

Thèse de Doctorat

ANNAËLLE BARGAIN

*Mémoire présenté en vue de l'obtention
du grade de Docteur de l'Université de Nantes
Sous le label de l'Université Nantes Angers Le Mans*

Discipline : Géographie
Laboratoire : LETG-Nantes Géolittomer UMR 6554-CNRS

Soutenue le 13 novembre 2012

École doctorale : DEGEST
Thèse N°

Étude de la structure et de la dynamique des herbiers de *Zostera noltii* par télédétection multi et hyperspectrale

JURY

Rapporteurs :	Mme HUBERT-MOY Laurence , Professeure des Universités, Université de Rennes 2 M. RICHARD Pierre , Directeur de recherche, Université de La Rochelle
Examineurs :	M. DELACOURT Christophe , Professeur des Universités, Université de Bretagne Occidentale M. LAUNEAU Patrick , Professeur des Universités, Université de Nantes
Directeur de Thèse :	M. ROBIN Marc , Professeur des Universités, Université de Nantes
Co-Directeur de Thèse :	M. BARILLÉ Laurent , Professeur des Universités, Université de Nantes

UNIVERSITÉ DE NANTES
INSTITUT DE GEOGRAPHIE ET D'AMENAGEMENT RÉGIONAL (IGARUN)
GÉOLITTOMER (LETG UMR 6554-CNRS)

Annaëlle BARGAIN

Étude de la structure et de la dynamique des herbiers de *Zostera noltii* par télédétection multi et hyperspectrale



T H È S E DE DOCTORAT

Discipline : Géographie

Directeur de la thèse : Marc Robin, Professeur, Université de Nantes

Co-Directeur de la thèse : Laurent Barillé, Professeur, Université de Nantes

Remerciements

Je n'aurais pu venir au bout de ce projet seule, il m'aurait été impossible de terminer sans les nombreux soutiens que j'ai reçus, sans épaules sur lesquelles j'ai pu m'appuyer, sans les encouragements que j'ai pu recevoir.

Je tiens tout d'abord à remercier mes responsables, Marc Robin, directeur de cette thèse, et Laurent Barillé, co-directeur, pour la confiance qu'ils m'ont accordée, leur aide et leur patience. Mr Barillé a encadré mon travail tout au long de ces 4 années avec application et intérêt, m'obligeant à me dépasser et à prendre confiance en moi.

Je suis également extrêmement reconnaissante à Patrick Launeau, qui m'a beaucoup aidée à comprendre la télédétection, autant sur le terrain que devant l'ordinateur. Il a toujours été présent pour répondre à mes questions.

Je tiens à remercier aussi chaleureusement les enseignants chercheurs ou personnels des deux laboratoires qui m'ont accueillie. Merci à tous ceux que j'ai rencontré, à ceux qui m'ont aidé ou conseillé, que ce soit pour faciliter mes recherches ou tous les "à-côtés" et particulièrement Christine Lamberts, Laurent Godet, Denis Mercier, Yveline Guillou, Paul Fattal, Gille Gorsse, Céline à GEOLITTOMER, ainsi que Joël Fleurance, Michèle Morançais, Vona Méléder, Justine Dumay et Alexandra Patoux, Inna, Nuria, Sigrid et Mathilde à MMS. Merci particulièrement à Pierre, Nuria, Alex et Vona pour m'avoir aidé lors des manip, et ce n'était pourtant pas gagné... "mais.. heu.. tu ne mets pas de gants ?? pas de blouse" "ha bon, il faut ?". Merci à Vona de m'avoir secourue alors que je faisais, sur l'idée de quelqu'un que je ne dénoncerai pas, chauffer de la vase avec l'eau oxygénée. Comment une petite géographe exilée à MMS pouvait-elle prévoir que ça allait exploser et re décorer la salle ? Et à Laurent Godet, pour les discussion sur les spalax ou ce qui pour moi s'apparente à la galinette cendrée et pour ses conseils avisés.

Je souhaite remercier particulièrement ceux qui m'ont accompagné sur le terrain et notamment Pierre et Jérôme. Je n'oublierai pas la sortie-galère canoë imaginée par Laurent, ça restera finalement l'un de mes meilleurs souvenir, finir en chaussette dans la vase. Merci à Bruno d'avoir payé autant qu'il pouvait et à Célia d'avoir suivi sa maitre de stage dans cette sortie qui sentait déjà le roussi avant même de commencer. Un énorme merci à Philippe, pour m'avoir régulièrement accompagnée, m'avoir évité l'envasement

littéralement parlant ainsi que pour avoir de nombreuses fois prélevé mes échantillons.

Merci à Claire, Hélène, Ion, Nico, Julien, Daenis, Nora, Julian pour avoir partagé les moments de doctorants, les pauses cafés et les discussion.

Je voulais également dire un grand merci à tout ceux qui étaient là, à côté, pour me soutenir et m'aider. Merci à tous mes amis et ma famille pour m'avoir encouragée. Quelques uns ont été plus qu'une épaule. Merci à toi, Nico, d'avoir essayé de me montrer que ça en valait la peine, que je pouvais réussir et que j'y avais ma place. Merci de m'avoir aidé autant que tu as pu, d'avoir consacré beaucoup de ton temps à m'écouter, à me conseiller et à me rassurer. Un grand merci aussi à Jean-Marc, pour m'avoir poussée à utiliser Latex, bien que personne n'utilisait cela, mais je ne le regrette pas. Tu as été un appui, une oreille, une aide pendant la moitié de ma thèse. Des petits remerciements à certains et certaines... A ma petite sœur, qui donne toujours le sourire quand on la voit, toujours pleine de vie et dynamique, qui a su me remotiver lors des coups durs durant ces 4 dernières années. A tous ceux de la gando et leur pièces rapportées... Marie et Julien, Chloé et Clément, Céline et Nico. Qui sont toujours là. On veille les uns sur les autres depuis la maternelle, pourvu que ça dure ! A Céline et flo (ça y est, je vais enfin pouvoir monter sur le podium..haaaaaa), Dodo ou Toss. Merci d'avoir été plus que présents ces derniers temps. Vous m'avez évité de sombrer ou de me noyer dans mes herbiers vaseux. Merci encore. Merci aussi à Anne, pour la même chose (ça devient dur de trouver des synonymes). Enfin je vais pouvoir rendre mon rapport de stage.

(jordan : à part ça, ben non, désolée, je n'ai pas de vrai métier..)

Table des matières

Introduction	13
0.1 "Il y a des fleurs partout, pour qui veut bien les voir" (Matisse) : Les herbiers d'angiospermes marines	13
0.1.1 Écologie et localisation des herbiers	13
0.1.2 Les herbiers, des habitats d'intérêt écologique et économique	16
0.1.3 Les herbiers : des habitats menacés	19
0.1.3.1 Impacts naturels	20
0.1.3.2 Impacts anthropiques	21
0.2 "Homme libre, toujours tu chériras la mer" (Beaudelaire) : pour une meilleure conservation des herbiers	25
0.3 La baie de Bourgneuf : des herbiers sous forte pression anthropique	28
0.3.1 Une large baie macrotidale où croissent herbiers de <i>Zostera noltii</i> et <i>Zostera marina</i>	28
0.3.2 <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	29
0.3.2.1 <i>Zostera noltii</i>	29
0.3.2.2 <i>Zostera marina</i>	30
0.3.3 Menaces sur les herbiers de la baie de Bourgneuf	31
0.4 Objectifs	34
1 Chapitre 1. Cartographie des herbiers par télédétection.	39
1.1 Télédétection : principes et applications à la cartographie des herbiers intertidaux	39
1.1.1 Principes de la télédétection	40
1.1.2 Acquisition des mesures satellitaires ou aéroportées	43

1.1.2.1	Résolution spatiale	43
1.1.2.2	Résolution radiométrique	45
1.1.2.3	Résolution spectrale	45
1.1.2.4	Acquisition des images : bruits et corrections	46
1.1.3	Méthodes d'analyse et d'extraction de l'information	49
1.1.3.1	Les classifications	49
1.1.3.2	Quantification des absorptions spécifiques : les indices spectraux	50
1.1.3.3	Problèmes des mélanges spectraux	53
1.2	Cartographie et étude quantitative des herbiers	54
1.2.1	La biomasse, paramètre descriptif de l'évolution des herbiers	54
1.2.2	Mesures de biomasse : campagnes de terrain et interpolation	56
1.2.3	Cartographie synoptique de la biomasse	57
1.2.3.1	La photo-interprétation	57
1.2.3.2	Cartographie des herbiers par télédétection	58
1.3	Cartographie de l'évolution des herbiers de zostères dans la baie de Bourgneuf	60
1.3.1	Images utilisées	60
1.3.1.1	Images multispectrales	60
1.3.1.2	Les images hyperspectrales : les campagnes Hypspx	61
2	Chapitre 2. Spectroradiométrie et mesures de laboratoire	67
2.1	Article : Spectral response of the seagrass <i>Zostera noltii</i> with different sediment backgrounds	71
2.1.1	abstract	71
2.1.2	Introduction	72
2.1.3	Materials and methods	74
2.1.3.1	Spectral measurements	74
2.1.3.2	Selection of spectral indices	75
2.1.3.3	Statistical analysis	80
2.1.4	Results	81
2.1.4.1	Substrata and spectral analysis	81

2.1.4.2	Relationship between biomass and spectral indices	82
2.1.5	Discussion	88
2.1.6	Corrections et modifications	93
2.2	Article 2 : Seasonal spectral response of intertidal seagrass <i>Zostera noltii</i> .	94
2.2.1	Abstract	94
2.2.2	Introduction	95
2.2.3	Materials and methods	97
2.2.3.1	Sampling and spectral measurements	97
2.2.3.2	Pigments analysis	98
2.2.3.3	Selection of spectral indices	98
2.2.3.4	Statistical analysis	100
2.2.4	Results	101
2.2.4.1	Pigment identification and relation with reflectance spectra	101
2.2.4.2	Monthly pigments and spectral variations	103
2.2.4.3	VIs sensitivity to seasonal variations	106
2.2.5	Discussion	107
2.2.5.1	Pigment composition and reflectance spectra	107
2.2.5.2	Temporal variations of pigments in <i>Z.noltii</i>	110
2.2.5.3	VIs sensitivity to seasonal variations	112
2.2.5.4	Conclusions	114
2.3	Conclusions du chapitre	115
3	Chapitre 3. Dynamique spatio temporelle des herbiers à macro échelle	117
3.1	Article : Increase in seagrass distribution at Bougneuf bay (France) detected by spatial remote sensing	121
3.1.1	Abstract	121
3.1.2	Introduction	122
3.1.3	Materials and methods	123
3.1.3.1	Study site	123
3.1.3.2	Satellite imagery	125
3.1.3.3	Field and laboratory spectrometry	125

3.1.3.4	Image processing	127
3.1.4	Results	128
3.1.4.1	Spectral reflectance	128
3.1.4.2	Development of seagrass beds	131
3.1.5	Discussion	134
3.1.5.1	Seagrass spectral reflectance	134
3.1.5.2	Seagrass beds at Bourgneuf Bay	136
3.1.5.3	Local threats for <i>Z. noltii</i> seagrass beds	138
3.2	Étude de la dynamique des herbiers de <i>Z.noltii</i> depuis 2005 à partir des images multispectrales SPOT	140
3.3	Evaluating the potential of hyperspectral data for seagrass biomass assessment	144
3.3.1	Abstract	144
3.3.2	Introduction	145
3.3.3	Data and Methods	147
3.3.3.1	Study area	147
3.3.3.2	Hyperspectral image and processing	148
3.3.3.3	Laboratory spectral measurements	150
3.3.3.4	Data analysis	150
3.3.3.5	Field survey and accuracy assessment	152
3.3.4	Results	153
3.3.4.1	Spectral reflectance and seagrass identification	153
3.3.4.2	Seagrass biomass assessment	155
3.3.5	Discussion	160
3.3.5.1	Seagrass detection	160
3.3.5.2	Biomass estimation	161
3.3.5.3	Seagrass beds dynamic in the Bourgneuf bay	162
3.3.6	Conclusions	164
3.4	Comparaison des images SPOT et HySpex	165
3.5	Conclusions du chapitre	167

Conclusion générale	171
Bibliographie	224
ANNEXES	233
Annexe 1. Mesures de terrain	233
Annexe 2 : Comparaison des IVs hyperspectraux	236
Annexe 3 : Fréquentation des zones de pêche à pied	238
Annexe 4 : Données météorologiques	240

Introduction

0.1 *"Il y a des fleurs partout, pour qui veut bien les voir"* (Matisse) : Les herbiers d'angiospermes marines

0.1.1 Écologie et localisation des herbiers

Les angiospermes marines sont les seules plantes à fleurs adaptées à vivre totalement submergées par la mer. Ce sont en réalité des angiospermes continentales retournées au milieu marin il y a environ 100 millions d'années ([Den Hartog, 1970](#)). Elles forment un groupe de plantes à fleurs polyphylétiques n'ayant pas la même origine évolutive. Comme les plantes à fleurs constituant les prairies terrestres, elles possèdent un système foliaire dressé, porté par des tiges ou rhizomes et forment des herbiers en zone intertidale et subtidale (Fig.1). En outre, par opposition aux autres végétaux immergés, les angiospermes marines fleurissent, donnent des fruits et produisent des graines ([Hemminga & Duarte, 2000](#)). Pour autant, elles représentent moins de 0,02 % des plantes à fleurs et leur nombre d'espèces est faible en comparaison des autres organismes marins ([Hemminga & Duarte, 2000](#)). Ce nombre s'élèverait au total à une cinquantaine d'espèces groupées en 13 genres et 7 familles ([Short et al., 2001](#)). Les herbiers ont colonisé le milieu marin par le biais de cinq adaptations particulières ([Hemminga & Duarte, 2000](#)), une capacité à croître complètement submergés (absence de stomates au sein des tissus foliaires- [Kuo & Den Hartog 2000](#)), une adaptation pour survivre dans des conditions de salinité élevée, un mécanisme de pollinisation sous-marin hydrophile (pollen transporté par l'eau), une capacité de compétition avec d'autres espèces au sein de l'environnement marin (notamment les algues

marines) ainsi qu'un système d'accrochage pour suivre les mouvements de l'eau et les supporter (Spalding et al., 2003). Á la faveur de ces caractéristiques, les herbiers d'angiospermes marines occupent une grande variété d'écosystèmes marins et estuariens (Green & Short, 2003). Leur système de rhizomes et de racines leur permet de coloniser une variété de substrats meubles comme l'illustre la zostère naine *Zostera noltii* qui croît dans des zones sableuses dans le bassin d'Arcachon (Plus et al., 2010) alors qu'elle se développe sur des sédiments plus vaseux dans la mer du Nord (Philippart, 1995a). ils peuvent être également présents mais de façon plus marginale sur des substrats durs, comme *Phyllospadix japonicus* qui colonise des substrats rocheux subtidaux et intertidaux du Japon (Aioi & Nakaoka, 2003).

Les angiospermes marines colonisent la quasi-totalité des milieux intertidaux et subtidaux littoraux du globe (Green & Short, 2003), Antarctique excepté. Elles forment des herbiers denses dans toutes les mers peu profondes, découpées en six biorégions globales par Short et al. (2007), quatre tempérées et deux tropicales, basées sur l'assemblage des espèces, leur distribution et les influences tropicales ou tempérées (Fig. 2). Les herbiers y sont cependant inégalement répartis. Ils ont une superficie beaucoup plus importante dans la région Indo-Pacifique Tropicale alors que la région Tropicale Sud ne connaît qu'une surface réduite (Fig. 2). La diversité spécifique des herbiers est de même spatialement variable. Spalding et al. (2003) décrivent 3 zones de forte diversité sur la planète : le Japon/République de Corée, le Sud-Est asiatique et le Sud Ouest de l'Australie, ces deux dernières étant loin devant les autres en nombre d'espèces présentes (Short et al., 2007). Toutefois, la plupart des herbiers sont mono-spécifiques, particulièrement ceux présents dans les zones tempérées (Hemminga & Duarte, 2000).

La distribution des herbiers, comme la majorité des plantes aquatiques, est contrôlée par des facteurs naturels biotiques et abiotiques parmi lesquels les caractéristiques physiologiques de chaque espèce, le broutage par les consommateurs, les variations climatiques, la dessalure, l'intensité des courants et des vagues ou l'éclairement (Koch, 2001; Lee et al., 2007). En zone tempérée, la disponibilité lumineuse varie en fonction de la profondeur et des cycles de marée qui expliquent en grande partie les variations de turbidité (Heck &

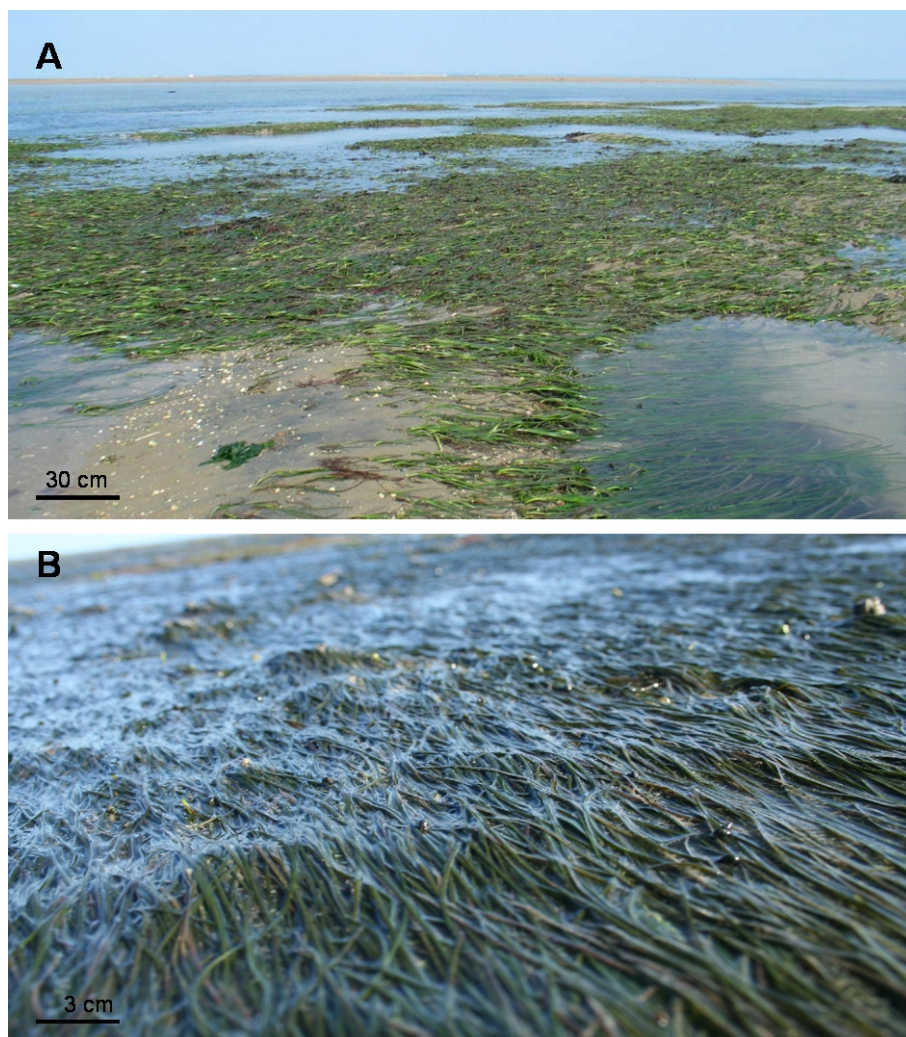


FIGURE 1 – Herbiers de zostères à marée basse, A) *Zostera marina*, baie de Bourgneuf, juillet 2009 (Photographie : L. Barillé) et B) *Zostera noltii*, baie de Bourgneuf, septembre 2009 (Photographie : A. Bargain)

Valentine, 1995; Cebrian & Duarte, 1998; Short & Neckles, 1999; Hemminga & Duarte, 2000; Short et al., 2001; Frederiksen et al., 2004a). En effet, l'atténuation de l'éclairement incident est rapide en présence de particules de suspension dans la colonne d'eau. La transmission de la lumière jusqu'à l'appareil photosynthétique des chloroplastes des cellules de l'épiderme est de plus limitée par la superposition fréquente et la présence d'épiphytes colonisant les surfaces foliaires des feuilles. La distribution bathymétrique de toutes les espèces est alors fortement limitée par la quantité d'énergie qui arrive jusqu'à la plante avec un minimum observé de 10% de l'éclairement incident de surface (Short et al., 2001). Il est donc extrêmement rare de voir des herbiers au delà de 30-40 mètres de profondeur,

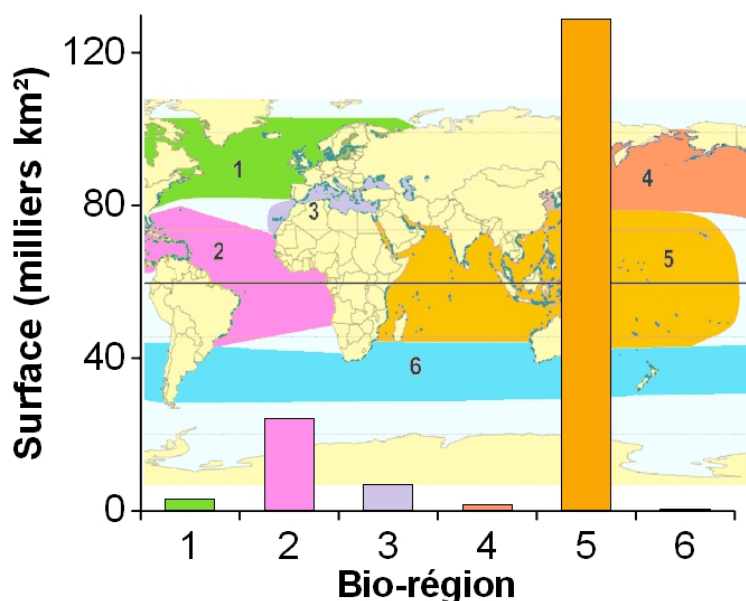


FIGURE 2 – Surface totale des herbiers d’angiospermes marines par biorégions : 1. Tempérées d’Atlantique Nord, 2. Tropicale de l’Atlantique, 3. Méditerranéenne, 4. Tempérée du Pacifique Nord, 5. Indo-Pacifique Tropicale, 6. Tropicale Sud. Modifié d’après les données de [Green & Short \(2003\)](#) et les biorégions définies par [Short et al. \(2007\)](#)

sauf cas exceptionnels comme l’espèce *Halophila decipiens* rencontrée à 80 mètres de profondeur ([Duarte, 1991](#)). Malgré ces facteurs limitants et le caractère monospécifique des herbiers, ces derniers peuvent représenter une biomasse considérable avec un maximum de 1005 gPS.m^{-2} (gramme de poids sec par mètre carré) pour l’espèce *Amphibolis antarctica*, et une moyenne de 461 gPS.m^{-2} ([Duarte & Chiscano, 1999](#)) pour l’ensemble des espèces (Table 1). Certains herbiers peuvent présenter de très fortes densités, *Posidonia oceanica* pouvant compter > 1000 pieds par mètre carré ([Zupo et al., 2006](#)). Enfin, la production primaire moyenne des herbiers a été estimée à 1012 gPS.m^{-2} par an par [Duarte & Chiscano \(1999\)](#), ce qui la classe parmi les plus élevées des différents écosystèmes, supérieure notamment aux prairies terrestres (876 gPS.m^{-2} pour les savanes, 584 gPS.m^{-2} pour les prairies tempérées) (Tab. 1).

0.1.2 Les herbiers, des habitats d’intérêt écologique et économique

[Costanza et al. \(1997\)](#) ont évalué la valeur économique d’un hectare d’herbier d’angiospermes marines à 19 000 \$ par an, classant cet habitat parmi les plus chers de la

Tableau 1 – Biomasses et productions annuelles des principaux écosystèmes terrestres et marins. Modifié d'après [Duarte & Chiscano \(1999\)](#). PS = Poids Sec.

Ecosystème	Biomasse (gPS.m ⁻²)	Production annuelle (gPS.m ⁻² par jour)
Forêt		
Tropicales	45000	1898
Tempérées	35000	1241
Boréales	20000	803
Prairies		
Savanes	4000	876
Tempérées	1600	584
Toundra et alpines	600	146
Marais et marécages	15000	2007
Terres cultivées	1000	657
Phytoplancton	9,2	128
Microphytobenthos		48
Barrières de coraux	2000	292
Macroalgues	40,7	365
Plantes hélophytes	767	1095
Mangroves	Abs.	986
Herbiers	461	1012

planète considéré en terme de services et de biens, juste derrière les estuaires et les marais (respectivement à 22 800 et 19 580 \$. ha⁻¹.an⁻¹). Les herbiers sont pourtant peu étudiés en comparaison d'autres écosystèmes comme les forêts tropicales ou les récifs coralliens ([Duarte, 1999](#); [Fazey et al., 2005](#); [Godet, 2008](#)). Bien que présents sur seulement 0,15% de la surface des océans ([Charpy-Roubaud & Sournia, 1990](#)), ils rendent des services écologiques significatifs, à tel point que [Mannino et al. \(2006\)](#) estime que l'importance de la plupart des habitats côtiers repose sur la présence d'herbiers. Ainsi, les herbiers tropicaux interagissent fréquemment avec les mangroves et les récifs coralliens et les herbiers tempérés avec les lagunes et écosystèmes estuariens ([Green & Short, 2003](#)). Les herbiers sont avant tout d'importants producteurs primaires, et nourrissent de nombreux herbivores, notamment des espèces charismatiques ([Simberloff, 1998](#)) comme les tortues marines, certains mammifères marins (fig.3, A et B)([de longh et al., 1995](#); [Sheppard et al., 2007](#)) et poissons ([Spalding et al., 2003](#)), des oiseaux anatidés et limicoles ([Robin, 2011](#)). De plus, une grande partie de la biomasse produite par les herbiers n'est pas consommée

directement par les herbivores, mais se décompose pour former des détritiques qui peuvent être consommés localement par la communauté des organismes détritivores ou être exportés vers d'autres écosystèmes. En effet, les différentes strates de cet habitat (rhizomes, tiges, feuilles) sont caractérisées par un niveau élevé d'activité bactérienne (López et al., 1995). Cebrían & Duarte (1998) ont estimé que la consommation directe ne représente en moyenne que 10 à 15 % de la production primaire voire moins avec seulement 2 % pour l'espèce *Posidonia oceanica* en Méditerranée (Cebrían et al., 1996). Les herbiers d'angiospermes marines forment donc un stock de matière organique important, stable dans les tropiques mais variable au cours de l'année dans les zones tempérées. Ils servent également de zones de nourricerie, d'éclosion, d'habitat et de refuge pour de nombreuses autres espèces moins médiatisées (poissons et invertébrés) (Fig. 3, C et D) dont certaines ont un intérêt commercial (Hemminga & Duarte, 2000; Beck et al., 2001). Ils supportent de plus une densité beaucoup plus importante d'organismes que les espaces adjacents dépourvus de macrophytes (Beck et al., 2001). D'autre part, la structure tridimensionnelle de l'herbier produit un réseau de microhabitats absents des substrats dépourvus de végétation (Terrados & Borum, 2004). En outre, la large surface des feuilles permet la colonisation d'espaces additionnels pour des épiphytes et des épibiontes, à tel point que ces derniers représentent parfois des sources d'alimentation pour des invertébrés plus importantes que les herbiers eux mêmes (Terrados & Borum, 2004). De même, les herbiers accomplissent de nombreuses actions physiques comme la dissipation de l'énergie des vagues, ils réduisent la remise en suspension des sédiments fins stabilisés sur le long terme par l'important système racinaire. Leur présence modifie également la granulométrie, la composition et les propriétés physico-chimiques du substrat (pH, potentiel d'oxydo-réduction, teneur en nutriments de l'eau interstitielle) (Gobert et al., 2003). Ils produisent de l'oxygène par photosynthèse et stockent le carbone, pour des périodes relativement longues (Terrados & Borum, 2004). Ainsi, les herbiers sont responsables de 12 % du carbone total stocké dans les océans et jouent un rôle significatif dans la régulation globale du cycle du carbone (Terrados & Borum, 2004). De plus, les herbiers ont un rôle d'épuration, étant capables d'accumuler et de stocker des matières polluantes tels les éléments-traces métalliques et sont utilisés comme un indicateur biologique permettant d'évaluer la contamination marine par ces polluants (Pergent-Martini & Pergent, 2000). Toutes ces fonctions exercent

un effet stabilisateur sur l'environnement et [Spalding et al. \(2003\)](#) ont qualifié les herbiers de "self-sustaining system". Enfin, les herbiers ont une valeur esthétique qui reste à estimer, formant des oasis verts sur les littoraux, appréciés des plongeurs et amoureux de la nature.

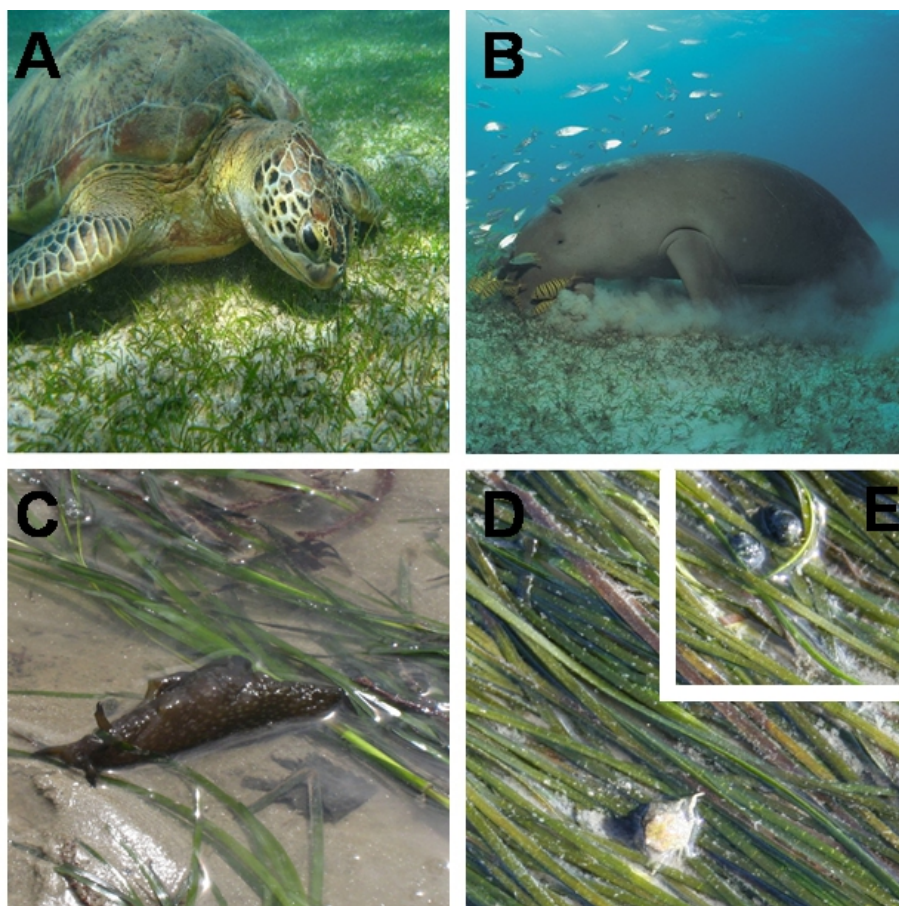


FIGURE 3 – Espèces charismatiques consommatrices des herbiers des zones tropicales et espèces communes brouteuses d’herbiers des zones tempérées : A. Tortue verte (*Chelonia mydas*) ; B. Dugong (*Dugong dugon*) ; C. Aplysie (*Aplysia punctata*), baie de Bourgneuf, Juillet 2009. (Photographie : A. Bargain) ; D. Crabe (*Portumnus latipes*) et E. Hydrobies (*Hydrobia ulvae*), baie de Bourgneuf, Juillet 2009 (Photographie : A. Bargain).

0.1.3 Les herbiers : des habitats menacés

Malgré leur importance avérée dans le Monde et l’augmentation des mesures de protection et de gestion, une régression annuelle de 2 à 5 % de leur surface est rapportée au niveau planétaire ([Duarte et al., 2008](#)), s’élevant à plus de 33 000 km² depuis les années 80 ([Green & Short, 2003](#)). Ces pertes, ou dégradations, peuvent avoir différentes causes

aussi bien anthropiques que naturelles, qui vont menacer ces habitat.

0.1.3.1 Impacts naturels

Les herbiers peuvent avant toute chose subir des préjudices dûs à des causes naturelles multiples. Ils peuvent tout d'abord être affectés par des agents pathogènes. Ainsi, la Wasting Disease, ou "maladie du dépérissement", a causé la plus grosse perte naturelle des herbiers jamais enregistrée (Short et al., 1986, 1988; Den Hartog, 1987; Ralph & Short, 2002). Cette maladie, provoquée par protiste marin (Ralph & Short, 2002) *Labyrinthula zosterae*, a touché essentiellement les herbiers de *Zostera marina* entre 1930 et 1933 et détruit environ 90 % des populations le long de la côte atlantique (Den Hartog, 1987), y compris le long des côtes françaises (Fournier, 2009). Des interactions avec des macrophytes invasives peuvent également avoir pour conséquence une régression des herbiers. L'introduction dans les années 80 en Méditerranée de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia*, suite à des rejets accidentels de l'aquarium de Monaco, a causé la perte d'herbiers de posidonies et de cymodocées par compétition spatiale (Ceccherelli & Cinelli, 1997, 1998). De même, la présence importante des épiphytes peut avoir des effets négatifs lorsqu'ils entrent en concurrence avec la plante hôte, vis-à-vis de la lumière. D'autres interactions biologiques comme un broutage excessif par des herbivores ou des bioturbations créées par des animaux fouisseurs (*e.g.* crevettes dans la baie de Willapa, USA- Dumbauld & Wyllie-Echeverria 2003) vont avoir une action négative sur les populations d'angiospermes marines. Larkum & West (1990) ont observé en Australie le broutage par des oursins de 45 ha d'herbier de posidonie en 2 ans. De plus, des phénomènes géologiques sont susceptibles de modifier fortement ces habitats. Ainsi, un séisme peut surélever l'estran et des activités volcaniques peuvent priver l'herbier de lumière sous l'impact des cendres et des fumées. Le tsunami qui a sévi au large de l'Indonésie en 2004 a ainsi été responsable d'une perte de 600 ha d'herbiers par surélévation des fonds marins de 1 à 2 mètres (Gunawan et al., 2005). Des phénomènes météorologiques tels que la mousson ou une saison des pluies plus importante peuvent changer la salinité et la température des eaux côtières et avoir des impacts sur les herbiers. Enfin, les changements climatiques globaux, induisant un réchauffement des températures, une élévation du niveau de la mer (et donc augmentation de la profondeur), des intrusions salines accrues, une augmentation des rayons ultra-violets,

une augmentation des gaz carboniques, des changements potentiels des grands courants marins ou une augmentation des phénomènes tels que tempêtes et cyclones vont aussi affecter les herbiers ([Short & Neckles, 1999](#); [Björk et al., 2008](#)).

0.1.3.2 Impacts anthropiques

Malgré toutes les menaces naturelles, les menaces anthropiques pesant sur les herbiers sont beaucoup plus nombreuses et ont un impact beaucoup plus grand ([Short & Wyllie-Echeverria, 1996](#); [Hemminga & Duarte, 2000](#); [Green & Short, 2003](#)), d'autant plus que la localisation géographique des herbiers, sur les littoraux mondiaux, augmente leur vulnérabilité face aux populations humaines réparties de façon disproportionnée le long des côtes.

Les premières utilisations et destructions d'herbiers par les Hommes sont anciennes. Jusqu'au milieu du 20ème siècle, ils servaient pour l'agriculture, dans l'alimentation animale comme litières ou comme engrais ([Hemminga & Duarte, 2000](#)). Au Portugal, un mélange d'algues et d'herbiers de zostère et de ruppia constituait le "Moliço", utilisé comme fertilisant de sols sablonneux, dont la production pouvait atteindre 274 600 tonnes de ce mélange par an ([Sousa-Pinto & Araújo, 1998](#); [Cunha et al., In press](#)). Pendant des siècles, les exportateurs vénitiens emballaient leur célèbre verrerie dans des feuilles de posidonies ([FAO, 1987](#)) qui servaient aussi à conserver le poisson et à le transporter vers les villes. On attribuait également aux herbiers diverses vertus médicinales, comme le traitement de maladies de peau ou de varices ([Terrados & Borum, 2004](#)). Dans le Nord-Ouest du Pacifique, les racines et les feuilles étaient consommées directement et le sont toujours dans le Sud-Est asiatique, comme en Indonésie, où les graines, appelés Pangam Mama, sont mélangées au lait de coco ou consommées telles quelles comme des cacahuètes, ou pouvaient être brûlées afin d'en tirer le sel ([Hemminga & Duarte, 2000](#)). Les herbiers remplaçaient également la chaume des toits dans les pays nordiques (Fig.4-[Terrados & Borum 2004](#)) ou servi de matériel isolant comme en Vendée ([Perraudeau, 1998](#)). Ils ont aussi servi de rembourrages aux matelas et coussins dans ces mêmes régions ([Terrados & Borum 2004](#) et Obs. pers. Ecomusée du Daviaud) et dans les petites îles françaises ([Hily et al., 2003](#)). Dans ces dernières, ils ont enfin été utilisés comme talus ou enceintes autour des champs.



FIGURE 4 – Maison danoise au toit de *Zostera marina*, photographie J. Borum, ([Terrados & Borum, 2004](#))

Même si ces utilisations sont aujourd’hui marginales, il existe d’autres causes directes d’arrachage des herbiers, imputables à l’utilisation d’engins de pêche (chaluts de fond) ou d’engins explosifs (pêche à la grenade, normalement mondialement interdite). En outre, les chalutages ne retirent pas seulement les pousses, ils abrasent le fond et remettent en suspension les sédiments. Les mouillages de bateaux, ancres, chaînes et utilisation de corps-morts peuvent engendrer également des dommages comme des sillons et des stries entraînant la mort des mattes ([Ganteaume et al., 2005](#)). [Francour et al. \(1999\)](#) ont estimé à 34 le nombre de pousses de posidonies détruites à chaque pose et retrait d’une ancre de bateau, contre 18 estimés par [Peuziat \(2009\)](#) pour *Z. marina* aux Glénans. Or la navigation de plaisance connaît un essor depuis les années 50, le nombre estival journalier de bateaux peut atteindre quasiment 700 dans cet archipel ([Brigand et al., 2003](#)). Avec une moyenne de 300 bateaux par jour, en 3 mois ce sont plus de 480 000 pieds qui sont arrachés par cette activité récréative. [Creed & Amado Filho \(1999\)](#) considèrent qu’annuellement 0,5 % des herbiers sont abîmés par les ancres des bateaux récréatifs dans le parc National marin Abrolhos au Brésil. Pareillement, la pêche à pied peut être fortement destructrice lorsqu’elle est pratiquée à outrance ([Cochón & Sánchez, 2005](#)). Les herbiers sont piétinés (ils sont par ailleurs moins résistants au piétinement que la végétation terrestre ([Eckrich & Holmquist, 2000](#))) ou arrachés, bien souvent par des amateurs qui creusent avec des outils non conventionnels sur des surfaces parfois importantes pour

récolter leur pêche (Fig.5-observations personnelles). Le tourisme peut en outre avoir des effets néfastes sur les herbiers. Sur l'île Maurice, les herbiers, perçus comme une pollution paysagère responsable de blessures envers les baigneurs, sont détruits par les responsables des grands complexes hôteliers au nom du bien être des clients (Daby, 2003). Il en est de même au Kenya, où l'accumulation des herbiers échoués est vue comme une nuisance pour le tourisme, dont il faut s'affranchir (Ochienga & Erfteimeijer, 1999). L'aquaculture est aussi à même d'avoir des conséquences sur les herbiers. La production de mollusques cultivés peut modifier le fonctionnement des écosystèmes côtiers. En effet, ces organismes vont consommer de la nourriture et produire des déchets pouvant altérer la qualité de l'eau ou modifier les propriétés des sédiments (Dumbauld et al., 2009). Les techniques employées pour améliorer le rendement et lutter contre les prédateurs, telles que l'épandage de graviers ou de coquilles d'huîtres, l'utilisation de filets de plastiques, les intrants chimiques ou la récolte mécanique vont transformer le milieu et impacter les herbiers. Cependant la présence d'une biomasse importante de mollusques peut avoir des effets également bénéfiques en diminuant la turbidité de l'eau et par des apports de nutriments liés à l'excretion dissoute et particulaires qui stimule la production des herbiers (Reusch et al., 1994). Des résultats ont montré que *Zostera noltii* augmentait son effort reproductif et étendait sa période de reproduction en réponse aux perturbations induites par la cueillette de mollusques (Alexandre et al., 2005).

Une des causes principales de la disparition des herbiers est due à la réalisation d'aménagements le long des côtes. Il peut s'agir d'aménagements portuaires, de voies de communication, de câbles sous marins, qui s'accompagnent alors soit d'un arrachage direct des herbiers, soit de la remise en suspension des sédiments. On estime à 22000 km² la surface de la zone côtière européenne recouverte d'asphalte (Airoldi & Beck, 2007). La destruction de barrières de coraux, l'aménagement de digues, brise-lames et autre équipements susceptibles de modifier les grands courants marins et la sédimentation vont également influencer la croissance des plantes (Cunha et al., 2005). Dans certaines zones, le dragage du sédiment à des fins industrielles et commerciales (constructions, réapprovisionnement des plages) ou logistiques (besoin de maintenir en profondeur les chenaux de navigation) peut provoquer le déracinement ou le déchaussement des plantes, ou au contraire leur enfouissement (Erfteimeijer & Lewis III, 2006). En plus de ces activités littorales, la des-



FIGURE 5 – Pêcheurs à pied en baie de Bourgneuf. A) Forte affluence de pêcheurs à pied lors d'une grande marée, sur l'herbier intertidal de *Zostera noltii* de la baie de Bourgneuf. B) Utilisation de pelles de jardinage pour la pêche à la coque. C) Parking sauvage sur l'estran. Photographies : A. Bargain, août 2010

truction des herbiers peut être d'autre part la conséquence d'activités terrestres. Un plus fort ruissellement dû à la surexploitation des sols accroît les apports en nutriments qui peuvent engendrer des phénomènes d'eutrophisation. Ils se traduisent par des développements de microalgues dans la colonne d'eau limitant l'apport quantitatif et qualitatif de lumière aux herbiers. L'eutrophisation a été évoquée comme l'une des causes majeures du déclin mondial des herbiers ([Short & Wyllie-Echeverria, 1996](#); [Green & Short, 2003](#)). Les rejets de polluants d'origine terrestres provenant de substances diverses (détergents, pesticides, hydrocarbures) par les eaux continentales causent une diminution de la vitalité des individus et peuvent occasionner des proliférations d'algues vertes responsables de l'étouffement total des herbiers par sur-abondance de nutriments ([Burkholder et al., 2007](#); [Pergent-Martini & Pergent, 2000](#)). Enfin, les grandes catastrophes induisant des pollutions marines accidentelles peuvent toucher les herbiers, tant par leur effet toxique, l'engluement et l'étouffement, que par la dépollution qui induit un piétinement important de l'estran ([CEDRE, 2001](#)).

0.2 "*Homme libre, toujours tu chériras la mer*" (Beau- delaire) : pour une meilleure conservation des her- biers

Face à ces nombreuses menaces pesant sur les herbiers mondiaux et ce déclin avéré depuis le milieu du vingtième siècle, les scientifiques, mais aussi les administrations, insistent sur l'importance de protéger ces habitats afin d'en stopper les pertes et d'en améliorer la résilience. Cependant, les différents facteurs de déclin cités précédemment sont bien souvent liés et entrent en interaction les uns avec les autres, complexifiant la conservation et la protection. Des essais de plantations nouvelles ou de transplantations d'herbiers ont été menés avec plus ou moins de succès ([Calumpong & Foseca, 2001](#); [Den Hartog, 2000](#); [van Katwijk et al., 2009](#)), la destruction d'habitats étant presque toujours irréversible ([Kirkman, 1996](#)). L'intérêt qu'ils suscitent est récent et peu d'informations historiques sont disponibles. Aujourd'hui, un grand nombre d'herbiers n'ont pas encore été recensés sur la planète et les données sont rares ou difficiles à obtenir ([Wabnitz et al., 2008](#)). Les politiques de conservation sont récentes (elles n'ont commencé qu'au cours des années 80-[Spalding et al. 2003](#); [Godet 2008](#)) et suggèrent avant tout de protéger les habitats menacés par la création de zones de protection ou de réserves, et par l'élimination des menaces directes et indirectes. Selon [Spalding et al. \(2003\)](#), la création d'aires marines protégées forment les meilleures mesures de protection. Ainsi, plus de 3500 aires marines protégées ont été créées depuis les années 60, mais aucune ne protège spécifiquement les herbiers et seules 247 sont connues pour les inclure dans leurs zones ([Spalding et al., 2003](#)). En France, les aires marines protégées relèvent de 6 catégories : les parcs nationaux, les parcs naturels marins, les zones affectées au conservatoire du littoral, les réserves naturelles, les arrêtés de protection de biotope et les sites Natura 2000. Le **Réseau Natura 2000**, réalisé à l'échelle européenne sous l'égide de deux Directives, doit être transposé en droit interne à l'Etat (l'Etat doit adopter des lois ou décrets) pour être appliqué. La première directive est la Directive "**Oiseaux**", destinée à protéger les oiseaux sauvages de l'Union Européenne par la création de Zones de Protections Spéciales (**ZPS**). L'Etat doit réaliser au préalable des inventaires de Zones d'Intérêt Communautaire pour les Oiseaux (**ZICO**),

qui seront ensuite classés ZPS par la Commission Européenne. La Directive "**Habitats**" est quant à elle destinée à protéger des espèces de faune et flore sauvage par la création de Zones Spéciales de Conservation (**ZSC**) (ou Sites d'Importance Communautaire, **SIC**, avant confirmation de leur importance patrimoniale par la communauté Européenne). Ces deux directives ont pour objectif de concilier à la fois la présence d'activités économiques, sociales ou culturelles et la préservation d'espèces et d'habitats naturels, par l'élaboration de documents d'objectifs, outils de planifications réalisés en concertation avec les usagers locaux. Cependant, en France, seuls les herbiers de posidonies sont protégés en tant qu'habitat remarquables du réseau Natura 2000 (annexe IV de la Directive). En outre, les herbiers sont également répertoriés par la convention OSPAR, entrée en vigueur en 1998, pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du nord-est, en tant qu'habitat menacé, sensible et en déclin, ayant un rôle écologique significatif ([OSPAR, Commission, 2008](#)). C'est une fois de plus aux Etats d'adopter des mesures nécessaires pour faire appliquer la convention, notamment le principe de précaution et le principe de pollueur payeur face aux pollutions marines. De plus, la "Directive Cadre sur l'Eau" (DCE) (2000/60/CE), politique européenne pour la gestion et la protection des eaux, a retenu les herbiers de zostères comme un indicateur de la qualité des écosystèmes aquatiques et des masses d'eaux. Toujours à l'échelle européenne existe la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (**DCSMM**, 2008/56/CE), transposée dans le code de l'environnement, articles L 219-9 à L 219-18 et R 219-2 à R 219-17, qui établit des règles communes de la politique maritime intégrée de l'Union Européenne afin de maintenir un bon état écologique du milieu marin : le milieu marin est un patrimoine précieux qu'il convient de protéger, de préserver et, lorsque cela est réalisable, de remettre en état, l'objectif final étant de maintenir la diversité biologique et de préserver la diversité et le dynamisme des océans et des mers et d'en garantir la propreté, le bon état sanitaire et la productivité ([Journal officiel de l'Union européenne, 25.6.2008](#)). Des plans d'actions sont réalisés dans ce but : il s'agit tout d'abord d'évaluer l'état écologique initial, puis d'utiliser des indicateurs afin d'estimer le bon état écologique, et notamment la diversité biologique, le nombre et la qualité des habitats et la distribution et abondance des espèces, en citant particulièrement les herbiers de posidonies. Pour cela, il est nécessaire de définir des objectifs environnementaux et des indicateurs associés, où sont également utilisés les herbiers, les herbiers de

zostères permettant spécialement de définir le niveau d'intégrité des fonds marins dans la sous-région marine Golfe de Gascogne ([DCSMM Golfe de Gascogne, 2012](#)). Enfin, des programmes de suivis et de surveillance sont établis. A l'échelle nationale, les Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (**Znieff**) de type 1 et de type 2 permettent également de mettre en place des zones de protection. Les Znieffs visaient originellement à recenser les milieux particulièrement intéressants de France. Ils ont un statut légal depuis la loi Paysage de 1993, mais n'entraînent aucune mesures réglementaires. Ils sont simplement des outils de décision pour mettre en place des ZICO ou pour les documents d'urbanisme par exemple. Les Znieffs de type 1 contiennent des espèces ou habitats de grande valeur écologique et les Znieffs de type 2 contiennent des grands ensembles naturels ayant une cohérence écologique et paysagère.

