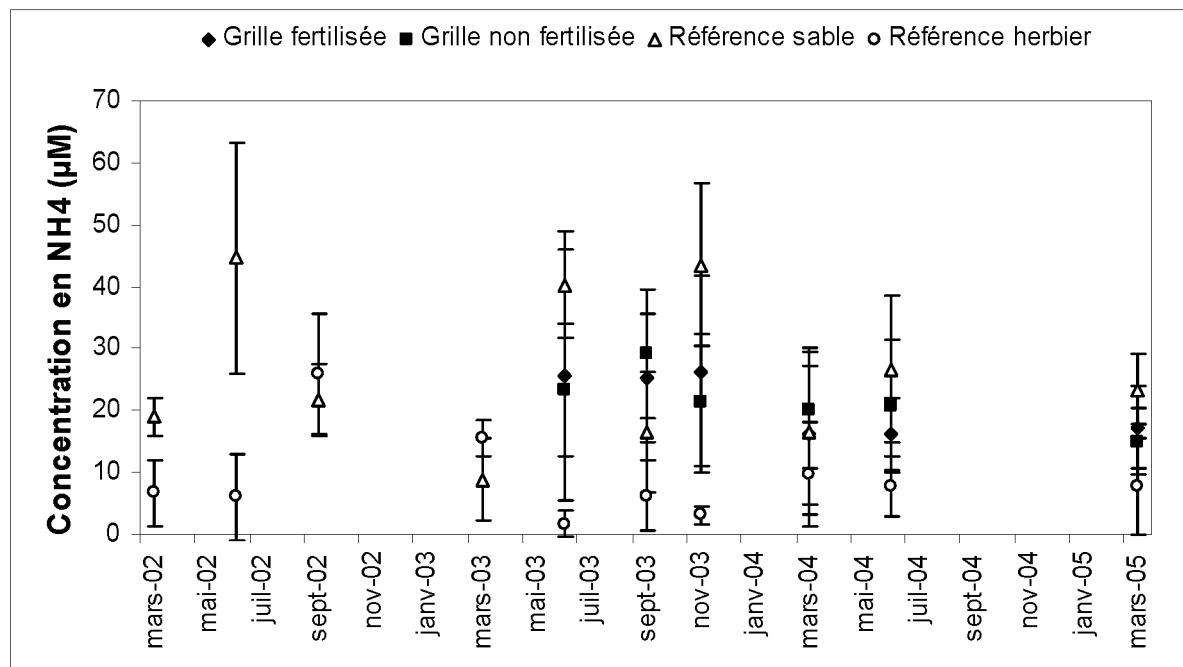


Figure 24 : Evolution des concentrations en ammonium (exprimées en µM) dans l'eau interstitielle. RS = référence sable.

Les concentrations en ammonium sont généralement supérieures dans les échantillons provenant de la tache de sable par rapport à l'herbier. Les concentrations en ammonium mesurées sur les grilles de transplantation ne montrent pas de différence significative entre la grille fertilisée et la grille non fertilisée. Les concentrations mesurées sur les grilles sont toujours supérieures à celles de l'herbier mais inférieures aux données sur la référence sable excepté en septembre 2003 et mars 2004.

Enfin, quel que soit le site considéré, il est difficile de dégager des variations saisonnières claires

1.5.2 Concentration en nitrate

Les concentrations en nitrate ont été régulièrement mesurées entre septembre 2002 et mars 2005 et sont présentées à la figure 25. Les concentrations mesurées varient entre 0.01 et 1.39 µM. Quel que soit le site considéré, il n'apparaît pas de variation saisonnière claire dans les résultats.

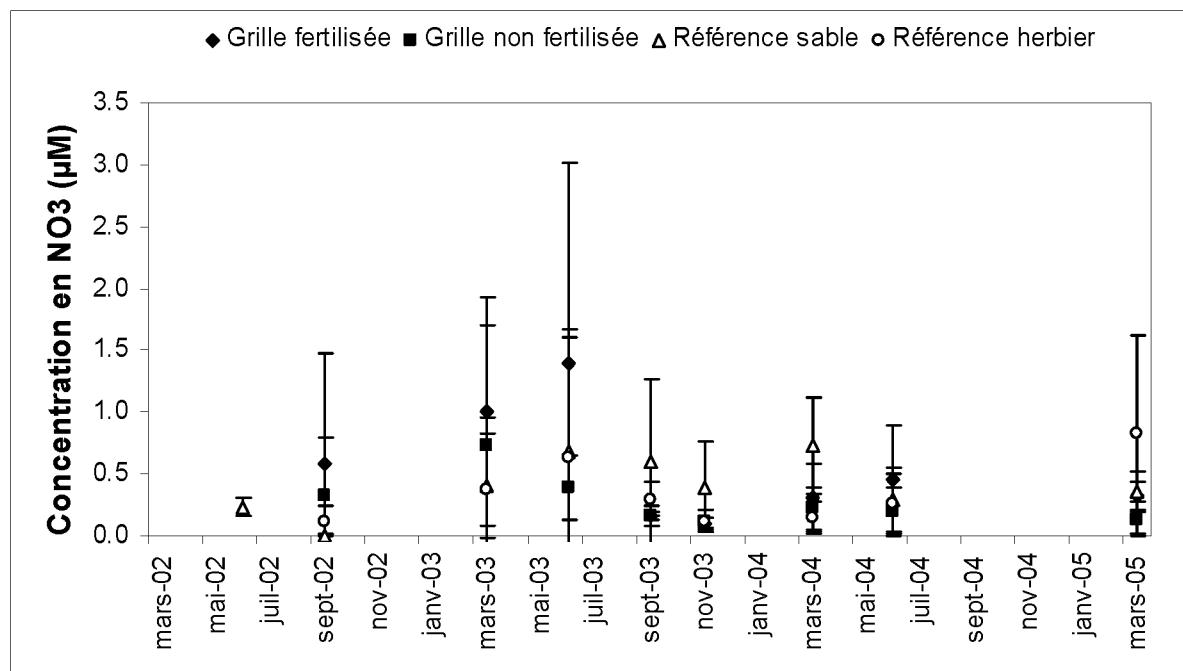


Figure 25 : Evolution des concentrations en nitrate (exprimées en μM) dans l'eau interstitielle. RS = référence sable.

La comparaison entre les sites de transplantation et les sites témoins (sable et herbier) est assez complexe puisque, suivant la période d'échantillonnage, les valeurs obtenues sur les sites de transplantation sont plus faibles ou plus importantes que sur les sites témoins et aucune tendance claire ne ressort de ces données.

Enfin, l'utilisation d'engrais ne semble pas avoir modifié la concentration en nitrate dans le sédiment puisqu'on ne peut déceler aucune différence significative entre les concentrations mesurées sur la grille fertilisée et sur la grille qui ne l'a pas été.

1.5.3 Concentration en phosphate

Les concentrations en phosphate mesurées sur les différents sites varient entre 0.28 et 3.57 µM (Figure 26). Pour les concentrations en phosphate, il n'y a pas de différence entre la référence sable et la référence herbier. Les concentrations mesurées dans l'eau interstitielle provenant des grilles de transplantation non fertilisée sont généralement assez proche des valeurs mesurées sur les sites témoins. Par contre, les concentrations en phosphate sur la grille fertilisée sont supérieures à celles mesurées sur les autres sites excepté en juin 2004. La fertilisation semble donc avoir un effet sur les concentrations en phosphates qui sont généralement plus haute sur la grille fertilisée. Toutefois, la forte variabilité observée ne permet pas de mettre en évidence des différences statistiquement significatives.

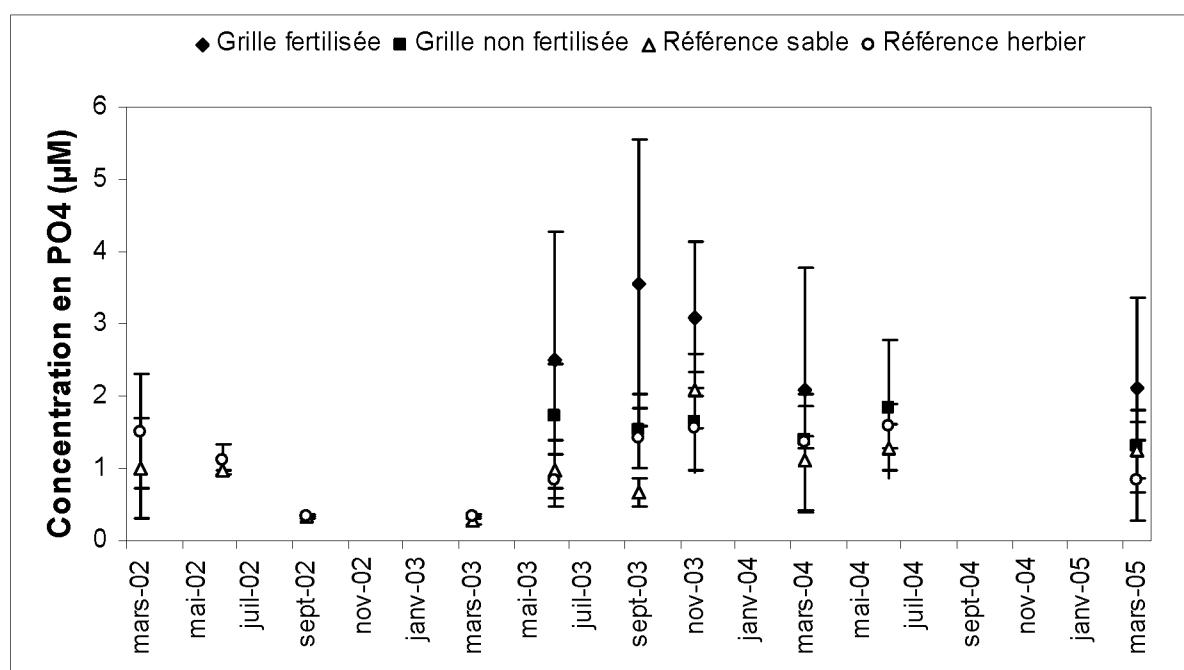


Figure 26 : Evolution des concentrations en phosphate (exprimées en µM) dans l'eau interstitielle. RS = référence sable, RH = référence herbier, GR = grilles de transplantation.

2 Observations des effets de la transplantation sur *P. oceanica*

2.1 Evolution des grilles de transplantation



Figure 27 : Haut : Photos représentant une vue d'ensemble du site de transplantation en mars 2002 (gauche) et juin 2004 (droite). Bas : Photos représentant le détail d'une grille de transplantation en mars 2002 (gauche) et juin 2004 (droite).

Les photos ci-dessus (Figure 27) montrent, d'une part, une vue générale du site de transplantation lors de la mise en place des transplants en mars 2002 et le même

site en juin 2004 et, d'autre part, le détail d'une grille de transplantation aux mêmes périodes.

Dès le mois de novembre 2003, les grilles de transplantation ont montré des signes d'affaiblissement dus au pourrissement des liens en sisal. Ce pourrissement a entraîné la dislocation des grilles et donc des difficultés à repérer convenablement les coordonnées des transplants mais également le détachement et la perte de certains transplants. Chacun des transplants ayant été repéré sur les grilles à l'aide des coordonnées, le suivi individuel a pu être réalisé pendant 2 ans. Durant la dernière année d'expérimentation, suite à la dégradation des grilles, il n'a plus été possible de positionner les transplants.

2.2 Modification de la morphologie des transplants

Les transplants mis en place en mars 2002 étaient constitués d'un unique faisceau de feuilles porté par une portion de rhizome verticale de 10 cm et dépourvue de racine (Figure 28). Après quelques mois, le rhizome change de direction et devient horizontal, les feuilles se courbent, deviennent plus courtes, le faisceau commence à se diviser et les premiers bourgeons de racines apparaissent (b). Dans un premier temps, on observe plusieurs faisceaux de feuilles (généralement 3) engainés dans les dernières feuilles adultes provenant du faisceau initial et, lorsque ces dernières tombent, on observe 3 nouveaux faisceaux bien individualisés (c). Le système racinaire commence à se développer (c). La multiplication des faisceaux de feuilles à partir du faisceau terminal se poursuit, le rhizome horizontal s'allonge et le système racinaire se développe, devenant de plus en plus dense (d).

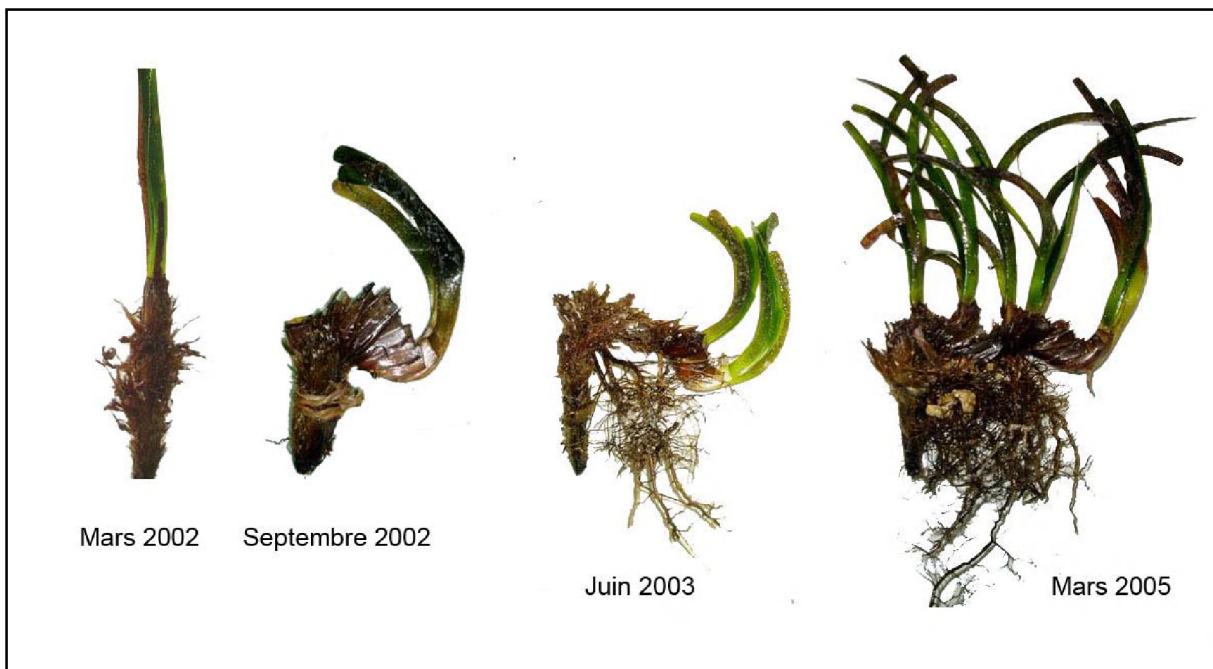


Figure 28 : Photos représentant le développement d'un transplant orthotrope entre mars 2002 et mars 2005 (photos réalisées sur différents transplants représentatifs de l'ensemble des pousses). Transplants récoltés en septembre 2002, juin 2003, et mars 2005.

L'ensemble de ces modifications (multiplication du nombre de faisceaux, croissance des racines,...) a été mesuré *in-situ* et en laboratoire sur l'ensemble des transplants et les résultats présentés ci-après.

La figure 29 représente l'évolution du nombre de faisceaux de feuilles sur un transplant choisi sur chacune des grilles restées en place. Un premier développement de faisceaux de feuilles est observé entre juin 2002 et mars 2003. De mars à juin 2003, le nombre de faisceau reste constant. Ensuite, on observe un deuxième développement de faisceaux entre juin 2003 et novembre 2003. Enfin, le nombre de faisceaux de feuilles reste constant jusqu'à la fin de l'expérience en mars 2004.

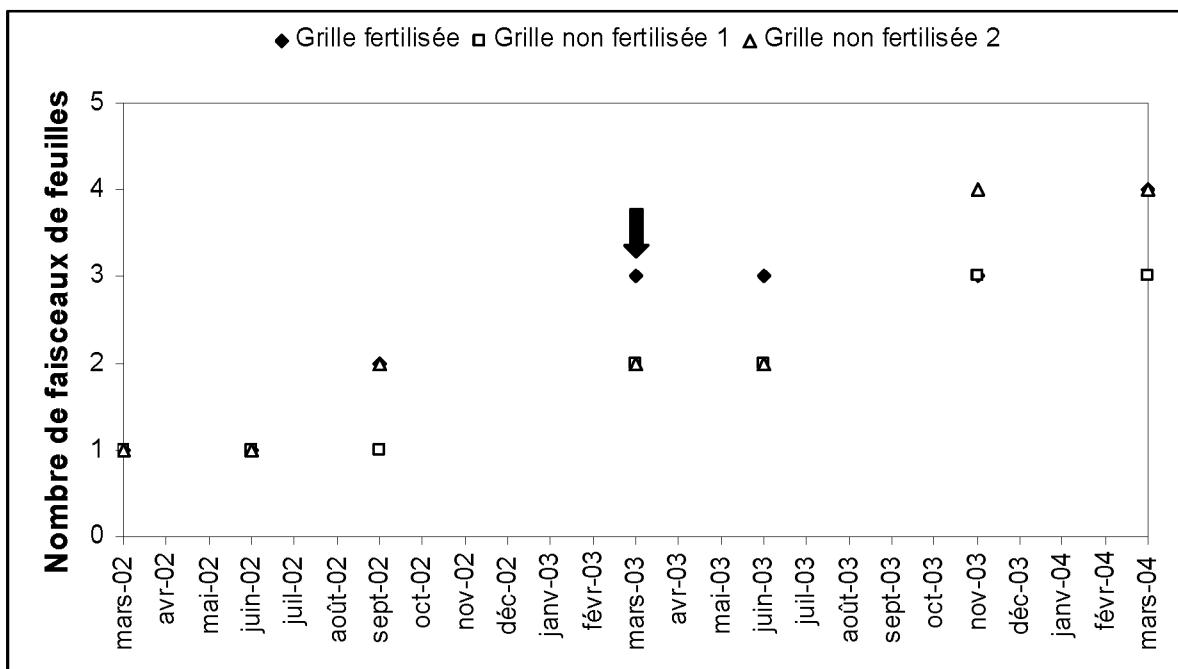


Figure 29 : Evolution entre mars 2002 et mars 2004 du nombre de faisceaux de feuilles sur 3 transplants provenant des trois grilles de transplantation restées en place durant toute l'expérience. La flèche noire représente le début de la fertilisation.

3 Mesures réalisées *in-situ* sur les grilles de transplantation

3.1 Transplants orthotropes

Lors des différentes campagnes de prélèvement, un suivi *in-situ* des différentes grilles de transplantation a été réalisé. Les différents paramètres qui ont été mesurés en plongée sont :

- Le taux de survie, mesuré en comptant le nombre de transplants vivants toujours en place sur les grilles à chaque campagne de prélèvement
- Le taux de ramification (pourcentage de transplants ayant produit au moins un nouveau faisceau de feuilles)
- Le nombre de nouveaux faisceaux formés sur chaque transplant

Dans tous les graphes présentés, la flèche noire représente le moment où la fertilisation a débuté.

3.1.1 Survie des transplants

La figure 30 représente l'évolution du taux de survie calculé sur les différentes grilles au cours des trois années d'expérimentation. Pendant la première année d'expérimentation, la mortalité des pousses transplantées est faible et la survie moyenne calculée pour l'ensemble des grilles en mars 2003 est de $90.1 \pm 1.4\%$; les taux de survie maximum et minimum étant respectivement observés sur la grille fertilisée (91.7%) et les deux grilles non fertilisées (89.3%). Au cours de la seconde année de transplantation, la mortalité des transplants augmente de manière importante et le taux de survie moyen mesuré en mars 2004 n'est plus que de $37.3 \pm 22.13\%$ (soit une diminution de plus de 50% en un an). Toutefois, l'écart-type important calculé pour l'ensemble des observations montre une grande variabilité entre les différentes grilles; la survie des transplants variant de 27 à 61.9% sur les grilles non fertilisées et proche de 20 sur la grille fertilisée. Pendant la dernière année, la mortalité des pousses reste élevée et, en mars 2005, le taux de survie moyen mesuré n'est plus que de $16.3 \pm 6.6\%$, le taux de survie le plus élevé étant mesuré sur la grille non fertilisée 1 (23.8% de transplants survivants) et le plus faible sur la grille non fertilisée 2 (11.9% de transplants survivants). Entre mars 2003 et mars 2004, la survie ne diffère pas entre la grille fertilisée et les grilles non fertilisées. Par contre, à partir du mois de mars 2004 (soit après un an de fertilisation), les taux de survie sur les grilles non fertilisées sont supérieurs à ceux mesurés sur la grille fertilisée.

En fin d'expérience (mars 2005), la grille non fertilisée 1 conserve un taux de survie supérieur aux deux autres grilles (fertilisée et non fertilisée).

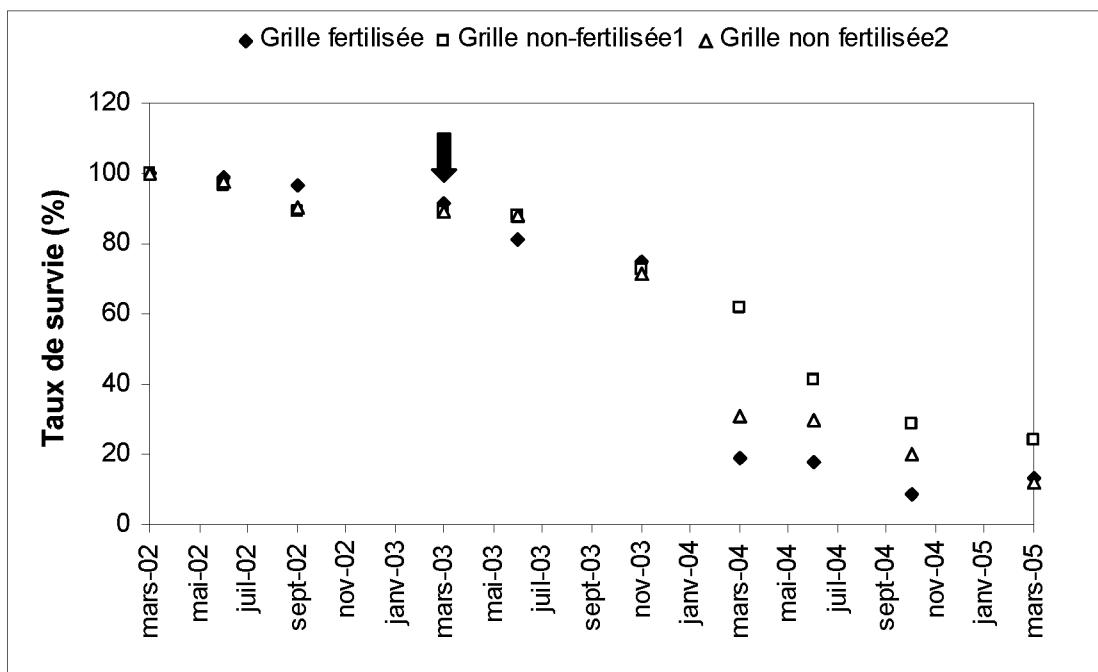


Figure 30 : Evolution du taux de survie des transplants mesuré *in-situ* sur les 3 grilles de transplantation entre mars 2002 et mars 2005.

3.1.2 Ramification des transplants

Différents paramètres relatifs à la multiplication des faisceaux de feuilles seront présentés dans cette partie : le nombre total de faisceaux de feuilles par grille, représentatif de l'évolution de la capacité de recolonisation des transplants; le nombre de faisceaux par transplants nous permettra d'observer le développement individuel des transplants et le taux de ramification nous permettra de mettre en évidence la proportion des transplants ayant produits de nouveaux faisceaux. Enfin, la dernière figure présentera les proportions de transplants portant de un à six faisceaux de feuilles.

Au début de l'expérience, les transplants choisis étaient constitués d'un unique faisceau de feuilles. La figure 31 représente l'évolution du nombre total de faisceaux par grille mesuré *in-situ* sur chacune des grilles de transplantation entre mars 2002 et mars 2005. Durant les quatre premiers mois d'expérimentation, aucune augmentation significative n'est constatée. Par contre, dès le mois de septembre 2002, le nombre de faisceaux, initialement de 84, s'élève de façon importante sur toutes les grilles et atteint une valeur moyenne de 105.3 ± 3.8 faisceaux par grille. Après cette forte augmentation, le nombre moyen de faisceaux augmente encore

légèrement jusqu'en mars 2003 (112 ± 5.6 faisceaux) puis commence à diminuer dès juin 2003 (109 ± 8.8 faisceaux). Le nombre de faisceaux continue ensuite de diminuer légèrement jusqu'en novembre 2003 (102.7 ± 5.1 faisceaux) puis chute drastiquement à partir de mars 2004 où la valeur mesurée est de 50.3 ± 28.4 . Ensuite, le nombre total de faisceaux continue à diminuer lentement pour atteindre la valeur de 35 ± 19.2 en mars 2005. Il faut toutefois noter l'apparition d'une forte variabilité entre les grilles à partir de mars 2004 puisque la grille non fertilisée 1 montre un nombre de faisceau nettement plus important que les deux autres grilles et ce jusqu'à la fin de l'expérience.

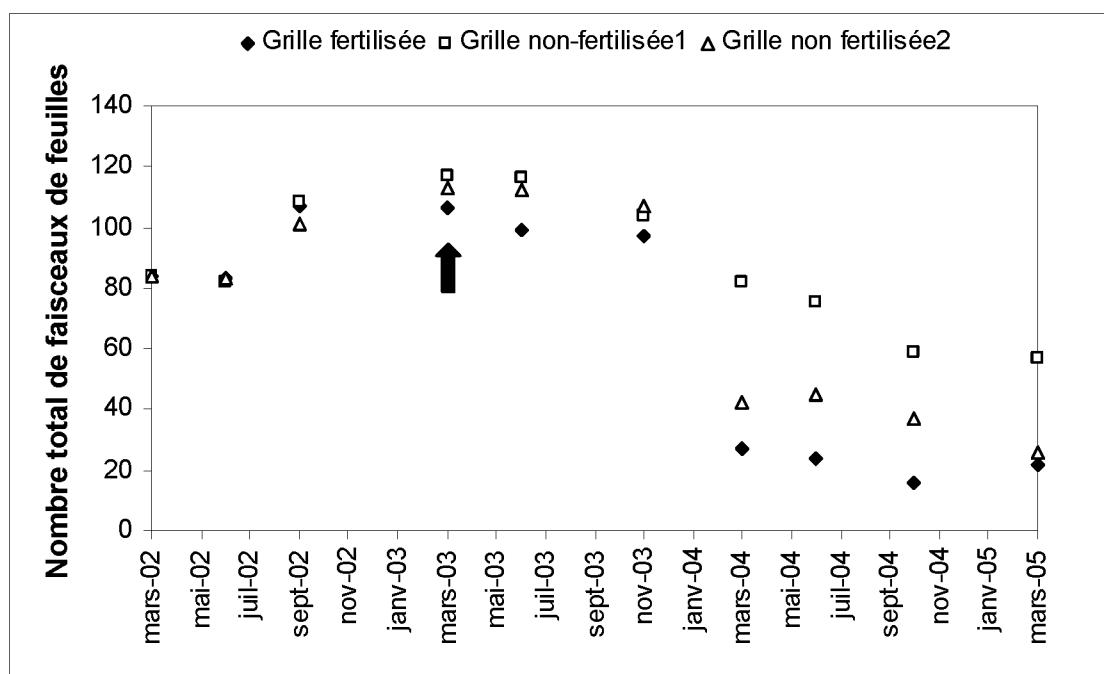


Figure 31 : Evolution du nombre total de faisceaux de feuilles sur les 3 grilles de transplantation entre mars 2002 et mars 2005.

Le nombre total de faisceaux sur les différentes grilles est fortement influencé par la survie des transplants et ne reflète pas le réel développement de ces derniers. Le calcul du nombre moyen de faisceaux par transplant constitue donc un meilleur indicateur du développement des transplants puisqu'il traduit directement l'augmentation du nombre de faisceaux de feuilles sur les transplants survivants.

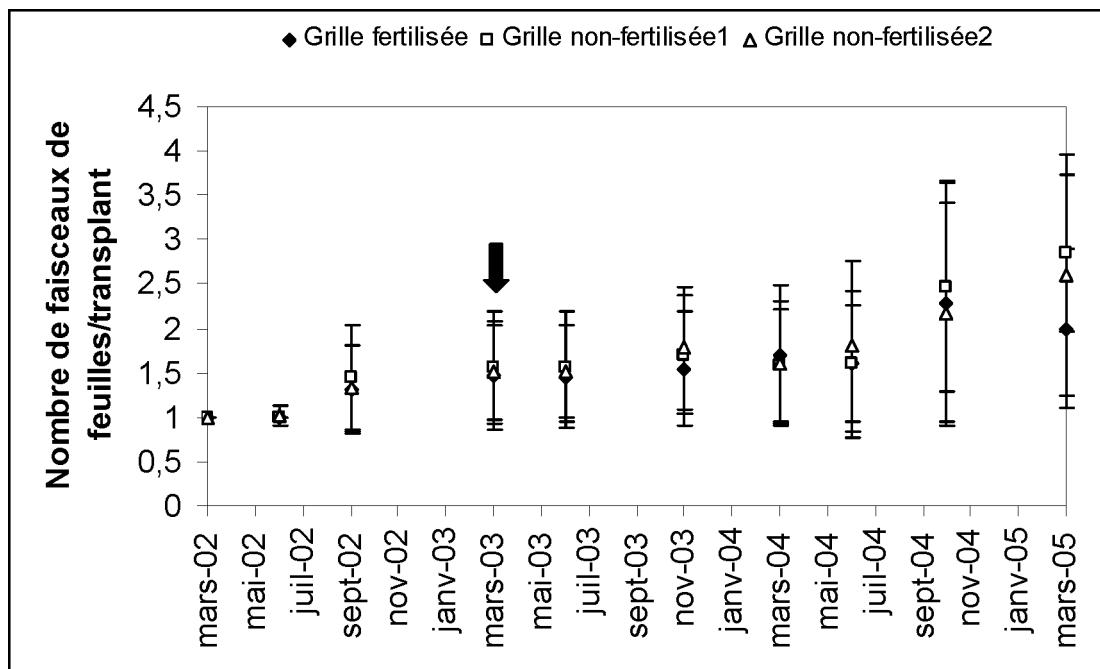


Figure 32 : Evolution du nombre moyen de faisceaux de feuilles par transplant sur les 3 grilles de transplantation entre mars 2002 et mars 2005.

Après un temps de latence de six mois, on note le développement de nouveaux faisceaux de feuilles sur les transplants (Figure 32). A partir de septembre 2002, le développement des transplants se fait régulièrement et le nombre de faisceaux par transplant augmente pendant toute la période d'expérimentation. En mars 2005, après 3 ans de transplantation, le nombre moyen de faisceaux par transplant a plus que doublé et s'élève à 2.5 ± 0.4 . Pendant toute la période de fertilisation, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les transplants fertilisés et non fertilisés.

D'après la figure 33 présentant l'évolution du taux moyen de ramification des transplants (pourcentage de transplants ayant développé au moins un nouveau faisceau de feuilles), aucune ramification n'apparaît au cours des 4 premiers mois d'expérimentation comme dans les figures 3.5 et 3.6. Ensuite, entre juin 2002 et septembre 2002, $34.1 \pm 4\%$ des transplants survivants ont développé au moins un nouveau faisceau. Le développement des transplants se poursuit constamment jusqu'en juin 2003 où $47.1 \pm 5.1\%$ des transplants se sont ramifiés. Le nombre de transplants ramifiés continue ensuite à augmenter régulièrement jusqu'en mars 2005 où $79.2 \pm 13.7\%$ des transplants sont ramifiés. Le développement des nouveaux faisceaux est cependant moindre entre novembre 2003 et juin 2004. Au début de la période de fertilisation, la grille fertilisée montre un taux de ramification plus faible

que ceux des grilles non fertilisées mais ensuite, cette grille présente des valeurs plus importantes ou intermédiaires par rapport aux grilles non fertilisées.

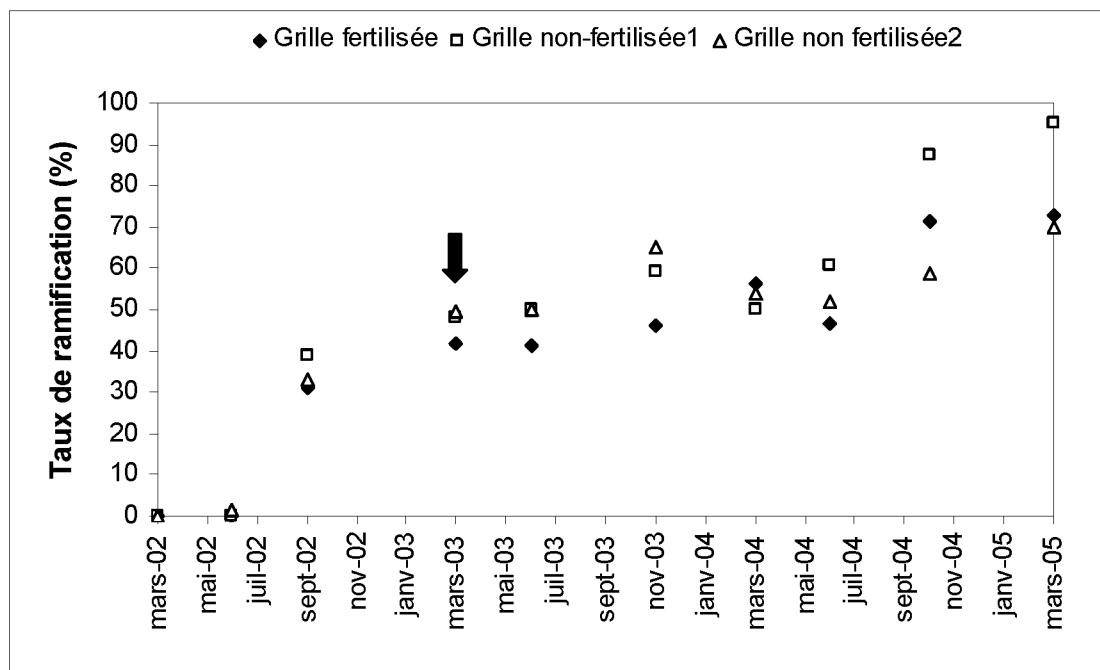


Figure 33 : Evolution du taux de ramification sur les 3 grilles de transplantation entre mars 2002 et mars 2005.

La figure 34 montre qu'entre mars et juin 2002, peu de nouveaux faisceaux sont apparus mais, dès le mois de septembre 2002, environ 40 % des transplants survivants portent plus d'un faisceau de feuilles. Après un an d'expérience (mars 2003), près de la moitié des transplants survivants présente de nouveaux faisceaux de feuilles puisque 39.9 % portent deux faisceaux et 7.3 % en portent 3. Durant la deuxième année de croissance, le nombre de faisceaux par transplant continue à augmenter et, à la fin de cette année-là (mars 2004), seuls 38 % des transplants en place n'ont pas développé de nouveaux faisceaux tandis que 44.8 % en portent deux. A cette époque apparaissent également les premiers transplants présentant cinq faisceaux de feuilles (1.5 %). Au cours de la dernière année d'expérience, le nombre de transplants portant un faisceau unique diminue encore et en mars 2005, après trois ans de développement, les transplants à deux faisceaux de feuilles deviennent dominants (37%) suivis par les transplants avec un ou quatre faisceaux de feuilles (20.9 %). Enfin, après trois ans, 4.7 % des transplants survivants se sont fortement développés et présentent six faisceaux de feuilles.

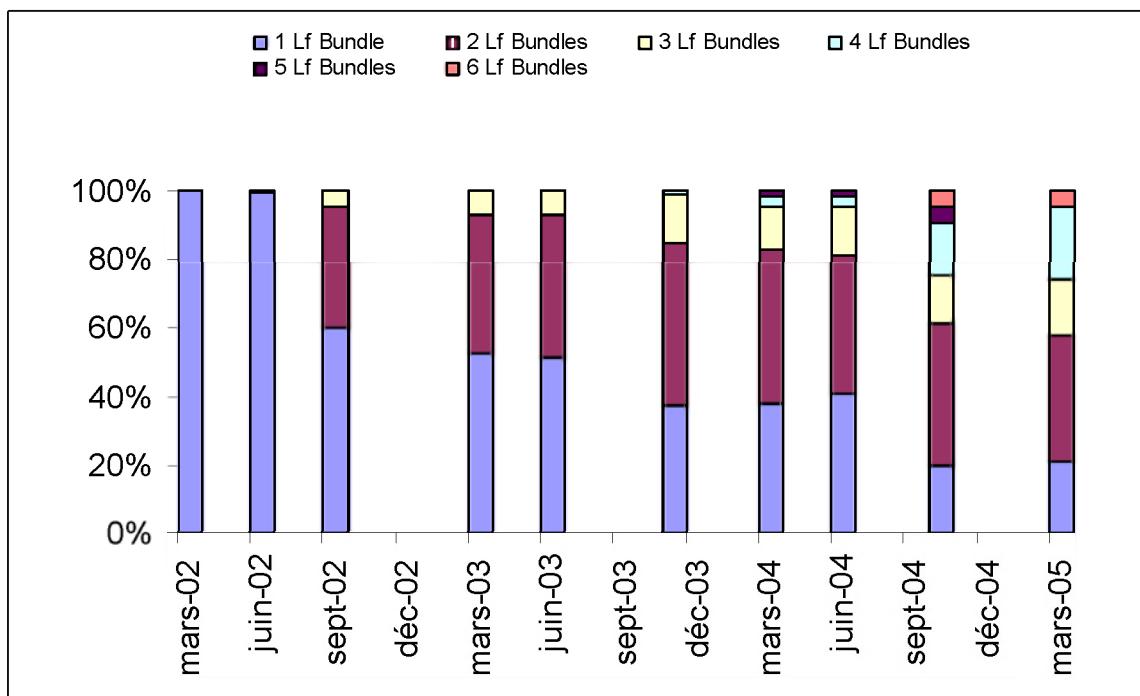


Figure 34: Evolution des proportions de transplants orthotropes portant de un à six faisceaux de feuilles sur l'ensemble des grilles entre mars 2002 et mars 2005.

3.2 Transplants plagiotropes

Le suivi *in-situ* réalisé sur la grille plagiotrope s'est limité à la mesure de la survie et à la ramification des transplants. Après mars 2004, le suivi n'a plus été possible car tous les transplants avaient disparus, emportés par les courants suite à la dégradation de la grille.

La survie des transplants plagiotropes (Figure 35) est restée maximale durant plus d'un an avant de diminuer de juin 2003 à 2004 où elle ne s'élevait plus qu'à 36.8 %.

Lors des campagnes de prélèvement suivantes, la grille étant complètement dégradée, aucun transplant n'a été retrouvé.

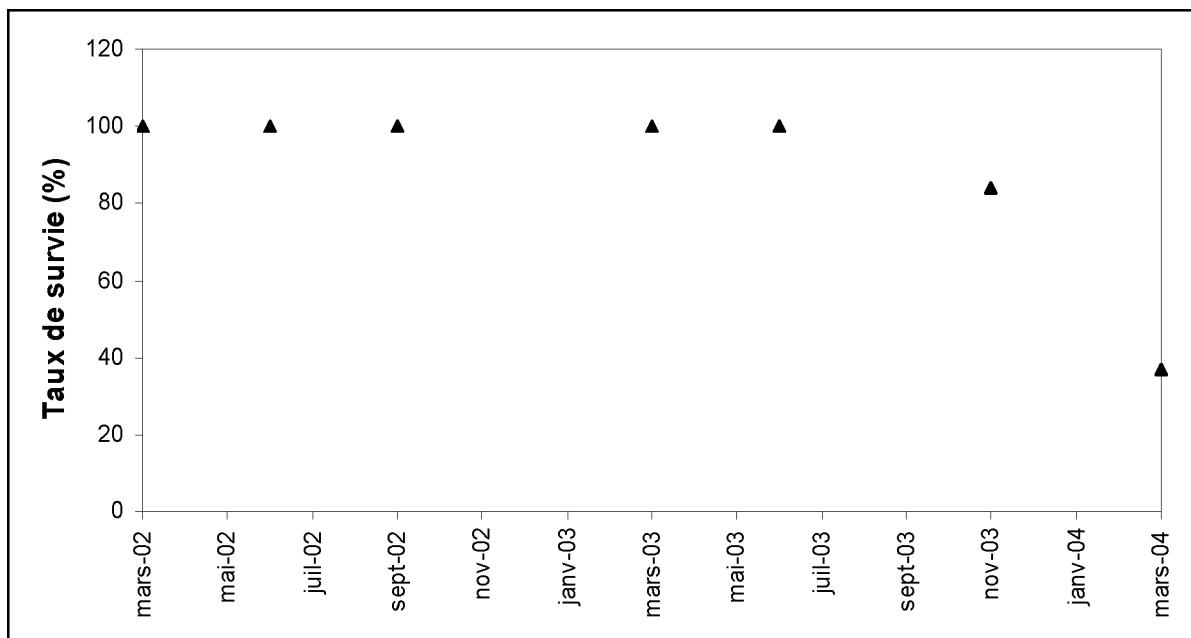


Figure 35 : Evolution du taux de survie des transplants plagiotropes entre mars 2002 et mars 2004.

Le nombre total de faisceaux sur la grille plagiotrope (Figure 36) augmente rapidement dès le début de l'expérience pour atteindre 121 faisceaux en septembre 2002 soit presque le double du nombre de faisceaux initial (62). Ensuite, le nombre de faisceaux diminue jusqu'en mars 2004 où on ne retrouve plus que 34 faisceaux sur la grille. Cette période est caractérisée par deux diminutions importantes entrecoupées par une période, entre mars 2003 et juin 2003, où le nombre de faisceaux mesuré reste stable.

