



HAL
open science

Rôles des facteurs environnementaux et des interactions biomorphodynamiques sur l'évolution spatio-temporelle des herbiers de zostères dans une lagune mésotidale.

Mathis Cognat

► **To cite this version:**

Mathis Cognat. Rôles des facteurs environnementaux et des interactions biomorphodynamiques sur l'évolution spatio-temporelle des herbiers de zostères dans une lagune mésotidale.. Ingénierie de l'environnement. Université de Bordeaux, 2019. Français. NNT : 2019BORD0170 . tel-03372209

HAL Id: tel-03372209

<https://theses.hal.science/tel-03372209>

Submitted on 10 Oct 2021

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

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

THÈSE PRÉSENTÉE POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Spécialité : Physique de l'environnement

Par Mathis COGNAT

**Rôles des facteurs environnementaux et des interactions biomorphodynamiques sur
l'évolution spatio-temporelle des herbiers de zostères dans une lagune mésotidale.**

Sous la direction de : Florian GANTHY, Aldo SOTTOLICHIO

Soutenue le : 09/10/2019

Devant la commission d'examen formée de :

M. NEUMEIER Urs	Professeur, Institut des sciences de la mer de Rimouski	Rapporteur
M. PEREZ-LLORENS José Lucas	Professeur, Université de Cadiz	Rapporteur
Mme CAYOCCA Florence	Chargé de mission, Agence Française pour la biodiversité	Examineur
M. MICHALET Richard	Professeur, Université de Bordeaux	Examineur
M. SOTTOLICHIO Aldo	Maître de conférences et HDR, Université de Bordeaux	Co-directeur de thèse
M. GANTHY Florian	Chargé de recherche, Ifremer	Co-directeur de thèse
Mme JEANDENAND Sabine	Directrice Générale des services techniques du SIBA	Invité

Accueil et financement

Cette étude a été menée avec le support financier de l'Ifremer et de l'Agence Nationale pour la Recherche (ANR) dans le cadre du Programme pour les Investissements d'Avenir du Laboratoire d'Excellence (LabEx) COTE (ANR-10-LABX-45).



Je tiens à remercier l'Ifremer pour le soutien logistique, l'accueil dans les locaux du Laboratoire Environnement Ressources Arcachon mais aussi pour la mise à disposition de ses moyens nautiques.



Je remercie également le Pôle de Calcul et de Données Marine (PCDM) pour m'avoir fourni l'accès à DATARMOR (espace de stockage, accès aux données, ressources de calcul).

Remerciements

En premier lieu, je dois souligner que ce travail demeure le résultat de la collaboration, du partage et du soutien de toute une communauté.

Je remercie Aldo Sottolichio d'avoir accepté la direction de cette thèse mais aussi pour l'intérêt qu'il a porté à ce travail, son soutien et ses précieux conseils.

Comment exprimer en quelques lignes la profonde gratitude que je ressens pour mon encadrant de thèse Florian Ganthy ? D'abord, un immense merci pour tes constants encouragements, ta bienveillance et ta patience à toute épreuve. Merci aussi pour la richesse de tes enseignements et ton aide précieuse tant en programmation que pour l'utilisation du modèle MARS3D. Encore merci pour ta disponibilité à répondre à mes nombreuses interrogations et à résoudre mes bugs dans les routines. Enfin, je te remercie pour la rigueur scientifique que tu m'as apportée.

Je tiens à présent à remercier Isabelle Auby. Ton accompagnement tout au long de cette thèse, tes nombreux conseils, tes relectures critiques du manuscrit, mais aussi ta vision scientifique globale et ta connaissance sans faille du Bassin ont ajouté du qualitatif. Je garderai en mémoire ta gentillesse et ton soutien, en particulier dans les situations difficiles induites par le doute ou le questionnement, état propre au doctorant.

Un grand merci à Loic Rigouin pour son aide et sa bonne humeur lors des expérimentations sur le terrain.

Je remercie sincèrement l'ensemble des scientifiques qui m'ont aidé au cours de ces trois années dont notamment Frédéric Barraquand, Valérie David, Pierre Le Hir, Martin Marzloff et Romaric Verney. Merci aussi à ceux que j'aurais oublié.

Je voudrais aussi remercier Hélène Oger-Jeanneret de m'avoir accueilli au sein de son laboratoire ainsi que l'ensemble du personnel d'Ifremer Arcachon, Danièle Maurer, Laure Gouriou, Florence Trut, Claire Meteigner, Florence D'Amico, Myriam Rumebe Perriere, Marie-Pierre Tournaire, Gilles Trut. Merci de m'avoir si chaleureusement accueilli, merci pour votre gentillesse et votre bonne humeur.

Pour finir, je veux remercier ma famille et mes ami(e)s pour m'avoir soutenu voire supporté pendant toutes ces années. En premier lieu, bien sûr, je voudrais remercier mes parents pour m'avoir donné la chance de réaliser des études supérieures mais surtout pour leur soutien sans faille et leurs multiples attentions. Merci à ma grand-mère, Monique Cognat, pour sa gentillesse et le soutien logistique de ses bons gâteaux que j'emportais après un week-end en famille. Merci à mon frère, Robin, et ma sœur, Romane, pour avoir toujours cru en moi. Marion et maman, merci pour vos relectures orthographiques.

Enfin je remercie Aurore pour avoir accepté mes états d'âme, mes tracasseries et mes moments de doute. Merci aussi pour ton aide en ce qui concerne le traitement des échantillons de biométrie lorsque j'étais débordé.

Puisque cela m'est permis, je voudrais dédier cette thèse à mon grand-père, Gabriel Bonnal dit Papy Gaby, qui m'a donné la soif d'apprendre en prônant la connaissance comme la plus grande des richesses dès mon plus jeune âge. Il faisait tous ses calculs de tête et avait une mémoire infallible ...

Résumé

Les phanérogames marines constituent un compartiment biologique fondamental et fournissent de nombreux services écosystémiques. Comprendre leur évolution et les interactions avec leur environnement physique est un enjeu scientifique majeur à l'échelle mondiale. Dans le bassin d'Arcachon, des herbiers de *Zostera noltei* (le plus grand d'Europe) et de *Zostera marina* ont vu leur surfaces régresser fortement ces deux dernières décennies. La régression s'est accompagnée d'une augmentation des concentrations en sédiments en suspension et de modifications morphologiques significatives. Dans ce contexte, et à travers cet exemple régional, les objectifs de la thèse sont de mieux comprendre les causes physiques de la régression des herbiers de zostères et de démêler et de quantifier les conséquences physiques de la régression et les effets de rétrocontrôle.

Un monitoring exhaustif des herbiers (suivi des paramètres biologiques, chimiques et physiques sur neuf sites durant une année) a montré d'une part l'extrême variabilité des conditions environnementales auxquelles sont soumis les herbiers de zostères naines du Bassin et d'autre part d'importantes différences démographiques, morphologiques et biochimiques entre les plantes des différents sites. Certaines de ces différences reflètent leur capacité d'adaptation à l'intensité d'un forçage. Un modèle logistique croissance a montré qu'outre la lumière, les paramètres principaux qui contrôlent le développement de *Z. noltei* à l'échelle du Bassin sont les forçages hydrodynamiques. Toutefois à l'échelle locale, d'autres facteurs tels que la teneur en matière organique ou la microtopographie s'avèrent prépondérants.

Dans un second temps, une analyse associant des données historiques et des scénarios de modélisation hydrodynamique a montré que la profondeur maximale colonisée par les deux espèces de zostères avait fortement diminué entre 1989 et 2016, suggérant un effet du manque de lumière sur l'évolution de la distribution des deux espèces. Par ailleurs, il s'est avéré que la régression des zostères naines avait débuté au niveau des zones les plus pentues des estrans, qui correspondent aux rebords des chenaux et sont donc soumises aux courants les plus intenses, suggérant là encore un effet de l'intensité des courants sur la distribution de *Z. noltei*.

Les résultats des simulations numériques ont montré que la régression des deux espèces induit une augmentation importante de l'énergie hydrodynamique, non seulement localement dans les zones où les herbiers ont régressé, mais également à distance, au niveau des chenaux principaux et jusqu'à près de l'embouchure.

De plus, les effets hydrodynamiques induits par la régression initiale de *Z. marina* (1989-2007) ont contribué à la première phase du déclin des herbiers de *Z. noltei*. Ces résultats confirment en partie l'hypothèse que des processus de rétrocontrôle entre hydrodynamique et régression des herbiers de zostères sont intervenus au cours de la première phase du déclin des zostères. Par ailleurs, les conséquences hydrodynamiques directes de la première phase de régression des deux espèces (1989-2007) expliquent plus de 75 % de la seconde phase de régression de *Z. noltei* (2007-2012). Ces résultats confirment pleinement l'existence des processus de rétrocontrôle et met en évidence leur rôle prépondérant sur la dynamique des herbiers de *Z. noltei*.

En ce qui concerne *Z. marina*, il apparaît enfin que les conditions actuelles ne permettent pas sa reconquête des zones d'où elle a disparu. Au contraire, du fait de sa position intertidale la rendant moins sensible aux fortes turbidités, *Z. noltei* pourrait recoloniser un certain nombre d'estrans qui leur sont favorables sur le plan hydrodynamique. Ce processus de recolonisation, conduisant à une réduction de l'énergie hydrodynamique et à l'amélioration locale des conditions lumineuses, pourrait s'auto-amplifier de proche en proche et favoriser la reprise de *Z. marina* dans les chenaux.

Mots – clefs : Phanérogames, *Zostera spp.*, Espèce ingénieures, Croissance, Forçages environnementaux, Déclin, Modélisation statistique et numérique, processus de rétrocontrôle, biomorphodynamique, Bassin d'Arcachon.

Abstract

Seagrass meadows are a fundamental biological component and provide many ecosystem services in coastal areas. Understanding their evolution and interactions with their physical environment is a major scientific issue. In Arcachon Bay, seagrass meadows of *Zostera noltei* (the largest in Europe) and *Zostera marina* have sharply regressed over the last two decades. In the meantime, an increase in suspended sediment concentrations and significant morphological changes were observed. Based on this regional case study, the objectives of this thesis are to better understand the physical causes of seagrass bed regression, and also to quantify the physical consequences of the regression and possible feedback processes.

An extensive monitoring of biological, chemical and physical parameters at nine sites during one year showed the extreme variability of the environmental conditions to which the *Z. noltei* beds are subject in Arcachon Bay, the important demographic, morphological and biochemical differences between plants of different sites. Some of these differences reflect their ability to adapt to the intensity of a forcing. A logistic growth model has shown that in addition to light, the main parameters that control the development of *Z. noltei* at the scale of the bay are hydrodynamic forcing. However, at the local scale, other factors such as organic matter content or microtopography may be predominant.

In a second step, an analysis combining historical data and hydrodynamic modelling scenarios showed that the maximum depth colonized by the two species of seagrass strongly declined between 1989 and 2016. This analysis suggests that lack of light had an effect on the evolution of the distribution of the two species. In addition, it was found that the regression of *Z. noltei* began on the steepest areas of the tidal flat, which correspond to the edges of the channels and were therefore subject to the most intense currents, suggesting again an effect of intensity of currents on the distribution of *Z. noltei*.

The results of numerical simulations showed that the regression of both species induces a significant increase in hydrodynamic energy, not only locally in areas where the seagrass have declined, but also remotely, at the level of main channels and up to near the mouth.

In addition, the hydrodynamic effects induced by the initial regression of *Z. Marina* (1989-2007) contributed to the first phase of the decline of *Z. noltei* meadows. These results

partially confirm the hypothesis that feedback processes between hydrodynamics and regression of seagrass beds occurred during the first stage of seagrass decline. Furthermore, the direct hydrodynamic consequences of the first regression phase of the two species (1989-2007) accounted for more than 75% of the second regression phase of *Z. noltei* (2007-2012). These results fully confirm the existence of feedback processes and highlight their predominant role in the dynamics of *Z. noltei* meadows.

As far as *Z. marina* is concerned, it finally appears that the current conditions do not allow colonization of the areas from which it disappeared. On the contrary, due to its intertidal position making it less susceptible to high turbidity, *Z. noltei* could recolonize some tidal flats that present favourable hydrodynamic conditions. This process of recolonization, leading to a reduction of the hydrodynamic energy and to the local improvement of the light conditions, could self-amplify by adjaceting to each other and then promote the recovery of *Z. marina* in the channels.

Keywords: Seagrasses, *Zostera spp.*, Engineers species, Growth, Environmental forcing, Decline, Statistical and numerical modeling, feedback processes, biomorphodynamics, Arcachon Bay.

Table des matières

Remerciements.....	5
Résumé	7
Table des matières	11
Introduction générale.....	17
Chapitre 1. Etat de l'art.....	27
1.1 Les phanérogames marines dans leur environnement	28
1.1.1 Croissance et mode d'expansion	29
1.1.2 Besoins et facteurs de régulation	30
1.1.3 Rôle des herbiers de phanérogames dans l'écosystème	34
1.1.4 Régression des herbiers de phanérogames marines à l'échelle mondiale : causes et conséquences	36
1.1.4.1 Causes naturelles	37
1.1.4.2 Causes anthropiques.....	37
1.1.4.3 Conséquences du déclin des herbiers.....	39
1.1.4.4 Processus de rétrocontrôle.....	40
1.2 Présentation du site d'étude : le Bassin d'Arcachon	41
1.2.1 Présentation générale	41
1.2.1.1 Les forçages.....	43
1.2.1.2 Caractéristiques morpho-sédimentaires	45
1.2.2 Les herbiers du Bassin d'Arcachon	45
1.2.2.1 Zostères marines.....	46
1.2.2.2 Zostères naines	48
1.2.3 Causes et effets de la régression des herbiers du Bassin d'Arcachon... 51	

Chapitre 2. Dynamique spatio-temporelle des zostères naines en relation avec l'environnement	53
2.1 Introduction	54
2.2 Matériels et méthodes.....	56
2.2.1 Monitoring biophysique multi-site	56
2.2.1.1 Description des sites	56
2.2.1.2 Paramètres environnementaux	59
2.2.1.3 Paramètres additionnels.....	62
2.2.1.4 Paramètres biologiques	63
2.2.2 Analyse de données.....	65
2.2.2.1 Analyses statistiques.....	65
2.2.2.2 Modèle statistique de croissance	66
2.3 Résultats.....	70
2.3.1 Variabilité spatio-temporelle des facteurs environnementaux	70
2.3.2 Variabilité spatio-temporelle des paramètres biologiques.....	77
2.3.3 Analyses statistiques.....	81
2.3.3.1 ANOVA.....	81
2.3.3.2 Corrélations.....	81
2.3.3.3 ACP	85
2.3.3.4 Modélisation statistique	89
2.4 Discussion.....	102
2.4.1 Variabilité des forçages environnementaux.....	102
2.4.2 Variabilité des herbiers.....	104
2.4.3 Facteurs de contrôle et processus d'adaptation.....	107
2.5 Conclusions	112

Chapitre 3. Etude spatio-temporelle de la régression des herbiers de zostère en relation avec la bathymétrie et l'hydrodynamique.....	115
3.1 Introduction	116
3.2 Relations entre évolution des herbiers de zostères et morphologie	117
3.2.1 Données disponibles et traitement	117
3.2.1.1 Données bathymétriques.....	117
3.2.1.2 Données cartographiques de l'extension des herbiers de zostères	118
3.2.1.3 Croisement des données bathymétriques et des cartes d'herbiers	120
3.2.2 Caractérisation de l'évolution des herbiers en fonction de la bathymétrie	123
3.2.2.1 Evolutions bathymétriques	123
3.2.2.2 Evolution spatiale des herbiers de zostères	125
3.2.2.3 Relation entre la bathymétrie et la dynamique de l'emprise des herbiers	128
3.3 Relations entre l'évolution des herbiers de zostères et l'hydrodynamique	134
3.3.1 Le modèle hydrodynamique MARS3D.....	134
3.3.1.1 Description du modèle.....	134
3.3.1.2 Configuration appliquée au Bassin d'Arcachon	137
3.3.1.3 Description des simulations réalisées.....	141
3.3.1.4 Paramètres hydrodynamiques calculés	143
3.3.2 Résultats	146
3.3.2.1 Effets de la régression de l'emprise des deux espèces de zostères sur les vitesses au fond.....	146

3.3.2.2	Effets de la régression de l’emprise des deux espèces de zostères sur le potentiel d’arrachement des feuilles/d’affouillement	150
3.3.2.3	Effets de la régression de l’emprise des deux espèces de zostères sur le temps de renouvellement des masses d’eau	152
3.3.2.4	Effets de la régression de l’emprise des deux espèces de zostères sur la circulation générale	154
3.3.2.5	Effets de la régression initiale de <i>Z. marina</i> sur les vitesses de courants au fond et sur le potentiel d’arrachement des feuilles/d’affouillement .	156
3.4	Discussion.....	158
3.4.1	Mécanismes de rétrocontrôle	159
3.4.2	Relation entres les impacts de la régression sur l’hydrodynamique et l’évolution bathymétrique	166
3.4.3	Habitats potentiels	169
3.4.3.1	Zostères marines.....	171
3.4.3.2	Zostères naines	173
3.5	Conclusions	176
	Conclusion générale et perspectives.....	179
	Références bibliographiques	189
	Liste des Figures	219
	Liste des Tables.....	227
	ANNEXES.....	229
	Annexe A : Cognat, M., Ganthy, F., Auby, I., Barraquand, F., Rigouin, L., & Sottolichio, A. (2018). Environmental factors controlling biomass development of seagrass meadows of <i>Zostera noltei</i> after a drastic decline (Arcachon Bay, France). <i>Journal of sea research</i> , 140, 87-104.....	230
	Annexe B : Résultats du modèle statistique de croissance pour la prédiction des variables complémentaires	280

Annexe C : Projection des couches SIG et construction des modèles numériques de terrain.....	288
Annexe D : Comparaison de l'énergie hydrodynamique cumulée induite par l'évolution de l'emprise des herbiers pour différentes valeurs de vitesse critiques.	298

Introduction générale

Les zones côtières sont à l'interface de trois grands domaines physiques : la lithosphère, l'hydrosphère et l'atmosphère. Ces lieux de transition abritent des écosystèmes riches et diversifiés, et fournissent d'importantes ressources tant écologiques que socio-économiques. En effet, les eaux peu profondes, riches en matières organiques et en nutriments d'origine continentale, laissent pénétrer la lumière du soleil et offrent des conditions favorables à la croissance des plantes, des coraux et du plancton. Elles constituent ainsi un biotope adéquat pour de nombreuses espèces où certaines passent l'ensemble de leur cycle de vie alors que d'autres viennent s'y nourrir et/ou s'y reproduire. Les zones côtières présentent une importante valeur économique, en constituant des espaces de loisir (Koch *et al.*, 2009) et en abritant la quasi-totalité des activités de pêche et d'aquaculture (Pauly et Christensen, 1995 ; Gattuso *et al.*, 1998). Cependant, il est maintenant bien établi que les écosystèmes côtiers sont menacés par les activités humaines depuis le début de l'Anthropocène (Halpern *et al.*, 2008). En modifiant les conditions environnementales, telles que l'hydrodynamique, la chimie des sols, les apports en nutriments, etc, les activités anthropiques induisent des modifications drastiques du fonctionnement des écosystèmes (Eriksson *et al.*, 2010). Ces changements menacent des écosystèmes clés tels que les récifs coralliens (Kleypas *et al.*, 1999 ; Hughes *et al.*, 2003), les mangroves (Valiela *et al.*, 2001), les schorres (Bromberg Gedan *et al.*, 2009) et les herbiers de phanérogames marines (Orth *et al.*, 2006 ; Waycott *et al.*, 2009), objets de cette étude.

En conséquence des impacts anthropiques directs (piétinement par la pêche à pied, mouillages, aménagements côtiers) et indirects (dragages, eutrophisation, surpêche) une importante diminution des surfaces colonisées par les phanérogames marines a été observée au cours du siècle dernier (Green *et al.*, 2003 ; Bernard *et al.*, 2005, 2007 ; Orth *et al.*, 2006 ; Waycott *et al.*, 2007). A l'échelle mondiale et depuis le début des années 1970, les herbiers disparaissent à un taux alarmant de $-110 \text{ km}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ avec une forte accélération dans les années 1990 (Waycott *et al.*, 2009 ; Figure 1a). Il est toutefois nécessaire de souligner que ce déclin n'atteint pas l'intégralité des zones côtières (Figures 1b, 1c et 1d). Une récente étude (Carmen *et al.*, 2019) a montré qu'à l'échelle européenne, le taux de régression tend à diminuer depuis les années 2000.

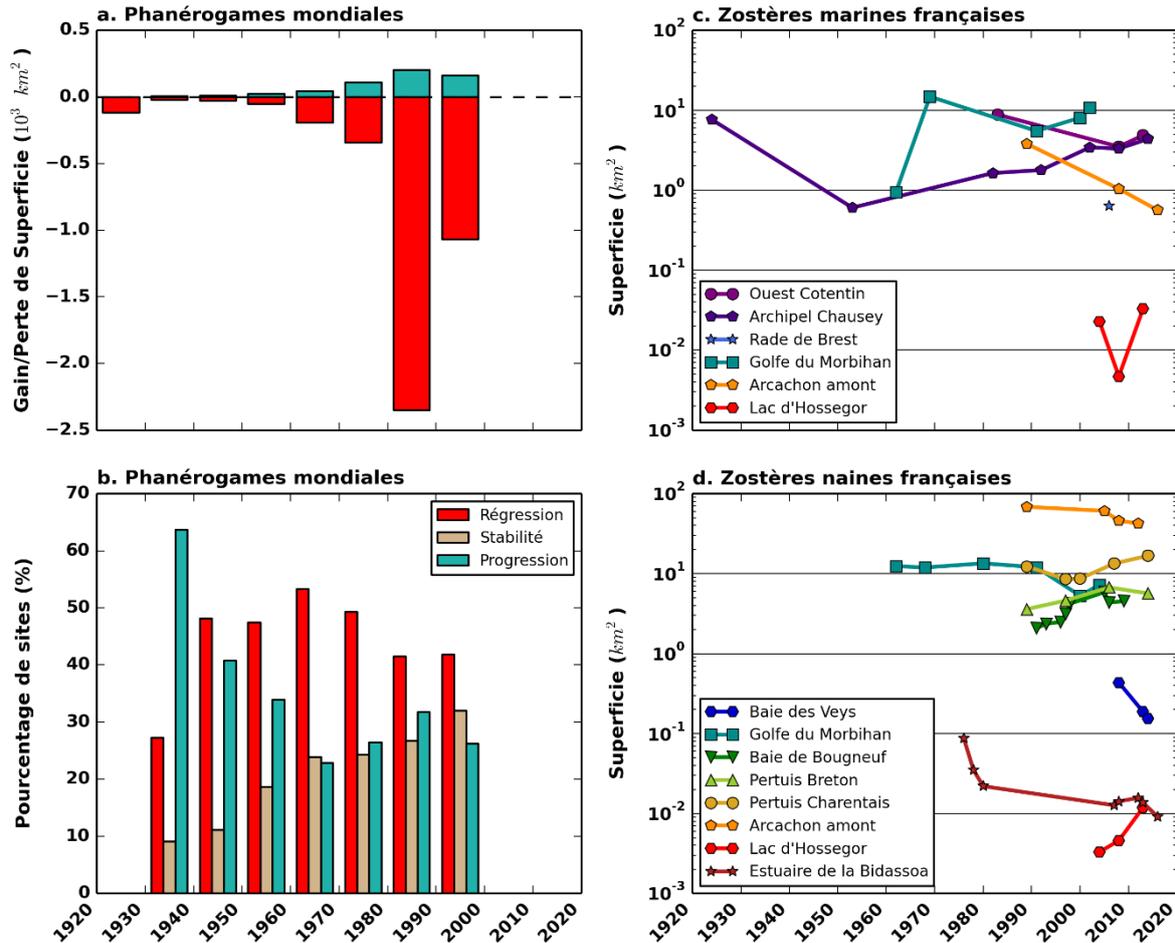


Figure 1 : (a.) évolution mondiale de la superficie des herbiers de phanérogames marines, (b.) évolution mondiale du pourcentage de sites en régression, en progression ou stables, (c.) évolution de la superficie des herbiers de zostères marines (*Zostera marina*) sur les côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, et (d.) évolution de la superficie des herbiers de zostères naines (*Zostera noltei*) sur les côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique. Données issues de Waycott *et al.* (2009) pour (a.) et (b.), et de Auby *et al.* (2018) pour (c.) et (d.).

En raison du déclin global des herbiers, de nombreuses études ont visé à caractériser les exigences des différentes espèces en terme d'habitat : besoins minimum en lumière (Dennison, 1987 ; Duarte, 1991), profondeur et vitesse de courant maximales supportées (Infantes *et al.*, 2009 ; Cabaço *et al.*, 2010), température optimale (Adams *et al.*, 2017). Des études ont également mis en évidence que la dynamique spatio-temporelle des herbiers est contrôlée par des interactions complexes entre les nombreuses variables environnementales (Duffy *et al.*, 2003 ; Erikson, 2010 ; Christianen *et al.*, 2012 ; Heithaus *et al.*, 2014 ; Collier *et al.*, 2016) si bien qu'il est souvent difficile de connaître la part relative de l'impact des différents facteurs (qu'ils soient naturels ou anthropiques) sur l'évolution des herbiers.

Les phanérogames marines sont présentes partout dans le monde excepté aux pôles et constituent des écosystèmes extrêmement productifs (Costanza *et al.*, 1997 ; Duarte et Chiscano, 1999). Les herbiers qu'elles forment contribuent considérablement à la séquestration du carbone et des nutriments (Hemminga *et al.*, 1991 ; Fourqurean *et al.*, 2012 ; Ribardo *et al.*, 2016) et jouent un rôle de refuge, de nurricerie et de zone de reproduction pour de nombreuses espèces (Duffy, 2006 ; McDevitt-Irwin *et al.*, 2016 ; Unsworth *et al.*, 2018). De plus, ces espèces sont connues pour être des ingénieurs de l'écosystème (Jones *et al.*, 1994 ; Bos *et al.*, 2007) en raison du fait que leur présence modifie leur environnement. En effet, les herbiers diminuent l'énergie des vagues (Koch et Gust, 1999 ; Paul et Amos, 2011) et ralentissent les courants (Fonseca et Fisher, 1986 ; Gambi *et al.*, 1990 ; Widdows *et al.*, 2008). En raison de cette réduction de l'énergie hydrodynamique, les herbiers peuvent être considérés comme des protections côtières naturelles (Christianen *et al.*, 2013) et sont connus pour modifier la dynamique sédimentaire. Ainsi, les herbiers réduisent la remise en suspension des sédiments, d'une part en raison de réduction des courants et des vagues (Gacia *et al.*, 1999 ; van Keulen et Borowitzka, 2003 ; Ganthy *et al.*, 2015), et d'autre part en raison de la présence de leurs racines et rhizomes (Ganthy *et al.*, 2011). Les herbiers sont également connus pour favoriser le dépôt des sédiments (Hendriks *et al.*, 2008 ; Ganthy *et al.*, 2015). Ces différents effets peuvent ainsi conduire à une modification des caractéristiques des sédiments superficiels (van Katwijk *et al.*, 2010) et à de l'accrétion (Ganthy *et al.*, 2013 ; Potouroglou *et al.*, 2017) et induisent une augmentation de la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau, et donc de la photosynthèse.

Ainsi, la présence des herbiers et leurs interactions physiques avec le milieu tendent à créer des boucles de rétrocontrôle, processus fondamentaux pour la stabilité des écosystèmes (Suding *et al.*, 2004 ; van der Heide *et al.*, 2007, 2011 ; Carr *et al.*, 2010 ; Suykerbuyk *et al.*, 2012). Le rétrocontrôle entre l'état du système (e.g. l'extension d'un herbier) et une ressource limitée (e.g. la lumière) peut entraîner l'émergence d'états stables alternatifs dans la dynamique de l'écosystème (Scheffer *et al.*, 2001, 2009 ; van der Heide *et al.*, 2011 ; Figure 2). En l'absence d'états stables alternatifs, certains écosystèmes répondront de manière graduelle à une variation des conditions environnementales (Figure 2a), tandis que d'autres répondront de manière brutale lorsqu'un seuil critique sera dépassé (Figure 2b). Enfin, (Figure 2c), en présence d'états stables alternatifs, quand la condition environnementale dépasse un certain

seuil (F_2 , sur la Figure 2c), il est possible d'assister à une transition « catastrophique ». De plus, il apparaît qu'il ne suffit pas que l'environnement soit restauré à son état précédent pour que le système puisse revenir à son état stable d'origine, mais jusqu'à un autre point de bascule, bien en amont (F_1 , sur la Figure 2c). L'évolution d'un herbier peut ainsi être très rapide, qu'il s'agisse d'une phase de déclin ou de progression, comme cela a été observé dans l'étang du Vaccarès (Charpentier *et al.*, 2005).

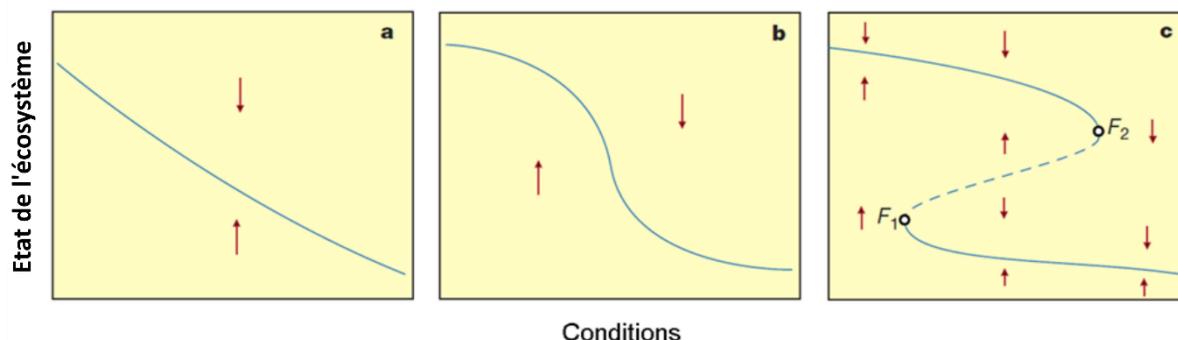


Figure 2 : Différents scénarios de réponse d'un écosystème lors d'une variation graduelle d'une condition externe : a. réponse de l'écosystème lisse et continue, b. réponse soudaine lorsqu'un seuil critique est atteint et c. réponse soudaine avec des équilibres instables entre deux ou plus états alternatifs stables. Les flèches indiquent la direction du changement. Dans le cas c. les équilibres en pointillés sont instables. Figure adaptée de Scheffer *et al.*, (2001)

Dans le contexte du déclin mondial des herbiers de phanérogames et afin de mieux caractériser l'éventuelle résilience de ces écosystèmes, il est primordial de mieux comprendre les interactions entre les herbiers et les facteurs environnementaux, dont certains processus restent encore largement méconnus. Par exemple, on dispose de peu d'informations sur la manière dont la dynamique sédimentaire, lorsqu'elle est modifiée par une variation de l'état des herbiers, peut affecter leur évolution et leur persistance sur le long-terme (Suykerbuyk *et al.*, 2016). De même, la connaissance des trajectoires suivies par ces écosystèmes en réponse à des changements environnementaux tels que le changement climatique ou des modifications d'origine anthropique demeurent insuffisantes (Best *et al.*, 2018 ; O'Brien *et al.*, 2018).

Ce travail utilise le Bassin d'Arcachon comme cas d'étude. En effet, il s'agit d'un écosystème à forte productivité écologique (Plus *et al.*, 2015), colonisé par le plus grand herbier européen de zostères naines (*Zostera noltei*) (Auby et Labourg, 1996), tandis que certains rebords de chenaux sont colonisés par des zostères marines (*Zostera marina*). Cependant, entre 1988 et 2008, la surface totale de ces herbiers a drastiquement régressé : -33% pour *Z. noltei* et -72% pour *Z. marina* (Plus *et al.*, 2010). Dans le même temps, une

augmentation des concentrations en sédiments en suspension sans relation avec une augmentation de l'énergie du vent a été observée (Figure 3). Par ailleurs, les gestionnaires locaux et certaines associations environnementales ont rapporté une augmentation de la nécessité de draguer les ports et leurs chenaux d'accès dans le fond de bassin, associée à des accumulations massives de vase sur certaines plages sableuses. Les herbiers de zostères jouant un rôle majeur dans le bassin d'Arcachon pour le piégeage des sédiments (Ganthy *et al.*, 2013 ; Kombiadou *et al.*, 2014), ces modifications de la dynamique sédimentaire sont suspectés d'être une des conséquences directes de la régression des herbiers.

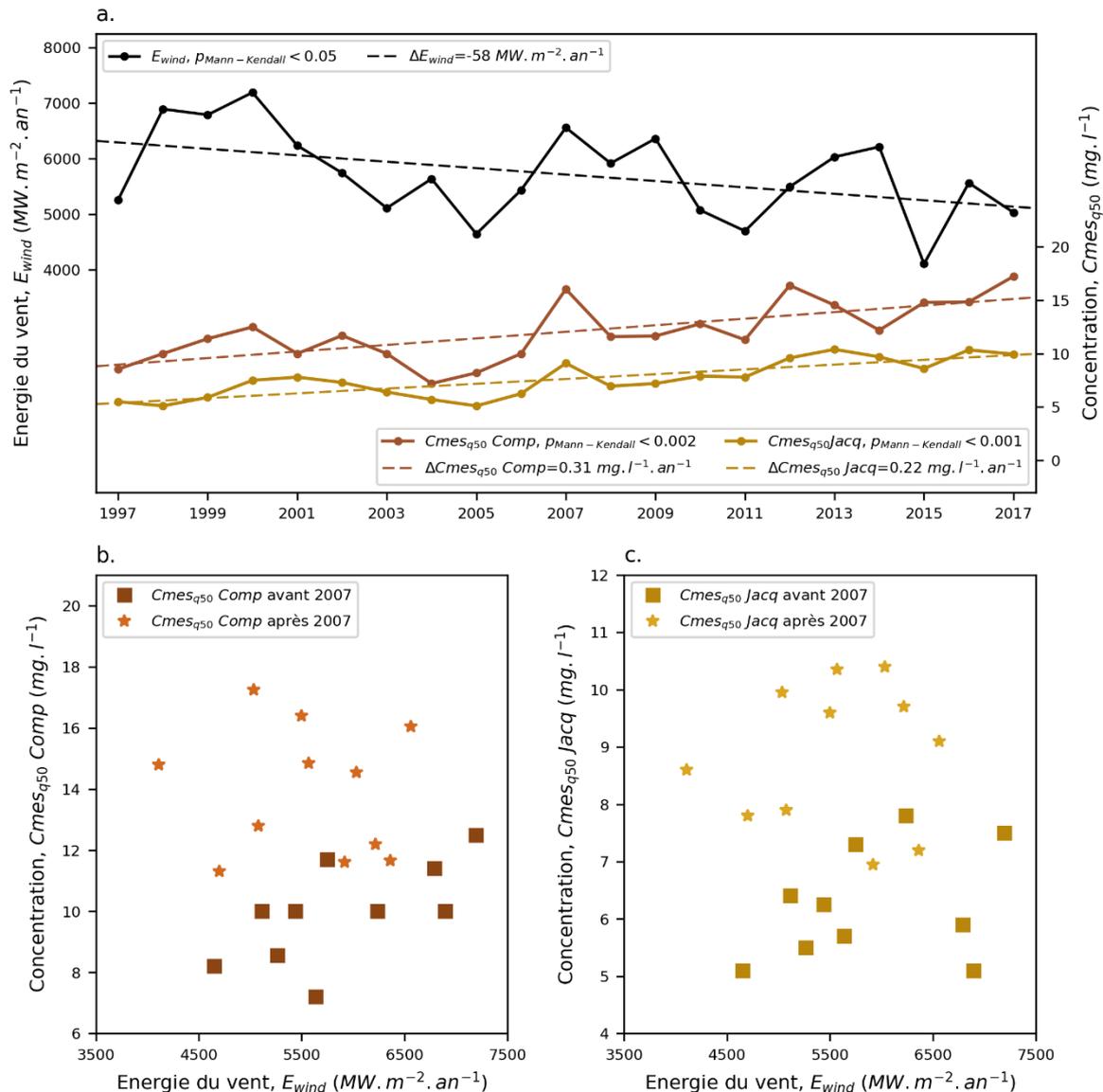


Figure 3 : (a) Evolution temporelle de l'énergie du vent et des concentrations en Matières En Suspension à Comprian et aux Jacquets. (b, c) Relation entre les concentrations en matières en suspension (C_{MES}) et l'énergie du vent (E_{wind}) mesuré au Cap Ferret: (b) Comprian (c) Jacquets (données issues du réseau de surveillance ARCHYD, Ifremer 2017)

Bien qu'il semble établi que les canicules des étés 2003 et 2006, associées à la présence de contaminants, auraient été la cause de l'initiation du déclin de *Z. marina* (Auby *et al.*, 2011 ; Gamain *et al.*, 2018), les mécanismes impliqués dans la poursuite de la régression restent à être précisés et quantifiés, notamment ceux concernant les modifications de l'hydrodynamique et de la dynamique sédimentaire.

Ce travail de thèse vise donc à mieux comprendre les causes et les conséquences de la régression des herbiers de zostères du Bassin d'Arcachon, en lien avec les processus hydrodynamiques et la dynamique sédimentaire. Plus spécifiquement, la réflexion est organisée autour de deux questions principales, qui peuvent se décliner en plusieurs sous-questions :

(I) A quelles conditions environnementales sont actuellement soumis les herbiers de *Z. noltei* dans le Bassin d'Arcachon et quelle est la réponse des populations d'herbier à ces forçages ?

(I.1) Quelle est la gamme des conditions physico-chimiques s'exerçant sur les herbiers ?

(I.2) Quelle est la réponse des herbiers à ces forçages ?

(I.3) Quelle est la contribution relative des facteurs intervenant dans la croissance des herbiers ?

(II) Existe-t-il des relations entre l'emprise spatiale des herbiers et les conditions physiques du milieu ?

(II.1) Existe-t-il des relations entre l'évolution de l'emprise des herbiers et la morphologie du Bassin ?

(II.2) Dans quelle mesure l'évolution de l'emprise des herbiers a-t-elle modifié l'hydrodynamique du Bassin ?

(II.3) Les modifications hydrodynamiques engendrées par la régression de *Z. marina* permettent-elles d'expliquer le début de la régression de *Z. noltei* ?

(II.4) Les modifications hydrodynamiques engendrées par le début de la régression de *Z. noltei* permettent-elles d'expliquer la suite de son évolution ?

Afin de répondre à ces questions, une stratégie couplant expérimentation de terrain, modélisation statistique, analyse de données existantes et modélisation hydrodynamique a été mise en œuvre. Après le **chapitre I** consacré à la présentation de l'état de l'art et à la description du site d'étude, les deux chapitres suivants sont organisés de manière à répondre aux deux grandes questions précédemment énoncées :

- Le **chapitre II** vise dans un premier temps à caractériser la dynamique spatio-temporelle des paramètres de l'environnement (**I.1**) et celle des herbiers de *Z. noltei* (**I.2**), puis à quantifier l'impact relatif des facteurs environnementaux sur la croissance des herbiers de *Z. noltei* dans le Bassin d'Arcachon (**I.3**). Pour cela, une expérimentation de terrain multi-sites a été mise en place afin d'enregistrer l'évolution des paramètres environnementaux et des herbiers au cours d'une année complète. L'impact relatif des différents facteurs sur la croissance des zostères a pu être caractérisé et quantifié grâce à un exercice de modélisation statistique.
- Le **chapitre III** a pour but de caractériser l'évolution temporelle de l'emprise de l'herbier en fonction de sa distribution verticale (**II.1**), de quantifier l'impact de la régression des zostères sur l'hydrodynamique (**II.2**) mais aussi de vérifier l'existence des processus de rétrocontrôle suspectés dans le Bassin (**II.3** et **II.4**). Ce chapitre s'appuie sur l'analyse de données existantes (cartes d'emprise des herbiers et cartes bathymétriques) et sur les résultats de simulations hydrodynamiques réalisées à l'aide du modèle MARS (Ifremer) dont un module permet de prendre en compte l'impact des herbiers sur l'écoulement.

Pour finir, une conclusion générale est dédiée à la mise en regard des principaux résultats obtenus, permettant d'établir les conclusions de cette étude et d'avancer des perspectives sur l'évolution potentielle des herbiers.

Chapitre 1. Etat de l'art

1.1 Les phanérogames marines dans leur environnement

Les phanérogames marines sont les seules plantes à fleurs (angiospermes) adaptées à vivre totalement submergées. Ces plantes herbacées issues des angiospermes continentales ont colonisé les océans il y a environ 100 millions d'années (Den Hartog, 1970). Cinq évolutions majeures leur ont permis cette colonisation : capacité à se développer en conditions totalement immergées (absence de stomates dans les tissus foliaires – Kuo et Den Hartog, 2000) ; adaptation aux fortes conditions de salinité ; développement d'un mécanisme de pollinisation sous-marine hydrophile (pollen transporté dans la colonne d'eau) ; capacité de compétition avec d'autres espèces présentes dans l'environnement marin et développement d'un système d'accrochage pour résister aux mouvements de l'eau (Spalding *et al.*, 2003). Contrairement aux macroalgues, qui peuvent prendre attache sur les substrats durs, les phanérogames ont besoin d'un substrat meuble, qu'il soit composé de graviers, de sables ou de vases, pour que les rhizomes puissent s'allonger et les racines s'ancrer. Les phanérogames marines sont réparties en quatre principales familles : *Zosteraceae*, *Posidoniaceae*, *Cymodoceaceae* et *Hydrocharitaceae* et colonisent la plupart des zones littorales inter- et subtidales du globe. En Europe, les angiospermes marines sont représentées par six espèces, principalement : *Zostera marina*, *Zostera noltei*, *Cymodocea nodosa*, *Posidonia oceanica*, *Ruppia maritima* et *Ruppia cirrhosa*.

Les caractéristiques des angiospermes marines et des herbiers qu'elles constituent sont décrites par une terminologie commune (Figure 4). Les feuilles se regroupent dans une gaine pour former un plant (ou pied) qui constitue la partie épigée de la plante. La canopée est l'ensemble formé par les feuilles de nombreux plants. La partie hypogée est composée de faisceaux racinaires à la base de chaque plant et de rhizomes horizontaux qui relient les plants entre eux. La rhizosphère qualifie l'ensemble faisceaux racinaires, rhizomes et sédiment environnant. Un herbier correspond à une zone colonisée par les zostères ; l'herbier peut être continu ou discontinu (Figure 4b).

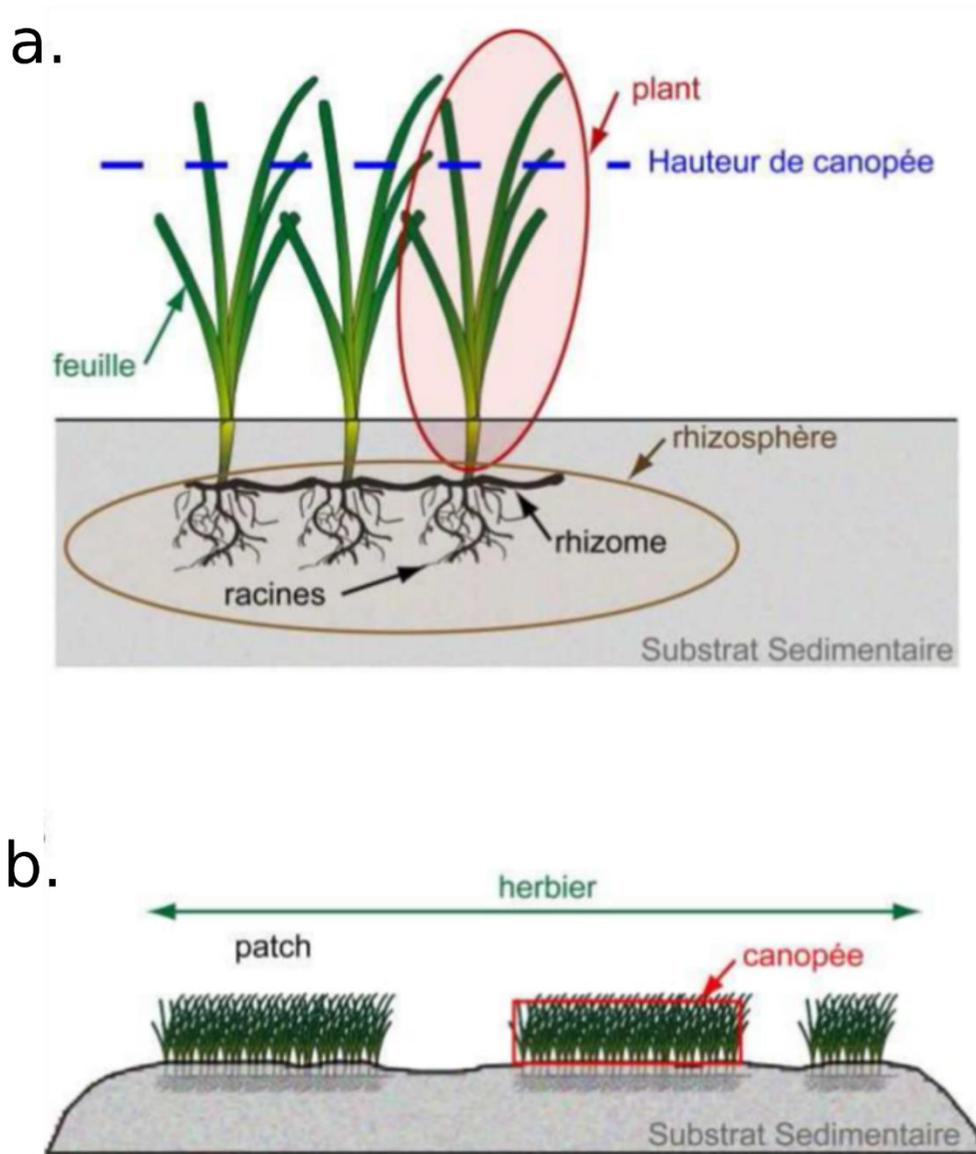


Figure 4 : Nomenclature couramment utilisée pour décrire les caractéristiques des phanérogames marines. (D'après Ganthy, 2011)

1.1.1 Croissance et mode d'expansion

Les taux de croissance des phanérogames sont spécifiques aux espèces et relatifs à la taille des plantes. En effet, le coût de production des différentes parties (feuilles, rhizomes, racines) augmente avec la taille, ce qui induit une relation négative entre le taux de croissance et la taille du plant (Bulthuis *et al.*, 1992 ; Udy et Dennison, 1997). Le taux de formation des feuilles, des rhizomes et des racines dépend de l'activité des méristèmes, lieux de la division cellulaire et donc de la croissance. La production de nouveaux rhizomes, qui mène au développement de nouveaux pieds, est la base de la croissance par clonage. L'expansion par

clonage est une composante fondamentale de la production de biomasse et de l'occupation spatiale des herbiers, particulièrement lorsqu'il s'agit de coloniser de nouveaux habitats ou de recoloniser une zone ayant subi une régression (Short et Duarte, 2001).

Outre le clonage à partir d'un rhizome, un plant peut s'établir sur le substrat sédimentaire de deux manières : par le développement d'un fragment de plante provenant d'un patch existant ou par la germination d'une graine (den Hartog, 1970). Les phanérogames marines se pollinisent via la colonne d'eau dans laquelle le pollen est relâché par les fleurs mâles pour féconder les fleurs femelles (Den Hartog, 1970 ; Kuo et Mc Comb, 1998). Ce processus de reproduction sexuée présente généralement une faible ampleur (Pergent et Pergent-Martini, 1990). Cependant, des conditions extrêmes (canicule) peuvent conduire à des floraisons massives comme mis en évidence pour *P. oceanica* (Diaz-Almela *et al.*, 2007).

Une fois dans le sédiment, une graine peut rester en dormance avant de germer (Rollon *et al.*, 2003). La durée de dormance moyenne pour les graines de *Z. marina* est estimée à six mois. Le taux de germination des graines est cependant très faible par rapport aux quantités de graines produites, en raison notamment de leur faible ensevelissement et de la prédation (Eriksson, 1989 ; Harper, 1977 ; Holbrook *et al.*, 2000).

Une fois qu'une graine a germé, la croissance d'un rhizome issu du jeune pied peut initier la création d'un patch (Olesen et Sand Jensen, 1994 ; Plus *et al.*, 2003 ; Olesen *et al.*, 2004). Ensuite, le taux de croissance des patches dépend du taux de croissance des rhizomes et de leurs angles de ramifications (Duarte et Sand Jansen, 1990). Les petites espèces à croissance rapide ont une vitesse de colonisation beaucoup plus faible que les grandes espèces à croissance lente : en effet, les espèces à croissance rapide développent des rhizomes aux nombreuses ramifications, densifiant ainsi leur réseau hypogé, tandis que les espèces à croissance lente, dont les rhizomes développent moins de ramifications, présentent une expansion plus rapide (Marbà et Duarte, 1998 ; Brun *et al.* 2006 ; Renton *et al.* 2011).

1.1.2 Besoins et facteurs de régulation

La croissance et la distribution des herbiers sont contrôlées par les propriétés physiques, chimiques et biologiques de leur environnement. Malgré les spécificités du milieu aquatique, les besoins élémentaires pour les herbiers sont sensiblement similaires à ceux des plantes terrestres.

Parmi les facteurs variés influençant les plantes herbacées, la **lumière** disponible pour la photosynthèse est communément considérée comme le facteur de contrôle principal (Duarte, 1991 ; Peralta *et al.*, 2000 ; Charpentier *et al.*, 2005 ; Villazán *et al.*, 2016). Durant son trajet dans la colonne d'eau depuis la surface, la lumière peut être absorbée et réfléchiée par le phytoplancton, les matières en suspension et les substances dissoutes. La lumière est ainsi atténuée exponentiellement avec l'augmentation de la profondeur, si bien qu'elle est considérée comme étant le paramètre limitant la profondeur maximale des herbiers (Duarte, 1991 ; Peralta *et al.*, 2000 ; Charpentier *et al.*, 2005 ; Villazán *et al.*, 2016). Certains auteurs considèrent que les herbiers auraient besoin d'environ 10 % de la lumière reçue à la surface pour se développer (Duarte, 1991 ; Dennison *et al.*, 1993 ; Zimmerman *et al.*, 1995) tandis que Lee *et al.* (2007), pour *Z. marina*, estiment cette valeur à 18 %. D'après d'autres études, les zostères marines nécessiteraient de recevoir entre 2,5 et 4 heures par jour d'intensité lumineuse supérieure à leur point de saturation lumineuse (I_k) entre le printemps et l'automne (Dennison et Alberte, 1986 ; Zimmerman *et al.*, 1989, 1991 ; Kraemer et Alberte, 1993).

Cependant, des études ont montré que les phanérogames, jusqu'à un certain point, sont capables de s'adapter à des conditions de lumière variées à travers des réponses biochimiques (variation de teneur en pigments) ou structurelles (variation de la longueur des feuilles) (Jacobs, 1979 ; Auby *et al.*, 1999 ; Ochieng *et al.*, 2010 ; de los Santos *et al.*, 2010 ; Li *et al.*, 2013).

La **température** affecte la plupart des processus biologiques en modifiant la cinétique des réactions biochimiques. Ainsi, la photosynthèse et la respiration sont ralenties à faible température, et s'accélèrent lorsque la température augmente. A haute température, la respiration peut surpasser la photosynthèse, ce qui induit un bilan énergétique négatif pour la plante, pouvant causer la limitation de sa croissance, voire sa mort (Marsh *et al.*, 1986). Les valeurs extrêmes de température tolérées par les herbiers varient d'une espèce à l'autre. La gamme de températures supportées par *Z. marina* s'étend de -1°C en hiver à 25°C en été, tandis que *Z. noltei* supporte de plus hautes températures estivales. La température définit ainsi les limites géographiques de la répartition des différentes espèces de phanérogames (Short *et al.*, 2001).

Associés aux effets directs des fortes températures, l'exondation joue aussi un rôle significatif sur les zostères intertidales, à travers les effets de la dessiccation (Leuschner *et al.*, 1998 ; Boese *et al.*, 2005 ; Shafer *et al.*, 2007 ; Suykerbuyk *et al.*, 2018).

Les **courants et les vagues** contrôlent la distribution des phanérogames (Balke *et al.*, 2014). Il est estimé que les herbiers ne peuvent exister dans des zones où les vitesses sont supérieures à $1,5 \text{ m.s}^{-1}$ ou sur des côtes très exposées (Fonseca *et al.*, 1983). L'action des vagues et des courants empêche le développement des herbiers, en limitant l'établissement de graines ou en arrachant les pieds existants.

Les phanérogames marines ont besoin de **nutriments** inorganiques pour se développer, principalement d'azote et de phosphore. Comparés aux cellules phytoplanctoniques, les herbiers ont besoin de quatre fois moins d'azote et de phosphore par unité de poids, ce qui leur donne un avantage dans les environnements pauvres en nutriments (Duarte, 1995). De plus, les phanérogames peuvent absorber les nutriments présents dans le fond sédimentaire par leurs racines (Turpin, 1991), ce réseau racinaire tendant à se densifier lorsque le substrat colonisé est pauvre en nutriments (Short *et al.*, 1985). Cependant, notamment pendant les périodes de forte croissance, la disponibilité en nutriments peut être un facteur limitant. Sur la base d'une revue bibliographique Duarte (1990) a établi les seuils des concentrations en azote et en phosphore dans les feuilles indiquant une limitation par ces éléments : respectivement 1,8 % et 0,2 % du poids sec. Les processus de photosynthèse requièrent également du carbone inorganique, que les phanérogames marines peuvent assimiler sous deux formes, CO_3^{2-} et HCO_3^- . Les feuilles ont de faibles capacités pour extraire le carbone inorganique et la photosynthèse peut être limitée par la disponibilité du carbone inorganique sous de fortes conditions de lumière (Larkum *et al.*, 2007).

Les phanérogames marines sont relativement bien adaptées à des conditions variées de salinité, ainsi qu'à des variations soudaines de ce paramètre. En effet elles colonisent des environnements aquatiques dont la salinité varie entre 5 et 45 PSU, et seules de très

importantes teneurs en sel (supérieures à 60 PSU) peuvent causer leur dépérissement (Lirman and Cropper, 2003 ; Touchette, 2007).

Tant les parties épigées qu'hyogées des herbiers ont besoin d'oxygène pour leur métabolisme. Les feuilles flottent dans la colonne d'eau généralement oxique, alors que les racines et les rhizomes sont enfouis dans le sédiment plus ou moins anoxique (Borum *et al.*, 2007). L'oxygène produit par la photosynthèse est transporté aux racines et aux rhizomes par diffusion par le système bien développé de lacunes qui parcourent la plante (Borum *et al.*, 2007). Les tissus hypogés peuvent subir des périodes d'hypoxie ou d'anoxie due à la dégradation de la matière organique dans les sédiments (Sand-Jensen *et al.*, 1982). Les apports en oxygène sont alors trop faibles pour permettre l'oxydation des sulfures toxiques en composés de sulfates inoffensifs. Les sulfures envahissent alors la plante par les racines. Une fois dans les plantes, les sulfures gazeux se répandent rapidement par les lacunes jusqu'au méristème, où ils peuvent être fatals pour les plantes. Toutefois, si le sédiment contient du fer, celui-ci réagit avec les sulfures pour précipiter en minéraux (sulfures de fer), non toxiques pour les herbiers (Borum *et al.*, 2007).

La croissance et la distribution des phanérogames peuvent aussi dépendre d'autres organismes, essentiellement à travers la compétition inter espèces et le broutage (Heck et Orth, 1980 ; Coen, 1981 ; Edgar, 1990). D'une part, la compétition entre les espèces de phanérogames peut être observée ; il semble par exemple que *Z. marina* présente des avantages compétitifs sur *Z. noltei* dans les zones subtidales (Greve et Binzer, 2004). D'autre part, d'importantes concentrations en nutriments dans la colonne d'eau favorisent le développement d'épiphytes et d'algues qui limitent la quantité de lumière disponible pour les zostères (McGlathery, 2001 ; Brun *et al.*, 2003 ; Orth *et al.*, 2010). Les épiphytes, qui se développent sur les feuilles des herbiers, réduisent également l'assimilation d'oxygène, de carbone inorganique et de nutriments par les plantes (Orth et Van Montfrans, 1984 ; Hemminga et Duarte, 2000). Les algues filamenteuses forment des amas denses autour des feuilles et leur dégradation peut consommer l'oxygène nécessaire aux plantes et produire des sulfures (Govers *et al.*, 2014). D'autre part, le broutage par les oiseaux d'eau ou les invertébrés

peut aussi avoir un impact sur la distribution des herbiers, bien qu'il ne soit pas considéré comme un facteur de contrôle majeur (Lalli et Parsons, 1993 ; Auby *et al.*, 2011).

1.1.3 Rôle des herbiers de phanérogames dans l'écosystème

La connaissance de l'écologie et de la biologie des herbiers de phanérogames marines a beaucoup progressé depuis les années 1960 et a ainsi permis de mieux appréhender leur rôle dans l'écosystème. Ainsi, il a été mis en évidence que ces herbiers constituent des éléments particulièrement importants pour l'équilibre biologique des milieux côtiers. Ils fournissent différents services écosystémiques tels que la maintenance de la biodiversité marine, la séquestration du carbone, la régulation de la qualité des eaux côtières et la protection de la côte. Ces services sont essentiels pour les humains et conditionnent le développement socio-économique des littoraux, si bien que leur valeur économique est importante et estimée à quatre mille milliards de dollars par an (Costanza *et al.*, 1997).

En premier lieu, les phanérogames marines sont d'importants producteurs primaires (Duarte et Chiscano, 1999). Une partie de la biomasse produite sert directement de nourriture pour de nombreuses espèces herbivores (Simberloff, 1998 ; Spalding *et al.*, 2003 ; Sheppard, 2007 ; Robin, 2011) dont différentes espèces d'oiseaux migrateurs (Beck *et al.*, 2001). Une autre partie de la biomasse produite nourrit les organismes détritivores après avoir été décomposée par l'importante activité bactérienne associée aux herbiers (Lopez *et al.*, 1995). De plus, le limbe des feuilles est utilisé comme substrat physique par les épiphytes qui se composent de microalgues et de bactéries phototrophes qui profitent des substances carbonées et azotées excrétées par les plantes et pourront être consommées par les invertébrés (Terrados et Borum, 2004). Les phanérogames marines profitent également à un grand nombre de communautés bactériennes qui vivent dans la rhizosphère et interagissent avec les herbiers (Welsh, 2000 ; Jensen *et al.*, 2007).

Par ailleurs, la présence physique des herbiers modifie la structure de l'écoulement hydrodynamique (Fonseca et Fisher, 1986 ; Leonard et Luther, 1995). La végétation réduit la vitesse du courant à l'intérieur de la canopée par frottement sur les feuilles qui induit une dissipation de l'énergie turbulente (Nepf, 1999 ; Sand-Jensen et Pedersen, 1999 ; Peterson *et al.*, 2004 ; Leonard et Croft, 2006 ; Neumeier et Amos, 2006 ; Neumeier, 2007 ; Hendriks *et*

al., 2008 ; Widdows *et al.*, 2008 ; Hendriks *et al.*, 2010). La modification de la structure du profil de vitesse induit la création d'un environnement de faible énergie au sein de la canopée (figures 5a et 5b).

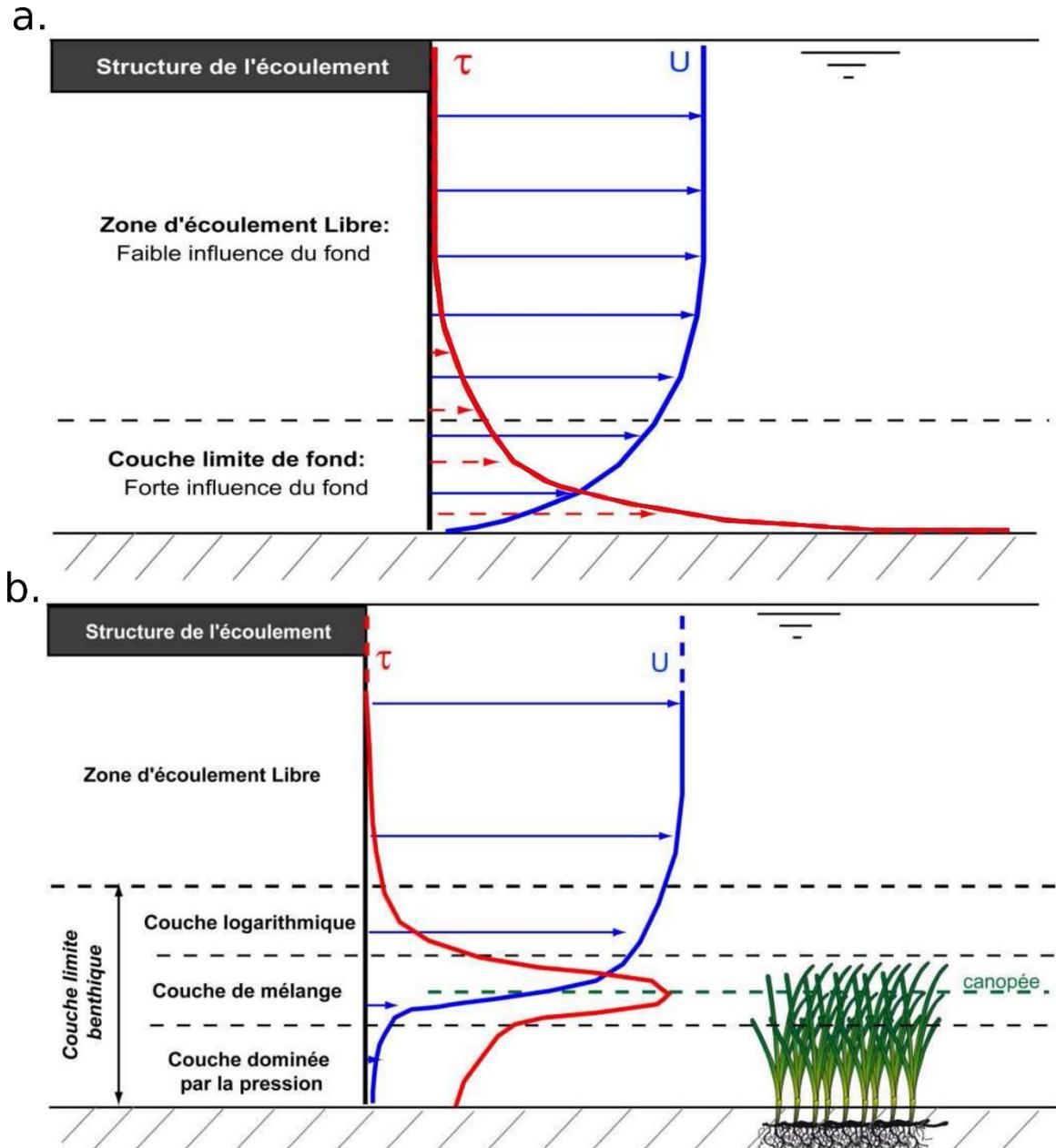


Figure 5 : Structure verticale de l'écoulement horizontal (vitesse U et contrainte de cisaillement τ) : (a) en absence et (b) en présence de végétation (Ganthy, 2011)

Cette diminution de l'énergie hydrodynamique au sein de l'herbier modifie par conséquent la dispersion des substances dissoutes, la dynamique des sédiments en suspension et les caractéristiques du fond sédimentaire. En effet, les herbiers réduisent la remise en suspension des sédiments fins (Widdows *et al.*, 2008 ; Ganthy *et al.*, 2015) et modifient la granulométrie (van Katwijk *et al.*, 2010 ; Ganthy *et al.*, 2013) et les propriétés

physico chimiques du substrat (Barko *et al.*, 1991 ; Gobert *et al.*, 2003). La capacité des herbiers à retenir les sédiments fins conduit ainsi à une diminution de la turbidité, favorisant la pénétration de la lumière et, de ce fait, la production primaire des zones côtières. De plus, en stabilisant le sédiment sur lequel ils vivent, les herbiers réduisent l'érosion des zones côtières et améliorent la stabilité du trait de côte.

Les caractéristiques physiques de ces habitats en font des zones de refuge et de reproduction pour de nombreuses espèces de poissons et d'invertébrés (Terrados et Borum, 2004). Les populations de poissons observées dans les herbiers sont composées en grande partie de juvéniles, ce qui laisse supposer que ces habitats servent de nurseries (Gillanders, 2007).

Les zones côtières sont des environnements dynamiques où les courants et les vagues peuvent détacher des feuilles, qui sont transportées et vont enrichir des écosystèmes terrestres ou marins adjacents. Ces feuilles déposées sur les plages peuvent constituer des protections côtières lors des tempêtes, comme par exemple pour les espèces *Posidonia oceanica* en Méditerranée et *Z. marina* dans le nord de l'Europe. Ces apports peuvent également contribuer significativement au bon fonctionnement des communautés biologiques peuplant les laines de mer (Cardona *et al.*, 2008).

1.1.4 Régression des herbiers de phanérogames marines à l'échelle mondiale : causes et conséquences

Après un déclin mondial des zostères marines dans les années 1930, suivi d'une recolonisation au cours des années 1950, la situation de l'ensemble des herbiers mondiaux est aujourd'hui préoccupante. En effet, bien que leur importance soit désormais avérée et que les mesures de protection et de gestion se renforcent, une régression de leur surface est observée, notamment depuis les années 1990. Au cours du dernier siècle, la régression aurait touché, à travers le monde, une surface supérieure à 51 000 km² sur une surface totale estimée à 177 000 km² représentant une perte globale d'environ 30% (Green *et al.*, 2003 ; Waycott *et al.*, 2009).

De multiples facteurs, aussi bien naturels qu'anthropiques, peuvent être invoqués pour expliquer cette évolution.

1.1.4.1 Causes naturelles

Le dépérissement des herbiers peut être causé par différents aléas naturels. Les agents pathogènes en font partie. Ainsi, la maladie du dépérissement (wasting disease) a causé la plus importante perte naturelle observée sur les zostères marines (Short *et al.*, 1986 ; Short *et al.*, 1988 ; Ralph et Short, 2002). Cette maladie, provoquée par le développement du protozoaire *Labyrinthula zosterae* dans les feuilles, se manifeste d'abord par de petites taches noires qui fusionnent ensuite entre elles pour finalement provoquer la mort du plant. Entre 1930 et 1933, ce pathogène a détruit près de 90% des populations de *Zostera marina* le long de la côte atlantique (Den Hartog, 1987 ; Godet et Fournier, 2009).

La présence et/ou la prolifération d'espèces végétales ou animales peuvent nuire au développement et à la survie des herbiers. Par exemple en cas d'eutrophisation, la prolifération de macroalgues opportunistes (Ceccherelli et Cinelli, 1997, 1998) ou un fort développement des épiphytes sur les feuilles vont réduire la quantité de lumière reçue par les phanérogames ou générer des conditions anoxiques pouvant s'avérer délétères. Par ailleurs, les organismes bioturbateurs peuvent interférer avec les herbiers, en déstabilisant les sédiments et en favorisant leur remise en suspension, causant une diminution de la lumière incidente et l'ensevelissement des jeunes pousses (Philippart, 1994 ; van Wesenbeeck *et al.*, 2007). D'autres interactions biologiques telles qu'un broutage excessif peuvent avoir un effet négatif sur les herbiers (Larkum et West, 1990).

Des phénomènes géologiques sont aussi en mesure d'impacter fortement ces habitats. Par exemple, les séismes peuvent surélever ou abaisser les estrans, les cendres et fumées issues d'activités volcaniques peuvent limiter la lumière tandis que les tsunamis peuvent dévaster un herbier par leur action mécanique ou par la surélévation du niveau de la mer qu'ils induisent (Gunawan *et al.*, 2005).

1.1.4.2 Causes anthropiques

Il est maintenant établi que les activités humaines jouent un rôle majeur dans la régression mondiale des herbiers (Short et Wyllie-Echeverria, 1996 ; Hemminga et Duarte, 2000 ; Green *et al.*, 2003), d'autant que la population humaine est largement concentrée le long des littoraux mondiaux (Small et Nicholls, 2003).

Jusqu'au milieu du 20^{ème} siècle, les hommes utilisaient ces plantes herbacées pour l'agriculture, en tant que nourriture et litière pour le bétail ou en tant qu'engrais (Sousa-Pinto et Araùjo, 1998 ; Hemminga et Duarte, 2000). Les phanérogames pouvaient être brûlées pour en extraire le sel (Hemminga et Duarte, 2000), servir de matériaux isolants (Perraudeau, 1998), remplacer le chaume sur le toit des maisons ou encore servir de rembourrage pour les matelas et les coussins (Terrados et Borum, 2004). De nos jours, ces utilisations sont devenues extrêmement rares mais d'autres pratiques détériorent encore les herbiers de façon directe.

Par exemple, l'utilisation de chaluts benthiques détruit mécaniquement les herbiers par arrachage et remet du sédiment en suspension. Les ancres et chaînes de mouillage des bateaux et les corps-morts causent également des dommages aux herbiers (Ganteaume *et al.*, 2005).

La pêche à pied est aussi susceptible de détruire les herbiers, notamment si celle-ci est pratiquée à outrance et avec des outils non adaptés (Cochon et Sanchez, 2005). De même, certaines pratiques liées à l'aquaculture représentent un fléau pour les herbiers en modifiant leur environnement (Dumbauld *et al.*, 2009).

Les herbiers souffrent également du tourisme. Par exemple, sur l'île Maurice ou au Kenya, ils sont vus comme une pollution paysagère dont il faut s'affranchir (Ochieng et Erfteimeijer, 1999 ; Daby, 2003).

Les aménagements littoraux peuvent aussi causer une détérioration des herbiers. La création ou l'extension de ports et l'installation de câbles sous-marins peuvent impacter les herbiers, soit directement en les arrachant, soit indirectement en modifiant les courants et la dynamique sédimentaire (Cunha *et al.*, 2005). Bien que les dragages apportent de multiples intérêts pour l'homme (constructions, ré-engraissement des plages, maintien des chenaux de navigation), ils peuvent conduire à l'arrachement ou à l'enfouissement des herbiers (Erfteimeijer et Lewis, 2006).

Activités agricoles et rejets urbains contribuent à l'eutrophisation des milieux côtiers par des apports accrus en nutriments. D'une part ces apports favorisent la prolifération de phytoplancton, d'épiphytes et de macroalgues (Pergent-Martini et Pergent, 2000 ; Burkholder *et al.*, 2007), dont les effets néfastes sur les herbiers ont été abordés dans la section

précédente ; d'autre part, si ces apports incluent de fortes quantités d'ammonium ils peuvent alors s'avérer délétères pour les herbiers en raison de sa toxicité à de fortes concentrations (Short et Wyllie-Echeverria, 1996 ; Green *et al.*, 2003).

Les eaux continentales peuvent transporter des polluants qui se retrouvent alors dans les eaux côtières : pesticides, métaux lourds, détergents, hydrocarbures. Certains de ces contaminants s'avèrent toxiques pour les phanérogames, notamment lorsque leur présence est combinée à d'autres facteurs de stress tels que de faibles éclaircissements ou de fortes températures (Scarlett *et al.*, 1999 ; Haynes *et al.*, 2000 ; Macinnis-Ng et Ralph, 2003 ; Lewis et Devereux, 2009 ; Gamain *et al.*, 2018). Les marées noires peuvent également dégrader les herbiers (Zieman, 1984).

Les changements globaux d'origine anthropique tels que notamment le réchauffement des eaux, l'augmentation de la fréquence des canicules et des tempêtes, l'élévation du niveau de la mer sont susceptibles d'affecter fortement la répartition des herbiers (Short et Neckles, 1999 ; Orth *et al.*, 2006 ; Björk *et al.*, 2008).

1.1.4.3 Conséquences du déclin des herbiers

Le déclin des herbiers induit la réduction ou la perte des services écosystémiques qu'ils fournissent, pouvant mener à d'importants changements à grande échelle du fonctionnement des écosystèmes (Costanza *et al.*, 1997). La régression des herbiers engendre des pertes de biodiversité et donc des modifications profondes des réseaux trophiques pouvant donc conduire à une diminution des stocks de ressources exploitées (Heck *et al.*, 2008). En raison de la diminution de leur oxygénation par les racines, la disparition des herbiers peut favoriser la production de sulfures dans les sédiments (Delgado *et al.*, 1999) qui, relargués dans la colonne d'eau, pourront impacter les herbiers avoisinants (Erskine et Koch, 2000). En raison de leur rôle de protection et de stabilisation du fond sédimentaire contre l'érosion, la disparition locale d'herbiers peut induire une érosion des sédiments, pouvant mener à un recul du trait de côte et à une augmentation importante de la turbidité de l'eau (De Boer, 2007 ; van der Heide *et al.*, 2007).

1.1.4.4 Processus de rétrocontrôle

Les changements de l'environnement et les pressions anthropiques modifient le fonctionnement des écosystèmes côtiers (Waycott *et al.*, 2009), parfois à travers des processus de rétrocontrôle (Goberville *et al.*, 2011). Les effets de rétrocontrôle entraînent des réponses de l'écosystème complexes et non linéaires (Scheffer *et al.*, 2001 ; Scheffer and Carpenter, 2003 ; van der Heide *et al.*, 2011 ; Figure 2).

Par exemple, la disparition des herbiers mène à l'augmentation des vitesses de courants sur le fond (Koch *et al.*, 2007), qui peut conduire à l'arrachement mécanique des plantes avoisinantes. De plus, cette augmentation des courants induit de l'érosion et donc une augmentation des concentrations en sédiments en suspension, réduisant ainsi la lumière disponible, principal facteur de contrôle de la croissance des plantes (Figure 6).

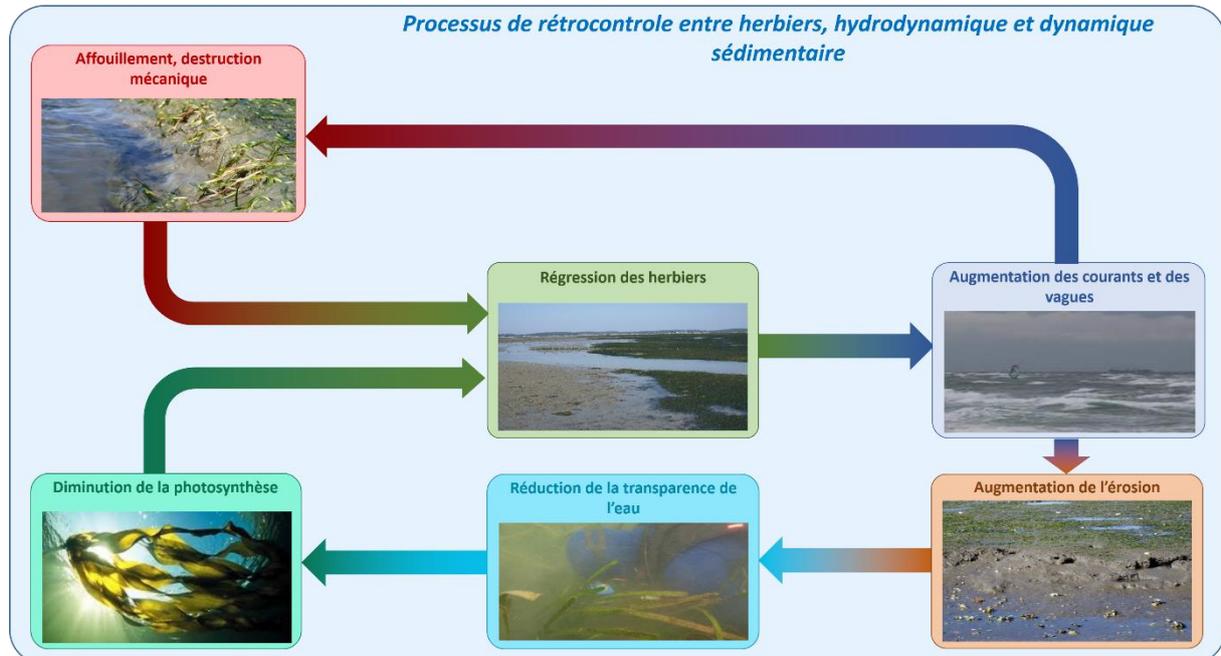


Figure 6 : Schémas des processus de rétrocontrôles avec l'hydrodynamique et la dynamique sédimentaire dans le cas d'une régression

Ces processus d'auto-amplification présentent des avantages pour un herbier en voie de colonisation, puisque le développement de l'herbier est favorisé par lui-même. Mais ils peuvent constituer une menace pour un herbier subissant une régression initiée par un ou plusieurs facteurs de stress naturel ou anthropique (Orth *et al.*, 2006) tels que décrits précédemment.

Ainsi, la compréhension de l'évolution d'un écosystème, en l'occurrence des herbiers de zostères du Bassin d'Arcachon, nécessite de caractériser et de quantifier leur résilience et le rôle de ces processus de rétrocontrôle.

1.2 Présentation du site d'étude : le Bassin d'Arcachon

1.2.1 Présentation générale

Le Bassin d'Arcachon (Figure 7) est une lagune mésotidale située en Nouvelle-Aquitaine et représente la seule interruption du cordon dunaire entre l'estuaire de la Gironde et l'embouchure de l'Adour. Sa surface totale de 174 km² (limite : méridien du phare du Cap Ferret) est composée à deux tiers de platiers intertidaux et à un tiers de chenaux subtidaux. Le fonctionnement hydro-sédimentaire du bassin est forcé par la marée, les mers de vent, les apports en eau douce et les régimes de houle. La pointe sableuse du Cap Ferret joue le rôle de barrière naturelle entre l'océan et la lagune. Le climat du Bassin d'Arcachon est océanique. Les températures journalières moyennes de l'air varient entre 8 °C en hiver et 22 °C en été tandis que celles de l'eau varient entre 8 °C en hiver et 23 °C en été, avec de larges fluctuations spatio-temporelles (Ifremer, 2017).

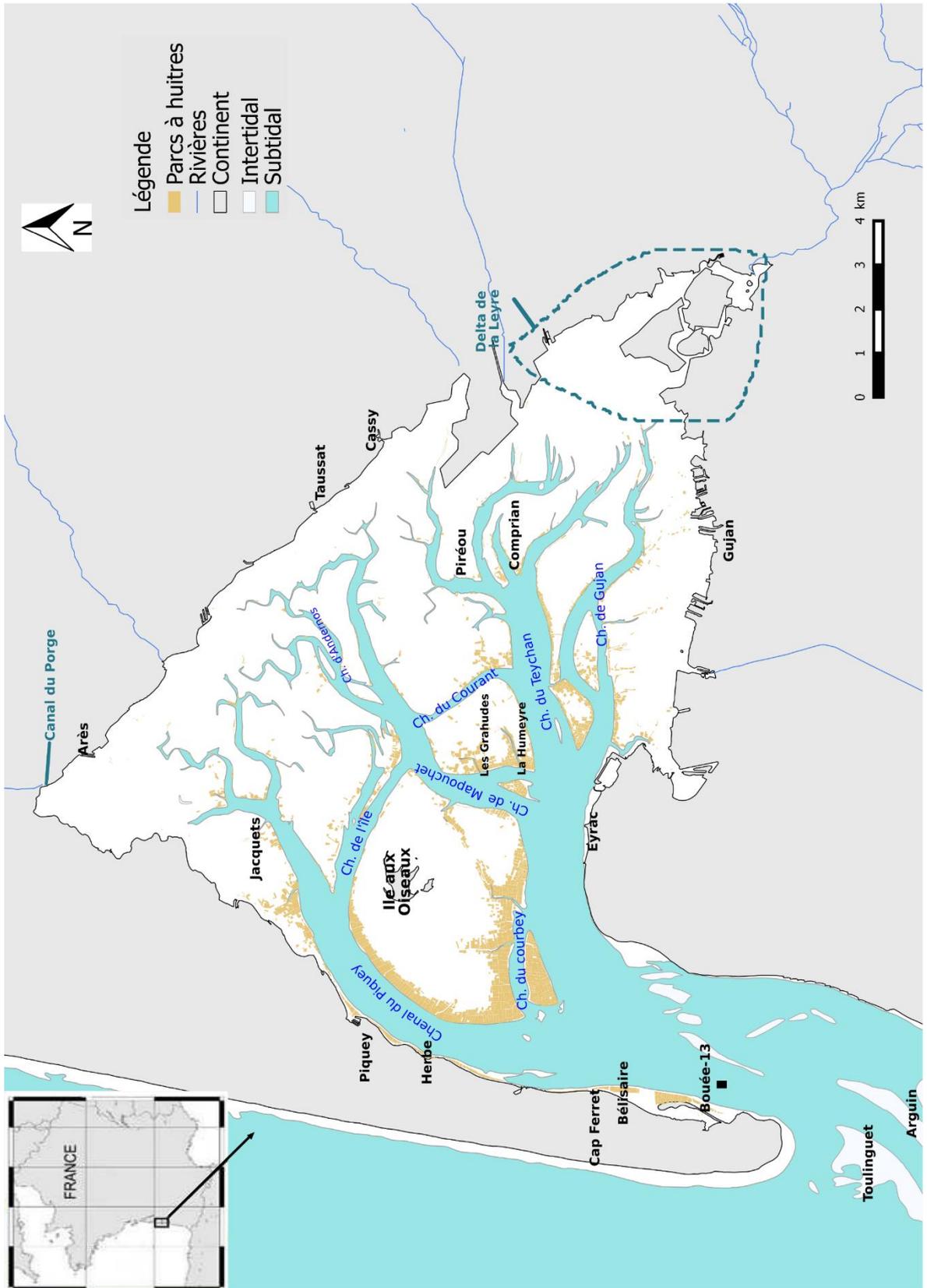


Figure 7 : Carte et localisation du Bassin d'Arcachon.

1.2.1.1 Les forçages

1.2.1.1.1 Le forçage tidal

Le Bassin d'Arcachon est soumis à une marée semi-diurne dont l'amplitude varie entre 1,10 m en morte eau et 4,9 m en vive eau (Gassiat, 1989). Etant donnée la grande superficie du bassin, d'importants volumes d'eau transitent par les passes à chaque marée : soit 264.10^6 m³ en morte eau et 492.10^6 m³ en vive eau (Plus *et al.*, 2006). Pendant les phases de remplissage et de vidange du bassin, les forces de frottement entre les masses d'eau et les platiers sont responsables d'une distorsion de l'onde de marée (Gassiat, 1989). En effet, des variations de la vitesse de propagation de l'onde de marée, qui dépend principalement de la hauteur d'eau, de la nature de fond et de la présence d'obstacle à l'écoulement, conduisent à une asymétrie tidale (Friedrichs et Aubrey, 1988). Cette déformation de l'onde de marée induit une étale de pleine mer plus longue que l'étale de basse mer et des durées de jusant inférieures à celles du flot dans les chenaux du Teychan et de Piquey (L'Yavanc, 1995). Les vitesses de courant sont plus importantes au jusant qu'au flot par conservation de la masse.

Plus *et al.* (2006) ont caractérisé l'hydrodynamique dans le Bassin à partir de modélisation numérique ne prenant pas en compte l'effet des herbiers sur les courants. Ces auteurs ont montré que les vitesses de courant sont maximales au niveau des chenaux et des passes d'entrée, que les courants résiduels sont bien plus importants au niveau des passes que dans les parties internes et que le Bassin se remplit principalement par la passe nord, puis le long de la côte est du Cap Ferret, puis les masses d'eau se répartissent entre les chenaux du Piquey et du Teychan. Par ailleurs, ils ont également montré que le temps de renouvellement (temps nécessaire à ce que 67% des eaux du Bassin soient remplacées par des eaux océaniques ou continentales) des eaux du Bassin d'Arcachon dépend principalement de la marée et varie entre 13 jours en hiver et 16 jours en été (en raison notamment des variations du débit des fleuves et des conditions de vent).

1.2.1.1.2 Le forçage par la houle

Le forçage par la houle au niveau du littoral aquitain est intense : avec une hauteur significative moyenne de 2 m, elle peut dépasser 4 m de hauteur significative pendant les épisodes de tempêtes (en moyenne 10 jours par an) et atteindre parfois plus de 6.4 m (Cayocca, 1996 ; Butel *et al.*, 2002). Les houles d'Ouest à Nord-Ouest sont observées plus de

90% du temps. L'impact de la houle reste cependant limité dans le bassin puisque celle-ci est largement atténuée lors de sa propagation dans les passes (Bouchet, 1968 ; Cayocca, 1996).

1.2.1.1.3 Le forçage des mers de vents

Les vagues localement générées par les vents constituent, avec les courants de marée, les forçages hydrodynamiques principaux dans la lagune (Parisot, 2008). La génération du clapot est fortement contrôlée par la marée qui détermine la hauteur d'eau, la surface inondée et donc le fetch, distance sur laquelle le vent peut appliquer sa force pour créer les vagues. L'intensité et la direction des vents influencent fortement la hauteur significative du clapot. Les vents de secteurs Sud-Ouest à Nord-Ouest, correspondant aux tempêtes hivernales, sont susceptibles de générer des hauteurs significatives (H_s) de vagues pouvant excéder 50 cm (Parisot, 2008). Il suffit que la hauteur significative du clapot dépasse 20 cm pour que les contraintes de cisaillement induites soient supérieures à celles générées par les courants de marée au niveau des estrans (Parisot *et al.*, 2008).

1.2.1.1.4 Le forçage des eaux continentales

Le Bassin reçoit des apports d'eau douce par la Leyre au Sud-est (environ 75% des apports), par le canal du Porge (environ 20%) au Nord, par le canal des Landes au Sud et par différents petits ruisseaux et fossés (localement appelés crastes) qui drainent les environs. La somme de ces apports représente un volume moyen d'environ 30 000 m³ par jour (moyenne de 1989-1993 ; Manaud *et al.*, 1994). Bien que ces apports puissent être multipliés par 10 en période de crue, ils restent négligeables comparés aux volumes d'eau échangés avec l'océan pendant un cycle de marée (Manaud *et al.*, 1997). Ces apports continentaux influencent la salinité, qui varie saisonnièrement et spatialement entre 22 et 35, et sont responsables d'intrants en nutriments et en contaminants. La partie orientale du bassin est ainsi plus contaminée que la partie occidentale. En effet, la majorité des contaminants proviennent de la Leyre, sous forme d'herbicides associés à l'agriculture (Fauvelle, 2012).

1.2.1.2 Caractéristiques morpho-sédimentaires

La répartition granulométrique des sédiments sur les fonds du bassin reflète l'impact prépondérant des courants de marée, avec la présence majoritaire de graviers et de sables grossiers dans les chenaux principaux, de sables et de sables vaseux dans les chenaux secondaires et des vases sableuses et de vases sur les platiers intertidaux (Bouchet, 1968). Cependant, des sables fins, apportés par les rivières, sont observés dans les parties plus internes du bassin, sur la côte Est (Bouchet, 1968 ; Arbouilles *et al.*, 1986).

Les chenaux du domaine lagunaire (centre) et du delta de la Leyre (Sud-Est) sont profonds et présentent une faible migration latérale et une morphologie fortement méandriforme et dendritique (L'Yavanc, 1995). Cette absence de migration des chenaux est due au fait que les chenaux incisent les platiers couverts d'herbiers de zostères. En effet, leur rhizosphère développée contribue à augmenter la cohésion des sédiments (Bouchet, 1968). Au contraire, les chenaux incisant des platiers plus sableux sont peu profonds et sujets à migration. Ainsi, l'érodabilité des estrans contrôle la migration des chenaux secondaires, ainsi que le stock sédimentaire facilement remaniable par les forçages hydrodynamiques (Fénies *et al.*, 1986 et 1998 ; Gayet *et al.*, 1986).

1.2.2 Les herbiers du Bassin d'Arcachon

Le bassin d'Arcachon abrite un grand nombre de producteurs primaires : phytoplancton, microphytobenthos, macroalgues, phanérogames marines, épiphytes, halophytes des prés salés, l'essentiel de cette production étant assurée par les végétaux benthiques, dont les zostères (Table 1). La présence des herbiers de zostères est attestée depuis le début du XVIII^{ème} siècle (Masse, 1708). Ils étaient alors décrits comme luxuriants sur les replats intertidaux. Au milieu de XIX^{ème} siècle, Durieu de Maisonneuve (1855) différencie les deux espèces en fonction de l'étage tidal qu'elles occupent et rapporte leur grande abondance : « la zostère naine n'existe nulle part ailleurs en de telles quantités ». Sigalas (1935) rapporte que les herbiers de zostères marines étaient très développés dans les chenaux du bassin au début du XX^{ème} siècle, et qu'ils en ont presque totalement disparu entre 1932 et 1933 suite aux effets de l'épidémie mondiale (wasting disease) ayant affecté les zostères. Cet auteur indique également que les zostères naines ont aussi été touchées par cet épisode, mais

qu'elles ont beaucoup mieux résisté. Bien que le temps nécessaire à la recolonisation n'ait pas fait l'objet d'étude spécifique, les zostères marines étaient à nouveau présentes dans la plupart des chenaux en 1950 (Lubet, 1956).

Table 1 : Estimation de la production primaire annuelle des différents compartiments dans le Bassin d'Arcachon (mesures ou estimations selon les cas).

Producteur primaire	Production primaire annuelle estimée (t C/an)		Sources
	Estimation basse	Estimation haute	
Phytoplancton	4269	16209	Guillocheau, 1988 ; Glé, 2008
Microphytobenthos	16133	17621	Escaravage <i>et al.</i> , 1989 ; Auby, 1991
Macroalgues (<i>Monostroma obscurum</i>)	2508	2508	Manaud <i>et al.</i> , 1994
Herbiers de <i>Z. marina</i>	603	603	Auby, 1991 modifié sur la base de Plus <i>et al.</i> 2010
Herbiers de <i>Z. noltei</i>	12544	20584	Ribaudou <i>et al.</i> , 2016
Halophytes du schorre	3045	3639	Sorriano-Sierra, 1992

1.2.2.1 Zostères marines

Les zostères marines (Figure 9) sont présentes dans les eaux froides ou tempérées de l'hémisphère nord, dans les zones côtières bordant l'Atlantique et le Pacifique. En Europe, elles sont signalées depuis les côtes norvégiennes jusqu'au sud de l'Espagne. Elles colonisent également certaines lagunes méditerranéennes. Les zostères marines occupent les niveaux bas de l'étage intertidale et l'étage subtidal jusqu'à une profondeur variable, dépendante de la transparence de l'eau (Short *et al.*, 1993).

Les pieds de zostères marines ont de 3 à 7 feuilles, d'une largeur comprise entre 2 et 10 mm. Leur longueur est généralement comprise entre 30 et 60 cm mais peut atteindre plus de 1,5 m dans les environnements de faible énergie hydrodynamique (Hily et Bajjouk, 2010). Les racines de cette espèce sont plutôt fines (de 0,2 mm à 1 mm de diamètre) et peuvent dépasser 20 cm de long. Les rhizomes, d'un diamètre de 2 à 6 mm, relient les pieds par des segments mesurant de 5 à 40 mm. Les fleurs peuvent être observées du début du printemps jusqu'à l'automne. Une fois totalement développés, les pieds reproducteurs se détachent du

fond et se dispersent dans l'environnement en flottant à la surface. Certaines graines, mesurant entre 2 et 4 mm de long, se détachent rapidement et tombent sur le sédiment tandis que d'autres sont transportées sur de plus longues distances. Il est même probable que des graines se répandent sur de grandes distances grâce aux poissons, aux canards et aux oies qui s'en nourrissent (Baldwin et Lovvern, 1994 ; Figuerola *et al.*, 2002 ; Figuerola et Green, 2002).