En plus de la mise en place de zones de protection, la protection des herbiers passe par l'obtention de données descriptives (ex. diversité, densité, biomasse) pour évaluer leur valeur écologique et économique ainsi que déterminer la nature des dommages et menaces ([Kirkman, 1996](#)). L'estimation de l'évolution temporelle de la surface des herbiers, de leur densité ou de leur biomasse à différentes échelles (saisonnière ou annuelle) permet d'évaluer l'état de l'habitat et détecter les pertes éventuelles ([Hemminga & Duarte, 2000](#); [Leriche et al., 2004](#)). Les cartes forment l'information la plus importante pour réaliser cette évaluation et distinguer les changements causés par l'Homme ([Kirkman, 1996](#); [Mumby et al., 1999](#)). Le développement de cartographies d'herbiers permet ainsi d'évaluer les changements de distribution et d'abondance des espèces ([Dekker et al., 2005](#)) et d'obtenir une estimation des surfaces des herbiers mondiaux ([Spalding et al., 2003](#)). Cependant, l'étude cartographique des herbiers n'est pas toujours évidente. En effet, la présence de l'eau complique l'étude des écosystèmes aquatiques ([Lehmann & Lachavanne, 1997](#)), la végétation étant partiellement ou totalement immergée. En outre, l'étude synoptique de la biomasse de végétation est également difficile. Celle-ci se fait bien souvent par prélèvements et mesures de terrain ([Mellors, 1991](#); [Oliveira et al., 1997](#); [de Boer, 2000](#); [Campbell & Miller, 2002](#); [Abu Hena et al., 2007](#); [Lean Sim Ooi et al., 2011](#)), rendant la cartographie globale quasiment impossible. Une cartographie de l'évolution de la biomasse par cette méthode et une comparaison année après année est alors très complexe. De plus, l'étude de la biomasse des herbiers par prélèvements, engendrant localement la destruction de

celui-ci, est déconseillée notamment par la Directive Cadre sur l'Eau (Froden & Brasier, 2007). En effet, rien n'assure que les prélèvements, devant se faire exactement aux mêmes coordonnées géographiques (Heidelbaugh & Nelson, 1996; Krause-Jensen et al., 2004), n'ont pas d'impacts sur la repousse des herbiers. L'étude des changements sur du long terme et à large échelle, sur la globalité de l'herbier, ne peut être réalisée qu'à partir de données acquises non plus au sol mais aériennes, c'est à dire satellitales ou aéroportées (Kirkman, 1996).

0.3 La baie de Bourgneuf : des herbiers sous forte pression anthropique

0.3.1 Une large baie macrotidale où croissent herbiers de *Zostera noltii* et *Zostera marina*

La baie de Bourgneuf (Fig. 6) est une baie macrotidale du littoral Atlantique français (2°10'O, 46°57'N). Située au sud de l'estuaire de la Loire, elle est limitée par la côte vendéenne à l'est et l'île de Noirmoutier au sud-ouest. Alors que celle-ci est quasiment fermée au sud par le goulet de Fromentine (seuls 800 mètres sépare l'île du continent), elle est ouverte au Nord aux eaux océaniques et continentales de la Loire sur 12 km de largeur, lui conférant une superficie totale de 250 km² avec notamment 100 km² de zone intertidale. Les apports sédimentaires du fleuve en font une baie hautement turbide, envasée du nord vers le sud avec des concentrations journalières moyennes de particules en suspension oscillant entre 4 à 415mg.l⁻¹ (Dutertre et al., 2010). La mer peut se retirer sur une distance de 4 km lors des basses mers de vives eaux, découvrant de larges espaces constitués alors essentiellement de sédiments fins et meubles.

L'existence de substrat meuble et la partie abritée des influences océaniques par l'île de Noirmoutier forment des habitats privilégiés pour les herbiers. Deux espèces se rencontrent dans la baie, située à l'est de la côte noirmoutrine : *Zostera noltii* et *Zostera marina*. Alors que la première espèce se développe essentiellement dans le domaine intertidal, la deuxième espèce croît autour du 0 des cartes marines, une partie des herbiers se situant dans la zone subtidale. Il sera donc rare de rencontrer des zones d'herbiers pluri-spécifiques. *Zostera*

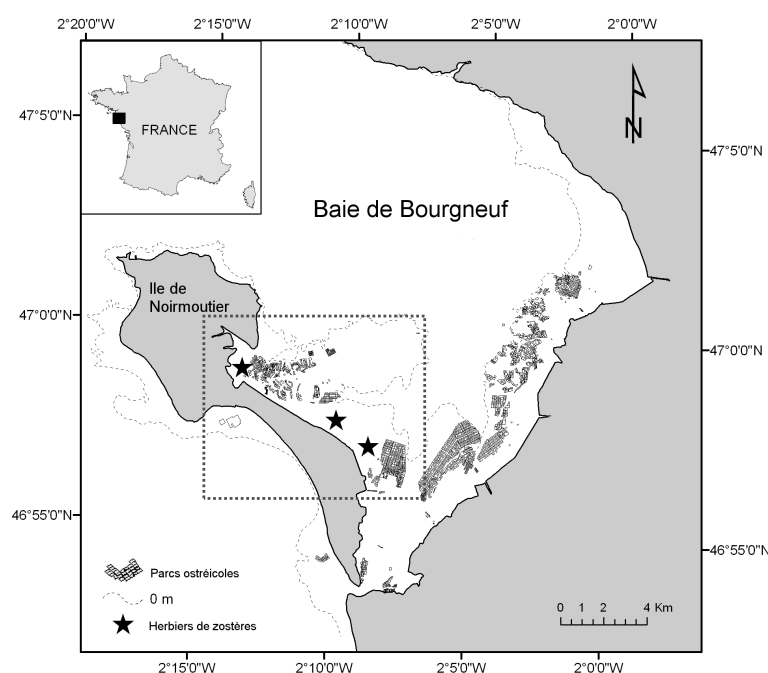


FIGURE 6 – Situation géographique de la baie de Bourgneuf et de la zone d'étude (encadré)

noltii est ainsi découverte à marée basse, facteur favorable pour une étude à partir d'images aériennes et/ou satellitales.

0.3.2 *Zostera marina* et *Zostera noltii*

Le genre *Zostera*, de la famille des Zosteraceae, compte au total 9 espèces. Elles ont chacune une à plusieurs racines attachées à des rhizomes herbacés rampants, et sur chacune une pousse avec 2 à 6 feuilles (Green & Short, 2003). Seules deux espèces sont présentes en Europe, que l'on retrouve dans la baie de Bourgneuf : *Zostera noltii* et *Zostera marina*.

0.3.2.1 *Zostera noltii*

Zostera noltii (Hornemann, 1832), également appelée zostère naine ou varech de nolti (Inventaire National du Patrimoine Naturel), est très largement distribuée dans les estuaires et les habitats abrités où les eaux ont une salinité et une turbidité assez basse, aux sédiments meubles, depuis la mer des Wadden (Pays bas) jusqu'en Mauritanie (Green

& Short, 2003) (région 1 et 3 de la Fig. 2). Dotée d'un rhizome rampant de 0,5 à 2mm d'épaisseur (Auby, 1991), cette espèce colonise essentiellement les zones intertidales. Sur le rhizome se trouvent des nœuds tous les 4 à 35 mm, où se développent de 2 à 4 racines et une pousse. Sur chaque pousse s'élèvent de 2 à 5 feuilles engainantes, de 10 à 40 cm de longueur et 2 mm de largeur (Auby, 1991) (Fig.7). Les pousses reproductrices mesurent 2 à 25 cm de hauteur et comportent 1 à 3 spathes (bractée membraneuse qui enveloppe l'inflorescence) enveloppant le spadice (inflorescence en épi), qui contient 4 à 5 fleurs mâles et 4 à 5 fleurs femelles. Pour croître, *Z. noltii* nécessite un pourcentage d'éclairement égal à 2% minimum (Peralta et al., 2002), avec une croissance maximale de la plante pour des valeurs intermédiaires de 42% de l'irradiance de surface. Les herbiers de *Z. noltii* se situant sur la zone intertidale essentiellement, il sera plus facile de les cartographier dès que la marée sera basse, par images aéroportées ou satellitales.



FIGURE 7 – L'une des premières illustrations de *Zostera noltii* et *Zostera marina*, déjà décrites au milieu du 18ème siècle, Eng. Bot. 1429 (1869) et Eng. Bot. 1431 (1869)

0.3.2.2 *Zostera marina*

Zostera marina Linnaeus, aussi surnommée "herbe de mer" ou "varech marin" a une distribution beaucoup plus étendue que l'espèce précédente. En effet, croissant dans des zones plus profondes subtidales, au substrat sableux ou sablo-vaseux, on retrouve cette

espèce aussi bien le long des côtes d'Amérique du Nord, du Groenland, d'Europe et du Japon ([Green & Short, 2003](#)) (région 1, 3 et 4 de la Fig. 2). Les feuilles également en gainantes, mesurent quant à elles jusqu'à 1,20 m de longueur en moyenne ([Auby, 1991](#)), même si certaines peuvent mesurer plus de 2 m ([Hily & Bajjouk, 2010](#)) et 2 à 12 mm de largeur. Les pousses reproductrices portent de nombreux spathes, contenant eux-mêmes les spadices comptant une vingtaine de fleurs mâles et autant de femelles ([Auby, 1991](#)). Le rhizomes portant les pousses est également rampant, de 2 à 5mm de diamètre, avec des inter-nœuds de 10 à 35 mm de longueur, et une feuille à chaque nœuds. A chaque feuille rhizomatiques se trouvent des branches portant 3 à 8 feuilles (Fig.7). *Z. marina* a besoin de plus de lumière que *Z. noltii* pour croître, avec un pourcentage nécessaire d'éclairement d'au moins 18% ([Lee et al., 2007](#)) (en moyenne, avec des mesures allant de 11% au Danemark à 29% aux Pays Bas).

0.3.3 Menaces sur les herbiers de la baie de Bourgneuf

Une enquête nationale lancée en 1933 concernant les herbiers sur les littoraux français atteste déjà de la présence d'hectares d'herbiers dans la baie de Bourgneuf depuis le début du 20ème siècle ([Godet, 2008](#); [Fournier, 2009](#)). Des observateurs relèvent qu'en 1933, la destructions des herbiers était quasiment complète, cette destruction ayant commencé 7 à 8 ans auparavant, et que seuls persistaient quelques herbiers parmi les moules sur les fonds de vase assez dur et profond. Les 2 observateurs questionnés dans l'enquête imputent la destruction des herbiers au même facteur, la forte mer qui a régné l'hiver 1931-1932 et qui aurait déraciné les herbiers dans beaucoup d'endroits ou les aurait ensablés dans d'autres, par remise en suspension des sédiments. Ils assurent par la suite que les répercussions sur la pêche côtière sont importantes, les herbiers servant d'abris et de nourriture à un grand nombre d'espèces (mulets, bars, lieus, rougets, soles, plies, raies...). Le rôle écologique des herbiers était donc déjà connu et reconnu. Aujourd'hui, les herbiers doivent au contraire faire face à une pression anthropique plus importante dans la baie, ayant trois origines principales : l'aquaculture, la pêche, et le tourisme. En effet, la baie est d'importance nationale pour la production d'huîtres, avec une production annuelle d'environ 13000 tonnes, soit 10% de la production française et 1120 ha de la baie sont occupés par des exploitations, situés en haut de l'estran (Fig. 6) ([Natura 2000, Document](#)

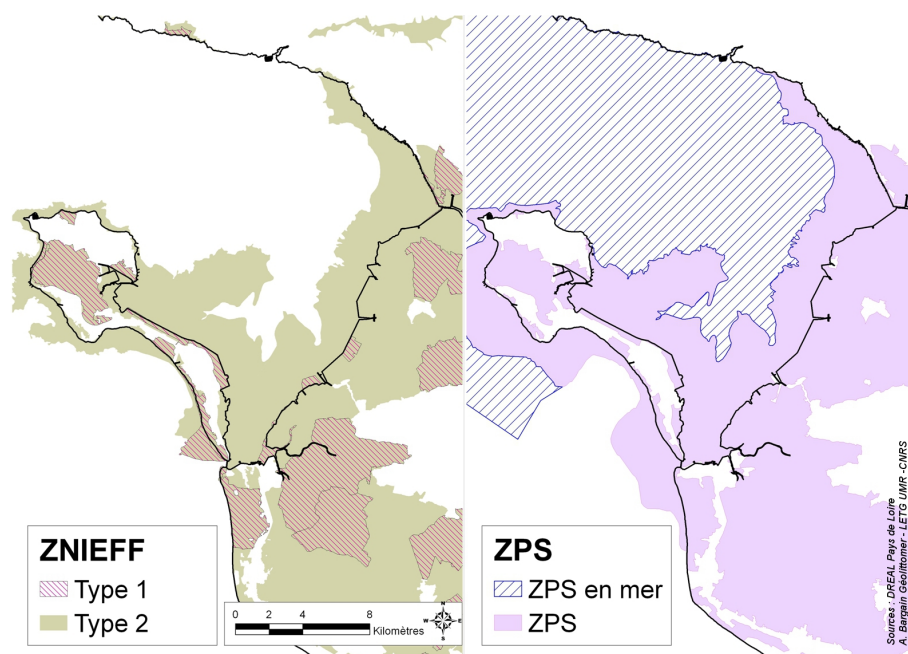


FIGURE 8 – Zones Natura 2000 en baie de Bourgneuf : Zones Naturelles d'Intérêt Faunistique et Floristique et Zone de Protection Spéciale

d'objectifs, 2002), donc potentiellement en concurrence spatiale directe avec les herbiers. La mytiliculture est d'importance moindre, avec une production d'environ 1000 tonnes par an, en moules de bouchot, qui occupent cependant 198 ha de la baie. La pêche professionnelle est également importante dans la baie, que ce soit la "petite pêche" (civelles, soles), susceptible d'impacter les herbiers de *Z. marina* par arrachage, ou la pêche à pied (palourdes et coques), qui touchera surtout les herbiers de *Z. noltii*. 250 pêcheurs à pied professionnels exerçaient leur activité dans la baie en 2008 (COREPEM, 2008). La pêche à pied récréative est également très pratiquée, des comptages réalisés par l'Ifremer en 1993 et 1997 ont dénombré entre 3500 et 5500 pêcheurs à pieds lors des grandes marées estivales, sur toute la baie (Natura 2000, Document d'objectifs, 2002). Ce type de pêche, bien souvent réalisée au moyen d'équipement non appropriés, se fait habituellement au dépend des herbiers de *Z. noltii* qui sont déchaussés ou recouverts par du sédiment. L'Ifremer conseille cependant de prendre plus de mesures pour règlementer les activités engendrant une perte des herbiers (pêche à pied, dragage, mouillages de bateaux, rejets d'effluents...) (Auby et al., 2010), mesures qui ne sont pas encore réellement adoptées.

Les herbiers de la baie de Bourgneuf ne bénéficient pas de mesures de protection spécifiques en tant qu'espèces en soi, ils font cependant partie d'une ZICO réserve de chasse

marine (FR5200653), la baie de Bourgneuf étant une importante zone pour la nidification et l'hivernage de nombreuses espèces d'oiseaux remarquables notamment migrateurs. C'est la première zone humide française pour la nidification du canard souchet et des limicoles (Natura 2000, Document d'objectifs, 2002). Une partie a été classée en ZPS depuis 2006 : "Marais Breton, baie de Bourgneuf, île de Noirmoutier et forêt de Monts" (FR5212009) (Fig. 8) pour être un lieux de reproduction, nourrissage et hivernage de nombreuses espèces d'oiseaux d'intérêt communautaire. Le document d'objectif propose notamment de mettre en place des zones de tranquillité dans la baie pour préserver les herbiers et d'effaroucher les oiseaux vers ces zones. Les herbiers sont également compris dans un SIC du même nom (FR5200653) depuis 2003, constitué des marais, des dunes ou cordons dunaires et des forêts et du secteur maritime découvert à marée basse. Les habitats protégés par la Directive sont les "replats boueux ou sableux exondés à marée basse" (code Natura 2000 1140), où se trouve la zostère naine et les "Bancs de sable à faible couverture permanente d'eau marine" (Code Natura 2000 1110), où se situent les herbiers de zostères marines. Les principaux objectifs de conservation sont la préservation de la qualité des eaux marines, le renforcement des mesures de lutte ou de prévention des pollutions, la préservation des écosystèmes en luttant contre la prolifération d'espèces exogènes, l'application des réglementations concernant la pêche à pied et enfin la sensibilisation des acteurs locaux à l'intérêt du maintien des ressources. D'autre part, la baie de Bourgneuf est classée en Zone Humide d'Importance Nationale par l'Observatoire National des Zones Humides ayant classés ainsi les sites les plus représentatifs français, qui appelle à une bonne gestion de la ressource en eau douce et salée. A l'échelle nationale, les herbiers de la baie de Bourgneuf font partie de ZNIEFF de type 1 et de type 2 (Fig 8). Les vasières de la baie de Bourgneuf sont classés ZNIEFF de première génération (recensés avant 1994) de type 1, comme réservoir majeur de biodiversité. Les herbiers font aussi partie des espèces recensées dans la ZNIEFF de deuxième génération de type 2 "Île de Noirmoutier". Au niveau régional, les herbiers de *Zostera noltii* sont également dans la liste rouge des espèces dites vulnérables. Les listes régionales complètent les listes nationales pour protéger des espèces menacées au niveau local. Les espèces sont dites vulnérables si elles risquent de passer dans la catégorie en danger selon leur évolution ou si elles sont très rares (Lacroix et al., 2008). Ici les zostères naines sont considérées comme ayant une régression faible à

stationnaire, voire en progression, mais très rares, donc déterminantes au niveau régional. *Zostera marina* est quant à elle déjà classée en danger de disparition. Elles sont considérées comme en régression mais très rares, également déterminante au niveau régional. L'arrêté de protection du 25 janvier 1993 (NOR : ENVN9320049A) réglemente l'inscription des herbiers dans cette liste rouge régionale. Il interdit la destruction, la coupe, la mutilation, l'arrachage, la cueillette ou l'enlèvement, le colportage, l'utilisation, la mise en vente, la vente ou l'achat des herbiers de *Zostera noltii*.

0.4 Objectifs

Ce présent travail a pour but d'étudier la structure et l'évolution des herbiers de *Zostera noltii* dans la baie de Bourgneuf, située sur le littoral Atlantique. La structure fait référence à la surface occupée par les herbiers ainsi qu'à leur biomasse. Pour s'affranchir des difficultés liées aux méthodes d'échantillonnage exhaustif sur le terrain, des cartographies synoptiques utilisant la télédétection visible-infrarouge ont été développées. La télédétection, basée sur l'analyse du rayonnement électromagnétique réfléchi, permet d'obtenir des informations quantitatives et de cartographier des paramètres bio-physiques comme la densité ou encore la biomasse (Phinn et al., 2008; Barillé et al., 2010). La méthode développée dans ce travail va s'appuyer sur l'analyse de spectres de réflectance pour la caractérisation quantitative de la présence d'un herbier et l'obtention de relations quantitatives entre des indices de végétation et la biomasse des herbiers. L'utilisation de la télédétection permet, contrairement à la photo-interprétation, d'exploiter pleinement l'information spectrale dans le visible et le proche infra-rouge et de discriminer les espèces avec plus de certitudes qu'avec les photographies aériennes (Fyfe, 2003). Le traitement d'images satellitales permet une cartographie synoptique réduisant *in situ* les prélèvements destructifs liés aux mesures de calibration et de validation. Le gain de temps et de main d'œuvre est considérable par rapport aux campagnes de terrain traditionnelles en particulier pour la cartographie de grande superficie d'herbiers et/ou localisés dans des zones peu accessibles (Ward et al., 1997; Mumby et al., 1999). La dimension novatrice de ce travail réside notamment dans l'analyse d'images hyperspectrales, encore très peu utilisée pour étudier les angiospermes marines.

Le premier chapitre de ce travail présente une synthèse des différentes méthodes employées pour la cartographie des herbiers. Nous mettrons en avant l'intérêt de la télédétection pour l'étude de l'évolution des herbiers de la baie de Bourgneuf.

Le deuxième chapitre est consacré à la détermination de relation entre la biomasse et des indices de végétation. De nombreuses études ont démontré qu'un grand nombre d'indices de végétation étaient sensibles à des facteurs externes, tels que l'influence du sol sur les réponse spectrales ou la réflexion spéculaire. L'efficacité de différents indices de végétation pour l'estimation de la biomasse de *Z. noltii* a été évaluée en laboratoire sur différents substrats. L'objectif principal est alors de trouver un indice de végétation permettant à la fois d'estimer la biomasse de l'herbier, et de réduire l'influence du sol sur les résultats obtenus. Un tel indice permet de s'affranchir des conditions de la zone d'étude, et d'utiliser la relation obtenue sur n'importe quel herbier de *Z. noltii*, quelle que soit sa localisation et le type de substrat. En complément de cette approche, l'influence de la phénologie de la plante sur les indices a été étudiée. En effet, *Z. noltii*, comme la majorité des angiospermes terrestres et aquatiques, connaît des variations saisonnières de concentration pigmentaire, qui peuvent avoir un effet sur la forme des spectres de réflectance, et en conséquences sur les mesures d'indices de végétation. Les contenus pigmentaires des feuilles ont été étudiées mensuellement, entre mars et novembre 2009, par Chromatographie Liquide à Haute Performance (CLHP). Les variations saisonnières pigmentaires ont été mises en relation avec les spectres de réflectance de différentes biomasses mesurés en laboratoire. Les indices sélectionnés lors de l'étude sur l'influence du substrat ont alors été testés mensuellement afin de savoir si certains pouvaient également réduire la variabilité due à la saisonnalité des pigments.

L'application des mesures obtenues en laboratoire pour la cartographie de *Z. noltii* par télédétection fait l'objet de notre **troisième** et dernier chapitre. Le Normalized Difference Vegetation Index (NDVI, [Rouse et al. 1973](#); [Tucker 1979](#), a été appliqué à des images SPOT couvrant une période allant de 1991 à 2005. Après l'application de seuil, il a permis d'obtenir des cartographies surfaciques des herbiers. Puis une cartographie de la biomasse pour l'année 2005 a été réalisée à partir de la relation biomasse-indice de végétation obte-

nue en laboratoire. En outre, la cartographie des herbiers de *Z. noltii* dans la baie à partir de trois images hyperspectrales a également été mise au point, en testant deux méthodes différentes, l'une par utilisation d'indices de végétation, l'autre par comparaison spectre à spectre. Des cartographies de la biomasse des herbiers à 3 années différentes a également été obtenue, par application des relations calculées au laboratoire dans le chapitre précédent. Ces résultats ont également été confrontés à des mesures réalisées sur le terrain simultanément à l'acquisition des images, afin de valider la méthode. Ces différents traitements de télédétection ont permis d'obtenir une ébauche de la dynamique et de la structure des herbiers de *Z. noltii* dans la baie de Bourgneuf depuis 1991.

Chapitre 1

Cartographie des herbiers de zostères de la zone intertidale de la baie de Bourgneuf (France) par télédétection.

1.1 Télédétection : principes et applications à la cartographie des herbiers intertidaux

Depuis les années 80, le développement de la télédétection a créé une nouvelle vision de la planète ([Lehmann & Lachavanne, 1997](#)) et donne lieu à des cartes beaucoup plus précises, notamment grâce au développement du Global Positioning System (GPS). L'utilisation d'images satellitales constitue une avancée indéniable pour la cartographie des écosystèmes et se destine à devenir la plus importante technologie de surveillance et de gestion de l'environnement ([Dahdouh-Guebas & Koedam, 2008](#)). Elle permet, tout comme l'utilisation de photographies aériennes, de décrire des espaces de la surface terrestre les moins accessibles (pôles, déserts, ou comme dans notre cas zones marines). Mais l'utilisation de capteurs, en orbite autour de la Terre, permet également un suivi régulier et donc dynamique de ces espaces. C'est la seule technique qui acquiert des données aussi uniformément sur la totalité du globe ([Hochberg & Atkinson, 2003](#)). La première image satellitale a été obtenue en 1973 par le satellite Landsat. Cependant, la résolution spatiale de l'ordre de 80 mètres par pixel rendait la cartographie peu précise et l'exactitude des résultats était estimée à seulement 30 à 60% ([Mumby et al., 1997](#)). Depuis cette pre-

mière image, l'amélioration des capacités techniques des capteurs (résolution spatiale et résolution spectrale) donne lieu à un développement important de la cartographie des écosystèmes. La télédétection est aujourd'hui de plus en plus utilisée pour estimer quantitativement la végétation (biomasse, surface foliaire ou densité), essentiellement pour la végétation terrestre (Bannari et al., 1999; Haboudane et al., 2004; Mutanga & Skidmore, 2004a; Schlerf et al., 2005; Cho et al., 2007). Depuis une quinzaine d'années, cette technique a été appliquée à une grande variété de végétation, d'habitats ou d'écosystèmes aquatiques : les marais (Hardisky et al., 1984), les estuaires (Baban, 1997), les mangroves (Chauvaud et al., 2001; Nayak & Bahuguna, 2001; Dahdouh-Guebas, 2002; Dahdouh-Guebas & Koedam, 2008; Howari et al., 2009), les coraux (Mumby et al., 1997; Hedley & Mumby, 2002a; Hochberg et al., 2003; Hochberg & Atkinson, 2003; Karpouzli et al., 2004), les microalgues (Méléder, 2003; Méléder et al., 2003b; Combe et al., 2005; Kutser et al., 2006a; Jesus et al., 2006; Tang et al., 2006; Barillé et al., 2011), les macroalgues (Yang & Sykes, 2000; Hochberg & Atkinson, 2003; Sims & Dubois, 2001; Casal et al., 2011) ou les herbiers d'angiospermes marins (Ferguson & Korfmacher, 2005; Ward et al., 1997; Gullström et al., 2006; Howari et al., 2009).

1.1.1 Principes de la télédétection

La télédétection est l'ensemble des connaissances et techniques utilisées pour déterminer les caractéristiques physiques et biologiques d'objets par des mesures effectuées à distance, sans contact matériel avec ceux-ci (Paul et al., 1991), en utilisant l'étude de la réflexion et de l'émission du rayonnement électromagnétique (Bariou, 1978). Elle étudie les variations des radiations électromagnétiques réfléchies, émises et transmises d'une cible, en fonction d'un panel de longueurs d'ondes formant le spectre électromagnétique, découpé en plusieurs grands domaines selon leur fréquence (fig. 1.1).

En effet, les ondes électromagnétiques émises par le soleil mais aussi par les autres surfaces environnantes, vont être soit réfléchies, soit absorbées soit transmises lorsqu'elles arrivent sur une entité (Fig. 1.2), chaque objet ayant ses propres proportions d'énergie ré-émises ou absorbées. Les capteurs vont enregistrer la portion d'énergie réfléchie par l'entité, par rapport à l'énergie incidente. Des spectres de réflectance en fonction des différentes longueurs d'ondes sont obtenus, typiques de chaque entité. L'utilisateur va

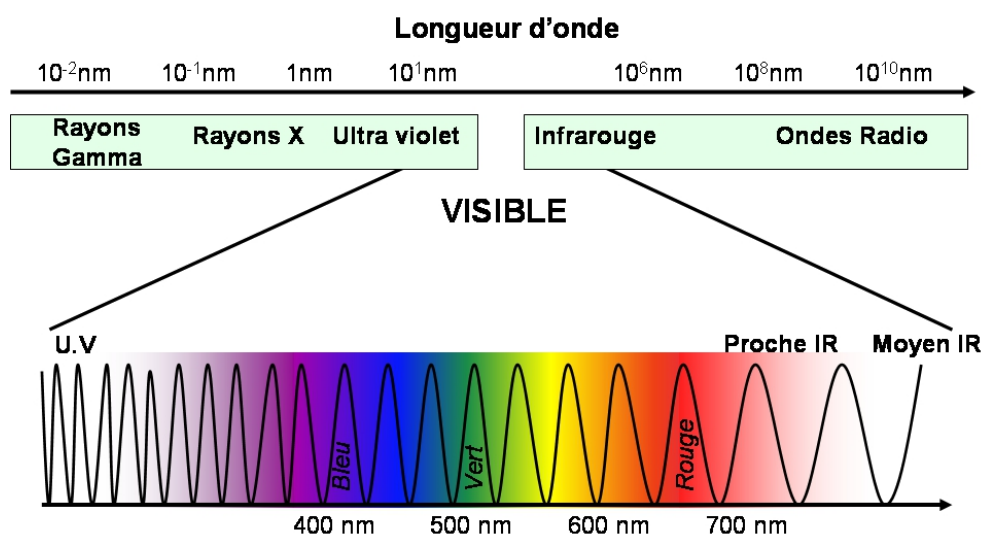


FIGURE 1.1 – Grands domaines du spectre électromagnétique, par longueur d'onde (nm). IR : Infrarouge

ensuite interpréter ces spectres, en se référant aux bandes d'absorption spécifiques et en utilisant des combinaisons mathématiques de bandes spectrales, appelés indices, pour discriminer ou quantifier les différents éléments du sol.

Le but principal de la plupart des études de télédétection est d'estimer et quantifier la végétation présente sur un site (Jackson & Huete, 1991). Ces études concernant la végétation exploitent essentiellement le domaine du visible (VIS, de 400 à 700nm), du proche infra-rouge (PIR, de 700 à 1500 nm) et du moyen infra-rouge (MIR, de 1,5 à 3

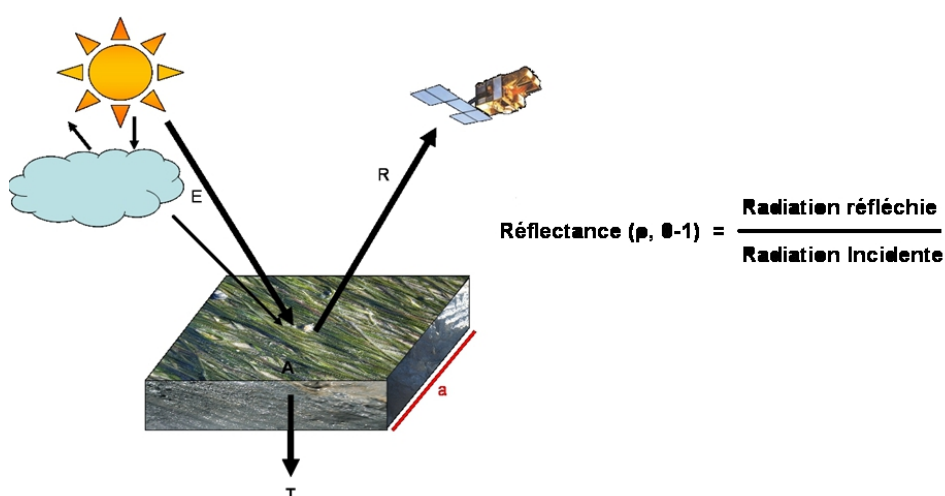


FIGURE 1.2 – Interaction des ondes électromagnétiques avec une entité de la surface terrestre. E : Rayonnement incident. A : Absorption. T : transmission. R : Réflexion. a : taille du pixel enregistré par le capteur (résolution spatiale)

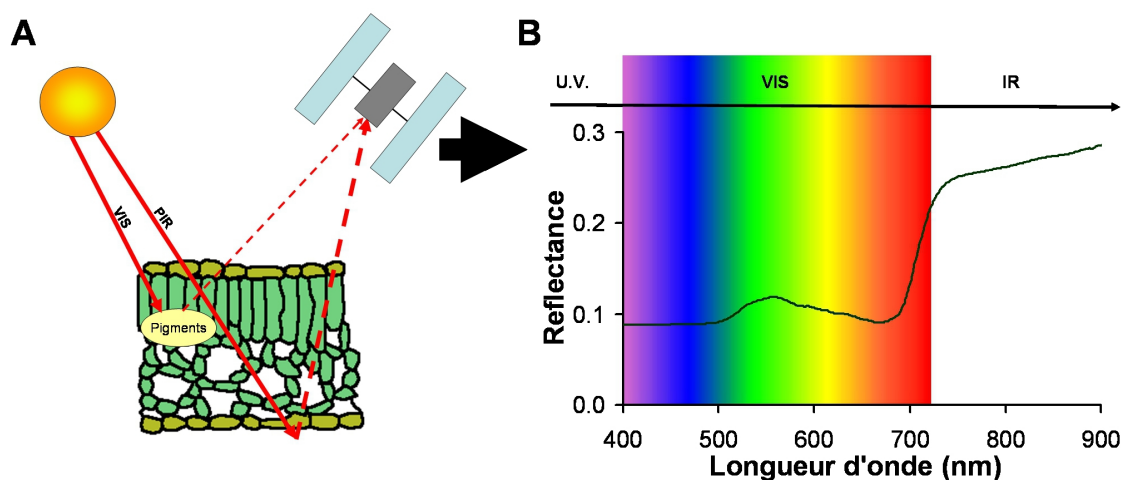


FIGURE 1.3 – A. Absorption et réflexion des longueurs d'onde par la végétation. Les longueurs d'ondes du visible (VIS) sont en grande partie absorbées par les pigments, alors que dans le proche infra-rouge (PIR) elles sont réfléchies. B. Spectre de feuilles de *Zostera noltii* mesuré par le capteur : la réflectance est faible dans le visible, due aux pigments photosynthétiques et accessoires, et forte dans le PIR, due à la structure de la feuille.

μm) (fig. 1.1). Dans le domaine du visible, l'absorption du rayonnement incident s'explique en premier lieu par la présence de pigments photosynthétiques et accessoires, alors que dans le PIR elle est due avant tout à la structure macroscopique (tridimensionnelle) et microscopique (structure cellulaire) du végétal (fig. 1.3) (Bariou, 1978). Les spectres de la végétation sont caractérisés par une forte absorption dans le bleu (autour de 470 nm), où absorbent la majorité des pigments présents dans la plante, et d'une manière plus fragmentaire dans le reste du visible (Bariou, 1978) avec une fenêtre de transmittance dans le vert (autour de 550 nm) due à une forte réflectance des chloroplastes, plus ou moins importante selon les espèces, et une absorption marquée autour de 6753 nm, bande d'absorption de la chlorophylle *a* (Chl *a*). Les pigments ayant la plus grande contribution à l'absorption étant ceux impliqués dans la photosynthèse (Chl *a*, Chl *b*, Caroténoïdes) (Chappelle et al., 1992). Dans le PIR, les ondes électromagnétiques sont essentiellement transmises ou réfléchies, ce qui confère au spectre de réflectance un saut important dans l'IR, pour former un plateau jusqu'au domaine de l'IR moyen, de pente et de hauteur variable suivant les espèces (Fyfe, 2004). Au delà de 900 nm, la présence de l'eau atténue fortement le signal pour la végétation aquatique. Deux conséquences importantes découlent de ces propriétés : plus la végétation sera dense et importante, plus la réflectance sera faible dans

le visible, et plus elle sera forte dans le PIR. La teneur en eau (humidité des feuilles ou présence d'eau de surface) va avoir un rôle important en diminuant la réflectance globale des végétaux. Ainsi, la déshydratation entraîne une augmentation de la réflectance par une modification de la structure interne et une part de rayonnement réfléchi plus grande.

1.1.2 Acquisition des mesures satellitaires ou aéroportées

Comme précisé précédemment, les capteurs mesurent la fraction des radiations incidentes qui seront réfléchies, en fonction des différentes longueurs d'ondes. Il peut s'agir d'un capteur satellital dont le vecteur est un satellite en orbite autour de la Terre, ou d'un capteur aéroporté. Chaque capteur a ses propres particularités de mesure, caractérisés par sa résolution spatiale, sa résolution radiométrique et sa résolution spectrale (Philipson, 2003). Les caractéristiques des principaux capteurs satellitaires utilisés pour la cartographie des zones côtières sont donnés table 1.1.

1.1.2.1 Résolution spatiale

La résolution spatiale correspond à la taille du pixel de l'image qui sera mesuré au sol, dépendante des capacités du capteur et de la distance entre la cible observée et la plate-forme. Plus le capteur est éloigné, plus la région observée est grande mais peu détaillée et imprécise. La résolution spatiale est donc la dimension du plus petit élément qu'il est possible de détecter. Si la résolution spatiale d'un capteur est de 20 mètres, on aura des pixels sur l'image équivalents à 20×20 mètres. La résolution spatiale peut varier du kilomètre pour les capteurs satellitaires utilisés dans les applications météorologiques (*e.g.* MVIRI sur METEOSAT, 2500 m de résolution spatiale) à la résolution de l'ordre du mètre pour les capteurs de plus haute résolution (Philipson, 2003) (*e.g.* Ikonos, avec un pixel de 4 m en mode multispectral, 1 m en mode panchromatique). Le satellite Landsat 5 Thematic Mapper est le premier qui a fourni des données spectrales à une résolution spatiale intéressante pour la cartographie de la végétation (30m) en 1984 (Dekker et al., 2005). Pour cartographier des entités telles que les herbiers, caractérisés par des croissances en tâches de l'ordre du mètre carré, la résolution spatiale nécessite d'être fine. Une résolution spatiale de plus de 20 mètres ne permettra pas de cartographier les pe-

Tableau 1.1 – Caractéristiques techniques des principaux capteurs satellitaires d’observation de la Terre susceptibles d’être utilisés à des fins environnementales. P = Panchromatique

Capteur satellital	Pays	Nombre de bandes spectrales	Résolution spatiale	Résolution spectrale	Emprise de l’image	Résolution temporelle
Landsat 4 et 5 TM (Thematic Mapper)	Etats-Unis	7	30*30m	TM1 : 450-520 nm TM2 : 520-600 nm TM3 : 630-690 nm TM4 : 760-900 nm TM5 : 1550-1750 nm TM6 : 10,4-12,5 μ m TM7 : 2,08-2.35 μ m	185*170km	16 jours
Landsat 7 ETM+ (Enhanced Thematic Mapper Plus)	Etats-Unis	7 + 1P	30*30m 15*15m P	TM1 : 450-520 nm TM2 : 520-600 nm TM3 : 630-690 nm TM4 : 750-900 nm TM5 : 1500-1700 nm TM6 : 10,4-12,5 μ m TM7 : 2,08-2.35 μ m 8 : 520-900 nm P	185*170km	16 jours
SPOT 1, 2 et 3 HRV (Haute Résolution Visible)	France	3 + 1P	20*20 m	XS1 : 500-590 nm XS2 : 610-680 nm XS3 : 780-890 nm P : 510-730 nm	60*60km	26 jours
SPOT 5 HRG (Haute Résolution Géométrique)	France	4 + 1P	20*20 m 5m*5m P (ou 2,5m en supermode)	XS1 : 500-590 nm XS2 : 610-680 nm XS3 : 780-890 nm XS4 : 1580-1750 nm P : 480-710 nm	60*60km	26 jours
MODIS TERRA (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer)	Etats-Unis	36 + 1P	250m (B1-B2) 500m (B3 à B7) 1000m (B8-B36)	de 400 à 1440 nm	2330*10km	24 heures
Quickbird-2	Etats-Unis	4	2,44m*2,44m 0,7*0,7m P	B1 : 450-520 nm B2 : 520-600 nm B2 : 630-690 nm B2 : 760-900 nm B2 : 450-900 nm	16,5 m*16,5m	3,5 jours

tits herbiers fragmentés. Les capteurs aéroportés fournissent aujourd'hui une très haute résolution spatiale, au détriment cependant de la surface totale couverte.

1.1.2.2 Résolution radiométrique

C'est la capacité d'un capteur à distinguer deux quantités voisines d'énergie, c'est à dire sa capacité à reconnaître des petites variations d'énergie. Elle va dépendre notamment du nombre de bits utilisés pour coder chaque pixel.

1.1.2.3 Résolution spectrale

La résolution spectrale est la capacité d'un capteur à distinguer deux longueurs d'ondes successives (Robin, 1995). Les bandes mesurées par le capteur sont d'une largeur et d'un nombre variable, la plupart des satellites ayant 2 à 4 bandes dans le visible et 1 à 3 bandes dans le PIR. La distance qui sépare deux pixels consécutifs, appelée pas d'échantillonnage spectral, va également définir la capacité de chaque capteur. Un capteur est dit multispectral lorsque la largeur des bandes est importante et qu'il est doté de peu de bandes spectrales (Tableau 1.1). Au contraire, un capteur de haute résolution spectrale, dit hyperspectral, a des bandes spectrales étroites (de l'ordre de quelques nm) et nombreuses (souvent plus de 100). Elles sont alors quasiment contiguës et permettront d'obtenir un spectre presque continu. Plus la résolution spectrale est élevée, plus la signature spectrale de l'entité mesurée est précise, plus les discriminations entre entités sont possibles (Fig. 1.4). Ainsi, le spectre obtenu avec le satellite SPOT ne donne qu'une idée globale de la réponse spectrale des entités (*e.g.* *Z. noltii*, Fig. 1.4), l'absorption par la chl *a* et le saut dans le PIR sont néanmoins perceptibles. Le spectre obtenu par le capteur HySpex est quasiment continu et permettra de mettre en avant plus de spécificités comme les bandes d'absorption spécifiques aux pigments ou la fenêtre de transmittance dans le vert. Chaque pixel de l'image ayant un spectre de réflectance unique, les informations obtenues lors d'une acquisition en télédétection sur ont donc en 3 dimensions : un géoréférencement (coordonnées X et Y) et un spectre associé. La figure 1.5, appelée cube hyperspectral, montre l'information portée par une image hyperspectrale de la zone d'étude en baie de Bourgneuf. La nature du capteur, les conditions d'acquisition et les traitements fournissent un code de lecture typique à chaque enregistrement (Wilmet, 2004).