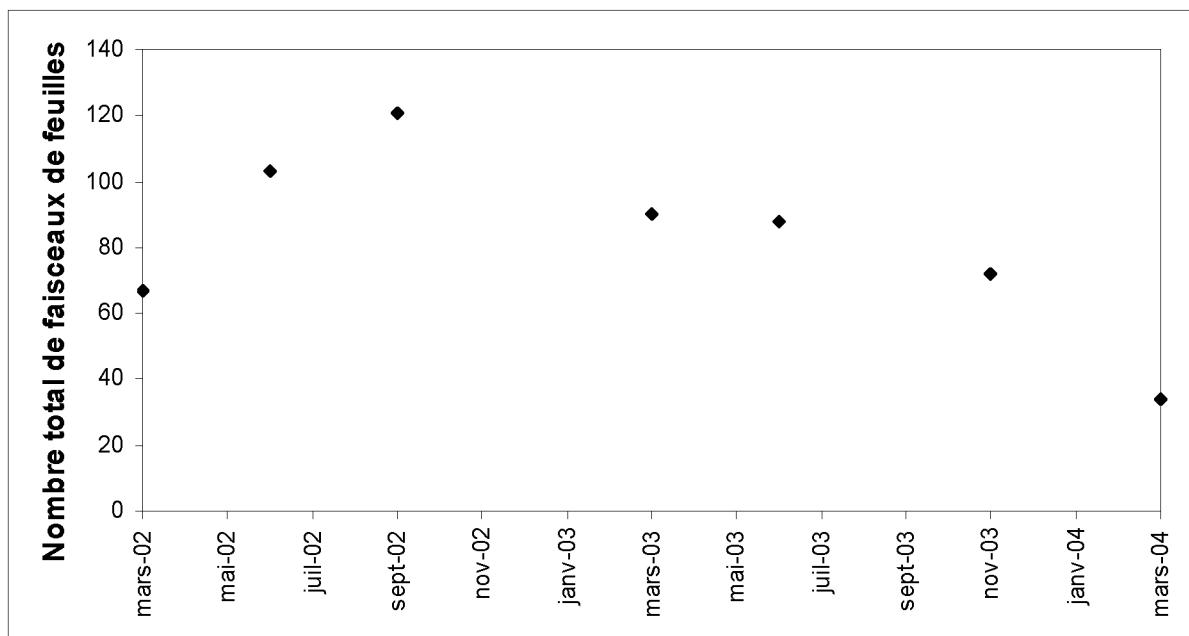


Figure 36 : Evolution du nombre total de faisceaux de feuilles sur la grille de transplantation plagiotrope entre mars 2002 et mars 2004.

Le nombre de faisceaux par transplant (Figure 3.17) augmente rapidement pour passer de 2.6 ± 0.5 en mars 2002 à 4.6 ± 1.7 en septembre 2002. Ensuite, ce nombre diminue légèrement entre septembre 2002 et mars 2003 puis augmente régulièrement jusqu'en mars 2004 où ce nombre s'élève à 4.7 ± 1.9 .

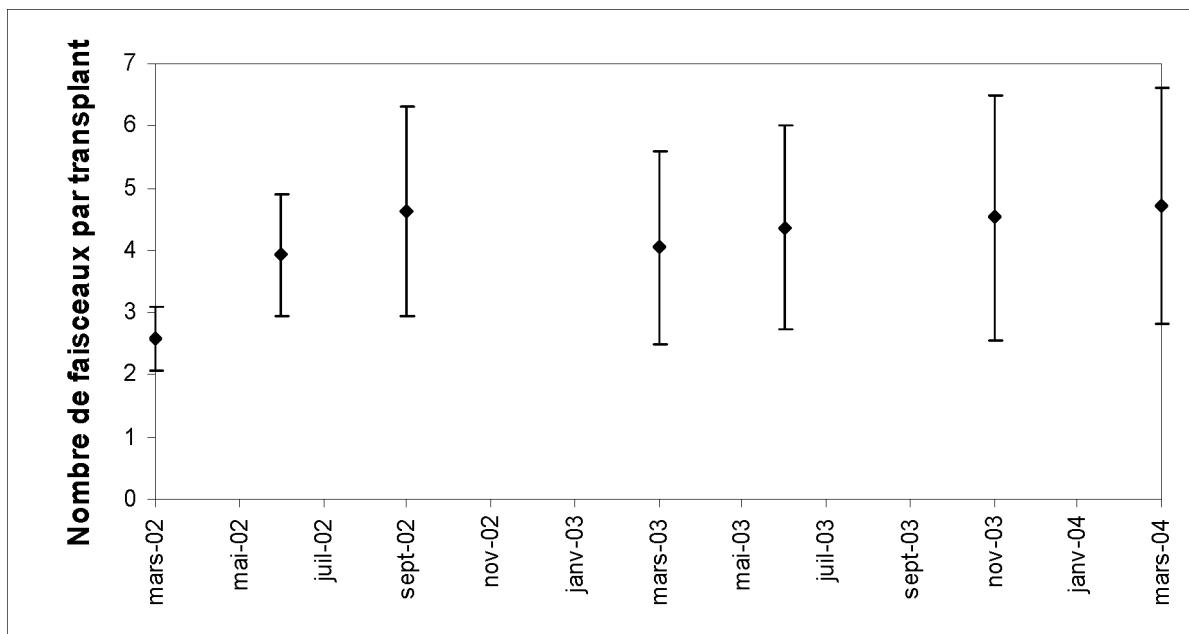


Figure 37 : Evolution du nombre de faisceaux par transplant plagiotrope entre mars 2002 et mars 2004.

4 Paramètres biométriques mesurés sur les transplants

Lors de chaque campagne de prélèvement, le nombre de feuilles et la longueur maximale de celles-ci ont été mesurés *in-situ* en plongée sur chacun des transplants survivants sur chacune des grilles. De plus, les grilles 4 et 5 ont servi de grilles de prélèvement et, lors de chaque campagne, 5 transplants y ont été prélevés pour être disséqués au laboratoire et pour mesurer les différents paramètres biométriques, à savoir, la longueur et la largeur de chaque feuille, la biomasse des feuilles et des parties souterraines ainsi que la croissance des feuilles. Ces différentes données ont ensuite été comparées aux valeurs obtenues sur le site de référence dans l'herbier afin de mettre en évidence les éventuelles modifications morphologiques apparues.

4.1 Paramètres biométriques mesurés *in-situ*

4.1.1 Nombre de feuilles

La figure 38 qui présente le nombre de feuilles par faisceau mesuré sur chaque transplant lors des différentes campagnes de prélèvement ne montre pas d'évolution saisonnière marquée. Le nombre de feuilles moyen mesuré diminue au cours de l'expérience et passe de 6.8 ± 0.4 à 6.6 ± 0.1 entre mars 2002 et mars 2005. Les nombres moyens maximum (7.0) et minimum (5.5) de feuilles par transplant sur une grille ont été observés sur la grille fertilisée en juin 2002 et en mars 2005 respectivement. Sur le site témoin, les variations saisonnières du nombre de feuilles sont plus importantes et plus marquées. La comparaison des pousses témoins issues du site de référence avec les transplants montre un nombre de feuille significativement plus important sur les pousses témoins en mars 2002, mars 2003 et mars 2005 ($p<0.01$; $p<0.05$; $p<0.05$).

Lorsqu'on compare les transplants fertilisés et non fertilisés, aucune différence significative n'apparaît quelle que soit la période considérée.

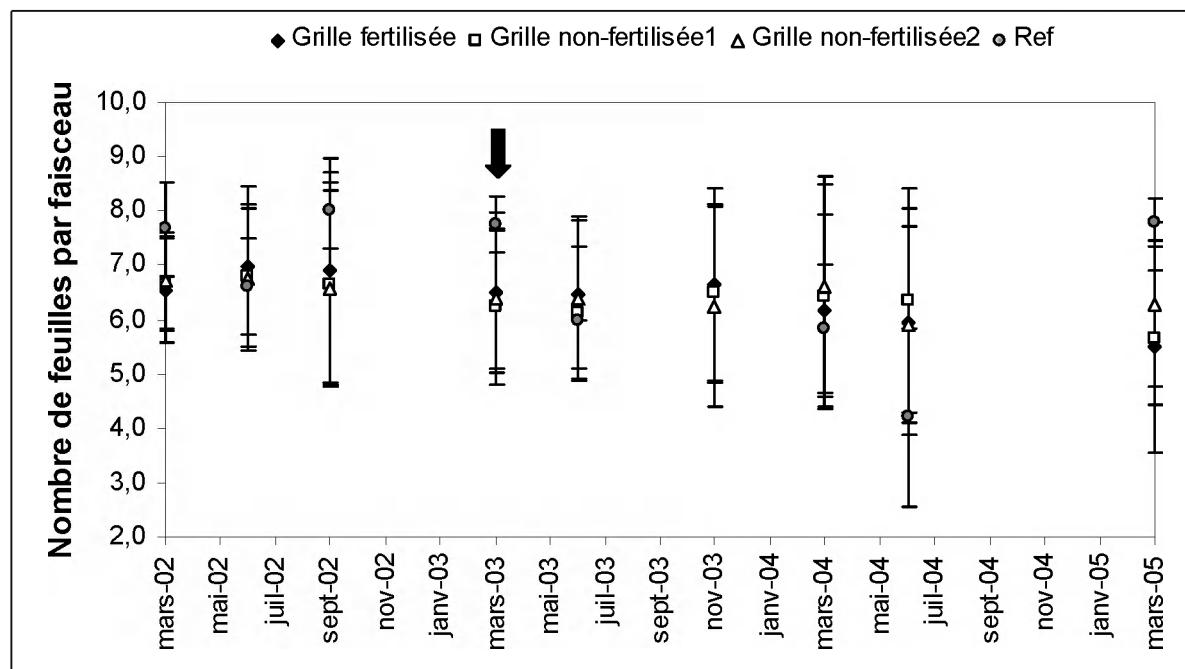


Figure 38 : Evolution du nombre de feuilles par faisceau mesuré *in-situ* entre mars 2002 et mars 2005 sur les différentes grilles de transplantation et sur le site témoin à 17 m de profondeur (Ref).

4.1.2 Longueur maximale des feuilles

L'évolution de la longueur maximale des feuilles mesurée *in-situ* sur les transplants (figure 39) montre une évolution saisonnière caractérisée par des maxima au mois de juin de chaque année. La longueur maximale moyenne varie de 10.2 ± 0.6 cm en novembre 2003 à 43.3 ± 0.4 cm en mars 2002. La longueur la plus importante a été mesurée sur la grille 1 en juin 2002 (46 cm) et la plus faible (10.8 cm) sur la même grille en novembre 2003.

Les mesures effectuées sur le site de référence montrent une évolution saisonnière similaire à celle observée pour les transplants mais les valeurs mesurées sur les pousses témoins sont toujours significativement plus élevées que celles des transplants quelle que soit la grille ou le traitement considéré ($p<0.01$ dans tous les cas).

Lorsqu'on compare les deux sites non fertilisés, la longueur maximale des feuilles ne diffère pas significativement entre mars 2002 et mars 2004. Par contre, en juin 2004, la longueur maximale des feuilles est significativement plus grande sur la grille non fertilisée 1 ($p<0.01$) et significativement plus faible sur cette même grille en mars 2005 ($p<0.05$).

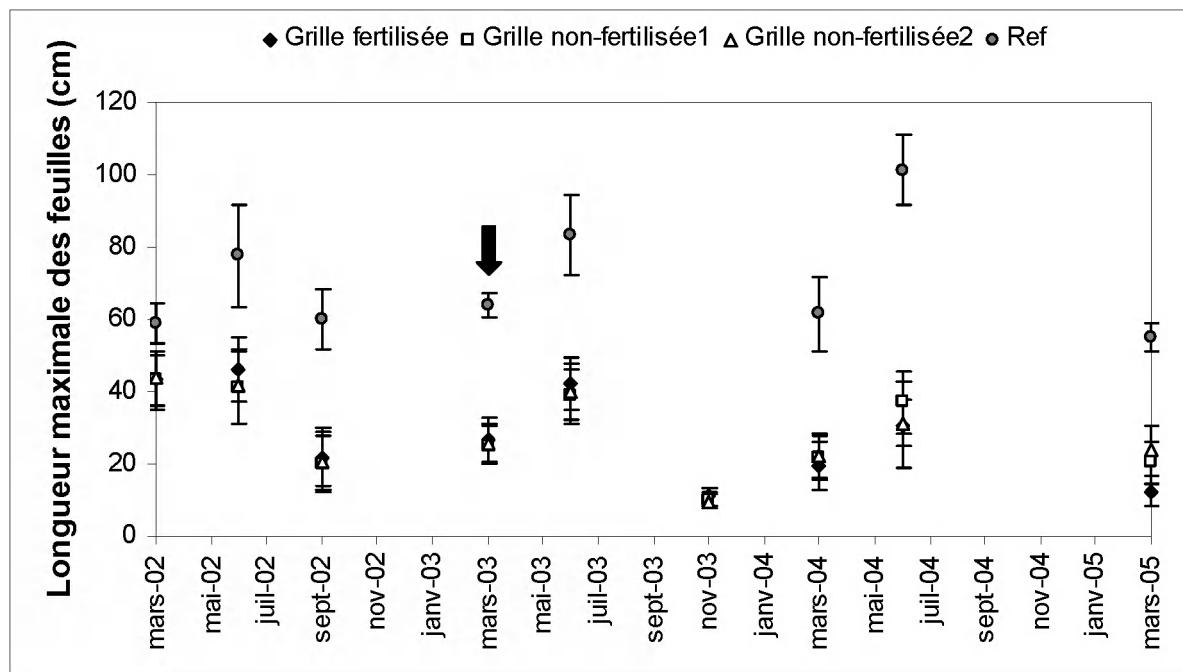


Figure 39 : Evolution de la longueur maximale des feuilles mesurée *in-situ* entre mars 2002 et mars 2005 sur les différentes grilles de transplantation et sur les sites témoins à 17 m de profondeur (Ref).

Après mars 2003, on observe des différences significatives dans la longueur maximale des feuilles entre la grille fertilisée et les grilles non fertilisées. En effet, la grille non fertilisée 1 montre des feuilles significativement plus courtes que la grille fertilisée en juin 2003 ($p<0.05$) mais significativement plus longues en juin 2004 ($p<0.01$). Pour la grille non fertilisée 2, la longueur maximale des feuilles est significativement plus faible que sur la grille fertilisée en novembre 2003 ($p<0.01$) et significativement plus grande en mars 2005 ($p<0.01$)

4.2 Paramètres biométriques mesurés au laboratoire

4.2.1 Nombre de feuilles

Quand on regarde le nombre de feuilles sur les différents types de pousses (Tableau 5), on observe des différences significatives dans le nombre total de feuilles entre les pousses témoins et les transplants. Ces différences reflètent les variations dans le nombre de feuilles juvéniles et intermédiaires principalement. En effet, il y a peu de différences dans le nombre de feuilles adultes excepté en début d'expérience et en juin 2004. La comparaison entre les transplants fertilisés et non fertilisés n'a pas permis de mettre en évidence des différences significatives dans les traitements. Par contre, en mars 2005, après les 3 ans d'expérience, seuls les transplants fertilisés montrent un nombre de feuilles total significativement plus faible que celui des pousses témoins.

Tableau 5 : Nombre de feuilles juvéniles (Fj), intermédiaires (Fl), adultes (Fa) et total (Ft) sur les transplants fertilisés (GF), non fertilisés (GNF) et sur le site témoin (REF). Les astérisques représentent les différences significatives entre transplants et référence. * = différence significative ($p<0.05$); ** = différence hautement significative ($p<0.01$).

	FJ			Fl		
	GF	GNF	REF	GF	GNF	REF
mars-02		0.0 ± 0.0	0.2 ± 0.4			
juin-02	2.2 ± 1.3	1.4 ± 1.9	0.6 ± 0.9	* 3.0 ± 0.7	2.0 ± 1.6	1.8 ± 0.8
sept-02	* 1.3 ± 0.7	* 1.4 ± 0.5	2.0 ± 0.0	1.3 ± 0.7	1.9 ± 1.3	1.8 ± 0.4
nov-02	1.6 ± 0.7	2.1 ± 0.6		2.8 ± 1.3	2.4 ± 0.7	
mars-03	0.0 ± 0.0	0.3 ± 0.5	0.0 ± 0.0	3.6 ± 1.1	** 3.3 ± 0.5	4.8 ± 0.5
juin-03	* 0.8 ± 0.4	1.3 ± 1.0	0.0 ± 0.0	2.5 ± 0.8	3.0 ± 0.9	2.7 ± 0.6
nov-03	1.5 ± 1.0	1.5 ± 0.7		2.5 ± 0.7	2.9 ± 0.7	
mars-04	0.5 ± 0.9	1.0 ± 1.2	0.0 ± 0.0	3.7 ± 1.2	3.7 ± 1.4	3.5 ± 0.8
juin-04	0.8 ± 0.8	* 1.1 ± 1.0	0.2 ± 0.4	* 3.1 ± 0.9	2.1 ± 0.5	1.8 ± 1.2
mars-05	0.3 ± 0.6	** 1.0 ± 0.8	0.0 ± 0.0	* 3.5 ± 0.9	** 3.3 ± 0.9	4.6 ± 0.5

	FA			FT		
	GF	GNF	REF	GF	GNF	REF
mars-02		* 2.8 ± 0.6	3.6 ± 0.7		* 6.7 ± 0.9	7.7 ± 0.9
juin-02	2.8 ± 1.1	3.4 ± 1.3	4.2 ± 1.1	8.0 ± 2.5	6.8 ± 4.5	6.6 ± 0.9
sept-02	3.5 ± 0.9	3.2 ± 1.3	4.2 ± 0.4	* 6.0 ± 1.3	* 6.6 ± 1.1	8.0 ± 0.7
nov-02	3.0 ± 1.1	2.9 ± 1.2		7.4 ± 2.1	7.4 ± 1.5	
mars-03	3.4 ± 1.1	2.7 ± 1.0	3.0 ± 0.0	7.0 ± 1.9	6.3 ± 1.2	7.8 ± 0.5
juin-03	3.3 ± 0.8	4.2 ± 0.8	3.3 ± 0.6	6.7 ± 1.5	8.5 ± 1.9	6.0 ± 0.0
nov-03	3.3 ± 1.6	3.6 ± 1.3		7.3 ± 2.0	8.0 ± 1.8	
mars-04	2.7 ± 0.8	3.3 ± 1.0	2.3 ± 0.8	6.8 ± 2.6	8.0 ± 2.3	5.8 ± 1.2
juin-04	* 3.4 ± 1.0	* 3.2 ± 0.9	2.2 ± 0.8	* 7.3 ± 1.6	** 6.4 ± 1.8	4.3 ± 1.5
mars-05	2.4 ± 1.1	3.0 ± 1.0	3.2 ± 0.4	* 6.3 ± 1.6	7.3 ± 2.0	7.8 ± 0.4

4.2.2 Longueur maximale des feuilles

La figure 40 qui représente l'évolution de la longueur maximale des feuilles montre pour tous les sites une évolution saisonnière marquée caractérisée par des maxima au mois de mars chaque année. Sur les sites témoins, la longueur maximale varie entre 54.9 ± 3.9 et 97.1 ± 13.6 cm en mars 2005 et juin 2004 respectivement. Dans les transplants fertilisés, ces valeurs s'élèvent à 13 ± 1.4 et 52.2 ± 3.8 cm en novembre 2003 et mars 2002 et 14.1 ± 2.1 et 52.2 ± 3.8 cm dans les transplants non fertilisés en novembre 2003 et mars 2002.

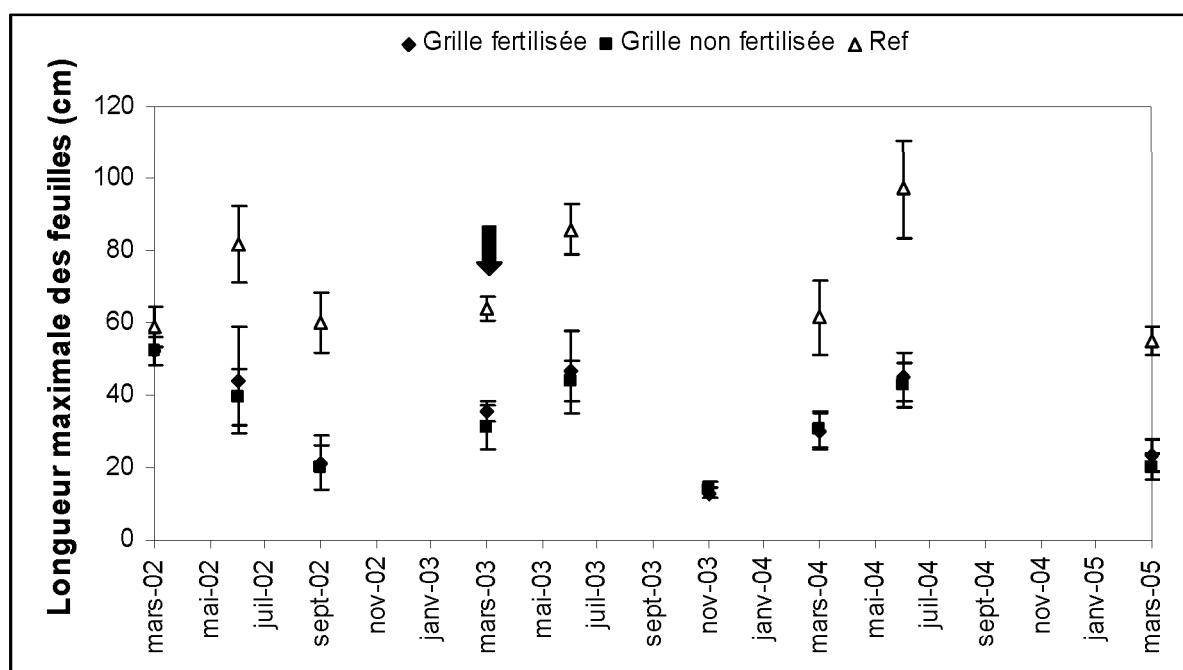


Figure 40 : Evolution de la longueur totale des feuilles par faisceau sur les pousses témoins (Ref) et les transplants fertilisés et non fertilisés entre mars 2002 et mars 2005.

Excepté en mars 2002 lors de la mise en place des transplants, la longueur maximale des feuilles sur les sites témoins est toujours significativement plus grande que dans les transplants ($p<0.01$). De plus le maximum de la longueur des feuilles observé en mars augmente dans les pousses témoins alors que ces valeurs diminuent régulièrement au cours de l'expérience dans les transplants qu'ils soient fertilisés ou non.

Enfin, la comparaison entre transplants fertilisés et non fertilisés ne permet pas de mettre en évidence des différences significatives entre les deux traitements.

4.2.3 Largeur des feuilles

Comme le montre la figure 41, l'évolution de la largeur des feuilles mesurée sur les sites témoins et sur les transplants entre mars 2002 et mars 2005 ne présente pas d'évolution saisonnière marquée. Sur le site contrôle, la largeur moyenne des feuilles des pousses témoins varie entre 0.9 et 1.1 cm. Pour les transplants, les valeurs maximale et minimale sont plus faibles et varient de 0.8 à 0.9 cm sur la grille fertilisée et de 0.8 à 1 cm sur la grille non fertilisée.

Au début de l'expérience, la largeur des feuilles dans les transplants est similaire à celle des pousses témoins. Par contre, dès le mois de septembre 2002, la largeur des feuilles devient significativement plus faible dans les transplants fertilisés ou non et cette situation va durer tout au long de l'expérience sauf en mars 2004 pour tous les transplants et en juin 2004 pour les transplants fertilisés uniquement.

Il n'y a que sur les pousses prélevées en juin 2004 qu'on peut noter une différence significative entre transplants fertilisés et non fertilisés ($p<0.05$). Le reste du temps, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre transplants fertilisés et non fertilisés.

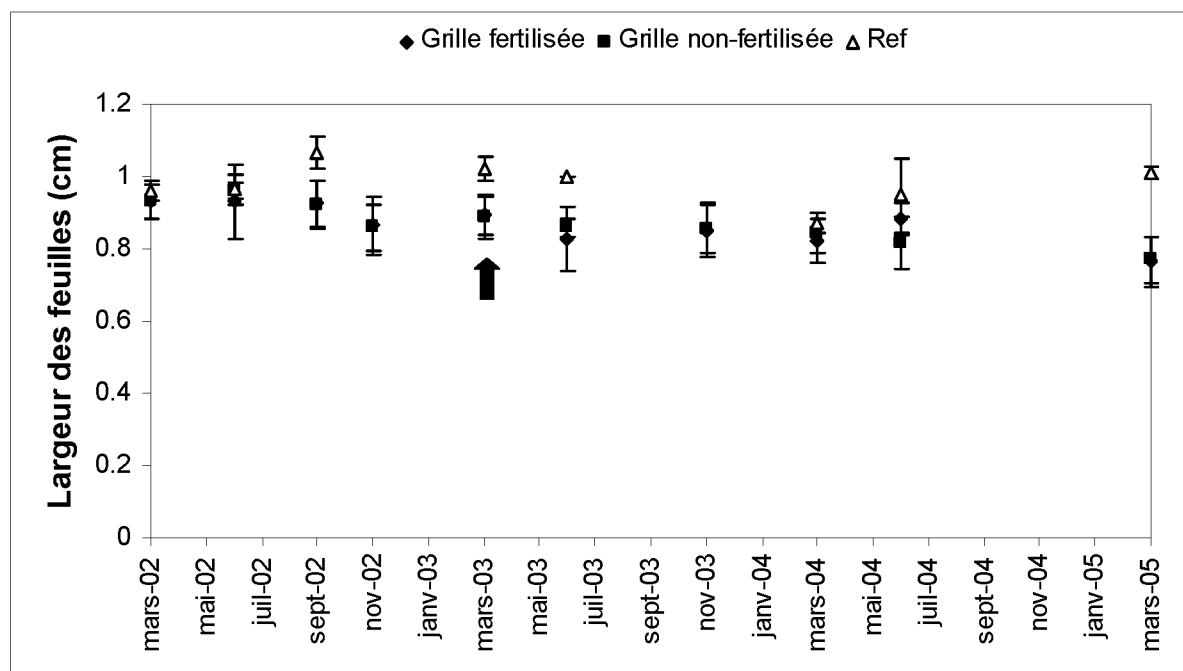


Figure 41 : Evolution de la largeur des feuilles des pousses témoins (Ref) et des transplants fertilisés et non fertilisés entre mars 2002 et mars 2005.

4.2.4 Surface foliaire

Les données de surface foliaire présentées à la figure 42 permettent de mettre en évidence d'éventuelles modifications morphologiques au niveau des feuilles des transplants. La surface foliaire des faisceaux de feuilles provenant des pousses témoins varie entre 206 et 424 cm². Pour les transplants, la surface foliaire est plus faible et varie de 54 à 180 cm² sur les transplants fertilisés et de 55 à 228 cm² sur les transplants non fertilisés. Une évolution saisonnière apparaît sur les différents sites étudiés. La surface foliaire maximale sur le site témoin est toujours mesurée en juin quelle que soit l'année considérée. Sur les transplants, en 2002, la plus grande surface foliaire a été mesurée en mars, lors de la mise en place et, ensuite, les maxima sont mesurés en juin les années suivantes.

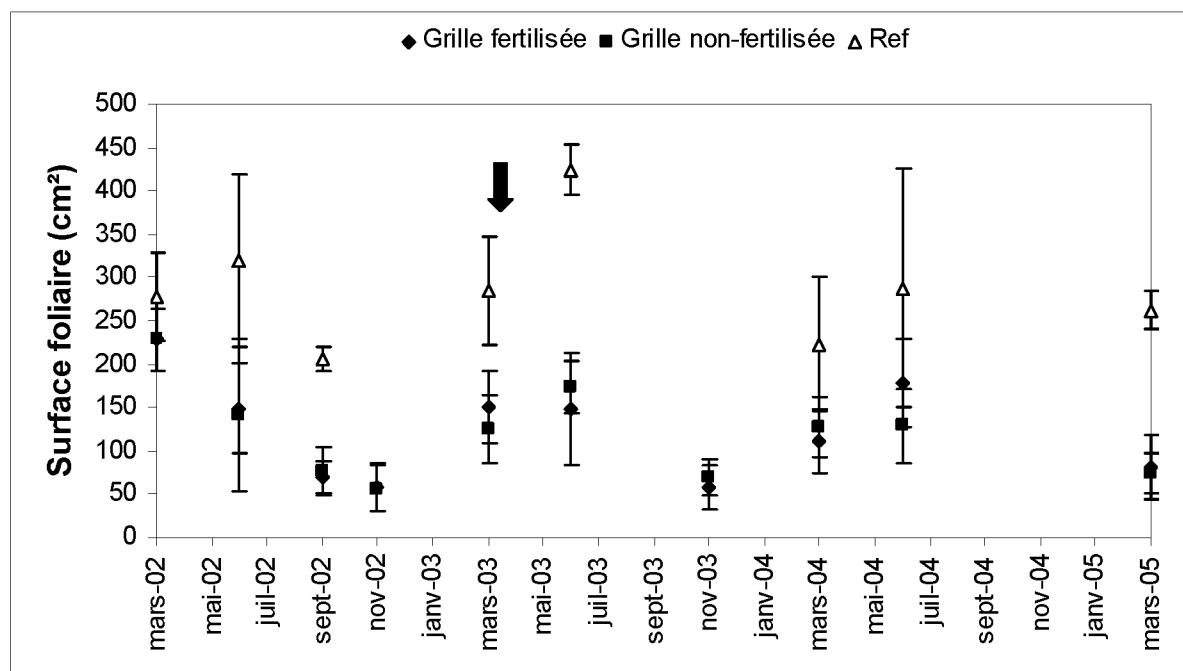


Figure 42 : Evolution de la surface foliaire par faisceau de feuilles exprimée en (cm²) sur les pousses témoins à 17 m (Ref) et sur les transplants fertilisés et non fertilisés entre mars 2002 et mars 2005.

Excepté lors de leur mise en place, les transplants ne montrent jamais une surface foliaire équivalente à celle des pousses témoins et ce durant toute la durée de l'expérience. La surface foliaire maximale observée chaque année est toujours plus faible que celle mesurée lors de la mise en place des transplants.

Durant les deux ans de fertilisation, seuls les transplants fertilisés prélevés en juin 2004 montraient une surface foliaire significativement plus importante que celle des

transplants non fertilisés ($p<0.05$). En fin d'expériences (en mars 2005), il n'y avait plus de différence significative entre transplants fertilisés et non fertilisés.

4.2.5 Croissance des feuilles

La figure 43 montre l'évolution de la croissance des feuilles des transplants et des pousses de référence. La croissance mesurée à 17m de profondeur dans l'herbier varie entre 0.4 et 1.9 cm.j^{-1} et entre 0.3 et 1.3 cm.j^{-1} sur les transplants fertilisés et 0.3 et 0.8 cm.j^{-1} sur les transplants non fertilisés. En juin et septembre 2002, les transplants présentent une croissance similaire à celle des pousses témoins. Dès le mois de mars 2003, les pousses témoins montrent des valeurs de croissance significativement plus importantes que celles des transplants. La croissance la plus forte a été observée en juin 2003 sur le site de référence avec $1.9 \pm 0.5 \text{ cm.j}^{-1}$. Les valeurs de croissance mesurées pour les transplants fertilisés ou non restent toujours significativement plus faibles que celles des pousses témoins et ne montrent pas d'évolution saisonnière. En effet, de mars 2003 à mars 2004, la croissance reste faible et régulière (environ 0.5 cm.j^{-1}). Seule une augmentation de la croissance a pu être remarquée en juin 2004 ($0.8 \pm 0.3 \text{ cm.j}^{-1}$ pour les transplants non fertilisés et $1.3 \pm 0.7 \text{ cm.j}^{-1}$ pour les transplants fertilisés) mais celle-ci a fortement diminué en mars 2005 pour atteindre la valeur la plus faible ($0.3 \pm 0.1 \text{ cm.j}^{-1}$ pour les transplants fertilisés et non fertilisés).

Excepté en juin 2004 où la croissance mesurée sur les transplants fertilisés est supérieure à celle mesurée sur les transplants non fertilisés ($p<0.05$), on ne note pas de différence significative entre les deux traitements.

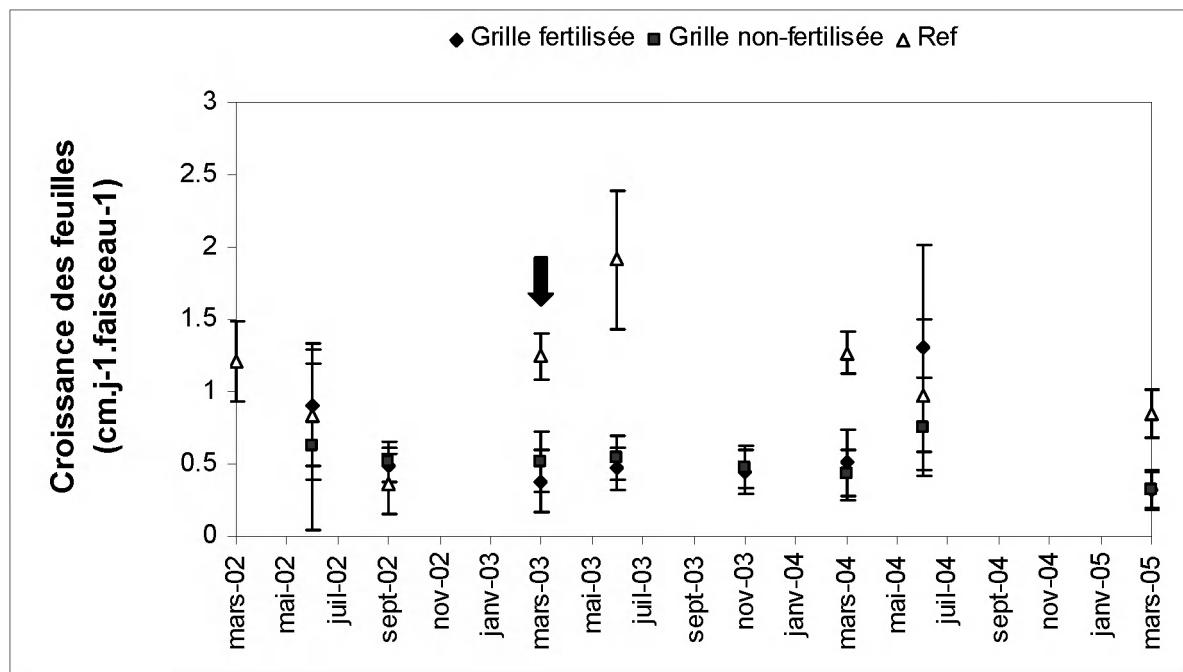


Figure 43 : Evolution du taux de croissance (exprimé en cm.j-1.faisceau-1) des feuilles des transplantés fertilisés et non fertilisés et des pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

4.2.6 Biomasse foliaire

La figure 44 représente l'évolution de la biomasse foliaire par faisceau entre mars 2002 et mars 2005. Sur les pousses de référence, la biomasse foliaire présente une évolution saisonnière caractérisée par des maxima au mois de juin. Les transplantés présentent également cette évolution saisonnière avec des maxima en juin excepté en 2002 où la biomasse maximale a été mesurée lors de la mise en place des transplantés en mars.

La biomasse foliaire des pousses de référence varie entre 0.97 et 2.04 gPS. Dans les transplantés, la biomasse varie entre 0.24 et 0.94 gPS sur les pousses fertilisées et entre 0.21 et 1.11 gPS sur les pousses non-fertilisées. Les valeurs maximale et minimale de la biomasse foliaire des transplantés sont donc toujours inférieures à celles mesurées dans les pousses témoins. Les transplantés mis en place en mars 2002 n'ont pas une biomasse foliaire significativement différente de celle des pousses témoins. Toutefois, dès le mois de juin 2002, l'écart calculé entre les pousses témoins et les pousses transplantées augmente et la biomasse des transplantés devient significativement plus faible que celle des pousses témoins et cette situation va durer pendant les 3 années d'expérimentation pour les transplantés.

non fertilisés. Sur la grille fertilisée, on observe les mêmes différences significatives entre transplants et pousses témoins excepté en juin 2004 où les biomasses sont similaires.

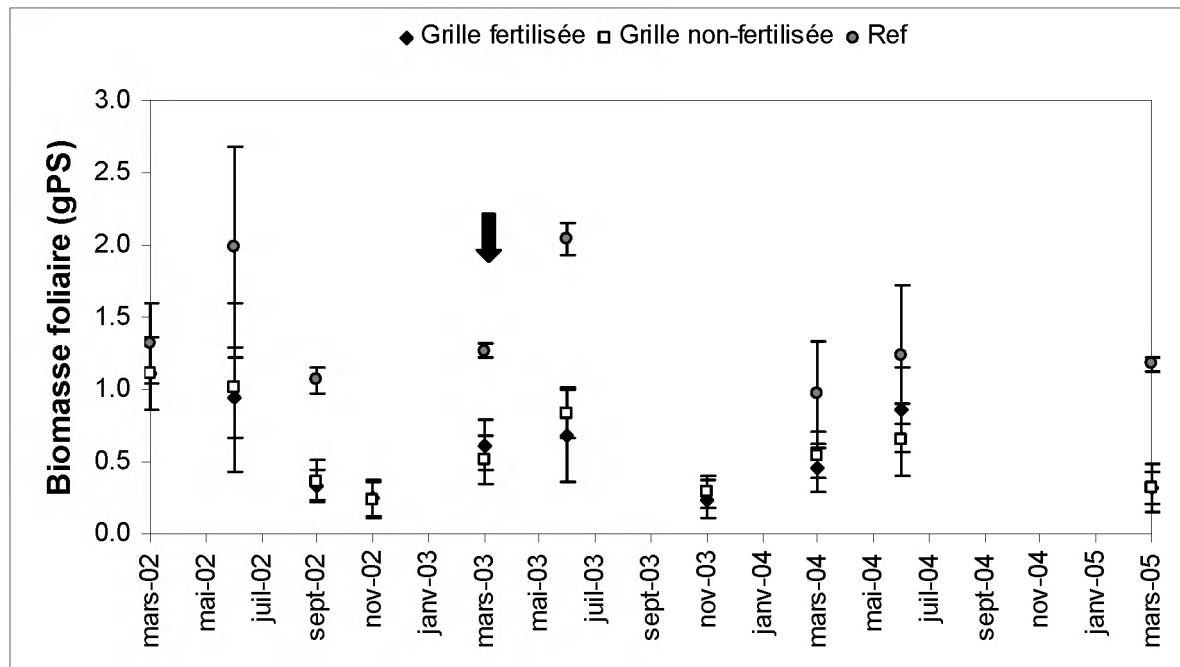


Figure 44 : Evolution de la biomasse foliaire par faisceau de feuilles exprimée en gPS sur les pousses témoins (Ref) et sur les transplants fertilisés et non fertilisés entre mars 2002 et mars 2005.

Après trois ans de développement, en mars 2005, la biomasse mesurée sur les transplants est de $0.32 \pm 0.14\text{g PS.pousse}^{-1}$ en moyenne tandis qu'elle s'élève à $1.18 \pm 0.05\text{ gPS.pousse}^{-1}$ sur le site témoin. Donc même après 3 ans de développement, la biomasse foliaire des transplants n'atteint jamais les valeurs mesurées au début de l'expérience.

La comparaison de la biomasse foliaire entre transplants fertilisés et non fertilisés ne montre aucune différence significative pendant toute la durée de l'expérience.

4.2.7 Biomasse racinaire

Au début de l'expérience, en mars 2002, les transplants mis en place étaient dépourvus de racine. Cependant, dès juin 2002, on remarque une augmentation de la biomasse racinaire sur les transplants (Figure 45). Cette biomasse augmente régulièrement jusqu'en mars 2003 pour atteindre 0.34 ± 0.14 gPS sur la grille fertilisée et 0.57 ± 0.23 gPS sur la grille non fertilisée. On observe ensuite une forte augmentation entre juin 2003 et novembre 2003 puisque la biomasse racinaire a plus que doublé durant cette période (1.02 ± 0.55 gPS et 0.85 ± 0.37 gPS en novembre 2003 pour la grille fertilisée et la grille non fertilisée respectivement). Enfin, la biomasse continue à augmenter régulièrement jusqu'à la fin de l'expérience en mars 2005 où elle atteint 1.38 ± 0.47 gPS sur la grille fertilisée et 2.09 ± 0.75 gPS sur la grille non fertilisée. Les observations morphologiques montrent, au fur et à mesure de l'augmentation de la biomasse racinaire, le développement d'un réseau de racines de plus en plus dense et de plus en plus important (Figure 46).