Dans le Bassin d'Arcachon, *Z. marina* n'a pas fait l'objet d'études des variations saisonnières de ses caractéristiques en termes d'abondance et de biomasse. Toutefois, depuis 2007, la population colonisant le chenal du Courbey fait l'objet d'observations annuelles (en fin d'été) dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE). Les résultats acquis dans ce cadre montrent des hauteurs de pieds variant entre 58,6 et 93,9 cm, des densités de pieds comprises entre 103 et 152 pieds.m⁻², et des biomasses épigées entre 45,3 et 140,1 g PS.m⁻² (Auby *et al.*, 2018).

L'emprise totale des herbiers de zostères marines à l'échelle du Bassin d'Arcachon, a, au contraire, été mesurée à différentes reprises. La première évaluation de l'emprise de *Z. marina* a été réalisée en 1989 par Auby et Trut (Auby, com. pers)). A cette époque, les herbiers de zostères marines colonisaient les bordures de nombreux chenaux y compris dans la partie orientale de la lagune et recouvraient une superficie de 381 Ha comme le montre la Figure 8a (Auby et Labourg, 1996). Depuis lors, deux cartes ont été réalisées : en 2008 et en 2016 (Figure 8). La comparaison des différentes emprises montre qu'au cours des trente dernières années, l'extension de ces herbiers a drastiquement diminué dans certaines zones du bassin. L'extension de *Z. marina* est passée de 381 ha en 1989 à 104 ha en 2008 puis à 59 ha en 2016, ce qui représente des pertes de 73% en 2008 et de 85% en 2016 par rapport à la surface colonisée en 1989, avant régression (Trut *et al.*, 2018).

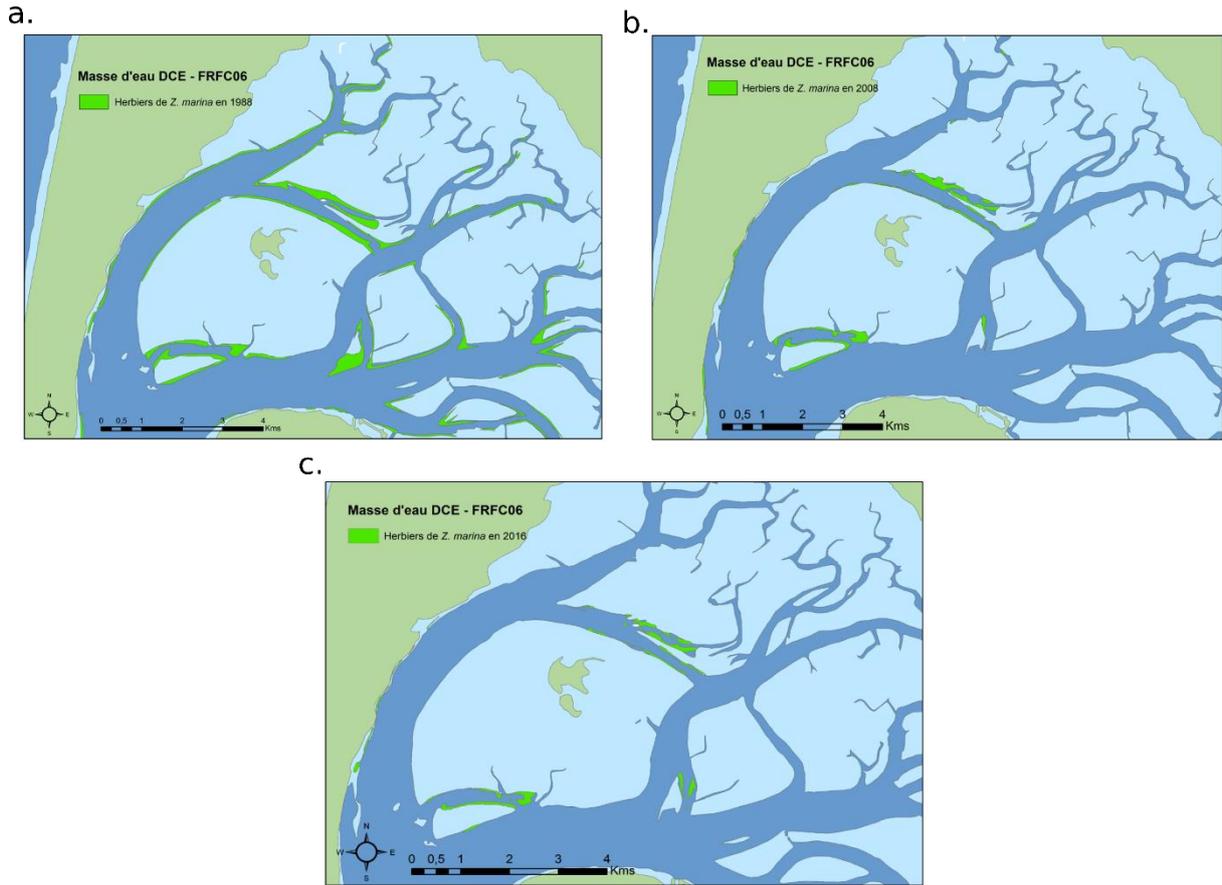


Figure 8 : Emprise de l'herbier de *Z. marina* en (a) 1989, (b) 2008 et (c) 2016.

1.2.2.2 Zostères naines

La zostère naine (Figure 9) est présente depuis les côtes Sud de la Norvège jusqu'aux côtes Mauritaniennes ; elle est également présente en Mer Méditerranée et en Mer Noire (Van Lent *et al.*, 1991 ; Vermaat *et al.*, 1993 ; Green et Short, 2003).

Le plus souvent, *Z. noltei* forme des herbiers denses sur les surfaces intertidales sablo-vaseuses où *Z. marina* est rare étant donné sa faible tolérance à la dessiccation (Green *et al.*, 2003 ; Lipkin *et al.*, 2003). Les feuilles étroites et flexibles des *Z. noltei* sont donc souvent exposées à l'air, mais un film d'eau sur le sédiment vaseux les maintient humides (Ouisse, 2010). Cette espèce est parfois présente dans les lagunes saumâtres, comme par exemple dans les étangs de Berre, de Thau et du Vaccarès.

Les zostères naines présentent des pieds de 2 à 5 feuilles attachées à un rhizome horizontal. Les feuilles mesurent de 0,5 à 2 mm de largeur et de 5 à 25 cm de long. Les segments de rhizomes séparant les pieds mesurent entre 5 et 35 mm de long et de 0,5 à 2 mm

de diamètre (Den Hartog, 1970). Les rhizomes les plus jeunes sont vert clair tandis que les plus vieux segments sont jaunâtres ou marrons. Les pieds de *Z. noltei* sont dotés de 1 à 4 racines au niveau des nœuds entre les segments des rhizomes. Les fleurs mâles et femelles sont présentes sur le même pied. Les graines mesurent de 1,5 à 2 mm et sont dispersées selon les mêmes processus que *Z. marina*.

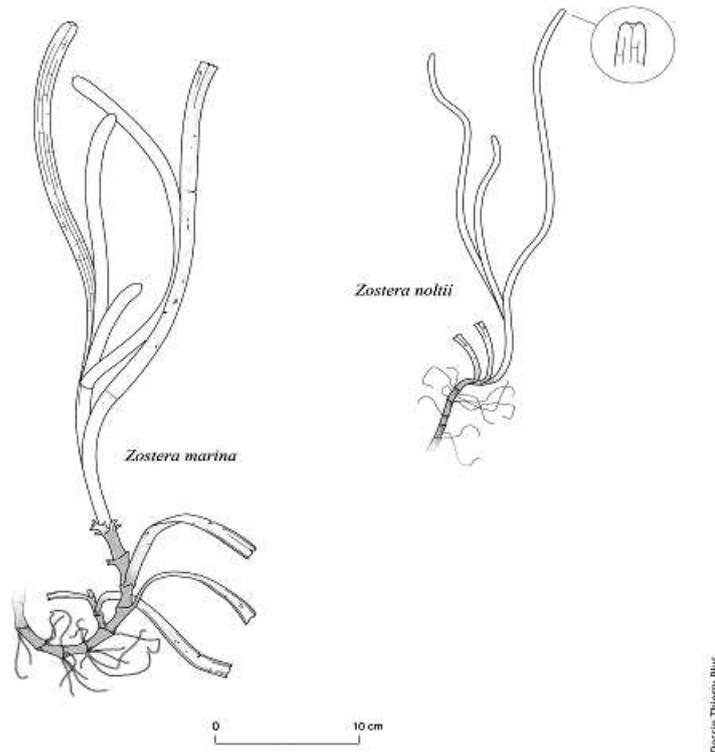


Figure 9 : Schéma à l'échelle de *Zostera marina* et de *Zostera noltei*.

Les herbiers de *Z. noltei* du bassin d'Arcachon sont répartis entre 0,3 m et 3,1 m au-dessus du zéro hydrographique, ce qui correspond à des durées d'immersion journalière variant de 8h30 à 21h00 (Amanieu, 1967 ; Bouchet, 1968).

Comme mis en évidence à plusieurs reprises (Auby et Labourg, 1996 ; Ganthy *et al.*, 2013), la biomasse épigée des herbiers de *Z. noltei* dans le Bassin d'Arcachon présente un cycle saisonnier marqué : elle est minimale de novembre à février et maximale de juin à août. La longueur des feuilles est minimale au début du printemps alors qu'elle est maximale à la fin de l'été. La biomasse hypogée augmente de janvier à mars, puis diminue d'août à décembre. Auby (1991) a rapporté des variations spatiales de la morphologie et de la dynamique des pousses en fonction de la qualité du substrat, de leur niveau hypsométrique et de leur localisation dans le bassin. Les zostères naines des zones hautes montrent des feuilles plus courtes et étroites que celles des zones basses. La précocité de la phase de croissance pour

les zostères proches des passes par rapport à celles du fond de bassin pourrait s'expliquer par la turbidité plus faible et les températures plus élevées des eaux océaniques en fin d'hiver. Les herbiers colonisant des sédiments sableux présentent des biomasses souterraines plus élevées que ceux qui colonisent des sédiments vaseux (Auby et Labourg, 1996 ; Plus *et al.*, 2001) afin de pouvoir puiser les nutriments plus rares dans le sable et mieux résister aux contraintes hydrodynamiques. Dans le bassin d'Arcachon, une reproduction sexuée de *Z. noltei* a été mise en évidence de début juin à fin septembre, d'une intensité variable selon les sites (Auby et Labourg, 1996).

L'emprise importante des herbiers de zostères naines sur les estrans du Bassin d'Arcachon est avérée depuis le XVIII^{ème} siècle (Masse, 1708) et s'est maintenue au XX^{ème} siècle comme l'attestent les observations de Lubet (1956) et de Auby et Labourg (1996). La première carte a été réalisée en 1989 par J.M Bouchet (Station Marine d'Arcachon, CNRS). A cette époque, les herbiers de zostères naines colonisaient 6846 Ha sur les estrans (Auby et Labourg, 1996). Depuis lors, trois cartes ont été réalisées (Figures 10) : en 2005 et 2007 (Plus *et al.*, 2010) et en 2012 (Lafon, *com. pers.*). La comparaison des différentes emprises montre qu'au cours des trente dernières années, l'extension de ces herbiers a drastiquement diminué dans certaines zones du bassin. L'extension de *Z. noltei* est passée de 6846 Ha en 1989 à 6092 Ha en 2005, 4564 Ha en 2007, puis à 4259 Ha en 2012, ce qui correspond à des pertes de surface colonisée de 11% en 2005, 33% en 2007 puis 38% en 2012.

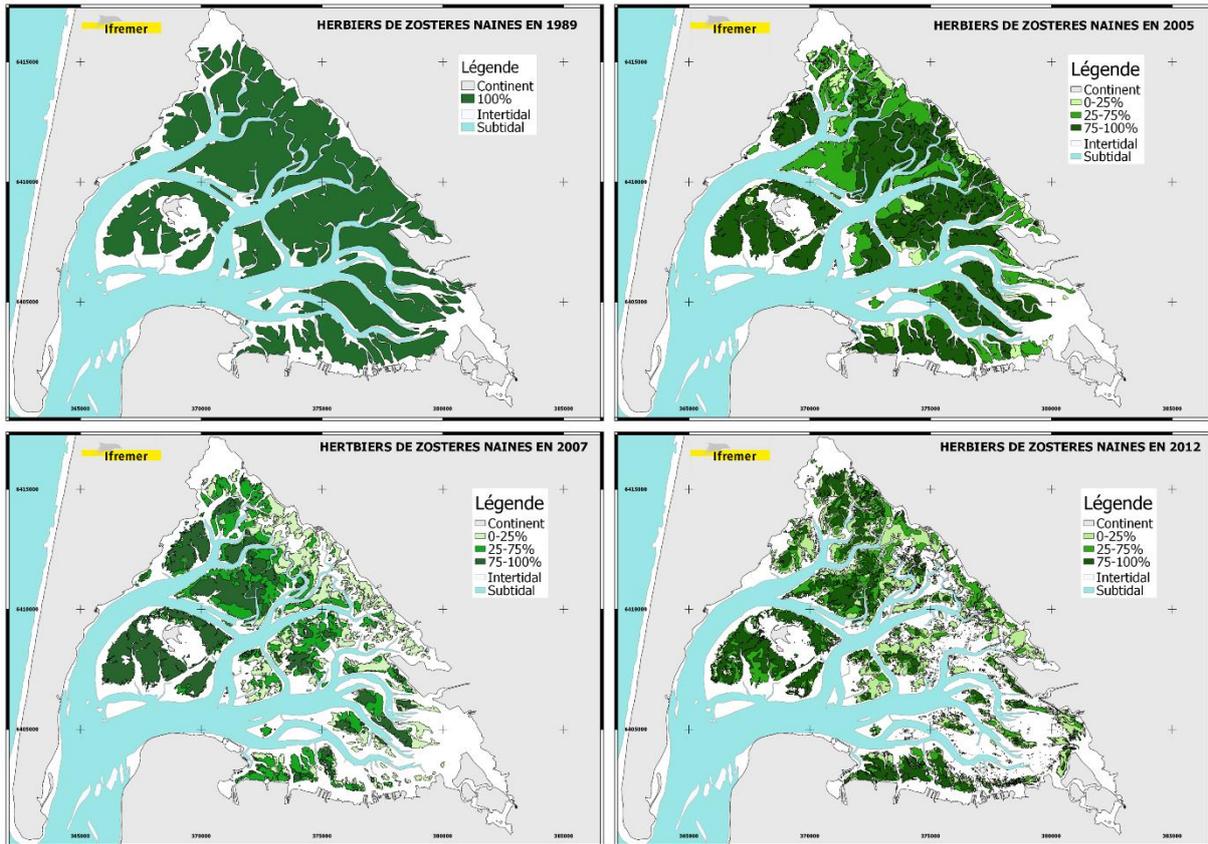


Figure 10 : Evolution de l'emprise des herbiers de *Z. noltei*

En plus de la diminution des surfaces colonisées par les herbiers de *Z. noltei*, leur taux de recouvrement a fortement diminué dans de nombreuses zones du Bassin. En effet, en 1989, l'ensemble de la surface colonisée présentait un recouvrement de 100% alors qu'en 2012, les herbiers à faible recouvrement (< 25 %) représentaient 41 % de la surface totale colonisée, les herbiers à moyen recouvrement (25-75%) représentaient 28 % de la surface totale colonisée tandis que les herbiers à fort recouvrement (> 75 %) ne représentaient plus que 31 % de la surface totale colonisée.

1.2.3 Causes et effets de la régression des herbiers du Bassin d'Arcachon

Parmi les causes potentielles du déclin étudiées par Auby *et al.* (2011), les hautes températures estivales (canicules de 2003 et 2006) ont été suspectées d'avoir initié le déclin de *Z. marina* sur les bordures des chenaux peu profonds de la zone orientale du Bassin. Le bassin d'Arcachon constitue la limite méridionale de cette espèce dans le Golfe de Gascogne, sans doute en raison de sa faible tolérance aux hautes températures. De tels épisodes caniculaires peuvent dès lors s'avérer délétères pour ces populations, d'autant plus que ces

conditions thermiques extrêmes exacerbent la toxicité des contaminants pour les zostères (Gamain *et al.*, 2018). Les contaminants, notamment les herbicides issus de l'utilisation agricole et les biocides provenant des peintures antisalissure des bateaux sont plus concentrés dans le fond du bassin qu'à son ouvert (Auby et Maurer, 2004 ; Auby *et al.*, 2007 ; Auby *et al.*, 2011 ; Fauvelle, 2012).

Comme évoqué dans l'introduction de ce mémoire, le déclin des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon s'est accompagné de modifications de la dynamique sédimentaire (augmentations des concentrations en sédiment en suspension, comblements des chenaux internes). Les herbiers de zostères étant connus pour constituer des puits de sédiments fins (Ganthy *et al.*, 2013 ; Kombiadou *et al.*, 2014), ces changements pourraient donc être l'une des conséquences directes du déclin des zostères. De plus, l'augmentation de la turbidité des eaux pourraient avoir diminué significativement la quantité de lumière parvenant aux plantes, conduisant à une amplification de la régression par ses propres conséquences sur la dynamique sédimentaire. Les chapitres suivants seront consacrés à étudier ces différents processus et leurs interactions.

Chapitre 2. Dynamique spatio-temporelle des zostères naines en relation avec l'environnement

Une partie des résultats présentés dans ce chapitre ont donné lieu à une publication parue dans *Journal of Sea Research* (2018), présenté en **Annexe A**, à une Communication orale (ISOBAY 2018) ainsi qu'à plusieurs posters scientifiques (ISOBAY 2016).

2.1 Introduction

L'influence de l'environnement sur la distribution et les caractéristiques des populations est un élément clé en écologie. Le concept de « niche », tel qu'introduit au début de XXème siècle, se focalise sur les facteurs abiotiques et biotiques qui conditionnent l'existence d'une espèce (Grinnell, 1904). La présence et les caractéristiques des herbiers de phanérogames dans l'écosystème sont intimement liées aux facteurs environnementaux qui les régulent. Les phanérogames marines regroupent un grand nombre d'espèces différentes qui présentent des préférences pour certaines conditions environnementales. Ainsi, suivant les caractéristiques d'une zone, certaines espèces sont plus aptes que d'autres à la coloniser. Dans le bassin d'Arcachon, les zostères marines peuplent les parties subtidales peu profondes, c'est-à-dire les rebords de chenaux et le fond de certains réservoirs destinés à l'alimentation des installations ostréicoles, alors que les zostères naines colonisent les estrans. Chacune de ces deux espèces présente donc des caractéristiques propres, lui permettant de subsister dans leur environnement de prédilection. De plus, les caractéristiques des plantes peuvent varier localement au sein d'une même espèce en fonction des conditions environnementales qui s'appliquent (Olesen *et al.*, 2002 ; Peralta *et al.*, 2002 ; Krause-Jensen *et al.*, 2003 ; Greve et Binzer, 2004). De plus, le fait que les zostères soient connues pour être des espèces ingénieuses (Jones *et al.*, 1994), capables de modifier leur environnement, implique des interactions fortes et entre les paramètres biologiques des plantes et leur environnement. L'impact des différents facteurs environnementaux, pris isolément, sur la survie et la croissance des herbiers a fait l'objet de nombreuses études (Peralta *et al.*, 2002 ; Ralph *et al.*, 2007 ; Shafer *et al.*, 2007 ; McMahon *et al.*, 2013 ; Kennedy *et al.*, 2018). Toutefois, les résultats de ces différents travaux ne permettent pas de quantifier leur contribution dans la régression des herbiers du Bassin d'Arcachon. Cette difficulté suggère la nécessité d'adapter la stratégie d'observation à cette contrainte, en recueillant simultanément les proxys caractérisant l'état des populations étudiées et l'ensemble des paramètres environnementaux supposés l'influencer.

Elle suppose également d'utiliser les bonnes méthodes pour traiter les données obtenues. A cet égard, parmi les méthodes les plus couramment utilisées en écologie, les analyses descriptives multivariées permettent d'obtenir une vision globale des relations entre les variables d'intérêt et de déterminer comment les stations ou les dates se ressemblent en

termes d'évolution de ces paramètres (David, 2017). Il est donc nécessaire, dans un premier temps, de décrire les variations spatio-temporelles des paramètres biologiques et environnementaux et les relations qui s'établissent entre elles.

Le développement des plantes est un processus écologique qui intègre les échelles spatiales et temporelles, de la physiologie à la dynamique des communautés et des caractéristiques de l'écosystème (McMahon et Bonner, 1983). Les progrès récents en modélisation de la croissance des plantes permettent de mieux comprendre et de mieux prédire une variété de processus/mécanismes écologiques, incluant par exemple la compétition entre les plantes ou encore les interactions entre les plantes et le milieu (Paine, 2012, Dormann, 2013). Dans un second temps, cette démarche a donc été conduite en utilisant le jeu de données obtenues dans le but de déterminer quels facteurs déterminent la croissance des herbiers de zostères naines.

Dans ce contexte, à partir des résultats d'un monitoring biophysique multi-sites, ce chapitre a pour objectifs de (1) comprendre les relations entre les caractéristiques des herbiers de *Z. noltei* du Bassin d'Arcachon et les principales variables environnementales et (2) de quantifier la contribution relative des principaux paramètres environnementaux sur leur croissance.

2.2 Matériels et méthodes

2.2.1 Monitoring biophysique multi-site

2.2.1.1 Description des sites

L'étude spatio-temporelle des relations entre les zostères naines et les facteurs environnementaux est réalisée à travers une expérimentation de terrain d'une durée d'un an (décembre 2015 – décembre 2016). Cette expérimentation consiste en un suivi mensuel de neuf sites (Table 2 ; Figure 11) présentant des conditions contrastées en termes d'hypsométrie, de conditions environnementales et de caractéristiques d'herbiers (Table 3). Pour chacun de ces sites, une zone d'échantillonnage de 10 m par 10 m a été préalablement délimitée à l'aide de tiges en bambou.

Les sites ont été choisis en fonction des critères suivants :

- Tous les sites présentent un herbier de *Z. noltei* (qu'il soit homogène ou hétérogène).
- Les sites sont répartis sur l'ensemble du bassin, à des niveaux hypsométriques contrastés, afin de capter la variabilité spatiale des paramètres environnementaux et de développement des herbiers.
- Les sites sont accessibles facilement, à moins de 10 minutes de marche depuis le rebord du chenal le plus proche ou depuis le parking ou la route la plus proche.
- Les sites se trouvent à l'extérieur d'une zone de mouillage ou de passage récurrent d'embarcations ou de personnes (pêcheurs à pieds).

La Table 2 et la Figure 11 présentent l'emplacement des sites retenus.

Table 2 : Identification et localisation des sites.

N° Site	Nom	ID	Longitude (°E, WGS84)	Latitude (°N, WGS84)	Z (m CM, Lidar 2012)	Commentaires
1	Ile	ILE	-1.162716	44.683117	-2.44	Accès bateau
2	<u>Hautebelle</u>	HAUT	-1.156080	44.729331	-2.31	Accès bateau
3	Jacquets	JACQ	-1.181109	44.724563	-1.72	Accès bateau
4	Gaillard	GAIL	-1.099575	44.662573	-2.39	Accès bateau
5	Passant	PASS	-1.089491	44.689927	-1.99	Accès bateau
6	<u>Garrèche</u>	GARR	-1.121562	44.705132	-1.22	Accès bateau
7	Rocher	ROCH	-1.127736	44.648529	-2.34	Accès voiture
8	Fontaines	FONT	-1.080133	44.722631	-2.57	Accès voiture
9	<u>Andernos</u>	ANDE	-1.121366	44.745091	-2.46	Accès voiture

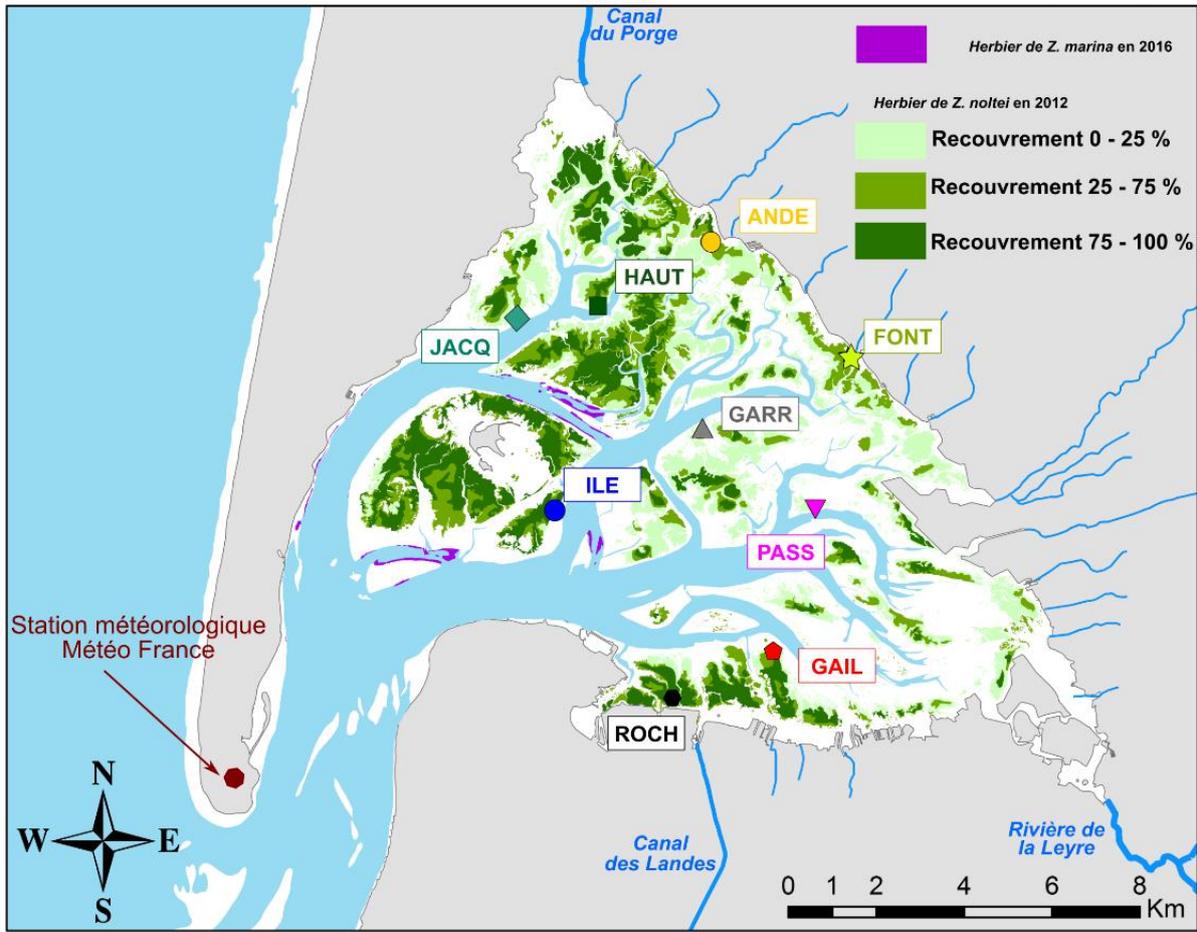


Figure 11 : Localisation des neuf sites de prélèvements. Les parties subtidales apparaissent en bleu ciel. Les données d'extension des herbiers de *Z. marina* et de *Z. noltei* correspondent aux cartographies réalisées respectivement en 2016 et 2012.

Les hauteurs d'eau maximales, atteintes aux grandes marées de printemps, varient de 3,44 m pour le site le plus profond (GARR) à 2,09 m pour le site le moins profond (FONT).

Lors de chaque visite mensuelle des sites, le taux de colonisation (pourcentage de la surface de la zone colonisée par les herbiers) et le recouvrement des zones colonisées (pourcentage de recouvrement par les feuilles dans les zones colonisées) sont estimés visuellement. Des échantillons de zostères sont prélevés en vue de réaliser des analyses de biométrie, de teneur en carbone, azote, phosphore et chlorophylle. Des prélèvements de sédiments sont également réalisés pour en mesurer la granulométrie, la teneur en eau et en matière organique. Des capteurs à hautes fréquences sont déployés sur chaque site pour mesurer la lumière reçue, la température, ainsi que la pression (hauteur d'eau). Pour compléter le jeu de données, des paramètres additionnels ont été obtenus à partir de résultats du modèle MARS, et seront décrits plus loin.

Table 3 : Nomenclature des variables utilisées dans le chapitre.

Variable	Description	Unité
$H_{wat_{max}}(m)$	Hauteur d'eau maximale	m
$PAR_{site}(t,s)$	Intensité lumineuse locale	mol photon.m ⁻² .jour ⁻¹
$T_{mean}(t,s)$	Température locale	°C
$I_{r0(t)}$	Irradiance journalière globale - Météo France Cap Ferret	J.cm ⁻² .jour ⁻¹
$I_{time}(t,s)$	Temps d'immersion	hour.jour ⁻¹
$REI(t,s)$	Indice d'exposition aux vagues	-
$V_{wind}(t,s)$	Direction et vitesse du vent (u,v)	m.s ⁻¹
$F_{eff}(t,s)$	Fetch effectif	m
$h_{idw}(t)$	Hauteur d'eau pondérée	m
$\rho_{dry}(t,s,r)$	Densité sèche du sédiment	kg.m ⁻³
$D_{50}(t,s,r)$	Taille de grain médian	mm
$OM_{sed}(t,s,r)$	Teneur en matière organique	%
$C_{leaf}(t,s)$	Teneur en carbone	%
$N_{leaf}(t,s)$	Teneur en azote	%
$P_{leaf}(t,s)$	Teneur en phosphore	%
$V_{75}(t,s)$	Percentile-75 des vitesses près du fond	m.s ⁻¹
$F_{rot}(s)$	Temps de renouvellement des masses d'eau	jours
$F_{sea}(s)$	Temps de renouvellement des masses d'eau par de l'eau océanique	jours
$F_{riv}(s)$	Impact local des rivières	jours
$V_{area}(t,s)$	Surface végétalisée	%
$COV(t,s)$	Recouvrement par les feuilles dans la surface colonisée	%
$D_{shoot}(t,s,r)$	Densité de pieds	m ⁻²
$H_{shoot}(t,s,r)$	Hauteur de pieds	m
$B_{leaf}(t,s,r)$	Biomasse épigée	g.m ⁻²
$B_{root}(t,s,r)$	Biomasse hypogée	g.m ⁻²
$Chl_a(t,s,r)$	Teneur en Chlorophylle-a	mg. gps ⁻¹
$Chl_b(t,s,r)$	Teneur en Chlorophylle-b	mg. gps ⁻¹
$Chl_{a+b}(t,s,r)$	Teneur en Chlorophylle-a+b	mg. gps ⁻¹

2.2.1.2 Paramètres environnementaux

2.2.1.2.1 Lumière et température

En chaque site, l'intensité lumineuse (lumens.m^{-2}) et la température ($^{\circ}\text{C}$) sont mesurées en continu à haute fréquence (toutes les 10 minutes) à l'aide d'un capteur HOBO® Pendant® UA-002-64 fixé sur une barre en aluminium enfoncée dans le sédiment de sorte que le capteur se trouve à environ 0,10 m au-dessus du fond (Figure 12).

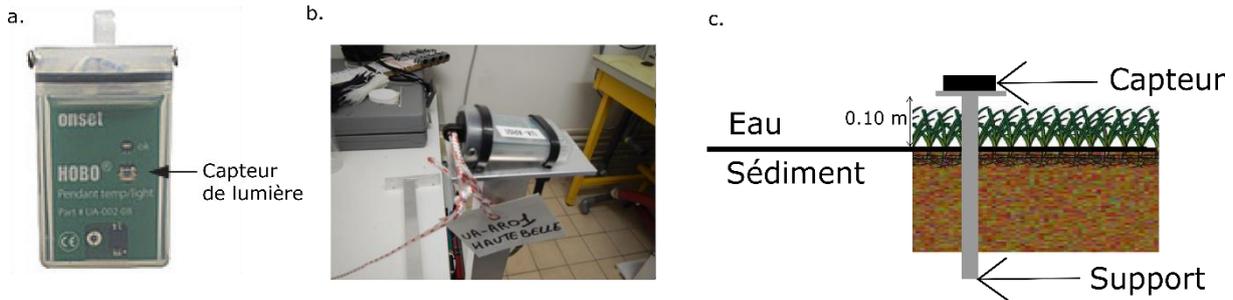


Figure 12 : (a) Photographie d'un capteur HOBO® Pendant® UA-002-64 avec l'emplacement du capteur de lumière. (b) Photographie d'un capteur de lumière plan sur son support. (c) Schéma d'un capteur de lumière sur son support mis en place dans le lit sédimentaire.

Les HOBO® Pendant® UA-002-64 (Figure 12) sont des capteurs de lumière plans, construits pour capter l'intensité lumineuse des longueurs d'onde allant de 150 à 1200 nm. Avant et après leur déploiement sur sites, les capteurs de toutes les stations ont été positionnés ensemble sur un support plan en aluminium et déployés sur un estran proche du laboratoire durant 5 jours afin de réaliser une inter-comparaison. Les différences maximales d'intensité lumineuse entre les capteurs étaient inférieures à 5 %, et les différences en température étaient inférieures à 1 %, ce qui confirme la concordance entre les capteurs et autorise la comparaison inter-sites.

Les capteurs HOBO® ne mesurent pas directement l'intensité des radiations actives pour la photosynthèse (PAR, longueurs d'onde comprises entre 400 et 700 nm), paramètre nécessaire à cette étude. Durant deux courts déploiements, un capteur PAR sphérique LiCor® LI-193 a été placé sur le terrain, en même temps que tous les capteurs HOBO, afin d'obtenir une relation permettant de convertir les signaux des HOBO® (lumens.m^{-2}) en PAR ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Les comparaisons des intensités lumineuses mesurées par les deux types de capteurs dans l'air et dans l'eau ont permis d'aboutir à des relations linéaires ($PAR = c \times Light$) avec : $c=0,0263$ ($p<0,01$) pour l'air et $c=0,0482$ ($p<0,001$) pour l'eau.

Au cours du suivi sur les neuf sites, les quantités de lumière instantanée reçues en chaque site sont sommées (sans différenciation entre les périodes immergées et émergées) sur les périodes de suivi (période entre deux inspections des sites) puis normalisées par le nombre de jours de la période donnant PAR_{site} (en $\text{mol photons.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$).

L'irradiance journalière ($\text{J.cm}^{-2}.\text{day}^{-1}$) est mesurée par la station météorologique Météo France localisée au Cap Ferret (Figure 11). Un traitement similaire (somme et normalisation par période de suivi) à celui effectué pour la lumière reçue par chaque site est réalisé, donnant I_{r0} .

Les températures mesurées par les capteurs HOBO® en chaque site sont quant à elles moyennées pour chaque période de suivi (T_{mean}).

2.2.1.2.2 Hauteur d'eau et indice d'exposition aux vagues

Les variations de hauteur d'eau dues à la marée sont enregistrées à l'aide de capteurs de pressions absolue (HOBO®-U20L, précision: 1 cm, résolution: 0,21 cm ; Figure 13), placés à environ 10 cm au-dessus du fond sur des supports d'aluminium enfoncés dans le sédiment semblables à ceux utilisés pour mesurer l'éclairement et la température (Figure 12c). La pression est enregistrée toutes les 10 minutes et la valeur est corrigée des variations de la pression atmosphérique en utilisant les données horaires (linéairement interpolées) mesurées par la station Météo France du Cap Ferret. Les mesures de hauteur d'eau permettent le calcul des temps d'immersion moyens par jour (I_{time} en heure.jour^{-1}) pour chaque site.



Figure 13 : Photographie d'un capteur de pression sur son support.

L'impact des vagues induites par le vent sur les herbiers est estimé en utilisant une formulation inspirée de l'index relatif d'exposition aux vagues (REI) décrit dans Robbins *et al.* (2001), modifiée afin de tirer parti des séries temporelles haute fréquence de hauteurs d'eau,

vitesse et directions du vent. Dans un premier temps, le REI instantané ($REI(t)$) est calculé à partir de la hauteur d'eau (enregistrée toutes les 10 minutes), combinée avec la vitesse (V_{wind} , $m.s^{-1}$) et la direction ($^{\circ}N$) du vent fournies par la station Météo France. Comme le vent est enregistré toutes les 3 heures, les données sont interpolées linéairement afin de générer des séries temporelles synchronisées avec les mesures de hauteur d'eau. Une bathymétrie (cf. bathymétrie 2016 chapitre III) interpolée en utilisant un krigeage anisotrope, sur une grille à 25 m, permet la mesure d'un fetch instantané en fonction de la marée. Pour chaque donnée de hauteur d'eau, le fetch effectif ($F_{eff}(t)$, m) est calculé comme la distance entre le site et la dernière cellule de grille contenant de l'eau dans la direction d'où provient le vent. Quand la hauteur d'eau est inférieure à 0,1m, le site est considéré émergé et $F_{eff}(t)$ vaut 0. La hauteur d'eau le long du transect est ensuite pondérée par une fonction inverse de la distance au site jusqu'au dernier point immergé du transect, donnant $h_{idw}(t)$ (m). Ainsi, le REI instantané est calculé tel que : $REI(t) = F_{eff}(t) \cdot h_{idw}(t) \cdot V_{wind}(t)$. Finalement, pour chaque période de suivi, le percentile 75 des REI instantanés est calculé, donnant REI_{75} .

2.2.1.2.3 Propriétés sédimentaires

Lors de chaque suivi, des échantillons de sédiments, prélevés sur une épaisseur de 5 cm, sont collectés dans chacun des 3 patchs d'herbiers présentant les plus forts recouvrements de feuilles de chaque site.

Plusieurs paramètres sédimentaires sont calculés à partir de ces prélèvements :

- Densité sèche : un pilulier d'un volume (V_p) de 18,5 cm^3 préalablement pesé à vide (M_0 , en kg) est complètement rempli à l'aide d'un petit carottier muni d'un piston. Les échantillons sont pesés après séchage (M_{dry} , en kg) pendant 15 jours à 70 °C (temps minimum requis pour n'observer aucune variation de masse, ce qui indique que la totalité de l'eau est évaporée) et la densité sèche est calculée selon la formule suivante : $\rho_{dry} = (M_{dry} - M_0) / V_p$.

- Granulométrie et teneur en matière organique : un autre échantillon de sédiment est placé dans un plus grand pilulier (volume de 25 cm^3) pour des analyses granulométriques et de teneur en matière organique. Les analyses granulométriques sont réalisées à l'Université de Bordeaux à l'aide d'un granulomètre laser Malvern qui mesure la taille des grains entre 0,02 et 2000 μm . Afin d'éviter l'obstruction des tubulures du Malvern, les échantillons de sédiment sont préalablement tamisés (2000 μm) afin d'enlever les éventuels morceaux de

coquille ou les feuilles de zostère. Ces analyses permettent d'obtenir le spectre granulométrique de l'échantillon testé et d'en déduire différentes grandeurs comme la taille du grain médian (D_{50}).

Pour la détermination de la teneur en matière organique, les échantillons sont placés dans des creusets en céramique. Ils sont ensuite séchés (70°C pendant 15 jours) et pesés après refroidissement dans un dessiccateur ($M_{om,dry}$ en kg) puis brûlés (450 °C pendant 4 heures). Après leur refroidissement, les échantillons sont pesés de nouveau (M_{ash} en kg). Finalement, les teneurs en matière organique (OM_{sed} en %) sont calculées : $OM_{sed} = 100(M_{om,dry} - M_{ash}) / M_{om,dry}$

2.2.1.3 Paramètres additionnels

Des paramètres physiques additionnels ont été extraits du modèle hydrodynamique MARS3D (Lazure et Dumas, 2008). Ce modèle a été implémenté sur le bassin d'Arcachon par Plus *et al.* (2009) et amélioré par Kombiadou *et al.* (2014). La version 3D est utilisée ici, avec une résolution horizontale de 235 m (rang 2, cf. chapitre III) et 15 niveaux sur la verticale. Ce modèle prend en compte les modifications hydrodynamiques engendrées par les herbiers de *Z. noltei* et de *Z. marina*. Une simulation d'une durée deux mois, intégrant le forçage tidal (solution de marée FES2012 ; Carrère *et al.*, 2013) et le débit moyen des rivières a été réalisée.

Tout d'abord, les percentiles 75 des vitesses à proximité du fond (V_{75} , m.s⁻¹, moyennée du fond jusqu'à 0,5 m au-dessus du fond) sont calculés pour chacun des sites. Le percentile 75 est choisi pour caractériser l'impact des forts courants qui sont suspectés de causer le déracinement des plants ou des dommages aux feuilles, tout en faisant abstraction des valeurs maximales (atteintes ponctuellement et donc non représentatives du forçage).

Le temps de résidence des masses d'eau, qui correspond au temps nécessaire pour que 67 % de l'eau locale soit remplacée par de l'eau provenant de l'océan ou des rivières est calculé (F_{tot} , en jour) sur l'ensemble du domaine du modèle, puis extrait pour chacun des sites. Une autre simulation est réalisée sans prendre en compte les apports par les rivières en vue de calculer le temps de renouvellement par l'eau océanique uniquement (F_{sea} , en jour). En soustrayant F_{sea} de F_{tot} , nous obtenons F_{riv} (en jours) qui est un indicateur de l'impact local des rivières. Les valeurs positives de F_{riv} indiquent la diminution du temps de renouvellement

océanique induite par les rivières. Ce paramètre pourra par la suite être considéré comme un proxy de possibles apports de contaminants/nutriments par les exutoires.

2.2.1.4 Paramètres biologiques

2.2.1.4.1 Taux de colonisation et de recouvrement

Pour chaque site et suivi, le taux de colonisation, ou surface végétalisée (V_{area} en %), correspondant au pourcentage de la surface du site présentant des zostères, est estimé visuellement par les opérateurs. Par exemple une valeur de V_{area} de 40 indique que 40 % de la surface du site présente des zostères, alors que 60 % correspond à du sédiment nu. Le taux de recouvrement (Cov en %) est ensuite estimé. Il correspond quant à lui au pourcentage de recouvrement par les feuilles au sein de la surface végétalisée. Pour chaque site et suivi, la valeur du taux de recouvrement est obtenue grâce à l'analyse d'image (avec le programme Image J) de cinq photographies de quadrats placés aléatoirement sur la surface végétalisée du site en suivant le protocole de la Directive Cadre sur l'Eau (Auby *et al.*, 2014). La Table 4 montre des exemples de pourcentages de colonisation et de recouvrement.

Table 4 : Exemples de taux de colonisation et de recouvrement.

Classes	< 25 %	25-75 %	>75%
Taux de colonisation			
Taux de recouvrement			

2.2.1.4.2 Biométrie

Lors de chaque suivi, trois prélèvements de zostères sont réalisés dans les trois patches les plus denses du site. Le prélèvement se fait par carottage manuel à l'aide de tubes de

100 mm de diamètre et 100 mm de long. De retour au laboratoire, les prélèvements sont rincés à l'eau douce sur un tamis (1,5 mm) pour retirer les sédiments, les fragments de coquille et un maximum d'épiphytes. Ensuite, les échantillons sont congelés jusqu'à l'analyse biométrique. Pour ces analyses, les échantillons sont décongelés puis les parties hypogées et épigées sont séparées. Dix pieds sont aléatoirement sélectionnés afin de mesurer la longueur et la largeur de chacune des feuilles ainsi que le nombre de feuilles par pied. Les longueurs de feuilles obtenues sont moyennées donnant L_{leaf} (m), tandis que les hauteurs de pieds (H_{shoot} en m) correspondent à la moyenne des longueurs de la feuille la plus longue de chaque pied. Ces mesures permettent par ailleurs de calculer l'indice de surface foliaire (LAI en $m^2 \cdot m^{-2}$). Le nombre total de pieds par échantillon est ensuite compté afin de calculer la densité de pieds (D_{shoot} , $n \cdot m^{-2}$). Les parties épigées et hypogées sont placées à l'étuve durant au moins 48 h, puis pesées afin d'obtenir les biomasses de poids sec (B_{leaf} et B_{root} en $g \text{ poids sec} \cdot m^{-2}$).

2.2.1.4.3 Teneur en chlorophylle

Afin d'éviter le sur-échantillonnage sur la zone du site ($100 m^2$), des feuilles de zostères (2 flacons de 250 ml) sont aléatoirement prélevées dans un rayon de 10 mètres autour du site. De retour au laboratoire, les feuilles récoltées sont rincées et grattées pour enlever les épiphytes, puis congelées. Les échantillons sont ensuite lyophilisés durant 48 heures à l'obscurité afin de limiter la possible dégradation de la chlorophylle par la lumière.

Pour chaque échantillon, l'extraction de la chlorophylle est réalisée en triplicats. Pour chaque réplicat, une masse connue P de feuilles (environ 10 mg) est placée dans un mortier (posé sur un lit de glace) dans un volume connu V d'acétone à 90 % pour y être broyée à l'aide d'un pilon. L'échantillon est ensuite centrifugé pendant 5 minutes à 1500 tours par minute. Ensuite, une partie du surnageant (acétone contenant les pigments chlorophylliens) est placée dans une cuve de spectrophotomètre (ThermoSpectronic, Unicam UV-Series) afin de mesurer les absorbances pour les longueurs d'onde de 647 nm, 664 nm et 750 nm. Les valeurs mesurées sont converties en teneurs en chlorophylle a et b selon les formules de Jeffrey et Humphrey (1975) :

$$Chl a = \frac{11,93 * ((A_{664} - A_{664o}) - A_{750}) - 1,93 * ((A_{647} - A_{647o}) - A_{750}) * V}{P}$$

$$Chlb = \frac{20,36 * ((A647 - A647o) - A750) - 5,50 * ((A664 - A664o) - A750) * V}{P}$$

Avec $A664$, $A647$, et $A750$ les absorbances mesurées à respectivement 664, 647 et 750 nm et $A664o$, $A647o$, et $A750o$ les absorbances mesurées pour les « blanc » (acétone pure) à respectivement 664, 647 et 750 nm.

2.2.1.4.4 Teneurs en Carbone, Azote, Phosphore

Les teneurs en carbone (C_{leaf} , %) et en azote (N_{leaf} , %) sont mesurées à l'aide d'un analyseur Vario MAX CUBE de la société Elementar à partir d'échantillons de zostères lyophilisées puis broyées. La teneur en phosphore (P_{leaf} , %) est déterminée en utilisant un spectromètre Agilent 725 après l'extraction du HNO_3 précédemment brûlé (5 h à 480 °C) d'un gramme de poudre de plante. Ces analyses ont été sous-traitées à l'unité de Service Analyses Végétales et Environnementales de l'INRA.

2.2.2 Analyse de données

2.2.2.1 Analyses statistiques

Dans un premier temps, les différences entre les sites et les suivis ont été testées sur l'ensemble des variables en utilisant des analyses de variances (ANOVA, SigmaPlot® 12.5). Dans un second temps, la réalisation d'Analyses en Composantes Principales (ACP) a permis d'extraire et de visualiser les informations importantes contenues dans le jeu de données acquis. Elle synthétise l'information de l'ensemble des variables en seulement quelques nouvelles variables appelées composantes principales (ou dimensions principales). L'information contenue dans le jeu de données est relative à la variance qu'il contient. L'ACP prend en compte la contribution de toutes les variables pour définir la distance entre les individus et permet de considérer simultanément plusieurs ensembles de variables. Ici, chaque individu correspond à un lieu et une date d'observation. Onze suivis ayant été réalisés sur neuf sites, le jeu de données comporte 99 individus. Dans cette étude, le calcul et la visualisation des ACP sont réalisés avec le logiciel R en utilisant les packages *FactoMineR* (pour l'analyse) et *factoextra* (pour la visualisation).

Classiquement, ce type d'analyses permettent de mettre en évidence les variations spatio-temporelles et quand elles existent les relations entre les différents paramètres. Cependant, elles ne permettent pas de quantifier les impacts relatifs des différents facteurs environnementaux sur les herbiers, nécessitant l'utilisation d'autres outils à cet effet.

2.2.2.2 Modèle statistique de croissance

L'utilisation de modèles non linéaires couplés à des fonctions dérivées du taux de croissance peut permettre de tester des hypothèses en écologie des populations. Un grand nombre de modèles de croissance a été développé durant ces dernières années, aussi bien des modèles de croissance de populations que des modèles de croissance d'organismes (Legendre et Legendre, 2012; Barraquand et Yoccoz, 2013). La plupart d'entre eux sont des variantes des modèles de croissance logistique et de Gompertz et décrivent une dynamique en forme de S pour forcer le ralentissement de la croissance lorsque la biomasse augmente (Paine *et al.*, 2012).

Le modèle de croissance logistique de base est formulé de la sorte :

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K}\right)$$

Avec r le taux de croissance maximum, B la biomasse épigée, K la capacité de charge qui correspond à la biomasse maximale pouvant être atteinte (asymptote horizontale).

Le taux de croissance par unité de biomasse est donc donné par

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = r \left(1 - \frac{B}{K}\right)$$

Dans un contexte de croissance de biomasse, cela signifie que le taux de croissance par unité de biomasse diminue linéairement entre r (taux de croissance maximum) quand la biomasse vaut 0, et 0 quand la biomasse vaut K .

A l'inverse de beaucoup d'équations différentielles non linéaires, ce modèle logistique continu dans le temps admet une solution explicite :

$$B(t) = \frac{B_0 K}{B_0 + (K - B_0) e^{-rt}}$$

Une solution pour ajuster le modèle à une série temporelle est de travailler sur le taux de croissance et ses relations avec la biomasse. En partant du taux de croissance par unité de biomasse (taux de croissance relatif tel que défini par Paine *et al*, 2012) en tant que fonction linéaire de densité :

$$\frac{1}{B} \frac{dB}{dt} = \frac{d \ln(B)}{dt} = r \left(1 - \frac{B}{K}\right) = r - \alpha B$$

Avec $\alpha = r/K$. Ceci est équivalent à la version discrète :

$$\ln\left(\frac{B_{t+1}}{B_t}\right) \approx r - \alpha B_t$$

Cette équation peut être ajustée aux données, de sorte que le taux de croissance relatif y_t peut être écrit de la manière suivante :

$$y_t = \ln\left(\frac{B_{t+1}}{B_t}\right) = \ln(B_{t+1}) - \ln(B_t)$$

On peut calculer y_t pour chaque point de la série temporelle, excepté le premier qui est utilisé comme forçage initial. Le modèle est donc initialisé avec la première biomasse mesurée sur le terrain. Il est alors possible de relier y_t à B_t , tel que :

$$y_t = a + bB_t + \varepsilon_t$$

Avec $\varepsilon_t \sim B(0, \sigma^2)$

Cette relation linéaire peut maintenant être ajustée aux données. On obtient finalement assez aisément les paramètres mécanistes en posant :

$$a = r$$

et

$$b = -\alpha = -r/k$$

on obtient K :

$$K = -b/a.$$

Dans cette étude, il est supposé que le taux de croissance maximum, r , dépend de plusieurs covariables. Puisque b est constant, cela signifie que la capacité de charge $K = r/b$ peut varier d'un site à l'autre. Le lien entre les covariables peut être obtenu explicitement en décomposant r :

$$r = r_0 + c_1 V1_{t,s} + c_2 V2_{t,s} \quad r = r_0 + c_1 V1_{t,s} + \dots + c_i V_i_{t,s}$$

Où r_0 est le taux de croissance indépendant du site, $V_{i,t,s}$ sont les variables dépendantes du site et du temps et c_i sont les coefficients obtenus par régressions multiples.

La forme complète de l'équation de prédiction est finalement obtenue:

$$B_{leaf_{t+1}} = B_{leaf_t} + e^{(r_0 + c_1 V1_{t,s} + \dots + c_i V_i_{t,s} - b B_{leaf_t})}$$

Bien qu'il soit possible d'introduire un grand nombre de variables dans le modèle, Paine *et al.* (2012) recommandent d'utiliser des modèles très simples avec peu de variables. Pour cette raison, la biomasse est prédite en utilisant deux modèles : le premier, où seule une variable est prise en compte (variable V_1) et le second, qui prend en compte deux variables (variables V_1 et V_2).

Une des difficultés pour utiliser ce type de modèle réside dans l'existence de colinéarité entre les variables du jeu de données. La colinéarité subvient lorsque certains paramètres répondent, et parfois différemment, à une même variable environnementale sous-jacente. Des phénomènes de latences entre des variables peuvent également apparaître dans certaines conditions (Smith *et al.*, 2009).

Dans un modèle statistique, il est donc important que les variables utilisées pour la prédiction ne soient pas auto-corrélées, ce afin d'éviter de prendre en compte plusieurs fois la part du signal commune à ces différentes variables. Il est donc d'une importance capitale de supprimer la colinéarité entre les variables environnementales qui contribuent à la prédiction dans le modèle (Graham *et al.*, 2003 ; Dormann *et al.*, 2013). A cet effet, les variables V_2 ont été transformées à l'aide d'une méthode de régression séquentielle (Graham *et al.*, 2003) avant d'être introduites dans le modèle statistique. Cette méthode se décompose en deux étapes : (1) l'identification de la variable la plus importante sur la base de questionnements écologiques (V_1), (2) le calcul des contributions de chaque variable exploratoire (V_2). Afin de supprimer la colinéarité de V_2 au regard de V_1 , on calcule les résidus de la régression entre ces deux variables, qui sont utilisés dans le modèle comme données pour la variable V_2 .

Pour estimer la fiabilité du modèle à prédire les caractéristiques de l'herbier, à partir des données environnementales, les quatre estimateurs suivants sont utilisés :

- AICc : le critère d'information d'Akaike corrigé (Akaike, 1987 ; Aho *et al.*, 2014)
- BIC : le critère d'information Bayésien (Aho *et al.*, 2014)
- RMSE : l'erreur quadratique moyenne (Hyndman et Koehler, 2006)
- MASE : l'erreur absolue moyenne normalisée (Hyndman et Koehler, 2006)

Plus la valeur de ces estimateurs est faible, meilleure est la prédiction du modèle.

Les estimateurs statistiques sont calculés, dans un premier temps, sur l'ensemble des sites, dans le but de quantifier la contribution relative des facteurs environnementaux à l'échelle du bassin. Dans un second temps, ils sont calculés indépendamment pour chacun des sites, permettant d'accéder à la contribution relative des facteurs pour chacun des sites. L'ensemble des étapes de modélisation est codé en Python, et la fonction `curve_fit` du package Scipy est utilisée pour les régressions. Cette fonction, basée sur la méthode non linéaire des moindres carrés, utilise l'algorithme de Levenberg-Marquardt.

2.3 Résultats

2.3.1 Variabilité spatio-temporelle des facteurs environnementaux

Le **temps d'immersion** moyenné sur l'année (I_{time} , Table 5 et Figure 14a) varie de 8,4 à 12,7 heure.jour⁻¹ pour sept des neuf sites, alors que des valeurs bien plus importantes sont observées pour les deux sites les plus profonds : JACQ (15,4 heure.jour⁻¹) et GARR (18,9 heure.jour⁻¹). Les sites localisés sur le bas et le haut estran présentent des écarts types associés à ces moyennes de temps d'immersion plus importants (Table 5) que les sites intermédiaires, moins impactés par l'alternance des marées de vive-eau et de morte-eau.

Les percentiles 75 des **vitesse de courant** simulées varient de manière importante suivant les sites (Table 5 et Figure 14b). Cinq sites (ANDE, FONT, ROCH, HAUT et JACQ) sont exposés à des vitesses inférieures à 0,3 m.s⁻¹ tandis que 4 sites (GARR, ANDE et FONT) subissent des vitesses supérieures à 0,3 m.s⁻¹, atteignant jusqu'à 0,47 m.s⁻¹ (ILE).

Les **temps de renouvellement océanique** des masses d'eau (F_{sea} , Table 5 et Figure 14c) varient de 16,1 jours pour le site le plus à l'ouest (ILE) à plus de 23,5 jours pour les sites orientaux (HAUT, ANDE et FONT), plus éloignés de l'embouchure. Des résultats similaires sont observés pour l'impact des rivières (F_{riv} , Table 5 et Figure 14d) qui varient entre 1,5 jours (ILE) et plus de 3 jours (HAUT, PASS, ANDE et FONT).

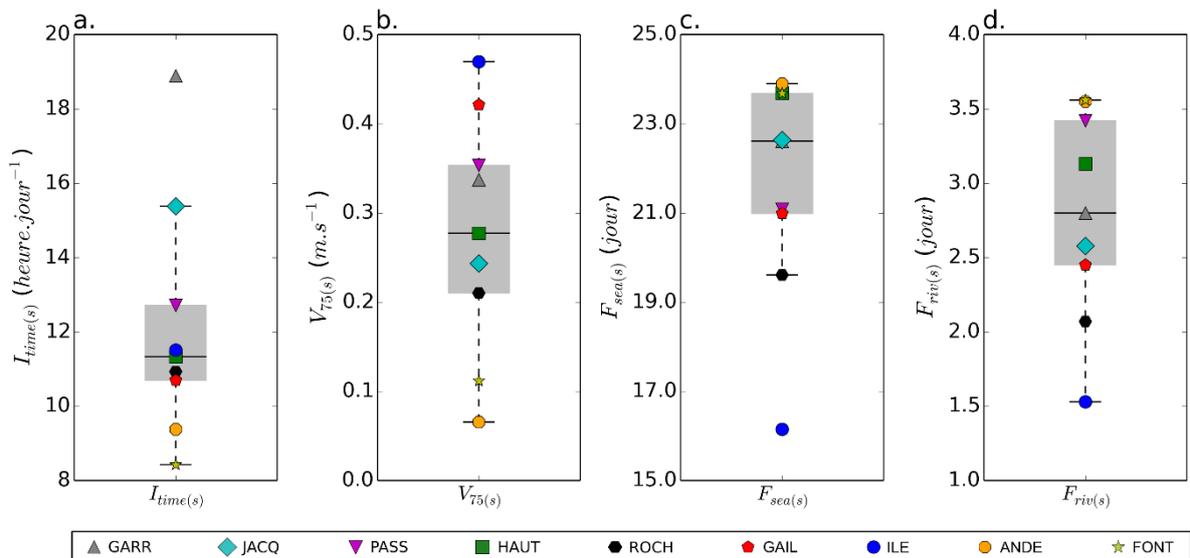


Figure 14 : Variabilité spatiale des principales variables environnementales. (a) Temps d'immersion moyen ; (b) Percentile 75 des vitesses du courant ; (c) Temps de renouvellement océanique des masses d'eau ; (d) Temps de renouvellement des masses d'eau par les rivières. L'étendue des boîtes grises correspond au 1^{er} et au 3^{ème} quartile, avec une ligne à la médiane. Les moustaches s'étendent jusqu'aux points les plus extrêmes inclus dans l'intervalle 1.5 x interquartile.

Table 5 : Variabilité spatiale des paramètres environnementaux et biologiques pour chaque site

Site	GARR	JACQ	PASS	HAUT	ROCH	GAIL	ILE	ANDE	FONT
$Hwat_{max}$ (m)	3,44	2,94	2,67	2,35	2,32	2,27	2,22	2,20	2,09
I_{time} (heure.jour ⁻¹)	18,9 ± 0,7	15,4 ± 0,4	12,7 ± 0,3	11,3 ± 0,3	10,9 ± 0,3	10,7 ± 0,4	11,5 ± 0,4	9,4 ± 0,5	8,4 ± 0,5
I_{time_min} (heure.jour ⁻¹)	18,0	14,9	12,3	11,0	10,5	10,1	10,8	8,5	7,5
I_{time_max} (heure.jour ⁻¹)	20,5	16,1	13,2	11,9	11,5	11,4	12,0	10,0	9,0
V_{75} (m.s ⁻¹)	0,34	0,24	0,35	0,28	0,21	0,42	0,47	0,07	0,11
REI_{75_mean}	3,63 ± 0,65	2,58 ± 2,23	2,79 ± 0,42	2,07 ± 0,82	1,69 ± 0,74	2,82 ± 0,79	4,08 ± 1,70	1,05 ± 0,46	1,14 ± 0,62
REI_{75_min}	2,28	0,88	2,12	1,25	0,27	1,30	2,05	0,31	0,15
REI_{75_max}	4,33	8,62	3,30	3,89	2,33	3,76	6,62	1,92	2,43
F_{sea} (jours)	22,6	22,6	21,1	23,7	19,6	21,0	16,1	23,9	23,7
F_{riv} (jours)	2,8	2,6	3,4	3,1	2,1	2,4	1,5	3,6	3,6
D_{50_mean} (µm)	57 ± 13	30 ± 4	52 ± 10	73 ± 14	27 ± 12	54 ± 18	175 ± 35	24 ± 3	77 ± 34
D_{50_min} (µm)	36	26	38	49	16	30	109	18	34
D_{50_max} (µm)	77	38	65	93	59	84	216	28	141
ρ_{dry_mean} (kg.m ⁻³)	966 ± 41	831 ± 56	908 ± 73	1054 ± 71	834 ± 66	980 ± 114	1296 ± 57	612 ± 90	900 ± 64
ρ_{dry_min} (kg.m ⁻³)	912	734	796	901	741	815	1167	537	782
ρ_{dry_max} (kg.m ⁻³)	1027	908	1018	1163	940	1181	1362	807	993
OM_{sed_mean} (%)	2,9 ± 0,4	4,0 ± 0,4	3,7 ± 0,5	2,8 ± 0,5	4,9 ± 0,5	4,0 ± 0,9	1,5 ± 0,4	6,9 ± 0,8	3,0 ± 0,3
OM_{sed_min} (%)	2,4	3,6	3,1	2,2	4,1	2,6	1,0	5,8	2,6
OM_{sed_max} (%)	3,7	4,4	4,5	3,8	5,9	5,8	2,3	8,4	3,7
PAR_{site_mean} (mol photon.m ⁻² .jour ⁻¹)	16 ± 7	21 ± 10	28 ± 13	22 ± 11	29 ± 13	31 ± 14	31 ± 13	21 ± 11	28 ± 14
PAR_{site_min} (mol photon.m ⁻² .jour ⁻¹)	4	4	4	4	5	6	7	5	4
PAR_{site_max} (mol photon.m ⁻² .jour ⁻¹)	26	38	46	42	48	52	49	42	51
T_{mean}	16,3 ± 5,0	16,3 ± 5,0	16,4 ± 5,3	16,4 ± 5,3	16,3 ± 5,3	16,3 ± 5,2	16,6 ± 5,0	16,3 ± 5,4	16,0 ± 5,5
T_{min}	10,3	10,2	10,1	10,1	9,8	10,0	10,3	9,7	9,4
T_{max}	23,3	23,5	23,8	23,7	23,9	23,5	23,4	24,0	23,9
$Varea_{mean}$ (%)	65 ± 10	82 ± 3	43 ± 12	87 ± 6	84 ± 11	75 ± 28	81 ± 18	84 ± 17	75 ± 22
$Varea_{min}$ (%)	40	80	25	75	70	30	50	40	40
$Varea_{max}$ (%)	75	90	60	95	95	100	100	95	100
Cov_{mean} (%)	34 ± 26	51 ± 30	16 ± 5	53 ± 34	51 ± 30	62 ± 42	50 ± 39	53 ± 26	71 ± 36
Cov_{min} (%)	12	17,5	12	12	17	12	12	17	12
Cov_{max} (%)	79	90	27	100	95	100	100	87	100
$Bleaf_{mean}$ (gps.m ⁻²)	63 ± 57	53 ± 30	33 ± 22	47 ± 27	48 ± 27	86 ± 63	52 ± 42	33 ± 13	133 ± 78
$Bleaf_{min}$ (gps.m ⁻²)	5	16	4	12	18	10	5	14	34
$Bleaf_{max}$ (gps.m ⁻²)	164	115	66	88	108	172	119	50	244
$Broot_{mean}$ (gps.m ⁻²)	59 ± 16	52 ± 17	22 ± 7	63 ± 21	38 ± 12	56 ± 30	52 ± 17	28 ± 8	54 ± 16
$Broot_{min}$ (gps.m ⁻²)	30	31	10	37	23	9	18	14	34
$Broot_{max}$ (gps.m ⁻²)	84	87	32	106	64	98	68	40	87

Site	GARR	JACQ	PASS	HAUT	ROCH	GAIL	ILE	ANDE	FONT
<i>Dshoot_{mean}</i> ($10^3 \cdot n \cdot m^{-2}$)	10 ± 6	10 ± 3	8 ± 3	11 ± 4	13 ± 5	12 ± 6	10 ± 5	11 ± 3	13 ± 5
<i>Dshoot_{min}</i> ($10^3 \cdot n \cdot m^{-2}$)	4	5	3	8	8	4	3	7	6
<i>Dshoot_{max}</i> ($10^3 \cdot n \cdot m^{-2}$)	20	17	14	23	23	19	17	18	23
<i>Hshoot_{mean}</i> (cm)	13 ± 5	12 ± 3	9 ± 3	11 ± 4	9 ± 3	12 ± 4	10 ± 3	9 ± 3	17 ± 6
<i>Hshoot_{min}</i> (cm)	6	9	5	5	6	7	6	5	9
<i>Hshoot_{max}</i> (cm)	21	17	15	17	13	20	16	13	26
<i>Cleaf_{mean}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	384 ± 31	361 ± 32	377 ± 44	387 ± 28	407 ± 19	400 ± 15	397 ± 22	401 ± 17	398 ± 14
<i>Cleaf_{min}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	323	286	307	341	391	380	363	378	382
<i>Cleaf_{max}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	416	395	417	430	438	422	431	428	426
<i>Nleaf_{mean}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	34 ± 6	31 ± 5	33 ± 6	32 ± 6	34 ± 6	31 ± 6	30 ± 8	33 ± 7	31 ± 6
<i>Nleaf_{min}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	24	21	25	22	26	23.1	20	20	21
<i>Nleaf_{max}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	43	36	41	40	41	39	40	42	40
<i>Pleaf_{mean}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	4,1 ± 1,3	4,2 ± 1,0	3,6 ± 0,9	3,7 ± 0,8	4,3 ± 1,0	3,3 ± 1,0	2,8 ± 1,2	4,8 ± 1,8	4,1 ± 1,2
<i>Pleaf_{min}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	2,5	2,6	2,4	2,4	2,6	2,2	1,5	2,5	2,3
<i>Pleaf_{max}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	6,0	5,3	4,7	4,9	5,6	4,9	4,6	8,0	5,9
<i>C/Nleaf_{mean}</i> (mg.g _{SS} ⁻¹)	11,7 ± 1,8	12,0 ± 2,0	11,5 ± 1,0	12,6 ± 2,0	12,4 ± 1,6	13,4 ± 2,0	13,8 ± 2,9	12,8 ± 2,6	13,1 ± 2,5
<i>C/Nleaf_{min}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	9,7	9,6	10,1	10,4	10,3	10,5	10,5	10,3	10,7
<i>C/Nleaf_{max}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	15,3	17,0	12,6	16,8	14,9	16,5	18,2	18,8	17,9
<i>N/Pleaf_{mean}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	8,4 ± 1,0	7,4 ± 0,6	9,6 ± 1,0	8,6 ± 0,8	8,0 ± 1,3	9,7 ± 1,4	11,4 ± 1,9	7,2 ± 1,3	7,8 ± 1,0
<i>N/Pleaf_{min}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	7,1	6,7	8,3	7,2	6,0	7,1	8,4	5,2	6,6
<i>N/Pleaf_{max}</i> (mg.g _{SS} ⁻¹)	9,7	8,7	11,4	10,2	11,2	11,5	13,7	9,0	9,3
<i>Chlleaf_{mean}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	6,5 ± 0,6	5,8 ± 0,6	5,9 ± 0,6	5,8 ± 0,9	5,6 ± 0,8	5,5 ± 0,7	5,1 ± 0,8	5,6 ± 0,8	5,8 ± 1,0
<i>Chlleaf_{min}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	5,6	4,7	5,0	4,5	4,5	4,1	3,6	4,5	4,4
<i>Chlleaf_{max}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	7,5	6,9	6,7	7,0	6,7	6,4	6,0	7,1	8,0
<i>Chlbleaf_{mean}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	2,0 ± 0,4	2,0 ± 0,8	1,7 ± 0,3	2,1 ± 0,8	2,3 ± 1,2	1,9 ± 0,5	2,0 ± 0,9	2,1 ± 0,6	2,4 ± 1,2
<i>Chlbleaf_{min}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	1,6	1,4	1,3	1,6	1,5	1,4	1,3	1,4	1,4
<i>Chlbleaf_{max}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	3,0	4,4	2,1	4,2	5,5	3,2	4,4	3,1	4,9
<i>Chla+Chlbleaf_{mean}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	8,5 ± 0,8	7,8 ± 1,2	7,6 ± 0,7	8,0 ± 1,0	7,9 ± 1,9	7,4 ± 0,8	7,1 ± 1,5	7,7 ± 1,2	8,1 ± 2,1
<i>Chla+Chlbleaf_{min}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	7,2	6,5	6,5	6,3	6,0	5,5	4,8	6,1	5,8
<i>Chla+Chlbleaf_{max}</i> (mg.g _{PS} ⁻¹)	9,9	10,6	8,6	9,1	12,2	8,4	9,8	9,8	13,0

La Figure 15 présente le résultat des **analyses granulométriques** sur le sédiment des 9 sites aux différentes dates. Les platiers intertidaux colonisés par les herbiers sont formés de sédiments composés principalement de limons et de sables fins. La proportion de sables fins est très variable d'un site à l'autre et s'accroît depuis la bordure orientale du Bassin jusqu'à l'île aux Oiseaux. De plus, des variations saisonnières sont observées dans cette étude, et ne sont pas communes à l'ensemble des sites. En effet, alors que la teneur en sables augmente à ILE durant le printemps et l'été, elle diminue dans le même temps à ROCH et HAUT.

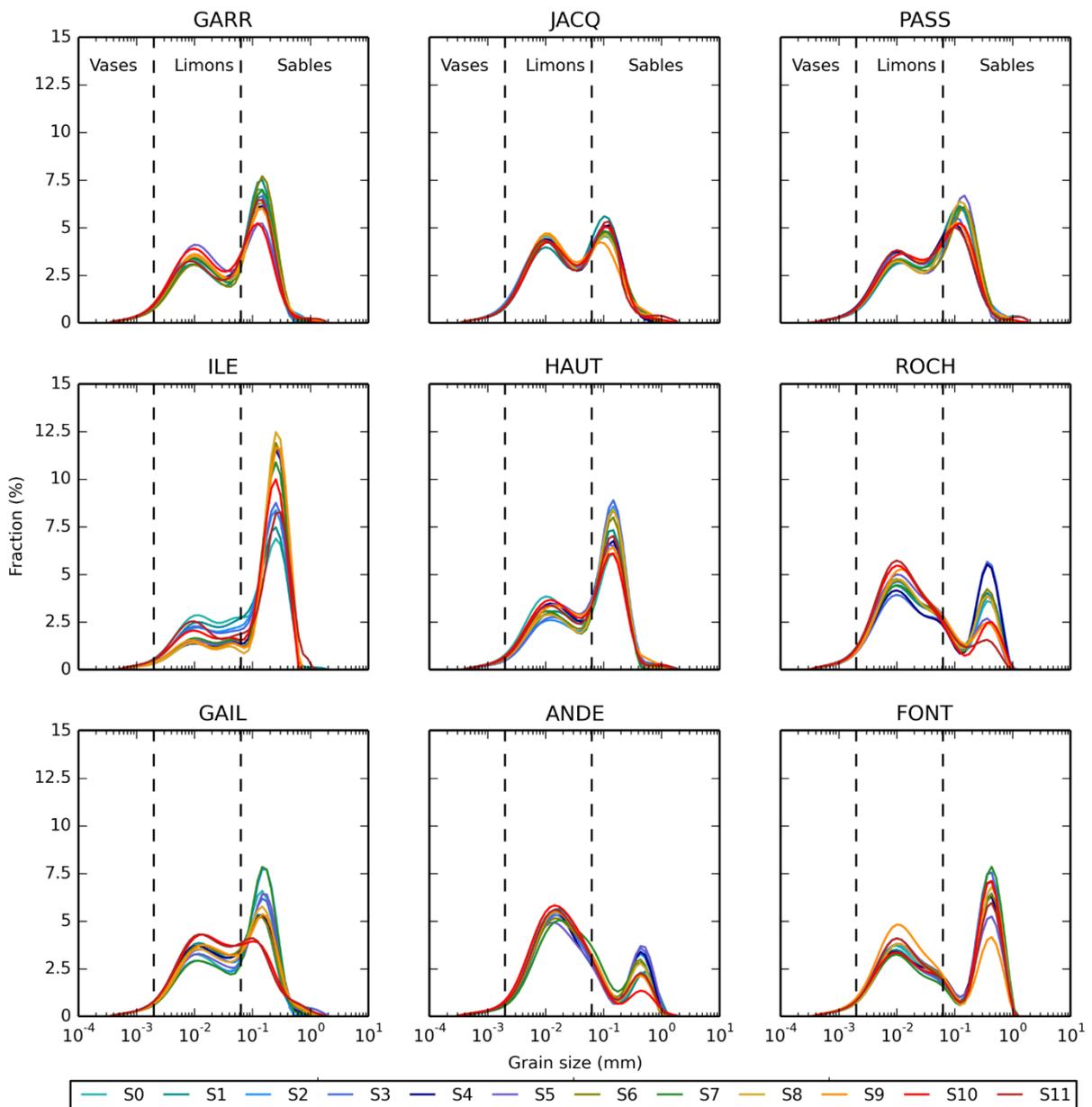


Figure 15 : Distribution de la taille des particules lors des différents prélèvements mensuels (S0 à S11) pour chaque site

Afin de caractériser plus simplement la signature de chaque site, les tailles de grain médian, ou médianes (D_{50} , Table 5 et Figure 16a) sont calculées pour chaque site et chaque suivi puis la moyenne annuelle est calculée pour chaque site. Les moyennes annuelles des D_{50} mesurées (Table 5 et Figure 16a) varient entre $175 \pm 35 \mu\text{m}$ (ILE) et $24 \pm 3 \mu\text{m}$ (ANDE).

Les moyennes annuelles des **densités sèches** (ρ_{dry} , Table 5 et Figure 16b) varient entre $1296 \pm 57 \text{ kg.m}^{-3}$ (ILE) et $612 \pm 90 \text{ kg.m}^{-3}$ (ANDE). Les moyennes annuelles des teneurs en matière organique (Table 5 et Figure 16c) montrent que le site le plus sableux (ILE) présente la plus faible teneur en matière organique ($OM_{sed} = 1,5 \%$) et que le site le plus vaseux (ANDE) présente le plus de matière organique ($OM_{sed} = 6,9 \%$).

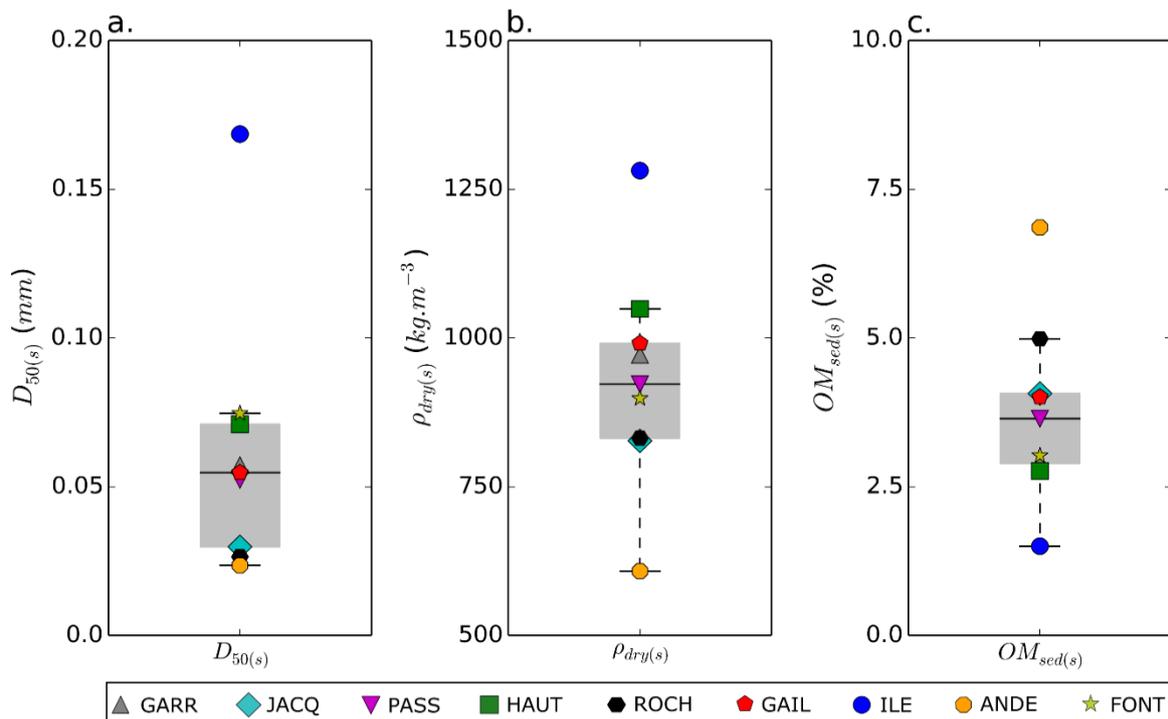


Figure 16 : Variabilité spatiale des principales caractéristiques sédimentaires. (a.) Taille du grain médian ; (b.) Densité sèche ; (c.) Teneur en matière organique pour chaque site.

L'**irradiance** reçue à la station météorologique du Cap Ferret (I_{r0}) varie en fonction de la saison (Figure 17a.). Les plus faibles valeurs sont obtenues durant l'hiver ($0,5 \text{ kJ.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) et les plus fortes valeurs pendant l'été ($2,25 \text{ kJ.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$). En ce qui concerne la lumière reçue localement par les plantes (PAR_{site} , Figure 17a), la forme des courbes est similaire à celle de l'irradiance mesurée au Cap Ferret. Mais, bien que la lumière mesurée sur l'ensemble des sites présente le même cycle saisonnier, des différences significatives existent entre les sites (Figure 17a). Par exemple, en août, GAIL (environ $80 \text{ mol photon.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) reçoit presque trois fois plus de lumière que GARR (environ $30 \text{ mol photon.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$). Ces différences semblent en partie déterminées par le temps d'immersion (Figure 14a). En effet, le site GARR, immergé 80 % du temps, reçoit moins de lumière que tous les autres sites. Cependant, il apparaît que cette relation entre lumière et temps d'immersion ne s'applique pas pour l'ensemble des sites, mettant en évidence l'effet de la variabilité spatiale de la turbidité sur la lumière.

Les **températures** moyennes mesurées dans les herbiers (T_{mean} ; Figure 17b et Table 5) varient de $9,5 \text{ °C}$ en hiver à $24,2 \text{ °C}$ en été. Pour chaque période de suivi, il existe de faibles différences entre les sites qui peuvent être expliquées par la différence des temps d'immersion. L'hiver, la température de l'eau étant généralement plus chaude que celle de l'air, les sites les plus profonds sont soumis à des températures plus hautes puisque plus longtemps immergés, alors que l'inverse est observé durant l'été. La gamme de températures instantanées enregistrées sur l'ensemble de la période de suivi s'étend de $-3,8$ à $46,1 \text{ °C}$ (Table 5).

L'**indice d'exposition aux vagues** (REI_{75} , Figure 17c) présente une variabilité inter-sites significative, alors qu'aucun signal saisonnier n'est clairement observé. Les valeurs obtenues sont plutôt faibles à ANDE et FONT (environ 1) alors que cet indice atteint des valeurs élevées (jusqu'à environ 8,5) à JACQ et ILE durant la période hivernale.

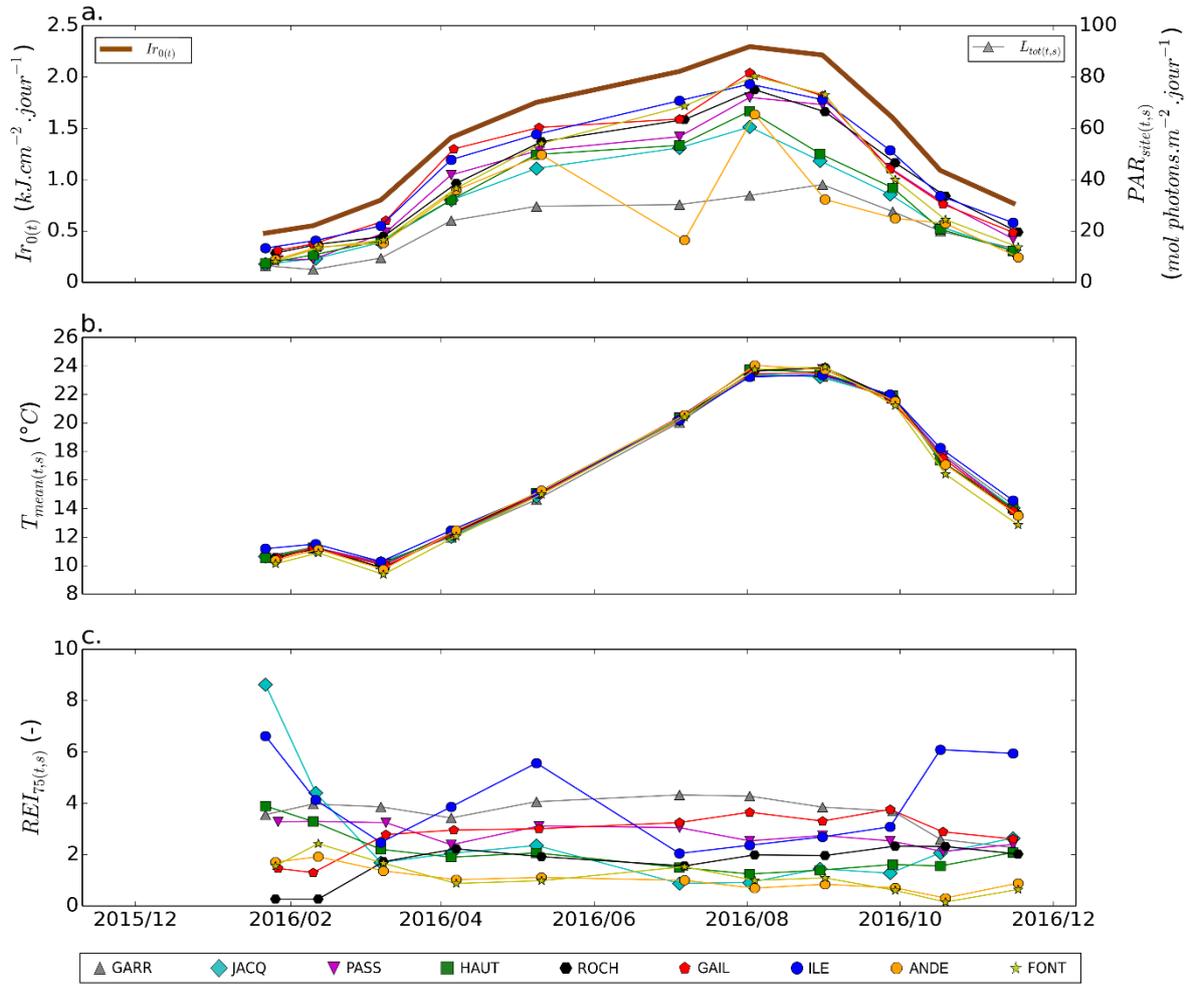


Figure 17 : Série temporelle : (a) de l'irradiance à la station météo du Cap Ferret et de la lumière locale PAR_{site} reçue en chaque site ; (b) de la température moyenne.

2.3.2 Variabilité spatio-temporelle des paramètres biologiques

La moyenne annuelle de la biomasse épigée (B_{leaf} , Table 5) varie spatialement entre 33 ± 22 g_{PS}.m⁻² (PASS) à 133 ± 78 g_{PS}.m⁻² (FONT). Contrairement aux sites ANDE et PASS caractérisés par de faibles biomasses épigées (33 ± 13 g PS.m⁻² et 33 ± 22 g PS.m⁻² respectivement) et des cycles saisonniers très peu marqués (Figure 18a), les autres sites présentent d'importantes variations saisonnières, notamment FONT dont la biomasse estivale est 14 fois supérieure à la biomasse hivernale.

La biomasse hypogée (B_{root} , Table 5) présente une plus faible variabilité spatiale que la biomasse épigée avec 22 ± 7 g_{PS}.m⁻² (PASS) et 63 ± 21 g_{PS}.m⁻² (HAUT). Les sites ANDE et PASS présentent une faible variabilité saisonnière contrairement aux autres sites (Table 5, Figure 18b).

Concernant la densité de pieds (D_{shoot} , Table 5), l'ensemble des sites présente un signal saisonnier marqué (Figure 18c) avec un minimum à la fin de l'hiver et un maximum en début d'été. Les densités de pieds moyennes (D_{shoot} , Table 5) sont comprises entre 8.10^3 pieds.m⁻² (PASS) et 13.10^3 pieds.m⁻² (ROCH et FONT).

Les valeurs annuelles moyennes des hauteurs de pieds (H_{shoot} , Table 5) varient entre $0,09 \pm 0,03$ m (ROCH et ANDE) et $0,13 \pm 0,05$ m (GARR) pour huit des neuf sites tandis que le site FONT présente des pieds plus hauts ($0,17 \pm 0,06$ m). Le cycle saisonnier de ce paramètre est marqué par un minimum au début du printemps et un maximum en automne (Figure 18d).

En ce qui concerne le pourcentage de surface végétalisée (V_{area} , Table 5, Figure 18e), une forte variabilité spatiale est observée ; selon les sites, les moyennes annuelles varient entre 43 ± 12 % (PASS) et 87 ± 6 % (HAUT). Le cycle saisonnier est peu marqué pour l'ensemble des sites à l'exception de GAIL (40 % en hiver et 100 % en été).

Le taux de recouvrement dans les zones végétalisées (Cov , Figure 18f) présente un cycle saisonnier marqué dans l'ensemble des sites (de l'ordre de 20 % en hiver et de 80 % en été) excepté pour PASS qui conserve un taux de recouvrement faible (environ 15 %) tout au long de l'année.

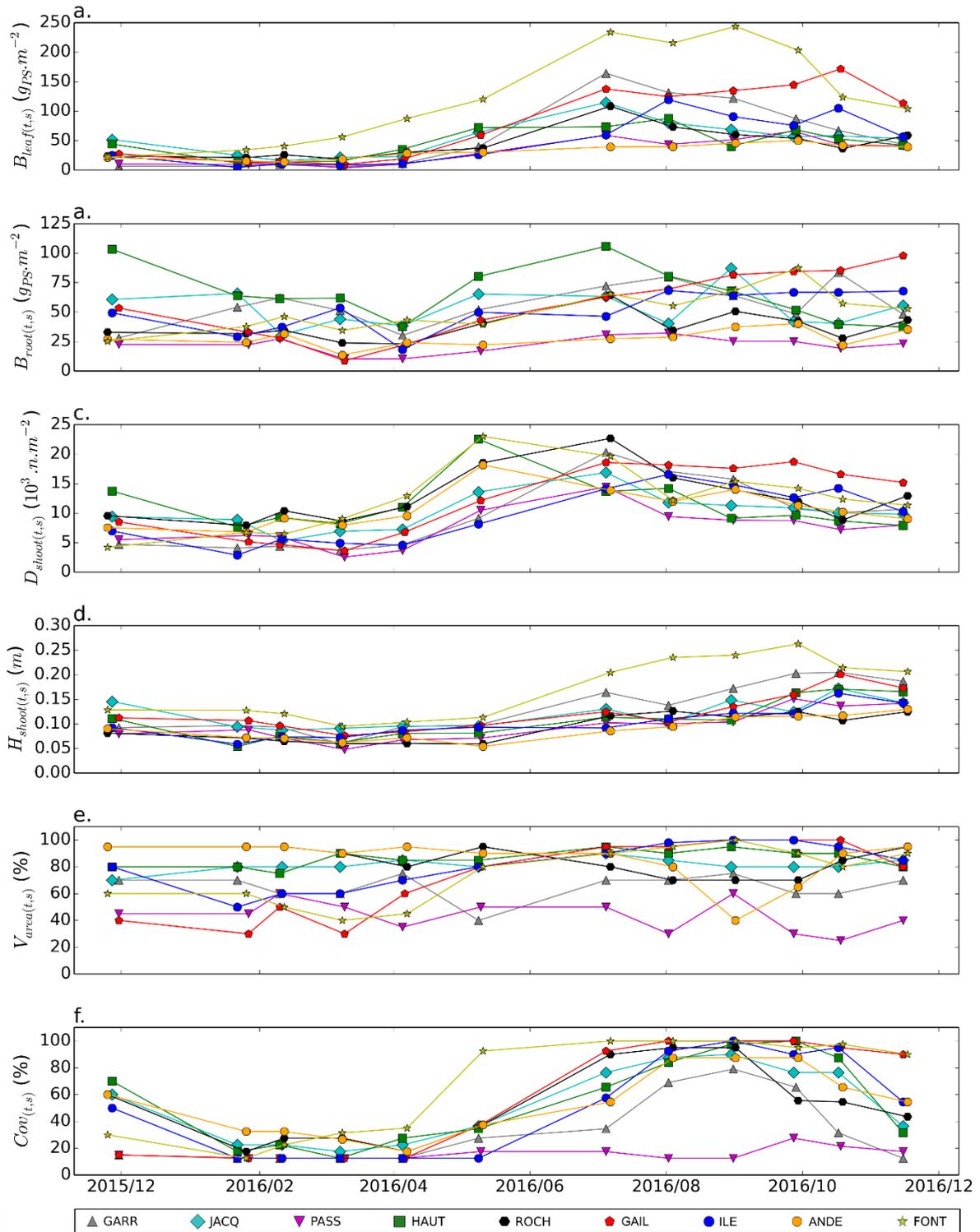


Figure 18 : Evolutions temporelles des principaux paramètres biologiques pour chaque site : (a.) biomasse épigée ; (b.) biomasse hypogée ; (c.) densité de pieds ; (d.) hauteur de pieds ; (e.) surface végétalisée ; (f.) recouvrement.

Les moyennes annuelles des teneurs en carbone mesurées dans les feuilles (C_{leaf} , Table 5, Figure 19a) varient entre $361 \pm 32 \text{ mg.g}_{PS}^{-1}$ (JACQ) et $401 \pm 17 \text{ mg.g}_{PS}^{-1}$ (ANDE). Hormis pour le site PASS, ce paramètre ne présente pas de cycle saisonnier marqué.

Les teneurs en azote dans les feuilles (N_{leaf} , Figure 19b) présentent un cycle saisonnier marqué par des maximas à la fin de l'hiver et des minimas en été. Globalement, les valeurs diffèrent peu entre les sites. JACQ et GAIL présentent de plus faibles valeurs, tandis que les teneurs les plus fortes sont mesurées à GARR et ROCH (Table 5, Figure 19b).

Les teneurs en phosphore (P_{leaf} , Table 5, Figure 19c) suivent un cycle saisonnier similaire à celui des teneurs en azote. Elles sont généralement plus élevées à ANDE (en moyenne $4,8 \pm 1,8 \text{ mg.g}_{PS}^{-1}$), site le plus vaseux, et plus faibles à ILE ($2,8 \pm 1,2 \text{ mg.g}_{PS}^{-1}$) et GAIL ($3,3 \pm 1,0 \text{ mg.g}_{PS}^{-1}$), sites les plus sableux.