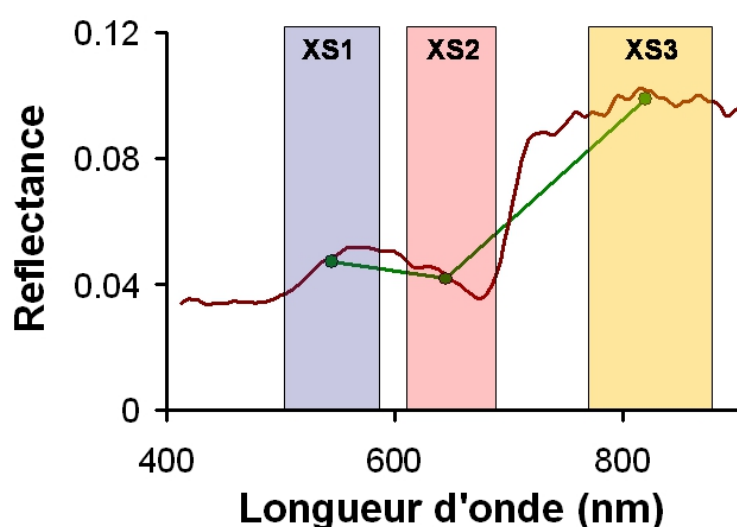


FIGURE 1.4 – Réponses spectrales des feuilles de *Zostera noltii* mesurées à deux résolutions spectrales : celle d’une image hyperspectrale HySpex (en gris) (160 canaux de 4,5 nm) et d’une image SPOT 5 (en vert) à faible résolution spectrale (3 bandes spectrales)

1.1.2.4 Acquisition des images : bruits et corrections

Les images, qu’elles soient satellitaires ou aéroportées, sont généralement accompagnées de perturbations parasites, appelées bruit. Celui-ci provient tout d’abord de l’instrument lui même (*e.g.* mouvements de l’avion, calibration de capteur). Il est alors généralement le même sur l’ensemble des spectres de l’image. Lors de l’acquisition d’une image, les valeurs radiométriques sont codées entre 0 et 255 pour un capteur d’une capacité de huit octets. Le capteur affecte à la luminance minimale la valeur de 0 et à la luminance maximale la valeur de 255. Chaque valeur de luminance est donc fournie par la relation $VR = G \cdot L + O$, avec VR la valeur radiométrique, L la valeur de luminance en entrée, G le **gain** (pente de la droite de régression) et O l’**Offset** (ordonnée à l’origine), ces deux dernières valeurs dépendant de chaque capteur. Lors de la numérisation du signal, celui-ci peut être passablement modifié par le capteur, la valeur enregistrée est en réalité une valeur issue de la luminance pure et du bruit de fond dû spécifiquement à celui-ci. Ce bruit de fond est quantifié par le rapport signal/bruit, rapport de l’intensité du signal pur sur l’intensité du bruit. On peut augmenter ce rapport (et donc diminuer la part du bruit) en augmentant l’intensité du signal, le bruit instrumental est donc plus fort pour un signal faible (avec une cible foncée par exemple). En outre, l’atmosphère a également des effets sur l’acquisition des images qui généralement varient en fonction des longueurs d’ondes et

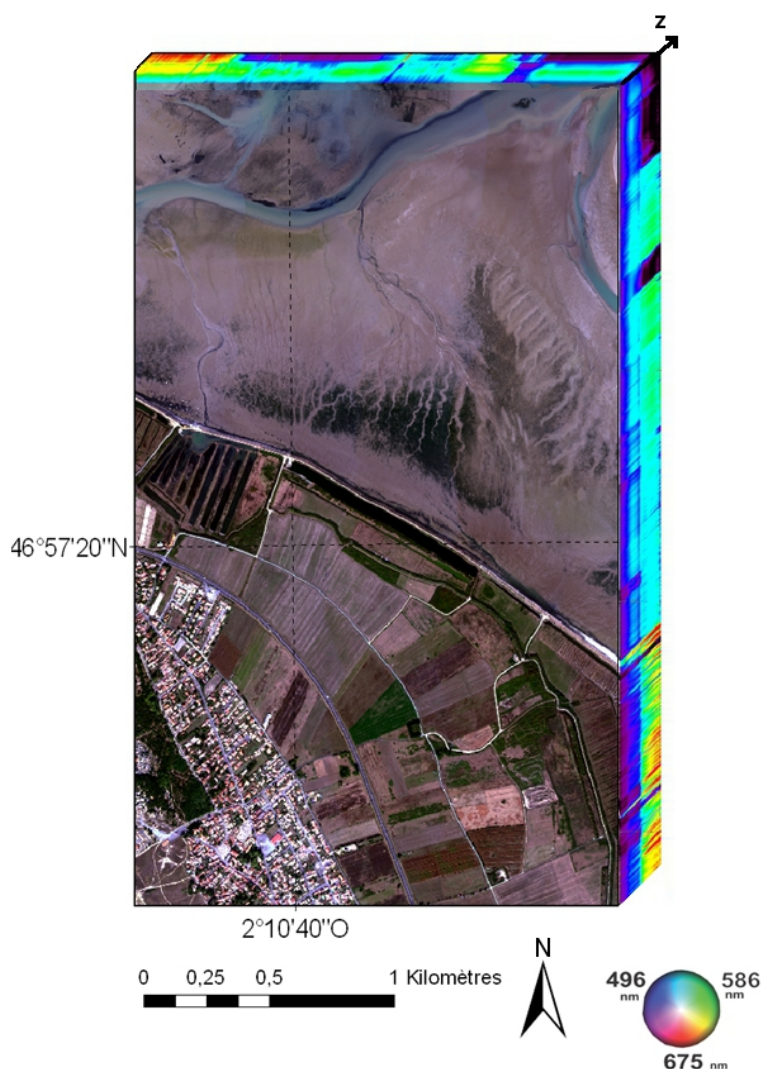


FIGURE 1.5 – Cube hyperspectral : information portée par une image hyperspectrale dans trois dimensions. Deux sont de nature spatiale (longitude et latitude), le troisième représente l'axe des bandes spectrales correspondant à des longueurs d'onde croissantes. L'image acquise par le spectroradiomètre imageur Hypspx correspond à l'herbier de *Zostera noltii* dans la zone intertidale qui jouxte l'île de Noimourtier en baie de Bourgneuf.

du pixel de l'image. En effet, le signal traverse par deux fois l'atmosphère avant d'arriver au capteur, lorsqu'il est émis et arrive au sol, puis lorsqu'il revient de l'entité vers le capteur. L'atmosphère va également absorber, transmettre ou réfléchir certaines longueur d'ondes. Afin de retirer l'influence de l'atmosphère, des corrections atmosphériques vont être nécessaires. Celles ci peuvent se faire de différentes façons, par correction empiriques ou par utilisation de modèles de transfert radiatif (Ferrier, 1995; Gao et al., 2006), il est également possible de combiner ces deux méthodes afin de corriger au mieux les bruits des images, notamment hyperspectrales. . Les méthodes empiriques consistent à mesurer sur

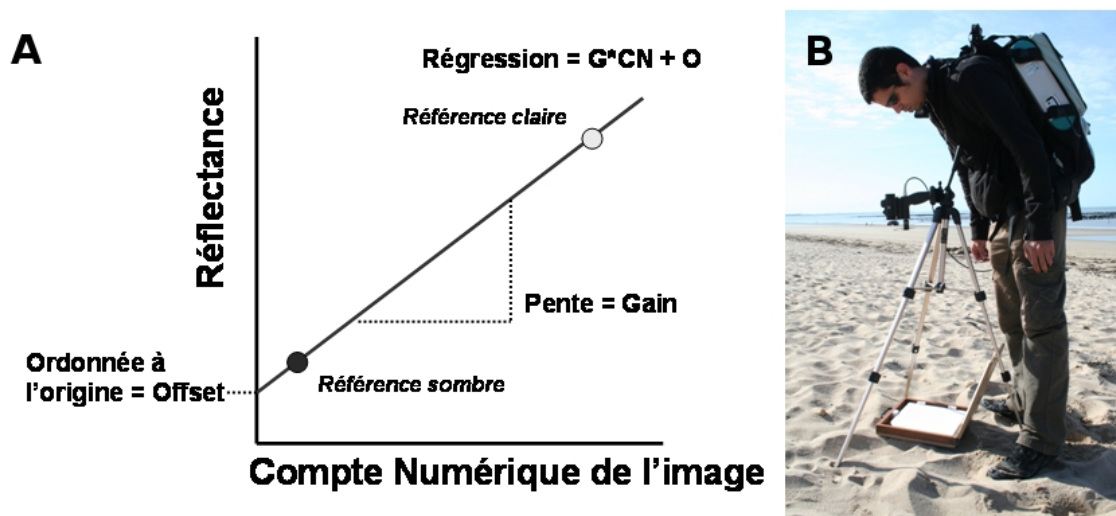


FIGURE 1.6 – A. Corrections atmosphériques par méthode empirique, basée sur des mesures de référence sombre et référence claire. L'équation obtenue permettra de fournir le Gain et l'Offset et ainsi de passer des comptes numériques de l'image aux valeurs de réflectance. B. Mesures des références blanches sur le terrain, étalonnage avec le spectralon® (Photographie A. Bargain, Septembre 2011).

le terrain à l'aide d'un spectroradiomètre au moins deux cibles, généralement au moins une cible sombre et une cible claire. En comparant les réponses spectrales obtenues sur le terrain et sur l'image, il est possible d'obtenir une régression linéaire qui nous fournira alors le gain et l'offset, permettant de convertir les CN en réflectance (Smith & Milton, 1999) (Fig. 1.6). L'équation obtenue sera ensuite appliquée à chaque bande spectrale de chaque pixel de l'image. Cette méthode nécessite d'avoir des cibles homogènes sur une surface suffisamment grande, accessible pour les mesures de terrain et invariables dans le temps (Baugh & Groeneveld, 2008). La méthode la plus répandue consiste néanmoins à appliquer des modèles de transfert radiatif qui estiment et corrigent les effets de l'atmosphère, en évaluant les absorptions par les gaz atmosphériques, la vapeur d'eau ou les diffusions par les aérosols. Les spectres de transmittance de ces différentes entités sont simulés en se basant sur des valeurs de bandes d'absorption. Les modèles utilisent également des paramètres tels que la position du soleil lors de l'acquisition ou la géométrie de la surface étudiée.

1.1.3 Méthodes d'analyse et d'extraction de l'information

Une fois l'image corrigée des bruits et des effets atmosphériques, différentes méthodes existent pour discriminer les entités ou quantifier des paramètres, utilisant les informations spectrales portées par chaque pixel, afin d'obtenir des cartographies précises des écosystèmes et de leur végétation.

1.1.3.1 Les classifications

Les classifications permettent de regrouper dans des groupes, appelés classes, tous les pixels présentant une similarité, les objets présentant une signature spectrale semblable étant considérés comme identiques. Le but d'une classification est d'être également aussi objectif que possible concernant la discrimination des classes d'entités ([Dekker et al., 2005](#)). La cartographie obtenue présente alors des grandes catégories d'entités de l'image (*e.g.* espèces de végétation, type d'occupation du sol etc.). Deux grandes types de classifications existent, la classification supervisée et la classification non supervisée. La classification supervisée, définit au préalable certains pixels et spectres de référence constituant une bibliothèque (ou librairie) spectrale. Le logiciel décompose les spectres en vecteurs dans un système de coordonnées à n dimensions, où n est le nombre de bandes spectrales et où chaque vecteur représente la valeur numérique prise par chaque bande pour chacun des pixels. Il rapproche ensuite soit la valeur maximale et minimale prise par chaque pixel sur chaque bande et applique ensuite un seuillage (distance minimale), soit par probabilité équivalente autour des centres de gravité de chaque vecteur (maximum de vraisemblance), soit en calculant l'angle spectral formé par les deux vecteurs (Spectral Angle Mapper, SAM). Le SAM est l'une des méthodes les plus utilisées en télédétection hyperspectrale ([Bakker & Schmidt, 2002](#); [Keshava, 2002](#); [Lumme, 2004](#)). Il permet de ne pas prendre en compte les effets d'albedo ou d'éclairement ([Philipson, 2003](#)). La classification supervisée peut se faire également à partir de néo-canaux (algorithme permettant de créer des nouvelles valeurs à partir des valeurs existantes) ([Chust et al., 2008](#)) ou à partir de spectres de terrains mesurés par spectroradiométrie ([Mumby & Edwards, 2002](#); [Louchard et al., 2003](#); [Pasqualini et al., 2005](#)), ou de spectres enregistrés à partir de l'image (utilisation de parcelles d'entraînement) ([Hoffbeck & Landgrebe, 1996](#); [Dekker](#)

et al., 2005; Howari et al., 2009). L'inconvénient majeur des classifications supervisées est la non-transposabilité des classes de références, supposant des connaissances *a priori* du terrain, à d'autres sites d'études. La méthode demande également à l'utilisateur d'avoir déjà une base de connaissances des images à classer. La classification non supervisée au contraire n'utilise pas de spectres ou de parcelles d'entraînement. Ce sont des classifications automatiques appliquées à chaque pixel. Le logiciel définit lui-même des grandes classes d'entités (l'utilisateur peut lui en imposer le nombre ou non), auxquelles sont assignés par la suite les attributs correspondants. Il détermine des premiers groupements naturels, puis réitère la classification à plusieurs reprises pour affiner les résultats (Doerffer & Murphy, 1989).

1.1.3.2 Quantification des absorptions spécifiques : les indices spectraux

Les indices spectraux, et notamment les Indices de Végétation (IVs), permettent, à partir de transformations mathématiques réalisées sur les valeurs de réflectance des bandes spectrales des capteurs, de discriminer les entités ou quantifier des paramètres descriptifs comme ceux du couvert végétal (Barillé et al., 2011), en y appliquant ensuite des valeurs seuils. C'est une méthode rapide et relativement simple d'étude de la végétation par télédétection. Il existe une très grande variété d'IVs, qui se focalisent sur différentes variables (*e.g.* la teneur en pigments comme la chl *a* utilisée comme proxy de la quantité de matière végétale, la teneur en eau pour caractériser le stress hydrique, la surface foliaire, la biomasse, le stress en azote...). Ils sont aujourd'hui très utilisés pour étudier l'évolution de la végétation terrestre (Bannari et al., 1996). Plus la résolution spectrale est élevée, plus les possibilités d'algorithmes calculés entre les canaux sont grands, allant des indices multispectraux simples aux indices plus complexes hyperspectraux issus d'analyses dérivatives (Demetriades-Shah et al., 1990) ou de l'application de modèles gaussiens modifiés (Combe et al., 2005). Il s'agit alors de sélectionner les canaux les plus adaptés, spécifiques aux caractéristiques étudiées. Les spectres étant différents pour chaque entités au sol, on utilisera ces différences pour construire les IVs, ces combinaisons de bandes étant choisies afin de minimiser les effets extérieurs et maximiser les différences recherchées (Daughtry et al., 2000). Il existe plusieurs façon de cataloguer les IVs, selon leur élaboration, ou suivant leur finalité. Alors que Jackson & Huete (1991) ou Qi et al. (1994) classent les

indices en 2 groupes, d'un côté ceux qui utilisent les ratios, de l'autre ceux basés sur les combinaisons linéaires (calculés à partir de distances, comme le Perpendicular Vegetation Index ([Richardson & Wiegard, 1977](#)), [Daughtry et al. \(2000\)](#)) quant à eux classent les IVs en 3 groupes : les indices dits intrinsèques n'opérant aucune correction de bruit, les indices basés sur les droites des sols, qui utilisent de surcroît des coefficients afin de corriger des bruits dus à l'influence du substrat, et les indices atmosphériquement corrigés. Les indices peuvent être des ratios, des différences, des ratios de différences ou de somme et les combinaisons linéaire de valeurs de bandes spectrales (ensemble d'un certain nombre d'équations linéaires) ([Jackson & Huete, 1991](#)). Les ratios normalisés permettent une comparaison entre images plus facile, les résultats étant compris entre généralement -1 et 1, ou 0 et 1. L'utilisation des ratios permettrait également déjà de s'affranchir un minimum des problèmes atmosphériques et d'éclairement ([Robin, 1995](#)), les variations d'albédo agissant comme un facteur multiplicatif sur les valeurs de réflectance sont gommées par l'utilisation de ratios, ce qui n'est pas le cas dans l'utilisation de simples différences par exemple. Le ratio normalisé le plus connu et le plus utilisé est le Normalized Difference Vegetation Index (NDVI, [Rouse et al. 1973](#); [Tucker 1979](#)). Il utilise les propriétés spécifiques de spectre de la végétation, à savoir le saut situé entre les valeurs de réflectance pour les longueurs d'ondes rouges et le PIR, et a été construit pour être plus sensible à la végétation éparse par rapport au simple ratio ([Jackson & Huete, 1991](#)). Cependant, cet indice reste sensible aux variations des propriétés spectrales du sol (brillance, couleur) et est toujours difficile à interpréter avec des faibles couvertures de végétation ([Rondeaux et al., 1996](#); [Elvidge & Chen, 1995](#)). De nombreuses modifications du NDVI ont alors été appliquées afin de réduire sa sensibilité liés à ces effets ([Huete et al., 1985](#); [Bannari et al., 1995, 1996](#)). La plupart des IVs continuent cependant de se baser sur l'utilisation du rouge et du PIR ([Gitelson et al., 2002](#)). [Gitelson et al. \(2002\)](#) suggèrent néanmoins de ne se baser que sur l'utilisation du visible, le PIR étant spécifique à chaque espèce (architecture de la canopée, structure cellulaire, inclinaison des feuilles) et trop sensible aux variations imputables au cycle phénologique de la plante. Les indices de droite des sols, tout comme les indices corrigés de l'influence de l'atmosphère, utilisent des facteurs obtenus à partir de l'étude des spectres de réflectance du sol nu. Ainsi, le Soil-Adjusted Vegetation Index (SAVI, [Huete 1988](#)), le Modified SAVI (MSAVI, [Qi et al. 1994](#)), l'Optimization of Soil

Adjusted Vegetation Indices (OSAVI, [Rondeaux et al. 1996](#)), l'Atmospherically Resistant Vegetation Index (ARVI, [Kaufman & Tanré 1992](#)) ou l'Enhanced Vegetation Index (EVI, [Liu & Huete 1995](#)) incorporent des facteurs correctifs d'ajustement du sol, variant parfois avec la couverture de végétation comme c'est le cas pour le facteur "L" du SAVI, ce qui suppose une connaissance préalable du terrain. Cependant, la sensibilité de ces indices aux variations de concentration de chlorophylle par exemple serait également *a priori* réduite ([Daughtry et al., 2000](#)). Tous ces IVs réduisent cependant les caractéristiques spectrales à quelques longueurs d'ondes en perdant ainsi des informations, et ne prennent pas en compte la totalité de l'information, notamment la richesse des informations apportées par la résolution hyperspectrale. En outre, les comparaisons d'IV à IV calculés sur des images prises par différents capteurs n'est pas toujours possible, car selon les calibrations des capteurs, la résolution radiométrique ou spectrale, les résultats seront différents ([Jackson & Huete, 1991](#)). Il existe une autre catégorie d'IVs, permettant de limiter également l'influence du sol, basés sur l'analyse dérivative. Ces méthodes proviennent des analyses pratiquées classiquement en chimie analytique ([Demetriades-Shah et al., 1990](#)), et s'appliquent bien aux données hyperspectrales. L'utilisation de la dérivée première permet la localisation de longueurs d'ondes particulière comme le "Red Edge Inflexion Point" (REIP, [Dockray 1981](#)), qui est la position de la pente maximale entre le rouge et le PIR. Il est fréquemment utilisé pour quantifier la biomasse de végétation ([Broge & Mortensen, 2002](#)). Les dérivées secondes mettent en évidence les bandes d'absorption qui ne seraient pas forcément visible sur le spectre brut, tout en étant moins sensible aux variations d'intensité d'éclairement due à l'angle solaire, aux nuages ou à la topographie ([Tsai & Philpot, 1998](#)). De meilleurs résultats sont obtenus cependant quand les spectres sont lissés, les dérivées étant très sensibles aux bruits ([Demetriades-Shah et al., 1990](#); [Tsai & Philpot, 1998](#)). Enfin, la modélisation du continuum (forme globale du spectre, incluant les contributions de l'albédo, la granulométrie, ou le contenu en eau) à partir de fonctions mathématiques linéaires, polynômiales et gaussiennes et son retrait permet à la fois de retirer l'influence des ces facteurs extérieurs et l'identification des bandes d'absorption caractéristiques dont la profondeur sera proportionnelle à la variable recherchée (*e.g.* pigments, teneur en eau) ([Combe et al., 2005](#); [Verpoorter, 2009](#)). Les IVs basés sur le retrait du continuum sont donc théoriquement moins sensibles au bruit et paramètres extérieurs.

1.1.3.3 Problèmes des mélanges spectraux

Dans un pixel, les réflectances portent en réalité des informations relatives à plusieurs entités et une variation spectrale peut avoir des causes de différentes origines : les pigments des plantes, comme évoqués précédemment, mais aussi une variation de la quantité d'eau et de l'humidité, la couverture de végétation, le type de substrat et sa surface visible, etc. Il est donc assez délicat d'utiliser des spectres purs acquis en laboratoire ou sur le terrain pour effectuer une classification supervisée sur l'image. Il faut réussir à déconvoluer les différents spectres purs qui viennent constituer le spectre général de réflectance du pixel. Les analyses en télédétection vont s'appuyer sur des modèles de transfert radiatif, permettant de relier les données radiométriques aux paramètres biophysiques ([Bannari et al., 1996](#)), où la diffusion de l'atmosphère, l'angle et la géométrie d'illumination et les propriétés de la surface sont normalement pris en compte. Ces modèles nécessitent des mesures de toutes les constantes optiques de l'image, et seront parfois simplifiés en n'utilisant que quelques spectres de références ([Combe et al., 2005](#)). Dans le cas de notre étude, les mélanges sont à la fois surfaciques (présence de plusieurs entités à la surface dans un même pixel) et à la fois intimes (superposition verticale des éléments). Le rayonnement va traverser les différentes couches (pellicule d'eau en surface, herbier puis substrat) et interagir avec chacune d'entre elles selon leur épaisseur. Dans le premier cas, le spectre du mélange correspond à un mélange linéaire, dans le deuxième cas, le mélange est non linéaire. Dans beaucoup d'études de la végétation, le mélange intime y est beaucoup plus important, la troisième dimension apportée par la canopée complexifiant le signal. Cette troisième dimension est réduite dans notre cas, les herbiers bidimensionnelle à marée basse. Le mélange sera donc essentiellement linéaire. Les modèles linéaires décomposent la réflectance mesurée en plusieurs composantes principales : la réflectance due au couvert végétal et celle due au sol nu, en négligeant souvent les interactions multiples entre les différentes entités. Une pellicule d'eau peut recouvrir les herbiers de *Z. noltii* et influencer la forme des spectres de réflectance en diminuant la réponse spectrale dans le visible mais surtout à partir du PIR. La technique du spectral unmixing utilise des spectres de référence d'entité pures (végétation et substrat par exemple) pour calculer la part de chacun de ces spectres dans chaque spectre des pixels de l'image. Cette technique peut

être utilisée pour quantifier les entités, par exemple l'abondance de la végétation.

1.2 Cartographie et étude quantitative des herbiers

1.2.1 La biomasse, paramètre descriptif de l'évolution des herbiers

La biomasse est la mesure de matière organique totale, soit la quantité de matière vivante d'une espèce végétale ou animale. Pour les herbiers de zostères, le rapport de poids sec pour une surface donnée (gramme de poids sec par mètre carré, gPS.m^{-2}) est souvent utilisé mais certaines études utilisent parfois le poids frais (Sfriso & Ghetti, 1998). Compte tenu de son expression en poids sec ou même frais, il est très difficile de l'estimer directement sans utiliser une méthode destructrice (Kutser et al., 2007). Cependant, l'utilisation de la biomasse comme paramètre descriptif est opportun, étant donné que tout changement de l'herbier quel qu'il soit aura des répercussions sur celle-ci (Kirkman, 1996). Par ses réponses rapides aux variations de facteurs extérieurs, la biomasse fait partie des caractéristiques biométriques utilisés pour caractériser les herbiers. Ce type de variable a été notamment mis en avant par la Directive Cadre sur l'Eau comme indicateur potentiel du bon état écologique et chimique des masses d'eau côtières (Auby et al., 2010). Différentes métriques (composition taxinomique, extension de l'herbier et développement des herbiers, dont la biomasse) sont ainsi retenues afin d'élaborer l'indicateur français de surveillance du statut écologique des herbiers. Les biomasses aériennes des herbiers bretons sont particulièrement suivis par l'Ifremer depuis 2007 sur des stations appartenant au Réseau de Contrôle de la Surveillance DCE. Les mesures de biomasse, très fréquentes dans la littérature, vont contribuer à fournir une première caractérisation d'un herbier et en réaliser sa description générale (Iverson & Bittaker, 1986; Jupp et al., 1996; Sfriso & Ghetti, 1998; Duarte et al., 2002; Hammerstrom et al., 2006; Freeman et al., 2008). Ces études présentent parfois des comparaisons inter-espèces (Jagtap, 1998; de Boer, 2000) ou inter-régionales (Abu Hena et al., 2007; Lean Sim Ooi et al., 2011). En outre, la biomasse est une variable largement utilisée afin de connaître l'influence de facteurs extérieurs sur la croissance et le développement de la plante. Ainsi, elle est relevée pour connaître

l'influence de facteurs tels que :

1. la lumière, liée à la turbidité (Iverson & Bittaker, 1986; Campbell & Miller, 2002) ou à la bathymétrie (Iverson & Bittaker, 1986; Nienhuis et al., 1989; Jupp et al., 1996; Terrados et al., 2006; Cabaço et al., 2009)
2. la qualité de l'eau (Campbell & Miller, 2002) dont la salinité (Nienhuis et al., 1989; Hillman et al., 1995; Irlandi et al., 2002), les nutriments (Udy & Dennison, 1997; Uku & Björg, 2005; Cabaço et al., 2007), l'eutrophisation (Cardoso et al., 2004) ou le carbone organique dissous (Nienhuis et al., 1989)
3. la température (Hillman et al., 1995)
4. l'hydrodynamisme (Auby & Labourg, 1996)
5. l'érosion (Cabaço & Santos, 2007)
6. la saisonnalité (Iverson & Bittaker, 1986; Sfriso & Ghetti, 1998; de Boer, 2000; Cabello-Pasini et al., 2003; Abu Hena et al., 2007) ou les aléas climatiques (Freeman et al., 2008)
7. la présence d'espèces animales comme les dugongs (de Iongh et al., 1995; Sheppard et al., 2007), les oursins (Oliveira et al., 1997; Maciá, 2000) les poissons (Unsworth et al., 2007) les oiseaux (Desmonts, 2007), ou la prolifération d'autres espèces végétales comme les macroalgues (Maciá, 2000).
8. les impacts anthropiques : impact de l'ancrage des bateaux, (Peuziat, 2009; Creed & Amado Filho, 1999), de l'algoculture (Eklöf et al., 2005), de la culture de mollusques (Alexandre et al., 2005), du piétinement (Eckrich & Holmquist, 2000), du dragage (McMahon et al., 2011) ou de l'utilisation du sol sur le continent (Irlandi et al., 2002; Freeman et al., 2008) induisant parfois un envasement des herbiers (Terrados et al., 1998)).

Enfin, la biomasse peut être utilisée comme variable explicative du fonctionnement d'un écosystème. De cette façon, Stoner (1980) ou Bologna & Heck (2002) ont étudié l'impact de la biomasse des herbiers sur le peuplement de la macrofaune associée, Hovel (2001) sur la distribution des crabes juvéniles de Caroline du Nord, ou van der Laan & Wolff (2006) sur la sédimentologie circulaire originale du banc d'Arguin (Mauritanie).

Afin de pouvoir utiliser efficacement la biomasse comme variable descriptive de l'évolution d'un herbier, il est nécessaire de recourir à une échelle d'analyse suffisamment petite, c'est à dire à l'échelle de l'herbier entier. Cependant, la quasi totalité des études ont été réalisées à micro-échelle à partir de campagnes d'échantillonnages *in situ*. Les cartographies par photo-interprétation ou par télédétection n'ont presque toujours fourni qu'une estimation surfacique des herbiers alors qu'elles seules sont à même de fournir un inventaire d'habitats et un cadre spatial aux descriptions de base et aux programmes de surveillance.

1.2.2 Mesures de biomasse : campagnes de terrain et interpolation

Les campagnes d'échantillonnages, les plus utilisées pour étudier la biomasse, sont le plus souvent réalisées sur des périodes courtes, à l'échelle d'une saison, parfois d'une année mais rarement sur un temps plus long. Les mesures, descriptives, vont servir à étudier des phénomènes ponctuels, à comparer des caractéristiques des herbiers entre eux ou/et à expliquer leur localisation.

Les méthodologies adoptées pour mesurer la biomasse sont aussi diverses que les sujets traités, différant selon la finalité recherchée : les prélèvements se font tantôt aléatoirement ([Lean Sim Ooi et al., 2011](#)), parfois localisés par zones définies au préalable ([Ochienga & Erftemeijer, 1999](#)), d'autres le long de transects pour respecter un gradient (*e.g.* bathymétrie, [Abu Hena et al. 2007](#); [Cabaço et al. 2009](#)), d'autres encore sur un quadrillage réguliers ([Sheppard et al., 2007](#)). Les herbiers sont prélevés dans des quadrats, ou des cylindres, de surface très inégale, avec ou sans réplicats. Les mesures sont également parfois réalisées en laboratoire ([Longstaff et al., 1999](#)). Les prélèvements sont ensuite rincés à l'eau claire, puis grattés des épiphytes, pour être ensuite passés à l'étuve afin d'en retirer l'eau. La méthodologie adoptée pour le séchage est très variable selon les études, la température allant de 60 à 115°C, pendant 24 à 72 heures. La majorité des études utilisent cependant 60°C, pour ne pas dégrader la matière organique, pendant 48h pour une déshydratation complète. Cette température et ce temps de passage à l'étuve sont ceux qui seront ainsi retenus pour les mesures de biomasse réalisées dans cette étude. Cependant, ces méthodes,

trop coûteuses en temps et en main d'œuvre et non reproductibles dans le temps, rendent difficile l'estimation de l'évolution d'un herbier. L'utilisation de photographies aériennes, de données satellitales et aéroportées sont plus appropriées pour réaliser une cartographie synoptique de la biomasse.

1.2.3 Cartographie synoptique de la biomasse

1.2.3.1 La photo-interprétation

Malgré la prépondérance des travaux privilégiant les échantillonnages terrain, il existe d'autres méthodes, moins coûteuses en temps et permettant une cartographie beaucoup plus étendue, pour estimer quantitativement l'évolution des herbiers, comme l'estimation par photo-interprétation. Les premières photographies aériennes datent de la moitié du 19ème siècle. C'est au cours de la première et de la deuxième guerre mondiale que les suivis aériens réguliers de l'espace terrestre se sont développés. Les photographies aériennes constituent les seuls documents de rétro-surveillance disponibles pour réaliser un suivi surfacique des herbiers de zostères et peuvent permettre de remonter assez loin dans le temps. Elles ont de surcroît comme grand intérêt de pouvoir être intégrées dans des Systèmes d'Information Géographique (SIG) et donc exactement situées dans l'espace. Grâce aux SIG, il est également possible de stocker les données, les échanger facilement et de réaliser des traitements, notamment statistiques. En outre, la photographie aérienne, avec une résolution spatiale plus importante, est encore souvent préférée aux traitements des images satellitales ([Dahdouh-Guebas & Koedam, 2008](#)). La photo-interprétation se base préférentiellement sur des différences de couleur ou d'intensité de gris, mais peut également utiliser la texture ou la forme des objets. Cependant, il existe quelques contraintes d'utilisation pour cartographier les herbiers intertidaux : l'acquisition doit se faire à marée basse à faible nébulosité et l'image doit être correctement corrigée des distorsions géométriques. Il est également très difficile de réaliser une cartographie précise, qui permet de discriminer avec certitude les différentes espèces les variations d'éclairement pouvant perturber l'interprétation et être interprété comme une variation de densité ou de biomasse ([Kirkman, 1996](#)). L'information fournie n'est que semi-quantitative, aucune relation exacte entre la couleur du pixel et la biomasse ne peut être obtenue. En outre, de telles car-

tographies doivent faire l'objet de campagnes importantes de vérification de terrain, et restent assez subjectives (Dekker et al., 2005). Un grand nombre d'étude ont utilisé la photo-interprétation pour estimer les superficies de couverture et non la biomasse (Iverson & Bittaker, 1986; Jagtap, 1998; Larkum & West, 1990; Bernard et al., 2007; Sheppard et al., 2007; Dolch et al., 2012), cartographiant parfois l'évolution sur plusieurs années en utilisant aussi bien des méthodes manuelles (Kendrick et al., 2000; Cunha et al., 2005) qu'automatisées (Kendrick et al., 2002). Des classifications non supervisées ont également été utilisées pour obtenir la cartographie des herbiers (Galdies & Borg, 2006; Andrade & Ferreira, 2011). Toutes ces études ont produit une cartographie binaire (absence/présence d'herbiers), ce qui leur a néanmoins permis d'obtenir une évolution de la dynamique d'un herbier à macroéchelle. La cartographie de la biomasse par photo-interprétation a cependant été réalisée par analyse de photographies couleur utilisées pour estimer la biomasse d'algues littorales (Doerffer & Murphy, 1989) ou les herbiers, à partir de régressions linéaires obtenues entre un pourcentage de recouvrement et des mesures terrain de biomasse correspondante servant de référence, régressions linéaires qui sont ensuite appliquées aux pourcentages de recouvrement observés sur les pixels de l'image (Mellors, 1991; Ochienga & Erftemeijer, 1999; Kutser et al., 2007; Sheppard et al., 2007). Cette méthode, même si elle limite les échantillonnages et la main d'œuvre sur le terrain, semble très coûteuse en temps passé pour la photo-interprétation. En outre, ces mesures sont fortement dépendantes de l'interprétation de chacun.

1.2.3.2 Cartographie des herbiers par télédétection

La télédétection est depuis une dizaine d'années de plus en plus utilisée pour la cartographie de végétaux aquatiques, et notamment pour les herbiers dans le Monde. La possibilité d'obtenir des images depuis les années 80 permet d'obtenir des cartes d'évolution relativement précises par un suivi à intervalles réguliers des enregistrements. Sur ce principe, le document d'objectif de la baie de Bourgneuf pour le site Natura 2000 conseille de suivre l'évolution des herbiers et caractériser l'influence respective des facteurs environnementaux et humains sur leur développement par l'exploitation des images satellitales disponibles depuis 1986, mises en relation avec les facteurs climatiques et l'évolution de l'activité ostréicole sur la même période. En effet, l'utilisation d'images satellitales permet

d'obtenir une évaluation de l'état d'un herbier à une échelle suffisamment petite tout en ayant une vue globale de l'évolution de celui-ci (Wabnitz et al., 2008). En outre, l'étude des herbiers au 1 :10 000, échelle considérée comme la plus adaptée par Kirkman (1996), ne peut être fournie que par des capteurs aéroportés qui permettent de détecter des changements de l'ordre de 5 mètres sur les bords de l'herbier. Cette échelle de détection est nécessaire pour juger du moindre déclin de l'herbier et en éliminer si possible immédiatement les causes, même si des études estiment que l'échelle des images satellitales est suffisante pour une bonne cartographie si l'herbier est suffisamment étendu (Ward et al., 1997). De plus, si la résolution des pixels n'est pas assez fine, les pixels correspondant à un mélange des informations portées par les diverses entités présentes (Doerffer & Murphy, 1989) risquent d'être plus nombreux, et la détection par des capteurs multispectraux plus difficile, en ne rendant pas de meilleurs résultats que ceux issus de la photointerprétation (Mumby et al., 1997). Cependant, les cartographies à partir d'images multispectrales SPOT, Landsat ou IKONOS-2 ont été réalisées avec succès, en utilisant des classifications supervisées (Chauvaud et al., 2001; Dekker et al., 2005; Wabnitz et al., 2008; Howari et al., 2009), non supervisées (Doerffer & Murphy, 1989; Ward et al., 1997) ou des Analyses en Composantes Principales qui consistent à transformer des variables corrélées entre elles en variables indépendantes les unes des autres (Meinesz et al., 1991; Ferguson & Korfmacher, 2005). Peu d'études ont utilisé les images hyperspectrales pour cartographier les herbiers intertidaux aujourd'hui (Phinn et al., 2008). Toutes ces études amènent généralement à une cartographie assez simple des herbiers, par pourcentage de couverture (0-25%, 25-50% etc.) ou de classes de densité (moyenne, faible, forte) (Chauvaud et al., 2001; Ferguson & Korfmacher, 2005; Gullström et al., 2006; Wabnitz et al., 2008), mais peu de cartographie de biomasse ont été obtenues. Cependant, à partir de ces méthodes, Guillaumont (1991) a mesuré la biomasse des Zostères par prélèvements sur le terrain dans des zones correspondant aux pixels d'une image satellitale. Elle a obtenu une relation quantitative entre la biomasse des zostères et le NDVI, présentant une saturation à partir d'un seuil de biomasse. Cette relation permet de mettre en évidence la possibilité de cartographier quantitativement les herbiers à partir d'images satellitales. Armstrong (1993) a ainsi cartographié les variations de biomasse des herbiers de *Thalassia testudinum* aux Bahamas en appliquant une régression entre des mesures de biomasse sur le terrain et des néo-canaux

obtenus à partir des bandes 2 et 3 de Landsat. Enfin, [Mumby et al. \(1997\)](#) ont utilisé des techniques similaires, des régressions entre des valeurs de biomasse et des néo-canaux sur 3 capteurs (Landsat, SPOT et CASI). Malgré toutes ces utilisations, la plupart des études insistent sur le fait que des vérifications terrain sont nécessaires ([Doerffer & Murphy, 1989](#); [Meinesz et al., 1991](#); [Alloncle et al., 2005](#)) afin de valider les résultats. Il s'agit alors d'effectuer des prélèvements sur le terrain d'une surface correspondant aux pixels de l'image, et de comparer avec les résultats obtenus par les traitements informatiques. De plus, l'utilisation d'images satellitales pour la cartographie des herbiers intertidaux est souvent limitée en terme de choix tant par la date et l'heure d'acquisition que par l'influence de l'atmosphère (nébulosité) ou en terme de coûts, beaucoup plus élevés que des photographies aériennes ou des prélèvements *in situ* ([Lehmann & Lachavanne, 1997](#)).

1.3 Cartographie de l'évolution des herbiers de zostères dans la baie de Bourgneuf

1.3.1 Images utilisées

Les différentes images utilisées pour la cartographie des herbiers de *Z. noltii* dans la baie de Bourgneuf sont présentées tableau 1.2. Deux types d'images ont été utilisées : des images multispectrales du satellite SPOT depuis les années 90 et des images hyperspectrales du spectroradiomètre imageur HySpex acquises ces 3 dernières années.

1.3.1.1 Images multispectrales

Un panel important d'images SPOT (Satellite pour l'Observation de la Terre) ont été traitées afin d'obtenir la cartographie de l'évolution des herbiers dans la baie de Bourgneuf (Tableau 1.2). Depuis les années 80, la résolution temporelle du satellite met potentiellement à disposition un plus grand nombre d'images, bien que beaucoup moins fréquemment que pour des satellites comme MODIS ou MERIS, d'une résolution temporelle de l'ordre de quelques jours mais d'une résolution spatiale beaucoup trop large. En effet, le satellite passe tous les 26 jours au dessus d'un même point sur la Terre et fournit donc au moins une image par mois d'une même zone. De plus, celle-ci peut être ramenée à seulement 5

Tableau 1.2 – Images satellitaires et aéroportées utilisées pour la cartographie de l'évolution des herbiers de *Zostera noltii* dans la baie de Bourgneuf. T.U. = Temps Universel.

Satellite	Capteur	Date d'acquisition	Résolution spatiale(m)	Heure d'acquisition (T.U)	Heure de basse mer (T.U)	Coefficient de marée
SPOT 2	HRV2	28/08/1991	20	11 :37	11 :39	90
SPOT 2	HRV1	20/08/1993	20	11 :33	11 :35	111
SPOT 2	HRV2	16/09/1996	20	11 :30	11 :47	87
SPOT 2	HRV2	17/10/1997	20	11 :20	12 :37	111
SPOT 1	HRV2	21/09/1998	20	11 :27	11 :15	89
SPOT 5	HRG1	18/09/2005	10	11 :29	9 :58	107
SPOT 2	HRV1	06/09/2006	20	10 :56	8 :24	77
SPOT 2	HRV2	02/06/2007	20	11 :23	10 :29	74
SPOT 2	HRV1	22/07/2008	20	11 :13	12 :28	80
SPOT 5	HRG1	08/09/2009	10	11 :22	11 :46	87
HySpex	VNIR-1600	22/09/2009	1	11 :00	11 :53	91
HySpex	VNIR-1600	10/09/2010	1	11 :00	10 :46	114
HySpex	VNIR-1600	29/08/2011	1	11 :00	10 :14	103

jours avec la possibilité d'orienter le miroir du satellite. Cependant, la cartographie des herbiers, nécessitant, en plus des paramètres habituels à la télédétection (couverture nuageuse réduite), à la fois un passage à marée basse d'un coefficient suffisamment important et une acquisition lors du développement maximal de la plante en fin d'été, a réduit considérablement le nombre d'images exploitables. Au total, 7 images ont été acquises avec SPOT 2 (1991, 1993, 1996, 1997, 2006, 2007 et 2008) et 1 avec SPOT 1 (1998), chacune ayant une résolution spatiale de 20 mètres. Depuis 2002, 2 images ont été acquises avec SPOT 5 (2005 et 2009), d'une résolution spatiale plus intéressante (10 mètres). SPOT 5 possède également une bande spectrale supplémentaire dans le Moyen Infra Rouge mais qui ne sera pas utilisée pour l'étude des herbiers de zostère. Toutes les images ont une couverture nuageuse inférieure à 8% sauf celle de 2007 où la couverture nuageuse est de 16%, mais les nuages sont situés sur la partie terrestre.

1.3.1.2 Les images hyperspectrales : les campagnes HySpex

Le laboratoire de Planétologie et de Géodynamique de l'Université de Nantes dispose depuis 2008 d'une caméra hyperspectrale HySpex, qui a été embarquée pour trois campagnes aéroportées en 2009, 2010 et 2011 (Tableau 1.2 et 1.3). Les campagnes ont été réalisées par la société Actimar, dans le cadre du programme GERRICO (Gestion globale des ressources marines et des risques dans les espaces côtiers) puis du programme GEO-

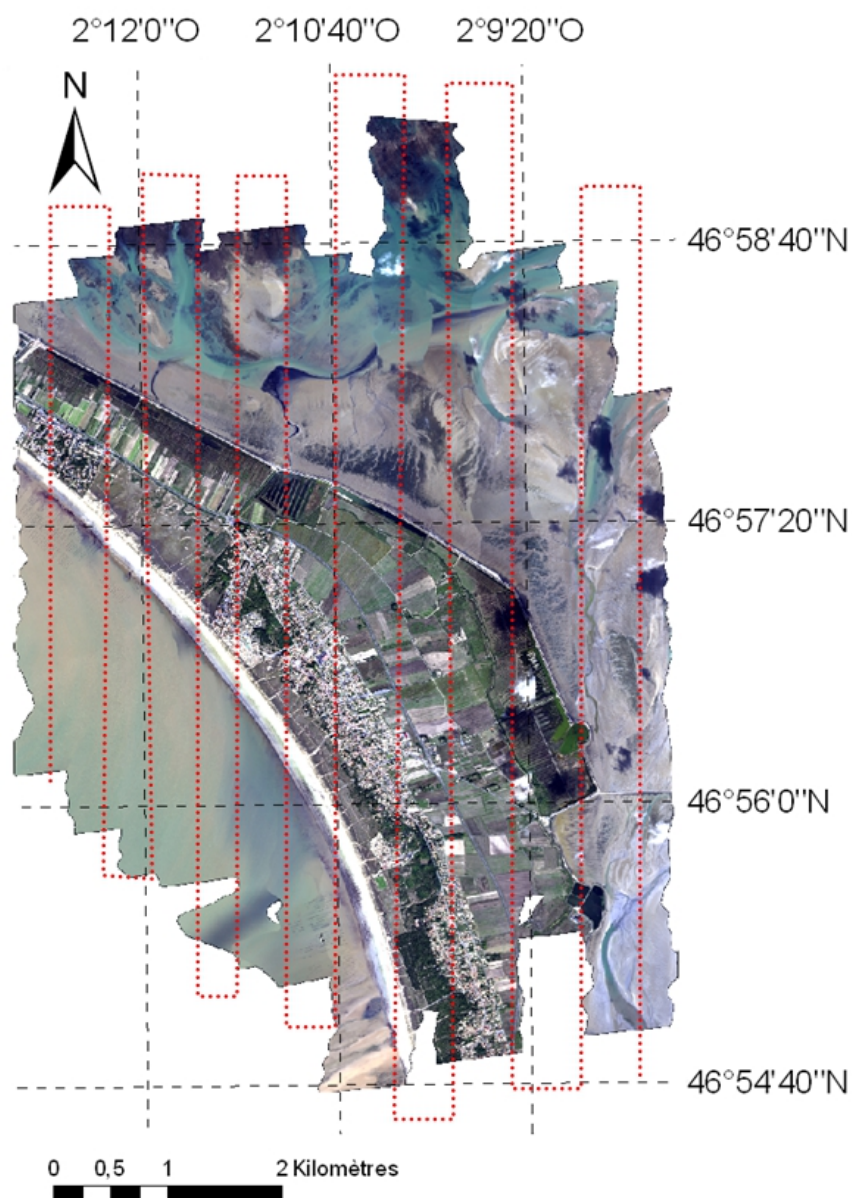


FIGURE 1.7 – Mosaïque réalisée à partir des 12 lignes de vols (en rouge) de la campagne aéroportée du 10/09/2010 avec le spectroradiomètre imageur HySpex

PAL de la région des Pays de Loire. La caméra hyperspectrale HySpex dispose de 160 bandes spectrales entre 400 et 1000nm, d'une résolution spectrale de 4,5nm et d'un pas d'échantillonnage spectral de 3,7 nm. Elle permet donc d'obtenir un spectre continu pour chaque pixel. Les mesures de réflectance acquises par le capteur aéroporté HySpex ont été géo-référencées et corrigées géométriquement des effets dûs à la rotondité de la Terre, de sa rotation et des variations d'altitude de l'avion. La projection des images a été faite en WGS84, UTM zone 30N. Douze lignes de vol ont été effectuées en 2009 et 2010 pour

cartographier la zone occupée par les herbiers de zostères (Fig. 1.7), et quatorze lignes de vol pour l'image de 2011.

Tableau 1.3 – Caractéristiques de la campagne et des images Hyperspec. FWHM = Full Width at Half Maximum (largeur à mi-hauteur).

Caractéristiques	2009	2010	2011	
Capteur	HySpex VNIR-1600	HySpex VNIR-1600	HySpex VNIR-1600	SWIR 320-me
Plateforme	Piper Seneca II PA 34			
Nombre de lignes de vol	12	12	14	
Fauchée moyenne	750 m	780 m	777 m	615 m
Altitude du vol	2600 m	2600 m	2600 m	
Résolution spatiale	1*1m	1*1m	1*1m	2*2m
Gamme spectrale	400-1000 nm	400-1000 nm	400-1000 nm	1000-2500 nm
Résolution spectrale	4,5nm FWHM	4,5nm FWHM	4,5nm FWHM	6,25nm FWHM
Nombre de bandes spectrales	160	160	160	256

Lors de l'acquisition de l'image, chaque pixel est en réalité associé à compte numérique (CN), dépendant de la capacité du capteur (valeur d'énergie comprise entre 0 et 255 pour HySpex), suivant la luminosité. Un étalonnage à temps réel à bord de l'avion permet de transformer chaque valeur de CN en valeur de radiance pour chaque pixel. Les corrections atmosphériques ont ensuite été réalisées à l'aide du module FLAASH développé par l'Air Force Phillips Laboratory, Hanscom AFB and Spectral Sciences, Inc (SSI) (Fast Line-of-Sight Atmospheric Analysis of Spectral Hypercubes) ([Adler-Golden et al., 1999](#)). Basé sur un modèle de transfert radiatif de l'atmosphère MODTRAN ([Berk et al., 1999](#)) pour corriger les spectres mesurés, il va utiliser des variables physiques (aérosols, caractéristiques du vol, type de caméra, type de surface) et des données telles que la date et l'heure d'acquisition de l'image, la latitude et longitude ou la hauteur de l'avion. Les corrections atmosphériques, qui permettent de supprimer les effets de l'atmosphère et autres bruits dus à l'acquisition, et ainsi calculer exactement la part de l'énergie qui n'est pas directement réfléchi par l'entité à mesurer, vont permettre de passer l'image en réflectance. Aucune correction des effets topographiques (effets du relief) n'est à faire, le terrain d'étude étant quasiment plat. Une mosaïque des différentes lignes de vol a été réalisée sous ENVI à partir des géo-références, en choisissant de ré-échantillonner à

partir de la méthode des plus proches voisins. Puis les images ont ensuite été étalonnées (correction empirique par régression linéaire.) avec un seul et même spectre de terrain, acquis avec le spectroradiomètre ASD FieldSpec3FR® simultanément au passage de l'avion de 2010, sur une cible claire (un sable de haut de plage), afin de faciliter les comparaisons entre les 3 dates. L'influence de l'atmosphère est ainsi déduite en comparant la réflectance *in situ* et la réflectance enregistrée par le capteur, tout en permettant les comparaisons inter-annuelles des images. Une fois les corrections atmosphériques réalisées, la résolution spectrale de l'image a été ré-échantillonnée par une moyenne mobile de 9nm de largeur à mi-hauteur, afin de lisser les spectres et atténuer le bruit.

