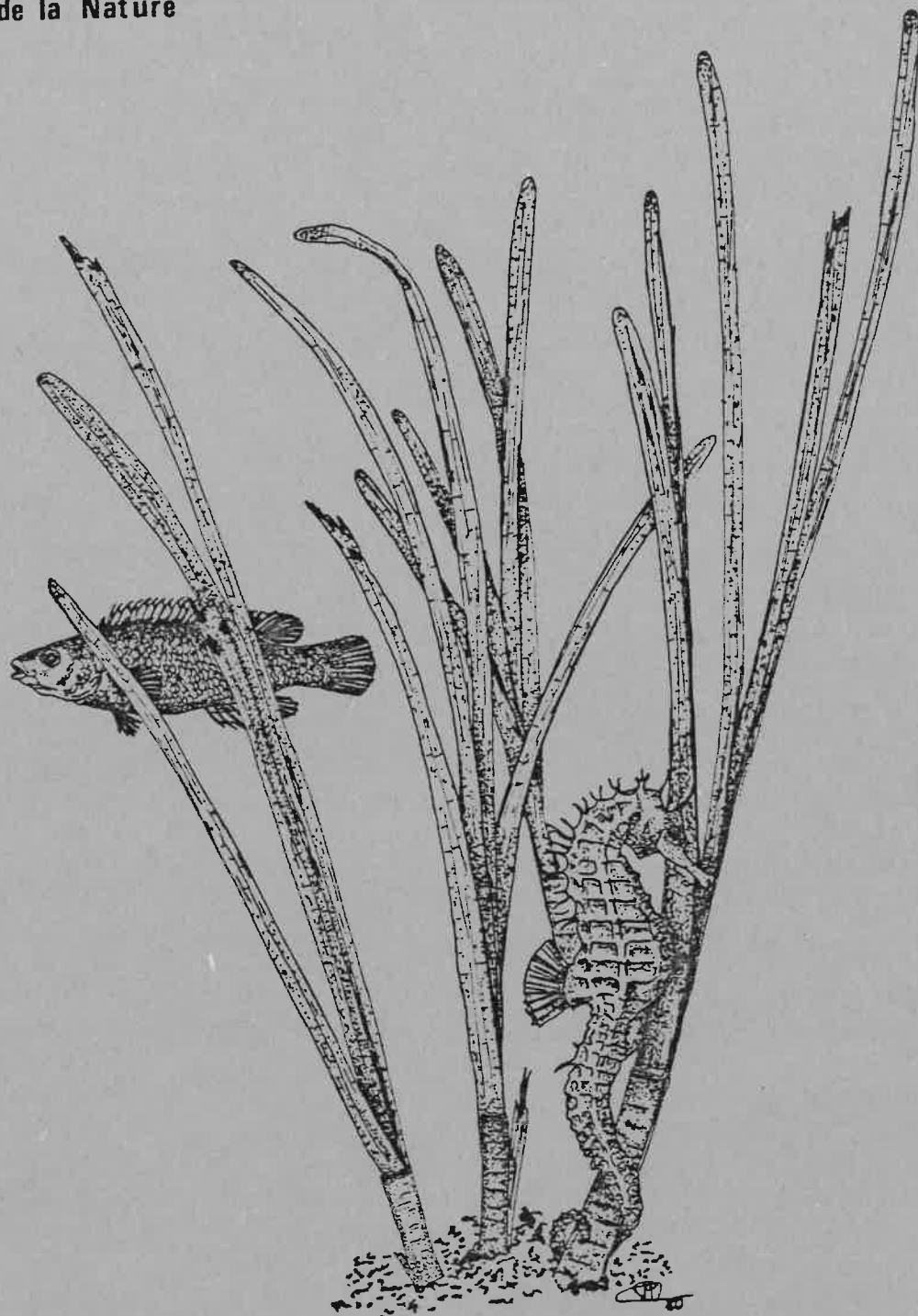


Direction de la Protection
de la Nature



**Ecologie et productivité
des herbiers de zostères
du Golfe du Morbihan**

MINISTERE DE L'ENVIRONNEMENT

ET DU CADRE DE VIE

DIRECTION DE LA PROTECTION

DE LA NATURE

SOCIETE POUR L'ETUDE ET LA

PROTECTION DE LA NATURE EN

BRETAGNE

BREST

ECOLOGIE ET PRODUCTIVITE

DES HERBIERS DE ZOSTERES

DU GOLFE DU MORBIHAN

Etude réalisée par Pierre DENIS

Sous la direction de Roger MAHEO

-1980-

ECOLOGIE ET PRODUCTIVITE
DES HERBIERS DE ZOSTERES
DU GOLFE DU MORBIHAN

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	1
INTRODUCTION	2
PREMIERE PARTIE. CADRE DE L'ETUDE: LE GOLFE DU MORBIHAN, SES CARACTERES ET SA VEGETATION	
PHANEROGAME MARINE	3
-1- Le Golfe du Morbihan. Ses paysages géographiques et écologiques	3
-2- Les principaux facteurs physico-chimiques et leurs influences sur les zostères	4
-a- Les températures de l'air et de l'eau de mer	4
-b- La salinité de l'eau de mer	4
-c- La composition sédimentologique	6
-d- Les courants	6
-e- La pénétration de la lumière dans l'eau	8
-f- Les marées et le niveau bathymétrique	8
-3- Les herbiers marins du Golfe du Morbihan	10
-a- La composition qualitative	10
-b- La répartition	10
DEUXIEME PARTIE. ETUDE DE LA DYNAMIQUE ET DE LA PRODUCTIVITE DES HERBIERS DE ZOSTERES	12
-I- INTRODUCTION	12
-II- MODALITES D'ECHANTILLONNAGE	12
-1- Choix et description des sites étudiés	12
-2- Modes de prélèvement	14
-a- La densité	15
-b- La biomasse	15
-c- La croissance	15

-III- ETUDE DE LA PRODUCTIVITE	15
-1- Définition et choix de la méthode	15
-2- Evolution dans le temps de la biomasse apparente	16
-3- Evolution dans le temps de la densité	21
-4- Evolution dynamique des herbiers	21
-5- La productivité des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan	27
-a- L'herbier intertidal	28
-b- L'herbier non exondable	30
-IV- APPROCHE PHENOLOGIQUE	32
DISCUSSION ET CONCLUSION	36
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	41

AVANT-PROPOS

L'importance écologique des Zones Humides, longtemps négligées ou comblées, est de plus en plus reconnue et appréciée. Ces zones lisières, au contact de deux milieux différents, l'eau et la terre, aux limites instables et imprécises, appartiennent pourtant aux écosystèmes les plus productifs et les plus diversifiés.

Sur la frange côtière, d'innombrables petites étendues au fond des baies et des estuaires et quelques vastes ensembles lagunaires ou dépressionnaires peu profonds, constituent les Zones Humides Littorales.

Leur richesse naturelle, souvent menacée par les aménagements littoraux, justifie grandement des études complètes et précises qui permettront de comprendre leurs structures et leur fonctionnement afin d'expliquer leur rôle dans le maintien des potentialités biologiques et d'évaluer leur vulnérabilité.

Un des principaux types de Zones Humides Littorales est représenté par les dépressions côtières abritant les herbiers marins. Ces formations, déjà bien étudiées dans le monde entier depuis quelques années, le sont fort peu sur le littoral français, bien que la côte atlantique en abrite de nombreuses dans ses baies et ses estuaires.

Une étude écologique des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan est donc toute justifiée, surtout si on envisage leur importance dans le maintien des populations d'oiseaux hivernants et leur rôle dans l'établissement de nurseries de poissons.

INTRODUCTION

Le but essentiel de cette étude constitue une première approche quantitative de la productivité des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan.

Ces herbiers, qui appartiennent aux écosystèmes les plus riches du monde, sont à la base, dans le Golfe du Morbihan, du maintien de très fortes potentialités biologiques, que ce soit au niveau de la macrofaune benthique ou au niveau de l'avifaune migratrice. L'importance écologique des estrans vaseux recouverts d'herbiers de zostères a été mise en évidence au cours de récentes études (Denis, 1978; Mahéo, 1971, 1976) et par un rapport préliminaire à ce travail⁽¹⁾.

Les herbiers de zostères couvrent une superficie d'environ 2000 hectares dans le Golfe, mais seuls les herbiers intertidaux sont accessibles aux Bernaches et aux Canards qui les consomment activement à basse mer, lors de leur stationnement hivernal.

Si les herbiers intertidaux ne sont que la continuité vers les hauts niveaux des herbiers non exondables, ils sont néanmoins soumis à des conditions physico-chimiques plus sélectives que dans les bas niveaux. Il en résulte une modification graduelle des zostères avec les niveaux, depuis la forme typique jusqu'à une forme particulière aux vasières découvrantes. Cette étude devra donc essayer de dégager les composantes fondamentales des herbiers accessibles ou non à l'avifaune ainsi que leurs étroites interdépendances.

Cette étude quantitative est aussi nécessairement liée à l'étude des paramètres du milieu et de leur évolution spatio-temporelle.

L'évolution dans le temps du stock de matière vivante disponible servira d'introduction à la notion de productivité.

Cette approche écologique ne peut constituer qu'un aspect de la compréhension d'un tel milieu. Elle doit compléter les études précédentes et susciter d'autres investigations, notamment au niveau des transferts d'énergie, afin de cerner de plus près la structure fonctionnelle "Vasière-Herbier" au niveau de son intégration dans l'écosystème Zones Humides Littorales.

(1) "Golfe du Morbihan. Cartographie et étude des Herbiers Marins".

Convention Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie, Direction de la Protection de la Nature/Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne. Brest. 1979.

PREMIERE PARTIE

CADRE DE L'ETUDE: LE GOLFE DU MORBIHAN, SES CARACTERES ET SA VEGETATION
PHANEROGAME MARINE

Ce chapitre se bornera à rappeler certains éléments essentiels développés dans le rapport préliminaire "Golfe du Morbihan, Cartographie et Etude des Herbiers marins". Certains points, plus particulièrement importants pour l'étude écologique des herbiers, seront rediscutés et complétés.

-1- Le Golfe du Morbihan, ses paysages géographiques et écologiques.

Cette dépression littorale de 11 500 hectares, parsemée d'îles et d'îlots, sert de réceptacle à un bassin versant de plus de 600 km². Ses échanges avec l'océan se manifestent par de violents courants de marée au niveau du goulet de Port-Navalo, large de 900 mètres environ.

Les platiers vaseux occupent une superficie d'environ 7 000 ha dont 4 300, en moyenne, émergent régulièrement à basse mer. Ces substrats meubles intertidaux sont en grande partie localisés dans le bassin oriental du Golfe.

L'importance écologique de ces estrans intertidaux se caractérise par:

- la présence fréquente d'herbiers de zostères abritant de riches associations floro-faunistiques;
- une macrofaune benthique particulièrement riche et diversifiée, caractérisée par les mollusques bivalves Abra ovata et Loripes lucinalis et les vers annélides Nephtys hombergii, Marphysa bellii et Audouinia tentaculata (Denis, 1978);
- une avifaune migratrice (canards, bernaches, limicoles, laridés) qui trouve une abondante source de nourriture parmi les deux catégories précédentes; 60 000 à 130 000 oiseaux d'eau fréquentent ces estrans vaseux (Mahéo, 1971, 1976).

-2- Les principaux facteurs physico-chimiques et leurs influences sur le développement des zostères.

-a- Les températures de l'air et de l'eau de mer

L'évolution annuelle de la température de l'eau est corrélée positivement à celle des températures atmosphériques⁽¹⁾. La figure n° 1 montre clairement ce phénomène: la courbe de la température de l'eau de mer s'inscrit parfaitement entre les courbes des températures atmosphériques minima et maxima. Les écarts thermiques de l'eau se situent entre 5/6°C l'hiver et 19/20°C l'été en moyenne. La température de la couche d'eau superficielle qui recouvre les vasières à basse mer, peut par contre atteindre des valeurs très basses ou très élevées (-0,5/0°C et 28/30°C).

Les exigences thermiques des zostères sont assez strictes (Setchell, 1929; Mc Roy, 1966). Bien que leur aire de répartition s'étende des zones arctiques aux régions sub-tropicales (Mc Roy, 1968, 1969), leurs optima de températures sont toujours étroits et liés à la latitude. En règle générale, l'activité physiologique est arrêtée pour des températures de l'eau inférieures à 10°C. Entre 10 et 15°C, la croissance végétative prédomine, alors qu'entre 15 et 20°C, la croissance des feuilles s'arrête et les rameaux florifères se mettent en place (Rasmussen, 1977). L'activité cesserait lorsque la température de l'eau dépasse 20°C et la mort arriverait entre 25 et 30°C, mais selon Bielb & Mc Roy (1971), les limites de résistance des zostères seraient de -6 et 44°C si le temps d'exposition est relativement faible.

La température est donc un des caractères dominants de la répartition et de l'activité physiologique des zostères.

-b- La salinité de l'eau de mer

Le cycle annuel de la salinité de l'eau de mer (figure n° 1) oscille régulièrement entre 25/30 ‰ en février-mars et 35/36 ‰ en août-septembre. Ces variations annuelles de la salinité suivent l'évolution des pluviosités dans le bassin versant du Golfe. Le phénomène des marées peut, en périodes de vives-eaux, modifier sensiblement la salinité par apport de masses d'eaux océaniques.

(1) Relevés effectués à la Station de Biologie Marine de Bailleron.

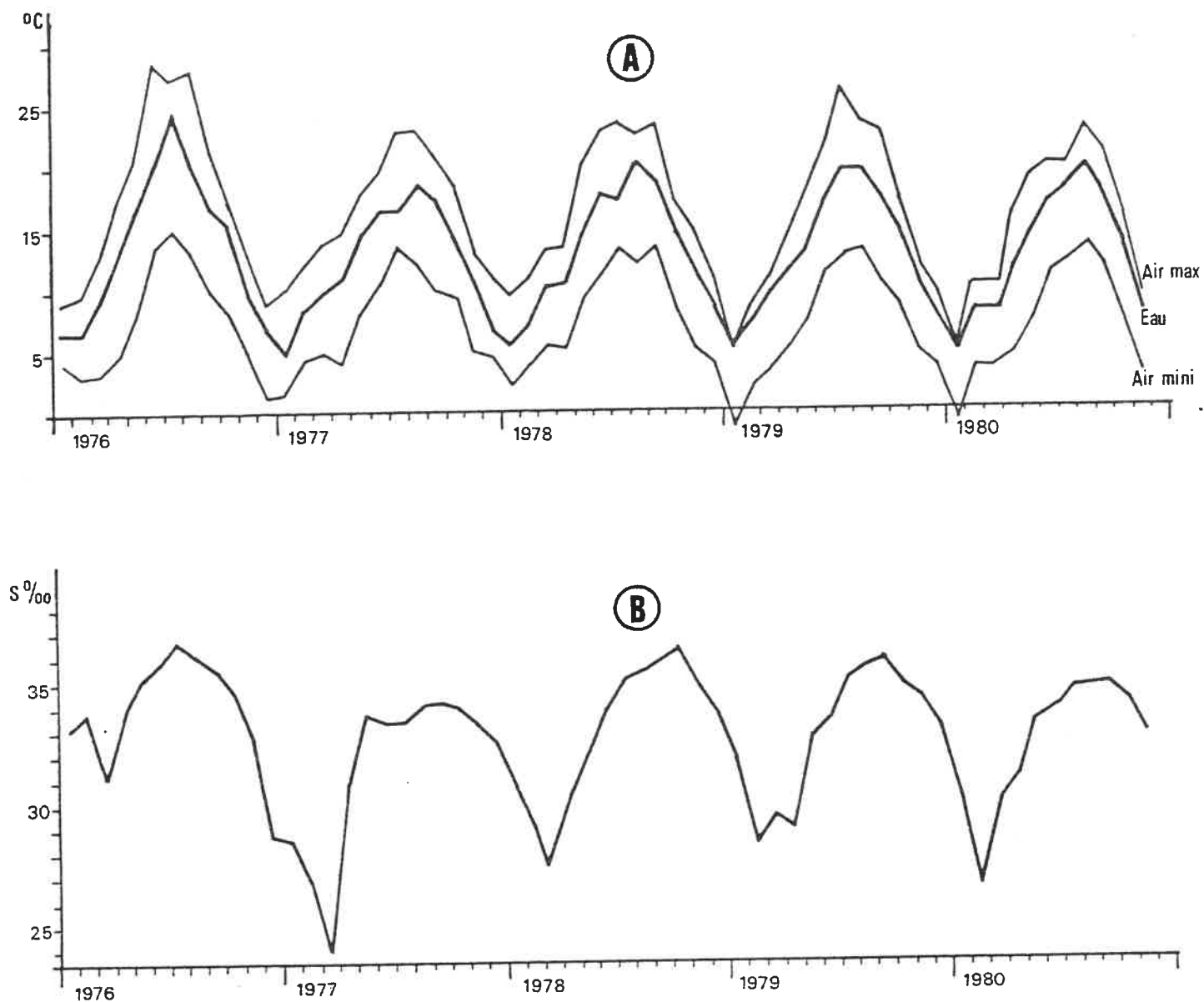


Figure n° 1.- Golfe du Morbihan.