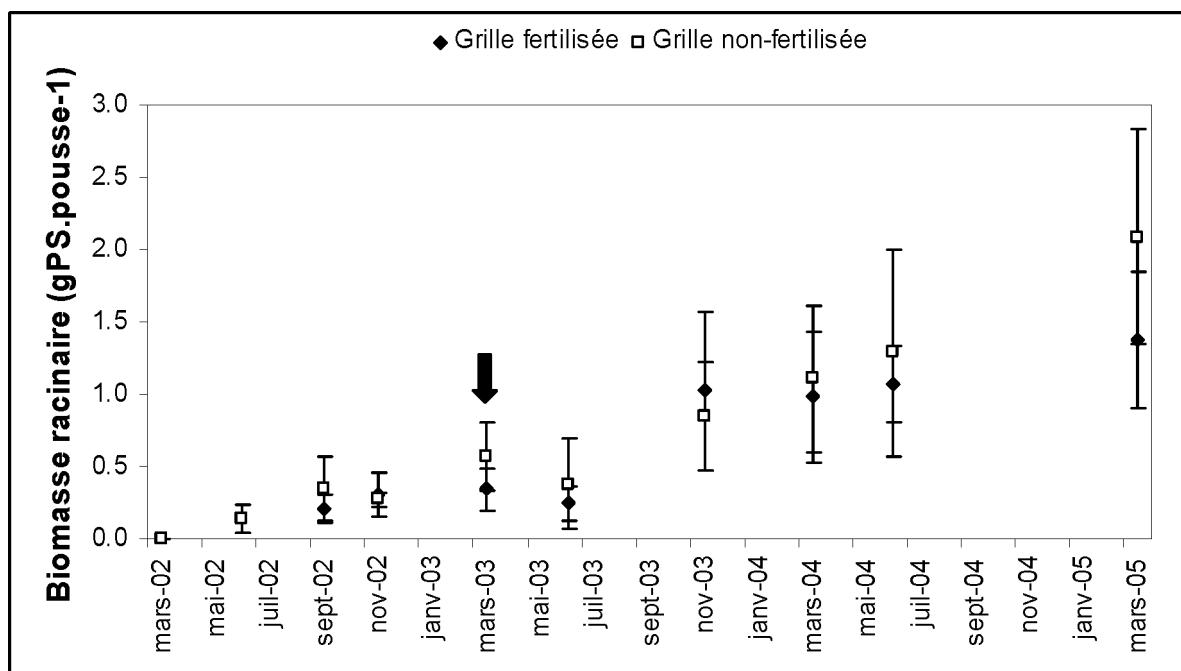


Figure 45 : Evolution de la biomasse racinaire par transplant entre mars 2002 et mars 2005 sur les grilles de transplantation fertilisée et non fertilisée.

La comparaison entre les transplants fertilisés et non fertilisés ne fait pas apparaître de différence significative suivant le traitement et ce durant toute la période d'expérimentation.



Figure 46 : Photos représentant le développement du système racinaire des transplants. A gauche, transplant initialement mis en place et dépourvu de racines. A droite, transplant prélevé en mars 2005 montrant un important chevelu de racines.

5 Dosages

Les dosages réalisés pour ce travail consistent en la mesure des concentrations relatives en chlorophylle dans les feuilles et les mesures des concentrations en C, N, P et Fe dans les différents compartiments de la plante (feuilles, écailles, rhizomes et racines). Ces dosages ont été réalisés dans les transplants et dans les pousses provenant du site témoin à 17 m. Les différentes concentrations mesurées sont des concentrations relatives, exprimées en mg par g de poids sec total.

5.1 Concentrations relatives en carbone

Dans les feuilles des transplants fertilisés (Figure 47), les concentrations relatives en carbone varient entre 249.7 ± 11.4 mg/gPS en juin 2003 et 360.7 ± 1.2 mg/gPS en juin 2002. Dans les transplants non fertilisés, les concentrations varient entre 269.6 ± 10.4 mg/gPS en juin 2003 et 348.2 ± 8.8 mg/gPS en novembre 2002. Sur le site témoin, les concentrations relatives minimales et maximales sont respectivement de 328.0 ± 1.0 mg/gPS en juin 2003 et 358.5 ± 3.6 mg/gPS en mars 2005. Les concentrations varient peu au cours du temps sur le site témoin, par contre, la variabilité se révèle plus importante dans les transplants sans toutefois faire ressortir une saisonnalité claire.

En juin 2003 et mars 2005, les transplants fertilisés montrent des concentrations relatives en carbone significativement plus faibles que sur les sites témoins ($p<0.01$). Par contre, en juin 2004, ce sont les pousses témoins qui montrent des concentrations significativement plus faibles ($p<0.05$). Les transplants non fertilisés montrent également des concentrations relatives significativement plus faibles que les pousses témoins en juin 2003 et mars 2005 ($p<0.01$) et significativement plus importantes en mars 2003 ($p<0.05$).

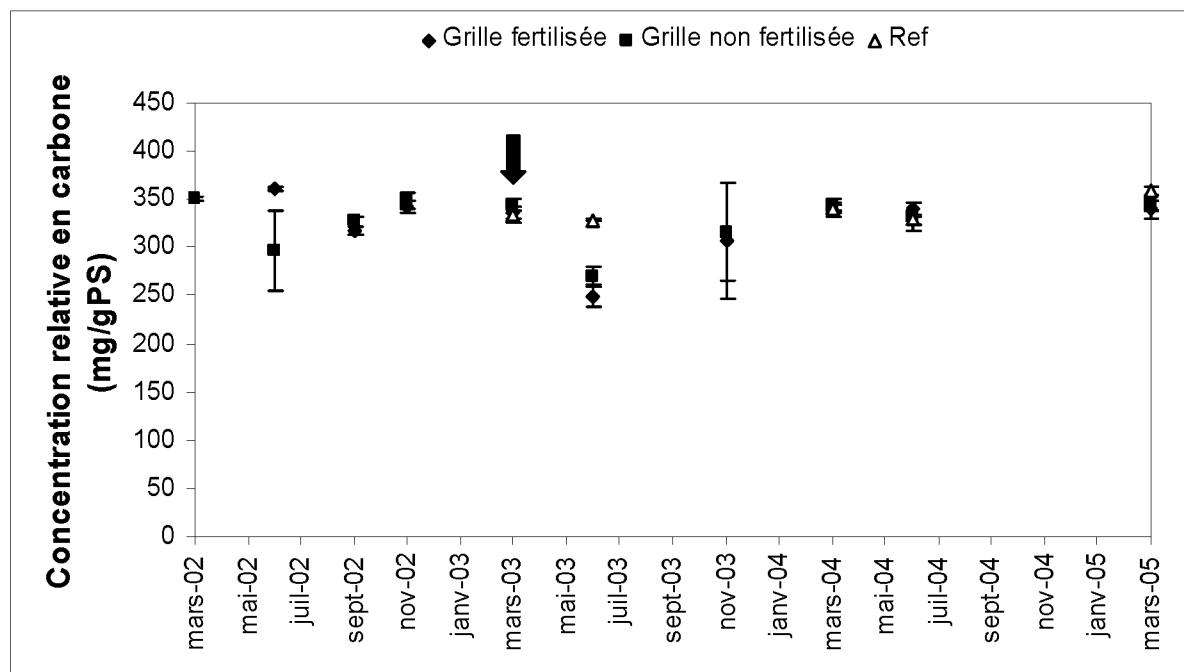


Figure 47 : Evolution des concentrations relatives en carbone (en mg/gPS) dans les feuilles des transplants fertilisés et non fertilisés et des pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

Enfin, les transplants fertilisés montrent des concentrations relatives en carbone significativement plus faibles que celles mesurées dans les feuilles des transplants non fertilisés en septembre 2002 (avant la fertilisation), mars et juin 2003 et en mars 2005 ($p<0.01$; $p<0.05$; $p<0.05$; $p<0.05$ respectivement).

Dans les rhizomes des transplants fertilisés (Figure 48), les concentrations relatives en carbone varient entre 226.0 ± 26.0 mg/gPS en juin 2003 et 387.4 ± 6.0 mg/gPS en mars 2004. Dans les pousses non fertilisées, les concentrations relatives varient entre 254.6 ± 40.4 mg/gPS en juin 2003 et 389.9 ± 4.9 mg/gPS en mars 2004. Sur le site témoin, ces valeurs s'élevaient à 360.5 ± 5.4 mg/gPS en juin 2003 et 385.4 ± 4.9 mg/gPS en mars 2004. Les valeurs obtenues que ce soit sur le site témoin ou dans les transplants varient peu au cours du temps et aucune variation saisonnière ne peut être mise en évidence.

En juin 2003, les valeurs obtenues dans les transplants fertilisés et non fertilisés sont significativement plus faibles que celles obtenues sur le site témoin ($p<0.01$) mais il n'y a pas de différence significative lors des autres campagnes de prélèvement.

La comparaison entre transplants fertilisés et non fertilisés montre des concentrations relatives en carbone significativement plus faibles dans les

transplants fertilisés en juin 2002 ($p<0.05$). Toutefois, à cette période, la fertilisation n'avait pas encore débuté et cette différence n'est donc pas due au traitement.

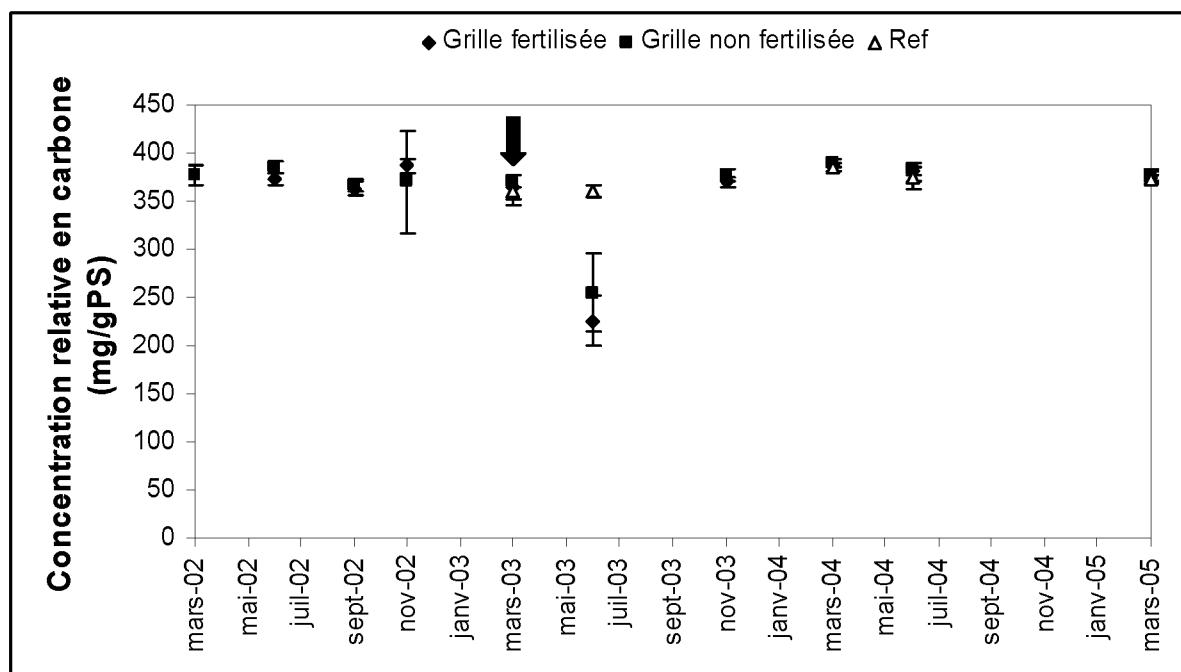


Figure 48 : Evolution des concentrations relatives en carbone (en mg/gPS) dans les rhizomes des transplants fertilisés et non fertilisés et des pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

Dans les racines des transplants fertilisés (Figure 49), les concentrations relatives en carbone varient entre 259.5 ± 61.2 mg/gPS en juin 2003 et 398.4 ± 10.5 mg/gPS en juin 2002. Dans les transplants non fertilisés, ces valeurs s'élèvent à 301.6 ± 39.4 mg/gPS en juin 2003 et 402.4 ± 7.3 en juin 2002. Dans les racines des pousses de référence, la concentration relative en carbone n'a pu être mesurée qu'à une reprise, en mars 2003, et celle-ci s'élevait à 334.6 mg/gPS. Les concentrations relatives en carbone dans les racines des transplants diminuent régulièrement entre mars 2002 et juin 2003 puis augmentent entre juin 2003 et novembre 2003 pour rester plus ou moins constantes jusqu'à la fin de l'expérience. La seule mesure réalisée sur les pousses témoins montre des concentrations relatives en carbone similaires entre transplants et références.

Pendant toute la durée de l'expérience, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence dans les concentrations relatives en carbone entre les racines des transplants fertilisés et non fertilisés.

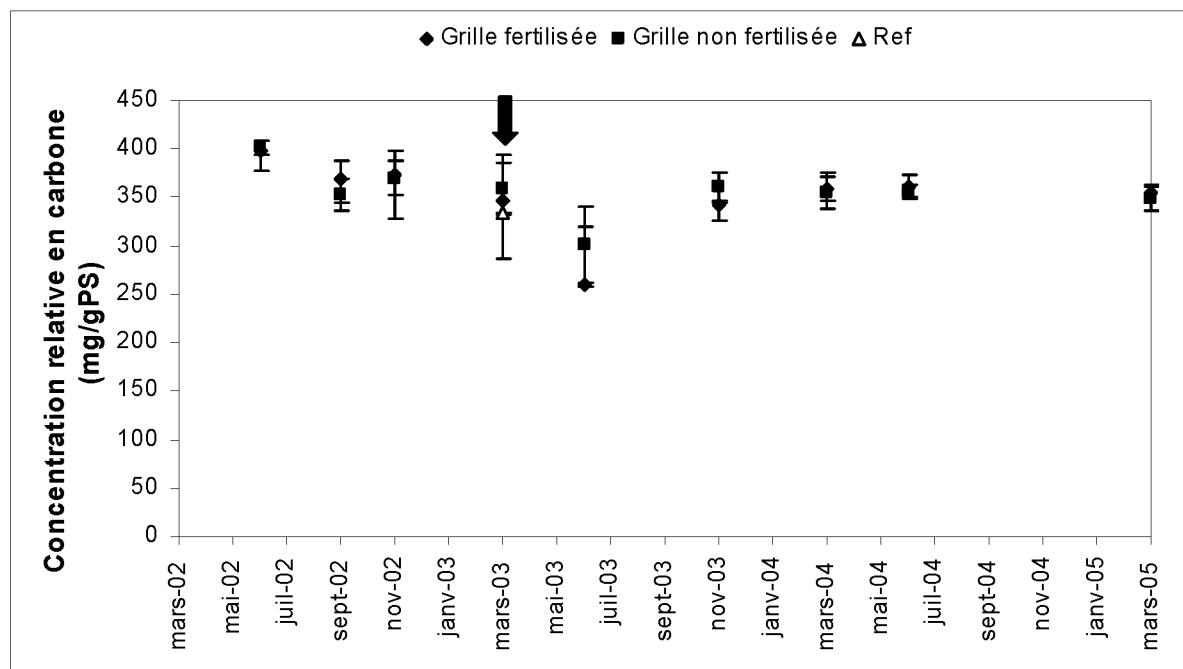


Figure 49 : Evolution des concentrations relatives en carbone (en mg/gPS) dans les racines des transplants fertilisés et non fertilisés et des pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

5.2 Concentrations relatives en azote

Les concentrations relatives en azote dans les feuilles des transplants fertilisés (Figure 50) varient entre 5.5 ± 0.7 mg/gPS en septembre 2002 et 18.0 ± 1.4 mg/gPS en mars 2005. Dans les transplants non fertilisés, les concentrations relatives en azote varient entre 6.1 ± 0.5 mg/gPS en septembre 2002 et 16.8 ± 1.8 mg/gPS en mars 2005. Les concentrations montrent une évolution saisonnière nette avec des maxima en mars chaque année et des minima en septembre 2002, novembre 2003 et juin 2004. Les résultats indiquent également que la concentration relative maximale mesurée dans les feuilles des transplants augmente régulièrement au cours de l'expérience pour les deux traitements.

Sur le site témoin, les concentrations relatives varient entre 10.4 ± 1.1 mg/gPS en juin 2002 et 20.4 ± 1.3 mg/gPS en mars 2004. Comme pour les transplants, il existe une évolution saisonnière marquée avec des maxima en mars chaque année.

Les transplants mis en place en début d'expérience montrent des concentrations relatives en azote significativement plus faibles ($p<0.01$) que celles mesurées sur le site témoin à 17 m. Les concentrations mesurées dans les transplants fertilisés jusqu'en mars 2003 sont similaires à celles des pousses témoins mais à partir de juin

2003, les transplants montrent des concentrations significativement plus faibles que celles des pousses témoins ($p<0.01$ excepté en mars 2005 où $p<0.05$). Pour les transplants non fertilisés, les concentrations relatives en azote dans les feuilles sont toujours significativement plus faibles que dans les transplants ($p<0.01$ excepté en juin 2002 où $p<0.05$) et ce durant toute l'expérience.

Enfin, les transplants fertilisés ne montrent pas de différence significative dans leur concentration en azote par rapport aux transplants non fertilisés excepté en mars 2005 où les concentrations sont significativement plus faibles dans les transplants non fertilisés ($p<0.05$).

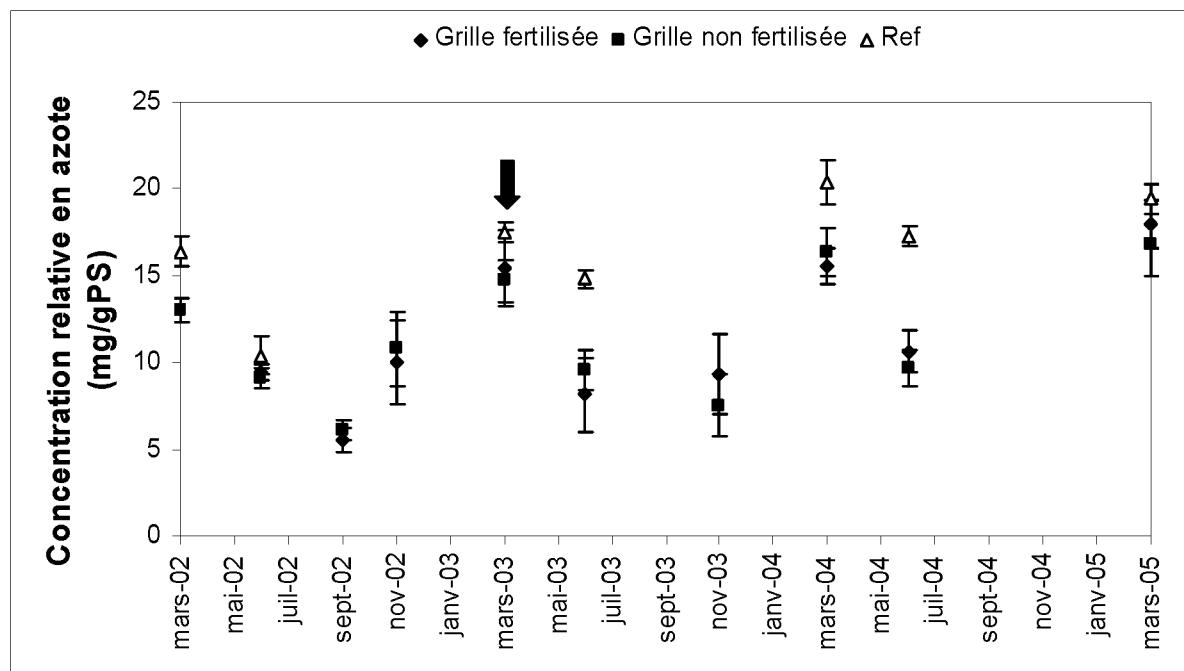


Figure 50 : Evolution des concentrations relatives en azote (en mg/gPS) dans les feuilles des transplants fertilisés et non fertilisés et des pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

Dans les organes souterrains, malgré les variations observées, aucune saisonnalité ne peut être mise en évidence. Et, contrairement à la situation observée dans les feuilles, aucune augmentation des teneurs maximales en azote dans ces organes n'apparaît pendant la durée de l'expérience.

Dans les rhizomes des transplants fertilisés (Figure 51), les concentrations relatives en azote varient entre 3.5 ± 3.2 mg/gPS en juin 2003 et 12.4 ± 4.5 mg/gPS en juin 2002. Dans les transplants non fertilisés, ces valeurs sont de 4.9 ± 1.4 mg/gPS en novembre 2003 et 14.4 ± 4.8 mg/gPS en juin 2002. Les rhizomes des pousses témoins présentent, quant à eux, des concentrations relatives variant entre

6.8 ± 1.5 mg/gPS en juin 2004 et 11.6 ± 1.8 mg/gPS en mars 2005. Les concentrations mesurées dans les transplants fertilisés sont significativement plus faibles que celles mesurées à 17 m en juin 2003, mars 2004 et 2005 ($p<0.05$; $p<0.05$ et $p<0.01$ respectivement). Dans les transplants non fertilisés, on note des concentrations en azote significativement plus faibles que dans les pousses témoins en mars 2005 uniquement ($p<0.01$). Enfin, aucune différence significative dans les concentrations relatives en azote des transplants fertilisés et non fertilisés n'a pu être montrée durant l'expérience.

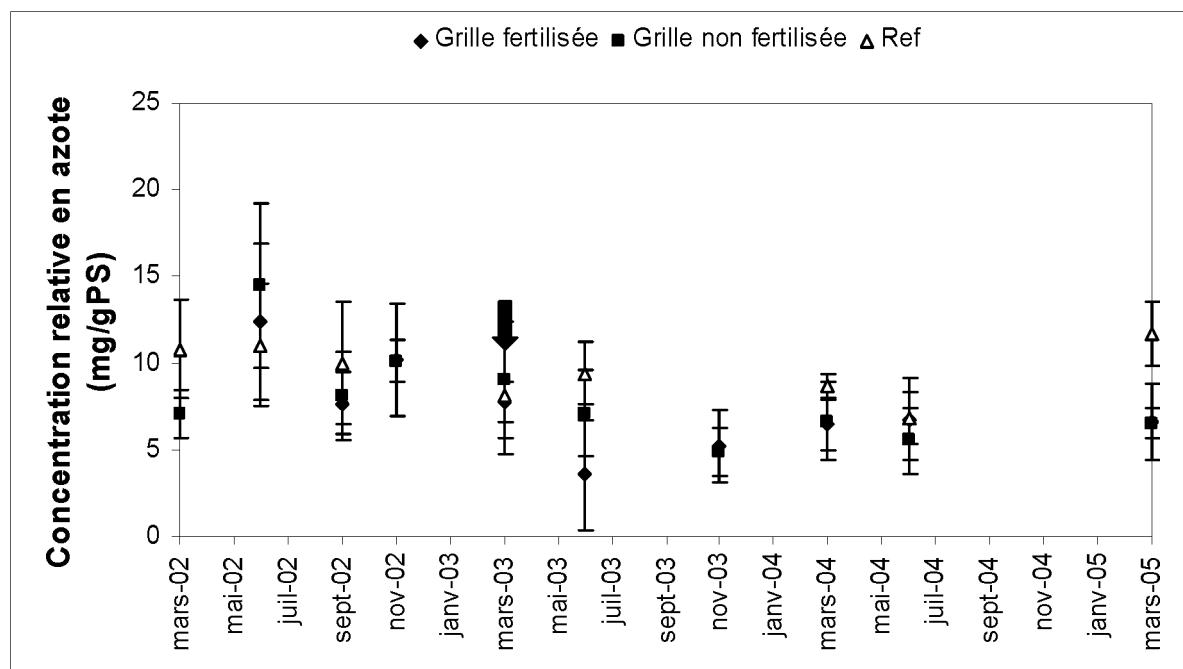


Figure 51 : Evolution des concentrations relatives en azote (en mg/gPS) dans les rhizomes des transplants fertilisés et non fertilisés et des pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

Les concentrations relatives en azote dans les racines des transplants fertilisés (Figure 52) varient entre 1.4 mg/gPS en juin 2003 et 6.1 ± 0.6 mg/gPS en novembre 2002. Dans les transplants non fertilisés, les concentrations varient entre 3.7 ± 0.7 mg/gPS en novembre 2003 et 7.1 ± 0.8 mg/gPS en novembre 2002. Ces concentrations montrent une évolution saisonnière caractérisée par des valeurs maximales au mois de mars pour les années 2003, 2004 et 2005. En 2002 par contre, la valeur maximale a été observée au mois de novembre. Sur le site témoin, la concentration relative minimale (5.0 mg/gPS) a été mesurée en septembre 2002 et la valeur maximale (9.9 mg/gPS) en juin 2004. Etant donné le peu de racines

présentes sur les pousses témoins, il ne nous a été possible de réaliser les dosages qu'à trois reprises au cours de l'expérience et les comparaisons entre transplants et pousses témoins montrent des concentrations relatives en azote significativement plus faibles dans les racines des transplants quel que soit le traitement en juin 2004 ($p<0.01$).

Les concentrations relatives en azote dans les racines des transplants fertilisés étaient significativement plus faibles ($p<0.05$) que dans les transplants non fertilisés en novembre 2002 (soit avant le début de la fertilisation) et plus importantes en mars 2005 ($p<0.05$).

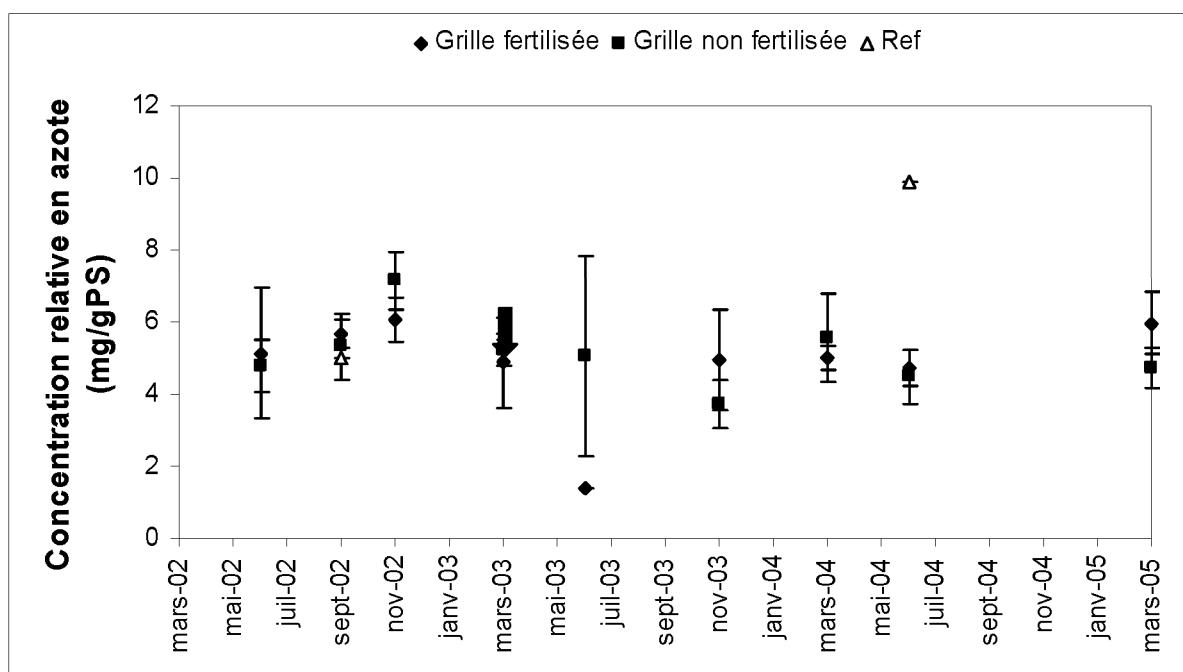


Figure 52 : Evolution des concentrations relatives en azote (en mg/gPS) dans les racines des transplants (TR) et des pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

5.3 Concentrations relatives en phosphore

Les concentrations en phosphore dans les feuilles et les organes souterrains des transplants ont été mesurées régulièrement pendant deux ans entre mars 2002 et mars 2004.

Les concentrations en phosphore (Figure 53) mesurées dans les feuilles des transplants fertilisés varient de 0.69 ± 0.11 à 1.13 ± 0.13 mg/gPS en septembre 2002 et mars 2004 respectivement. Ces concentrations s'élèvent à 0.68 ± 0.07 et 1.13 ± 0.11 mg/gPS en juin 2003 et mars 2004 respectivement. Enfin, dans les pousses témoins, les concentrations minimale et maximale sont de 0.75 ± 0.08 et 1.35 ± 0.08 mg/gPS en septembre 2002 et mars 2004 respectivement.

Les concentrations en phosphore dans les feuilles des transplants montrent une évolution saisonnière avec des maxima au mois de mars.

Les transplants fertilisés et non fertilisés montrent des concentrations en phosphore significativement plus faibles que les pousses témoins en mars et juin 2002 ainsi qu'en mars 2004 ($p<0.01$ pour les transplants non fertilisés et $p<0.05$ pour les transplants fertilisés).

Il n'y a pas de différence significative entre les concentrations en phosphore dans les feuilles des transplants fertilisés et non fertilisés excepté en juin 2003 où les transplants fertilisés montrent des concentrations en phosphore significativement plus importantes que les transplants non fertilisés ($p<0.05$).

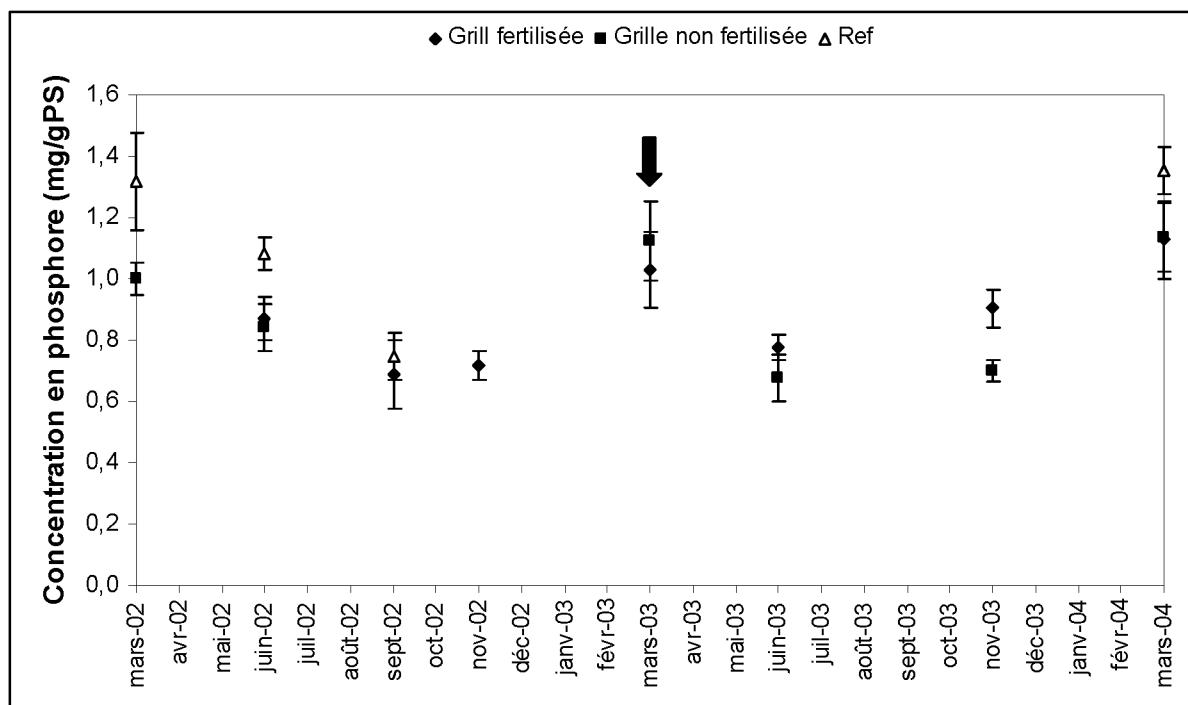


Figure 53 : Evolution des concentrations relatives en phosphore (en mg/gPS) dans les feuilles des transplants fertilisés et non fertilisés et dans les pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

Les concentrations mesurées dans les rhizomes des transplants fertilisés (Figure 54) varient entre 0.48 ± 0.12 mg/gPS en mars 2004 et 0.89 ± 0.36 mg/gPS en juin 2002. Dans les transplants fertilisés, les teneurs varient entre 0.41 ± 0.03 mg/gPS en mars 2002 et 1.17 ± 0.50 mg/gPS en juin 2002. Dans les pousses témoins, les concentrations minimale et maximale s'élèvent à 1.28 ± 0.62 mg/gPS en mars 2002 et 2.03 ± 0.91 en septembre 2002. Dans les transplants, la concentration en phosphore augmente entre mars 2002 et juin 2002 puis diminue régulièrement jusqu'à la fin de l'expérience. Les transplants non fertilisés présentent des concentrations en phosphore dans les rhizomes significativement plus faibles que les pousses témoins en mars 2002 et septembre 2002 ($p<0.05$) et les transplants fertilisés en septembre 2002 uniquement ($p<0.05$)

En ce qui concerne l'effet de la fertilisation, les concentrations en phosphore dans les rhizomes des transplants fertilisés ne diffèrent pas significativement de celles des rhizomes des transplants non fertilisés quelle que soit la période d'échantillonnage considérée.

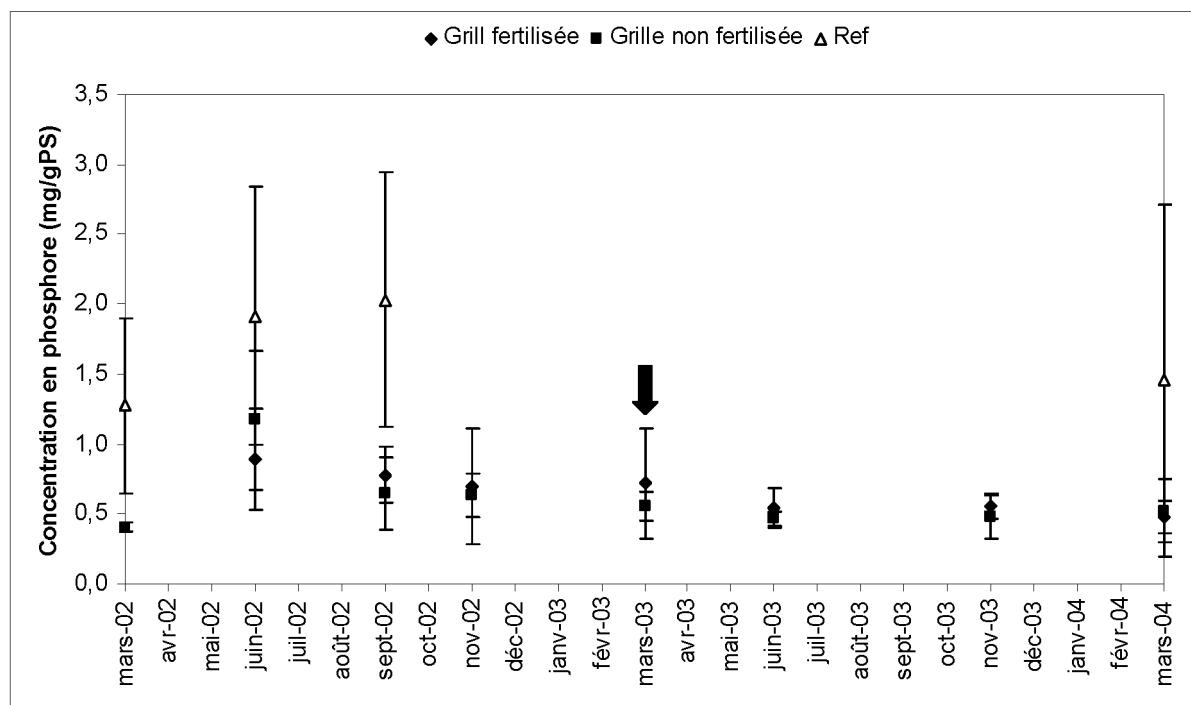


Figure 54 : Evolution des concentrations relatives en phosphore (en mg/gPS) dans les rhizomes des transplants fertilisés et non fertilisés et dans les pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

Dans les racines des transplants fertilisés (Figure 55), la concentration en phosphore minimale a été mesurée en juin 2002 (0.40 ± 0.04 mg/gPS) et la concentration maximale en mars 2004 (0.67 ± 0.15 mg/gPS). Dans les transplants non fertilisés ces valeurs s'élèvent à 0.34 ± 0.06 et 0.62 ± 0.12 mg/gPS et ont été mesurées aux mêmes périodes. Enfin, dans les pousses témoins, les concentrations en phosphore dans les racines n'ont pu être mesurées qu'à deux reprises, en mars 2002 (0.45 mg/gPS) et septembre 2002 (0.66 mg/gPS).

Malgré une diminution entre septembre 2002 et juin 2003, les résultats montrent une augmentation régulière de la concentration en phosphore au cours des 2 années de dosage.

Les comparaisons entre transplants et pousses témoins ne montrent pas de différence significative. De même, la comparaison entre transplants fertilisés et non fertilisé ne nous a pas permis de mettre en évidence des différences significatives entre les deux traitements quelle que soit la période considérée.

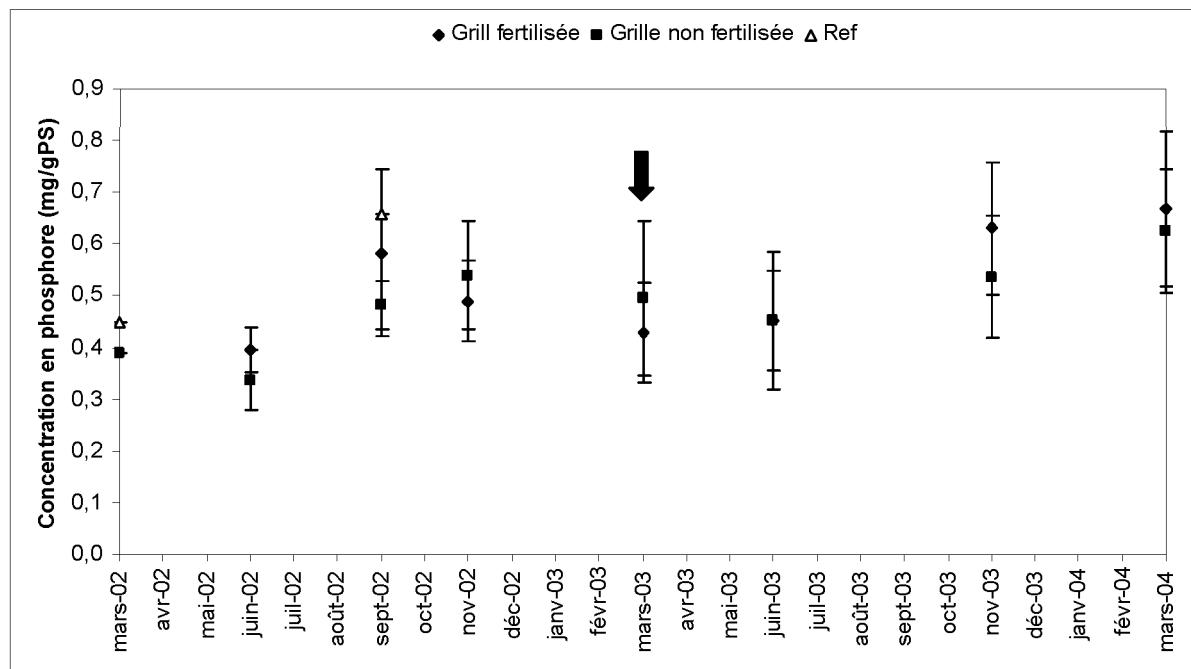


Figure 55 : Evolution des concentrations relatives en phosphore (en mg/gPS) dans les racines des transplants fertilisés et non fertilisés et dans les pousses témoins entre mars 2002 et mars 2005.

5.4 Concentrations relatives en chlorophylles

Les concentrations en chlorophylle totale (chlorophylle a+b) dosées dans les feuilles des différentes pousses montrent une évolution saisonnière avec des maxima observés au mois de mars de chaque année (Figure 56). Les minima sont observés en juin, en septembre ou en novembre suivant les années considérées. Cette évolution saisonnière se marque dans les pousses témoins comme dans les transplants toutefois l'amplitude entre maxima et minima est plus faible au niveau des feuilles des transplants.

Les concentrations en chlorophylles mesurées dans les transplants au début de l'expérience sont significativement plus faibles que celles mesurées dans les pousses témoins ($p<0.01$). Les concentrations restent plus faibles jusqu'en septembre 2002 lorsque les concentrations diminuent dans les pousses témoins. A cette période, il n'y a plus de différence significative entre les témoins et les transplants. En mars 2003, les concentrations en chlorophylles des transplants non fertilisés sont significativement plus faibles que celles des pousses témoins ($p<0.05$) tandis que les transplants fertilisés présentent une concentration similaire à celle des pousses témoins. Enfin, durant les années 2004 et 2005, les concentrations en

chlorophylles mesurées dans les feuilles des transplants sont toujours plus faibles que celles mesurées dans les pousses témoins, quelle que soit la période ou le traitement considéré.

A partir de mars 2003, lorsque la fertilisation a débuté, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les concentrations en chlorophylle des transplants fertilisés et non fertilisé. Par contre à la fin de l'expérience, en mars 2005, la concentration en chlorophylle dans les feuilles des transplants fertilisés est significativement plus importante que dans les transplants non fertilisés ($p<0.05$).