Les teneurs en chlorophylle a et b ($Chla$ et $Chlb$) ne présentent pas de cycle saisonnier marqué, hormis pour la seconde et sur certains sites (ROCH, FONT), pour lesquels les valeurs augmentent (d'un facteur 2) entre les mois de mai et d'août (Figure 19d). Pour cette raison, les teneurs en chlorophylle totale ($Chla+b$) présentent des valeurs maximales entre la fin du printemps et l'été (Figure 19e). La teneur moyenne annuelle en chlorophylle totale ($Chla+b$, Table 5) est minimale à ILE ($7,1 \pm 1,5 \text{ mg.g}_{PS}^{-1}$) et maximale GARR ($8,5 \pm 0,8 \text{ mg.g}_{PS}^{-1}$).

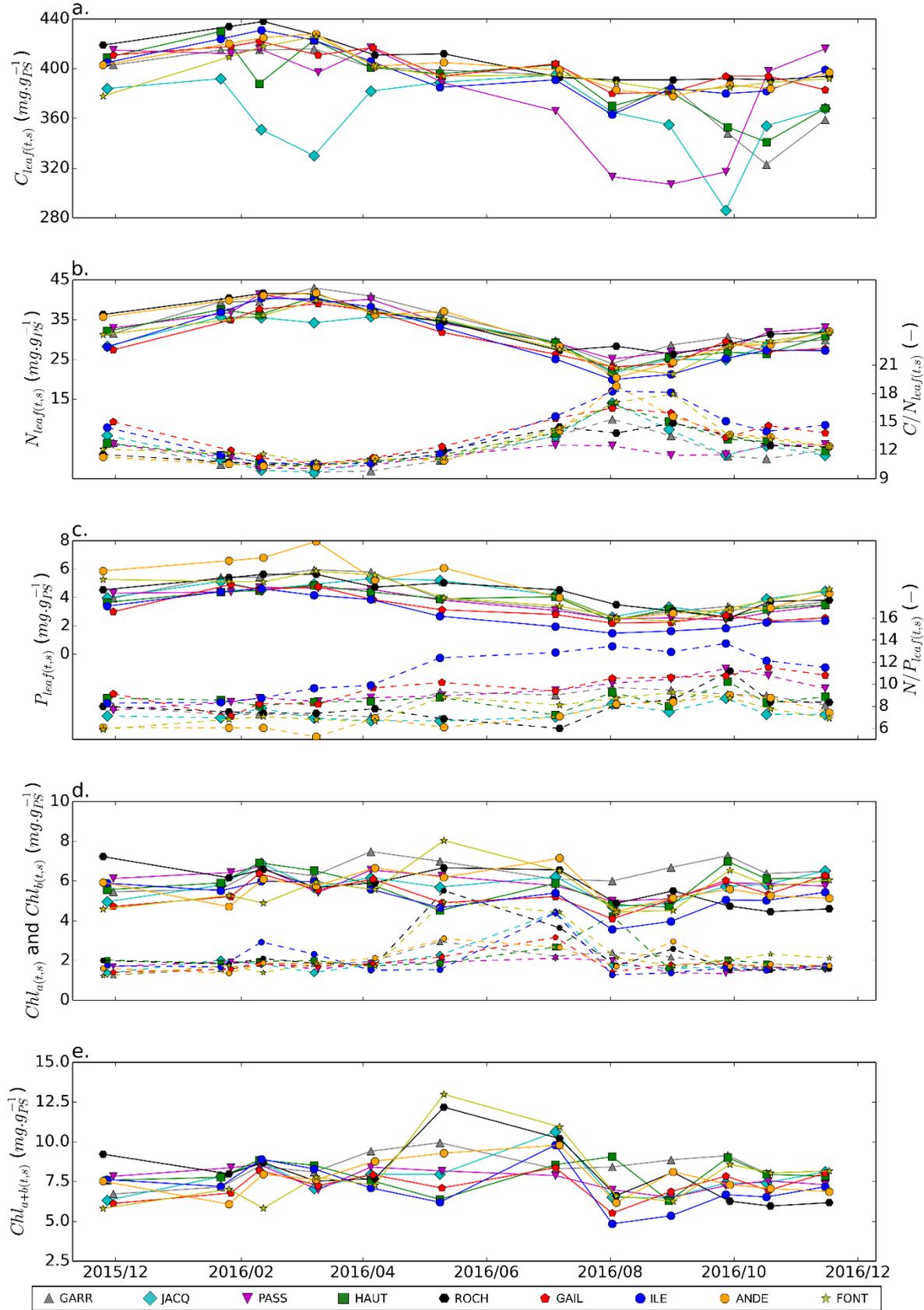


Figure 19 : Evolutions temporelles des principaux paramètres biochimiques pour chaque sites : (a.) teneur en carbone ; (b.) teneur en azote ; (c.) teneur en phosphore ; (d.) teneur en chlorophylle a et en chlorophylle b ; (e.) teneur en chlorophylle a+b

2.3.3 Analyses statistiques

2.3.3.1 ANOVA

Les résultats des ANOVA présentés dans la Table 6 mettent en évidence que les paramètres sédimentaires varient significativement d'un site à l'autre mais ne présentent pas de différence significative en fonction du temps. Les autres paramètres (biologiques et environnementaux), présentent pour leur part, des différences significatives à la fois en fonction du temps et de l'espace (sites).

Table 6 : Résultats (F et p-values) obtenues à partir d'ANOVAs.

Source de variation / Variable	Variation inter-sites (df = 8)		Variation temporelle (df = 10)	
	F	p	F	p
$D_{50(t,s,r)}$	71,021	<0,001	1,803	0,062
$\rho_{dry(t,s,r)}$	69,888	<0,001	0,863	0,568
$OM_{sed(t,s,r)}$	109,655	<0,001	1,834	0,057
$Ir_{0(t)}$	-	-	(+inf)	<0,001
$PAR_{site(t,s)}$	(+inf)	<0,001	(+inf)	<0,001
$T_{mean(t,s)}$	(+inf)	<0,001	(+inf)	<0,001
$REI_{75(t,s)}$	(+inf)	<0,001	(+inf)	<0,001
$B_{leaf(t,s,r)}$	59,644	<0,001	66,042	<0,001
$B_{root(t,s,r)}$	38,249	<0,001	44,379	<0,001
$D_{shoot(t,s,r)}$	12,728	<0,001	51,437	<0,001
$H_{shoot(t,s,r)}$	93,253	<0,001	137,094	<0,001
$V_{area(t,s)}$	(+inf)	<0,001	(+inf)	<0,001
$Cov_{(t,s)}$	(+inf)	<0,001	(+inf)	<0,001
$C_{leaf(t,s)}$	(+inf)	<0,001	(+inf)	<0,001
$N_{leaf(t,s)}$	(+inf)	<0,001	(+inf)	<0,001
$P_{leaf(t,s)}$	(+inf)	<0,001	(+inf)	<0,001
$Chl_{a(t,s,r)}$	13,171	<0,001	18,523	<0,001
$Chl_{b(t,s,r)}$	3,053	<0,005	17,029	<0,001
$Chl_{a+b(t,s,r)}$	5,307	<0,001	15,207	<0,001

2.3.3.2 Corrélations

Etant donné que tous les paramètres ne disposent pas de composante temporelle (une seule valeur est disponible par site pour F_{sea} , F_{riv} et V_{75}), deux corrélogrammes ont été réalisés. Le premier (Figure 20) présente toutes les variables, moyennées pour chaque site sur

l'ensemble des suivis, tandis que le second ne présente que les variables présentant une composante temporelle (Figure 21).

Le premier corrélogramme (Figure 20) montre tout d'abord une anti-corrélation entre les variables « climatiques » (T_{mean} et PAR_{site}) et le temps de renouvellement océanique (F_{sea}) qui reflète les gradients (intérieur-extérieur du Bassin) de température et de turbidité. Ensuite, le temps de renouvellement océanique (F_{sea}) est corrélé négativement avec les vitesses de courant (V_{75}), probablement en raison de la morphologie générale du Bassin (cf. § 4.1). Les variables hydrodynamiques (V_{75} et REI_{75}) sont bien corrélées à la densité sèche du sédiment, elle-même corrélée au diamètre médian des grains (D_{50}) et anti-corrélée à la teneur en matière organique (OM_{sed}). Ceci indique que les forçages hydrodynamiques plus importants conduisent à des sédiments plus grossiers et contenant moins de matière organique. Les corrélations entre les paramètres sédimentaires et les teneurs en phosphore dans les plantes (P_{leaf}) indiquent une plus grande disponibilité de cet élément pour les zostères dans des sédiments vaseux. Les corrélations de la teneur en phosphore avec les variables hydrodynamiques et le temps de renouvellement, peuvent donc s'expliquer par les corrélations déjà décrites entre ces variables. On remarque une corrélation négative entre la lumière reçue par les plantes (PAR_{site}) et la teneur moyenne en chlorophylle (Chl_{a+b}), probablement en raison d'un mécanisme d'adaptation des plantes (cf. §4.3). Il apparaît intéressant de noter que la biomasse épigée (B_{leaf}) semble plutôt dépendante de la hauteur de pieds (H_{shoot}) que de la densité de pieds (D_{shoot}).

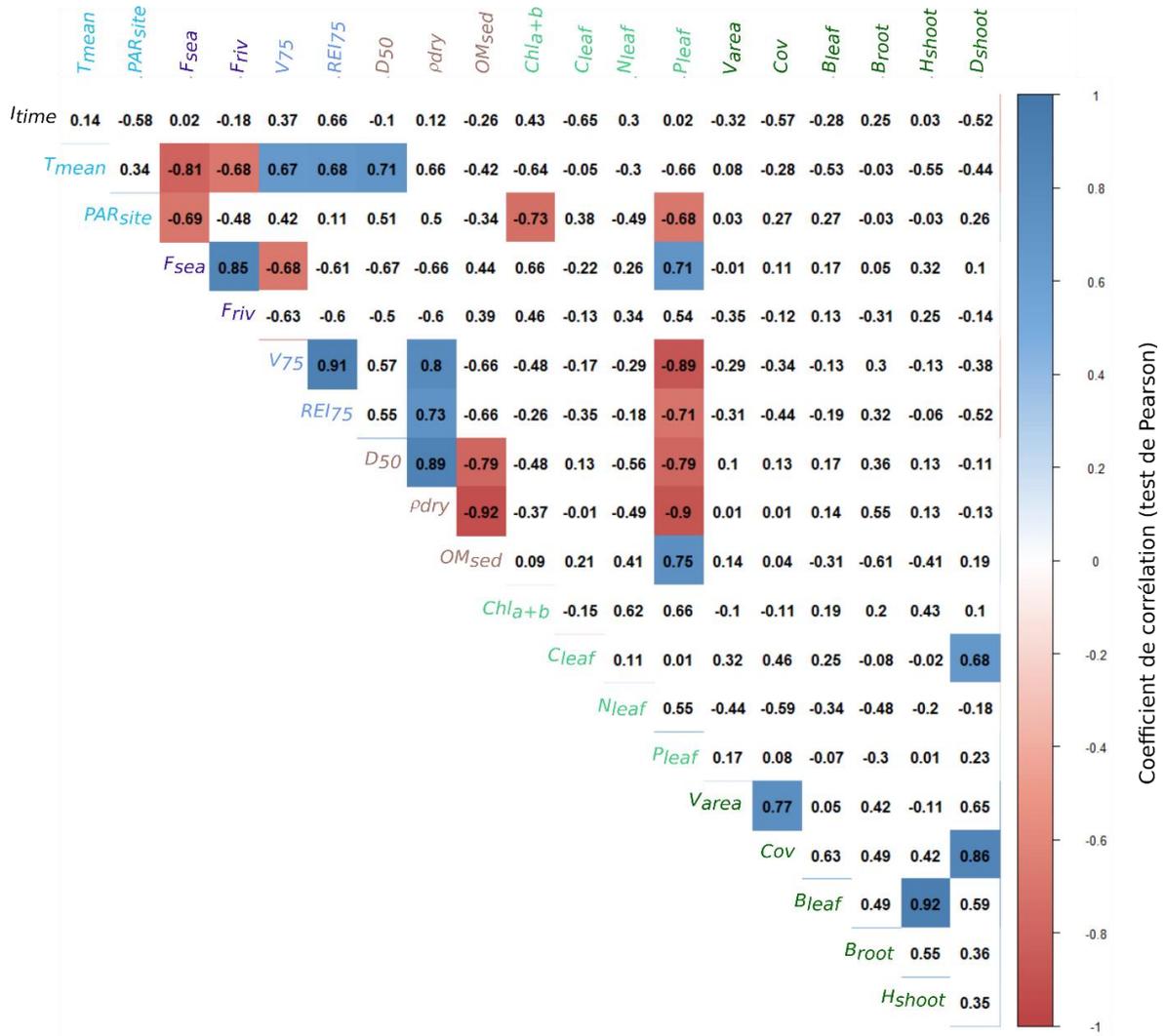


Figure 20 : Corrélogramme des variables étudiées moyennées par site sur l'année du suivi (n = 9). Les valeurs correspondent aux coefficients de corrélation. Pour les corrélations significatives ($p < 0.05$), la couleur bleue indique une corrélation positive tandis que la couleur rouge indique une corrélation négative.

Le second corrélogramme (Figure 21) met en évidence que les teneurs en carbone (*C_{leaf}*), azote (*N_{leaf}*) et phosphore (*P_{leaf}*) sont corrélées négativement aux variables climatiques (*T_{mean}* et *PAR_{site}*) et aux variables biologiques (*V_{area}*, *Cov*, *B_{leaf}*, *B_{root}*, *H_{shoot}* et *D_{shoot}*), traduisant l'effet saisonnier de la croissance sur les réserves en nutriments dans les feuilles. Par ailleurs, les variables biologiques sont toutes positivement corrélées entre elles à des degrés variables, mais généralement significatif ($p < 0.05$).

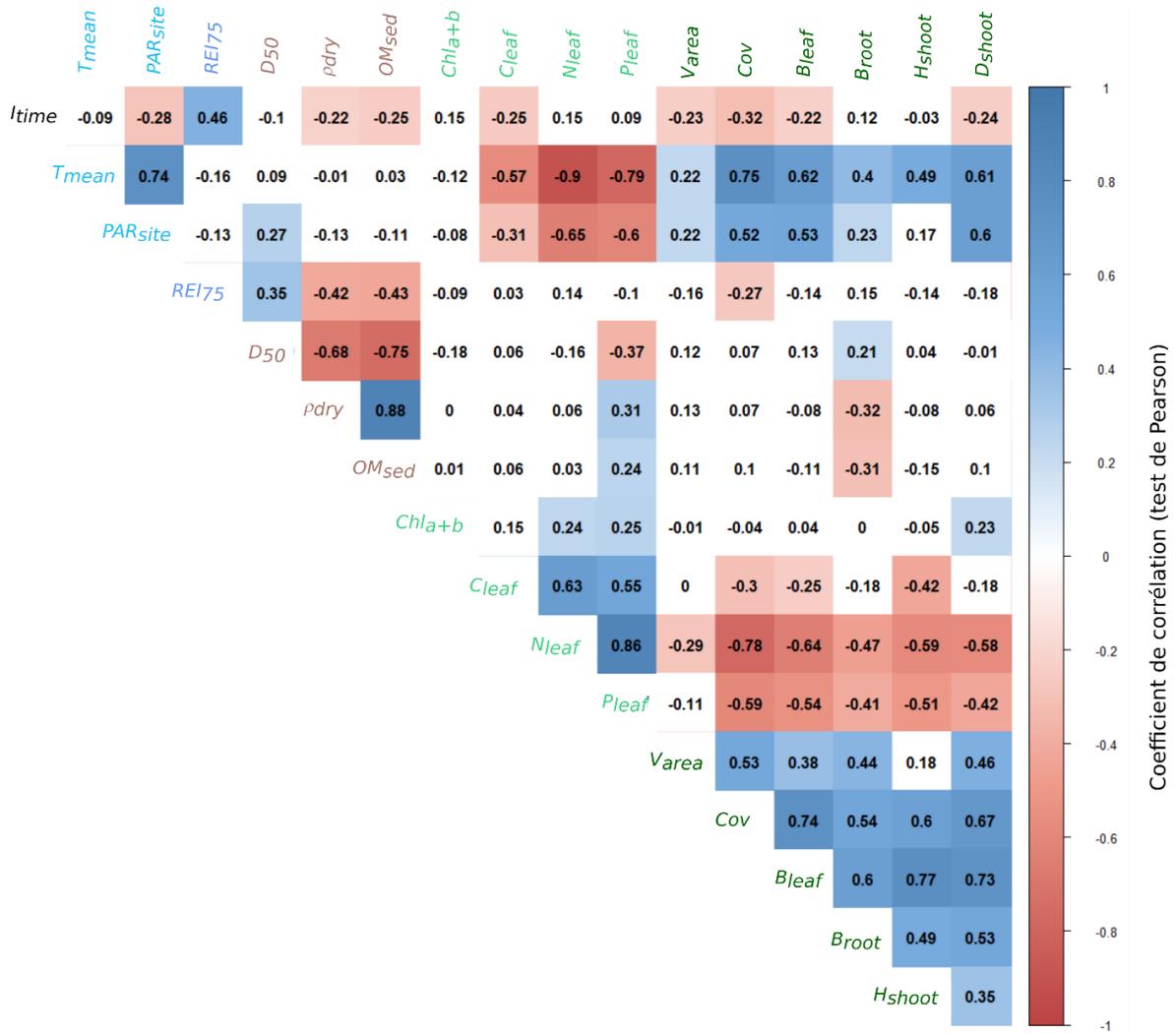


Figure 21 : Corrélogramme des variables étudiées (9 sites et 11 dates ; n = 99). Les valeurs correspondent aux coefficients de corrélation. Pour les corrélations significatives ($p < 0.05$), la couleur bleue indique une corrélation positive tandis que la couleur rouge indique une corrélation négative.

2.3.3.3 ACP

Les résultats de l'analyse en composante principale montrent la proportion de variance expliquée par les différentes dimensions (axes) obtenues. Les deux premières dimensions permettent d'expliquer 54,5 % de la variance, soit 32,1 % et 22,4 %. La dimension trois explique 9,3 % de la variance des données (Figure 22).

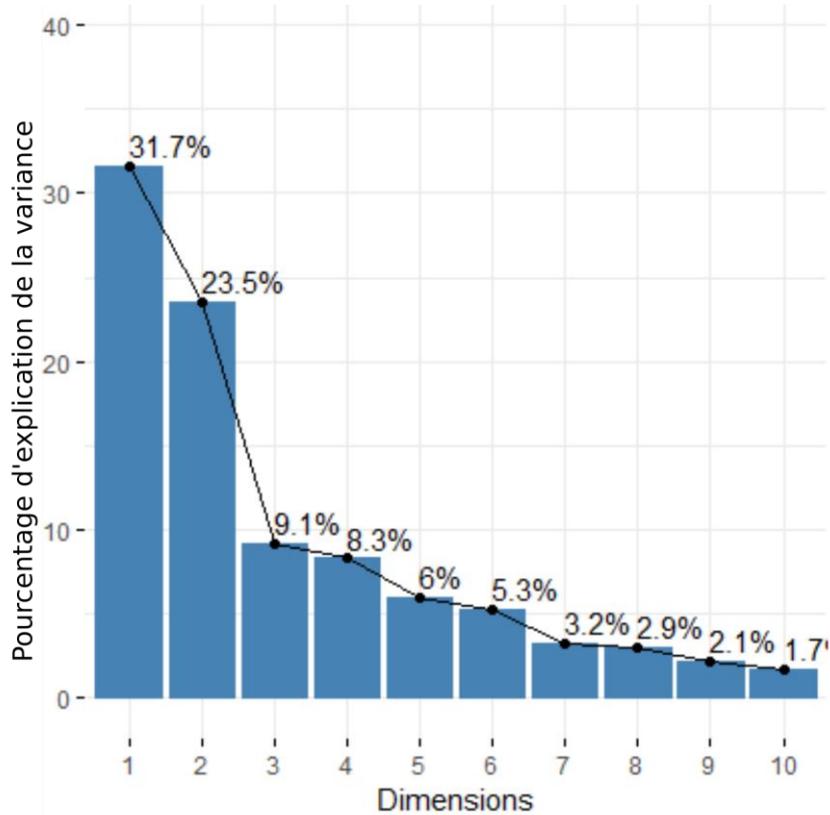


Figure 22 : Valeurs propres des dimensions obtenues par méthode d'analyse des composantes principales.

La Figure 23 permet de visualiser la contribution des variables aux différentes dimensions obtenues par la méthode d'analyse des composantes principales. L'ensemble des variables qui présentent un fort signal saisonnier sont bien représentées par la dimension 1 : la température, la lumière, les teneurs en azote et en phosphore dans les feuilles, ainsi que le taux de recouvrement, la biomasse, la longueur et la densité de pieds, tandis que la dimension 2 est représentée par les variables hydrodynamiques, hydrologiques et sédimentaires, qui ne présentent pas de signal saisonnier marqué, mais d'importantes différences entre les sites. C'est le temps d'immersion qui contribue le plus à la dimension 3. Cette dimension est en plus portée par la teneur en carbone dans les feuilles, la lumière, la hauteur de pied ainsi que le temps de renouvellement des masses d'eau.

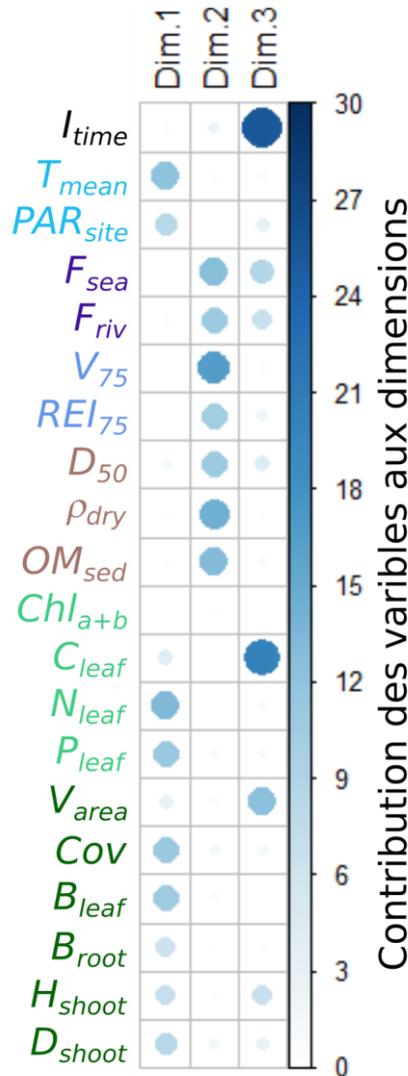


Figure 23 : Représentation graphique de la contribution des variables aux dimensions. La taille et la couleur des pastilles correspondent au \cos^2 des variables pour la dimension correspondante. Un \cos^2 élevé indique une bonne représentation de la variable sur les axes principaux en considération. Dans ce cas, la variable est positionnée à proximité de la circonférence du cercle de corrélation et inversement.

La Figure 24 montre la projection de chaque individu du jeu de données (station-date) en fonction des trois dimensions les plus représentatives. La dimension 1, représentée par l'ensemble des variables saisonnières, permet une bonne différenciation des suivis. Les suivis n° 1, 2 et 3 correspondent aux conditions hivernales, tandis que les suivis n° 4 et 5 marquent la période de croissance. Les suivis n° 6 à 8 correspondent à la période estivale, durant laquelle le maximum de développement est atteint, tandis que le retour à l'état hivernal correspond aux suivis n° 9, 10 et 11. La dimension 2, qui est portée par les variables hydrologiques, hydrodynamiques et sédimentaires, permet de bien différencier les individus d'un même site, qui forment donc des clusters. Six sites (GAIL, PASS, HAUT, JACQ, GARR, ROCH et FONT) sont relativement semblables suivant cette dimension bien que le site FONT semble déjà se

dégager. Les sites ILE et ANDE apparaissent comme deux sites extrêmes : ILE subit d'importants courants et possède une forte fraction sableuse tandis que ANDE n'est que très peu soumis aux forces hydrodynamiques et son sédiment est très fin. La dimension 3 permet aussi de différencier les individus d'un même site mais sous un axe différent, celle-ci est portée principalement par le temps d'immersion et la teneur en carbone. Le site GARR, extrême en termes d'hypsométrie, se dégage des autres sites.

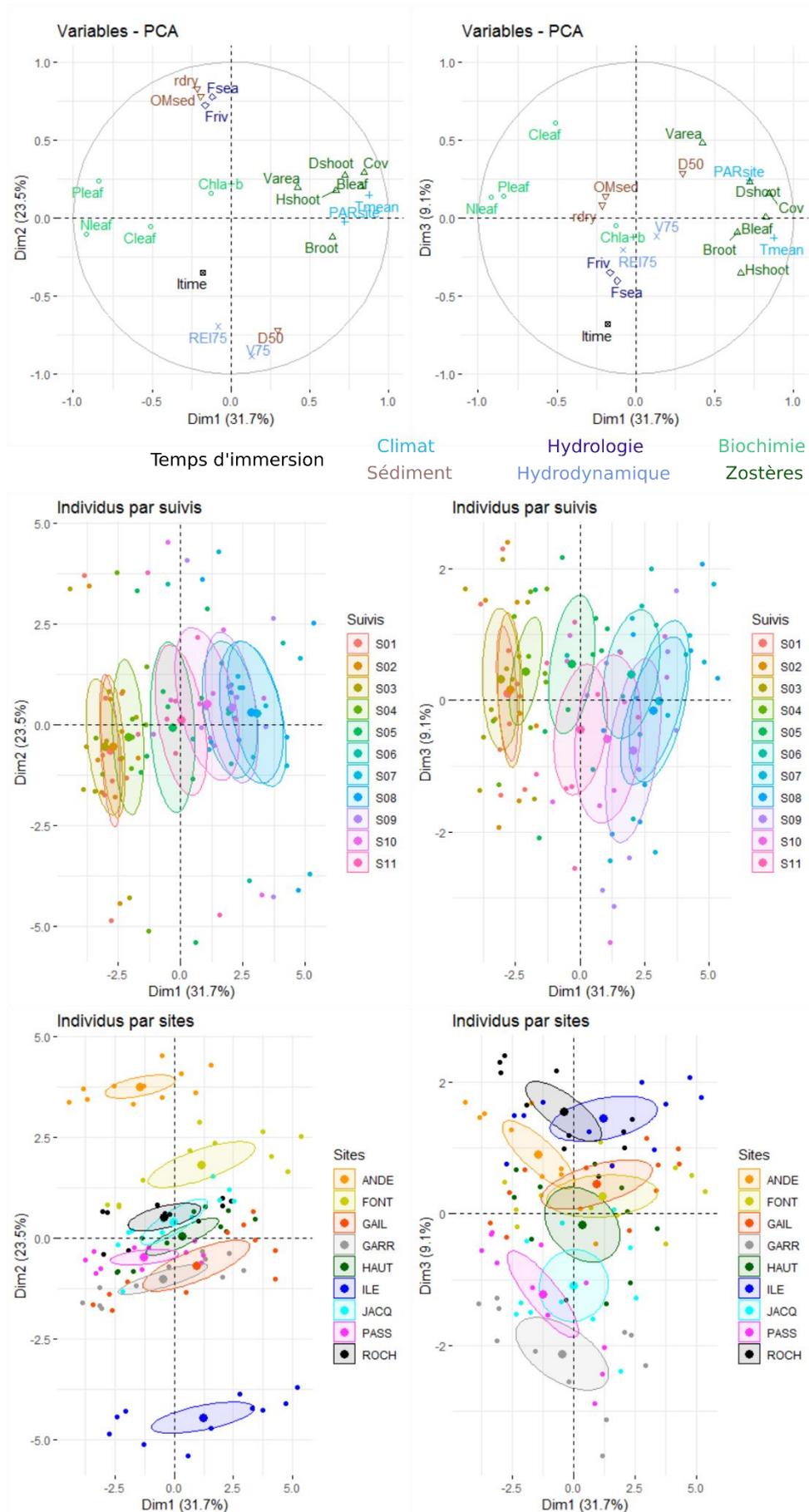


Figure 24 : Projection des variables et des individus sur les dimensions 1, 2 et 3.

2.3.3.4 Modélisation statistique

2.3.3.4.1 Prédiction de la biomasse épigée

Dans un premier temps, le modèle utilisant une seule variable environnementale a permis de tester alternativement trois principales variables environnementales porteuses de saisonnalité : la température enregistrée en chaque site (T_{mean}), l'irradiance enregistrée à la station météorologique du Cap Ferret (I_{r0}) qui est commune à l'ensemble des sites, et la lumière enregistrée en chaque site (PAR_{site}). Les meilleures prédictions de biomasse (Table 7) sont obtenues avec la lumière reçue localement par les plantes (PAR_{site}), qui intègre l'effet saisonnier et un effet site (profondeur et turbidité) : cette variable a donc été choisie comme première variable du modèle (V_1).

Table 7 : Valeurs des estimateurs statistiques relatifs à la capacité du modèle à une variable à prédire les biomasses mesurées sur le terrain pour chacune des variables testées (la lumière locale reçue en chaque site – PAR_{site} , l'irradiance reçue à la station Météo France du Cap Ferret – I_{r0} , les moyennes des températures mesurées en chaque site, T_{mean}). Pour chacun des quatre estimateurs présentés, plus la valeur est faible, meilleure est la prédiction.

Variable	AIC _c	BIC	RMSE	MASE
$PAR_{site(t,s)}$	3419	3427	45,9	1,2
$I_{r0(t)}$	3439	3446	47,8	1,3
$T_{mean(t,s)}$	3469	3476	50,6	1,3

Dans un second temps, une seconde variable (V_2) est introduite dans le modèle afin de tester son effet sur la qualité de la prédiction et donc sa contribution à l'explication de la croissance des zostères. Parmi les différentes variables environnementales disponibles dans le jeu de données et sur la base de questionnements écologiques, dix de ces variables ont été retenues (Table 8). Chacune d'entre elles est testée alternativement et les prédictions du modèle sont comparées permettant de déterminer leur contribution relative.

Table 8 : Secondes variables alternativement testées en fonction des processus écologiques suspectés.

Groupes	Variables	Hypothèses
Climat	$T_{mean(t,s)}$	Impact de la température
Dessiccation	$I_{time(t,s)}$	Impact de la dessiccation
Hydrodynamique	$V_{75(s)}$ $REI_{75(t,s)}$	Impact des courants ou des vagues
Hydrologie	$F_{sea(s)}$ $F_{riv(s)}$	Impact des rivières et du renouvellement océanique
Substrat	$D_{50(t,s,r)}$ $\rho_{dry(t,s,r)}$ $OM_{sed(t,s,r)}$	Impact des caractéristiques du substrat
Végétation	$V_{area(t,s)}$	Effet de seuil induit par la répartition non uniforme des herbiers

Pour chacune des variables testées, l'ensemble des données (suivis et réplicats) de tous les sites ($n = 297$) est utilisé pour réaliser les régressions nécessaires à l'obtention des coefficients du modèle. Les prédictions sont calculées pour chacun des réplicats de chaque site (donnant ainsi trois séries temporelles pour chaque site). Pour une meilleure lisibilité des graphiques présentant les séries temporelles de biomasse, les résultats issus de ces prédictions sont moyennés pour chaque date et chaque site.

Dans un premier temps, les estimateurs statistiques utilisés pour caractériser la qualité des prédictions sont calculés sur l'ensemble du jeu de données (sites, dates et réplicats ; $n = 297$), de manière à déterminer et hiérarchiser les facteurs environnementaux contrôlant la croissance des zostères à l'échelle du Bassin. Dans un second temps, la même démarche est réalisée à l'échelle locale en calculant ces estimateurs site par site (dates et réplicats, $n=33$).

Les valeurs des coefficients du modèle sont présentées sur la Figure 25a. Pour la plupart des variables V_2 testées, le coefficient b (relatif à B_{leaf} , Figure 25a) reste relativement constant (environ -0,27) excepté pour T_{mean} pour laquelle la valeur de b est plus élevée (-0,20). De même, les coefficients C_1 (relatif à PAR_{site}) présentent des valeurs proches quelle que soit la seconde variable testée (environ 0,35). Les faibles variations des coefficients b et C_1

indiquent que le modèle est stable. Les coefficients C_2 se réfèrent aux différentes variables testées : la valeur absolue de C_2 indique la contribution relative de la variable (par rapport à la somme des valeurs absolues de b , C_1 et C_2), tandis que son signe renseigne sur son impact : si le coefficient C_2 est positif, la variable V_2 testée favorise la croissance et inversement.

Les variables ayant un impact négatif sur la biomasse épigée des plantes, classées par ordre de contribution décroissant, sont : la température (T_{mean}), la surface végétalisée (V_{area}), l'indice d'exposition aux vagues (REI_{75}), les vitesses de courant (V_{75}), la teneur en matière organique du sédiment (OM_{sed}) et la densité sèche du sédiment (ρ_{dry}). Au contraire, les variables qui favorisent la croissance (également listées par ordre de contribution décroissant) sont : le temps de renouvellement océanique (F_{sea}), l'impact des rivières (F_{riv}), le temps d'immersion (I_{time}) et la taille de grain moyen du sédiment (D_{50}).

La valeur des estimateurs statistiques ($AICc$, BIC , $RMSE$ et $MASE$; Figure 25b et 25c) calculés sur l'ensemble des sites, et qui renseignent sur la qualité des prédictions de biomasse, indiquent que les variables hydrologiques (F_{sea} et F_{riv}) et hydrodynamiques (V_{75} et REI_{75}) permettent d'obtenir les meilleures prédictions à l'échelle du Bassin. Par ailleurs, les autres variables n'améliorent pas significativement les prédictions par rapport à celles obtenues avec seulement la lumière locale PAR_{site} (aussi appelé *None* : pas de variable additionnelle).

Ces résultats peuvent être synthétisés sous la forme d'un diagramme en étoile (Figure 26) permettant de hiérarchiser le rôle de chacune des variables dans la prédiction.

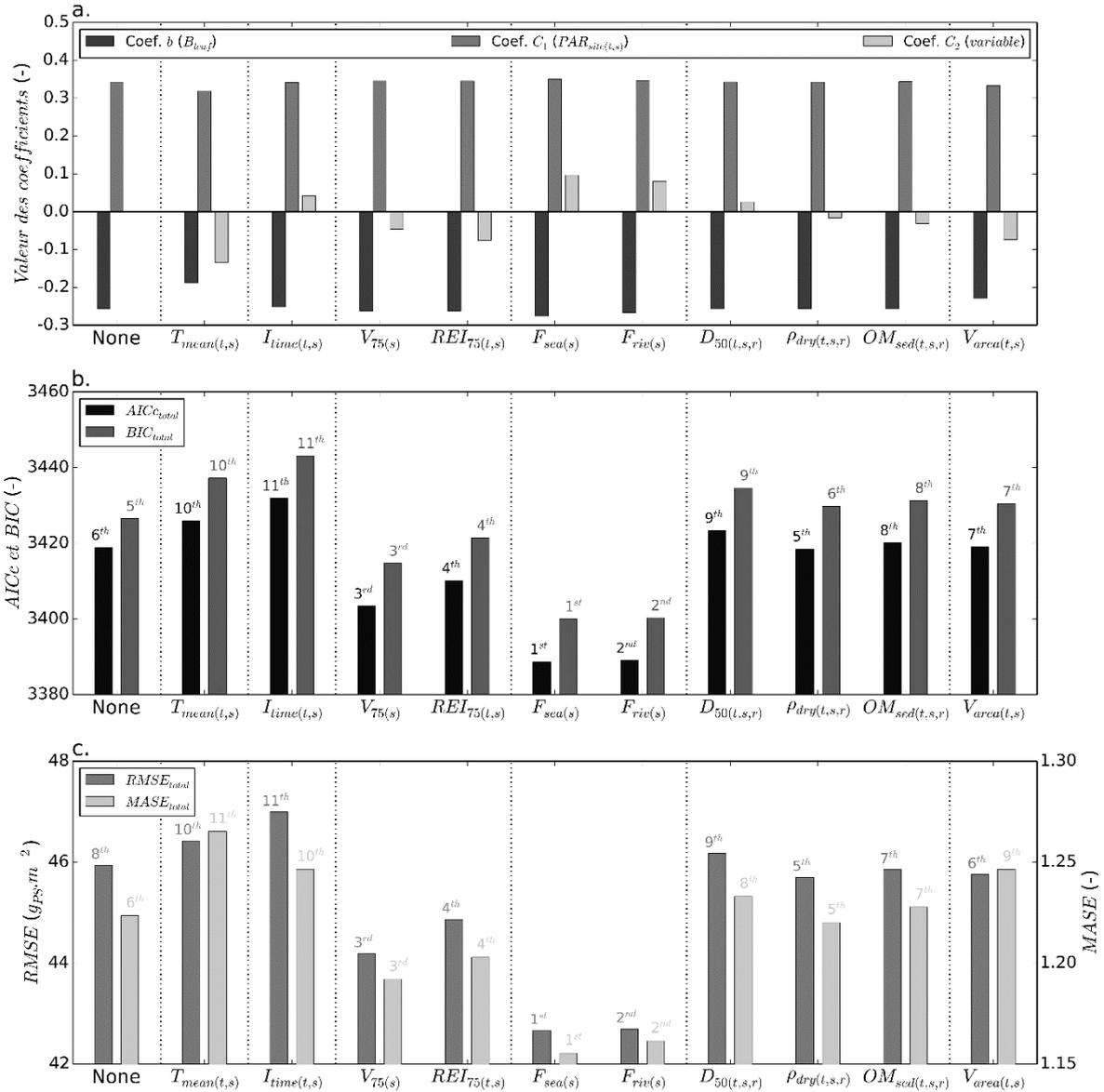


Figure 25 : Résultat du modèle pour les variables testées. (a.) Valeurs des coefficients du modèle (b , C_1 , C_2) ; (b.) valeurs des estimateurs statistiques $AICc$ et BIC et classement des variables ; (c.) valeurs des estimateurs statistiques $RMSE$ et $MASE$ et classement des variables

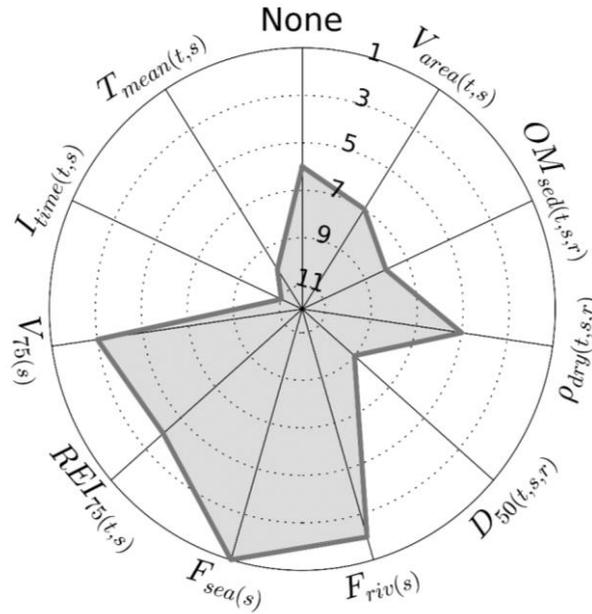


Figure 26 : Représentation radar du classement relatif des secondes variables testées avec le modèle statistique. « None » correspond au modèle intégrant seulement la lumière reçue par les herbiers.

En ce qui concerne la qualité des prédictions obtenues site par site, le classement des variables de contrôle, basé sur les estimateurs statistiques, diffère selon les sites (Figure 27). Quatre sites sont contrôlés par les mêmes facteurs (hydrologie et/ ou hydrodynamique) que ceux mis en évidence à l'échelle du Bassin : ROCH, ILE et FONT pour l'hydrologie et PASS pour l'hydrodynamique. La meilleure prédiction à HAUT est obtenue avec la surface végétalisée (V_{area}) mais la période de début de croissance est prédite de manière plus satisfaisante avec le temps de renouvellement des masses d'eau (F_{sea}). Bien que le maximum de biomasse à JACQ soit mieux prédit avec F_{sea} , la température permet de mieux modéliser la biomasse sur ce site.

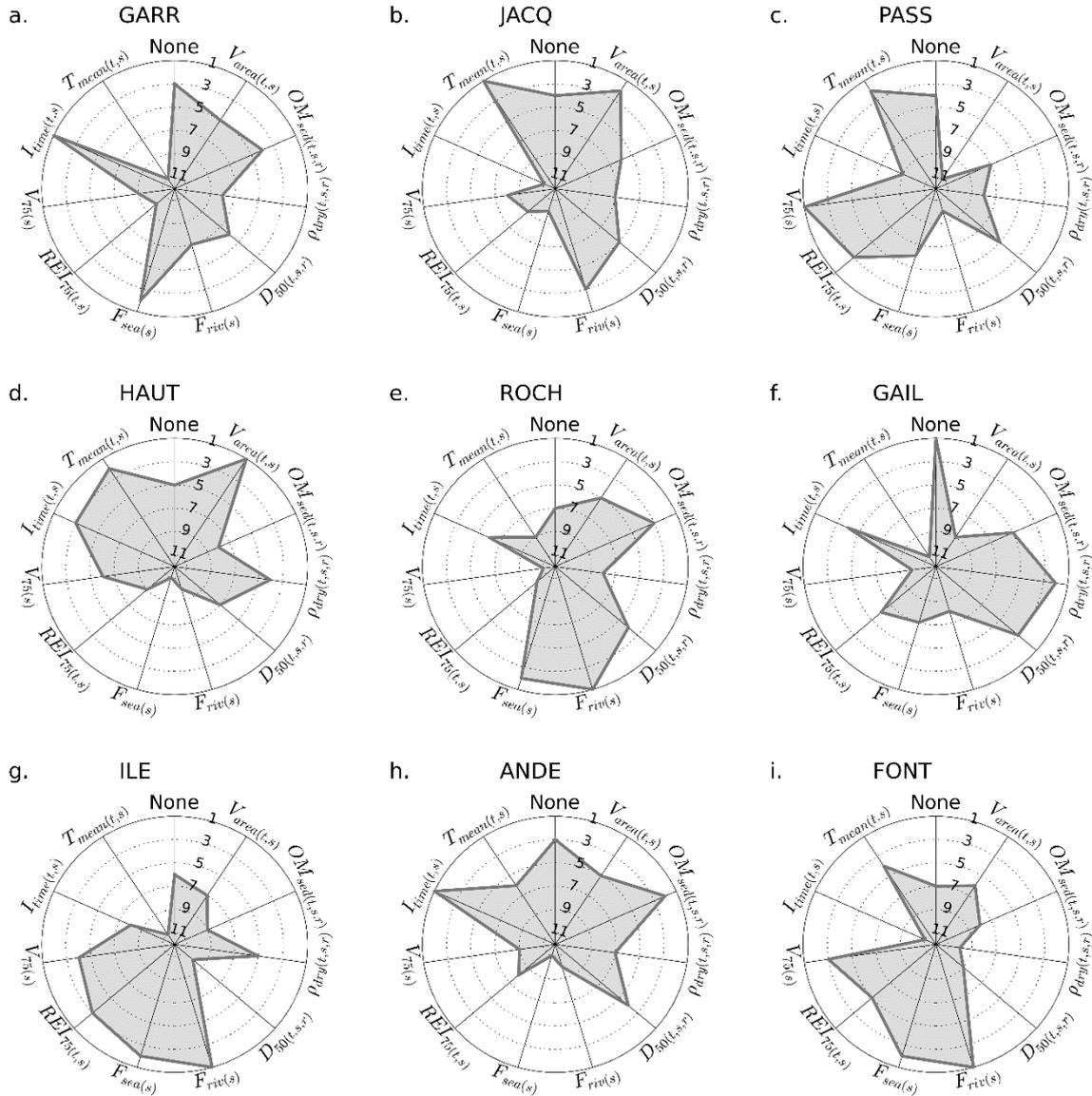


Figure 27 : Représentation radar montrant le classement relatif des secondes variables testées avec le modèle statistique pour chacun des sites. « None » correspond au modèle intégrant la lumière seulement, sans seconde variable.

Les meilleures prédictions pour les sites GAIL et PASS sont obtenues en utilisant seulement la lumière (*PARs*), ce qui indique qu'aucune variable V_2 additionnelle n'améliore la prédiction. Le site ILE demeure le site le plus océanique de l'étude et le moins impacté par les rivières, considérées comme des sources de nutriments ; ceci supporte l'hypothèse que les sites orientaux (comme ILE) peuvent parfois être limités en nutriments. Les faibles biomasses mesurées à ANDE sont bien prédites avec la teneur en matière organique (OM_{sed} , Figure 27h et 28h). Quant au site GARR, il reste fortement sous-estimé quel que soit le modèle utilisé (Figure 28a). Les biomasses prédites pour les deux sites extrêmes en termes d'hypsométrie (le

site le plus profond GARR et le site le moins profond FONT) sont largement sous-estimées (Figure 28a et 28i).

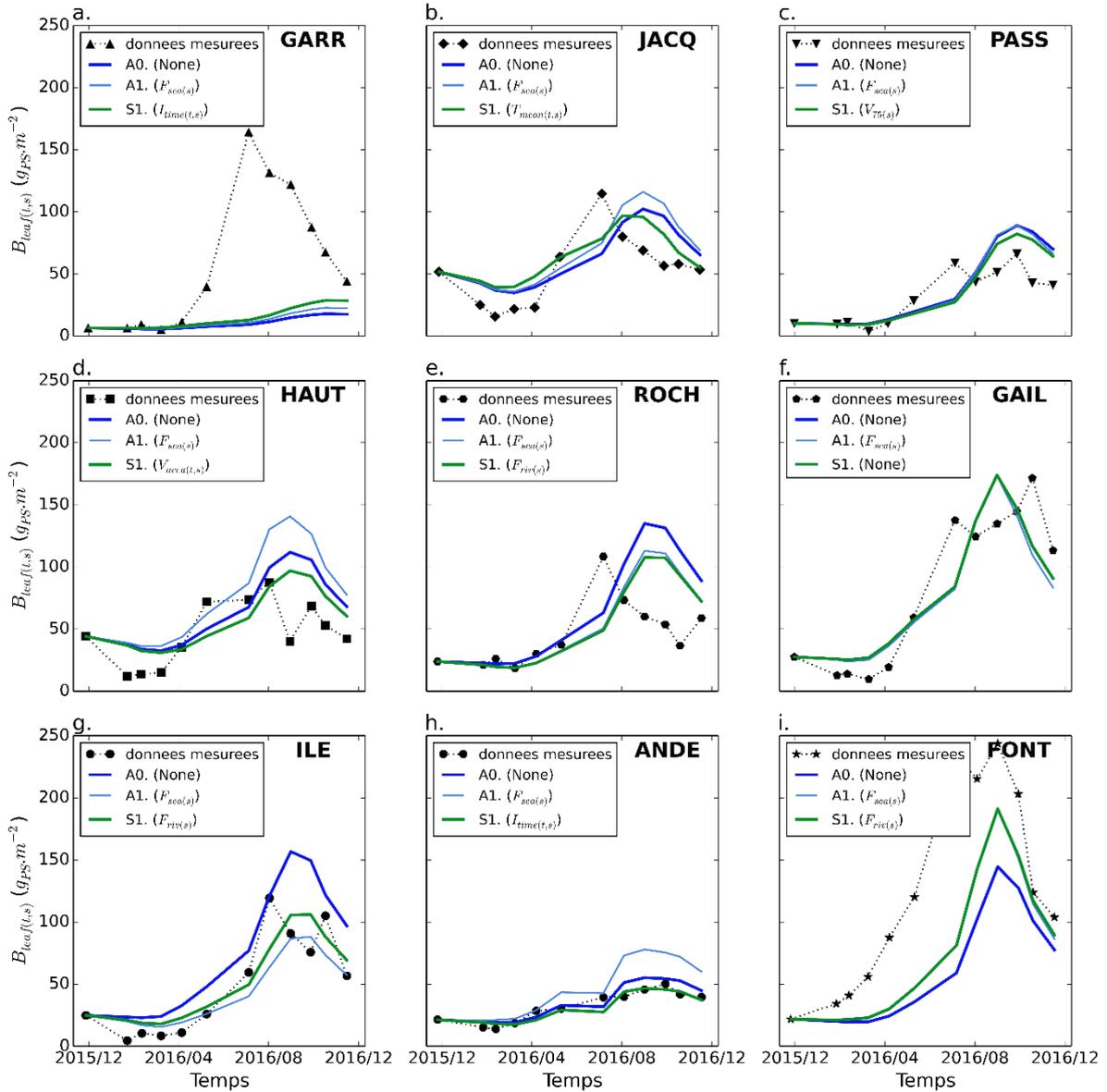


Figure 28 : Comparaison entre les biomasses épigées mesurées (en noir) et prédites pour chacun des sites : en bleu foncé (A0) le modèle à une seule variable PAR_{site} , en bleu clair (A1) la meilleure modalité testée pour l'ensemble des sites et en vert (S1) le meilleure modalité pour le site.

2.3.3.4.2 Prédiction des autres variables biologiques

Bien que le modèle statistique soit normalement dédié à étudier les variations de biomasse, il a aussi été testé dans cette étude pour les autres paramètres biologiques qui présentent également un maximum de développement théorique (S-shape) : la biomasse hypogée (B_{root}), la densité de pieds (D_{shoot}), la hauteur des pieds (H_{shoot}), l'indice de surface foliaire (LAI), le pourcentage de recouvrement (Cov).

Les valeurs des coefficients des modèles sont présentées dans la Table 10, tandis que les valeurs des estimateurs statistiques sont présentées dans la Table 11. Les valeurs de coefficients b (relatifs à la variable cible) restent relativement stables pour toutes les variables cibles modélisées (B_{leaf} , B_{root} , D_{shoot} , H_{shoot} , LAI et Cov) et chacune des variables V_2 testées excepté T_{mean} . En effet, l'ajout de la variable T_{mean} conduit à diminuer la contribution de la variable cible dans la plupart des cas (B_{leaf} , B_{root} , D_{shoot} , LAI), tandis qu'il augmente sa contribution pour H_{shoot} et Cov : ces variables cibles sont les seules pour lesquelles l'impact de T_{mean} (cf. coefficient C_2) est négatif. Ceci pourrait s'expliquer par la différence de phase entre le cycle saisonnier de la température (T_{mean}) et celui de la lumière reçue (PAR_{site}) qui est la première variable du modèle. En effet, lors de la suppression de la colinéarité entre PAR_{site} et T_{mean} par la méthode de Graham (2003), il reste dans les résidus de T_{mean} par rapport à PAR_{site} une part du signal saisonnier provenant du déphasage entre les deux signaux.

Les valeurs du coefficient b varient significativement d'une variable cible à l'autre. La valeur du coefficient b traduit « l'amortissement » de la croissance de la variable cible. Par exemple, la très faible valeur obtenue pour le taux de recouvrement (Cov) indique que la valeur maximum (« développement maximum») de cette variable est rapidement atteinte au cours du développement printanier. En effet, lorsque le taux de recouvrement atteint 100 %, il ne peut plus augmenter.

Les valeurs du coefficient C_1 (relatif à la première variable introduite dans le modèle : PAR_{site}) restent globalement constantes toutes les variables cibles modélisées) et chacune des variables V_2 testées excepté pour T_{mean} probablement pour les mêmes raisons que celles invoquées précédemment. En effet, l'ajout de la variable T_{mean} dans le modèle diminue la valeur du coefficient C_1 pour les variables cibles B_{leaf} et D_{shoot} , ce qui indique que leur cycle saisonnier serait plutôt contrôlé par la saisonnalité de la température que par celle de la

lumière. La contribution de la lumière (C_1) pour la prédiction varie significativement d'une variable cible à l'autre et diminue dans l'ordre suivant : Cov , LAI , H_{shoot} , B_{leaf} ; D_{shoot} et B_{root} .

Enfin, en ce qui concerne le coefficient C_2 (relatif à la modalité testée ; Table 10) on observe un impact négatif des vitesses de courant (V_{75}), de l'indice d'exposition aux vagues (REI_{75}) et de la densité sèche du sédiment (ρ_{dry}) pour la quasi-totalité des variables prédites. Cependant, la prédiction est améliorée (par rapport au modèle ne prenant en compte que la lumière) principalement par l'ajout des vitesses de courant. Au contraire, les temps de renouvellement océaniques (F_{sea}), l'impact des rivières (F_{riv}) et la durée d'immersion (I_{time}) ont un impact positif sur la croissance pour la majorité des variables prédites ; la prédiction étant améliorée principalement par l'ajout du temps de renouvellement océanique.

On peut remarquer que la prise en compte de la température (T_{mean}) améliore la prédiction seulement pour les variables hauteur de pied (H_{shoot}) et taux de recouvrement (Cov), pour lesquelles elle a un fort impact positif. Enfin, pour les autres variables (D_{50} , OM_{sed} et V_{area}), les valeurs absolues du coefficient C_2 sont plutôt faibles, et leur prise en compte n'améliore généralement pas la prédiction.

Table 9 : Valeurs des coefficients pour les différentes variables biologiques prédites en fonction des variables V_2 testées. Les valeurs colorées correspondent aux coefficients C_2 qui permettent d'améliorer la prédiction par rapport au modèle ne prenant en compte que la lumière : en rouge, les coefficients négatifs (impact négatif) et en vert les coefficients positifs (impact positif).

Coefficient	Variable cible	Variable V_2										
		<i>None</i>	$T_{mean(t,s)}$	$I_{ime(t,s)}$	$V_{75(t,s)}$	$REI_{(t,s)}$	$F_{sea(s)}$	$F_{riv(s)}$	$D_{50(t,s,r)}$	$\rho_{dry(t,s,r)}$	$OM_{sed(t,s,r)}$	$V_{area(t,s)}$
<i>b</i>	$B_{leaf(t,s,r)}$	-0,255	-0,188	-0,251	-0,262	-0,262	-0,276	-0,267	-0,257	-0,256	-0,257	-0,230
	$B_{root(t,s,r)}$	-0,074	-0,068	-0,076	-0,072	-0,078	-0,075	-0,073	-0,079	-0,068	-0,074	-0,073
	$D_{shoot(t,s,r)}$	-0,279	-0,161	-0,278	-0,294	-0,283	-0,292	-0,281	-0,281	-0,288	-0,283	-0,248
	$H_{shoot(t,s,r)}$	-0,114	-0,228	-0,113	-0,117	-0,122	-0,129	-0,124	-0,113	-0,114	-0,110	-0,116
	$LAI_{(t,s,r)}$	-0,274	-0,211	-0,269	-0,289	-0,287	-0,305	-0,294	-0,273	-0,275	-0,274	-0,246
	$Cov_{(t,s)}$	-0,405	-0,556	-0,411	-0,432	-0,427	-0,423	-0,404	-0,405	-0,410	-0,413	-0,510
C_1	$B_{leaf(t,s,r)}$	0,250	0,197	0,249	0,256	0,251	0,255	0,250	0,250	0,254	0,251	0,236
	$B_{root(t,s,r)}$	0,115	0,115	0,115	0,115	0,115	0,115	0,115	0,116	0,115	0,115	0,115
	$D_{shoot(t,s,r)}$	0,250	0,197	0,249	0,256	0,251	0,255	0,250	0,250	0,254	0,251	0,236
	$H_{shoot(t,s,r)}$	0,274	0,271	0,274	0,274	0,274	0,274	0,274	0,274	0,274	0,274	0,274
	$LAI_{(t,s,r)}$	0,354	0,334	0,353	0,359	0,359	0,365	0,361	0,354	0,355	0,354	0,345
	$Cov_{(t,s)}$	0,560	0,592	0,561	0,566	0,564	0,564	0,559	0,560	0,561	0,561	0,582
C_2	$B_{leaf(t,s,r)}$	<i>None</i>	-0,135	0,042	-0,046	-0,075	0,096	0,080	0,026	-0,016	-0,031	-0,074
	$B_{root(t,s,r)}$	<i>None</i>	-0,016	0,019	-0,009	0,041	0,018	0,003	0,030	-0,027	0,000	-0,002
	$D_{shoot(t,s,r)}$	<i>None</i>	-0,198	0,006	-0,064	-0,033	0,061	0,030	-0,013	-0,054	0,025	-0,069
	$H_{shoot(t,s,r)}$	<i>None</i>	0,256	0,048	-0,033	-0,100	0,081	0,068	-0,021	-0,027	0,035	0,011
	$LAI_{(t,s,r)}$	<i>None</i>	-0,126	0,040	-0,074	-0,107	0,122	0,105	-0,007	-0,019	-0,016	-0,087
	$Cov_{(t,s)}$	<i>None</i>	0,239	-0,031	-0,127	-0,186	0,146	0,073	-0,005	-0,053	0,064	0,195

Table 10 : Valeurs des estimateurs statistiques pour les différentes variables V_2 pour chacune des variables cibles

Variable cible	Estimateur	Variables V_2										
		<i>None</i>	$T_{mean(t,s)}$	$I_{time(t,s)}$	$V_{75(t,s)}$	$REI_{(t,s)}$	$F_{sea(s)}$	$F_{riv(s)}$	$D_{50(t,s,r)}$	$\rho_{dry(t,s,r)}$	$OM_{sed(t,s,r)}$	$V_{area(t,s)}$
$B_{leaf(t,s,r)}$	<i>AICc</i>	3419	3426	3432	3403	3410	3389	3389	3423	3419	3420	3419
	<i>BIC</i>	3427	3437	3443	3415	3421	3400	3400	3435	3430	3431	3430
	<i>MASE</i>	1,224	1,265	1,247	1,192	1,203	1,155	1,162	1,233	1,220	1,228	1,246
	<i>RMSE</i>	45,941	46,425	46,996	44,190	44,866	42,665	42,695	46,175	45,700	45,852	45,757
$B_{root(t,s,r)}$	<i>AICc</i>	2918	2925	2912	2919	2920	2915	2919	2926	2924	2920	2920
	<i>BIC</i>	2925	2936	2923	2930	2931	2926	2930	2937	2936	2931	2931
	<i>MASE</i>	0,910	0,924	0,897	0,905	0,929	0,897	0,906	0,941	0,927	0,910	0,911
	<i>RMSE</i>	20,896	21,130	20,498	20,860	20,908	20,645	20,864	21,200	21,127	20,898	20,911
$D_{shoot(t,s,r)}$	<i>AICc</i>	6370	6388	6372	6363	6371	6364	6372	6372	6368	6371	6398
	<i>BIC</i>	6378	6399	6384	6374	6382	6375	6383	6383	6379	6382	6410
	<i>MASE</i>	0,986	1,065	0,985	0,988	0,988	0,983	0,987	0,981	0,969	0,975	1,027
	<i>RMSE</i>	4359,2	4500,1	4359,2	4267,9	4344,7	4276,9	4350,4	4350,4	4315,7	4345,8	4596,900
$H_{shoot(t,s,r)}$	<i>AICc</i>	-1196	-1248	-1203	-1207	-1194	-1226	-1222	-1195	-1197	-1186	-1193
	<i>BIC</i>	-1188	-1237	-1192	-1195	-1182	-1214	-1211	-1184	-1186	-1175	-1181
	<i>MASE</i>	1,144	0,906	1,143	1,090	1,099	1,022	1,046	1,134	1,125	1,152	1,142
	<i>RMSE</i>	0,036	0,031	0,035	0,035	1,099	0,033	0,033	0,036	0,036	0,037	0,036
$LAI_{(t,s,r)}$	<i>AICc</i>	1498	1509	1512	1464	1475	1453	1453	1499	1495	1499	1503
	<i>BIC</i>	1505	1520	1523	1475	1486	1465	1465	1499	1507	1511	1515
	<i>MASE</i>	1,255	1,343	1,281	1,183	1,210	1,161	1,159	1,250	1,236	1,264	1,308
	<i>RMSE</i>	2,399	2,439	2,454	2,226	2,281	2,175	2,175	2,398	2,379	2,397	2,416
$COV_{(t,s)}$	<i>AICc</i>	3027	3000	3029	3009	3004	3001	3028	3028	3022	3024	3000
	<i>BIC</i>	3035	3011	3040	3021	3016	3013	3039	3028	3033	3035	3011
	<i>MASE</i>	1,190	0,994	1,203	1,108	1,082	1,062	1,140	1,187	1,161	1,167	1,113
	<i>RMSE</i>	23,569	21,445	22,553	22,127	21,751	21,533	23,480	23,504	23,061	23,178	21,393

Pour résumer, la figure 29 présente pour chacune des variables cibles, l'ordre des contributions des variables V_2 . Ainsi :

- l'ajout du temps d'immersion (I_{time} : impact positif) ou du temps de renouvellement océanique (F_{sea} : impact positif) permettent les meilleures prédictions de la biomasse hypogée (B_{root}) ;
- l'ajout des vitesses de courant (V_{75} : impact négatif), du temps de renouvellement océanique (F_{sea} : impact positif) ou de la densité sèche du sédiment (ρ_{dry} : impact négatif) permettent les meilleures prédictions de la densité de pieds (D_{shoot}) ;
- l'ajout de la température (T_{mean} : impact positif), du temps de renouvellement océanique (F_{sea} : impact positif), de l'impact des rivières (F_{riv} : impact positif), des vitesses de courant (V_{75} : impact négatif) ou du temps d'immersion (I_{time} : impact positif) permettent les meilleures prédictions de la hauteur de pieds (H_{shoot}) ;
- l'ajout du temps de renouvellement océanique (F_{sea} : impact positif), de l'impact des rivières (F_{riv} : impact positif), des vitesses de courant (V_{75} : impact négatif), de l'indice d'exposition aux vagues (REI_{75} : impact négatif) ou de la densité sèche du sédiment (ρ_{dry} : impact négatif) permettent les meilleures prédictions de l'indice de surface foliaire (LAI) ;
- l'ajout du taux de colonisation (V_{area} : impact positif), de la température (T_{mean} : impact positif), du temps de renouvellement océanique (F_{sea} : impact positif), de l'indice d'exposition aux vagues (REI_{75} : impact positif), des vitesses de courant (V_{75} : impact négatif), de la densité sèche du sédiment (ρ_{dry} : impact négatif) ou de la teneur en matière organique (OM_{sed} : impact négatif) permettent les meilleures prédictions du taux de recouvrement (Cov).

Globalement, l'ajout du temps de renouvellement océanique (F_{sea} : impact positif), des vitesses de courant (V_{75} : impact négatif), de l'indice d'exposition aux vagues (REI_{75} : impact négatif) ou de l'impact des rivières (F_{riv} : impact positif) permettent les meilleures prédictions de l'ensemble des variables relatives au développement des herbiers.

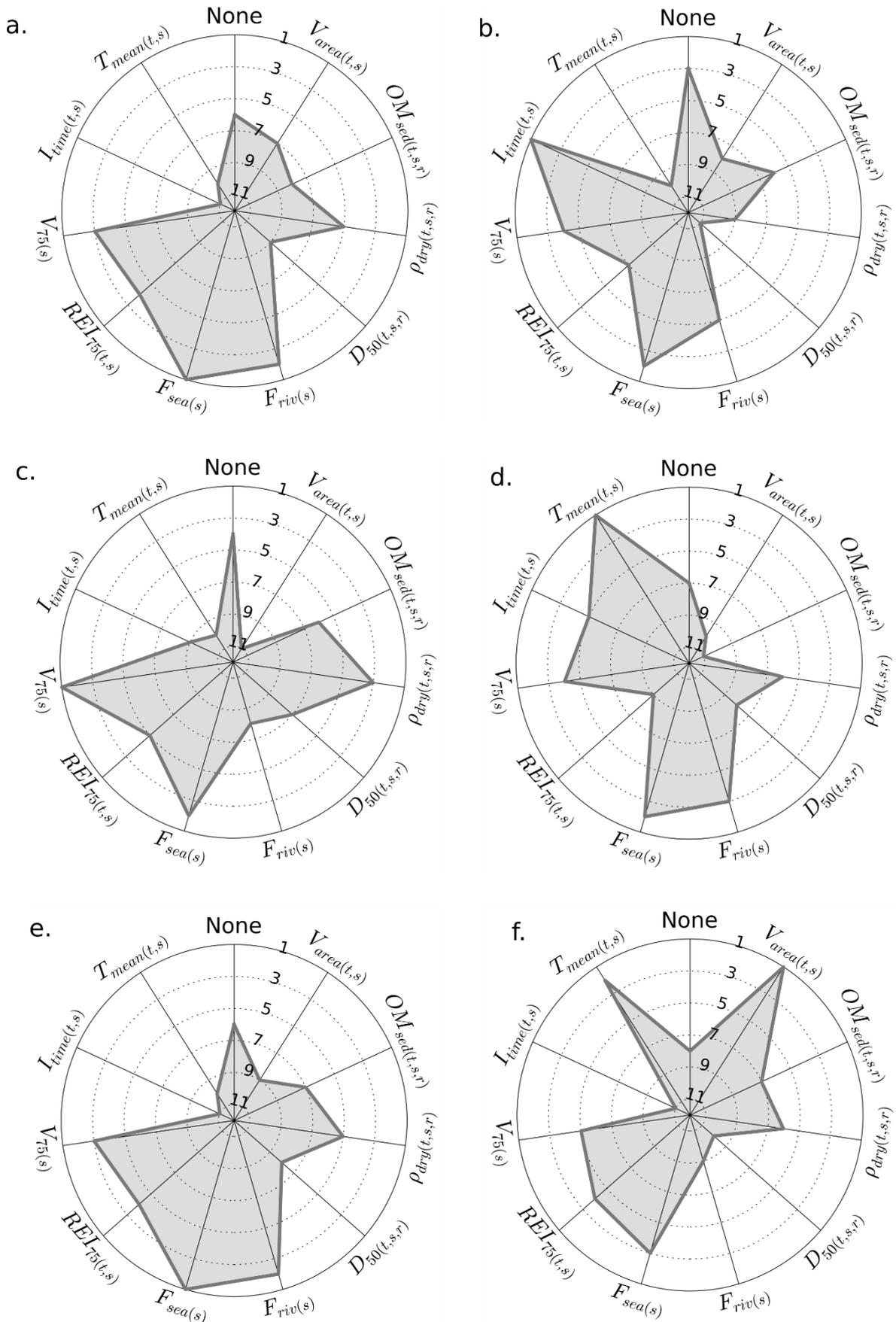


Figure 29 : Représentation radar du classement relatif des secondes variables V_2 testées pour chacune des variables cibles : a. *B_{leaf}* ; b. *B_{root}* ; c. *D_{shoot}* ; d. *H_{shoot}* ; e. *LAI* ; f. *Cov*.

2.4 Discussion

Zostera noltei colonise de nombreux écosystèmes côtiers intertidaux et subtidaux dans les zones tempérées dans lesquels elle est soumise à un large spectre de conditions environnementales (den Hartog, 1970). Il en résulte d'importantes variations de sa morphologie et de son cycle de croissance saisonnier (Cabaço *et al.*, 2009 ; Vermaat, 1996, 2000). Dans cette étude, le suivi de neuf sites d'herbiers dans le Bassin d'Arcachon durant un an a montré que cette importante variabilité des forçages et des réponses biologiques pouvait également être observée à une échelle plus locale (voir aussi Auby et Labourg 1996 ; Ganthy, 2011).

2.4.1 Variabilité des forçages environnementaux

Les résultats obtenus dans cette étude confirment les observations antérieures (Féniès, 1984 ; Auby, 1991) montrant l'importante variabilité des caractéristiques des sédiments colonisés par les herbiers. Dans la présente étude, les sites échantillonnés couvrent une gamme de diamètre médian des grains très étendue (de 23.5 μm à 168.6 μm). D'autre part, Auby (1991) et Ganthy *et al.* (2013) ont observé dans le bassin d'Arcachon des variations saisonnières de la composition granulométrique se traduisant par des teneurs en sable plus importantes au cours de l'hiver (période de faible développement des herbiers) et plus faible au cours de l'été (période de fort développement). Une telle variabilité saisonnière a également été observée dans notre cas, bien qu'elle soit moins marquée. Ces évolutions saisonnières de la composition granulométrique peuvent être attribuées, d'une part à la saisonnalité de l'état des herbiers et d'autre part, à celle des forçages hydrodynamiques (mer de vent), comme l'ont montré van Katwijk *et al.* (2010) et Ganthy *et al.* (2015). Ainsi, les résultats obtenus dans cette étude montrent des corrélations significatives entre tous les paramètres sédimentaires mesurés et les paramètres hydrodynamiques (vitesses et indice d'exposition aux vagues). De ce fait, l'importante augmentation du *REI* à ILE à partir du mois de mars (Figure 17c) est certainement à l'origine de l'augmentation de la fraction sableuse sur ce site au cours de cette période.

Les neuf stations échantillonnées sont soumises à une large gamme de conditions hydrodynamiques, tant en termes de vitesses de courants qu'en termes d'exposition aux vagues. Ainsi, les résultats ont montré que les vitesses simulées en certains sites sont assez importantes pour induire des stress sur les plantes et déclencher des processus d'adaptation à l'hydrodynamique (Peralta *et al.*, 2006). De plus, il faut rappeler qu'une relation négative significative a été observée entre les variables hydrodynamiques (V_{75} et REI_{75}) et hydrologiques (F_{sea} et F_{riv}). La relation entre le temps de renouvellement des masses d'eau et les vitesses de courants peut être attribuée à la morphologie générale du Bassin d'Arcachon. En effet, les sites occidentaux sont proches des chenaux principaux, où les vitesses des courants sont élevées, tandis que les sites orientaux sont entourés de platiers intertidaux sur lesquels les vitesses sont plus faibles. De plus, bien que les sites situés à l'est présentent des fetchs importants dans la direction des vents dominants (d'ouest à nord-ouest), ils apparaissent moins soumis aux vagues induites par le vent comme le suggèrent les travaux de Parisot *et al* (2008) et Pedreros *et al* (2008). Ceci peut s'expliquer par des frottements sur le fond plus importants dans la partie orientale du Bassin, induits à la fois par la diminution de profondeur et par la présence d'herbiers (Paul et Amos, 2011), qui concourent à atténuer les vagues au cours de leur propagation.

La quantité totale de lumière reçue par chacune des neuf stations présente d'importantes variations spatiales (de 16 à 31 mol photon.m⁻².jour⁻¹ en moyenne) qui peuvent s'expliquer par plusieurs facteurs : temps d'immersion, turbidité ou encore présence de tapis de macroalgues. En fonction de leur altitude sur l'estran, la durée journalière d'immersion varie du simple au double (de 8,4 à 18,9 h.jour⁻¹) : ainsi le site le plus profond (GARR) reçoit environ deux fois moins de lumière que le site le plus haut (FONT). Néanmoins, au regard du temps d'immersion seul, le site ILE ne devrait pas recevoir autant de lumière. Ceci peut être attribué à une plus faible turbidité au niveau de ce site. En effet, ce site présente le temps de renouvellement océanique le plus faible de tous ; or, comme le montrent les résultats du réseau hydrologique ARCHYD (Ifremer, 2018), le temps de renouvellement océanique des masses d'eau s'avère être un bon proxy de la distribution spatiale de la turbidité dans le Bassin d'Arcachon. Enfin, sur le site ANDE, une très faible quantité de lumière (environ 17 mol

photon.m⁻².jour⁻¹) a été enregistrée au cours du mois de juillet, ce phénomène pouvant être attribué à la présence de tapis de macroalgues sur le site (Figure 30).



Figure 30 : Photographie du site ANDE en été montrant des amas d'algues.

2.4.2 Variabilité des herbiers

Il est bien établi que les caractéristiques démographiques et morphologiques des herbiers sont conditionnées principalement par les forçages environnementaux. Dans de nombreux environnements côtiers tempérés, les zostères présentent un cycle saisonnier unimodal de leurs caractéristiques démographiques et morphologiques en réponse notamment aux variations saisonnières de l'irradiance et de la température (Duarte 1990 ; Soissons, 2018). De plus, en fonction de la latitude et des forçages environnementaux qui y sont associés, ces cycles peuvent être plus ou moins marqués. Par exemple, il a été démontré que les biomasses hivernales sont d'autant plus faibles (voire nulles) que la latitude est élevée (Soissons, 2018).

Cependant, pour un site donné, des modifications des caractéristiques des herbiers peuvent apparaître sur le long terme.

Dans le Bassin d'Arcachon, les zostères naines présentent un cycle saisonnier unimodal marqué de leurs caractéristiques démographiques et morphologiques (Auby, 1991 ; Ganthy, 2011 ; données de cette étude). Cependant, une importante diminution des biomasses hivernales a été rapportée (données qualitatives) par différents observateurs (scientifiques, chasseurs, ...) au cours de l'hiver 2005-2006, phénomène qui s'est répété au cours de l'hiver suivant, sans pouvoir être attribué à des causes météorologiques (Auby *et al.*, 2011). Puisque les herbiers du Bassin ont bénéficié d'études à différentes périodes (avant et après leur régression), des séries temporelles de densité de pieds, hauteur des pieds et biomasses épigées y sont disponibles. Il est apparu pertinent de les comparer (Figure 31).

En ce qui concerne les densités de pieds, l'évolution saisonnière est similaire pour les trois campagnes de mesure avec un minimum en janvier/février et un maximum de mai à août. Les densités hivernales sont similaires pour les trois campagnes tandis qu'elles sont supérieures en 2009-2010 d'août à décembre (Figure 31a). Par ailleurs, il apparaît clairement que les hauteurs de pieds sont sensiblement plus faibles de janvier à mars pour les deux campagnes postérieures à la régression (2009-2010 et 2015-2016) que celles mesurées au cours de la campagne pré-régression (Figure 31b). Enfin, en ce qui concerne les biomasses épigées, les valeurs mesurées entre janvier et avril pour les campagnes post-régression sont de 2 à 3 fois plus faibles que pour la campagne pré-régression (Figure 31c). Ces résultats confirment donc les impressions des observateurs qui ont été évoquées précédemment. Cette diminution hivernale de la hauteur des pieds et donc de la biomasse épigée pourrait découler d'une augmentation des forçages hydrodynamiques s'appliquant sur les herbiers, elle-même induite par leur régression.

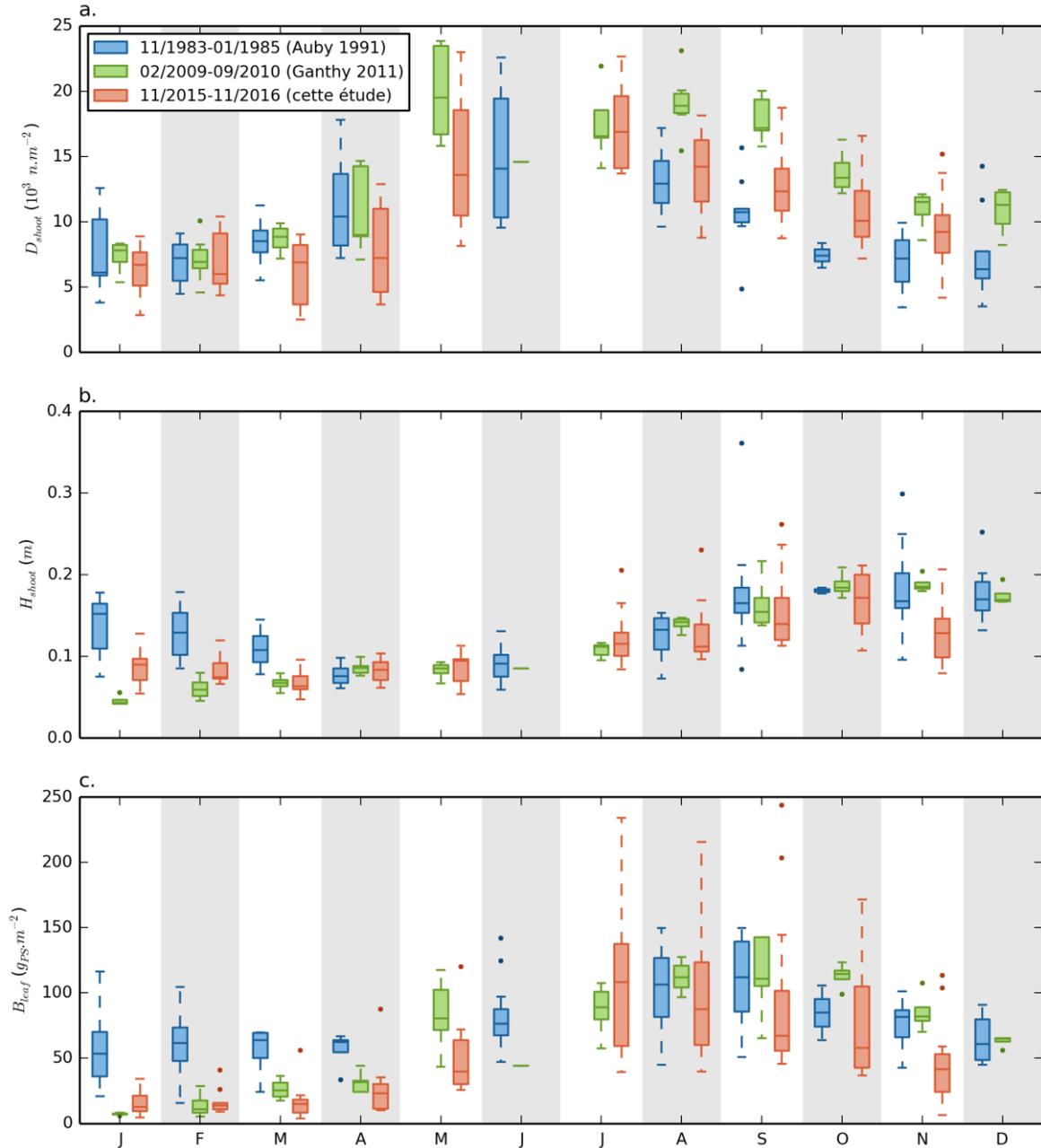


Figure 31 : Evolution saisonnière (a.) de la biomasse épigée, (b.) de la hauteur de pieds et (c.) de la densité de pieds de zostères naines, mesurées dans le Bassin d'Arcachon à différentes périodes historiques : avant (Auby 1991 - 9 sites échantillonnés) et après (Ganthy, 2011 – 4 sites échantillonnés ; présente étude – 9 sites échantillonnés) la régression des herbiers. Les années de prélèvement sont indiquées dans la légende (a.).

Les zostères naines des sites échantillonnés dans cette étude présentent des caractéristiques biochimiques variables dans l'espace et dans le temps. En effet, les cycles saisonniers des teneurs en azote et en phosphore dans les feuilles présentent un maximum au début du printemps et un minimum à la fin de l'été, résultats similaires à celui obtenu par Plus (2001) dans l'Etang de Thau (Méditerranée). Cependant, les valeurs maximales mesurées

dans les zostères naines de l'Etang de Thau étaient deux fois plus faibles que celles mesurées dans la présente étude, suggérant une plus grande disponibilité en nutriments dans le bassin d'Arcachon. On peut supposer que la disponibilité en azote dans le Bassin résulte des apports par les cours d'eau (principalement NO_3 ; Deborde *et al.*, 2008) et de processus bactériens liés à la reminéralisation de la matière organique (NH_4 ; Bourgues *et al.*, 1996) et à la fixation de N_2 (Welsh *et al.*, 1996).

Duarte (1990) a montré que la croissance des zostères peut être limitée en azote et en phosphore quand les teneurs dans les feuilles sont inférieures respectivement à 20 et 2 $\text{mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$. En comparant les données obtenues dans le bassin d'Arcachon à ces seuils, il apparaît que seul le site ILE, qui est à la fois le plus sableux et le plus océanique, pourrait être temporairement limité en phosphore durant l'été. Il semble donc raisonnable de conclure que les zostères naines ne présentent globalement pas de limitation en nutriments dans le Bassin d'Arcachon.

Enfin, la gamme des teneurs en chlorophylle mesurées pendant la période de suivi (entre 7,1 et 8,5 mg.g PS^{-1}) est proche de celles mesurées dans d'autres environnements par Auby *et al.* (1999) ou par Peralta *et al.* (2000).

2.4.3 Facteurs de contrôle et processus d'adaptation

Comme mis en évidence dans de multiples environnements, la distribution et la croissance des *Z. noltei* est principalement contrôlée par la lumière (e.g. Duarte, 1991; Peralta *et al.*, 2000). La prépondérance de ce facteur limitant semble également s'appliquer aux herbiers intertidaux du Bassin d'Arcachon. En effet, lors de la première étape de modélisation statistique (une seule variable environnementale introduite dans le modèle), il est apparu que les meilleures prédictions étaient obtenues en utilisant la lumière (PAR) effectivement reçue par les plantes en chacun des sites, tandis que l'utilisation de la température mesurée en chaque site donnait de moins bons résultats. Toutefois, les prédictions du modèle pour le site GARR (le plus profond et le moins éclairé) apparaissaient très largement sous-estimées par rapport aux mesures. Différentes études ont montré la faculté des zostères à s'adapter aux conditions lumineuses auxquelles elles sont soumises (Auby *et al.*, 1999 ; Olesen *et al.*, 2002 ; Peralta *et al.*, 2002). Cette capacité d'adaptation repose sur deux types de processus : biochimiques (variation du contenu en chlorophylles) et morphologiques (variation de la

longueur des feuilles). Ainsi, les zostères soumises à de faibles conditions d'éclairément présentent des teneurs en chlorophylles plus élevées et des feuilles plus longues que celles se développant dans des conditions bien éclairées. Par exemple, des pieds de zostères naines mesurant plus de 40 cm de haut (Auby com. pers.) ont été observés dans l'étang du Vaccarès lors de l'épisode turbide induit par une importante dessalure de ces eaux (Charpentier *et al.*, 2005).

Ce type d'adaptation a pu être mis en évidence dans le Bassin d'Arcachon. En effet, les données mesurées au cours de cette étude ont permis de mettre en évidence des relations négatives entre la lumière reçue par les plantes et la teneur en chlorophylle totale (Figure 32a). De plus, on observe une relation entre la lumière et la hauteur des pieds, s'appliquant seulement pour les sites situés en dessous du niveau marin moyen (Figure 32b).

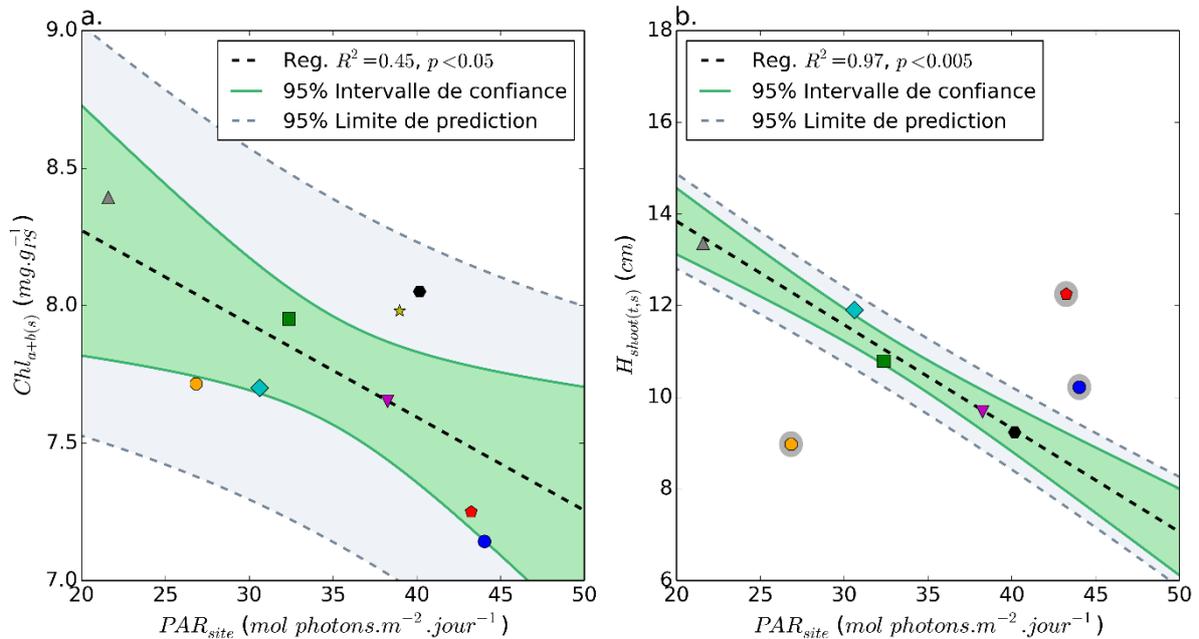


Figure 32 : (a.) Relation entre la lumière reçue par les plantes en chaque site (PAR_{site}) et la teneur en chlorophylle (Chl_{a+b}) ; (b.) relation entre la lumière reçue par les plantes en chaque site (PAR_{site}) et la longueur de pieds (H_{shoot}) pour les sites situés sous le niveau moyen des océans.

Lors de la seconde étape de modélisation statistique (ajout d'une seconde variable environnementale en plus de la lumière), il est apparu que l'ajout de l'une ou l'autre des deux variables hydrologiques (F_{sea} ou F_{riv}) permettait d'améliorer les prédictions du modèle à travers un impact positif, et ce pour l'ensemble des paramètres biologiques testés (B_{leaf} , B_{root} , LAI , D_{shoot} , H_{shoot} et Cov). Ces deux variables hydrologiques traduisent respectivement

l'éloignement des sites par rapport à l'influence océanique et leur proximité par rapport à l'influence des apports continentaux. En d'autres termes, puisque l'impact de ces variables est positif, cela signifie que l'éloignement de l'océan et/ou la proximité des rivières favorise la croissance des zostères. Ce résultat peut sembler surprenant de prime abord, compte tenu de la relation entre le temps de renouvellement océanique et le gradient spatial de turbidité. Toutefois, il est important de ne pas perdre de vue que la part du signal « lumière » pouvant être contenue dans les temps de renouvellement a été retirée au cours de la procédure de suppression de la colinéarité. Pour cette raison, la majorité du signal porté par ces variables correspond d'une part aux apports en nutriments et en pesticides (principalement herbicides) par les rivières (F_{riv}), et d'autre part (F_{sea}) au temps d'exposition des herbiers à ces substances. L'effet positif de ces variables hydrologiques sur les herbiers suggère que la teneur en herbicides actuellement apportés par les rivières ne serait pas assez importante pour réduire le développement des zostères, ou que l'effet bénéfique des apports en nutriments serait largement supérieur à l'effet négatif induit par les apports en contaminants.

Au cours de cette seconde étape de modélisation statistique, il est également apparu qu'après les variables hydrologiques, les variables hydrodynamiques (relatives au courant et aux vagues) permettait d'améliorer les prédictions du modèle à travers un impact négatif, et ce pour l'ensemble des paramètres biologiques testés, exception faite de la biomasse hypogée pour laquelle l'impact des vagues présente un effet positif. Il est important de rappeler que les variables hydrodynamique et hydrologique sont significativement anti-corrélées, ce qui signifie qu'une part du signal porté par les variables hydrologiques correspond au signal hydrodynamique.

Les effets directs de l'hydrodynamique sur les herbiers (incluant des processus d'adaptation) sont largement décrits dans la littérature (Fonseca et al., 1983 ; Fonseca et Fisher, 1986 ; Fonseca et Bell, 1998 ; Koch, 2001 ; de los Santos *et al.*, 2010 ; Balke *et al.*, 2014). Il est ainsi établi que les forçages hydrodynamiques (courants de marée, vagues) conditionnent à la fois la distribution spatiale des herbiers et l'allocation de biomasse entre les parties épigées et hypogées. Ainsi, en cas de forts stress hydrodynamique, les plantes favoriseraient le développement des racines pour mieux s'ancrer mais aussi pour puiser les nutriments dans un substrat plus sableux et donc plus pauvre en nutriments. De plus, la

longueur et la largeur de leurs feuilles seraient réduites afin de mieux résister aux forces d'arrachement. Les résultats acquis au cours de cette étude semblent confirmer l'existence d'une telle adaptation dans les herbiers du Bassin d'Arcachon. En effet, les variables hydrodynamiques améliorent les prédictions (par rapport au modèle ne prenant en compte que la lumière) pour l'ensemble des variables biologiques prédites, à l'exception de la biomasse hypogée, à travers un effet négatif. En d'autres termes, nos résultats montrent pour les herbiers du Bassin d'Arcachon, que le développement des parties épigées peut être limité par les forçages hydrodynamiques, même si les plantes peuvent dans une certaine mesure, s'adapter à ces contraintes en allouant une plus grande part de leur biomasse aux organes souterrains.

Bien que l'hydrologie et l'hydrodynamique (en plus de la lumière) soient globalement (à l'échelle des herbiers du Bassin d'Arcachon) les facteurs qui contrôlent le développement des zostères naines, d'autres facteurs peuvent localement (à l'échelle d'un site) s'avérer prépondérants. Ainsi, pour le site ANDE, la teneur en matière organique dans le sédiment (OM_{sed}) apparaît comme étant un facteur important (effet négatif) pour prédire la biomasse qui est restée particulièrement faible au cours de l'année de mesure. Comme évoqué précédemment, ces herbiers étaient couverts durant l'été par d'épais tapis de macroalgues dont la dégradation a fortement enrichi les sédiments en matière organique : il s'agit en effet du site présentant les valeurs les plus fortes pour ce paramètre. Deux processus permettent d'expliquer l'effet négatif des macroalgues sur les zostères : l'atténuation lumineuse qu'elles induisent et la toxicité des sulfures produits lors de leur décomposition anaérobie (Govers *et al.*, 2014). Ce type d'observations, quoique de moindre ampleur, s'applique également au site ROCH, pour lequel le modèle statistique met aussi en évidence l'importance de OM_{sed} pour le développement des herbiers.

Enfin, des facteurs environnementaux non pris en compte dans le modèle peuvent également avoir une importance et expliquer de mauvaises prédictions. Ceci semble être le cas pour le site FONT dont la biomasse est sous-estimée par le modèle. En effet, bien qu'il s'agisse du site le moins profond, il est continuellement immergé (de quelques centimètres) en raison de sa localisation dans une cuvette alimentée par des résurgences (Figure 33). Cet

environnement préserve les zostères des effets de la dessiccation leur permettant de maintenir une forte activité photosynthétique à basse mer (Shafer *et al.*, 2007).



Figure 33 : Photographie du site FONT en été, montrant que les herbiers sont couverts d'eau (environ 10 cm).

2.5 Conclusions

La mesure simultanée de paramètres environnementaux et biologiques dans neuf herbiers de zostères naines du Bassin d'Arcachon durant un an a permis l'acquisition d'un jeu de données intégrant la plupart des processus physiques et biologiques. L'analyse de ces données au moyen d'outils statistiques classiques (*e.g.* analyses en composantes principales) et originaux (modèle logistique de croissance) a permis d'apporter des éléments de réponses aux questions posées, à savoir :

- **Quelles relations existent actuellement entre les caractéristiques des herbiers de *zostères naines* du Bassin d'Arcachon et les principales variables environnementales ?**
- **Quelle est la contribution relative des principaux paramètres environnementaux sur le développement actuel de ces herbiers ?**

Les principales conclusions de ces analyses sont les suivantes :

- ✓ Les neuf herbiers suivis sont soumis à une large gamme de conditions environnementales. Certains des paramètres mesurés présentent une importante **variabilité saisonnière** (température notamment), d'autres varient surtout **spatialement** (temps d'immersion, temps de renouvellement océanique, impact des rivières et caractéristiques sédimentaires) ; enfin certains paramètres présentent une **variabilité spatio-temporelle** (lumière reçue par les plantes, l'exposition aux vagues et les vitesses de courants*).

**Bien que pour cette étude, les vitesses de courants au fond aient été modélisées en ne considérant qu'un stade de développement « moyen » des herbiers, il a été largement démontré que les caractéristiques (densité, hauteur) des herbiers conditionnent fortement les vitesses de courants au fond.*

- ✓ Les neuf herbiers suivis présentent des caractéristiques démographiques, morphologiques et biochimiques variables dans l'espace et dans le temps, non seulement d'un point de vue saisonnier, mais également à plus long terme, en considérant les données acquises depuis une trentaine d'années sur le Bassin d'Arcachon. En effet, si le cycle saisonnier de la plupart des paramètres (densité

et hauteurs de pieds, ...) est semblable dans les neufs herbiers suivis, les valeurs absolues de ces paramètres diffèrent fortement dans l'espace. Par ailleurs, il a été mis en évidence une diminution des hauteurs de pieds (et donc des biomasses) hivernales entre la période pré-régression (1983-1985) et la période post-régression (2009-2010 et 2015-2016).