Salinité et températures (mesures effectuées à la Station de Biologie Marine de Bailleron).

A- Evolution de la température de l'eau de mer, des températures atmosphériques minimales et maximales de 1976 à 1980 (exprimées en °C).

B- Evolution de la salinité de l'eau de mer de 1976 à 1980 (exprimée en ‰ ou grammes de sels par litre).

En contraste avec leur sténothermie, les zostères montrent une indépendance assez grande vis à vis de la salinité. Elles tolèrent sans dommages des salinités dont l'amplitude peut varier entre 5 ‰ et plus de 32 ‰ (Luther, 1951. Matheisen & Nielsen, 1956; Mc Roy, 1966; Phillips, 1978).

-c- La composition granulométrique

L'intensité des courants marins conditionne la répartition granulométrique. Le secteur du bassin occidental du Golfe et du goulet de Port-Navalo est un des endroits où les courants de marée sont les plus violents du littoral atlantique. Mais ces courants perdent vite de leur intensité dans le bassin oriental et permettent une sédimentation fine active, responsable de la formation de vastes vasières dans les zones abritées. C'est sur ces vasières, exondables ou non, que s'observent généralement les herbiers de zostères.

Les analyses granulométriques montrent une prédominance de la fraction fine sur la fraction coquillière et grossière pour tous les substrats recouverts d'herbiers. En zone intertidale, par exemple, le sédiment contient plus de 80 ‰ de particules avec un diamètre inférieur à 50 μm et le taux de 90 ‰ est souvent dépassé (figure n° 2).

Pourtant, selon Nienhuis & De Bree (1977), les zostères ne montrent pas de préférence marquée pour un type de substrat. La dispersion horizontale des herbiers n'est pas limitée, au premier degré, par la distribution de la taille des grains mais plutôt par d'autres facteurs physiques, tels les courants, qui induisent les répartitions granulométriques.

Néanmoins, le sédiment peut influencer la production des zostères par le biais de sa composition en sels nutritifs. En effet, le rôle du sédiment est prépondérant comme source de nourriture, notamment pour l'ammonium et le phosphate (Mc Roy & Barnstate, 1970).

-d- Les courants

Il est reconnu que les courants de marée constituent un des traits caractéristiques de l'environnement physique du Golfe du Morbihan.

Les faibles courants augmentent le taux d'activité photosynthétique chez les angiospermes aquatiques (Westlake, 1967). Chez les zostères, les biomasses sont maximales pour un courant moyen d'un noeud ($0,5 \text{ m.s}^{-1}$) (Conover, 1968) et le maximum de croissance, en laboratoire, se situerait à une intensité de courant de 0,84 noeud (Fonseca in Zieman & Wetzel, 1980).

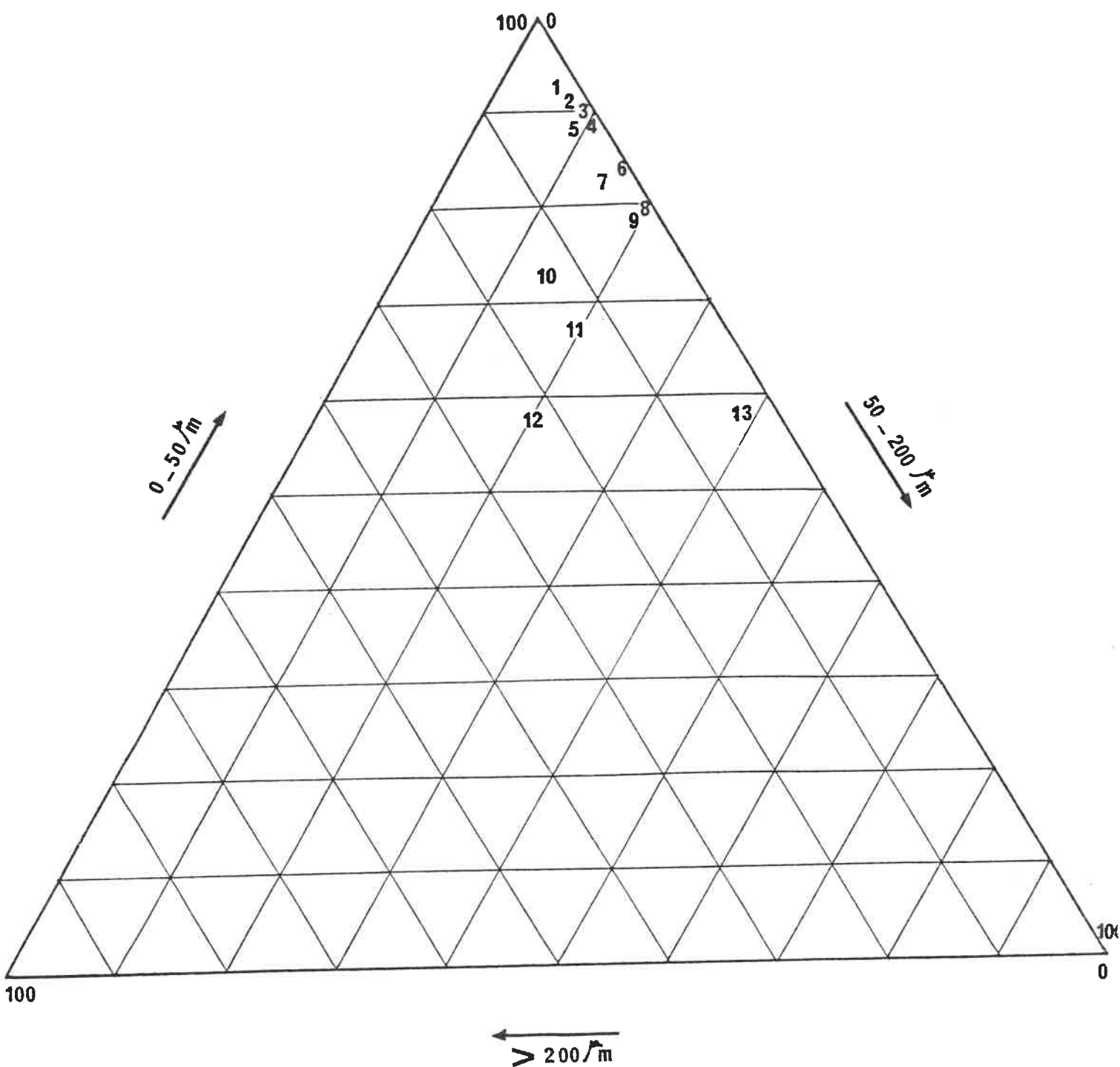


Figure n° 2.- Golfe du Morbihan. Sédimentologie.
Caractérisation en coordonnées trilineaires de la composition granulométrique du sédiment. Les stations 3, 10, 11 et 12 sont en zone non exondable, toutes les autres sont situées sur la vasière de l'île Baille-ron, en zone intertidale.

-e- La pénétration de la lumière dans l'eau

L'énergie lumineuse est un des facteurs essentiels à l'élaboration de la réaction photosynthétique.

Les profondeurs maximales d'observation des zostères (10 à 12 mètres) laissent supposer que ces plantes requièrent une forte intensité lumineuse pour réaliser les réactions photosynthétiques bien que certains auteurs pensent que cette limite soit imposée par la pression hydrostatique (Gessner & Hammer, 1961).

Dans le Golfe du Morbihan, la turbidité, toujours élevée, limite la pénétration de la lumière solaire dans l'eau; les herbiers ne peuvent pas se développer à des profondeurs excédant 3/4 mètres.

La figure n° 3 montre l'évolution de la turbidité, exprimée par le taux de matières en suspension retenues sur un filtre de 0,45 μm , au cours de la période d'étude. Plusieurs causes sont responsables de l'élévation momentanée du taux de matières en suspension:

- l'agitation de l'eau: elle remet en suspension très facilement les fines particules qui constituent le substrat;
- les fortes pluies sur le bassin versant: elles entraînent, par lessivage des terres, de grandes quantités de particules dans les eaux du Golfe;
- les "blooms" phytoplanctoniques: le plancton augmente la turbidité des eaux; il agit alors, en plus de son action de réflexion et d'absorption de la lumière, certainement comme compétiteur pour les sels nutritifs.

La lumière est donc, au niveau du Golfe du Morbihan, un facteur qui peut devenir temporairement limitant, surtout quand une faible hauteur zénithale du soleil interagit avec une médiocre transparence de l'eau (Backman & Barilotti, 1976).

-f- Les marées et le niveau bathymétrique

Les différentes espèces sont distribuées selon le niveau bathymétrique (cf. rapport préliminaire).

Si l'énergie lumineuse ne semble pas limitée en zone intertidale, les conditions qui y règnent peuvent s'éloigner notablement de l'optimum de croissance pour certaines espèces. Il en résulte des particularités anatomo-physiologiques qui seront détaillées ultérieurement.

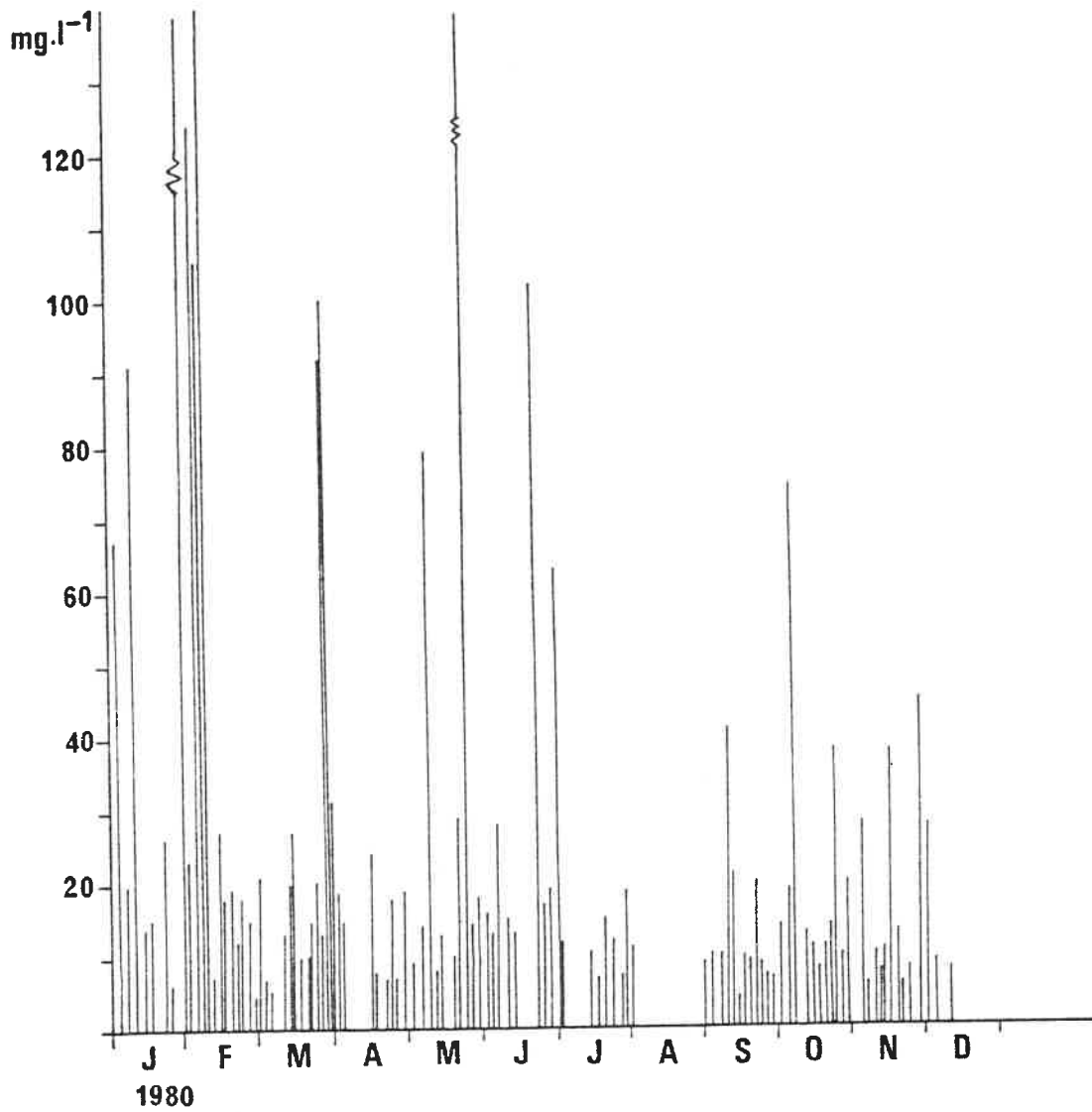


Figure n° 3.- Golfe du Morbihan. Turbidité des eaux.
Evolution du taux de matières en suspension dans l'eau (retenues sur un filtre de 0,45 μ m) pendant la période étudiée.

-3- Les herbiers marins du Golfe du Morbihan.

Ce paragraphe rappelle les éléments essentiels développés dans le rapport préliminaire sur l'écologie et la cartographie des herbiers marins du Golfe du Morbihan en apportant une mise au point et une précision importantes sur la biologie et la composition qualitative de ces herbiers.

-a- La composition qualitative

Trois espèces de zostères avaient précédemment été décrites dans le Golfe du Morbihan: Zostera noltii, en ceinture le long du littoral envasé, Zostera marina, du médiolittoral inférieur à l'infralittoral supérieur et Zostera angustifolia dans le médiolittoral.

Il est maintenant totalement admis que Zostera angustifolia n'est qu'un écotype de Zostera marina. Les conditions qui règnent en zone intertidale sont assez éloignées de l'optimum requis pour le développement des zostères et on observe donc, en conséquence, des plantes plus petites que les zostères typiques. Ce sont ces petites zostères qui ont été décrites comme étant l'espèce angustifolia (Tutin, 1942; Den Hartog, 1972; Markgraf, 1972). Den Hartog (1977) les a qualifiées de formes "parvozostérides" en opposition à la forme typique "magnozostéride".