Avant tout traitement d'image, il a été cependant nécessaire de réaliser des mesures en laboratoire, permettant de simuler et d'étudier les différentes réponses spectrales des variations de biomasse des herbiers de *Z. noltii*. Les mesures réalisées en laboratoire en condition contrôlées, décrites dans le chapitre suivant, ont permis d'obtenir des régressions entre les valeurs de biomasse et les IVs, et d'étudier aussi bien le comportement des différents IVs avec des variations de substrat, ou selon le contenu pigmentaire des feuilles.

Chapitre 2

Spectroradiométrie et mesures de laboratoire : étude de l'influence du substrat et des variations de contenu pigmentaire sur les indices de végé- tation

Afin d'estimer les valeurs de biomasse d'une plante, on va fréquemment passer par l'estimation des concentrations pigmentaires, qui seront utilisés comme proxy ([Thorhaug et al., 2007](#)). Ainsi, il est admis que la concentration des pigments est directement liée à la biomasse de l'espèce ([Blackburn, 1998b](#)). Les spectres de réflectance des plantes sont soumis à l'influence des concentrations pigmentaires, ceux-ci absorbant des longueurs d'ondes spécifiques dans le visible (Fig. 2.1). Les IVs, qui, comme vu dans le chapitre précédent, sont calculés à partir des valeurs de réflectance des spectres et utilisent les profondeurs des bandes d'absorptions spécifiques aux pigments, permettent d'estimer alors ces paramètres quantitatifs de la végétation (biomasse, surface foliaire, densité), par relation empirique. Il s'agit donc d'obtenir des relations en laboratoire entre les IVs calculés sur des spectres de réflectance, et la biomasse, afin de pouvoir appliquer par la suite ces relations aux pixels des images satellitales ou aéroportées. Pour se faire, les réponses spectrales des différentes biomasses de *Zostera noltii* ont été testés en laboratoire.

Cependant, il a été montré que les IVs sont sensibles aux paramètres extérieurs affectant la forme générale des spectres de réflectance ([Blackburn, 1998a](#)), comme la brillance, la couleur ou la granulométrie des particules du sol, surtout lorsque la végétation est éparse

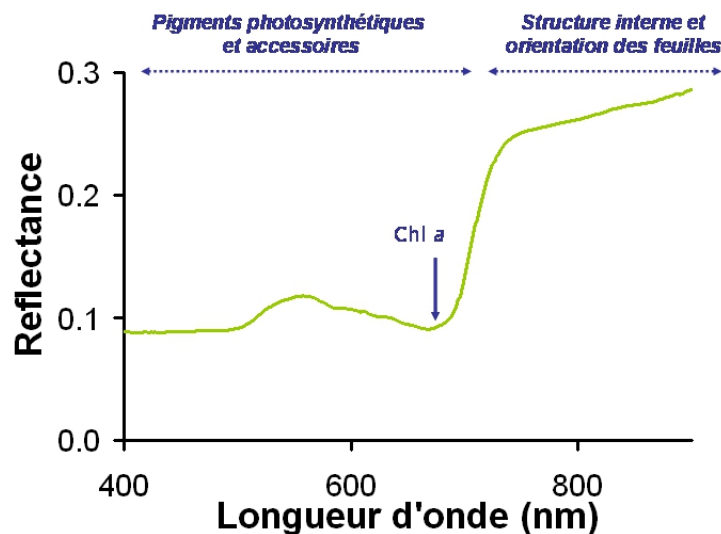


FIGURE 2.1 – Spectre de réflectance des feuilles de *Zostera noltii*, bande d'absorption de la chlorophylle *a* et principaux facteurs conditionnant la forme générale du spectre

(Asner, 1998). Ils sont donc soumis à l'influence des variations du sol sous-jacent, qui va faire varier notamment l'albédo et donc la hauteur globale des spectres de réflectance, et ainsi impacter la valeur des IVs. Or, Les herbiers intertidaux de *Z. noltii* croissent aussi bien sur des substrats vaseux à sableux (Ward et al., 1997; Philippart & Dijkema, 1995; Hily et al., 2003; Charpentier et al., 2005). Bien que la télédétection ait déjà été appliquée avec succès pour cartographier cette espèce (Guichard et al., 2000; Phinn et al., 2008; Barillé et al., 2010), l'utilisation d'une seule et même relation entre biomasse et IV mesurée sur un type de substrat est donc susceptible d'être biaisée sur un autre type de substrat, et ne pourrait s'appliquer à toutes les images. La sensibilité de différents IVs et leur efficacité pour s'affranchir de l'influence du sédiment sur les mesures spectrales ainsi que leur faculté à estimer la biomasse des herbiers de *Z. noltii* ont été testés, à partir de mesures réalisées en laboratoire, dans des conditions d'éclairement contrôlées, afin de ne pas être soumis à tout autre variabilité que celle du sol. Les herbiers ont été disposés sur 3 types de sédiments, de granulométrie, de couleur et de composition différentes, et des spectres de différentes biomasses ont été acquis. Ces réflectances ont été mesurées à l'aide du spectroradiomètre FieldSpec3FR® (Fig 2.2). Dans cette étude, les mesures ont été limitées au domaine du visible et du PIR (de 350 à 900 nm). En effet, l'eau résiduelle présente à la surface du sédiment ou des herbiers absorbe fortement les longueurs d'ondes au delà des 900 nm et agit donc trop fortement sur les spectres de réflectance et les indices de

végétation testés n'utilisent pas de longueurs d'ondes supérieures à 900 nm. Au total, une cinquantaine d'IVs ont été calculés à partir des spectres de réflectance. Seuls 24 indices ont finalement été retenus pour estimer l'influence du substrat : les indices les plus connus et utilisés (*e.g.* NDVI), et les indices construits originellement pour limiter son influence (*e.g.* le Soil Adjusted Vegetation Index, SAVI, Huete 1988 ou l'Enhanced Vegetation Index, EVI, Huete et al. 1994), calculés à la fois sur des données multispectrales à la résolution de différents capteurs (SPOT, Landsat, MODIS) ou sur des données hyperspectrales. Des indices utilisant des longueurs d'ondes bleues ($mND_{(705)}$, $mSR_{(705)}$ Sims & Gamon 2002) afin de corriger l'influence de la réflexion spéculaire ont également été retenus. Sur ce principe, deux indices ont été créés : le $mNDVI$ Landsat, et le $mNDVI$ hyper.

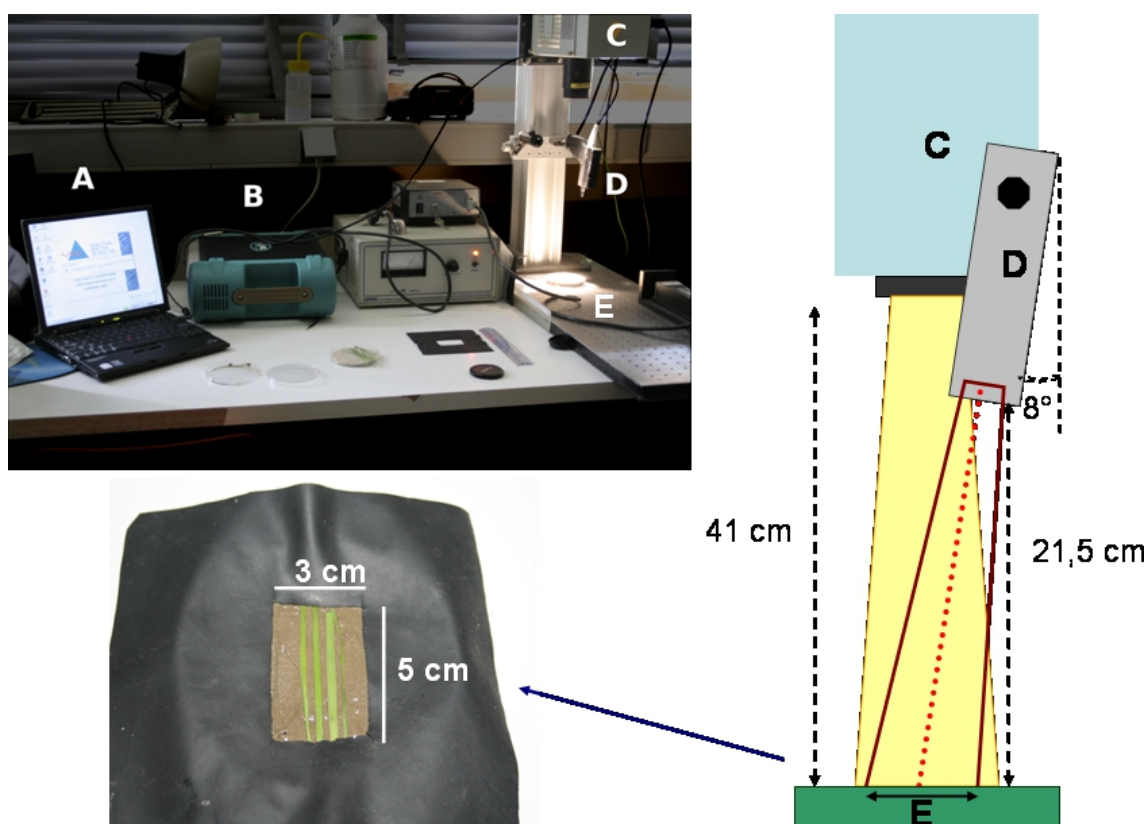


FIGURE 2.2 – Mesures des réponses spectrales en laboratoire. A : Ordinateur connecté au spectroradiomètre ; B : spectroradiomètre FieldSpec3FR® ; C : lampe à quartz de 12 volts ; D : Pistolet avec la fibre optique ; E : herbiers disposé pour les mesures de biomasse sur le sédiment et cache noir

En outre, le sol sous-jacent n'est pas le seul paramètre à agir sur les IVs. Typiquement, les spectres de réflectance de la végétation entre 400 et 700 nm (VIS) sont contrôlés par les caractéristiques d'absorption de chaque pigment dans la feuille (Blackburn, 1998b).

Ces bandes d'absorption, liées au contenu pigmentaire, sont donc plus ou moins marquées suivant la concentration des pigments dans les cellules de la feuille. Les IVs, calculés à partir des formes des spectres de réflectance, sont liés à la profondeur des bandes d'absorptions, directement proportionnelles à la teneur en pigment. *Z. noltii*, comme tous végétaux supérieurs, connaît une variation de ces contenus pigmentaires au cours de l'année, par adaptation photosynthétique, suivant l'éclairement solaire (Jiménez et al., 1987; Blackburn, 1998b). Ces variations saisonnières ont donc potentiellement un impact sur les IVs, et par conséquent sur les relations construites en laboratoire entre ceux-ci et les mesures de biomasses, qui vont fluctuer suivant le moment de l'année. Les contenus pigmentaires ont été mesurés par Chromatographie Liquide à Haute Performance, une technique de séparation analytique dont le principe repose sur l'absorption spécifique en longueur d'ondes de chaque pigment et leur séparation selon leur temps d'élution et permettant l'obtention de données quantitatives (Brotas & Plante-Cuny, 2003). La technique de l'HPLC permet de gagner du temps et réalise de plus une meilleure discrimination des pigments dégradés (Brotas & Plante-Cuny, 2003; Brotas et al., 2007). Une identification et quantification mensuelle des pigments de *Z. noltii* ont été comparés aux spectres de réflectance mesurés sur des prélèvements aux mêmes dates (de Mars à Novembre 2009), et aux IVs calculés sur ces spectres, afin d'estimer la possibilité des variations significatives des contenus pigmentaires et leur impact sur les régressions biomasses-IVs.

2.1 Article : Spectral response of the seagrass *Zostera noltii* with different sediment backgrounds

A. BARGAIN, M. ROBIN, E. LE MENN, A. HUETE AND L. BARILLÉ. *Aquatic Botany*, 98 (2012) 45-56

2.1.1 abstract

The efficiency of vegetation indices (VIs) to estimate the above-ground biomass of the seagrass species *Zostera noltii* Hornem. from remote sensing was tested experimentally on different substrata, since terrestrial vegetation studies have shown that VIs can be adversely influenced by the spectral properties of soils and background surfaces. Leaves placed on medium sand, fine sand and autoclaved fine sand were incrementally removed, and the spectral reflectance was measured in the 400-900 nm wavelength range. Several VIs were evaluated : ratios using visible and near infrared wavelengths, narrow-band indices, indices based on derivative analysis and continuum removal. Background spectral reflectance was clearly visible in the leaf reflectance spectra, showing marked brightness and spectral contrast variations for the same amount of vegetation. Paradoxically, indices used to minimize soil effects, such as the Soil-Adjusted Vegetation Index (SAVI) and the Modified second Soil-Adjusted Vegetation Index (MSAVI₂) showed a high sensitivity to background effects. Similar results were found for the widely used Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) and for Pigment Specific Simple Ratios (PSSRs). In fact, background effects were most reduced for VIs integrating a blue band correction, namely the modified Specific Ratio (mSR₍₇₀₅₎), the modified Normalized Difference (mND₍₇₀₅₎), and two modified NDVIs proposed in this study. However, these indices showed a faster saturation for high seagrass biomass. The background effects were also substantially reduced using Modified Gaussian Model indices at 620 and 675 nm. The blue band corrected VIs should now be tested for air-borne or satellite remote sensing applications, but some require sensors with a hyperspectral resolution. Nevertheless, this type of index can be applied to analyse broad band multispectral satellite images with a blue band.

Keyword : Background ; Remote Sensing ; Seagrass ; Vegetation Index ; *Zostera noltii*

2.1.2 Introduction

A large number of vegetation indices (VIs) can be found in the literature for monitoring, mapping and analyzing the vegetation structure of terrestrial canopies. The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) is the most widely used index originally devised to assess green biomass (Rouse et al., 1973; Tucker, 1979). However, it appears that the NDVI is not the most effective index to assess the characteristics of green plants, due to saturation by high biomass or background influences (Huete & Liu, 1994; Liu & Huete, 1995; Blackburn, 1999; Hanna et al., 1999; Mutanga & Skidmore, 2004a,b). VIs are sensitive to external parameters affecting the overall spectral features of measurements (Blackburn, 1998a), such as soil background influences (brightness, particle size, or color), atmospheric effects, and the structural properties of the canopy. Background influences can be related to brightness or albedo variations (particle-size distribution, water content ; Huete 1988), spectral contrasts at the sediment surface (sediment color : Elvidge & Lyon 1985) and non-linear mixing of soil and vegetation responses (Elvidge & Chen, 1995). According to Jackson et al. (1983), the best VI would be sensitive to the canopy cover fraction, insensitive to background brightness and color, and less affected by atmospheric effects, surroundings and illumination. New indices have been developed to correct for these effects and to enhance the spectral signals of the vegetation (Bannari et al., 1995). The Soil-Adjusted Vegetation Index (SAVI : Huete 1988), the Modified SAVI (MSAVI₂ : Qi et al. 1994) and the Enhanced Vegetation Index (EVI : Huete et al. 1994) are examples of indices that have been computed to minimize background influences. However, Barillé et al. (2011) have recently shown that these soil-adjusted VIs applied to benthic diatom biofilms have a significant sensitivity to background.

Aquatic vegetation, like seagrasses, submerged for part of the time, is more difficult to study than terrestrial communities and few studies have tested the efficiency of VIs on this type of vegetation. However, remote sensing has been successfully applied to map their distribution at low tide (Guichard et al., 2000; Phinn et al., 2008; Barillé et al., 2010). *Zostera noltii* Hornem., an intertidal seagrass species with a largely European distribution,

forms large monospecific beds (Ward et al., 1997; Hily et al., 2003) growing on different types of substratum, from muddy-sand to fine sand. Philippart & Dijkema (1995) found *Z. noltii* in sandy (<5% clay particles) to muddy (>8% clay particles) areas of the Dutch Wadden Sea, while in the Thau lagoon (France), *Z. noltii* was located by Charpentier et al. (2005) in sediments whose composition varied from 15% to 90% clay plus fine silt. Plus et al. (2010) also found *Z. noltii* colonizing sediments with notable brightness variations, from sandy to sandy-mud substrata in Arcachon Bay (France). The optical characterization of *Z. noltii in situ* may thus be affected by a significant substratum contribution, just as is the case for terrestrial vegetation. One solution therefore is to select a spectral index insensitive to background influence in order to assess *Z. noltii* biomass with remote sensing techniques for different sediment types. Many spectral indices have been reported in the literature, and exhaustive comparative studies have been carried out to test their robustness for a wide range of terrestrial species (Blackburn, 1998a,b; Read et al., 2002; Sims & Gamon, 2002; Schlerf et al., 2005; Zarco-Tejada et al., 2005; Poss et al., 2006), but few have been tested in aquatic environments, such as seagrass beds (Guillaumont, 1991; Armstrong, 1993; Fyfe, 2004). Although Fyfe (2004) evaluated the efficiency of various spectral indices for tropical to temperate seagrass species, this was in response to light stress. Seagrass beds have been extensively mapped using aerial photography (Mumby et al., 1997) and supervised classification has been used to discriminate seagrass from other species, using spectral band values (Thorhaug et al., 2007; Phinn et al., 2008). Nevertheless, remote sensing assessments of seagrass biomass are rather limited (Armstrong, 1993; Mumby et al., 1997; Phinn et al., 2008; Barillé et al., 2010) and no investigations have tested a wide range of VIs to assess this quantitative parameter.

The purpose of this study is to test the sensitivity of various VIs to three different sediment types but for common biomass range of the seagrass *Z. noltii*. Spectral measurements were carried out in the laboratory under controlled conditions (light and illumination geometry) with the seagrass leaves positioned to mimic their characteristic planophile situation in the field. The VIs tested in this work were originally designed to minimize noise due to background effects, illumination or specular reflectance. They also cover a range of spectral resolution from multispectral to hyperspectral.

2.1.3 Materials and methods

2.1.3.1 Spectral measurements

The experiment was performed in July 2009 with *Z. noltii* leaves collected in Bourgneuf Bay, located south of the Loire estuary on the French Atlantic coast (2°10'W, 46°57'N). All samples were brought back to the laboratory in a cooler, preserved at 4°C in the dark and processed in less than 24 hours for spectral measurements. Microscopic examinations revealed that the leaves were colonized by the diatom *Cocconeis scutellum* Ehrenberg and it was decided to keep this microscopic epiphyte to conform to the remotely-sensed field situation. Two sediments, a medium sand and a fine sand, were collected in the same intertidal area. Half of the fine sand was autoclaved, in order to eliminate organic matter and to create a new type of sediment, lighter than the non-autoclaved one and with a different grain size distribution. Three samples of each sediment were first oven-dried at 60°C for 48 hours to estimate the water content, and then ashed at 450°C for 4 hours for the determination of the organic content. The particle-size distribution of sediment samples was obtained for the medium sand, fine sand and autoclaved fine sand by sieving and analyzing with GRADISTAT (Blott & Pye, 2001). Fine particles of sand correspond to a size range from 125 and 250 μm , medium sand from 250 to 500 μm and coarse sand ranges up to 1mm. Spectral reflectance measurements were made using an Analyzed Spectral Device (ASD Fieldspec) field portable spectroradiometer, measuring the radiance ($\text{mWcm}^{-2}\text{nm}^{-2}\text{sr}^{-1}$) between 350 to 2500 nm with a spectral sampling width of 1.4 nm between 350 and 1050 nm and a spectral resolution from 3 to 10 nm. Because of the strong influence of water on spectral absorption above 900 nm, spectral responses were recorded only in the visible and near infrared (NIR) portions of the spectra (400-900 nm). The experiment was conducted in a dark room, and the samples were illuminated by a 12-volt quartz lamp with a direct light, positioned 41 cm above. An optic fiber was fixed on a support at 21.5 cm above the experimental trays filled with the different sediment types, at an angle of 8° from nadir. Surface reflectance was determined by measuring first the light reflected by a 99% reflective Spectralon® reference panel, and then the light reflected by the sediment surface. The instrument was calibrated to subtract the dark-current for each radiance measurement. At least five spectra were averaged to calculate

the mean reflectance of each sample. The spectroradiometer field-of-view was limited to a 15 cm² (5 × 3 cm) rectangle, cut in a black absorbing fabric covering the trays. Each leaf was cut to match the rectangle area exactly, and laid on the sediment surface. Leaves were piled on the sediment in several layers to reach a pure signal and to obtain a maximum biomass, corresponding to 100% cover of the substratum and index. The leaves were then removed until sediment without vegetation was reached. For each leaf removal, spectra were collected in order to have spectrum variations for each different biomass, with the natural range of variations for *Z. noltii* (Philippart, 1995a; Auby & Labourg, 1996; Vermaat & Verhagen, 1996) reaching maximum biomass values at 200 gDW m⁻². Furthermore, measurements were made without free-standing water and only sediment moisture contents varied. After spectral measurement, the leaves were oven-dried at 60°C for 48 hours, and weighed on a high precision balance. The dry weight of the sample was divided by the total area measured by the spectroradiometer, to express biomasses in gDW m⁻².

2.1.3.2 Selection of spectral indices

VIs compute simple algorithms with available spectral bands to obtain a single number that represents plant characteristics. They usually combine the low reflectance of the visible wavelengths with the high reflectance of the NIR wavelengths (Daughtry et al., 2000). Two types of index were tested in this study : multispectral VIs using a limited number of spectral bands with a low spectral resolution (broad spectral bands) and narrow-band or hyperspectral VIs with both a higher number of bands available and a higher spectral resolution. They were selected for two main characteristics : a potentially lower sensitivity to background variations and suitability for biomass estimation. Indices including atmospheric corrections (Kaufman & Tanré, 1992; Gitelson et al., 2002) were also tested to transpose the results further to the satellite level. All VI acronyms, equations and references are listed in Table 2.1 and Table 2.2.

Multispectral indices

Most of the multispectral VIs tested in this study use SPOT, Landsat and MODIS broad bands (Table 2.1). The simplest and best known VI is the NDVI proposed by Rouse

Tableau 2.1 – Multispectral vegetation indices tested in this study. TM : reflectance values of Landsat bands (TM_1 : 450-500 nm, TM_2 : 520-600 nm, TM_3 : 630-690 nm and TM_4 : 750-900 nm), XS : reflectance values of SPOT bands (XS_1 : 500-590 nm, XS_2 : 610-680 nm and XS_3 : 790-890 nm), B, R, G and NIR : Reflectance values of MODIS bands for a spatial resolution of 250 and 500m (respectively the Blue : 459-479 nm, the Green : 545-565 nm, the Red : 620-670 nm and the Near Infra Red : 841-876 nm channels of MODIS)

Index	Full form of Index	Formula	Reference
NDVI SPOT	Normalized Difference Vegetation Index	$(XS_3 - XS_2)/(XS_3 + XS_2)$	Rouse et al. (1973)
NDVI Landsat	Normalized Difference Vegetation Index	$(TM_4 - TM_3)/(TM_4 + TM_3)$	Rouse et al. (1973)
SAVI	Soil-Adjusted Vegetation Index	$[(1 + L)(XS_3 - XS_2)]/(XS_3 + XS_2 + L)$ with $L=0.25, 0.5$ or 1	Huete (1988)
MSAVI ₂	Modified SAVI	$1/2[2XS_3 + 1 - [(2XS_3 + 1)^2 - 8(XS_3 - XS_2)]^{1/2}]$	Qi et al. (1994)
OSAVI	Optimization of Soil Adjusted Vegetation Indices	$(1 + L)(TM_4 - TM_3)/(TM_4 - TM_3 + L)$ with $L=0.16$	Rondeaux et al. (1996)
ARVI	Atmospherically Resistant Vegetation Index	$[NIR - [R - \gamma(B - R)]]/[NIR + [R - \gamma(B - R)]]$ with $\gamma = 1$	Kaufman & Tanré (1992)
EVI	Enhanced Vegetation Index	$2.5((NIR - R)/(NIR + 6R + 1))$	Huete et al. (1994)
VARIGreen	Visible Atmospherically Resistant Index	$(G - R)/(G + R - B)$	Gitelson et al. (2002)
mNDVI Landsat	Modified NDVI for Landsat	$(TM_4 - TM_3)/(TM_4 + TM_3 - 2TM_1)$	This study

Tableau 2.2 – Narrow-band and hyperspectral vegetation indices tested in this study. Lay-out : see table 2.1

Index	Full form of Index	Formula	Reference
<i>Ratios</i>			
PSSRa	Pigment Specific Simple Ratio	R_{800}/R_{676}	Blackburn (1998a)
PSSRb	Pigment Specific Simple Ratio	R_{800}/R_{635}	Blackburn (1998a)
mSR ₍₇₀₅₎	Modified Simple Ratio	$(R_{750} - R_{445})/(R_{705} - R_{445})$	Sims & Gamon (2002)
<i>NDVI-like Ratios</i>			
NDVIhyper	Normalized Difference Vegetation Index hyperspectral	$(R_{750} - R_{673})/(R_{750} + R_{673})$	
mNDVIhyper	Modified narrow-band NDVI	$(R_{750} - R_{673})/(R_{750} + R_{673} - 2R_{445})$	This study
PSNDa	Pigment Specific Normalized Difference	$(R_{800} - R_{675})/(R_{800} + R_{675})$	Blackburn (1998b)
PSNDb	Pigment Specific Normalized Difference	$(R_{800} - R_{635})/(R_{800} + R_{635})$	Blackburn (1998b)
mND ₍₇₀₅₎	modified Normalized Difference	$(R_{750} - R_{705})/(R_{750} + R_{705} - 2R_{445})$	Sims & Gamon (2002)
TCARI	Transformed Chlorophyll Absorption in Reflectance	$3[(R_{700} - R_{670}) - 0.2(R_{700} - R_{550})(R_{700}/R_{670})]$	Haboudane et al. (2002)
TVI	Triangular Vegetation Index	$0.5[120(R_{750} - R_{550}) - 200(R_{670} - R_{550})]$	Broge & Leblanc (2000)
<i>Derivative analysis and continuum removal</i>			
REIP	Red Edge Inflection Point	First derivative measure	Dockray (1981)
$\delta\delta$ 675	Second derivative at 675 nm	Second derivative measure	Tsai & Philpot (1998)
MGM ₆₂₀	Modified Gaussian Model	Absorption band strength at 620nm	Combe et al. (2005)
MGM ₆₄₄	Modified Gaussian Model	Absorption band strength at 644nm	Combe et al. (2005)
MGM ₆₇₅	Modified Gaussian Model	Absorption band strength at 675nm	Combe et al. (2005)

et al. (1973). However, NDVI saturates with dense canopy and is sensitive to background variations (Huete & Jackson, 1988; Middleton, 1991; Kaufman & Tanré, 1992; Qi et al., 1994). Improved indices have been created to minimize background effects. For example the SAVI uses an L factor function of vegetation density to minimize sensitivity to soil reflectance (Huete, 1988). The SAVI was calculated over a range of soil adjustment factor L : 0.25, 0.5 and 1 (Huete, 1988) for SPOT. MSAVI₂ was developed by Qi et al. (1994), where the L factor is self-adjusted in the algorithm. Rondeaux et al. (1996) also used the SAVI to create a Landsat index, the OSAVI, where the L factor equals 0.16, to reduce the background reflectance contribution. Another improvement of the NDVI, the ARVI, was developed for MODIS by Kaufman & Tanré (1992), to reduce atmospheric effects, including the blue band in the algorithm. Huete et al. (1994) generated the EVI in the same way for MODIS, using the NIR, the red and the blue spectral bands to improve sensitivity in high biomass regions while minimizing soil and atmospheric influences. Gitelson et al. (2002) proposed the VARIgreen, also for MODIS, to correct atmospheric effects. Instead of using the blue band, like the ARVI and the EVI, this VI avoids the use of the NIR part of spectrum, more sensitive to background reflectance, by using the green band. Lastly, a modified NDVI was computed in this study for Landsat (mNDVILandsat, Table 2.1), using the blue band correction proposed by Sims & Gamon (2002).

Narrow-band and hyperspectral indices

Narrow-band indices are widely used to focus on the spectral absorption bands of pigments (Blackburn, 2007). They may reduce spectral disturbance and noise caused by external factors (Demetriades-Shah et al., 1990; Peñuelas & Filella, 1998). Recent studies showed that VIs computed with narrow bands improved the biomass or Leaf Area Index estimation (Cho et al., 2007). Indices can be classified by the algorithms used, ratios, NDVI-like ratios, derivative analysis and continuum removal. Blackburn (1998b) introduced ratios insensitive to canopy structure variation : on one hand with PSSRa, estimating the variation of chlorophyll *a* in the leaves as biomass proxies and, on the other hand, with PSSRb, established to evaluate chlorophyll *b* concentration in leaves, which could be useful for future studies to discriminate *Z. noltii* from algal biomass that does not contain chlorophyll *b*. These indices use the reflectance at 676 nm and at 635 nm respectively as

pigment-specific absorption bands (denominator), and the reflectance at 800 nm as the reference (numerator). In comparison, the $mSR_{(705)}$ (Sims & Gamon, 2002) is a band ratio using 750 nm as the reference reflectance, and 705 nm as the index wavelength, to avoid saturation in the red part of the spectrum with high chlorophyll content, while the reflectance at 445 nm is subtracted from all terms to compensate for specular reflectance. A narrow-band NDVI (NDVI hyper) was tested in this study, using the reflectance of the absorption band center of chlorophyll *a* (673 nm) and the reflectance at the infrared plateau (750 nm). This index was modified and tested in the same way as the $mNDVI_{Landsat}$, correcting each reflectance value by the reflectance value of the blue band ($mNDVI_{hyper}$, Table 2.2). Blackburn (1998b) used the reflectance at 800 nm instead of 750 nm to minimize radiation interactions on the leaf surfaces, and used the reflectance at 675 nm to focus on the chlorophyll *a* estimation (PSNDa) and the absorption band of chlorophyll *b* at 635 nm (instead of 650 as used in many studies) to estimate its specific concentration (PSNDb). Sims & Gamon (2002) created a modified NDVI ($mND_{(705)}$) with other specific absorption bands, at 705 nm (less sensitive to chlorophyll *a* saturation) and at 750 nm for the infrared plateau, both reduced by the value of the reflectance at 445 nm, to remove the effects of specular reflectance. For this purpose, Haboudane et al. (2002) preferred to use the ratio (R_{700}/R_{670}) to counteract the background influence and to increase the sensitivity at low chlorophyll values with the TCARI. On the contrary, the TVI created by Broge & Leblanc (2000) does not try to reduce noise and unwanted effects, but aims to estimate the chlorophyll *a* concentration better. It is calculated as the area of the triangle defined by the green peak (550 nm), the chlorophyll absorption minimum (670 nm), and the NIR shoulder (750 nm) in spectral space (Broge & Leblanc, 2000). Lastly, derivative analysis and continual removal were tested. The derivative of a spectrum is its rate of change with respect to wavelength. This process progressively minimizes noise with the increasing order of the derivative (Demetriades-Shah et al., 1990). The first derivative is commonly used to determine the Red Edge Inflexion Point (REIP). This index, proposed by Dockray (1981) to quantify chlorophyll *a*, is the wavelength of the inflexion point between the red and the infrared part of the spectrum (670 nm and 800 nm), corresponding to the maximum and minimum absorptions by chlorophyll *a*. An increase in biomass has been shown to cause a red shift of this inflexion point (Horler et al., 1983). The derivative

was computed in this study using a finite approximation with a separation band of 8 nm (Tsai & Philpot, 1998), on a spectrum smoothed with a mean-filter algorithm (window of 11 nm). The value of the second derivative around 675 nm was also used ($\delta\delta_{675}$), this value characterizing the position of the absorption band (Tsai & Philpot, 1998). Lastly, the Modified Gaussian Model (MGM) (Combe et al., 2005) was used to remove the overall shape of a reflectance spectrum (continuum) and to identify absorption features of interest (pigment absorption bands for vegetation studies, mineral absorption bands for geological applications). In intertidal sediments, the continuum is mainly influenced by water content and grain size (Carrère et al., 2004) but also by unknown processes that contribute to the overall shape of reflectance spectra. VIs based on continuum removal should therefore be less sensitive to influences of sediment background compared to band- and NDVI-like ratios (Barillé et al., 2011). To perform the spectral deconvolution, the initial bands were obtained from the second derivative peaks of *Z. noltii* reflectance spectra which are associated with the absorption features of the main pigments (435, 460, 504, 544, 583, 620, 644, 675, 710 and 750 nm). The spectral deconvolution was executed with an initial Full Width Half Maximum of 10 nm for each band (Barillé et al., 2007). Three Gaussian band centers were tested in this study to account for the absorption of the main pigments : chlorophyll *a* (620 and 675 nm) and chlorophyll *b* (644 nm).

2.1.3.3 Statistical analysis

The normality of the distributions was checked prior to performing parametric tests. Sediment characteristics were compared using one-way analysis of variance (ANOVA). Non-parametric Tukey tests were used to make *a posteriori* comparisons. Non-linear regressions between VIs and biomass were subsequently calculated for each sediment type and for all data pooled. The data were modeled by an exponential function $VI = a + b(1 - \exp^{-c*biomass})$, where *a* is the intercept point, *b* the asymptote value ($=VI_{max}$) and *c* the slope value. The same model was used to fit all the relationships and the coefficient of determination (R^2) for the pooled data was used to assess the variability generated by background variations. To compare the sensitivity of each index to biomass saturation, every model was standardized to a zero intercept to obtain comparable half-saturation coefficients ($VI_{max}/2$), corresponding to biomasses at half-saturation.

2.1.4 Results

2.1.4.1 Substrata and spectral analysis

From the particle-size distribution of sediments analyzed by GRADISTAT (Blott & Pye, 2001), our medium sand sample consisted of 45% of fine and 55% of medium-sized particles (250-500 μm) while the fine sand contained 89% of fine particles. The autoclaved fine sand showed an increase in finer particles. The three sediments showed significant differences in water content (ANOVA, $P < 0.001$) with distinct mean values (Tukey, $P < 0.05$) : 34.5 ± 1.8 % (SE) for the fine sand, 26.1 ± 0.1 % for the autoclaved fine sand while the medium sand was drier with a water content of 9.8 ± 0.7 %. The organic content of fine sand (3.8 ± 0.4 %) was higher than of autoclaved fine sand (1.7 ± 0.4 %) (ANOVA, $P < 0.001$) which itself was greater than the medium sand (0.4 ± 0.0 %) (Tukey, $P < 0.05$). The sediments showed distinct spectral features partly related to these differences. The spectrum of medium sand, with its low water and organic contents, had a higher reflectance (Fig. 2.3A). Moreover, its overall slope was greater, particularly compared to the autoclaved sediment which displayed a flat spectral profile. The fine-sand reflectance showed a slight trough around 675 nm, which corresponded to chlorophyll *a* absorption, due to microphytobenthos or other sedimentary chlorophyll *a*. As expected, this absorption was reduced by the autoclaving. The autoclaved fine sand, with finer particles, had a higher reflectance than the non-autoclaved one. When the sediments were covered with vegetation, the resulting spectra for each sediment type exhibited albedo and slope variations (Fig. 2.3B), for equivalent biomass range from 1 to 200 g DW m^{-2} . Sediment spectral characteristics were, however, still distinguishable, which suggests that the background had a strong influence on the spectra of *Z. noltii* for such a biomass range. The seagrass had a significantly smaller reflectance in the visible part of the spectrum, due to the strong absorption by photosynthetic and accessory pigments, especially in the red and blue part of the spectrum. For all sediments, seagrass reflectance in the visible part decreased in an orderly fashion with biomass increase, with deeper chlorophyll *a* absorption at 675 nm and a sharper rise in the NIR plateau (Fig. 2.3B).

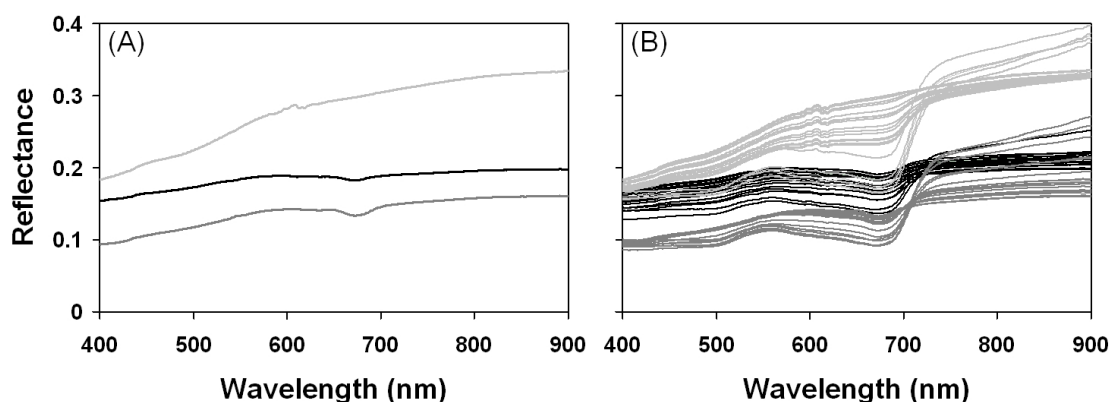


FIGURE 2.3 – A) Reflectance spectra of the three sediments tested in this study : medium sand (pale gray line), fine sand (gray line), and autoclaved fine sand (black line) and B) Spectra for an equivalent range of *Z. noltii* biomass overlaying three types of sediment : medium sand (pale gray line), fine sand (gray line), and autoclaved fine sand (black line), for biomasses going from 1 to 200 g DW m⁻². Each reflectance curve is the average of 5 spectra.

2.1.4.2 Relationship between biomass and spectral indices

When the indices were tested on each type of sediment independently, the relationships between biomass and VIs were strong, with coefficients of determination always higher than 0.89 (Table 2.3) and a reduced data dispersion (Figs. 2.4 to 2.7). However, when all the data for the three sediments were pooled together, the influence of sediment background was clearly distinguishable for many indices showing a high data dispersion (NDVIs, MSAVI₂, OSAVI, SAVI, PSSR a and b, VARIGreen or PSNDa and b Figs. 2.4 to 2.7) and lower coefficient of determination (Table 2.3, all sediments). The same background influence was observed with the three L factors tested for the SAVI. The VIs modified to minimize soil effects appeared more sensitive to background variations, in particular the multispectral indices (SAVI, OSAVI, MSAVI₂) with $R^2 < 0.71$ (Table 2.3). Similarly, indices built to focus on pigment variations (PSSRs and PSNDs) were also sensitive to background, with coefficients of determination comprised between 0.68 and 0.80. Indices specifically designed to reduce atmospheric effects showed a variable response to background, the VARIGreen being more sensitive ($R^2=0.62$) than the EVI ($R^2=0.82$, Table 2.3). Finally, the lowest influences were found in blue band corrected indices : mND₍₇₀₅₎, mSR₍₇₀₅₎, mNDVILandsat, mNDVIhyper, ARVI and TVI and the MGMs which focus on

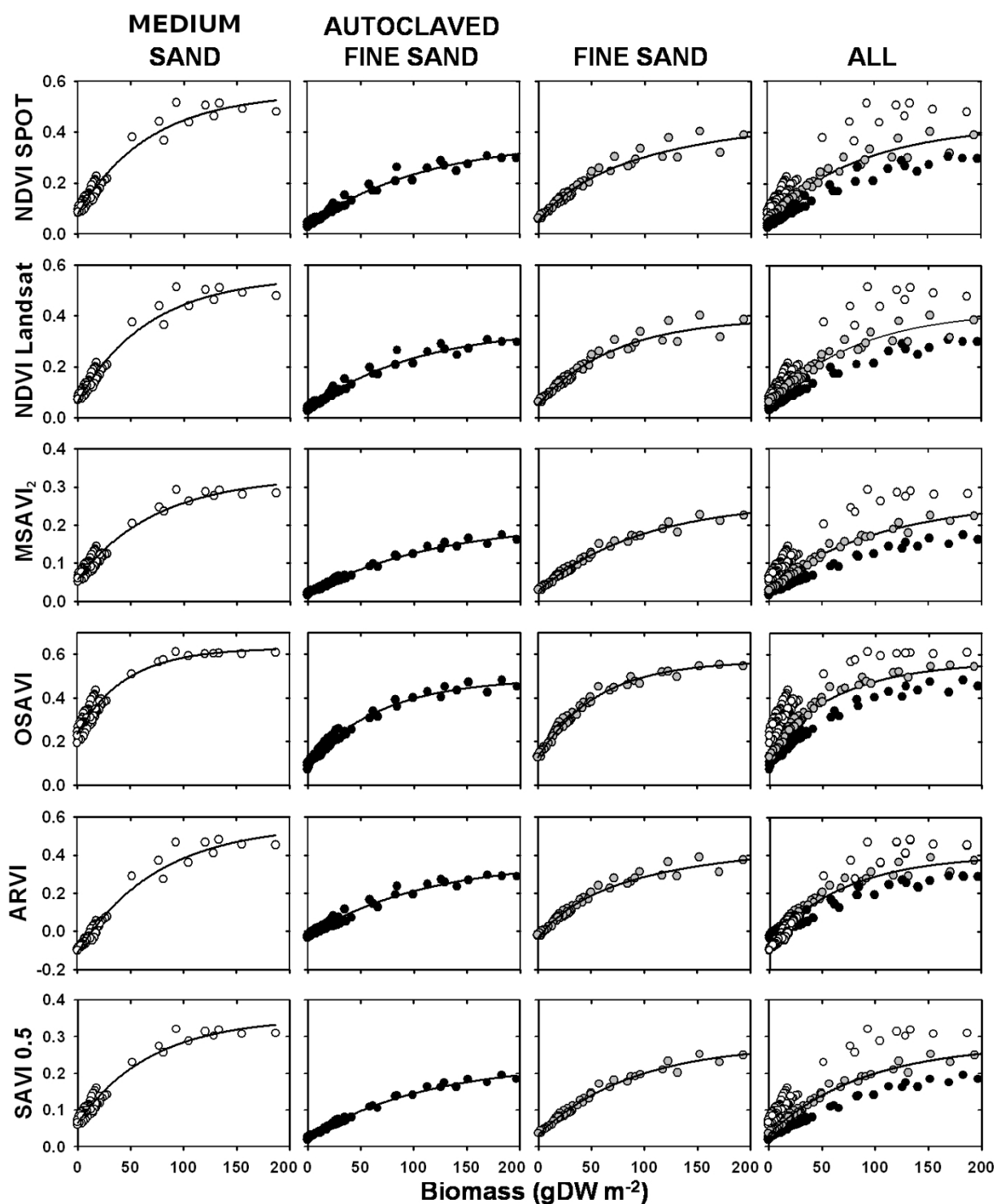


FIGURE 2.4 – Relationship between biomass of *Zostera noltii* and vegetation indices (VI) for the three different substrata : medium sand (white circles), fine sediment (gray circles), and autoclaved fine sand (black circle) and all substrata pooled. VI acronyms and computations are provided in Table 2.1 and Table 2.2. All linear regressions are provided Table 2.3.

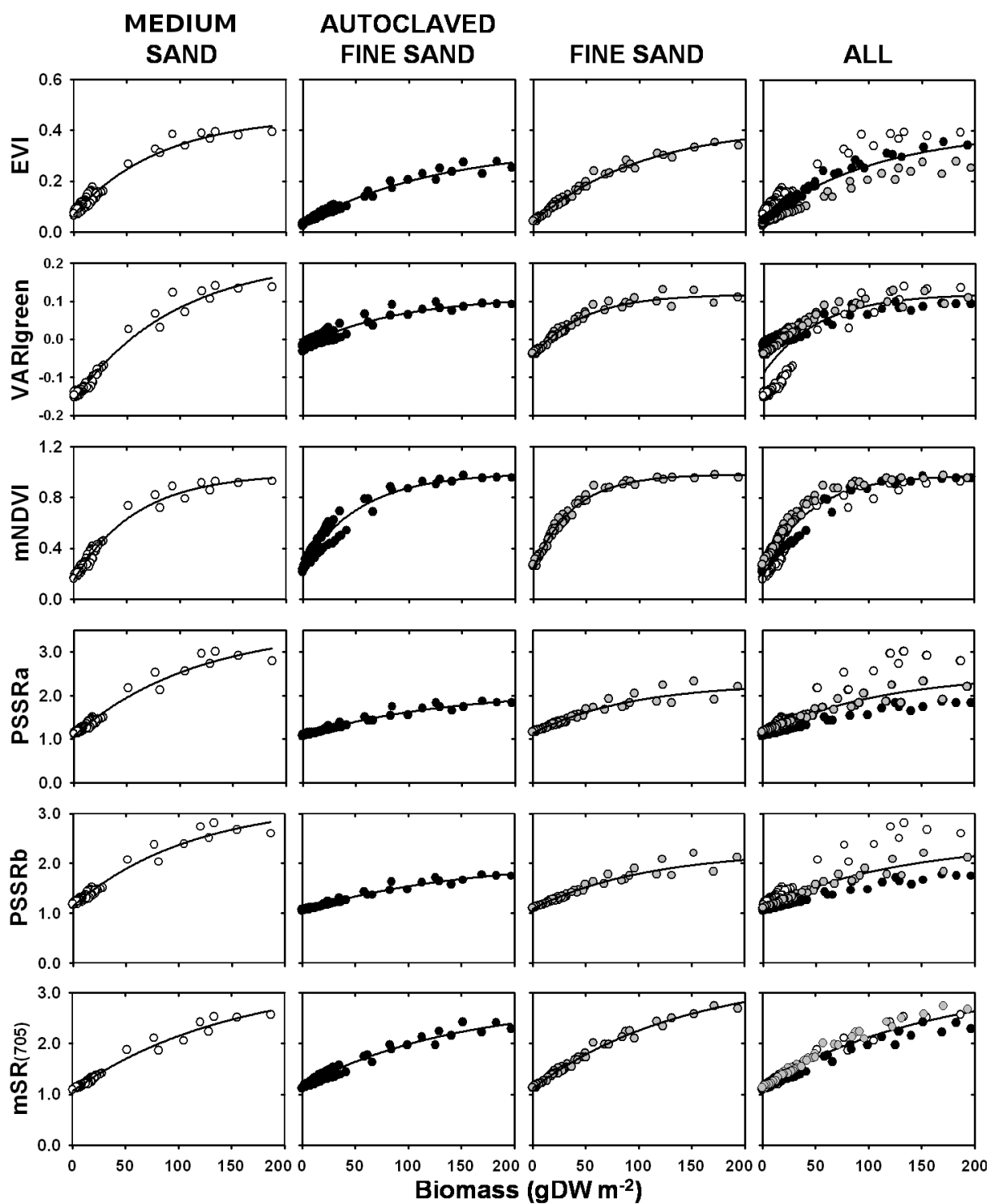


FIGURE 2.5 – Lay out : see Fig. 2.4.