- ✓ Parmi l'ensemble des paramètres environnementaux testés suspectés de contrôler le développement des zostères naines, la lumière reçue par les plantes est apparue comme étant le premier facteur de contrôle, immédiatement suivie de ceux relatifs à l'hydrologie et à l'hydrodynamique. La mise en évidence de l'adaptation des zostères intertidales aux faibles conditions lumineuses suggère que les effets directs de l'hydrodynamique (arrachement mécanique, affouillement) seraient prépondérants par rapport à ses effets indirects (remise en suspension induisant une diminution de la pénétration de la lumière).

Outre l'effet des forçages hydrodynamiques sur le développement des herbiers mis en évidence dans cette étude, il est avéré que ces herbiers jouent également un rôle important sur l'intensité de ces forçages. En effet, il a été largement démontré que la présence d'herbiers réduit fortement les vitesses de courant au fond et atténue significativement l'énergie des vagues. A l'échelle d'un système côtier tel que le Bassin d'Arcachon, une évolution de l'emprise des herbiers est donc susceptible d'engendrer des modifications des forçages hydrodynamiques suffisamment importantes pour influencer sur la dynamique des herbiers (processus de rétrocontrôle positif).

Le chapitre suivant vise à décrire l'évolution de l'emprise des herbiers de zostères du Bassin d'Arcachon, à caractériser ses conséquences sur les courants et à confirmer ou non l'existence d'un tel processus de rétrocontrôle.

Chapitre 3. Etude spatio-temporelle de la régression des herbiers de zostère en relation avec la bathymétrie et l'hydrodynamique

Les résultats présentés dans ce chapitre ont donnés lieu à 3 posters scientifiques (EVOLECO 2016, ISOBAY 2018, JDED 2018).

3.1 Introduction

Comme démontré dans le chapitre précédent, le cycle annuel de développement des herbiers de zostères naines du Bassin d'Arcachon est non seulement contrôlé par la lumière mais également par les conditions hydrodynamiques et hydrologiques. En raison de leur position intertidale et de leur faculté d'adaptation aux faibles conditions lumineuses précédemment mises en évidence, la distribution spatiale des zostères naines serait donc probablement majoritairement contrôlée par les agents hydrodynamiques.

Il s'agit maintenant de vérifier si l'extrapolation de ces résultats pourrait permettre d'expliquer l'évolution temporelle de la répartition spatiale des herbiers de zostères au cours des 30 dernières années. Le présent chapitre vise ainsi à :

- (1) caractériser les relations entre la morphologie du bassin d'Arcachon et l'évolution de l'emprise des herbiers de zostères depuis la fin des années 1980,
- (2) quantifier les impacts de l'évolution de l'emprise des herbiers sur l'hydrodynamique,
- (3) déterminer si les modifications hydrodynamiques engendrées par la régression de *Z. marina* permettent d'expliquer le début de la régression de *Z. noltei*,
- (4) déterminer si les conséquences du début de la régression des deux espèces peuvent expliquer la poursuite de l'évolution de l'emprise des herbiers.

Pour répondre à ces questions, une méthodologie basée sur l'analyse des données spatiales existantes couplée à de la modélisation numérique a été employée.

Dans un premier temps, afin de déterminer s'il existe une typologie des zones en régression ou en progression en fonction du niveau bathymétrique et de la pente des estrans (marqueur de la proximité des chenaux), les données bathymétriques et les cartes d'herbier disponibles ont été confrontées.

Dans un second temps, la configuration du modèle hydrodynamique MARS3D (Lazure et Dumas, 2008) appliquée au Bassin d'Arcachon a été utilisée afin de quantifier différents paramètres hydrodynamiques et hydrologiques en fonction des différentes emprises d'extension des herbiers de zostères.

3.2 Relations entre évolution des herbiers de zostères et morphologie

3.2.1 Données disponibles et traitement

Les différentes méthodes (analyse de données cartographiques et modélisation numérique) utilisées dans ce chapitre nécessitent que les différents jeux de données soient tous interpolés ou projetés avec la même résolution spatiale et sur la même grille afin de pouvoir les comparer. Il est apparu pertinent d'utiliser la grille du modèle comme grille de référence. Cette grille qui comprend l'intégralité du Bassin et s'étend jusqu'à 2 kilomètres au large possède une résolution spatiale de 65 m.

3.2.1.1 Données bathymétriques

En raison de la difficulté technique à réaliser des levés bathymétriques (conditions météorologiques, temps passé), on ne dispose pas de levés synchrones couvrant la totalité de l'emprise de la grille de référence. La réalisation d'une bathymétrie complète passe donc nécessairement par l'agrégation de données issues de différentes sources.

Les données de sondages issues de différentes sources ont ainsi été regroupées autour de deux années (1993 et 2016), années pour lesquelles un levé couvrant une grande majorité de l'emprise du Bassin avait été réalisé. Elles ont été complétées en sélectionnant les levés les plus proches sur le plan temporel de la période ciblée et, lorsque différents jeux de données étaient disponibles pour une même période, ceux présentant la meilleure résolution spatiale.

Les données utilisées pour la **bathymétrie de 1993** proviennent en majorité du levé bathymétrique réalisé par l'Yavanc (1995) entre 1992 et 1993. Ce levé couvre les parties internes du Bassin d'Arcachon situées au nord du parallèle du phare du Cap Ferret (13 millions de points). La plupart des profils de sondes sont orientés Nord-Ouest/Sud-Est et espacés de 200 m ; d'autres ont été réalisés le long des chenaux afin de maximiser la précision en ces endroits à forts gradients bathymétriques. Les données du Service Maritime de Navigation de la Gironde (SMNG) et du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM) ont été utilisées pour compléter la zone des passes et l'océan (acquisitions réalisées entre 1990 et 2005).

Pour la **bathymétrie de 2016**, les données issues du LiDAR 2016 (Institut Géographique National, IGN) d'une résolution spatiale de 2 m, ont été utilisées au niveau des estrans du

Bassin, des bancs d'Arguin et du Toulinguet, après avoir été ré-échantillonnées à 10 m afin de limiter le temps de calcul lors de l'interpolation. Au niveau des chenaux internes et des passes, le levé bathymétrique réalisé en 2016 par la Direction Départementale des Territoires et de la Mer (DDTM) a été utilisé (6,5 millions de points). Les profils de sonde, orientés Nord-Ouest/Sud-Est, sont espacés de 200 m. Enfin, en l'absence de données plus récentes, les données du Service Maritime de Navigation de la Gironde (SMNG) et du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM) ont à nouveau été utilisées pour compléter la couverture de la zone océanique.

Ces jeux de levés bathymétriques ont ensuite été interpolés afin de réaliser les Modèles Numériques de Terrain (MNT). En raison de l'importante hétérogénéité spatiale des levés (espacement inter-profil de 200 m et inter-point dans un même profil de l'ordre de 1 à 10 m) la méthode d'interpolation choisie est le krigeage anisotrope (Stroet et Snepvangers, 2005) dont la description est présentée en Annexe C. En effet, cette méthode d'interpolation permet de modifier le poids des points de levé non seulement en fonction de la distance entre points de levé, mais aussi en fonction des gradients de pentes. Ceci permet une meilleure représentation des rebords et fond de chenaux.

Après interpolation, les pentes en chaque maille ont été calculées.

3.2.1.2 Données cartographiques de l'extension des herbiers de zostères

Depuis la fin des années 1980 un certain nombre de cartes d'extension des herbiers de zostères du Bassin ont été réalisées. Ainsi pour *Z. noltei*, on dispose de 4 cartes (1988, 2005, 2008 et 2012), tandis que pour *Z. marina*, 3 cartes sont disponibles (1989, 2007 et 2016).

En 1988-89, la cartographie des herbiers des deux espèces de zostères du Bassin a été réalisée à partir d'une ortho-photographie (par stéréo photo-interprétation) et de très nombreuses observations de terrain tant en domaine intertidal qu'en domaine subtidal (Auby, 1991).

La carte de l'emprise des herbiers de zostères naines en 2005 a été établie par interprétation d'une ortho-photographie fournie par le SIBA et dont les différentes dalles ont été acquises les 21-22 juillet et 18-19-20 septembre 2005, sans observation sur le terrain (Dalloyau *et al.*, 2009).

En 2007, l'Ifremer, en partenariat avec l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, a acquis une ortho-photographie littorale auprès de l'IGN afin de réaliser la cartographie de l'herbier de zostères naines. Cette ortho-photographie, d'une résolution moyenne de 50 x 50 cm, a été acquise le 27 août 2007. Un important travail de validation de terrain a été réalisé (Dalloyau *et al.*, 2009).

En 2008, l'emprise des zostères marines a été cartographiée par superposition de signaux issus d'un sonar latéral et d'un sondeur acoustique. La validation des cartes a été réalisée sur la base d'observations de terrain obtenues par une caméra vidéo sous-marine, tractée par une embarcation légère et reliée à un système de positionnement sub-métrique (Dalloyau *et al.*, 2009).

En août 2012, Virginie Lafon (cellule de valorisation GéoTransfert) a réalisé la carte de l'herbier de zostères naines du Bassin d'Arcachon en utilisant des images acquises par satellite. Le traitement de l'image a été accompagné de missions de terrain (observations GPS) réalisées sur 20 sites en août et septembre (Lafon, 2013). Ces missions ont permis de calibrer et de valider la méthode de traitement.

Enfin, en 2016, la cartographie des herbiers de zostères marines a été réalisée à partir de la superposition des signaux issus d'un sonar latéral et d'un sondeur acoustique mono-faisceau de grande précision par la société SEMANTIC TS. Comme pour la carte de 2008, les données acquises ont été validées par vidéo sous-marine (Trut *et al.*, 2018).

Les cartes d'emprise des herbiers de zostères naines sont constituées de polygones auxquels sont affectés une des classes de recouvrement suivant : 0-25%, 25-75%, 75-100% (Table 11).

Table 11 : Classification des types d'herbiers selon leur pourcentage de recouvrement

(Adapté de Alloncle *et al.*, 2005 ; de Jong, 2004)

Herbier de Zostères			
% de recouvrement	< 25%	25 à 75%	> 75%
Signification	Herbiers discontinus et très souvent hétérogènes avec des taches disséminées ou des pieds dispersés en faible densité	Herbiers discontinus, présentant une alternance de taches recouvertes et de zones de substrat nu	Herbiers continus et homogènes présentant une forte couverture foliaire
Illustration			

3.2.1.3 Croisement des données bathymétriques et des cartes d'herbiers

Les couches relatives à la bathymétrie (1993 et 2016) et à l'emprise des herbiers (1988-1989, 2005, 2007-2008 et 2012-2016) ont ensuite été croisées. En l'absence de bathymétries « intermédiaires », il a été décidé d'étudier l'évolution de la distribution des herbiers sur la base de la bathymétrie pré-régression (1993). En effet, ce choix semblait pertinent pour caractériser au mieux les relations entre morphologie et emprise des herbiers durant les premières années de leur régression. Les dernières cartes d'emprise disponibles (2012 pour *Z. noltei* et 2016 pour *Z. marina*) ont également été comparées à la dernière bathymétrie disponible (2016) de manière à comparer les distributions pré- et post-régression.

Tout d'abord, pour chaque maille des MNTs bathymétriques, le pourcentage d'occupation des zostères dans la maille (par rapport aux contours des polygones définissant les limites de l'herbier) a été calculé (Figure 34).

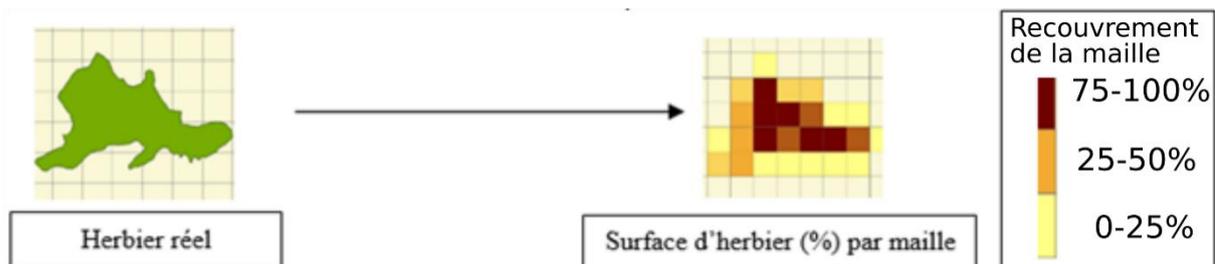


Figure 34 : Méthode de conversion des polygones à des pourcentages de recouvrement par maille.

Pour les zostères naines, le pourcentage de recouvrement de l'herbier présent dans la maille a également été pris en compte.

Ensuite, des classes de profondeur ($Z(c)$) et de pente ($SL(c)$) ont été définies et la surface totale d'herbier occupant chacune de ces classes ($Sz_{tot}(c)$ ou $Ssl_{tot}(c)$) a été calculée.

Enfin, la variation normalisée de la surface colonisée par classe ($dSz_{tot}(c)$ ou $dSsl_{tot}(c)$) entre les différentes cartes d'herbier, a été déterminée telle que (exemple pour le croisement de la bathymétrie et l'évolution des herbiers entre 1989 et 2005) :

$$dSz_{tot}^{1989}(c) = 100 \times (Sz_{tot}^{1989}(c) - Sz_{tot}^{2005}(c)) / Sz_{tot}^{1989}(c)$$

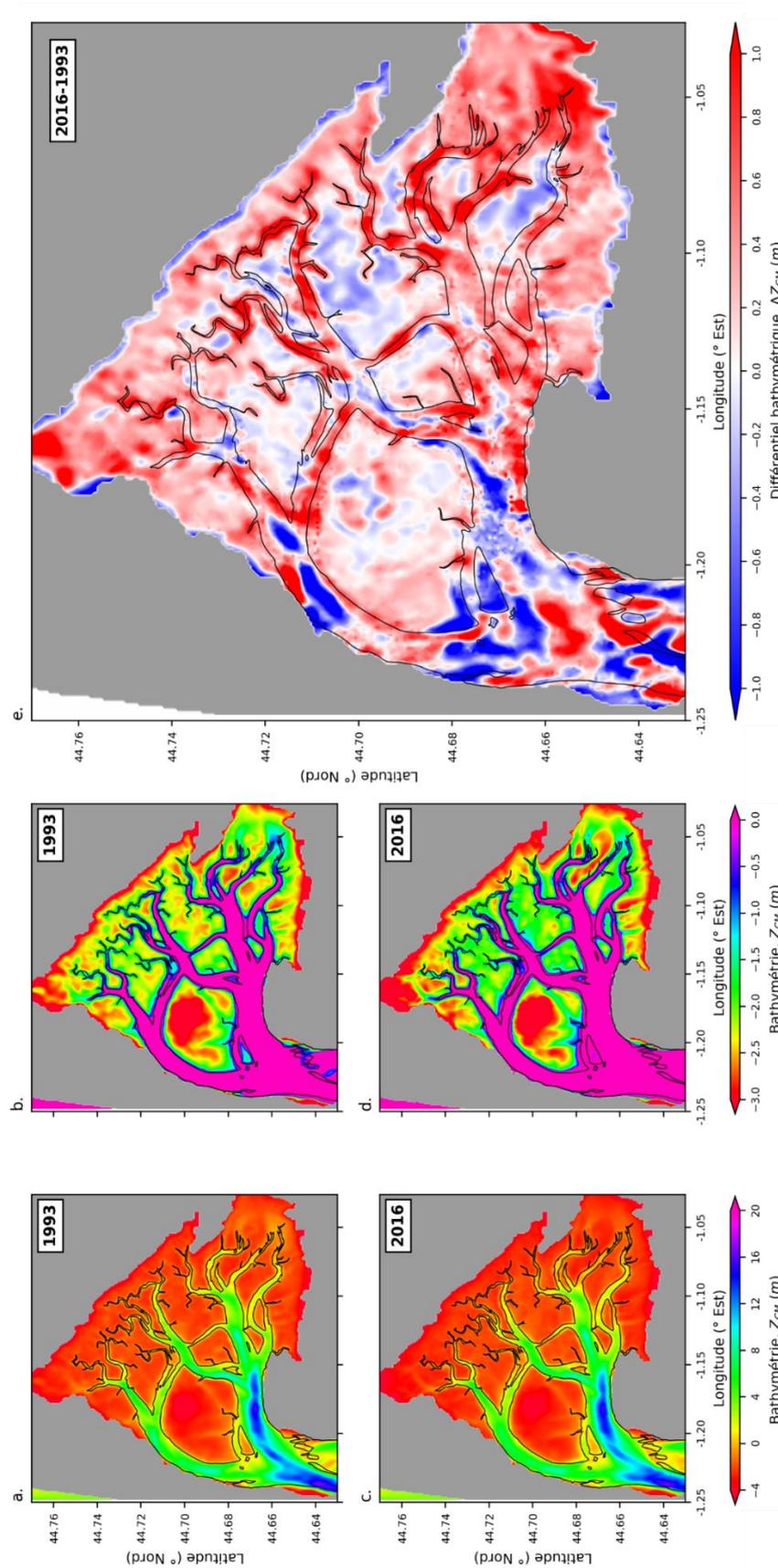


Figure 35 : MNT pour la bathymétrie de (a,b) 1993 (c,d) 2016 . La profondeur est donnée par rapport au zéro hydrographique. Plus la valeur est positive, plus importante est la profondeur. (e) Différentiel bathymétrique entre 1993 et 2016.

3.2.2 Caractérisation de l'évolution des herbiers en fonction de la bathymétrie

3.2.2.1 Evolutions bathymétriques

La Figure 35 présente les MNTs pour les bathymétries composites de 1993 et de 2016 ainsi que le différentiel bathymétrique entre ces deux années (Figure 35e). Pour les bathymétries, deux échelles de couleur différentes ont été utilisées : la première afin de représenter l'intégralité du Bassin en incluant les chenaux (Figures 35a et 35c), et la seconde afin de mieux visualiser la bathymétrie des estrans (Figures 35c et 35d).

D'importantes évolutions sont observées dans la zone la plus océanique en raison du déplacement de bancs de sable. Globalement, il semble que les chenaux aient tendance à se combler, mais étant donné les différences de résolutions entre les levés bathymétriques utilisés, il est possible que les chenaux soient mieux décrits par la bathymétrie de 1993 que par celle de 2016. Hormis certains estrans de la partie centrale du Bassin qui tendent à s'éroder, la tendance générale est à l'accrétion et ce, principalement en fond de Bassin.

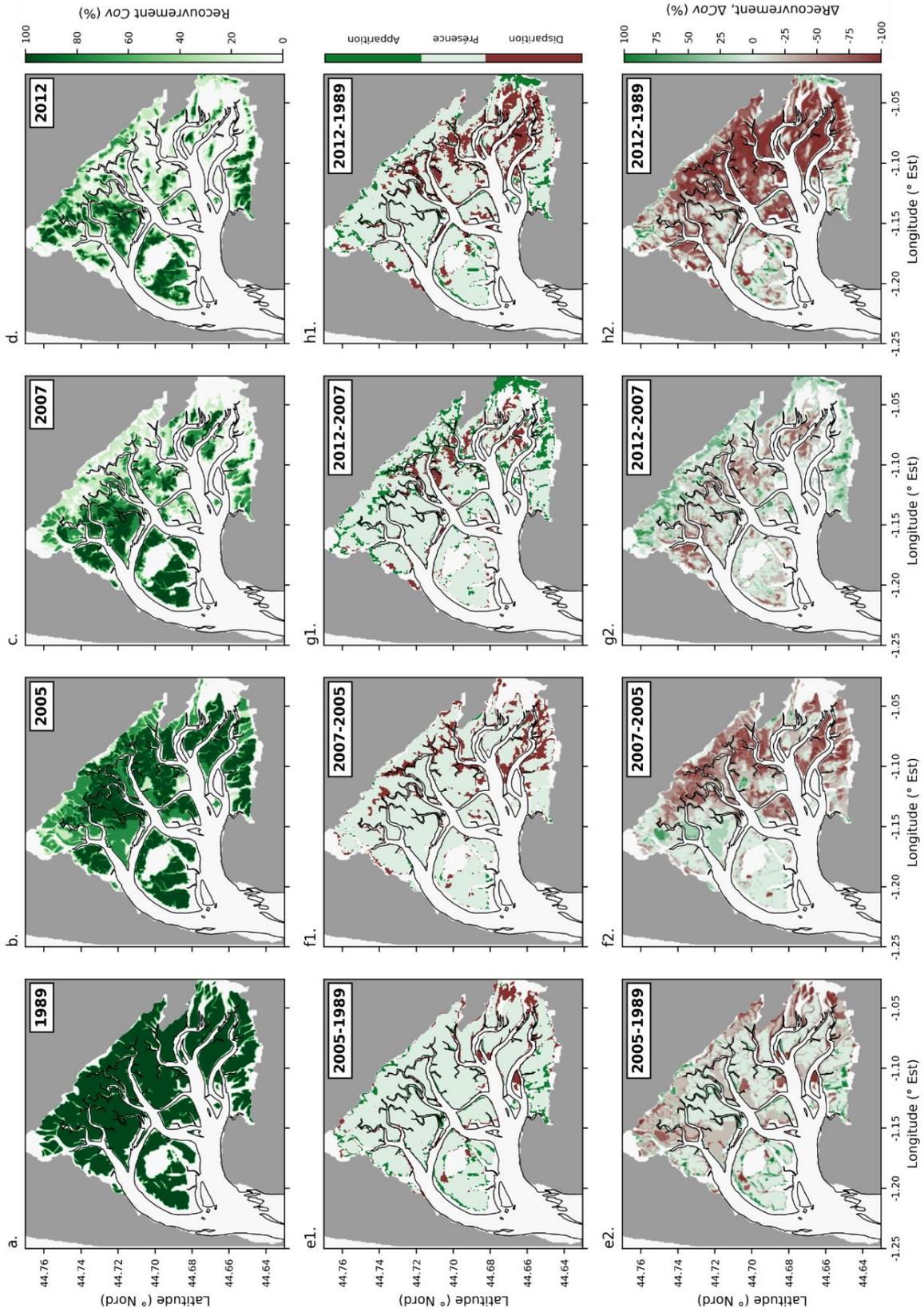


Figure 36 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. noltei* : (a.) 1989 ; (b.) 2005 ; (c.) 2007 et (d.) 2012. Disparition, présence ou apparition des zostères naines dans les mailles : (e1) entre 1989 et 2005, (f1) entre 2005 et 2007 (g1) entre 2007 et 2012 et (h1) entre 1989 et 2012. Evolution du taux de recouvrement des mailles : (e2) entre 1989 et 2005, (f2) entre 2005 et 2007 (g2) entre 2007 et 2012 et (h2) entre 1989 et 2012.

3.2.2.2 Evolution spatiale des herbiers de zostères

3.2.2.2.1 Zostères naines

Les Figures 36a, 36b, 36c et 36d montrent l'évolution spatiale des herbiers de zostères naines à partir des cartographies obtenues en projetant les polygones d'herbiers disponibles sur la maille des MNT.

Les Figures 36e1, 36f1, 36g1 et 36h1 permettent de visualiser les mailles dans lesquelles les zostères ont disparu (en marron) et celles dans lesquelles elles sont apparues (en vert) entre les différentes années. Entre 1989 et 2005 (Figure 36e1), les zostères naines ont disparu sur certains bords d'estrans, notamment ceux situés dans l'angle sud-est du Bassin. Par contre, elles semblent avoir colonisé de nouvelles zones et notamment les rebords de certains chenaux de la partie centrale du Bassin. Entre 2005 et 2007 (Figure 36f1), la régression s'est fortement accentuée avec d'importantes pertes de surface colonisée, notamment dans la partie orientale du bassin et les rebords d'estrans. Les zones de progression restent marginales entre ces deux années. Entre 2007 et 2012 (Figure 36g1), la disparition de *Z. noltei* s'est poursuivie dans les mailles de rebord de chenaux au centre du Bassin ainsi qu'au centre de la partie orientale mais l'espèce a colonisé un grand nombre de nouvelles mailles en fond de bassin, au sud et dans l'embouchure de la Leyre. Globalement, entre 1989 et 2012 (Figure 36h1), *Z. noltei* a disparu d'un nombre important de mailles dans l'ensemble du bassin même si l'espèce a colonisé de nouvelles zones sur le pourtour de l'île aux Oiseaux, en bordure des côtes et à l'embouchure de la Leyre.

Les Figure 36e2, 36f2, 36g2 et 36h2 représentent l'évolution du recouvrement (pourcentage de surface colonisée multiplié par la valeur du recouvrement) des herbiers dans les mailles entre les différentes années. Une maille est ici considérée en régression lorsque le taux de d'occupation de la maille par les herbiers a diminué et en progression quand il a augmenté.

Entre 1989 et 2005 (Figure 36e2), une proportion importante des herbiers a subi une diminution de recouvrement. Entre 2005 et 2007 (Figure 36f2) la régression s'est fortement accentuée, associée à une importante diminution du taux de recouvrement, principalement dans la partie orientale du bassin. Entre 2007 et 2012 (Figure 36g2), la régression s'est poursuivie dans certaines zones, bien que *Z. noltei* ait recolonisé les bordures orientales de la

baie. Globalement, entre 1989 et 2012 (Figure 36h2), le taux de recouvrement par *Z. noltei* a diminué dans l'ensemble du bassin même si l'espèce a progressé sur certains estrans.

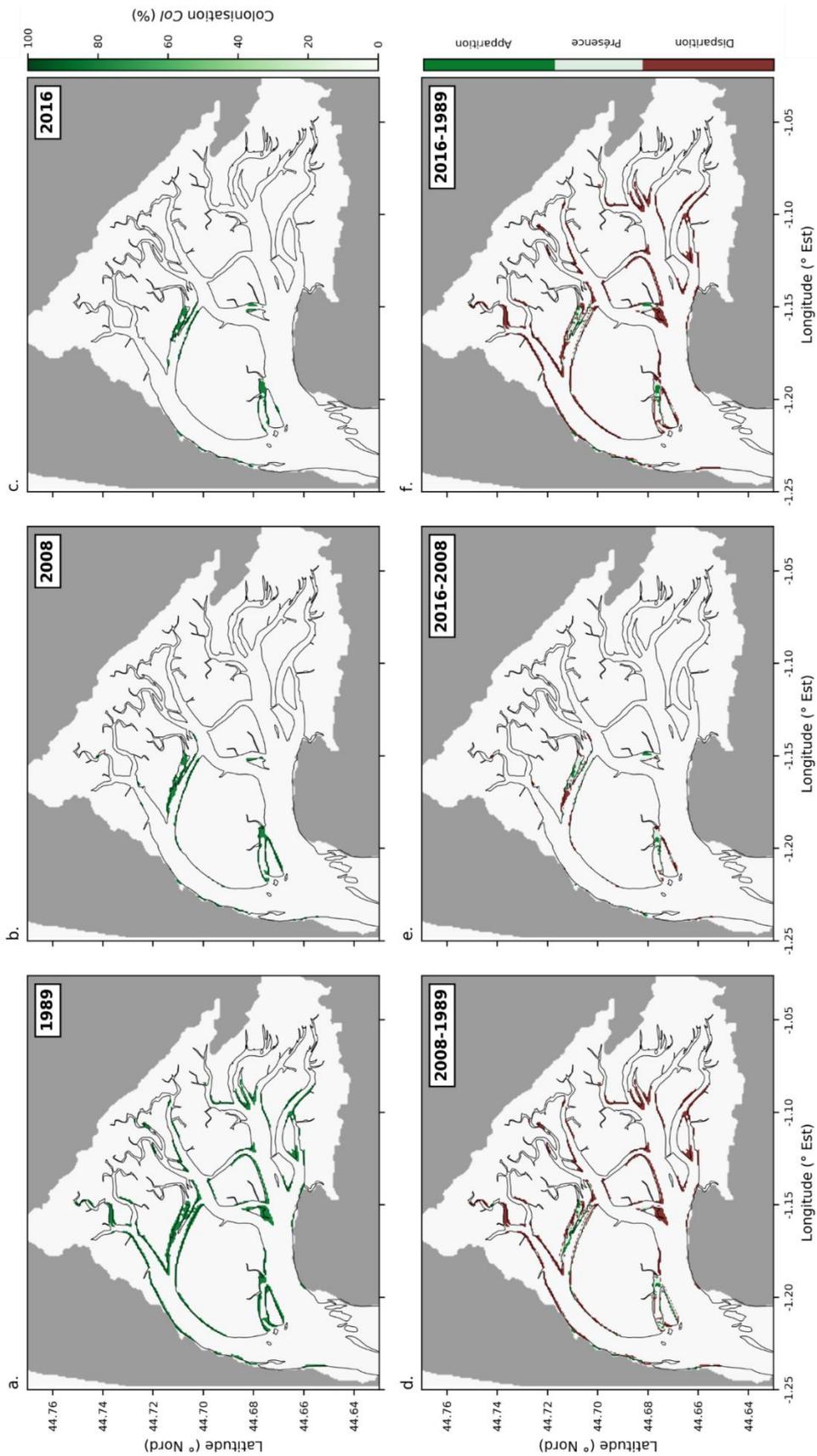


Figure 37 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 ; (b.) 2008 et (c.) 2016. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles : (d) entre 1989 et 2008, (e) entre 2008 et 2016 et (f) entre 1989 et 2016.

3.2.2.2 Zostères marines

Les zostères marines étaient bien implantées sur l'ensemble des rebords de chenaux en 1989 (Figure 37a). En 2008, elles avaient totalement disparu du chenal du Teychan et des chenaux secondaires en général (Figure 37b et 37d). La régression s'est poursuivie jusqu'en 2016, et à cette date, *Z. marina* n'était plus observée que dans les chenaux de l'île et du Courbey, à l'entrée du chenal de Mapouchet et sur la bordure ouest du chenal de Piquey (Figure 37c et 37e). Entre 1989 et 2008 (Figure 37d), cette espèce est apparue dans quelques mailles, à Bélisaire, à l'Herbe et dans le chenal de l'île, tandis qu'elle a disparu de la plupart des mailles qu'elle colonisait en 1989. Entre 2008 et 2016 (Figure 37e), la régression s'est fortement accentuée et les zones où elle a progressé restent rares. En 2016, *Z. marina* a disparu dans la presque totalité des mailles qu'elle colonisait en 1989 (Figure 37f).

3.2.2.3 Relation entre la bathymétrie et la dynamique de l'emprise des herbiers

3.2.2.3.1 Evolution des zostères naines

La Figure 38a, qui représente la distribution bathymétrique des zostères naines entre 1989 et 2012, montre que la majorité des herbiers de zostères naines colonisent les estrans entre -0.5 et -3 m, avec un déplacement du maximum de surface vers des niveaux plus hauts au cours du temps. En 2012, ce maximum se situe à -2,6 m alors qu'il se situait à -2 m en 1989.

La Figure 38b présente la distribution bathymétrique (bathymétrie de 1993) des taux de régression/progression des herbiers de zostères naines normalisés par rapport à 1989. Cette représentation met en évidence que les taux de régression des zostères naines entre les différentes années varient en fonction des profondeurs. En effet, par rapport à la situation de 1989, quelle que soit l'année considérée, la régression est sensiblement plus importante pour les niveaux les plus bas (de 40 à 90% au niveau 0). Entre -1 m et -2,5 m (2,8 m pour 2012), les taux de régression décroissent avec l'altitude (gradient de l'ordre de 15 % par mètre), pour les 3 années. Enfin, dans les zones hautes (bathymétrie inférieure à -2,5 m pour 2005 et 2007 et à -2,8 m pour 2012), les taux de régression augmentent en fonction de l'altitude, atteignant par exemple 60 % en 2012.

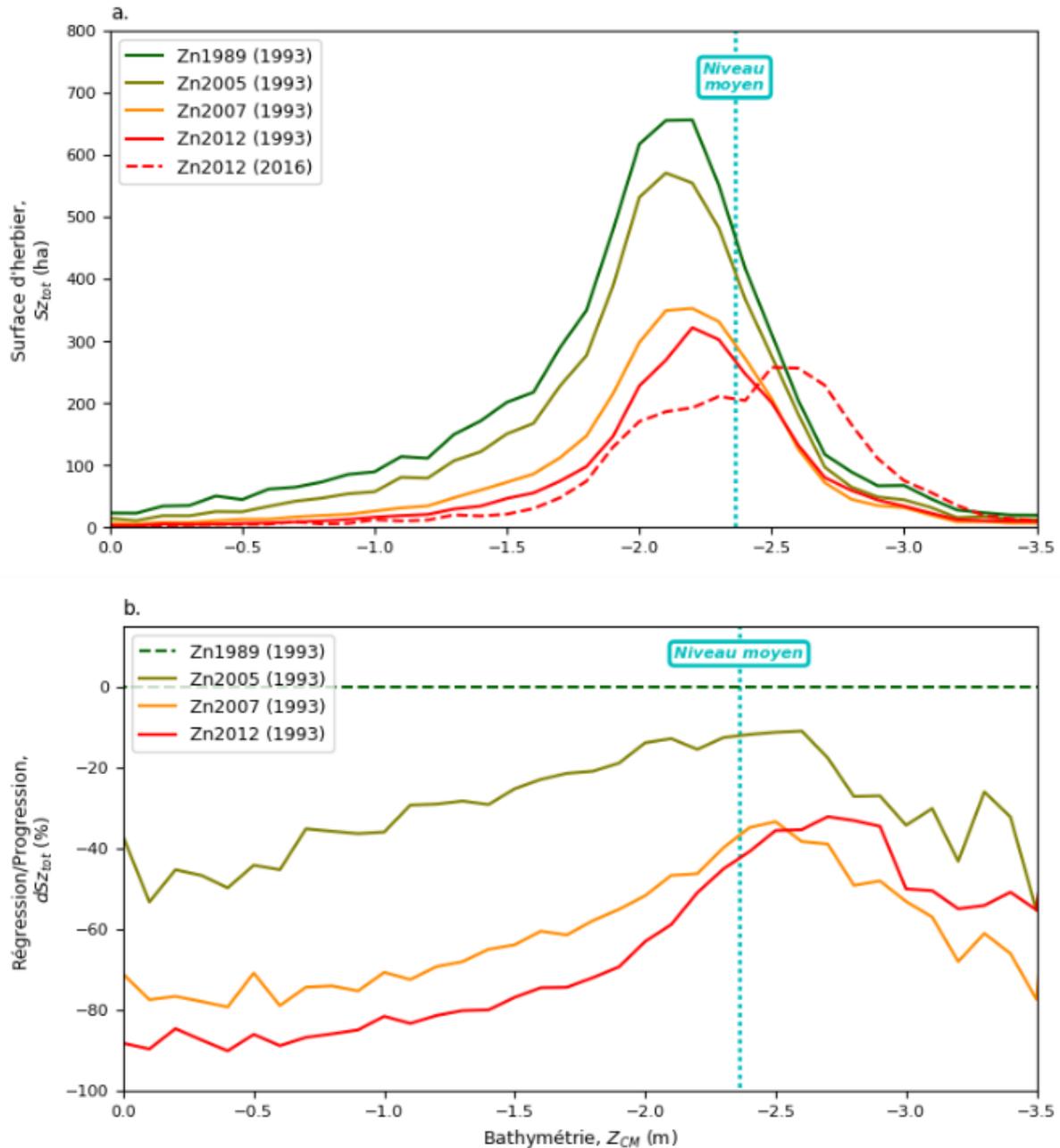


Figure 38 : Evolution de l'emprise des herbiers des zostères naines en fonction de la bathymétrie de 1993 ou de 2016 : (a) évolution des surfaces colonisées, (b) évolution des surfaces colonisées par les herbiers normalisées rapport à l'emprise de 1989.

La Figure 39a présente l'évolution des surfaces d'herbiers de *Z. noltei* en fonction de la pente du fond. Les herbiers de zostères naines sont principalement présents sur les zones planes (pentes comprises entre 0,01 et 3 %). Il s'avère que les herbiers colonisaient une proportion plus importante des zones les plus pentues (pente > 1 %) en 1989 que pour les autres années.

La distribution des taux de régression et de progression des herbiers (Figure 39b) montre, entre 1989 et les années suivantes, la disparition totale (-100 %) des herbiers dans les

zones où les pentes sont supérieures à 3 %. Dans les zones les moins pentues (<0,5 %), on observe une régression de l'ordre de 20 % entre 1989 et 2005, de l'ordre de 50 % entre 1989 et 2007 et entre 1989 et 2012. Les taux de régression tendent également à augmenter graduellement pour des pentes comprises entre 0,1 et 3 %.

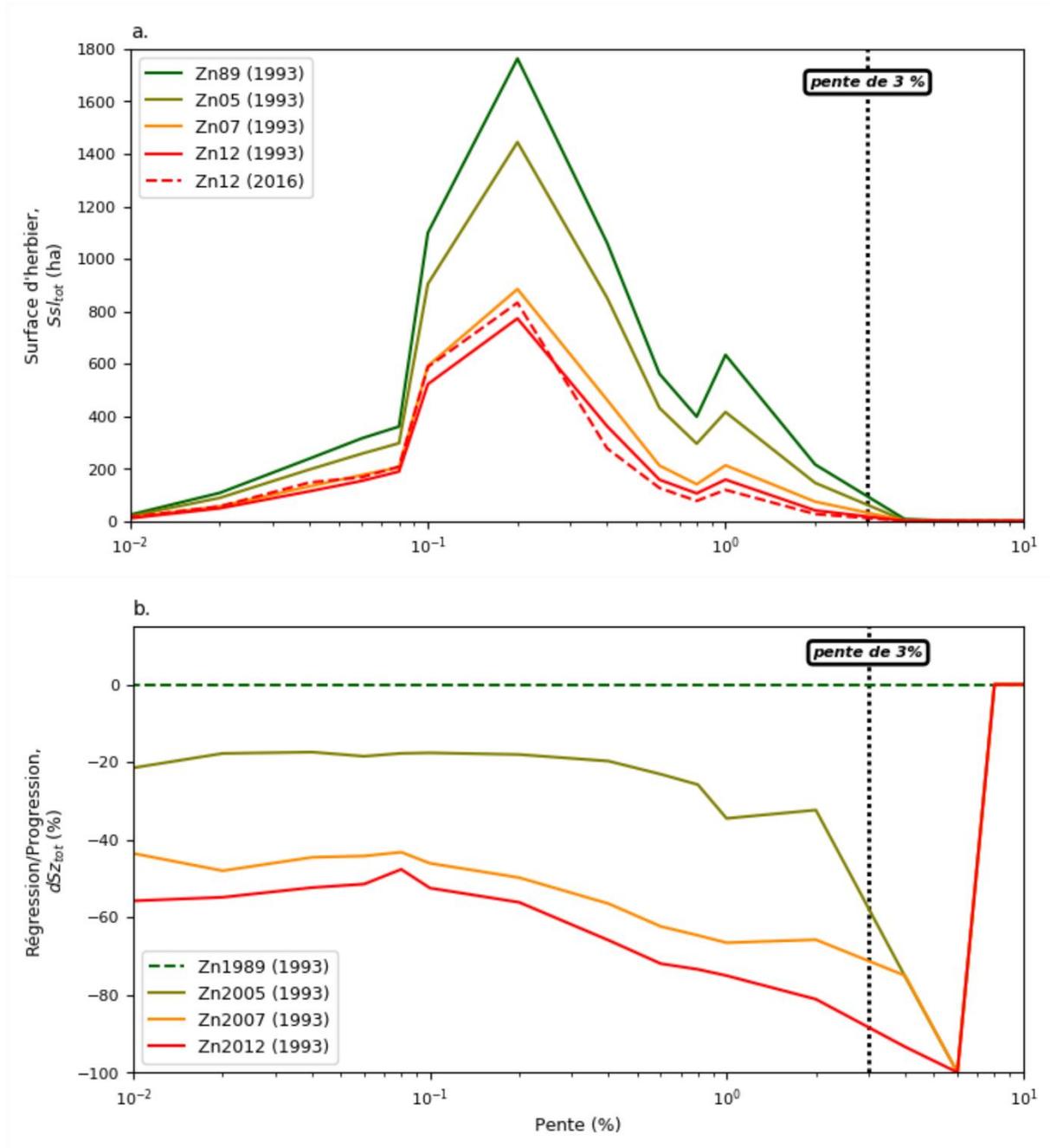


Figure 39 : Evolution de l'emprise des herbiers des zostères naines en fonction de la pente du fond : (a) évolution des surfaces colonisées, (b) évolution des surfaces colonisées par les herbiers normalisées rapport à l'emprise de 1989.

3.2.2.3.2 Evolution des zostères marines

La Figure 40, représente la distribution bathymétrique des zostères marines entre 1989 et 2016 (Figure 40a) et la distribution bathymétrique des taux de régression/progression des herbiers de zostères marines normalisée par rapport à 1989 (Figure 40b). En 1989, *Z. marina* peuplait les zones comprises entre 6 et -1 m de profondeur, et cette distribution s'est réduite au cours du temps, se traduisant par sa disparition progressive des zones les plus basses (>3.5 m). En effet, dans ces niveaux, les taux de régression sont supérieurs à 90 %. En considérant la distribution des herbiers de *Z. marina* que par rapport à la bathymétrie initiale (1993), on ne remarque pas d'évolution du maximum de surface comme observé pour *Z. noltei*. Cependant, lorsque l'on considère l'évolution bathymétrique entre 1993 et 2016, on remarque un déplacement du maximum de surface vers les niveaux supérieurs (déplacement de l'ordre du mètre).

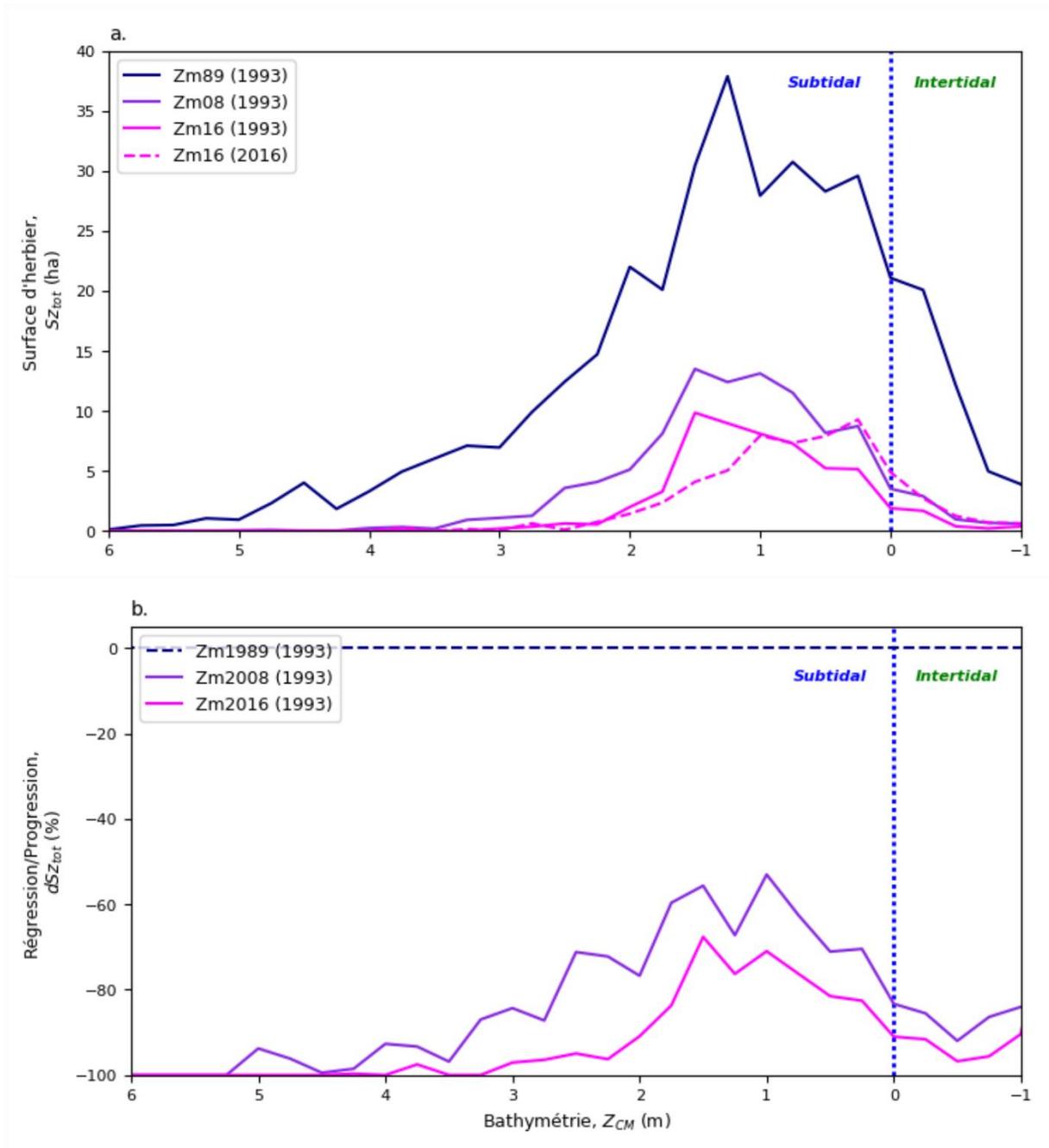


Figure 40 : Evolution de l'emprise des herbiers des zostères marines en fonction de la bathymétrie : (a) évolution des surfaces colonisées, (b) évolution des surfaces colonisées par les herbiers normalisées rapport à l'emprise de 1989.

La Figure 41 présente la distribution des zostères marines (Figure 41a) et son évolution par rapport à l'état de 1989 (Figure 41b) en fonction de la pente du fond. Les herbiers de zostères marines sont principalement implantés au niveau des zones à forte pente, correspondant aux rebords de chenaux (Figure 41a). On observe que le taux de régression augmente graduellement avec la pente (-25 % pour une pente de 0.1 % et -90 % pour une pente de 3 %).

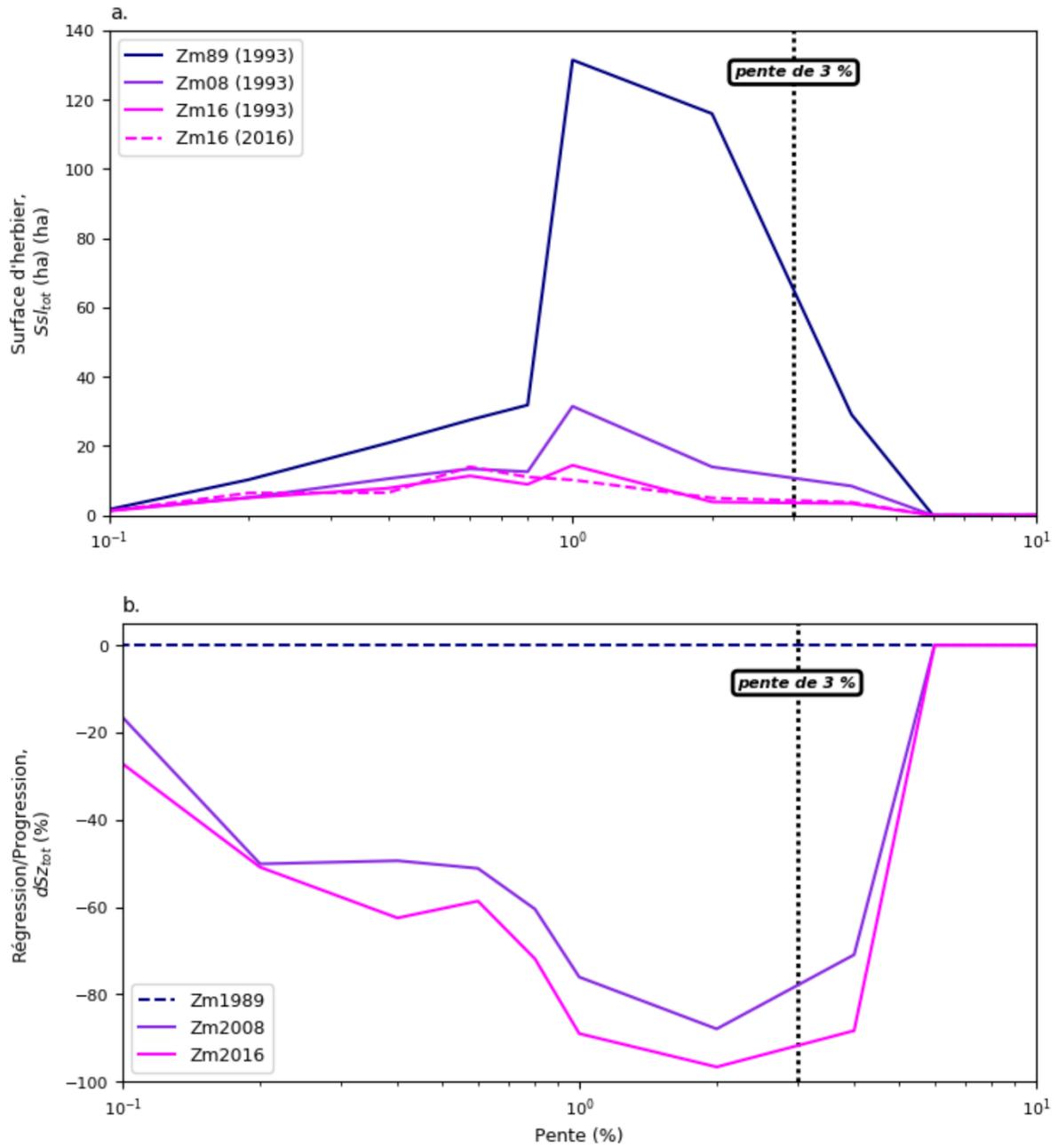


Figure 41 Evolution de l'emprise des herbiers des zostères marines en fonction de la pente du fond : (a) évolution des surfaces colonisées, (b) évolution des surfaces colonisées par les herbiers normalisées rapport à l'emprise de 1989.

3.3 Relations entre l'évolution des herbiers de zostères et l'hydrodynamique

3.3.1 Le modèle hydrodynamique MARS3D

3.3.1.1 Description du modèle

Le modèle MARS3D (Model for Applications at Regional Scale, Lazure et Dumas, 2008) est un modèle numérique développé par l'IFREMER. Il permet de simuler l'hydrodynamique marine en trois dimensions depuis des échelles régionales (i.e marges continentales) jusqu'à des échelles locales (i.e. lagunes et estuaires). Il résout les équations de Navier-Stokes, basé sur les hypothèses hydrostatiques et de Boussinesq, selon un schéma numérique aux différences finies en utilisant une grille horizontale structurée de type Arakawa C. La discrétisation verticale utilise des coordonnées sigma, correspondant à des fractions de la hauteur totale de la colonne d'eau, permettant ainsi un meilleur calcul de la pression interne. Le frottement sur le fond est calculé à partir d'une longueur de rugosité (z_0) définie par l'utilisateur. De plus, le modèle utilise un schéma de fermeture turbulente de haut niveau en $k-\varepsilon$ (c.f. Duhaut (2009) pour une synthèse explicative des schémas de fermeture turbulente implémentés dans le code MARS3D). Le modèle MARS intègre un schéma d'assèchement et de mise en eau des mailles, basé sur la méthode de transport corrigée en fonction du flux (FCT : Flow Corrected Transport). Pour éviter que les couches verticales ne deviennent trop fines dans les mailles à faible profondeur, le calcul 3D (vitesses baroclines) est arrêté lorsque la hauteur d'eau est inférieure à un seuil défini par l'utilisateur (0,75 m dans cette étude). Dans ce dernier cas, les profils de vitesse sont calculés en supposant un profil logarithmique classique (Law of the Wall).

L'effet des herbiers sur l'écoulement est simulé explicitement par un module couplé au cœur hydrodynamique (Kombiadou *et al.*, 2014 ; Ganthy, com. pers.). Les feuilles des zostères sont représentées sous la forme de parallélépipèdes rectangles caractérisés par une longueur (L), une largeur (w), une épaisseur (t), et une densité par unité de surface (D), et pouvant se courber selon l'intensité du courant et leur flexibilité (Figures 42 et 43).

Durant les calculs 3D (lorsque la hauteur d'eau est supérieure à 0,75 m), les effets de traînée et la modification de la turbulence autour des feuilles de zostères sont pris en compte à travers une approche turbulente. Le frottement de l'écoulement sur les feuilles induit une diminution de la quantité de mouvement (Temmerman *et al.*, 2005 ; Casamitjana *et al.*, 2012

; Kombiadou *et al.*, 2014) définie par le terme $F(z)$ ajouté à l'équation de la quantité de mouvement (Eq. 1 et 2).

$$F_u(z) = - \cdot \frac{1}{2} \cdot C_D \cdot \rho \cdot w(z) \cdot n(z) \cdot u(z) \cdot \sqrt{u(z)^2 + v(z)^2} \cdot f_z(z) \cdot f_{xy}(z) \quad (\text{Eq. 1})$$

$$F_v(z) = - \cdot \frac{1}{2} \cdot C_D \cdot \rho \cdot w(z) \cdot n(z) \cdot v(z) \cdot \sqrt{u(z)^2 + v(z)^2} \cdot f_z(z) \cdot f_{xy}(z) \quad (\text{Eq. 2})$$

Avec C_D le coefficient de traînée des feuilles, ρ la densité de l'eau et u et v les vitesses horizontales de l'écoulement à une hauteur au-dessus du fond égale à z dans les directions x et y respectivement ; $n(z)$ est le nombre de feuille par unité de surface ; $w(z)$ est la largeur des feuilles ; $f_z(z)$ et $f_{xy}(z)$ sont respectivement la fraction verticale de la couche et la fraction horizontale de la maille effectivement occupée par la structure.

La présence des herbiers engendre également une modification de la production d'énergie cinétique turbulente et de la dissipation de la turbulence. Ces effets sont pris en compte par l'ajout de termes source et puit dans le schéma de fermeture turbulente k - ε . L'énergie cinétique turbulente, k (Eq. 3), et de la dissipation de turbulence ε (Eq. 4) autour des feuilles sont calculée de la sorte :

$$\left(\frac{\partial k}{\partial t}\right) = \frac{1}{1-A(z)} \cdot \frac{\partial}{\partial z} \left\{ (1 - A(z)) \cdot \frac{v+v_t}{\sigma_k} \cdot \frac{\partial k}{\partial z} \right\} + T(z) \quad (\text{Eq. 3a})$$

$$\left(\frac{\partial \varepsilon}{\partial t}\right) = \frac{1}{1-A(z)} \cdot \frac{\partial}{\partial z} \left\{ (1 - A(z)) \cdot \frac{v+v_t}{\sigma_\varepsilon} \cdot \frac{\partial \varepsilon}{\partial z} \right\} + T(z) \cdot \tau_\varepsilon^{-1} \quad (\text{Eq. 3b})$$

Dans ces équations, ν et ν_t représentent respectivement les viscosités moléculaire et cinématique, σ_k et σ_ε les nombres de Prandtl et de Schmidt ($\sigma_k = 1.0$ et $\sigma_\varepsilon = 1.3$). $A(z)$ correspond à la section horizontale occupée par les feuilles par unité de surface ; $T(z)$ correspond au travail dépensé par le fluide et τ_ε est l'échelle de dissipation de la turbulence libre tels que :

$$A(z) = w(z) \cdot t_e(z) \cdot n(z) \cdot f_{xy}(z) \quad (\text{Eq. 4})$$

Où t_e est l'épaisseur effective, corrigée de l'angle de courbure

$$T(z) = \frac{\sqrt{(F_u(z) \cdot u(z))^2 + (F_v(z) \cdot v(z))^2}}{\rho} \quad (\text{Eq. 5})$$

$$\tau_\epsilon = \min \left[\frac{1}{c_{2\epsilon}} \cdot \left(\frac{k}{\epsilon} \right), \frac{1}{c_{2\epsilon} \cdot \sqrt{c_\mu}} \cdot \left(\frac{L(z)^2}{T(z)} \right)^{1/3} \right] \quad (\text{Eq. 6})$$

$$L(z) = C_{lz} \cdot \left\{ \frac{1-A(z)}{n(z)} \right\}^{1/2} \quad (\text{Eq. 7})$$

Où $L(z)$ est la distance typique minimum entre les feuilles, $c_{2\epsilon}$ et c_μ sont des coefficients génériques au schéma de fermeture turbulente, valant respectivement 1,96 et 0,09, et C_{lz} est un coefficient de forme ($\sim t/w = 0,1$).

Pour les faibles hauteurs d'eau, quand le modèle calcule en 2D, les forces de frottement (F_u et F_v) sont intégrées sur la verticale, tandis que les profils de vitesse sont recalculés théoriquement sur la base de la méthode décrite par Abdelrhman (2003).

Le calcul de la hauteur de la canopée des herbiers en réponse à la vitesse du courant s'appuie sur la méthode décrite par Abdelrhman (2007). Cette méthode est basée sur l'équilibre des forces qui s'appliquent sur les feuilles : force de traînée, force de friction, flottabilité. Les feuilles de zostères sont subdivisées en 5 segments. Une procédure itérative calcule l'angle de courbure de chacun des segments en fonction de la vitesse du courant local, et actualise leur hauteur au-dessus du fond (Figure 43).

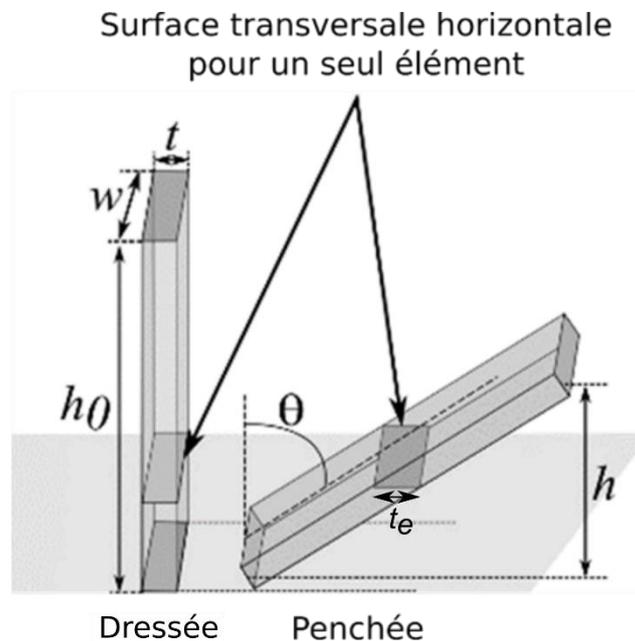


Figure 42 : Schéma d'une obstruction parallélépipédique choisie pour représenter les feuilles des zostères dans le modèle 3D.

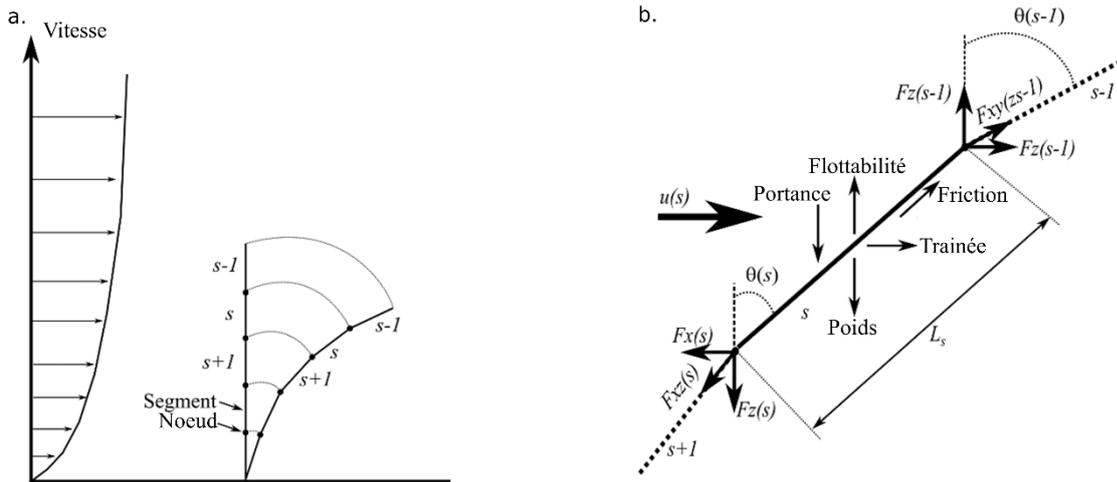


Figure 43 : Schéma (a) de la segmentation d'une obstruction subissant un courant et (b) du bilan des forces s'appliquant sur un segment.

3.3.1.2 Configuration appliquée au Bassin d'Arcachon

Le modèle MARS 3D utilise le principe des modèles gigognes, qui consiste à construire une série de modèles d'emprises spatiales décroissantes et de résolutions croissantes. Ainsi, le modèle de grande emprise (rank-0) contient lui-même trois sous-modèles (rank-1, rank-2 et rank-3, Figure 44). Les conditions limites et initiales des rangs 1 à 3 sont fournies par le modèle de plus grande emprise qui les précède (rang inférieur).

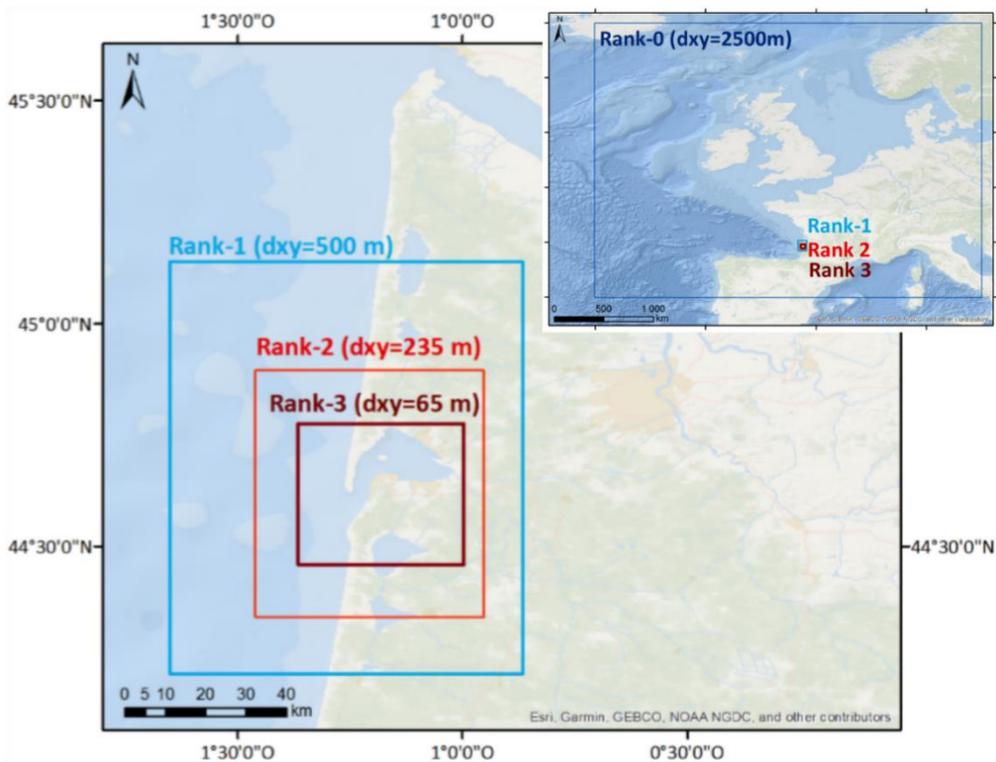


Figure 44 : Extension spatiale des quatre rangs imbriqués du modèle MARS3D pour la configuration d'Arcachon.

L'emprise du rang 0 s'étend de Lisbonne (au sud) à l'Islande (au nord-ouest) et jusqu'au Danemark (à l'est). Sa résolution spatiale est de 2500 m. La marée est forcée aux limites, en termes de hauteur d'eau, à l'aide de la solution de marée empirique (FES2012 ; Carrère *et al.*, 2013). Le rang 1 s'étend de Parentis-en-Born au sud jusqu' à Hourtin au nord, avec une résolution spatiale de 500 m. Le rang 2, d'une résolution spatiale de 235 m, comprend le Bassin d'Arcachon et le proche océan jusqu'à des fonds d'une cinquantaine de mètres. Les rangs 0, 1 et 2 sont tous trois utilisés en 2D. Enfin, le rang 3, de résolution spatiale de 65 m (*cf.* MNTs décrits précédemment) correspond à un zoom centré sur le Bassin d'Arcachon. Pour ce dernier rang, le modèle est utilisé en 3D et la dimension verticale est discrétisée en 15 niveaux. Afin de représenter au mieux les processus hydrodynamiques en présence des herbiers, la discrétisation verticale n'est pas homogène (Figure 45). Enfin, les effets des herbiers sur l'hydrodynamique sont pris en compte dans les rangs 2 et 3.

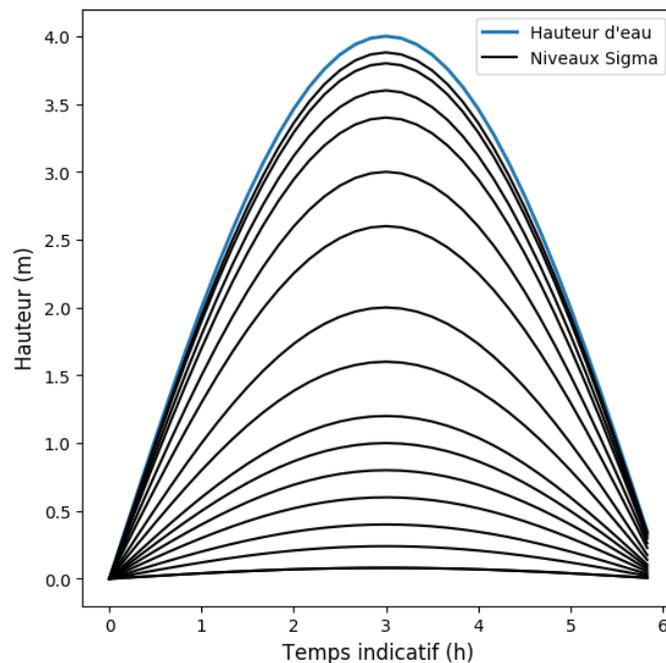


Figure 45 : Schéma de la discrétisation de la hauteur d'eau pour les calculs en 3D (coordonnées sigma).

Pour le rang 3, une viscosité cinématique variable est appliquée selon les formulations de Smagorinsky (1963).

La calibration puis la validation hydrodynamique du modèle ont été réalisées (Ganthy *com. pers.*) en comparant les hauteurs d'eau, les heures et niveaux de pleine mer ainsi que les vitesses de courant simulées à des données *in-situ* (marégraphe d'Eyrac, capteurs de pression et ADCP-*Acoustic Doppler Current Profiler* : Ganthy, 2011). Les rangs 2 et 3 ont été

forcés avec des paramètres météorologiques et de débit de fleuves réels. Une longueur de rugosité (z_0), paramètre de calibration du modèle, variable dans l'espace a été appliquée en fonction des différentes structures morpho-sédimentaires et de la nature des sédiments présentes dans le Bassin (Figure 46).

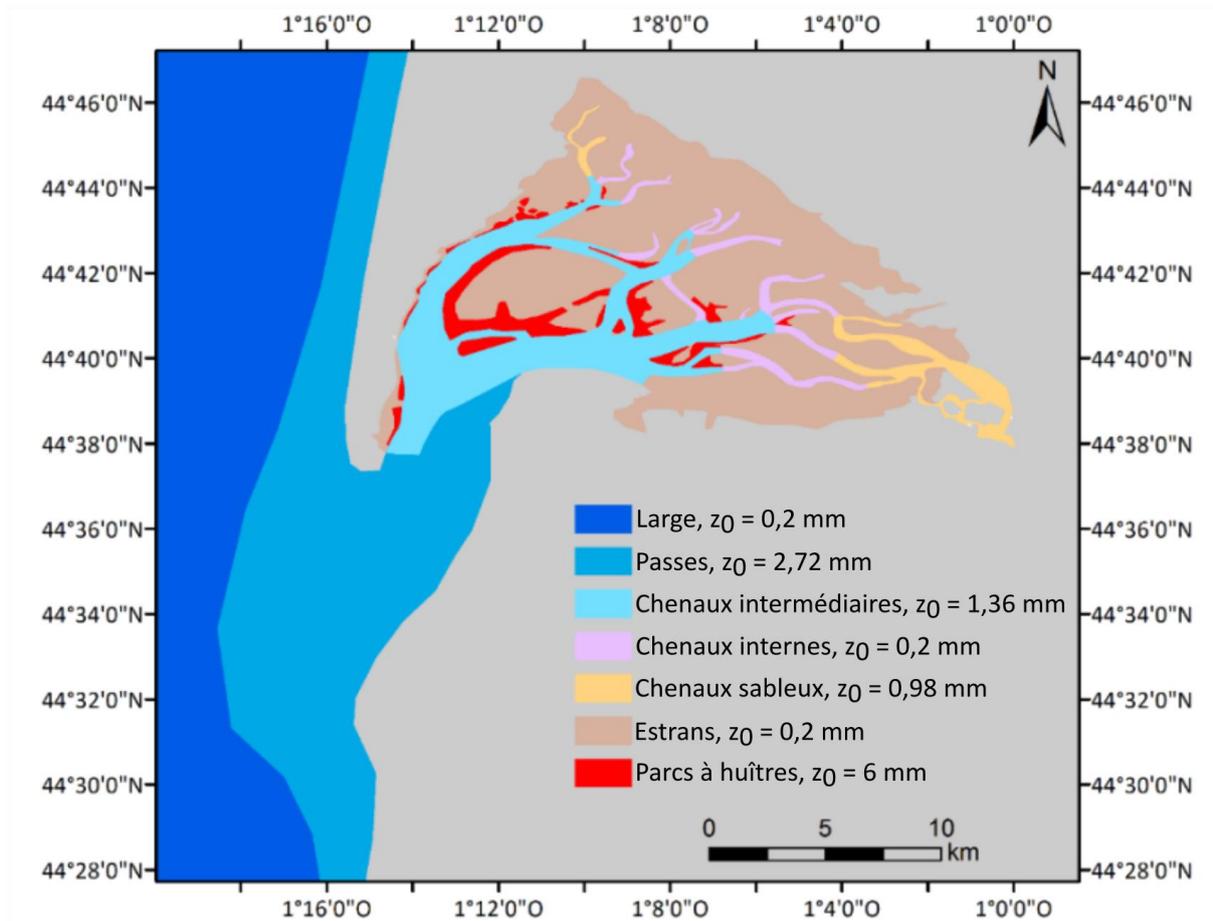


Figure 46 : Distribution spatiale des longueurs de rugosité (z_0) représentatives de la structure et de la nature des fonds. Les valeurs de z_0 retenues après calibration sont également indiquées.

Pour la zone du large, les chenaux internes (vaseux) et les estrans, la longueur de rugosité a été fixée à 0,2 mm, valeur correspondant à un fond vaseux (Soulsby, 1983). Les longueurs de rugosité pour les passes, les chenaux intermédiaires et les chenaux sableux ont été optimisées en se basant sur les structures morpho-sédimentaires potentiellement présentes (rides ou méga-rides de courant) dans ces zones à partir des équations décrites dans Soulsby (1997) et de la granulométrie moyenne (Bouchet, 1968). La meilleure calibration du modèle a été obtenue pour les longueurs de rugosité représentatives de fonds sableux présentant des rides de courant pour les zones correspondant aux chenaux intermédiaires et aux chenaux sableux, tandis que pour les passes, la valeur de 2,72 mm correspond à un fond

mixte (non ridé) de graviers (dominants) et de sable grossier. Ainsi, les valeurs de longueur de rugosité ont été calculées telles que :

$$z_0 = a_r \frac{\Delta_r^2}{\lambda_r} \quad (\text{Eq. 8})$$

Avec $a_r = 0,267$ (Nielsen, 1992), Δ_r , la hauteur des rides et λ_r leur longueur d'onde définies tels que :

$$\lambda_r = 1000 \times D_{50} \quad (\text{Eq. 9})$$

$$\Delta_r = \frac{\lambda_r}{7} \quad (\text{Eq. 10})$$

Où D_{50} est le diamètre médian (0,25 mm pour les chenaux internes et 0,18 mm pour les chenaux sableux, d'après Bouchet, 1968).

En ce qui concerne la longueur de rugosité pour les parcs à huîtres, la valeur (6 mm) a été calibrée en se basant sur des études réalisées dans le Bassin de Marennes-Oléron (Ganthy, com. pers).

La calibration a été effectuée à partir des données (hauteurs d'eau et vitesses de courant) obtenues au cours d'une campagne de terrain réalisée en juin 2010. Le modèle a ensuite été validé sur les données de deux campagnes réalisées en Août 2009 et en Janvier 2010 (Ganthy, com.pers). Une synthèse des résultats obtenus pour le rang 3 est présentée dans la Table 12.

Table 12 : Comparaison des résultats des simulations de calibration et de validation du modèle avec les données mesurées sur le terrain (Ganthy, com. pers.).

	Marégraphe d'Eyrac			Site de Germanan			Site de Comprian		
	Juin 2010	Aout 2009	Janvier 2010	Juin 2010	Aout 2009	Janvier 2010	Juin 2010	Aout 2009	Janvier 2010
	CAL	VAL	VAL	CAL	VAL	VAL	CAL	VAL	VAL
Hwat - RMSE	0.10	0.12	0.14	0.13	0.15	0.16	0.12	0.14	0.14
Heure PM - EM (min)	+8	+11	+13	-6	-10	+14	-4	-8	+10
Hauteur PM - EM (m)	+0.12	+0.14	+0.12	-0.06	-0.12	+0.13	-0.05	-0.03	+0.06
Norme – RMSE (m.s ⁻¹)	-	-	-	0.16	0.08	0.19	-	-	-

Hwat : Hauteur d'eau

Heure PM : Heure de pleine mer (+ indique un retard du modèle)

Hauteur PM : Hauteur de pleine mer (+ indique que le modèle surestime)

Norme : norme des vitesses de courant

RMSE : Erreur quadratique moyenne (i.e. chapitre II)

EM : Erreur moyenne

CAL : Calibration

VAL : Validation

Les descripteurs statistiques révèlent que le modèle reproduit de manière très satisfaisante la propagation de la marée pour les trois sites. En effet, les erreurs quadratiques moyennes calculées sur l'ensemble des données de hauteur d'eau varient entre 0,10 et 0,16 m. Les erreurs moyennes correspondant aux décalages temporels entre les pleines mers prédites et mesurées sont comprises entre -10 minutes et +14 minutes et les écarts entre les hauteurs d'eau mesurées et simulées au moment des pleines mers sont compris entre -0,12 m et +0,14 m. En ce qui concerne les variations entre les vitesses de courants mesurées et simulées, les erreurs quadratiques moyennes sont comprises entre 0,08 et 0,19 m.s⁻¹.

3.3.1.3 Description des simulations réalisées

Dans le but, d'une part, de quantifier les conséquences de l'évolution temporelle de l'emprise des herbiers de zostères (*Z. marina* et *Z. noltei*) sur l'hydrodynamique, et d'autre part de valider (ou d'invalidier) l'hypothèse de l'existence de possibles effets de rétrocontrôles en relation avec l'hydrodynamique, différentes simulations ont été réalisées. Pour chacune d'entre elles la bathymétrie utilisée était celle de 1993 et les paramètres du modèle étaient identiques, à l'exception de l'emprise spatiale des herbiers et de leurs caractéristiques saisonnières (longueur et largeur de feuille, densité de feuilles). Ainsi, les différences de

résultats hydrodynamiques entre deux simulations s'expliquent uniquement par la modification du forçage « herbier ».

Tout d'abord, 6 simulations numériques (Table 13) ont été réalisées, correspondant à 2 saisons (été et hiver, Table 14) et à 3 emprises différentes : période pré-régression (1989), première phase de la régression (2007-2008) et seconde phase de la régression (2012-2016). Celles-ci visaient à quantifier les conséquences de l'évolution temporelle de l'emprise des herbiers de zostères (*Z. marina* et *Z. noltei*) sur l'hydrodynamique.

Table 13 : Extension des herbiers pour les différentes simulations réalisées.

Nom	Emprise <i>Z. noltei</i>	Emprise <i>Z. marina</i>	Caractéristiques herbiers
Zn89Zm89_S	1989	1989	Eté
Zn07Zm08_S	2007	2008	Eté
Zn12Zm16_S	2012	2016	Eté
Zn89Zm89_W	1989	1989	Hiver
Zn07Zm08_W	2007	2008	Hiver
Zn12Zm16_W	2012	2016	Hiver

Table 14 : Caractéristiques des herbiers en fonction de la saison. Données issues de Ganthy (2011) et Auby et al., (2011).

Paramètre	Caractéristiques <i>Z. noltei</i>		Caractéristiques <i>Z. marina</i>	
	Eté	Hiver	Eté	Hiver
Longueur de feuille (m)	0.126	0.036	0.98036	1.15
Largeur de feuille (m)	0.00113	0.00034	0.0084	0.0077
Epaisseur de feuille (m)	0.0002	0.0002	0.001	0.001
Densité de feuille (m ⁻²)	73706	16295	568.96	220

Une simulation supplémentaire a été réalisée afin de caractériser l'impact de la régression initiale de *Z. marina* (entre 1989 et 2008) sur l'hydrodynamique du Bassin. En effet, comme déjà évoqué, la régression des zostères du Bassin aurait débuté par une phase de déclin de *Z. marina*. Cette simulation a été réalisée avec l'emprise de 2008 pour *Z. marina* et l'emprise de 1989 pour *Z. noltei*, en utilisant leurs caractéristiques estivales (Table 15).

Table 15 : Extension des herbiers pour la simulation complémentaire réalisée.

Nom	Emprise <i>Z. noltei</i>	Emprise <i>Z. marina</i>	Caractéristiques herbiers
Zn89Zm08_S	1989	2008	Eté

Dans la discussion de ce chapitre, les résultats de l'ensemble de ces simulations seront interprétés de manière à déterminer, d'une part si les effets de la régression initiale de *Z. marina* (entre 1989 et 2007) peuvent expliquer le début de la régression de *Z. noltei* (sur la même période), et d'autre part si les effets de la régression initiale des deux espèces peuvent expliquer sa poursuite.

Pour chacune des simulations, la durée de simulation a été fixée à 1,5 mois, avec un pas de temps de sortie de 15 minutes. Les 4 premiers jours de simulation n'ont pas été pris en compte pour l'analyse des résultats.

3.3.1.4 Paramètres hydrodynamiques calculés

Afin de rendre compte des conditions hydrodynamiques pour chacune des simulations, différents indicateurs, jugés pertinents par rapport aux objectifs de cette étude, ont été calculés :

- le percentile 75 des vitesses de courant au fond (entre 0 et 0,5 m au-dessus du fond) : $UV_{bot,p75}$ (m.s⁻¹). Les vitesses de courant au fond correspondent aux vitesses effectivement subies par les herbiers. Le choix du percentile 75 permet de caractériser les vitesses importantes subies par les herbiers, tout en s'affranchissant de pulses de courants ponctuels dans le temps (cf. Chapitre 2).
- différents potentiels d'arrachement des feuilles/d'affouillement (F_{075} , F_{165} , F_{250} et F_{325} , sans dimension) tels que :

$$F = \sum_{t=0}^n (f(t) - 1) \quad (\text{Eq. 11})$$

$$\text{Avec } f(t) = 0 \text{ si } \tau_F(t) \leq \tau_c$$

$$f(t) = \frac{\tau_F(t)}{\tau_c} \text{ si } \tau_F(t) > \tau_c$$

avec $\tau_F(t) = \frac{1}{2} \rho_{\text{wat}} c_D U_{\text{bot}}^2(t)$, où ρ_{wat} est la densité de l'eau fixée à 1023 kg.m³, c_D est le coefficient de traînée (égal à 1,5) et U_{bot}^2 la vitesse sur le fond à l'instant t . τ_c est le seuil critique à partir duquel les feuilles sont arrachées ou que de l'affouillement intervient. τ_c est calculé de la même façon que τ_F , en remplaçant U_{bot} par $U_{\text{bot_critique}}$. Plusieurs valeurs réalistes (par rapport à leur effet

sur l'érosion sédimentaire ou l'arrachement des feuilles) ont été testées pour la vitesse critique ($0,075 \text{ m.s}^{-1}$, $0,165 \text{ m.s}^{-1}$, $0,250 \text{ m.s}^{-1}$ et $0,325 \text{ m.s}^{-1}$), parmi lesquelles figure la valeur estimée par de los Santos *et al.* (2010) : $0,250 \text{ m.s}^{-1}$.

F_{075} , F_{165} , F_{250} et F_{325} sont des grandeurs adimensionnelles, dont le calcul est inspiré des formulations du flux d'érosion classiquement utilisées dans les modèles sédimentaires (Le Hir *et al.*, 2011). Le paramètre F caractérise ainsi la quantité totale d'énergie hydrodynamique (au cours d'un cycle de morte-eau/vive-eau) supérieure au seuil de vitesse considéré comme provoquant soit de l'arrachement de feuilles soit de l'affouillement. Il permet de caractériser le forçage hydrodynamique s'appliquant tant sur les herbiers que sur un fond sédimentaire non colonisé.

- le temps de renouvellement des masses d'eau (F_{tot} , en jour ; *cf.* Chapitre 2).
- les résiduelles eulériennes de vitesses (sur un cycle morte eau – vive eau) qui permettent de caractériser la circulation générale des masses d'eau dans un système.

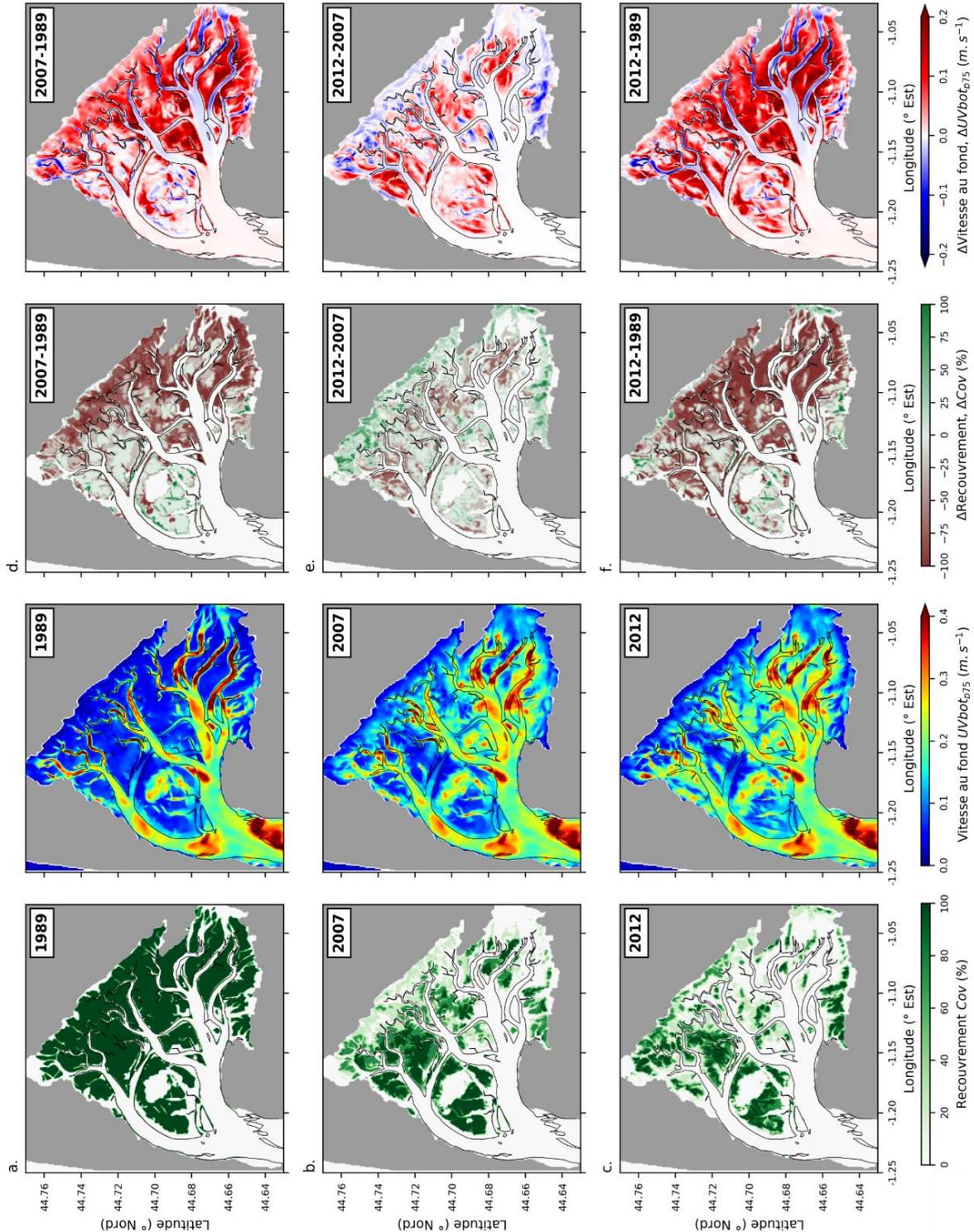


Figure 47 : (a, b, c) Percentile 75 des vitesses de courant au fond simulées pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016 avec le recouvrement des herbiers associé. (d, e, f) Comparaison des percentiles 75 des vitesses de courants engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016 avec l'évolution du recouvrement des herbiers associée.

3.3.2 Résultats

3.3.2.1 Effets de la régression de l'emprise des deux espèces de zostères sur les vitesses au fond

La Figure 47 montre la distribution spatiale du percentile 75 des vitesses de courants au fond ($UVbot_{p75}$) pour les différentes emprises d'herbiers en **conditions estivales**. Pour l'emprise de 1989, la quasi-totalité des estrans abritant des zostères naines est soumise à des vitesses sur le fond inférieures $0,05 \text{ m.s}^{-1}$ (Figure 47a). D'autre part, les vitesses sont bien plus importantes ($> 0,3 \text{ m.s}^{-1}$) dans les chenaux que sur les estrans, à l'exception des chenaux transversaux (Chenal du Courant, du Courbey et du Nord de l'Ile). Pour l'emprise des herbiers de 2007-2008 (Figure 47b), les vitesses au fond apparaissent moins chenalisées que pour l'emprise de 1989 (Figure 47a) ; elles augmentent sur de nombreux rebords de chenaux ainsi que sur certains platiers (atteignant localement plus de $0,2 \text{ m.s}^{-1}$). Pour l'emprise des herbiers de 2012-2016 (Figure 47c), cette tendance s'accroît encore à travers une augmentation de la surface des estrans touchés par les fortes vitesses.

En comparant les résultats des simulations pour les emprises de 1989 et 2007-2008 (Figure 47d), on observe une augmentation généralisée des vitesses sur les estrans, particulièrement intense (jusqu'à $+0,2 \text{ m.s}^{-1}$) dans les zones centrales et sud-est du Bassin. Par ailleurs, les vitesses diminuent (de l'ordre de $0,1 \text{ m.s}^{-1}$) dans les chenaux du sud-est et du nord du Bassin. La seconde phase de la régression (entre 2007-2008 et 2012-2016 ; Figure 47e) se traduit par une augmentation des vitesses sur les estrans nord-ouest et centraux, qui n'avaient pas ou peu été touchés lors de la phase précédente. En revanche, on assiste à une faible diminution des vitesses ($-0,1 \text{ m.s}^{-1}$) au niveau des zones littorales de l'angle nord et du sud-ouest du Bassin.

Sur la période 1989/2012-2016 (Figure 47f), les vitesses augmentent fortement et de manière généralisée sur l'ensemble des estrans du Bassin, tandis qu'elles diminuent dans les chenaux internes du sud-est et du nord. La faible diminution des vitesses, mise en évidence au niveau des zones littorales de l'angle nord et du sud-ouest du Bassin au cours de la seconde phase de régression (Figure 47e) n'est cependant plus visible, indiquant des effets qui peuvent s'avérer opposés au cours des différentes phases de la régression des herbiers.

Les résultats des simulations réalisées pour les herbiers en **conditions hivernales** montrent des réductions/augmentations de vitesses au fond de même nature (Figure 48) que pour les conditions estivales (Figure 47), quoique de plus faible intensité. En conséquence, la suite des analyses ne concernera que les résultats issus des simulations en conditions estivales.

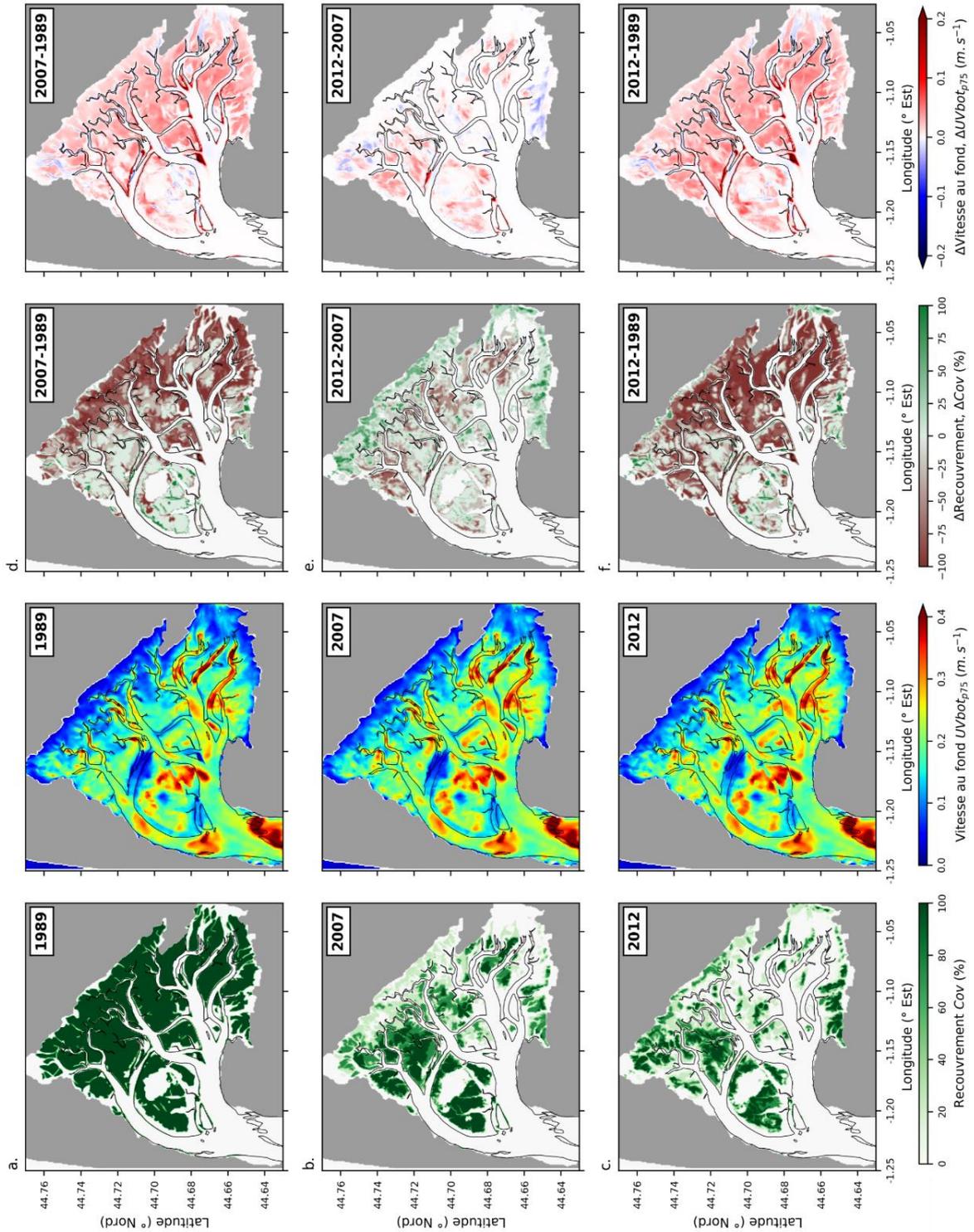


Figure 48 : (a, b, c) Percentile 75 des vitesses de courant au fond simulées pour des herbiers de caractéristiques hivernales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016 avec le recouvrement des herbiers associé. (d, e, f) Comparaison des percentiles 75 des vitesses de courants engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016 avec l'évolution du recouvrement des herbiers associée.