Nous n'envisagerons donc dans cette étude que l'espèce Zostera marina, en précisant son niveau bathymétrique.

-b- La répartition

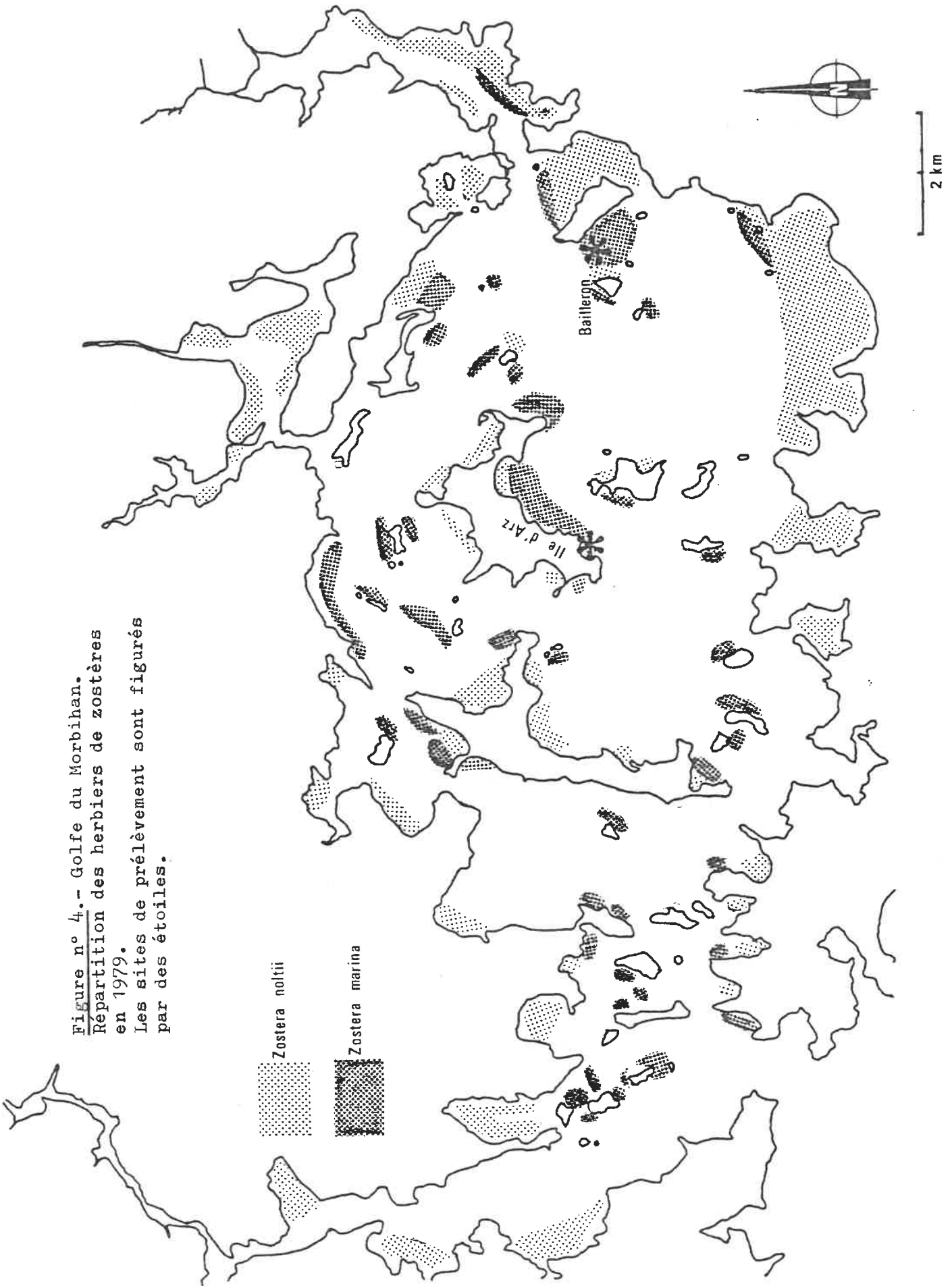
La répartition des herbiers de zostères dans le Golfe du Morbihan est représentée sur la figure n° 4.

Essentiellement localisés dans le bassin oriental, leur densité de recouvrement varie énormément d'une année à l'autre (cf. l'évolution des herbiers depuis 20 ans dans le rapport préliminaire et le tableau ci-dessous).

Années	1960/64	1965/72	1979
<u>Zostera marina</u>	80/100	1420/1540	530/575
<u>Zostera noltii</u>	1170/1310	1125/1255	1300/1390
Total	1250/1420	2545/2795	1830/1965

Tableau n° 1.- Superficiés des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan à trois époques différentes (exprimées en hectares).

Figure n° 4.- Golfe du Morbihan.
Répartition des herbiers de zostères
en 1979.
Les sites de prélèvement sont figurés
par des étoiles.



DEUXIEME PARTIE

ETUDE DE LA DYNAMIQUE ET DE LA PRODUCTIVITE DES HERBIERS DE ZOSTERES DU GOLFE DU MORBIHAN

I/ INTRODUCTION

L'Herbier de Zostera marina comprend donc deux formes écologiques suffisamment différentes pour être envisagées séparément:

- l'herbier intertidal: les plantes sont de taille modeste et appartiennent au modèle "parvozostéride" (Den Hartog, 1977); il colonise les vasières découvrantes au printemps par germination de graines et disparaît l'hiver;
- l'herbier non exondable: présent toute l'année, son mode de reproduction est essentiellement végétatif; les rameaux, de grande taille, appartiennent au modèle "parvozostéride" de Den Hartog.

Il paraît donc intéressant d'étudier en détail ces deux types d'herbier afin d'en dégager les caractéristiques propres et les interrelations qui les lient par une évolution spatiale et graduelle des composantes du milieu.

Deux herbiers seront suivis au cours de la période d'étude. L'évolution de leur densité, de leur biomasse et de leur croissance permettra de dégager les éléments fondamentaux de leur biologie et de cerner d'un peu plus près l'écologie de ces Zones Humides Littorales.

II/ MODALITES D'ECHANTILLONNAGE

-1- Choix et description des sites étudiés.

Deux herbiers ont été choisis pour leur type écologique (grande et petite forme de zostère) et pour leur facilité d'accès à partir de la Station de Biologie Marine de Bailleron (cf. figure n° 4).

La vasière de l'île Bailleron, accessible à pied à basse mer est recouverte d'un herbier de Zostera noltii en bordure du littoral et d'un herbier de Zostera marina "petite forme" à un niveau plus bas. C'est un platier vaseux d'environ 140 hectares, sans accident topographique notable, parcourue de chenaux et de flaques et presque entièrement situé sous le niveau de la mi-marée (figure n° 5).

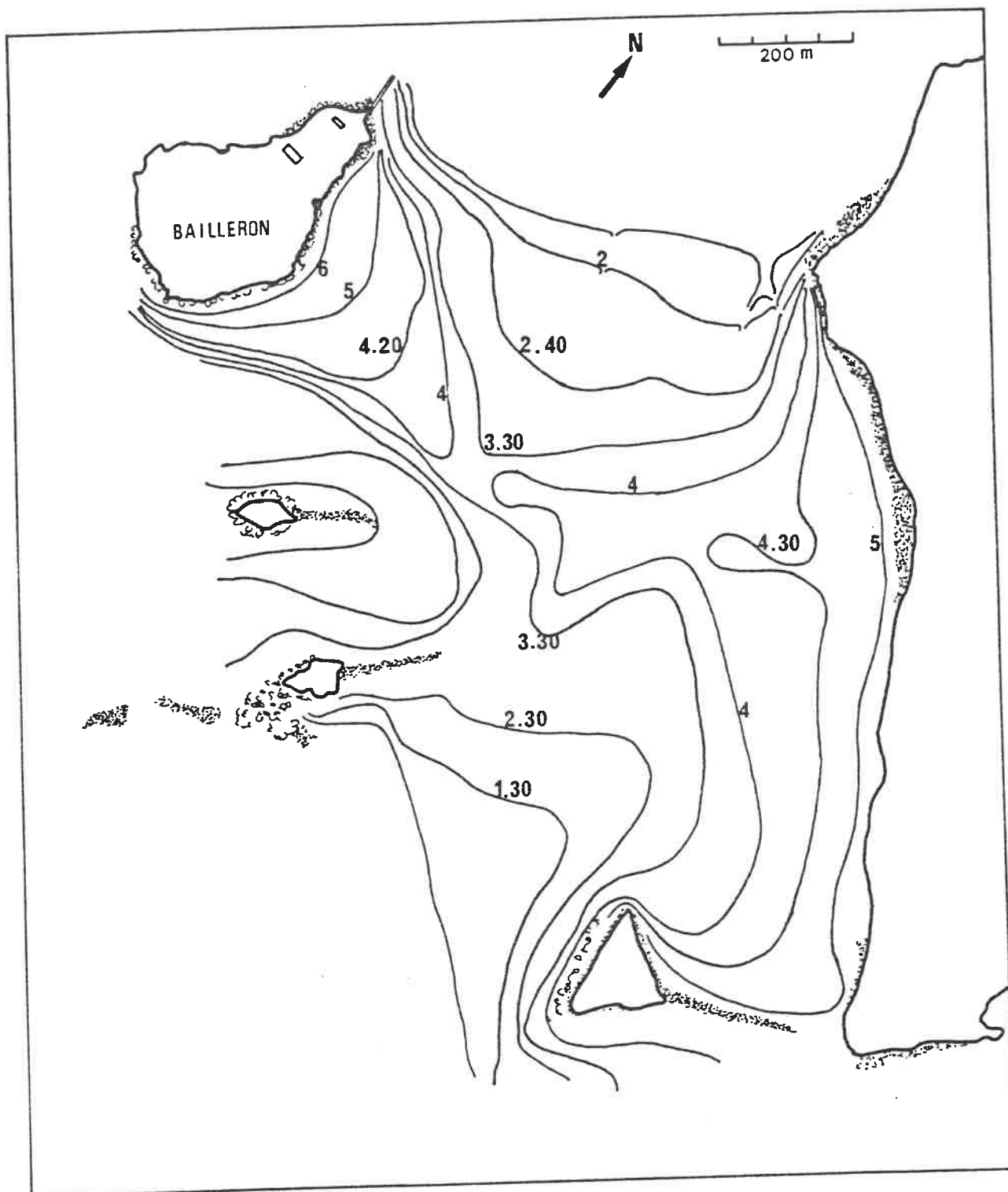


Figure n° 5.- Golfe du Morbihan. Vasière de l'île Bailleron.
Isochrones moyens d'émersion (exprimés en heures et minutes).

L'herbier de Zostera marina "forme typique" est échantillonné dans l'anse de Prad Poulaen à l'île d'Arz (cf. figure n° 4). Cet herbier s'étend tout le long de la côte est de l'île, depuis le niveau de la marée jusqu'à environ 2,5 mètres sous le niveau des basses mers. Les prélèvements ont été effectués en zone non exondable à des profondeurs de 1,5 à 2 mètres sous le niveau des basses mers.

-2- Modes de prélèvement.

Dans chaque site, la périodicité de l'échantillonnage était d'environ un mois.

Sur la vasière de l'île Bailleron, les échantillons, prélevés à l'intérieur d'un cadre de 0,25 X 0,25 m, comprenaient toute la végétation enracinée ainsi que le sédiment sur une profondeur de 0,20 m environ. Selon la saison et la densité de recouvrement, l'aire minimale d'échantillonnage correspondait au contenu de 3 à 6 cadres. Chaque échantillon était immédiatement placé individuellement dans un sac en matière plastique et numéroté avec la dénomination générique VABA.

Il est par contre beaucoup moins aisé d'effectuer un échantillonnage précis et reproductible en zone non exondable qu'en zone intertidale. Certains auteurs ont élaboré divers procédés de prélèvement pour les banquettes immergées de zostères (Grøntved, 1957; Ott & Losert, 1979) mais aucune ne donne entière satisfaction. Notre échantillonnage a été effectué à l'aide d'une carotte à piston parallépipédique de 0,20 X 0,20 m de côté (conçue par Le Roux), manipulée à partir d'une embarcation. Devant les difficultés de mise en oeuvre, cet herbier a été échantillonné à partir du mois d'avril, en plongé, conformément aux modalités définies pour l'échantillonnage de l'herbier intertidal. Sa dénomination générique est ARPRO.

Chaque prélèvement était ensuite tamisé individuellement sur une maille de 0,5 mm, fixé au formol à 10 % puis trié avec soin en laboratoire.

Le matériel végétal était alors séparé en plusieurs catégories:

- a/ la partie épigée, elle-même divisée en:
 - rameaux de feuilles;
 - rameaux florifères;
- b/ la partie endogée, elle-même divisée en:
 - rhizomes;
 - racines;
- c/ les graines, sur et dans le sédiment;
- d/ les feuilles fanées;
- e/ les débris de zostères en décomposition dans le sédiment.

-3- Les données numériques utilisées.

-a- La densité

La densité des rameaux de feuilles et celle des rameaux florifères ont été estimées par comptage et exprimées en fonction de l'unité de surface (m^2).

Pour les rhizomes, la difficulté d'appréciation globale nous a conduit à estimer la densité par comptage des segments internodaux.

-b- La biomasse

L'estimation de la biomasse des différentes parties des plantes a suivi la méthode classique: pesée des échantillons séchés à 65°C.

-c- La croissance et la dynamique

Les mesures suivantes ont été effectuées sur du matériel frais à l'aide de règles graduées et d'un pied à coulisse:

- sur les rameaux de feuilles:
 - + nombre de feuille par rameau;
 - + longueur et largeur des feuilles;
- sur les rhizomes:

longueur et épaisseur maximale des segments internodaux.

Afin d'obtenir des analyses statistiques significatives, le nombre de données, dans chaque catégorie, devait être chaque fois supérieur à trente.

III/ ETUDE DE LA PRODUCTIVITE

-1- Définitions et choix de la méthode.

Il est très important que les mesures de productivité soient comparables les unes aux autres. Aussi faut-il, en premier lieu, définir clairement les termes utilisés.

La production est le poids de matière organique nouvellement formée; c'est une augmentation de biomasse observée pendant un intervalle de temps connu, additionnée de toutes les pertes, par respiration, excré-tion, sécrétion, broutage et mort.

La productivité est le taux de production par unité de temps.

La production des macrophytes aquatiques peut être estimée par les mesures de l'évolution de la production de l'oxygène au cours de la photosynthèse (Odum & Hoskin, 1958; Nixon & Oviatt, 1972) ou par l'évaluation du taux de ^{14}C fixé (Wetzel, 1964, 1965; Bittaker & Iverson, 1976). Mais ces méthodes, nécessitant une technologie assez lourde, sont peu fiables car les phanérogames marines retiennent en partie l'oxygène dans leur système lacunaire (Hartman & Brown, 1967) et excrètent partiellement le ^{14}C (Patriquin, 1973; Mc Roy & Mc Millan, 1977).

L'astucieuse méthode de marquage des feuilles de Zieman (1974) reprise par de nombreux auteurs (Mukai & al, 1979; Jacobs, 1979) permet de suivre les variations de production des feuilles ainsi que leur dynamique de croissance. Testée avec succès sur des cultures en laboratoire, elle n'a pas pu être mise en oeuvre sur le terrain dans cette étude à cause du caractère fluide du sédiment intertidal qui interdit toute manipulation fine in natura.