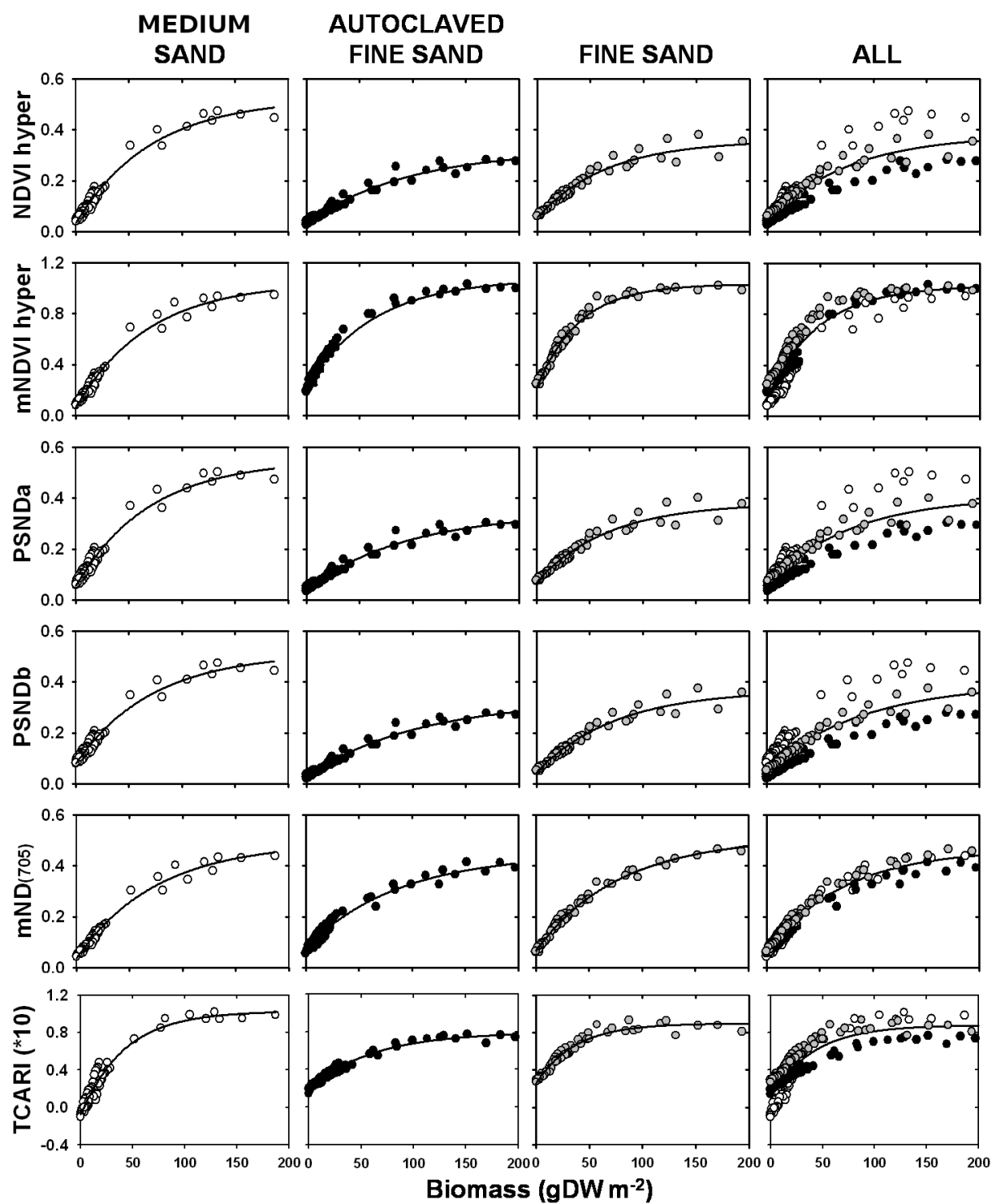


FIGURE 2.6 – Lay out : see Fig. 2.4.

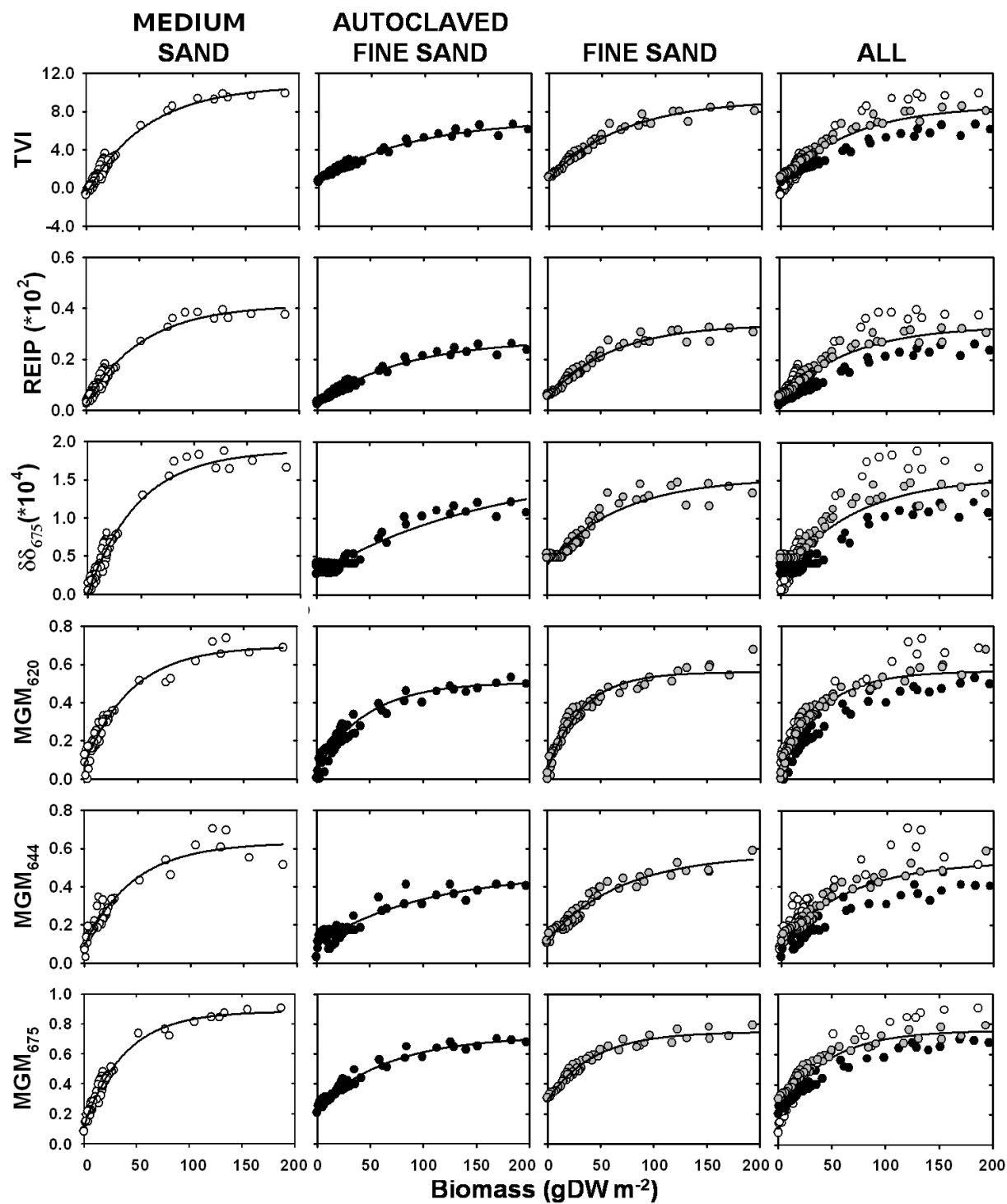


FIGURE 2.7 – Lay out : see Fig. 2.4.

Tableau 2.3 – Results of the non linear regressions between *Zostera noltii* biomass and vegetation index, for the medium sand and the autoclaved fine sand (n=60). a is the intercept point, b the asymptote value and c the slope value. Indices are indicated according to decreasing coefficient of determination (R^2).

	Medium sand				Autoclaved fine sand			
Indices	a	b	c	R^2	a	b	c	R^2
mND ₍₇₀₅₎	0.036(0.004)	0.46(0.02)	0.01(0.00)	0.98	0.075(0.001)	0.37(0.00)	0.01(0.00)	0.99
mSR ₍₇₀₅₎	1.059(0.014)	2.21(0.22)	0.01(0.00)	0.98	1.145(0.017)	1.66(0.17)	0.01(0.00)	0.96
mNDVILandsat	0.150(0.010)	0.84(0.03)	0.02(0.02)	0.98	0.254(0.016)	0.74(0.03)	0.02(0.02)	0.94
mNDVIhyper	0.062(0.011)	0.99(0.04)	0.02(0.00)	0.98	0.222(0.017)	0.85(0.04)	0.02(0.00)	0.94
ARVI	-0.115(0.008)	0.67(0.03)	0.01(0.00)	0.97	-0.024(0.004)	0.40(0.03)	0.01(0.00)	0.97
TVI	-0.661(0.138)	11.40(0.32)	0.02(0.01)	0.98	0.802(0.071)	6.39(0.27)	0.01(0.00)	0.97
MGM675	0.12(0.012)	0.77(0.02)	0.03(0.00)	0.98	0.24(0.007)	0.48(0.02)	0.02(0.00)	0.97
MGM620	0.077(0.013)	0.62(0.02)	0.02(0.00)	0.95	0.043(0.011)	0.46(0.01)	0.02(0.00)	0.94
REIP	0.000(0.000)	0.00(0.00)	0.02(0.00)	0.97	0.000(0.000)	0.00(0.00)	0.01(0.00)	0.97
NDVIhyper	0.033(0.006)	0.49(0.02)	0.01(0.00)	0.97	0.032(0.004)	0.29(0.02)	0.01(0.00)	0.97
EVI	0.066(0.005)	0.39(0.02)	0.01(0.00)	0.96	0.03(0.003)	0.31(0.02)	0.01(0.00)	0.97
TCARI	-0.008(0.002)	0.11(0.00)	0.02(0.00)	0.95	0.018(0.001)	0.06(0.00)	0.02(0.00)	0.97
PSNDa	0.054(0.007)	0.50(0.02)	0.01(0.00)	0.97	0.041(0.004)	0.30(0.02)	0.01(0.00)	0.97
$\delta\delta_{675}$	0.000(0.000)	0.00(0.00)	0.02(0.00)	0.96	0.000(0.000)	0.00(0.00)	0.01(0.00)	0.91
NDVILandsat	0.064(0.008)	0.49(0.02)	0.02(0.00)	0.96	0.033(0.003)	0.32(0.02)	0.01(0.00)	0.97
MGM644	0.095(0.014)	0.54(0.02)	0.02(0.00)	0.92	0.1(0.010)	0.37(0.05)	0.01(0.00)	0.86
PSNDb	0.078(0.006)	0.45(0.02)	0.01(0.00)	0.96	0.026(0.003)	0.30(0.02)	0.01(0.00)	0.97
NDVI	0.079(0.008)	0.48(0.02)	0.02(0.00)	0.96	0.034(0.003)	0.34(0.01)	0.01(0.00)	0.98
SAVI0.5	0.064(0.005)	0.29(0.02)	0.02(0.00)	0.95	0.022(0.001)	0.21(0.01)	0.01(0.00)	0.99
PSSRa	1.065(0.027)	2.51(0.23)	0.01(0.00)	0.96	1.077(0.011)	1.04(0.09)	0.01(0.00)	0.96
OSAVI	0.234(0.011)	0.40(0.02)	0.02(0.00)	0.91	0.094(0.005)	0.40(0.012)	0.02(0.001)	0.98
MSAVI ₂	0.058(0.004)	0.27(0.02)	0.01(0.00)	0.95	0.019(0.001)	0.19(0.01)	0.01(0.00)	0.99
PSSRb	1.133(0.023)	2.08(0.19)	0.01(0.00)	0.96	1.047(0.009)	1.01(0.09)	0.01(0.00)	0.97
VARIGreen	-0.161(0.004)	0.38(0.02)	0.01(0.00)	0.98	-0.018(0.003)	0.13(0.01)	0.01(0.02)	0.89

chlorophyll *a* absorptions (620 and 675 nm). These VIs showed a reduced data dispersion (Figs. 2.4 to 2.7) and the highest coefficient of determination (Table 2.3).

The variable sensitivity of the VIs to the saturation process caused by increasing biomass was clearly visible, from a marked asymptotic response (e.g. MGM₆₇₅, Fig. 2.7) to a more linear behavior (e.g. VARIGreen, Fig 2.4). This sensitivity was estimated by the biomass at half-saturation for every model adjusted for the pooled data (all sediment) to a zero intercept. The picture was very different from the background sensitivity indicating that there were two distinct processes. Indeed, the least sensitive VI to biomass saturation, the VARIGreen, was the most sensitive to background influence. Similarly, the EVI, ARVI and MSAVI₂ showed a limited sensitivity to biomass saturation, while in contrast, the PSSRs and the MGM₆₇₅ gave the poorest results (Fig. 2.8).

Tableau 2.4 – Results of the non linear regressions between *Zostera noltii* biomass and vegetation index, for the fine sand (n=60) and for all data sets (three types of sediment pooled, n=180). a is the intercept point, b the asymptote value and c the slope value. Indices are indicated according to decreasing coefficient of determination (R^2).

	Fine Sand				All sediment			
Indices	a	b	c	R^2	a	b	c	R^2
mND ₍₇₀₅₎	0.067(0.001)	0.45(0.00)	0.01(0.00)	0.99	0.052(0.004)	0.41(0.01)	0.01(0.00)	0.96
mSR ₍₇₀₅₎	1.11(0.012)	2.3(0.10)	0.01(0.00)	0.99	1.097(0.013)	1.94(0.11)	0.01(0.00)	0.95
mNDVILandsat	0.242(0.008)	0.74(0.01)	0.03(0.00)	0.99	0.197(0.012)	0.78(0.02)	0.02(0.00)	0.92
mNDVIhyper	0.213(0.01)	0.82(0.01)	0.03(0.00)	0.99	0.139(0.016)	0.89(0.03)	0.02(0.00)	0.89
ARVI	-0.023(0.001)	0.42(0.00)	0.01(0.00)	0.99	-0.062(0.007)	0.47(0.02)	0.01(0.00)	0.89
TVI	0.967(0.099)	8.27(0.24)	0.01(0.00)	0.98	0.321(0.141)	8.29(0.33)	0.02(0.00)	0.87
MGM ₆₇₅	0.293(0.008)	0.46(0.01)	0.02(0.00)	0.97	0.213(0.012)	0.55(0.02)	0.02(0.00)	0.87
MGM ₆₂₀	0.051(0.012)	0.51(0.02)	0.03(0.00)	0.96	0.063(0.011)	0.50(0.02)	0.03(0.00)	0.87
REIP	0.001(0.000)	0.00(0.00)	0.02(0.00)	0.97	0.001(0.000)	0.00(0.00)	0.02(0.00)	0.83
NDVIhyper	0.054(0.005)	0.30(0.01)	0.02(0.00)	0.96	0.042(0.007)	0.34(0.02)	0.01(0.00)	0.82
EVI	0.037(0.003)	0.38(0.01)	0.01(0.00)	0.99	0.048(0.006)	0.35(0.03)	0.01(0.00)	0.82
TCARI	0.025(0.001)	0.07(0.00)	0.03(0.00)	0.96	0.01(0.002)	0.08(0.00)	0.03(0.00)	0.81
PSNDa	0.069(0.005)	0.31(0.01)	0.02(0.00)	0.96	0.058(0.007)	0.35(0.02)	0.01(0.00)	0.80
$\delta\delta_{675}$	0.000(0.000)	0.00(0.00)	0.02(0.00)	0.91	0.000(0.000)	0.00(0.00)	0.02(0.00)	0.79
NDVILandsat	0.055(0.005)	0.34(0.01)	0.01(0.00)	0.96	0.055(0.008)	0.37(0.03)	0.01(0.02)	0.77
MGM ₆₄₄	0.118(0.009)	0.45(0.02)	0.01(0.00)	0.95	0.112(0.011)	0.43(0.02)	0.02(0.00)	0.76
PSNDb	0.045(0.005)	0.32(0.01)	0.01(0.00)	0.97	0.056(0.008)	0.34(0.03)	0.01(0.00)	0.74
NDVI	0.060(0.001)	0.35(0.00)	0.01(0.00)	0.99	0.061(0.008)	0.37(0.03)	0.01(0.00)	0.74
SAVI0.5	0.033(0.002)	0.25(0.01)	0.01(0.00)	0.99	0.044(0.006)	0.24(0.03)	0.01(0.02)	0.71
PSSRa	1.131(0.022)	1.16(0.08)	0.01(0.00)	0.93	1.097(0.030)	1.40(0.17)	0.01(0.00)	0.71
OSAVI	0.126(0.004)	0.44(0.01)	0.02(0.00)	0.99	0.166(0.012)	0.40(0.03)	0.02(0.03)	0.69
MSAVI ₂	0.027(0.002)	0.23(0.01)	0.01(0.00)	0.99	0.039(0.005)	0.23(0.03)	0.01(0.00)	0.69
PSSRb	1.080(0.018)	1.17(0.09)	0.01(0.00)	0.94	1.102(0.027)	1.32(0.22)	0.01(0.00)	0.68
VARIGreen	-0.045(0.003)	0.16(0.04)	0.02(0.02)	0.97	-0.088(0.008)	0.21(0.02)	0.02(0.04)	0.62

2.1.5 Discussion

In this study, the signal of interest suffered from interference by background reflectance, a common bias in remote sensing studies applied to vegetation (Huete et al., 1985; Huete, 1988; Demetriades-Shah et al., 1990; Elvidge & Chen, 1995). Striking differences were thus obtained between different types of sediment for equivalent biomasses of *Z. noltii*, showing a significant background influence on many of the VIs tested. The background albedo changes the height of the reflectance curve and, for a darker soil, the reflectance is lower at each point than for a brighter soil. The albedo effect on VIs is variable : Huete & Jackson (1987) found that NDVI values are reduced for brighter soil regardless of the amount of vegetation while soil-corrected indices (SAVI, MSAVI₂, TSAVI, EVI) may have lower values or increased values depending on the amount of vegetation. In this study, higher NDVI values were found for brighter soils. The spectral contrast corresponds to the magnitude of the slope between the visible and the NIR wavelength range and is another source of variation among substrata, related to soil sediment composition associated with

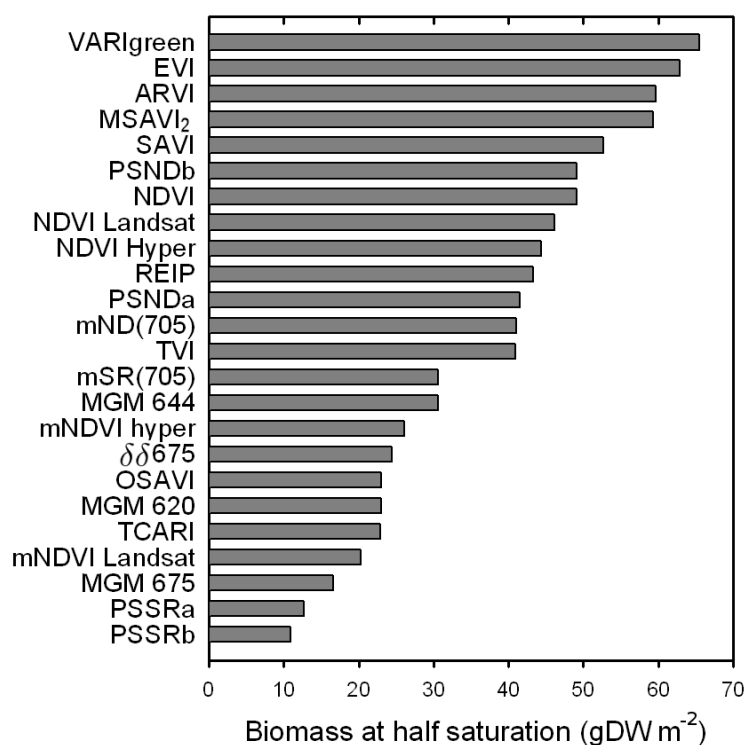


FIGURE 2.8 – The sensitivity of the vegetation indices to biomass saturation for the models depicted 2.4 to 2.7 was estimated by biomass (in g DW m⁻²) at which the VI reaches half of its maximum value

different colors (Huete et al., 1985; Huete & Escadafal, 1991). In this study, all sediment curves increase with increasing wavelengths but their positive slope, from the visible to the NIR, is more or less accentuated. The medium sand and non-autoclaved fine sand have steeper slopes than the autoclaved fine sand and a higher spectral contrast is known to artificially increase VIs (Elvidge & Lyon, 1985; Escadafal & Huete, 1991; Murphy et al., 2005). Finally, the non-linear mixing effects can be considered as another source of variability linked to the soil-plant spectral mixture and the radiant transfer processes within the canopy described by Huete (1996). The sediment background response thus also depends on the transmittance properties of the overlying vegetation (Huete et al., 1985). In this study, the intimate spectral mixture probably occurred for lower biomasses whereas for higher biomasses, the leaves were piled and radiation reflected from the substrata was less transmitted back. Non-linear spectral mixing is known to cause an increase in vegetation indices (Roberts et al., 1993). Potentially, all of these factors may have been present during this experiment, making it difficult to determine which one has the major influence

on VIs. However, for most of the indices tested in this study, the relationships were closer for the medium and fine sand compared to the autoclaved fine sand, in spite of a greater brightness difference. This suggests that the albedo variations had a smaller effect than the spectral contrast (slope effect) among background influences.

Broge & Leblanc (2000) found that the broad band indices were generally more sensitive to the pooled effects of illumination geometry, canopy architecture, and leaf biochemistry, and were more affected by the spectral properties of the background, compared to narrow-band VIs. In fact, in this study, the main distinction was not between multispectral and narrow-band or hyperspectral VIs. The least sensitive VIs were those incorporating a blue band correction, regardless of the spectral resolution, namely mNDVILandsat, mNDVIhyper, mSR₍₇₀₅₎ and mND₍₇₀₅₎. Among these indices, two, mSR₍₇₀₅₎ and mND₍₇₀₅₎, have been proposed by Sims & Gamon (2002) to remove the effects of leaf surface (specular) reflectance. These authors mentioned that it was the most important source of variability for VIs applied to different terrestrial species with different leaf structures. These indices use a blue band correction at 445 nm, where all pigments have a strong absorption and where other influential factors remain (soil characteristics, leaf geometry), to remove the effect of specular reflectance. The results obtained in this study suggest that specular reflectance at the leaf surface is an additional source of variability for the estimation of *Z. noltii* biomass by spectral reflectance. Specular reflectance can also be observed in the field where this species lies flatly spread out at low tide. This phenomenon can also occur at the sediment surface as a function of its roughness and water content (Coelho et al., 2009). Kaufman & Tanré (1992) also used the blue band to obtain an index (ARVI) less dependent on atmospheric effects, with a self-corrected approach. ARVI showed a limited sensitivity to background, emphasizing the need for blue band correction. The sediment background influence was substantially reduced by the MGM indices at 620 and 675 nm based on the spectral continuum removal. This technique removed the contribution of the sediment itself, which modifies the albedo and other unknown processes that contribute to the overall shape of reflectance spectra (Combe et al., 2005; Barillé et al., 2007). Since MGM is more complex to calculate than the blue band corrected VIs, its application may be less suitable for biomass estimation of *Z. noltii*. The REIP and the $\lambda\lambda_{675}$, supposed to

be insensitive to various factors showed a sensitivity to background closed to the MGM indices. The REIP shifts in response to low biomass variations were not significant, as observed by [Murphy et al. \(2005\)](#) who suggested that this VI was not useful for benthic vegetation with low spectral features. Contrary to their primary use, indices originally designed to correct background influences, such as SAVI, MSAVI₂ and OSAVI gave poor results when all sediments were pooled together, being particularly sensitive to slope effects. [Broge & Leblanc \(2000\)](#) similarly found that soil-corrected Red-NIR indices were sensitive to background effects. The lower efficacy of soil-corrected VIs may be explained by the structural differences between terrestrial canopies and *Z. noltii* seagrass beds. Soil-corrected VIs account for the different optical depth parameters of red and NIR radiations through a 3-dimensional canopy to the soil surface ([Huete, 1988](#)), while *Z. noltii* leaves are in a 2-dimensional plane at low tide. As expected, NDVI showed a strong dependency on background influences ([Huete, 1988](#)), even though it was less sensitive when calculated with high spectral resolution (NDVI_{hyper}).

This study showed that the spectral resolution of sensors was not a limitation to mapping intertidal monospecific seagrass beds, even though hyperspectral indices may provide more information than broad band indices ([Fyfe, 2003](#)). [Phinn et al. \(2008\)](#) used a similar approach to map the above-ground seagrass biomass, using a regression function. They observed better results with a CASI sensor, using a more suitable band placement and band-width combined with a higher radiometric resolution, compared to the Quickbird sensor. Nevertheless, VIs for seagrass mapping must be applied with caution, considering their sensitivity to the background influences of sediment, especially as intertidal seagrass environments can exhibit considerable sediment heterogeneity linked to particle size, mineralogy, interstitial moisture, organic matter and sediment brightness ([Bryant et al., 1996](#); [Rainey et al., 2000](#); [Carrère et al., 2004](#)). Particular attention must be paid to select the least sensitive VI in meadows with low seagrass coverage and low biomass, where the sediment background may potentially yield the highest bias. The blue band corrected indices which gave the best results in this study may be used with caution, being sensitive to changes in atmospheric diffusion and to albedo variations. Changes in atmospheric conditions occurring during hyperspectral image acquisition (common in

temperate zones) could hamper the efficacy of blue band corrected VIs. Moreover, these indices saturate faster than indices commonly used to map vegetation (MSAVI₂, SAVI, NDVIs), especially the mNDVILandsat. Their application on high biomass meadows may thus be critical. Some indices like the PSSRs or the MGM₆₇₅ can already be discarded for their high sensitivity to this saturation process. The use of both multispectral and hyperspectral images applying blue band corrected VIs may be considered for future remote sensing applications, particularly for inter-ecosystem comparisons with marked sediment differences. These indices should now be tested *in situ* and compared to field samples before being applied to satellite or airborne images. The indices proposed in this study to map *Z. noltii* intertidal beds are easy to compute compared to sophisticated hyperspectral processing and may find wide applications. Hyperspectral investigations are nonetheless required to retrieve data related to seagrass pigment composition that can be interpreted in terms of physiology and epiphytic cover. Further investigations should test the efficiency of blue band corrected indices taking into account *Z. noltii* pigment content variations during a seasonal cycle.

2.1.6 Corrections et modifications

Il s'est avéré après publication de l'article qu'une erreur avait été faite concernant le calcul de la valeur de biomasse à mi-saturation. Ces nouvelles valeurs sont indiquées sur la figure 2.9. Les valeurs de biomasse à mi saturation sont globalement plus élevées que celles obtenues précédemment. L'indice saturant le plus rapidement est le VARIGreen, alors qu'il était le dernier à saturer précédemment et inversement pour le mSR₇₀₅, le PSSRa et le PSSRb, qui ont finalement ici une relation quasiment linéaire en étant sensible à la saturation qu'à très forte biomasse (plus de 190 g DW.m⁻²). La grande majorité des indicesaturent à plus de 50 g DW.m⁻² ce qui n'était pas le cas avec les résultats précédents et ce qui limitait beaucoup plus l'utilisation de ces IVs pour l'estimation de la biomasse de *Z. noltii*.

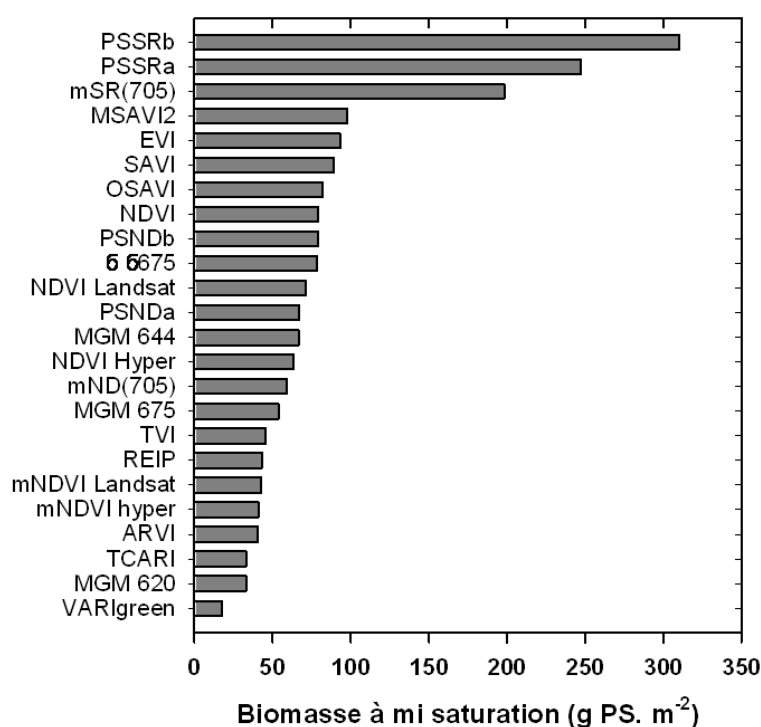


FIGURE 2.9 – Corrections : Sensibilité des modèle décrits 2.4 to 2.7 décrits par la biomasse à mi-saturation (g PS.m⁻²) des indices de végétation

2.2 Article 2 : Seasonal spectral response of intertidal seagrass *Zostera noltii*.

A. BARGAIN, M. ROBIN, V. MÉLÉDER, P. ROSA, E. LE MENN, N. HARIN,
L. BARILLÉ

2.2.1 Abstract

The influence of phenological variations on the reflectance of the intertidal marine angiosperm *Zostera noltii* have been studied using spectroradiometry and pigment analysis. Leaves were sampled each months from March to November and spectral reflectance was measured in the 400-900 nm wavelength range in the laboratory for increasing biomass. High Performance Liquid Chromatography (HPLC) was used to assess pigment composition and concentration of the leaves and their epiphytes. Several vegetation indices (VIs) were tested for their sensitivity to seasonal variations, from NDVI-like ratios to indices based on derivative analysis. Pigment concentration showed a seasonal effect, with highest concentrations observed in summer, synchronous with the above-ground biomass peak. Those seasonal variations were clearly visible in the leaf reflectance spectrum, showing for the same amount of vegetation lower reflectance in summer for the visible wavelengths and a higher near infrared (NIR) plateau compared to the other months. Indices based on the the difference between the red and NIR reflectance values, typically all the NDVI-like ratios, were the most sensitive to seasonal pigment concentration variations. In fact, seasonal effects were systematically reduced for VIs integrating a blue band correction, namely the modified Specific Ratio ($mSR_{(705)}$), the modified Normalized Difference ($mND_{(705)}$), the the modified NDVIs for Landsat, FORMOSAT and narrow band NDVI ($mNDVI_{(673)}$) as well as the Atmospherically Resistant Vegetation Index (ARVI). However, these indices showed a faster saturation for increasing seagrass biomass, except for the $mSR_{(705)}$, being the least sensitive to biomass saturation. This index should now be tested for air-borne or satellite remote sensing mapping of *Z. noltii* beds but it requires a high spectral resolution and cannot be applied to multispectral satellite images.

Keywords : HPLC ; Pigments ; Seasonal ; Seagrass ; Spectroradiometry ; Vegetation index ; *Zostera noltii*

2.2.2 Introduction

The measurement of spectral reflectance (ratio of upwelling radiance and downwelling irradiance) allows non destructive estimation of biophysical and biochemical properties of vegetation. Typically, plant spectral responses are characterized by absorption of radiations in the visible (VIS) range in relation to photosynthetic and accessory pigments and a reflexion in the Near-Infra Red (NIR) associated to scattering processes by the leaf surface and internal structures. Marine and terrestrial angiosperms share overall similar spectral features, but qualitative spectral differences can be detected between species (Sims & Gamon, 2002). Among seagrasses, significant spectral variations have been specifically observed in the green wavelength and in the NIR (Fyfe, 2003; Durako, 2007). Vegetation indices (VIs) calculated from reflectance spectra have been used to discriminate seagrass species from other benthic autotrophs or to assess seagrass standing stocks (Kromkamp et al., 2006; Barillé et al., 2010). The most popular index, the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), originally created to assess the green biomass (Rouse et al., 1973; Tucker, 1979), combined information contained in the two spectral bands, in the red and the NIR. It has successfully been used as a proxy to assess seagrass above-ground biomass, although sensitive to saturation for increasing amount of biomass (Guillaumont, 1991; Bargain et al., 2012). In fact, a large number of VIs are computed like the NDVI, employing band ratios within areas of the spectrum that are sensitive to pigments absorption (Blackburn, 2007). For angiosperms, pigment-specific VIs have been proposed to estimated chlorophyll (chl) *a* and *b* content in leaves (Blackburn, 1998a,b; Datt, 1998; Carter & Spiering, 2002). However, pigment concentration is strongly influenced by light quantity and quality and changes according to spatio-temporal variations (Dennison, 1987; Dring, 1992; Fyfe, 2004). Large seasonal variations have been reported for various seagrass species (Jiménez et al., 1987; Cummings & Zimmerman, 2003; Plus et al., 2005b) among which the intertidal species *Zostera noltii*, which faces additional light variations depending on tides and water. For this species, seasonal changes in pigment concentration may modify the depth of absorption band observed in reflectance spectra, but the consequences on

pigment-based VIs have not yet been investigated. Seasonal changes in spectral reflectance have been detected for seagrass but significant interspecific variability was observed (Fyfe, 2003).

Z. noltii is characterized by a unimodal seasonal development over a broad range of latitude for the Atlantic coast, and leaf dynamic shows a clear summer maximum as revealed by above-ground biomass variations (Auby, 1991; Pérez-Lloréns & Niell, 1993; Vermaat et al., 1993). *Z. noltii* spectral signature may thus also be influenced by structural seasonal variation of leaf morphology (thickness) and anatomy (Enríquez, 2005; Durako, 2007). Seagrass leaves have a single cell epidermis containing most of the photosynthetic and accessory pigments, and an homogeneous mesophyll with air lacunae (Den Hartog & Kuo, 2006). In fact, this restriction of chloroplasts to the leaf epidermis, is responsible for a package effect, which refer to the fact that large variation of pigment concentration result in smaller variation of absorbed light (Cummings & Zimmerman, 2003; Enríquez, 2005; Durako, 2007). This suggests that pigment content variations may have a limited effect on spectral signature and then eventually on VIs. *Z. noltii* leaf biomass variations estimated by the mass of leaf dry weight have been described with spectral reflectance (Guillaumont, 1991; Barillé et al., 2010; Bargain et al., 2012), but the hypothesis that a single relationship may be valid over a seasonal cycle remain to be tested. This could have significant implications for the accurate remote sensing of seagrass beds standing stocks with air-borne or satellite sensors (Armstrong, 1993; Mumby et al., 1997; Phinn et al., 2008). The main purpose of this study is to assess seasonal variations of *Z. noltii* spectral reflectance in relation to seasonal pigments dynamic and their consequences on VIs variability. Spectral measurements were carried out from leaves collected monthly from March to November while pigment content was estimated by High Performance Liquid Chromatography (HPLC). The VIs tested in this work were selected from a previous work analysing their sensitivity to background influences (Bargain et al., 2012), and include indices known for their low sensitivity to leaf structure variations in terrestrial species.

2.2.3 Materials and methods

2.2.3.1 Sampling and spectral measurements

Z. noltii leaves were collected from March to November 2009 during low tides in Bourgneuf Bay, located south of the Loire estuary on the French Atlantic coast (2°05'W, 47°00'N). The sampling station was located in the upper intertidal zone (2°10'W, 46°57'N). A large number of shoots was sampled and no distinction was done between the leaves among a shoot. All samples were brought back to the laboratory in a cooler. A fraction was frozen and preserved in a -80°C dark freezer for pigment analysis, the remaining part was kept at 4°C in dark and processed in less than 24 hours for spectral measurements. Microscopic examinations revealed that leaves were often colonized by epiphytes, which were kept to conform to the remotely sensed field situation. Simultaneously, above ground biomasses were measured each month (n=20). The samples collected with a 25 cm diameter core were oven-dried at 60°C for 48 hours, and weighed on a high precision balance. Spectral measurements of *Z. noltii* leaves were done on background constituted by sediment collected in the same area as the leaf samples, to mimic the natural conditions of *Z. noltii*. This sediment was always characterized as a fine sand, mainly composed of particles comprised between 125 and 250 μm , and did not contribute to albedo or spectral contrast variations between monthes. Measurements were made using an Analyzed Spectral Device (ASD Fieldspec) field portable spectroradiometer, measuring the radiance ($\text{W.m}^{-2}.\text{nm}^{-1}.\text{sr}^{-2}$) from 350 to 2500 nm. To focus on pigment and structural effects on reflectance, and because of the strong influence of water above 900 nm, spectral responses were recorded only in the visible and NIR portions of the spectra (400-900 nm). The instrument has a spectral sampling interval of 1.4 nm in this part of the spectrum, and a spectral resolution of 3 nm. The experiment was conducted in a dark room, and the samples were illuminated by a 12 volt quartz lamp, positioned 41 cm above from nadir. A fiber optic was fixed on a support at 21.5 cm above the experimental trays filled with fine sand, at an angle of 8°. The instrument was calibrated firstly to subtract the dark-current for each radiance measurement, secondly with a white reference Spectralon panel estimating the irradiance ($\text{W.m}^{-2}.\text{nm}^{-1}.\text{sr}^{-2}$) to obtain a reflectance spectrum directly ($\rho=\text{radiance}/\text{irradiance}$). The spectroradiometer field-of-view was limited to a 15 cm^2

(5×3 cm) rectangle, cut in a black absorbing tissue covering the trays. Each leaf was cut to match the rectangle area exactly, and laid on the sediment surface. The leaves, positioned side to side and piled, were used to obtain a maximum biomass of around 150 g Dry Weight. m^{-2} ($\text{gDW}.\text{m}^{-2}$), which is sufficient to capture the biomass saturation process for a wide range of VIs (Bargain et al., 2012). The leaves were then removed progressively until sediment without vegetation was reached. The leaves were oven-dried at 60°C for 48 hours, and weighed on a high precision balance to obtain the biomass, expressed in $\text{gDW}.\text{m}^{-2}$.

2.2.3.2 Pigments analysis

Pigment analysis of *Z. noltii* leaves was performed by High Performance Liquid Chromatography (HPLC). The protocol for pigment extraction, HPLC equipment and the elution program were adapted from Méléder et al. (2003a). Pigments were extracted in the dark at 4°C during 24 hours, with 5ml of 90% acetone from 0.5g of fresh weight. The solution was then filtered ($0.2 \mu\text{m}$) and diluted volume-to-volume in ammonium acetate to optimize pigment elution particularly the more polar. $100 \mu\text{L}$ samples were injected in a separating column in inverse phase C18 and were eluted during 30 minutes following the program developed by Mantoura & Llewellyn (1983). After elution, pigments were identified using their absorbance properties measured by a diode-array (400 to 800 nm) and their time of elution through the column. After identification, their concentration in $\text{mg}.\text{L}^{-1}$ were computed following external calibration using pigment standards and chromatograms peak areas at 440 nm. Some pigments were summed : chl *a* and its allomer and all the carotenoids specific of the *Z. noltii* leaves (CAR_z), ratios of major pigments relative to Chl *a* were computed. Six replicates were measured for each date and pigments were expressed in concentration standardized to 1g of leaf dry weight ($\text{mg}.\text{g}^{-1}\text{DW}$).

2.2.3.3 Selection of spectral indices

Three types of indices were tested in this study : multispectral VIs using a limited number of spectral bands with a spectral resolution (broad spectral bands), narrow-band VIs using discrete wavelengths specific of pigment absorption and an hyperspectral VI requiring a high spectral resolution. The majority of the indices tested in this study were

Tableau 2.5 – Vegetation Indices tested in this study. TM : reflectance values of Landsat bands (TM_1 : 450-500 nm, TM_2 : 520-600 nm, TM_3 : 630-690 nm and TM_4 : 750-900 nm), XS : reflectance values of SPOT bands (XS_1 : 500-590 nm, XS_2 : 610-680 nm and XS_3 : 790-890 nm), B, R, G and NIR : Reflectance values of MODIS bands for a spatial resolution of 250 and 500m (B : 459-479 nm, G : 545-565 nm, R : 620-670 nm and NIR : 841-876 nm) and B1, B3 and B4 : Reflectance values of FORMOSAT-2 (B1 : 450-520 nm, B3 : 630-690 nm B4 : 760-900 nm)

Index	Index Entire Name	Formula	Reference
Multispectral			
NDVI SPOT	Normalized Difference Vegetation Index	$(XS_3 - XS_2)/(XS_3 + XS_2)$	Rouse et al. 1973
NDVI Landsat	Normalized Difference Vegetation Index	$(TM_4 - TM_3)/(TM_4 + TM_3)$	Rouse et al. 1973
NDVI FORMOSAT-2	Normalized Difference Vegetation Index	$(B4 - B3)/(B4 + B3)$	Rouse et al. 1973
ARVI	Atmospherically Resistant Vegetation Index	$[NIR - [R - \gamma(B - R)]]/[NIR + [R - \gamma(B - R)]]$ with $\gamma = 1$	Kaufman & Tanré 1992
mNDVI Landsat	Modified NDVI for Landsat	$(TM_4 - TM_3)/(TM_4 + TM_3 - 2TM_1)$	Bargain et al. 2012
mNDVI FORMOSAT-2	Modified NDVI for FORMOSAT-2	$(B4 - B3)/(B4 + B3 - 2B1)$	This Study
Hyperspectral			
<i>Band ratios</i>			
mSR ₍₇₀₅₎	Modified Simple Ratio	$(R_{750} - R_{445})/(R_{705} - R_{445})$	Sims & Gamon 2002
<i>NDVI-like ratios</i>			
NDVI ₍₆₇₃₎	Normalized Difference Vegetation Index hyperspectral	$(R_{750} - R_{673})/(R_{750} + R_{673})$	This study
NDVI ₍₆₅₀₎	Normalized Difference Vegetation Index for chl <i>b</i>	$(R_{750} - R_{650})/(R_{750} + R_{650})$	
mNDVI ₍₆₇₃₎	Modified NDVI for hyperspectral	$(R_{750} - R_{673})/(R_{750} + R_{673} - 2R_{445})$	Bargain et al. 2012
mND ₍₇₀₅₎	modified Normalized Difference	$(R_{750} - R_{705})/(R_{750} + R_{705} - 2R_{445})$	Sims & Gamon 2002

pre-selected from Bargain et al. (2012) among those giving the best results for their low sensitivity to background variations. However, some other indices used for biomasses estimation or referring to a satellite that may be useful for seagrass mapping (FORMOSAT-2) were added. All VI acronyms tested in this study are detailed in Table 2.5. Six multispectral broad-band indices were thus selected : the NDVI, created by Rouse et al. (1973), was applied to SPOT, Landsat and FORMOSAT-2 spectral resolution, the ARVI developed for MODIS by Kaufman & Tanré (1992) to reduce atmospheric effects (the γ value depending on aerosol type used in this study was 1, the optimum value proposed by the author) and the index mNDVI Landsat proposed in Bargain et al. (2012) as well as the mNDVI FORMOSAT, built on the same way for this study. Five narrow-band indices were also selected, which focus on pigment spectral absorption bands, either at the center or at the edge of the band (705 nm for Chl *a*) : the modified simple ratio $mSR_{(705)}$ and modified NDVI, ($mND_{(705)}$) created by Sims & Gamon (2002), to remove the effects of specular reflectance at the leaf surface and reduce the biomass saturation effect. Two NDVIs using the Chl *a* or Chl *b* absorption band at 673 nm ($NDVI_{(673)}$) and 650 nm ($NDVI_{(650)}$) respectively, and a modified NDVI ($mNDVI_{(673)}$) that should be more sensitive to biomass saturation. At last, the Red Edge Inflexion Point (REIP), a widely used hyperspectral index proposed by Dockray (1981) was estimated from spectra's first derivative as detailed Bargain et al. (2012). The position of *Z. noltii* pigment absorption bands was investigated using second derivatives analysis (Tsai & Philpot, 1998), showing peaks at the band-centers (Jesus et al., 2006). Spectrum were previously smoothed, using a mean-filter with an 11 nm window, sufficient to reduce random noise and preserve spectral features typical of the leaf spectrum. Second derivatives were also calculated from spectra of leaves cleared of epiphytes.

2.2.3.4 Statistical analysis

Sigmastat 3.1 (Systat software) was used to check the normality and heteroscedasticity of HPLC data distributions and subsequent statistical analyses. Temporal variations of pigments were compared by one-way ANOVA and Tukey tests were used in *a posteriori* analyses. Correlation between variables was determined by Pearson correlation tests. For each spectral index tested, relationships with biomass were modeled by an exponential

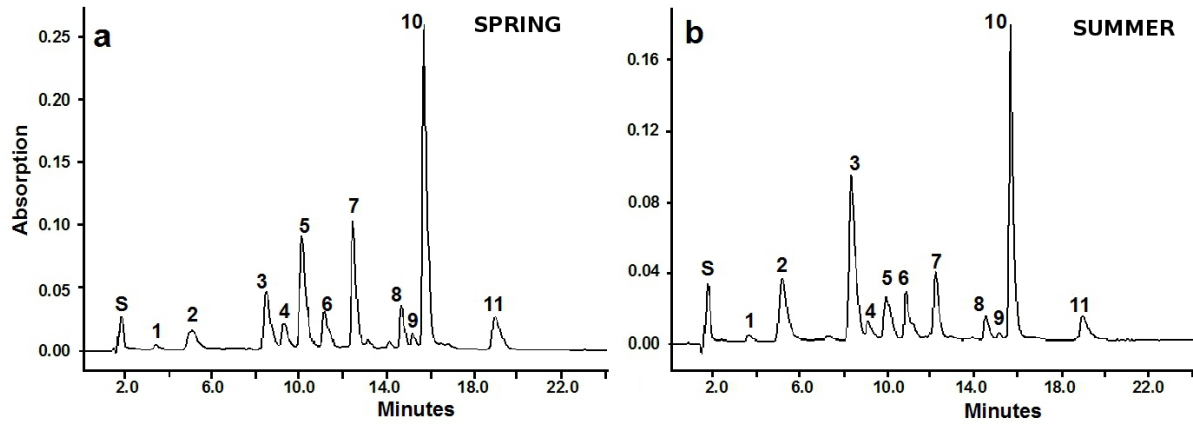


FIGURE 2.10 – Comparisons of chromatograms obtained at two seasons from *Z. noltii* leaves collected in April (a) and in August (b). s is the solvent peak, and each pigment peak is given table 2.6. Note that the same composition is detected, only the relative proportion to the chlorophyll *a* (peak 10) varies.

function $VI = a + b(1 - \exp^{-c \cdot biomass})$, where a is the intercept point, b contribute to the asymptote value and c the slope value. This model was chosen for its ability to describe VIs saturation for increasing biomass (Bargain et al., 2012). Monthly relationships were compared for each VI using an analysis of covariance (ANCOVA) after a log-log linearization. To identify the least sensitive VIs to seasonal variations, all the monthly data were pooled and a unique exponential model was used to fit all the data. The coefficient of determination (R^2) was then used to assess the variability generated by seasonal variations. To compare the sensitivity of each index to biomass saturation, every model was standardized to a zero intercept to obtain comparable half-saturation coefficients ($VI_{max}/2$), corresponding to biomasses at half-saturation.