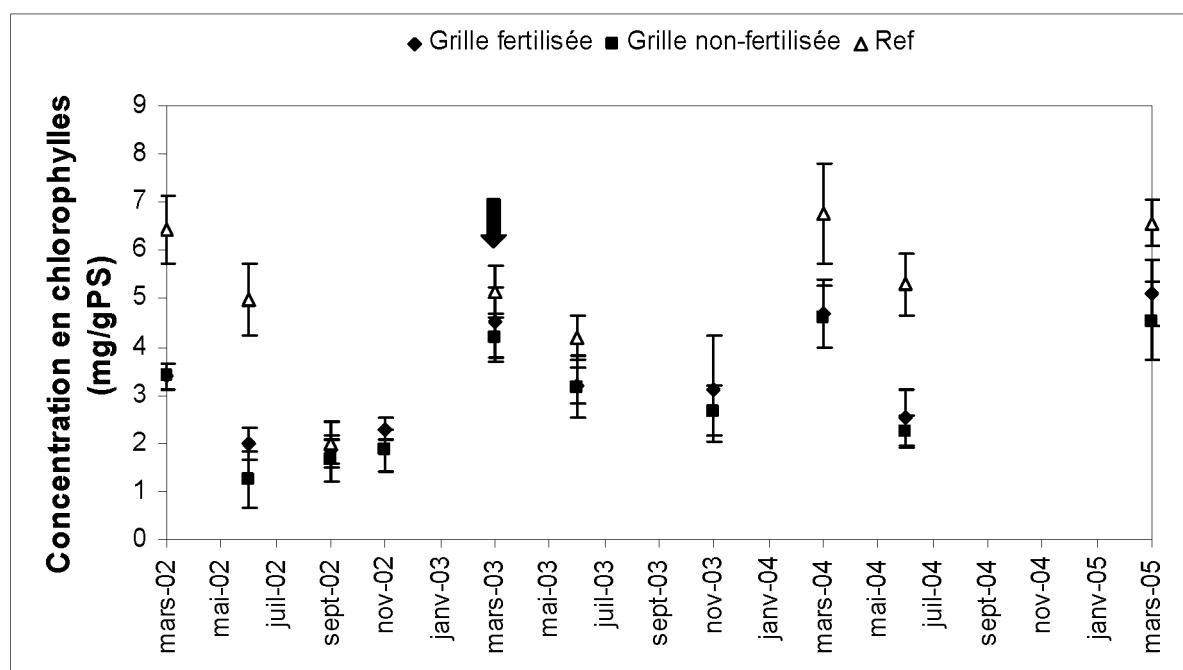


Figure 56 : Evolution des concentrations relatives en chlorophylles (exprimées en mg/gPS) dans les feuilles des transplants fertilisés et non fertilisés et des pousses de référence (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

5.5 Concentrations relatives en fer

Dans les feuilles des transplants fertilisés (Figure 57), la concentration minimale en fer a été mesurée en juin 2002 et s'élevait à 0.036 ± 0.012 mg/gPS et la concentration maximale a été mesurée en novembre 2003 (0.076 mg/gPS). Dans les transplants non fertilisés, ces valeurs s'élevaient à 0.028 ± 0.004 et 0.112 ± 0.009 mg/gPS en mars 2004 et novembre 2003 respectivement. Dans les pousses

témoins, la concentration la plus faible s'élevait à 0.038 ± 0.01 mg/gPS en mars 2004 et la plus élevée à 0.073 ± 0.025 mg/gPS en mars 2002.

Aucune variation saisonnière claire n'a pu être mise en évidence dans nos données.

Les transplants non fertilisés montrent des concentrations en fer dans les feuilles significativement plus faibles que dans le pousses témoins en juin 2002 et mars 2004 ($p<0.05$). Pour les transplants fertilisés, la concentration en fer était significativement plus faible que celle des pousses témoins en juin 2002 ($p<0.01$).

En novembre 2003, les transplants fertilisés montraient des concentrations en fer dans les feuilles significativement plus faibles que dans les transplants non fertilisés ($p<0.05$). Par contre, en mars 2004, la situation s'inverse et ce sont les transplants fertilisés qui montrent des concentrations en fer plus importantes ($p<0.05$).

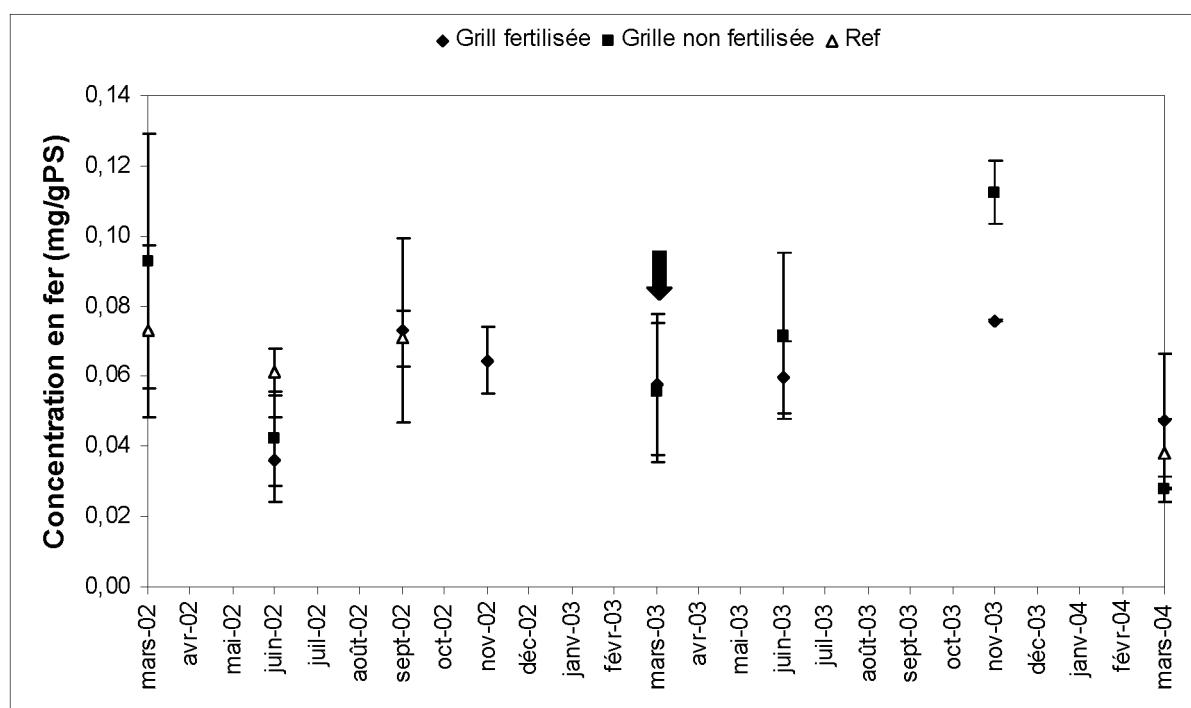


Figure 57 : Evolution des concentrations relatives en fer (en mg/gPS) dans les feuilles des transplants fertilisés et non fertilisés et dans les pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

Les concentrations en fer dans les rhizomes des transplants fertilisés varient entre 0.092 ± 0.038 et 0.285 ± 0.094 mg/gPS en juin 2002 et juin 2003 respectivement (Figure 58). Dans les transplants fertilisés, les concentrations varient de 0.07 ± 0.033 mg/gPS en juin 2002 à 0.401 ± 0.108 mg/gPS en mars 2002. Enfin, dans les pousses témoins, ces valeurs s'élèvent à 0.095 ± 0.012 et 0.191 ± 0.138

mg/gPS en septembre 2002 et mars 2004 respectivement. Après une importante diminution entre mars 2002 et juin 2002, la concentration en fer augmente régulièrement jusqu'en juin 2003 puis diminue à nouveau jusqu'à la fin de la période de dosage.

Les transplants présentaient une concentration en fer dans les rhizomes significativement plus importante que les pousses témoins en mars 2002 lors de leur mise en place ($p<0.05$) puis on ne trouve plus de différence significative excepté pour les transplants fertilisés qui montrent une concentration significativement plus importante que les pousses témoins en septembre 2002 ($p<0.05$).

Enfin, on ne note aucune différence significative entre les concentrations en fer dans les transplants fertilisés et non fertilisés quelle que soit la période de prélèvement considérée.

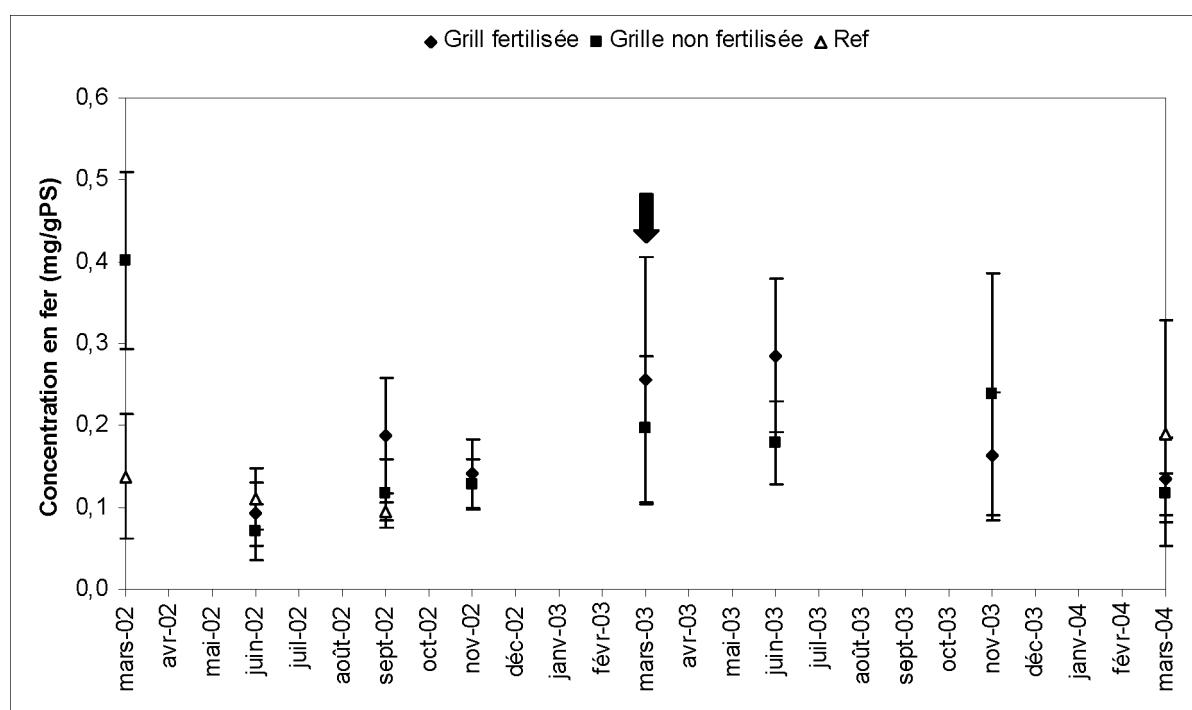


Figure 58 : Evolution des concentrations relatives en fer (en mg/gPS) dans les rhizomes des transplants fertilisés et non fertilisés et dans les pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

Dans les racines des transplants fertilisés, la concentration en fer varie de 0.209 ± 0.05 mg/gPS en juin 2002 à 0.841 ± 0.317 mg/gPS en novembre 2003 (Figure 59). Dans les transplants non fertilisés, ces valeurs s'élèvent à 0.213 et 1.064 ± 0.236 mg/gPS en mars 2002 et mars 2004 respectivement. Enfin dans les pousses témoins, la quasi absence de racine ne nous a permis de réaliser que deux fois des

dosages et la concentration minimale était de 0.321 mg/gPS en mars 2002 et la concentration maximale de 0.605 mg/gPS en septembre 2002. Quand on considère l'évolution des concentrations en fer dans les racines, on voit que celles-ci augmentent régulièrement dans les transplants pendant les deux ans d'expérience.

Les transplants présentent des concentrations en fer qui ne diffèrent jamais significativement de celles des pousses témoins.

Enfin, comme pour les rhizomes, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre transplants fertilisés et non fertilisés.

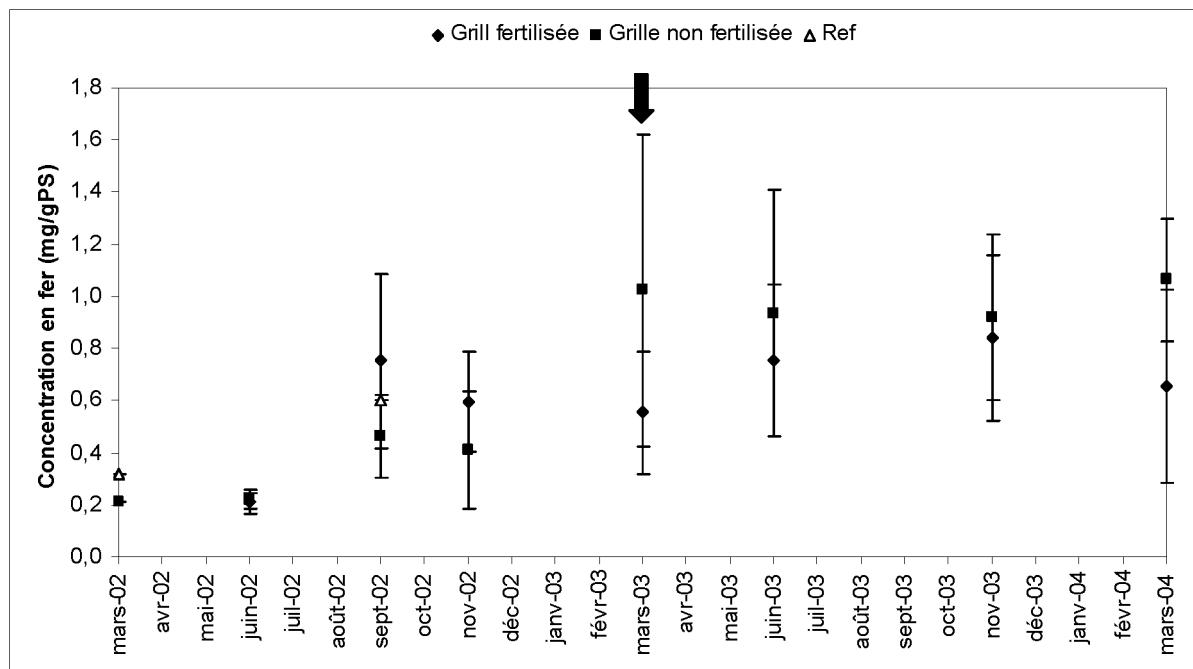


Figure 59 : Evolution des concentrations relatives en fer (en mg/gPS) dans les racines des transplants fertilisés et non fertilisés et dans les pousses témoins (Ref) entre mars 2002 et mars 2005.

6 Expériences de marquages isotopiques

6.1 Marquage à court terme

Ces expériences ont été réalisées en juin 2004 sur des transplants plagiotropes mis en place en septembre 2002 sur d'autres grilles situées le même site de transplantation. Un groupe de transplants a été marqué au niveau du faisceau terminal et un deuxième groupe au niveau du premier faisceau latéral (Figure 60).

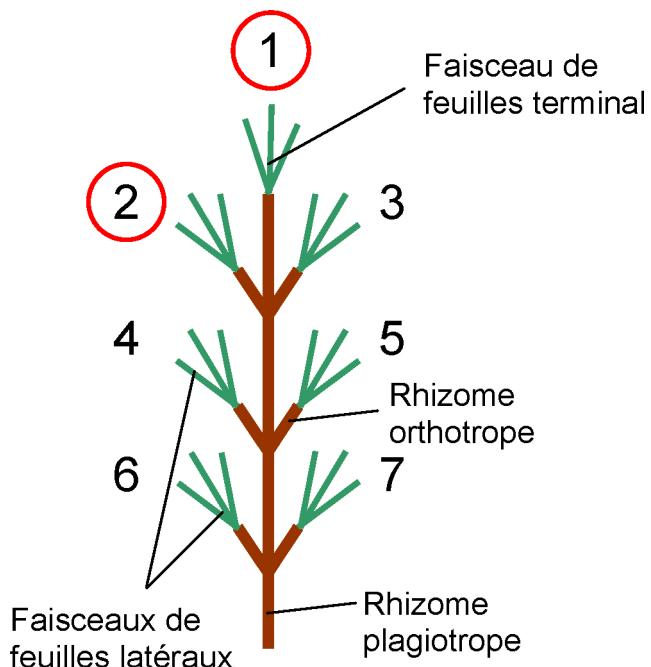


Figure 60 : Schéma d'un transplant plagiotope montrant la numérotation des faisceaux de feuilles utilisée dans les résultats. Les cercles rouges représentent les faisceaux marqués dans les deux traitements.

Les figures 61 et 62 représentent la répartition du ^{15}N en excès dans les différents faisceaux de feuilles aux temps T0 et T1 (T0 + 4 jours). Le faisceau F1 représentant le faisceau terminal et le faisceau F7 le faisceau latéral le plus éloigné de l'apex.

Pour les feuilles, les résultats présentent l'excès de ^{15}N dans l'ensemble des faisceaux de feuilles. L'excès de ^{15}N dans le faisceau initialement marqué n'apparaît pas sur les graphes car l'échelle a été choisie afin de mettre en évidence le marquage dans les faisceaux non marqués initialement qui présentent un excès de ^{15}N nettement plus faible. L'excès de ^{15}N mesuré en atom% est calculé par rapport à la teneur naturelle en ^{15}N mesurée dans les pousses témoins prélevées au cours de

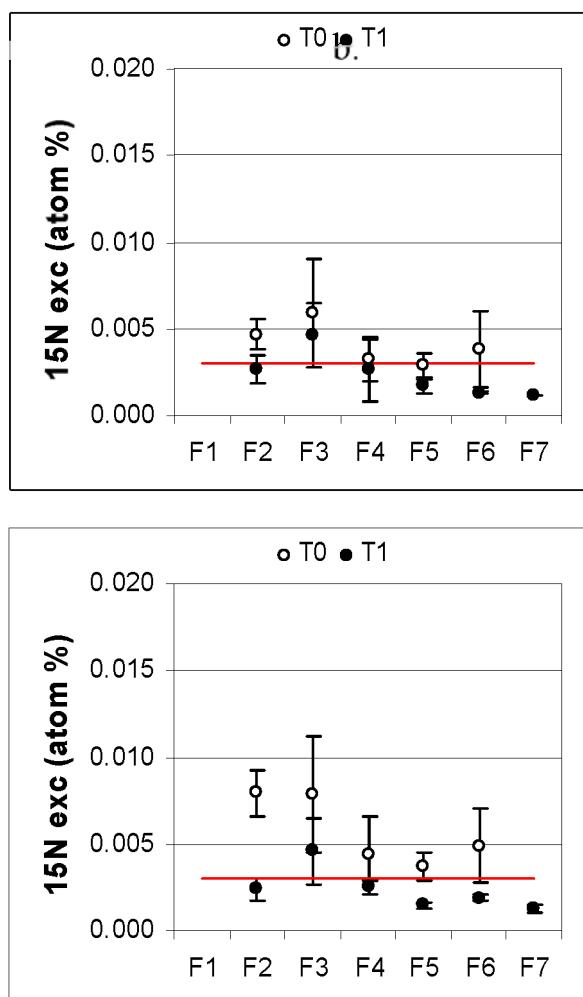
chaque campagne de prélèvement. Cette moyenne s'élève à 0.367 ± 0.001 atom%. Etant donné la variabilité naturelle des échantillons, nous avons choisi de ne considérer comme enrichies, que les valeurs supérieures à 0.371^{15}N atom% soit l'abondance naturelle plus 3 écart-types. La limite au-dessus de laquelle on considère un enrichissement en ^{15}N est indiquée par une ligne rouge sur les différents graphiques.

6.1.1 Faisceau terminal marqué

Dans cette expérience (Figure 61), l'excès de ^{15}N mesuré au temps T0 dans le faisceau terminal s'élève à 0.140 ± 0.031 atom % dans les feuilles intermédiaires (Figure 61a) et 0.085 ± 0.023 atom % dans les feuilles adultes (Figure 61b). Après 4 jours d'incubation (T1), ces valeurs s'élèvent respectivement à 0.143 ± 0.017 atom % et 0.101 ± 0.019 atom %. On observe donc un marquage plus important des feuilles intermédiaires que des feuilles adultes. Au temps T0, on retrouve dans les faisceaux latéraux des traces de marquage dans les faisceaux F2, F3 et F6 au niveau des feuilles intermédiaires (Figure 3.41a) et dans tous les faisceaux (F1 à F6) au niveau des feuilles adultes (Figure 61b). Toutefois, ce marquage est peu important puisque l'excès de ^{15}N est environ dix fois moindre que dans le faisceau initialement marqué. Contrairement à la situation dans le faisceau qui a été marqué, le marquage est plus important au niveau des feuilles adultes dans les faisceaux non-marqués. Au temps T1, seul le faisceau F3 montre encore un très faible excès de ^{15}N que ce soit au niveau des feuilles intermédiaires ou des feuilles adultes.

Dans les pousses marquées sur le faisceau terminal, les valeurs au temps T0 varient de 0.004 à 0.011 atom% dans les rhizomes (Figure 61c) et de 0.004 à 0.16 atom% dans les racines (Figure 61d). L'excès de ^{15}N dans les parties souterraines est donc faible et dans le même ordre de valeurs que celles mesurées dans les faisceaux de feuilles contigus au faisceau marqué. Au temps T1, l'excès de ^{15}N varie entre 0.002 et 0.003 atom% dans les rhizomes et entre 0.001 et 0.006 atom% dans les racines. On ne décèle donc plus d'excès de ^{15}N dans les rhizomes et seul un échantillon de racine présente encore une valeur supérieure à la limite dans les racines.

a.



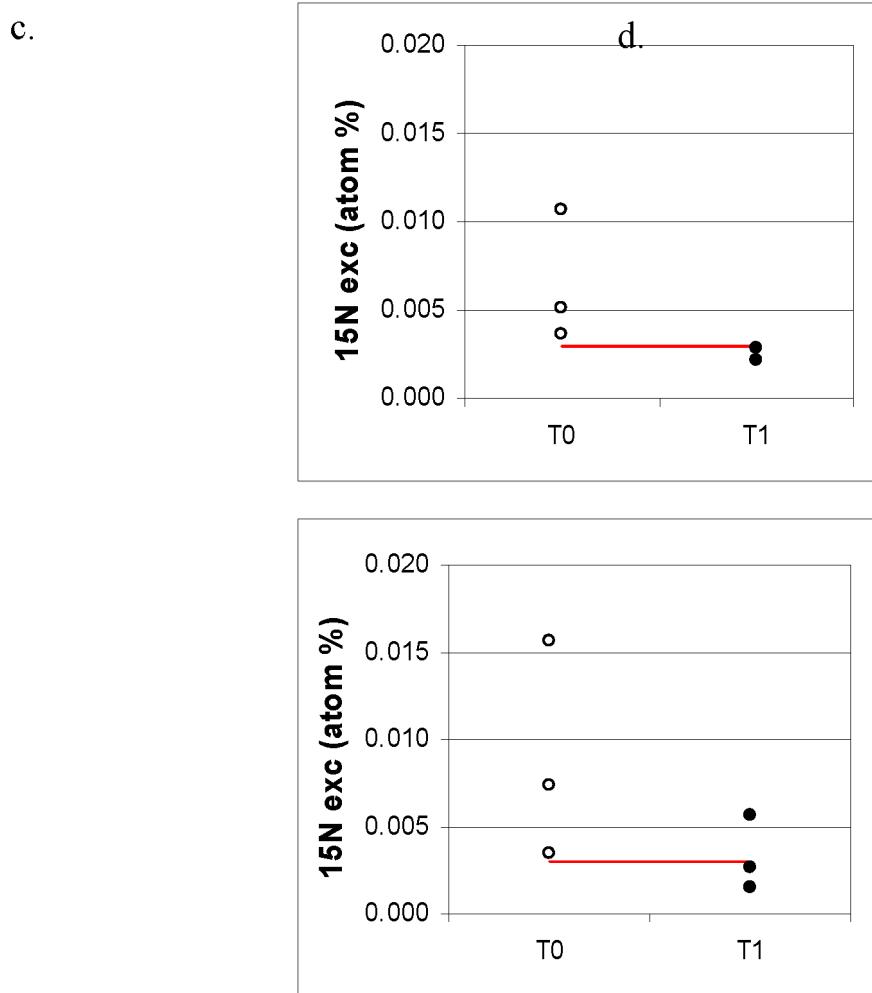


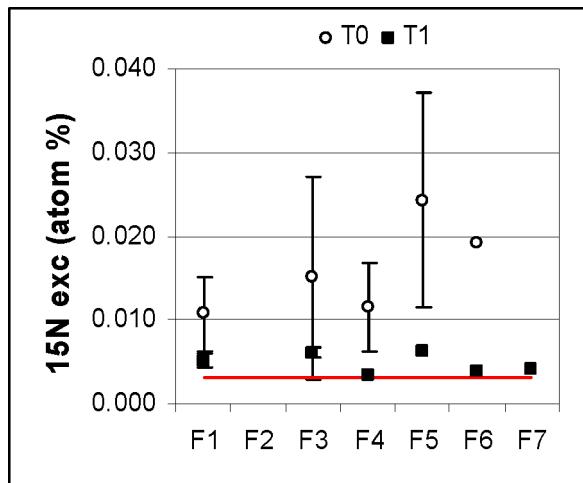
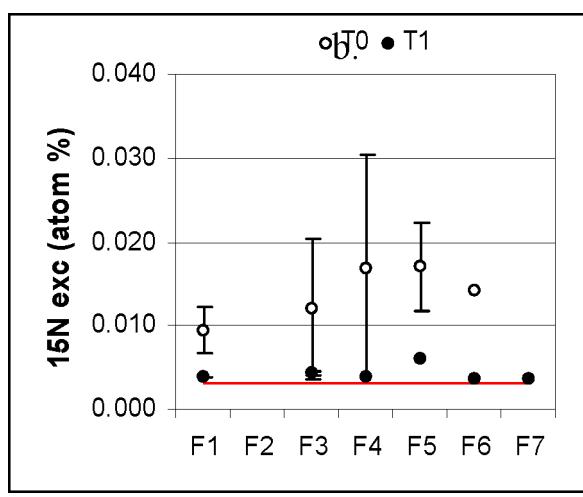
Figure 61 : ^{15}N en excès (exprimé en atom %) dans les feuilles intermédiaires (a), adultes (b), les rhizomes (c) et les racines (d) des pousses marquées sur le faisceau terminal. T0 = 4h d'incubation; T1 = 4h d'incubation + 4j de croissance

6.1.2 Faisceau latéral marqué

Dans cette expérience, le premier faisceau de feuilles latéral marqué présente au temps T0 un excès en ^{15}N qui s'élève à 0.123 ± 0.037 atom% dans les feuilles intermédiaires (Figure 62a) et à 0.093 ± 0.034 atom% dans les feuilles adultes (Figure 62b). On retrouve à nouveau un marquage plus important au niveau des feuilles adultes. Au temps T1, contrairement aux expériences précédentes, on mesure un excès plus important de ^{15}N qu'au temps T0 puisque les valeurs s'élèvent respectivement à 0.290 ± 0.048 et 0.157 ± 0.022 atom% dans les feuilles intermédiaires et adultes. Dans les faisceaux adjacents, l'excès en ^{15}N est à nouveau beaucoup plus faible que dans le faisceau marqué mais on retrouve des traces du

marquage dans la majorité des autres faisceaux (F1 et F3 à F6). L'excès de ^{15}N le plus important est mesuré dans le faisceau F5 quelle que soit le type de feuille considéré (Figures 62a et b), toutefois on notera la variabilité importante des résultats obtenus. Contrairement aux expériences précédentes, après les quatre jours d'incubation (T1), on retrouve un léger excès de ^{15}N tant dans les feuilles intermédiaires que dans les feuilles adultes provenant des faisceaux adjacents au faisceau marqué.

a.



c.

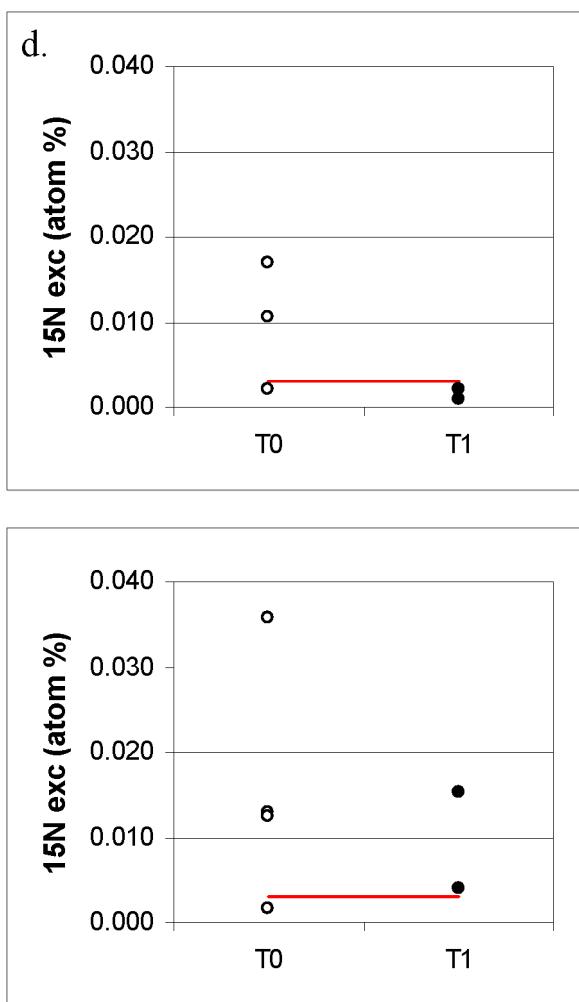


Figure 62 : ^{15}N en excès (exprimé en atom %) dans les feuilles intermédiaires (a), adultes (b), les rhizomes (c) et les racines (d) des pousses marquées sur le premier faisceau latéral. T0 = 4h d'incubation; T1 = 4h d'incubation + 4j de croissance

Dans l'expérience de marquage sur le faisceau latéral, au temps T0, on observe un excès de ^{15}N dans trois des quatre rhizomes et les valeurs varient entre 0.002 et 0.042 atom% (Figure 62c). On mesure également un excès de ^{15}N sur trois des quatre échantillons de racines analysés (Figure 62d) et les valeurs obtenues varient entre 0.002 et 0.036 atom%. Au temps T1, les deux échantillons de rhizomes ne présentent plus d'excès de ^{15}N puisque les valeurs s'élèvent à 0.001 et 0.002 atom%. Par contre, dans les racines, les deux échantillons analysés présentent encore un excès de ^{15}N et les valeurs mesurées sont de 0.004 et 0.015 atom%.

6.2 Marquage à long terme

La figure 63 représente l'évolution de l'excès de ^{15}N dans les feuilles des différents faisceaux et les rhizomes des transplants marqués. Après 24h de marquage, l'excès moyen de ^{15}N dans les feuilles s'élève à 2.19 ± 0.09 atom %. Il n'y a pas de différence significative entre les différents faisceaux et le marquage est homogène. Ensuite, l'excès diminue régulièrement jusqu'en mars 2005 où il s'élève à 1.13 ± 0.04 atom %. En parallèle, on note une augmentation du ^{15}N en excès dans les rhizomes des transplants. L'excès de ^{15}N était de 0.31 ± 0.13 atom % en juin 2004 et s'élève à 1.07 ± 0.1 atom % en mars 2005. En fin d'expérience, l'excès en ^{15}N dans les feuilles et dans les rhizomes étaient comparables. Seul un transplant prélevé en mars 2005 présentait suffisamment de racines pour effectuer le dosage et l'excès de ^{15}N dans ces dernières était de 1.21 atom % soit un enrichissement conséquent par rapport à l'abondance naturelle.

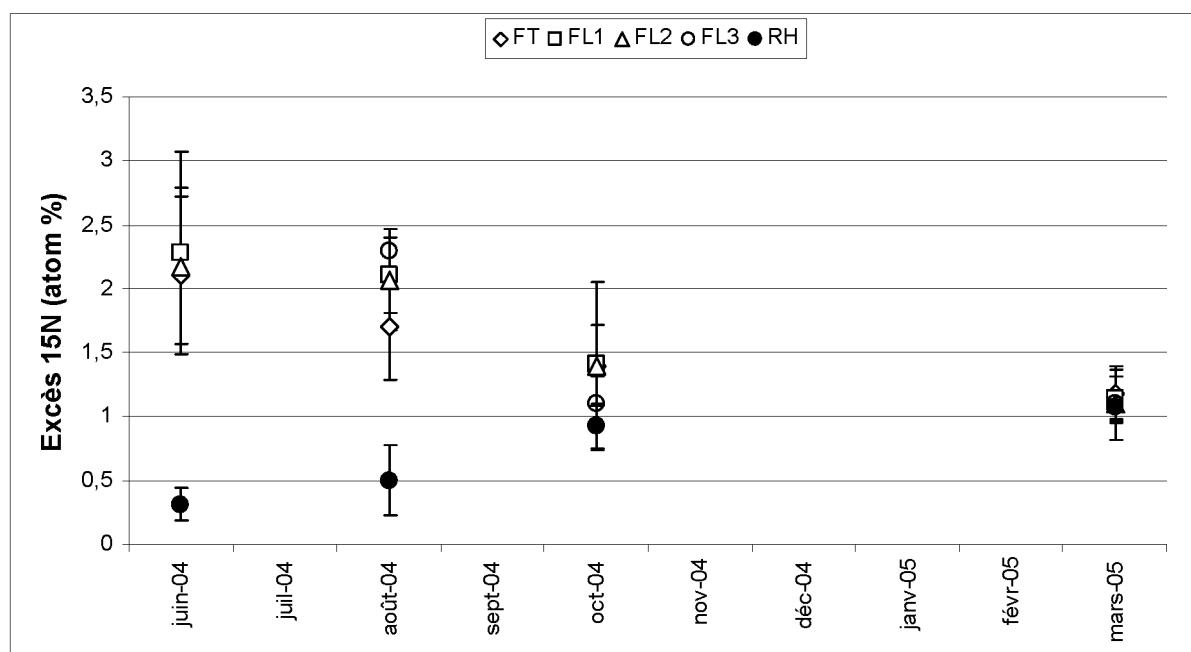


Figure 63 : Evolution du ^{15}N en excès (exprimé en atom %) dans les feuilles et les rhizomes des transplants marqués. FT = faisceau terminal, FL = faisceau latéral, Rh = rhizome

D I SCUSS I ON

1. Paramètres environnementaux

1.1 La lumière

La baie de la Revellata est un système oligotrophe (Goffart *et al.*, 2002), les eaux contiennent peu de particules et sont en général très transparentes, excepté lors des coups de vent importants ou en période d'efflorescences phytoplanctoniques. Le minimum de radiations solaires est observé en hiver et durant les périodes d'efflorescences phytoplanctoniques, lorsque les vents provoquent des remontées d'eau du canyon, plus riches en nutriments qui permettent le développement du phytoplancton, et la remise en suspension des particules qui augmentent la turbidité de l'eau (Bay, 1984; Goffart, 1992; Dauby *et al.*, 1995).

Les valeurs de radiations solaires mesurées en surface et à 10m de profondeur dans notre étude sont en accord avec les données antérieures obtenues sur le même site (Bay, 1984; Lepoint 2001, Gobert 2002). A 10m, les radiations solaires mesurées valent en moyenne 20 % de celles mesurées en surface. Cette proportion varie entre 9 % (janvier et février 2005) et 29 % (août 2003).

La disponibilité en lumière est le principal facteur contrôlant la distribution, l'abondance et la productivité des macrophytes aquatiques en fonction de la profondeur (Zimmerman et Alberte, 1996). La distribution des phanérogames marines est étroitement liée à la pénétration de la lumière dans l'eau et est restreinte aux profondeurs auxquelles les radiations solaires sont supérieures à 4,5% de la valeur de surface (Ott 1980, 1996). Bien que certaines phanérogames marines soient observées jusqu'à -90 m dans des eaux particulièrement claires, la profondeur maximale où *P. oceanica* se développe est de 43 m au large des côtes de la Corse (Pasqualini *et al.*, 1998). Dans la baie de la Revellata, la faible teneur en particules et la forte transparence de la colonne d'eau permettent le développement de l'herbier jusqu'à des profondeurs de 38 m (Bay, 1984). Les radiations solaires mesurées sur notre site à 17m sont donc suffisantes pour assurer le développement des transplants (Figure 63).

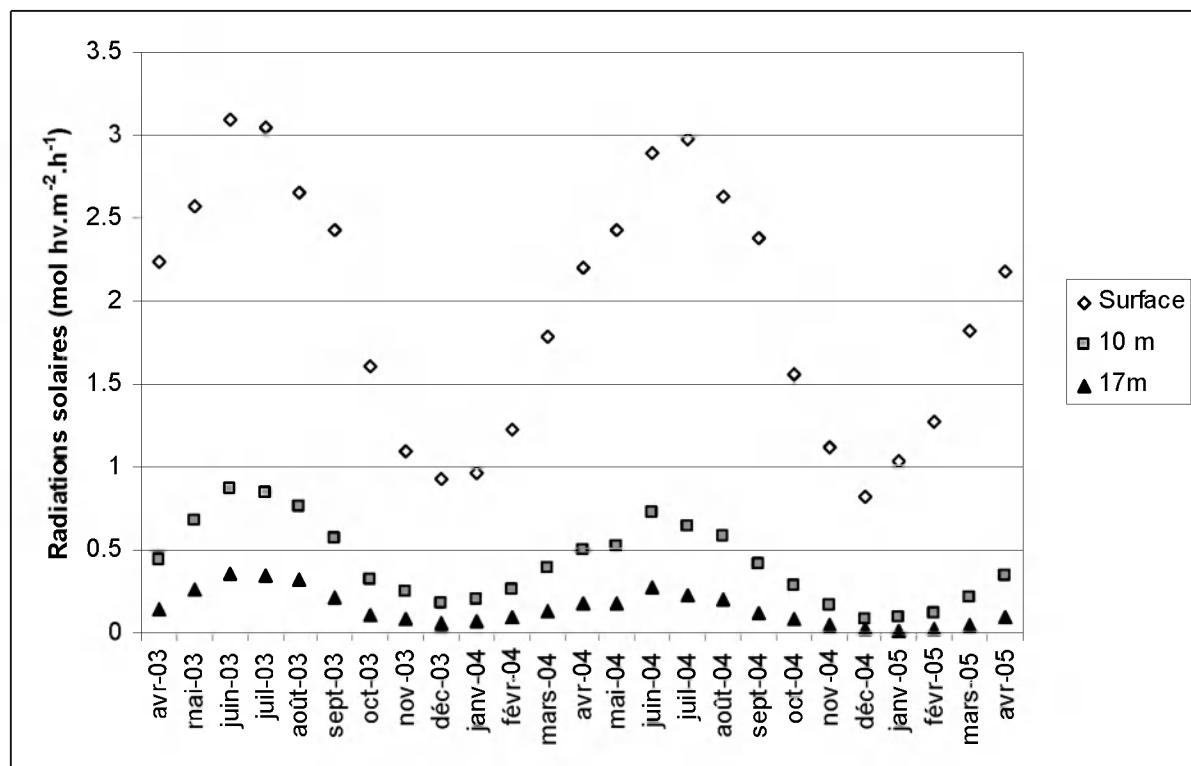


Figure 64 : Evolution des radiations solaires mensuelles moyennes (en mol/m².h) en surface, à 10 m et à 17 m de profondeur entre avril 2003 et avril 2005.

Les herbiers à phanérogames marines sont soumis non pas à un unique gradient de lumière mais à 3 gradients de lumière interconnectés : le premier, à travers la colonne d'eau est dû à l'atténuation de la lumière avec l'augmentation de la profondeur; le deuxième est dû à l'auto-ombrage des feuilles de *P. oceanica* au sein de l'herbier et enfin, le troisième, représente l'ombrage direct dû à la présence des épiphytes sur les feuilles de *P. oceanica* (Dalla Via *et al.*, 1998).

Dans des expériences de réduction de la lumière sur les pousses de *P. australis*, après 90% de réduction de la lumière incidente, on observe une diminution de plus de 50% du taux de croissance des feuilles et une diminution significative de la densité des pousses et de leur biomasse (Fitzpatrick et Kirkman, 1995). Pour *P. oceanica*, Ruiz et Romero (2001) ont montré que les niveaux normaux de radiations solaires devaient être réduits de 83-90 % pendant au moins 60 jours pour provoquer une diminution de la densité des pousses et que cet ombrage devait durer au moins 50 jours pour provoquer des altérations dans les contenus en nutriments des tissus.

En utilisant la formule d'extinction de la lumière :

$$I_z = I_0 e^{-k_z z}$$

Avec I_z = irradiance à la profondeur z

I_0 = irradiance de surface

k_z = coefficient d'atténuation de la lumière avec la profondeur

z = profondeur considérée

On peut calculer qu'à 17 m de profondeur, là où ont été installés les transplants, les radiations solaires valent en moyenne 7 % des radiations en surface. En hiver, lorsque l'eau est chargée en nutriments et en particules, les radiations solaires mesurée à 17 m sont minimales (2% de l'irradiance de surface). Au contraire, les radiations sont maximales en été lorsque les nutriments dans l'eau sont épuisés (12% de l'irradiance de surface). Les radiations solaires arrivant à 17 m de profondeur étant inférieure à 10 % des radiations de surface, ce facteur pourrait entraîner une plus faible croissance des transplants comme celle observée dans ce travail. Cette diminution de la croissance n'est pas observée sur les pousses témoins à 17m alors qu'elles reçoivent la même quantité de lumière. Il doit donc y avoir d'autres causes responsables du mauvais développement des transplants.

Une diminution de la densité des pousses avec l'augmentation de la profondeur constitue une réaction commune des herbiers à *P. oceanica* à l'altération des conditions de lumière (Dalla Via *et al.*, 1998; Ruiz et Romero, 2001). Cette réduction de la densité des pousses provoque une réduction de l'auto-ombrage par les feuilles de *P. oceanica* et augmente donc la lumière disponible pour l'absorption par les pousses en eau profonde rendant les conditions de lumière des sites profonds similaires à celles des sites moins profonds (Dalla Via *et al.*, 1998). Etant donnée la faible densité sur nos grilles de transplantation, l'auto-ombrage est très réduit et ce facteur ne peut pas non plus être responsable de la faible croissance de nos transplants.

Enfin, les épiphytes peuvent être responsables d'une diminution de la croissance en réduisant la surface disponible pour la photosynthèse dans les feuilles de *P. oceanica* et en induisant un ombrage direct sur les feuilles (Ruiz et Romero, 2001). Les observations réalisées *in-situ* lors des campagnes de prélèvement ont montré la

présence de nombreuses algues épiphytes sur nos transplants au printemps en 2002. La présence de ces algues pourrait en partie être responsable de la plus faible croissance de nos transplants. Toutefois, leur présence n'étant que transitoire et n'ayant été observée que la première année d'expérience, ce facteur seul ne peut expliquer la croissance réduite des transplants observée tout au long de nos expériences.

1.2 La température de l'eau

Le cycle de température rapporté dans ce travail est similaire à celui décrit par d'autres auteurs dans la baie de la Revellata (Bay, 1984; Lepoint, 2001; Gobert, 2002). Toutefois, la température minimale mesurée dans notre étude (12.4°C) est inférieure à celle relevée durant l'évolution à long terme (13.0°C) rapportée par Gobert (2002). Gobert (2002) montre que la température moyenne a augmenté entre 1981 et 2000. Cette hausse de la température de l'eau de mer est confirmée par nos résultats puisque la température maximale mesurée (26.6°C) est égale à celle mesurée par Gobert (2002) et supérieure à celle relevée en 1975 (25.5°C) par Bay (1984) et en 1997 (25.7°C) par Lepoint (2001).