La méthode retenue pour approcher la productivité des herbiers de zostères se base donc sur l'estimation de l'augmentation de la biomasse pendant un intervalle de temps. Cette technique, déjà utilisée pour les plantes aquatiques d'eau douce et d'eau saumâtre par Westlake (1965) et par Wetzel (1965) et pour les zostères par Grøntved (1958) nécessite une évaluation des pertes en matériel vivant pendant l'intervalle de temps considéré tout en tenant compte des pousses nouvelles qui tendent à les compenser et à les masquer (Zieman & Wetzel, 1980).

Ces considérations impliquent la nécessité d'étudier avec précision l'évolution de la biomasse, de la densité et de suivre la dynamique du peuplement afin d'apprécier toutes les apparitions et toutes les pertes de matériel vivant.

-2- Evolution dans le temps de la biomasse apparente.

Dans les deux herbiers, celui de la vasière de l'île Bailleron et celui de l'île d'Arz, la biomasse totale augmente subitement en avril-mai (figure n° 6). Mais des différences notoires apparaissent rapidement dans l'analyse détaillée de l'évolution de ces biomasses.

Sur la vasière de l'île Bailleron, il n'y a pratiquement pas

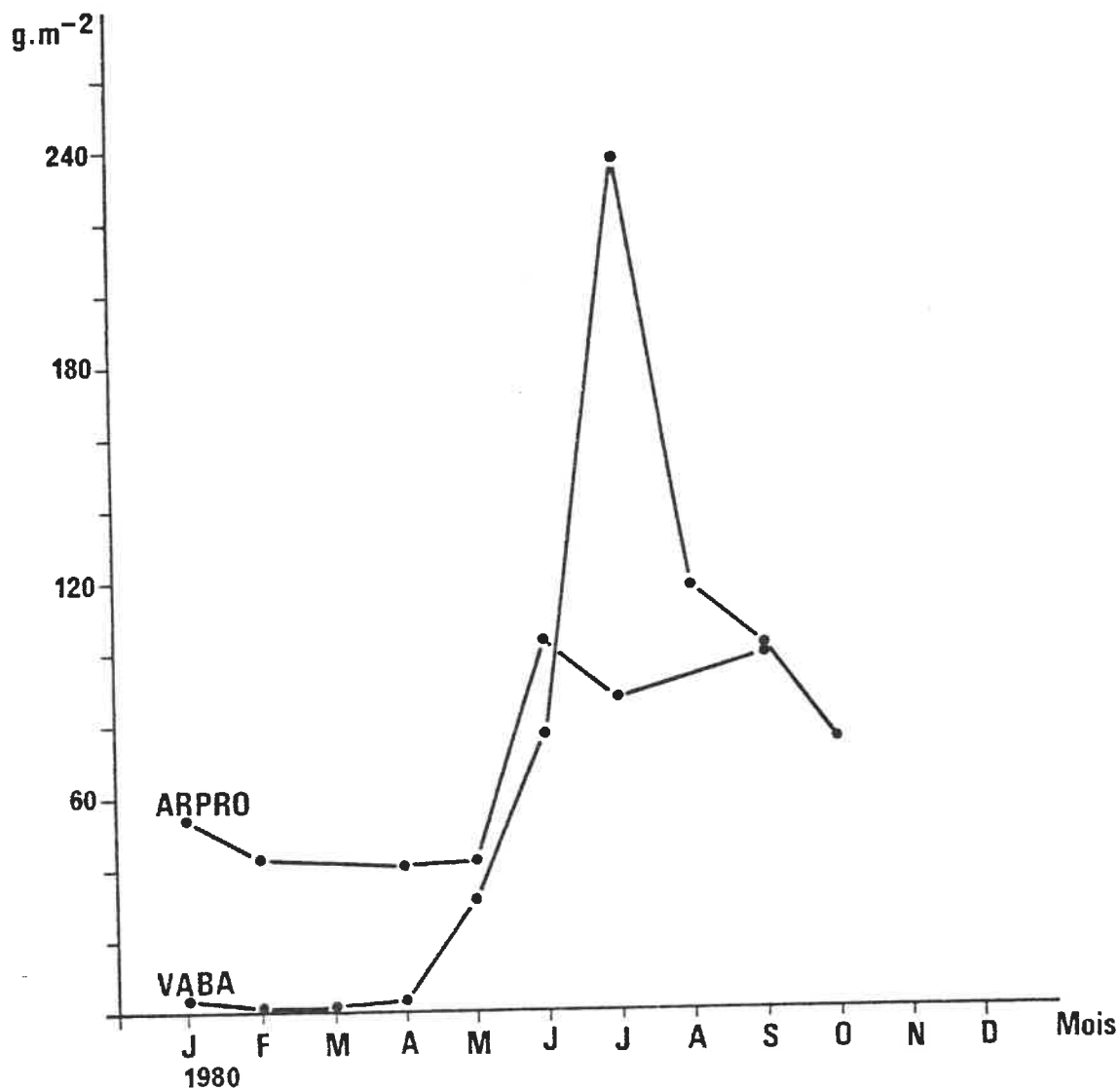


Figure n° 6.- Herbiers de zostères.
Evolution de la biomasse totale (exprimée en grammes de poids sec par mètre-carré) pendant la période d'étude.
VABA: herbier de la vasière intertidale de l'île Bailleron.
ARPRO: herbier non exondable de la côte est de l'île d'Arz.

d'herbier jusqu'en avril. On observe alors une germination subite et massive de graines de zostères. La biomasse totale atteint rapidement, en trois mois, son maximum qui se situe en juillet avec environ 2,4 tonnes par hectare (en poids sec). Après ce pic, elle décroît régulièrement et progressivement et n'est plus que de 0,7 t.ha⁻¹ en octobre.

Dans l'anse de Prad Poulaen, à l'île d'Arz, l'herbier est toujours présent en zone non exondable, même en hiver ou sa biomasse se maintient à 40 g.m⁻² (0,4 t.ha⁻¹) en poids sec. La biomasse augmente à la fin du printemps, mais pour atteindre un maximum moins élevé que sur la vasière de l'île Bailleron (environ 1 tonne par hectare en poids sec) et plus stable dans le temps.

Les différences fondamentales dans l'évolution des biomasses de ces deux types d'herbier sont encore accentuées lorsque l'on considère les diverses parties de la plante (figure n° 7). Les zostères ont été séparées en deux grandes parties anatomo-physiologiques; la partie épigée comprend les rameaux de feuilles (stériles et florifères) et la partie endogée regroupe les rhizomes et le système racinaire.

Sur la vasière de l'île Bailleron, les biomasses épigées et endogées ne sont appréciables qu'à partir du mois d'avril (vasière nue colonisée par les germinations). Elles évoluent parallèlement pour atteindre leur maximum respectif (180,07 et 54,26 g.m⁻² en poids sec) en même temps en juillet. La décroissance est, elle aussi, parallèle. Les rameaux florifères n'apparaissent qu'en juin.

A l'île d'Arz, la partie épigée est présente l'hiver mais avec une biomasse assez faible, alors que les rhizomes et les racines représentent une forte biomasse qui décroît progressivement quand les feuilles se développent. Les rameaux florifères apparaissent plus tôt mais leur biomasse reste toujours à un niveau très bas (moins de 10 g.m⁻² en poids sec).

Le rapport entre la biomasse des rameaux florifères et la biomasse totale permet d'apprécier l'effort de reproduction sexuée dans chaque site (figure n° 8). Il débute assez tôt en zone non exondable (dès avril), mais ne dépasse pas 10%. Sur l'estran intertidal, l'effort de reproduction atteint presque 40% en août et septembre. Cette remarque laisse supposer une différence nette dans les stratégies d'évolution des deux herbiers: l'un se multiplierait surtout par voie végétative alors que l'autre le ferait par reproduction sexuée.

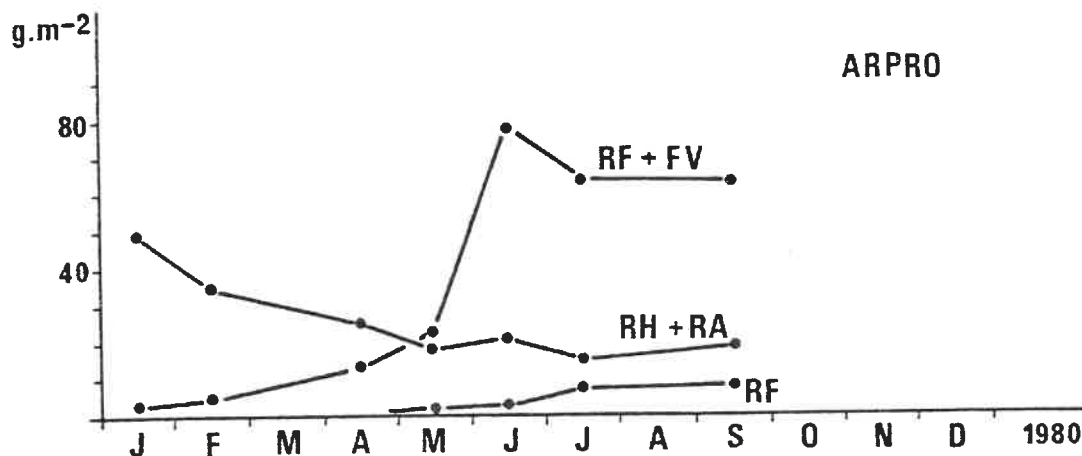
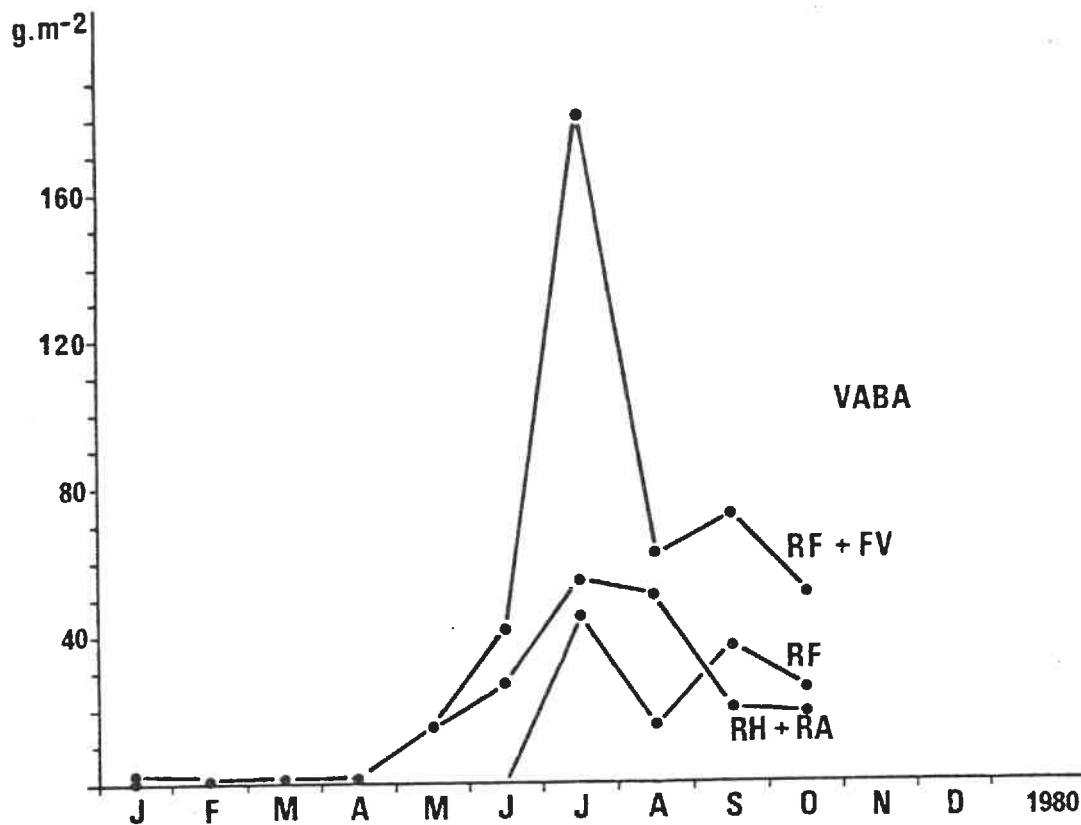


Figure n° 7.- Herbiers de zostères.
 Evolution des biomasses des parties épigées (RF + FV) et endogées (RH + RA) de l'herbier intertidal de la vasière de l'île Bailleron (VABA) et de l'herbier non exondable de la côte est de l'île d'Arz (ARPRO), pendant la période d'étude.
 RF: Rameaux florifères; FV: Rameaux de feuilles; RH: Rhizomes; RA: Racines.

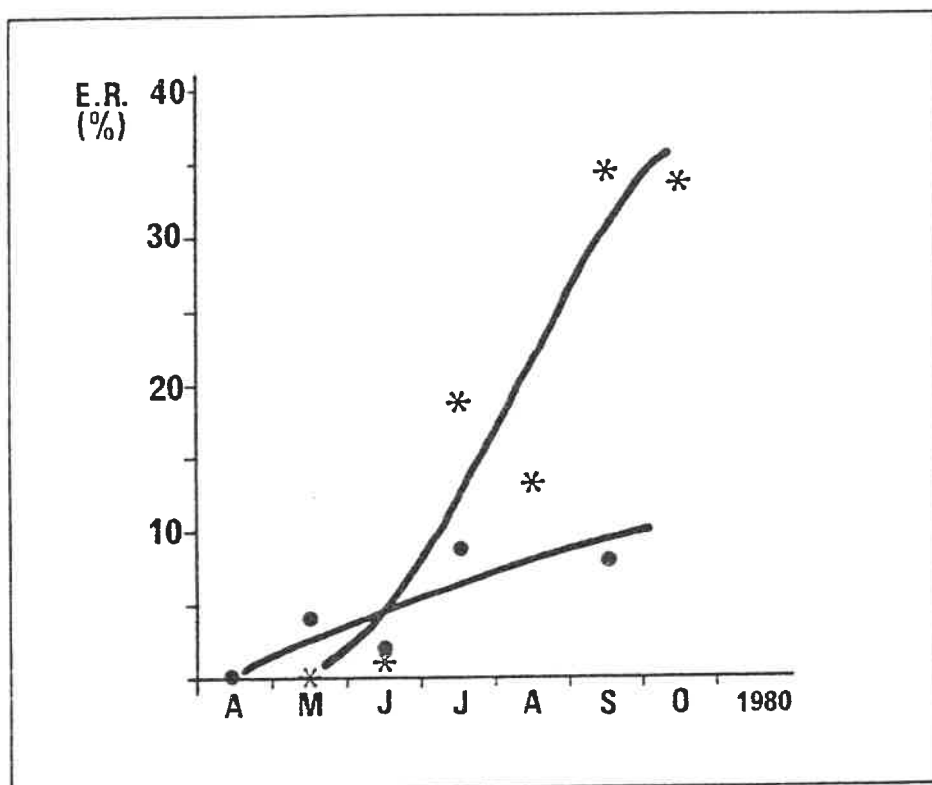


Figure n° 8.- Effort de reproduction des herbiers de zostères pendant la période étudiée (rapport entre la biomasse des rameaux florifères et la biomasse totale, exprimé en pourcentage).

**** : vasière de l'île Bailleron;
 ●●●● : côte est de l'île d'Arz.

En conclusion à l'étude de l'évolution des biomasses, il faut retenir:

- un maximum de biomasse de l'herbier intertidal très fort et temporairement supérieur à celui de l'herbier non exondable (237,63 et 103,56 g.m⁻² en poids sec);

- la présence d'une biomasse d'au moins 40 g.m⁻² en poids sec toute l'année en zone non exondable et l'absence d'herbier l'hiver en zone intertidale;

- une biomasse de rameaux florifères plus élevée en zone intertidale qu'en zone non exondable.