2.2.4 Results

2.2.4.1 Pigment identification and relation with reflectance spectra

A similar pigmentary composition was detected in samples of *Z. noltii* collected from Spring to Fall (Fig. 2.10). A total of 11 main pigments were identified (Table 2.6) comparing their specific *in vitro* absorptions and retention time to standard (Mélédér et al., 2003a) or literature ones (Jeffrey, 1997). Chlorophyll *a* and its allomer, chlorophyll *b*, characteristic of angiosperms, and their breakdown products (chlorophyllids) were syste-

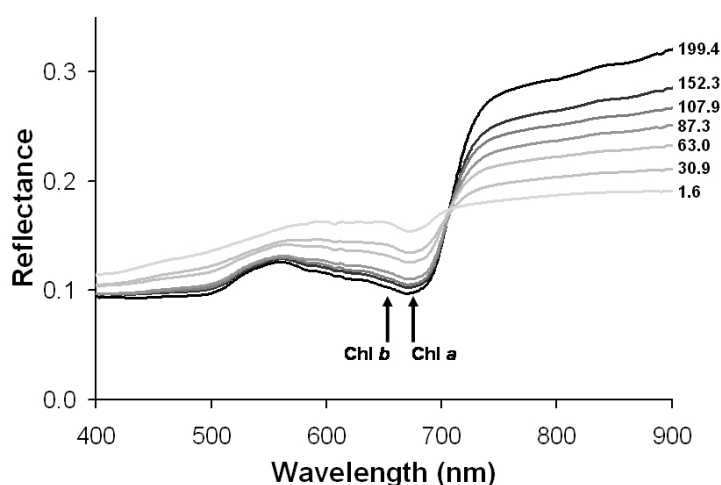


FIGURE 2.11 – Reflectance spectra of increasing above-ground biomasses ranging from 0 to 200gDW.m⁻² of *Zostera noltii* (July data). Specific absorption positions of chlorophylls *a* and *b* (see Fig. 2.12) are shown with black arrows. Darker lines correspond to higher biomasses

matically identified, while chlorophyll *c*, a biomarker of the class of diatoms, was found for all months but March. The presence of epiphyte diatoms was confirmed by the concomitant identification of fucoxanthin and diadinoxanthin in all samples but March. Angiosperm carotenoids were systematically detected : neoxanthin, violaxanthin, lutein and β -carotene and ranked according to their respective order of elution (Fig. 2.10). For some samples, additional unidentified carotenoids were detected in very small amount (less than 1% of the total concentration). Chl *a* accounted for more than half of the total pigment while chl *b* represented 14 to 28% (Table 2.7), emphasizing the relevance to test VIs based on Chl *b* absorption. The reflectance spectra of *Z. noltii* leaves in the VIS (400 to 700 nm) resulted from the combination of all these pigments specific absorptions (Fig. 2.11). However, there are no obvious absorption features for this wavelength range, except the broad chl *a* 675 nm absorption band positioned just before the sharp rise to the infrared plateau. Derivative analysis was therefore used to identify other absorption bands and their positions (Fig. 2.12). The main peaks in second derivative spectra on the *Z. noltii* leaves indicated that five additional absorption bands are present at 510, 546, 584, 624 and 650nm (Fig. 2.12A). No clear differences appeared clearly between both fouled and unfouled leaves except an absorption band at 609 nm for fouled leaves (Fig. 2.12B). For biomass variations measured each month, seagrass reflectance in the VIS decreased in an

orderly fashion throughout the increase in biomass with deeper chl *a* absorption at 675 nm and a sharper rise to the infra-red plateau.

2.2.4.2 Monthly pigments and spectral variations

Monthly total pigment concentrations (Table 2.7 and Fig 2.13) were significantly different (ANOVA, $P < 0.01$) and globally tended to increase from spring with the lowest value measured in March (Tukey, $P < 0.05$) (1.55 ± 0.42 (SD) $\text{mg.g}^{-1}\text{DW}$) to summer (6.61 ± 1.72 $\text{mg.g}^{-1}\text{DW}$ in July), and then to decrease from the end of summer to fall (3.50 ± 0.54 $\text{mg.g}^{-1}\text{DW}$ in November). Significant seasonal differences were observed for the main pigments concentration (chl *a*, chl *b*, Car_z) with a maximum in summer (ANOVA, $P < 0.01$), but chl *a* showed the lowest seasonal variability with a coefficient of variation (CV) of 0.36 (table 2.7). The chl *a* :total pigment ratio was higher from the end of summer to the early fall with the highest value in October (0.64 ± 0.03 , 2.8) illustrating a faster decrease of total pigments than chl *a* only. Chl *b* followed the same variations as chl *a* (Pearson correlation = 0.83, $P < 0.01$), with a maximum concentration of 1.47 ± 0.56 $\text{mg.g}^{-1}\text{DW}$ observed in July, but showed a higher seasonal variability (C.V.=0.55, table 2.7). The ratio Chl *b* :Chl *a* globally showed seasonal variations with high values in summer (0.43 ± 0.03 and 0.42 ± 0.05 in June and July respectively, table 2.8), November excepted. Carotenoids

Tableau 2.6 – Absorbance maxima for the main pigments detected in *Z. noltii* leaves sampled from March to November 2009 by HPLC diode array. Asterisks indicate pigments characteristics of epiphyte diatoms.

Peak number	Pigment	Abbreviation	Retention time (min)	Maxima absorbance (nm)		
1	Chlorophyllide <i>a</i>		3.2	432	620	667
2	Chlorophyll <i>c</i>	Chl <i>c</i> *	5.5	444	583	633
3	Fucoxanthin	Fuco*	8.3	452		
4	Neoxanthin	CAR_z	9.5	415	438	466
5	Violaxanthin	CAR_z	10.2	419	440	471
6	Diadinoxanthin	Diad*	10.7	447	477	
7	Lutein	CAR_z	12.2	447	476	
8	Chlorophyll <i>b</i>	Chl <i>b</i>	14.5	467	600	650
9	Chlorophyll <i>a</i> allomer	Chl <i>a</i>	15.1	431	617	664
10	Chlorophyll <i>a</i>	Chl <i>a</i>	15.6	432	618	665
11	β -carotene	CAR_z	18.9	453	480	

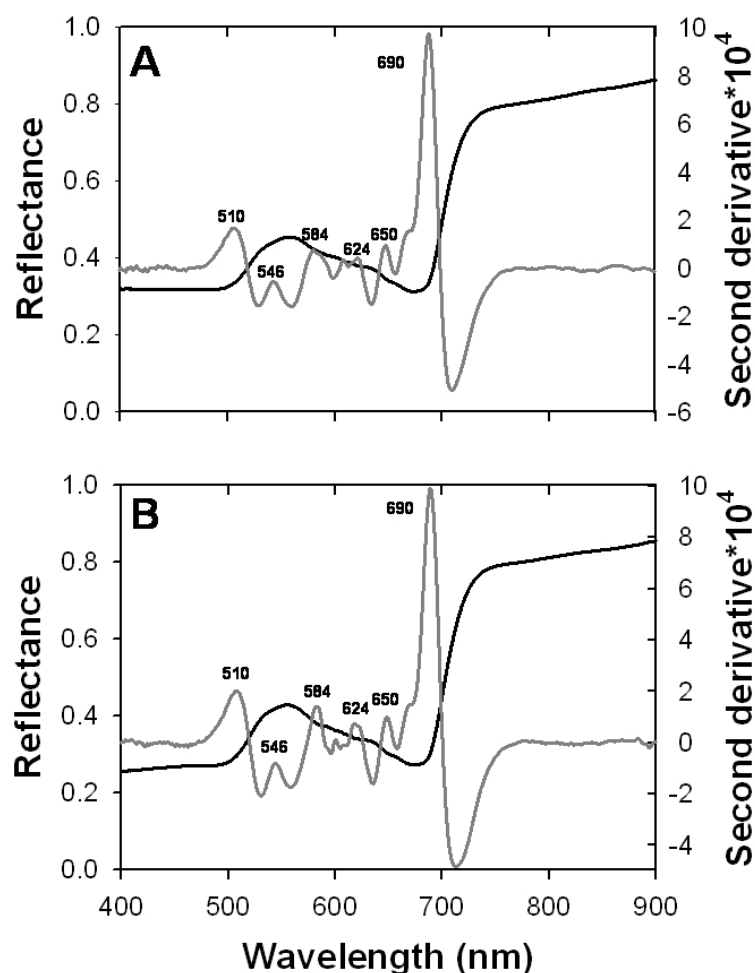


FIGURE 2.12 – A : Reflectance spectrum (black) and second derivative (grey) of unfouled leaves of *Zostera noltii*. B : Reflectance spectrum (black) and second derivative (grey) of fouled leaves of *Zostera noltii*. Second derivative peaks show the position of the specific absorption bands of the leaves

represented between 14 to 33% of the total pigments (Table 2.8) and their concentration showed seasonal variations closer than chl *a* ($r=0.84$; $P<0,001$) compared to chl *b* ($r=0.74$; $p<0.05$). An increase of epiphyte pigments (chl *c*, fucoxanthin, diadinoxanthin) was clearly distinguishable from April, but the highest values were found in August, September and October (Table 2.7). The lack of correlation between chl *a* and chl *c* ($r=0.27$; $p=0.48$) confirms that the epiphyte cycle does not match the cycle of *Z. noltii* pigments and that epiphyte do not contribute significantly to the chl *a* concentration. Pigment seasonal variations had consequences on leaf reflectance spectra (Fig.2.14). For the same biomass, the reflectance values were lowest for all visible wavelengths for leaves collected in summer

Tableau 2.7 – Pigment weights, from March to November 2009, for *Z. noltii*. The probability of the ANOVA was tested and was <0.01 for all pigment weights. CV is the coefficient of variation.

Month	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	CAR _z	Chl <i>c</i>	Fuco	Diad	Total
March	0.77(0.18)	0.26(0.08)	0.51(0.16)	0.00(0.00)	0.00(0.00)	0.01(0.01)	1.55(0.42)
April	3.15(0.44)	1.07(0.30)	1.49(0.25)	0.05(0.01)	0.01(0.00)	0.05(0.02)	5.83(0.76)
May	2.79(0.72)	1.17(0.56)	1.26(0.29)	0.03(0.02)	0.01(0.00)	0.03(0.01)	5.29(1.44)
June	2.28(0.59)	0.98(0.26)	0.97(0.41)	0.01(0.01)	0.03(0.02)	0.02(0.01)	4.29(1.25)
July	3.44(0.92)	1.47(0.56)	1.59(0.40)	0.06(0.03)	0.02(0.01)	0.03(0.00)	6.61(1.85)
August	2.44(0.85)	0.66(0.56)	0.85(0.41)	0.11(0.02)	0.03(0.01)	0.04(0.00)	4.12(1.76)
September	2.20(0.60)	0.56(0.13)	0.76(0.39)	0.10(0.03)	0.03(0.01)	0.04(0.01)	3.69(1.16)
October	2.35(0.18)	0.53(0.18)	0.63(0.07)	0.10(0.01)	0.04(0.05)	0.04(0.01)	3.69(0.29)
November	1.93(0.33)	0.98(0.37)	0.47(0.06)	0.06(0.01)	0.01(0.00)	0.05(0.04)	3.50(0.54)
Mean(CV)	0.36	0.55	0.49	0.72	0.97	0.50	0.40

Tableau 2.8 – Pigment ratios, from March to November, for *Z. noltii*. The probability of the ANOVA was tested and was <0.01 for all pigment ratios. Fucoxanthin/total and Diadino/total ratios were all <0.01 . Biomass is expressed in gDW.m⁻². L.D. : Lacking data

Month	Chl <i>a</i> /tot	Chl <i>b</i> /tot	CAR _z /tot	Chl <i>b</i> / <i>a</i>	CAR _z /Chl <i>a</i>	Biomass
March	0.50(0.03)	0.16(0.01)	0.33(0.02)	0.33(0.04)	0.66(0.08)	7.32
April	0.54(0.02)	0.18(0.03)	0.26(0.04)	0.33(0.05)	0.48(0.10)	10.3
May	0.53(0.02)	0.21(0.06)	0.24(0.05)	0.40(0.11)	0.46(0.10)	15.0
June	0.53(0.02)	0.23(0.02)	0.22(0.04)	0.43(0.03)	0.41(0.09)	26.9
July	0.52(0.02)	0.22(0.02)	0.24(0.03)	0.42(0.05)	0.47(0.07)	37.5
August	0.60(0.02)	0.16(0.03)	0.20(0.03)	0.27(0.06)	0.33(0.07)	L.D.
September	0.60(0.03)	0.16(0.02)	0.20(0.04)	0.26(0.03)	0.33(0.08)	63.4
October	0.64(0.03)	0.14(0.04)	0.17(0.02)	0.23(0.07)	0.27(0.04)	57.9
November	0.55(0.06)	0.28(0.09)	0.14(0.02)	0.52(0.21)	0.25(0.02)	22.3

at the highest seasonal pigment concentration. However, the summer spectrum was also characterized by a higher NIR plateau. (Fig 2.14B). With its lower VIS reflectance and higher NIR values, the relationship obtained in summer, between biomass and a spectral index (NDVI SPOT ; Fig. 2.14B), was significantly higher than those estimated for spring and fall, for the same range of biomass variations (ANCOVA, $P < 0.01$). In fact, significant monthly differences were detected for all the VIs tested in this study with the month of July systematically different from the other ones for all indices (ANCOVA, $P < 0.05$). However, Tukey a posteriori analysis suggested different sensitivity among VIs.

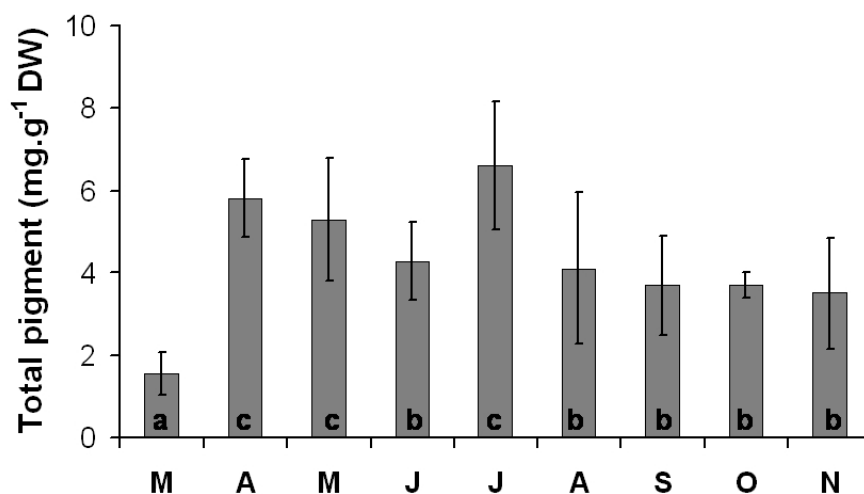


FIGURE 2.13 – Monthly variations of total pigments concentrations in mg.g^{-1} of dry weight (DW) of leaves of *Z. noltii*. Mean values are given with their 95% confidence interval ($n=6$). Bars sharing the same lower case letter are not significantly different (Tukey, $P>0.05$)

2.2.4.3 VIs sensitivity to seasonal variations

When seasonal influences was high, important data dispersion was observed in the relationships between biomass and VIs. This was the case of all the NDVI-like ratios either multispectral (SPOT, Landsat, FORMOSAT) or based on narrow bands (Fig. 2.15). On the contrary all VIs incorporating a blue band correction showed a reduced sensitivity to seasonal variations. The ranking of the values of coefficient of determination obtained for the 12 indices confirmed this dichotomy (Table 2.9). Among NDVI-like ratios there was no trend related to the spectral resolution or the use of specific absorption bands (chl *a*, chl *b*). The highest data dispersion was obtained with the REIP ($R^2=0.61$). Among the VIs showing the lowest sensitivity to seasonal variations ($R^2=0.93$), were the mNDVI Landsat and mNDVI FORMOSAT (Fig. 2.15, table 2.9). However, all blue-band corrected VIs reached asymptotic values faster than uncorrected VIs, except the $\text{mSR}_{(705)}$ specifically designed to be less sensitive to the chl *a* absorption band saturation (Table 2.9).

Tableau 2.9 – Results of the non linear regressions between vegetation indices and *Zostera noltii* biomass, for all data sets (from April to November). a is the intercept point, b the asymptote value and c the slope value. Indices are indicated according to decreasing coefficient of determination (R^2). The sensitivity of the vegetation indices to biomass saturation for the models fig. 2.15 was estimated by biomass (in gDW.m⁻²) at which the VI reaches half of its maximum value.

Indices	a	b	c	R ²	Biomass for $VI_{max}/2$
mNDVI Landsat	0.281(0.008)	0.66(0.01)	0.03(0.00)	0.93	42.7
mNDVI Formosat	0.306(0.008)	0.66(0.01)	0.03(0.00)	0.93	43.8
mND ₍₇₀₅₎	0.067(0.004)	0.37(0.01)	0.02(0.00)	0.92	49.6
mNDVI ₍₆₇₃₎	0.258(0.011)	0.76(0.01)	0.03(0.00)	0.91	41.7
mSR ₍₇₀₅₎	1.129(0.018)	1.50(0.10)	0.01(0.00)	0.87	173.6
ARVI	-0.019(0.006)	0.47(0.01)	0.01(0.00)	0.87	45.4
NDVI ₍₆₅₀₎	0.041(0.006)	0.41(0.01)	0.01(0.00)	0.81	61.9
NDVI SPOT	0.070(0.006)	0.41(0.02)	0.01(0.00)	0.80	71.6
NDVI Landsat	0.070(0.007)	0.41(0.01)	0.01(0.00)	0.80	70.3
NDVI Formosat	0.070(0.007)	0.35(0.01)	0.02(0.00)	0.80	70.5
NDVI ₍₆₇₃₎	0.070(0.007)	0.40(0.01)	0.01(0.00)	0.79	70.0
REIP	0.001(0.000)	0.00(0.00)	0.03(0.00)	0.61	34.2

2.2.5 Discussion

2.2.5.1 Pigment composition and reflectance spectra

Z. noltii pigments detected by HPLC analysis in this study were the same as those identified by [Casazza & Mazzella \(2002\)](#) for this marine angiosperm. However, these authors removed the epiphytes while they were kept here to conform to a remote sensing situation, which explain the detection of chl *c*, fucoxanthin and diadinoxanthin. These pigments are biomarkers for the class of Bacillariophyceae ([Millie et al., 2002](#); [Barillé et al., 2007](#)) and microscopic examination confirmed the systematic occurrence of the diatom *Cocconeis scutellum* (Ehrenberg). This species was identified as the main epiphyte of *Z. noltii* leaves in the nearby Marennes-Oléron bay ([Lebreton et al., 2009](#)). However, the diatom pigments did not contribute to more than 5% of the total pigment content and no differences could be done between reflectance spectra of fouled and unfouled leaves using derivatives analysis. Diatom reflectance spectrum has a diagnostic absorption band at 632 nm ([Méléder et al., 2003a](#)) which is clearly evidenced on second derivative spectra. In this study, no distinct feature appeared at this wavelength for leaves covered with

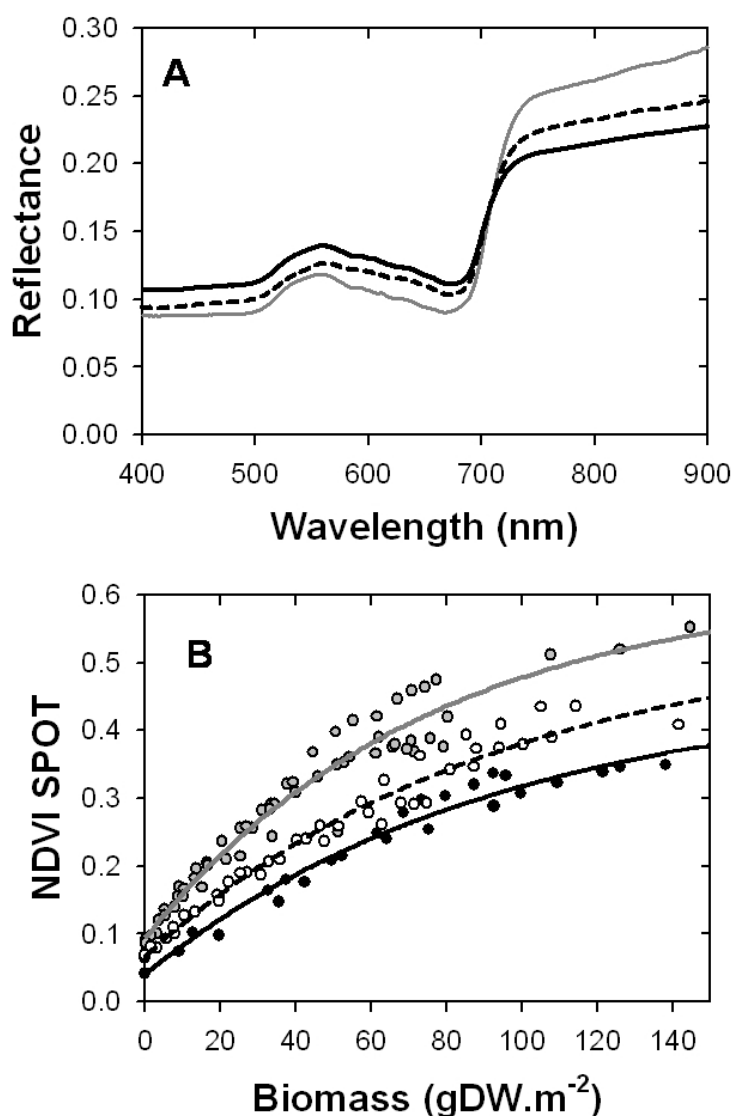


FIGURE 2.14 – A. Reflectance spectrum of the 3 months, April (Black line), July (Grey line) and September (dashed black line), for the same biomass (around 75gDW.m⁻²) of *Z. noltii* leaves. B. Monthly non linear regression between NDVI SPOT and *Zostera noltii* biomasses, for 3 months : April (Black line), July (Grey line) and Septembre (dashed black line).

epiphytes. [Fyfe \(2003\)](#) similarly showed that fouling had little influence on *Z. capricorni* reflectance, the most obvious effect was a reflectance increase in the 575-630 nm region. However, [Drake et al. \(2003\)](#) who analysed the optical properties of *Z. marina* epiphytes have shown that they could absorb up to 63% of the incident light in the chlorophyll *a* absorption bands. The fact that epiphytic diatoms had no influence on *Z. noltii* spectral response can be related with observations showing that they represent a very low

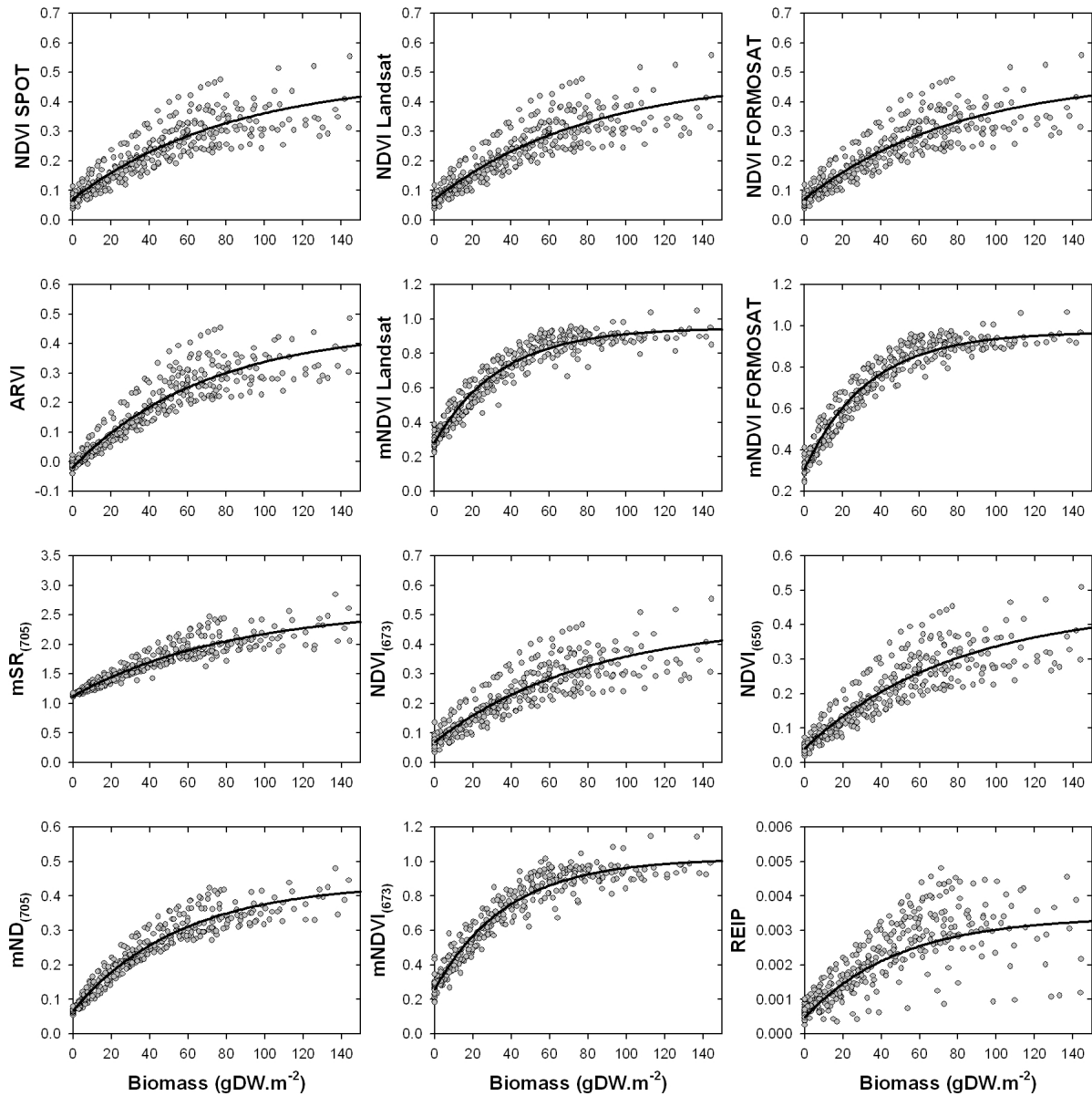


FIGURE 2.15 – Seasonal non linear relationship between VI and *Z. noltii* biomass for all VIs, for all months (march to november) pooled together

biomass relative to the above-ground biomass, being distributed as a simple monolayer covering the leaf surface (Asmus & Asmus, 1985; Lebreton et al., 2009). Nevertheless, the shoots sampled in this study were collected in the high intertidal and Cabaço et al. (2009) have shown a significant higher epiphyte load in the low intertidal. Moreover, Philippart (1995a) considered that epiphytic organisms can considerably reduces the light conditions depending of the time of the year, from 10 to 90% for *Z. noltii* in the Dutch wadden sea. Further investigations with an imaging spectroradiometer (HySpex) acquiring data

at a very high spatial resolution (ca. 300 μm) are required to confirm that *Cocconeis* cells cannot be remotely sensed at the surface of *Z. noltii* leaves.

Pigment concentration was dominated by Chl *a*, *b* and carotenoids which were in the same range and proportions described for this species (Jiménez et al., 1987; Peralta et al., 2000) and other marine angiosperms (Fyfe, 2004; Silva, 2004). The Chl *b* : *a* ratios obtained in this study, from 0.23 to 0.52, were comparable to those found by Jiménez et al. (1987), between 0.18 and 0.30. Chlorophyll *b* showed a maximum absorption peak detected by HPLC at 650 nm which can be related to the reflectance absorption band identified by a second derivative peak at the same wavelength. In this case, the *in vivo* absorbance maximum matches the *in vitro* measurement (reflectance), but it should be reminded that this is generally not true, with significant wavelength shift varying according to the pigments (Méléder et al., 2003a). Spectral indices using the 650 nm wavelength had already been proposed to estimate the chlorophyll *b* concentration in terrestrial angiosperm leaves (Chappelle et al., 1992; Blackburn, 1998b), with some variations around the band center to reduce the saturation effect for increasing biomass. At 650 nm, no confusion can arise from the carotenoids which do not absorb red wavelengths (Table 2.6), while the peak identified at 624 nm in second derivative can probably be attributed to chlorophyll *a* and its breakdown products.

2.2.5.2 Temporal variations of pigments in *Z. noltii*

Light is considered one of the main driving force that regulates seagrass survival and fitness (McMillan & Philipps, 1979; Hemminga & Duarte, 2000; Olivé et al., 2007) and is the primary environmental factor influencing photosynthesis, growth and depth distribution of submerged plant (Dennison, 1987). The photosynthesis is realized by pigments contained in thylakoid membranes of the plant. Besides long-term morphologic evolutions which serve to maximize light absorption and reduce light scattering (Dennison & Alberte, 1982; Cabaço et al., 2009) (*e.g.* absence of stomates, chloroplast localisation), a number of studies found that aquatic angiosperms, as terrestrial vegetation, had adaptative response to photon densities variations, changing pigment concentration and composition (Jiménez et al., 1987; Gitelson et al., 1996; Peralta et al., 2002) and thus their photosynthetic capacity (Vermaat & Verhagen, 1996), during a seasonal cycle. *Zostera noltii* collected from

March to November 2009 in the Bourgneuf Bay exhibited a seasonal cycle in above-ground biomass and leaf pigment concentration that followed the typical irradiance/temperature cycle for the European temperate zone. The highest values for total pigment and individual pigment concentration (Chl *a*, Chl *b*, Car_z) were observed in summer, as well as the above-ground biomass. While *Z. noltii* biomass (above- and below-ground) usually peaks in summer (Perez & Camp, 1986; Philippart, 1995a; Auby & Labourg, 1996; Vermaat & Verhagen, 1996; Cabaco et al., 2009), the pigment data observed in this study differed with the general tendency for angiosperms and marine plants, for which pigment concentration increased with a diminution of light availability, to mitigate a possible reduction of the photosynthesis (McMillan & Philipps, 1979; Wiginton & McMillan, 1979; Dring, 1992; Abal et al., 1994; Mercado et al., 2003). Such a seasonal variation of pigment concentrations with winter maxima was shown for *Z. noltii* (Jiménez et al., 1987), but these authors also evidenced an increased pigmentary concentration following a short-term irradiance increase. Short term responses may have affected pigment composition, especially for this species with smaller root system, changing faster than those with a deeper anchorage (Abal et al., 1994), but this certainly cannot explain the seasonal pigment trend observed in this study. Moreover, samples were collected at the same tidal height excluding depth influence (Dennison & Alberte, 1986; Cabaco et al., 2009) and no variations can be imputable to leaves sampling position (Wiginton & McMillan, 1979; Olivé et al., 2006). The intra and inter-shoot variability was indeed strongly smoothed since at least 30 shoots were pooled to obtain one pigment analysis. The most likely explanation may be provided by Peralta et al. (2000), who observed a similar discrepancy between two *Z. noltii* morphotypes, with a higher pigment concentration found for the high versus low intertidal form, submitted to higher irradiance. They suggested that it could be the consequence of self-shading due to the high density of packed leaves, preventing dessication in southern Europe intertidal meadows (Silva & Santos, 2003). Macauley et al. (1988) also found highest summer chl *a* and *b* concentrations for *Thalassia testudinum* in the Gulf of Mexico, as well as lower chl *a* : *b* ratios during the period of high light intensity and when biomass was high. The discrepancy was not true for all pigments and carotenoids displayed an expected temporal variation with a peak in summer when the light is highly harvested by chlorophyll pigments, a trend consistent with their photo-protective role. With the

seasonal light decrease the CAR_z concentration decreased steadily compared to Chl a , suggesting a reduced need for photoprotection. This coincides with a lower absorption in the blue region of the reflectance spectra, where carotenoids included have their maximal absorbances. Eventually, epiphytic pigments had also a seasonal variation, but a shift was observed in their cycle since the highest concentrations of fucoxanthin, diadinoxanthin and chl c were observed from August to October. The fact that the epiphyte pigment dynamic was not synchronous with that of the seagrass indicates that both plants displayed differential responses to environmental conditions. This result slightly differs from the finding of [Lebreton et al. \(2009\)](#) who measured the highest *Cocconeis* cell density in summer for *Z. noltii* leaves in Marennes-Oléron Bay. However, this discrepancy can be explained by the observation of [Philippart \(1995a\)](#) showing that epiphyte pigment dynamic does not necessarily coincide with that of the biomass.

2.2.5.3 VIs sensitivity to seasonal variations

Z. noltii reflectance spectra showed seasonal variations, evidenced by the comparison of spectra with the same biomass but distinct responses in the visible and NIR wavelength ranges. Pigment variations modified the leaf reflectance spectrum, as the reflectance of vegetation is controlled by the absorption of pigments, within the photosynthetically active radiation region of the electromagnetic spectrum (400 to 700 nm) ([Blackburn, 1998b](#)). In fact, the spectral reflectance of leaves is mainly controlled by two processes : the physical scattering of light by the leaf surface and internal structure and absorption of radiant energy by leaf biochemicals ([Datt, 1998](#)). Hence, [Fyfe \(2003\)](#) discriminated species of seagrasses with consistent differences in their visible spectral response, attributed to constant differences in the relative concentrations of photosynthetic and accessory pigments in their leaves. Since the majority of vegetation index are based on specific absorption bands, these variations should change the index value. Index seasonal variations obtained in this study matched with the pigment content variations : they were all more important in summer, when pigment concentration reached its maximum. The absorption band of chl a between 670 and 680 nm, used in many VIs, was more accentuated with the summer increase of this photosynthetic pigment in the leaves. Therefore, all VIs calculated with red wavelengths, typically NDVI-like ratios were mechanically increased in summer and showed the highest

sensitivity to pigment variations (NDVI SPOT, Landsat, FORMOSAT, NDVI₍₆₇₃₎). The effect of increasing pigment concentration on the deepening of absorption bands is nevertheless only effective until a saturation concentration (Datt, 1998). To overcome this problem of saturation and keep a dynamic behavior over a wide range of biomass, some VIs are built using wavelengths outside the main pigment absorption bands, Datt (1998, 1999) used wavelength of 550 and 708 nm, and Sims & Gamon (2002) developed their indices using 705 nm on the edge of the 675 nm. The indices mSR₍₇₀₅₎ showed indeed the lowest sensitivity to the saturation process and had the interesting property of low sensitivity to pigment seasonal variations. In fact, indices incorporating a blue band correction were all less sensitive to seasonal pigment variations, regardless of the spectral resolution, namely the mNDVI Landsat, NDVI₍₆₇₃₎, ARVI, mSR₍₇₀₅₎ and mND₍₇₀₅₎. The blue band correction reduced the spectral seasonal variations since VIs values would be raised with a low blue-band absorption (less pigments), and would be attenuated with a high absorption (more pigments). Moreover, Sims & Gamon (2002) showed that blue-band corrected VIs also reduced the effect of light scattering for a wide range of terrestrial species and leaf structures. For *Z. noltii*, the variation in NIR reflectance for the same amount of biomass suggest that differences in light scattering was related to the phenology of internal tissues. Mesophyll structure variations are known to cause an additive offset and a multiplicative effect to the leaf reflectance (Datt, 1998). However, an increase of pigment content do not necessary conduce to a better light absorption efficiency (Cummings & Zimmerman, 2003). In fact, the increasing of pigment concentration lead to an important package effect (resulting in self-shading), specially with the mono-layer situation of pigment in seagrasses, which limit the capacity of photoacclimatation and induces no major variations in leaf absorptance and optical properties of the leaves (Durako, 2007). In our study, the package effect seemed not to have occurred, with monthly modification of reflectance spectrum correlated with pigment variations. The pigment content should have been not concentrated enough to cause this phenomenon. Furthermore, some VIs were sensitive to the saturation caused by pigment content, especially those using a blue-band correction, mSR₍₇₀₅₎ excepted, and the REIP. Those indices, even if they were less sensitive to seasonal variations, should not be used with high biomass seagrass beds (more than 80gDW.m⁻²). Indices usually used to map vegetation, the NDVIs, were less sensitive to

this saturation, but as they were built to estimate pigment concentrations, using exactly their specific absorption bands, were highly reactive to pigments variations. When testing ANCOVA on seasonal, and not monthly, regression (grouping months in Spring, Summer or Fall), those indices remained significantly different. However, the $mSR_{(705)}$, which had a good result for seagrass biomass assessment limiting seasonal influences and easily to compute, was not sensitive to saturation, with saturation point reaches at more than 300 $gDW.m^{-2}$, rarely reaches in field. Using seasonal regression, the same model can be used for Summer and Fall, as for all indices using a blue band correction, only Spring is significantly different to the others, which can be useless because mapping seagrass species in this region must be done during highest development of the plant, that is to say during those two seasons, Summer or Fall. This index should be further used for seagrass remote sensing and applied to hyperspectral images.

2.2.5.4 Conclusions

The need to have a regular cartography in time and space is critical to have a good assessment of seagrass health and remote sensing is a useful technique for assessing seagrass ecosystem changes, quantifying species diversity and abundance in a spatial context (Phinn et al., 2008). In particular, it can play an increasing role in future seagrass management and protection, relative to aerial photography (Dekker et al., 2006). The use of VIs to map monospecific seagrass bed extent and biomass with satellite or airborne imagery is a simple empiric method (Ward et al., 1997; Barillé et al., 2010), compared to radiative transfer approaches (Dekker et al., 2006). However, VIs must be selected carefully to reduce all variability sources that can affect the index value, as the pigment variations studied here, or those linked to background influences, such as the soil spectral contrast, the non-linear mixing effects or the specular reflectance (Bargain et al., 2012). This study also confirmed that index sensitivity to biomass saturation was a main constraint for most VIs except the Modified Simple Ratio at 705 nm ($mSR_{(705)}$) which was nearly insensitive to saturation. The index is already a standard for terrestrial vegetation studies available in commercial remote sensing software. It should now be tested for *Z. noltii* biomass cartography using sensors with a band at 705 nm, which limits the possibilities to hyperspectral instruments.

2.3 Conclusions du chapitre

Les résultats obtenus dans ce chapitre ont montré qu'il existait des relations performantes entre les mesures de biomasses et les IVs, calculés à partir des spectres obtenus en laboratoire. Le substrat a une influence certaine sur les mesures de spectre de réflectance. Selon sa couleur, sa granulométrie ou sa composition, il va augmenter ou diminuer les absorptions et jouer sur l'albédo et la forme générale des spectres. De même, les variations saisonnières des pigments à l'intérieur même de la feuille, avec son contenu pigmentaire plus élevé en été, ainsi que la phénologie ont également un impact sur les spectres de biomasses et les IVs, tant dans le visible que dans le PIR. Certains IVs permettent néanmoins de diminuer l'influence à la fois du sol sous-jacent et des variations saisonnières, comme les IVs utilisant des bandes de réflectance dans le bleu (ARVI, $mSR_{(705)}$, $mND_{(705)}$, $mNDVI_{(673)}$, $mNDVI$ Landsat ou $mNDVI$ FORMOSAT). Ces indices sont donc à utiliser préférentiellement, mais avec cependant quelques réserves. L'utilisation du bleu est fortement soumise aux variations d'éclairement et aux phénomènes de diffusion. Utilisé sur une image où tous les pixels ont été acquis simultanément (image multispectrale par exemple comme Landsat ou FORMOSAT), l'éclairement sera le même partout et ce ne sera donc pas problématique. Utilisé sur des images hyperspectrales, cela peut faire ressortir les différentes lignes de vol qui ont été acquises à des moments différents, et donc potentiellement à des éclaircissements différents. De plus, le phénomène de saturation des indices limite l'utilisation de ceux-ci. Cependant, un indice semble être quasiment insensible à la saturation, le $mSR_{(705)}$. En outre, le problème de non concordance entre les mesures en laboratoire, de terrain ou celles réalisées à partir des capteurs aéroportés ou satellitaires a été soulevé très tôt : la réflectance à 300 mètres de hauteur serait déjà 30% moins élevée que celle du laboratoire, à cause du phénomène de dispersion et de la densité du couvert végétal (sur le terrain, les mesures concernent l'ensemble du couvert végétal et sont plus sensibles aux réflectances internes que les mesures de laboratoire qui ne concernent que quelques portions de feuilles) (Bariou, 1978). Il s'avère alors parfois difficile de comparer directement les mesures réalisées au laboratoire avec les spectres des images. Des mesures de biomasse et de couverture réalisées sur le terrain en 2008, 2009 et 2010 permettront de valider ou non ces estimations.

Chapitre 3

Étude de la dynamique spatio-temporelle des herbiers de *Zostera noltii* par télédétection multi et hyperspectrale

Les mesures réalisées en laboratoire ont été utilisées pour la cartographie des herbiers de *Zostera noltii* à partir d'images multispectrales et hyperspectrales. Cependant, ces mesures ne sont pas toujours directement transposables à macro-échelle, les relations entre les paramètres physiologiques mesurées en laboratoire à l'échelle des feuilles ne sont pas systématiquement applicables à l'échelle de l'écosystème ([Bariou, 1978](#); [Fyfe, 2004](#)). Cela s'explique par les différences d'éclairement, la présence de l'atmosphère qui peuvent modifier les valeurs de réflectance ainsi que par des différences de résolution spatiale et spectrale des capteurs. Les mesures en laboratoire ont un ratio signal/bruit très élevé car les mesures se font dans des conditions contrôlées, avec des spectroradiomètre de forte résolution spectrale. Au contraire, ce ratio est beaucoup plus faible et le bruit beaucoup plus important lors de l'acquisition par des capteurs, en particulier pour les capteurs aéroportés ([Clark et al., 2005](#)). Ces variations sont susceptibles d'être interprétées comme des changements photosynthétiques ou physiologiques (concentration pigmentaire, augmentation de la surface foliaire) alors qu'il s'agit de variations des conditions d'acquisition. Néanmoins, il est plus facile d'utiliser ces relations lorsque la cartographie ne concerne qu'une seule et même espèce ([Fyfe, 2004](#)), ce qui est le cas dans notre étude. De plus, la situation est simplifiée lorsque la structure de la canopée ne peut varier, comme c'est le cas pour les herbiers intertidaux à marée basse. L'objectif de ce chapitre est de tester la

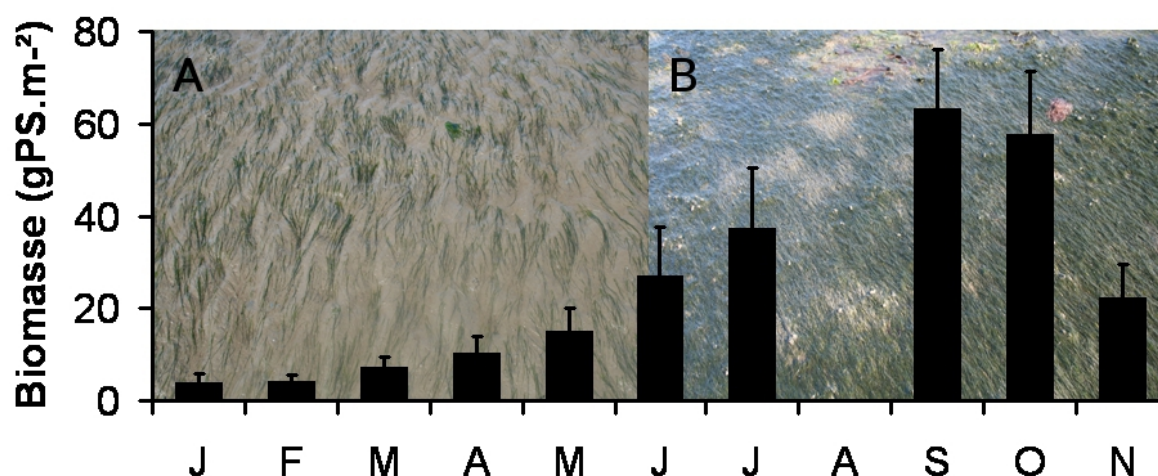


FIGURE 3.1 – Biomasses mensuelles mesurées dans l’herbier de *Zostera noltii* de la baie de Bourgneuf durant l’année 2009 (Bargain et al. submitted, Tab. 2.8). Photographies réalisées dans la partie haute de l’herbier . A : Mai 2010. B : Août 2010 (photographies : A. Bargain)

possibilité de réaliser des premières cartographies de biomasse des herbiers de *Z. noltii* à partir d’images multispectrales SPOT et d’images hyperspectrale HySpex, en utilisant les résultats de spectroradiométrie obtenus précédemment. Toutes les images traitées ont été acquises au mois d’août, septembre ou octobre, pendant le développement maximal de la plante (Philippart, 1995a; Vermaat & Verhagen, 1996; Plus et al., 2005a; Cardoso et al., 2004; Andrade & Ferreira, 2011). Les herbiers des côtes européennes atlantiques croissent en effet à partir du mois d’avril, pour atteindre ses plus fortes biomasses en fin d’été (Fig. 3.1).