La température de l'eau joue un rôle important dans la transplantation. En effet, Meinesz *et al.* (1992) ont montré que la mortalité des transplants mesurée après un an était significativement plus importante lorsque les transplants étaient mis en place dans une eau à une température supérieure à 20°C . Cette plus forte mortalité est due à une mauvaise cicatrisation du rhizome après la transplantation. Les processus de cicatrisation semblent être moins efficaces lorsque la température passe au-dessus des 20°C . Wittman et Ott (1982) ont également mesuré des mortalités importantes, de 40 à 69 %, entre mai et septembre (température de l'eau comprise entre 17 et 27°C) dans des faisceaux de feuilles de *P. oceanica* dont les feuilles avaient été sectionnées pour les besoins de l'expérience. Afin d'éviter ces problèmes de mauvaise cicatrisation, nos transplants ont été mis en place en mars, lorsque la température de l'eau à 4 m était de $13.7 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$ assurant donc une température inférieure à 20°C à 17 m de profondeur. Toutefois, même en transplantant les pousses à cette saison, le processus de cicatrisation du rhizome est un processus qui prend du temps et on ne peut donc pas éliminer totalement l'effet négatif de ce

paramètre sur la survie et le développement de nos transplants (Meinesz *et al.*, 1991).

1.3 Vitesse du vent

Les données de vitesse du vent mesurées à l'aéroport de Calvi montrent que de gros coups de vents ont eu lieu en janvier, février, octobre et décembre 2003. En dehors de ces périodes, de plus petits coups de vents ont eu lieu régulièrement et ce tout au long de l'année (Figure 4.2).

En mars 2004, soit deux ans après le début de l'expérience, le taux de survie moyen sur les grilles a fortement chuté. Cette importante diminution du taux de survie peut s'expliquer par la conjonction de deux facteurs. D'une part, les liens utilisés pour fixer les transplants n'étaient pas imputrescibles et les observations réalisées *in-situ* ont montré qu'après 2 ans, ces derniers commençaient à se fragiliser et beaucoup de transplants n'étaient plus fixés aux grilles et ne tenaient dans le sédiment que grâce aux racines nouvellement formées. D'autre part, l'hiver 2003 a été caractérisé par de nombreux coups de vent provoquant de forts courants à 17 m. Les données de biomasse racinaire montrent que la biomasse moyenne a seulement commencé à augmenter à partir de la fin de l'année 2003 et donc une grande partie des transplants n'ont pu développer suffisamment de racines avant l'hiver. Les transplants détachés des grilles et n'étant pas suffisamment bien ancrés ont été emportés par le courant faisant ainsi drastiquement chuter le taux de survie (Figure 64). Toutefois, étant donné le laps de temps entre deux missions successives, il nous était difficile de quantifier ces pertes de transplants dues à l'hydrodynamisme.

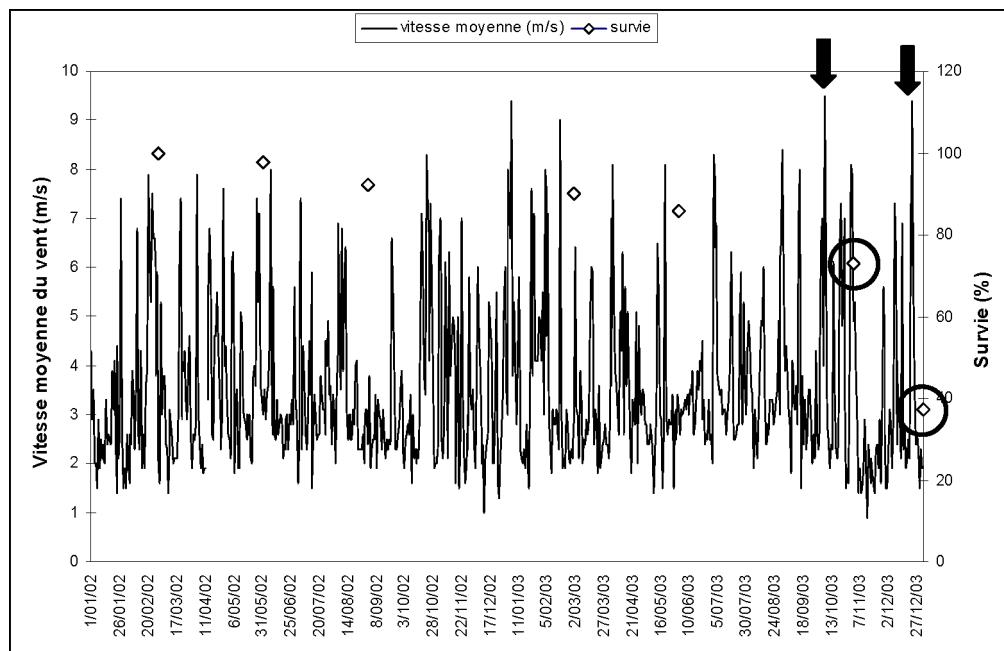


Figure 64 : Evolution de la vitesse moyenne du vent (en m/s) (axe de gauche) et de la survie (axe de droite) entre janvier 2002 et décembre 2003. Les flèches indiquent les 2 gros coups de vents en 2003 qui ont été suivis d'importantes diminutions du taux de survie (cercles).

1.4 Concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle

Le suivi des concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle constitue un bon indicateur des modifications apportées par la présence des transplants sur le site receveur et devrait nous informer sur l'efficacité de la méthode d'engraissement utilisée.

Ces mesures ont été effectuées sur chaque grille de transplantation et sur deux sites de référence dans l'herbier à *P. oceanica* et sur le sable nu à 17 m de profondeur.

Les concentrations en ammonium et en nitrate mesurées dans l'eau interstitielle de l'herbier à 17 m sont comparables à celles mesurées sur d'autres sites de la côte occidentale méditerranéenne (Tableau 6).

Les concentrations que nous avons mesurées dans le sédiment sont très basses et ce particulièrement pour l'azote. En comparaison, Hemminga (1998) rapporte, pour l'ensemble des données recueillies dans différents herbiers autour du monde, des valeurs de 86 µM et 3.4 µM pour l'ammonium et les nitrites+nitrates respectivement. De même, sur les côtes espagnoles, Alcoverro *et al.* (1995,1997) ont mesurés des concentrations bien supérieures à celles de la Baie de la Revellata.

Tableau 6 : Concentrations en ammonium, en nitrate et en phosphate de l'eau interstitielle du sédiment de divers herbiers à *P. oceanica* des côtes méditerranéennes nord occidentales.

Lieux	Types	Valeurs moyennes (μM)	Références
Ischia (Italie) (Herbier 5 m)	NH4	minimum: 15 - maximum: 60	Kraemer & Mazzella (1999)
	NO3	minimum: 5 - maximum: 25	
Figari (Côte occidentale corse) (Sable 10 m)	NH4	moyenne annuelle: 1.8	Cancemi <i>et al.</i> (2000)
	NO3	moyenne annuelle: 3.1	
Baie de la Revellata (Calvi, Corse) (Herbier 10 m)	NH4	minimum: 1.3 - maximum: 6.3	Lepoint (2001)
	NO3	moyenne annuelle: 3.0 ± 1.5 minimum: 0.3 - maximum: 1.9 moyenne annuelle: 0.6 ± 0.5	
Baie de la Revellata (Calvi, Corse) (Herbier 17 m)	NH4	minimum: 2 - maximum: 26	Ce travail
	NO3	minimum: 0.1 - maximum: 0.8	
	PO4	minimum: 0.3 - maximum: 1.8	
Baie de la Revellata (Calvi, Corse) (Sable 17 m)	NH4	minimum: 9 - maximum: 45	Ce travail
	NO3	minimum: 0.01 - maximum: 0.73	
	PO4	minimum: 0.3 - maximum: 2.1	
Baie de la Revellata (Calvi, Corse) (Grilles 17 m)	NH4	minimum: 15 - maximum: 26	Ce travail
	NO3	minimum: 0.1 - maximum: 1	
	PO4	minimum: 1.3 - maximum: 2.9	

La présence de l'herbier modifie les conditions physico-chimiques du sédiment. Le sable présente des teneurs en matière organique plus faibles, une granulométrie différente, des teneurs en nutriments dans l'eau interstitielle beaucoup plus élevées, et le pH et le potentiel d'oxydo-réduction sont plus élevés (Gobert *et al.*, 2003). Les concentrations en ammonium mesurées dans ce travail suivent cette tendance puisque les concentrations sur la référence sable sont souvent supérieures à celles mesurées sur la référence herbier et ce principalement durant le printemps. Par contre, pour les nitrates et les phosphates, la situation est moins claire. En effet, pour ces nutriments, les concentrations mesurées sur la tache de sable et dans l'herbier sont similaires et ce quasiment pendant toute l'expérience.

Sur les grilles de transplantation, les premières mesures des concentrations en ammonium montrent des valeurs intermédiaires entre la tache de sable et l'herbier. Les concentrations d'abord supérieures à celles de l'herbier se rapprochent de ces dernières en fin d'expérience. Pour les nitrates, les premières mesures effectuées montraient des concentrations supérieures sur les grilles de transplantation par rapport aux sites de référence mais en fin d'expérience, les grilles de transplantation

présentaient des concentrations en nitrate inférieures aux deux sites de référence et des valeurs proches de celles mesurées sur la tache de sable. Enfin, pour les phosphates, les concentrations sur les grilles de transplantation sont généralement supérieures à celles mesurées sur les sites témoins et ce jusqu'en fin d'expérience. Les valeurs mesurées en mars 2005 sont toutefois plus proches des concentrations mesurées sur la tache de sable.

Il semble donc bien que la présence des transplants modifie les caractéristiques du sédiment mais ces modifications diffèrent de celles observées par Gobert *et al.* (2003). En effet, suite à la présence des transplants sur le sable, la situation observée sur nos sites devrait de rapprocher de la situation observée dans l'herbier (teneurs en nutriments plus faibles) cependant, ce n'est pas ce qu'indiquent nos résultats. On observe toutefois une diminution des teneurs en nutriments dans l'eau interstitielle des grilles de transplantation mais celle-ci n'est que transitoire et les teneurs augmentent rapidement par la suite. Cette diminution transitoire des concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle des grilles de transplantation peut s'expliquer lorsqu'on observe les taux de survie sur les grilles. Au départ, les concentrations sont proches de celles mesurées sur la référence sable mais avec la mise en place des transplants et le développement des racines, les concentrations en nutriments se modifient suite à l'augmentation de l'activité biologique des posidonies et des organismes associés (Gobert *et al.*, 2003) et la situation se rapproche de celle de l'herbier. En effet, dans l'herbier, l'incorporation de nutriments par les racines est significative et conduit à des concentrations inférieures dans le sédiment (Lepoint *et al.*, 2002b). Par contre lorsque le taux de survie des transplants a commencé à diminuer, la situation s'est inversée et le sable étant remis à nu, les concentrations ont recommencé à augmenter pour revenir à la situation observée sur la référence sable.

L'addition d'engrais dans le sédiment ne semble pas provoquer d'augmentation conséquente des teneurs en nutriments dans l'eau du sédiment excepté pour les phosphates. Cette absence d'augmentation peut s'expliquer, d'une part, par un hydrodynamisme important sur le site de transplantation et donc une remise en suspension fréquente du sédiment entraînant la dilution des nutriments ajoutés et, d'autre part, par la technique de prélèvement de l'eau interstitielle. En effet, les bâtonnets d'engrais ont été enfouis au pied des transplants afin d'augmenter la teneur en nutriments au niveau des racines mais le système de prélèvement ne nous

permettait pas d'aspirer l'eau directement sous les transplants mais sur les zones de sable comprises entre ces derniers. Etant donnée la faible diffusion des nutriments dans le sédiment, il est donc possible que les prélèvements aient été effectués trop loin des bâtonnets d'engrais et que leur effet n'ait pu être mis en évidence. Ces résultats ne permettent donc pas de conclure sur l'efficacité de l'utilisation d'engrais commercial pour la fertilisation des transplants telle que nous l'avons utilisée.

2. Suivi des transplants

2.1 Transplants orthotropes

2.1.1 Survie des transplants

Le terme « taux de survie » utilisé ici représente le nombre de transplants survivants encore en place sur les grilles. A l'opposé, la mortalité des transplants comprend non seulement les transplants morts mais aussi ceux qui se sont détachés et qui ont été emportés par les courants. Cette mesure exprime donc non seulement le résultat de la disparition des transplants après leur mort mais également l'effet de l'arrachage des transplants encore vivants par les coups de vent.

Pendant les six premiers mois de transplantation (jusqu'en septembre 2002), le taux de survie sur les grilles varie peu, de 96.4 à 89.3 % avec un taux de survie moyen de $92.1 \pm 3.8\%$. Ce résultat est nettement meilleur que celui de Molenaar et Meinesz (1995) qui ont obtenu un taux de survie de 59 % après six mois dans leur expérience de transplantation de faisceaux orthotropes de *P. oceanica* à 14m de profondeur. Ces résultats sont également supérieurs à ceux mesurés par Molenaar et Meinesz (1992) pour des expériences de transplantation à différentes profondeurs (3, 14, 20, 29 et 36m). En effet, après six mois de transplantation, les taux de survie mesurés dans ces expériences variaient de 14 à 81 % à 36 et 29 m de profondeur respectivement. Dans cette expérience, pour les transplants mis en place à 14 mètres, c'est-à-dire la profondeur la plus proche de nos expériences, le taux de survie s'élevait à 74 % après six mois.

Des expériences de culture en laboratoire (Meinesz *et al.*, 1991) ont montré que la forte mortalité des transplants durant les premiers mois est principalement liée à des infections bactériennes observées dans la zone de scission. Les premiers signes de cette infection se manifestent par l'apparition d'un gel blanchâtre au niveau de la zone de coupe du rhizome. Après quelques semaines, les transplants présentent des symptômes similaires au niveau du méristème apical, les feuilles commencent à jaunir puis deviennent brunes. Dès ce moment, le rhizome et son apex sont complètement pourris et une forte odeur de putréfaction se fait sentir sur ces transplants une fois sortis de l'eau. Toutefois, malgré la présence de cette nécrose, les transplants peuvent survivre et se développer puisque certains transplants montrant des tissus nécrosés sur 80 % de la longueur de leur rhizome ont survécu pendant 2 (Meinesz *et al.*, 1991). Ces rhizomes montrent un cal de tissu cicatriciel (cellules lignifiées) qui sépare la zone nécrosée du tissu vivant. De plus, Calmet *et al.* (1988), ont montré que l'apex du rhizome (les 5 derniers centimètres) semble être protégé contre la nécrose et présente plus de sels minéraux, plus d'azote et un taux de fixation du potassium plus élevé. Enfin, Bernard et Pesando (1989) ont isolé dans les rhizomes de *P. oceanica* des substances antibactériennes et fongicides qui pourraient être plus concentrées dans l'apex du rhizome et donc participer à la protection de ce dernier. Ces observations peuvent expliquer la survie des transplants malgré les infections bactériennes mises en évidence au niveau de la zone de scission. Dans nos transplants, les observations réalisées ont montré que la nécrose se limitait généralement à une faible portion du rhizome (1 à 2 centimètres environ) représentant 10 à 20 % de la longueur initiale des rhizomes (Figure 65). Meinesz *et al.* (1992) ayant démontré que la survie des transplants après un an est positivement corrélée à la longueur de la portion de tissu nécrosée, la nécrose limitée sur les rhizomes de nos transplants ne devrait donc pas avoir un effet important sur leur survie.

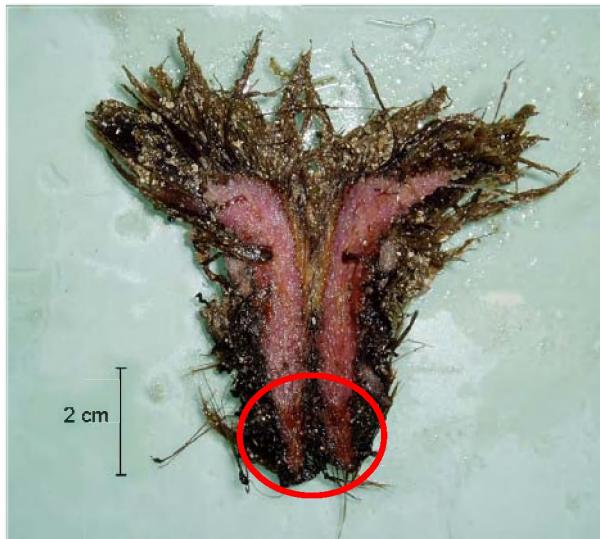


Figure 65 : Coupe longitudinale dans le rhizome d'un transplant. Le cercle entoure la partie nécrosée du rhizome.

En effet, après un an d'expérience (en mars 2003), le taux de survie sur les différentes grilles reste élevé et varie peu, les survies minimale et maximale atteignant respectivement 89.3 % sur les deux grilles non fertilisées et 91.7 % sur la grille fertilisée. Le taux moyen de survie sur l'ensemble des grilles s'élève à $90.1 \pm 1.4\%$. Il y a donc eu peu de pertes entre mars 2002 et mars 2003. A nouveau, ce taux est supérieur à ceux généralement mesurés dans la littérature. En effet, Molenaar et Meinesz (1992) ont obtenus après 11 mois de transplantation des taux de survie de 5, 41 et 3 % à 14, 29 et 36 m de profondeur respectivement. Meinesz et al. (1992) ont obtenu à 5.3 m des taux de survie fort variables suivant la taille initiale des transplants. Pour des transplants de 10 cm comme c'est le cas dans nos expériences, les taux de survie mesurés variaient de 53 à 97 % suivant la période de transplantation. Le meilleur taux étant obtenu pour des transplants mis en place en septembre et le moins bon pour une mise en place en mars, c'est-à-dire à la même saison que dans notre travail. De même, dans les expériences de Molenaar et Meinesz (1995), le taux de survie obtenu pour des transplants orthotropes après un an à 14 m était de 53 % pour des transplants séparés de 5 cm et 39 % lorsqu'ils étaient séparés de 15 cm.

Par contre, les expériences de Meinesz et al. (1993) concernant l'effet de l'origine géographique des transplants montrent, pour des transplants provenant du même endroit que le site receveur, comme c'est le cas dans nos expériences, un taux de survie de 93 % après un an de développement à 11 m de profondeur.

Enfin, Piazzi *et al.* (1998) ont mesuré un taux de survie après un an inférieur à ceux mesurés dans nos expériences avec 72 % de transplants survivants dans leurs expériences de transplantation à 10 m en mer Ligure.

Il semble donc qu'une fois l'infection bactérienne initiale jugulée, comme c'est le cas dans nos transplants puisque la zone de nécrose ne s'étendait plus après 1 ans et restait limitée à une faible portion du rhizome (entre 1 et 2 centimètres, voir figure 65), les transplants survivent bien en absence de fortes perturbations environnementales.

En mars 2004, soit deux ans après le début de l'expérience, le taux de survie moyen sur les grilles a fortement chuté puisqu'il n'est plus que de $37.3 \pm 22.1\%$, le taux maximal étant mesuré sur la grille non fertilisée 1 avec 61.9 % et le taux minimal sur la grille fertilisée avec 19 %. Il apparaît donc au cours de cette année-là une forte variabilité entre les grilles. Les causes de la diminution du taux de survie au cours de cette année ont été expliquées dans la partie concernant la vitesse du vent. Les taux de survie mesurés dans nos expériences sont nettement inférieurs à ceux obtenus par Molenaar et Meinesz, (1995) à 14 m après deux ans pour les transplants espacés de 15 centimètres (29 %) et espacés de 5 centimètres (41 %). Dans les expériences menées sur des transplants provenant de différentes origines géographiques, Meinesz *et al.* (1993) ont obtenus à 11 m des taux de survie variant entre 25 % et 80 % suivant les origines. Ce taux étant de 75 % lorsque les transplants choisis provenaient de la même origine que le site receveur. Par contre, le taux de survie moyen dans nos expériences est nettement plus faible après deux ans que celui mesuré par Piazzi *et al.* (1998) à 10 m en mer Ligure puisqu'ils ont rapporté un taux de survie d'environ 70 %.

Dans ces différentes expériences, les transplants étaient fixés à une grille en fil de fer recouvert de plastique ou directement sur un grillage en plastique. Ces matériaux sont plus résistants à l'érosion par l'eau de mer que le bambou utilisé dans nos expériences. Il est donc évident que le type de support choisi pour la fixation et le maintien de nos transplants ne convient pas pour réaliser des expériences de transplantation à long terme.

Enfin, en mars 2005, soit 3 ans après le début de l'expérience, le taux de survie moyen s'élevait à seulement à $16.3 \pm 6.6\%$, avec des taux maximum et minimum de 23.8 % et 11.9 %. Le taux maximal observé est équivalent à celui mesuré à 14 m par Molenaar et Meinesz (1995) pour des transplants séparés de 15 cm (23 %) mais

inférieur à celui mesuré pour des transplants séparés de 5 cm (39 %). Le taux de survie moyen est aussi inférieur à ceux mesurés à 11 m par Meinesz *et al.* (1993) qui étaient de 25 % pour les transplants provenant de Golfe-Juan et 73 % pour les transplants provenant de Port-Cros ainsi que celui mesuré par Piazzi *et al.* (1998) à 10 m en mer Ligure (environ 60 %). Ces résultats sont également nettement moins bons que ceux obtenus à 10 m en Italie par Procaccini et Piazzi (2001) qui rapportent des taux de survie entre 58.8 et 81.2 % de transplants survivants suivant la population et la profondeur considérée. A la fin de nos expériences, le taux de survie moyen mesuré est donc nettement inférieur à ceux relevés dans la littérature. Ces différences importantes peuvent s'expliquer par la méthode de transplantation choisie et la perte de transplants qui en découle mais également par la nature oligotrophe de la Baie de Calvi et donc à un manque de nutriments nécessaires pour soutenir la bonne croissance et le développement des transplants. Ce point sera abordé dans la discussion concernant les dosages en nutriments dans les différents compartiments des transplants. Enfin, il faut également noter que toutes ces expériences sont réalisées à des profondeurs différentes, ce qui peut également introduire un biais supplémentaire et rendre les comparaisons plus délicates.

2.1.2 Ramification des transplants

Le développement végétatif est le principal mécanisme de prolifération pour *P. oceanica*. Comme pour la plupart des autres phanérogames marines, les nouvelles pousses de *P. oceanica* sont produites à partir de la croissance du rhizome. Ce processus associé à la mortalité naturelle régule le taux de formation et la distribution spatiale des pousses dans l'herbier (Boudouresque et Meinesz, 1982; Meinesz *et al.*, 1993).

La recolonisation du milieu passant par l'expansion des rhizomes et la formation de nouveaux faisceaux, l'augmentation du nombre de ces derniers peut dès lors être considérée comme un bon indicateur de la capacité de recolonisation des transplants.

Après 4 mois de latence, le nombre total de faisceaux de feuilles augmente fortement entre le mois de juin 2002 et le mois de novembre de la même année. Ensuite, le nombre total de faisceau diminue régulièrement pendant toute la durée de l'expérimentation. Cette diminution n'est pas liée à un mauvais développement des

transplants puisque les données de ramification indiquent un développement et une augmentation continu du nombre de faisceaux tout au long de l'expérience (Figures 32 et 33) mais à l'importante diminution du taux de survie à partir de la deuxième année de transplantation (Figure 30).

Ces résultats mettent donc en évidence un important développement des transplants avec une multiplication des faisceaux durant l'été et un développement ralenti durant le reste de l'année. Il faut également noter une forte variabilité entre les différentes grilles puisqu'en fin d'expérience, 95 % des transplants se sont ramifiés sur la grille non fertilisée 1 tandis que les deux autres grilles ne présentent qu'environ 70 % de transplants ramifiés. Cette variabilité est difficilement explicable étant donnée la proximité entre les grilles et donc des conditions expérimentales pratiquement identiques. Les différences observées pourraient provenir de l'utilisation de pousses « flottantes ». En effet, ne connaissant pas l'« histoire » de chaque transplant, il est possible que des différences initiales dans les réserves de nutriments, d'hydrates de carbone ou de chlorophylles soient responsables des différences de développement observées.

Lors des premiers mois de transplantation, de mars 2002 à septembre 2002, les taux de ramification mesurés sur les grilles indiquent qu'il n'y a que peu de développement de nouveaux faisceaux de feuilles. Toutefois, dès septembre 2002, on note une augmentation considérable du nombre de faisceaux de feuilles par transplants. Ce délai dans le développement des transplants est généralement observé dans les expériences de transplantation de pousses orthotropes (Meinesz *et al.*, 1992; Piazz et *al.*, 1998) et représente le temps nécessaire d'une part, à la cicatrisation de la lésion due à la coupure du transplant et, d'autre part, au temps nécessaire pour que les transplants changent de mode de croissance et deviennent plagiotropes. En effet, la forme plagiotrope constitue la forme de colonisation de *P. oceanica*. Ce changement peut être relativement rapide puisqu'en un an, 100% des transplants mis en place par Meinesz *et al.* (1992) avaient changé d'orientation. Par contre, dans les expériences de Piazz et *al.* (1998), ce délai est plus long et les premiers faisceaux de feuilles nouvellement formés ne sont apparus qu'après un an. Cette modification de l'orientation de la croissance s'accompagne généralement d'une augmentation du nombre de feuilles par faisceau, d'une courbure des feuilles, d'une réduction de leur longueur, et du développement de nombreuses racines adventives (Molenaar et Meinesz, 1995). Les observations réalisées sur les

transplants montrent que la longueur maximale des feuilles des transplants diminue fortement à cette période. Cette diminution découle du passage au mode de croissance plagiotrope, confirmé par les observations morphologiques (Figure 66).

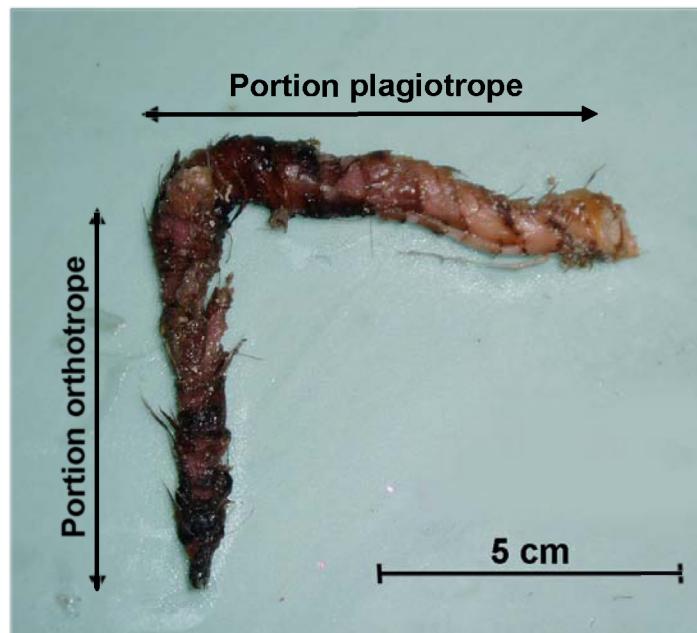


Figure 66 : photo illustrant la modification du mode de croissance d'un rhizome dépourvu de ses écailles.

Les taux de ramification obtenus dans nos expériences après six mois (40.2 % en septembre 2002) sont nettement supérieurs à ceux mesurés par Molenaar et Meinesz (1992, 1995) qui ont obtenu des valeurs de 18 et 27 % pour des transplants espacés de 5 et 15 cm respectivement et 0 % de ramification dans leurs expériences de transplantation à différentes profondeurs.

Après un an d'expérience (en mars 2003), le taux moyen de ramification de nos transplants était de 47.7 % soit à nouveau une valeur supérieure à celles mesurées par Molenaar et Meinesz (1992, 1995) qui ont obtenu entre 0 et 35 % de transplants ramifiés et à celles mesurées par Meinesz *et al.* (1992) avec 5 à 28 % de transplants ramifiés suivant la profondeur considérée.

En mars 2004, soit après deux ans d'expérience, le taux de ramification moyen est de 65.8 % sur nos grilles de transplantation. Ce taux est inférieur à ceux mesurés par Molenaar et Meinesz (1995) qui ont obtenu des taux de ramification de 81 et 92 % selon que l'espacement entre les transplants était de 5 ou 15 cm.

Enfin, après trois ans de développement, le taux moyen de ramification (79.2 %) reste inférieur aux valeurs de Molenaar et Meinesz (1995) qui ont mesuré des taux de 96 et 88 % pour un espace de 5 et 15 cm respectivement.

On remarque donc que, malgré un développement rapide dans un premier temps, l'apparition de nouveaux faisceaux de feuilles sur nos transplants semble se ralentir après deux ans. Ce ralentissement pourrait être dû à un épuisement des réserves en nutriments après cette période. Toutefois, le nombre de faisceaux par transplants après trois ans d'expérimentation (2.5 faisceaux en moyenne par transplant) ne diffère pas des résultats trouvés dans la littérature.

2.1.3 Biométrie

Le tableau récapitulatif des données biométriques relevées en fin d'expérience (Tableau 7) montre que tous les paramètres mesurés dans les transplants excepté le nombre de feuilles par pousse sont nettement inférieurs à ceux mesurés tant sur les sites de référence orthotrope que plagiotope.

Tableau 7 : Données biométriques relevées en mars 2005 sur les transplants fertilisés, non fertilisés et sur les sites de référence orthotrope à 10 m (Réf 10 m) et à 17 m (Réf 17 m) et sur les pousses de référence plagiotropes (Réf Plagio 17 m).

Site	Nombre de feuilles	Longueur maximale (cm)	Largeur (cm)	Biomasse (gPS.pousse ⁻¹)
Réf 10 m	6,3 ± 0,5	57,5 ± 6,9	0,9 ± 0,0	1,0 ± 0,2
Réf 17 m	7,8 ± 0,5	54,9 ± 3,9	1,0 ± 0,0	1,2 ± 0,1
Réf Plagio 17m	9,1 ± 2,0	38,5 ± 8,5	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,2
Transplants fertilisés 17 m	6,3 ± 1,6	23,4 ± 4,2	0,8 ± 0,1	0,3 ± 0,2
Transplants non fertilisés 17 m	7,3 ± 2,0	20,3 ± 3.7	0,8 ± 0,1	0,3 ± 0,1

Les modifications des paramètres biométriques confirment le passage des transplants d'un mode de croissance orthotrope initial au mode de croissance plagiotope (Molenaar et Meinesz, 1992). En effet, les feuilles des faisceaux plagiotropes sont plus courtes et moins larges que celles des faisceaux orthotropes (Caye 1980). Ce changement de mode de croissance a été observé dans les expériences précédentes réalisées entre autres par Molenaar et Meinesz (1992).

Toutefois, les données biométriques mesurées indiquent qu'après trois ans de développement, malgré le changement d'orientation, nos transplants sont moins bien développés que les pousses plagiotropes de référence prélevées à 17 m. En effet, nos transplants présentent un nombre de feuilles inférieur à celui des pousses plagiotropes témoins mais également des feuilles plus courtes, moins larges et surtout, une biomasse foliaire nettement plus faible. Il semble donc que nos transplants n'aient pas les ressources (ou pas les capacités d'acquisition de ces ressources) nécessaires pour soutenir un développement et une croissance normaux.

Lorsqu'on observe les proportions relatives des biomasses des différents compartiments (Figure 67), on remarque que la proportion des feuilles diminue fortement après un an puis reste relativement stable. Cette diminution correspondant au passage du mode de croissance orthotrope au mode de croissance plagiotope qui perdurera pendant le reste de l'expérience. On observe également une augmentation de la biomasse des rhizomes. Cette augmentation correspond à la croissance horizontale des rhizomes accompagnant le développement des nouveaux faisceaux de feuilles (Marbà et Duarte, 1998). La biomasse des écailles montre d'abord une forte augmentation lors de la première année d'expérience et diminue par la suite. Cette diminution est encore due au changement de mode de croissance puisque les rhizomes plagiotropes montrent des écailles plus espacées et moins nombreuses que les rhizomes orthotropes.

Enfin, l'augmentation la plus spectaculaire de la biomasse concerne les racines puisque leur contribution relative était nulle lors de la mise en place des transplants et après trois ans, elles représentent plus de 20 % de la biomasse totale. Cet important développement des racines est assez spectaculaire pour une espèce dite à croissance lente, mais indispensable à la survie des transplants comme on le verra par la suite.

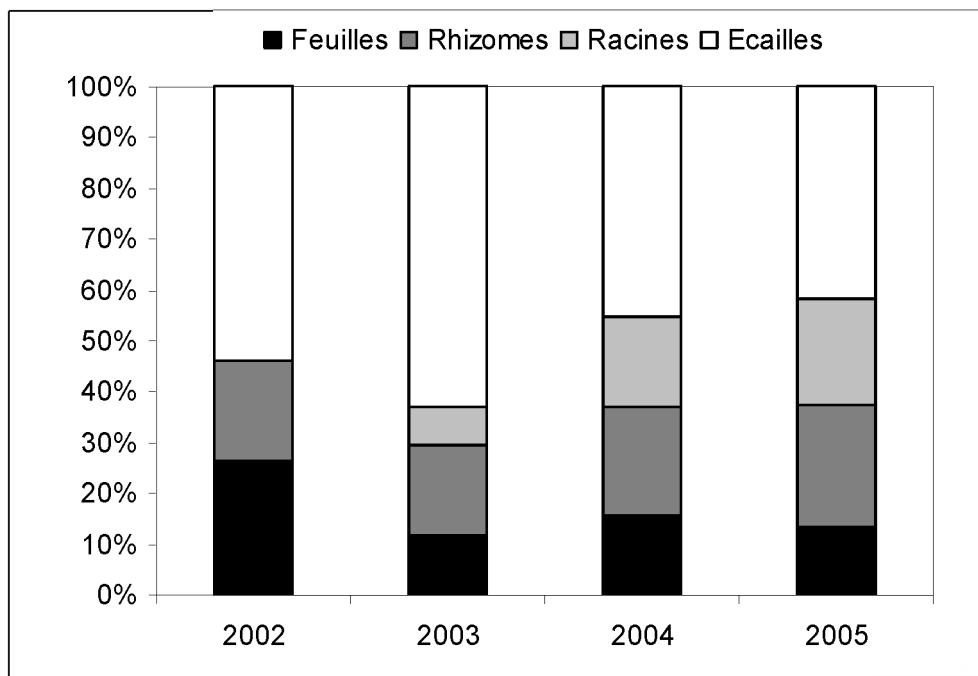


Figure 67 : Evolution temporelle (de mars 2002 à mars 2005) des proportions relatives des biomasses des feuilles, des écailles, des rhizomes et des racines des transplants de *P. oceanica*.

2.1.4 Biomasse foliaire

Comme chez d'autres phanérogames marines, la biomasse de *P. oceanica* varie de manière saisonnière. Ces variations saisonnières sont essentiellement contrôlées par le cycle solaire (Buia *et al.*, 1992; Zupo *et al.*, 1997) mais sont également influencées par les ressources disponibles (nutriments, carbone...) (Alcoverro *et al.*, 1997).

Les biomasses foliaires mesurées dans nos expériences sur les sites témoins à 10 et 17 m de profondeur sont comparables voire supérieures à celles mesurées dans d'autres herbiers à *P. oceanica*. La valeur minimale de biomasse pour le site de référence est supérieure à celle rapportée par les autres auteurs car, en l'absence de prélèvement hivernal, il ne s'agit vraisemblablement pas du minimum annuel réel. Il faut également noter que le maximum observé à 17 m dans nos expériences est supérieur à tout ce qui a été mesuré dans la littérature (Pergent-Martini *et al.*, 1994; Gobert 2002, 2003).

Les biomasses mesurées sur nos transplants sont plus faibles que celles mesurées dans l'herbier de la Revellata entre 1992 et 1999 à 10 et 20 m par Gobert (2002) (Figure 68).

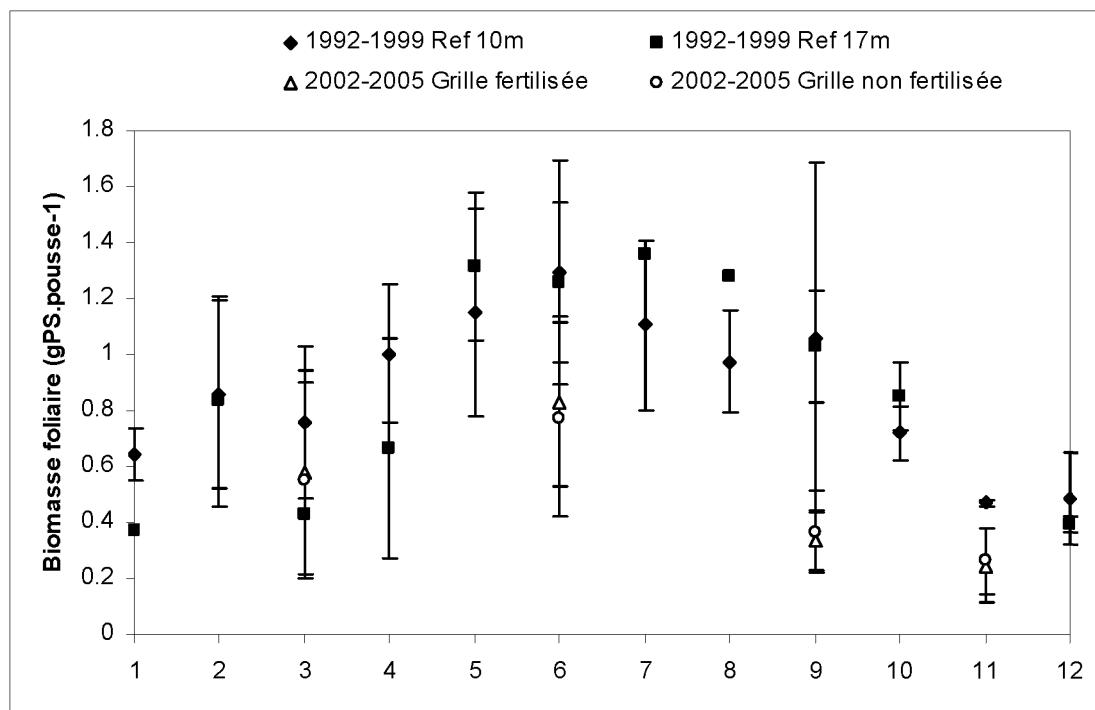


Figure 68 : Biomasses foliaires moyennes dans l'herbier de la Baie de la Revellata à 10 et 20 m entre 1992 et 1999 et biomasses moyenne pour les transplants entre 2002 et 2005. Axe des ordonnées : 1 à 12 = janvier à décembre.

Il est donc clair que les transplants ont des difficultés à se développer normalement. Cette faible biomasse foliaire peut s'expliquer comme précédemment, par la modification du mode de croissance mais aussi par les difficultés rencontrées par les transplants, dépourvus de racines, à prélever les nutriments nécessaires à leur développement. Cette dernière cause sera discutée dans la partie concernant les dosages dans les transplants.

2.1.5 Biomasse racinaire

Comme pour toutes les phanérogames marines, les organes souterrains de *P. oceanica* jouent un rôle important dans la nutrition, l'ancrage et la propagation des pousses (Duarte et Sand-Jensen, 1990, Duarte *et al.*, 1998). Cette biomasse souterraine domine généralement la biomasse totale de la plante dans les communautés de phanérogames marines (Duarte et Chiscano, 1999). C'est particulièrement vrai pour *P. oceanica* dans la baie de Calvi puisque Lepoint (2001) a calculé une biomasse de racines et de rhizomes nettement supérieure à celles rapportées dans la littérature et un rapport biomasse souterraine/biomasse foliaire maximal de 5.4 soit un rapport bien supérieur aux herbiers étudiés ailleurs en

Méditerranée présentant un rapport moyen de 3.2 (Duarte et Chiscano, 1999). Ces données montrent l'importance du rôle joué par le système racinaire de cette espèce. En effet, le système racinaire joue un rôle prépondérant dans l'assimilation des nutriments nécessaires au développement de la plante (Touchette et Burkholder, 2000a). En milieu oligotrophe, comme en baie de Calvi (Lepoint, 2001), une quantité élevée de racines est un avantage évolutif permettant d'exploiter une source de nutriments inaccessibles aux autres producteurs primaires (Hemminga, 1998). Elles permettent également d'augmenter les capacités d'incorporation mais aussi d'aller chercher les nutriments dans une plus grande portion du sédiment (Casper et Jackson, 1997). Les nutriments étant souvent limitants pour la production des phanérogames marines, une quantité substantielle de ceux-ci fixés par la plante au niveau des feuilles peut être allouée à la croissance des racines afin de maintenir leur capacité à acquérir les nutriments.

Comme dans l'herbier sain, les racines jouent un double rôle pour les transplants. D'une part, elles assurent leur fixation dans le sédiment, nécessaire pour résister à l'hydrodynamisme qui peut être important en automne et en hiver et, d'autre part, elles permettent l'assimilation des nutriments indispensables à la croissance et au développement des pousses transplantées.

La formation de nouvelles racines n'a pas eu lieu lors des premiers mois d'expérience mais la biomasse est plus importante lors des prélèvements d'automne. Ces données sont en accord avec les observations de Caye (1980) et Meinesz *et al.* (1992) qui ont montré que la croissance des racines n'avait lieu qu'en été et que le développement de nouvelles racines adventives pouvait nécessiter entre 3 et 12 mois. De plus, le développement progressif des racines correspond au passage d'un mode de croissance orthotrope à une croissance plagiotrope, le développement des racines étant réduit sur les rhizomes orthotropes (Pergent, 1987).