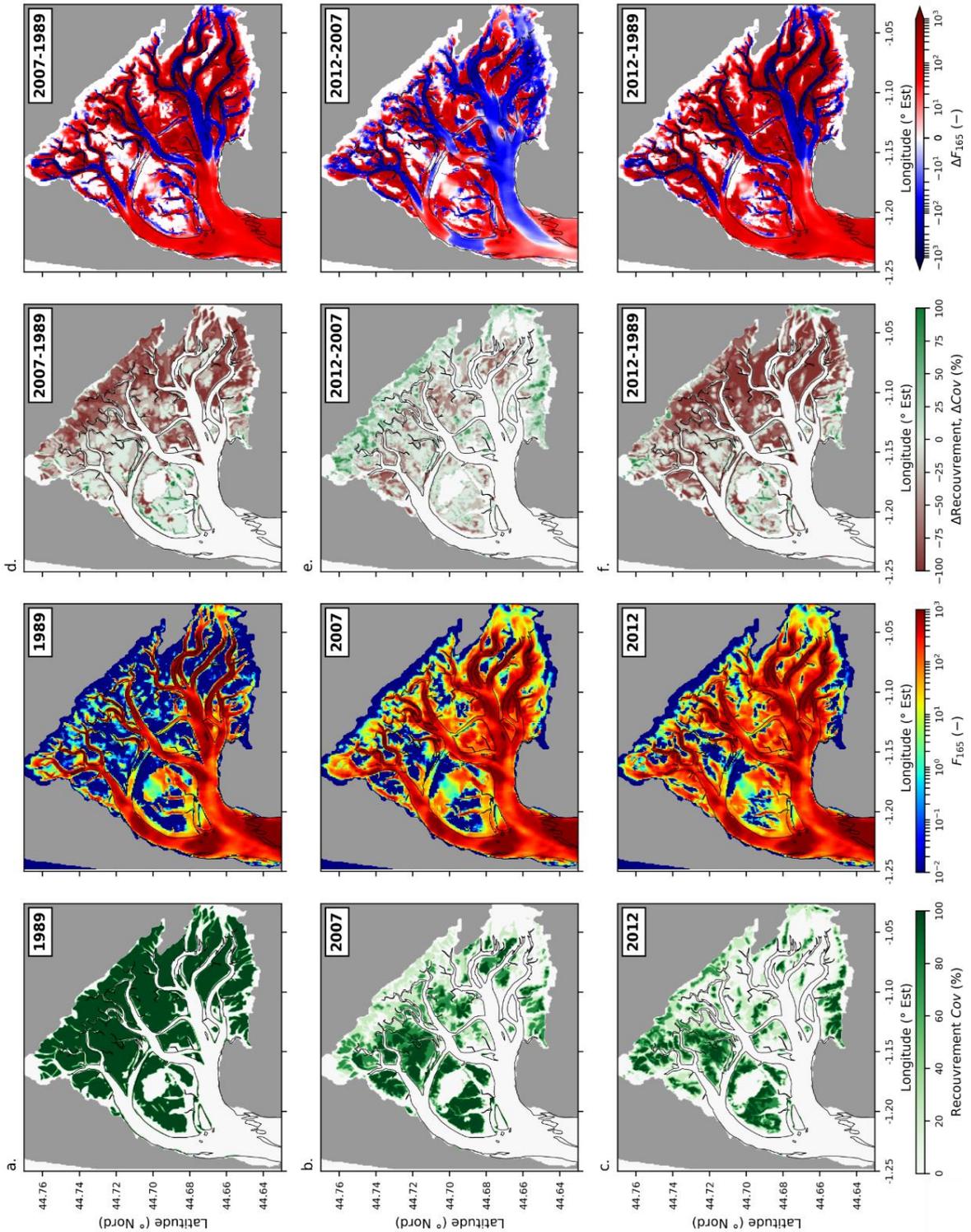


Figure 49 : (a, b, c) Energie hydrodynamique cumulée au fond (F_{165}) simulée pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Comparaison de l'énergie hydrodynamique cumulée induite par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016.

3.3.2.2 Effets de la régression de l'emprise des deux espèces de zostères sur le potentiel d'arrachement des feuilles/d'affouillement

Comme évoqué plus haut, le seuil de vitesse causant l'arrachement des feuilles, estimée par de los Santos *et al.* (2010) à $0,25 \text{ m.s}^{-1}$, est supérieur à celui déclenchant l'affouillement par érosion sédimentaire comme l'ont montré Ganthy *et al.* (2015) qui observaient de l'érosion du sédiment des herbiers dès $0,1 \text{ m.s}^{-1}$. Pour cette raison, il a été décidé de présenter uniquement dans cette partie les résultats obtenus en utilisant une vitesse critique intermédiaire entre ces deux valeurs, soit $0,165 \text{ m.s}^{-1}$. Les résultats obtenus pour les autres valeurs de vitesse critique testées sont présentés en Annexe D.

Pour l'emprise de 1989, la quasi-totalité des estrans abritant des zostères naines est soumise à des valeurs de F_{165} faibles à très faibles (<0.01 , Figure 49a) tandis qu'elles sont d'environ 4 ordres de grandeur plus élevées dans la majorité des chenaux. Pour les deux emprises suivantes (Figure 49b et 49c), les différences de valeur entre les chenaux et les estrans colonisés ne sont que de 1 à 2 ordres de grandeur ($\sim 10-100$ sur les estrans et ~ 1000 dans les chenaux). Ainsi, à l'issue de la première phase de régression (Figure 49d), on observe une augmentation de ce paramètre de 2 à 3 ordres de grandeur au niveau de nombreux estrans de la zone interne (à l'est), associée à une diminution (également de 2 à 3 ordres de grandeur) dans les chenaux de cette partie du Bassin. De plus, au niveau des chenaux les plus océaniques (et jusque dans la zone interne des Passes), ce paramètre augmente de 1 à 2 ordres de grandeur. Au cours de la seconde phase de la régression, ce paramètre augmente encore (de 1 à 2 ordres de grandeur) sur certains estrans alors qu'il décroît dans la plupart des chenaux, ainsi qu'au niveau des estrans de la zone sud (Figure 49e).

Globalement, la régression des herbiers entre 1989 et 2012-2016 (Figure 49f) a provoqué une augmentation importante de l'énergie hydrodynamique sur la majorité des surfaces intertidales et dans les chenaux les plus océaniques, tandis que cette énergie a diminué dans les chenaux internes.

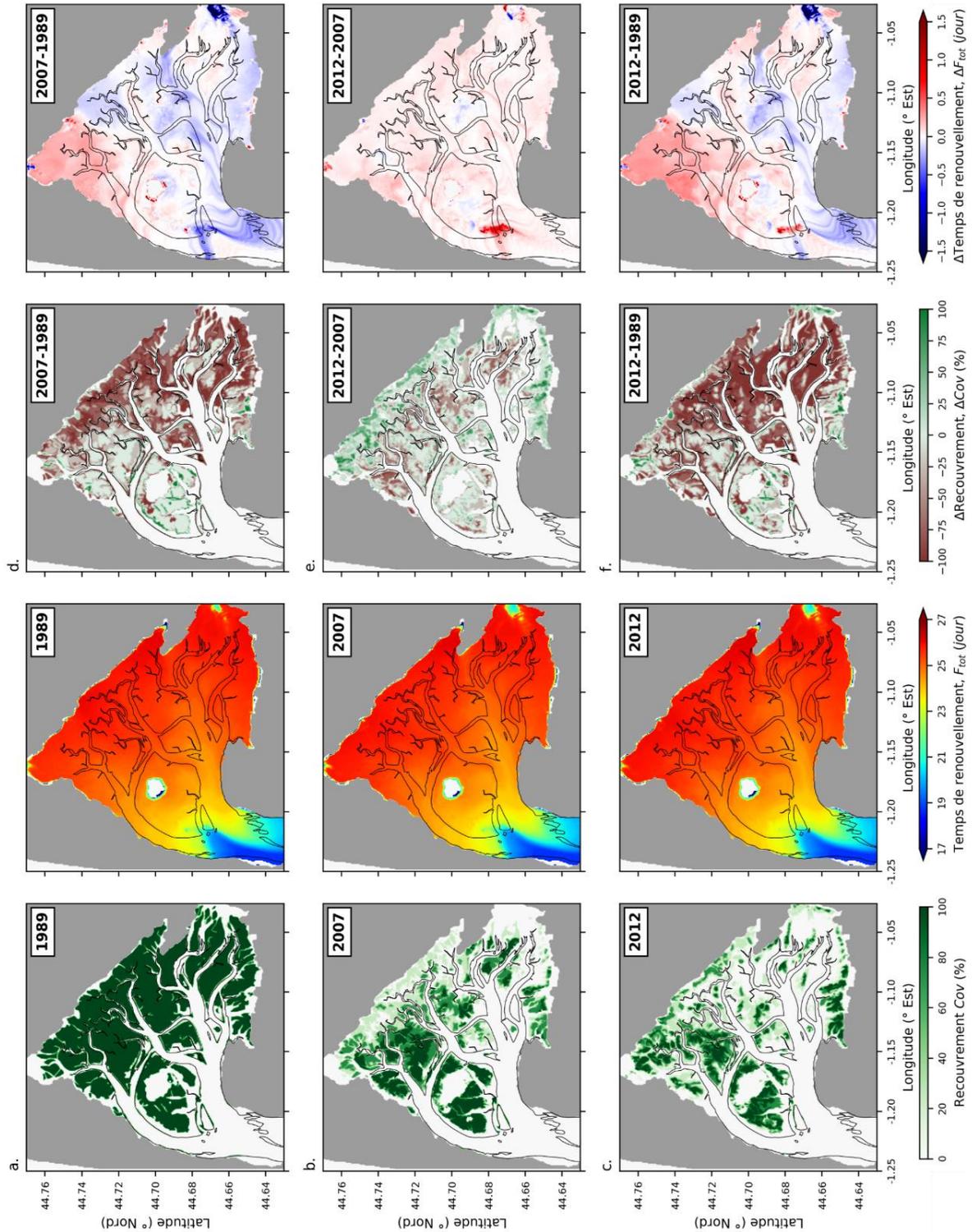


Figure 50 : (a, b, c) Temps de renouvellement des masses d'eau simulé pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Comparaison du temps de renouvellement induit par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016.

3.3.2.3 Effets de la régression de l'emprise des deux espèces de zostères sur le temps de renouvellement des masses d'eau

Globalement, les temps de renouvellement des masses d'eau présentent un gradient entre le fond du Bassin (environ 26 jours) et les zones plus océaniques (environ 17 jours, Figure 50). Les résultats des simulations mettent en évidence un faible impact de l'évolution de l'emprise des herbiers de zostères sur les temps de renouvellement des masses d'eau (Figure 50). En effet, les différences calculées sont généralement inférieures à 1 jour, excepté à proximité immédiate de l'embouchure de L'Eyre et dans quelques mailles isolées (pouvant être considérées comme des artefacts liés au découpage de certains estrans les plus hauts). Néanmoins, la comparaison des résultats pour les emprises de 1989 et de 2012-2016, permet de mettre en évidence une légère augmentation (environ 6 heures) du temps de renouvellement dans le nord du Bassin.

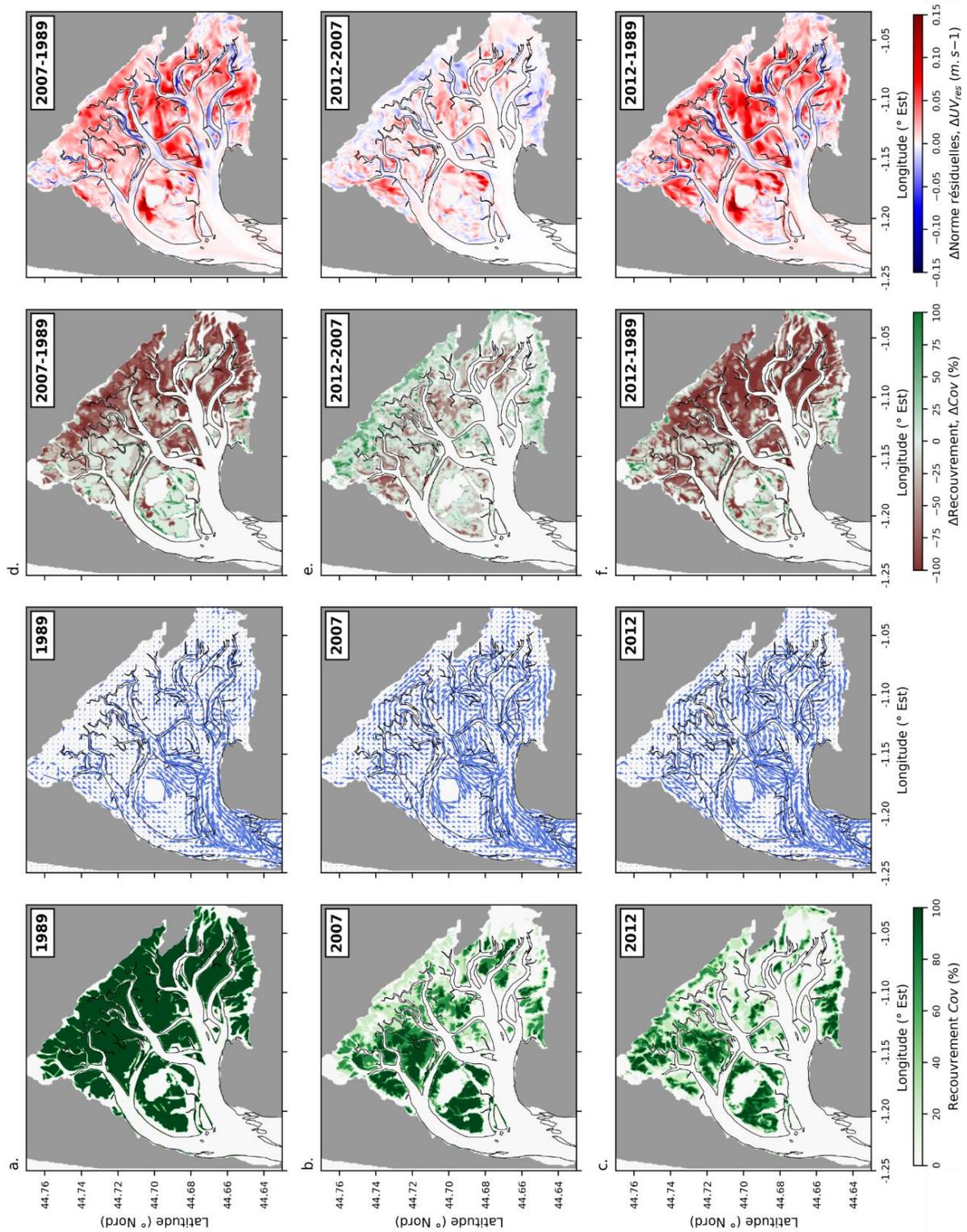


Figure 51 : (a, b, c) Circulation générale simulée pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Normes résiduelles induites par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016.

3.3.2.4 Effets de la régression de l'emprise des deux espèces de zostères sur la circulation générale

L'évolution de l'emprise des herbiers a conduit à des changements significatifs de la circulation générale dans les zones situées à l'est de l'île aux Oiseaux (Figure 51). En 1989 (Figure 51a), les résiduelles de vitesse sont généralement faibles en fond de bassin, ainsi que sur les estrans, tandis qu'elles sont importantes dans les chenaux. Au cours de la première phase de régression (Figures 51a, 51b et 51d) les vitesses résiduelles augmentent sur les rebords de chenaux et les estrans, notamment ceux de la bordure nord-est du Bassin, pour lesquels on observe une intensification du flux résiduel orienté vers le nord puis nord-ouest (depuis Cassy jusqu'à Arès). Dans le même temps, les résiduelles tendent à diminuer au niveau de certains chenaux les plus internes. De fortes variations de la circulation générale sont observées dans la partie orientale du bassin mais aussi dans la partie nord. La poursuite de la régression (Figure 51c) ne semble pas apporter d'importantes modifications par rapport à la simulation de 2007-2008.

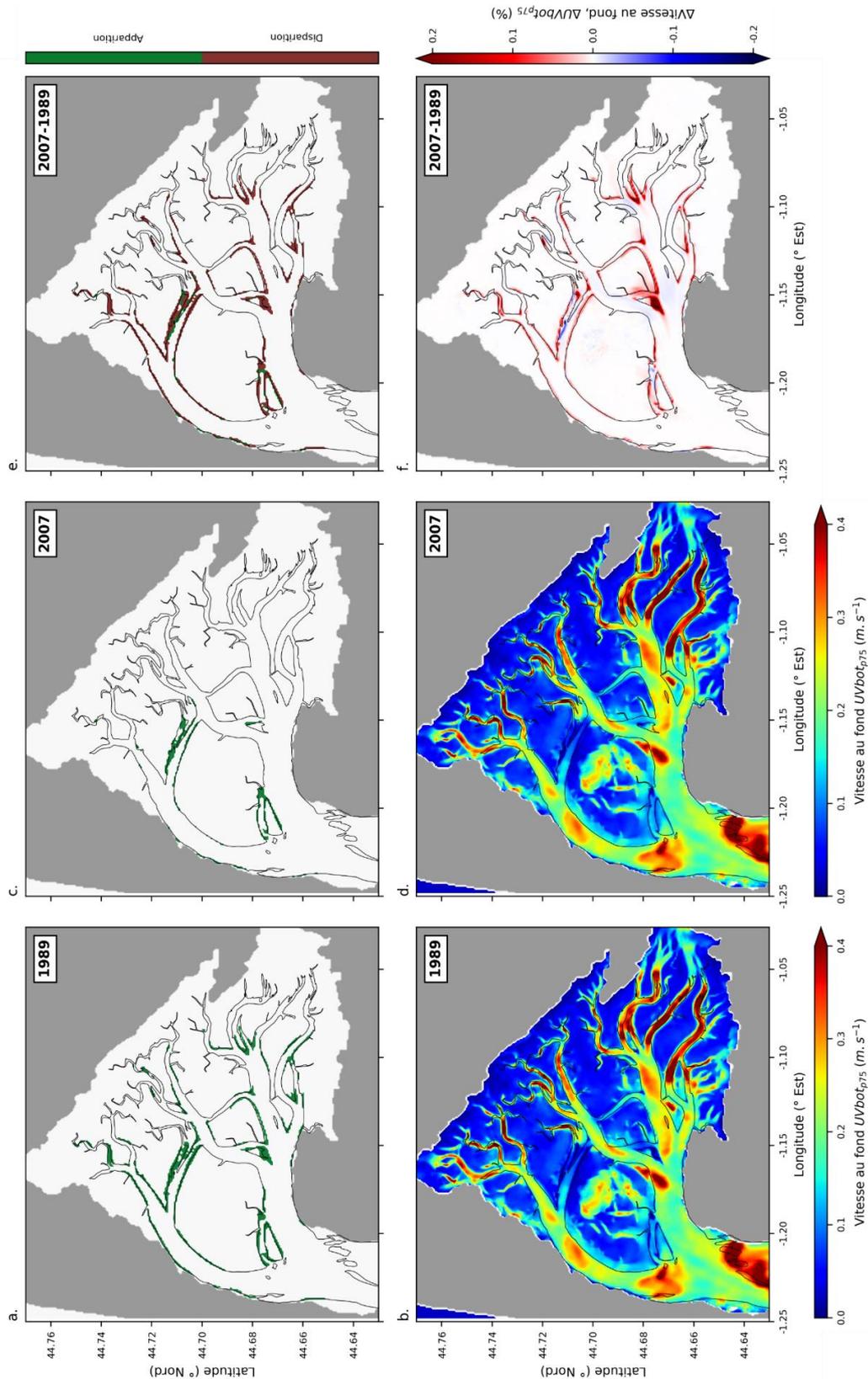


Figure 52 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 et (c.) 2007. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles entre 1989 et 2007. (b, d) Percentile 75 des vitesses de courant sur le fond pris sur l'ensemble d'un cycle morte eau – vive eau simulées avec l'emprise des herbiers : (b) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 1989, (d) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 2007. (f) Variation des percentiles 75 des vitesses de courants engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers de *Z. marina* entre 1989 et 2007.

3.3.2.5 Effets de la régression initiale de *Z. marina* sur les vitesses de courants au fond et sur le potentiel d'arrachement des feuilles/d'affouillement

La Figure 52 montre l'évolution des vitesses de courants proches du fond simulées en fonction de l'évolution de l'emprise des herbiers de *Z. marina* entre 1989 et 2008. Ces résultats mettent en évidence une augmentation importante des vitesses des courants sur les rebords de chenaux (supérieure à $0,2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ dans certaines zones). Les vitesses augmentent également au niveau de certains estrans, notamment aux alentours du chenal de Mapouchet.

Les effets de cette régression initiale apparaissent encore plus marqués sur l'évolution du paramètre F_{165} (Figure 53). En effet, à l'issue de la première phase de régression de *Z. marina* (Figure 53d), F_{165} augmente de 1 à 3 ordres de grandeur au niveau des rebords de nombreux chenaux internes tandis qu'il diminue de 1 à 3 ordres de grandeur au milieu de ces mêmes chenaux. De plus, on observe que le F_{165} augmente de 1 à 2 ordres de grandeur au niveau des chenaux les plus océaniques (et ce jusque dans la zone interne des Passes).

Ainsi, ces résultats mettent en évidence que l'impact hydrodynamique du déclin initial des herbiers de zostères marines s'exerce au-delà des zones strictement concernées par la régression.

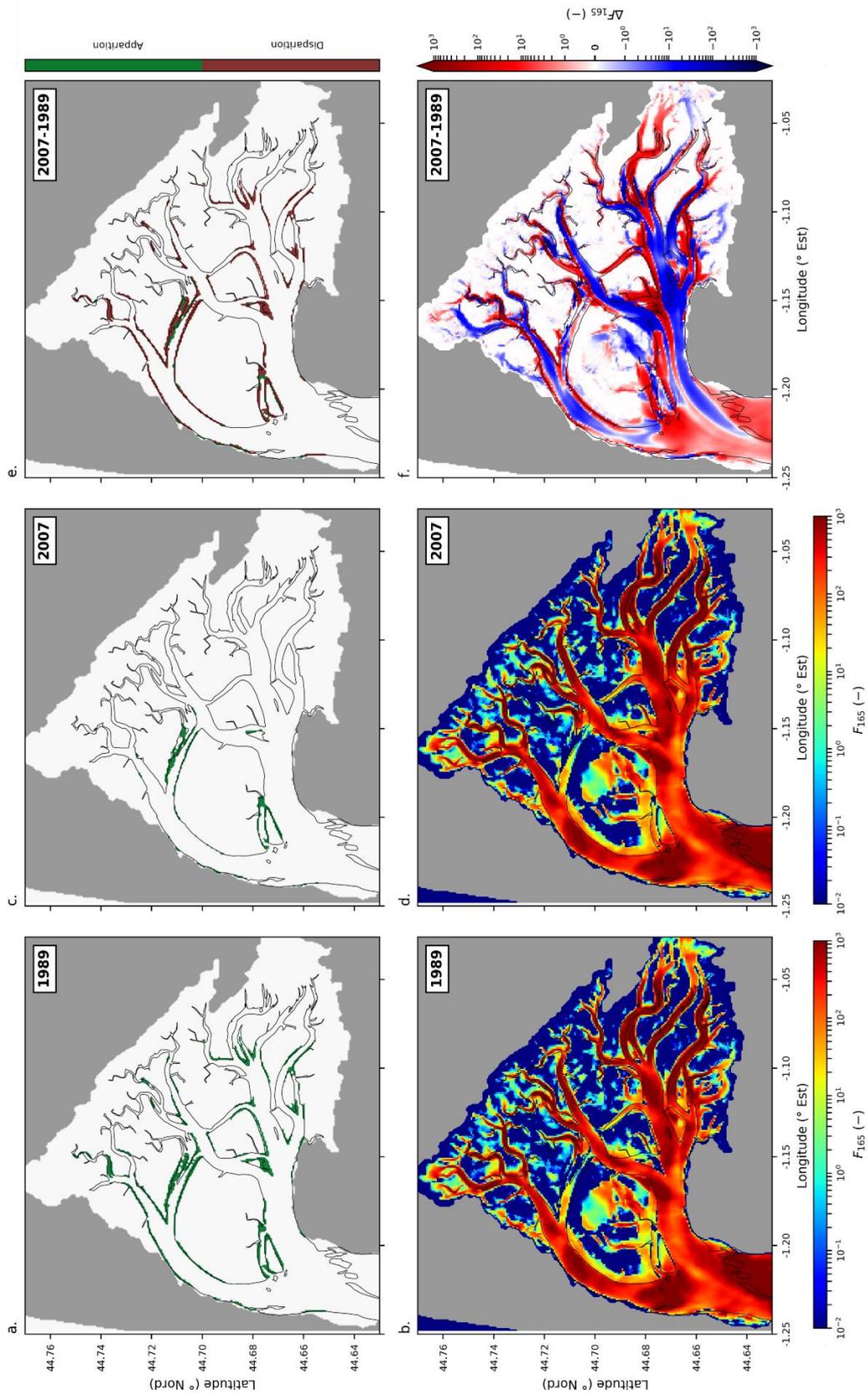


Figure 53 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 et (c.) 2008. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles entre 1989 et 2008. (b, d) F_{165} simulés avec l'emprise des herbiers : (b) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 1989, (d) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 2008. (f) Variation des F_{165} engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers de *Z. marina* entre 1989 et 2008.

3.4 Discussion

La diminution de la quantité de lumière disponible est souvent mise en cause dans les environnements où des régressions d'herbiers ont été observées (Charpentier *et al.*, 2005 ; de Boer, 2007 ; Carr *et al.*, 2010 ; van de Heide *et al.*, 2011 ; Folmer *et al.*, 2012 ; Adams *et al.*, 2016 ; Suykerbuyk *et al.*, 2016).

Dans le cas du Bassin d'Arcachon, la mise en évidence de relations entre la bathymétrie et l'évolution de la distribution des herbiers (*cf.* § 3.2.2) semble accréditer cette hypothèse. En effet, les zostères ont principalement régressé dans les zones les plus profondes qu'elles colonisaient. En ce qui concerne *Z. marina*, Paolin (2012) a mis en évidence que les conditions lumineuses actuelles (post-régression, données acquises en 2012) ne permettaient plus à cette espèce de se développer dans les chenaux les plus orientaux. En revanche, pour *Z. noltei*, cette inhibition du développement par la lumière semble moins probable, en raison d'une part de sa situation intertidale et d'autre part, de la mise en évidence de mécanismes d'adaptation au manque de lumière (*cf.* § 2.4.3).

Par ailleurs, les résultats obtenus dans ce chapitre montrent à quel point la régression de l'emprise des herbiers modifie l'hydrodynamique à l'échelle du Bassin, à savoir :

- de fortes augmentations des vitesses de courant ($> 0,2 \text{ m.s}^{-1}$) et des potentiels d'arrachement/affouillement (de l'ordre de 3 ordres de grandeur) au niveau de nombreux rebords de chenaux, de certains estrans, et jusque dans les chenaux de l'embouchure du Bassin (zone des Passes),
- des diminutions des vitesses de courant (-50 %) et des potentiels d'arrachement (de l'ordre de 3 ordres de grandeur) dans les chenaux des zones intermédiaires et internes.

Les résultats obtenus et décrits dans le chapitre précédent ayant montré qu'outre la lumière, les facteurs hydrodynamiques permettaient d'expliquer la variabilité spatiale de la croissance des herbiers de *Z. noltei*, ces modifications de l'hydrodynamique pourraient expliquer une partie de la régression à travers des mécanismes de rétrocontrôle (*cf.* 1.1.4.4). De plus, l'hydrodynamique étant le moteur principal de la dynamique sédimentaire, les modifications observées pourraient également expliquer l'augmentation des concentrations

en sédiments en suspensions mesurées dans le Bassin, ainsi que certaines des évolutions morphologiques observées (cf. 1.2.3).

3.4.1 Mécanismes de rétrocontrôle

Un certain nombre d'observations réalisées au début des années 2000 indiquent que les premiers signes de la régression des herbiers dans le Bassin d'Arcachon concernaient les populations de *Z. marina* colonisant les chenaux internes du Bassin, et ce peu après la canicule de l'été 2003 (Auby, com. pers.). Les eaux des zones internes, peu profondes et présentant des temps de renouvellement océanique importants (supérieur à 15 jours), sont plus chaudes en été (et plus froides en hiver) et plus susceptibles d'atteindre des températures exceptionnellement hautes lors de canicules. Comme déjà évoqué, les hautes températures sont préjudiciables à cette espèce, tant en termes de mortalité que de croissance (cf. Auby *et al.*, 2011). Ainsi, la canicule de 2003, conjuguée à un possible effet des contaminants (§ Chapitre 1.II.C), aurait donc pu initier le déclin de *Z. marina*, modifiant l'intensité des courants (cf. Figures 52 et 53). La régression des herbiers de *Z. noltei* ayant débuté plus tardivement (2005-2006, §1.2.3), il semble pertinent de déterminer si les modifications de l'hydrodynamique engendrées par la régression de *Z. marina* entre 1989 et 2008 peuvent avoir contribué à la régression de *Z. noltei* sur la même période.

Pour ce faire, l'évolution des herbiers *Z. noltei* entre 1989 et 2008 a été confrontée aux modifications des potentiels d'arrachement/affouillement (ΔF_x Figure 53f) induites par la régression de *Z. marina* sur la même période. Les Figures 55bx présentent : en gris les mailles où *Z. noltei* n'a pas disparu, en rose les mailles où *Z. noltei* a disparu et où le potentiel d'affouillement a diminué et en vert les mailles où *Z. noltei* a disparu et où le potentiel d'affouillement a augmenté. En fonction des seuils de vitesse pris en compte pour l'arrachement/affouillement (respectivement 0,075 – 0,165 – 0,250 m.s⁻¹) l'augmentation des courants induite par la régression de *Z. marina* entre 1989 et 2008 permet d'expliquer respectivement 53, 40 et 28 % de la surface où *Z. noltei* a totalement disparu entre 1989 et 2007. Cependant, dans la mesure où l'intensité de la variation de ΔF_x n'est pas prise en compte, cette représentation peut dans certains cas (valeurs de ΔF_x légèrement supérieures

à 0), tendre à surestimer le pourcentage de validation de l'hypothèse. En effet, une faible augmentation des courants pourrait ne pas être suffisante pour causer la disparition des zostères naines. De plus, cette représentation considère uniquement les mailles où *Z. noltei* a totalement disparu et ne prend pas en compte la diminution du recouvrement dans chacune des mailles.

Pour ces raisons, le produit de ΔF_x par le pourcentage de régression de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 en chaque maille du MNT a été tracé (Figures 55cx). Les codes couleur utilisés dans ces figures sont identiques à ceux des figures précédentes, exception faite que l'intensité des couleurs varie en fonction du produit décrit ci-dessus. Il est également important de noter que bien qu'elles soient prises en compte dans le calcul du pourcentage d'explication, les zones représentées en rose pâle (notamment Figures 55c2 et 55c3) concernent les mailles dans lesquelles l'herbier a régressé, mais où les valeurs de ΔF_x sont nulles (e.g. dans ces mailles, la vitesse critique considérée n'est jamais dépassée). Dans ce cas, l'augmentation des courants permet d'expliquer respectivement 45, 28 et 14 % de la surface où *Z. noltei* a régressé (diminution de surface occupée par maille et/ou diminution du recouvrement) entre 1989 et 2007 pour les seuils de vitesse respectivement de 0,075 m.s⁻¹, 0,165 m.s⁻¹ et 0,250 m.s⁻¹.

Les zones pour lesquelles les effets de la régression de *Z. marina* (entre 1989 et 2007) expliquent le mieux la régression de *Z. noltei* sur la même période sont les rebords des chenaux internes dans lesquels *Z. marina* a le plus régressé entre ces deux années. De plus, la régression de *Z. noltei* est particulièrement bien expliquée jusqu'aux parties centrales des estrans situés à proximité des chenaux dans lesquels les *Z. marina* formaient des herbiers étendus (estrans de Piréou, Gujan, La Humeyre et des Grahudes), ceci étant plus visible pour les figures correspondant à la valeur de seuil la plus faible (F_{075} , vitesse critique de 0,075 m.s⁻¹ correspondant plutôt au seuil d'affouillement qu'au seuil d'arrachement des feuilles). Cette dernière observation impliquerait donc que la régression de *Z. noltei* aurait d'avantage été provoquée par l'affouillement de ses parties souterraines que par l'arrachement de ses feuilles. De telles figures d'affouillement sont en effet régulièrement observées sur le terrain (Figure 54) depuis le début de la régression des herbiers dans le Bassin d'Arcachon (Auby, com. pers.).



Figure 54 : Photographies illustrant la destruction des herbiers par les courants.

Les Figures 55d représentent la distribution des mailles expliquées et inexpliquées en fonction de l'intensité de la variation hydrodynamique induite par la régression de *Z. marina* (ΔF_x , Figures 55d1-3). Pour les trois vitesses critiques testées (ΔF_{075} , ΔF_{165} et ΔF_{250}) les parts expliquées et inexpliquées présentent des valeurs équivalentes (~50 %) au-dessous d'un seuil variant selon la vitesse critique considérée, tandis que qu'au-dessus de ces seuils, le pourcentage de mailles expliquées augmente jusqu'à atteindre 100 % pour les valeurs de ΔF_x les plus fortes. Ceci confirme qu'il existe une relation entre l'intensité de l'augmentation de l'hydrodynamique induite par la régression de *Z. marina* (ΔF_x) et le taux de régression de *Z. noltei* sur la même période : localement, plus ΔF_x augmente, plus la régression de *Z. noltei* est expliquée.

A l'échelle du Bassin, le bon pourcentage d'explication (53 % des zones de disparition et 45 % des zones de régression) associé à la relation positive entre ΔF_x et le taux de régression

de *Z. noltei*, permettent d'accréditer l'hypothèse d'un effet de la régression de *Z. marina* (augmentation de l'hydrodynamique) sur la régression de *Z. noltei*. Les zones où la régression de *Z. noltei* reste inexpliquée par la régression de *Z. marina* pourraient toutefois avoir été soumises à une augmentation des conditions hydrodynamiques induite par le début de la régression de *Z. noltei* elle-même (processus dynamique non pris en compte dans la simulation). De plus, avant 2007, les zostères naines ont pu être impactées négativement par les effets combinés des deux canicules (2003 et 2006) et des concentrations en herbicides relativement élevées au début des années 2000 (Auby et Maurer, 2004 ; Auby *et al.*, 2011 ; Gamain *et al.*, 2018).

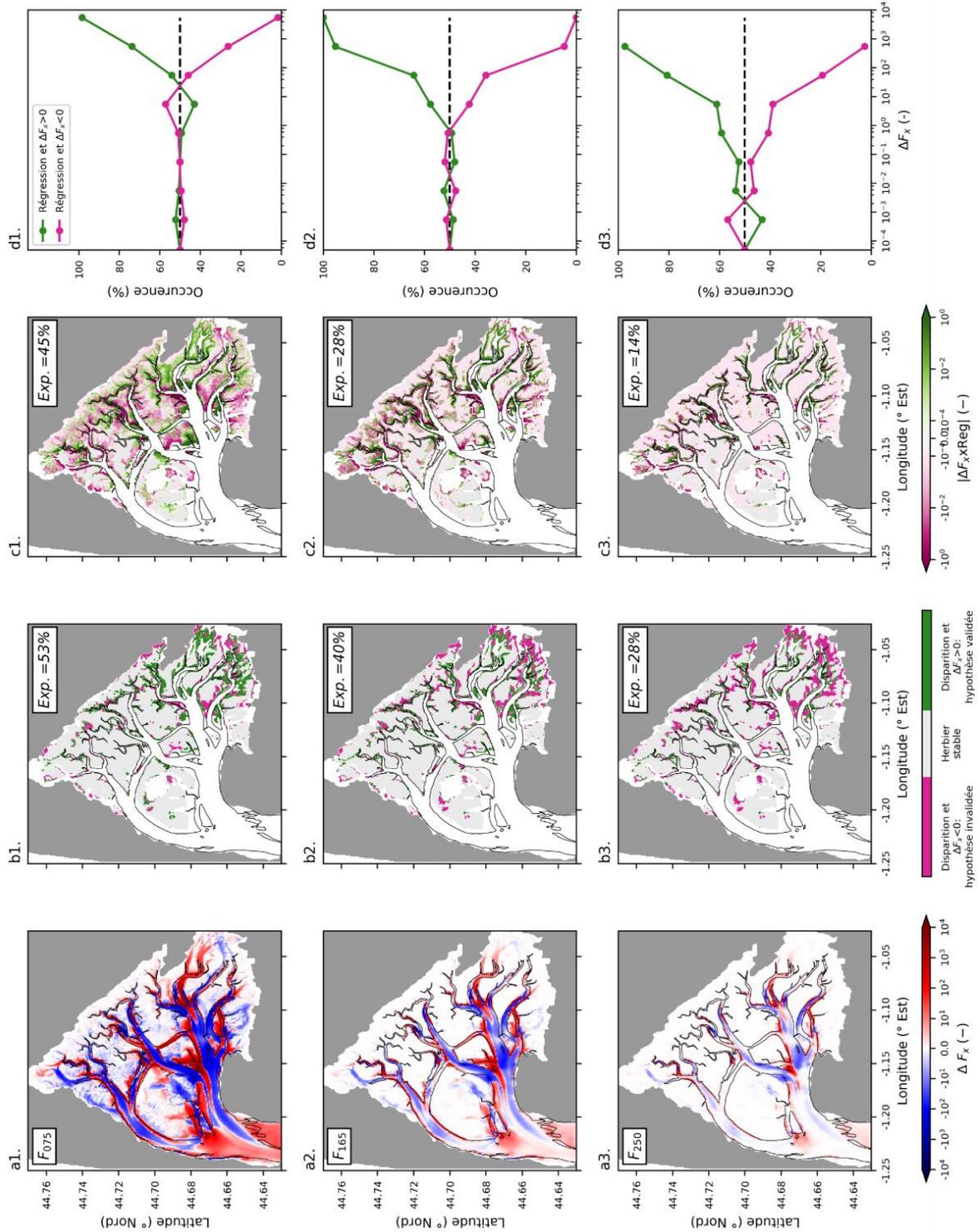


Figure 55 : (a) Variation de (a1) F_{075} , (a2) F_{165} et (a3) F_{250} induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008. (b) Relation entre la variation de F induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008 et les zones de disparition de *Z. noltei* entre 1989 et 2007. (c) Représentation spatiale du produit entre la variation de (c1) F_{075} , (c2) F_{165} et (c3) F_{250} induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008 et le pourcentage régression de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 en chaque maille du MNT. Répartition de l'occurrence d'explication ou de non explication de l'hypothèse en fonction de (d1) ΔF_{075} , (d2) ΔF_{165} et (d3) ΔF_{250} .

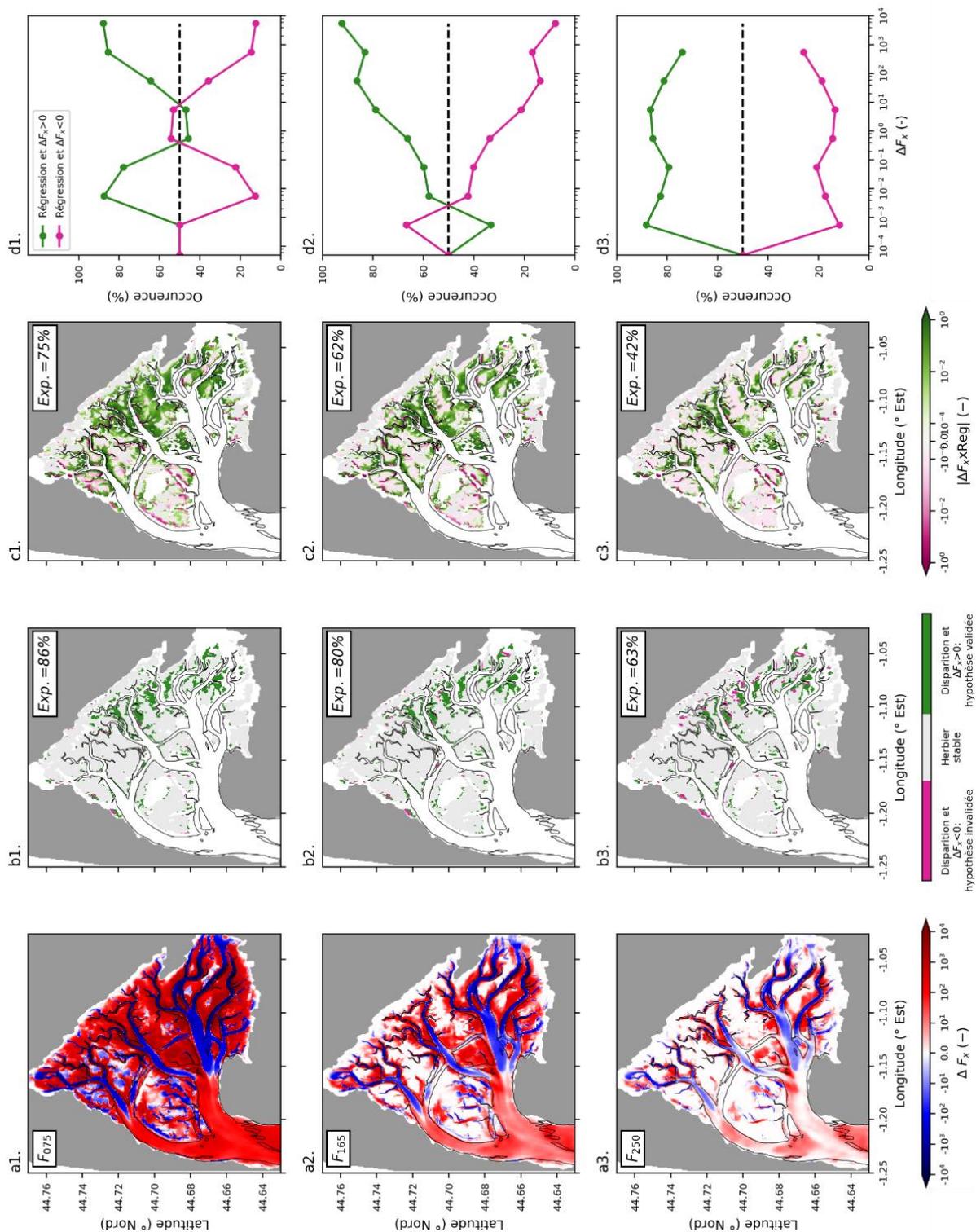


Figure 56 : (a) Variation de (a1) F_{075} , (a2) F_{165} et (a3) F_{250} induite par l'évolution de l'emprise de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 et de *Z. marina* entre 1989 et 2008. (b) Relation entre la variation de F induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008 et de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 et les zones de disparition de *Z. noltei* entre 2007 et 2012. (c) Représentation spatiale du produit entre la variation de (c1) F_{075} , (c2) F_{165} et (c3) F_{250} induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008 et de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 et le pourcentage régression de *Z. noltei* entre 2007 et 2012 en chaque maille du MNT. Répartition de l'occurrence d'explication ou de non explication de l'hypothèse en fonction de (d1) ΔF_{075} , (d2) ΔF_{165} et (d3) ΔF_{250} .

Dans un second temps, l'impact de la première phase de régression des deux espèces (entre 1989 et 2007-2008) sur la régression de *Z. noltei* entre 2007 et 2012 (seconde phase de régression) a été quantifié à l'aide de méthodes identiques à celles utilisées précédemment. Les résultats obtenus (Figures 56b1-3) montrent que les variations de ΔF_x provoquées par la régression des zostères entre 1989 et 2007-2008 permettent d'expliquer la disparition des zostères naines entre 2007 et 2012 dans 63 % (ΔF_{250}) à 86 % (ΔF_{075}) des mailles où elles ont totalement disparu. De plus, les résultats (Figures 56c1-3) montrent que les variations de ΔF_x provoquées par la régression des zostères entre 1989 et 2007-2008 permettent d'expliquer la régression des zostères naines entre 2007 et 2012 dans 42 % (ΔF_{250}) à 75 % (ΔF_{075}) des mailles où leur recouvrement a diminué. Comme précédemment, une relation entre l'augmentation des ΔF_x et les taux de régression est mise en évidence (Figures 56d1-3).

Alors que la première phase de régression de *Z. marina* n'avait qu'un impact local (rebords des chenaux) sur *Z. noltei* (1989-2007), les effets combinés de la régression des deux espèces (1989-2007/2008) semblent expliquer la majorité des zones où *Z. noltei* a régressé ou disparu par la suite (2007-2012).

Ces différents résultats confirment donc l'existence et l'importance des mécanismes de rétrocontrôle entre les herbiers de zostères et l'hydrodynamique. Toutefois, les analyses réalisées ne reflètent que l'impact local des modifications des conditions hydrodynamiques (conduisant ou non à de l'affouillement ou arrachement de feuilles) qui peuvent également avoir un impact distant en raison de la remise en suspension des sédiments (i.e. diminution de la quantité de lumière disponible), de leur transport par les courants, voire de leur dépôt (i.e. ensevelissement). La quantification de ces effets distants, notamment concernant l'éclairement, nécessite la prise en compte de la dynamique sédimentaire dans le modèle.

3.4.2 Relation entre les impacts de la régression sur l'hydrodynamique et l'évolution bathymétrique

L'hydrodynamique (notamment la contrainte de cisaillement sur le fond) est le principal forçage de la dynamique sédimentaire et des évolutions morphologiques qui en découlent. En outre, comme démontré précédemment, la régression des herbiers de zostères a fortement modifié l'hydrodynamique dans le Bassin d'Arcachon. De plus, comme déjà évoqué en introduction générale, différents observateurs (gestionnaires en charge des dragages, associations environnementales, scientifiques) font état d'une part, de comblements importants de certains chenaux et d'accrétions d'estrans du fond du Bassin, et d'autre part d'une augmentation importante des concentrations en sédiments en suspension depuis le début de la régression des herbiers. Ainsi, il est apparu pertinent de s'intéresser aux éventuelles relations entre ces modifications de l'hydrodynamique et les évolutions morphologiques du Bassin.

La comparaison entre les modifications de l'énergie hydrodynamique engendrées par la régression des herbiers (entre 1989 et 2012-2016 ; Figure 49c) et le différentiel bathymétrique (entre 1993 et 2016 ; Figure 35e) permet de mettre en évidence une accrétion localement importante (> 1 m) dans les chenaux internes, zones où l'énergie hydrodynamique a fortement diminué. On remarque que les estrans situés sur le pourtour du Bassin, au niveau desquels aucune évolution particulière de l'énergie hydrodynamique n'est observée, se sont accrétés ($\sim 0,5$ m) tandis que les estrans au niveau desquels l'énergie hydrodynamique a le plus augmenté se sont érodés (jusqu'à $-0,5$ m). Par ailleurs, la forte proportion (76 %) de zones où l'augmentation de l'hydrodynamique permet d'expliquer l'érosion (Figure 57c) illustre bien que l'effet de l'hydrodynamique sur la remobilisation des sédiments est un processus intervenant localement. Au contraire, une faible proportion (29 %) des zones en accrétion (Figure 57d) sont expliquées par une diminution de l'énergie hydrodynamique ; celles sont principalement localisées dans les chenaux internes, le taux d'explication s'avérant généralement très faible sur les estrans. Ceci traduit bien que le dépôt sur les estrans est plutôt conditionné par des processus à plus grande échelle, notamment par la circulation générale et le stock sédimentaire en suspension.

Les mesures bathymétriques confirment ainsi les observations effectuées (en termes d'accrétion) par les différents usagers du Bassin. De plus, les évolutions morphologiques

mesurées apparaissent cohérentes avec les modifications hydrodynamiques induites par la régression des herbiers, si bien que l'on est en droit d'affirmer que la régression des herbiers de zostères a joué un rôle majeur dans les évolutions morphologiques récentes à travers deux processus. D'une part, la régression des herbiers a conduit à l'augmentation du stock sédimentaire mobile, en raison de la remise en suspension des sédiments fins qu'ils piégeaient, comme en témoigne la hausse observée des concentrations en suspension. D'autre part, la régression des herbiers, en influant sur la circulation générale dans le Bassin et la distribution spatiale des contraintes au fond, a modifié les zones préférentielles de dépôt, conduisant à une redistribution des stocks sédimentaires dans le Bassin d'Arcachon.

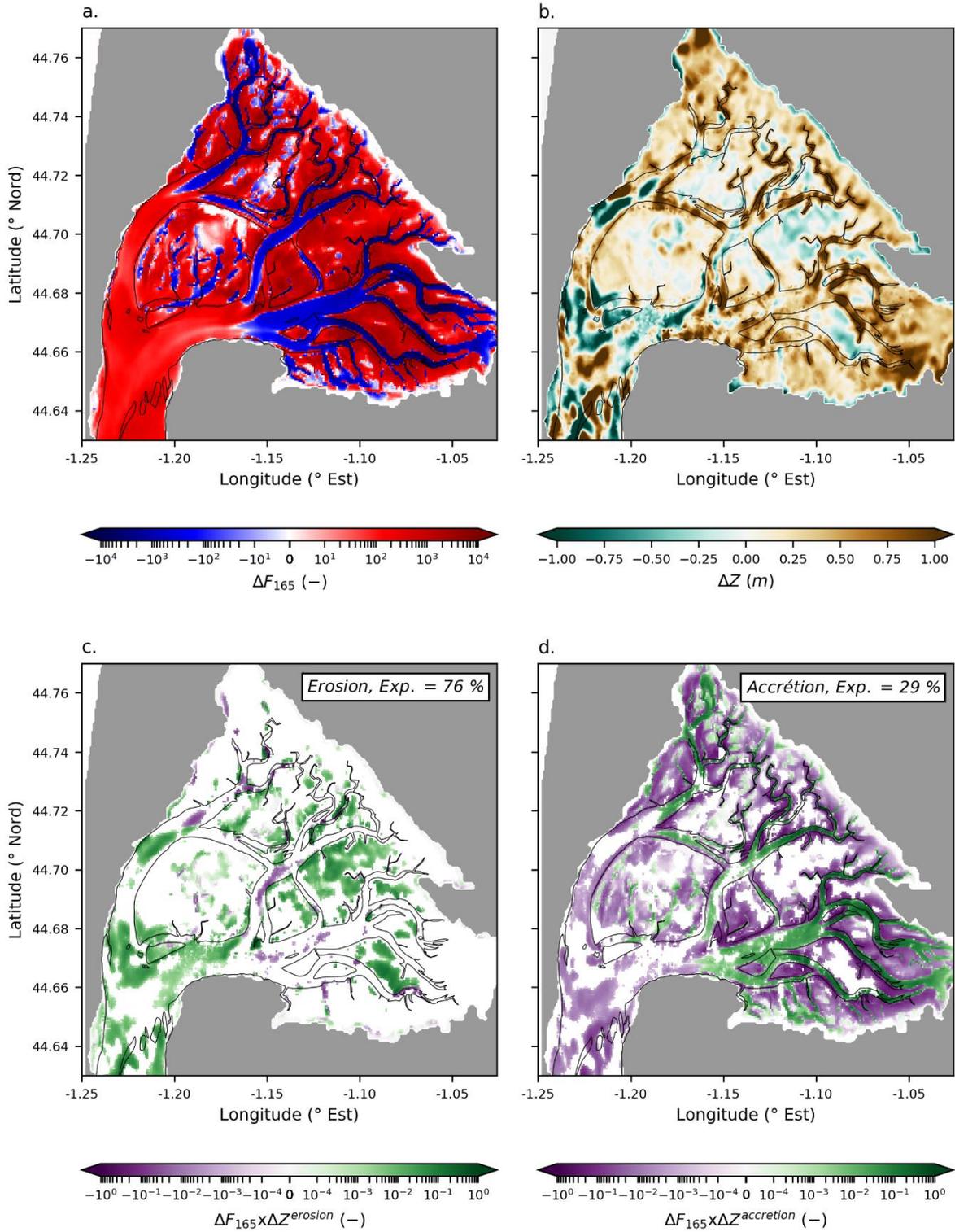


Figure 57 : (a) ΔF_{165} induit par l'évolution de l'emprise des deux espèces d'herbiers entre 1989 et 2012. (b) Erosion ou accrétion, ΔZ entre 1993 et 2016. Produit de ΔF_{165} et de ΔZ pour les zones en érosion (c) et en accrétion (d). Les zones en vert et en violet sont respectivement celles où il existe une relation positive ou négative entre ΔF_{165} et ΔZ .

Remarques complémentaires :

Comme mis en évidence Figure 49, la régression des herbiers de zostères a entraîné une augmentation des potentiels d'affouillement jusque dans la zone interne des Passe du Bassin. Ceci pourrait donc avoir des conséquences sur la dynamique sédimentaire de cette zone, par exemple sur les évolutions de la flèche sableuse du Cap Ferret (soumise à un recul continu depuis les années 1990). En effet, la corrélation entre l'évolution du Cap-Ferret et l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) mise en évidence par Nahon (2018) semble prendre fin vers le début des années 2000 (Figure 58), période correspondant au début de la régression. Il se pourrait donc que l'augmentation du potentiel d'érosion le long de la côte, induite par la régression des herbiers de zostères, ait contribué à ce changement de dynamique de la flèche.

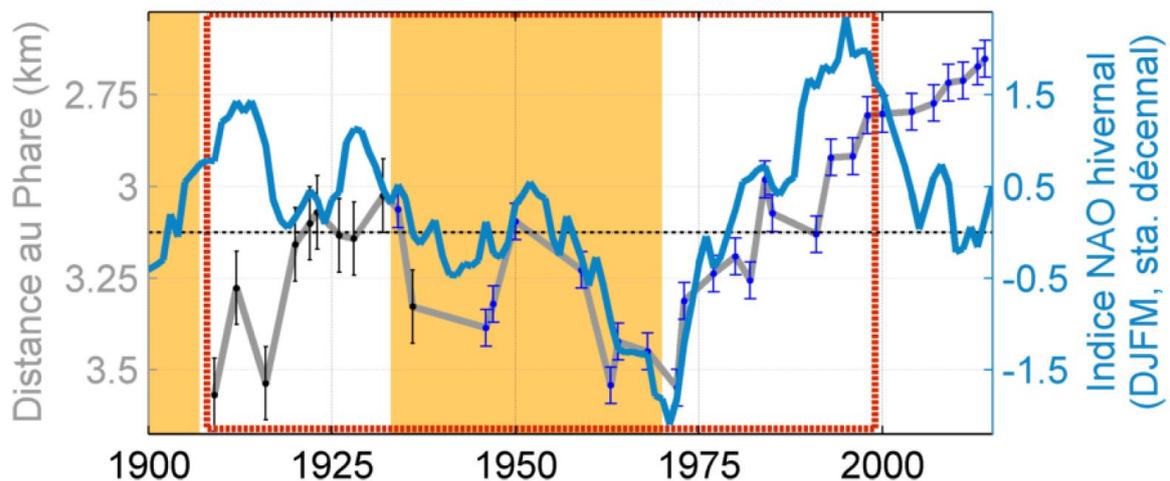


Figure 58: Variations décennales de l'indice hivernal de la NAO et trajectoire du Cap Ferret (Nahon, 2018)

3.4.3 Habitats potentiels

Les résultats obtenus ayant mis en évidence le rôle structurant de l'hydrodynamique sur la distribution spatiale et l'état (recouvrement, biomasse, ...) des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon, des cartes d'habitats potentiels ont été bâties sur la base de la distribution des forçages hydrodynamiques.

Pour ce faire, nous avons fait l'hypothèse que les herbiers en 1989 n'étaient présents que dans les zones présentant des valeurs de F_{165} (simulation de 1989) inférieure à un seuil déterminé (optimisé itérativement) de sorte à ce qu'un maximum de mailles présentent à la

fois de l'herbier et une valeur de F_{165} inférieure au seuil. La valeur seuil ainsi calculée a ensuite été appliquée à la carte de F_{165} simulée pour l'extension actuelle des herbiers (2012-2016). Par ailleurs, n'ont été considérées dans les analyses (pour *Z. marina* et pour *Z. noltei*), que les mailles où la cote bathymétrique était comprise dans l'intervalle correspondant à leur distribution respective en 1989. Ce traitement permet de distinguer quatre catégories de zones, représentées sur les Figures 59a et b et Figures 60a et b par différentes couleurs (Table 16) :

- présence d'herbier et hydrodynamique faible (F_{165} inférieur au seuil), en vert ;
- absence d'herbier et hydrodynamique forte (F_{165} supérieur au seuil), en rouge (l'herbier ne peut pas coloniser la zone en raison des courants) ;
- présence d'herbier et hydrodynamique forte (F_{165} supérieur au seuil), en orange (possibles zones de régression future en raison des courants) ;
- absence d'herbier et hydrodynamique faible (F_{165} inférieur au seuil), en bleu (possibles zones de progression future si les autres paramètres environnementaux sont favorables).

Table 16 : Récapitulatif des couleurs utilisées dans les Figures 59 et 60.

	Présence d'herbier	Absence d'herbier
Conditions hydrodynamiques faibles Pour <i>Z. noltei</i> : $F_{165} < 32$ (-) Pour <i>Z. marina</i> : $F_{165} < 95$ (-)		
Conditions hydrodynamiques fortes Pour <i>Z. noltei</i> : $F_{165} > 32$ (-) Pour <i>Z. marina</i> : $F_{165} > 95$ (-)		

Par ailleurs, afin de déterminer dans quelle mesure l'éclairement pouvait contribuer à expliquer l'absence de zostères malgré des conditions hydrodynamiques favorables, la distribution des mailles présentant ou non des herbiers a été tracée en fonction de la quantité de lumière reçue au fond (en pourcentage de l'intensité de surface ; Figures 59c et 60c). Cette dernière a été estimée sur la base de la profondeur, du gradient de turbidité observé dans le bassin et de l'augmentation des concentrations en sédiments en suspension entre 1988-1992

et 2012-2016 (facteur 1,2 en moyenne) mesurées dans le cadre du réseau hydrologique ARCHYD (Ifremer, 2017). Il convient toutefois de préciser que ce facteur d'augmentation est plus élevé dans les zones internes que dans les zones plus externes. L'utilisation d'une valeur moyenne peut donc conduire à des biais dans l'interprétation des résultats. Cependant, en l'absence de données de lumière au fond ou de concentrations en sédiments en suspension couvrant l'intégralité du Bassin (*e.g.* résultats de simulations hydro-sédimentaires) ce facteur permet tout de même de prendre en compte (bien que grossièrement) l'évolution spatio-temporelle des conditions d'éclairement.

3.4.3.1 Zostères marines

Premièrement, il apparaît que tant en 1989 qu'en 2016, les conditions hydrodynamiques sont défavorables aux zostères dans la majorité des zones subtidales considérées (Figure 59a et b). De même, tant en 1989 qu'en 2016, les conditions leur sont favorables au niveau de chenaux transversaux (chenaux du Courbey, du Courant et de l'Île). Les principales différences entre 1989 et 2016 s'observent majoritairement au niveau des zones autrefois colonisées et dans lesquelles la disparition des herbiers a suffisamment augmenté les forçages hydrodynamiques pour empêcher leur présence (et par extension, leur recolonisation future).

Par ailleurs, alors que les niveaux bathymétriques majoritairement colonisés par *Z. marina* (entre 2,5 et 0 m) n'ont que peu changé entre 1989 et 2016 (Figure 40), la Figure 59c permet de mettre en évidence une diminution importante de la quantité de lumière au fond entre 1989 et 2016, de l'ordre de 40 % dans les zones colonisées, et jusqu'à plus de 50 % dans les zones non colonisées. Il semble donc très probable que le déficit de lumière explique actuellement l'absence de *Z. marina* dans les zones qui leur sont pourtant favorables d'un point de vue hydrodynamique.

Pour ces raisons, la recolonisation des zones autrefois peuplées par les zostères marines semble fortement compromise (du moins dans un avenir proche) tant que les conditions, aussi bien hydrodynamiques que d'éclairement, ne redeviennent pas plus favorables. De plus, on peut craindre que la régression tende à se poursuivre, notamment

dans les zones les plus internes (donc turbides) que les zostères marines peuplent encore actuellement (cf. chenal de l'île).

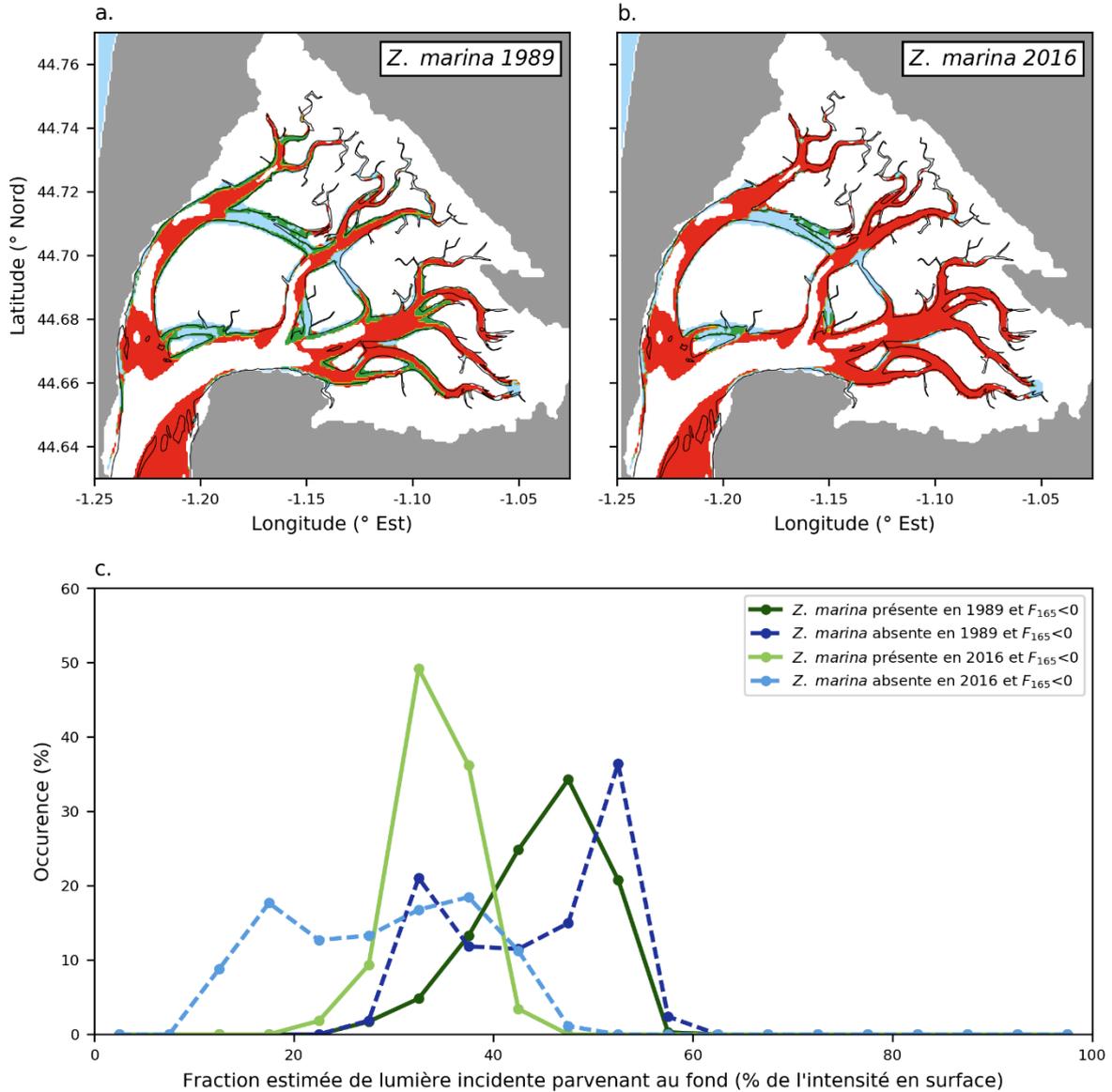


Figure 59 : Cartographie d'habitat potentiel (en vert, conditions hydrodynamiques favorables et présence d'herbiers; en bleu, conditions hydrodynamiques favorables et absence d'herbiers; en orange, conditions hydrodynamiques défavorables et présence d'herbiers; en rouge, conditions hydrodynamiques défavorables et absence d'herbiers) de *Z. marina* en (a) 1989 et (b) 2012 en fonction de l'énergie hydrodynamique sur le fond ; distribution de la présence ou de l'absence de *Z. marina* en 1989 et en 2012 en fonction de la lumière incidente parvenant au fond.

3.4.3.2 Zostères naines

La carte d'habitats potentiels pour les herbiers de 1989 (Figure 60a) met en évidence que les conditions hydrodynamiques défavorables sont limitées à certains chenaux internes peu profonds et à des estveys. D'autre part, pour cette même année, les zones favorables sur le plan hydrodynamique mais dépourvues d'herbiers, correspondent soit à des schorres (pourtour du Bassin et de l'Île aux Oiseaux), soit à des parcs à huîtres.

En 2012, l'espace correspondant aux conditions hydrodynamiques défavorables s'est largement étendu (Figure 60b), gagnant de nombreux estrans notamment dans l'angle sud-est du Bassin. D'autre part, pour cette même année, les zones favorables du point de vue de l'hydrodynamique mais dépourvues d'herbiers sont (comme en 1989) principalement localisées sur le pourtour du Bassin, mais présentent une extension bien plus importante. Par ailleurs, on observe qu'en de nombreux endroits des herbiers sont présents bien que les conditions hydrodynamiques soient défavorables.

Tout comme dans le cas des zostères marines, les niveaux d'éclairements parvenant aux herbiers ont sensiblement diminué (environ 15 %) entre 1989 et 2012 (Figure 60c). Dans les zones favorables sur le plan hydrodynamique mais dépourvues d'herbiers, les niveaux ont également diminué avec une forte proportion de zones présentant des éclairements inférieurs à 50 % de la lumière incidente (ce qui n'était pas le cas en 1989).

En premier lieu, bien qu'un déficit de lumière soit observé dans les zones favorables d'un point de vue hydrodynamique et où les zostères naines sont absentes, on peut supposer que ce facteur présente un faible impact en raison des mécanismes d'adaptation mis en évidence au chapitre précédent. Par contre, il s'avère que la plupart de ces zones ont été soumises à des variations bathymétriques importantes. En effet, les zones situées sur la côte sud, le Delta de L'Eyre et la côte Nordet ont présenté des accrétions supérieures à 0,3 m entre 1993 et 2016, tandis que les estrans situés au large de Taussat se sont érodés (environ -0,25 m).

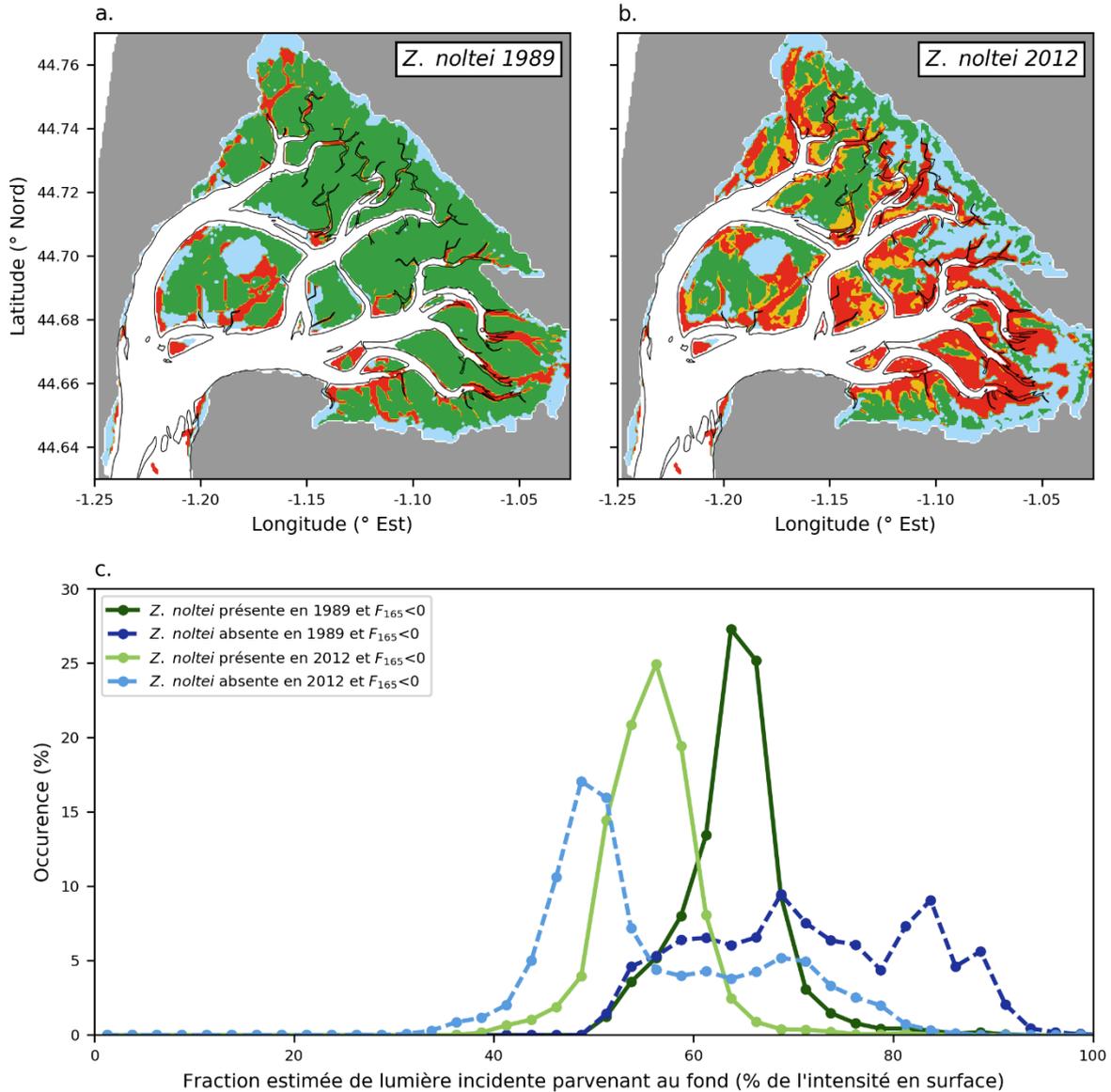


Figure 60 : Cartographie d'habitat potentiel (en vert, conditions hydrodynamiques favorables et présence d'herbiers; en bleu, conditions hydrodynamiques favorables et absence d'herbiers; en orange, conditions hydrodynamiques défavorables et présence d'herbiers; en rouge, conditions hydrodynamiques défavorables et absence d'herbiers) de *Z. noltei* en (a) 1989 et (b) 2012 en fonction de l'énergie hydrodynamique sur le fond ; distribution de la présence ou de l'absence de *Z. noltei* en 1989 et en 2012 en fonction de la lumière incidente parvenant au fond.

Ensuite, contrairement aux résultats obtenus pour *Z. marina*, il apparaît pour *Z. noltei* que de nombreuses zones présentant des herbiers (en 2012) sont soumises à des conditions hydrodynamiques défavorables. On peut supposer que ces herbiers risquent soit d'avoir d'ores et déjà régressé, soit de régresser dans un futur proche, et ceci d'autant plus que les niveaux d'éclairement ont diminué. En effet, de los Santos *et al.* (2010) ont montré que la

capacité adaptative des zostères naines face à de forts courants diminue lorsqu'elles sont soumises à de faibles niveaux d'éclairement du fait que les réponses physiologiques à ces deux stress sont antagonistes. Cette supposition pourra être infirmée ou confirmée en confrontant l'emprise de ces zones aux résultats de la prochaine cartographie des zostères naines qui devrait être réalisée au cours de l'été 2019.

Contrairement à *Z. marina* pour laquelle seuls des espaces très restreints présentent des conditions hydrodynamiques et d'éclairement favorables, les zones propices à la colonisation par *Z. noltei* sont sensiblement plus étendues. En effet, comme déjà évoqué, d'importants espaces présentent des conditions hydrodynamiques favorables et même si l'éclairement y a diminué, cette évolution ne pénaliserait que peu cette espèce en raison notamment de sa position intertidale. Pour ces raisons, la (re)colonisation de ces espaces semble possible et peut s'avérer extrêmement rapide comme mis en évidence par Auby *et al.* (2011) dans le sud du Bassin d'Arcachon. De plus, en réduisant l'énergie hydrodynamique et en favorisant le dépôt des sédiments en suspension, la (re)colonisation améliore les conditions environnementales des zones alentours favorisant ainsi une (re)colonisation de proche en proche (auto-amplification). Il est probable que la (re)colonisation puisse être également favorisée par des hivers cléments (notamment en termes de vents et d'ensoleillement) au cours desquels l'affouillement par les vagues et l'intensité de la remise en suspension seraient plus faibles. Ainsi, on peut supposer que la première étape de la recolonisation des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon concernerait *Z. noltei* et que cette reprise génèrerait des conditions favorisant la reprise de *Z. marina*.

3.5 Conclusions

L'analyse de données historiques (cartes d'emprise des herbiers, carte bathymétriques), couplée à des résultats de modélisation hydrodynamiques (modèle MARS) a permis d'apporter de nombreux éléments de réponse aux questions posées concernant les relations entre la dynamique des herbiers de zostères et celle des forçages physiques à une échelle pluri-décennale :

- **Quelles sont les relations entre la morphologie du bassin d'Arcachon et l'évolution de l'emprise des herbiers de zostères depuis la fin des années 1980 ?**
- **Dans quelle mesure l'évolution de l'emprise des herbiers a modifié l'hydrodynamique dans le Bassin d'Arcachon ?**
- **Les modifications hydrodynamiques engendrées par la régression de *Z. marina* permettent-elles d'expliquer le début de la régression de *Z. noltei* ?**
- **Les conséquences du début de la régression des deux espèces peuvent-elles expliquer la poursuite de l'évolution de l'emprise des herbiers ?**

Les principales conclusions de ces analyses sont les suivantes :

- ✓ La distribution bathymétrique des deux espèces de zostères a fortement évolué entre la fin des années 1980 et la période récente (2012 / 2016). Les zostères marines, probablement du fait de conditions lumineuses défavorables, ont totalement disparu des zones les plus profondes (>3,5 m CM) qu'elles colonisaient, tandis que leur limite supérieure (~0 m CM), contrainte par leur préférence pour les habitats subtidaux (dans le Bassin d'Arcachon), est restée inchangée. La distribution verticale des zostères naines s'est décalée vers des niveaux plus hauts. En effet, comme *Z. marina*, *Z. noltei* a fortement régressé des zones basses qu'elle occupait (à proximité de chenaux) probablement en raison de conditions hydrodynamiques défavorables. D'autre part, du fait de l'accrétion sédimentaire de nombreux estrans, cette espèce colonise actuellement des niveaux plus élevés qu'auparavant.

- ✓ La régression des herbiers de zostères a conduit à des modifications de l'hydrodynamique à l'échelle du Bassin d'Arcachon. Localement, l'impact de la régression se traduit par une augmentation de l'énergie hydrodynamique, notamment au niveau des rebords de chenaux et des estrans concernés par la régression. Ces effets locaux ont eu des répercussions complexes s'exerçant à plus grande échelle : diminution de l'énergie hydrodynamique dans certains chenaux internes, augmentation dans les chenaux externes et jusque dans les Passes, et modification des résiduelles de courant de marée et donc de la circulation dans le Bassin. Les modifications bathymétriques observées entre 1993 et 2016 apparaissent assez bien corrélées à celles de l'énergie hydrodynamique induites par la régression, principalement pour les zones en érosion et les chenaux internes qui se sont comblés. Ces résultats confirment que la régression des herbiers de zostères a sensiblement contribué à l'évolution morphologique du Bassin.
- ✓ L'augmentation des contraintes hydrodynamiques au niveau des rebords de chenaux induite par la régression initiale des zostères marines (entre 1989 et 2008) explique environ 50 % de la régression des zostères naines sur la même période. De plus, l'augmentation des contraintes hydrodynamiques au niveau de nombreux estrans induite par la régression initiale des deux espèces (entre 1989 et 2007-2008) explique environ 80 % de la poursuite de la régression des zostères naines (2007-2012). Même si d'autres facteurs (climatiques, chimiques, ...) pourraient avoir contribué à la régression des herbiers de zostères du Bassin d'Arcachon, ces résultats valident clairement l'hypothèse de l'existence de processus de rétrocontrôle positif entre l'emprise des herbiers de zostères et les forçages hydrodynamiques.
- ✓ La recolonisation par *Z. marina* des zones d'où elle a disparu semble actuellement impossible en raison des conditions hydrodynamiques et d'éclairement défavorables. Au contraire, *Z. noltei* pourrait recoloniser les multiples zones qui lui sont favorables sur le plan hydrodynamique, d'autant plus que leur position intertidale les rend moins sensibles aux turbidités élevées. Ce processus de recolonisation pourrait s'auto-amplifier de proche en

proche à travers l'amélioration des conditions environnementales dans les zones avoisinantes du fait de la réduction de l'énergie hydrodynamique. L'augmentation de l'emprise des herbiers de zostères naines permettrait également de réduire le stock de sédiments en suspension, diminuant ainsi la turbidité et favorisant la reprise de *Z. marina* dans les chenaux.

Bien que les résultats présentés dans ce chapitre permettent une meilleure compréhension des interactions entre les herbiers et leur environnement physique (principalement hydrodynamique), l'effet de certains paramètres reste à être précisé plus finement (interactions herbier-dynamique sédimentaire-lumière). Pour ce faire, un modèle hydro-sédimentaire serait un outil adéquat. Un tel modèle est actuellement en cours d'implémentation.

Conclusion générale et perspectives

Conclusion générale

Dans un contexte mondial de déclin des herbiers de phanérogames et en raison de l'importance des services écosystémiques qu'ils fournissent, l'amélioration de la compréhension de leur fonctionnement, notamment en termes de réponses aux forçages, est primordiale pour assurer leur préservation, voire envisager des actions de restauration.

Au cours des trois dernières décennies, les herbiers de zostères (*Z. noltei* et *Z. marina*) du Bassin d'Arcachon ont connu une diminution importante de leur extension. Par ailleurs, la comparaison des cartes acquises à différentes époques (1989, 2005, 2007 et 2012) montre que la couverture foliaire des zostères naines a diminué dans les zones colonisées ; une diminution des biomasses foliaires hivernales a également été mise en évidence à l'examen de séries historiques (1983-1985, 2009-2010 et 2015-2016). Parallèlement à ce déclin, des modifications morpho-sédimentaires (envasement de certains chenaux et estrans, augmentation de la turbidité des eaux, ...) ont été observées. En raison du rôle important des herbiers de zostères sur la dynamique hydro-sédimentaire (réduction de l'énergie hydrodynamique, piégeage des sédiments) et de leur sensibilité aux forçages physiques dépendant de cette dynamique (courants, lumière), une relation entre ces différentes observations pouvait être suspectée.

Le travail réalisé dans le cadre de cette thèse visait en premier lieu à caractériser les conditions environnementales auxquelles sont actuellement soumis les herbiers de zostères naines et à étudier leurs réponses à ces forçages. Pour ce faire, un jeu de données exhaustif (monitoring mensuel de paramètres biologiques, chimiques et physiques sur neuf sites durant une année) résultant de mesures de terrain et de résultats de modélisation hydrodynamique a été acquis. Afin de déterminer les contributions relatives de ces forçages sur la croissance des plantes, un modèle statistique de croissance a été élaboré et appliqué à cet important jeu de données.

Il est tout d'abord apparu que les conditions environnementales auxquelles sont soumis les herbiers de zostères naines du Bassin d'Arcachon sont extrêmement variables d'un site à l'autre, traduisant le fait que cette espèce est capable de supporter une vaste gamme de forçages (temps d'immersion/émersion, exposition aux agents hydrodynamiques,

conditions lumineuses, ...). Par ailleurs, il a été mis en évidence d'importantes différences démographiques, morphologiques et biochimiques entre les plantes des différents sites, traduisant leur réponse à la variabilité des forçages environnementaux. De plus, certaines de ces différences reflètent leur capacité d'adaptation à l'intensité d'un forçage. Les zostères naines échantillonnées dans cette étude présentent en effet des teneurs en chlorophylle plus élevées et des feuilles plus longues lorsqu'elles sont soumises à de faibles conditions d'éclairement.

Le modèle statistique de croissance a permis de montrer qu'outre la lumière (effet positif sur la croissance), les paramètres principaux qui contrôlent le développement de *Z. noltei* à l'échelle du Bassin sont les forçages hydrodynamiques (courants, vagues - effets négatifs). Il est cependant apparu qu'à l'échelle locale (site), d'autres facteurs tels que la teneur en matière organique (induite par la présence de tapis de macroalgues - effet négatif) ou la microtopographie (localisation de l'herbier dans une dépression, limitant les effets de la dessiccation - effet positif) pouvaient s'avérer prépondérants.

L'ensemble de ces résultats suggère donc que, parmi les processus de rétrocontrôle initialement suspectés (Figure 6), les effets indirects des forçages hydrodynamiques (augmentation de la turbidité liée à la remise en suspension) sont secondaires par rapport à leurs effets directs (affouillement, arrachement des feuilles) pour les zostères intertidales. Il convient toutefois de rappeler qu'en raison de leur position subtidale, les zostères marines sont certainement sensibles aux deux types d'effets.

Dans un second temps, il s'est agi de caractériser l'évolution historique de la distribution des herbiers de zostères et son effet sur la modification des forçages hydrodynamiques (courants de marée), de préciser dans quelle mesure ces modifications hydrodynamiques contribuent à expliquer la dynamique de leur régression, et enfin de déterminer si les conditions actuelles permettraient aux zostères de recoloniser certaines zones. Pour ce faire, une démarche couplant l'analyse de données historiques (cartes d'extension des herbiers et données bathymétriques) et de scénarios de modélisation hydrodynamiques définis sur la base de ces données historiques a été mise en œuvre.

Il est tout d'abord apparu que la profondeur maximale colonisée par les deux espèces de zostères avait fortement diminué entre 1989 et 2012/2016 (de -0,5 à -1,7 m_{CM} pour *Z. noltei* et de 6,0 à 2,5 m_{CM} pour *Z. marina*), tandis que leurs limites supérieures n'avaient que peu évolué au cours du temps, suggérant un effet du manque de lumière sur l'évolution de la distribution des deux espèces. Néanmoins, comme évoqué précédemment, cet effet serait moins important pour les zostères naines intertidales que pour les zostères marines subtidales. Par ailleurs, il s'est avéré que la régression des zostères naines avait débuté au niveau des zones les plus pentues des estrans qui correspondent aux rebords des chenaux et sont donc soumises aux courants les plus intenses, suggérant là encore un effet de l'intensité des courants sur la distribution de *Z. noltei*.

Les résultats des différentes simulations numériques ont montré l'importance de l'emprise des herbiers de zostères sur l'hydrodynamique générale du Bassin d'Arcachon. Ainsi, la régression des deux espèces induit une augmentation importante de l'énergie hydrodynamique, non seulement localement dans les zones où les herbiers ont régressé, mais également à distance, au niveau des chenaux principaux et jusque dans les Passes. Par ailleurs, la régression conduit à une forte diminution de cette énergie dans les chenaux internes. Il s'avère ainsi que les évolutions bathymétriques mesurées entre 1993 et 2016 peuvent en partie être expliquées par ces évolutions hydrodynamiques : dans la majorité des zones érodées l'énergie hydrodynamique a augmenté, tandis que le comblement des chenaux internes est intervenu dans les zones où l'énergie a le plus diminué. Les résultats ont également montré que l'intensité et la direction des flux résiduels avait été modifiée par la régression des herbiers, impliquant certainement une redistribution des stocks sédimentaires mobiles.

D'après les résultats du modèle et en dépit de la faible emprise spatiale de *Z. marina* en 1989, les effets hydrodynamiques induits par sa régression initiale (1989-2007) ont contribué à la première phase du déclin des herbiers de *Z. noltei*. En effet, l'impact direct de l'augmentation des forces hydrodynamiques (affouillement, arrachement foliaire) induite par la régression initiale de *Z. marina* permet d'expliquer près de 50 % des surfaces où *Z. noltei* a régressé (entre 1989 et 2007). La part non expliquée par ces effets directs pourrait quant à elle être attribuée d'une part aux effets hydrodynamiques du début de la régression de *Z. noltei* durant cette période, et d'autre part aux effets combinés des canicules, des herbicides

et de la diminution de l'éclairement subaquatique induite par la remise en suspension des sédiments fins autrefois piégés par les herbiers. Ces résultats confirment donc en partie l'hypothèse que des processus de rétrocontrôle entre hydrodynamique et régression des herbiers de zostères sont intervenus au cours de la première phase du déclin des zostères.

Par ailleurs, les conséquences hydrodynamiques directes de la première phase de régression des deux espèces (1989-2007) expliquent plus de 75 % de la seconde phase de régression de *Z. noltei* (2007-2012). Ces résultats confirment donc pleinement l'existence des processus de rétrocontrôle évoqués ci-dessus et met en évidence leur rôle prépondérant sur la dynamique des herbiers de *Z. noltei*.

Enfin, à partir des connaissances acquises concernant l'effet des contraintes hydrodynamiques sur les herbiers de zostères, les limites actuelles de leurs habitats potentiels en termes d'hydrodynamique ont pu être définies. Cette approche, complétée par une estimation des conditions lumineuses, a permis d'apporter des éléments de réponse quant aux évolutions possibles de ces herbiers dans un futur proche. En ce qui concerne *Z. marina*, il apparaît ainsi que les conditions hydrodynamiques et d'éclairement actuelles ne permettent pas sa reconquête des zones d'où elle a disparu. Au contraire, du fait de sa position intertidale la rendant moins sensible aux fortes turbidités, *Z. noltei* pourrait recoloniser un certain nombre d'estrans qui leur sont favorables sur le plan hydrodynamique. Ce processus de recolonisation, conduisant à une réduction de l'énergie hydrodynamique et à l'amélioration locale des conditions lumineuses, pourrait s'auto-amplifier de proche en proche et favoriser la reprise de *Z. marina* dans les chenaux.

Ces résultats, associés à ceux d'autres suivis environnementaux, ont finalement permis de proposer un modèle conceptuel des mécanismes impliqués dans la régression des herbiers de zostères du Bassin d'Arcachon (Figure 61).

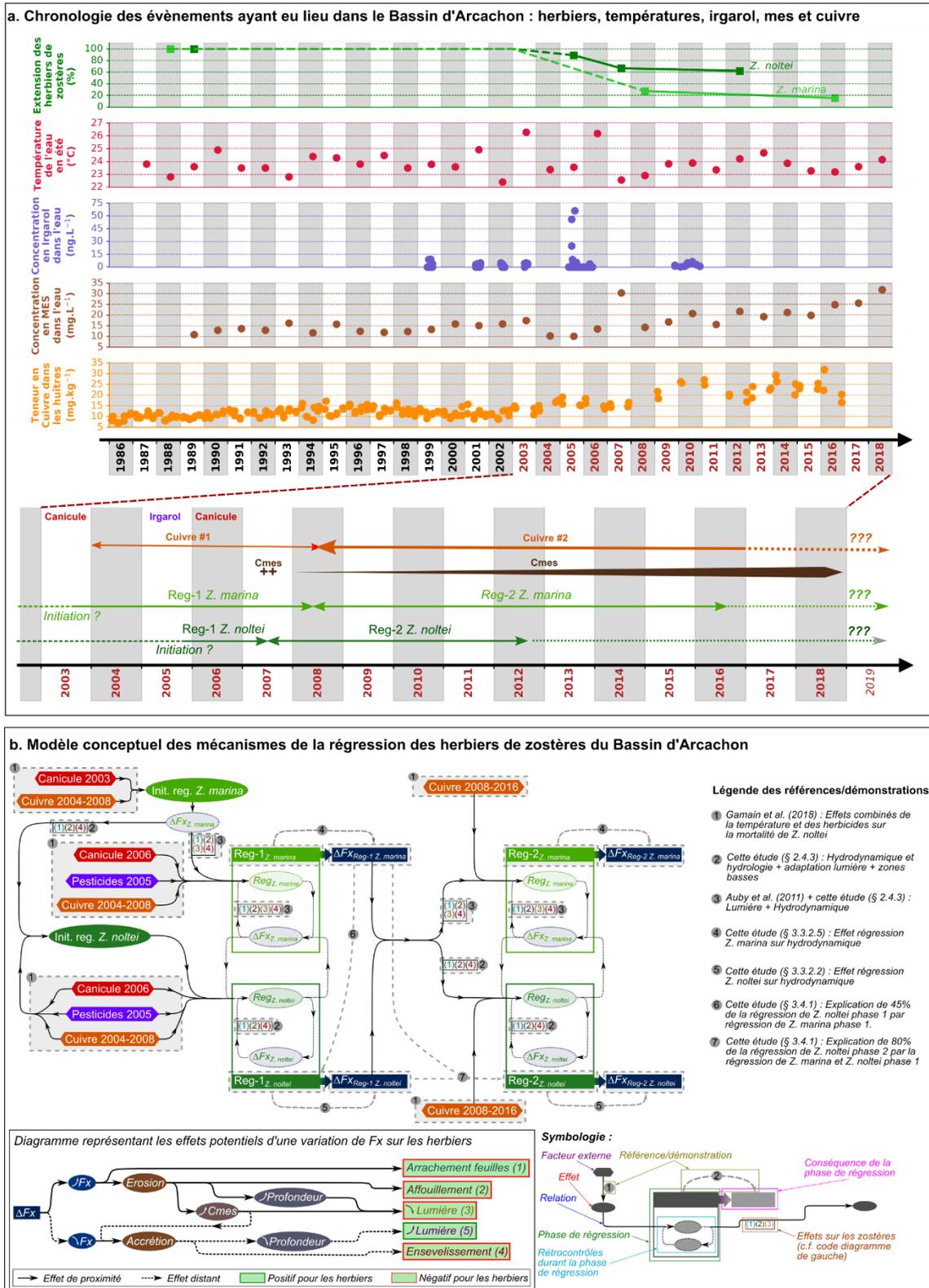


Figure 61 : Régression des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon : (a.) chronologie des évènements, (b.) modèle conceptuel des principaux mécanismes établi sur la base des observations et résultats relatifs aux herbiers et aux facteurs potentiellement impliqués.

Enfin, nos résultats permettent d'apporter des éléments de réponse quant à la définition de stratégies de restauration des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon de manière à maximiser les chances de succès de telles opérations. Tout d'abord, en raison de leur position subtidale et des conditions lumineuses et hydrodynamiques s'appliquant actuellement dans les chenaux, il semble inutile dans un premier temps de tenter de réimplanter *Z. marina* dans les zones d'où elle a disparu. Au contraire, des actions visant à la restauration de *Z. noltei* auraient de plus grandes chances de succès, à condition de les réaliser dans des secteurs présentant, naturellement ou non, des conditions favorables. Dans le cas de tentatives de transplantation ou de semis, il apparaît qu'il serait plus pertinent de privilégier des secteurs présentant une faible énergie hydrodynamique, plutôt que des zones à faible turbidité. Par ailleurs, afin d'accélérer le processus naturel de recolonisation, on peut également envisager de diminuer artificiellement l'intensité de l'énergie hydrodynamique, en installant des structures qui réduisent les courants, et/ou son impact sur le fond sédimentaire (érosion) en stabilisant ce dernier au moyen de coquilles ou de graviers (van Katwijk *et al.*, 2009). L'effet bénéfique de la présence de tels obstacles aux courants sur la colonisation des zostères peut d'ailleurs être illustré par l'implantation récente d'un petit herbier de *Z. marina*, dans une zone naturellement soumise à d'intenses courants mais protégée par la présence de structures ostréicoles, au Nord-Est du Banc d'Arguin (Figure 62). Il pourrait être également pertinent de profiter des avantages qu'offrent la microtopographie, par exemple de réaliser des transplantations dans des piscines tidales, ayant pour avantage d'éviter la dessiccation à marée basse.