-3- Evolution dans le temps de la densité.

Dans les deux sites, la densité des rameaux augmente jusqu'en juin-juillet (figure n° 9).

Sur la vasière de l'île Bailleron, les zostères, pratiquement absentes l'hiver commencent à pousser en mars-avril pour atteindre une densité très élevée en juillet: 3 787 rameaux par mètre-carré. Par rameau, il faut entendre une pousse ou turion, végétative ou fertile, réunissant un groupe de feuilles issues d'un bourgeon supporté par le rhizome. La densité diminue rapidement et régulièrement dès le maximum atteint.

Par contre, en zone non exondable, une cinquantaine de pousses par mètre-carré persistent en hiver. La densité augmente lentement jusqu'à 442 rameaux.m⁻² seulement, en juin. Elle se maintient ensuite entre 200 et 300 rameaux.m⁻².

Si les rameaux florifères sont observés plus tôt en zone non exondable qu'en zone intertidale, leur densité reste toujours faible, avec 10 à 15 rameaux.m⁻² contre 300 à 400 par mètre-carré sur les vasières découvrantes.

Les évolutions des densités des segments de rhizomes sont aussi différentes et significatives (figure n° 10). Sur la vasière de l'île Bailleron, d'avril à juillet, le nombre de segments de rhizomes passe rapidement de 1 184 à plus de 11 400 par mètre-carré. Cette augmentation est le reflet de la mise en place de tout un réseau de rhizomes constitués de segments nouvellement formés. En zone non exondable, les rhizomes constituent un organe de réserve, ce qui explique le nombre relativement élevé de segments en hiver (plus de 3 000 par mètre-carré). Leur densité décroît ensuite au moment de la mise en place des rameaux puis augmente ensuite à la fin de l'été.

-4- Evolution dynamique des herbiers.

L'évolution des fréquences des classes de longueur des feuilles au cours de la période d'étude a été analysée afin de vérifier si la pousse se fait de manière continue ou par suite d'émergences successives.

Les longueurs des feuilles ont été groupées par classes de taille de 20 mm en zone intertidale et de 40 mm en zone non exondable.

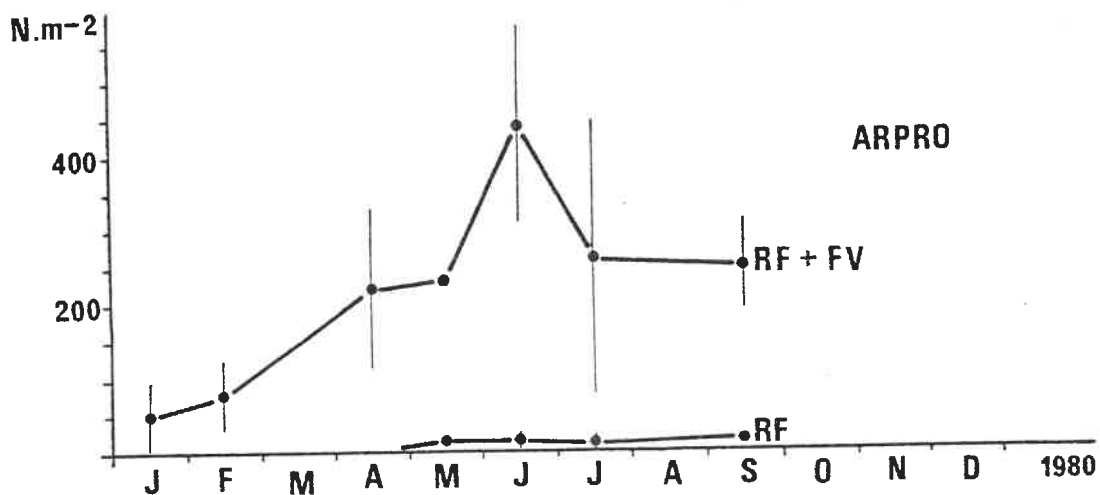
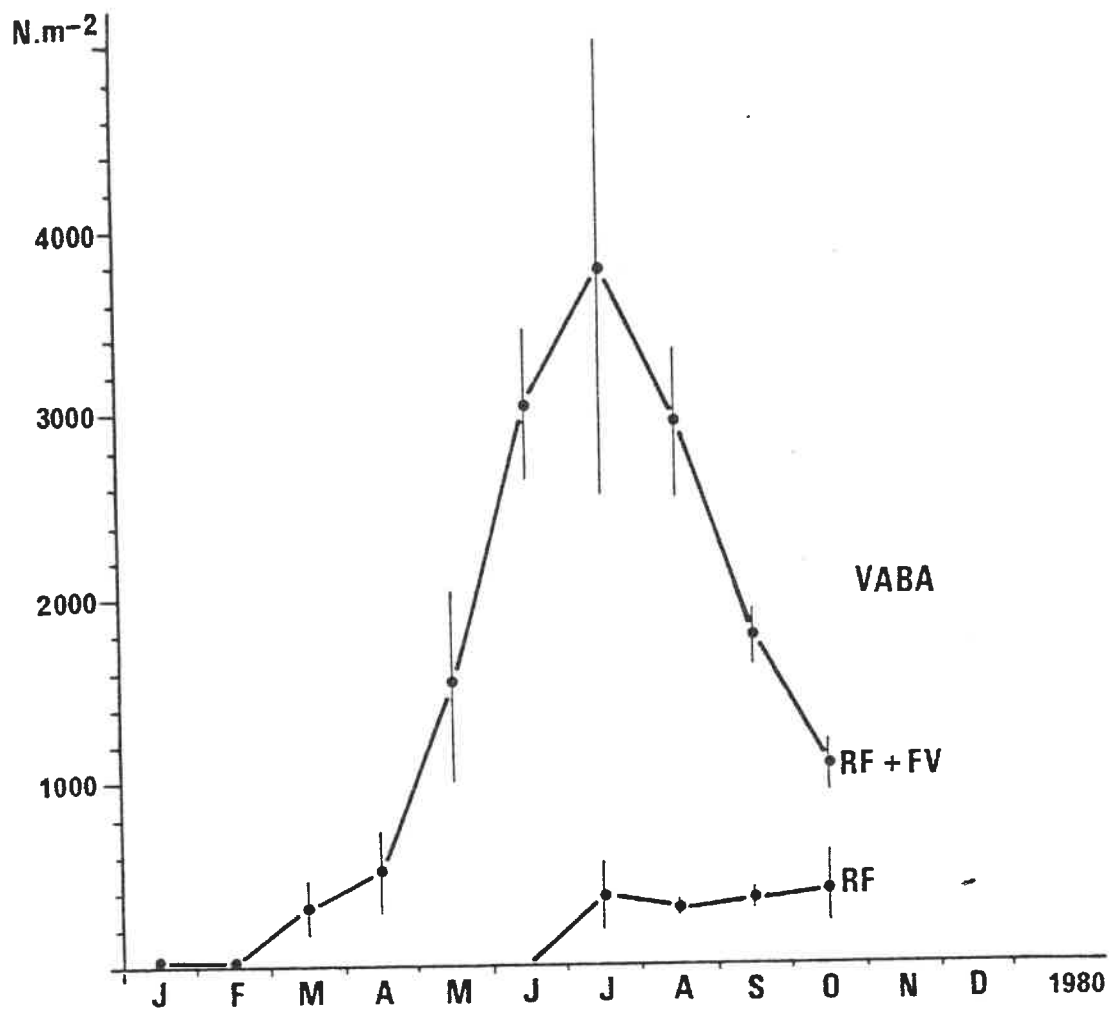


Figure n° 9.- Evolution de la densité des rameaux végétatifs et florifères (RF + FV) et des rameaux florifères seuls (RF) de l'herbier intertidal de la vasière de l'île Bailleron et de l'herbier non exonnable de la côte est de l'île d'Arz.

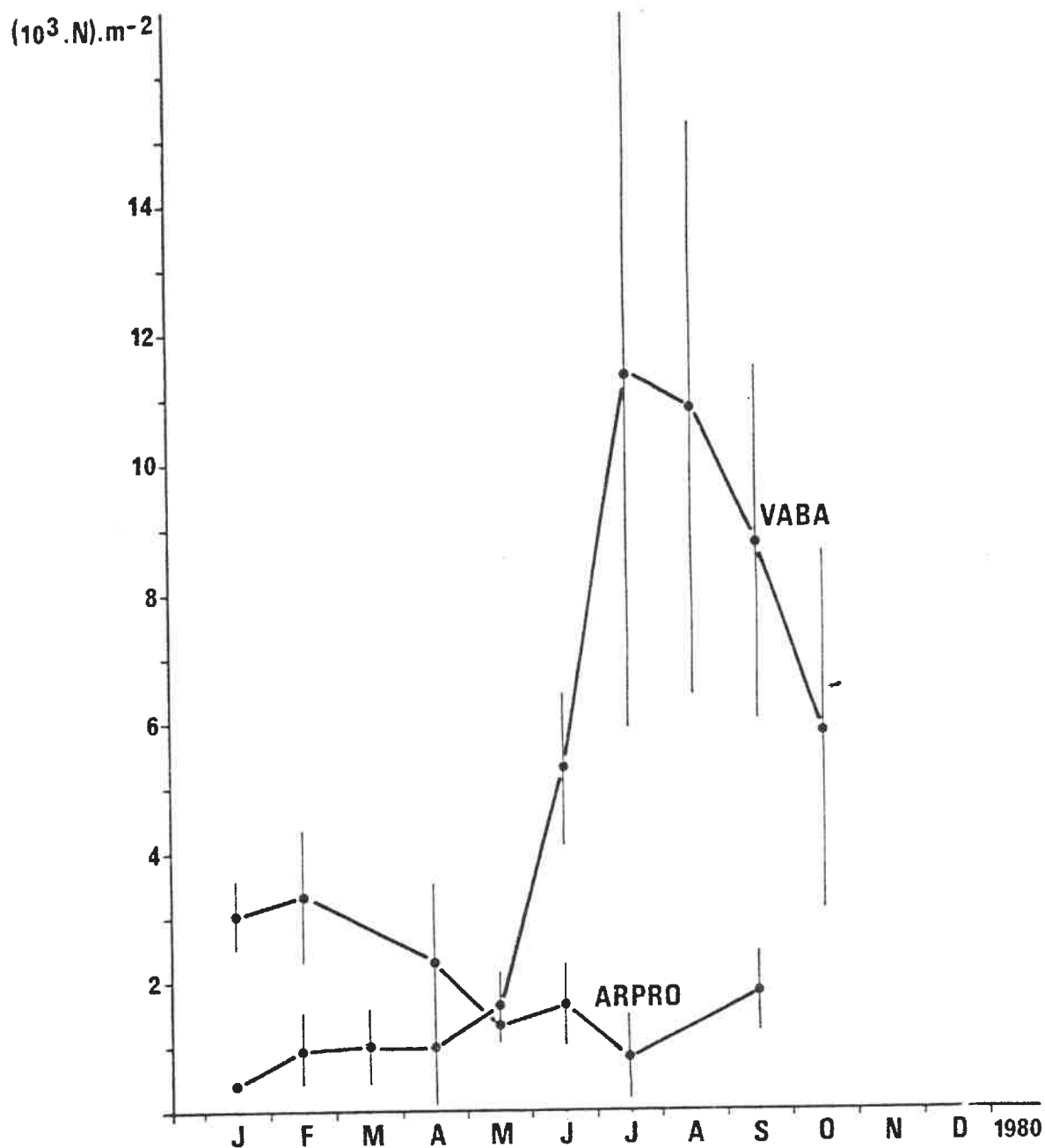


Figure n° 10.- Evolution de la densité des segments de rhizomes de l'herbier intertidal de la vasière de l'île Bailleron (VABA) et de l'herbier non exondable de la côte est de l'île d'Arz (ARPRO).

Sur la vase de l'île Bailleron, la recolonisation du substrat a lieu par deux cohortes qui apparaissent peu de temps l'une après l'autre (en mars et avril). Elles sont toutes deux aisément suivies jusqu'en juillet, comme le montre la figure n° 11.

L'estimation de la longueur moyenne de chaque cohorte au moment de chaque prélèvement permet d'apprécier la vitesse de croissance des feuilles de zostères (tableau n° 2). Aucune cohorte n'étant distincte en janvier et février, il n'y a donc pas de mesures valables pour ces mois; en octobre, l'état dégradé des feuilles n'a pas permis de les mesurer significativement.

Dates (1980)	Cohorte 1		Cohorte 2		Durée (jours)	Vitesse de croissance (mm.j ⁻¹)	
	L(mm)	dL	L(mm)	dL		Cohorte 1	Cohorte 2
18-03	30	-	-	-	-	-	-
17-04	50	20	5	-	30	0,67	-
28-05	90	40	40	35	41	0,73	0,85
24-06	110	50	70	30	27	2,18	1,11
30-07	210	100	130	60	36	2,78	1,67
28-08	-	-	160	30	29	-	1,03
24-09	-	-	170	10	27	-	0,37

Tableau n° 2.- Vitesses de croissance des feuilles de zostères de l'herbier intertidal de la vase de l'île Bailleron.

La même démarche a conduit à l'estimation de la vitesse de croissance des feuilles de l'herbier toujours immergé de l'île d'Arz où plusieurs cohortes successives apparaissent en février, juin, juillet et septembre (figure n° 12 et tableau n° 3).

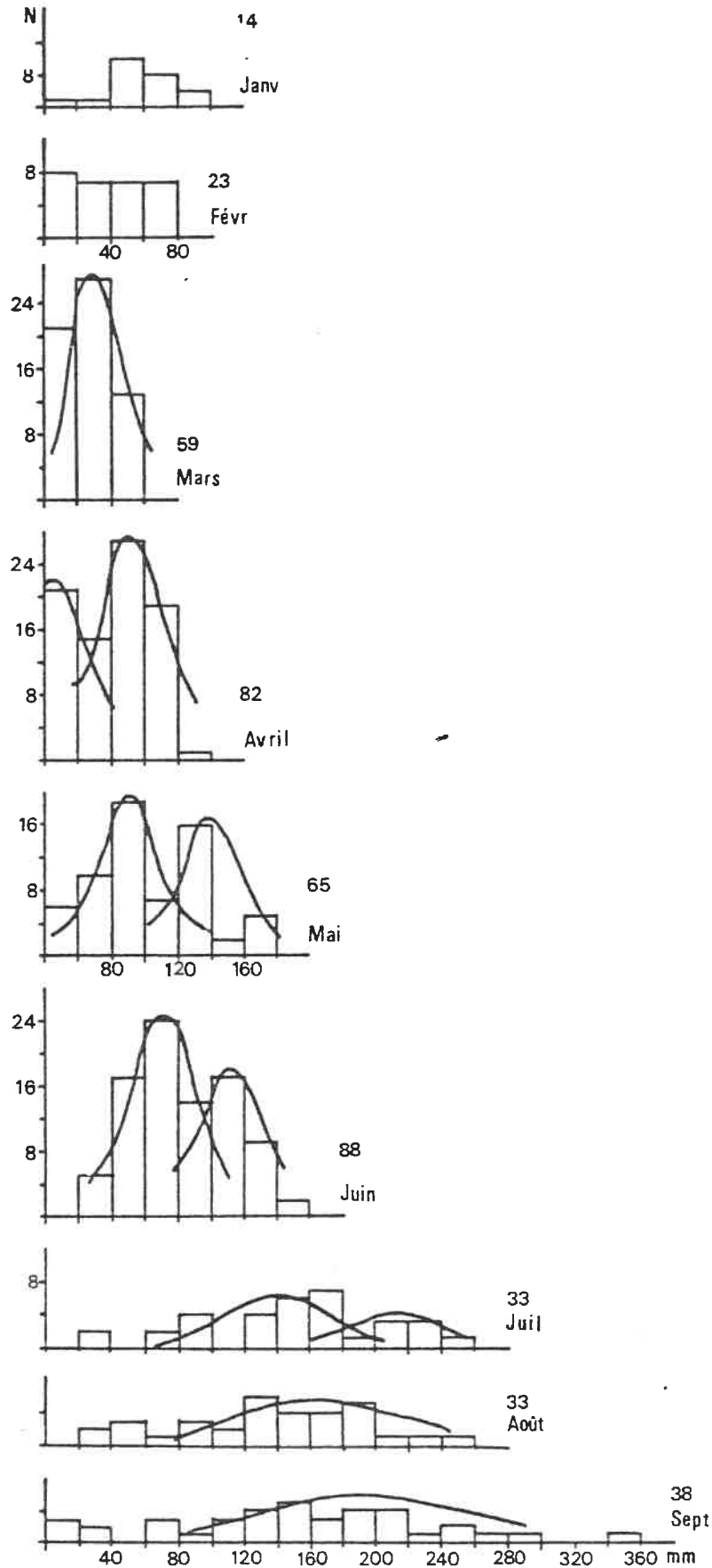


Figure n° 11.- Herbarium de zostères de la vasière intertidale de l'île Bailleron. Evolution des fréquences des classes de longueur des feuilles de janvier à septembre 1980. En abscisse, la longueur en mm et en ordonnée, l'effectif; le nombre de mesures est indiqué pour chaque mois.