En considérant une densité moyenne de 300 pousses par mètre carré (densité moyenne mesurée à 17 m de profondeur (Gobert, 2002)) on peut calculer les valeurs de biomasse par mètre carré. Etant donnée l'absence de racine sur la portion de rhizome prélevée sur les pousses témoins, les rapports entre biomasse foliaire et biomasse racinaire sont comparés aux données relevées dans la littérature et présentées dans le tableau 8.

Tableau 8 : Comparaison des valeurs de biomasses souterraines et foliaires obtenues dans ce travail avec les valeurs compilées par Duarte et Chiscano (1999) (moyennes des valeurs saisonnières maximales), Rapport sou/fe : rapport de la biomasse souterraine sur la biomasse foliaire.

Sources	Biomasses souterraines	Biomasses feuilles	Rapport sou/fe
	gPS.m^{-2}	gPS.m^{-2}	
Duarte et Chiscano (1999)	1611 (n=6)	501 (n=25)	3.2
Lepoint (2001)	3038	550	5.4
Ce travail :			
Transplants fertilisés	869	249	3.5
Transplants non fertilisés	1073	250	4.3

Ce tableau montre que les biomasses de racines et de rhizomes obtenues dans les transplants qu'ils soient fertilisés ou non sont similaires à celles relevées par Duarte et Chiscano (1999). Par contre, les biomasses foliaires maximales sont plus faibles que celles relevées dans la littérature. De plus, toutes les valeurs obtenues dans nos transplants sont beaucoup plus faibles que celles mesurées par Lepoint (2001) dans l'herbier face à la STARESO à 10 m de profondeur. Par conséquent, le rapport entre la biomasse souterraine et la biomasse foliaire est similaire à celui relevé par Duarte et Chiscano (1999) mais nettement plus faible que celui généralement mesuré à Calvi. Les racines jouant un rôle important dans les processus d'acquisition des nutriments, les faibles rapports mesurés dans nos transplants sont un facteur défavorable vis-à-vis de leur développement. En effet, au vu des faibles concentrations en nutriments mesurées dans l'eau interstitielles sur les sites de transplantation (dix à cent fois plus faibles que dans la littérature (Lepoint, 2001)), un système racinaire bien développé est un prérequis indispensable pour faire face aux besoins en nutriments nécessaires pour soutenir le développement et la croissance de nouveaux faisceaux de feuilles. De plus, le faible développement du système racinaire des transplants ne leur assure pas un ancrage suffisant en cas de destruction des grilles de support. Après trois ans d'expérience, les racines bien que fortement développées, n'ont pas encore atteint la biomasse maximale naturelle et la

stabilité n'est sûrement pas encore atteinte ce qui peut également expliquer le faible rapport biomasse souterraine/biomasse foliaire.

Toutefois, l'évolution du rapport de la biomasse racinaire sur la biomasse foliaire (Figure 69) montre bien l'augmentation de la biomasse racinaire après quelques mois d'expérimentation indiquant que le développement des racines est nécessaire afin de rapidement rétablir la balance des nutriments dans les différents organes des transplants. Vangeluwe *et al.* (2004) ont émis l'hypothèse d'une mobilisation des nutriments à partir des feuilles vers les racines. Les travaux de Lepoint *et al.* (2004) ont confirmé, à l'aide de marquages isotopiques, cette réallocation des nutriments captés au niveau des feuilles vers les racines pour soutenir leur croissance. Perez et Romero (1994) ont également montré que les pousses de *P. oceanica* peuvent favoriser l'augmentation de la biomasse des parties souterraines au détriment de la croissance foliaire dans l'herbier sain. Une telle réponse aura pour effet de diminuer la biomasse foliaire tout en augmentant la capacité des racines à fixer les nutriments présents dans le sédiment (Perez et Romero, 1994). Ces processus de résorption des nutriments prélevés dans un organe pour assurer la croissance et le développement d'autres organes ont également été observés par Gobert *et al.* (2005a) dans le cas de la floraison de *P. oceanica*. Dans ce cas, les nutriments prélevés au niveau des feuilles sont utilisés afin de permettre la croissance des fleurs. Il est donc probable, étant donnée l'importance des racines pour les transplants, que ce type de mécanisme prenne place afin de soutenir le développement des racines et ce au détriment du développement des feuilles comme en témoignent les faibles biomasses foliaires mesurées.

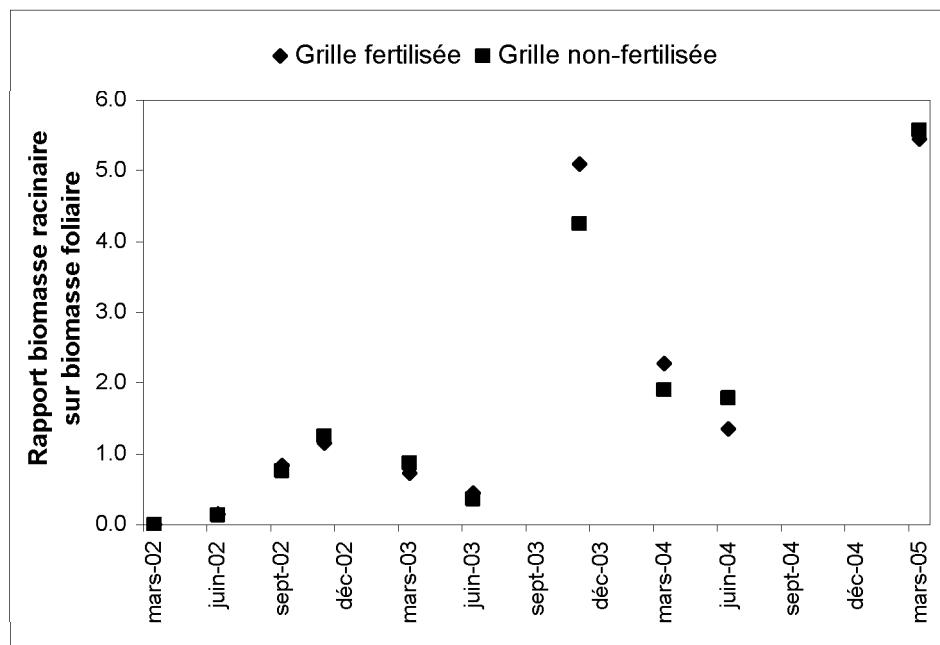


Figure 69 : Evolution du rapport biomasse racinaire sur biomasse foliaire entre mars 2002 et mars 2005.

2.1.6 Croissance des transplants

L'ensemble des feuilles d'une pousse peut croître entre 5 et 20 mm par jour, soit 10 mm par jour moyen sur un an, ce qui correspond aux données de Bay (1984) (11 mm par jour de croissance moyenne par pousse et pour une année). Dans l'herbier naturel, l'évolution de la croissance foliaire suit l'évolution de la température de l'eau (Alcoverro *et al.*, 1995). Par contre, les maxima de biomasse de feuilles par pousse et de croissance foliaire ne correspondent pas. Ce décalage est à mettre en relation avec, d'une part, la dynamique d'apparition des nouvelles feuilles durant l'année et, d'autre part, la variation de croissance en fonction de leur âge (activité méristématique). En effet, en juin (période de biomasses maximales), beaucoup de feuilles intermédiaires et adultes atteignent plus de 80 cm. Ces longues feuilles couvertes d'épiphytes se nécrosent et tombent. A partir du mois d'août, le nombre de feuilles juvéniles augmente de façon importante et le nombre de feuilles intermédiaires est minimal (le nombre de feuilles adultes variant peu). Au mois d'août, on a donc sur une pousse beaucoup de jeunes feuilles à croissance élevée alors que les feuilles intermédiaires sont devenues adultes (Gobert, 2002). Ce décalage peut également être expliqué par l'activité des brouteurs comme la saupe (*sarpa salpa*) qui sont présents en plus grande quantité dans la zone à la fin du

printemps et en été (Jadot *et al.*, 2002). Il est possible qu'une partie des feuilles produites entre juin et août soit consommée par les saupes et ne contribuent pas à l'accroissement de la biomasse (Gobert, 2002).

Les valeurs de croissance obtenues pour les pousses témoins dans nos expériences sont proches de celles généralement relevées dans la littérature. Par contre, au niveau des transplants, la croissance est significativement plus faible que celle mesurée entre 1992 et 1999 par Gobert (2002) à 10 et 20 m de profondeur dans l'herbier de la Revellata. Cette plus faible croissance de nos transplants plaide à nouveau en faveur de difficultés de développement de ces derniers dues sans doute à des problèmes d'acquisition des nutriments. De plus, les transplants ne montrent pas de saisonnalité marquée dans la croissance des feuilles contrairement à ce qui est généralement observé dans l'herbier sain (Figure 70). L'absence de croissance plus importante en été, est probablement due aux difficultés d'acquisition et de stockage des nutriments en hiver et à une diminution de l'efficacité du système de recyclage des nutriments. En effet, dans l'herbier, les pousses de *P. oceanica* stockent les nutriments pendant l'automne et l'hiver (quand les concentrations en nutriments sont maximales) et les utilisent en été pour leur croissance quand la lumière est optimale mais que les concentrations en nutriments ont fortement chuté. Ce stockage hivernal des nutriments n'a pas pu être mis en évidence dans nos transplants.

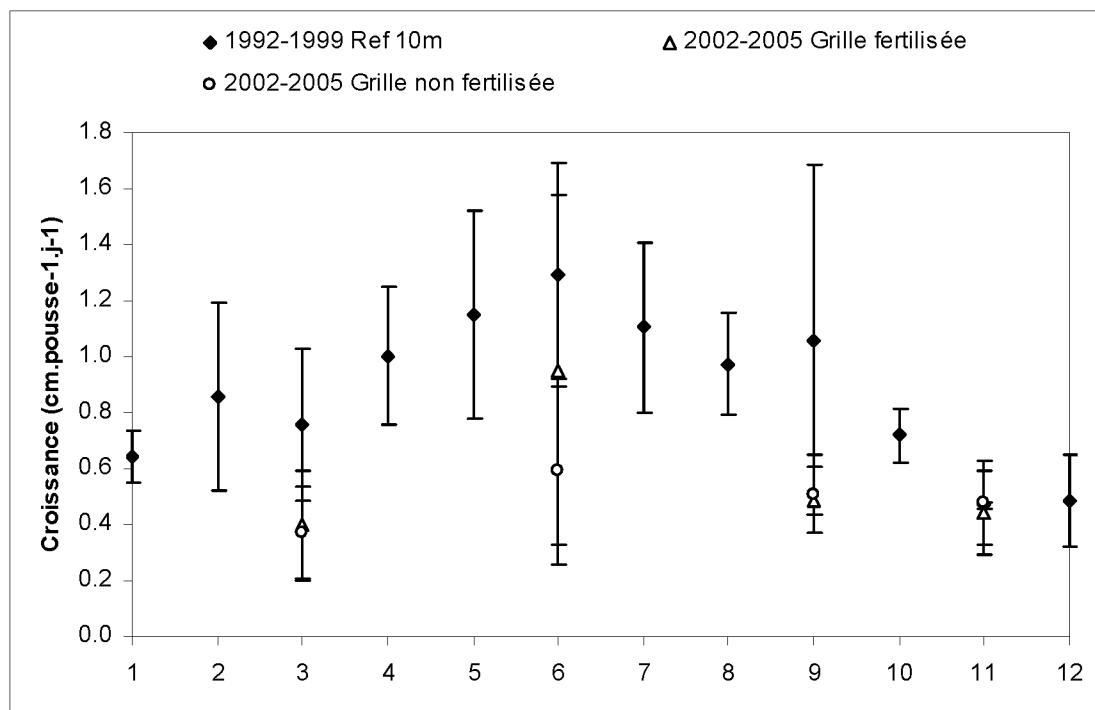


Figure 70 : Croissance moyenne dans l'herbier à 10 m entre 1992 et 1999 et croissance moyenne pour les transplants entre 2002 et 2005. Axe des ordonnées : 1 à 12 = janvier à décembre.

2.2 Transplants plagiotropes

2.2.1 Survie des transplants

La survie des transplants plagiotropes était bien meilleure que celle des pousses orthotropes durant plus d'un an. En effet, jusqu'en juin 2003, celle-ci s'élevait encore à 100 %. Par la suite, le taux de survie a rapidement et drastiquement chuté pour atteindre zéro après le mois de mars 2004. Toutefois, cette diminution du nombre de transplants n'indique pas des problèmes physiologiques au niveau des transplants mais reflète une fois de plus la déstruction des grilles suite au pourrissement des liens et du bambou. En effet, durant les campagnes de prélèvement où le taux de survie a diminué, aucun transplant mort n'a été retrouvé sur la grille. Les transplants ont donc été emportés par les courants suite à leur détachement de la grille et on ne peut affirmer que ces pousses soient mortes ou se soient mal développées.

Cette survie maximale observée durant la première année constitue un bon résultat puisque dans la littérature, on observe toujours une diminution du taux de survie (de 5 à 10 %) lors des premiers mois d'expérience de transplantation de

pousses plagiotropes (Molenaar et Meinesz, 1995; Piazz et al., 1998). Par contre, dans ces dernières études, après cette mortalité initiale, le taux de survie reste élevé pendant plusieurs années puisque Molenaar et Meinesz (1995) ont obtenu une survie de 69 % après 3 ans et Piazz et al. (1998) un taux de survie d'environ 75 % après 3 ans et 7 mois. Sur nos grilles de transplantation, le taux de survie est resté important lors de la première année d'expérience mais n'a fait que diminuer par la suite pour atteindre 0% au mois de juin 2004 soit après un peu plus de 2 ans de développement. Ces différences entre nos résultats et les précédentes études s'expliquent par l'utilisation, dans les autres travaux, de grilles et liens métalliques et plastiques pour la fixation des transplants. Ce types de supports ne montrent aucune dégradation et les transplants restent fermement attachés à leur support permettant leur maintien en place durant l'hiver.

2.2.2 Ramification des transplants

Comme pour les transplants orthotropes, la ramification des transplants a été observée dans nos expériences avec les transplants plagiotropes mais, contrairement aux transplants orthotropes, cette ramification a commencé dès les premiers mois d'expérience et aucun temps de latence n'a pu être mis en évidence. Au contraire, on observe une augmentation rapide du nombre de faisceaux de feuilles par transplants dès la deuxième campagne de prélèvement en juin 2002 soit à peine trois mois après le début de l'expérience. Cette situation contraste avec les résultats obtenus à 10 m par Piazz et al. (1998) qui montrent un délai de 5-6 mois avant l'apparition de nouveaux faisceaux de feuilles. D'autre part, il semble que la multiplication des faisceaux soit plus rapide pour les transplants plagiotropes puisque ceux-ci ont montré une augmentation du nombre de faisceaux de feuilles par transplant de l'ordre de 180 % en deux ans tandis que le nombre de faisceaux sur les transplants orthotropes n'a augmenté que de 160 %. Toutefois, on ne peut pas affirmer que cette tendance se maintiendra sur une plus longue durée car on observe une augmentation régulière mais lente du nombre de faisceaux par transplants sur la grille plagiotrope alors que cette augmentation semble être exponentielle sur les grilles orthotropes avec une forte multiplication des faisceaux à partir de la troisième année d'expérience.

3. Dosages dans les transplants

3.1 Carbone

Le carbone étant assimilé par photosynthèse, la dynamique de cet élément dépend essentiellement de la lumière et son évolution saisonnière est liée au cycle annuel d'ensoleillement (Touchette et Burkholder, 2000b).

Les concentrations en carbone mesurées dans les feuilles tant des pousses témoins que des transplants sont dans la gamme de valeurs déterminée par Duarte (1990) pour différentes espèces de phanérogames autour du globe (24 à 44 % de poids sec) (tableau 9). Ces concentrations sont également comprises dans la plage de valeurs mesurées pour d'autres herbiers à *P. oceanica* en Méditerranée (Augier et Santimone, 1982; Atkinson et Smith, 1983; Romero *et al.*, 1992; Alcoverro *et al.*, 2000, 2001a et b). Par contre, les teneurs en carbone mesurées dans les différents tissus des transplants et des pousses témoins sont inférieures à celles mesurées par Lepoint (2001) à 10 m dans l'herbier de la baie de la Revellata (tableau 4.5). Toutefois, ces différences sont faibles et sont de l'ordre des variations saisonnières généralement observées dans l'herbier. De plus, nos pousses sont situées à 17 m de profondeur là où la lumière et donc la photosynthèse sont moins importantes et où l'incorporation du carbone est moindre, malgré les adaptations à la profondeur et au manque de lumière. Toutefois, dans son étude, Lepoint (2001) n'a pas pu mettre en évidence des variations significatives de la concentration en carbone avec la profondeur.

Tableau 9 : Concentrations relatives en carbone des feuilles de posidonies prélevées dans divers herbiers de la côte méditerranéenne nord occidentale.

Lieux	%C	Sources
Costa Brava (Espagne) Blanes (13 m)	34	
Giverola (5 m)	36	
Iles Médes (5 m)	37	Alcoverro <i>et al.</i> (1995)
Iles Médes (10 m)	36	
Port Ligat (5 m)	36	
Lacco Ameno (Ischia, Golfe de Naples) (20 m)	33	Romero <i>et al.</i> (1992)
Port Cros (France)	33	Augier & Santimone (1982)
Corse (endroit indéterminé)	33	Atkinson & Smith (1983)
Baie de la Revellata (10 m)	38	Lepoint (2001)
Baie de la Revelatta (17 m) : Références	34	
Transplants fertilisés	33	Ce travail
Transplants non fertilisés	33	

La répartition du carbone dans les différents organes des transplants semble différente de la situation dans l'herbier sain. Dans l'herbier naturel, les concentrations en carbone varient suivant le type d'organe considéré: elles sont minimales dans les feuilles, maximales dans les racines et intermédiaires dans les rhizomes (Alcoverro *et al.*, 2000; Lepoint, 2001). Cette répartition du carbone entre les feuilles et les rhizomes était observée dans nos transplants lors de leur mise en place en mars 2002 (Figure 71 gauche). Par contre, à la fin de nos expériences, en mars 2005, la répartition est différente puisque ce sont les rhizomes qui présentent les valeurs les plus élevées et les feuilles et les racines présentent des valeurs similaires mais inférieures à celles des rhizomes (Figure 17 droite). Le carbone étant fixé au niveau des feuilles puis amené aux organes souterrains sous forme d'hydrates de carbone pour y être stocké (Touchette et Burkholder, 2000b), il semble que ce transport depuis les feuilles soit détourné pour d'autres processus ou directement perturbé dans les transplants.

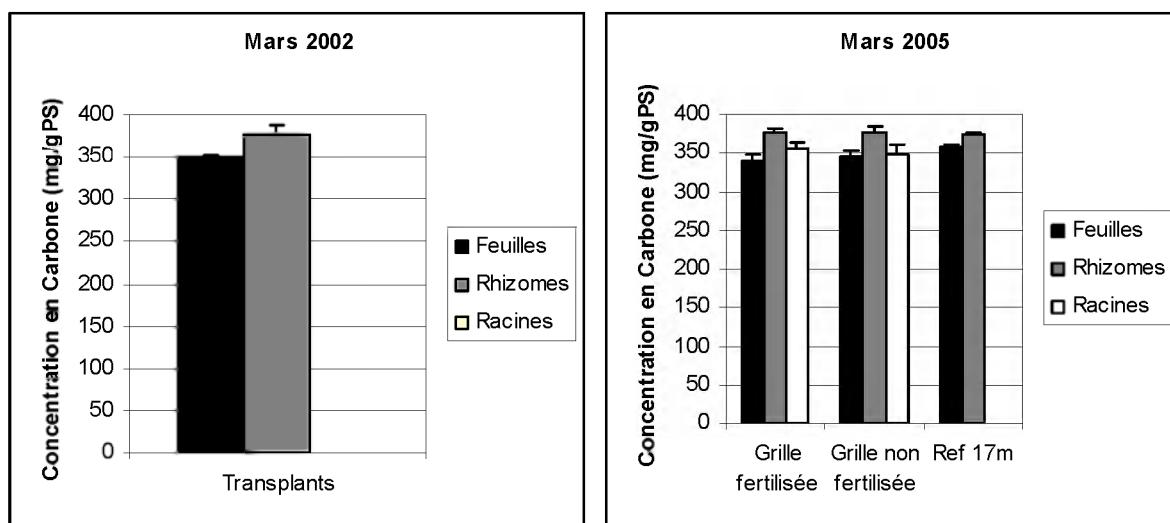


Figure 71 : Concentrations relatives en carbone (en mg.gPS⁻¹) dans les différents organes des transplants et des pousses témoins en mars 2002 et mars 2005.

3.2 Azote

Les concentrations en azote dans les feuilles sont toujours nettement plus élevées que dans les organes souterrains. Cependant, en raison de l'importance de la biomasse des racines et des rhizomes, plus de 50 % de l'azote contenu dans la plante se trouve dans le compartiment souterrain. Les feuilles, quant à elles, représentent plus de 90 % des besoins annuels en azote de la plante (Pergent *et al.*, 1994).

Les concentrations en azote des feuilles mesurées dans les pousses de référence sont similaires ou légèrement plus faibles que celles mesurées par Alcoverro *et al.* (1995) le long de la côte espagnole (Tableau 10). Mais elles sont supérieures à celles mesurées à Ischia, Port Cros et en Corse. Elles sont également nettement supérieures à celles mesurées par Lepoint (2001) dans l'herbier de la baie de la Revellata à 10 m de profondeur. Par contre, dans nos transplants, les concentrations en azote sont inférieures à celles obtenues dans toutes les autres études excepté celle d'Atkinson et Smith réalisée en Corse en 1983. Ces données montrent bien que les transplants, dépourvus de racines, ne peuvent assimiler suffisamment de nutriments pour faire face aux besoins nécessaires à leur bon développement.

Tableau 10 : Concentrations relatives en azote des feuilles de posidonies prélevées dans divers herbiers de la côte méditerranéenne nord occidentale.

Lieux	%N	Sources
Costa Brava (Espagne) Blanes (13 m)	1.9	
Giverola (5 m)	1.7	
Iles Médes (5 m)	2.4	Alcoverro <i>et al.</i> (1995)
Iles Médes (10 m)	2.2	
Port Ligat (5 m)	1.8	
Lacco Ameno (Ischia, Golfe de Naples)		
(20 m)	1.4	Romero <i>et al.</i> (1992)
Port Cros (France)	1.3	Augier & Santimone (1982)
Corse (endroit indéterminé)	1.1	Atkinson & Smith (1983)
Baie de la Revellata (10 m)	1.3	Lepoint (2001)
Baie de la Revelatta (17 m) : Références	1.7	
Transplants fertilisés	1.1	Ce travail
Transplants non fertilisés	1.1	

En début d'expérience, les transplants présentaient des concentrations plus faibles dans les rhizomes que dans les feuilles (Figure 72 gauche). En mars 2005, la répartition de l'azote dans les différents organes des transplants montre des concentrations nettement plus importantes dans les feuilles que dans les organes souterrains (Figure 72 droite). Les concentrations dans les rhizomes n'ayant que peu changé durant ces 3 ans, cette augmentation des concentrations dans les feuilles doit provenir du développement des racines. En effet, avec l'apparition des racines, l'assimilation de l'azote à partir du sédiment a augmenté et un transfert de l'azote depuis les organes de stockage (rhizomes) vers les feuilles pour soutenir leur croissance et leur développement est devenu possible.

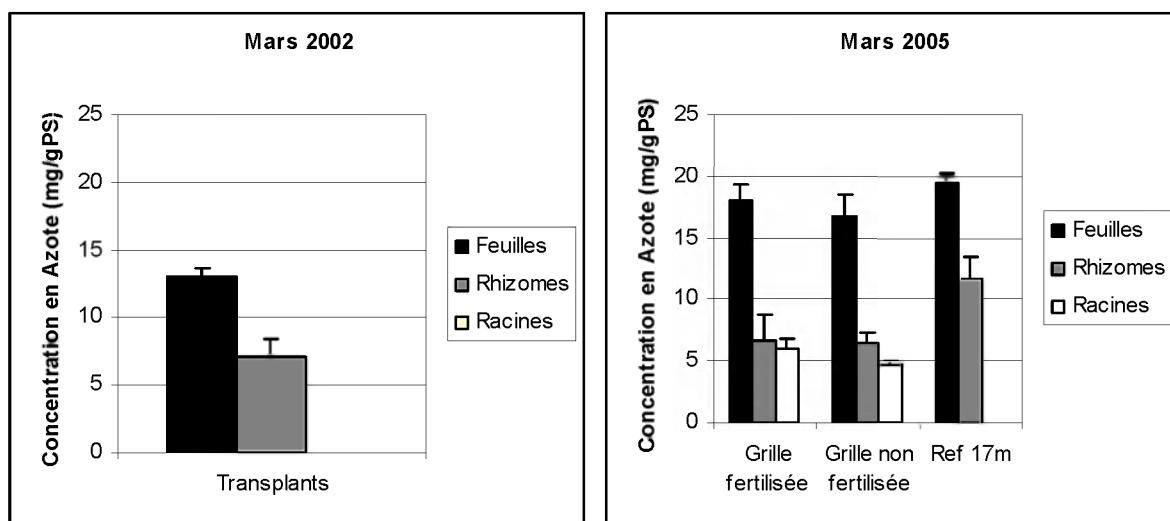


Figure 72 : Concentrations relatives en azote (en mg.gPS⁻¹) dans les différents organes des transplants fertilisés et non fertilisés en mars 2002 et mars 2005.

Les comparaisons entre les concentrations en azote dans les pousses témoins et les transplants montrent des concentrations significativement plus faibles dans les transplants et ce principalement au niveau des rhizomes. Ce type de différence a déjà été observé dans les expériences de transplantation par Lepoint *et al.*, 2004 et Vangeluwe *et al.*, 2004. En effet, il semble que les transplants aient des difficultés à faire face à leurs besoins en nutriments et sont incapables de restaurer leurs réserves de nutriments au printemps (Lepoint *et al.*, 2004). Ces difficultés ne sont pas dues à une faible disponibilité en nutriments puisque les concentrations mesurées dans l'eau interstitielle de la tache de sable sont supérieures à celles de l'herbier comme cela a également été montré par Gobert *et al.* (2003). Les propriétés physico-chimiques de l'eau interstitielle du sédiment (anoxie, concentration importante en sulfures) pourraient être responsables de cette situation. En effet, l'ajout de transplants sur la tache de sable augmente la teneur en matière organique dans le sédiment (Gobert *et al.*, 2003). Cette augmentation va stimuler le métabolisme bactérien et, en particulier, la réduction des sulfates qui constitue la voie d'oxydation dominante du carbone dans les sédiments marins (Jørgensen, 1977, 1982). Les produits de cette réduction sont les sulfures qui sont connus pour affecter directement la survie et la productivité des plantes aquatiques (Azzoni *et al.*, 2001). Dans le sédiment de la rhizosphère, deux mécanismes existent pour contrecarrer cette accumulation de sulfures. Le premier est l'apport d'oxygène à travers le système aérifère jusqu'aux parties souterraines pour supporter la respiration de ces tissus. Une partie de cet oxygène peut alors être libérée par

diffusion à partir des racines dans le sédiment où il permettra la réoxydation biotique ou abiotique des composés réduits et jouera donc un rôle non négligeable dans la détoxicification du sédiment (Sand-Jensen *et al.*, 1982; Pedersen *et al.*, 1998). Toutefois, ce processus repose sur la production d'oxygène lors de la photosynthèse (Pedersen *et al.*, 1998) et celle-ci étant réduite dans les transplants, la détoxicification sera moins efficace, permettant l'accumulation de sulfure dans le sédiment supportant les transplants. Le second mécanisme repose sur la neutralisation des sulfures par le fer labile dans le sédiment (Viaroli *et al.*, 1997) qui, via une suite de réactions redox permettra la précipitation des sulfures en FeS et FeS₂ et ainsi enlever ces sulfures du sédiment (Jørgensen, 1977). Etant donné que nous n'avons pas réalisé de dosage de fer dans l'eau interstitielle, il nous est difficile de conclure sur l'importance de ce phénomène.

Il probable que l'effet négatif des sulfures se conjugue aux capacités réduites d'assimilation des nutriments dans les transplants entraînant les difficultés à couvrir les besoins en nutriments. En effet, en absence de racine, les feuilles seules sont incapables de fournir suffisamment d'azote pour assurer la demande des transplants. Normalement, l'assimilation des nutriments par les racines représente 35 % des besoins annuels en azote de *P. oceanica* et au moins 50 % des entrées d'azote à partir du milieu extérieur (Lepoint *et al.*, 2002b). En conséquence, une partie importante de l'énergie des transplants est allouée à la formation des racines (Lepoint *et al.*, 2004; Vangeluwe *et al.*, 2004) comme le montre leur développement important observé sur nos transplants après quelques mois de transplantation.

De plus, les transplants étant physiquement isolés du reste de l'herbier, les transferts de nutriments entre clones mis en évidence par Marbà *et al.* (2002) sont absents. Ces transferts peuvent couvrir jusqu'à 13.3 % des ressources nécessaires à la croissance des feuilles et jusqu'à 2.7 % des besoins nécessaires à la croissance des rhizomes. Ce processus est donc important pour le budget en azote des transplants et son absence participe également à la difficulté des transplants à faire face à leurs besoins en nutriments (Vangeluwe *et al.*, 2004).

Seuls les processus de recyclage interne de l'azote, représentant jusqu'à 40 % des besoins (Alcoverro *et al.*, 2000; Lepoint *et al.*, 2002a) peuvent aider les transplants à faire face à leurs besoins en nutriments. En effet, les processus de résorption des nutriments depuis les feuilles sénescentes vers les jeunes feuilles en croissance active peuvent couvrir jusqu'à 40 % des besoins en nutriments de ces

jeunes feuilles chez *P. oceanica* (Alcoverro *et al.*, 2000; Lepoint *et al.*, 2002a). Toutefois, l'existence, l'importance et les éventuelles modifications de ces processus de recyclage dans des pousses transplantées n'ont jamais été étudiées et nous essayerons d'apporter un début de réponse dans la partie traitant des expériences de marquage isotopique.

3.3 Phosphore

Le phosphore joue un rôle essentiel chez les végétaux aquatiques dans le stockage de l'énergie et sa cession aux cellules lorsque celles-ci en ont besoin. Ce processus se fait au moyen de molécules organiques complexes communément appelées ADP (adénosine diphosphate) et ATP (adénosine triphosphate). Ces deux composés sont formés et régénérés en présence d'une quantité suffisante de phosphore. Le phosphore est également un composant structurel important des acides nucléiques ADN (acide désoxyribonucléique) et ARN (acide ribonucléique), des coenzymes, des phosphoprotéines, des phospholipides et des glycérophosphates (Touchette et Burkholder, 2000a).

Les concentrations en phosphore mesurées dans nos expériences sont similaires à celles mesurées dans d'autres études dans les herbiers à *P. oceanica* (Duarte, 1990; Defawe, 1999; Hemminga *et al.*, 1999; Alcoverro *et al.*, 2000). Toutefois, dans nos résultats, les concentrations en phosphore présentent une saisonnalité marquée avec des maxima en mars tandis que Alcoverro *et al.* (2000) obtiennent la concentration maximale en janvier, avant le maximum de la concentration en azote. Toutefois, comme nous n'avons pas échantillonné durant l'hiver, il est difficile de savoir si le maximum mesuré représente le maximum réel. Dans nos expériences, les transplants comme les références montrent simultanément les concentrations maximales en azote et phosphore au mois de mars.

Au début de nos expériences, les concentrations en phosphore sont maximales dans les feuilles, minimales dans les racines et les rhizomes présentent des valeurs intermédiaires (Figure 73 gauche). Par contre, après deux ans, la situation change dans les parties souterraines puisque ce sont les rhizomes qui montrent les concentrations les plus faibles et les racines les concentrations intermédiaires, les feuilles montrant toujours les concentrations les plus importantes (Figure 73 droite).

Dans les pousses témoins, les feuilles montrent également les concentrations les plus fortes et les rhizomes des concentrations inférieures mais ces concentrations sont toujours supérieures à celles des transplants quel que soit l'organe considéré.

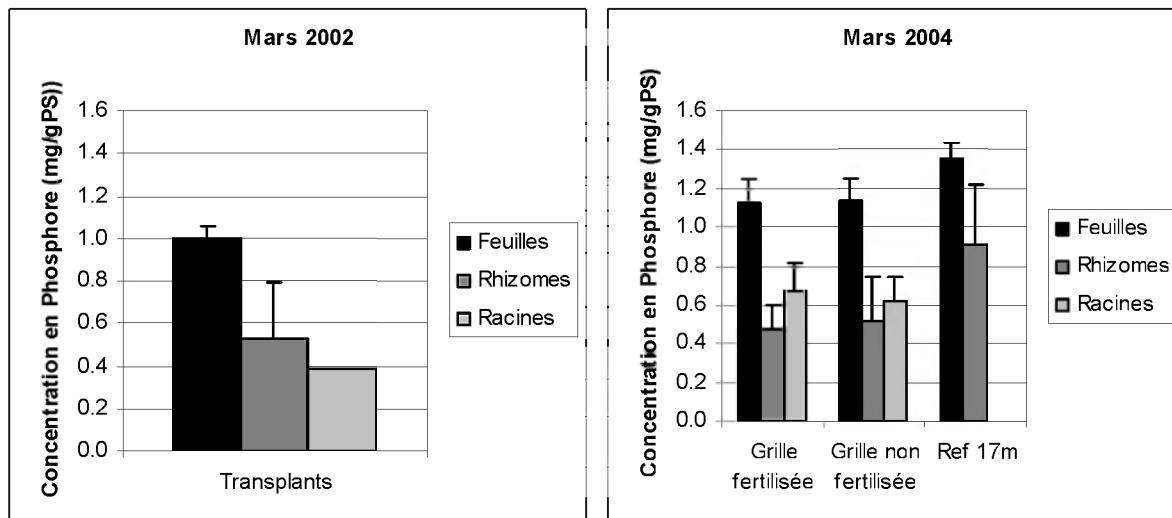


Figure 73 : Concentrations relatives en phosphore (en %PS) dans les différents organes des transplants fertilisés et non fertilisés en mars 2002 et mars 2004.

Dans les racines des transplants, on note une augmentation régulière de la concentration en phosphore durant l'expérience, tandis que dans les rhizomes, les concentrations en mars 2004 sont similaires à celles mesurées lors de la mise en place des transplants. Par contre, au sein des feuilles, malgré la présence d'une évolution saisonnière, on ne remarque aucune augmentation significative des concentrations. On observe donc une augmentation de l'assimilation du phosphore au niveau des racines mais ce phosphore n'est pas stocké dans les rhizomes ni transféré dans les feuilles pour soutenir leur croissance.

3.4 Chlorophylles

Nos résultats montrent une évolution saisonnière de la concentration en chlorophylles caractérisée par des maxima en mars tant dans les transplants que dans les pousses témoins. Ces résultats confirment les travaux précédents sur *P. oceanica* (Caye et Rossignol, 1983; Pirc, 1986; Genot et al. 1994). Les concentrations mesurées dans notre travail sont du même ordre de grandeur que celles relevées dans la littérature dans l'herbier face à la STARESO (Blouet, 1999;

Leroy, 1999), toutefois, les concentrations mesurées dans les pousses témoins sont plus élevées que celles mesurées dans ces précédentes études réalisées à 10 m. Ceci s'explique par le fait que les posidonies, à des profondeurs proches de 20 m, sont adaptées au manque de lumière et présentent des concentrations en chlorophylles plus importantes dans leurs feuilles (Augier et Maudinas, 1977; Pirc, 1984).

Dans les transplants, les concentrations en chlorophylles sont significativement plus faibles que dans les pousses témoins et ce dès le début de l'expérience. Ces plus faibles concentrations lors de la mise en place des transplants peuvent s'expliquer par le fait que les transplants soient constitués de pousses « flottantes ». En effet, ces pousses, longtemps isolées de l'herbier, n'ont pas eu la possibilité de maintenir leurs stocks de chlorophylles (Genot *et al.*, 1994). De plus, l'origine de ces pousses étant inconnue, il est possible qu'elles proviennent de plus faible profondeur où les concentrations en chlorophylle dans les tissus sont moins importantes. En effet, l'acclimatation aux grandes profondeurs et donc à une diminution des radiations solaires entraîne chez les plantes aquatiques une augmentation des concentrations en pigments chlorophylliens et une modification des paramètres biométriques (augmentation de la surface foliaire) (Olesen *et al.*, 2002). Bien qu'on ne connaisse pas leur origine, nos transplants ont été prélevés à une profondeur comprise entre 5 et 10 m, profondeur à laquelle on mesure généralement les plus faibles concentrations en chlorophylles (Augier et Maudinas, 1977; Drew, 1978; Pirc 1984). Genot *et al.* (1994) ont également montré que la transplantation entraîne une réduction de la concentration en pigments chlorophylliens suite au stress de la coupure. Cette diminution des concentrations en chlorophylles et en hydrates de carbone dans les transplants constitue une preuve physiologique que l'arrachage des pousses et leur transplantation entraînent un stress important. Ces faibles concentrations en chlorophylles provoquent une diminution du taux de photosynthèse dans les transplants et diminuent les réserves d'hydrates de carbone.

Les pertes des réserves en hydrate de carbone et la photosynthèse réduite constituent un handicap pour les transplants. Les transplants ainsi affaiblis sont plus vulnérables aux infections bactériennes menant à la nécrose du rhizome au niveau de la coupure (Meinesz *et al.*, 1991). De plus, la cicatrisation nécessite la fabrication d'hémicellulose qui dépend de la disponibilité des réserves d'hydrates de carbone.

Ces dernières étant réduites, les risques de mortalité lors des premiers mois de transplantation sont accrus.

Les faibles concentrations en chlorophylles dans les feuilles des transplants pourraient être responsables des faibles biomasses et croissances mesurées dans les transplants par rapport aux pousses témoins. Toutefois, dans les travaux de Blouet (1999), l'augmentation de la concentration en chlorophylles ne s'accompagne pas d'une augmentation proportionnelle de la production de *P. oceanica*. La réduction des concentrations en chlorophylles n'est donc pas la seule responsable des différences biométriques observées entre transplants et pousses témoins comme nous l'avons vu dans la partie traitant des concentrations en carbones et en nutriments dans les transplants.

Enfin, comme nous le verrons dans le point suivant, les capacités photosynthétiques des phanérogames marines sont étroitement liées aux concentrations en fer dans les organes des transplants. Toutefois, si les concentrations en chlorophylles mesurées dans les feuilles diminuent, il n'en est pas de même pour les concentrations en fer qui ont tendance à augmenter.

3.5 Fer

Le fer peut être un facteur limitant aussi bien par sa faible présence que par sa difficulté à se solubiliser. En effet, le fer est assimilable à l'état ferreux alors qu'il se trouve à l'état ferrique dans les océans. Chez les végétaux supérieurs, le fer est indispensable à la formation de la chlorophylle, bien qu'il n'entre pas dans sa constitution. Toutefois, il intervient dans la formation de la membrane des thylacoïdes des chloroplastes, dans la synthèse des protéines de transport des électrons et dans la réduction de CO₂, SO₄ et NO₃ durant la production photosynthétique de composés organiques (Martin et Fitzwater, 1988).

En fonction de son association, il est indispensable à la photosynthèse (association avec le manganèse) (Entsch *et al.*, 1983; Price, 1968) ou essentiel à la fixation de l'azote (associé au molybdène) (Eady et Smith, 1979 cités par Entsch *et al.*, 1983).

Les carences en fer chez les végétaux sont caractérisées par des chloroses (blocage de la synthèse de la chlorophylle) provoquées par des valeurs de pH trop

élevées qui induisent la précipitation du fer sous forme d'hydrates ou par des doses trop fortes de calcium perturbant la perméabilité membranaire.

Au début de l'expérience, les concentrations en fer mesurées dans notre étude sont du même ordre de grandeur que celles mesurées par Leroy (1999) et Blouet (1999) dans l'herbier de la Revellata à 10 m de profondeur. Les feuilles présentent les plus faibles concentrations tandis que les racines montrent les plus fortes et les rhizomes des concentrations intermédiaires (Figure 74 gauche). Les concentrations restent plus ou moins constantes dans les feuilles mais on observe de fortes variations dans les parties souterraines. En effet, après une chute importante des concentrations en fer dans les feuilles et les rhizomes des transplants lors des trois premiers mois d'expérience, on note une augmentation des concentrations dans les organes souterrains durant la première année de transplantation. Par la suite, les concentrations en fer continuent à augmenter dans les racines mais diminuent dans les rhizomes. En mars 2004, après deux ans de développement des transplants, la répartition du fer dans les différents organes change puisque les racines présentent des concentrations nettement plus importantes que les autres organes (feuilles et rhizomes) (Figure 74 droite).

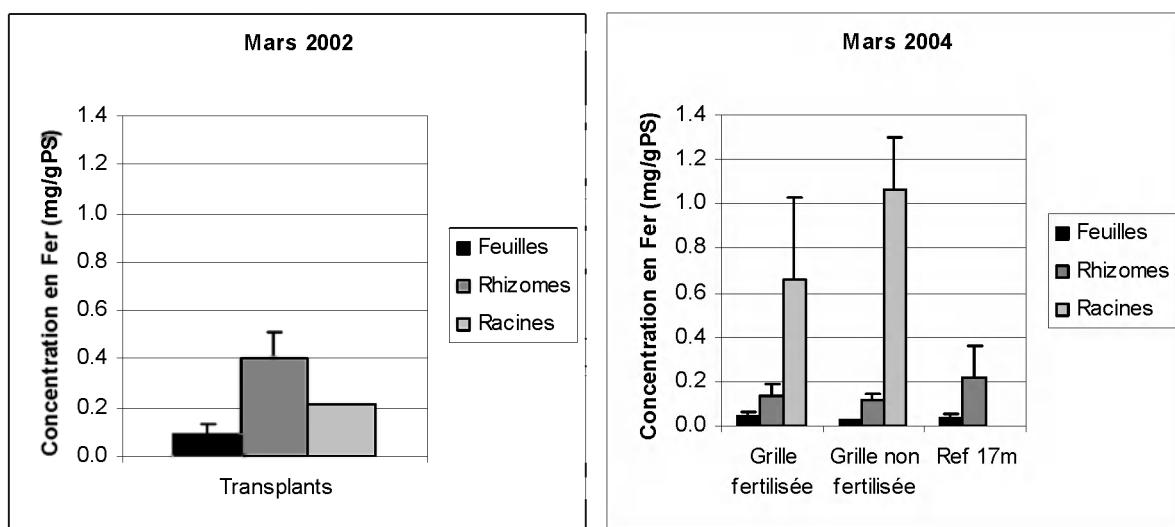


Figure 74 : Concentrations relatives en fer (en %PS) dans les différents organes des transplants fertilisés et non fertilisés en mars 2002 et mars 2004.