Afin de réaliser de telles cartographies, il convient en premier lieu de déterminer quels sont les pixels de l’image où se rencontrent les entités recherchées, afin de ne pas appliquer les calculs de biomasses sur l’ensemble de la végétation de l’image. Pour se faire, les différentes méthodes de classification supervisées ou non supervisées ou l’utilisation des IVs évoqués antérieurement peuvent être utilisées pour distinguer les principaux organismes photo-autotrophes (Ward et al., 1997, 2003; Pasqualini et al., 2005; Howari et al., 2009). Une première cartographie des herbiers a été réalisée à partir des images SPOT, à l’aide de l’indice de végétation NDVI (Rouse et al., 1973; Tucker, 1979). Des seuillages ont été appliqués en utilisant les signatures spectrales des organismes photosynthétiques uni

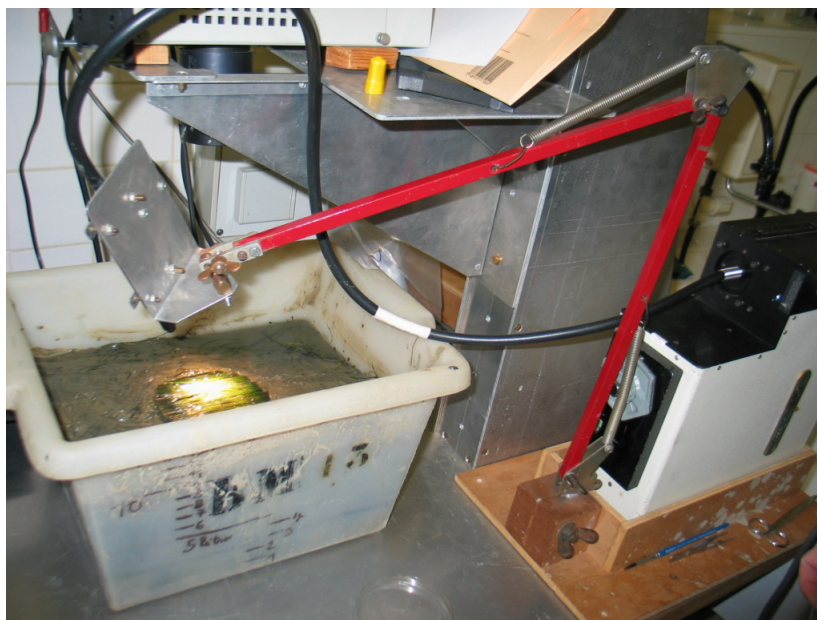


FIGURE 3.2 – Mesures des biomasses de *Z. noltii* par le spectroradiomètre GER3700. Les herbiers sont disposés de façon à couvrir exactement le champs de vision du spectroradiomètre (photographie N. Harin)

et pluri-cellulaires de l'estran (les angiospermes *Z. noltii* et *Z. marina*, les diatomées benthiques les macrophytes) ainsi que les différents substrats (vase, sable) (fig. 3.2). Afin d'obtenir des cartographies de la distribution spatiale de la biomasse à partir d'images multispectrales, les régressions telles que celles obtenues le chapitre précédent entre les valeurs de biomasse et les IVs vont être appliquées à chaque pixel de l'image identifié comme étant de l'herbier.

De nombreux facteurs extérieurs peuvent avoir une influence sur le signal et ainsi modifier les résultats, notamment les valeurs du NDVI. C'est le cas de l'atmosphère, de la réflexion spéculaire attribuable à la pellicule d'eau demeurant à la surface des feuilles, ou du type de substrat (couleur, granulosité...) et certains indices de végétation créés dans le but d'atténuer ces effets extérieurs ont été testés dans le chapitre précédent. Les bandes spectrales SPOT, au nombre de 3 et d'une résolution spectrale large ne permettent pas de calculer une large gamme d'indices de végétation et la résolution hyperspectrale est nécessaire pour sélectionner des indices plus performants, car moins sensibles à l'influence du substrat ou plus spécifiquement adaptés à la biochimie foliaire. La résolution des capteurs hyperspectraux permette de mesurer des profondeurs de bandes d'absorption pigmentaires, comme celle de la chlorophylle *c* à 632 nm (Mélédér et al., 2003b), pigment



FIGURE 3.3 – Campagne de validation terrain de l’herbier de *Zostera marina* dans la baie. Mesures de parcours GPS le long des herbiers, Juillet 2010. (Photographie : C. Terret)

présent chez les diatomées et absent chez les angiospermes. Les données hyperspectrales permettent également de tester des classifications basées sur la forme globale du spectre, comme le Spectral Angle Mapper (SAM) (Kruse et al., 1993). Dans cette étude, elles ont permis l’utilisation d’autres outils exploitant l’intégralité des spectres, comme le linear spectral unmixing (Hedley & Mumby, 2002a), qui déconvolue et détermine la part de chaque pôle pur dans un pixel où plusieurs informations sont mélangées. Cette technique repose cependant sur l’hypothèse que les mélanges sont linéaires (surfaiques) et non intimes (Combe et al., 2005). Pour valider ces différentes méthodes, les cartographies réalisées à partir des missions aéroportées ont été confrontées à des mesures synchrones réalisées sur le terrain (Fig. 3.3 et ANNEXE 1).

3.1 Article : Increase in seagrass distribution at Bourgneuf bay (France) detected by spatial remote sensing

L. BARILLÉ, M. ROBIN, N. HARIN, A. BARGAIN AND P. LAUNEAU. *Aquatic Botany*, 92 (2010) 185-194

3.1.1 Abstract

The changes in spatial distribution of intertidal *Zostera noltii* seagrass beds were studied with multispectral visible-infrared remote sensing in Bourgneuf Bay (France) over a 14-year period, between 1991 and 2005. Six SPOT satellite images acquired at low tide were calibrated using *in situ* spectroradiometric data and processed with the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). A steady and linear increase in meadow areas was observed between 1991 and 2005 with total surfaces colonized by *Z. noltii* increasing from 208 to 586 ha, respectively. A greater increase in the densest part of the meadow (NDVI > 0.4) was also observed : it represented only 15% of total meadow surfaces in 1991 vs. 35% in 2005. The seagrass expansion took place mainly towards the lower part of the intertidal zone, while in the upper intertidal zone the meadow appeared strictly limited by the +4 m (Lowest Astronomical Tide) bathymetric level. The influence of *Z. noltii* above-ground biomass variations on spectral reflectance was analyzed experimentally by spectrometry. *Z. noltii* displays a characteristic steep slope from 700 to 900 nm, increasing with increasing biomass. A quantitative relationship obtained experimentally between NDVI and the dry weight of leaves was used to produce a biomass distribution map. The distribution of Bourgneuf Bay intertidal seagrass beds is certainly constrained by the water turbidity and we suggest that tidal flat accretion could be a significant variable explaining the observed expansion downwards. With very limited spatial interactions, oyster aquaculture cannot be considered as a threat, while a recent increase in recreational hand fishing of Manila clams within the beds could become problematic.

Keywords : seagrass distribution ; shellfish ecosystem ; spectrometry ; visible-infrared remote sensing ; *Zostera noltii*

3.1.2 Introduction

Historically, information on seagrass distribution has been obtained by field mapping and aerial photography. However, these methods do not allow synoptic coverage for large stands of seagrass. Aerial photography with its high spatial resolution may remain relevant up to macroscale meadows (Kendrick et al., 2000; McKenzie et al., 2001), but the specific spectral properties of seagrass, related to the reflected sunlight in the visible and near-infrared parts of the electromagnetic spectrum (Fyfe, 2003), cannot be exploited with panchromatic photographs. The advances in satellite remote sensing, with higher spatial and spectral resolution, as well as repeatability, now provides opportunities for cost-effective qualitative and quantitative mapping, particularly for large, monospecific meadows (Zacharias et al., 1992; Dekker et al., 2006; Phinn et al., 2008). This study examined the spatial distribution and the development of *Zostera noltii* Hornem. seagrass beds in the intertidal area of Bourgneuf Bay (France) using multispectral remote sensing. Multispectral imagery with low spectral resolution (limited number of broad spectral bands) has been successfully used to detect temporal changes in large and remote seagrass beds citepWar97,Dek05, and appears well suited to assess the areal extent and spatial variations of monospecific meadows. Intertidal *Z. noltii* beds are common in the Northern Hemisphere, widely distributed along the north-eastern coasts of the Atlantic, extending from the north of United Kingdom to Mauritania (Green & Short, 2003). This species colonizes sandy-muddy soft bottoms of shallow sheltered bays and has developed the most extensive western European meadow in Arcachon Bay along the Atlantic coast, covering an area of *ca.*70 km² in 1984 (Auby & Labourg, 1996).

Monospecific intertidal seagrass beds provide simplified case-study for remote-sensing applications. The discrimination with other benthic species is not an issue as critical as it can be in rocky environments since macroalgae usually do not grow on soft bottom sediments, while the absence of water column,considerably reduces the complexity of light interactions at the air-water interface and through the water column (Dekker et al., 2006). This situation is therefore favorable to retrieve biomass or abundance from remote

sensing images. This can be achieved using empirical relationships between a spectral index and seagrass biomass measurements (Armstrong, 1993; Mumby et al., 1997), but has seldom been applied to multispectral imagery. This is mostly due to the fact that benthic environments are inherently heterogeneous and that a low spectral resolution does not allow a rigorous deconvolution of spectral signatures for mixed pixels with different type of vegetation.

In this study we document the application of a satellite image time-series to map changes of intertidal seagrass beds over a 14-year period, on the north-west coast of France. SPOT multispectral imagery (visible near-infrared) combined with in situ spectroradiometric field measurements were used to obtain spatial distribution maps from which observed changes are discussed in the context of local threats. In spite of the monospecific nature of the intertidal seagrass beds studied, a comparison between spectral reflectance of other benthic photoautotrophs was performed. Eventually, we propose a quantitative relationship between a vegetation index and *Z. noltii* above-ground biomass, which may be applied to monospecific meadows. This relationship was applied to one image and the resulting biomass distribution map was critically evaluated.

3.1.3 Materials and methods

3.1.3.1 Study site

Bourgneuf Bay, located south of the Loire estuary on the French Atlantic coast (2°10'O, 46°57'N) (Fig. 3.4), is a macrotidal bay with a maximum tidal amplitude of 6 m during spring tides, receiving freshwater inputs from a 980 km² watershed, which includes 350 km² of marshes adjacent to the bay. The bay total surface area is 340 km², of which 100 km² are constituted by the intertidal zone. It is a site of extensive aquaculture of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), ranking sixth in France with a production of 8 600 metric tons on 1 000 ha of intertidal cultures (2001 data). Oysters are grown in plastic bags placed on racks, 70 cm from the bottom. This bay is highly turbid with annual mean concentrations of suspended particulate matter ranging from 27 to 129 mg.L⁻¹ according to a south-north gradient and with maximum values > 400 g.L⁻¹ during spring tides. *Z. noltii* beds occur in the western part of the bay, protected from the Atlantic

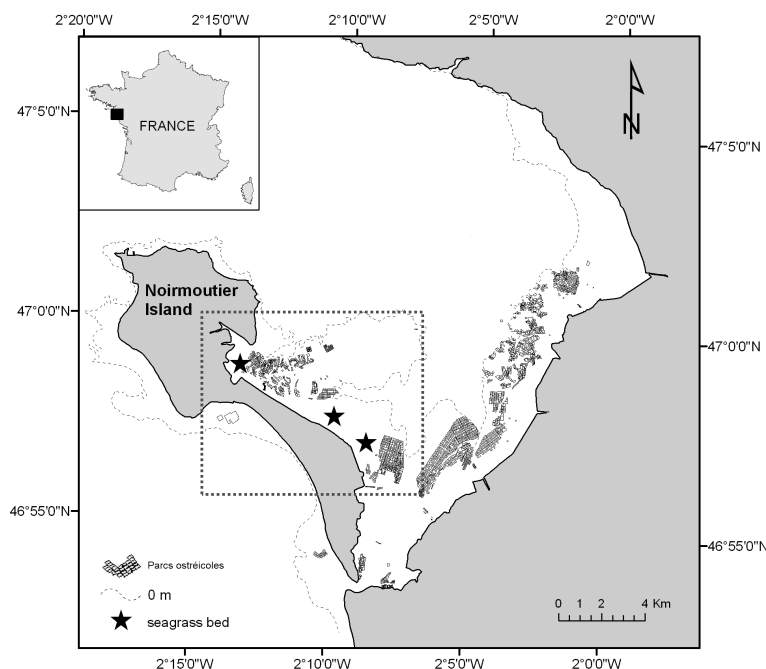


FIGURE 3.4 – Bourgneuf Bay (France) showing the location of the main *Zostera noltii* beds (stars). Note the presence of oyster-farming sites in the intertidal zone. The dotted rectangle indicates the portion of SPOT scene displayed in Fig. 3.8

swell by Noirmoutier Island (Fig. 3.4). There is a striking geomorphological analogy with their location in the southward Marennes-Oléron Bay (45°55'N, 1°12'W), where they are similarly protected by Oléron Island (Guillaumont, 1991). Early studies mentioned the presence of intertidal meadows in Bourgneuf Bay (Géhu, 1976; Gruet, 1976), while regional reports roughly located seagrasses based on field observations (Bredin & Métais, 1982). *Z. noltii* has never been found in the Bourgneuf Bay subtidal zone, whereas some sparse stands of *Zostera marina* were found there 40 years ago (Gruet, 1976). The latter species was observed during this study, forming < 1 m² isolated patches in intertidal pools, generally near oyster-farming sites. *Z. noltii* grows as monospecific stands in sandy-muddy sediment, stretching out along the shoreline, in areas unoccupied by oyster-farming (Fig. 3.4).

3.1.3.2 Satellite imagery

Six SPOT multispectral satellite images were chosen according to optimal imaging criteria for the acquisition of seagrass distributional data (Orth & Moore, 1983) : tidal stage, plant growth, sun angle, and atmospheric conditions. They were acquired at low tide, during spring tides cycle, with the satellite acquisition coinciding on the French Atlantic coast with low tides around noon (Table 3.1). All the images were acquired for cloud-free conditions (<10%) and an almost zenithal sun. They covered a period ranging from mid-August to mid-September, and one image was taken in mid-October. The *Z. noltii* biomass cycle in Western Europe is characterized by a unimodal distribution, with a maximum development in summer (Philippart & Dijkema, 1995; Auby & Labourg, 1996; Vermaat & Verhagen, 1996) and Bourgneuf Bay seagrass beds follow a similar pattern (Harin, pers. comm.). The images, therefore, encompass the period of maximum above-ground biomass that can be remotely sensed. It was decided to process the October 1997 image in spite of the delay to catch the maximum biomass, because an important variation occurred between 1996 and 1998. SPOT images were calibrated to reflectance with the empiric line method (Smith & Milton, 1999), using bright (white) and dark (black) references on the field and the image (dry sand in the upper beach -2°2'24W 47°4'45N - and non-turbid water pond - 2°8'W 47°4'7N). Spectral responses of the targets were obtained with a GER 3700 (Geophysical and Environmental Research Corporation) field portable spectroradiometer, measuring the radiance ($\text{mWatt.cm}^{-2}.\text{nm}^{-1}.\text{steradian}^{-1}$) between 350 and 2550 nm. They were resampled to SPOT-HRV sensor spectral resolution and regressions were calculated between *in situ* targets reflectance and target digital numbers retrieved from each image. More details of the calibration are provided in Méléder et al. (2003b). The scenes were registered in the French coordinates system Lambert II, using an array of control points scattered over the body of the images. The intertidal zone is delimited at its lower range by the 0m LAT (Lowest Astronomical Tide).

3.1.3.3 Field and laboratory spectrometry

Prior to image processing, field spectral measurements were obtained with a GER 3700 spectroradiometer. Spectral responses of the main macrophytes and sediments found in the

Tableau 3.1 – Satellite imagery used to assess *Z. noltii* spatial distribution in Bourgneuf Bay (France). U.T.= universal time.

Satellite scene	Acquisition date	Pixel resolution (m)	Time of acquisition (U.T.)	Time of low tide (U.T.)
SPOT 2	August 28, 1991	20	11 :37	11 :39
SPOT 2	August 20, 1993	20	11 :33	11 :35
SPOT 2	September 16, 1996	20	11 :30	11 :47
SPOT 2	October 17, 1997	20	11 :20	12 :37
SPOT 1	September 21, 1998	20	11 :27	11 :15
SPOT 5	September 18, 2005	10	11 :29	9 :58

intertidal area within and outside seagrass beds were recorded in the visible near-infrared range between 400 and 900 nm, as absorption by residual water of the intertidal flats is strong over 900 nm. The spectral sampling interval is 1.5 nm for this wavelength range with a Full Width Half Maximum of 3 nm. Seagrass leaves and macroalgae thalli were piled on a black background in several layers to obtain a pure signal. After a spectral resampling to SPOT-HRV sensor spectral resolution, mean reflectances ($n = 5$) for each spectral band were compared with analysis of variance (ANOVA) and a posteriori Tukey-tests. Spectra of benthic diatom biofilms, experimentally obtained by [Mélédér et al. \(2003a\)](#), were added for spectral comparison. The influence of variation in *Z. noltii* biomass on reflectance spectra was investigated in November 2005 and July 2006 through an experimental addition and removal of leaves to and from an 80 cm² surface matching the spectroradiometer Field Of-View (FOV). The measurements ranged from an unvegetated substratum to overfilling the FOV with seagrass leaves, progressively adding several layers to detect a saturation process. Leaves were subsequently dried at 60°C for 48 h and weighed (dry weight : DW). Biomasses were reported in relation to surface area and expressed by surface unit, in mg DW m⁻². The data were modeled by an hyperbolic function of Michaelis-Menten type : $NDVI = (NDVI_{max} \times \text{biomass}) / (K_{sat} + \text{biomass})$, where $NDVI_{max}$ and K_{sat} are two parameters, respectively the NDVI at saturation and the biomass at which the NDVI reaches half of its maximum value. Microscopic examinations revealed that the leaves were colonized by the diatom *Cocconeis scutellum* Ehrenberg and it was decided to keep this microscopic epiphyte to conform to the remotely sensed field situation.

3.1.3.4 Image processing

The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI; [Tucker \(1979\)](#)) was applied to the six images calibrated in reflectance (ρ), using red (XS2 : 610-680 nm) and near-infrared (XS3 : 780-890 nm) SPOT spectral bands : $NDVI = [\rho(XS3) - \rho(XS2)] / [\rho(XS3) + \rho(XS2)]$. This index was chosen among various vegetation index because it provided very similar results with soil-corrected indices such as ([Huete, 1988](#)), MSAVI ([Qi et al., 1994](#)) or TSAVI ([Baret et al., 1989](#)). In a preliminary study on microphytobenthos spatial distribution in Bourgneuf Bay ([Mélédér et al., 2003b](#)), a micro- or macrophyte distinction was achieved using threshold values, determined using spectrometric knowledge, image analysis and ground-truthing. This method was combined here with a Geographical Information System (GIS) overlay processing, to focus on intertidal seagrass beds, using bathymetric data (exclusion of subtidal area), and substrate information (exclusion of rocky areas with macroalgae). Nevertheless, confusion between low coverage of seagrass and sediment colonized by microphytobenthos remained possible in the intertidal zone. A threshold on the NDVI range was therefore applied, using their respective spectral features and the knowledge gained from previous studies of microphytobenthos in Bourgneuf Bay ([Mélédér et al., 2003b](#); [Combe et al., 2005](#)). Moreover, in situ spectral measurements of bare sediments were collected within the meadow, and their NDVI calculated. Above this threshold, the NDVI range was related to *Z. noltii* biomass variation and it was subdivided into two classes to visualize the densest areas of the meadows, arbitrarily chosen above an NDVI value of 0.4. A quantitative relationship was established with the spectrometric data between NDVI and biomass, after a spectral resampling from GER 3700 to SPOT spectral resolution. The relationship was then applied to the September 2005 image calibrated in NDVI. It was thus assumed that each pixel was homogeneous and that seagrass/sediment spectral mixing was characterized by surfacic (linear) mixtures (vs. intimate mixtures, [Combe et al. \(2005\)](#)). Indeed, the experimental NDVI-biomass relationship is characterized firstly by surfacic mixtures between seagrass and sediment (linear portion of the relationship), while above a saturation threshold corresponding to 100% seagrass coverage, the spectral responses are characterized by intimate mixtures (increasing leaves layers). Synchronous ground truth data were not available to test the accuracy of the resulting biomass distri-

bution map. However, two transects perpendicular to the shoreline were applied on the biomass map, in the main seagrass stands, with a systematic random sampling every 36 m ($n = 39$). To assess the consistency of the mean biomass retrieved from the image, it was compared with September 2006 biomass measurements, sampled in situ with a 12.5 cm sediment core, and also with data available from nearby ecosystems of the French Atlantic coast.

3.1.4 Results

3.1.4.1 Spectral reflectance

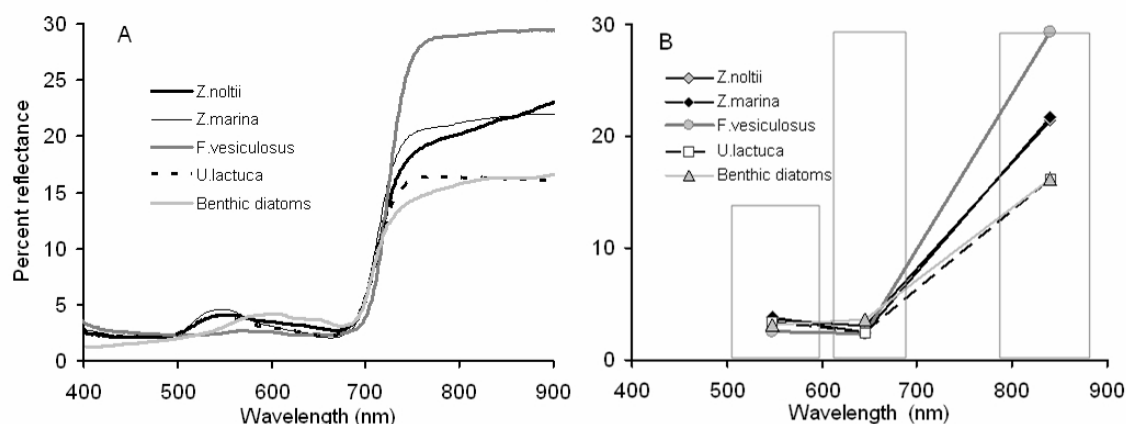


FIGURE 3.5 – Spectral signatures of the main intertidal vegetation in Bourgneuf Bay : the seagrasses *Zostera marina* and *Zostera noltii*, the ubiquitous pheophyte *Fucus vesiculosus*, the chlorophyte *Ulva* sp. and benthic diatoms. (A) Each spectrum acquired at the spectral resolution of a GER 3700 spectroradiometer and (B) averaged spectra ($n=5$) degraded at SPOT spectral resolution. Histograms represent the position of SPOT spectral bands in the visible and the NIR. Confidence intervals not represented for clarity.

Field reflectance spectra of the main benthic photoautotrophs of Bourgneuf Bay intertidal zone presented different overall shapes in the visible near-infrared (NIR) range between 400 and 900 nm (Fig. 3.5A). Both seagrass species, *Z. noltii* and *Z. marina*, are characterized by a common reflectance between 500 and 600 nm, but share this spectral feature with green macroalgae (Chlorophyta). NIR reflectances, however, allow discrimination between these two types of vegetation. Moreover, *Z. noltii* has a distinct NIR spectral response compared to *Z. marina*, with a characteristic steeper increasing slope from 700 to 900 nm (Fig. 3.5A). Brown macroalgae of the *Fucus* species are very common

on the rocky areas of the bay. They can be easily discriminated by their high NIR reflectance and a flat spectral form in the visible, due to their efficient pigment absorption. Benthic diatoms have a distinct spectral response in the visible compared to seagrasses and a lower NIR reflectance. Nevertheless, after a spectral resampling from 1.5 nm (spectroradiometer, 327 spectral bands from 400 to 900 nm) to the ca. 100 nm SPOT three spectral bands (Fig.3.5B), the differences disappeared in the first two spectral bands in the visible (ANOVA, respectively $p = 0.86$ and $p = 0.76$) while it remained significant in the NIR (ANOVA, $p < 0.05$). However, the two seagrass species could no longer be discriminated for these wavelengths (Tukey-test, $p = 0.62$). Moreover, the overall shape of their degraded spectral signature tended to resemble that of benthic diatoms, knowing that NIR distinction between angiosperms and microalgae may be attenuated by biomass variation, particularly at low *Zostera* cover.

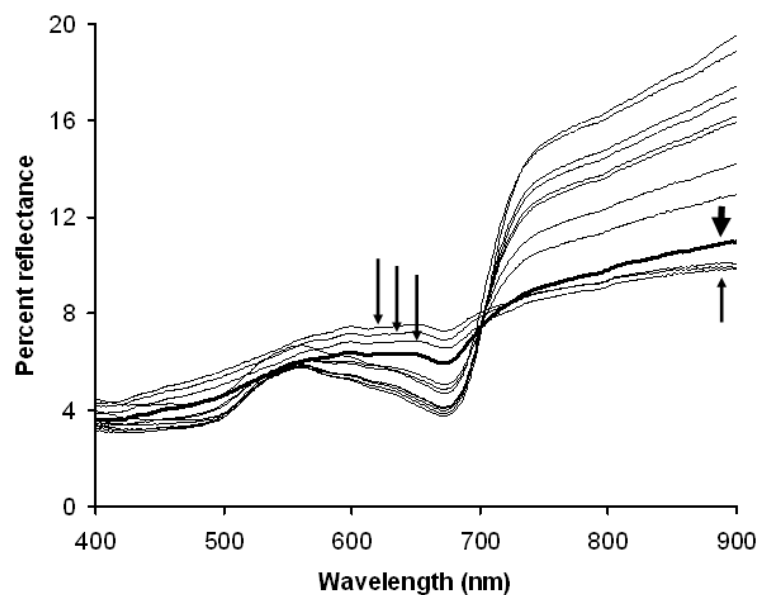


FIGURE 3.6 – Spectral signatures of increasing biomass of *Zostera noltii* leaves on natural sediment. Thin arrows correspond to muddy-sandy substrate with a few seagrass leaves (lowest fractional cover $<5\%$). These spectra can be confused with spectra of benthic diatom biofilms (Mélédér et al., 2003b). The thick arrow indicates the NIR slope increase, characteristic of *Zostera noltii*.

The analysis of *Z. noltii* spectra for a wide range of biomass confirmed this hypothesis. At the lowest biomass, with a few leaves on the sediment, *Z. noltii* has a spectral response similar to that of a benthic diatom biofilm on a muddy substrate (Fig. 3.6; compare with Combe et al. 2005 Fig. 5). However, a distinction can be made as soon as the

characteristic *Z. noltii* NIR slope is observed, as shown in Fig. 3.6, with the spectrum indicated by the hick arrow. With increasing biomass, the seagrass reflected more light in the NIR wavelength range, with increasing positions of the NIR slope, while the 675 nm absorption band, due to chlorophyll *a*, is deepening. An NDVI of 0.21 was calculated from the first spectrum clearly identifiable as an angiosperm response. *In situ* spectral measurements of the sediment within the meadow but without seagrass, systematically showed a discernible 675 nm absorption band associated to a 632 nm diagnostic absorption, revealing the presence of benthic diatoms, but the NDVI obtained from each field spectrum never exceeded 0.2 (mean = 0.13 ; S.D. = 0.04).

The relationships between NDVI and *Z. noltii* biomass, observed at two different dates, are consistent with the early data of [Guillaumont \(1991\)](#) (Fig. 3.7A). It was described by a significant saturation function ($r^2 = 0.98$, $p < 0.001$) :

$$\text{NDVI} = \frac{(0.87 \times \text{biomass})}{(112.49 + \text{biomass})}$$

The NDVI increases linearly up to the biomass at which it reaches half of its maximum value, $K_{sat} = 112.49 \text{ gDW.m}^{-2}$, and begins to saturate above this value. An inverse empirical relationship : $\text{Biomass} = 610.61(\text{NDVI})^{1.88}$ ($n = 31$, $r^2 = 0.97$) was calculated for SPOT image calibration, pooling all the data (Fig. 3.7B).

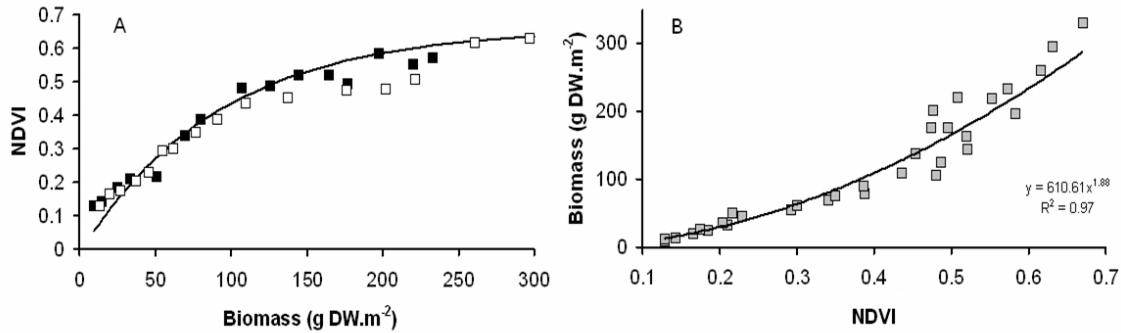


FIGURE 3.7 – (A) Relationship between NDVI and *Z. noltii* above-ground biomass, obtained at two different dates (black square : November 2005; empty square : July 2006). The data were fitted with the saturation curve (solid black line, $r^2 = 0.98$) : $\text{NDVI} = (0.87 \times \text{biomass}) / (112.49 + \text{biomass})$. These data are compared with the relationship obtained by [Guillaumont \(1991\)](#), dashed line and (B) inverse empirical relationship : $\text{biomass} = 610.61(\text{NDVI})^{1.88}$ ($n = 31$, $r^2 = 0.97$), used to calibrate the 2005 SPOT image in biomass.

Tableau 3.2 – Decision rules used to characterize *Z. noltii* seagrass beds with the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI).

NDVI range	Description
-1 to 0	Turbid water and bare sediment
0 to 0.2	Sediment with microphytobenthos and/or low <i>Z. noltii</i> cover
0.2 to 0.7	<i>Z. noltii</i> with biomass variations

Tableau 3.3 – Development of the total surface in hectares (ha) and percentage of the densest part of the meadow of *Zostera noltii* seagrass bed in Bourgneuf Bay from 1991 to 2005, estimated by multispectral remote sensing. The densest part of the meadows was characterized by NDVI values > 0.4 (see Fig. 3.8).

Years	Total surface (ha)	Fraction of dense meadow (%)
1991	208	17
1993	236	8
1996	249	19
1997	313	30
1998	423	32
2005	586	34

3.1.4.2 Development of seagrass beds

SPOT images calibrated in NDVI were analyzed following simple decision rules (Table 3.2). Seagrass beds were mapped using the 0.2-0.7 NDVI range, excluding the values for which low seagrass coverage can be confused with microphytobenthos. An increase in meadow areas is observed between 1991 and 2005 (Fig. 3.8), with total surfaces colonized by *Z. noltii* of 208 and 588 ha, respectively (Table 3.3). This evolution can be described by a significant linear relationship (not shown, $r^2 = 0.90$). A greater increase was also observed in the densest part of the meadow (NDVI > 0.4) : it represented only 15% of total meadow surfaces in 1991 vs. 35% in 2005 (Fig. 3.8 and Table 3.3). The examination of the evolution of the dense meadow areas for the main stand of Bourgneuf Bay indicated that the seagrass extension took place mainly towards the lower part of the intertidal zone, while in the upper intertidal zone the meadow appeared strictly limited by the +4 m LAT bathymetric level (Fig. 3.9). At the maximal extension in 2005, the meadow reached its lowest limit downwards around the isobath +2 m LAT.

The calibration of the September 2005 image with the biomass-NDVI relationship

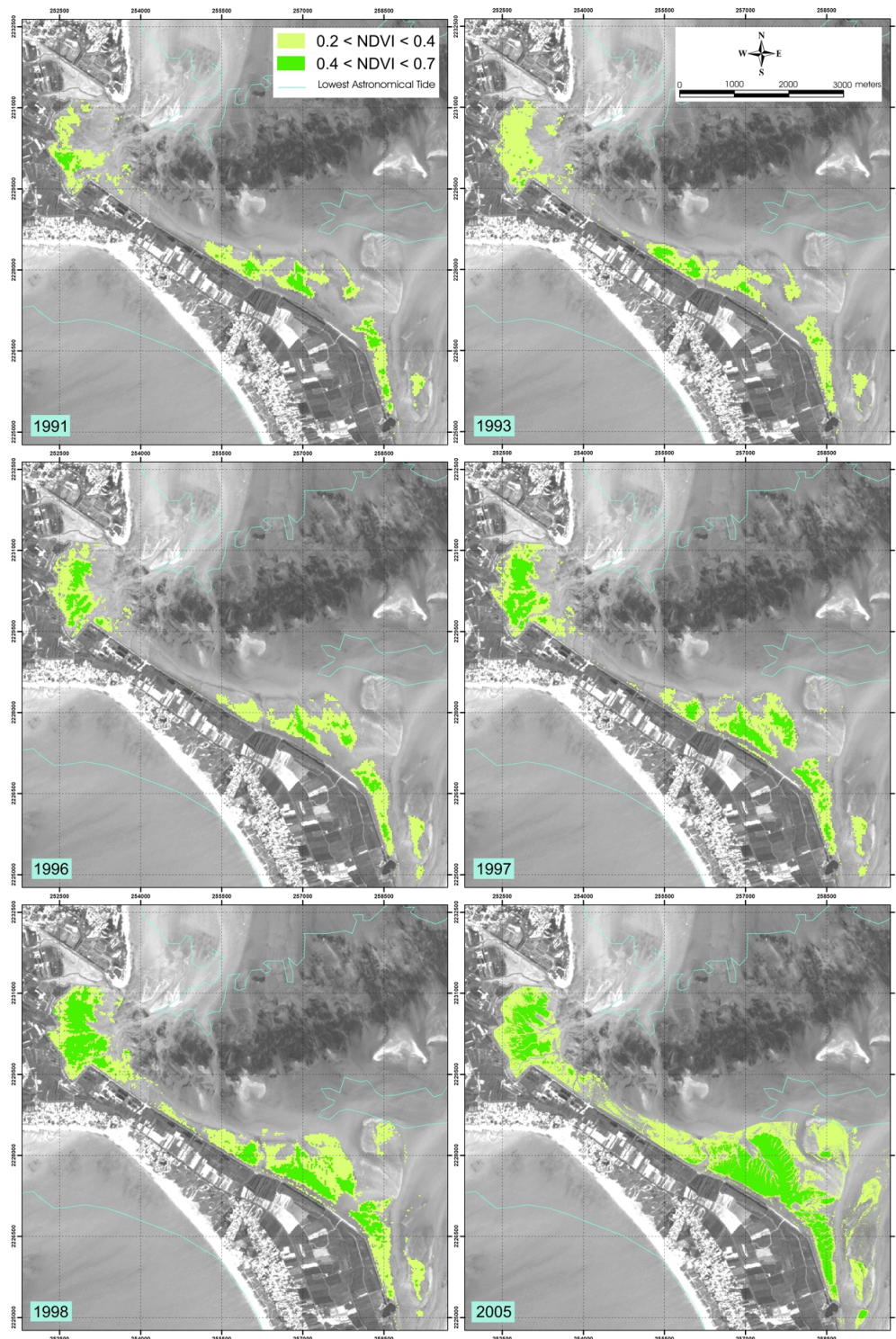


FIGURE 3.8 – Evolution of the spatial distribution of *Zostera noltii* seagrass beds from 1991 to 2005. Seagrasses are mapped using the 0.2-0.7 NDVI range, excluding the values for which low seagrass coverage can be confused with microphytobenthos biofilms. The densest part of the meadows was identified by an NDVI range from 0.4 to 0.7. Map coordinates in Lambert II extended

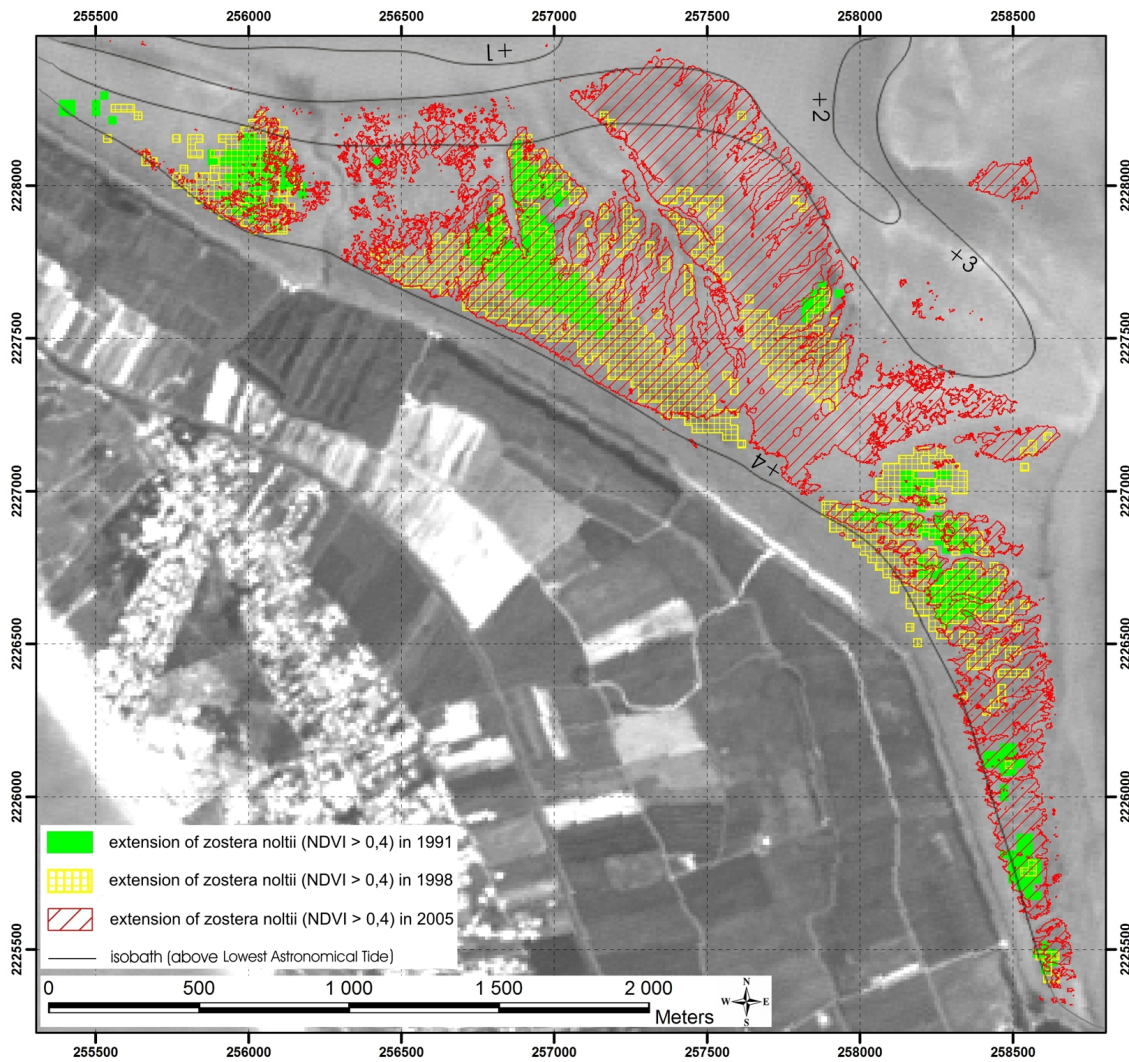


FIGURE 3.9 – Spatial evolution of the dense *Zostera noltii* meadow areas (NDVI > 0.4) from 1991 to 2005 for the main stand of Bourgneuf Bay. Map coordinates in Lambert II extended.

showed a pattern with maximum biomass around +3.5 m LAT and lower biomass in the upper intertidal and lower intertidal zones (Fig. 3.10). The biomass range varied from 29 to 312 gDW.m⁻², and the mean biomasses retrieved from the image in the two transects (Fig. 3.10), were, respectively, 129.7 gDW.m⁻² (southern transect, S.D. = 82.2gDW.m⁻², n = 39) and 153.2 gDW.m⁻² (northern transect, S.D. = 70.5gDW.m⁻², n = 39). The mean biomass measured in situ in September 2006 in the southern stand, 150.9gDW.m⁻² (S.D. = 65.9gDW.m⁻², n = 11), was not significantly different from the value obtained in 2005 (t-test, p = 0.75).

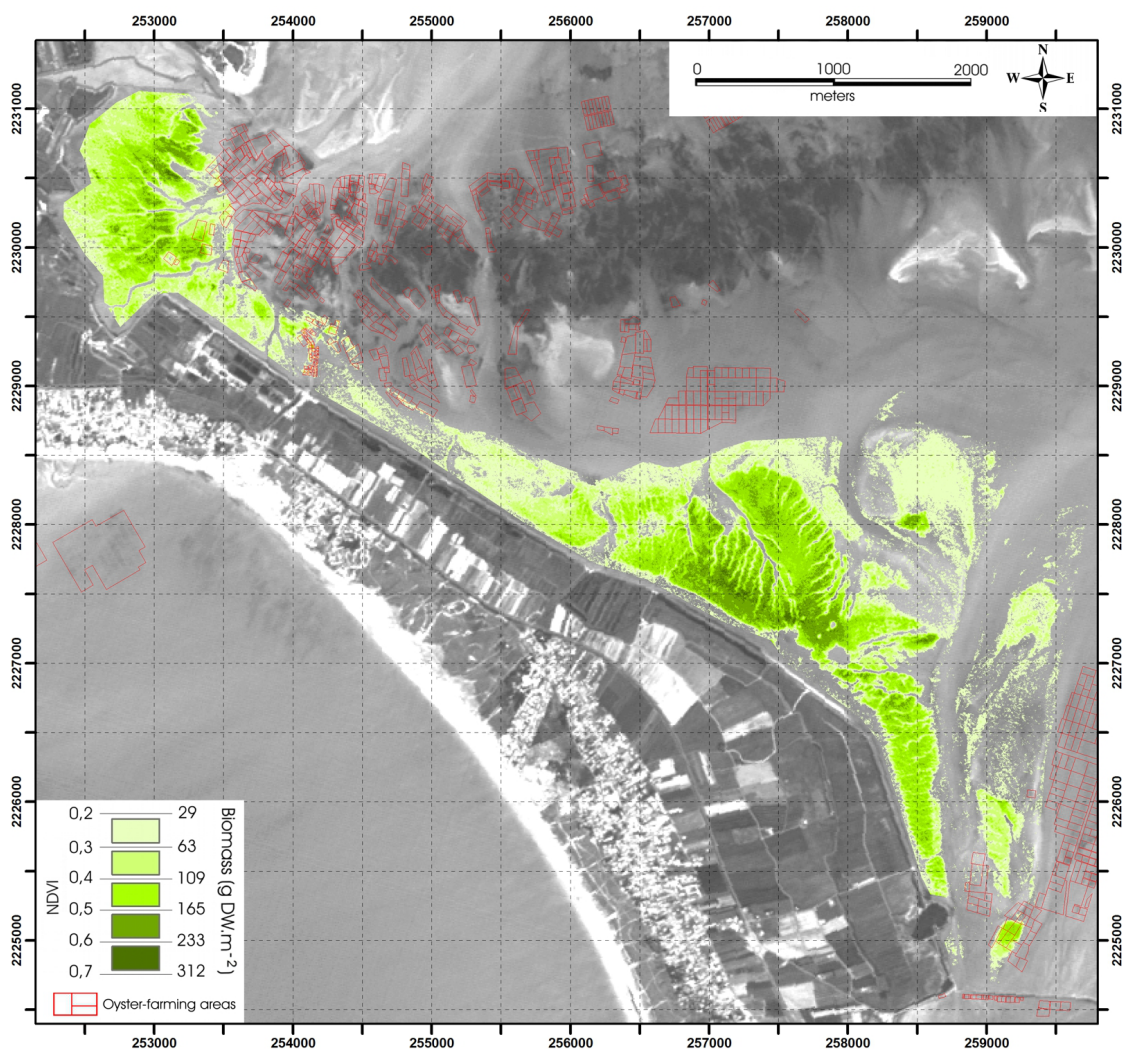


FIGURE 3.10 – Spatial distribution of the above-ground biomass of *Zostera noltii* beds in Bourgneuf Bay. Calibration of the September 2005 SPOT image with the biomass-NDVI relationship (Fig. 3.7). The biomass range varied from 29 to 312 gDW.m^{-2} , and the mean biomasses retrieved from the image in the two transects T1 and T2 were respectively 129.7 gDW.m^{-2} , (S.D. = 82.2 gDW.m^{-2} , $n = 39$) and 153.2 gDW.m^{-2} (S.D. = 70.5 gDW.m^{-2} , $n = 39$). Map coordinates in Lambert II extended.

3.1.5 Discussion

3.1.5.1 Seagrass spectral reflectance

Both seagrass species were spectrally distinct from macro- and microalgae, particularly at NIR wavelengths. This NIR distinction was still present at SPOT-HRV sensor spectral resolution, while no differences could be detected in the visible range. This confirms the relevance of the 700-900 nm wavelength range for mapping intertidal vegetation compared

to submerged vegetation with a low NIR signal (Armstrong, 1993). However, residual water layers on the tidal flats affect NIR reflectance as soon as 800 mm (Combe et al., 2005). At high spectral resolution, *Z. noltii* may be distinguished from *Z. marina* using their respective NIR slope features, which might be related to the influence of epibionts (Fyfe, 2003). Indeed, Armstrong (1993) reported a similar slope increase in NIR reflectance for a *Thalassia testudinum* leaf fouled by algal epiphytes vs. a green unfouled one. The same pattern was observed for *Posidonia australis* (Fyfe, 2003). The *Z. noltii* NIR specific response may be due to the diatom *Cocconeis scutellum*, which forms a monolayer of cells at the leaf surface (Lebreton et al., 2009). However, diatom biofilms are partially transparent and their spectral response is fundamentally influenced by the substratum in the NIR (Mélédér et al., 2003a). It was beyond the scope of this work to analyze this phenomenon further, but we suggest that *Z. noltii*-*C. scutellum* represents an attractive duo for future spectroscopic studies of epiphytism. Field investigations in 2005 showed that *Z. noltii* was the main living macrophyte in the mapped intertidal area, while a few senescent drifting macroalgae were occasionally present. The summer development of filamentous green macroalgae observed in the southern Marennes-Oléron meadow (Barillé, pers. comm., 2006) did not occur in Bourgneuf Bay. The spectral detection of vegetation equated to the detection of *Z. noltii*, even though confusion with microphytobenthos could occur at the lowest reflectance values. The NDVI threshold proposed in this study, to discriminate seagrass from benthic diatoms, may not be restrictive enough for the angiosperm. However, high biomass benthic diatoms biofilms do not occur in the sandy-muddy meadow, contrary to the eastern mudflats of the bay, where mesoscale epipelagic assemblages, characterized by NDVI values up to 0.3, have previously been remotely sensed with SPOT multispectral images (Mélédér et al., 2003b). This threshold may also erroneously detect seagrass when sparse macroalgae are found attached to endofaunal bivalve shells, which may happen in the bay. The validity of this threshold should be tested in future investigations, since it has a strong influence on total surface estimation. A higher spectral resolution would allow a finer discrimination using characteristic absorption features in the visible wavelength range. A number of analytical techniques are available for estimating biomass from reflectance spectra (Murphy et al., 2005) but their application at the ecosystem level depends on the availability of hyperspectral images. Simple multispectral band-ratio indices

Tableau 3.4 – Possible explanatory mechanisms for the downward expansion of *Zostera noltii* beds from 1998.