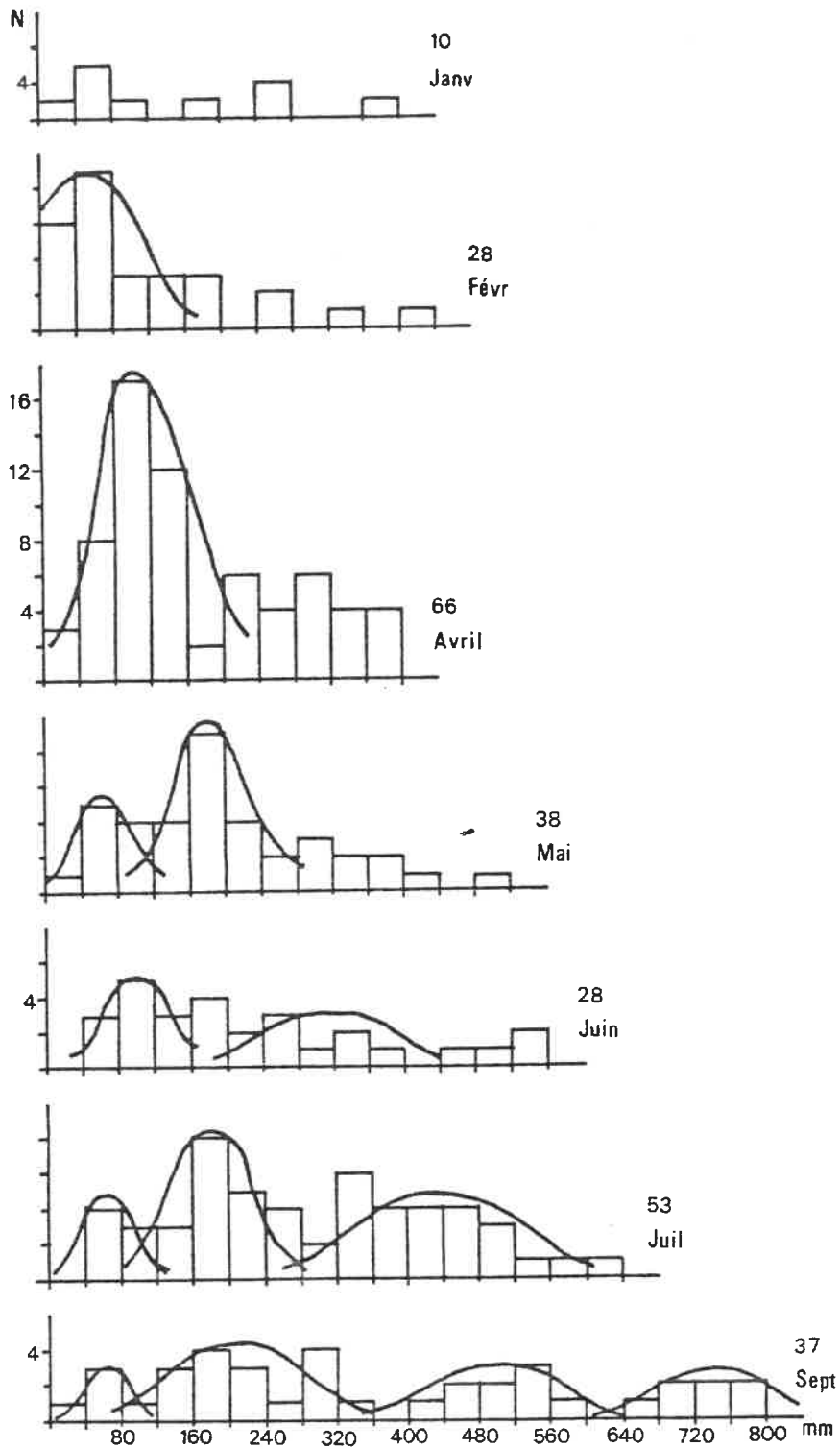


Figure n° 12.- Herbier de zostères non exondable de la côte est de l'île d'Arz. Evolution des fréquences des classes de longueur des feuilles de janvier à septembre 1980. En abscisse, la longueur en mm, en ordonnée, l'effectif; le nombre de mesures est indiqué pour chaque mois.

Dates (1980)	Cohorte 1		Cohorte 2		Cohorte 3		Durée (jours)	Vit. de croissance (mm.j ⁻¹)		
	L(mm)	dL	L(mm)	dL	L(mm)	dL		Coh.1	Coh.2	Coh.3
18-02	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24-04	105	55	-	-	-	-	66	0,83	-	-
27-05	180	75	60	-	-	-	33	2,27	-	-
30-06	300	120	100	40	-	-	34	3,53	1,18	-
23-07	420	120	180	80	60	-	23	5,22	4,48	-
25-09	740	320	500	320	180	120	64	5,00	5,00	1,88

Tableau n° 3.- Vitesses de croissance des feuilles de zostères de l'herbier non exondable de la côte est de l'île d'Arz.

Cette approche dynamique accentue encore les différences entre les deux types d'herbiers. En zone intertidale, une grande vague de germinations printanières, qui fait apparaître deux cohortes, colonise le substrat alors que plusieurs vagues d'émergences de feuilles apparaissent toute l'année en zone non exondable. La vitesse de croissance est plus élevée en zone non exondable, ce qui permet d'avancer, compte-tenu des résultats précédents, que la forte augmentation de biomasse de la fin du printemps et du début de l'été, en zone intertidale, est plus la conséquence d'une augmentation de densité que d'une augmentation de la biomasse individuelle.

-5- La productivité des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan.

L'augmentation apparente de biomasse doit être corrigée par l'estimation des pertes en matériel vivant. Le calcul de la productivité nette se résume alors à l'équation suivante:

$$P_n = \frac{(B_2 - B_1) + B_m}{t_2 - t_1}$$

$B_2 - B_1 = dB$ = variation de la biomasse;

B_m = pertes en biomasse;

$t_2 - t_1 = dt$ = intervalle de temps.

Les pertes de biomasse (Bm) comprennent: la biomasse des parties mortes de la plante, la biomasse arrachée et exportée, la biomasse prélevée par les consommateurs.

Les observations ont montré que les pertes ne sont appréciables, qu'une fois le maximum de biomasse atteint. L'arrachage mécanique devient important dès le mois d'août; le broutage par les bernaches commence fin octobre, début novembre.

La biomasse disparue a été estimée, lorsque cela était possible, par la formule suivante:

$$B_m = b_1 (n_1 - n_2)$$

où b_1 est le poids individuel au temps t_1 et n_1 et n_2 les effectifs au temps t_1 et t_2 .

-a- L'herbier intertidal

La productivité globale nette est de $1,4 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, soit, en suivant la méthode de Westlake (1963), environ $0,53 \text{ g de Carbone.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. L'évolution annuelle de cette productivité est la suivante (tableau n° 4):

Dates (1980)	Biomasse cumulée	Biomasse apparente formée (g.m^{-2})	Durée (jours)	Productivité ($\text{g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$)
04-01	3,88	-	-	-
14-02	1,19	-	42	-
18-03	1,62	0,43	43	0,01
17-04	2,90	1,28	29	0,04
28-05	30,45	27,55	21	0,67
24-06	68,75	38,30	27	1,42
30-07	237,63	168,88	36	4,69
28-08	117,06	-	29	-
24-09	52,64	-	27	-
24-10	74,32	-	30	-

Tableau n° 4.- Productivité journalière globale de l'herbier intertidal.

Cette estimation globale de la productivité doit être corrigée par les pertes en matériel vivant. En fait, on ne peut pas définir une

unité zostère qui permettrait d'estimer la densité puis les pertes. En effet, si les rameaux de feuilles représentent des unités individuelles précises, le réseau de rhizomes et de racines correspond à l'assemblage d'autres unités: les rhizomes sont composés de nombreux segments dont certains seulement supportent des rameaux de feuilles.

Pratiquement, il faut donc estimer séparément la productivité des rameaux et celle des rhizomes.

Les valeurs présentées dans le tableau n° 4 sont néanmoins assez proches de la réalité pendant la phase de croissance; par contre, aucune estimation n'a pu être faite pendant la phase de dégénérescence.

Les tableaux n° 5 et 6 donnent les productivités journalières des parties épigées et endogées de l'herbier intertidal.

Dates (1980)	Densité (N.m ⁻²)	Biomasse (g.m ⁻²)	Pi	Pertes (g.m ⁻²)	Biomasse totale (g.m ⁻²)	Biomasse apparente formée (g.m ⁻²)	Durée (jours)	Product. (g.m ⁻² .j ⁻¹)
04-01	64	1,42	0,0222	-	-	-	-	-
14-02	33	0,70	0,0212	-	0,70	-	42	-
18-03	328	0,76	0,0023	-	0,76	0,06	43	0,001
17-04	515	1,16	0,0023	-	1,16	0,40	29	0,014
28-05	1643	15,65	0,0095	-	15,65	14,49	41	0,35
24-06	3043	42,29	0,0139	-	42,29	26,64	27	0,99
30-07	3787	183,37	0,0484	-	183,37	141,08	36	3,92
28-08	2933	66,63	0,0227	-	-	-	29	-
24-09	1776	81,35	0,0458	131,65	187,43	4,06	27	0,05
24-10	1067	55,78	0,0523	-	-	-	30	-

Tableau n° 5.- Productivité journalière, pendant la période étudiée, des rameaux stériles et florifères de Zostera marina en zone intertidale.

Dates (1980)	Densité (N.m ⁻²)	Biomasse (g.m ⁻²)	Pi (g)	Pertes (g.m ⁻²)	Biomasse totale (g.m ⁻²)	Biomasse apparente formée (g.m ⁻²)	Durée (jours)	Product. (g.m ⁻² .j ⁻¹)
04-01	408	2,46	0,0060	-	2,46	-	-	-
14-02	968	0,49	0,0005	-	0,49	-	42	-
18-03	1024	0,86	0,0008	-	0,86	0,37	43	0,0086
17-04	987	1,74	0,0018	0,0296	1,77	0,91	29	0,0314
28-05	1643	14,80	0,0090	-	14,80	13,03	41	0,32
24-06	5291	26,46	0,0050	-	26,46	11,66	27	0,43
30-07	11424	54,26	0,0047	-	54,26	27,80	36	0,77
28-08	10853	50,43	0,0046	5,139	55,57	1,31	29	0,05
24-09	8768	19,99	0,0023	-	-	-	27	-
24-09	5872	18,54	0,0032	44,83	63,37	7,80	30	0,14

Tableau n° 6.- Productivité journalière, pendant la période étudiée de la partie endogée (racines et rhizomes) de Zostera marina en zone intertidale.

Pour la partie épigée, comme pour la partie endogée, la productivité est faible en début d'année puis croît pour atteindre son maximum en juin et juillet.

-b- L'herbier non exondable

Les mêmes mesures que précédemment ont été effectuées.

Dates (1980)	Densité (N.m ⁻²)	Biomasse (g.m ⁻²)	Pi (g)	Pertes (g.m ⁻²)	Biomasse totale (g.m ⁻²)	Biomasse apparente formée (g.m ⁻²)	Durée (jours)	Product. (g.m ⁻² .j ⁻¹)
30-01	50	4,72	0,09	-	4,72	-	-	-
18-02	79	8,19	0,10	-	8,19	3,47	19	0,18
24-04	221	14,57	0,07	-	14,57	6,38	66	0,10
27-05	232	23,97	0,10	-	23,97	9,40	33	0,28
30-06	442	82,49	0,19	-	82,49	58,52	34	1,72
23-07	259	71,20	0,27	34,77	105,97	23,48	23	1,02
25-09	251	80,62	0,32	36,29	116,91	10,94	64	0,17

Tableau n° 7.- Productivité journalière, pendant la période étudiée, de la partie épigée de Zostera marina en zone non exondable.

Dates (1980)	Densité (N.m ⁻²)	Biomasse (g.m ⁻²)	Pi (g)	Pertes (g.m ⁻²)	Biomasse totale (g.m ⁻²)	Biomasse apparente formée (g.m ⁻²)	Durée (jours)	Product. (g.m ⁻² .j ⁻¹)
30-01	3045	48,95	0,0161	-	48,95	-	-	-
18-02	3342	34,90	0,0104	-	34,90	-	19	-
24-04	2338	25,55	0,0109	12,65	38,20	3,30	66	0,05
27-05	1323	18,02	0,0136	25,44	43,57	5,37	33	0,16
30-06	1664	21,07	0,0127	21,14	42,21	0	34	0
23-07	858	15,66	0,0183	31,30	46,98	3,41	23	0,15
25-09	1851	18,17	0,0098	41,32	59,49	12,51	64	0,20

Tableau n° 8.- Productivité journalière, pendant la période étudiée, de la partie endogée (racines et rhizomes) de Zostera marina en zone non exondable.

Le maximum de productivité des rameaux de feuilles se situe également en juin et juillet. Les deux herbiers semblent réagir identiquement pour la production de feuilles; il faut certainement corrélérer ce phénomène à l'évolution de la température et de l'énergie lumineuse qui atteignent leur maximum tous les deux à cette époque.

Le maximum de production des rhizomes, en automne, semble soutenir l'hypothèse d'une mise en place des réserves avant la saison froide.

Les valeurs de biomasse et de densité obtenues à la suite de l'échantillonnage du 25-05-80, nettement inférieures à la réalité soulignent les difficultés d'investigation en zone non exondable.

En conclusion, l'herbier intertidal et l'herbier non exondable montrent deux stratégies évolutives différentes. Les périodes favorables à la croissance sont les mêmes et correspondent aux maxima de température et d'éclairement. La forme annuelle intertidale, plus petite, atteint en quelques mois une biomasse et une densité élevées grâce à une forte productivité (plus de 3 g.m⁻².j⁻¹); la dégénérescence commence dès que les rameaux florifères sont mûrs. La forme pérennante, plus grande, montre une augmentation de biomasse plus par croissance des feuilles que par augmentation de la densité; sa production maximale est moins forte que la forme précédente mais est plus constante tout au long de l'année. Le mode de reproduction végétatif se met en place en automne avec l'accumulation de réserves au niveau des rhizomes.