Il semble donc que malgré une assimilation importante du fer par les racines, les processus de stockage et de transport du fer vers les feuilles, où ce dernier est nécessaire à la photosynthèse, soient réduits. Toutefois, lorsqu'on considère les concentrations en fer dans les pousses témoins, on s'aperçoit que les valeurs

mesurées sont similaires à celles des transplants. Les faibles concentrations en fer dans les feuilles des transplants peuvent s'expliquer par son utilisation directe pour couvrir les besoins photosynthétiques nécessaires à leur développement.

Pendant les deux années où les concentrations en fer ont été mesurées, on observe une augmentation des concentrations en chlorophylles dans les feuilles parallèle à l'augmentation de la concentration en fer. Cette situation s'observe aussi bien dans les pousses témoins que dans les transplants. Toutefois, l'augmentation mesurée dans les transplants est supérieure à celle mesurée dans les pousses témoins.

Etant donné l'importance du fer dans les processus de photosynthèse, cet élément joue un rôle important dans le développement des transplants et il pourrait donc constituer un facteur limitant la croissance et le développement des pousses transplantées comme cela a été mis en évidence pour *T. testudinum* en milieu naturel par Duarte *et al.* (1995).

3.6 Effets de la fertilisation

Dans les écosystèmes marins, la lumière et les nutriments sont les facteurs limitants les plus communs contrôlant la biomasse des producteurs primaires. Les systèmes oligotrophes à faibles concentrations en nutriments, comme la baie de la Revellata, laissent en général une forte disponibilité en lumière pour le benthos et le principal facteur limitant la croissance est donc la disponibilité en nutriments. En généralisant, la croissance des phanérogames marines est limitée par l'azote sur des substrats sableux et pauvres en nutriments ou des sédiments organiques et limitée par le phosphore dans les sédiments carbonatés (Touchette et Burkholder, 2000a). Dans certaines conditions, la croissance peut être co-limitée par ces deux nutriments (Udy et Dennison, 1997). De plus, Duarte *et al.* (1995) ont mis en évidence une limitation de la croissance par le fer dans certains sédiments carbonatés. Cette limitation est donc très variable et dépend principalement de la localisation et des conditions environnementales du site d'étude.

Dans la baie de la Revellata, les faibles valeurs des teneurs en azote mesurées dans les feuilles soutiennent l'idée que la croissance de *P. oceanica* est limitée par la disponibilité de ce nutriment (Lepoint, 2001). En effet, les valeurs sont inférieures à

celles généralement mesurées dans la littérature. De plus, Duarte (1990) considère que la croissance des phanérogames marines est limitée par la disponibilité en azote lorsque la teneur mesurée dans les feuilles est inférieure à 1.8 %PS. Or les teneurs mesurées dans les feuilles des posidonies à Calvi sont en deçà de ces valeurs. Considérant la situation dans l'herbier sain, il est logique de penser que les transplants qui sont dépourvus de racines et isolés du reste de l'herbier soient désavantagés et subissent une limitation de la croissance d'autant plus importante. C'est pourquoi nous avons testé l'utilisation d'engrais commercial dans le sédiment afin d'essayer d'aider les transplants à faire face à leurs besoins en nutriments. Cet engrais NPK se présentait sous la forme de bâtonnets contenant 10.7 % d'azote, 6.4 % de phosphore et 8.6 % de potassium. Ces bâtonnets ont été enfouis dans le sédiment au pied des transplants à partir de mars 2003 (une fois que les racines ont commencé à se développer) et ce, lors de chaque campagne de prélèvement.

Au niveau des paramètres biométriques mesurés sur nos transplants, la fertilisation ne semble pas avoir d'effet ou au contraire un effet négatif puisque la survie et la longueur maximale des feuilles étaient plus faibles dans les transplants fertilisés. La grille fertilisée semble en effet moins bien se développer que les autres, cette grille montrant toujours le nombre total de faisceaux le plus faible. Toutefois, un nombre plus important de transplants se sont détachés de cette grille lors des tempêtes d'automne et d'hiver ce qui explique le plus faible nombre de faisceaux de feuilles observé sur cette grille.

L'absence d'effet de la fertilisation est en accord avec les observations réalisées par Defawe (1999) dans l'herbier de la Revellata. Dans ce travail, un engrangissement en azote et phosphore dans l'herbier naturel à l'aide d'engrais en bâtonnets n'a pas permis d'observer des modifications dans la biomasse et la croissance des pousses ou dans les contenus en azote et phosphore des différents organes de *P. oceanica*. Cette absence d'effet peut s'expliquer par le fait que la croissance des feuilles est peut-être limitée non seulement par l'azote et le phosphore mais également par d'autres éléments tels que le fer, le zinc,...(Duarte *et al.*, 1995) De plus, ces expériences étant réalisées dans l'herbier en place, il se peut que cet herbier soit tout simplement adapté à son environnement et ne puisse donc répondre positivement à l'enrichissement du sédiment (Defawe, 1999).

Dans les expériences de fertilisations de *P. oceanica* réalisées par Invers *et al.* (2004), les pousses dans l'herbier naturel répondent positivement à un

enrichissement en azote et les contenus en azote dans tous les organes des plantes augmentent. Cette augmentation est la plus importante au niveau des rhizomes (augmentation de 5%). Par contre, l'addition d'azote dans le sédiment diminue les réserves de carbone des plantes (diminution des hydrates de carbone non-structurels). Les auteurs ont donc conclu qu'une disponibilité accrue en azote pouvait influencer la survie de *P. oceanica* à travers la diminution des réserves de carbone nécessaires pour passer l'hiver.

Les effets des fertilisants sur la croissance et le développement de transplants de *Z. marina* ont été testés par Peralta *et al.* (2003) en milieu artificiel contrôlé. Dans cette étude, la biomasse, la croissance et le taux de renouvellement des feuilles ont été stimulés par l'addition d'azote et de phosphore dans le sédiment. Les résultats montrent un développement plus faible des racines dans les sédiments fertilisés. Par contre, une inhibition de la plante (diminution de la biomasse, de la croissance et du taux de renouvellement des feuilles) a été observée lorsque les concentrations en azote dans le sédiment excédaient les 30 mM.

En fin d'expérience, les concentrations en azote dans nos transplants sont plus importantes dans les feuilles (augmentation de 7%) et les racines (augmentation de 28 %) des transplants fertilisés mais on ne note pas de différence significative dans les rhizomes. Cette augmentation dans les racines est considérable par rapport aux données d'Invers *et al.* (2004) et peut s'expliquer d'une part par une augmentation de l'assimilation des nutriments par les nouvelles racines pour permettre le développement des transplants et d'autre part, par la translocation des nutriments captés au niveau des feuilles vers les racines afin de permettre le développement du système racinaire (Lepoint *et al.*, 2004).

Au niveau des teneurs en chlorophylles, la fertilisation semble avoir un effet positif puisque les transplants fertilisés montrent des concentrations supérieures. Parallèlement, on observe également une augmentation des concentrations en fer dans les feuilles des transplants fertilisés. Cette augmentation pourrait être due à l'utilisation des bâtonnets d'engrais puisque ceux-ci comprennent 0.07 % de fer soluble dans l'eau.

Il faut également noter que l'utilisation de fertilisants au niveau du sédiment ne peut être réellement efficace que si les transplants ont développé un système racinaire fonctionnel. Ce système mettant du temps à se mettre en place, il est possible que la méthode choisie ne soit pas adaptée à la problématique de la

transplantation. Le développement de méthodes d'engraissement au niveau de la strate foliaire pourrait sans doute palier à ces difficultés. Toutefois, ce type de méthode est difficile à mettre au point et il faudrait recourir à des enceintes closes permettant de maintenir les nutriments ajoutés au niveau des transplants ce qui demande beaucoup de travail et de matériel.

Enfin, une autre solution pour améliorer le développement des transplants consisterait à stimuler le développement des racines adventives à l'aide d'hormones de croissance avant leur mise en place. Cette technique a été testée avec succès en mésocosme par Balestri et Lardicci (2005). Dans leurs expériences, des fragments de rhizomes traités à l'aide de deux auxines différentes (NAA et IBA) ont montré un développement de nouvelles racines adventives dès le premier mois d'expérimentation tandis que les pousses contrôles n'ont développé des nouvelles racines qu'après 5 mois. L'utilisation de cette technique pourrait donc résoudre les problèmes d'enracinement des transplants de *P. oceanica* et permettre une augmentation des taux de survie lors des premiers mois de transplantation ce qui augmenterait l'efficacité des programmes de restauration. Par contre, des recherches supplémentaires seront nécessaires afin de déterminer et préciser les facteurs stimulant l'enracinement (durée d'application des hormones, type d'hormones,...).

4. Marquages isotopiques

Les phanérogames marines se développent par croissance des rameaux qui restent souvent interconnectés par l'intermédiaire du rhizome. Cette forme de construction peut maintenir les rameaux connectés physiologiquement, permettant ainsi la translocation des ressources entre rameaux voisins améliorant de la sorte leur croissance et leur survie comme c'est le cas dans de nombreuses plantes terrestres (Marbà *et al.*, 2002). La translocation des ressources peut être un mécanisme important pour la redistribution interne des ressources entre les clones de phanérogames augmentant ainsi leur expansion et leur persistance. En effet, les phanérogames marines développent souvent des herbiers importants dans des milieux pauvres en nutriments où la croissance est limitée (Short *et al.*, 1985). La fixation du carbone et l'assimilation des nutriments par les rameaux individuels ne

sont pas toujours suffisantes pour couvrir les besoins en ressources et l'existence de transports internes de ressources entre différents rameaux a été rapidement suggérée (Libes et Boudouresque, 1983) puis mise en évidence (Libes et Boudouresque, 1987). Marbà *et al.* (2002) ont montré qu'une importante fraction du carbone et de l'azote incorporé par les feuilles est mobilisée, souvent sur de longues distances, dans les autres parties du clone et ce sur une courte période. Ainsi, pour *P. oceanica*, la translocation des ressources permet de couvrir de 3.32 à 13.27 % des besoins en carbone nécessaires à la croissance des feuilles et entre 0.66 et 2.65 % des besoins nécessaires à la croissance des rhizomes. De même, la translocation permet de couvrir entre 40.7 et 162.8 % des besoins en azote nécessaires à la croissance des feuilles et entre 18.9 et 75.7 % des besoins nécessaires à la croissance des rhizomes. Il y a donc une importante intégration physiologique des rameaux de *P. oceanica*, avec un transfert de l'azote depuis les pousses parentes vers les nouvelles pousses. Cette intégration des rameaux joue un rôle important dans l'acquisition initiale de l'azote par les nouvelles pousses (Marbà *et al.*, 2002). En effet, les besoins en azote des rameaux en croissance sont importants à cause du développement des organes de ces nouvelles pousses. Mais leurs capacités d'acquisition de l'azote sont faibles car le développement des racines est retardé par rapport au développement des feuilles et des rhizomes (Molenaar *et al.*, 1993). C'est pourquoi il a été suggéré que la différence entre les besoins et les capacités d'acquisition de l'azote des transplants de *P. oceanica* constitue une cause majeure des mauvais résultats généralement obtenus dans les expériences de transplantation ou dans les processus de recolonisation de *P. oceanica* (Lepoint *et al.*, 2004; Vangeluwe *et al.*, 2004).

Les expériences de marquage isotopique réalisées dans ce travail constituent une première approche visant à essayer de quantifier les différents processus de transport des nutriments entre les différentes parties des transplants.

4.1 Marquage à court terme

Ces expériences devaient nous permettre de mesurer d'une part l'assimilation des nutriments par les différents types de feuilles et l'importance des processus de translocation entre les différents organes des transplants mais aussi entre les différents rameaux d'un même transplant plagiotope.

Les résultats de ces expériences démontrent que dans les transplants, une fraction de l'azote assimilé dans la colonne d'eau au niveau des feuilles est mobilisée, sur de grandes distances, vers les autres parties du clone et ce sur un court laps de temps. Au niveau du faisceau marqué, ce sont les feuilles intermédiaires qui semblent assimiler le plus de nutriments puisqu'elles montrent des excès de ^{15}N plus importants. Etant donné que ces feuilles sont en croissance active, il est normal que ces dernières assimilent plus de nutriments pour assurer leur croissance. Par contre, au niveau des autres faisceaux, il apparaît que ce sont les feuilles adultes qui montrent les plus fortes concentrations en ^{15}N . De plus, on peut remarquer qu'il y a un transport rapide de l'azote assimilé au niveau des feuilles vers les organes souterrains puisque ceux-ci présentent un excès de ^{15}N juste après les 4 heures d'incubation. Cette situation est similaire à celle observée en situation naturelle où une grande partie des nutriments assimilés au niveau des feuilles est exportée vers les organes souterrains (Marba *et al.*, 2002). Ces organes n'ayant pas été en contact avec la solution marquée, seul un transport des nutriments depuis les feuilles vers ces organes peut expliquer la présence de ^{15}N dans les racines et les rhizomes des transplants. Cependant, contrairement à ce qu'on observe généralement dans les herbiers à *P. oceanica*, il semble qu'il n'y ait pas de transport de nutriments depuis les feuilles adultes sénescentes vers les feuilles intermédiaires des transplants puisqu'aucune augmentation de l'excès de ^{15}N dans ces dernières n'a pu être mise en évidence au temps T1. En situation naturelle, la réutilisation par les phanérogames marins de nutriments endogènes, remobilisés depuis les feuilles sénescentes et transportés vers les tissus en croissance active (feuilles intermédiaires principalement) constitue un processus important pour faire face aux besoins en nutriments (Patriquin, 1972). En moyenne, ce processus peut couvrir entre 10 et 20 % des besoins annuels en azote de la plupart des espèces de phanérogames marins (Stapel et Hemminga, 1997). Chez *P. oceanica*, l'importante durée de vie des feuilles augmente l'efficacité de ces processus de résorption de

l'azote qui peuvent couvrir jusqu'à 40 % des besoins en azote (Alcoverro *et al.*, 2000). L'absence de ce processus chez les transplants constituerait donc un désavantage conséquent pour leur développement, désavantage exacerbé par l'absence de racine permettant l'assimilation des nutriments depuis le sédiment.

Au niveau du transport entre les faisceaux d'un même transplant, les résultats montrent bien que ce transport existe puisque les faisceaux, parfois forts éloignés du faisceau marqué montrent la présence de ^{15}N dans leurs tissus. Ces résultats sont en accord avec ceux de Marba *et al.* (2002) qui ont également observé le partage d'une fraction du ^{15}N incorporé entre les rameaux voisins après 4 jours d'incubation. De plus, la translocation des ressources diminue avec la distance par rapport au faisceau marqué comme cela a déjà été observé (Marba *et al.*, 2002). Que ce soit le faisceau terminal ou un faisceau latéral qui soit marqué, la translocation de l'azote est perceptible dans les 5 faisceaux voisins mais pas plus loin comme cela a été observé dans les expériences de Marba *et al.* (2002) en milieu naturel. Il semble de plus que les nutriments envoyés dans les faisceaux voisins du faisceau marqué lorsque celui-ci est latéral soient stockés temporairement avant d'être renvoyés vers le faisceau initialement marqué puisque celui-ci présente toujours un excès plus important de ^{15}N au temps T1 alors que l'excès disparaît dans les autres faisceaux.

Enfin, il faut noter qu'il semble qu'il y ait une perte de nutriments au niveau des transplants puisqu'au temps T1, l'excès de ^{15}N change peu dans le faisceau marqué qu'il soit latéral ou terminal et disparaît quasi complètement dans les feuilles de tous les faisceaux voisins et dans les parties souterraines. Les pertes de nutriments vers le milieu extérieur ont été mises en évidence chez certaines phanérogames marines mais ont toujours été considérées comme limitées puisque la plupart de l'azote perdu au niveau des vieilles feuilles se retrouve dans les jeunes feuilles (Borum *et al.*, 1989; Pedersen et Borum, 1992). Ces pertes de nutriments ajoutées à la faible capacité d'acquisition des nutriments en absence de racine et à la limitation des processus de résorption sont vraisemblablement responsables du développement réduit de nos transplants.

Enfin, il faut noter que l'ensemble des résultats concernant les expériences de marquage isotopique sont à nuancer. En effet, ces expériences constituaient uniquement des essais et le faible nombre de transplants testés ne permet pas de conclure de façon catégorique comme le montre la grande variabilité observée d'une pousse à l'autre. Il est en effet possible que les effets observés soient uniquement

dus à cette variabilité élevée et ne reflètent pas la situation réelle. Toutefois, ces expériences nous donnent quand même des informations intéressantes mais qui demanderont à être complétées par des expériences supplémentaires sur un plus grand nombre de transplants.

4.2 Marquage à long terme

Les résultats de ces expériences mettent bien en évidence un transfert de l'azote depuis les feuilles vers les rhizomes et ce durant les 9 mois d'expérience. Etant donné que les transplants mis en place pour ces expériences étaient dépourvus de racines, les nutriments qui sont envoyés au niveau du rhizome seront utilisés pour développer le système racinaire comme cela a déjà été observé dans les données de suivi de nos transplants et dans les expériences réalisées par Lepoint *et al.* (2004). L'observation de bourgeons de racines sur les rhizomes de ces transplants constitue une preuve supplémentaire de la nécessité du développement du système racinaire.

D I S C U S S I O N G E N E R A L E

Lors de la mise en place des grilles de transplantation, les premiers facteurs influençant la survie des transplants sont les facteurs environnementaux. Les mesures d'irradiance et la présence d'un herbier bien développé à côté du site de transplantation démontrent que la lumière arrivant sur le site à 17 m est suffisante pour assurer la croissance des transplants (Ott 1980, 1996). Les mesures effectuées lors de la mise en place des transplants ont montré que la température de l'eau était suffisamment basse (inférieure à 20°C) pour minimiser et ralentir le développement des bactéries au niveau de la coupure du rhizome permettant au tissu de cicatriser convenablement (Meinesz *et al.*, 1992; Wittman et Ott, 1982). Le type de grilles utilisé constitue un facteur supplémentaire dont l'influence sur la survie des transplants n'est pas négligeable. En effet, pour nos expériences, nous avons utilisé des grilles en bambou liées à l'aide de sisal et les pousses ont été attachées à l'aide de ces mêmes liens. Très vite, il s'est avéré que ce type de support ne convenait pas pour des expériences de transplantation à long terme. Après un an sur le site, les liens en sisal ont commencé à se dégrader ce qui a entraîné la destruction des grilles mais aussi le détachement de certains transplants qui n'avaient pas développé suffisamment de racines pour rester en place. Suite à cette dégradation des grilles et des liens retenant les transplants, une grande proportion de ces derniers a été emportée lors des grosses tempêtes d'hiver et d'automne. Ce qui se traduit dans nos résultats par une baisse significative de la survie de nos transplants après l'hiver 2003.

Le sédiment constitue également un paramètre important lorsqu'on considère le choix du site de transplantation. Il est impératif d'établir les caractéristiques initiales d'un site de transplantation potentiel afin d'estimer le succès à long terme de la transplantation de *P. oceanica* (Gobert *et al.*, 2005b). L'herbier à Calvi étant en très bon état, il nous a été impossible de trouver un site dégradé de taille suffisante pour réaliser nos expériences. En effet, les résultats relevés dans la littérature indiquent que la survie est meilleure sur des sites constitués de matte morte (Molenaar et Meinesz, 1995). Ceci vraisemblablement à cause des différences biogéochimiques entre ce type de substrat et le sable (Gobert *et al.*, 2003). Le site choisi ici est une tache de sable qui n'a jamais porté d'herbier et les concentrations en nutriments, principalement l'ammonium, diffèrent significativement de celles relevées dans l'herbier avoisinant. Ce facteur pourrait donc avoir un effet sur la survie de nos transplants à long terme.

Les transplants survivants qui ont réussi à bien cicatriser et à développer suffisamment de racines pour rester en place montrent, quant à eux, un bon développement. On observe une importante croissance des rhizomes qui s'accompagne d'un important développement des racines comme le montrent les biomasses relatives des différents compartiments (Figure 67). Les racines étant indispensable à l'ancrage et à l'assimilation des nutriments à partir de l'eau interstitielle du sédiment, leur développement rapide est donc indispensable à la survie et au maintien des transplants (Duarte et Sand-Jensen, 1990). Enfin, le nombre de faisceaux par transplants augmente régulièrement durant les 3 années d'expérimentation pour atteindre 2.5 faisceaux par transplant en fin d'expérience. Parmi les transplants survivants en fin d'expérience, 80 % ont produit au moins un nouveau faisceau durant les 3 années. Ces valeurs sont comparables, bien que légèrement inférieures, à celles relevées dans les précédentes expériences de transplantation (Molenaar et Meinesz, 1995).

Les observations morphologiques réalisées sur les transplants montrent, dès les premiers mois de transplantation, une modification de l'orientation des rhizomes et de leur mode de croissance. Les transplants initialement orthotropes, à croissance verticale, deviennent plagiotropes et les rhizomes deviennent horizontaux. Ce dernier mode de croissance correspond à la forme colonisatrice de *P. oceanica* et permet le développement des nouveaux faisceaux de feuilles (Molenaar et Meinesz, 1992). Ce changement de mode de croissance s'accompagne de modifications au niveau des différents organes des transplants. Les feuilles des pousses plagiotropes sont plus courtes et moins larges que celles des pousses orthotropes et la croissance du rhizome est plus rapide lorsque la croissance est horizontale (Caye 1980). Ces modifications se reflètent bien dans les mesures des paramètres biométriques réalisés sur les transplants au cours de l'expérience. Les feuilles mesurées sur nos transplants en fin d'expériences sont plus courtes et moins larges que celles des pousses témoins entraînant une biomasse foliaire plus faible que celle mesurée sur les pousses témoins orthotropes. Par contre, lorsqu'on compare la biomasse foliaire de nos transplants avec celle de pousses témoins plagiotropes, on s'aperçoit que cette dernière est également significativement plus faible. Il semble donc que, malgré la production de nouveaux faisceaux, le développement des transplants soit réduit par rapport à la situation naturelle. C'est effectivement ce qu'on peut voir lorsqu'on regarde les données de croissance des feuilles puisque cette dernière est

significativement plus faible dans nos transplants et ce depuis le début de l'expérience. La croissance et donc la production réduites doivent trouver leur origine au niveau de la physiologie des transplants.

Les résultats des dosages en chlorophylles dans les feuilles de nos transplants nous indiquent que les concentrations sont plus faibles dans les feuilles des transplants et ce depuis le début de l'expérience. Ces concentrations plus faibles en début d'expérience montrent que le choix des pousses « flottantes » n'est sans doute pas judicieux. En effet, il est probable que lors de leur dérive et jusqu'au moment de leur collecte, ces pousses n'ont pu maintenir un stock de pigments suffisant pour assurer leur bon développement (Genot *et al.*, 1994). Il semble donc que la méthode de prélèvement de pousses « saines » dans l'herbier en place, bien que plus destructive, soit plus adaptée à ce type d'expérimentation. On n'observe pas de différence significative des concentrations en carbone entre les transplants et les pousses témoins que ce soit dans les feuilles ou les organes souterrains. Ces résultats sont assez étonnans étant donné les faibles concentrations en chlorophylles mesurées et donc les plus faibles capacités de photosynthèse et de fixation du carbone des transplants.

Les concentrations en phosphore et en azote mesurées dans les transplants pourraient également expliquer la plus faible croissance des transplants puisque ces nutriments sont limitants pour la croissance des phanérogames marines (Touchette et Burkholder, 2000a; Udy et Dennison, 1997). Les phanérogames ont développé différents mécanismes pour recycler ces nutriments afin de limiter les pertes. Les dosages effectués montrent que les concentrations en azote dans les transplants sont significativement plus faibles que dans les pousses témoins. Cette diminution des concentrations dans les transplants peut s'expliquer en partie par l'absence de racine sur les transplants en début d'expérience puisque celles-ci peuvent couvrir jusqu'à 35 % des besoins annuels en azote (Lepoint *et al.*, 2002b). Toutefois, malgré le développement du système racinaire, le déficit en azote dans les feuilles reste constant durant les 3 ans d'expérience indiquant soit, que les racines nouvellement formées ne sont pas encore totalement fonctionnelles, soit que les processus de translocation des nutriments qui peuvent couvrir jusqu'à 40 % des besoins en nutriments des jeunes feuilles (Alcoverro *et al.*, 2000; Lepoint *et al.*, 2002a) sont absent. Les expériences de marquages isotopiques ont montré qu'il existe un transport depuis les feuilles vers les organes souterrains, vraisemblablement pour la

formation des racines, réduisant encore la concentration dans les feuilles. Il apparaît également que les processus de translocation de l'azote depuis les feuilles sénescentes vers les jeunes feuilles pour assurer leur croissance est absent dans les transplants. L'azote étant un élément indispensable à la croissance des jeunes feuilles, un tel déficit en azote dans les différents organes peut permettre d'expliquer les faibles croissances et biomasses mesurées sur nos transplants. De même, au niveau du phosphore, les concentrations relevées dans les transplants sont inférieures à celles des pousses témoins. Ce nutriment pouvant être assimilé via les feuilles, les racines et même les rhizomes, il est clair que des plus faibles concentrations dans tous ces organes indiquent des capacités d'assimilation réduites pour les transplants. De plus, comme pour l'azote, le recyclage interne du phosphore peut diminuer de 3 à 65 % les besoins *de novo* (Penhale & Thayer, 1980; Brix & Lyngby, 1985). Etant donné l'absence de ces processus pour l'azote, il est probable qu'il en soit de même pour le phosphore. Toutefois, nous n'avons pas réalisé d'expériences de marquage isotopique concernant le phosphore et il nous est donc impossible de conclure sur ce point. Mais une fois de plus, la différence entre les besoins en phosphore et les capacités d'assimilation des transplants constitue un frein à leur bon développement.

Afin d'améliorer les conditions de vie des transplants, nous avons essayé d'utiliser des engrains commerciaux afin d'enrichir le sédiment en nutriments et ainsi augmenter leur assimilation. Nous avons réalisés des ajouts répétés d'engrais commercial au pied de chaque transplant après un an de développement. Les résultats obtenus ne sont pas encourageants puisque pratiquement aucune différence significative n'a pu être mise en évidence dans les différents dosages entre transplants fertilisés et non fertilisés. Il semble donc que cette méthode ne soit pas efficace pour améliorer le développement des transplants. Cette inefficacité pourrait s'expliquer par le faible développement des racines lors du début des expériences de fertilisation mais par la suite, avec le développement d'un chevelu racinaire de plus en plus important, l'assimilation de ces nutriments ajoutés aurait dû augmenter. On peut donc penser que, malgré leur important développement, ces racines nouvellement formées ne sont pas encore fonctionnelles et/ou ont des capacités d'assimilation réduites. Une autre explication pour l'inefficacité de la méthode de fertilisation serait le fort hydrodynamisme observé sur le site de transplantation. En effet, suivant la période d'échantillonnage, les différentes grilles

étaient parfois ensevelies sous le sédiment ou, au contraire, quasi dépourvues de sédiment. Les bâtonnets d'engrais étant enfouis dans le sédiment, si celui-ci est remué comme ça a été le cas en hiver, il est probable que les bâtonnets aient été déplacés par les mouvements du sédiment ou que les nutriments relâchés aient été dilués dans la colonne d'eau.

Au vu de la faible croissance des feuilles et des faibles concentrations en chlorophylles, N et P mesurées dans les différents organes des transplants, il apparaît que la transplantation modifie la physiologie des transplants. Ces résultats semblent normaux étant donné leurs conditions de croissance (isolement de l'herbier, absence de racines,...). Ces observations sont confirmées par les différentes expériences réalisées sur *P. oceanica* qui donnent rarement des taux de survie des transplants satisfaisants (Meinesz *et al.*, 1993; Molenaar et Meinesz, 1995). Sur base de ces résultats, il apparaît que la méthode utilisée donne de relativement bons résultats au niveau de la multiplication des faisceaux mais cette méthode montre rapidement ses limites au vu du faible taux de survie mesuré en fin d'expérience et du développement ralenti des transplants. De plus, en considérant le meilleur taux de ramification et le meilleur taux de survie obtenus dans nos expériences et une densité naturelle de l'herbier de 300 pousses.m⁻², il faudrait 6 ans pour repeupler 1 m² d'herbier de *P. oceanica*. Enfin, la transplantation de *P. oceanica* nécessite d'importants moyens en temps et en hommes (Gobert *et al.*, 2005b). Il est donc évident que cette méthode ne peut être utilisée pour restaurer de grandes surfaces d'herbier mais elle constitue un outil de choix pour mettre en évidence les besoins des transplants et les modifications induites lors des premières années de transplantation.

CONCLUS I ON

De manière générale, les études concernant la transplantation de *P. oceanica* en Méditerranée n'ont jamais donné de très bons résultats quant à la survie des transplants. L'objectif principal de ce travail était, par conséquent, d'essayer de comprendre les raisons de ces mauvais résultats et de mettre en évidence les modifications morphologiques et physiologiques intervenant dans les transplants.

Sur base des résultats acquis dans cette étude, il apparaît que les paramètres environnementaux jouent un rôle important sur la survie et le bon développement des transplants. La température de l'eau intervient dans les processus de cicatrisation de la coupure du rhizome et l'ensoleillement a une influence directe sur la croissance des transplants. Enfin, le vent et les courants qu'il génère peuvent avoir d'importantes répercussions sur la survie des transplants si ceux-ci ne sont pas convenablement ancrés dans le sédiment.

L'ensemble des données biométriques récoltées sur trois ans nous a permis de mettre en évidence différentes modifications morphologiques dans les pousses transplantées. Malgré un développement plus faible qu'en situation naturelle, 80 % des transplants ont formé de nouveaux faisceaux et parfois en grand nombre. Cette multiplication des faisceaux s'accompagne de modifications au niveau des feuilles et des rhizomes. Les feuilles deviennent plus courtes, plus étroites et se courbent. Les rhizomes initialement verticaux sont devenus horizontaux. Ces changements témoignent du passage d'un mode de croissance orthotrope à une croissance plagiotrope. Cette dernière forme de croissance permet la recolonisation des surfaces vierges et la multiplication des faisceaux de feuilles à partir du faisceau terminal. Ce changement de mode de croissance s'accompagne également d'un important développement des racines, permettant un meilleur ancrage et l'assimilation des nutriments à partir de l'eau interstitielle du sédiment.

Les dosages réalisés montrent un important déficit en nutriments et en chlorophylles dès la mise en place des transplants. Même après trois ans sur le site, les concentrations relatives en nutriments et chlorophylles mesurées dans les transplants restent plus faibles que dans les pousses témoins. L'isolement des transplants du reste de l'herbier et l'absence de racine constituent un handicap puisqu'ils réduisent la disponibilité en nutriments pour leur croissance. Les expériences de marquages isotopiques réalisées sur les transplants plagiotropes ont mis en évidence l'existence d'échanges entre les différents faisceaux d'un même transplant. Toutefois, les transplants orthotropes mis en place ne portaient qu'un seul

faisceau et donc cet apport supplémentaire de nutriments était inexistant au début de l'expérience et ne leur permettait pas de subvenir à leurs besoins nutritionnels comme en témoignent les déficits observés dans les différents organes des transplants. De plus, les dosages et les expériences de marquages isotopiques indiquent qu'il y a une mobilisation des nutriments assimilés par les feuilles pour soutenir le développement du système racinaire indispensable au maintien en place des transplants et à l'assimilation de nouveaux nutriments à partir du sédiment. Ces nutriments mobilisés ne sont donc plus disponibles pour la croissance des feuilles comme en témoignent les résultats des mesures biométriques. En fin d'expérience, grâce au développement des racines, l'assimilation des nutriments augmente légèrement mais les concentrations restent toujours plus faibles dans les transplants que dans les pousses témoins. Il semble donc que ces racines nouvellement formées ne soient pas entièrement fonctionnelles ou que la quantité de racines n'est pas suffisante pour couvrir les besoins nutritionnels des transplants en croissance active.

L'ensemble des données récoltées indique que la transplantation modifie la dynamique des nutriments dans les transplants. Ces modifications ne permettent toutefois pas aux pousses de couvrir leurs besoins en nutriments nécessaires pour un bon développement. Au vu des résultats obtenus et des données relevées dans la littérature, il semble que la transplantation de *P. oceanica* soit difficilement réalisable même à petite échelle. Il est donc difficile d'imaginer que la transplantation puisse permettre la restauration des importantes surfaces d'herbiers détruites en méditerranée depuis plusieurs décennies. Ce travail montre également que le bouturage de pousses de *P. oceanica* arrachées naturellement, bien que souvent cité comme moyen de dispersion de l'espèce, est vraisemblablement rare et n'a que peu de chance d'aboutir à la formation de nouveaux herbiers.

Les précédentes expériences de transplantation réalisées sur *P. oceanica* entraînaient l'introduction de matériaux parfois polluants dans la mer et nécessitaient d'arracher des pousses saines dans l'herbier naturel. C'est pourquoi, un autre objectif de ce travail était de mettre au point une méthode de transplantation écologiquement « propre » et non destructive, basée sur l'utilisation de matériaux naturels pour la confection des grilles et des pousses « flottantes » naturellement arrachées comme transplants. Nos résultats montrent que le choix des matériaux

utilisés dans ce travail ne convient pas à des expériences de transplantation à long-terme. Les matériaux comme le bambou et le cisal n'étant pas suffisamment résistants pour assurer le maintien des pousses durant toute la durée de l'expérience. De plus, le choix des pousses « flottantes » ne semble pas être une alternative judicieuse à l'arrachage de pousses saines dans l'herbier. En effet, les dosages de nutriments réalisés lors de la mise en place des transplants montrent des déficits qui constituent un handicap à leur bon développement.

Le dernier but de ce travail était de tester l'utilisation d'engrais commercial en bâtonnets sur le développement des transplants. Malgré ces ajouts d'engrais dans le sédiment, on ne note pas d'augmentation des concentrations en nutriments que ce soit dans le sédiment ou dans les différents organes des transplants. Au contraire, les résultats montrent un moins bon développement des transplants fertilisés. Cette technique de fertilisation n'est donc pas adéquate pour améliorer la survie de pousses de *P. oceanica* transplantées.

La transplantation de *P. oceanica* est une technique difficile à maîtriser, faisant intervenir de nombreux paramètres pas toujours contrôlables. Dans ces conditions, il est difficile d'envisager son utilisation pour des programmes de restauration des herbiers à grande échelle. De plus, *P. oceanica* vivant en eau profonde, ces techniques nécessitent de nombreux moyens tant en hommes qu'en matériel rendant ces techniques très onéreuses. Enfin, le prélèvement d'une quantité importante de pousses dans un site donneur risque de léser ce dernier et provoquer des dégâts non négligeables.

La transplantation n'est donc pas une solution pour la restauration des herbiers endommagés et les programmes de préservation des écosystèmes (sensibilisation à la problématique, création de nouveaux espaces protégés,...) et de restauration de la qualité des habitats (mise en place de stations d'épuration, réduction des rejets industriels dans la mer,...) devront être privilégiés pour éviter de futures destructions des herbiers à *P. oceanica* en Méditerranée. Toutefois, la transplantation reste un outil intéressant pour l'étude fondamentale des modifications intervenant lors des processus de bouturage et de colonisation chez *P. oceanica*.

BIBLIOGRAPHIE

Addy CE (1947). Eel grass planting guide. Maryland Conservation 24: 16-17.

Alcoverro T, Duarte CM, Romero J (1995). Annual growth dynamics of *P. oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. Marine Ecology Progress Series 120: 203-210.

Alcoverro T, Romero J, Duarte CM, López NI (1997). Spatial and temporal variations in nutrient limitation of seagrass *P. oceanica* growth in the NW Mediterranean. Marine Ecology Progress Series 146: 155-161.

Alcoverro T, Manzanera M, Romero J (2000). Nutrient mass balance of the seagrass *P. oceanica*: the importance of nutrient retranslocation. Marine Ecology Progress Series 194: 13-21.

Alcoverro T, Cerbian E, ballesteros E (2001a). The photosynthetic capacity of the seagrass *P. oceanica*: influence of nitrogen and light. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 261: 107-120.

Alcoverro T, Manzanera M, Romero J (2001b). Annual metabolic carbon balance of the seagrass *P. oceanica*: the importance of carbohydrate reserves. Marine Ecology Progress Series 211: 105-116.

Ardizzone GD, Pelusi P (1983). Regression of a *P. oceanica* prairie. Rapp. P.V. Réun. Commiss. internation. Explor. sci. Médit., Monaco, 28(3): 175-177.

Ardizzone GD, Pelusi P (1984). Yield and damage evaluation of bottom trawling on *Posidonia* meadows. International Workshop on *P. oceanica* Beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A. & OlivierJ. Edit, GIS Posidonie publ, Fr., 1: 63-72.

Ardizzone GD, Tucci P, Somaschini A, Belluscio A (2000). Is bottom trawling partly responsible for the regression of *P. oceanica* meadows in the Mediterranean Sea? In: Kaiser, M. J. & de Groot, S. J. (eds) Effects of Fishing on Non-target Species and Habitats. Blackwell Science, London. pp 37-46

Astier JM (1984). Impacts des aménagements littoraux de la rade de Toulon, liés aux techniques d'endigage, sur les herbiers à *P. oceanica*. International Workshop on *P. oceanica* Beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A. & Olivier J. Edit, GIS Posidonie publ, Fr., 1: 255-259.

Atkinson MJ, Smith SV (1983). C:N:P ratios of benthic marine plants. Limnology and Oceanography 28:568-574.

Augier H, Boudouresque CF (1970). Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc national). VI. Le récif-barrière de Posidonies. Bull. Mus. Hist. nat. Marseille, Fr., 30 : 221-228 + 1 carte h.t.

Augier H, Boudouresque CF (1975). Dix ans de recherches dans la zone marine du Parc national de Port-Cros (France). Troisième partie. Ann. Soc. Sci. nat. Archéol. Toulon Var, Fr., : 133-170 + 1 pl. h.t.

Augier H, Maudinas B (1977). Variations de la croissance et de la teneur en pigments de *P. oceanica* en fonction de la profondeur et de la pollution. Travaux Scientifiques du Parc de Port-Cros (3) :39-56.

Augier H, Santimone M (1982). Studies on ash, carbon, hydrogen, nitrogen, proteins and amino-acids composition of the marine phanerogam *P. oceanica* Delile, in various ecological conditions. Acta Oecologica 3(17): 203-218.

Augier H, Eugene C, Harmand-Desforges JM, Sougy A (1996). *P. oceanica* re-implantation technology of the marine gardeners is now operational on a large scale. Ocean & Coastal Management 30(2-3): 297-307.

Azzoni R, Giordani G, Bartoli M, Welsh DT, Viaroli P (2001). Iron, sulphur and phosphorus cycling in the rhizosphere sediments of a eutrophic *Ruppia cirrhosa* meadow (Valle Smarla, Italy). Journal of Sea Research 45: 15-26.

Baldwin JR, Lovvorn JR (1994). Expansion of seagrass habitat by the exotic *Zostera japonica* and its use by dabbling ducks and brant in Boundary Bay, British Columbia. *Marine Ecology Progress Series* 103: 119-127.

Balestri E, Piazz L, Cinelli F (1998a). In vitro germination and seedling development of *P. oceanica*. *Aquatic Botany* 60(1): 83-93.

Balestri E, Piazz L, Cinelli F (1998b). Survival and growth of transplanted and natural seedlings of *P. oceanica* (L.) Delile in a damaged coastal area. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228(2): 209-225.

Balestri E, Bertini S (2003). Growth and development of *P. oceanica* seedlings treated with plant growth regulators: possible implications for meadow restoration. *Aquatic Botany*, 76: 291-297.

Balestri E, Benedetti-Cecchi L, Lardicci C (2004). Variability in patterns of growth and morphology of *P. oceanica* exposed to urban and industrial wastes : contrasts with two reference locations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 308: 1-21.

Balestri E, Lardicci C (2005). Stimulation of root formation in *P. oceanica* cuttings by application of auxins (NAA and IBA). *Marine Biology* 149(2) : 393-400.

Bay D (1984). A field study of the growth dynamics and productivity of *P. oceanica* (L.) Delile in Calvi Bay, Corsica. *Aquatic Botany* 20: 43-64.

Bedhomme AL, Zieman AL, Thélin I, Boudouresque CF (1983). Mesure de la production primaire des feuilles de *P. oceanica*: modifications de la méthode de Zieman. *Botanica Marina* 26: 35-43.

Belsher T, Boudouresque CF, Meinesz A, Olivier J (1987). Les espèces végétales marines. Livre rouge des espèces menacées en France. Tome 2 : Espèces marines et littorales menacées, Beaufort F, de Maurin H. édit., Mus. nation. Hist. nat. publ., Paris, Fr. : 239-271.

Bernard P, Pesando D (1989). Antibacterial and antifungal activity of extracts from the rhizomes of the Mediterranean seagrass *P. oceanica* (L.) DELILE. Botanica Marina 32: 85-88.

Blanc JJ, Jeudy de Grissac A (1989). Reflexions géologiques sur la régression des herbiers à Posidonies (Départements du Var et des Bouches-du-Rhône). In: Int Workshop on *P. oceanica* beds (Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E e Gravez V ed) GIS Posidonie publ, Fr., 2: 273-285.