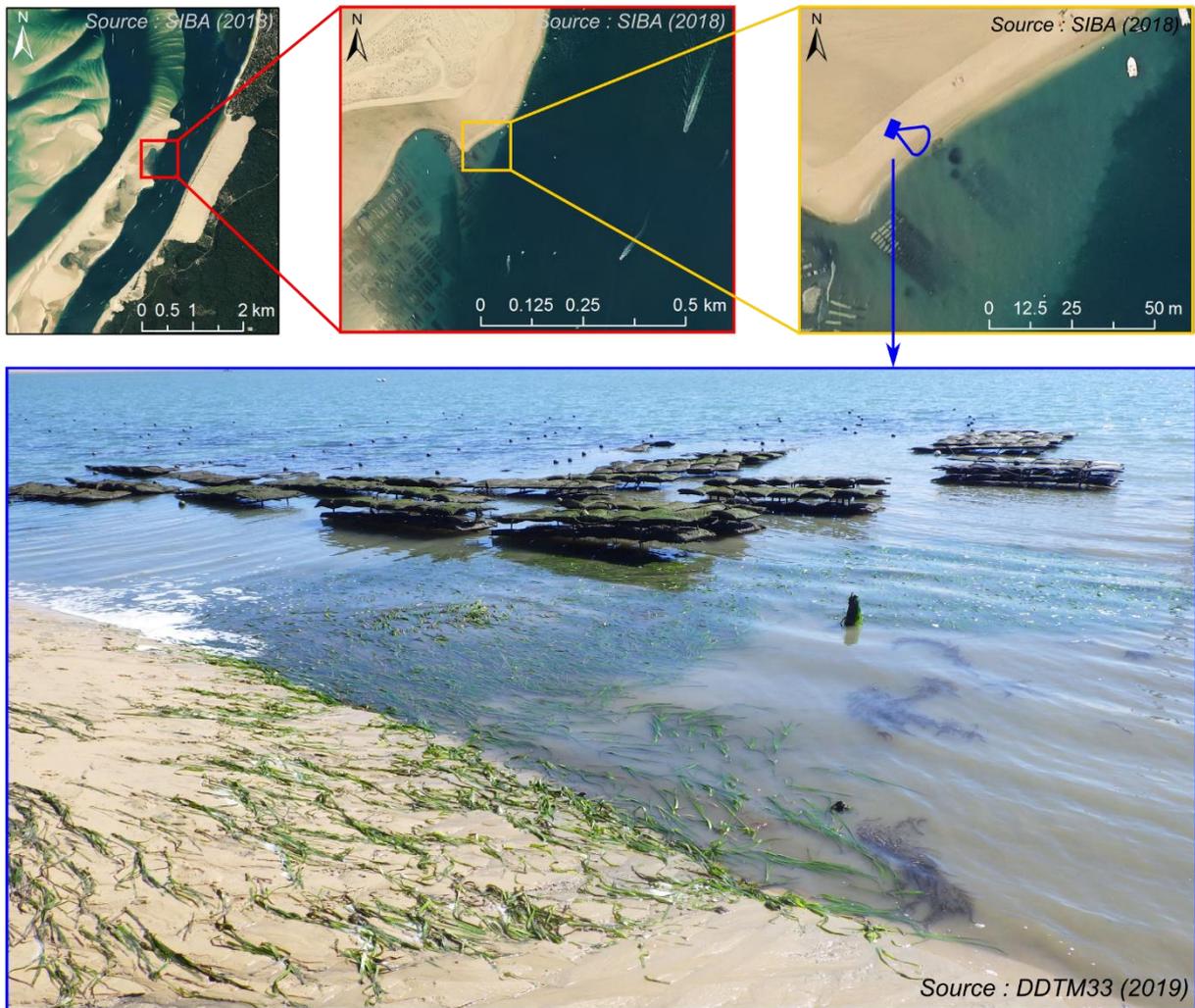


Figure 62 : Herbier de zostères marines colonisant une zone abritée des courants par des structures ostréicoles.

Perspectives

Bien que ces travaux de thèse aient permis d'apporter des éléments de réponse quant aux interactions entre les herbiers de zostères du Bassin d'Arcachon et certains forçages environnementaux, des travaux complémentaires devraient être entrepris afin d'améliorer la compréhension de la dynamique des herbiers en réponse à leur environnement et à son évolution.

Dans ce but, il apparaîtrait notamment pertinent de :

- quantifier les effets de la dynamique spatiale des herbiers sur les flux sédimentaires,
- évaluer quelle est la part de ces effets (augmentation de turbidité) sur la régression des herbiers,
- tenter de prédire l'évolution future des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon, dans le contexte du changement climatique, et de la hausse possible des pressions anthropiques du fait de la forte attractivité de cet espace littoral.

Pour ce faire, la modélisation numérique semble être un des outils les plus pertinents. La configuration du modèle MARS3D appliquée au Bassin d'Arcachon devra cependant faire l'objet d'amélioration et/ou de développements supplémentaires.

A court terme, il apparaît important d'implémenter, de calibrer et de valider le module de transport sédimentaire récemment développé à l'Ifremer (Dufois et Le Hir, 2015). Ceci permettrait d'étudier les effets de la régression des herbiers de zostères sur les flux sédimentaires induits par la marée.

Dans un second temps, il conviendrait d'implémenter et calibrer une configuration du modèle spectral de vagues WAVEWATCH III™ (Tolman, 2009), d'ores et déjà numériquement couplé au module de transport sédimentaire de MARS3D, afin d'accéder à la part de la dynamique sédimentaire induite par le clapot. Cependant, la calibration de ce modèle nécessiterait d'acquérir des données *in-situ* visant à caractériser et paramétrer l'effet des herbiers de zostères et de leur dynamique saisonnière sur la propagation et l'atténuation du clapot.

Ces développements permettraient une première évaluation du rôle des herbiers de zostères et des conséquences de leur régression dans le Bassin d’Arcachon sur la dynamique et les flux sédimentaires ; cependant, seules de courtes échelles de temps (cycles mortes eaux/vives eaux) pourraient être traitées. En effet, le module « Obstructions » qui permet la prise en compte de l’effet des herbiers sur l’hydrodynamique, est basé sur une approche turbulente qui fournit une estimation très fine des processus petite échelle, mais implique d’importants temps de calculs, du fait de la nécessité de maintenir un pas de temps hydrodynamique extrêmement faible. Cette approche ne permet donc pas d’envisager de simulation sur des périodes de l’ordre de la saison ou de l’année. Ces limitations techniques devraient pouvoir être surmontées à travers la simplification des formulations du module « Obstructions », telle que par exemple, la prise en compte des herbiers comme une macro-rugosité, après avoir au préalable évalué les incertitudes engendrées par une telle simplification.

Une fois ces développements réalisés et les limitations liées aux temps de calculs levées, l’estimation de la contribution de l’augmentation de la turbidité à la régression des herbiers devrait pouvoir être réalisée à l’aide du module biogéochimique de croissance des zostères (Plus *et al.*, 2003) d’ores et déjà intégré dans MARS3D et testé dans la configuration du Bassin d’Arcachon (Kombiadou *et al.*, 2014). Après avoir été pleinement validée, cette configuration bio-hydro-sédimentaire permettrait également d’évaluer, par le biais de scénarios moyen terme (année), les effets potentiels du changement climatique (hausse de température, hausse du niveau marin moyen, évolution de la fréquence et de l’intensité des tempêtes, ...) et des pressions anthropiques (dragages et autres activités d’entretien sur le domaine public maritime, apports en contaminants et/ou nutriments liés aux activités sur les bassins versants du Bassin d’Arcachon, ...) sur les herbiers.

Pour finir, bien que la sophistication croissante d’un tel système de modélisation déterministe permette une estimation fine des différents processus mis en jeu, leur complexité rend impossible de les utiliser pour simuler l’évolution de systèmes réels (tels que le Bassin d’Arcachon) sur des périodes de temps plus longues (décennale à séculaire). Pour ce faire, des approches différentes (modélisation déterministe simplifiée, étude de cas schématiques et modélisation statistique incluant les techniques de « Machine Learning ») doivent donc être envisagées.

Références bibliographiques

- Abdelrhman, M. A. (2003).** Effect of eelgrass *Zostera marina* canopies on flow and transport. *Marine Ecology Progress Series*, 248:67-83.
- Abdelrhman, M. A. (2007).** Modeling coupling between eelgrass *Zostera marina* and water flow. *Marine Ecology Progress Series*, 338:81-96.
- Adams, M. P., Hovey, R. K., Hipsey, M. R., Bruce, L. C., Ghisalberti, M., Lowe, R. J., Gruber, R. K., Ruiz-Montoya, L., Maxwell, P. S., Callaghan, D. P., Kendrick, G. A., O'Brien, K. R. (2016).** Feedback between sediment and light for seagrass: Where is it important?. *Limnology and Oceanography*, 61(6):1937-1955.
- Adams, M. P., Collier, C. J., Uthicke, S., Ow, Y. X., Langlois, L., O'Brien, K. R. (2017).** Model fit versus biological relevance: Evaluating photosynthesis-temperature models for three tropical seagrass species. *Scientific reports*, 7:39930.
- Aho, K., Derryberry, D., & Peterson, T. (2014).** Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* 95(3):631-636.
- Akaike H (1987).** Factor analysis and AIC. *Psychometrika*, 52(3):317-332.
- Alloncle, N., Guillaumont, B., Levêque, L. (2005).** Cartographie des herbiers de Zostères. *Fiche Technique, Projet REBENT, IFREMER*. 14pp.
- Amanieu M. (1967).** Recherches écologiques sur la faune des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Thèse Doctorat d'Etat, Université Bordeaux I*, 270 pp.
- Arbouille, D., Cuignon, R., GAYET, J. (1986).** Dynamique des barres sableuses intertidales en domaine lagunaire à influence fluviale : delta de la Leyre. *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, 39:59-72.
- Auby, I. (1991).** Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon : Dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. *Thèse Doctorat d'Etat, Université Bordeaux I*, 162 pp.
- Auby, I., Labourg, P-J. (1996).** Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem in the Bay of Arcachon. *Journal of Sea Research*, 35(4):269-277.

- Auby, I., Levavasseur, G., Plus, M., Deslous Paoli, J. M., Grillas, P. (1999).** Comparaison des capacités photosynthétiques des zostères naines de deux étangs méditerranéens : Lagune de Thau et étang du Vaccarès. Colloque "Le milieu aquatique : interactions des facteurs environnementaux et impacts sur les organismes vivants". Brest, 30 septembre – 1 octobre 1999. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00152/26287/>
- Auby, I., Maurer, D. (2004).** Etude de la reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. *Rapport Ifremer R.INT.DEL/AR/04.05*, 203 pp.
- Auby, I., Bocquené, G., Quiniou, F., Dreno, J. P. (2007).** Etat de la contamination du Bassin d'Arcachon par les insecticides et les herbicides sur la période 2005-2006, Impact environnemental. *Rapport Ifremer RST/LER/AR/07.003*, 33 pp.
- Auby, I., Bost, C-A., Budzinski, H., Dalloyau, S., Desternes, A., Belles, A., Trut, G., Plus, M., Pere, C., Couzi, L., Feigne, C., Steinmetz, J. (2011).** Régression des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon : état des lieux et recherche des causes. *Rapport Ifremer, RST/ODE/LER/AR/11.007*. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00054/16507/>
- Auby I., Sauriau P., Oger-Jeanneret H., Hily C., Dalloyau S., Rollet C., Trut G., Fortune M., Plus M., Rigouin L. (2014).** Protocoles de suivi stationnel des herbiers à zostères pour la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) *Zostera marina* - *Zostera noltei*. Version 2. *RST/LER/AR/14.01*.
- Auby, I., Oger-Jeanneret, H., Trut, G., Ganthy, F., Rigouin, L., De Casamajor, M-N., Sanchez, F., Lissardy, M., Fortune, M., Manach, S., Bizzozero, L., Rollet, C., Lejolivet, A., Desroy, N., Foveau, A., Le Mao, P., Sauriau, P. G., Aubert, A., Cajeri, P., Curti, C., Duvar, A., Latry, L., Lachaussee, N., Pineau, P., Plumejeaud-Perreau, C., Aubin, S., Droual, G., Fournier, J., Garcia, A, Guillaudeau, J., Hubert, C., Humbert, S., Janson, A. L., Masse, C., Panizza, A. C., Grall, J., Maguer, M., Hily, C., Hacquebart, P., Joncourt, Y., Baffreau, A., Timsit, O. (2018).** Classement des masses d'eau du littoral Manche-Atlantique sur la base de l'indicateur DCE «Angiospermes» (2012-2016). *Rapport Ifremer, ODE/UL/LER/AR/18.002*.
- Baldwin, J. R., Lovvorn, J. R. (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(1): 119-127.

- Balke, T., Herman, P. M. J., Bouma, T. J. (2014).** Critical transitions in disturbance-driven ecosystems: identifying windows of opportunity for recovery. *Journal of Ecology*, 102:700-708.
- Barko, J. W., Gunnison, D., Carpenter, S. R. (1991).** Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany*, 41(1-3): 41-65.
- Barraquand, F., Yoccoz, N. G. (2013).** When can environmental variability benefit population growth? Counterintuitive effects of nonlinearities in vital rates. *Theoretical population biology*, 89:1-11.
- Beck, M. W., Heck, K. L. Jr, Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., Minello, T. J., Orth, R. J., Sheridan, P. F., Weinstein, M. P. (2001).** The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience*, 51:633–641.
- Bernard, G., Bonhomme, P., Bouduresque, C. F. (2005).** Recovery of the seagrass *Zostera marina* in a disturbed Mediterranean lagoon (Etang de Berre, Bouches-du-Rhône, Southern France). *Hydrobiologia*, 539:157-161.
- Bernard, G., Bouduresque, C. F., Picon, P. (2007).** Long term changes in *Zostera* meadows in the Berre lagoon (Provence, Mediterranean Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73:617-629.
- Best, Ü. S., Van der Wegen, M., Dijkstra, J., Willemsen, P. W. J. M., Borsje, B. W., Roelvink, D. J. (2018).** Do salt marshes survive sea level rise? Modelling wave action, morphodynamics and vegetation dynamics. *Environmental modelling software*, 109:152-166.
- Björk, M., Short, F., Mcleod, E., Beer, S. (2008).** Managing seagrasses for resilience to climate change (Vol. 3). *IUCN*.
- Boese, B. L, Robbins, B. D, Thursby, G. (2005).** Desiccation is a limiting factor for eelgrass (*Zostera marina* L.) distribution in the intertidal zone of a northeastern Pacific (USA) estuary. *Botanica Maritima*, 48:274-283.

- Borum, J., Sand-Jensen, K., Binzer, T., Pedersen, O., Greve, T. M. (2007).** Oxygen movement in seagrasses. *In Seagrasses: biology, ecology and conservation* (pp. 255-270). Springer, Dordrecht.
- Bos, A. R., Bouma, T. J., de Kort, G. L. J., van Katwijk M. M. (2007).** Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: sediment accretion and modification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74:344-348.
- Bosser P. (2016a).** Géodésie : Notions Fondamentales. *ENSTA Bretagne, Support de cours UV 3.7*, 171 pp.
- Bosser P. (2016b).** Introduction à l'interpolation spatiale et aux géostatistiques. *ENSTA Bretagne, Support de cours UV 4.1*, 51 pp.
- Bouchet, J. M., (1968).** Etude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. *Thèse Doctorat d'Etat, Université Bordeaux I*, 168 pp.
- Bourgues, S. (1996).** Ecologie des bactéries sulfato-réductrices en milieu lagunaire: minéralisation de la matière organique et fixation de l'azote atmosphérique. *Thèse Doctorat d'Etat, Université Bordeaux I*, 225 pp.
- Bricker, S. B., Clement, C. G., Pirhalla, D. E., Orlando, S. P., Farrow, D. R. (1999).** National estuarine eutrophication assessment: effects of nutrient enrichment in the nation's estuaries. *Rapport US National Oceanographic and Atmospheric Administration, National Ocean Service, Special Projects Office and the National Center for Coastal Ocean Science*.
- Gedan, K. B., Silliman, B. R., & Bertness, M. D. (2009).** Centuries of human-driven change in salt marsh ecosystems. *Annual review of marine science*, 1:117-141.
- Brun, F. G., Vergara, J. J., Navarro, G., Hernández, I., Pérez-Lloréns J. L. (2003).** Effect of shading by *Ulva rigida* canopies on growth and carbon balance of the seagrass *Zostera noltii*. *Marine ecology progress series*, 265:85–96.
- Brun, F. G., Vergara, J. J., Peralta, G., García-Sánchez, M. P., Hernández, I., Pérez-Lloréns, J. L. (2006).** Clonal building, simple growth rules and phylloclimate as key steps to develop functional–structural seagrass models. *Marine Ecology Progress Series*, 323:133-148.

- Bulthuis, D. A., Axelrad, D. M., Mickelson, M. J. (1992).** Growth of the seagrass *Heterozostera tasmanica* limited by nitrogen in Port Phillip Bay, Australia. *Marine ecology progress series*, 89(2):269-275.
- Burkholder, J. M., Tomasko, D. A., Touchette, B. W. (2007).** Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2):46-72.
- Butel, R., Dupuis, H., Bonneton, P. (2002).** Spatial variability of wave conditions on the French Atlantic coast using in-situ data. *Journal of Coastal Research*, 36(sp1): 96-108.
- Cabaço S., Machás R., Santos R. (2009).** Individual and population plasticity of the seagrass *Zostera noltii* along a vertical intertidal gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82(2):301-308.
- Cabaço, S., Ferreira, Ó., Santos, R. (2010).** Population dynamics of the seagrass *Cymodocea nodosa* in Ria Formosa lagoon following inlet artificial relocation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87(4):510-516.
- Cardona, L., García, M. (2008).** Beach-cast seagrass material fertilizes the foredune vegetation of Mediterranean coastal dunes. *Acta Oecologica*, 34(1):97-103.
- Carmen, B., Brun, F. G., Bouma, T. J., Vergara, J. J., Pérez-Lloréns, J. L. (2010).** Acclimation of seagrass *Zostera noltii* to co-occurring hydrodynamic and light stresses. *Marine Ecology Progress Series*, 398:127-135.
- Carmen, B., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Marbà, N., Duarte, C. M., van Katwijk, M. M., Pérez, M., Romero, J., Sánchez-Lizaso, J.L., Roca, G., Jankowska, E., Pérez-Lloréns, J. L., Fournier, J., Montefalcone, M., Pergent, G., Ruiz, J.M., Cabaço, S., Cook, K., Wilkes, R. J., Moy, F. E., Muñoz-Ramos Trayter, G., Seglar Arañó, X., de Jong, D. J., Fernández-Torquemada, Y., Auby, I., J. Vergara, J. J., Rui Santos Jankowska, E. (2019).** Recent trend reversal for declining European seagrass meadows. *Nature communications*, 10(1):3356.
- Carr, J., D'odorico, P., McGlathery, K., & Wiberg, P. L. (2010).** Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: Role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *Journal of Geophysical Research*, 115(G3):3-11.

- Carrère L., Lyard F., Cancet M., Guillot A., Roblou L. (2013).** FES2012: A new global tidal model taking advantage of nearly twenty years of altimetry. *20 Years of Progress in Radar Altimetry Symposium (Venice Italy), 24-29 September 2013.*
- Casamitjana, X., Pujol, D., Colomer, J., Serra, T. (2012).** Application of a $k-\epsilon$ formulation to model the effect of submerged aquatic vegetation on turbulence induced by an oscillating grid. *Continental Shelf Research*, 34:1-6.
- Cayocca, F., (1996).** Modelisation morphodynamique d'une embouchure tidale : Application aux passes d'entrée du Bassin d'Arcachon. *Thèse Doctorat d'Etat, Université Bordeaux I*, 426 pp.
- Ceccherelli, G., Cinelli, F. (1997).** Short-term effects of nutrient enrichment of the sediment and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green alga *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 217(2):165-177.
- Ceccherelli, G., Cinelli, F. (1998).** Habitat effect on spatio-temporal variability in size and density of the introduced alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Ecology Progress Series*, 163:289-294.
- Charpentier, A., Grillas, P., Lescuyer, F., Coulet, E., Auby, I. (2005).** Spatio-temporal dynamics of *Zostera noltii* dominated community over a period of fluctuating salinity in a shallow lagoon, Southern France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64:307-315.
- Christianen, M. J., Govers, L. L., Bouma, T. J., Kiswara, W., Roelofs, J. G., Lamers, L. P., van Katwijk, M. M. (2012).** Marine megaherbivore grazing may increase seagrass tolerance to high nutrient loads. *Journal of Ecology*, 100(2):546-560.
- Christianen, M. J., van Belzen, J., Herman, P. M., van Katwijk, M. M., Lamers, L. P., van Leent, P. J., Bouma, T. J. (2013).** Low-canopy seagrass beds still provide important coastal protection services. *PloS One*, 8(5):e62413.
- Cochón, G., Sánchez, J. M. (2005).** Variations of seagrass beds in Pontevedra (northwestern Spain): 1947-2001. *Thalassas*, 21(2):9-19.
- Coen, L. D., Heck Jr, K. L., Abele, L. G. (1981).** Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. *Ecology*, 62(6):1484-1493.

- Collier, C. J., Adams, M. P., Langlois, L., Waycott, M., O'Brien, K. R., Maxwell, P. S., McKenzie, L. (2016).** Thresholds for morphological response to light reduction for four tropical seagrass species. *Ecological indicators*, 67:358-366.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naem, S., O'Neil, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., van den Belt, M. (1997).** The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387:253-260.
- Cunha, A. H., Santos, R. P., Gaspar, A. P., Bairros, M. F. (2005).** Seagrass landscape-scale changes in response to disturbance created by the dynamics of barrier-islands: a case study from Ria Formosa (Southern Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(4):636-644.
- Daby, D. (2003).** Effects of seagrass bed removal for tourism purposes in a Mauritian bay. *Environmental Pollution*, 125(3):313-324.
- Dalloyau, S., Trut, G., Plus, M., Auby, I., Emery, E. (2009).** Caractérisation de la qualité biologique des Masses d'Eau Côtières : Cartographie des herbiers de *Zostera noltii* et *Zostera marina* du Bassin d'Arcachon. *Rapport Ifremer RST/LER/AR/09-003*. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00167/27833/>.
- David, V. (2017).** Traitement de données en sciences environnementales. *ISTE Group*, 175 pp.
- de Boer, W. F. (2007).** Seagrass–sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia*, 591(1):5-24.
- Debèse, N., 2013.** Bathymétrie, Sondeurs, traitement des données, modèles numériques de terrain – Cours et exercices corrigés. *Ellipses (Ed.)*, 404 pp.
- de Jong D.J., van Katwijk M.M., Jager Z. (2004).** Zeegras in Nederland. *De Levende Natuur*, 105:209–211.
- de los Santos, C. B., Brun, F. G., Bouma, T. J., Vergara, J. J., Pérez-Lloréns, J. L. (2010).** Acclimation of seagrass *Zostera noltii* to co-occurring hydrodynamic and light stresses. *Marine Ecology Progress Series*, 398:127-135.
- Deborde, J., Anschutz, P., Auby, I., Glé, C., Commarieu, M. V., Maurer, D., Lecroart, P., Abril, G. (2008).** Role of tidal pumping on nutrient cycling in a temperate lagoon (Arcachon Bay, France). *Marine Chemistry*, 109(1-2):98-114.

- Delgado, O., Ruiz, J., Pérez, M., Romero, J., Ballesteros, E. (1999).** Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic loading cessation. *Oceanologica Acta*, 22(1):109-117.
- Den Hartog, C. (1970).** The sea-grasses of the world. *Verh. kon. ned. Akad. Wet., Afd. Natuurkunde*, 59(1):275.
- Den Hartog, C. (1987).** "Wasting disease" and other dynamic phenomena in *Zostera* beds. *Aquatic Botany*, 27(1):3-14.
- Dennison, W. C., Alberte, R. S. (1986).** Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) transplants along a depth gradient. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 98(3):265-282.
- Dennison, W. C. (1987).** Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany*, 27(1):15-26.
- Dennison, W. C., Orth, R. J., Moore, K. A., Stevenson, J. C., Carter, V., Kollar, S., Bergstrom, P. W., Batiuk, R. A. (1993).** Assessing water quality with submersed aquatic vegetation: habitat requirements as barometers of Chesapeake Bay health. *BioScience*, 43(2):86-94.
- Diaz-Almela, E., Marbà, N., Duarte, C. M. (2007).** Consequences of Mediterranean warming events in seagrass (*Posidonia oceanica*) flowering records. *Global change biology*, 13(1):224-235.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., García Marquéz, J. R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., Lautenbach, S., Münkemüller, T. (2013).** Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1):27-46.
- Duarte, C. M., Sand-Jensen, K. (1990).** Seagrass colonization: patch formation and patch growth in *Cymodocea nodosa*. *Marine Ecology Progress Series*, 4:193-200.
- Duarte, C. M. (1990).** Seagrass nutrient content. *Marine ecology progress series*, 6(2):201-207.
- Duarte, C. M. (1991).** Seagrass depth limits. *Aquatic Botany*, 40:363-377.
- Duarte, C. M. (1995).** Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia*, 41(1):87-112.

- Duarte, C. M., Chiscano, C. L. (1999).** Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic botany*, 65(1-4):159-174.
- Duffy, J. E., Richardson, J. P., Canuel, E. A. (2003).** Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology letters*, 6(7):637-645.
- Duffy, J. E. (2006).** Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 311:233-250.
- Dufois, F., Hir, P. (2015).** Formulating fine to medium sand erosion for suspended sediment transport models. *Journal of Marine Science and Engineering*, 3(3):906-934.
- Duhaut, T. (2009).** Notes sur les schémas de turbulence à deux équations. *Rapport de projet Previmer*, 186 pp.
- Dumbauld, B. R., Ruesink, J. L., Rumrill, S. S. (2009).** The ecological role of bivalve shellfish aquaculture in the estuarine environment: a review with application to oyster and clam culture in West Coast (USA) estuaries. *Aquaculture*, 290(3-4):196-223.
- Edgar, G. J. (1990).** Population regulation, population dynamics and competition amongst mobile epifauna associated with seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 144(2-3):205-234.
- Eklöf, J. S., McMahon, K., Lavery, P. S. (2010).** Effects of multiple disturbances in seagrass meadows: shading decreases resilience to grazing. *Marine and Freshwater Research*, 60(12):1317-1327.
- Ertfemeijer, P. L., Lewis III, R. R. R. (2006).** Environmental impacts of dredging on seagrasses: a review. *Marine pollution bulletin*, 52(12):1553-1572.
- Eriksson, O. (1989).** Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*, 63:231-238.
- Eriksson, B. K., van der Heide, T., van de Koppel, J., Piersma, T., van der Veer, H. W., Olf, H. (2010).** Major changes in the ecology of the Wadden Sea: human impacts, ecosystem engineering and sediment dynamics. *Ecosystems*, 13(5):752-764.
- Erskine, J. M., Koch, M. S. (2000).** Sulfide effects on *Thalassia testudinum* carbon balance and adenylate energy charge. *Aquatic Botany*, 67(4):275-285.

- Escaravage, V., García, M. E., Castel, J. (1989).** The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay, France). *Scientia Marina*, 53(2-3):551-559.
- Fauvelle, V. (2012).** Evaluation de la contamination en pesticides des tributaires du bassin d'Arcachon et développement d'un échantillonneur passif spécifique des herbicides anioniques. *Thèse de doctorat, Université Bordeaux*, 259 pp.
- Fenies, H. (1984).** Faciès, séquences et géométrie des dépôts de chenaux de marée du bassin d'Arcachon : une lagune mésotidale. *Thèse de doctorat, Université Bordeaux*, 230 pp.
- Figuerola, J., Green, A. J. (2002).** Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater biology*, 47(3):483-494.
- Figuerola, J., Green, A. J., Santamaría, L. (2002).** Comparative dispersal effectiveness of wigeongrass seeds by waterfowl wintering in south-west Spain: quantitative and qualitative aspects. *Journal of Ecology*, 90(6):989-1001
- Folmer, E. O., van der Geest, M., Jansen, E., Olf, H., Anderson, T. M., Piersma, T., & van Gils, J. A. (2012).** Seagrass–sediment feedback: an exploration using a non-recursive structural equation model. *Ecosystems*, 15(8):1380-1393.
- Fonseca, M. S., Zieman, J. C., Thayer, G. W., Fisher, J. S. (1983).** The role of current velocity in structuring eelgrass (*Zostera marina* L.) meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 17(4):367-380.
- Fonseca, M. S., Fisher, J. S. (1986).** A comparison of canopy friction and sediment movement between four species of seagrass with reference to their ecology and restoration. *Marine Ecology Progress Series*, 29:15-22.
- Fonseca, M. S., Bell, S. S. (1998).** Influence of physical setting on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 171:109-121.
- Fourqurean, J. W., Duarte, C. M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M. A., Apostolaki, E. T., Kendrick, G. A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K. J., Serrano, O. (2012).** Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature geoscience*, s(7) 505.

- Friedrichs, C. T., Aubrey, D. G. (1988).** Non-linear tidal distortion in shallow well-mixed estuaries: a synthesis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 27(5):521-545.
- Gacia, E., Granata, T. C., Duarte, C. M. (1999).** An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Aquatic Botany* 65:255-268.
- Gamain, P., Feurtet-Mazel, A., Maury-Brachet, R., Auby, I., Pierron, F., Belles, A., Budzinski, H., Daffe, G., Gonzalez, P. (2018).** Can pesticides, copper and seasonal water temperature explain the seagrass *Zostera noltei* decline in the Arcachon bay? *Marine Pollution Bulletin*, 134:66-74.
- Gambi, M. C., Nowell, A. R. M., Jumars, P. A. (1990).** Flume observations on flow dynamics in *Zostera marina* (eelgrass) beds. *Marine Ecology Progress Series*, 61:159-169.
- Ganteaume, A., Bonhomme, P., Emery, E., Hervé, G., Boudouresque, C. F. (2005).** Impact sur la prairie à *Posidonia oceanica* de l'amarrage des bateaux de croisière, au large du port de Porquerolles (Provence, France, Méditerranée). *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 21:163-173.
- Ganthy, F. (2011).** Rôle des herbiers de Zostères (*Zostera noltii*) sur la dynamique sédimentaire du Bassin d'Arcachon. *Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1*, 284 pp.
- Ganthy, F., Sottolichio, A. and Verney, R. (2011).** The stability of vegetated tidal flats in a coastal lagoon through quasi in-situ measurements of sediment erodibility, *Journal of Coastal Research*, SI64:1500-1504.
- Ganthy, F., Sottolichio, A., Verney, R. (2013).** Seasonal modification of tidal flat sediment dynamics by seagrass meadows of *Zostera noltii* (Bassin d'Arcachon, France). *Journal of Marine Systems*, 109-110:S233-S240.
- Ganthy, F., Soissons, L., Sauriau, P. G., Verney, R., Sottolichio, A. (2015).** Effects of flexible seagrass *Zostera noltei* on flow, erosion and deposition processes determined using flume experiments. *Sedimentology*, 62:997-1023
- Gassiat, L. (1989).** Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale. Le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap Ferret. *Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1*, 196 pp.

- Gattuso, J. P., Frankignoulle, M., Wollast, R. (1998).** Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1): 405-434.
- Gillanders, B. M. (2007).** Seagrasses, fish, and fisheries. In 'Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation'. (pp. 503-505). Springer, Dordrecht.
- Glé, C., Del Amo, Y., Sautour, B., Laborde, P., Chardy, P. (2008).** Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(3):642-656.
- Gobert, S., Kyramarios, M., Lepoint, G., Pergent-Martini, C., Bouquegneau, J. M. (2003).** Variations at different spatial scales of *Posidonia oceanica* (L.) Delile beds; effects on the physico-chemical parameters of the sediment. *Oceanologica Acta*, 26(2):199-207.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P. (2011).** Evaluation of coastal perturbations: A new mathematical procedure to detect changes in the reference state of coastal systems. *Ecological Indicators*, 11(5):1290-1300.
- Godet, L., Fournier, J. (2009).** Recolonisation des herbiers à *Zostera marina* après la Wasting disease" des années 1930. Proceedings *Colloque CARHAMB'AR Cartographie des habitats marins benthiques : de l'acquisition à la restitution*.
- Govers, L. L., de Brouwer, J. H., Suykerbuyk, W., Bouma, T. J., Lamers, L. P., Smolders, A. J., et van Katwijk, M. M. (2014).** Toxic effects of increased sediment nutrient and organic matter loading on the seagrass *Zostera noltii*. *Aquatic Toxicology*, 155:253-260.
- Graham, M. H. (2003).** Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84(11):2809-2815.
- Green, E. P., Short, F. T., Frederick, T. (2003).** World atlas of seagrasses. *University of California Press*, 310 pp.
- Greve, T. M., Binzer, T. (2004).** Which factors regulate seagrass growth and distribution. *European seagrasses: an introduction to monitoring and management*, 19.
- Grinnell, J. (1904).** The origin and distribution of the chest-nut-backed chickadee. *The Auk*, 21(3):364-382.
- Guillocheau, N. (1988).** Répartition spatio-temporelle du phytoplancton du Bassin d'Arcachon. *Thèse de doctorat Université Aix-Marseille 2*, 233 pp.

- Gunawan, C. A., Allen, G., Bavestrello, G., Carrano, C., Destari, A., Foster, B., Hagan, A., Hazam, I., Jaafar, Z., Manuputty, Y., Perera, N., Pinca, S., Silaban, I., & Yaha, Y. (2005).** Status of coral reefs in Indonesia after the December 2004 tsunami. *Status of Coral Reefs in Tsunami Affected Countries* pp. 43-56.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Argosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R. (2008).** A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865):948-952.
- Harper, J. L. (1977).** Population biology of plants. *Population biology of plants*.
- Haynes D, Ralph P, Prange J, Dennison B (2000).** The impact of the herbicide diuron on photosynthesis in three species of tropical seagrass. *Marine Pollution Bulletin*, 41(7–12):288–293
- Heck Jr, K. L., & Orth, R. J. (1980).** Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. *Estuarine perspectives*, pp. 449-464. Academic Press.
- Heck, K. L., Carruthers, T. J., Duarte, C. M., Hughes, A. R., Kendrick, G., Orth, R. J., Williams, S. W. (2008).** Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. *Ecosystems*, 11(7):1198-1210.
- Heithaus, M. R., Alcoverro, T., Arthur, R., Burkholder, D. A., Coates, K. A., Christianen, M. J., Kelkar, N., Manuel, S. A., Wirsing A. J., Kenworthy, W. J., Fourqurean, J. W. (2014).** Seagrasses in the age of sea turtle conservation and shark overfishing. *Frontiers in Marine Science*, 1:28.
- Hemminga, M. A., Harrison, P. G., Van Lent, F. (1991).** The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*, 71:85-96.
- Hemminga, M. A., Duarte, C. M. (2000).** Seagrass Architectural Features. *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press.
- Hendriks, I. E., Sintes, T., Bouma, T. J., Duarte, C. M. (2008).** Experimental assessment and modeling evaluation of the effects of the seagrass *Posidonia oceanica* on flow and particle trapping. *Marine Ecology Progress Series*, 356:163-173.

- Hendriks, I. E., Bouma, T. J., Morris, E. P., Duarte, C. M. (2010).** Effects of seagrasses and algae of the *Caulerpa* family on hydrodynamics and particle-trapping rates. *Marine Biology*, 157(3):473-481.
- Hily, C. et Bajjouk T., (2013).** Fiche de synthèse habitat «herbier». *Rapport Ifremer*, 13p.
- Holbrook, S. J., Reed, D. C., Hansen, K., Blanchette, C. A. (2000).** Spatial and temporal patterns of predation on seeds of the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Marine Biology*, 136(4):739-747.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., Lough, J. M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S. R., Pandolfi, J. M., Rosen, B., Roughgarden, J. (2003).** Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301(5635):929-933.
- Hyndman, R. J., Koehler, A. B. (2006).** Another look at measures of forecast accuracy. *International journal of forecasting*, 22(4):679-688.
- Ifremer/ODE/LITTORAL/LERAR (2017).** Qualité du Milieu Marin Littoral. Bulletin de la surveillance 2016. Départements : Gironde, Landes, Pyrénées Atlantiques. Rapport Ifremer ODE/LITTORAL/LERAR/17-004. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00388/49893/>
- Infantes, E., Terrados, J., Orfila, A., Cañellas, B., Álvarez-Ellacuria, A. (2009).** Wave energy and the upper depth limit distribution of *Posidonia oceanica*. *Botanica Marina*, 52(5):419-427.
- Jacobs, R. P. W. M. (1979)** Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquatic Botany*, 7:151-172.
- Jeffrey, S.W., Humphrey, G.F., 1975.** New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemical Physiology*, 167:191–194.
- Jensen, S. I., Kühl, M., Priemé, A. (2007).** Different bacterial communities associated with the roots and bulk sediment of the seagrass *Zostera marina*. *FEMS microbiology ecology*, 62(1):108-117.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. (1994).** Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69:373-386.

- Kennedy, H., Fourqurean, J. W., Papadimitriou, S. (2018).** The Calcium Carbonate Cycle in Seagrass Ecosystems. In *A Blue Carbon Primer* (pp. 107-119). CRC Press.
- Kennedy, M. A., Heck, K. L., Michot, T. C. (2018).** Impacts of wintering redhead ducks (*Aythya americana*) on seagrasses in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 506:42-48.
- Kleypas, J. A., McManus, J. W., Menez, L. A. (1999).** Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line ? *American Zoologist*, 39(1):146-159.
- Koch, E. W., Gust, G. (1999).** Water flow in tide- and wave-dominated beds of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 184:63-72
- Koch, E. W. (2001).** Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries*, 24(1):1-17.
- Koch, E. W., Ackerman, J. D., Verduin, J., van Keulen, M. (2007).** Fluid dynamics in seagrass ecology—from molecules to ecosystems. In *Seagrasses: biology, ecology and conservation* (pp. 193-225). Springer, Dordrecht.
- Koch, E. W., Barbier, E. B., Silliman, B. R., Reed, D. J., Perillo, G. M., Hacker, S. D., Granek, E. F., Primavera, J. H., Muthiga, N., Polasky, S., Halpern, B. S., Kennedy, C. J., Kappel, C. V., Wolanski, W., (2009).** Non-linearity in ecosystem services: temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1):29-37.
- Kombiadou, K., Ganthy, F., Verney, R., Plus, M., Sottolichio, A. (2014).** Modelling the effects of *Zostera noltei* meadows on sediment dynamics: application to the Arcachon lagoon. *Ocean Dynamics*, 64:1499-1516
- Kraemer, G. P., Alberte, R. S. (1993).** Age-related patterns of metabolism and biomass in subterranean tissues of *Zostera marina* (eelgrass). *Marine Ecology Progress Series*, 95:193-203.
- Krause-Jensen, D., Pedersen, M. F., Jensen, C. (2003).** Regulation of eelgrass (*Zostera marina*) cover along depth gradients in Danish coastal waters. *Estuaries*, 26(4):866-877.
- Kuo, J., McComb, A. J. (1998).** Cymodoceaceae. In *Flowering Plants· Monocotyledons* (pp. 133-140). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Kuo, J., Den Hartog, C. (2000).** Seagrasses: A profile of an ecological group. *Biologia Marina Mediterranea*, 7(2):3-17.
- Lafon, V., Auby, I. (2013).** Cartographie de l'herbier à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon en 2012 par télédétection spatiale. *Rapport Geo-Transfert*, 37 pp.
- Lalli, C. M., et Parsons, T. R. (1993).** Biological Oceanography: An Introduction. *Oxford: Pergamon Press.*, 301 pp.
- Larkum, A. W. D., West, R. J. (1990).** Long-term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. *Aquatic Botany*, 37(1):55-70.
- Larkum, A. W., Drew, E. A., Ralph, P. J. (2007).** Photosynthesis and metabolism in seagrasses at the cellular level. In *Seagrasses: biology, ecology and conservation* (pp. 323-345). Springer, Dordrecht.
- Lazure, P., Dumas, F. (2008).** An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in water resources*, 31(2):233-250.
- Le Hir, P., Cayocca, F., Waeles, B. (2011).** Dynamics of sand and mud mixtures: a multiprocess-based modelling strategy. *Continental Shelf Research*, 31(10):S135-S149.
- Lee, K. S., Park, S. R., Kim, Y. K. (2007).** Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2):144-175.
- Legendre, P., Legendre, L. (2012).** Interpretation of ecological structures. *Developments in Environmental Modelling* (Vol. 24, pp. 521-624). Elsevier.
- Leonard, L. A., Croft, A. L. (2006).** The effect of standing biomass on flow velocity and turbulence in *Spartina alterniflora* canopies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(3-4):325-336.
- Leonard, L. A., Luther, M. E. (1995).** Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. *Limnology and oceanography*, 40(8):1474-1484.
- Leuschner, C., Landwehr, S., Mehlig, U. (1998).** Limitation of carbon assimilation of intertidal *Zostera noltii* and *Zostera marina* by desiccation at low tide. *Aquatic Botany*, 62:171-176

- Lewis, M. A., Devereux, R. (2009).** Nonnutrient anthropogenic chemicals in seagrass ecosystems: fate and effects. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 28(3):644-661.
- Li, W. T., Kim, S. H., Kim, J. W., Kim, J. H., Lee, K. S. (2013).** An examination of photoacclimatory responses of *Zostera marina* transplants along a depth gradient for transplant-site selection in a disturbed estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 118:72-79.
- Lipkin, Y., Beer, S., Zakai, D. (2003).** The eastern mediterranean and the red sea. In: World atlas of seagrasses. *University of California Press*, pp. 65–73
- Lirman, D., Cropper, W. P. (2003).** The influence of salinity on seagrass growth, survivorship, and distribution within Biscayne Bay, Florida : field, experimental, and modeling studies. *Estuaries*, 26(1):131-141
- López, N. I., Duarte, C. M., Vallespinós, F., Romero, J., Alcoverro, T. (1995).** Bacterial activity in NW Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187(1):39-49.
- Lubet, P. (1956).** Considérations écologiques sur les herbiers du Bassin d'Arcachon. *P.V. Société Linnéenne de Bordeaux*, 96:95-103
- L'Yavanc, J. (1995).** Evolutions bathymétrique et morphologique du Bassin d'Arcachon. *Rapport Ifremer*, LER/AR/DEL/95-12. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00080/19127/>.
- Macinnis-Ng, C. M. O., Ralph, P. J. (2003).** Short-term response and recovery of *Zostera capricorni* photosynthesis after herbicide exposure. *Aquatic Botany*, 76(1):1-15
- Manaud, F., Maurer, D., Trut, G., Auby, I. (1994).** Etude de la prolifération des algues vertes dans le bassin d'Arcachon. *Rapport Ifremer*, 163 pp. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1653/>.
- Manaud, F., Bouchet, J.-M., Deltreil, J.-P., Maurer, D., Trut, G., Auby, I., Dreno, J.-P., Masson, N., Pellier, C. et L'Yavanc, J. (1997).** Etude intégrée du bassin d'Arcachon. Tome I : Physique. *Rapport Ifremer*, DEL/AR/RDN/1997-09.
- Marbà, N., Duarte, C. M. (1998).** Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine Ecology Progress Series*, 174:269-280.

- Marsh Jr, J. A., Dennison, W. C., Alberte, R. S. (1986).** Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 101(3):257-267.
- Masse, C., (1708).** Mémoire sur la carte du 6ème quarré de la Générale de Médoc et partie de Guienne et de Saintonge. *Bulletin Société Historique Archives d'Arcachon*, 78:39-45.
- McDevitt-Irwin, J. M., Iacarella, J. C., Baum, J. K. (2016).** Reassessing the nursery role of seagrass habitats from temperate to tropical regions : a meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 557:133-143.
- McGlathery, K. J. (2001).** Macroalgal blooms contribute to the decline of seagrass in nutrient-enriched coastal waters. *Journal of Phycology* 37:453–456
- McMahon, T. A., Bonner, J. T. (1983).** On size and life. *Scientific American Library*, 1201 pp.
- McMahon, K., Collier, C., Lavery, P. S. (2013).** Identifying robust bioindicators of light stress in seagrasses: a meta-analysis. *Ecological Indicators*, 30:7-15.
- Mutterlein, S., Ganthy, F., Sottolichio, A. (2016).** Effect of small seagrass *Zostera noltei* on tidal asymmetry in a semi-enclosed shallow lagoon: the Arcachon Bay (SW France). *Proceedings of ICS2016-International Coastal Symposium. 6-11 March 2016, Crowne Plaza Coogee Beach, Sydney, Australia.*
- Nahon, A. (2018).** Évolution morphologique actuelle d'une flèche littorale holocène: le Cap Ferret, à l'embouchure du Bassin d'Arcachon. *Thèse de doctorat, Université de Bordeaux.* 261 pp.
- Nepf, H. M. (1999).** Drag, turbulence, and diffusion in flow through emergent vegetation. *Water resources research*, 35(2):479-489.
- Neumeier, U., Amos, C. L. (2006).** Turbulence reduction by the canopy of coastal *Spartina* salt-marshes. *Journal of Coastal Research*, 1:433-439.
- Neumeier, U. (2007).** Velocity and turbulence variations at the edge of saltmarshes. *Continental Shelf Research*, 27(8):1046-1059.
- Nyström, M., Norström, A. V., Blenckner, T., de la Torre-Castro, M., Eklöf, J. S., Folke, C., Österblom, H., Steneck, R. S., Thyresson, M., Troell, M. (2012).** Confronting feedbacks of degraded marine ecosystems. *Ecosystems*, 15(5):695-710.

- O'Brien, K. R., Waycott, M., Maxwell, P., Kendrick, G. A., Udy, J. W., Ferguson, A. J., Kilminster, K., Scanes, P., McKenzie, L. J., McMahon, K., Samper-Villarreal, J., Collier, C., Lyons, M., Mumby, P. J., Radke, L., Christianen, M. J. A., Dennison, W. C., Adams, M. P. (2018).** Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative timescales of resistance, recovery and disturbance. *Marine pollution bulletin*, 134:166-176.
- Ochieng, C. A., Erfemeijer, P. L. (1999).** Accumulation of seagrass beach cast along the Kenyan coast: a quantitative assessment. *Aquatic Botany*, 65(1-4):221-238.
- Ochieng, C. A., Short, F. T., Walker, D. I. (2010).** Photosynthetic and morphological responses of eelgrass (*Zostera marina* L.) to a gradient of light conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 382(2):117-124.
- Olesen, B., Sand-Jensen, K. (1994).** Patch dynamics of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology-Progress Series*, 106:147-147.
- Olesen, B., Enríquez, S., Duarte, C. M., Sand-Jensen, K. (2002).** Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 236:89-97.
- Olesen, B., Marbà, N., Duarte, C. M., Savelle, R. S., Fortes, M. D. (2004).** Recolonization dynamics in a mixed seagrass meadow: the role of clonal versus sexual processes. *Estuaries*, 27(5):770-780.
- Orth, R. J., Van Montfrans, J. (1984).** Epiphyte-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. *Aquatic Botany*, 18(1-2):43-69.
- Orth, R. J., Carruthers, T. J., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W. J., Olyarnik, S., Short, F. T., Waycott, M., Williams, S. L. (2006).** A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12):987-996.
- Orth, R. J., Williams, M. R., Marion, S. R., Wilcox, D. J., Carruthers, T. J., Moore, K. A., Kemp, W. M., Denison, W. C., Rybicki, N., Bergstrom, P., Batiuk, R. A. (2010).** Long-term trends in submersed aquatic vegetation (SAV) in Chesapeake Bay, USA, related to water quality. *Estuaries and Coasts*, 33(5):1144-1163.

- Ouisse, V. (2010).** Production primaire et respiration des communautés d'herbiers à zostères : rôle dans le cycle carbone en milieu côtier. *Thèse de doctorat, Université de Paris 6, France*, 249 pp.
- Paine, C. T., Marthews, T. R., Vogt, D. R., Purves, D., Rees, M., Hector, A., Turnbull, L. A. (2012).** How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2): 245-256.
- Parisot, J. P., Diet-Davancens, J., Sottolichio, A., Crosland, E., Drillon, C., Verney, R. (2008).** Modélisation des agitations dans le Bassin d'Arcachon. *Proceedings of Xèmes Journées Nationales Génie Côtier–Génie Civil, 14-16 octobre 2008, Sophia Antipolis*, 435-444.
- Paolin Melina (2012).** Etude des facteurs contrôlant l'atténuation lumineuse dans une lagune semi-fermée. Calibration d'un modèle bio-optique pour le Bassin d'Arcachon. *Rapport de stage Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires*, 49 pp.
- Paul, M., Amos, C. L. (2011).** Spatial and seasonal variation in wave attenuation over *Zostera noltii*. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 116(C8).
- Pauly, D., Christensen, V. (1995).** Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374(6519):255-257.
- Pedreros, R., Lecacheux, S., Sottolichio, A., Romieu, E., Idier, D., Salles, P., Delattre, M. (2008).** Caractérisation des vagues dans les passes du bassin d'Arcachon. *Proceedings des Xèmes Journées Nationales Génie Côtier–Génie Civil, 14-16 octobre 2008, Sophia Antipolis*, 14-16.
- Peralta, G., Pérez-Lloréns, J. L., Hernández, I., Brun, F., Vergara, J. J., Bartual, A., Gálvez, J. A., García, C. M. (2000).** Morphological and physiological differences between two morphotypes of *Zostera noltii* Hornem. from the south-western Iberian Peninsula. *Helgoland Marine Research*, 54(2):80.
- Peralta, G., Pérez-Lloréns, J. L., Hernández, I., Vergara, J. J. (2002).** Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 269(1):9-26.

- Peralta, G., Brun, F. G., Pérez-Lloréns, J. L., Bouma, T. J. (2006).** Direct effects of current velocity on the growth, morphometry and architecture of seagrasses: a case study on *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, 327:135-142.
- Pergent, G., Pergent-Martini, C. (1990).** Some applications of lepidochronological analysis in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Botanica marina*, 33(4):299-310.
- Pergent-Martini, C., Pergent, G. (2000).** Marine phanerogams as a tool in the evaluation of marine trace-metal contamination : an example from the Mediterranean. *International Journal of Environment and Pollution*, 13(1-6):126-147.
- Perraudeau, G. (1998).** Les bourrines du marais Nord Vendéen. Témoins d'une histoire et d'une culture. *Séquences*, 114 pp.
- Peterson, C. H., Luettich Jr, R. A., Micheli, F., Skilleter, G. A. (2004).** Attenuation of water flow inside seagrass canopies of differing structure. *Marine Ecology Progress Series*, 268:81-92.
- Philippart, C. J. (1994).** Interactions between *Arenicola marina* and *Zostera noltii* on a tidal flat in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 111:251-257.
- Plus, M., Deslous-Paoli, J. M., Auby, I., Dagault, F. (2001).** Factors influencing primary production of seagrass beds (*Zostera noltii* Hornem.) in the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 259(1):63-84.
- Plus, M., Deslous-Paoli, J. M., Dagault, F. (2003).** Seagrass (*Zostera marina* L.) bed recolonisation after anoxia-induced full mortality. *Aquatic Botany*, 77(2):121-134.
- Plus, M., Maurer, D., Stanisiere, J. Y., et Dumas, F. (2006).** Caractérisation des composantes hydrodynamiques d'une lagune mésotidale, le Bassin d'Arcachon. *Rapport Ifremer*, RST/LER/AR/06.007. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2352/>.
- Plus, M., Dumas, F., Stanisière, J. Y., Maurer, D. (2009).** Hydrodynamic characterization of the Arcachon Bay, using model-derived descriptors. *Continental Shelf Research*, 29(8):1008-1013.

- Plus, M., Dalloyau, S., Trut, G., Auby, I., de Montaudouin, X., Emery, E., Noël, C., Viala, C. (2010).** Long-term evolution (1988–2008) of *Zostera* spp. meadows in Arcachon Bay (Bay of Biscay). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87(2):357-366.
- Plus, M., Auby, I., Maurer, D., Trut, G., Del Amo, Y., Dumas, F. et Thouvenin, B. (2015).** Phytoplankton versus macrophyte contribution to primary production and biogeochemical cycles of a coastal mesotidal system. A modelling approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 165:52-60.
- Potouroglou, M., Bull, J. C., Krauss, K. W., Kennedy, H. A., Fusi, M., Daffonchio, D., Mangora, M. M., Githaiga, M. N., Diele, K., Huxham, M. (2017).** Measuring the role of seagrasses in regulating sediment surface elevation. *Scientific reports*, 7(1):11917.
- Ralph, P. J., Short, F. T. (2002).** Impact of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae*, on the photobiology of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 226:265-271.
- Ralph, P. J., Durako, M. J., Enriquez, S., Collier, C. J., Doblin, M. A. (2007).** Impact of light limitation on seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2):176-193.
- Renton, M., Airey, M., Cambridge, M. L., & Kendrick, G. A. (2011).** Modelling seagrass growth and development to evaluate transplanting strategies for restoration. *Annals of botany*, 108(6):1213-1223.
- Ribaudou, C., Plus, M., Ganthy, F., Auby, I. (2016).** Carbon sequestration loss following *Zostera noltei* decline in the Arcachon Bay (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 179:4-11.
- Robbins, B. D., Fonseca, M. S., Whitfield, P. E., Clinton, P. (2000).** Use of wave exposure technique for predicting distribution and ecological characteristics of seagrass ecosystems. In SEAGRASS MANAGEMENT: IT'S NOT JUST NUTRIENTS! *Proceedings of a Symposium St. Petersburg, Florida*, 171 pp.
- Robin, F. (2011).** Dynamique de la distribution et stratégie d'approvisionnement d'une population d'oiseaux limicoles hivernant sur les vasières Atlantique françaises : exemple de la Barge à queue noire *Limosa limosa*. *Thèse de doctorat, Université de La Rochelle*, 311 pp.

- Rollon, R. N., Vermaat, J. E., Nacorda, H. M. E. (2003).** Sexual reproduction in SE Asian seagrasses: the absence of a seed bank in *Thalassia hemprichii*. *Aquatic Botany*, 75(2):181-185.
- Sand-Jensen, K. (1975).** Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. *Ophelia*, 14(1-2):185-201.
- Sand-Jensen, K., Prahl, C., Stokholm, H. (1982).** Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes. *Oikos*, 38:349-354.
- Sand-Jensen, K., Pedersen, O. (1999).** Velocity gradients and turbulence around macrophyte stands in streams. *Freshwater Biology*, 42(2):315-328.
- Scarlett, A., Donkin, P., Fileman, T. W., Evans, S. V., Donkin, M. E. (1999).** Risk posed by the antifouling agent Irgarol 1051 to the seagrass, *Zostera marina*. *Aquatic toxicology*, 45(2-3):159-170.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., Walker, B. (2001).** Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856):591.
- Scheffer, M., Carpenter, S. R. (2003).** Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in ecology evolution*, 18(12):648-656.
- Scheffer, M. (2009).** Alternative stable states and regime shifts in ecosystems. *The Princeton guide to ecology*, Princeton, Princeton university press, 809:395-406.
- Shafer, D. J., Sherman, T. D., Wyllie-Echeverria, S. (2007).** Do desiccation tolerances control the vertical distribution of intertidal seagrasses? *Aquatic Botany*, 87(2):161-166.
- Sheppard, J. K., Lawler, I. R., Marsh, H. (2007).** Seagrass as pasture for seacows: Landscape-level dugong habitat evaluation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71(1-2):117-132.
- Short, F. T., Davis, M. W., Gibson, R. A., Zimmermann, C. F. (1985).** Evidence for phosphorus limitation in carbonate sediments of the seagrass *Syringodium filiforme*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 20(4):419-430.
- Short, F. T., Mathieson, A. C., Nelson, J. I. (1986).** Recurrence of the eelgrass wasting disease at the border of New Hampshire and Maine, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 16:89-92.

- Short, F. T., Ibelings, B. W., Den Hartog, C. (1988).** Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease in the 1930s. *Aquatic Botany*, 30(4):295-304.
- Short, F. T., Burdick, D. M., Wolf, J. S., Jones, G. E. (1993).** Eelgrass in estuarine research reserves along the East Coast, USA. *Part I: Declines From Pollution and Disease and Part II: Management of Eelgrass Meadows*, NOAA - Coastal Ocean Program Publication, 117 pp.
- Short, F. T., Wyllie-Echeverria, S. (1996).** Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environmental conservation*, 23(1):17-27.
- Short, F. T., Neckles, H. A. (1999).** The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany*, 63(3-4):169-196.
- Short, F. T., Coles, R. G. Pergent-Martini, C. (2001).** Global seagrass distribution. *Global seagrass research methods*, 5:30.
- Short, F. T., Duarte, C. M. (2001).** Methods for the measurement of seagrass growth and production. *Global seagrass research methods*, 12:155-198.
- Simberloff, D., (1998).** Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape area? *Biological conservation*, 83(3):247-257.
- Smagorinsky, J. (1963).** General circulation experiments with the primitive equations: I. The basic experiment. *Monthly weather review*, 91(3):99-164.
- Small, C., Nicholls, R. J. (2003).** A global analysis of human settlement in coastal zones. *Journal of coastal research*, 19:584-599.
- Smith, K. A., North, E. W., Shi, F., Chen, S. N., Hood, R. R., Koch, E. W., Newell, R. I. (2009).** Modeling the effects of oyster reefs and breakwaters on seagrass growth. *Estuaries and Coasts*, 32(4):748-757.
- Soissons, L. M., Van Katwijk, M. M., Peralta, G., Brun, F. G., Cardoso, P. G., Grilo, T. F. et Ganthy, F. (2018).** Seasonal and latitudinal variation in seagrass mechanical traits across Europe: the influence of local nutrient status and morphometric plasticity. *Limnology and Oceanography*, 63(1):37-46.
- Sorriano-Sierra E. (1992).** Etude écologique des marais salés du Bassin d'Arcachon: Structure et évolution des schorres, production et dégradation de leur végétation et échanges de

matières particulières entre les schorres et le Bassin. *Thèse de doctorat, Université Bordeaux*, 256 pp.

Soulsby, R. L. (1983). The bottom boundary layer of shelf seas. In *Elsevier oceanography series* (Vol. 35, pp. 189-266). Elsevier.

Soulsby, R. (1997). Dynamics of marine sands: a manual for practical applications. *Thomas Telford, London*.

Sousa-Pinto, I., & Araùjo, R. (1998). Seaweed resources of Portugal. In Ohno, & Critchley (Eds.), *World Seaweed Resources, An authoritative reference system* (pp. 176_185). Yokosuka: JICA.

Spalding, M., Taylor, M., Ravilious, C. (2003). Global Overview—The Distribution and Status of Seagrass In: Green EP, Short FT, Spalding MD (eds) *The World Atlas of Seagrasses: present status and future conservation*.

Standish, R. J., Hobbs, R. J., Mayfield, M. M., Bestelmeyer, B. T., Suding, K. N., Battaglia, L. L., Eviner, V., Hawkes, C. V., Temperton, V. M., Cramer, v. A., Funk, J. L., Thomas, P. A, Harris, J. A. (2014). Resilience in ecology: abstraction, distraction, or where the action is?. *Biological Conservation*, 177:43-51.

Te Stroet, C. B., et Snepvangers, J. J. (2005). Mapping curvilinear structures with local anisotropy kriging. *Mathematical geology*, 37(6):635-649.

Suding, K. N., Gross, K. L., Houseman, G. R. (2004). Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in ecology evolution*, 19(1):46-53.

Suykerbuyk, W., Bouma, T. J., Van Der Heide, T., Faust, C., Govers, L. L., Giesen, W. B., de Jong, D. J., Van Katwijk, M. M. (2012). Suppressing antagonistic bioengineering feedbacks doubles restoration success. *Ecological Applications*, 22(4):1224-1231.

Suykerbuyk, W., Bouma, T. J., Govers, L. L., Giesen, K., de Jong, D. J., Herman, P., Hendriks, J., van Katwijk, M. M. (2016). Surviving in changing seascapes: Sediment dynamics as bottleneck for long-term seagrass presence. *Ecosystems*, 19(2):296-310.

Suykerbuyk, W., Govers, L. L., van Oven, W. G., Giesen, K., Giesen, W. B., de Jong, D. J., Bouma, T. J., van Katwijk, M. M. (2018). Living in the intertidal: desiccation and shading

reduce seagrass growth, but high salinity or population of origin have no additional effect. *PeerJ*, 6:523.

Temmerman, S., Bouma, T. J., Govers, G., Wang, Z. B., De Vries, M. B., Herman, P. M. J. (2005). Impact of vegetation on flow routing and sedimentation patterns: Three-dimensional modeling for a tidal marsh. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 110:F04019.

Terrados, J., Borum, J. (2004). Why are seagrasses important?-Goods and services provided by seagrass meadows. *European seagrasses: an introduction to monitoring and management*, 35:8-10.

Tolman, H. L. (2009). User manual and system documentation of WAVEWATCH III TM version 3.14. Technical note, MMAB Contribution, 276, 220.

Touchette, B. W. (2007). Seagrass-salinity interactions: physiological mechanisms used by submersed marine angiosperms for a life at sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2):194-215.

Trut, G., Auby, I., Rigouin, L., Oger-Jeanneret, H., Ganthy, F., Cognat, M., Noel, C., Marchetti, S., Bauer, E. (2018). Directive Cadre sur l'Eau : Cartographie des herbiers de *Zostera marina* du Bassin d'Arcachon. *Rapport Ifremer*, ODE/UL/LER/AR/18.008. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00444/55526/>.

Turpin, D. H., Vanlerberghe, G. C., Amory, A. M., Guy, R. D. (1991). The inorganic carbon requirements for nitrogen assimilation. *Canadian Journal of Botany*, 69(5):1139-1145.

Udy, J. W., Dennison, W. C. (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(2):253-277.

Unsworth, R. K., Nordlund, L. M., et Cullen-Unsworth, L. C. (2019). Seagrass meadows support global fisheries production. *Conservation Letters*, 12(1):e12566.

Valiela, I., Bowen, J. L., York, J. K. (2001). Mangrove Forests: One of the World's Threatened Major Tropical Environments. *AIBS Bulletin*, 51(10):807-815.

- van der Heide, T., van Nes, E. H., Geerling, G. W., Smolders, A. J., Bouma, T. J., van Katwijk, M. M. (2007).** Positive feedbacks in seagrass ecosystems: implications for success in conservation and restoration. *Ecosystems*, 10(8):1311-1322.
- van der Heide, T., van Nes, E. H., van Katwijk, M. M., Olf, H., Smolders, A. J. (2011).** Positive feedbacks in seagrass ecosystems—evidence from large-scale empirical data. *PloS one*, 6(1):e16504.
- Van Katwijk, M. M., Bos, A. R., De Jonge, V. N., Hanssen, L. S. A. M., Hermus, D. C. R., De Jong, D. J. (2009).** Guidelines for seagrass restoration: importance of habitat selection and donor population, spreading of risks, and ecosystem engineering effects. *Marine pollution bulletin*, 58(2):179-188.
- van Katwijk, M. M., Bos, A. R., Hermus, D. C. R., Suykerbuyk, W. (2010).** Sediment modification by seagrass beds: Muddification and sandification induced by plant cover and environmental conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(2):175-181.
- van Keulen, M., Borowitzka, M. A. (2003).** Seasonal variability in sediment distribution along an exposure gradient in a seagrass meadow in Shoalwater Bay, Western Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57(4):587-592.
- Van Lent, F., Nienhuis, P. H., Verschuure, J. M. (1991).** Production and biomass of the seagrasses *Zostera noltii* Hornem. and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers. at the Banc d'Arguin (Mauritania, NW Africa): a preliminary approach. *Aquatic Botany*, 41(4):353-367.
- Vermaat, J. E., Beijer, J. A. J., Gijlstra, R., Hootsmans, M. J. M., Philippart, C. J. M., Van den Brink, N. W., Van Vierssen, W. (1993).** Leaf dynamics and standing stocks of intertidal *Zostera noltii* Hornem. and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson on the Banc d'Arguin (Mauritania). *Hydrobiologia*, 258(1-3) :59-72.
- Vermaat, J.E.,Verhagen, F.C.A. (1996).** Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem.: coupling demographic and physiological patterns. *Aquat Bot*, 52:259-281
- Vermaat J.E., Verhagen F.C.A., Lindenburg D. (2000).** Contrasting response in two populations of *Zostera noltii* Hornem. to experimental photoperiod manipulation at two salinities. *Aquat Bot*, 67:179-189

- Villazán, B., Brun, F. G., González-Ortiz, V., Moreno-Marín, F., Bouma, T. J., Vergara, J. J. (2016).** Flow velocity and light level drive non-linear response of seagrass *Zostera noltei* to ammonium enrichment. *Marine Ecology Progress Series*, 545:109-121.
- Waycott, M., Procaccini, G., Les, D. H., Reusch, T. B. (2007).** Seagrass evolution, ecology and conservation: a genetic perspective. In *Seagrasses: biology, ecology and conservation* (pp. 25-50). Springer, Dordrecht.
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kenworthy, W. J., Short, F. T., Williams, S. L., Kendrick, G. A. (2009).** Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(30):12377-12381.
- Welsh, D. T. (2000).** Nitrogen fixation in seagrass meadows: regulation, plant–bacteria interactions and significance to primary productivity. *Ecology Letters*, 3(1):58-71.
- Welsh, D. T., Bourgues, S., de Wit, R., Herbert, R. A. (1996).** Seasonal variation in rates of heterotrophic nitrogen fixation (acetylene reduction) in *Zostera noltii* meadows and uncolonised sediments of the Bassin d’Arcachon, south-west France. In *Coastal Lagoon Eutrophication and Anaerobic Processes (CLE AN.)* (pp. 161-174). Springer, Dordrecht.
- Van Wesenbeeck, B. K., Van de Koppel, J., Herman, P. M. J., Bakker, J. P., Bouma, T. J. (2007).** Biomechanical warfare in ecology; negative interactions between species by habitat modification. *Oikos*, 116(5):742-750.
- Widdows, J., Pope, N. D., Brinsley, M. D., Asmus, H., Asmus, R. M. (2008).** Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z. marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension. *Marine Ecology Progress Series*, 358:125-136.
- Zieman, J. C., Orth, R., Phillips, R. C., Thayer, G., Thorhaug, A. (1984).** Effects of Oil on Seagrass Ecosystems. *Restoration of Habitats Impacted by Oil Spills, Butterworth Boston. 1984. Edited by John Cairns, Jr. and Arthur L. Buikema, Jr., p 37-64, 5 Fig, 1 Tab, 82 Ref.*
- Zimmerman, R. C., Smith, R. D., Alberte, R. S. (1989).** Thermal acclimation and whole-plant carbon balance in *Zostera marina* L.(eelgrass). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 130(2):93-109.

- Zimmerman, R. C., Reguzzoni, J. L., Wyllie-Echeverria, S., Josselyn, M., Alberte, R. S. (1991).** Assessment of environmental suitability for growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in San Francisco Bay. *Aquatic Botany*, 39(3-4):353-366.
- Zimmerman, R. C., Reguzzoni, J. L., Alberte, R. S. (1995).** Eelgrass (*Zostera marina* L.) transplants in San Francisco Bay: role of light availability on metabolism, growth and survival. *Aquatic Botany*, 51(1-2):67-86.

Liste des Figures

- Figure 1 : (a.) évolution mondiale de la superficie des herbiers de phanérogames marines, (b.) évolution mondiale du pourcentage de sites en régression, en progression ou stables, (c.) évolution de la superficie des herbiers de zostères marines (*Zostera marina*) sur les côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, et (d.) évolution de la superficie des herbiers de zostères naines (*Zostera noltei*) sur les côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique. Données issues de Waycott *et al.* (2009) pour (a.) et (b.), et de Auby *et al.* (2018) pour (c.) et (d.)..... 19
- Figure 2 : Différents scénarios de réponse d'un écosystème lors d'une variation graduelle d'une condition externe : a. réponse de l'écosystème lisse et continue, b. réponse soudaine lorsqu'un seuil critique est atteint et c. réponse soudaine avec des équilibres instables entre deux ou plus états alternatifs stables. Les flèches indiquent la direction du changement. Dans le cas c. les équilibres en pointillés sont instables. Figure adaptée de Scheffer *et al.*, (2001)..... 21
- Figure 3 : (a) Evolution temporelle de l'énergie du vent et des concentrations en Matières En Suspension à Compiègne et aux Jacquets. (b, c) Relation entre les concentrations en matières en suspension (C_{MES}) et l'énergie du vent (E_{wind}) mesuré au Cap Ferret: (b) Compiègne (c) Jacquets (données issues du réseau de surveillance ARCHYD, Ifremer 2017) 22
- Figure 4 : Nomenclature couramment utilisée pour décrire les caractéristiques des phanérogames marines. (D'après Ganthy, 2011)..... 29
- Figure 5 : Structure verticale de l'écoulement horizontal (vitesse U et contrainte de cisaillement τ) : (a) en absence et (b) en présence de végétation (Ganthy, 2011)..... 35
- Figure 6 : Schémas des processus de rétrocontrôles avec l'hydrodynamique et la dynamique sédimentaire dans le cas d'une régression..... 40
- Figure 7 : Carte et localisation du Bassin d'Arcachon..... 42
- Figure 8 : Emprise de l'herbier de *Z. marina* en (a) 1989, (b) 2008 et (c) 2016..... 48
- Figure 9 : Schéma à l'échelle de *Zostera marina* et de *Zostera noltei*..... 49

Liste des Figures

Figure 10 : Evolution de l'emprise des herbiers de <i>Z. noltei</i>	51
Figure 11 : Localisation des neuf sites de prélèvements. Les parties subtidales apparaissent en bleu ciel. Les données d'extension des herbiers de <i>Z. marina</i> et de <i>Z. noltei</i> correspondent aux cartographies réalisées respectivement en 2016 et 2012.	57
Figure 12 : (a) Photographie d'un capteur HOBO® Pendant® UA-002-64 avec l'emplacement du capteur de lumière. (b) Photographie d'un capteur de lumière plan sur son support. (c) Schéma d'un capteur de lumière sur son support mis en place dans le lit sédimentaire.	59
Figure 13 : Photographie d'un capteur de pression sur son support.	60
Figure 14 : Variabilité spatiale des principales variables environnementales. (a) Temps d'immersion moyen ; (b) Percentile 75 des vitesses du courant ; (c) Temps de renouvellement océanique des masses d'eau ; (d) Temps de renouvellement des masses d'eau par les rivières. L'étendue des boîtes grises correspond au 1 ^{er} et au 3 ^{ème} quartile, avec une ligne à la médiane. Les moustaches s'étendent jusqu'aux points les plus extrêmes inclus dans l'intervalle 1.5 x interquartile.	70
Figure 15 : Distribution de la taille des particules lors des différents prélèvements mensuels (S0 à S11) pour chaque site	73
Figure 16 : Variabilité spatiale des principales caractéristiques sédimentaires. (a.) Taille du grain médian ; (b.) Densité sèche ; (c.) Teneur en matière organique pour chaque site.	74
Figure 17 : Série temporelle : (a) de l'irradiance à la station météo du Cap Ferret et de la lumière locale PAR _{site} reçue en chaque site ; (b) de la température moyenne.....	76
Figure 18 : Evolutions temporelles des principaux paramètres biologiques pour chaque site : (a.) biomasse épigée ; (b.) biomasse hypogée ; (c.) densité de pieds ; (d.) hauteur de pieds ; (e.) surface végétalisée ; (f.) recouvrement.	78
Figure 19 : Evolutions temporelles des principaux paramètres biochimiques pour chaque sites : (a.) teneur en carbone ; (b.) teneur en azote ; (c.) teneur en phosphore ; (d.) teneur en chlorophylle a et en chlorophylle b ; (e.) teneur en chlorophylle a+b	80

Liste des Figures

- Figure 20 : Corrélogramme des variables étudiées moyennées par site sur l'année du suivi ($n = 9$). Les valeurs correspondent aux coefficients de corrélation. Pour les corrélations significatives ($p < 0.05$), la couleur bleue indique une corrélation positive tandis que la couleur rouge indique une corrélation négative. 83
- Figure 21 : Corrélogramme des variables étudiées (9 sites et 11 dates ; $n = 99$). Les valeurs correspondent aux coefficients de corrélation. Pour les corrélations significatives ($p < 0.05$), la couleur bleue indique une corrélation positive tandis que la couleur rouge indique une corrélation négative. 84
- Figure 22 : Valeurs propres des dimensions obtenues par méthode d'analyse des composantes principales. 85
- Figure 23 : Représentation graphique de la contribution des variables aux dimensions. La taille et la couleur des pastilles correspondent au \cos^2 des variables pour la dimension correspondante. Un \cos^2 élevé indique une bonne représentation de la variable sur les axes principaux en considération. Dans ce cas, la variable est positionnée à proximité de la circonférence du cercle de corrélation et inversement. 86
- Figure 24 : Projection des variables et des individus sur les dimensions 1, 2 et 3. 88
- Figure 25 : Résultat du modèle pour les variables testées. (a.) Valeurs des coefficients du modèle (b , C_1 , C_2) ; (b.) valeurs des estimateurs statistiques $AICc$ et BIC et classement des variables ; (c.) valeurs des estimateurs statistiques $RMSE$ et $MASE$ et classement des variables. 92
- Figure 26 : Représentation radar du classement relatif des secondes variables testées avec le modèle statistique. « None » correspond au modèle intégrant seulement la lumière reçue par les herbiers. 93
- Figure 27 : Représentation radar montrant le classement relatif des secondes variables testées avec le modèle statistique pour chacun des sites. « None » correspond au modèle intégrant la lumière seulement, sans seconde variable. 94
- Figure 28 : Comparaison entre les biomasses épigées mesurées (en noir) et prédites pour chacun des sites : en bleu foncé (A0) le modèle à une seule variable PAR_{site} , en bleu clair (A1) la meilleure modalité testée pour l'ensemble des sites et en vert (S1) la meilleure modalité pour le site. 95

Liste des Figures

- Figure 29 : Représentation radar du classement relatif des secondes variables V_2 testées pour chacune des variables cibles : a. B_{leaf} ; b. B_{root} ; c. D_{shoot} ; d. H_{shoot} ; e. LAI ; f. Cov 101
- Figure 30 : Photographie du site ANDE en été montrant des amas d'algues. 104
- Figure 31 : Evolution saisonnière (a.) de la biomasse épigée, (b.) de la hauteur de pieds et (c.) de la densité de pieds de zostères naines, mesurées dans le Bassin d'Arcachon à différentes périodes historiques : avant (Auby 1991 - 9 sites échantillonnés) et après (Ganthy, 2011 – 4 sites échantillonnés ; présente étude – 9 sites échantillonnés) la régression des herbiers. Les années de prélèvement sont indiquées dans la légende (a.). 106
- Figure 32 : (a.) Relation entre la lumière reçue par les plantes en chaque site (PAR_{site}) et la teneur en chlorophylle (Chl_{a+b}) ; (b.) relation entre la lumière reçue par les plantes en chaque site (PAR_{site}) et la longueur de pieds (H_{shoot}) pour les sites situés sous le niveau moyen des océans. 108
- Figure 33 : Photographie du site FONT en été, montrant que les herbiers sont couverts d'eau (environ 10 cm). 111
- Figure 34 : Méthode de conversion des polygones à des pourcentages de recouvrement par maille. 120
- Figure 35 : MNT pour la bathymétrie de (a,b) 1993 (c,d) 2016 . La profondeur est donnée par rapport au zéro hydrographique. Plus la valeur est positive, plus importante est la profondeur. (e) Différentiel bathymétrique entre 1993 et 2016. 122
- Figure 36 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. noltei* : (a.) 1989 ; (b.) 2005 ; (c.) 2007 et (d.) 2012. Disparition, présence ou apparition des zostères naines dans les mailles : (e1) entre 1989 et 2005, (f1) entre 2005 et 2007 (g1) entre 2007 et 2012 et (h1) entre 1989 et 2012. Evolution du taux de recouvrement des mailles : (e2) entre 1989 et 2005, (f2) entre 2005 et 2007 (g2) entre 2007 et 2012 et (h2) entre 1989 et 2012. 124
- Figure 37 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 ; (b.) 2008 et (c.) 2016. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles : (d) entre 1989 et 2008, (e) entre 2008 et 2016 et (f) entre 1989 et 2016. 127

Liste des Figures

- Figure 38 : Evolution de l'emprise des herbiers des zostères naines en fonction de la bathymétrie de 1993 ou de 2016 : (a) évolution des surfaces colonisées, (b) évolution des surfaces colonisées par les herbiers normalisées rapport à l'emprise de 1989. ... 129
- Figure 39 : Evolution de l'emprise des herbiers des zostères naines en fonction de la pente du fond : (a) évolution des surfaces colonisées, (b) évolution des surfaces colonisées par les herbiers normalisées rapport à l'emprise de 1989. 130
- Figure 40 : Evolution de l'emprise des herbiers des zostères marines en fonction de la bathymétrie : (a) évolution des surfaces colonisées, (b) évolution des surfaces colonisées par les herbiers normalisées rapport à l'emprise de 1989. 132
- Figure 41 Evolution de l'emprise des herbiers des zostères marines en fonction de la pente du fond : (a) évolution des surfaces colonisées, (b) évolution des surfaces colonisées par les herbiers normalisées rapport à l'emprise de 1989. 133
- Figure 42 : Schéma d'une obstruction parallélépipédique choisie pour représenter les feuilles des zostères dans le modèle 3D. 136
- Figure 43 : Schéma (a) de la segmentation d'une obstruction subissant un courant et (b) du bilan des forces s'appliquant sur un segment. 137
- Figure 44 : Extension spatiale des quatre rangs imbriqués du modèle MARS3D pour la configuration d'Arcachon. 137
- Figure 45 : Schéma de la discrétisation de la hauteur d'eau pour les calculs en 3D (coordonnées sigma). 138
- Figure 46 : Distribution spatiale des longueurs de rugosité (z_0) représentatives de la structure et de la nature des fonds. Les valeurs de z_0 retenues après calibration sont également indiquées. 139
- Figure 47 : (a, b, c) Percentile 75 des vitesses de courant au fond simulées pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016 avec le recouvrement des herbiers associé. (d, e, f) Comparaison des percentiles 75 des vitesses de courants engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016 avec l'évolution du recouvrement des herbiers associée. 145

Liste des Figures

- Figure 48 : (a, b, c) Percentile 75 des vitesses de courant au fond simulées pour des herbiers de caractéristiques hivernales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016 avec le recouvrement des herbiers associé. (d, e, f) Comparaison des percentiles 75 des vitesses de courants engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016 avec l'évolution du recouvrement des herbiers associée. 148
- Figure 49 : (a, b, c) Energie hydrodynamique cumulée au fond (F_{165}) simulée pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Comparaison de l'énergie hydrodynamique cumulée induite par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016..... 149
- Figure 50 : (a, b, c) Temps de renouvellement des masses d'eau simulé pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Comparaison du temps de renouvellement induit par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016..... 151
- Figure 51 : (a, b, c) Circulation générale simulée pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Normes résiduelles induites par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016..... 153
- Figure 52 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 et (c.) 2008. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles entre 1989 et 2008.(b, d) Percentile 75 des vitesses de courant sur le fond pris sur l'ensemble d'un cycle morte eau – vive eau simulées avec l'emprise des herbiers : (b) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 1989, (d) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 2008. (f) Variation des percentiles 75 des vitesses de courants engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers de *Z. marina* entre 1989 et 2008. 155
- Figure 53 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 et (c.) 2008. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles entre 1989 et 2008.(b, d) F_{165} simulés avec l'emprise des herbiers : (b) de *Z. noltei* de 1989 et

Liste des Figures

- de *Z. marina* de 1989, (d) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 2008. (f) Variation des F_{165} engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers de *Z. marina* entre 1989 et 2008. 157
- Figure 54 : Photographies illustrant la destruction des herbiers par les courants..... 161
- Figure 55 : (a) Variation de (a1) F_{075} , (a2) F_{165} et (a3) F_{250} induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008. (b) Relation entre la variation de F induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008 et les zones de disparition de *Z. noltei* entre 1989 et 2007. (c) Représentation spatiale du produit entre la variation de (c1) F_{075} , (c2) F_{165} et (c3) F_{250} induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008 et le pourcentage régression de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 en chaque maille du MNT. Répartition de l'occurrence d'explication ou de non explication de l'hypothèse en fonction de (d1) ΔF_{075} , (d2) ΔF_{165} et (d3) ΔF_{250} 163
- Figure 56 : (a) Variation de (a1) F_{075} , (a2) F_{165} et (a3) F_{250} induite par l'évolution de l'emprise de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 et de *Z. marina* entre 1989 et 2008. (b) Relation entre la variation de F induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008 et de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 et les zones de disparition de *Z. noltei* entre 2007 et 2012. (c) Représentation spatiale du produit entre la variation de (c1) F_{075} , (c2) F_{165} et (c3) F_{250} induite par l'évolution de l'emprise de *Z. marina* entre 1989 et 2008 et de *Z. noltei* entre 1989 et 2007 et le pourcentage régression de *Z. noltei* entre 2007 et 2012 en chaque maille du MNT. Répartition de l'occurrence d'explication ou de non explication de l'hypothèse en fonction de (d1) ΔF_{075} , (d2) ΔF_{165} et (d3) ΔF_{250} 164
- Figure 57 : (a) ΔF_{165} induit par l'évolution de l'emprise des deux espèces d'herbiers entre 1989 et 2012. (b) Erosion ou accrétion, ΔZ entre 1993 et 2016. Produit de ΔF_{165} et de ΔZ pour les zones en érosion (c) et en accrétion (d). Les zones en vert et en violet sont respectivement celles où il existe une relation positive ou négative entre ΔF_{165} et ΔZ 168
- Figure 58: Variations décennales de l'indice hivernal de la NAO et trajectoire du Cap Ferret (Nahon, 2018) 169
- Figure 59 : Cartographie d'habitat potentiel (en vert, conditions hydrodynamiques favorables et présence d'herbiers; en bleu, conditions hydrodynamiques favorables et absence

Liste des Figures

d'herbiers; en orange, conditions hydrodynamiques défavorables et présence d'herbiers; en rouge, conditions hydrodynamiques défavorables et absence d'herbiers) de <i>Z. marina</i> en (a) 1989 et (b) 2012 en fonction de l'énergie hydrodynamique sur le fond ; distribution de la présence ou de l'absence de <i>Z. marina</i> en 1989 et en 2012 en fonction de la lumière incidente parvenant au fond.....	172
Figure 60 : Cartographie d'habitat potentiel (en vert, conditions hydrodynamiques favorables et présence d'herbiers; en bleu, conditions hydrodynamiques favorables et absence d'herbiers; en orange, conditions hydrodynamiques défavorables et présence d'herbiers; en rouge, conditions hydrodynamiques défavorables et absence d'herbiers) de <i>Z. noltei</i> en (a) 1989 et (b) 2012 en fonction de l'énergie hydrodynamique sur le fond ; distribution de la présence ou de l'absence de <i>Z. noltei</i> en 1989 et en 2012 en fonction de la lumière incidente parvenant au fond.	174
Figure 61 : Régression des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon : (a.) chronologie des évènements, (b.) modèle conceptuel des principaux mécanismes établi sur la base des observations et résultats relatifs aux herbiers et aux facteurs potentiellement impliqués.....	184

Liste des Tables

Table 1 : Estimation de la production primaire annuelle des différents compartiments dans le Bassin d’Arcachon (mesures ou estimations selon les cas).....	46
Table 2 : Identification et localisation des sites.	56
Table 3 : Nomenclature des variables utilisées dans le chapitre.	58
Table 4 : Exemples de taux de colonisation et de recouvrement.....	63
Table 5 : Variabilité spatiale des paramètres environnementaux et biologiques pour chaque site.....	71
Table 6 : Résultats (F et p-values) obtenues à partir d’ANOVAs.....	81
Table 7 : Valeurs des estimateurs statistiques relatifs à la capacité du modèle à une variable à prédire les biomasses mesurées sur le terrain pour chacune des variables testées (la lumière locale reçue en chaque site – PAR_{site} , l’irradiance reçue à la station Météo France du Cap Ferret – I_{r0} , les moyennes des températures mesurées en chaque site, T_{mean}). Pour chacun des quatre estimateurs présentés, plus la valeur est faible, meilleure est la prédiction.....	89
Table 8 : Secondes variables alternativement testées en fonction des processus écologiques suspectés.....	89
Table 9 : Valeurs des coefficients pour les différentes variables biologiques prédites en fonction des variables V_2 testées. Les valeurs colorées correspondent aux coefficients C_2 qui permettent d’améliorer la prédiction par rapport au modèle ne prenant en compte que la lumière : en rouge, les coefficients négatifs (impact négatif) et en vert les coefficients positifs (impact positif).....	98
Table 10 : Valeurs des estimateurs statistiques pour les différentes variables V_2 pour chacune des variables cibles	99
Table 11 : Classification des types d’herbiers selon leur pourcentage de recouvrement.....	120
Table 12 : Comparaison des résultats des simulations de calibration et de validation du modèle avec les données mesurées sur le terrain (Ganthy, com. pers.).	141

Liste des Tables

Table 13 : Extension des herbiers pour les différentes simulations réalisées.	142
Table 14 : Caractéristiques des herbiers en fonction de la saison. Données issues de Ganthy (2011) et Auby et al., 2011).	142
Table 15 : Extension des herbiers pour la simulation complémentaire réalisée.	142
Table 16 : Récapitulatif des couleurs utilisées dans les Figures 59 et 60.	170

ANNEXES

Annexe A : Cognat, M., Ganthy, F., Auby, I., Barraquand, F., Rigouin, L., & Sottolichio, A. (2018). Environmental factors controlling biomass development of seagrass meadows of *Zostera noltei* after a drastic decline (Arcachon Bay, France). *Journal of sea research*, 140, 87-104.

**Environmental factors controlling biomass development of seagrass meadows of
Zostera noltei after a drastic decline (Arcachon Bay, France)**

Mathis COGNAT^{1,2}, Florian GANTHY^{1,*}, Isabelle AUBY¹, Frédéric BARRAQUAND³, Loïc
RIGOUIN¹, Aldo SOTTOLICHIO²

¹Ifremer LER/AR, Quai du Commandant Silhouette, FR33120 ARCACHON.

²UMR CNRS 5805 EPOC, Allée Geoffroy St Hilaire, CS50023, FR33615 PESSAC cedex,
France

³Chaire ETI Labex COTE, Université de Bordeaux, Bât. B2 - Allée Geoffroy St-Hilaire,
FR33615 Pessac

* Corresponding author: florian.gantry@ifremer.fr

ABSTRACT:

The relative impact of light, depth, hydrology, hydrodynamics, sediment and nutrients on growth of the seagrass *Zostera noltei* was investigated in Arcachon Bay, where the extent of seagrass beds has been decreasing for 20 years. A comprehensive multi-parameter survey of 9 sites was conducted monthly over one year. A three-parameter logistic growth model was fitted to biomass data to unravel the relative contributions of environmental factors on seagrass growth. The present study highlights the fact that, in addition to the dominant positive effect of light on plant growth, the hydrological and hydrodynamic parameters were important drivers for *Z. noltei* growth at the scale of the whole Bay. At the scale of individual sites, other factors such as macroalgal mats or micro-topography (such as presence of tidal pools) may also influence seagrass growth. The statistical model also suggested that the different factors contribute differently to *Z. noltei* growth in different sites. Finally, as the model is not able to predict biomass accurately for sites that received very little light, and seagrasses in these sites having higher chlorophyll content and longer shoots, we suspect that adaptation to low light condition was at play. In a global context of seagrass beds decline, our study provides a framework to disentangle the site-specific effects of physical and biological drivers on seagrass seasonal growth.

KEY WORDS: Physical parameters, Light, Hydrodynamics, Adaptation, Statistical growth model

1 INTRODUCTION

Seagrass meadows are found worldwide in coastal areas and represent one of the most valuable coastal resources for the ecosystem services they provide (Costanza *et al.*, 1997; Orth *et al.*, 2006). Seagrass meadows are highly productive, and are well-known ecosystem engineers (Bos *et al.*, 2007; van der Heide *et al.*, 2007). They dampen hydrodynamic energy from waves (Paul and Amos, 2011) and currents (Winddows *et al.*, 2008), promote sediment deposition and reduce resuspension (Ganthy *et al.*, 2015), and therefore tend to create stable habitats for many species (Duffy, 2006). Despite their ability to change their own physical environment, they are very sensitive to environmental quality (Orth *et al.*, 2006) and a worldwide decline of seagrasses was observed during the last century (Orth *et al.*, 2006; Waycott *et al.*, 2007). Multiple factors can contribute to their decline (Orth *et al.* 2006): sediment and nutrient runoff, physical disturbance, invasive species, disease, fishing practices, aquaculture, algal bloom, global warming, etc.

In this global context, an important decline in the extent of seagrass beds was also recently reported in Arcachon Bay (South French Aquitaine Coast, Figure 1). This shallow semi-enclosed bay has a total area of 174 km² with 70% of intertidal flats. These mudflats are colonized by dwarfgrass (*Z. noltei*), while eelgrass (*Z. marina*) occupies the shallow subtidal sector around the channel edges (Figure 1). Plus *et al.* (2010) showed that between 1989 and 2007, the total area of *Z. noltei* meadows has decreased by 33 % (from 68.5 km² to 45.7 km²) while the area of *Z. marina* meadows has decreased by 74 % (from 3.7 km² to 1.0 km²). Concurrently to *Zostera* spp. decline, suspended sediment concentration increased (ARCHYD hydrological network, Ifremer 2017). This increased turbidity is unlikely to be due to an intensification in the wind-waves regime, as wind energy did not change significantly during this period (data from Météo France weather station). Furthermore, local authorities reported a massive accumulation of mud over eastern sandy beaches and channels. Because *Z. noltei* beds are known as efficient sinks of fine sediments in Arcachon Bay (Ganthy *et al.*, 2013; Kombiadou *et al.*, 2014), observed changes in sediment dynamics are suspected of being one of the direct consequences of *Zostera* decline.

Light available for photosynthesis is commonly considered to be the principal factor limiting *Zostera* spp. maximum depth distribution (Duarte, 1991; Villazán *et al.*, 2016). Thus, an increase in suspended sediment concentration in the bay would contribute to a self-

amplification mechanism (i.e. positive feedback process; Carr *et al.*, 2010; Suykerbuyk *et al.*, 2016). However, previous studies showed that *Zostera*, to a certain extent, is able to accommodate to various light conditions through biochemical (changes in pigment content) or through structural response (changes of leaf length and width) (Auby *et al.*, 1999; Li *et al.*, 2013; Ochieng *et al.*, 2010; de los Santos *et al.*, 2010).

Wave-induced stress and currents are often considered as the main factors controlling the upper depth limit of seagrass beds by preventing their establishment (Balke *et al.*, 2014) and damaging or uprooting of plants (Fonseca & Bell, 1998; Koch, 2001). Fonseca & Bell (1998), among others, also showed that seagrass fragmentation was related to current speed and wave disturbance. Thus, changes in hydrodynamics induced by *Zostera* spp. decline in Arcachon Bay may also have exacerbated the regression. Although *Zostera* spp. are known to acclimate to strong hydrodynamics (through changes in their morphometry, architecture and mechanical traits; Koch *et al.*, 2006), de los Santos *et al.* (2010) indicated that such adaptation responses to current velocities make them more vulnerable to light deprivation.