IV/ APPROCHE PHENOLOGIQUE

Jusqu'à présent, la distinction entre les deux types d'herbier s'est surtout faite au vu des résultats des biomasses et des densités. Des remarques ont été formulées succinctement sur l'aspect général des plantes: les zostères intertidales sont plus petites que les zostères non exondables. Il peut être intéressant de compléter cette description par une étude morphologique et phénologique qui permettra de cerner d'un peu plus près les aspects écologiques des herbiers morbihannais.

Zostera marina est une espèce typique de l'infralittoral qui pénètre dans le médiolittoral jusqu'au niveau de la mi-marée. Vers les niveaux supérieurs de son aire de répartition, les conditions physico-chimiques du milieu s'éloignent de l'optimum requis pour la croissance. La réponse de la plante à ces conditions s'exprime par une forme annuelle, suffisamment différente morphologiquement par la taille pour avoir été décrite sous l'appellation spécifique Zostera angustifolia (Tutin, 1942; Markgraf, 1972). Cette forme écologique est maintenant bien connue et a été décrite par divers auteurs (Keddy & Patriquin, 1978; Den Hartog, 1977; Mc Millan & Phillips, 1979).

Les mesures et les observations effectuées au cours de cette étude permettent de préciser les grands caractères morphologiques et phénologiques d'un herbier intertidal et d'un herbier non exondable (cf. figure n° 13):

- rhizomes: les segments ont 8 à 10 mm de long en zone intertidale dès le mois de mai contre 10 à 17 mm en zone non exondable;

- feuilles: la longueur moyenne des feuilles est de 125 à 150 mm sur les vasières intertidales contre environ 350 mm dans l'infralittoral où les maxima observés dépassent 550 mm; la largeur des feuilles est supérieure en zone non exondable (4 à 6 mm contre 2 à 2,5 mm); le nombre de feuilles par rameau ne diffère pas significativement dans les deux sites et oscille entre 4 et 6 à partir du mois de mai;

- rameaux florifères: ils sont semblables avec environ une dizaine de spathes et ^{une} longueur de 500 à 700 mm, mais sont beaucoup plus nombreux en zone intertidale qu'en zone non exondable (cf. figure n° 14).

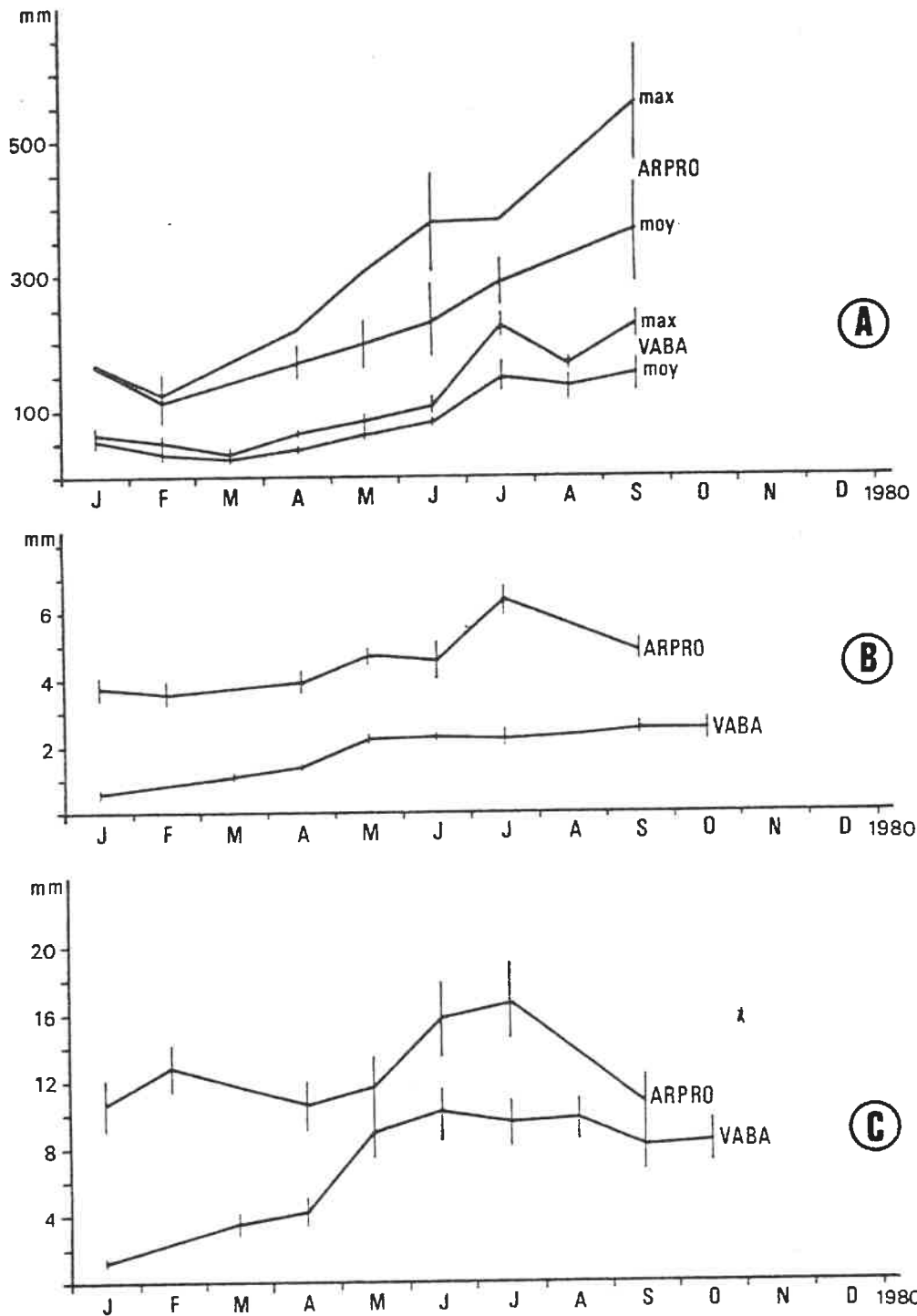


Figure n° 13.- *Zostera marina*. Phénologie.

A. Longueur des feuilles.

B. Largeur des feuilles.

C. Longueur des segments de rhizomes.

VABA: Vasière intertidale de l'île Bailleron.

ARPRO: Côte est de l'île d'Arz.

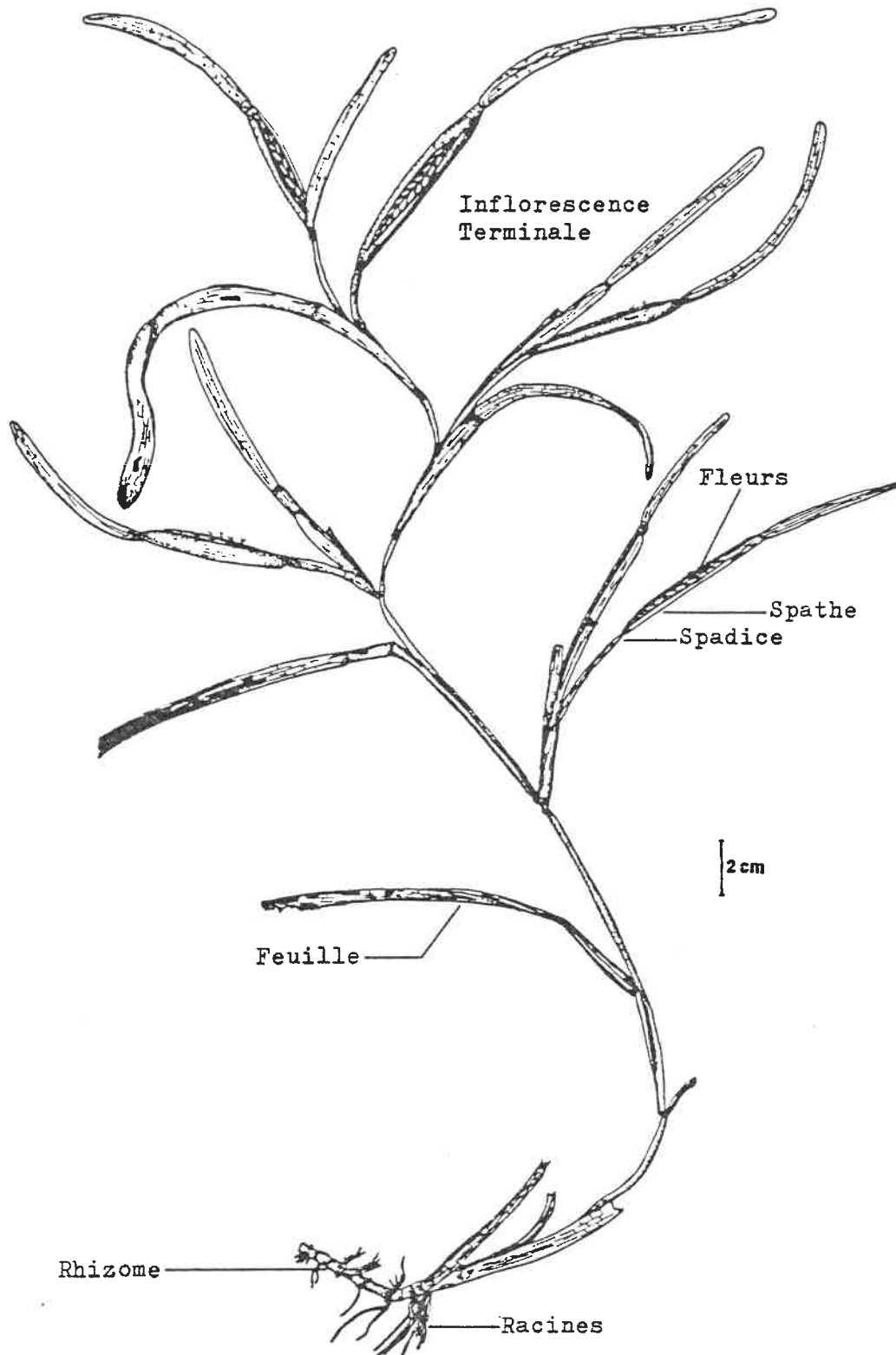


Figure n° 14.- Rameau florifère de Zostera marina.

Sept séquences phénologiques ont été définies lors du développement; la date de leur première observation, dans chaque herbier a été retenue. Il en résulte le schéma d'évolution annuel suivant:

	Zone intertidale	Zone non exondable
Germination des graines	mars	pas observée
Production de feuilles	avril	février
Spathes visibles	mai-juin	avril-mai
Fleurs	juin	mai
Pollen émis	juin, septembre	mai
Fruit	juillet	juin
Emission des graines	septembre, octobre, novembre	septembre, octobre

Le développement est identique, exceptés un retard dans l'apparition des stades en zone intertidale par rapport à la zone non exondable et aussi la présence de nombreuses germinations de graines sur les vasières découvrantes.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La répartition bathymétrique de Zostera marina s'étend généralement depuis la zone intertidale jusqu'à des profondeurs de 12 mètres environ. La diminution de l'intensité de l'énergie lumineuse avec la profondeur serait le facteur déterminant la limite inférieure. Nienhuis & De Bree (1977) ont en effet observé un approfondissement de la répartition des herbiers de zostères à la suite d'une augmentation de la transparence des eaux d'une zone estuarienne hollandaise, récemment isolée par une digue. Dans le Golfe du Morbihan, la profondeur maximale atteinte par les herbiers est de l'ordre de 3-4 mètres sous le niveau des basses mers. La forte turbidité, qui freine considérablement la pénétration de la lumière solaire dans l'eau, est certainement, avec l'intensité des courants, le facteur limitant le développement vers les bas niveaux des herbiers de zostères.

Le temps d'exposition à l'air, la dessiccation et la température influencent chacun l'extension des herbiers en zone intertidale. Pour Keller & Harris (1966), la limite supérieure atteinte par les zostères, en Californie, correspond au niveau où le substrat est recouvert d'eau 86 % du temps. Sur la vasière de l'île Bailleron, le temps moyen de recouvrement de la limite supérieure des herbiers est inférieur à 65 %. Sur ce substrat, très fortement imbibé, l'écoulement de l'eau à basse mer est considérablement ralenti par les feuilles des zostères qui baignent ainsi pratiquement en permanence dans une couche d'eau superficielle; les effets de la dessiccation sont alors très atténués. D'après Keller & Harris (op. cit.), la dessiccation pendant l'exposition à l'air affecte l'activité photosynthétique et la reproduction végétative; ils rapprochent alors leurs observations de celles de Strawn (1961) sur d'autres plantes aquatiques intertidales. Si la dessiccation semble assez faible sur les estrans morbihannais à basse mer, les variations de température et de salinité de la couche d'eau superficielle et des flaques lors de l'exposition peuvent être responsables d'une hypertonie du milieu défavorable au maintien et au développement des zostères (Biebl & Mc Roy, 1971).

Les travaux de divers auteurs ont montré que l'optimum de biomasse et de densité des zostères se situait sous le niveau de la basse

mer entre -1 et -4 mètres (Backman & Barilotti, 1976; Keller & Harris, 1966; Tanigushi & Yamada, 1979). Dans le Golfe du Morbihan, ces observations, valables dans l'ensemble, ne sont pas toujours vérifiées dans le détail. La biomasse intertidale montre un maximum soudain en juillet avec $237,63 \text{ g.m}^{-2}$. Elle est alors temporairement supérieure à celle de l'infralittoral qui se maintient pendant plusieurs mois entre 100 et 110 g.m^{-2} (cf. figures n° 6 et 7). Un phénomène analogue s'observe dans l'évolution annuelle des densités (cf. figure n° 9). Ces constatations suscitent une analyse des conditions qui règnent sur les estrans meubles intertidaux morbihannais. Les conditions climatiques pendant la période d'étude se sont caractérisées par des températures douces au printemps et peu élevées au début de l'été. Les écarts thermiques étaient donc relativement atténués lors des basses mers d'avril à juillet; les variations de salinité et de température dans la couche d'eau superficielle ainsi que la dessiccation ont donc très peu affecté les zostères. Si l'on considère que l'énergie lumineuse était disponible pratiquement sans limite lors basses mers diurnes et que les racines et les rhizomes pouvaient absorber les sels nutritifs du sédiment et de l'eau interstitielle (Mc Roy & al, 1972), toutes les conditions favorables à une forte activité photosynthétique étaient réunies. Ceci expliquerait en partie les maxima soudains et temporaires du début de l'été. Dès que les conditions estivales devinrent trop dures, comme ce fut le cas en août, la dessiccation et les variations thermiques affectèrent la physiologie des plantes et apparurent alors des nécroses qui étaient autant de points sensibles aux actions mécaniques des vagues et des courants. A cette époque, par contre, les conditions de l'infralittoral étaient toujours favorables au développement des herbiers de zostères et leur biomasse devenait relativement plus élevée que celle des herbiers intertidaux.

L'analyse des valeurs de biomasse de zostères distribuées dans l'ensemble de leur aire mondiale de répartition, collectées par Mc Roy & Mc Millan (1977), permettent de situer les herbiers morbihannais dans la moyenne des formations végétales mondiales de ce type. Les mesures citées par ces auteurs varient considérablement d'un site à l'autre et s'étalent de près d'une trentaine de grammes à environ 2 000 grammes en poids sec par mètre-carré, avec parfois des biomasses exceptionnellement élevées qui dépassent localement 5 kg P.S.m^{-2} !