Blouet D (1999). Première approche in situ d'un enrichissement en fer au niveau du sédiment et de la colonne d'eau dans l'herbier de *P. oceanica* (L.) Delile de la baie de Calvi (Corse). Travail de fin d'étude, Faculté des Sciences, Université de Liège.

Borum J, Murray L, Kemp WM (1989). Aspects of nitrogen acquisition and conservation in eelgrass plants. Aquatic Botany 35: 289-300.

Boudouresque CF, Augier H, Belsher T, Coppejans E, Perret M (1975). Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). X. La régression du récif-barrière de Posidonies. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 1 : 41-46.

Boudouresque CF, Meinesz A (1982). Découverte de l'herbier de Posidonie. Cahiers du Parc national de Port-Cros, Fr., 4: 1-3 + 1-79.

Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A (1983). L'herbier à *P. oceanica* en Méditerranée : les interactions entre la plante et le sédiment. Journal de la Recherche océanographique, Fr., 8(2-3): 99-122.

Boudouresque CF, Ballesteros E, Ben Maiz N, Boisset F, Boulardier E, Cinelli F, Cirik S, Cormaci M, Jeudy De Grissac A, Laborel J, Lanfranco E, Lundberg B, Mayhoub H, Meinesz A, Panayotidis P, Semroud R, Sinnassamy JM, Span A, Vuignier G (1990). Livre rouge "Gérard Vuignier" des végétaux, peuplements et paysages marins menacés de Méditerranée. PNUE publ., Athènes : 1-250.

Bourcier M (1980). Régression d'un herbier à *P. oceanica*, en une quinzaine d'années, dans une baie soumise à l'action de deux émissaires urbains. V^{es} Journées d'Etude des Pollutions, pp 735-738, C.I.E.S.M.

Bourcier M (1989). Régression des herbiers à *P. oceanica* (L.) Delile, à l'Est de Marseille, sous l'action conjuguée des activités humaines et des modifications climatiques. International Workshop on Posidonia beds, Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E, Gravez V édit., GIS Posidonie publ., Fr., 2: 287-299.

Bristow JM, Whitcombe M (1971). The role of the roots in the nutrition of aquatic vascular plants. American Journal of Botany, 58: 8-13.

Brix H and JE Lingby (1985). Uptake and translocation of phosphorus in eelgrass (*Zostera marina*). Marine Biology 90: 111-116.

Buia MC, Zupo V, Mazzella L (1992). Primary production and growth dynamics in *P. oceanica*. Marine Ecology 13(1): 2-16.

Burkholder PR, Doheny TE (1968). The biology of eelgrass, with special reference to Hempstead and South Oyster Bays, Nassau County, Long Island, New York. Contr. No. 3, Dept. Conserv. And Waterways, Hempstead, NY, 120 pp.

Calmet D, Boudouresque CF, Meinesz A (1988). Memorization of nuclear atmospheric tests by rhizomes and scales of the Mediterranean seagrass *P. oceanica* (L.) DELILE. Bulletin de la Société Botanique de France 127(3): 257-262.

Cambridge ML, Chiffing AW, Brittan C, Moore L, McComb AJ (1986). The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia. II. Causes of seagrass decline. Aquatic Botany 24: 269-285.

Cancemi G, De Falco G, Pergent G (2003). Effects of organic matter input from a fish farming facility on a *P. oceanica* meadow. Estuarine, Coastal and Shelf Science 56(5-6): 961-968.

Capiomont A, Sandmeier M, Caye G, Meinesz A (1996). Enzyme polymorphism in *P. oceanica*, a seagrass endemic to the Mediterranean. Aquatic Botany 54(4): 265-277.

Casper BB, Jackson RB (1997). Plant competition underground. Annual Review of Ecology and Systematics 28: 545-570

Caye G (1980). Sur la morphogenèse et le cycle végétatif de *P. oceanica* (L. Delile). Université d'Aix-Marseille. Thèse de doctorat. 121pp.

Caye G, M Rossignol (1983). Etude des variations saisonnières de la croissance des feuilles et des racines de *P. oceanica*. Marine Biology 75: 79-88.

Caye G (1989). Mise en évidence d'un polymorphisme sur des jeunes plants de *P. oceanica*. International Workshop on *P. oceanica* Beds, Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E & Gravez V. Edit, GIS Posidonie publ, Fr., 2: 77-84.

Cebrian J, Duarte CM, Marba N, Enriquez S, Gallegos M, Olesen B (1996). Herbivory on *P. oceanica*: magnitude and variability in the Spanish Mediterranean. Marine Ecology Progress Series 130: 147-155.

Charbonnel E, Boudouresque CF, Bertrand MC, Foret P, Meinesz A., Pergent G., Pergent-Martini C, Rico-Raimondino V, Vitiello P (1993). Le Réseau de Surveillance Posidonies en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (Méditerranée, France) : premiers résultats. Symposium international Protection du milieu marin contre la pollution urbaine, Marseille, Fr., 3 : 1-10.

Charbonnel E, Molenaar H, Gravez V (1995). Reimplantation de la phanérogame marine *P. oceanica* dans le Golfe de Marseille (Bouches-du-Rhône). Rapport final 1991/1995. DEGT Ville de Marseille and GIS Posidonie publ., Marseille, Fr., 1-93.

Cinelli F (1980). Le fanerogame marine : problemi di trapianto e di riforestazione. Mem. Biol. mar. Oceanogr., N.S., Ital., suppl. 10: 17-27.

Coles RG, Fortes MD (2001). Protecting seagrasses: approaches and methods. Pp. 445–463 in Short, F.T.; Coles, R.G. (Eds): Global seagrass research methods. Elsevier, Amsterdam.

Coles R, McKenzie L., Campbell S (2003). The seagrasses of eastern Australia. Pp. 119–133 in Green, E.P.; Short, F.T. (Eds): World atlas of seagrasses. University of California Press, Berkeley, California.

Colombo PM, Rascio N, Cinelli F (1983). *P. oceanica* (L.) Delile: a structural study of the photosynthetic apparatus. PSZNI Marine Ecology 4: 133-145.

Cooper G (1976). La Posidonie, plante étonnante. La pêche ou la mariculture ? Cahiers des Jardinier de la Mer, Fr., 1: 1-57.

Cooper G (1979). *P. oceanica* = un arbre. Cahiers des Jardiniers de la Mer, Fr., 3: i-vi + 1-66.

Cooper G (1982). Transplantation de *P. oceanica*. Protection des implants. Bulletin d'Ecologie, Fr., 13 (1): 65-73.

Costanza R, D'Arge R, De Groot R, Fraber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, Van Den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.

Craig H (1953). The geochemistry of the stable carbon isotopes. Geochimica et Cosmochimica Acta 3: 53-92.

Dalla Via J, Sturmbauer C, Schonweger G, Sotz E, Mathekowitsch S, Stifter M, Rieger R (1998). Light Gradients and Meadow Structure in *P. oceanica* - Ecomorphological and Functional Correlates. Marine Ecology Progress Series 163: 267-278.

Dauby P, Bale AJ, Bloomer N, Canon C, Ling RD, Norro A, Robertson JE, Simon A, Théate JM, Watson AJ, Frankignoulle M (1995). Particle fluxes over a Mediterranean

seagrass bed: a one-year sediment trap experiment. *Marine Ecology Progress Series* 126: 233-246.

Dauby P, Poulichek M (1995). Methods for removing epiphytes from seagrasses: SEM observations on treated leaves. *Aquatic Botany* 52: 217-228.

Davis RC, Short FT (1997). Restoring eelgrass, *Zostera marina* L., habitat using a new transplanting technique: the horizontal rhizome method. *Aquatic Botany* 59: 1-15.

Defawe O (1999). Rôle de l'azote et du phosphore dans la limitation de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de la Revellata (Calvi, Corse). Mémoire de Licence en Sciences, Biologie animale, Université de Liège.

Delgado O, Grau A, Pou S, Riera F, Massuti C, Zabala M, Ballesteros E (1997). Seagrass regression caused by fish cultures in Fornells Bay (Menorca, Western Mediterranean). *Oceanologica Acta* 20 (3): 557-563.

Delgado O, Ruiz J, Pérez M, Romero J, Ballesteros E (1999). Effects of fish farming on seagrass (*P. oceanica*) in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic loading cessation. *Oceanologica Acta* 22(1): 109-117.

Derrenbacker JJr, Lewis RR (1982). Seagrass habitat restoration, Lake Surprise, Florida Keys. *Mangrove Systems, Inc.*, Tampa, FL. 19 pp.

Dirnberger JM, Kitting CL (1988). Browsing injuries to blades of *Halophila decipiens* within a deep seagrass meadow. *Aquatic Botany* 29: 373-379.

Duarte CM (1990). Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series* 67: 201-207.

Duarte CM, Sand-Jensen K (1990). Seagrass colonization - Patch Formation and patch growth in *Cymodocea nodosa*. *Marine Ecology Progress Series* 65: 193-200.

Duarte CM, Merino M, Gallegos M (1995). Evidence of iron deficiency in seagrasses growing above carbonate sediments. *Limnology and Oceanography* 40(6): 1153-1158.

Duarte CM, Terrados J, Agawin NSR, Fortes MD, Bach S, Kenworthy JW (1997). Response of a mixed Philippine seagrass meadow to experimental burial. *Marine Ecology Progress Series* 147: 285-294.

Duarte CM, Chiscano CL (1999). Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany* 65: 159-174.

Duarte CM, Merino M, Agawin NSR, Uri J, Fortes MD, Gallegos ME, Marbà N, Hemminga MA (1998). Root production and belowground seagrass biomass. *Marine Ecology Progress Series* 171: 97-108.

Entsch B, Sim RG, Hatcher BG (1983). Indications from photosynthetic components that iron is a limiting nutrient in primary producers on coral reefs. *Marine Biology* 73: 17-30.

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. *Marine Ecology Progress Series* 127: 279– 289.

Fonseca MS (1992). Restoring seagrass systems in the United States. Pp. 79–110 in Thayer, G.W. (Ed.): Restoring the nation's marine environment. Maryland Sea Grant Book, College Park, Maryland.

Fonseca MS, Kenworthy WJ, Thayer GW (1982). A low-cost planting technique for eelgrass (*Zostera marina* L.). U.S. Army Corps of Engineers, Coastal Engineering Research Center, Ft. Belvoir, VA. Coastal Engineering Technical Aid No. 82-6. 15 pp.

Fonseca MS, Julius BE, Kenworthy WJ (1998). Integrating biology and Economics in seagrass restoration: how much is enough and why. NOAA Conf. on Goal Setting

and Success Criteria for Coastal Habitat Restoration. Jan. 12-14, 1998, Charleston, SC.

Fortes MD (1988). Mangrove and seagrass beds of East Asia: Habitats under stress. Ambio 31: 207-213.

Francour P (2001). L'impact du mouillage forain sur l'herbier de Posidonie. Laboratoire Environnement Marin Littoral. 14 pp.

Francour P, Ganteaume A, Poulain M (1999). Effects of boat anchoring in *P. oceanica* seagrass beds in the Port-Cros National Park (north-western Mediterranean Sea). Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 9(4): 391-400.

Gacia E, Duarte CM (2001). Elucidating sediment retention by seagrasses: sediment deposition and resuspension in a Mediterranean (*P. oceanica*) meadow. Estuarine Coastal and Shelf Science. 52: 505-514.

Giaccone G, Calvo S (1980). Restaurazione del manto vegetale mediante trapianto di *P. oceanica* (Linneo) Delile. Resultati preliminari. Mem. Biol. mar. Oceanogr., N.S., Ital., suppl. 10: 207-211.

Graud G (1979). Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *P. oceanica* (Linnaeus) Delile. Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle, Marseille Fr. 39: 33-39.

Genot I, Caye G, Meinesz A, Orlandini M (1994). Role of chlorophyll and carbohydrate contents in survival of *P. oceanica* cuttings transplanted to different depths. Marine Biology 119: 23-29.

Gobert S, 2002. Variations spatiales et temporelles de l'herbier à *P. oceanica* (L.) Delile. Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences, Université de Liège.

Gobert S, Kyramarios M, Lepoint G, Pergent-Martini C, Bouquegneau JM (2003). Variations à différentes échelles spatiales de l'herbier à *P. oceanica* (L.) Delile; effets sur les paramètres physico-chimiques du sédiment. Oceanologica Acta 26: 199-207.

Gobert S, Lejeune P, Lepoint G, Bouquegneau JM (2005a). C, N, P concentrations and requirements of flowering *P. oceanica* shoots. *Hydrobiologia* 533: 253-259.

Gobert S, Lepoint G, Bouquegneau JM, Eisinger M, Paster M, Schuhmaker H, van Treeck P (2005b). Restoration of seagrass meadows: means and limitations. Medcoast 2005: The Seventh International Conference On The Mediterranean Coastal Environment, 25 - 29 October 2005, Kusadasi, Turkey

Goffart A (1992). Influence des contraintes hydrodynamiques sur la structure des communautés phytoplanctoniques du bassin Liguro-Provencal (secteur Corse). Thèse de Doctorat., Faculté des Sciences, Université de Liège.

Goffart A, Hecq JH, Legendre L (2002). Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the last two decades: a response to changing climate? *Marine Ecology Progress Series* 236: 45-60.

González-Correa JM, Bayle JT, Sánchez-Lizaso JL, Valle C, Sánchez-Jere P, Ruiz JM (2005). Recovery of deep *P. oceanica* meadows degraded by trawling. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 320(1): 65-76.

Green EP, Mumby PJ, Edwards AJ, Clark C D (1996). A review of remote sensing for the assessment and management of tropical coastal resources. *Coastal Management*, 24(1), 1–40

Green EP, Short FT (2003). *World Atlas of Seagrasses: Present Status and Future Conservation*. E. P. Green and F. T. Short (eds.). The University of California Press, Berkeley. 310 pp.

Grasshoff K, Kremling K, Ehrhardt M (1999). *Methods of Seawater Analysis*, 3 Wiley, NY.

- 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 *P. oceanica*. Marine Pollution Bulletin 40(5): 449–453.
- Harrison PG (1990). Variations in success of eelgrass transplants over a five-years period. Environment Conservation 17: 157-163.
- Hartog C den (1970). The sea-grasses of the world. North Holland publ., Co, Amsterdam, Pays-Bas: 1-275.
- Hemminga MA (1998). The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. Journal of Sea Research 39: 183-196.
- Hemminga MA (1998). The root/rhizome system of sea-grasses: an asset and a burden. Journal of Sea Research 39: 183–196.
- Hemminga MA, Marbà N, Stapel J (1999). Leaf nutrient resorption, leaf lifespan and the retention of nutrients in seagrass systems. Aquatic Botany 65: 141-158.
- Hemminga MA, Duarte CM (2000). Seagrass ecology. Cambridge University Press.
- Invers O, Kraemer GP, Pérez M, Romero J (2004). Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass *P. oceanica*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 303: 97-114.
- Invers O, Pérez M, Romero J (2002). Seasonal nitrogen speciation in temperate seagrass *P. oceanica* (L.) Delile. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 273: 219-240.
- Invers O, Kraemer GP, Pérez M, Romero J (2004). Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass *P. oceanica*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 303(1): 97-114.

Jadot C, Ovidio M, Voss J (2002). Diel activity of *Sarpa salpa* (Sparidae) by ultrasonic telemetry in a *P. oceanica* meadow of Corsica (Mediterranean Sea). Aquatic Living Resources 15(6): 343-350.

Janssens M (2000). Etude in situ de la production primaire des macroalgues d'une baie méditerranéenne et influences dans le cycle du carbone. Thèse de doctorat, Université de Liège, 269 pages.

Jeffrey SW, Humphrey G F (1975,). New spectrophotometric equation for determining chlorophyll a, b, c₁ and c₂, Biochemical Physiology Pflanz 167: 194-204.

Jørgensen BB (1977). The sulphur cycle of a coastal marine sediment (Limfjorden, Denmark). Limnology and Oceanography 22: 814-832.

Jørgensen BB (1982). Mineralization of organic matter in the sea bed – the role of sulphate reduction. Nature 296: 643-645.

Kelly JA, Fuss CM, Hall JR (1971). The transplanting and survival of turtle grass, *Thalassia testudinum*, in Boca Ciega Bay, Florida. Fishery Bulletin 69: 273-280.

Kelly NM, Fonseca M, Whitfield P (2001). Predictive mapping for management and conservation of seagrass beds in North Carolina. Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 11: 437-451.

Kenworthy WJ, Fonseca MS (1992). The use of fertilizer to enhance growth of transplanted seagrasses *Zostera marina* L. and *Halodule wrightii* Aschers. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 163: 141-161.

Kirkman H (1990). Seagrass distribution and mapping. Chap. 1. In: Seagrass research methods. (Eds: Phillips, RC; McRoy, CP) (Monographs on Oceanographic Methodology, 9.) UNESCO, Paris, 19-25.

Kirkman H (1998). Pilot experiments on planting seedlings and small seagrass propagules in Western Australia. Marine Pollution Bulletin 37: 460–467.

Klumpp DW, Howard RK, Pollard DA (1989). Trophodynamics and nutritional ecology of seagrass communities. In: Biology of seagrasses: A treatise on the Biology of Seagrasses with Special Reference to the Australian region, ed. A.W.D. Larkum, A.J. McComb & S.A. Shepherd, pp. 394-457. Amsterdam: Elsevier.

Koroleff F (1983). Determination of ammonia. Pages 150-157 in Grasshoff, K., M. Ehrhardt, and K. Kremling, editors. Methods of seawater analysis: second, revised and extended edition. Verlag Chemie, Weinheim.

Lanyon JM, Limpus CJ, Marsh H (1989). Dugongs and turtles grazers in seagrass systems. In: Biology of seagrasses: A treatise on the Biology of Seagrasses with Special Reference to the Australian region, ed. A.W.D. Larkum, A.J. McComb & S.A. Shepherd, pp. 610-634. Amsterdam: Elsevier.

Larkum AWD, West RJ (1982). Stability, depletion and restoration of seagrass beds. Proceedings of the Linnean Society N.S.W. 106(3): 201-212.

Larkum AD, West RJ (1990). Long-term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. Aquatic botany 37: 55-70.

Lee K-S, Dunton KH (1999a). Influence of sediment nitrogen availability on carbon and nitrogen dynamics in the seagrass *Thalassia testudinum*. Marine Biology 134: 217-226.

Lee K-S, Dunton KH (1999b). Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole-plant nitrogen budget. Limnology and Oceanography 44(5): 1204-1215.

Lepoint G (2001). Compétition pour l'azote inorganique entre le pelagos et le benthos d'un milieu côtier oligotrophe. Effets sur la dynamique de l'écosystème. Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences, Université de Liège. 199 pp.

Lepoint G, Defawe O, Gobert S, Dauby P, Bouquegneau JM (2002a). Experimental evidence for N recycling in the leaves of the seagrass *P. oceanica*. Journal of Sea Research 48: 173-179.

Lepoint G, Millet G, DAuby P, Gobert S, Bouquegneau JM (2002b). An annual nitrogen budget of the seagrass *P. oceanica* as determined by *in situ* uptake experiments. Marine Ecology Progress Series 237: 87-96.

Lepoint G, Vangeluwe D, Eisinger M, Paster M, van Treeck P, Bouquegneau JM, Gobert S (2004). Nitrogen dynamics in *P. oceanica* cuttings: implications for transplantation experiments. Marine Pollution Bulletin 48: 465-470.

Leroy A (1999). Effet d'un enrichissement *in situ* en fer sur *P. oceanica* (L° Delile de la baie de la Revellata : première approche. Travail de fin d'étude, Faculté des Sciences, Université de Liège.

Libes M (1984). Productivity-irradiance relationship of *P. oceanica* and its epiphytes. Aquatic Botany 26: 285-306.

Libes M, Boudouresque CF (1983). Mise en évidence *in situ* du transport à longue distance de photosynthétas chez *P. oceanica* (phanérogame marine) et ses épiphytes : note préliminaire. Travaux Scientifiques du Parc national de Port-Cros, Fr., 9: 75-87.

Libes M, Boudouresque CF (1987). Uptake and long-distance transport of carbon in the marine phanerogam *P. oceanica*. Marine Ecology Progress Series 38: 177-186

Livingston RJ (1987). Historic trends of human impacts on seagrass meadows in Florida. Florida Marine Research Publications 42: 139-152.

Lord DA, paling EI, Gordon DM (1999). Review of Australian rehabilitation and restoration programs. In: Butler AJ, Jernakoff P (Eds.), Seagrass in Australia. Strategic review and development of an R & D plan, Seagrass in Australia. Strategies

Review and Development of an R & D plan, CSIRO Publishing, Collingwood Publishing, Vic, pp. 65-115.

Marbà N, Duarte CM (1998). Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine Ecology Progress Series* 174: 269-280.

Marbà N, Hemminga MA, Mateo MA, Duarte CM, Mass YEM, Terrados J, Garcia E (2002). Carbon and nitrogen translocation between seagrass ramets. *Marine Ecology Progress Series* 226: 287-300.

Martin JH, Fitzwater SE (1988). Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature* 331: 341-343.

McKenzie LJ, Lee Long WJ, Coles RG, Roder CA (2000). Seagrass-Watch: community based monitoring of seagrass resources. *Biologia Marina Mediterranea* (Proceedings of the 4th International Seagrass Biology Workshop) 7: 393–396.

McKenzie LJ, Campbell SJ (2002). Draft manual for community (citizen) monitoring of seagrass habitat. Western Pacific edition. Department of Primary Industries Queensland, Cairns, Australia. 30 p.

McKenzie LJ, Finkbeiner MA, Kirkman, H. (2003). Methods for mapping seagrass distribution. In Frederick T. Short & Robert G. Coles (Eds.), *Global seagrass research methods* (pp. 101–122). Amsterdam7 Elsevier Scientific Publishers.

McRoy CP, Barsdate RJ, Nebert M (1972). Phosphorus cycling in an eelgrass ecosystem. *Limnology and Oceanography* 17: 58–67.

McRoy CP, Helfferich C (1980). Applied aspects of seagrasses. In: *handbook of Seagrass Biology: An Ecosystem Perspective*, ed. R.C. Phillips & C.P. McRoy, pp. 297-343. New York: STPM Press.

Meehan AJ, West RJ (2000). Recovery times for a damaged *Posidonia australis* bed in south eastern Australia. *Aquatic Botany* 67: 161-167.

Meinesz A, Lefevre JR (1984). Régénération de l'herbier à *P. oceanica* quarante années après sa destruction par une bombe dans la rade de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes, France). International Workshop on *P. oceanica* beds, BOUDOURESQUE C.F., JEUDY DE GRISSAC A., OLIVIER J., édit., GIS Posidonie publ., Fr., 1: 39-44.

Meinesz A, Boudouresque CF, Bianconi CH, Simonian M (1987). Cartographie de la limite inférieure de l'herbier de Posidonies de la baie d'Elbo. Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse, Fr., 13 : 27-37.

Meinesz A, Caye G, Charbonnel E, Lefevre JR (1988). Localisation de la limite inférieure des herbiers à *P. oceanica* et observations sur la fructification dans la Réserve naturelle des Iles Lavezzi : missions 1986. Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat. Corse, Fr., 14 : 53-70.

Meinesz A, Caye G, Loques F, Macaux S (1990). Analyse bibliographique sur la culture des phanérogames marines. Posidonia Newsletter, Fr., 3(1): 1-67.

Meinesz A, Caye G, Loquès F, Molenaar H (1991). Growth and development in culture of orthotropic rhizomes of *P. oceanica*. Aquatic Botany 39: 367-377.

Meinesz A, Molenaar H, Bellone E, Loques F (1992). Vegetative reproduction in *P. oceanica*. I. Effects of rhizome length and transplantation season in orthotropic shoots. Marine Ecology 13(2): 163-174.

Meinesz A, Caye G, Loquès F, Molenaar H (1993). Polymorphism and development of *P. oceanica* transplanted from different part of the Mediterranean into the National Park of Port-Cros. Botanica Marina 36: 209-216.

Micheli C, Paganin P, Peirano A, Caye G, Meinesz A, Bianchi CN (2005). Genetic variability of *P. oceanica* (L.) Delile in relation to local factors and biogeographic patterns. Aquatic Botany 82(3): 210-221.

Milazzo M, Badalamenti F, Ceccherelli G, Chemello R (2004). Boat anchoring on *P. oceanica* beds in a marine protected area (Italy, western Mediterranean): effect of anchor types in different anchoring stages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 299(1): 51-64.

Molenaar H (1992). Etude de la transplantation de boutures de la phanérogame marine *P. oceanica* (L.) Delile. Modélisation de l'architecture et du mode de croissance. Université de Nice-Sophia Antipolis. Thèse de doctorat. 221pp.

Molenaar H, Meinesz A (1992). Vegetative reproduction in *P. oceanica*. II. Effects of depth changes on transplanted orthotropic shoots. *Marine Ecology* 13(2): 175-185.

Molenaar H, Meinesz A, Caye G (1993). Vegetative reproduction in *P. oceanica*. Survival and development in different morphological types of transplanted cuttings. *Botanica marina* 36(6): 481-488.

Molenaar H, Meinesz A (1995). Vegetative reproduction in *P. oceanica*: Survival and development of transplanted cutting according to different spacings, arrangements and substrates. *Botanica Marina* 38: 313-322.

Molinier R, Zevaco C (1962). Etudes écologiques et biocénotique dans la baie du Brusc (Var). *Bulletin de l' Institut Océanographique de Monaco*, n° 1234.

Mumby PJ, Edwards AJ, Green EP, Anderson CW, Ellis AC, Clark CD (1997). A visual assessment technique for estimating seagrass standing crop. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 7, 239– 251.

Mumby PJ, Green EP, Edwards AJ, Clark, CD (1999). The costeffectiveness of remote sensing for tropical coastal resources assessment and management. *Journal of Environmental Management*, 55(3), 157-166.

Neckles HA, Short FT, Barker S, Kopp BS (2005). Disturbance of eelgrass *Zostera marina* by commercial mussel *Mytilus edulis* harvesting in Maine: dragging impacts and habitat recovery. *Marine Ecology Progress Series* 285: 57-73.

Nieri M (1991). Contribution à la surveillance et à la cartographie biocénotique des fonds littoraux des Bouches-du-Rhône et du Var (Méditerranée, France). Thèse Doctorat Ecologie, Univ. Aix-Marseille II, Fr. : 1-157 + 1 carte h.t.

Nieri M, Charbonnel E, Boudouresque CF, Bertrand MC, Foret P, Meinesz A, Pergent G., Pergent-Martini C, Rico-Raimondino V, Vitiello P (1993a). Les objectifs du Réseau de Surveillance Posidonies mis en place en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (France). Qualité du milieu marin. Indicateurs biologiques et physico-chimiques. Boudouresque CF, Avon M, Pergent-Martini C édit., GIS Posidonie publ., Fr. : 73-87.

Nieri M, Gravez V, Boudouresque CF, Sinnassamy JM (1993b). Le système de surveillance de l'herbier à *P. oceanica* de la baie du Prado (Marseille, France). Les carrés permanents. Symposium international Protection du milieu marin contre la pollution urbaine, Marseille, Fr., 3 : 1-12.

Olesen B, Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (2002). Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *P. oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. Marine Ecology progress Series 236: 89-97.

Orth RJ, Batiuk RA, Bergstrom PW, Moore KA (2002). A perspective on two decades of policies and regulations influencing the protection and restoration of submerged aquatic vegetation in Chesapeake Bay, USA. Bulletin of Marine Science 71: 1391-1403.

Orth RJ, Luckenbach ML, Marion SR, Moore KA, Wilcox DJ (2005). Seagrass recovery in the Delmarva Coastal Bays, USA. Aquatic Botany 84(1): 26-36.

Paling EI, van Keulen M, Wheeler KD, Phillips J, Dyhrberg R (2001a). Mechanical seagrass transplantation in Western Australia. Ecological Engineering 16: 331-339.

Paling EI, van Keulen M, Wheeler KD, Phillips J, Dyhrberg R, Lord DA (2001b). Improving mechanical seagrass transplantation. Ecological Engineering 18: 107-113.

Panayotidis P, Giraud G (1981). Sur un cycle de renouvellement des feuilles de *P. oceanica* (Linnaeus) Delile dans le golfe de Marseille. Vie et Milieu 31: 129-136.

Pasqualini V, Pergent-Martini C, Clabaut P, Pergent G (1998). Mapping of *P. oceanica* using aerial photographs and side-scan sonar : Application of the island of Corsica (France). Estuarine Coastal Shelf Science 47: 359-367.

Patriquin DG (1972). *Thalassia testudinum*. The origin of nitrogen and phosphorus for growth of the marine angiosperm. Marine Biology 15: 35-46

Patriquin DG (1975). 'Migration' of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. Aquatic Botany 1: 163-189.

Pedersen MF, Borum J (1992). Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* L. during a late summer period of high growth and low nutrient availability. Marine Ecology Progress Series 80: 65-73.

Pedersen O, Borum J, Duarte CM, Fortes MD (1998). Oxygen dynamics in the rhizosphere of *Cymodocea rotundata*. Marine Ecology Progress Series 169: 283-288.

Penhale PA and GW Tayer (1980). Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 42: 113-123.

Peralta G, Bouma TJ, van Soelen J, Pérez-Lloréns JL, Hernandez I (2003). On the use of sediment fertilization for seagrass: a mesocosm study on *Zostera marina* L. Aquatic Botany 75: 95-110.

Pérès JM (1984). La régression des herbiers à *P. oceanica*. International Workshop on *P. oceanica* beds, Boudouresque CF, Jeudy De Grissac A, Olivier J. édit., GIS Posidonie publ., Fr., 1: 445-454.

Pérez M and J Romero (1994). Growth dynamics, production and nutrient status of the seagrass *Cymodocea nodosa* in a Mediterranean semi-estuarine environment. PSZNI Marine Ecology 15 : 51-64.

Pergent G, Boudouresque CF, Crouzet A (1982). Mise en évidence de variations cycliques dans les écailles de *P. oceanica*. Lab. Ecol. Benthos, Fac. Sci. Marseille-Luminy et Parc National Port-Cros édit.

Pergent G (1987). Recherches lépidochronologiques chez *P. oceanica* (Potamogetonaceae). Fluctuations des paramètres anatomiques et morphologiques des écailles des rhizomes. Thèse de Doctorat, Océanologie, Université de Aix-Marseille II, France : 1-853.

Pergent G, Boudouresque CF, Crouzet A, Meinesz A (1989). Cyclic changes along *P. oceanica* rhizomes (Lepidochronology) : Present State and Perspectives. P.S.Z.N.I. Marine Ecology, 10(3): 221-230.

Pergent G (1991). La protection légale de la Posidonie en France : un outil efficace. Nécessité de son extension à d'autres pays méditerranéens. *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*, Boudouresque CF, Avon M, Gravez V édit., GIS Posidonie publ., Fr. : 29-33.

Pergent G, Rico-Raimondino V, Pergent-Martini C (1994). Fate of primary production in *P. oceanica* meadows of the Mediterranean. Aquatic Botany 59: 307-321.

Pergent G, Mendez S, Pergent-Martini C, Pasqualini V (1998). Preliminary data on the impact of fish farming facilities on *P. oceanica* meadows in the Mediterranean. Oceanologica acta 22(1): 95-107.

Pergent G, Mendez S, Pergent-Martini C, Pasqualini V (1999). Preliminary data on the impact of fish farming facilities on *P. oceanica* meadows in the Mediterranean. Oceanologica Acta 22(1): 95-107.

Pergent-Martini C, Rico-Raimondino V, Pergent G (1994). Primary production of *P. oceanica* in the Mediterranean Basin. *Marine Biology* 120: 9-15.

Pergent-Martini C, Rico-Raimondino V, Pergent G (1995). Nutrient impact on *P. oceanica* seagrass meadows : preliminary data. *Marine Life* 5(2): 3-9.

Phillips RC (1974). Transplantation of seagrasses, with special emphasis on eelgrass, *Zostera marina* L. *Aquaculture* 4: 161-176.

Phillips RC (1976). Preliminary observations on transplanting and a phenological index of seagrasses. *Aquatic Botany* 2: 93-101.

Phillips RC (1980). Transplanting methods. *Handbook of Seagrass Biology: An ecosystem perspective*. Phillips R. C. et Mc Roy C. P. New York. STPM Press, 353 pp.

Phillips RC (1982). Seagrass meadows. pp. 173-202. In: Lewis, R.R. (ed.). *Creation and restoration of coastal plant communities*. CRC Press, Boca Raton, FL.

Phillips RC (1990). Transplant methods. pp. 51-54. In: Phillips, R.C. & C.P. McRoy (eds.); *Seagrass Research Methods*. UNESCO, Paris.

Phillips RC, Meñez EG (1988). Seagrasses. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences No. 34*. (Smithsonian Institution Press, Washington, DC) 104 pp.

Piazzi L, Balestri E, Magri M, Cinelli F (1998). Experimental transplanting of *P. oceanica* (L.) Delile into a disturbed habitat in the Mediterranean Sea. *Botanica Marina* 41: 593-601.

Piazzi L, Acunto S, Cinelli F (2000). Mapping of *P. oceanica* beds around Elba Island (western Mediterranean) with integration of direct and indirect methods. *Oceanologica Acta* 23(3): 339-346.

Pirc H (1984). Jahreszeitliche Veränderungen in Bestandsmorphologie, Anatomie und cheraische Zusammensetzung von *P. oceanica* in Beständen um die Insel Ischia. *Dissertation Universität Wien*, 139 pp.

Pirc H (1986). Seasonal aspects of photosynthesis in *P. oceanica*: influence of depth, temperature and light intensity. *Aquatic Biology* 26: 203–212.

Porcher M (1984). Impact des mouillages forains sur les herbiers à *P. oceanica*. International Workshop on *P. oceanica* Beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A. & OlivierJ. Edit, GIS Posidone publ, Fr., 1: 145-148.

Preen AR, Lee Long WJ, Coles RG (1995). Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km² of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquatic Botany* 52: 3-17.

Procaccini G, Piazz L (2001). Genetic polymorphism and transplantation success in the Mediterranean seagrass *P. oceanica*. *Restoration Ecology* 9(3): 332-338.

Ramos-Espla A.A. (1985). Contribución al conocimiento de las biocenosis bentónicas litorales de la isla plana o Nueva Tabarca (Alicante). La reserva marina de la Isla Plana o Nueva Tabarca (Alicante), Ramos A.A. édit., Univ. de Alicante publ., Esp. : 111-147 + 1 pl. h.t.

Ranwell DS, Wyer DW, Boorman LA, Pizzey JM, Waters RJ (1974). Zostera transplants in Norfolk and Suffolk, Great Britain. *Aquaculture* 4: 185-198.

Rico-Raimondino V (1995). Contribution à l'étude des stocks et flux d'éléments dans les herbiers à *P. oceanica*. Université d'Aix-Marseille II. Thèse de doctorat. 248pp.

Romero J (1989a). Seasonal pattern of *P. oceanica* production: growth, age and renewal of leaves. International Workshop on *P. oceanica* Beds, Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E & Gravez V. Edit, GIS Posidone publ, Fr., 2: 63-67.

Romero J (1989b). Primary production of *P. oceanica* beds in the medas islands (Girona, NE Spain). International Workshop on *P. oceanica* Beds, Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E & Gravez V. Edit, GIS Posidonie publ, Fr., 2: 85-91.

Romero J, Pergent G, Pergent- Martini C, Matéo MA and C Regnier (1992).. The detritic compartment in a *P. oceanica* meadow : litter features, decomposition rates and mineral stocks. Marine Ecology 13: 69-83.

Ruiz JM, Marín A, Calvo JF, Ramírez-Díaz L (1993). Interactions between a floodway and coastal constructions in Aguila bay (Southeastern Spain). Ocean & Coastal Management 19(3): 241-262.

Ruiz JM, Gutiérrez Ortega JM, Garcìà Charton JA, Pérez Ruzafa A (1999). Spatial characterization of environmental impact by bottom trawling on *P. oceanica* (L.) Delile meadows in artificial reef areas of the southeastern coast of Spain. In: Proceedings Seventh International Conference on Artificial Reefs (7th CARAH), pp. 664-674.

Ruiz JM, Romero J (2001). Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *P. oceanica*. Marine Ecology Progress Series 215: 107–120.

Ruiz JM, Pérez M, Romero J (2001). Effects of fish farm loadings on seagrass (*P. oceanica*) distribution, growth and photosynthesis. Marine Pollution Bulletin 42(6): 749-760.

Ruiz JM, Romero J (2003). Effects of disturbances caused by coastal constructions on spatial structure, growth dynamics and photosynthesis of the seagrass *P. oceanica*. Marine Pollution Bulletin 46: 1523-1533.

Sánchez-Lizaso JL, Guillen-Nieto JE, Ramos-Esplá AA. (1990). The regression of *P. oceanica* meadows in El Campello (SE Spain). Rapports et Procès-Verbaux des Réunions de la Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la Méditerranée, 32(1), 7.

Sand-Jensen K, Prahl C, Stokholm H (1982). Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes. *Oikos* 38: 349-354.

Seddon S, Connolly RM, Edyvane KS (2000). Large-scale seagrass dieback in northern Spencer Gulf, South Australia. *Aquatic Botany* 66: 297-310.

Short FT, Davis MW, Gibson RA, Zimmermann CF (1985). Evidence for phosphorus limitation in carbonate sediments of the seagrass *Syringodium filiforme*. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 20: 419-430.

Short FT, Ibelings BW, den Hartog C (1988). Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease of the 1930's. *Aquatic Botany* 30: 295-304

Short FT, Burdick DM, Wolf J, Jones GE (1993). Eelgrass in Estuarine Research Reserves Along the East Coast, U.S.A., part I: Declines from Pollution and Disease and Part II: Management of Eelgrass Meadows. National Oceanic and Atmospheric Administration Coastal Ocean Program Publication, NOAA Coastal Ocean Office, 1315 East-West Highway, Silver Spring, Maryland, 20910, USA: 83 pp.

Short FT, Burdick DM, Granger S, Nixon SW (1996). Long-term decline in eelgrass, *Zostera marina* L., linked to increased housing development. Pp. 291–298 in Kuo, J.; Phillips, R.C.; Walker, D.I.; Kirkman, H. (Eds): Seagrass biology: proceedings of an international workshop. Proceedings of the International Seagrass Biology Workshop, January 1996, Rottnest Island, Western Australia. Faculty of Science, the University of Western Australia, Perth, Australia.

Short FT, Wyllie-Echeverria S (1996). Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation* 23(1): 17-27.

Short FT, Neckels HA (1999). The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany* 63: 169-196.

Short FT, Coles RG (2001). Global Seagrass Research Methods. Short, F.T. and Coles, R.G. (eds). Elsevier Science B.V., Amsterdam. 473pp.

Stapel J, Hemminga MA (1997). Nutrient resorption from seagrass leaves. *Marine Biology* 128(2): 197-206.

Strickland JSH, Parsons TR (1972). A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 167: 1-130.

Thayer GW, Engel DW, Bjoerndal KA (1982). Evidence for short-circuiting of the detritus cycle of seagrass beds by the green turtle *Chelonia mydas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 62: 173-175.

Theyskens B (2005). Etude de l'influence de cages d'aquaculture sur l'herbier de posidonies (Calvi, Corse) à l'aide des rapports isotopiques de l'azote et du carbone. Mémoire Université de Liège 51 pp.

Touchette BW, Burkholder JM (2000a). Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 133-167.

Touchette BW, Burkholder JM (2000b). Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 169-205.

Turner S, Schwarz AM (2006) Management and conservation of seagrass in New Zealand: an introduction. *Science For Conservtaion* 264.

Udy JW, Dennison WC (1997). Growth and physiological responses of three seagrass species to elevated sediment nutrients in Moreton Bay, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 217: 253-277.

van Breedveld J F (1975). Transplanting of seagrasses with special emphasis on the importance of substrate. *Flamish Mararine Research Publications* 17: 1-26.

van Katwijk MM, Schmitz GHW, Hanssen LSAM, den Hartog C (1998). Suitability of *Zostera marina* populations for transplantation to the Wadden Sea as determined by a mesocosm shading experiment. Aquatic Botany 60: 283-305.

Vangeluwe D, Lepoint G, Bouquegneau JM, Gobert S (2004). Effets de la transplantation sur les pousses de *P. oceanica*. Vie et Milieu 54(4) : 223-230.

Viaroli P, Bartoli M, Fumagalli I, Giordani G (1997). Relationship between benthic fluxes and macrophyte cover in a shallow brackish lagoon. Water, Air Soil Pollution 99: 533-540.

Vincente N, Chabert D (1981) : Pollution par les métaux lourds dans les rades du parc national de Port Cros (la). I: étude préliminaire-(T.7-p.25, 34)

Walker DI, Hillman KA, Kendrick GA, Lavery P (2001). Ecological significance of seagrasses: assessment for management of environmental impact in Western Australia. Ecological Engineering 16: 323–330.

Wignad C, Churchill AC (1988). Laboratory studies on eelgrass seed and seedling predation. Estuaries 11: 180-183.

Williams S, Orth RJ (1998). Genetic diversity and structure of natural and transplanted eelgrass populations in the Chesapeake and Chincoteague Bays. Estuaries 21: 118-128.

Wittman KJ, Ott JA (1982). Effects of cropping on growth in the Mediterranean seagrass *P. oceanica* (L.) Delile. P.S.Z.N.I.: Marine Ecology 3(2): 151-159.

Zieman JC (1974). Methods for study of the growth and production of the turtle grass, *Thalassia testudinum* König. Aquaculture 4: 139-143.

Zimmerman RC, Alberte RS (1996). Effect of light/dark transition on carbon translocation in eelgrass *Zostera marina* seedlings. Marine Ecology Progress Series 136: 305-309.

Zupo V, Buia C, Mazzella L (1997). A production model for *P. oceanica* based on temperature. Estuarine Coastal Shelf Science 44: 483-492.