Temperature is also known to influence *Z. noltei* growth and mortality. Auby *et al.* (1999) and Plus *et al.* (2005) showed an increase of dwarfgrass photosynthetic efficiency in Arcachon Bay when temperature increased from 7 to 25 °C. Moreover, Massa *et al.* (2009) highlighted an important negative effect of heat shocks (temperatures around 39 °C) on *Z. noltei* shoot survival and photosynthetic efficiency. Depth (hypsometry) can modulate the effects of a heat shock on intertidal *Zostera* spp. as it directly determines out-of-water time and subsequent desiccation effects (Leuschner *et al.*, 1998). In Arcachon Bay, *Zostera* spp. decline began after two summers of heatwaves (2003 and 2006), with unusual maximum water temperatures (> 36°C) recorded in the eastern shallow waters where the decline started. Thus, it is suspected that these conditions explain the initiation of die off (Auby *et al.*, 2011).

In Arcachon Bay, the total annual freshwater input is about 650 10⁶ m³ and leads to seasonal and spatial variations in salinity ranging between 22 and 35. Effects of salinity on this euryhaline species seem negligible. Indeed, *Z. noltei* can develop in a large range of salinity conditions, from marine to brackish waters down to a salinities of 5 (Fernández-Torquemada and Sánchez-Lizaso, 2011; Vermaat *et al.*, 2000).

Nutrient availability can limit seagrass growth in oligotrophic environments (Short, 1987). Conversely, high nutrient loading may enhance biomass of opportunistic macroalgae, epiphytes and phytoplankton, which reduces light availability for seagrasses (Brun et al., 2003; McGlathery, 2001; Orth et al., 2010). It also increases organic input in sediments, leading to enhanced NH_4 , NH_3 and sulphide concentrations that can be toxic for seagrasses (Burkholder et al., 1992; Govers et al., 2014). Furthermore, Soissons et al. (2018) showed for *Z. noltei* that the mechanical traits of their leaves changed pending on nutrient availability. For instance, under more eutrophic conditions, leaves become more vulnerable to physical forces. Nutrients concentrations in Arcachon bay exhibits a decreasing gradient from inner to outer parts of the system due to the dilution of riverine inputs. In eastern areas, eutrophic conditions may occur, leading to proliferation of green algae (mostly *Monostroma* and *Enteromorpha*). By contrast, in western parts of the bay where oceanic water dominates, nutrient concentrations are relatively lower so that these areas can be considered as oligotrophic (Castel et al., 1996).

As for nutrients, the eastern parts of the bay are more contaminated by herbicides and biocides than the western part. Herbicides mainly come from the Eyre river (corn farming watershed), while biocides contamination comes from antifouling paints and can be important in the bay, given the large number of boats for recreational use, shellfish farming and fishing (Auby & Maurer, 2004; Auby et al., 2007, 2011; Fauvelle, 2012). These contaminants mainly affect seagrasses by altering photosynthesis processes (Chesworth et al., 2004; Gao et al., 2011; Nielsen & Dahllöf, 2007). Furthermore, high temperatures (28°C) enhance the effect of contaminants (herbicides + copper), leading to growth inhibition and differential gene expression (Gamain et al., 2018).

From this overview it appears that in the Arcachon Bay, the reasons for the triggering of *Zostera* spp. reduction seem established, but the role of physical factors in the resulting cycle involving seagrass and sedimentary processes remains unclear. This is a major obstacle to understanding the ongoing seagrass decreasing trend, and to prioritize management actions for *Zostera* spp restoration. A large in situ data collection effort was required, in order to assess and sort the relative contributions of environmental factors (light availability, temperature, hydrodynamics, bed sediments characteristics) favouring/reducing *Z. noltei* biomass development within Arcachon Bay. To achieve this objective, nine contrasted

seagrass beds were monitored over a year, by measuring monthly biological, sedimentological and physical parameters. Hydrological and hydrodynamics conditions could also be characterised at each site from a numerical fine-scale hydrodynamic model (Kombiadou et al., 2014). We compared the relative contribution of the different factors using a statistical growth model.

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Study area and site description

Arcachon Bay is located on the South French Atlantic Coast (44°40' N, 1°10' W, Figure 1). Its latitude induces an oceanic climate, with average air temperatures varying between about 8 °C in winter and 22 °C in summer (Météo France weather station), while average water temperature ranges from about 8 °C in winter up to 23 °C in summer with large spatio-temporal fluctuations (Ifremer, 2017).

A wide two-channel inlet allows water exchange between the bay and the ocean, mainly forced by semi-diurnal tides (tidal range varying between 0.8 and 4.6 m). Tidal currents are very strong within main channels (up to 2 m.s⁻¹) and are weaker within secondary channels and on tidal flats (0.1 to 0.5 m.s⁻¹). Despite the winter storms occurring in the bay of Biscay, that induce heavy swells along the Aquitaine coast, the well-developed ebb delta and the multiple sand banks limit the propagation of ocean waves into the bay (Pedreros et al., 2008). Most of the waves are therefore induced by local wind (Parisot *et al.*, 2008). Sediment characteristics in the bay reflect the prevailing impact of tides with presence of gravels and coarse sand within main channels, sand and muddy sand within secondary channels, and sandy mud and mud on intertidal flats. The tidal pumping leads to an outer-inner turbidity gradient.

The spatio-temporal investigation of relationships between *Z. noltei* standing stocks and environmental factors was performed through a one-year field survey (December 2015 - December 2016). Monthly measurements were performed at 9 intertidal sites distributed

over the whole of the Bay (Figure 1), selected for their different depths, environmental conditions and seagrass cover (Table 1).

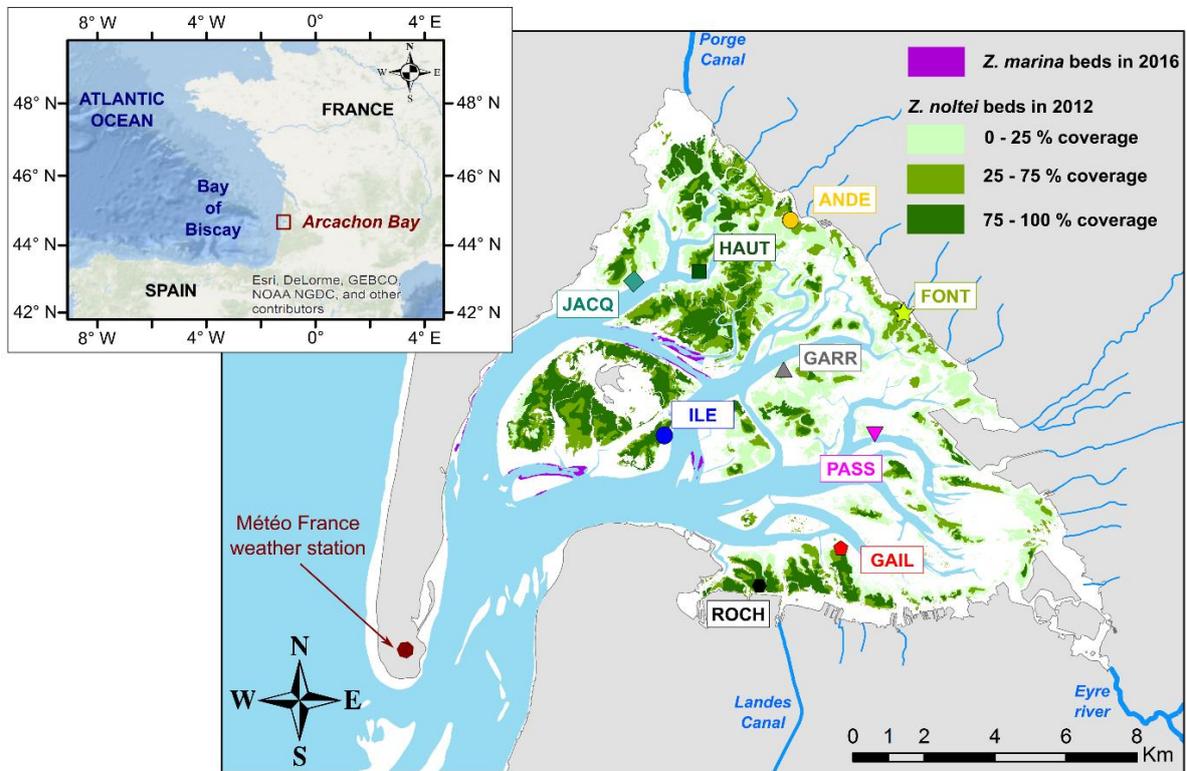


Figure A-1. General location of Arcachon Bay and of the nine sampling sites. Subtidal areas are shown in sky blue. Maps showing the extent of *Z. marina* and *Z. noltei* beds indicate their coverage in 2016 and 2012 respectively.

Maximum water depth (high spring tide, $H_{wat,max}$, m) ranges from 3.44 m for the deepest site (GARR) to 2.09 m for the shallowest site (FONT). These values reflect the span of *Z. noltei* depth distribution within the bay (Auby & Labourg, 1996). Each site consisted of a 10 m by 10 m square area (100 m²) which was delimited by bamboo rods at the beginning of the survey (first site inspection).

2.2 Environmental parameters

At each site, mean daily light received by plants (PAR_{site} , mol photons.m⁻².day⁻¹), mean temperature (T_{mean} , °C), averaged immersion time (I_{time} , hour.day⁻¹), and 75th percentiles of a modified relative wave exposure index (REI_{75} , no unit) were computed for each survey period

(i.e. the time between two site inspections) from high frequency measurements. Simultaneously, bulk dry density (ρ_{dry} , in kg.m^{-3}), median grain size (D_{50} , μm) and organic matter content (OM_{sed} , in %) of the uppermost 5 cm of bed sediments were obtained at each site and site inspection from sediment samples. For a full description of the experimental protocol used to measure these environmental parameters, see Appendix A.

Mean daily irradiance (I_{r0} , $\text{J.cm}^{-2}.\text{day}^{-1}$) was computed from total daily irradiance retrieved from the Météo-France weather station located on Cap Ferret (Figure 1), averaged over a survey period.

To complete this collection of environmental variables, additional physical parameters were derived from the MARS3D numerical model. This hydrodynamic model (Lazure and Dumas, 2008) was implemented on Arcachon Bay by Plus *et al.* (2009) and improved by Kombiadou *et al.* (2014). We used a 3-dimensional version (horizontal resolution of 235 m) that explicitly takes into account the hydrodynamic modification induced by *Z. noltei* beds. A two month simulation was performed using an empirically-based tide (FES2012 solution, Carrère *et al.*, 2013) to capture the natural variability of tidal forcing. Freshwater inputs were set as constant equal to yearly average values. Seagrass beds were parameterised using the latest seagrass map (2012) and mid-development (early summer) seagrass characteristics (leaf densities, width and length).

First, 75th percentiles of near-bed velocities (V_{75} , m.s^{-1} , averaged from the bed to 0.5m above the bed) were computed for each site because high current velocities are expected to cause uprooting or damage seagrass leaves. Secondly, local flushing (so-called water residence) time (F_{tot} , day) which corresponds to the time required for the replacement of 67% of local water by waters coming from the ocean or from the rivers (Koutitonsky *et al.*, 2004), was computed over the whole model domain and then extracted for each site. A second simulation, was performed without freshwater inputs, to compute local oceanic flushing time (F_{sea} , day). In the latter case, water could only be renewed by sea water. By subtracting F_{sea} from F_{tot} , we obtained F_{riv} (day) that can be equated to the local impact of rivers. Values of F_{riv} are positive, and indicate the decrease of oceanic flushing time induced by rivers.

2.3 Seagrass biological parameters

At every sampling time, the area where seagrasses were present (V_{area} , %) was visually estimated as a percentage of the total surface area of the site (100 m). In order to estimate leaf cover (Cov , %) in vegetated areas, 5 quadrats (0.5 x 0.5 m) were randomly placed on seagrass meadows and photographed for image analysis using image processing software (Image J) following the protocol for the European Water Framework Directive (Auby *et al.*, 2014). The extents of leaf cover obtained were then averaged over the five replicates.

Typical biometric parameters (above-ground biomass, B_{leaf} , below-ground biomass, B_{root} , shoot density D_{shoot} , and shoot length, H_{shoot}) were measured from three replicates following a protocol fully detailed in Appendix A. Finally, leaf chlorophyll-a (Chl_a , mg.g DW⁻¹) and chlorophyll-b (Chl_b , mg.g DW⁻¹) contents, as well as carbon (C_{leaf} , %), nitrogen (N_{leaf} , %) and phosphorus (P_{leaf} , %) contents were determined from seagrass leaves collected 10 meters around the site area (see Appendix A for a detailed protocol).

2.4 Data analysis and seagrass growth modelling

Differences between sites and surveys were tested for all measured variables (biometry, chlorophyll and nutrient contents, sediment characteristics), using a two-way analysis of variance (ANOVA, using SigmaPlot® 12.5). Differences between sites for model-derived variables (V_{75} , F_{sea} and F_{riv}) were tested with one-way ANOVA. The reader is referred to Appendix B for further details on spatio-temporal variability of measured parameters.

2.4.1 Statistical model description

In order to assess and sort the relative contributions of environmental factors controlling *Z. noltei* growth in Arcachon Bay, a statistical growth model was built. Among numerous growth models that have been developed for plants over the years, the logistic (three parameters or more) growth model is the most commonly utilized (Paine *et al.*, 2012). It describes an S-shaped biomass dynamic, where an increase in biomass leads to a slowdown of biomass growth, so that biomass eventually reaches an asymptote.

The basic three-parameter logistic growth rate (per biomass unit) model is given by Eq.1:

$$\frac{1}{B_{leaf}} \frac{dB_{leaf}}{dt} = r \left(1 - \frac{B_{leaf}}{K} \right) \quad (\text{Eq. 1})$$

where B_{leaf} is leaf biomass, r is the maximum growth rate and K indicates the value of the theoretical maximal possible biomass. In a biomass growth context, this means that the rate of growth per unit biomass declines linearly from r when biomass is 0 to 0 when biomass goes K . For now, we consider r as a constant but it was varied for model fitting. Below, we operationalize the model by transforming it to discrete-time.

Writing down the per unit biomass growth rate as a linear function of biomass gives (Eq. 2):

$$\frac{1}{B_{leaf}} \frac{dB_{leaf}}{dt} = \frac{d \ln(B_{leaf})}{dt} = r - b B_{leaf} \quad (\text{Eq. 2})$$

with $b=r/K$ the coefficient responsible for the slowdown of growth when biomass increases.

Eq. 2 is the approximately equivalent to the discrete-time version given in Eq. 3:

$$\ln \left(\frac{B_{leaf_{t+1}}}{B_{leaf_t}} \right) \approx r - b B_{leaf_t} \quad (\text{Eq. 3})$$

Now, we relate biomass to per capita growth with Eq.4:

$$y_t = \ln \left(\frac{B_{leaf_{t+1}}}{B_{leaf_t}} \right) = \ln(B_{leaf_{t+1}}) - \ln(B_{leaf_t}) \quad (\text{Eq. 4})$$

with y_t the relative growth rate, which we measure from the data.

We can now relate y_t to B_t statistically through Eq. 5 which is easily fitted to data using a classic linear regression:

$$y_t = r - b B_{leaf_t} + \varepsilon_t \quad (\text{Eq. 5})$$

with $\varepsilon_t \approx N(0, \sigma^2)$

For this study, we assume that the maximum growth rate, r , is affected by various covariates. Since b is constant, this means that the carrying capacity $K=r/b$ can vary among sites. The link to covariates can be made explicit by decomposing r (Eq. 6)

$$r = r_0 + c_1 V1_{t,s} + c_2 V2_{t,s} \quad r = r_0 + c_1 V1_{t,s} + \dots + c_i V i_{t,s} \quad (\text{Eq. 6})$$

Where r_0 is the site-independent growth rate, $V_{i,t,s}$ are time and site dependent variables and c_i are coefficients obtained from multiple regression. The full model becomes:

$$B_{leaf_{t+1}} = B_{leaf_t} + e^{(r_0 + c_1 V_{1,t,s} + \dots + c_i V_{i,t,s} - b B_{leaf_t})} \quad (\text{Eq. 7})$$

Although it is possible to introduce a high number of environmental variables within the model, Paine *et al.* (2012) recommend sticking to very simple growth models with few covariates. This is especially applicable to our study, where time series have a limited length. For this reason, we aim at predicting biomass using two models: the first, where only one environmental variable is taken into account and a second, with two variables. Environmental variables may be closely interdependent. For instance, light reaching plants depends on hypsometry and hydrodynamics, which modifies sediment dynamics and thus water clarity. For this reason, it is of primary importance to remove collinearity between multiple environmental variables contributing to a given model (Dormann *et al.*, 2013; Graham *et al.*, 2003). In order to do this, we introduce within the model the sequential regression method (Graham *et al.*, 2003). This method is composed of the two following steps: (1) identification of a sequence of importance for the explanatory variables on the basis of biological questioning; (2) computation of the independent contribution of each explanatory variable, with the second variable regressed against the first (most important), and the residuals of this regression used as the second variable.

As a first step, the main seasonal environmental variables (T_{mean} , Ir_0 and PAR_{site}) were tested to choose the first model variable. The local light received by plants (PAR_{site}), which integrates both seasonal and site effects, produced the best biomass predictions (see Appendix C for further details). It was thus selected as the first variable for the model. In a second step, we tested alternatively the second model variable among the many other possibilities (Table 2).

For each tested variable all data (surveys and replicates) from all the sites (n=297) were used to perform the model regression. Model predictions were then computed for each replicate (providing for each site one time-series per replicate). Statistical estimation of prediction quality were computed over the three replicates. For better readability, when predictions were plotted, they were averaged over the three replicates.

First, statistical estimators for model prediction quality were computed over all sites, providing the relative contributions of environmental factors across the Bay. Second, statistical estimators were computed for each site, providing site-specific relative contributions of factors.

All modelling steps were coded in Python, and the *curve_fit* function from Scipy package was used for regressions; this function performs a non-linear least-squares using the Levenberg-Marquardt algorithm.

2.4.2 Statistics for model evaluation

In order to quantify model reliability, the following four metrics were used:

- *AICc*: the corrected Akaike information criterion is an approximately unbiased estimator of the expected Kullback-Leibler information (Aho *et al*, 2014).
- *BIC*: the Bayesian information criterion (Aho *et al*, 2014).
- *RMSE*: the Root Mean Squared Error (Hyndman and Koehler, 2006).
- *MASE*: the Mean Absolute Scaled Error (Hyndman and Koehler, 2006).

For all these metrics, the lower the values, the more parcimonious the model.

3 RESULTS

3.1 Spatio-temporal variability of environmental factors

Immersion time (I_{time}), ranged from 10.6 to 14.1 hour.day⁻¹ for seven of the nine sites (Table 1), while extremely high values were found for the two deepest sites: JACQ ($I_{time}=16.7$ hour.day⁻¹) and GARR ($I_{time} =20.7$ hour.day⁻¹). Percentile of modelled current velocities (V_{75}) ranged from 0.07 to 0.47 m.s⁻¹ (Table 1). Five sites (ANDE, FONT, ROCH, HAUT and JACQ) were exposed to velocities lower than 0.3 m.s⁻¹, while for four sites (GARR, PASS, GAIL and ILE) velocities were higher than 0.3 m.s⁻¹. Flushing times (F_{sea} ; Table 1) ranged from 16.1 days at the western site (ILE) to more than 23.5 days at eastern sites (HAUT, ANDE and FONT). Quite similar patterns were observed for the impact of rivers (F_{riv} ; Table 1) with values ranging from 1.5 days (ILE) to more than 3 days (PASS, HAUT, ANDE and FONT).

The yearly average of sedimentological parameters (D_{50} and φ_{dry}) indicated that sites ranged from sandy-mud (ANDE, JACQ and ROCH) to muddy-sand (ILE), with the highest organic matter content ($OM_{sed}=6.83\%$) for the muddiest site, ANDE, and the lowest ($OM_{sed}=1.50\%$) for the sandiest site, ILE (Table 1). Not surprisingly, these differences in bed sediment characteristics reflect hydrodynamics parameters (velocity and wave exposure index).

Irradiance received at the Cap Ferret weather station (I_{r0}) varied seasonally (Figure 2a), with lowest values during winter ($0.5 \text{ kJ.cm}^{-2}.\text{day}^{-1}$) and highest values during summer ($2.25 \text{ kJ.cm}^{-2}.\text{day}^{-1}$). Concerning the local light effectively received by plants (PAR_{site} , Figure 2a), the main shape of the curve highlights similar patterns to I_{r0} . Although the local light effectively received by plants (PAR_{site} , Figure 2a) showed similar temporal variability, significant differences between sites were found (Figure 2a). For example, in August, light at GAIL (about $80 \text{ mol photons.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$) was more than two times higher than in GARR (about $30 \text{ mol photons.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$). During July, a very low value (about $17 \text{ mol photons.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$) was observed at ANDE. Time-series of mean temperature (T_{mean}) varied from $9.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ in winter to $24.2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ in summer, while overall recorded temperatures over the studied period range ranged from -3.8 to $46.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figure 2b). For the wave exposure index (REI_{75}), the spatial variability was significant (Figure 2c), while no general clear seasonal signal was observed. Relative wave exposure (REI_{75}) values at ANDE and FONT were low (about 1) while GARR, GAIL and ILE exhibited relatively high values (around 3.5). For further details on spatio-temporal variability of environmental parameters, the reader is referred to Appendix B.

Annexe A

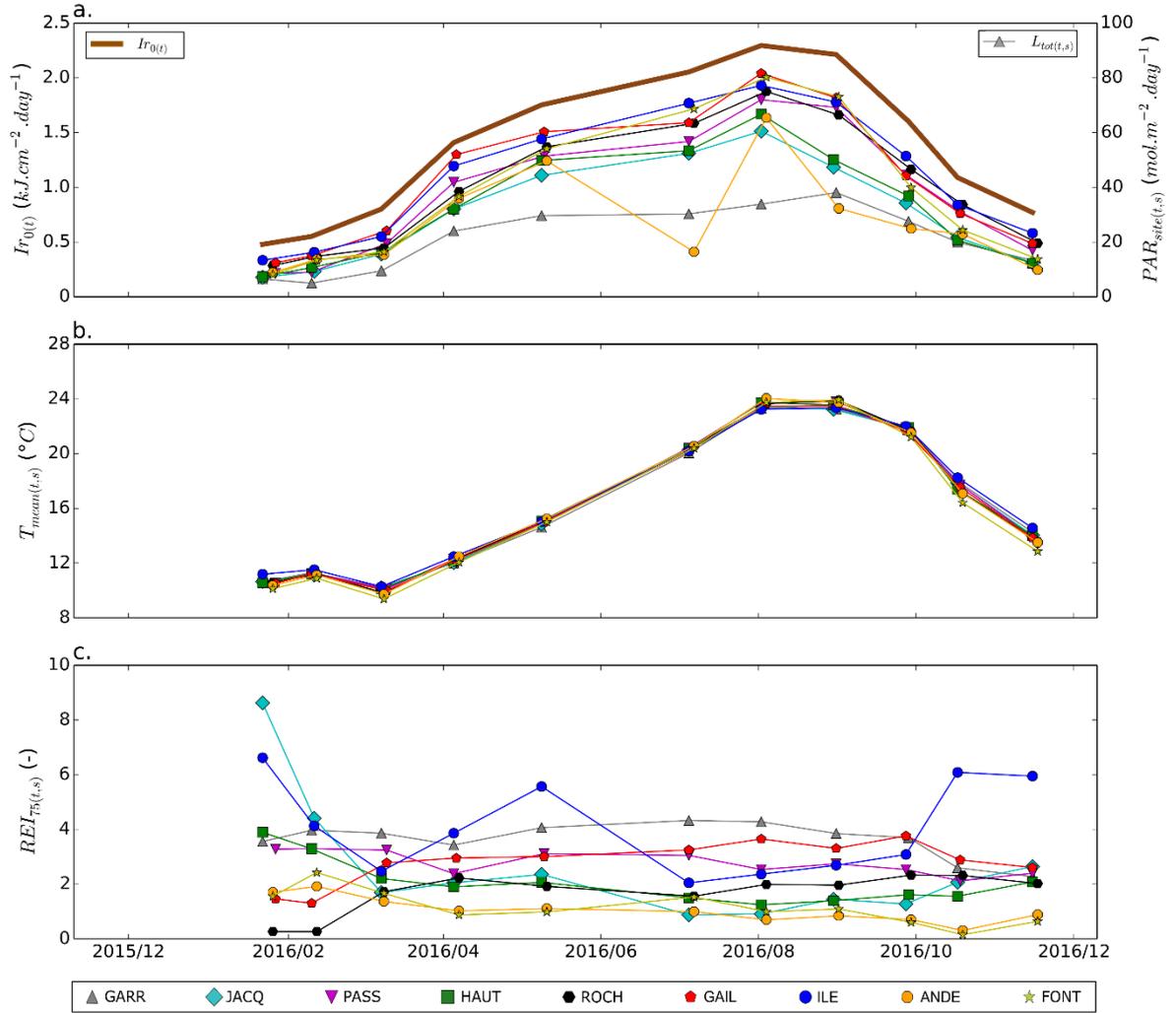


Figure A-2: Time-series of (a.) irradiance at Cap-Ferret weather station and local PAR received at each site; (b.) mean temperature; (c.) relative wave exposure index (percentile 75) for each site.

3.2 Spatio-temporal variability of biological factors

The yearly average aboveground biomass (B_{leaf} , Table 1) ranged from $31.4 \pm 22.4 \text{ g}_{DW} \cdot \text{m}^{-2}$ (PASS) to $123.7 \pm 84.8 \text{ g}_{DW} \cdot \text{m}^{-2}$ (FONT). Site ANDE also exhibited low aboveground biomass ($32.0 \pm 15.4 \text{ g}_{DW} \cdot \text{m}^{-2}$). By contrast, the belowground biomass (B_{root}) showed a lower spatial variability than aboveground biomass (from $22.8 \pm 8.9 \text{ g}_{DW} \cdot \text{m}^{-2}$ at PASS to $66.0 \pm 25.2 \text{ g}_{DW} \cdot \text{m}^{-2}$ at HAUT). Shoot densities (D_{shoot} , Table 1) were generally comprised between about $9.6 \cdot 10^3 \text{ shoot} \cdot \text{m}^{-2}$ (GARR and ILE) and about $12.2 \cdot 10^3 \text{ shoot} \cdot \text{m}^{-2}$ (GAILL and FONT). However, relatively lower values were measured at PASS ($7.58 \cdot 10^3 \text{ shoot} \cdot \text{m}^{-2}$). The yearly-averaged values of shoot length (H_{shoot} , Table 1) ranged between $0.09 \pm 0.03 \text{ m}$ (ROCH and ANDE) to $0.13 \pm 0.05 \text{ m}$ (GARR) for eight of the nine sites, while site FONT had longer shoots ($0.17 \pm 0.06 \text{ m}$).

The carbon content measured within seagrass leaves (C_{leaf} , Table 1) showed yearly averaged values ranging from $362 \pm 30.3 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$ (PASS) to about $400 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$ (GAIL and ANDE). Sites JACQ and GAIL exhibited the lowest nitrogen contents (N_{leaf} , $30.5 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$) while maximum values were measured at sites GARR and ROCH with values of 33.5 and $33.8 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$ respectively (Table 1). The phosphorus content (P_{leaf} , Table 1) was comprised between $2.9 \pm 1.1 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$ (ILE) and $4.9 \pm 1.7 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$ (ANDE). Seven sites showed chlorophyll-a contents (Chl_a , Table 1) around $5.7 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$, while lowest and highest values were obtained for site ILE ($5.17 \pm 0.92 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$) and GARR ($6.44 \pm 0.75 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$) respectively. The lowest value of chlorophyll-b (Chl_b , Table 1) was obtained at site PASS ($1.75 \pm 0.28 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$) while highest values were found for sites ROCH and FONT (about $2.3 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$). The total chlorophyll content (Chl_{a+b}) followed similar patterns than Chl_a contents with about $7.7 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$ for most of sites, with relatively lower contents at ILE and GAIL (about $7.2 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$) and higher contents at GARR and ROCH (about $8.2 \text{ mg} \cdot \text{g}_{DW}^{-1}$). The reader is referred to Appendix B for further detailed on spatio-temporal variability of biological factors.

3.3 Statistical model

Regarding model coefficients, the b coefficient (related to B_{leaf} , Figure 3a) appears relatively constant for all tested hypothesis (about -0.27) except for temperature (T_{mean}) for which values are higher (about -0.2). Similar patterns were found for C_1 coefficient (related to PAR_{site}): values were generally close to 0.35 for most of the variables and were slightly lower (0.32) for temperatures. Some variables had a negative impact on seagrass biomass (listed in a decreasing contribution order): temperature (T_{mean}), vegetated area (V_{area} , the percentage of area where seagrass were present), relative wave exposure index (REI_{75}), current velocity (V_{75}), sediment organic matter content (OM_{sed}) and sediment dry density (ρ_{dry}). Other variables had a positive impact on seagrass growth (listed in a decreasing contribution order): oceanic flushing time (F_{sea}), impact of rivers (F_{riv}), immersion time (I_{time}), sediment median grain size (D_{50}). Regarding the quality of model predictions on the basis of $AICc$ and BIC (Figure 3b) and $RMSE$ and $MASE$ (Figure 3c) values, the best predictions were obtained using hydrological variables (F_{sea} and F_{riv}) and hydrodynamics variables (V_{75} and REI_{75}). For other tested variables, the predictions were not improved compared with the model using only local PARs (so-called None: no additional variable), and sorting obtained for variables was not always the same.

Annexe A

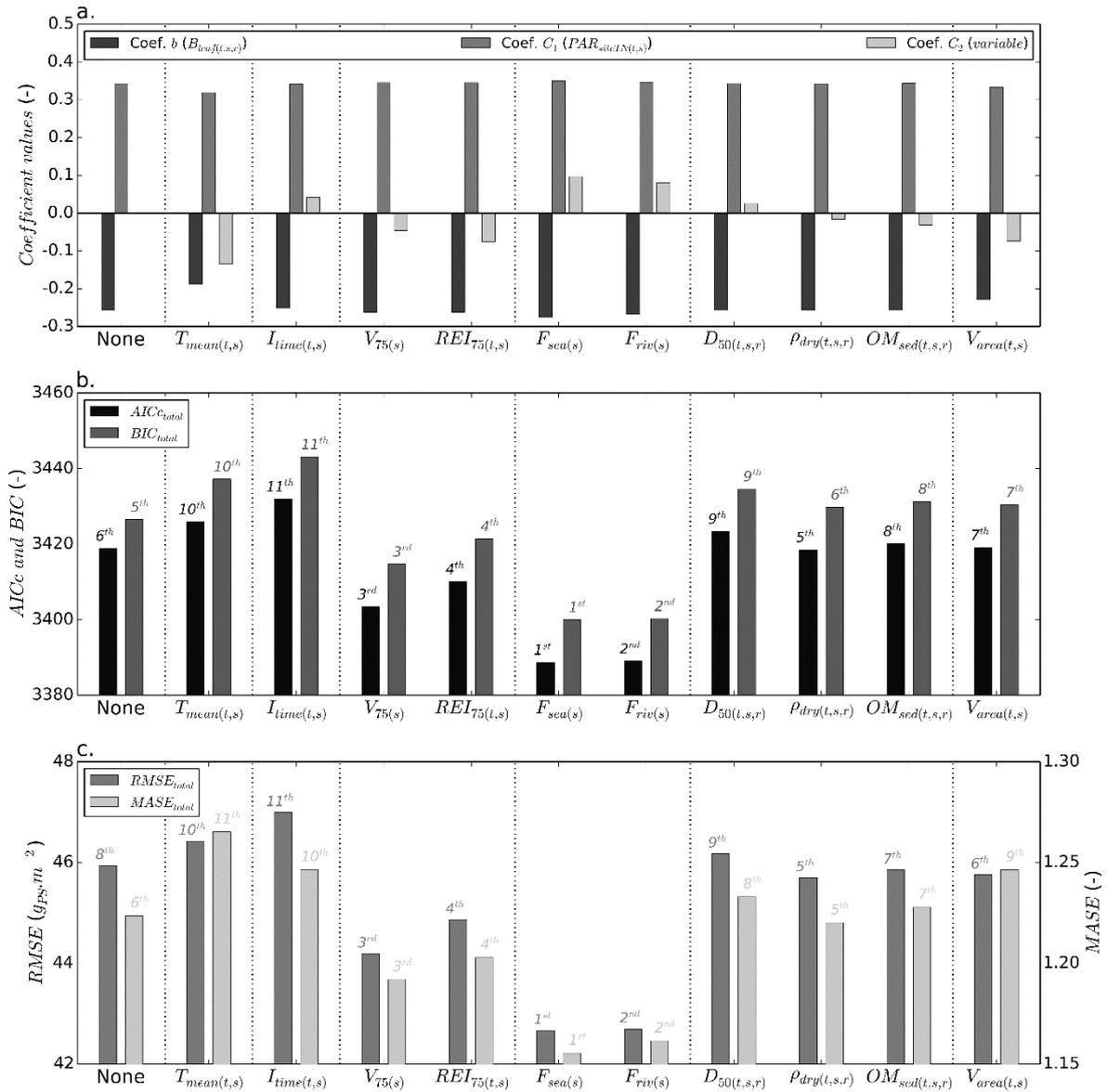


Figure A-3: Model results for tested variables. (a.) values of the three model coefficients (b , C_1 , and C_2); (b.) AICc and BIC values (with modality rank); (c.) RMSE and MASE values (with modality rank).

The best predictors for each site highlighted different responses depending on site (Figure 4; see also Appendix C for the site by site ranking of each variable). First, for site GAIL, the best prediction was obtained using only local PARs indicating that none of the additional variables helped to improve model prediction (Figure 4f and Table 4). For three sites (ROCH, ILE and FONT) hydrological parameters (F_{sea} or F_{riv}) increased prediction quality. For site JACQ, mean temperature (T_{mean}) increased prediction quality, while the maximum of biomass was better predicted using oceanic flushing time (F_{sea} , Figure 4b). At site PASS, the best prediction was

provided by use of current velocity (Figure 4c). For site HAUT, the best prediction of maximum biomass was obtained using vegetated area, while the beginning of the growth period was better predicted using oceanic flushing time (Figure 4d). The low biomass measured over the year at site ANDE was well predicted using the sediment organic matter content (Figure 4h). Finally, GARR remained strongly underestimated, irrespective of the variable used (Figure 4a).

Annexe A

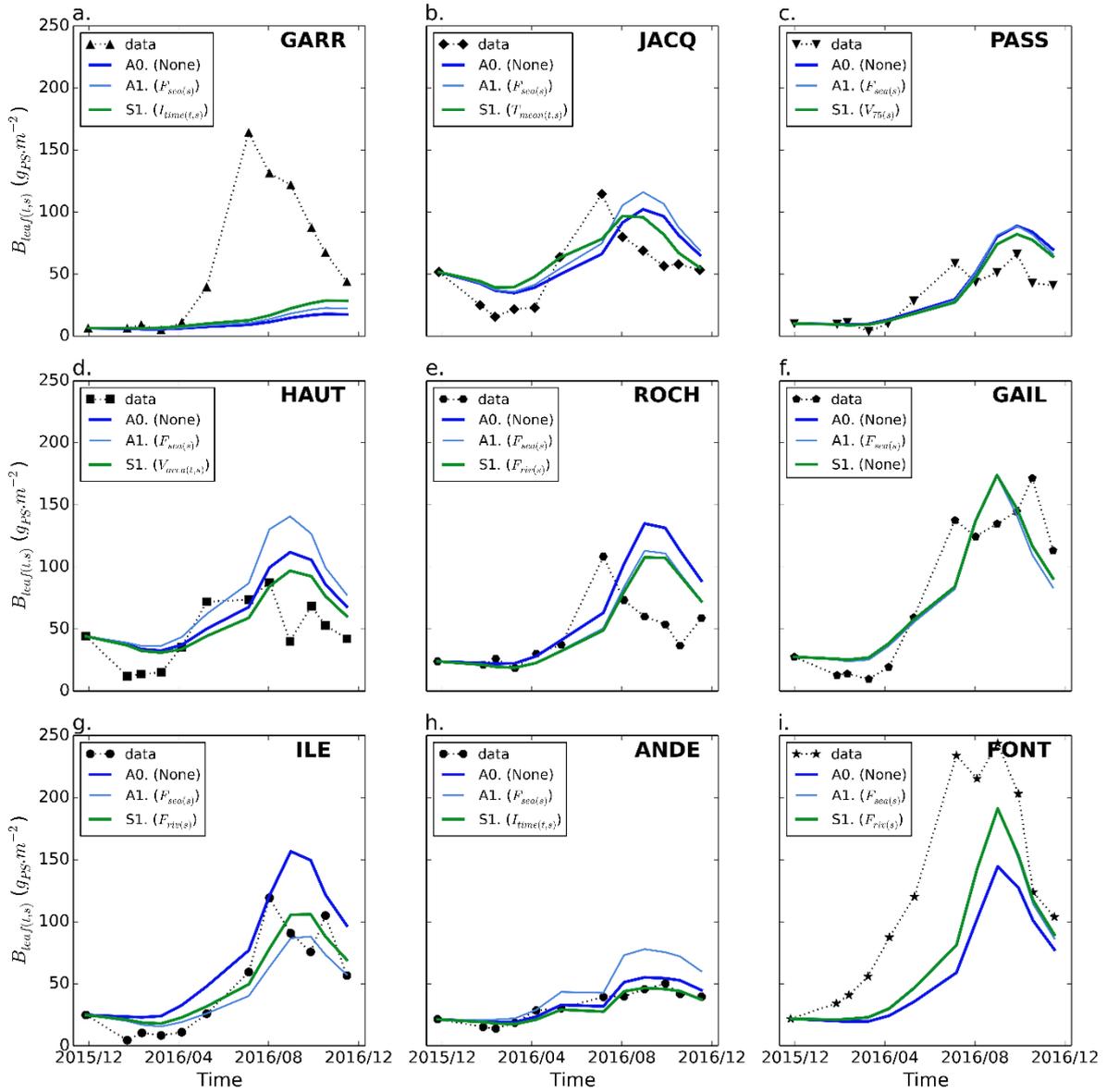


Figure A-4: Comparison of measured and predicted leaf biomass. Measured (dark) and predicted biomass for each site: in dark blue (A0) the modality using light only, in light blue (A1) the best modality over all sites, in dark green (S1) the best modality for each site.

4 DISCUSSION

The seagrass *Z. noltei* is found in a wide range of intertidal and subtidal temperate systems characterized by a large spectrum of environmental conditions (den Hartog, 1970). As a result, the morphology and seasonal growth cycle of this seagrass can be highly variable (Cabaço *et al.*, 2009; Vermaat, 1996, 2000). Our detailed monitoring of nine seagrass beds in Arcachon Bay over a year showed that the wide variability of seagrass responses to environmental conditions may also be observed at a local scale (see also Auby and Labourg 1996; Ganthu, 2011).

Regarding nitrogen and phosphorus leaf contents, we measured a similar seasonal cycle to that obtained by Plus (2001) in the Mediterranean Thau lagoon, with maximum in early spring and minimum in late summer. However, maximum values were two times higher than those found in this study, suggesting higher nutrient levels in Arcachon Bay. These high nitrogen concentrations within plants result both from freshwater inputs (mainly NO_3) (Deborde *et al.*, 2008) and organic matter remineralization (NH_4) (Bourgues *et al.*, 1996) associated with important nitrogen fixation in seagrass beds performed by sulphate-reducing bacteria (Welsh *et al.*, 1996). Duarte (1990) showed that seagrass growth can be limited by nitrogen and phosphorus when leaf contents are respectively lower than 20 and 2 $\text{mg.g}_{\text{DW}}^{-1}$. Comparing these thresholds with our data indicates that only the site ILE could be temporarily limited in phosphorus during summer. Hence it is reasonable to conclude that *Z. noltei* are globally not limited by nutrients in Arcachon bay.

The range of chlorophyll content measured during this study is close to that measured in other environments and at different depths by Auby *et al.* (1999) or by Peralta *et al.* (2000). We found negative relationships between light effectively received by plants and total chlorophyll contents (Figure 5a) and, only for sites located below the mean sea level, between light and shoot length (Figure 5b). As previously shown these relationships reveal an adaptation mechanism to light conditions (Olesen *et al.*, 2002; Peralta *et al.*, 2002). As shown by de los Santos *et al.* (2010), hydrodynamics influence shoot height only for saturating light conditions (between 15.6 and 18.5 $\text{mol photons.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$ depending on environments; Peralta *et al.*, 2002 ; Plus *et al.*, 2005). This could explain the gradation of mean shoot length

for sites not included in the regression (Figure 5b) and receiving large amounts of light, for which shoot lengths are negatively correlated with currents and waves (Figure 2).

Previous studies highlighted the main control of light on *Z. noltei* growth and distribution (Duarte, 1991; Peralta *et al.*, 2000). However, the light effectively received by seagrasses is a multi-dependent parameter: it depends first on surface light irradiance, which depends on latitude, on season, on hour of the day and on weather; it also depends on both local depth and water turbidity (controlled by suspended sediments, phytoplankton, macroalgae...). This large to small scale complexity requires precise and high frequency measurements of local light to adequately take it into account within a statistical model. As previously indicated (see also Appendix C), the use of site-specific light received by plants provided better model predictions compared to the regional irradiance and even to site-dependant temperatures. However, the predicted biomass in the deepest (GARR, Figure 4a) and the shallowest (FONT, Figure 4i) sites were strongly underestimated by the model.

For the deepest site (GARR), the model strongly underestimates the biomass, tending to confirm the positive role of adaptation mechanism to low light conditions. For the shallowest site (FONT), another explanation may be proposed: we observed that this seagrass bed, located in a shallow tidal pool, was always covered by a thin water layer even at low tide (Figure 5c), avoiding desiccation and allowing it to maintain high photosynthesis rates during low tides (Shafer, 2007).

Annexe A

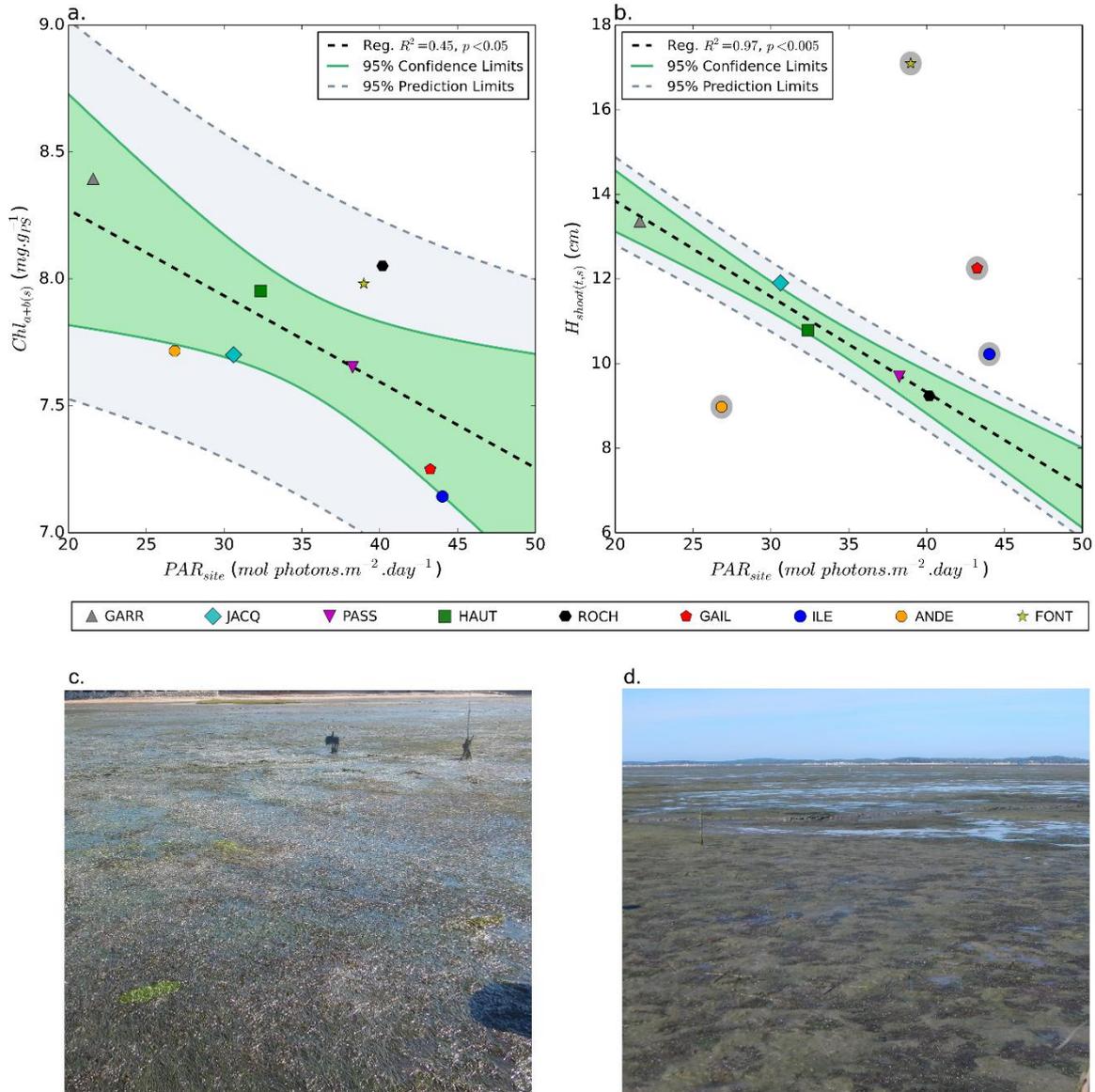


Figure A-5: (a.) Relationship between light received by plants on each site (PAR_{site}) and total chlorophyll content (Chl_{a+b}); (b.) relationship between light received by plants on each site (PAR_{site}) and shoot length (H_{shoot}) for sites located below the mean sea level (sites located above mean sea level have a grey circle); (c.) photograph of site FONT in mid-summer highlighting that seagrasses are covered by water (about 10cm) even at low tide; (d.) photograph of site ANDE in mid-summer showing important algal mat.

Adding one of the two hydrological variables (F_{sea} or F_{riv}) as a second model variable generally improved biomass prediction reliability, through a positive impact on seagrass biomass (positive sign of C_2 coefficient, Figure 3a). These two variables reflect both nutrients and potential contaminant inputs from rivers, and provide an indicator of exposure time for

seagrass beds. Herbicide concentrations in the rivers were measured during the survey by the REPAR network (<https://www.siba-bassin-arcachon.fr/actions-environnementales/les-reseaux-de-surveillance-repar-et-rempar/repar>). The positive effect of hydrological variables on biomass suggests that <https://www.siba-bassin-arcachon.fr/actions-environnementales/les-reseaux-de-surveillance-repar-et-rempar/repar> herbicide supply was not high enough to reduce seagrass biomass, or that beneficial effect of nutrients supply was higher than the negative effect of contaminant inputs.

Furthermore, hydrodynamic variables (REI_{75} and V_{75}) also improved the accuracy of model prediction through a negative impact on seagrass biomass (Figure 3). The direct effects of hydrodynamics on seagrasses has been well-described (Balke *et al.*, 2014; Fonseca & Bell, 1998; Koch, 2001). Nevertheless, significant negative correlations were found between hydrological and hydrodynamics, since the area of highest flushing times are those of the lowest currents and lowest wave exposure ($p < 0.02$ for REI_{75} versus F_{sea} or F_{riv} and $p < 0.05$ for UV_{75} versus F_{sea} or F_{riv}). This implies that hydrodynamics contribution was included within hydrological variables, due to their co-linearity. The relationships between flushing times and current velocities may be attributed to the general morphology of the Bay. Indeed, the western sites were close to the main channels, where current velocities are the highest, while eastern sites were mostly surrounded by tidal flats and tidal creeks where velocities are lower. Moreover, despite eastern sites characterized by longer fetch for dominant winds (SW to NW winds), they appeared more sheltered from wind-waves (Parisot *et al.*, 2008; Pedreros *et al.*, 2008). This may be explained by higher bottom friction in eastern parts induced both by shallower depth even at high tide and by the presence of large seagrass beds (Paul and Amos, 2011).

The sites PASS and GAILL did not appear to be controlled by other environmental factors than light. Indeed, the use of a site-specific variable within the model contributed to a very low increase in prediction quality compared to the model using only light (Figure 4, Appendix C). The biomass prediction at site ILE was substantially improved using the impact of rivers (F_{riv}) instead of oceanic flushing time (F_{sea}). This site was the most oceanic and the least impacted by rivers considered as nutrient inputs; this supports the hypothesis that western seagrass beds (such as ILE) could sometimes be limited by nutrients as previously mentioned. The fact

that immersion time (I_{time}) appears to be the main controlling factor for site GARR, even if this site is poorly predicted probably due to adaptation mechanism to low light conditions (Figure 5a, Appendix C) tends to confirm the importance of depth. Finally, for site ANDE, a very low value of light was measured during July; this may certainly be related to the important amount of opportunistic macroalgae observed on the field (Figure 5d). Furthermore, this site had very high sediment organic matter content (Table1; Appendix B), which may be due to the degradation of these macroalgae. Two different processes related to the presence of algal mats could explain the very low biomass measured at this site. Firstly, these mats may drastically reduce the quantity of light reaching plants; secondly, anaerobic degradation of these mats may lead to sulfide production which is toxic for *Z. noltei* (Govers *et al.*, 2014).

Zostera (*Z. marina* and *Z. noltei*) beds in Arcachon Bay have shown a strong stability of their extent and health between 1950s and 1990s, as related by fishermen and by available scientific reports (e.g. Lubet, 1956; Auby and Labourg, 1996). In the middle of 2000s, the seagrass decline in Arcachon Bay started, initially through regression of *Z. marina* in eastern parts of the Bay, then affecting *Z. noltei* beds mainly in lower parts of tidal flats formerly lined by *Z. marina* (Cognat, unpublished data; Plus *et al.*, 2010).

Understanding the mechanisms controlling *Zostera noltei* growth in the current state of the ecosystem is required to better apprehend the reasons preventing seagrass recovery following its abrupt decline. Due to the multiplicity of factors affecting seagrass growth, it appeared essential to compile a comprehensive dataset, including most physical and biological processes, to unravel the local effects of various drivers on seagrass seasonal growth. The approach coupling high frequency field survey of numerous environmental and biological variables, as well as results from hydrodynamic simulations provided such a comprehensive dataset. The use of a logistic growth model allowed us to sort relative contributions of environmental factors from local (site) and regional (Arcachon bay) scales, which provided insight for possible management actions for restoration of *Z. noltei* in the bay.

Our results showed that beyond light, hydrodynamics mostly controlled seagrass growth at the scale of the bay. This suggested that within the expected positive feedback loop between hydrodynamics (i.e. increased currents and waves), sediment dynamics (i.e.

increased erosion and light reduction) and intertidal seagrass beds, the effects of light reduction were secondary compared with the effects of erosion (i.e. local scouring and mechanical wrenching) due to seagrass capacity to acclimate to low light conditions. Furthermore, at a local scale, other factors such as macroalgal mats or micro-topography (presence of tidal pools) also significantly influenced *Z. noltei* growth. In terms of management, these results suggest that better sites for eventual intertidal *Z. noltei* transplantations of plant or seeds would not necessarily be the less turbid ones but preferably the most sheltered from hydrodynamics. To prevent hydrodynamic stress and disturbance, the habitat could be locally stabilized using shells or stones for example (van Katwijk *et al.*, 2009) or by reducing current and/or wave energy using artificial structures. Furthermore, it seems useful to take advantage of micro topography and set these transplants in tidal pools to avoid desiccation at low tide.

Finally, this method can be transposed provide guidance for local management in other regions. Its application to various regions all over the world, where *Zostera* beds occur at different stages of decline, may provide further insight about general causes of world decline. Furthermore, once the statistical model is built and its robustness is checked, one of the possible applications could be the simulation of scenarios, in order to investigate and possibly quantify seagrass responses to change in environmental factors, either individually or in combination changing factors. This appears to be a valuable tool to evaluate management actions or predict effects of climate change.

Annexe A

Nomenclature

Group	Variable	Description	Unit
Data	$B_{leaf(t,s,r)}$	Aboveground biomass	$g_{DW} \cdot m^{-2}$
	$B_{root(t,s,r)}$	Underground biomass	$g_{DW} \cdot m^{-2}$
	$C_{leaf(t,s)}$	Leaf carbon content	%
	$Chl_a(t,s,r)$	Leaf chlorophyll-a content	$mg \cdot g_{DW}^{-1}$
	$Chl_b(t,s,r)$	Leaf chlorophyll-b content	$mg \cdot g_{DW}^{-1}$
	$Chl_{a+b}(t,s,r)$	Leaf chlorophyll-a+b content	$mg \cdot g_{DW}^{-1}$
	$Cov(t,s)$	Leaf cover in the vegetated area	%
	$D_{50(t,s,r)}$	Median grain size (bed sediments)	mm
	$D_{shoot(t,s,r)}$	Shoot density	m^{-2}
	$F_{riv(s)}$	Local river flushing time	day
	$F_{sea(s)}$	Local oceanic flushing time	day
	$H_{shoot(t,s,r)}$	Shoot height	m
	$I_{r0(t)}$	Daily irradiance (in air)	$J \cdot cm^{-2} \cdot day^{-1}$
	$I_{time(t,s)}$	Immersion time	hour.day ⁻¹
	$N_{leaf(t,s)}$	Leaf nitrogen content	%
	$OM_{sed(t,s,r)}$	Bed sediments organic matter content	%
	$PAR_{site(t,s)}$	Local light intensity	$mol \cdot m^{-2} \cdot day^{-1}$
	$P_{leaf(t,s)}$	Leaf phosphorus content	%
	$REI(t,s)$	Relative Wave Exposure Index	-
	$T_{mean(t,s)}$	Local temperature	°C
	$V_{area(t,s)}$	Vegetated area on a site	%
	$V_{75(t,s)}$	75 th percentile of near-bed velocities	$m \cdot s^{-1}$
	$r_{dry(t,s,r)}$	Bed sediments dry bulk density	$kg \cdot m^{-3}$
Statistical Model	b	Statistical model - r/K	-
	C_1	Statistical model - coefficient for the first environmental variable	-

Annexe A

	C_2	Statistical model coefficient for the second environmental variable	-
	K	Statistical model - maximal possible biomass	-
	r	Statistical model - maximum growth rate	-
	r_0	Statistical model - site independant growth rate	-
	y_t	Statistical model - relative growth rate	-
Metrics	$AICc$	Corrected Akaike information criterion	-
	BIC	Corrected Bayesian information criterion	-
	$MASE$	Mean absolute error	-
	$RMSE$	Root mean squared error	$g_{DW} \cdot m^{-2}$

Acknowledgements

This work was part of the French project ZODARSED, funded by the French National Research Agency (ANR) in the frame of the Investment for the future Program, within the Cluster of Excellence COTE (ANR-10-LABX-45) and Ifremer (the French Institute for Research and Sea Exploitation). We would particularly like to thank Ifremer for its technical and instrumental support, as well as all the staff of the Ifremer Arcachon laboratory (technicians, engineers and researchers) who volunteered their time and assistance during the field experiments. The scientific support from M. Marzloff, M. Plus and R. Verney (Ifremer-DYNECO) was particularly appreciated for both the definition of sampling strategy and the data treatment. Finally we would like to thank A. Esdaile, as well as the two referees for their constructive comments and corrections which helped us to improve the structure, style and wording of our manuscript.

Appendix A. Detailed protocol for measurements of environmental and biological parameters

A.1 Light and temperature

At each site, local light intensity (lumens.m⁻²) and temperature (°C) were measured continuously at high frequency (10 minutes sampling rate) using HOBO® Pendant® UA-002-64 data loggers fixed (at 0.05 m above the bed) on aluminium sticks inserted into the seabed. The HOBO UA-002-64 sensors are planar light sensors designed to measure light intensity in a range of wavelength from 150 to 1200 nm. Prior to and after their deployment at each site, all the sensors were fixed together on an aluminium plate and deployed during 5 days on a tidal flat. Maximum differences in light intensity were below 5 %, while temperatures differences were below 1 %, which confirms the consistency between the sensors and allows a reliable comparison of the measurements obtained at different sites during the survey. Moreover, since the HOBO® sensors measure visible light levels in lumens by square meter instead of photosynthetically active radiation (PAR) in micromoles per square meter per second a LiCor® LI-193 underwater spherical quantum sensor of PAR was also placed on the field during two short deployments. Comparison of light measurements by the HOBO® loggers to those obtained with the LiCor® sensor in air and in water presented significant linear relationships ($PAR = c \times Light$) both for measurements, with respectively $c=0.0263$ ($p<0.01$) and $c=0.0482$ ($p<0.001$). Instantaneous light received at each sensor during the whole survey was first converted in PAR using obtained sensor-dependent coefficients, depending on whether the sensor were emerged or submerged (see next section for water depth measurements). The mean daily PAR received by plants along each survey period (PAR_{site} , mol photons.m⁻².day⁻¹) was then calculated as the sum of instantaneous measures multiplied by the measurement time-step, and normalized by the number of days between two site inspections. Temperatures were averaged along each survey period (T_{mean}).

A.2 Water level and wave exposure index

Water level fluctuations due to tides were recorded using absolute pressure gauges (HOBO®-U20L, precision: 1 cm, resolution: 0.21 cm), placed at about 10 cm above the sea floor on aluminium sticks half-buried in the bed. The pressure signal was recorded every 10 minutes

and was corrected from variation of atmospheric pressure using hourly data (linearly interpolated) from the Météo-France weather station. These measurements of water levels allowed the computation of averaged immersion times by days (I_{time} , hour.day⁻¹).

In order to assess the potential impact of wind-waves on seagrass, a modification of the Relative Wave Exposure Index (REI) described in Robbins *et al.*, (2001) was performed. First the instantaneous REI ($REI(t,s)$) was computed based on water level measurements (recorded every 10 minutes), combined with wind direction and velocity ($V_{wind(t,s)}$, m.s⁻¹) provided by the Météo-France weather station. As wind is recorded every 3 hours, data was linearly interpolated to generate samples synchronous with water level measurements. A bathymetric map (soundings performed in years 2015-2016 by the Service Maritime de Navigation de la Gironde) interpolated using an anisotropic kriging, on a grid with a resolution of 25 m, was also used. For each water level sample, effective fetch ($F_{eff}(t,s)$, m) was computed as the distance between the site and the last grid cell containing water along the transect corresponding to the instantaneous wind direction. When instantaneous water depth at the site was less than 0.1 m, the site was considered as emerged and $F_{eff}(t,s)$ was set to 0. The water depth along the fetch transect was averaged using an inverse distance function from the site to the last immersed point of the transect, giving $h_{idw}(t)$ (m). Then, instantaneous REI was computed as: $REI(t) = F_{eff}(t) \cdot h_{idw}(t) \cdot V_{wind}(t)$. Finally, for each survey period (duration between two site inspections) we computed the 75th percentile of instantaneous REI, giving REI_{75} .

A.3 Bed sediment properties

At each sampling time (*i.e.* every month during low tide), the uppermost 5 cm of bed sediments were collected using small cores (diameter of 3 cm) to determine various sediment parameters. Three replicates were collected within different seagrass patches showing the highest leaf cover (visually estimated) of the site.

First, the bulk dry density (ρ_{dry} , in kg.m⁻³) was measured using the method fully described in Ganthly *et al.* (2015) after homogenization of the sample.

Second, the rest of sampled sediments were placed into larger pill boxes (volume 25 cm³) after homogenization for grain size analysis and organic matter content determination.

Grain size analyses were performed using a Malvern laser particle sizer that measures a size range from 0.02 to 2000 μm . To prevent obstruction of the Malvern device, samples were first sieved (2000 μm) to remove fragments of shells and seagrasses. Median grain size (D_{50} , mm) was obtained directly from outputs of the Malvern device. For organic matter determination, samples were also sieved (2000 μm) and placed on ceramic crucibles. They were dried (70 °C for 15 days), weighed ($M_{om,dry}$, in kg) and then burned at 450 °C for 4 hours. After cooling in a desiccator, samples were re-weighed (M_{ash} , in kg). Finally, organic matter content (OM_{sed} , in %) was calculated as $OM_{sed} = 100(M_{om,dry} - M_{ash}) / M_{om,dry}$.

A.4 Seagrass biometry

For seagrass biometry, 3 cores samples (100 mm diameter and 100 mm in length) of seagrass were collected within the three different seagrass patches exhibiting the highest leaf cover of the site as for sediment samples. This implies an assumed bias which can be considered to be relatively constant between sites and time (i.e. overestimation of biomass compared with the totality of the site).

Back in the laboratory, the plant samples were gently washed and rubbed with freshwater on a sieve (mesh size 1.5 mm) to separate seagrasses from sediment and shell fragments, and to remove a maximum of epiphytes from seagrass leaves. The seagrasses were then frozen until biometric analysis. For this analysis, seagrasses were first separated into above- and below-ground parts. When the rhizomes and roots were soft and dark brown, they were considered to be dead and were therefore not weighed. The number of shoots per sample was counted, providing the shoot density (D_{shoot} , in m^{-2}). The length of the longest leaf was measured for ten randomly selected shoots to obtain the mean shoot height (H_{shoot} , in m). The aboveground (leaves + sheaths) and underground (rhizomes + roots) biomasses (B_{leaf} and B_{root} respectively, in $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) were calculated after drying at 60 °C for about 72 h.

A.5 Seagrass chlorophyll and nutrient contents

To avoid oversampling within the site, seagrass leaves used for these measurements were randomly collected 10 meters around the site area. Samples were pooled and

transported to the laboratory. The leaves were gently rinsed and scraped in order to remove epiphytes. Afterwards they were frozen and dried in a freeze dryer.

For each sample, chlorophyll extraction was performed by grinding three replicates of leaves with 90 % acetone in a mortar kept in the dark and in ice blocks to prevent chlorophyll destruction. The extracts were centrifuged (at 1500 rpm for 5 min) and the pigment content was assayed from the supernatant using absorption spectrophotometry (using a UnicamUV Series). The equations from Jeffrey and Humphrey (1975) were used to quantify chlorophyll-a (Chl_a , mg. g_{DW}⁻¹) and chlorophyll-b (Chl_b , mg. g_{DW}⁻¹) contents.

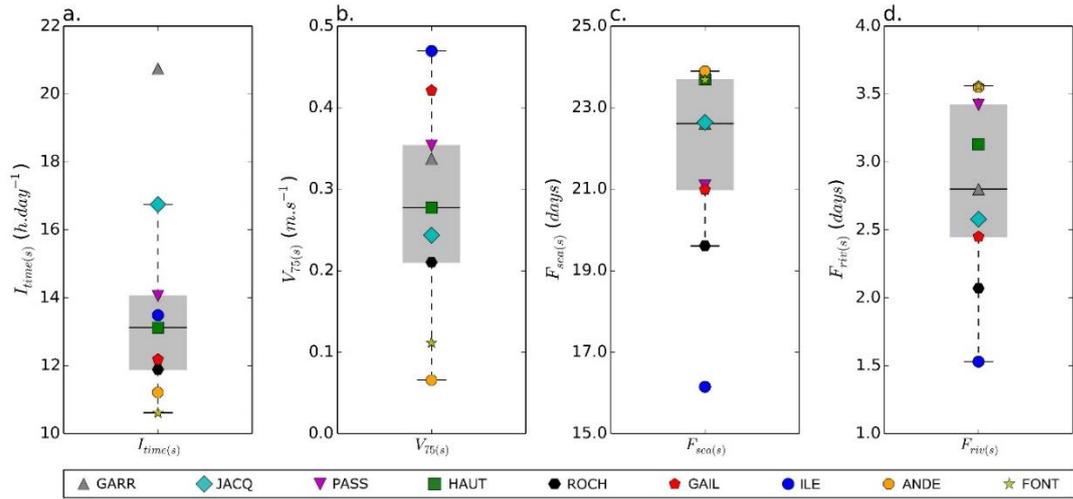
Carbon (C_{leaf} , %) and nitrogen (N_{leaf} , %) contents were measured using a CN analyzer Elementar Vario MAX CUBE. Phosphorus content (P_{leaf} , %) was determined using the ICP-AES Agilent 725 spectrometer after extraction with concentrated HNO₃ of previously burned (5 h at 480 °C) 1 g plant samples.

Appendix B. Spatio-temporal variability of environmental and biological factors

Table B.1 The results (F and p values) obtained from one- or two-way ANOVAs performed for each environmental parameters.

Source of variation / Variable	Site variation (df = 8)		Time variation (df = 10)	
	F	p	F	p
$Ir_{0(t)}$	-	-	(+inf)	<0.001
$T_{mean(t,s)}$	(+inf)	<0.001	(+inf)	<0.001
$PAR_{site(t,s)}$	(+inf)	<0.001	(+inf)	<0.001
$REI_{75(t,s)}$	(+inf)	<0.001	(+inf)	<0.001
$D_{50(t,s,r)}$	71.021	<0.001	1.803	0.062
$\bar{\Delta}_{dry(t,s,r)}$	69.888	<0.001	0.863	0.568
$OM_{sed(t,s,r)}$	109.655	<0.001	1.834	0.057
$B_{leaf(t,s,r)}$	59.644	<0.001	66.042	<0.001
$B_{root(t,s,r)}$	22.913	<0.001	10.593	<0.001
$D_{shoot(t,s,r)}$	12.728	<0.001	51.437	<0.001
$H_{shoot(t,s,r)}$	93.253	<0.001	137.094	<0.001
$V_{area(t,s)}$	(+inf)	<0.001	(+inf)	<0.001
$Cov_{(t,s)}$	(+inf)	<0.001	(+inf)	<0.001
$N_{leaf(t,s)}$	(+inf)	<0.001	(+inf)	<0.001
$P_{leaf(t,s)}$	(+inf)	<0.001	(+inf)	<0.001
$Chl_{a(t,s,r)}$	13.171	<0.001	18.523	<0.001
$Chl_{b(t,s,r)}$	3.053	<0.005	17.029	<0.001
$Chl_{c(t,s,r)}$	5.307	<0.001	15.207	<0.001

Annexe A



Figure

A-B.1: Spatial variability of main environmental factors. (a.) time-averaged immersion time; (b.) current velocity; (c.) oceanic flushing time; (d.) impact of rivers for each site. Symbols are the values for each site. The box extends from the 1st to 3rd percentiles (innerquartile), with a line at the median. The whiskers extend to the most extreme data points included in the interval 1.5 innerquartile range (non-outlier data points).

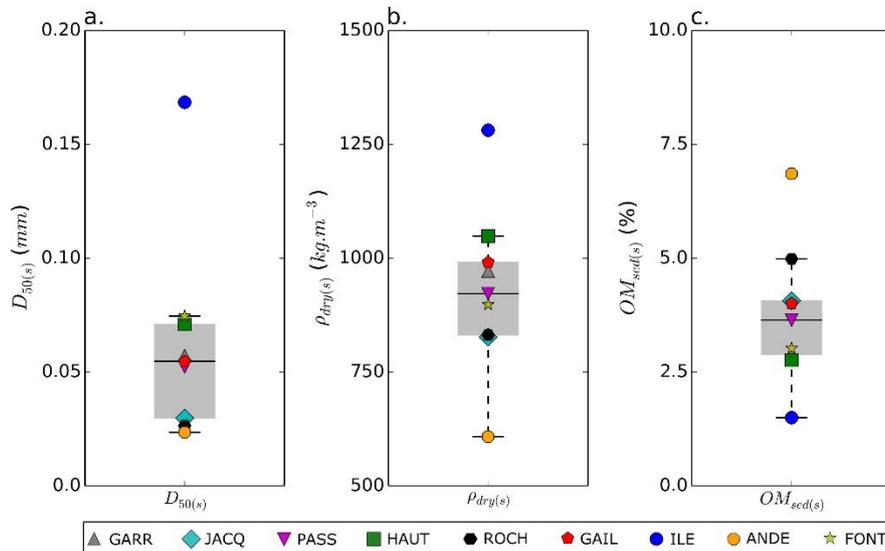


Figure A-B.2: Spatial variability of main bed sediment characteristics. (a.) median grain size; (b.) dry density; (c.) organic matter content for each site. Symbols are the values for each site. The box extends from the 1st to 3rd percentiles (innerquartile), with a line at the median. The whiskers extend to the most extreme data points included in the interval 1.5 innerquartile range (non-outlier data points).

Annexe A

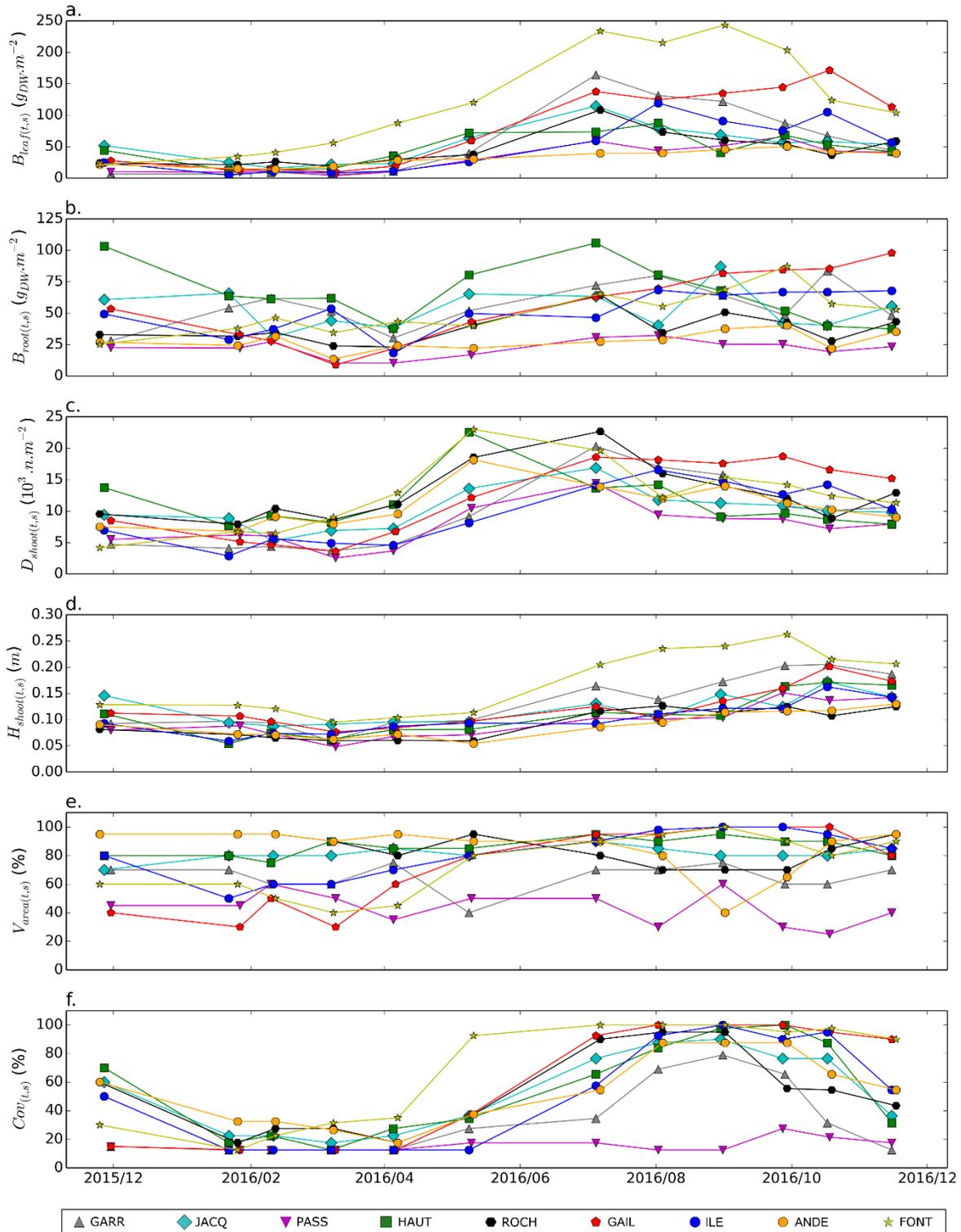


Figure A-B.3: Time series of main biological parameters. (a.) aboveground biomass; (b.) belowground biomass; (c.) shoot density; (d.) shoot height; (e.) vegetated area; (f.) leaf coverage at each site.

Annexe A

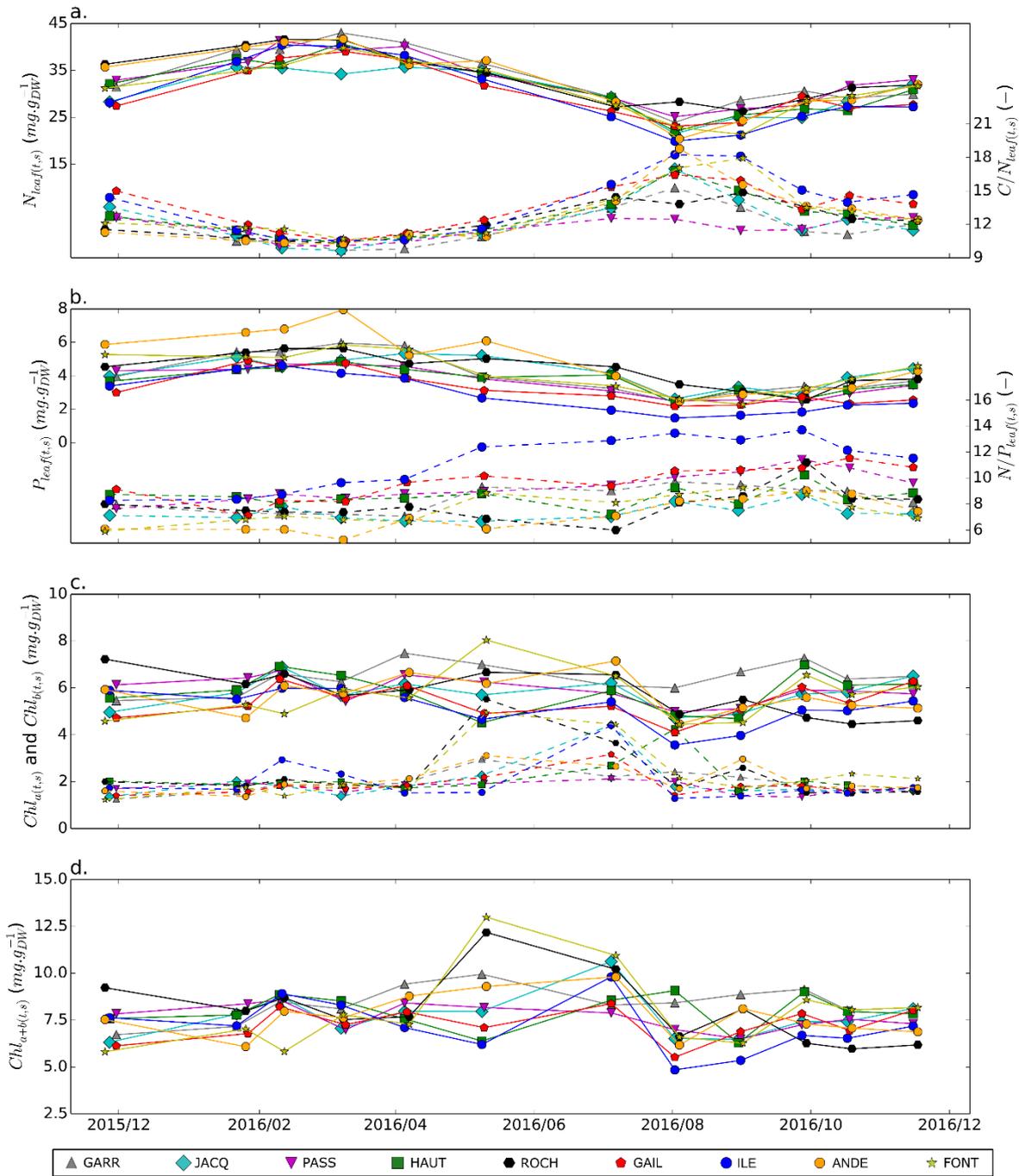


Figure A-B.4: Time-series of nutrient and chlorophyll contents. Leaf content of (a.) nitrogen (solid line) and nitrogen over carbon ratio (dashed line); (b.) phosphorus (solid line) and phosphorus over nitrogen ratio (dashed line); (c.) chlorophyll a (solid lines) and chlorophyll b (dashed lines); (d.) total chlorophyll (a+b).

Appendix C. Additional statistical model results

Table C.1 The metrics for estimation on statistical model reliability depending on first tested variable (effective light received by each site - PAR_{site} , irradiance received at Météo France weather station - Ir_0 , and mean temperature measured at each site, T_{mean}).

Metrics	AIC _c	BIC	RMSE	MASE
PAR_{site} (<i>t,s</i>)	3419	3427	45.9	1.2
$Ir_0(t)$	3439	3446	47.8	1.3
$T_{mean}(t,s)$	3469	3476	50.6	1.3

Annexe A

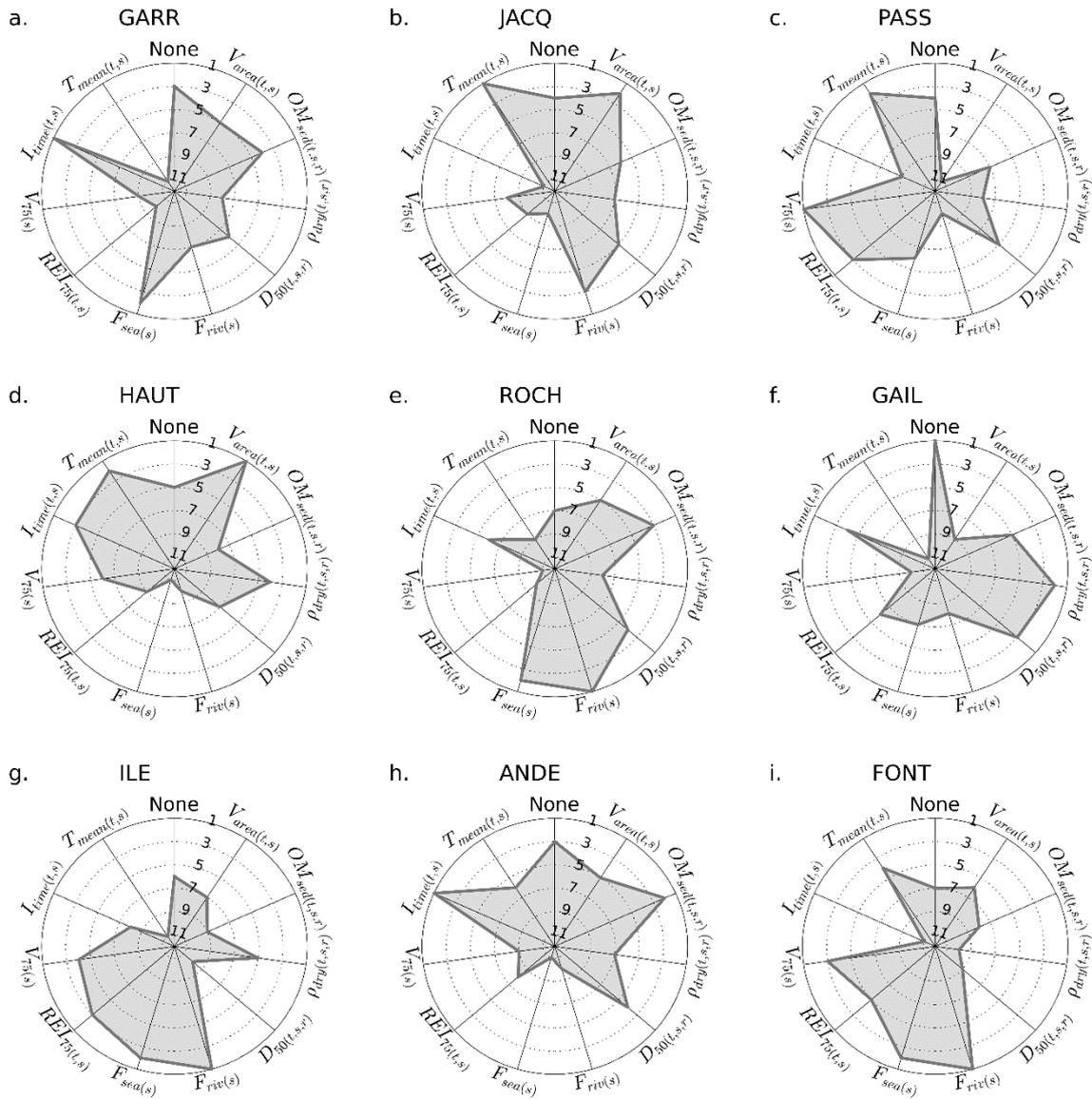


Figure C.1 Radars plots showing the relative rank of each secondary variable tested within the statistical model. “None” indicates the model integrating only the light, without secondary variable.

Table C.2 The metrics used to quantify the statistical model reliability for each site, and providing best biomass predictions. “A0” corresponds to the model without secondary variable (only light included within the model); “A1” corresponds to the model integrating a secondary variable and providing the best regional prediction (best prediction over all sites); “S1” corresponds to the model integrating a secondary variable and providing the best local prediction (best prediction site by site).

Parameter	Model	Sites								
		GARR	JACQ	PASS	HAUT	ROCH	GAIL	ILE	ANDE	FONT
Variable	A0	only $PAR_{site(s)}$								
	A1	$F_{sea(s)}$								
	S1	$I_{time(t,s)}$	$T_{mean(t,s)}$	$V_{75(s)}$	$V_{area(t,s)}$	$F_{riv(s)}$	None	$F_{riv(s)}$	$I_{time(t,s,r)}$	$F_{riv(s)}$
RMSE	A0	75.551	26.217	21.320	31.831	43.834	31.768	35.742	9.098	82.712
	A1	73.815	29.675	20.771	43.436	35.372	33.476	21.949	20.206	66.886
	S1	71.649	21.891	18.582	26.995	34.151	31.768	20.173	7.913	66.483
MASE	A0	1.535	1.126	1.171	1.300	1.547	0.768	1.133	1.115	1.469
	A1	1.474	1.290	1.146	1.683	1.235	0.505	0.637	2.381	1.135
	S1	1.395	0.921	1.016	1.126	1.195	0.768	0.653	0.924	1.118
R ²	A0	0.230	0.415	0.672	0.314	0.246	0.748	0.778	0.723	0.617
	A1	0.222	0.422	0.676	0.349	0.229	0.723	0.754	0.679	0.684
	S1	0.219	0.622	0.670	0.294	0.225	0.748	0.765	0.734	0.679

References

- Aho, K., Derryberry, D., Peterson, T. (2014). Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* 95(3):631-636
- Auby I. and Labourg P.-J. (1996). Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. in the Bay of Arcachon. *J Sea Res* 35(4):269-277
- Auby I., Levavasseur G., Plus M., Deslous Paoli J.M., Grillas P. (1999). Comparaison des capacités photosynthétiques des zostères naines de deux étangs méditerranéens : Lagune de Thau et étang du Vaccarès. Colloque "Le milieu aquatique : interactions des facteurs environnementaux et impacts sur les organismes vivants". Brest, 30 septembre – 1 octobre 1999. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00152/26287/>
- Auby I. and Maurer D. (2004). Etude de la reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. Rapport final. Rapport Ifremer R.INT.DEL/AR/04.05, 203
- Auby I., Bocquené G., Quiniou F., Dreno J.P. (2007). Etat de la contamination du Bassin d'Arcachon par les insecticides et les herbicides sur la période 2005-2006. Impact environnemental RST/LER/AR/07.003, 33 pp.
- Auby I., Bost C.-A., Budzinski H., Dalloyau S., Desternes A., Belles A., Trut G., Plus M., Pere C., Couzi L., Feigne C., Steinmetz J. (2011). Régression des herbiers de zostères dans le Bassin d'Arcachon : état des lieux et recherche des causes. RST/ODE/LER/AR/11.007. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00054/16507/>
- Auby I., Sauriau P., [Oger-Jeanneret H.](#), Hily C., Dalloyau S., [Rollet C.](#), [Trut G.](#), [Fortune M.](#), [Plus M.](#), Rigouin L. (2014). Protocoles de suivi stationnel des herbiers à zostères pour la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) *Zostera marina* - *Zostera noltei*. Version 2. RST/LER/AR/14.01
- Balke T., Herman P.M.J., Bouma T.J. (2014). Critical transitions in disturbance-driven ecosystems: identifying windows of opportunity for recovery. *J Ecol* 102:700-708
- Bourgues S., Auby I., de Wit R., Labourg, P. J. (1996). Differential anaerobic decomposition of seagrass (*Zostera noltii*) and macroalgal (*Monostroma obscurum*) biomass from

- Arcachon Bay (France). In Coastal Lagoon Eutrophication and ANaerobic Processes (*CLE AN.*) pp. 121-131. Springer, Dordrecht.
- Bos A.R., Bouma T.J., de Kort G.L.J., van Katwijk M.M. (2007). Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: sediment accretion and modification. *Estuar Coast Shelf Sci* 74:344-348
- Brun F.G., Vergara J.J., Navarro G., Hernández I., Pérez-Lloréns J.L. (2003). Effect of shading by *Ulva rigida* canopies on growth and carbon balance of the seagrass *Zostera noltii*. *Mar Ecol Prog Ser* 265: 85–96
- Burkholder J.A.M., Mason K.M., Glasgow H.B. (1992). Water-column nitrate enrichment promotes decline of eelgrass *Zostera marina*: evidence from seasonal mesocosm experiments. *Mar Ecol Prog Ser* 81:163-178
- Cabaço S., Machás R., Santos R. (2009). Individual and population plasticity of the seagrass *Zostera noltii* along a vertical intertidal gradient. *Estuar Coast Shelf Sci* 82(2):301-308
- Carr J., D’Odorico P., McGlathery K., Wiberg P. (2010). Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *J Geophys Res* 115:G03011
- Carrère L., Lyard F., Cancet M., Guillot A., Roblou L. (2013). FES2012: A new global tidal model taking advantage of nearly twenty years of altimetry. 20 Years of Progress in Radar Altimetry Symposium (Venice Italy) 1-20, 2013
- Castel J., Caumette P., Herbert R. (1996). Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the Bassin d’Arcachon and the Etang du Prévost. *Hydrobiologia* 329:ix-xxv111.
- Chesworth J.C., Donkin M.E., Brown M.T. (2004). The interactive effects of the antifouling herbicides Irgarol 1051 and Diuron on the seagrass *Zostera marina*. *Aquat Toxicol* 66:293–305
- Costanza R., d’Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naem S., O’Neil R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., van den Belt M. (1997). The value of the world’s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260

- Deborde J., Anschutz P., Auby I., Glé C., Commarieu M.-V., Maurer D., Lecroart P., Abril G. (2008). Role of tidal pumping on nutrient cycling in a temperate lagoon (Arcachon Bay, France). *Mar. Chem* 109:98-114.
- Den Hartog. C. (1970). The sea-grasses of the world. *Verh. kon. ned. Akad. Wet., Afd. Natuurkunde*, 59(1):275
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Marquéz J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P.J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P.E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D., Lautenbach S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:027-046
- Duarte C. M. (1990). Seagrass nutrient content. *Mar Ecol Prog Ser* 201-207
- Duarte C.M. (1991). Seagrass depth limits. *Aquat Bot* 40:363-377
- Duffy J.E. (2006). Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 311:233-250
- Fauvelle V. (2012). Evaluation de la contamination en pesticides des tributaires du bassin d'Arcachon et développement d'un échantillonneur passif spécifique des herbicides anioniques. PhD Thesis Université Bordeaux 259 pp
- Fernández-Torquemada Y. and Sánchez-Lizaso J.L. (2011). Response of two Mediterranean seagrasses to experimental changes in salinity. *Hydrobiologia* 669:21-33
- Fonseca M.S. and Bell S.S. (1998). Influence of physical setting on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Mar Ecol Prog Ser* 171:109-121
- Gamain P., Feurtet-Mazel A., Maury-Brachet R., Auby I., Pierron F., Belles A., Budzinski H., Gonzalez P. (2018). Can pesticides, copper and seasonal water temperature explain the seagrass *Zostera noltei* decline in the Arcachon bay?. *Mar Pollut Bull.* IN PRESS
- Ganthy F. (2011). Rôle des herbiers de zostères (*Zostera noltii*) sur la dynamique sédimentaire du Bassin d'Arcachon. PhD Thesis, Université Bordeaux 1, 282 pp.

- Ganthy F., Sottolichio A., Verney R. (2013). Seasonal modification of tidal flat sediment dynamics by seagrass meadows of *Zostera noltii* (Bassin d'Arcachon, France). *J Mar Syst* 109-110:S233-S240
- Ganthy F., Soissons L., Sauriau P.G., Verney R., Sottolichio A. (2015). Effects of flexible seagrass *Zostera noltei* on flow, erosion and deposition processes determined using flume experiments. *Sedimentology* 62:997-1023
- Gao Y., Fang J., Zhang J., Ren L., Mao Y., Li B., Zhang M., Liu D., Du M. (2011). The impact of the herbicide atrazine on growth and photosynthesis of seagrass, *Zostera marina* (L.), seedlings. *Marine pollution bulletin* 62(8):1628-1631
- Govers L. L., de Brouwer J. H., Suykerbuyk W., Bouma T. J., Lamers L. P., Smolders A. J., van Katwijk M. M. (2014). Toxic effects of increased sediment nutrient and organic matter loading on the seagrass *Zostera noltii*. *Aquat toxicol* 155:253-260
- Graham M.H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84(11):2809-2815.
- van der Heide T., van Nes E.H., Geerling G.W., Smolders A.J.P., Bouma T.J., van Katwijk M.M. (2007). Positive feedbacks in seagrass ecosystems: implications for success in conservation and restoration. *Ecosystems* 10:1311-1322
- Hyndman R.J. and Koehler A.B. (2006). Another look at measures of forecast accuracy. *Int J Forecast* 22:679-688
- Ifremer (2017). Bulletin de la Surveillance de la Qualité du Milieu Marin Littoral 2016. Résultats acquis jusqu'en 2016. Ifremer/ODE/LITTORAL/LERAR/17.004, 305p.
http://envlit.ifremer.fr/content/download/83308/602948/file/Bull_2017_AR.pdf
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem Physiol Pflanzen* 167:191-194
- van Katwijk M.M., Bos A.R., de Jonge V.N., Hansen L.S.A.M., de Jong D.J. (2009). Guidelines for seagrass restoration: Importance of habitat selection and donor populations, spreading risks, and ecosystem engineering effects. *Mar. Pollut. Bull* 58:179-188.