Dans le Golfe du Morbihan, les biomasses totales atteignent leur maximum en juin-juillet. Ce modèle unimodal, avec un maximum estival,

a déjà été décrit par Mc Roy (1966) en Alaska, par Phillips (1972) sur la côte est des Etats-Unis, par Jacobs (1979) à Roscoff et par Tanigushi & Yamada (1979) au Japon.

La croissance linéaire des feuilles passe également par un maximum en été. Les feuilles sont significativement plus longues et plus larges en zone non exondable que sur les vasières découvrantes. Ces propos rejoignent les observations de Keller & Harris (1966) et de Tanigushi & Yamada (1979) qui constatent que l'optimum de croissance se situe sous le niveau de la basse mer.

L'effort de reproduction sexuée des zostères est environ quatre fois supérieur en zone intertidale qu'en zone non exondable. Si la reproduction sexuée semble faible en zone non exondable, l'augmentation de biomasse et de densité des rhizomes à la fin de l'été laisse supposer une reproduction végétative active dès le printemps; les rhizomes accumuleraient les réserves pendant l'hiver. Par comparaison avec les travaux de Harrison (1979) menées au Canada sur l'écologie de deux herbiers de zostères (Zostera marina et Zostera americana), voisins des deux types d'herbier à Zostera marina distingués dans cette présente étude, il est raisonnable d'envisager deux modèles de stratégies évolutives pour les herbiers non exondables et intertidaux du Golfe du Morbihan. L'herbier intertidal constitué de plantes petites, à croissance rapide, colonisant chaque année les vasières par germination de graines et disparaissant en automne caractérise le modèle théorique de sélection "r", alors qu'en zone non exondable, l'herbier composé de plantes pérennantes, de grandes tailles qui se développent surtout à partir de rhizomes répond à une stratégie évolutive de modèle "K" (Pianka, 1970).

Les herbiers de zostères se caractérisent par une productivité exceptionnellement élevée qui peut avantageusement rivaliser avec les cultures agricoles les plus productives (Westlake, 1963; Phillips, 1978).

Depuis les travaux précurseurs de Petersen (1913), la littérature abonde de données sur la productivité des zostères. Avec une productivité de 4 à 5 grammes en poids sec par mètre-carré et par jour, soit environ 1,8 à 2 g de C.m⁻².j⁻¹, les herbiers de zostères morbihannais sont tout à fait comparables aux autres herbiers mondiaux; les valeurs citées par Mc Roy & Mc Millan (1977) s'échelonnent entre 0,04 et 7,3 g de C.m⁻².j⁻¹.

La production des herbiers de zostères a souvent été estimée à partir des variations de biomasse (Petersen, 1913; Grøntved, 1958). Mais, il a été démontré que la plupart des plantes macrophytes aquatiques sont

sujettes à de telles pertes de matériel vivant par l'action des courants que ces méthodes de calcul sous-estiment plus ou moins, selon le cas, l'importance de la production. Pour cette raison, il faut envisager que les mesures de production des herbiers morbihannais peuvent être inférieures à la réalité, particulièrement à partir du mois d'août où l'arrachage mécanique devient intense. Il paraîtrait donc souhaitable d'estimer la production des herbiers de zostères en se basant sur des techniques de marquages des feuilles (Zieman, 1974, 1975; Sand-Jensen, 1975; Jacobs, 1979; Mukai & al, 1979). Ces techniques, bien que simples dans leur principe, n'ont pas pu être mise en oeuvre dans l'étude des herbiers morbihannais compte tenu des difficultés de manipulations fines sur les vasières intertidales. Elles ont pourtant été testées sur des cultures en laboratoire, mais les résultats ne pourraient être probants qu'à conditions de recréer exactement les conditions naturelles, ce qui n'est pas aisé à réaliser simplement.

Il convient donc de savoir que les valeurs de production des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan peuvent être en partie biaisées en zone intertidale, à partir du milieu de l'été, période où l'exportation de matériel vivant devient non négligeable.

D'une manière générale, la productivité du milieu marin est basée sur le modèle d'un océan ouvert et uniformément peu productif, exceptés quelques sites ponctuels à très forte production. Ces sites privilégiés sont essentiellement localisés d'une part dans les zones "d'upwelling" et d'autre part dans les franges littorales abritées caractérisées par les marais salants, les formations de mangrove ou les herbiers marins. Dans ces endroits s'effectuent les premières fixations biologiques du carbone qui peut ensuite être en partie distribué dans l'ensemble de l'océan à travers tout le réseau trophique.

La productivité des herbiers de zostères suit en fait un modèle très complexe. Pour approcher la productivité primaire, il faut tenir compte de nombreuses composantes. Outre la production propre des zostères, il y a celle des algues benthiques, celle des algues épiphytiques et celle du phytoplancton. Il existe parfois entre chacune d'elles des interrelations complexes; par exemple, les zostères peuvent relâcher dans le milieu environnant ou fournir directement à leur flore épiphytique des sels nutritifs (phosphate, ammoniac) prélevés par les rhizomes et les racines dans le sédiment (Mc Roy & al, 1972; Mc Roy & Goering, 1974; Harlin, 1971, 1973).

L'estimation de chaque élément de cette productivité nécessite la mise en oeuvre d'une technique élaborée différente. C'est une raison pour laquelle, malgré de nombreuses données sur la productivité propre des zostères, les mécanismes fins de la dynamique de la communauté des herbiers sont encore, en grande partie, inconnus.

L'herbier de zostères, grâce à sa forte production et grâce au milieu écologique privilégié qu'il induit par sa présence permet le maintien de richesses biologiques de haute valeur. Au niveau du Golfe du Morbihan, il supporte chaque hiver la présence de de 120 à 130 000 oiseaux d'eau qui se nourrissent directement des feuilles ou de la macrofaune benthique associée; c'est également le site privilégié de nurseries de poissons et de céphalopodes, base d'activités socio-économiques.

L'herbier intertidal montre des fluctuations de recouvrement très importantes qui peuvent être dûes à l'insuccès de la recolonisation des vasières par les germinations au printemps. Ce caractère aléatoire du recouvrement peut être préjudiciable au maintien hivernal des bernaches qui se nourrissent exclusivement aux dépens de l'herbier intertidal.

Une étude approfondie des conditions de germination des graines et de la réactivité des pousses aux paramètres du milieu permettrait de cerner de plus près l'écologie de ce type de zostères si important à l'économie biologique du Golfe du Morbihan.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Backman T.W. & Barilotti D.C. 1976.- Irradiance reduction: effects on standing crops of the eelgrass Zostera marina in a coastal lagoon. Mar. Biol., 34, pp 33-40.
- Biebl R. & Mc Roy C.P. 1971.- Plasmatic resistance and rate of respiration and photosynthesis of Zostera marina at different salinities and temperatures. Mar. Biol., 8, pp 48-56.
- Bittaker H.F. & Iverson R.L. 1976.- Thalassia testudinum productivity: a field comparison measurements methods. Mar. Biol., 37, pp 39-46.
- Conover J.T. 1968.- Importance of natural diffusion gradients and transport of substances related to benthic marine plant metabolism. Bot. Mar., 11, pp 1-9.
- Den Hartog C. 1972.- The identity of Zostera marina var. angustifolia Hornemann (Potamogetonaceae). Blumea, 20, p 150.
- Den Hartog C. 1977.- Structure, function and classification in seagrass community. In: Seagrass Ecosystems: a scientific perspective, Mc Roy & Helfferich, ed., New York. M. Dekker, Inc. pp 89-121.
- Denis P. 1978.- Approche écologique sur les estrans meubles intertidaux de la partie orientale du Golfe du Morbihan. Thèse 3^e cycle Océanogr., Paris 6, 146 p.
- Gessner F. & Hammer L. 1961.- Investigaciones sobre el clima de la luz en las regiones marina de la costa Venezolana. Bol. Inst. Oceanogr., 1, pp 263-272.
- Grøntved J. 1957.- A sampler for underwater macrovegetation in shallow waters. J. Cons. Int. Explor. Mer., 22, pp 293-297.
- Grøntved J. 1958.- Underwater macrovegetation in shallow coastal waters. J. Cons. Int. Explor. Mer., 24, pp 32-42.
- Harlin M.M. 1971.- Translocation between marine hosts and their epiphytic algae. Plant. Physiol., 47 (Suppl.), p 41.
- Harlin M.M. 1973.- Transfer of products between epiphytic marine algae and host plants. J. Phycol., 9, pp 243-248.
- Harrisson P.G. 1979.- Reproductive strategies in intertidal populations of two co-occurring seagrasses (Zostera spp). Can. J. Bot., 57, pp 2635-38
- Hartman R.T. & Brown D.L. 1967.- Changes in internal atmosphere of submerged vascular hydrophytes in relation to photosynthesis. Ecology, 48, 252-68
- Jacobs R.P.W.M. 1979.- Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass Zostera marina L., at Roscoff, France. Aquat. Bot., 7, pp 151-172.
- Keddy C.J. & Patriquin D.G. 1978.- An annual form of eelgrass in Nova Scotia. Aquat. Bot., 5, pp 163-170.
- Keller M. & Harris S.W. 1966.- The growth of eelgrass in relation to tidal depth. J. Wildl. Mgmt., 30, pp 280-285.
- Luther H. 1951.- Verarbeitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. II. Spezieller Teil. Acta Bot. Fenn., 50, pp 1-370.
- Mc Millan C. & Phillips R.C. 1979.- Differentiation in habitat response among populations of New World Seagrasses. Aquat. Bot. 7, pp 185-196.
- Mc Roy C.P. 1966.- Standing Stock and ecology of eelgrass (Zostera marina L.) in Izembek Lagoon, Alaska. Thesis, Univ. Washington, 138 p.
- Mc Roy C.P. 1968.- The distribution and biogeography of Zostera marina (eelgrass) in Alaska. Pac. Sci., 22, pp 507-513.
- Mc Roy C.P. 1969.- Eelgrass under arctic ice. Nature, 224, pp 818-819.
- Mc Roy C.P. & Barsdate R.J. 1970.- Phosphate absorption in eelgrass. Limnol. Oceanogr., 15, pp 6-13.

- Mc Roy C.P., Barstare R.J. & Nebert M. 1972.- Phosphorus cycling in a eelgrass (Zostera marina) ecosystem. Limnol. Oceanogr., 17, pp 58-67.
- Mc Roy C.P. & Goering J.J. 1974.- Nutrient transfert between the seagrass Zostera marina and its epiphytes. Nature, 248, pp 173-174.
- Mc Roy C.P. & Mc Millan C. 1977.- Production, ecology and physiology of seagrasses. In: Seagrass Ecosystems: a scientific perspective, Mc Roy & Helffferich, ed., New York. M. Dekker, Inc. pp 53-87.
- Mahéo R. 1971.- Le stationnement hivernal des Anatidés dans le Golfe du Morbihan (Bretagne Méridionale): saisons 1960-61 à 1969-70. L'Oiseau et R.F.O., 41, pp 11-40.
- Mahéo R. 1976.- The Brent Geese of France, with special reference to the Golfe du Morbihan. Wildfowl, 27, pp 55-62.
- Markraf F. 1972.- Definition of Zostera marina var. angustifolia. Taxon, 21, pp 715-716.
- Mathiesen H. & Nielsen J. 1956.- Botaniske undersøgelser Randers Fjord. Bot. Tidsskr., 53, pp 1-34.
- Mukai H., Aioi K., Koike I., Iizumi H., Ohtsu M; & Hattori A. 1979.- Growth and organic production of eelgrass (Zostera marina L.) in temperate waters of the Pacific Coast of Japan. I. Growth analysis in Spring-Summer. Aquat. Bot., 7, pp 47-56.
- Nienhuis P.H. & De Bree B.H.H. 1977.- Production and ecology of eelgrass (Zostera marina L.) in the Grevelingen Estuary, the Netherlands, before and after the closure. Hydrobiol., 52, pp 55-66.
- Nixon S.W. & Oviatt C.A. 1972.- Preliminary measurements of midsummer metabolism in beds of eelgrass, Zostera marina. Ecology, 53, pp 150-153.
- Odum H.T. & Hoskin G.M. 1958.- Comparative studies on the metabolism of marine waters. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, 5, pp 16-46.
- Ott J.A. & Losert A. 1979.- A new quantitative sampler for submerged macrophytes, especially seagrass. Senckend Marit., 11, pp 39-45.
- Patriquin D.G. 1973.- Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm Thalassia testudinum. König. Carrib. J. Sci., 13, pp 111-121.
- Petersen C.G.J. 1913.- Om Baendeltangens (Zostera marina) Aars-Produktion i de danske Farvande. In: F.E. Jungersen and J.E.B. Warning, eds., Mindeskrift i Anledning af Hundrearet for Japetus Steenstrups Fødsel. B. Lunos Botrykkeri, Copenhagen. N° 9, 20 p.
- Phillips R.C. 1972.- Ecological life history of Zostera marina L. (eelgrass) in Puget Sound, Washington.
- Phillips R.C. 1978.- Seagrasses and the coastal marine environment. Oceanus, 21, pp 30-40.
- Pianka E.R. 1970.- On r- and K- selection. Am.Nat., pp 592-597.
- Rasmussen E. 1977.- The wasting disease of eelgrass Zostera marina and its effects on environmental factors and faunal. In: Seagrass Ecosystems: a scientific perspective, Mc Roy & Helffferich, ed., New York. M. Dekker, Inc. pp 1-51.
- Sand-Jenden K. 1975.- Biomass, net production and growth dynamics in a eelgrass (Zostera marina L.) population in Vellerup Vig, Denmark. Ophelia, 14, pp 185-201.
- Setchell W.A. 1929.- Morphological and phenological notes on Zostera marina L. Univ. Calif. Publ. Bot., 14, pp 389-452.
- Strawn K. 1961.- Factors influencing the zonation of submerged monocotyledons at Cedar Key, Florida. J. Wildl. Mgmt., 25, pp 178-189.
- Tanigushi K. & Yamada Y. 1979.- Vertical distribution and natural life history of Zostera marina LINNE and some other species of seagrass in Iida Bay of the Noto Peninsula on the Honshu, Japan Sea Coast. (En japonais). Bull. Japan sea Reg. Fish. Res. Lab., 30, pp 111-122.

- Tutin T.G. 1942.- Zostera L. J. Ecol. 30, pp 217-226.
- Westlake D.F. 1963.- Comparisons of plant productivity. Biol. Rev. 38, pp 385-425.
- Westlake D.F. 1965.- Theoretical aspects of comparability of productivity data. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 (Suppl.), pp 313-322.
- Westlake D.F. 1967.- Some effects of low-velocity currents on the metabolism of aquatic macrophytes. J. Exp. Bot. 18, pp 187-205.
- Wetzel R.G. 1964.- A comparative study of the primary productivity of higher plants, periphyton and phytoplankton in a large, shallow lake. Int. Res. Ges. Hydrobiol., 49, pp 1-61.
- Wetzel R.G. 1965.- Techniques and problems of primary productivity measurement in higher aquatic plants and periphyton. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18, (Suppl.), pp 249-267.
- Zieman J.C. 1974.- Methods for the study of the growth and production of Turtle Grass, Thalassia testudinum., König. Aquaculture, 4, pp 139-143.
- Zieman J.C. 1975.- Quantitative and dynamic aspects of the ecology of turtle grass, Thalassia testudinum. In: Cronin, LE (ED), Estuarine Research, Vol. 1. Academic Press, New York, pp 541-562.
- Zieman J.C. & Wetzel R.G. 1980.- Productivity in Seagrasses: methods and rates. In: Handbook of Seagrass Biology: An ecosystem perspective. Phillips & Mc Roy, ed. Gartland STPM Press, New York, pp 87-116.