- Koch E.W. (2001) Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries* 24:1-17
- Koch E.W., Ackerman J.D., Verduin J.J, van Keulen M. (2006). Fluid dynamics in seagrass ecology - from molecules to ecosystems. In: Larkum A.W.D., Orth R.J., Duarte C.M. (eds) *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer Dordrecht, p. 193-225.
- Kombiadou K., Ganthy F., Verney R., Plus M., Sottolichio A. (2014). Modelling the effects of *Zostera noltei* meadows on sediment dynamics : application to the Arcachon lagoon. *Ocean Dyn* 64:1499-1516
- Koutitonsky V.G., Guyondet T., St-Hilaire A., Courtenay S.C., Bohgen A. (2004). Water renewal estimates for aquaculture developments in the Richibuto estuary, Canada. *Estuaries* 27:839-850
- Lazure P. and Dumas F. (2008). An internal-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for application at regional scale (MARS). *Adv in Water Resour* 31:233-250
- Leuschner C., Landwehr S., Mehlig U. (1998). Limitation of carbon assimilation of intertidal *Zostera noltii* and *Zostera marina* by desiccation at low tide. *Aquat Bot* 62:171-176
- Lubet P. (1956). Considération écologiques sur les herbiers du Bassin d'Arcachon. P.V. Soc. Lin. Bordeaux 96:95-103
- Massa S.I., Arnaud-Haond S., Pearson G.A., Serrão E.A. (2009.) Temperature tolerance and survival of intertidal populations of the seagrass *Zostera noltii* (Hornemann) in Southern Europ (Ria Formosa, Portugal). *Hydrobiologia* 619:195-201
- McGlathery K.J. (2001). Macroalgal blooms contribute to the decline of seagrass in nutrient-enriched coastal waters. *J Phycol* 37:453-456
- Nielsen L.W. and Dahllöf I. (2007). Direct and indirect effects of the herbicides glyphosate, bentazone and MCPA on eelgrass (*Zostera marina*). *Aquat Toxicol* 82:47-54
- Ochieng C.A., Short F.T., Walker D.I. (2010). Photosynthetic and morphological response of eelgrass (*Zostera marina* L.) to a gradient of light conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* 382:117-124

- Olesen B., Enríquez S., Duarte C.M., Sand-Jensen K. (2002). Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 236:89-97
- Orth R.J., Carruthers T.J.B., Dennison W.C., Duarte C.M., Fourqurean J.W., Heck K.L., Hughes A.R., Kendrick G.A., Kenworthy W.J., Olyarnik S., Short F.T., Waycott M., Williams S.L. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience* 56:987-996
- Orth R.J., Williams M.R., Marion S.R., Wilcox D.J., Carruthers T.J.B., Moore K.A., Kemp W.M., Denison W.C., Rybicki N., Bergstrom P., Batiuk R.A. (2010). Long-term trends in submersed aquatic vegetation (SAV) in Chesapeake Bay, USA, related to water quality. *Estuar Coasts* 33:1144-1163
- Paine C.E.T., Marthews T.R., Vogt D.R., Purves D., Rees M., Hector A., Turnbull L.A. (2012). How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Methods Ecol Evol* 3:245-256
- Parisot J.P., Diet-Davancens J., Sottolichio A., Crosland E., Drillon C., Verney R. (2008). Modélisation des agitations dans le Bassin d'Arcachon. *Proceeding Xèmes Journées Nationales Génie Côtier - Génie Civil, 14-16 octobre 2008, Sophia Antipolis (France)*.
- Paul M. and Amos C.L. (2011). Spatial and seasonal variation in wave attenuation over *Zostera noltii*. *J Geophys Res* 116:C08019
- Peralta G., Pérez-Lloréns J.L., Hernández I., Brun F., Vergara J.J., Bartual A., Gálvez J.A., García C.M. (2000). Morphological and physiological differences between two morphotypes of *Zostera noltii* Hornem. from the south-western Iberian Peninsula. *Helgol Mar Res* 54:80-86
- Peralta G, Pérez-Lloréns JL, Hernández I, Vergara JJ (2002) Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *J Exp Mar Biol Ecol* 269:9-26
- Pedreras R., Lecacheux S., Sottolichio A., Romieu E., Idier D., Salles P., Delattre M. (2008) Caractérisation des vagues dans les passes du bassin d'Arcachon. *Proceedings Xèmes Journées Nationales Génie Côtier - Génie Civil, 14-16 octobre 2008, Sophia Antipolis (France)* (pp. 273-282)

- Plus M., Deslous-Paoli J., Auby I., Dagault F. (2001). Factors influencing primary production of seagrass beds (*Zostera noltii* Hornem.) in the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *J Exp Mar Biol Ecol* 259:63-84
- Plus M., Auby I., Verlaque M., Levavasseur G. (2005). Seasonal variations in photosynthetic irradiance response curves of macrophytes from a Mediterranean lagoon. *Aquat Bot* 81:157-173
- Plus M., Dumas F., Stanisière J.Y., Maurer D. (2009). Hydrodynamic characterization of the Arcachon Bay, using model-derived descriptors. *Cont Shelf Res* 29:1008-1013
- Plus M., Dalloyau S., Trut G., Auby I., de Montaudouin X., Emery E., Noël C., Viala C. (2010). Long-term evolution (1988-2008) of *Zostera* spp. meadows in Arcachon Bay (Bay of Biscay). *Estur Coast Shel Sci* 87:357-366
- Robbins B.D., Fonseca M.S., Whitfield P.E., Clinton P. (2001). Use of a wave exposure technique for predicting distribution and ecological characteristics of seagrass ecosystems. In *Proceedings: Seagrass management: It's not just nutrients*, October 6, 2000. H.S. Greening, ed, 171-176 Tampa Bay National Estuarine Program, St. Petersburg, FL.
- de los Santos C.B., Brun F.G., Bouma T.J., Vergara J.J., Pérez-Lloréns J.L. (2010). Acclimation of seagrass *Zostera noltii* to co-occurring hydrodynamic and light stress. *Mar Ecol Prog Ser* 398:127-135
- Shafer D.J., Sherman T.D., Wyllie-Echeverria S. (2007). Do desiccation tolerance control the vertical distribution of intertidal seagrasses? *Aquat Bot* 87:161-166
- Short F.T. (1987). Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquat Bot* 27:41-57
- Soissons L.M., van Katwijk M.M., Peralta G., Brun F.G., Cardoso P.G., Grilo T.F., Ondiviela B., Recio M., Valle M., Garmendia J.M., Ganthy F., Auby I., Rigouin L., Godet L., Fournier J., Desroy N., Barillé L., Kadel P., Asmus R., Herman P.M.J., Bouma T.J. (2018). Seasonal and latitudinal variation in seagrass mechanical traits across Europe: The influence of local nutrient status and morphometric plasticity. *Limnol. Oceanogr* 63(1):37-46.

- Suykerbuyk W., Govers L., Bouma T.J., Giesen W.B.J.T., de Jong D.J., van de Voort R., Giesen K., Giesen P.T., van Katwijk M.M. (2016). Unpredictability in seagrass restoration: analysing the role of positive feedback and environmental stress on *Zostera noltii* transplants. *J Appl Ecol* 53:774-784
- Vermaat, J.E., Verhagen, F.C.A. (1996). Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem.: coupling demographic and physiological patterns. *Aquat Bot.* 52:259–281
- Vermaat J.E., Verhagen F.C.A., Lindenburg D. (2000). Contrasting response in two populations of *Zostera noltii* Hornem. to experimental photoperiod manipulation at two salinities. *Aquat Bot* 67:179-189
- Waycott M., Procaccini G., Les D. H., Reusch T. B. (2007). Seagrass evolution, ecology and conservation: a genetic perspective. In *Seagrasses: biology, ecology and conservation* 25-50. Springer Netherlands
- Welsh D.T., Bourguès S., de Wit R., R.A. Herbert. Seasonal variations in nitrogen-fixation (acetylene reduction) and sulphate-reduction rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*: nitrogen fixation by sulphate-reducing bacteria. *Mar. Biol* 125:619-628
- Winddows J., Pope N.D., Brinsley M.D., Asmus H., Asmus R.M. (2008). Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Zostera marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment dynamics. *358:125-136*

Annexe A

Table A-1: The spatial variability of environmental and biological parameters for each site (constant parameter or yearly-averaged \pm standard deviation).

Site/Parameter	GARR	JACQ	PASS	HAUT	ROCH	GAIL	ILE	ANDE	FONT
$H_{wat_{max}}$ (m)	3.44	2.94	2.67	2.35	2.32	2.27	2.22	2.20	2.09
I_{time} (hour.day ⁻¹)	20.7	16.7	14.1	13.1	11.9	12.2	13.5	11.2	10.6
V_{75} (m.s ⁻¹)	0.34	0.24	0.35	0.28	0.21	0.42	0.47	0.07	0.11
F_{sea} (days)	22.6	22.6	21.1	23.7	19.6	21.0	16.1	23.9	23.7
F_{riv} (days)	2.8	2.6	3.4	3.1	2.1	2.4	1.5	3.6	3.6
REI_{75} (-)	2.31 \pm 0.34	2.16 \pm 0.98	2.79 \pm 0.41	2.07 \pm 0.80	1.69 \pm 0.72	2.82 \pm 0.77	4.08 \pm 1.64	1.05 \pm 0.45	1.14 \pm 0.60
T_{mean} (°C)	16.31 \pm 4.98	16.32 \pm 5.03	16.42 \pm 5.14	16.37 \pm 5.11	16.33 \pm 5.15	16.28 \pm 5.04	16.55 \pm 4.87	13.31 \pm 5.21	16.00 \pm 5.31
D_{50} (μ m)	57.2 \pm 0.22	29.8 \pm 6.4	52.3 \pm 20.1	71.0 \pm 22.6	26.5 \pm 19.1	54.7 \pm 27.9	168.6 \pm 50.3	23.5 \pm 4.1	74.7 \pm 65.0
ρ_{dry} (kg.m ⁻³)	966 \pm 80	831 \pm 74	908 \pm 175	1054 \pm 104	833 \pm 128	980 \pm 189	1306 \pm 81	611 \pm 114	900 \pm 30
OM_{sed} (%)	2.90 \pm 0.58	4.07 \pm 0.45	3.64 \pm 1.06	2.76 \pm 0.75	4.99 \pm 0.91	4.00 \pm 1.32	1.50 \pm 0.55	6.86 \pm 1.14	3.02 \pm 0.54
V_{area} (%)	65 \pm 10	81 \pm 5	43 \pm 12	86 \pm 6	85 \pm 11	72 \pm 28	81 \pm 17	85 \pm 16	73 \pm 21
Cov (%)	32 \pm 24	52 \pm 18	15 \pm 9	54 \pm 23	52 \pm 25	57 \pm 40	50 \pm 32	53 \pm 18	67 \pm 28

Annexe A

$B_{leaf} (g_{DW}.m^{-2})$	57.8 ± 62	52.7 ± 31.2	31.4 ± 22.4	46.4 ± 27.8	45.6 ± 29.9	80.7 ± 63.9	49.3 ± 41.6	32.0 ± 15.4	123.7 ± 84.8
$B_{root} (g_{DW}.m^{-2})$	56.2 ± 26.8	52.8 ± 20.9	22.2 ± 8.9	66.0 ± 25.2	37.4 ± 18.6	55.8 ± 30.7	51.5 ± 19.0	27.8 ± 13.2	51.1 ± 26.8
$D_{shoot} (10^3 shoot.m^{-2})$	9.60 ± 5.65	10.17 ± 3.85	7.58 ± 3.37	11.31 ± 4.69	12.70 ± 5.44	12.14 ± 6.47	9.63 ± 4.87	10.79 ± 3.93	12.28 ± 5.83
$H_{shoot} (m)$	0.13 ± 0.05	0.12 ± 0.03	0.10 ± 0.03	0.11 ± 0.04	0.09 ± 0.03	0.12 ± 0.04	0.10 ± 0.03	0.09 ± 0.03	0.17 ± 0.06
$C_{leaf} (mg.g_{DW}^{-1})$	385.5 ± 29.2	362.6 ± 30.3	380.3 ± 42.3	389.0 ± 26.3	407.7 ± 17.6	400.6 ± 14.7	397.8 ± 20.1	400.9 ± 16.2	396.6 ± 14.2
$N_{leaf} (mg.g_{DW}^{-1})$	33.5 ± 5.9	30.5 ± 4.8	33.2 ± 5.2	31.6 ± 5.6	33.8 ± 5.4	30.5 ± 5.4	30.2 ± 7.0	32.8 ± 6.7	31.3 ± 5.5
$P_{leaf} (mg.g_{DW}^{-1})$	4.1 ± 1.2	4.2 ± 0.9	3.6 ± 0.9	3.7 ± 0.8	4.3 ± 1.0	3.3 ± 1.0	2.9 ± 1.1	4.9 ± 1.7	4.2 ± 1.2
$Chl_a (mg.g_{DW}^{-1})$	6.44 ± 0.75	5.75 ± 0.82	5.91 ± 0.69	5.83 ± 9.2	5.75 ± 1.08	5.71 ± 0.77	5.17 ± 0.92	5.67 ± 0.96	5.67 ± 1.12
$Chl_b (mg.g_{DW}^{-1})$	1.95 ± 0.53	1.95 ± 1.02	1.75 ± 0.28	2.13 ± 1.01	2.30 ± 1.26	1.84 ± 0.58	1.97 ± 1.25	2.04 ± 0.60	2.31 ± 1.25
$Chl_{a+b} (mg.g_{DW}^{-1})$	8.39 ± 1.10	7.70 ± 1.53	7.65 ± 0.85	7.95 ± 1.36	8.05 ± 2.05	7.25 ± 1.07	7.14 ± 1.81	7.72 ± 1.31	7.94 ± 2.19

Annexe A

Table A-2: The second model variable alternately tested depending investigated on ecological processes.

Group	Variables	Ecological processes
Extreme	$T_{mean(t,s)}$	Impacts of low or high temperatures?
Dessication	$I_{time(t,s)}$	Impacts of dessication?
Hydrodynamics	$V_{75(s)}$	Impacts of currents or waves?
	$REI_{75(t,s)}$	
Hydrology	$F_{sea(s)}$	Impacts of oceanic or rivers waters?
	$F_{riv(s)}$	
Bed sediment	$D_{50(t,s,r)}$	Impacts of bed sediment characteristics?
	$\varphi_{dry(t,s,r)}$	
	$OM_{sed(t,s,r)}$	
Vegetation	$V_{area(t,s)}$	Threshold effects on vegetated area?

**Annexe B : Résultats du modèle statistique de croissance pour la
prédiction des variables complémentaires**

Annexe B

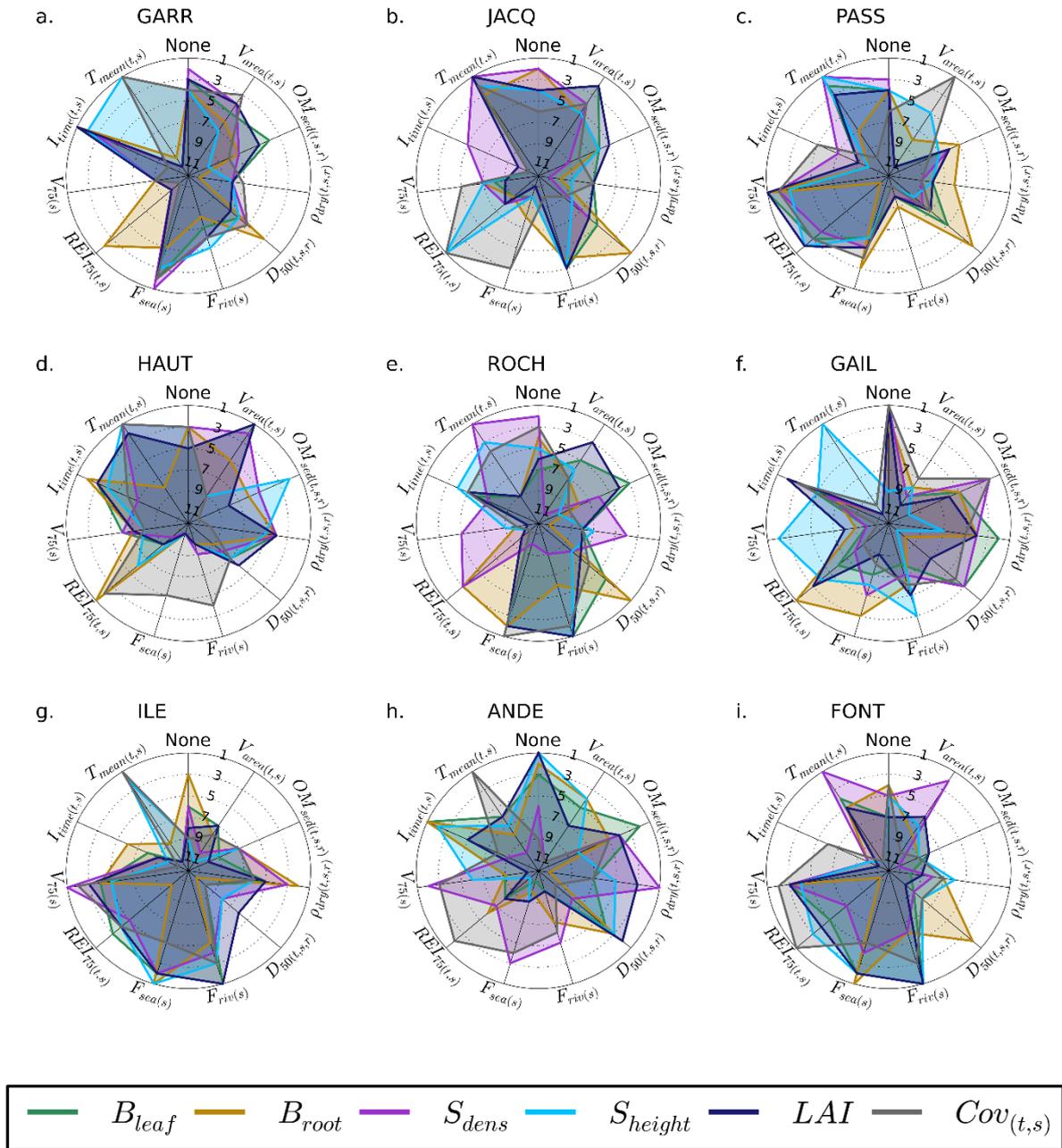


Figure B-1 : Représentation radar, pour chaque site, du classement relatif des secondes variables V_2 testées et ce pour l'ensemble des variables modélisées.

Annexe B

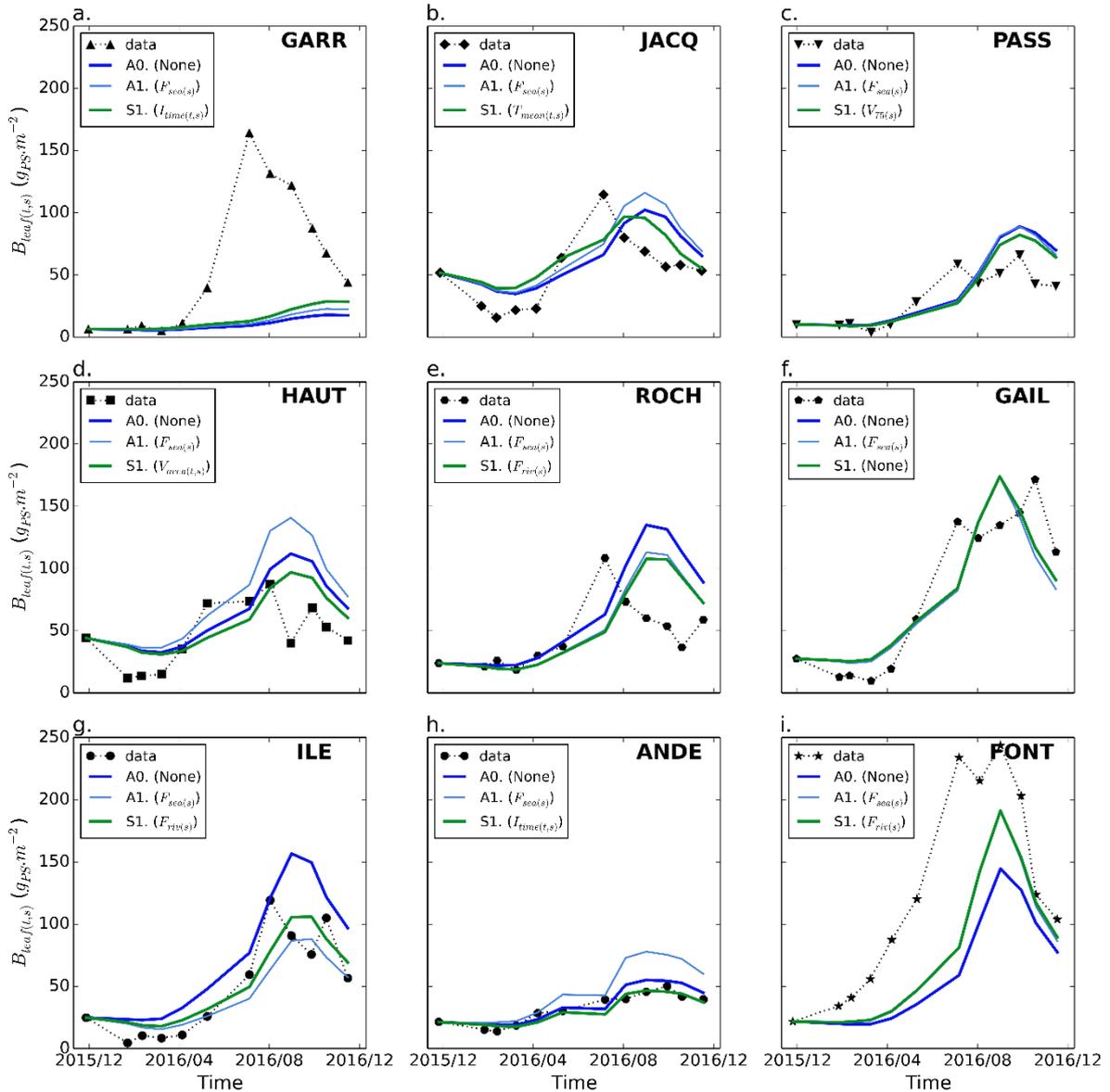


Figure B-2 : Comparaison entre les biomasses épigées mesurées (en noir) et prédites pour chacun des sites : en bleu foncé (A0) le modèle à une seule variable PAR_{site} , en bleu clair (A1) la meilleure modalité testée pour l'ensemble des sites et en vert (S1) la meilleure modalité pour le site.

Annexe B

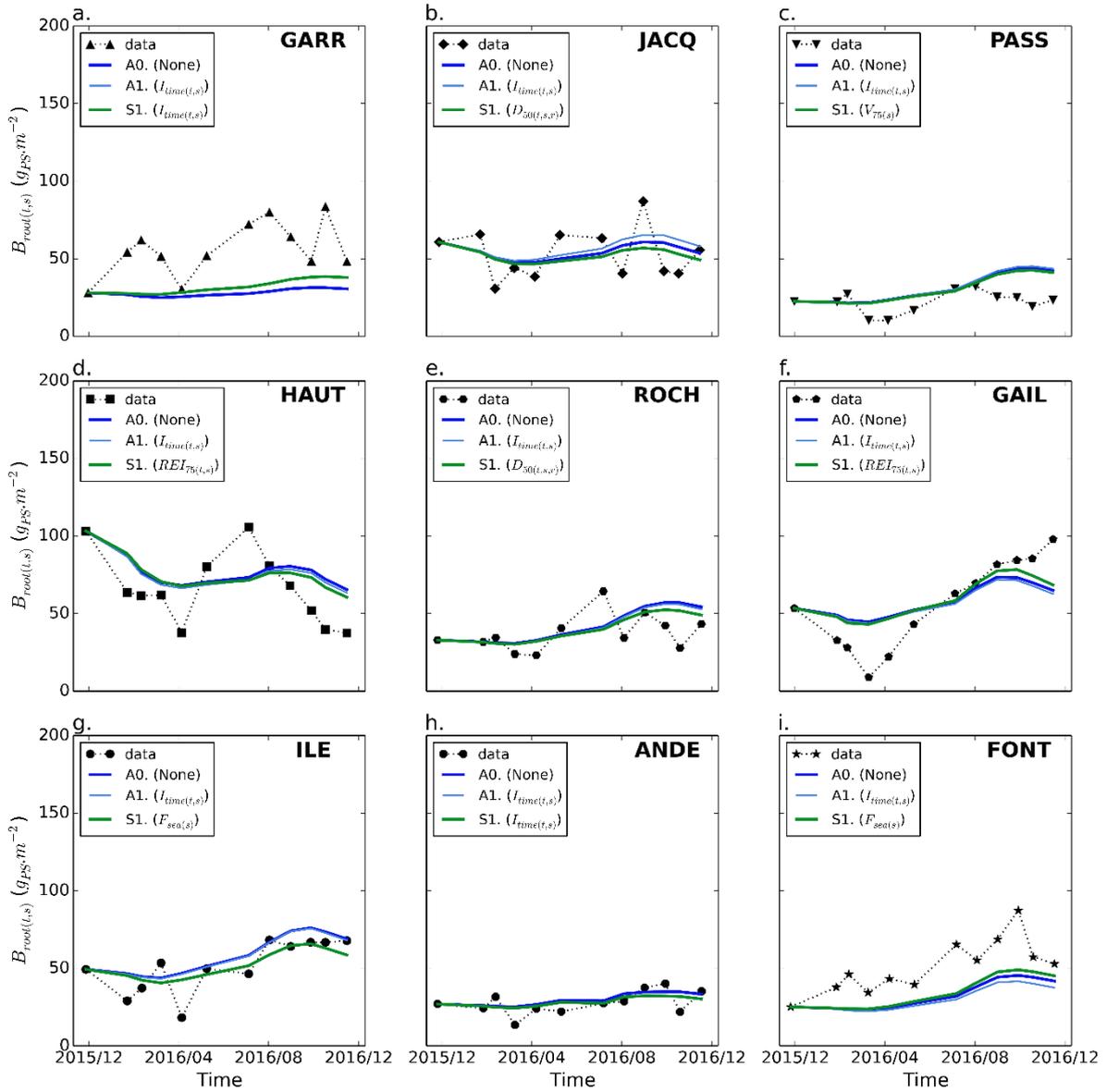


Figure B-3 : Comparaison entre les biomasses hypogées mesurées (en noir) et prédites pour chacun des sites : en bleu foncé (A0) le modèle à une seule variable PAR_{site} , en bleu clair (A1) la meilleure modalité testée pour l'ensemble des sites et en vert (S1) la meilleure modalité pour le site.

Annexe B

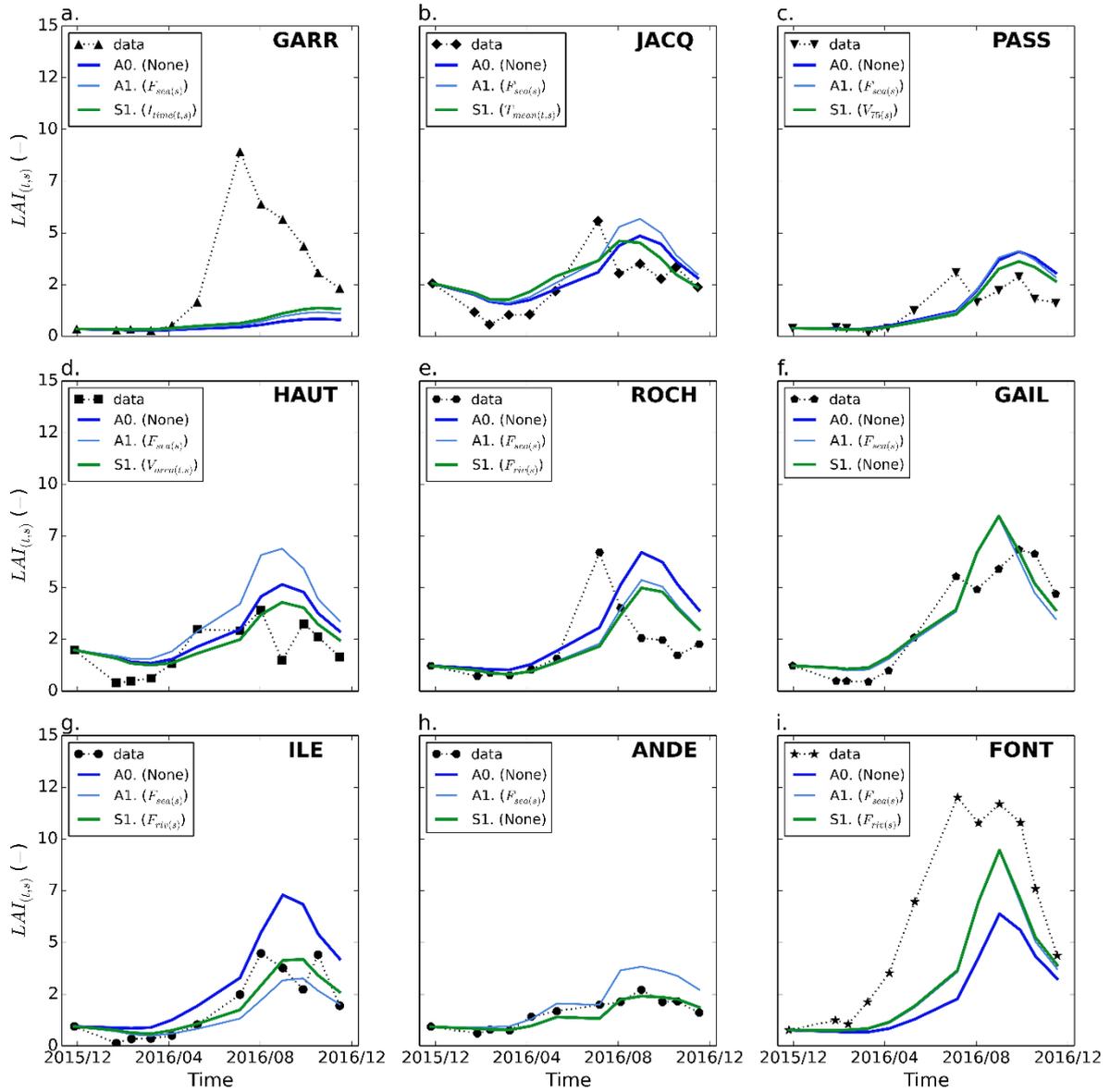


Figure B-4 : Comparaison entre les indices de surfaces foliaires mesurés (en noir) et prédicts pour chacun des sites : en bleu foncé (A0) le modèle à une seule variable PAR_{site} , en bleu clair (A1) la meilleure modalité testée pour l'ensemble des sites et en vert (S1) le meilleure modalité pour le site.

Annexe B

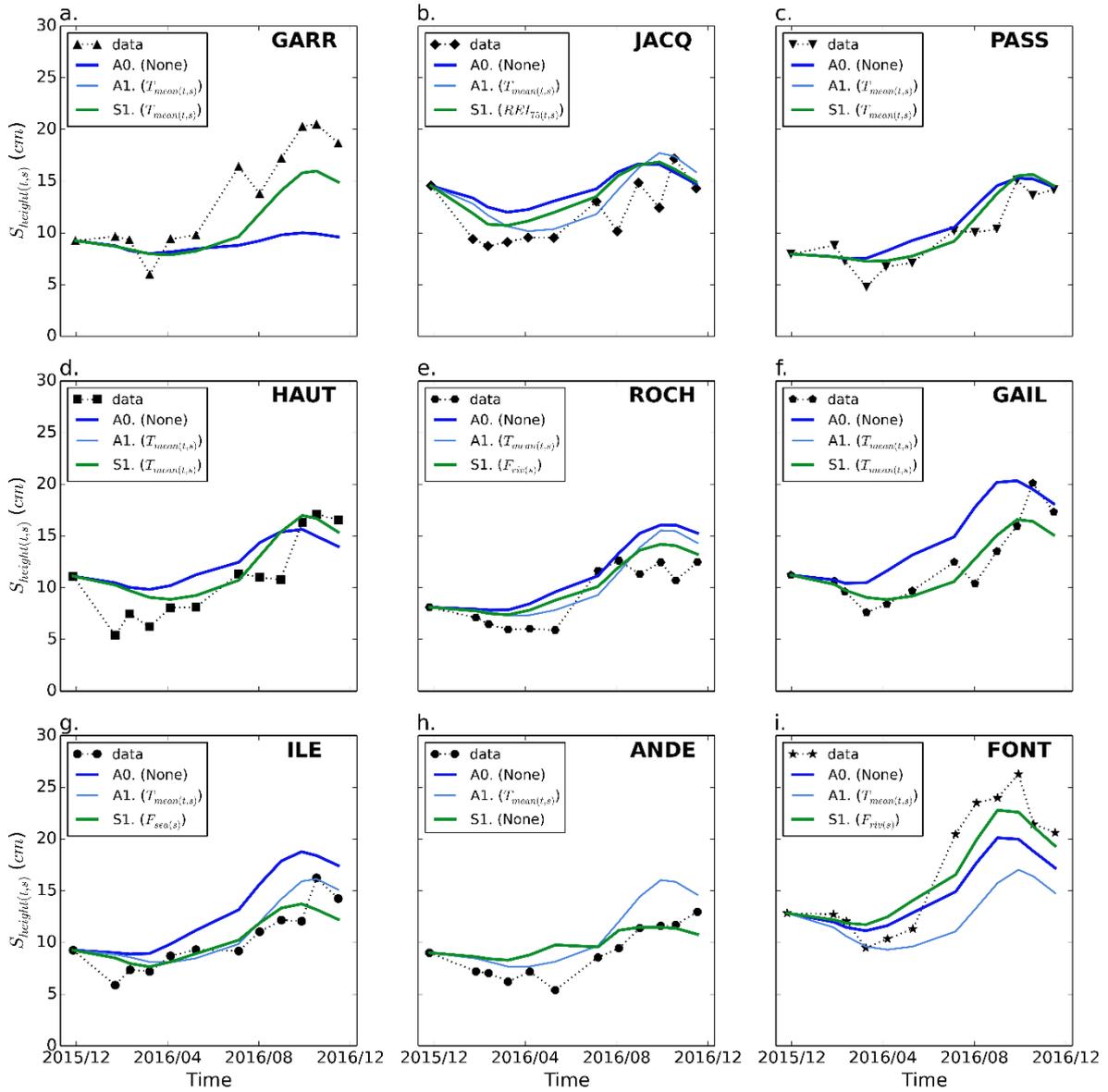


Figure B-5 : Comparaison entre les hauteurs de pieds mesurées (en noir) et prédites pour chacun des sites : en bleu foncé (A0) le modèle à une seule variable PAR_{site} , en bleu clair (A1) la meilleure modalité testée pour l'ensemble des sites et en vert (S1) la meilleure modalité pour le site.

Annexe B

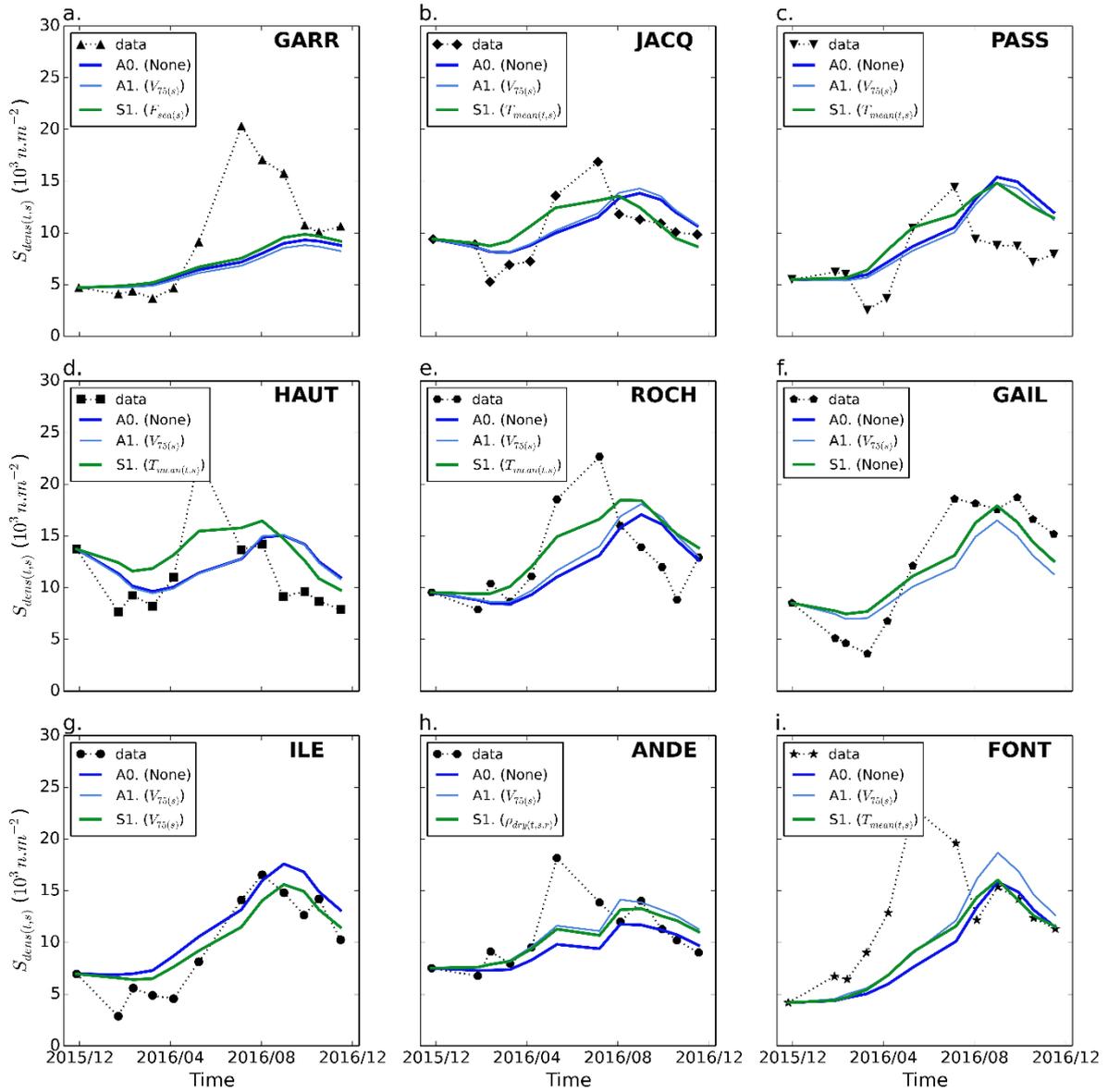


Figure B-6 : Comparaison entre les densités de pied mesurées (en noir) et prédites pour chacun des sites : en bleu foncé (A0) le modèle à une seule variable PAR_{site} , en bleu clair (A1) la meilleure modalité testée pour l'ensemble des sites et en vert (S1) la meilleure modalité pour le site.

Annexe B

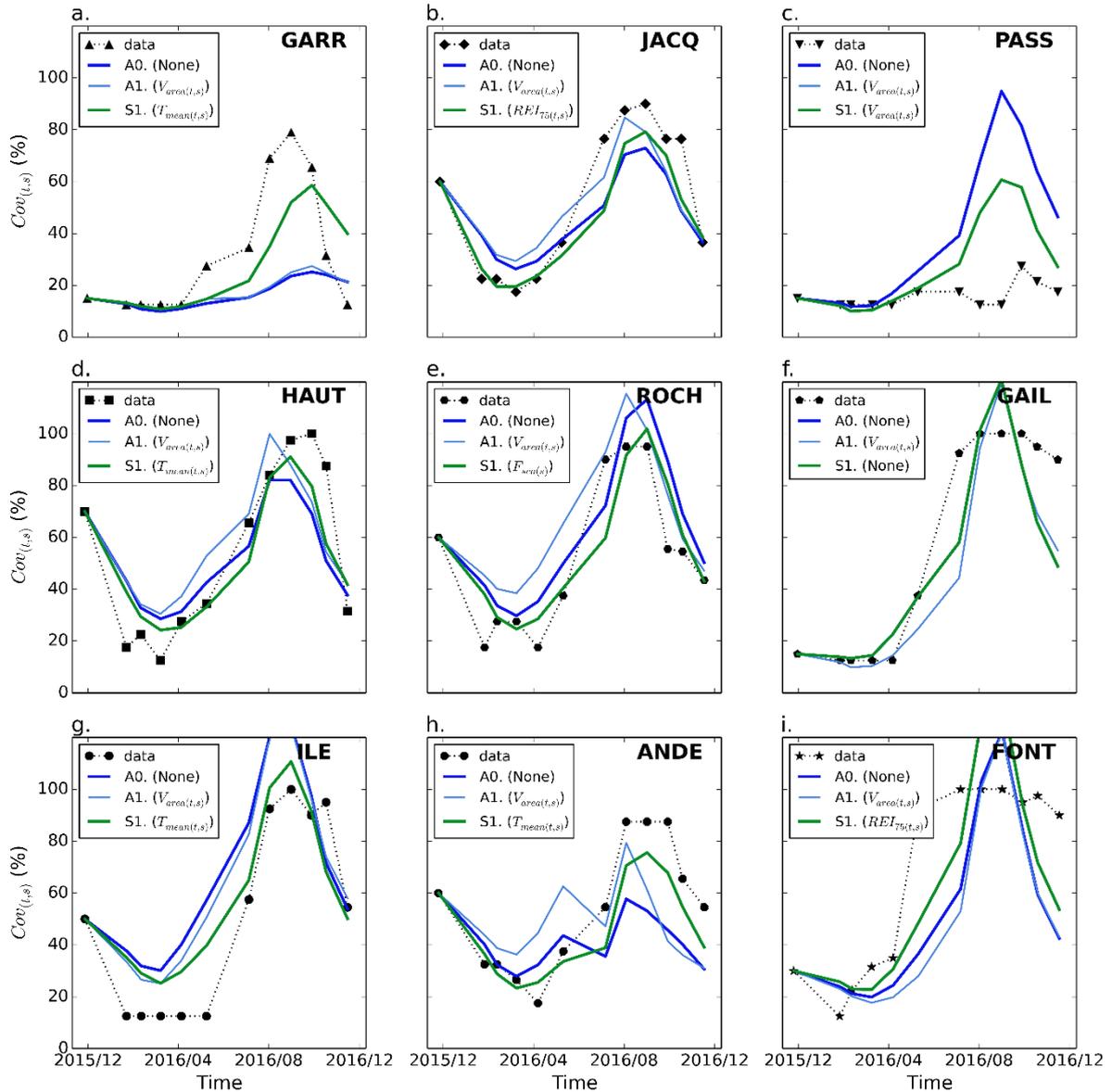


Figure B-7 : Comparaison entre les taux de recouvrement mesurés (en noir) et prédits pour chacun des sites : en bleu foncé (A0) le modèle à une seule variable PAR_{site} , en bleu clair (A1) la meilleure modalité testée pour l'ensemble des sites et en vert (S1) la meilleure modalité pour le site.

Annexe C : Projection des couches SIG et construction des modèles numériques de terrain.

Annexe C

1 . Modification de la projection des couches SIG

La conversion de positions géographiques d'une surface courbe sur une surface plane nécessite l'utilisation d'une projection cartographique. Une fois cette projection définie, la localisation d'un élément peut alors s'exprimer sous la forme de coordonnées planes à l'aide de deux valeurs linéaires : X, Y exprimées dans différentes unités : Mètres, Kilomètres, Miles nautiques, ...

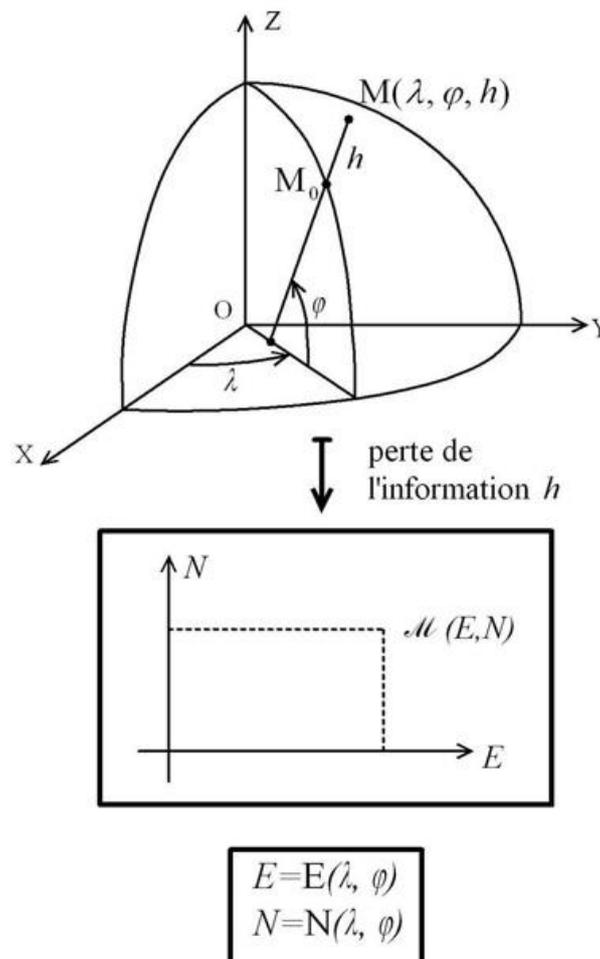


Figure C-1 : Schéma conceptuel de transformation des coordonnées

Pour représenter la surface de la Terre sur une carte, il existe plusieurs possibilités de méthodes de projection qui seront plus ou moins adaptées en fonction de la taille, de la localisation sur le globe ou encore de l'altitude de la surface à représenter. Le Lambert93 est le système de projection officiel utilisé pour la France métropolitaine est une projection conique conforme, c'est à dire qu'elle conserve les angles mais pas les surfaces, tandis que l'espace est découpé de façon conique (Bossler, 2016).

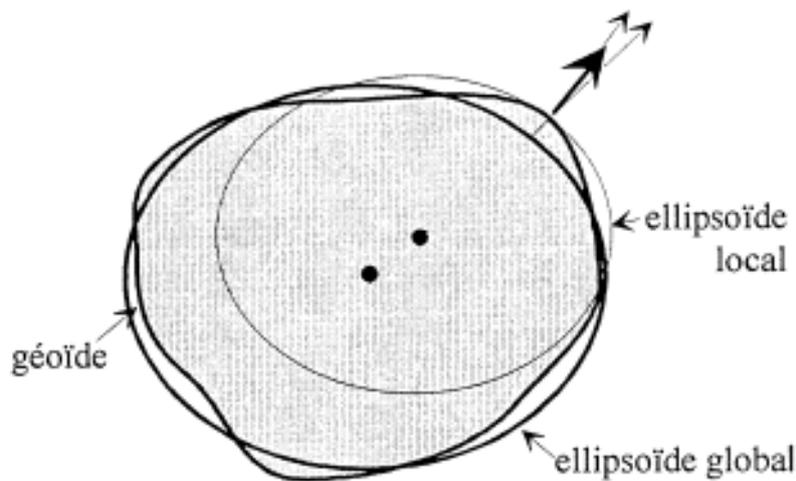


Figure C-2 : Schéma conceptuel du géoïde terrestre et d'exemples d'ellipsoïdes associés

Chaque projection possède son ellipsoïde associé : modèle mathématique que l'on définit pour qu'il soit le plus proche possible du géoïde dans la zone projetée. Les ellipsoïdes globaux modélisent la totalité du géoïde, leur précision est moyenne à peu près partout (ex: IAG GRS 1980 : WGS84). Les ellipsoïdes locaux modélisent précisément une zone géographique particulière et ne peuvent pas être utilisés en dehors de cette zone ex: Clarke 1880 IGN (NTF). L'ellipsoïde associé à la projection Lambert93 est l'ellipsoïde GRS80. Cet ellipsoïde a la particularité d'être très proche de l'ellipsoïde mondial (WGS80) aux environs de la France.

Comme les données bathymétriques disponibles étaient géo référencées sur l'ancienne projection régionale de la France, le Lambert III. Plusieurs étapes ont été nécessaires pour obtenir les coordonnées bathymétriques dans le système Lambert93.

La première étape a consisté en la transformation des coordonnées planes (mètre - Lambert III, ellipsoïde d'Hayford) en coordonnées géocentriques (repère géocentriques : centre de l'ellipsoïde d'Hayford 1969). Pour cela, les coordonnées planes Lambert III sont d'abord converties en coordonnées géographiques (en prenant en compte l'écart entre le méridien de Paris et celui de Greenwich) avant d'être transformées en coordonnées géocentriques. L'ensemble des équations utilisées pour réaliser ces changements de repère sont présentées dans la Table 1.

Table C-1 : Equations utilisées pour réaliser les changements de repère

Plane ↔ Géographique	Géographique ↔ Géocentrique
$\lambda = \lambda_0 + \frac{1}{n} * \arctan\left(\frac{X - X_p}{Y_p - Y}\right)$ $L = -\frac{1}{n} * \ln\left(\frac{\sqrt{(X - X_p)^2 + (Y - Y_p)^2}}{C}\right)$	$x = (N + h) \cos \lambda \cos \varphi$ $y = (N + h) \sin \lambda \cos \varphi$ $z = [N(1 - e^2) + h] \sin \varphi$
<p>Avec,</p> <p>L : Latitude isométrique</p> <p>$\varphi(i)$ = 2</p> <p>* $\arctan\left(\left(\frac{1 + e * \sin(\varphi(i - 1))}{1 - e * \sin(\varphi(i - 1))}\right)^{\left(\frac{e}{2}\right)}\right)$</p> <p>* $\exp(L) - \frac{\pi}{2}$</p>	<p>Avec,</p> <p>N : Grande Normale à l'ellipsoïde</p> <p>$h = 0 ; N = \frac{a}{v}$ et $v = \sqrt{1 - e^2 \sin^2 \varphi}$</p>

Les coordonnées géocentriques (x, y, z) et géographiques (ϕ, λ) ont pour point de référence le centre de la terre (Figure ??) mais ces derniers sont associées à un ellipsoïde (Figure ??). Les coordonnées planes (E, N) nécessitent un système de référence, une ellipsoïde et un système de projection.

La deuxième étape a pour but de passer de l'ellipsoïde d'Hayford à celui de WGS84 par une translation. Aucun défaut d'échelle, ou rotation n'apparaissent (Bossler, 2016) :

$$\begin{pmatrix} T_x \\ T_y \\ T_z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -168 \\ -60 \\ +320 \end{pmatrix}$$

La troisième étape consiste en la conversion de coordonnées géocentriques en coordonnées géographiques (Bossler, 2016).

$$\lambda = \arctan\left(\frac{y}{x}\right)$$

$$\varphi = \arctan\left(\frac{yz(1 - f) + e^2 a \sin^3 \mu}{(1 - f)(\sqrt{x^2 + y^2} - e^2 a \cos^3 \mu)}\right)$$

Avec,	a	= 6 378 137.0 m	(demi grand axe)
	f	= 1/298.257222101	(aplatissement)
	u	= 0.99905103	(modèle linéaire)
	e	= 0.08181919112	(première excentricité)

Enfin, la quatrième étape permet de passer du système WGS84 au Lambert93 (GRS80) à l'aide des deux équations suivantes :

Annexe C

$$X = X_p + C \exp(-nL) \sin(n(\lambda - \lambda_0))$$

$$Y = Y_p + C \exp(-nL) \cos(n(\lambda - \lambda_0))$$

Avec,

$X_p = 700\,000$ m (Point de référence de la projection)

$Y_p = 6\,600\,000$ m (Point de référence de la projection)

$\lambda_0 = 3^\circ$ (Méridien origine)

$C = 11\,754\,255.426$

$N = 0.7256077650$

$$L = \text{latitude isométrique} : L = -\frac{1}{n} * \ln\left(\frac{\sqrt{(X-X_p)^2 + (Y-Y_p)^2}}{C}\right)$$

X et Y correspondent aux coordonnées planes (Est et Nord) en mètre.

2 . Construction du Modèle Numérique de Terrain

La géométrie des données bathymétriques levées par sondeur mono-faisceau correspond aux trajets du levé hydrographique ; ainsi de grands espaces restent méconnus entre les profils. Pour combler ces manques, les différents levés bathymétriques ont été agrégés et les données ont été interpolées pour d'obtenir des Modèles Numériques de Terrain (MNT), ce qui revient à modéliser le fond marin en densifiant virtuellement les points de sonde levés par interpolation. Il existe de nombreux interpolateurs, ils peuvent être :

- Déterministe ou stochastique
- Discret ou continu (Figure 6)
- Global ou local
- Exact ou approximatif

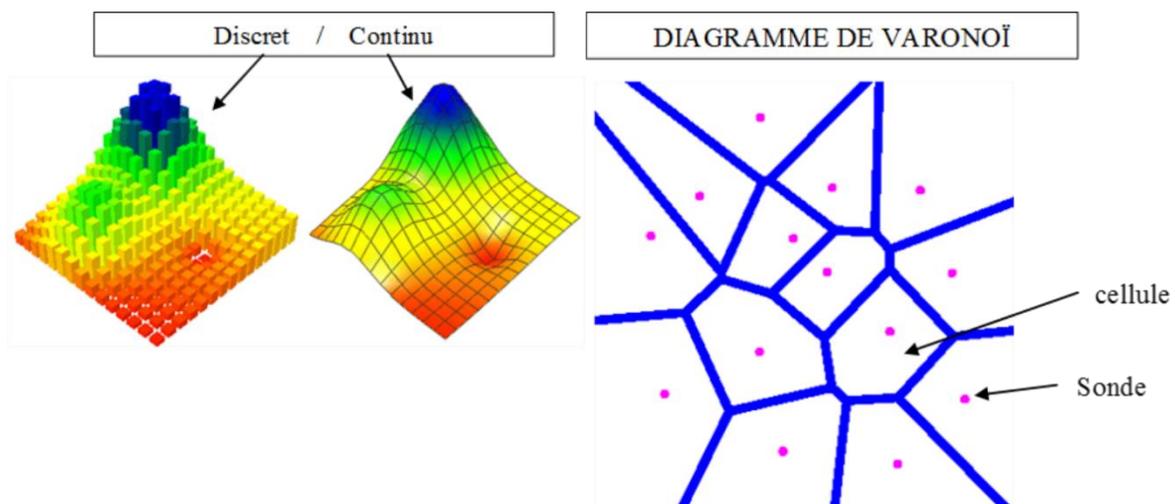


Figure C-3 : Interpolation Discrète-Continue (à gauche) et exemple de Diagramme de Varonoï (à droite).

Pour cette étude, le choix de l'interpolateur c'est réalisé à partir des tests de six interpolateurs :

Annexe C

- Linéaire : déterministe, continu, local et exact

La valeur (profondeur) de chaque centre de maille est obtenue par interpolation linéaire à partir des 3 levés de sonde les plus proche.

- Spline : déterministe, continu, local et exact

La courbe utilisée pour relier les points de contrôle est le Spline de Bézier qui s'appuie sur la liste de 4 points de contrôle (où deux de ces points de contrôle sont des nœuds, les deux autres donnent la forme de la courbe) (*Debèse, 2013*). En d'autres termes, le Spline pourrait être assimilé à l'étirement d'une feuille en caoutchouc de manière à ce qu'elle passe par tous les points traités.

- Nearest Neighbor : déterministe, discret, local et exact

Cet interpolateur modélise les variations par des ruptures sans notion stochastique. Il repose sur le même principe que le diagramme de Varonoï : une cellule est définie autour de chaque point de sonde puis chaque maille incluse dans cette cellule prend la valeur de la sonde.

- Inverse Distance Weighting : déterministe, discret, global et approximatif

La valeur sur chaque nœud de grille est calculée par moyenne pondérée selon l'inverse de la distance aux points alentours. Cette interpolation utilise la fonction de Shepard (1968) (*Debèse, 2016*). Ainsi, la fonction calculant les poids a été reprise de la méthode : MSM (Modified Shepard Method), où les poids dépendent d'un rayon centré sur le nœud de la grille.

Le poids se calcule de la façon suivante :

$$W(i) = \left(1 - \frac{d(i)}{R}\right)^2 \quad \text{Avec « R » le rayon de recherche et « d » la distance}$$

Comme il s'agit d'une interpolation globale, pour un très grand lot de données tel les levés bathymétriques du bassin d'Arcachon, cette interpolation n'est pas envisageable car trop couteuse en temps de calcul. De plus elle crée des effets « œil de bœuf », c'est-à-dire des artefacts induisant une morphologie du fond très exagérée sur les points mesurés lors du levé.

- Krigeage Ordinaire : stochastique, continu, et approximatif, global ou local

Le krigeage utilise les données à deux reprises : pour estimer les variances (écarts de profondeurs) entre tous les points de levé et en fonction des distances entre eux, afin de calculer les poids attribués aux différents points levés et pour réaliser l'interpolation à

proprement parler en fonction des poids. Ainsi, les objets qui sont plus proches se ressemblent d'avantage que les objets éloignés.

- Krigeage Anisotrope : stochastique, continu, local et approximatif

Cette méthode d'interpolation permet de modifier les poids non seulement en fonction de la variance (qui dépend des distances entre points de levé), mais surtout en fonction des pentes d'une zone bathymétrique et de leur orientation. Ceci permet une meilleure représentation des rebords des chenaux. Cette interpolation s'effectue après un premier krigeage ordinaire. L'angle de la pente (Theta) et le ratio d'anisotropie (gradient selon X / gradient selon Y) sont calculés localement sur une sous-zone dont le diamètre dépend des entités morphologique que l'on souhaite mieux représenter, pour chaque point de grille. Cette méthode de krigeage par anisotropie locale a été développée par Stroet et Snepvangers (2005).

Enfin, pour chacune des méthodes d'interpolation testées, la taille des mailles de la grille d'interpolation a été fixée à 65 m.

Annexe C

3. Evaluation des méthodes d'interpolation et présentation des MNT retenus

Le choix de la méthode d'interpolation la plus pertinente pour répondre aux objectifs de cette étude a été déterminée par la comparaison des données bathymétriques levées en 1993 par l'Ifremer et des MNTs issus des différents types d'interpolation (Figure C-4).

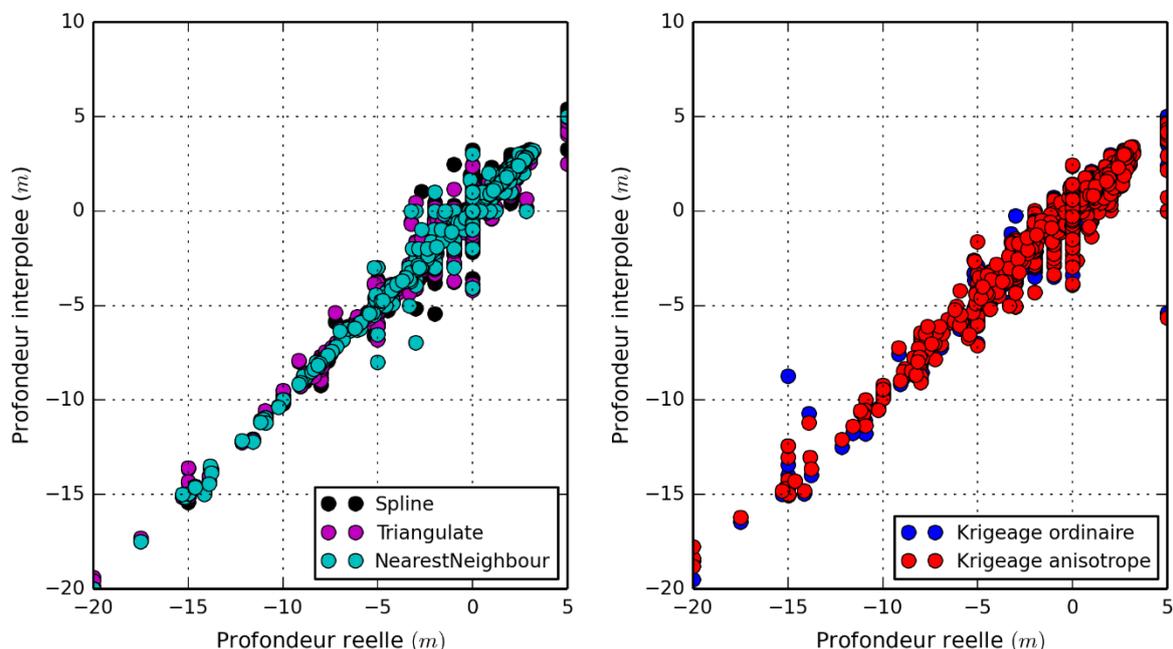


Figure C-4 : Comparaison des profondeurs interpolées avec les profondeurs mesurées.

Pour quantifier les erreurs/écarts entre les mesures et les interpolations, deux indicateurs statistiques ont été utilisés : la RMSE (Root Mean Squared Error) et la MAE (Mean Absolute Error). La RMSE quantifie l'écart de prédiction par rapport à la valeur réelle (calculée comme la racine carrée de l'écart quadratique moyen). La MAE correspond à l'écart moyen des prédictions par rapport aux valeurs réelles. Pour ces deux estimateurs, plus l'erreur issue de l'interpolation est faible, plus la valeur donnée par ces estimateurs tend vers 0.

Les résultats de ces deux estimateurs pour chacune des méthodes d'interpolation testées sont présentés dans la Table C-2.

Table C-2 : Estimateurs statistiques de la justesse des interpolateurs testés

Interpolateur	RMSE (m)	MAE (m)
Linéaire	0.43	0.23
Spline	0.50	0.27
Nearest Neighbour	0.44	0.16
Krigeage Ordinaire	0.48	0.3
Krigeage Anisotrope	0.66	0.4

Annexe C

Au regard des résultats statistiques, les interpolateurs déterministes montrent des résultats plus proches de la réalité terrain. Néanmoins, l'utilisation de ces outils doit être complétée par une étude visuelle pour apprécier la morphologie prédite selon l'interpolation choisie. En effet, beaucoup d'interpolateurs exacts et déterministes sont connues pour générer de nombreux artéfacts, notamment lorsque les données ne sont pas réparties de manière homogène dans l'espace, comme c'est le cas dans cette étude.

La Figure 12 représente la bathymétrie provenant du levé de 1993 réalisé par l'Ifremer (Ref Jacky Lhavanc), sur laquelle a été reportée la zone choisie pour la comparaison visuelle des différentes méthodes d'interpolation.

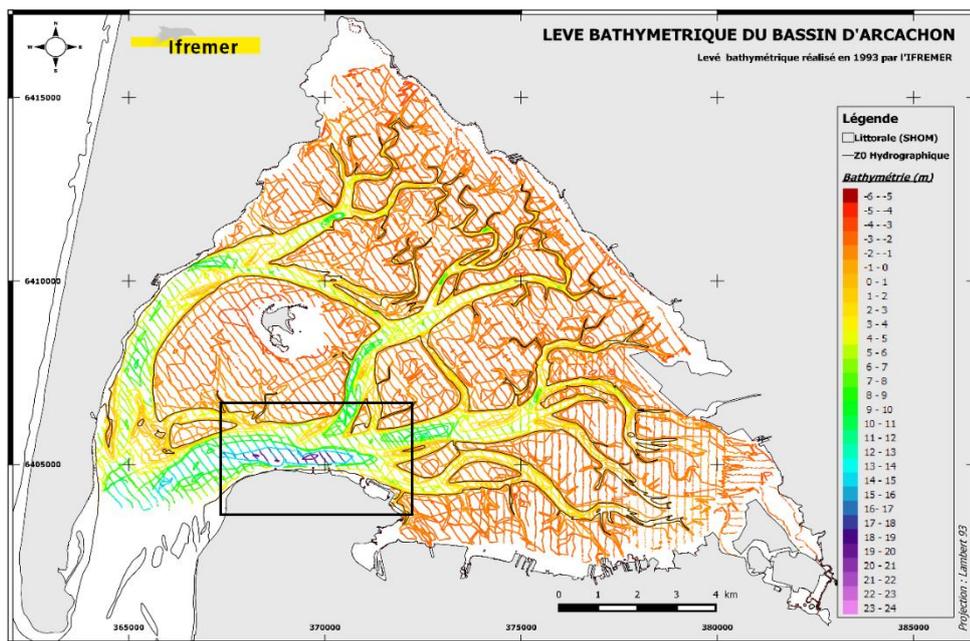


Figure C-5 : Carte du levé bathymétrique 1993 : le cadre noir représente la zone choisie pour la comparaison des méthodes d'interpolation.

La Figure C-6 présente les résultats des différents types d'interpolation testés. On y remarque que les méthodes déterministes (Figure C-6 a, C-6 b et C-6 c) génèrent d'importants artéfacts. Ainsi, les interpolateurs *Linéaire* (Figure C-6 a) et *Spline* (Figure C-6 b) produisent des pics de profondeur (également nommés effet « œil de bœuf » ou effet « pépite ») ; l'interpolateur *Nearest Neighbor*, quant à lui, génère un MNT discret (Figure C-6 c), non réaliste par rapport à la morphologie bathymétrique.

Enfin, le krigeage anisotrope et la morphologie générale du fond semble plus réaliste à l'itération 1 (Figure C-6 e) qu'à l'itération 10 (Figure C-6 f) ; ceci peut s'expliquer par le plus faible rayon (R) de recherche d'anisotropie locale à l'itération 10 (environ 125 m).

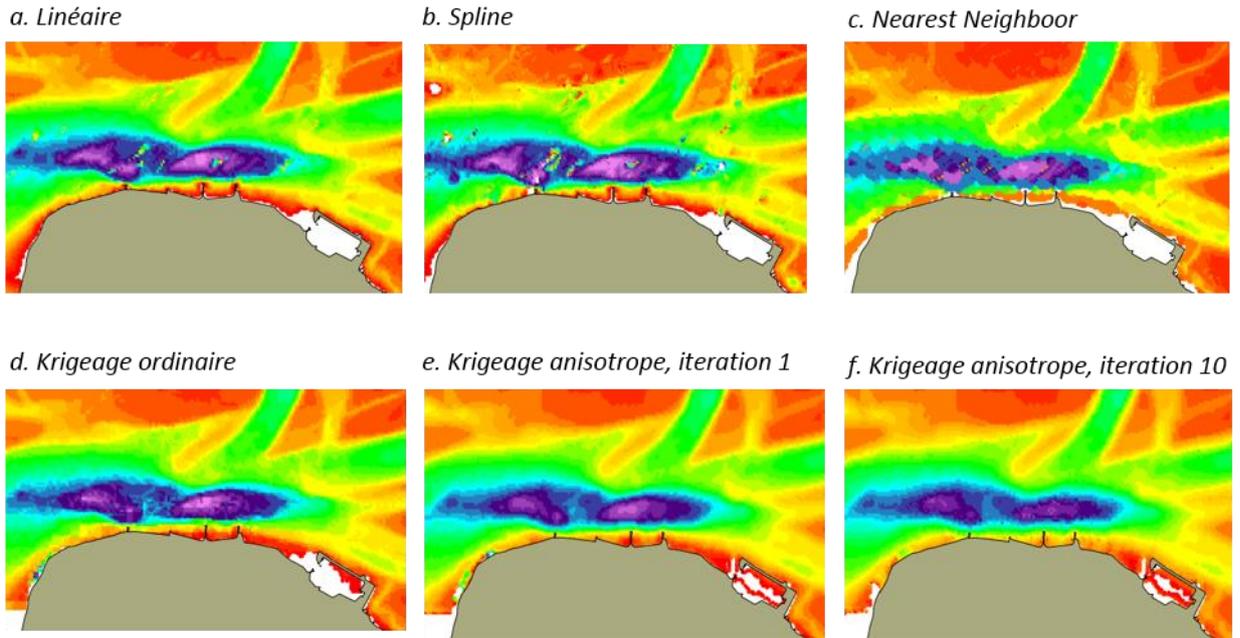


Figure C-6 : Zone étudiée suivant différentes interpolations.

Au regard de ces résultats, la méthode d'interpolation retenue est l'interpolation par krigeage anisotrope après la 1^{ière} itération. En effet, même si l'erreur au niveau des points de sonde est plus importante pour cet interpolateur, la morphologie générale du fond apparaît plus naturelle et présente peu d'artéfacts. Ceci est primordial pour l'utilisation du MNT dans le modèle numérique MARS3D et pour l'interprétation de l'évolution des herbiers de zostères du Bassin d'Arcachon en fonction de la bathymétrie.

Annexe D : Comparaison de l'énergie hydrodynamique cumulée induite par l'évolution de l'emprise des herbiers pour différentes valeurs de vitesse critiques.

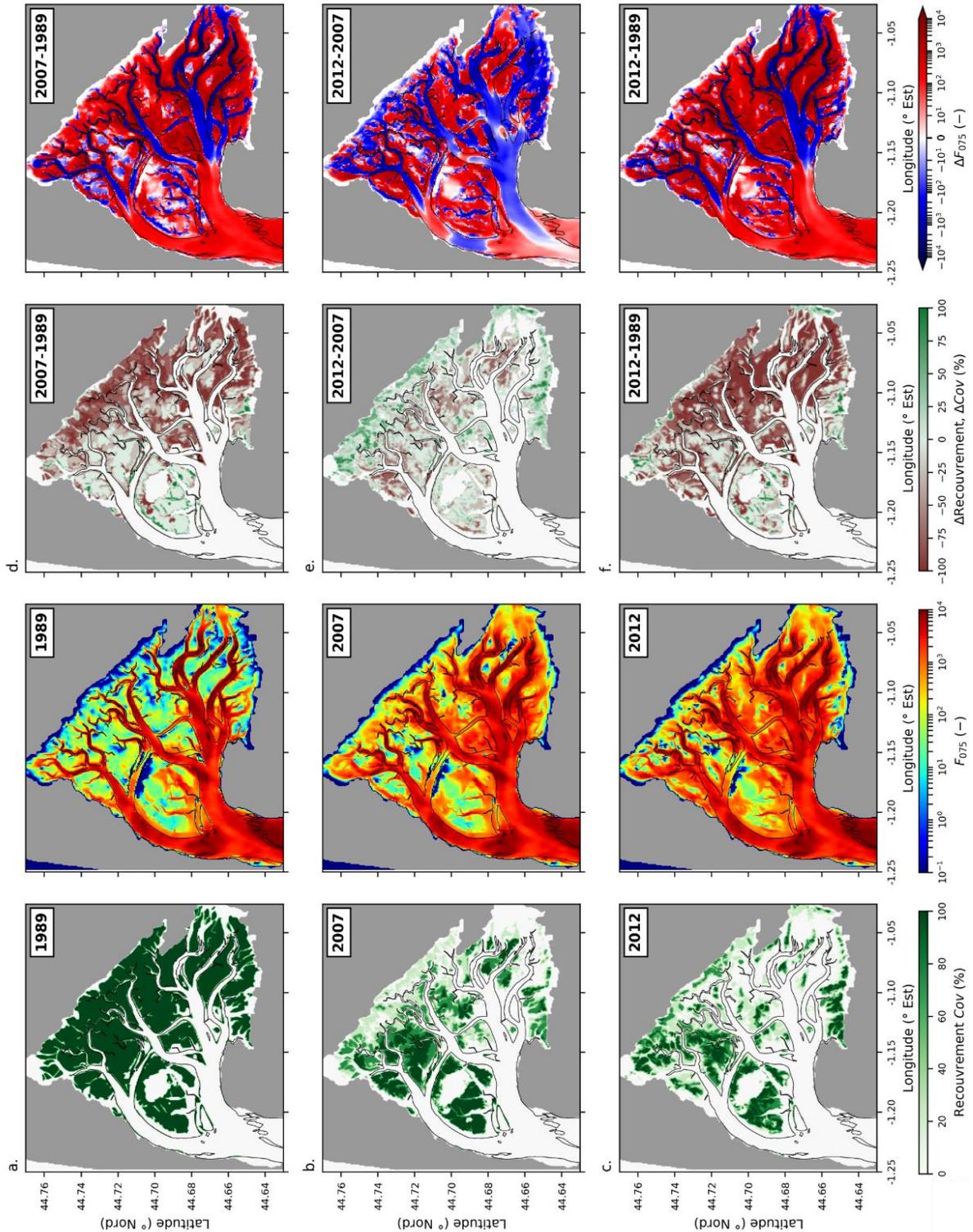


Figure D-1 : (a, b, c) Energie hydrodynamique cumulée au fond (F_{075}) simulée pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Comparaison de l'énergie hydrodynamique cumulée induite par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016.

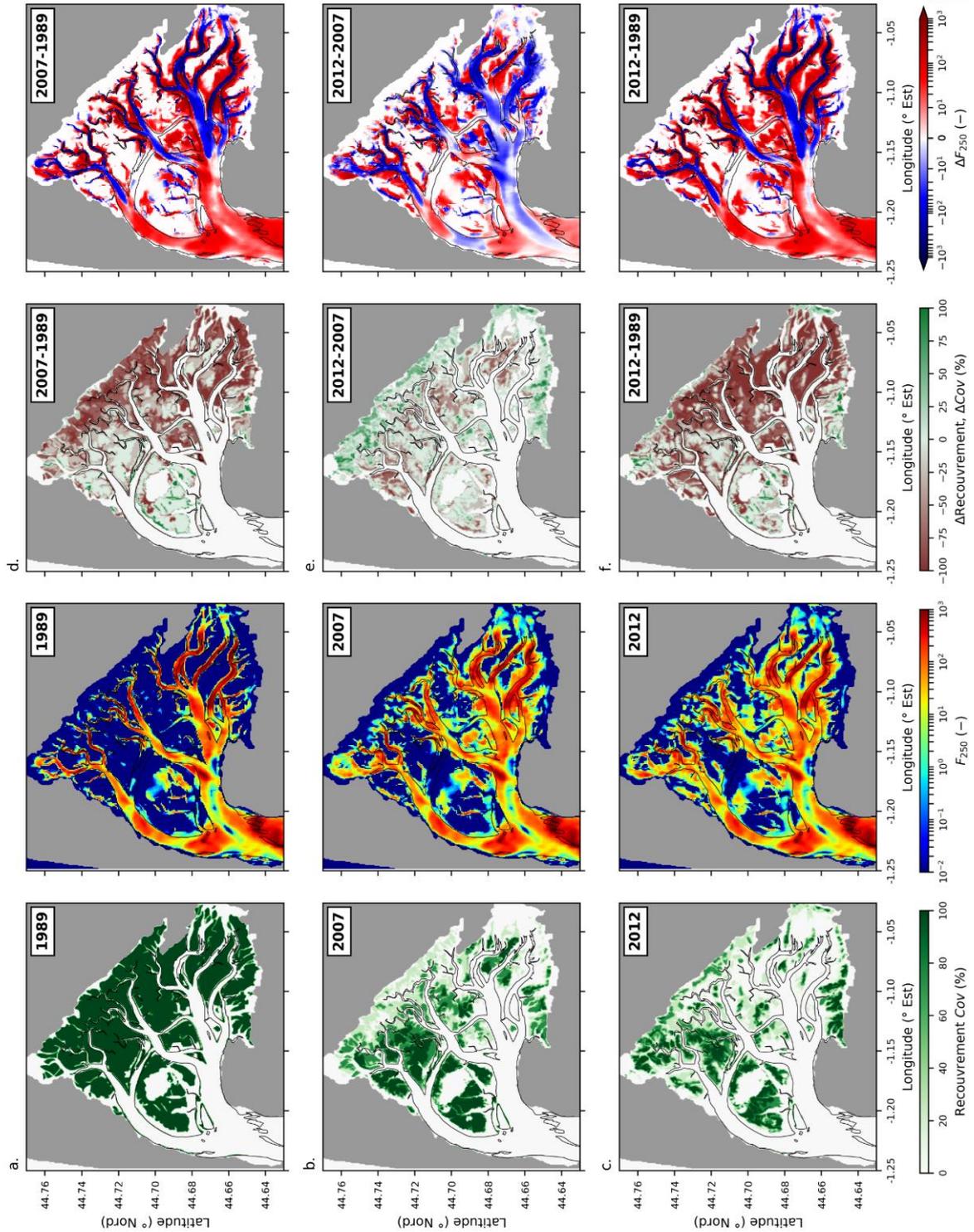


Figure D-2 : (a, b, c) Energie hydrodynamique cumulée au fond (F_{250}) simulée pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Comparaison de l'énergie hydrodynamique cumulée induite par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016.

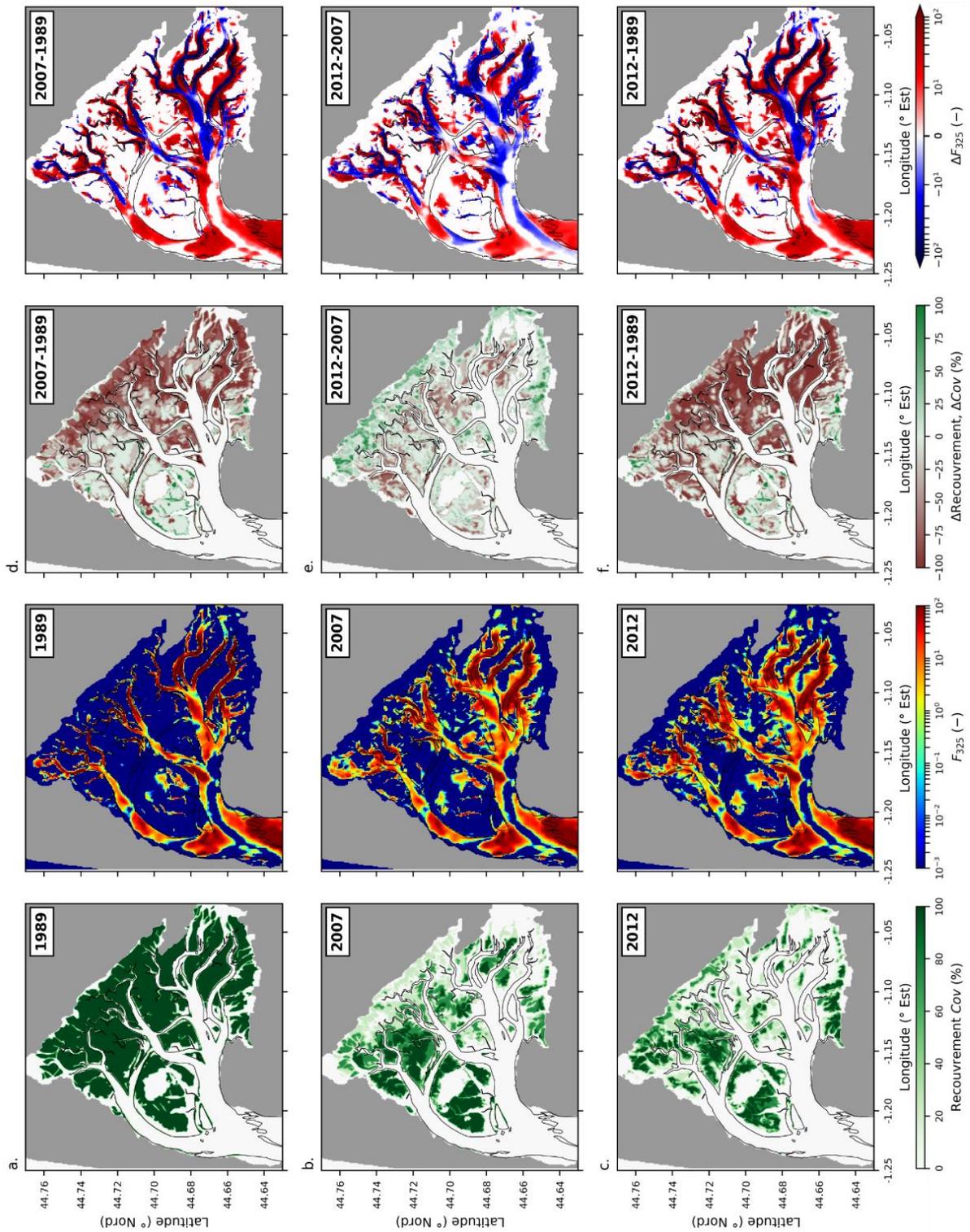


Figure D-3 : (a, b, c) Energie hydrodynamique cumulée au fond (F_{325}) simulée pour des herbiers de caractéristiques estivales et les emprises de : (a) 1989, (b) 2007-2008 et (c) 2012-2016. (d, e, f) Comparaison de l'énergie hydrodynamique cumulée induite par l'évolution de l'emprise des herbiers entre (d) 1989 et 2007-2008, (e) 2007-2008 et 2012-2016 et (f) 1989 et 2012-2016.

Annexe D

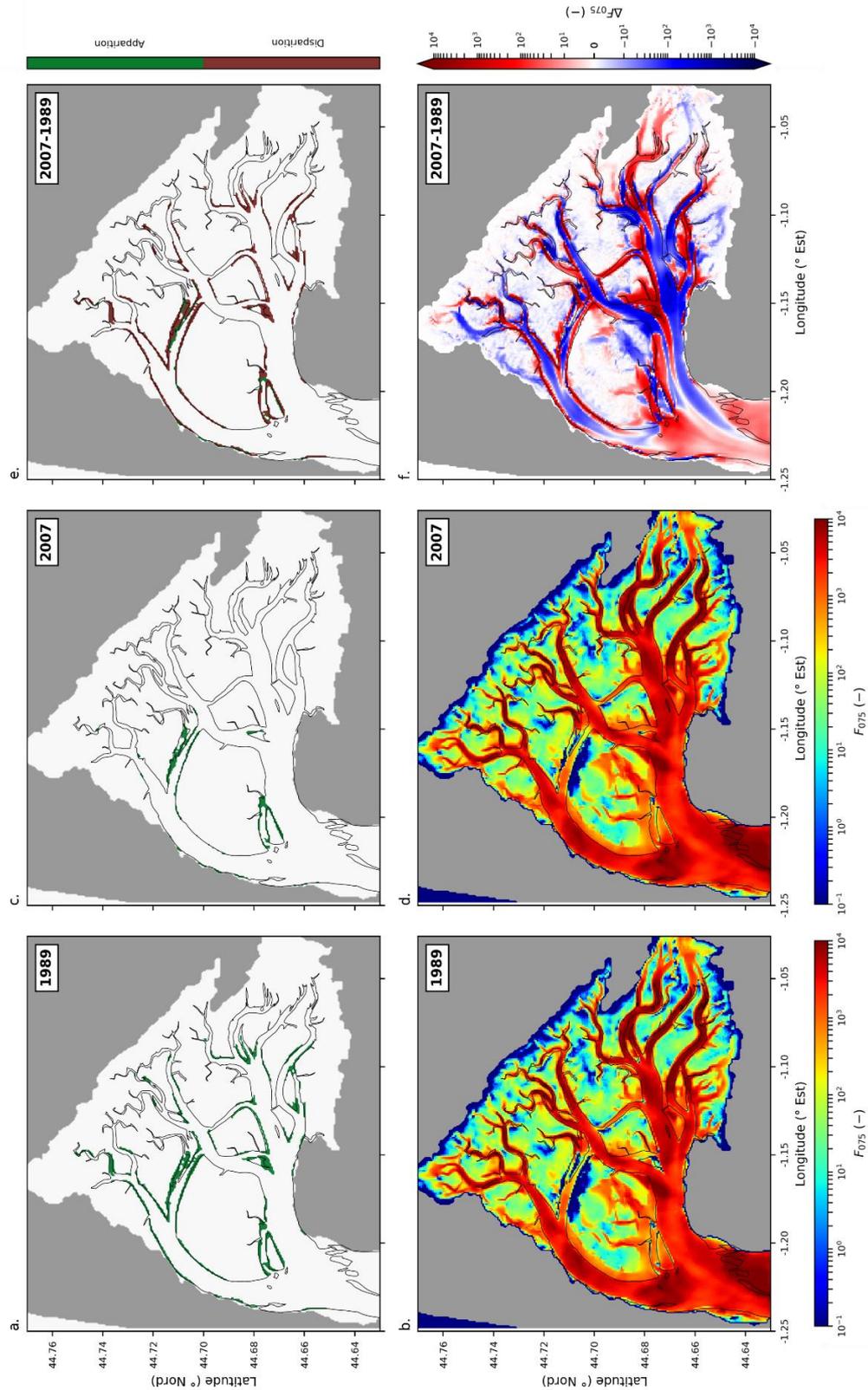


Figure D-4 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 et (c.) 2008. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles entre 1989 et 2008. (b, d) F_{075} simulés avec l'emprise des herbiers : (b) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 1989, (d) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 2008. (f) Variation des F_{075} engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers de *Z. marina* entre 1989 et 2008.

Annexe D

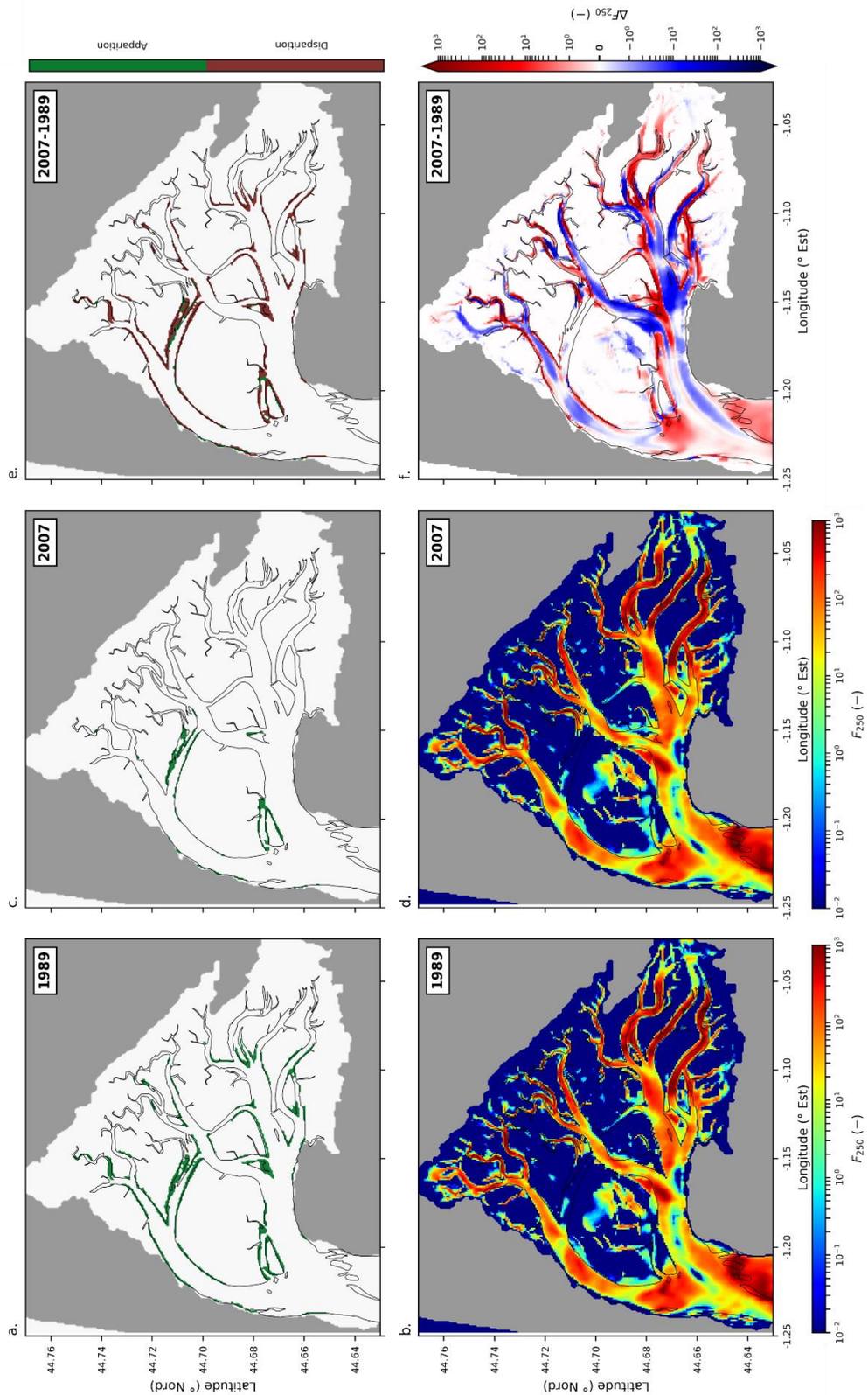


Figure D-5 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 et (c.) 2008. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles entre 1989 et 2008. (b, d) F_{250} simulés avec l'emprise des herbiers : (b) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 1989, (d) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 2008. (f) Variation des F_{250} engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers de *Z. marina* entre 1989 et 2008.

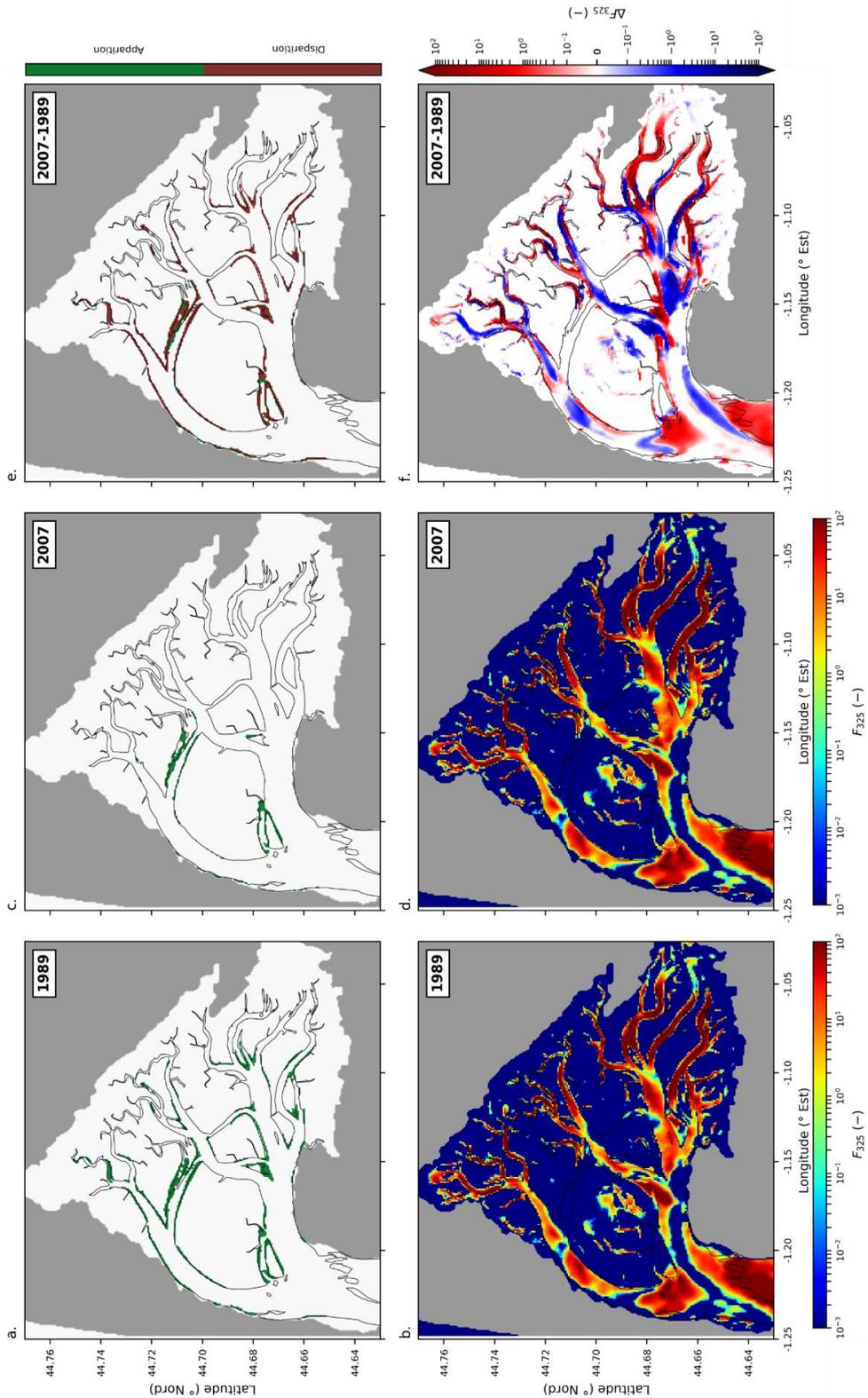


Figure D-5 : Evolution spatiale du recouvrement par maille (%) de *Z. marina* : (a.) 1989 et (c.) 2008. Disparition, présence ou apparition des zostères marines dans les mailles entre 1989 et 2008. (b, d) F_{325} simulés avec l'emprise des herbiers : (b) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 1989, (d) de *Z. noltei* de 1989 et de *Z. marina* de 2008. (f) Variation des F_{325} engendrée par l'évolution de l'emprise des herbiers de *Z. marina* entre 1989 et 2008.