1. More light	(a) A trend exists in increasing light fluxes at the water surface (b) Tidal emersion pattern changes, due to local accretion (c) Attenuation declines due to less re-suspension, less phytoplankton or less periphyton	No trend detected (1970-2005) Local accretion observed Periphyton reduction plausible : reduction in nutrient load observed
2. Higher temperature	Net photosynthesis increases due to changing temperature	Not very plausible (optimum curve)
3. Sediment becomes suitable	Absence of previously intense bioturbation	No data

should be compared with other hyperspectral indices, such as the Red Edge Inflection Point, commonly used for terrestrial vegetation (Blackburn, 1999), and those estimated from the derivative analysis (Demetriades-Shah et al., 1990), or retrieved after Gaussian deconvolution (Barillé et al., 2007). The actual NDVI-based biomass calibration applied to the SPOT image provided biomass values consistent with field data, though not synchronous. However, they are also consistent with summer maximal above-ground biomass measured in nearby ecosystems, namely the southern Arcachon Bay (110-150 gDW.m⁻²) and the northern Morbihan Gulf (70-120 gDW.m⁻²) (Auby & Labourg, 1996). Nevertheless, the robustness of this quantitative relationship should be tested over an annual cycle to account for pigment variability linked to the irradiance seasonal cycle (Jiménez et al., 1987). In addition, the reflectance saturation process at increasing biomass must be further investigated, since it will set a limit on the detection of the highest biomass.

3.1.5.2 Seagrass beds at Bourgneuf Bay

A significant linear increase in seagrass areal extent was observed over a 14-year period from 1991 to 2005, with a concomitant higher increase in the densest part of the meadow. Similar increase in seagrass cover has been reported for the nearby Brittany region (Hily et al., 2003) and in the Wadden Sea (Reise & Kohlus, 2008). This trend diverges from the overall decline in seagrass habitats recognized worldwide (Short & Wyllie-Echeverria, 1996; Orth et al., 2006). A posteriori interpretations trying to relate this expansion with

partial historical data is not straightforward and the plausibility of explanatory mechanisms is presented Table 3.4. The Bourgneuf Bay environment is characterized by limited direct freshwater inputs from the adjacent marshes and cultivated land upstream (annual average daily-flow rate of the main outlet $<6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, Barillé-Boyer et al. (2001)). The influence of the Loire River, which may be crucial with respect to the fluvial discharge (annual average of ca. $1000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) remains controversial (Gouleau (1975); Barillé-Boyer et al. (2001) but see Froidefond et al. (2003)). Nutrients of the Loire River did not show a significant increase from 1985 to 2003 (IFREMER et Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, 2003) except for nitrates, which steadily increased up to 1998 and then declined. This decline may have limited the periphyton load on the seagrass leaves, therefore improving the light conditions. Suspended particulate matter concentrations within the bay did not show any trend in the past two decades, with semi-diurnal tidal variations equivalent to the annual variability (Haure & Baud). A possible explanation of the bed extension can be linked to the tidal flat accretion estimated by Gouleau (1975) at $+0.01 \text{ m} \cdot \text{an}^{-1}$, a conservative estimate obtained during drought periods with low fluvial discharges. A 14 cm positive accretion, estimated for this study, may have increased the duration of emersion and thus improved the seagrass light history conditions in the mid-intertidal zone, as suggested by the observed expansion downwards. Vermaat & Verhagen (1996) have shown that *Z. noltii* photosynthesis largely occurred during low tide in a similar turbid estuary. Meanwhile, the upper limit of the meadow remained almost unchanged, with a marked delimitation probably reflecting a physiological threshold above which the negative effects of desiccation cannot be counterbalanced (Keller & Harris, 1983). Light availability is probably one of the most significant factors explaining *Z. noltii* spatial distribution in Bourgneuf Bay, being severely restricted by turbidity and reaching its highest values around low tide, according to a typical tidal resuspension process. The potential positive co-influence of a temperature and carbon dioxide increase linked to global climate change (Short & Neckles, 1999) remains hypothetical but, in Bourgneuf Bay, the increase in water temperature has already boosted the reproduction of cultivated oysters, with an unexpected proliferation of feral populations disseminated from oyster-farming sites (Cognie et al., 2006; Dutertre et al., 2010). The annual changes in insolation do not show however a similar increasing pattern. The 14-year expansion described in this study has

to be confirmed since *Z. noltii* meadows can be highly dynamic over short time scales (Philippart & Dijkema, 1995; Charpentier et al., 2005). Nevertheless, Bourgneuf Bay is an open coastal bay less sensitive to large fluctuations and extreme events than enclosed systems (Frederiksen et al., 2004a). The observed gradual linear increase indicates that the 1999 winter storm, which broke sea dikes and spilled heavy fuel oil from the Erika into the bay (Laubier et al., 2004), did not significantly affect the seagrass abundance, as confirmed by field observations. The analysis of recent SPOT images, along with historical aerial photographs (back to 1932, Glémarec et al. (1997)) should bring a wider temporal perspective of *Z. noltii* variations in the bay. Eventually, the absence of a previously intense bioturbation, which may have limited the spread of intertidal seagrass before 1998 (Philippart, 1994; Dumbauld & Wyllie-Echeverria, 2003), remains hypothetical (Table 3.4).

3.1.5.3 Local threats for *Z. noltii* seagrass beds

Oyster aquaculture is a significant coastal activity in the bay. Oyster-farming structures occupy ca. 10% of the intertidal area, and seagrass beds are surrounded by oyster-farming sites. In the northern part of the bay, these sites are closely connected with the lower distribution range of *Z. noltii* beds, but overlapping remain limited (Fig. 3.10). However, the possible extension or redistribution of farming sites in the vicinity of seagrasses should be considered carefully. Despite the generally negative impact of aquaculture (Short & Wyllie-Echeverria, 1996; Orth et al., 2006), interactions between seagrass and bivalves are not only unilateral and detrimental (Alexandre et al., 2005; Dumbauld et al., 2009). In the similar context of a shellfish ecosystem, Ward et al. (2003) did not observe any detectable losses of *Z. marina* beds, despite an increase in the number of oyster racks. In fact, two positive feedback interactions have already been identified. Suspension-feeding bivalves produce a considerable amount of biodeposits (pseudofaeces and faeces) consisting of a fraction of organic particles, bound with mucus. The mineralization of these biodeposits, along with bivalve dissolved excretion, releases significant amounts of nutrients at the water-sediment interface (Smaal & T.C., 1993). In the Baltic Sea, Reusch et al. (1994) showed that the growth of *Z. marina* was stimulated by the nutrients released by *Mytilus edulis* beds. Seagrass may also become a trophic resource for cultivated bivalves, following

the decomposition of above- and below-ground plant tissues. The oyster *Crassostrea virginica* can use refractory C and N from marine angiosperms after bacterial mediation of detrital complexes (Crosby et al., 1990). In Bourgneuf Bay, the diet of *Crassostrea gigas*, studied in the eastern part of the bay by stable isotope analysis, was characterized by a substantial contribution of plant detritus (Decottignies et al., 2006). A more worrying anthropogenic factor in this bay is the increasing recreational hand fishing of endofaunal bivalves during low tide in the *Z. noltii* beds. In the past 3-4 years, there has been a significant increase, although not quantified, in a wild population of Manila clam, *Ruditapes philippinarum*. This highly prized resource, which can be sold at 20 euros per kg, is exploited by ca. 50 professionals, but also attracts thousands of amateurs, leading to very destructive practices using various types of rake. Moreover, the seagrass beds are accessible even during some neap tides, so there can be almost daily direct mechanical damage. The repeated stamping is such that wide paths of bare muddy sediment have been created in the meadows, which can even be detected by remote sensing. This threat, already mentioned a decade ago (Den Hartog & Hily), should now be seriously considered but the current lack of data hampers a rigorous assessment. Other factors could have a potential impact, although presumably less harmful than the previous one. Bourgneuf Bay intertidal seagrass should be protected against benthic trawling by a regional restriction limiting this activity to one nautical mile from the shoreline, beyond their lower intertidal limits. Examinations of aerial photographs do not show the characteristic lines of bare sediment within the beds, resulting from destruction of the habitat along dredge tracks (Hily et al., 2003). Eventually, the effect of biomass consumption by the Brent goose *Brenta bernicla* should be addressed. Indeed, Bourgneuf Bay is a significant wintering site on the French Atlantic coast (Mahéo, 1994), with a population reaching ca. 8000 individuals in some years.

3.2 Étude de la dynamique des herbiers de *Z. noltii* depuis 2005 à partir des images multispectrales SPOT

L'étude de la dynamique des herbiers de *Zostères* par télédétection a été complétée par le traitement de 4 images SPOT de 2006 à 2009 (Tableau 3.5). Cependant, les images de 2007 et 2008 ayant été acquises en juin et juillet, elles ne sont traitées qu'à titre d'illustration, ne pouvant être réellement comparées avec celles acquises lors des mois où le développement des herbiers de *Z. noltii* est le plus important (fin août, septembre et début octobre). Les images SPOT fournies par la société SPOT image sont corrigées radiométriquement (correction des distorsions dues aux écarts de sensibilité entre les détecteurs de l'instrument) et géométriquement. Malgré cela, il a été nécessaire de recalibrer les images afin qu'elles se superposent correctement, à partir de points dont les coordonnées géographiques sont connues. L'ensemble des images SPOT a ensuite été soumis à une correction atmosphérique. Les deux méthodes utilisées pour les images hyperspectrales ont été appliquées aux images, l'empiric line avec une référence blanche et une référence noire (respectivement un sable sec de haut de plage 47°04'45N ; 2°02'24W et un bassin de retenue d'eau 47°04'7N ; 2°08'W) et l'application du modèle de transfert radiatif MODTRAN utilisé par le module FLAASH, décrit précédemment. Puis le même masque géographique basé sur la bathymétrie, les zones rocheuses et les parcs à huîtres a été appliqué aux images afin de ne prendre en considération que la zone intertidale à sédiment sablo-vaseux, où se développent des herbiers.

Tableau 3.5 – Images satellitaires SPOT utilisées pour la cartographie de la dynamique des herbiers de *Zostera noltii* dans la baie de Bourgneuf depuis 2005. T.U. = Temps Universel.

Satellite	Date d'acquisition	Résolution spatiale(m)	Heure d'acquisition (T.U)	Heure de basse mer (T.U)	Coefficient
SPOT 2	6/09/2006	20	10 :56	8 :24	77
SPOT 2	2/06/2007	20	11 :23	10 :29	74
SPOT 2	22/07/2008	20	11 :13	12 :28	80
SPOT 5	8/09/2009	10	11 :22	11 :46	87

Tableau 3.6 – Évolution de la surface totale (ha) et du pourcentage de zones denses des herbiers de *Zostera noltii* en baie de Bourgneuf entre 1991 et 2009. La surface totale des herbiers est estimée à partir des valeurs de NDVI extraites des images satellitales, et comprises entre 0,2 et 0,7. La partie plus dense des herbiers est caractérisée par des valeurs de NDVI comprises entre 0,3 et 0,7.

Année	Surface totale (ha)	Surface de l'herbier peu dense (ha)	Surface de l'herbier dense (ha)	Fraction dense de l'herbier (%)
1991	208	101	107	52
1993	236	118	118	50
1996	249	102	147	59
1997	313	112	201	64
1998	423	143	280	66
2005	586	288	298	51
2006	437	149	288	66
2009	452	296	156	34

Afin d'obtenir la cartographie du recouvrement spatial des herbiers, la même méthode que celle décrite précédemment (Barillé et al., 2010) a été employée : les valeurs du NDVI ont été calculées sur chaque pixel de l'image pour ne garder que celles supérieures à 0,2 et inférieures à 0,7, seuils déterminés à partir des spectres de laboratoire et terrain des herbiers de *Z. noltii*. Cependant, entre 0,2 et 0,3, une confusion a été observée avec les pixels de microphytobenthos, deux classes de valeurs du NDVI ont donc été créées à partir d'un seuil intermédiaire : la première classe traduit la présence d'herbier peu dense, une confusion restant possible avec la présence de microphytobenthos ; tandis que la deuxième classe indique les zones exclusives et denses des herbiers à *Zostera noltii*. Le calcul du seuil intermédiaire de NDVI a été réalisé grâce à l'analyse comparée de l'image multispectrale SPOT du 8 septembre 2009 et de l'image hyperspectrale acquise le 22 septembre 2009. Une cartographie finale distinguant les zones peu denses (1ère classe de valeurs du NDVI) des zones denses des herbiers de zostères (2e classe de valeurs du NDVI) a été obtenue à partir de l'ensemble des images SPOT disponibles (Fig. 3.9 et Fig. 3.12). Cette cartographie a permis d'obtenir les valeurs surfaciques (ha) relatives à la présence d'herbiers denses entre 1991 et 2009 (Tableau 3.6)

Une augmentation de la surface occupée par les herbiers avait été constatée entre 1991 et 2005 (Barillé et al., 2010) sur les images SPOT. Néanmoins, entre 2006 et 2009, les parties denses des herbiers de *Zostera noltii* semblent avoir nettement régressé (Fig. 3.11, Fig. 3.12 et Tableau 3.6) : les surfaces associées à ces zones denses sont ainsi passées de 288 ha en 2006, à 156 ha en 2009 (tableau 4, Fig.13). En 2009, les zones d'herbiers denses

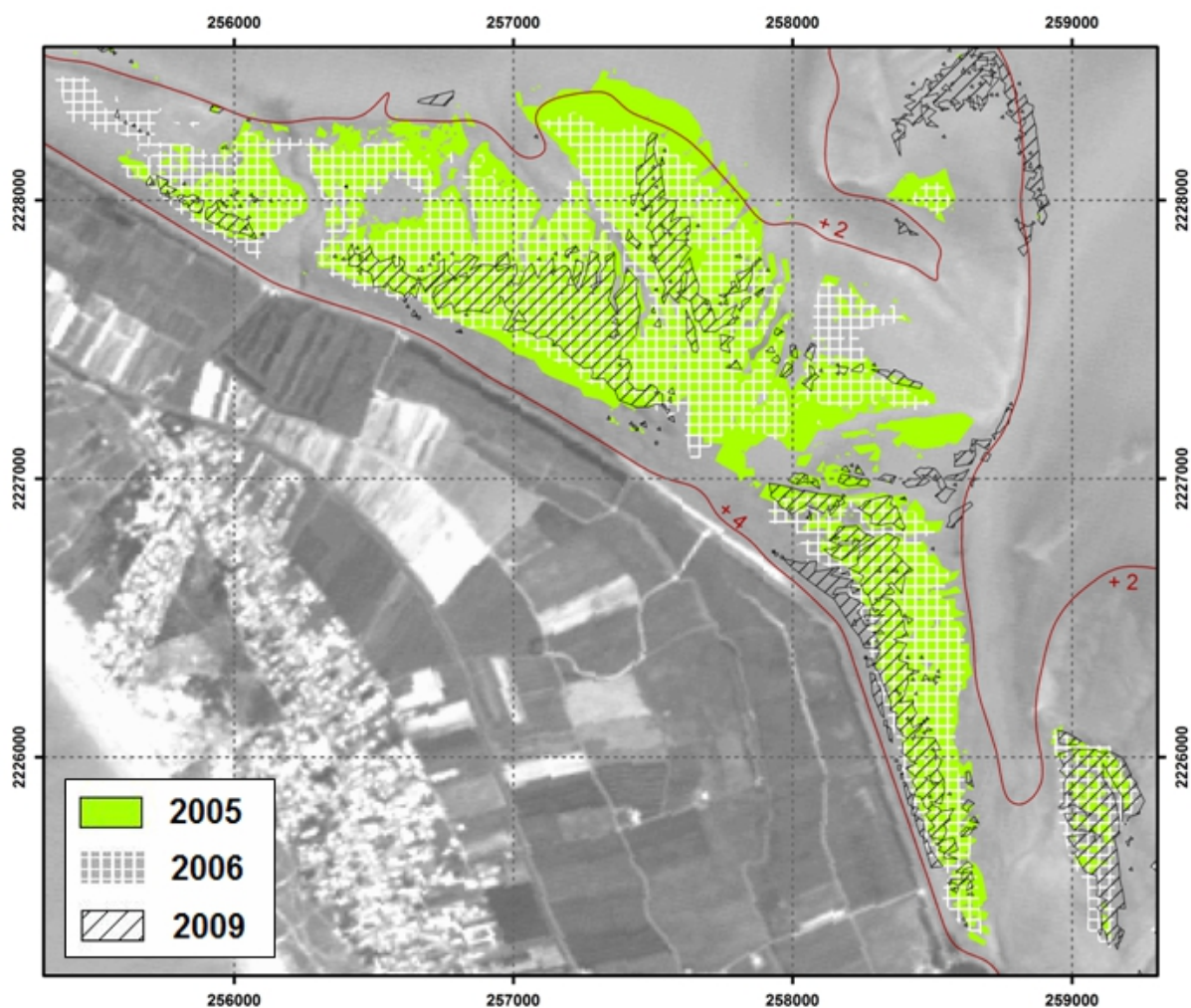


FIGURE 3.11 – Évolution spatiale des zones à forte densité des herbiers de *Zostera noltii* ($NDVI > 0,3$) en baie de Bourgneuf de 2005 à 2009. Les lignes bathymétriques ajoutées à la carte sont issues de données acquises lors d'une campagne de mesures par laser aéroporté (LIDAR) réalisée en 2008 dans le cadre du programme régional GERRICO. Les coordonnées de la carte sont en Lambert II étendu.

semblent en outre plus morcelées en comparaison avec les autres années (Fig. 3.12). Il faut néanmoins remarquer qu'en dépit de la régression de la surface totale des herbiers cette année-là, de nouvelles zones denses se sont développées aux alentours de l'isobathe +2m, ce qui confirme la tendance des herbiers à s'accroître vers la partie inférieure de la zone intertidale. La superficie de l'herbier en 2009 est quasiment descendue jusqu'à celle de 1996. On peut néanmoins remarquer que l'herbier croît probablement d'abord en son cœur, où il atteint déjà des biomasses plus importantes qu'ailleurs en juin et juillet (images de 2007 et 2008). L'herbier de 2007, cartographié pourtant au mois de juin, semble déjà avoir

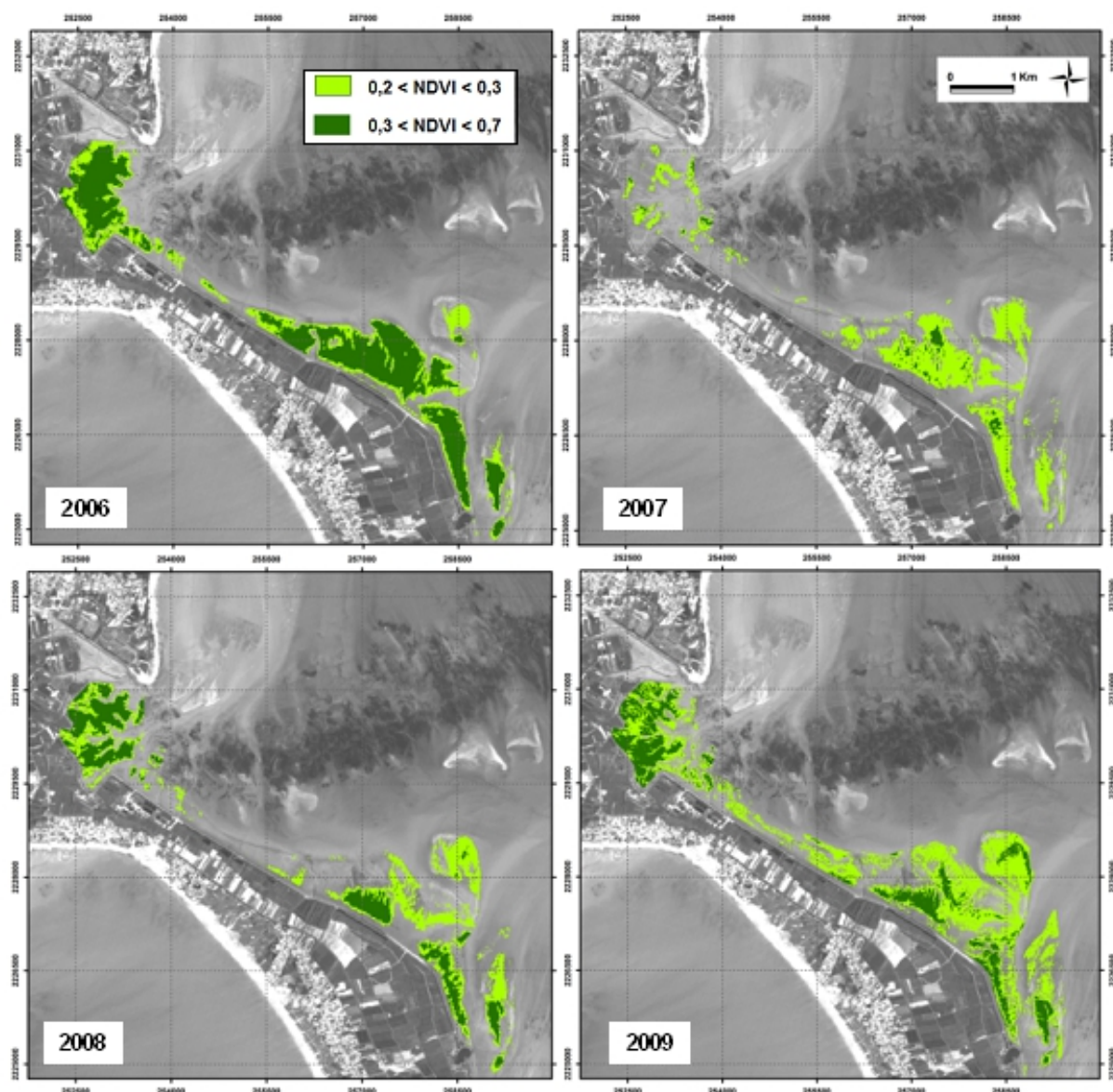


FIGURE 3.12 – Évolution de la répartition spatiale des herbiers de *Zostera noltii* en baie de Bourgneuf entre 2006 et 2009 à partir de calcul de NDVI sur les images SPOT.

un recouvrement plus important que l'herbier cartographié en juillet 2008, excepté dans la zone protégée par le port de Noirmoutier-en-l'Île, plus au nord. L'herbier a cependant des biomasses déjà plus importantes, dans la zone stable, n'ayant pas ou très peu bougé depuis 1991, l'herbier de 2007 n'étant qu'au début de sa croissance et n'a pas encore atteint son développement maximal.

3.3 Evaluating the potential of hyperspectral data for seagrass biomass assessment

A. BARGAIN, M. ROBIN, P. ROSA, P. LAUNEAU, L. BARILLÉ

Article à soumettre à *International Journal of Remote Sensing*.

3.3.1 Abstract

The potential of mapping the intertidal *Zostera noltii* seagrass beds using hyperspectral data was studied using an HySpex hyperspectral camera image acquired in September 2009, during the highest annual cycle biomass development stage of *Z. noltii*. Two methods for seagrass cover assessment were used and compared with field sampling : one method using vegetation indices (VIs) based on specific spectral absorption bands and the other method using the Spectral Angle Mapper applied with the ENVI software. The second method gave better results for seagrass mapping, although it should be competed with the use of a VI to removed aberrant values. However, results obtained with VIs only were not so far from the SAM, and showed the possibility of using those simplest method for seagrass mapping. In both cases, pixels with low cover of *Z. noltii* were removed, which signified that lowest densities of *Z. noltii* can not to be mapped using remote sensing. Furthermore, the leaf biomasses were also studied and compared using two process, a quantitative linear relationship between a VI, the Modified Simple Ratio ($mSR_{(705)}$ [Sims & Gamon 2002](#)), and biomass values, obtained with laboratory measurements and a linear spectral unmixing. Those results were compared with seagrass biomass samplings measured in the field during the same period as the image acquisition, which showed a better efficiency using the $mSR_{(705)}$ for *Z. noltii* biomass assessment using hyperspectral data. The methods has been applied to two images, acquired in September 2010 and August 2011. The seagrass cover showed the same global pattern as the results obtained in [Barillé et al. \(2010\)](#), increasing in coverage and biomass from 2009 to 2011.

Keywords : Seagrass distribution ; Hyperspectral remote sensing ; Spectral Angle Mapper ; Linear unmixing ; Visible-infrared remote sensing ; Bourgneuf bay ; *Zostera noltii*

3.3.2 Introduction

Although seagrass species colonize a small area of the ocean, with only 0.15% of the total surface ([Charpy-Roubaud & Sournia, 1990](#)), they are one of the most productive ecosystem on earth ([Short & Neckles, 1999](#); [Hemminga & Duarte, 2000](#)) and play a critical role in marine functioning. Indeed, extensive beds of seagrasses provide many valuable resources like feeding or nursery habitat for many species, including commercial, stabilizing bottom sediment or improving water quality. In that way, they need to be watched over carefully for a good management and protection, within a long time scale, to evaluate either their spatial dynamic or health and status. This is usually done with assessment of various quantitative parameters such as biomass, green leaf area index, density or chlorophyll content ([Creed & Amado Filho, 1999](#); [Duarte & Chiscano, 1999](#); [Eckrich & Holmquist, 2000](#); [Kendrick et al., 2000](#); [Ward et al., 2003](#); [Turner & Schwarz, 2006](#)). Biomass is a good variable to assess seagrass beds vitality, and considerable progress in estimating this variable has been made over the past three decades ([Duarte & Chiscano, 1999](#)). Drawing up a good mapping and spatially extensive information acquisition of those habitat around the world appeared thus to be essential and usefull for assessing changes over time ([Phinn et al., 2008](#)). Remote sensing have already been successfully applied for seagrass mapping ([Guillaumont, 1991](#); [Meinesz et al., 1991](#); [Kirkman, 1996](#); [Mumby et al., 1997](#); [Chauvaud et al., 2001](#); [Dekker et al., 2005](#); [Gullström et al., 2006](#); [Phinn et al., 2008](#); [Howari et al., 2009](#)), providing synoptic assessment of this habitat and being a cost-effective method for detecting large changes in seagrass distribution ([Mumby et al., 1999](#)).

Remote sensing is actually an efficient tool to obtain a synoptic description of all surfaces in the world, including the less accessible, with a regular monitoring in time and space, and being moreover geometrically highly repeatable ([Dekker et al., 2005](#)). However, the majority of the studies have been limited to multispectral devices, using few broad band of satellite data and coarser spatial resolution to map seagrass species. Only few studies used hyperspectral images, having a higher spatial and spectral resolution than satellite images and providing the ability to discriminate beds that are small and patchy ([Fyfe, 2004](#)), to map seagrass species ([Phinn et al., 2008](#)). Nevertheless, nume-

rous methods, usually derived from established methods in multivariate statistics (Tsai & Philpot, 1998; Yuan & Zhang, 2008), have been developed for hyperspectral remote sensing, with both a higher number of bands available and a higher spectral resolution, and this tend to be increasingly used. Most of the methods lean on the selection of specific absorption bands on the reflectance spectrum recorded by the sensor, to optimize the existing algorithms or create new algorithm of multispectral data analysis. In that way, narrow-band indices may reduce spectral disturbance and noise caused by external factors (Demetriades-Shah et al., 1990; Peñuelas & Filella, 1998). VIs computed with narrow bands should improved the biomass or Leaf Area Index estimation (Cho et al., 2007) and predict the physiological status of vegetation from proxy or biophysical variable such as chlorophyll or other pigment content, nitrogen content (Haboudane et al., 2002) or plant stress (Zarco-Tejada et al., 1999; Fyfe, 2004), focusing on the specific spectral absorption bands of pigments (Blackburn, 2007). Hyperspectral data allow in particular the estimation of pigment contents within leaves (Chappelle et al., 1992; Blackburn, 1998b), with the potential to map vegetation to species level, provided the plant species under study are spectrally distinct (Fyfe, 2003), with their different pigment composition and content and their leaf physiology, those two parameters ruling the global shape of the spectrum. Those differences can not be detected with multispectral spectral resolution, spectral bands being too large to highlight those dissimilarities. Moreover, VIs limit the use to only two or three spectral bands, and omit a large part of the information of the reflectance spectrum, narrow band versions of VI having only slightly better accuracy than their broad-band counterparts (Elvidge & Chen, 1995). From this perspective, Elvidge & Chen (1995) found that background effect were most attenuated with derivative analysis, permitting for exemple the detection and position of specific absorption bands not visible on the unprocessed spectrum, enhancing the inflexion points of the spectrum. Several studies have thus indicated that high spectral resolution measurements of the chlorophyll red edge region can be used to detect trace quantities of green vegetation (Elvidge & Chen, 1995) and derivative analysis have often been used to characterize red edge position, being less sensitive to water content. Furthermore, Hyperspectral data allow also the use of different techniques such as inversion model using spectral library (Fearn et al., 2011). The main objective of this study is to evaluate the potential of hyperspectral data for sea-

grass mapping, using different processing methods, a first one focusing on some specific absorption bands using a series of VIs and a second one using the totality of the spectrum shape. Hyperspectral data will contribute to map seagrass habitats in the Bourgneuf bay (French Atlantic coast), as a case study. Moreover, the present paper aims to estimate the spatial distribution of *Z. noltii* biomass at three different dates, using laboratory measurement obtained in [Bargain et al. \(submitted\)](#) and HySpex image acquisitions. This requires the ability to discriminate first the seagrass species from the other ground entities and to quantify the biomass of the plant with regression between VIs and biomass values. Ground survey will be used to validate the results obtained with hyperspectral remote sensing.

3.3.3 Data and Methods

3.3.3.1 Study area

Bourgneuf Bay is a macrotidal bay located on the French Atlantic coast, South of the Loire Estuary (2°10'W, 46°57'N) (Fig. 3.13). It is exposed both to marine and Loire influences, with a maximum tidal amplitude of 6 m during spring tides and receiving freshwater inputs from the 980 km² watershed of the river Loire, making it a highly turbid bay (concentrations of suspended particulate matter ranging from 27 to 129 mg.L⁻¹). This bay, with more than 30% of its total surface constituted an intertidal zone (more than 100 km²), is colonized in its western part protected by the Noirmoutier Island by dense seagrass beds of *Zostera noltii*, with more than 580 ha surface recorded by [Barillé et al. \(2010\)](#) in 2005 using multispectral remote sensing. *Z. noltii* grows as monospecific beds, in sandy-muddy sediment, forming both large beds and less than 1 m² isolated patches. Seagrass beds are under different anthropogenic influences : the bay is a site of extensive aquaculture of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), ranking sixth in France with a production of 8 600 metric tons on 1 000 ha of intertidal cultures (2001 data), and of increasing recreational hand fishing of endofaunal bivalves directly in the beds. Despite of those impacts, seagrass beds in the Bourgneuf bay are increasing in surface between 1991 and 2005 mostly in the lower part of the intertidal zone, in areas unoccupied by oyster-farming (Fig. 3.13), with highest biomass values in the seagrass bed core ([Barillé et al., 2010](#)).

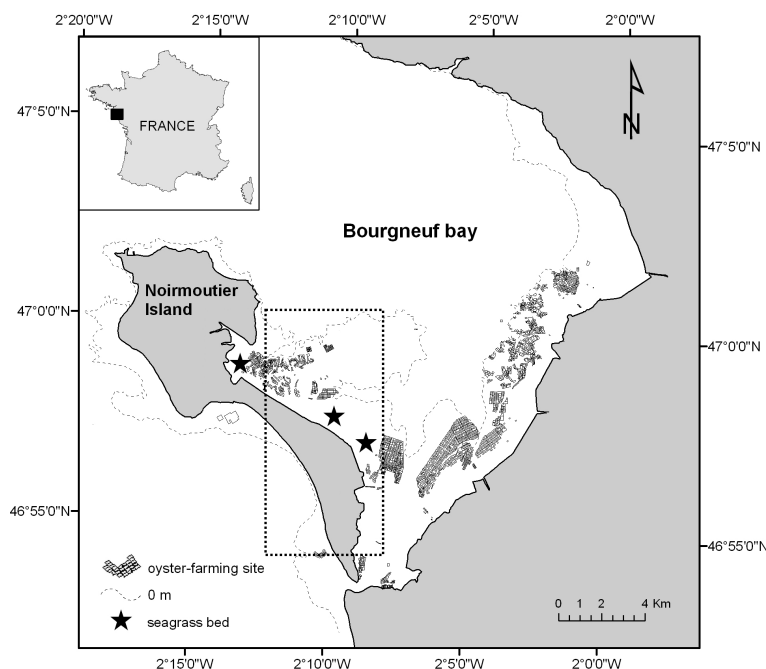


FIGURE 3.13 – Location of the Bourgneuf Bay (France) and the main *Zostera noltii* beds (black stars). Oyster-farming (black polygons) sites in the intertidal zone are situated next to the main *Z. noltii* beds. The dotted gray rectangle indicates the spatial extent of the 2009 HySpex image

3.3.3.2 Hyperspectral image and processing

Three hyperspectral images were acquired in 2009, 2010 and 2011 (Table 3.7) with HySpex VNIR-1600 airborne sensor (developed by Norsk Elektro Optikk), in the GER-RICO program (Gestion Globale des Ressources Marines et des Risques dans les Espaces Côtiers) supported by the Pays de Loire region. The images were taken according to optimal imaging criteria for the acquisition of seagrass distributional data : tidal stage, plant growth, sun angle, and atmospheric conditions (Orth & Moore, 1983). They were acquired at low tide during the highest annual cycle biomass development of *Z. noltii*, which is characterized in Western Europe by a unimodal distribution, with a maximum development in summer (Philippart & Dijkema, 1995; Auby & Labourg, 1996; Vermaat & Verhagen, 1996; Bargain et al., submitted). HySpex sensor is characterized by 160 spectral bands, between 400 and 1000 nm, with a spectral resolution of 4.5 nm and spectral sampling of 3.7 nm, scanning the scene using a pushbroom mode (line by line). The images were

Tableau 3.7 – HySpex imagery used to assess *Z. noltii* spatial distribution in Bourgneuf Bay (France). U.T.= universal time.

Acquisition date	Time of acquisition (U.T.)	Time of low tide (U.T.)	Number of flight lines
September 22, 2009	11 :00	11 :53	12
September 10, 2010	11 :00	10 :46	12
August 29, 2011	11 :00	10 :14	14

acquired at 2600 m altitude, allowing a spatial resolution of 1×1 m. At least 12 to 14 flight lines were necessary to have nearly complete view of seagrass beds zone. HySpex images was georeferenced and geometrically corrected by ActiMar (French company for airborne campaigns), in the UTM 30N system, with the GPS data recorded simultaneously to airborne image acquisition. The processing of HySpex imagery applied in the laboratory consisted in atmospheric corrections and reflectance retrieval and flat field adjustments of surface reflectance spectra. FLAASH atmospheric correction model (Fast Line-of-sight Atmospheric Analysis of Spectral Hypercubes), incorporating the MODTRAN4 radiation transfer code (Adler-Golden et al., 1999; Matthew et al., 2000), was then used to remove aerosol effects. This atmospheric model used image acquisition parameters such as the specific sensor settings, the altitude, the flight date and time, and the position in latitude and longitude, supplemented with the U.S. standard atmospheric model profile and a maritime aerosol model with a visibility set of 40km. The 820 nm peak was used to estimated the atmospheric vapor water. Furthermore, the images were calibrated to reflectance with the empiric line method (Smith & Milton, 1999), using a same bright (white) reference for the three dates (dry sand in the upper beach $2^{\circ}11'18W$, $46^{\circ}56'37N$). Spectral responses of the targets were obtained with an Analyzed Spectral Device (ASD Fieldspec) field portable spectroradiometer, measuring the radiance ($mWcm^{-2}nm^{-2}sr^{-1}$) between 350 to 2500 nm with a spectral sampling width of 1.4 nm between 350 and 1050 nm and a spectral resolution from 3 to 10 nm. They were resampled to HySpex sensor spectral resolution and regressions were calculated between *in situ* targets reflectance and target digital numbers retrieved from each images. As seagrasses in the bay only grow on sandy or muddy substratum (Bargain et al., 2012) of the intertidal zone, a digital mask was used for further analysis to eliminate land areas and rocky areas, as well as zones bellow the bathymetric limit of 0m LAT (lowest astronomical tide).

3.3.3.3 Laboratory spectral measurements

Prior to image processing, laboratory measurements were made using the same spectroradiometer. All the methodology of the experiment is detailed in [Bargain et al. \(2012\)](#). The leaves used for spectral measurement were sampled in the Bourgneuf bay in September 2009, the same period as the image acquisitions, brought back in a cooler and processed the same day. Because of the strong influence of water on spectral absorption above 900 nm, spectral responses were recorded only in the visible and near infrared (NIR) portions of the spectra (400-900 nm). Measurements of bare sediment and high *Z. noltii* biomass were acquired (leaves were piled on the sediment in several layers, to entirely cover the sediment, and reach an important biomass value) to build a spectral library. Leaves were then oven-dried at 60°C during 48 hours and weighed with a high precision balance. Biomasses were reported in relation to surface area and expressed by surface unit, in mg DW m⁻². Spectra obtained from the spectroradiometer were resampled to HySpex spectral resolution, to be used for remote sensing mapping.

3.3.3.4 Data analysis

Two methods were used, compared and validated with field data obtained in 2009 to assess the *Z. noltii* surface cover. The first one is the Spectral Angle Mapper (SAM), performed by ENVI software. It is a useful and efficient technique for species-level monitoring, limiting background or atmospheric influences ([Hestir et al., 2008](#)), being insensitive to gain factor and so to the light variations, as the spectra are normalized before comparison ([Kutser et al., 2006b](#)). It is a supervised classification, which compares the pixel spectra to library spectra defined by the user, and determines the spectral similarity between two spectra by calculating the angle between both treating them as a vector in a space where the number of spectral bands represent the dimensionality ([Kruse et al., 1993](#)). Smaller angle between both spectrum represent closer matches. The rule image was used with threshold values to identify each pixel of the image. As the aim of the study is to discriminate seagrass species to other entities, the spectral library with only the 2 spectra described above were employed. The SAM was used with a maximum angle of 0.1 radians, which gave the optimal results (angles between 0.1 and 0.4 radians were also tested). The

second method used a series of VIs based on the specificity of each reflectance spectrum, with decision rules (threshold values). The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI [Rouse et al. 1973](#); [Tucker 1979](#)) has been first applied to remove all pixels that were not comparable to vegetation. Nevertheless, pixel of low coverage of *Z. noltii* could have been confused with pixels of microphytobenthos, due to their spectral similarity. Spectrum of both of them have been thus compared in order to built a VI able to differentiate one to the other, using threshold values. The method with the highest efficiency for mapping *Z. noltii* cover in the bay has then been applied to HySpex 2010 and 2011 images. The seagrass total surface was estimated for each year and the Index of Relative Change (IRC) was calculated to assess the relative changes between one year to an other, describing the proportion of seagrass lost or gained from year 1 to year 2 ([Frederiksen et al., 2004b](#)), with :

$$\text{IRC} = \frac{\text{loss} + \text{gain}}{\text{loss} + \text{gain} + \text{common}}$$

Loss, Gain and Common refer to the area (m²) of *Z.noltii* that disappeared, was formed or remained in the same position, respectively, from year 1 to year 2. If no change occurred, the index was 0 and if all eelgrass had changed the value was 1. Furthermore, the Agregation Index (AI) has also been used to characterize the seagrass beds. This index measures the level of aggregation of seagrass pixels ([Frederiksen et al., 2004b](#)).

$$\text{AI} = \frac{\text{total adjacent edges of the eelgrass class with itself}}{\text{maximum possible adjacent edges of the eelgrass class with itself}}$$

The AI values range from 0 to 1, the aggregation being maximum with AI=1, which mean that all pixels are aggregated to form one single seagrass bed.

To quantify seagrass biomasses, two methods were then performed on the seagrass pixels obtained above. The first one used a quantitative relationship between the seagrass biomass and a vegetation index (VI) giving the best result for estimating *Z. noltii* biomass, with less sensitivity to seasonal or background variations and a high saturation point ([Bargain et al., 2012, submitted](#)). The VI applied was the Modified Simple Ratio (mSR₍₇₀₅₎), created by [Sims & Gamon \(2002\)](#) to retrieve specular reflectance, using a blue band correction and the reflectance value at 705 and 750 nm, 750 nm being the reflectance

reference and 705 nm the index wavelength, for chlorophyll *a* assessment, less sensitive to pigment saturation, with the following algorithm

$$\text{mSR}_{(705)} = \frac{(R_{750} - R_{445})}{(R_{705} - R_{445})}$$

The relation between biomass and this VI has been calculated in (Bargain et al., submitted) and was a non linear exponential relationship. However, this model have been chosen to be compared with the other index, but the biomass-mSR₍₇₀₅₎ regression could have been modeled by linear relation, which was computed in this study on biomass data obtained in September 2009, which avoid saturation process and is the easiest model to compute further on images. The inverse relationship, determining biomass from VI values has been then applied for each pixels. To compare, a second method, frequently found to be powerful for vegetation analysis (McGwire et al., 2000; Dennison & Roberts, 2003; Combe et al., 2005) was applied : the linear spectral unmixing. This technique admits that all spectra are contained in a mixture and aims to determine the relative abundance of each entity in this mixture, using spectral signature, the pixel spectrum being a linear sum of different pure endmembers spectra weighted by their relative abundance (Hedley & Mumby, 2002b). They are thus linearly proportional to their relative abundance in the sensor field of view ignoring the effects of occlusion and multiple scattering of radiation between elements (Lucas et al., 2002). To perform the spectral linear unmixing, it was necessary to identify endmembers that correspond to the components to be mapped. As seagrass beds have no canopy structure, pixels, which were previously classified as *Z. noltii*, are therefore a mix between background (sandy-muddy sediment) and *Z. noltii* leaf reflectance (Louchard et al., 2003) and the same spectral library as the one built for the SAM was used.

3.3.3.5 Field survey and accuracy assessment

Field data collection effort were done during same period than image acquisitions. In Spetember 2009, a transect perpendicular to the shore line in the seagrass beds was performed, measuring the percent cover of the *Z. noltii* leaves in 10×10 m. cells on a line going from the upper intertidal to the lower intertidal zone. To be done, 5 quadrats

of 50×50cm have been placed within the cell and the average of those 5 quadrats was used to category the total cover of the cell in 5 cover classes : 0 %, 0-25%, 25-50%, 50-75% and 75-100%. To compare field and image processing, each *Z. noltii* pixels obtained from the remote sensing in the 10×10 cells were summed, to approximate the percent cover of *Z. noltii* in the same cell spatial resolution. Each cells with their number of pixels and cover classes were then compared by one-way ANOVA and Tukey tests were used in a posteriori analyses. Moreover, above ground biomass samples were done in the seagrass beds, synchronous to the 3 images (from 15 to 29 field control points), using a 25 cm diameter core, geopositioned using a Ground positioning System (GPS). Leaves were taken and bring back in the laboratory, and processed for biomass measurement with the same method. Image biomass pixels and field measurement were compared using a simple linear regression, $y=ax$ between both measurements. The efficiency of the method has been assessed with the value of the slope (a), being more effective if it is closed to 1, and the coefficient of determination R^2 was used to assess the accuracy of the remote sensing methods.

3.3.4 Results

3.3.4.1 Spectral reflectance and seagrass identification

The two spectra obtained in the laboratory were one of the bare sediment and one of high biomass of *Z. noltii* leaves equal to 260 gDW.m⁻² (Fig. 3.14). The *Z. noltii* reflectance spectrum was characterized by a low reflectance in the visible part (from 400 to 700 nm) due to strong absorption by the photosynthetic and accessory pigments, especially in the blue and red wavelentgh, with a transmittance window in the green wavelength (around 550 nm) and the chlorophyll *a* absorption peak at 675 nm, and higher reflectance in the infrared, forming an increasing slope from 700 to 900 nm. On the contrary, the sediment reflectance spectrum was more regular, increasing slowly from 400 to 900 nm, with small absorption at 675 nm due to the organic content. The microphytobenthos spectrum showed an absorption band around 630 nm which was not visible on the *Z. noltii* spectrum. An index, named the Microphytobenthos Index 2 (I_{mpb2}), an NDVI-like ratio, used this

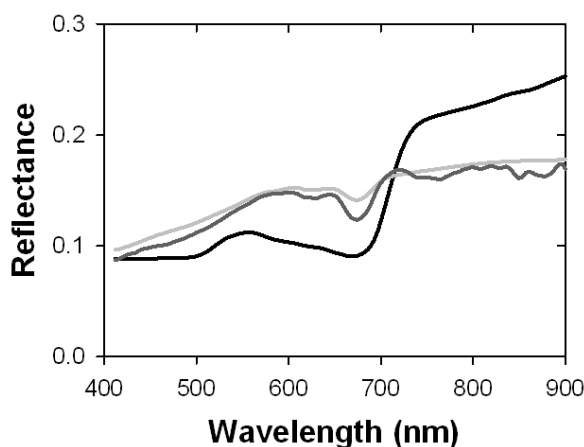


FIGURE 3.14 – Reflectance spectra used for the Spectral Angle Mapper resampled at the HySpex spectral resolution. In black the maximum biomass (260 gDW.m^{-2}) of *Zostera noltii* leaves. In dark grey the microphytobenthos spectrum. In pale grey the bare sediment.

specificity, with the following algorithm :

$$I_{(mpb2)} = \frac{(R_{650} - R_{630})}{(R_{650} + R_{630})}$$

As no absorption was clearly visible for *Z. noltii* leaves, pixels with negative values have been attributed to microphytobenthos and values above 0 were attributed to *Z. noltii*. For the VIs processing, the threshold values used for the NDVI was 0.1. All the pixels below this value has been first removed. This value has been chosen because bare sediment could have an NDVI value above 0, due to their organic content. The application of those decision rules allow the discrimination of vegetative pixels to bare sediment and water pixels. The I_{mpb2} have been then applied, and pixels values attributing to microphytobenthos (<0) have been removed. The two seagrass cover mapping obtained from the two method gave almost the same results according to the localisation of the main meadows, on the north-western part of the bay (results of the SAM process shown Fig. 3.15, of the VI process not shown). However, the meadow obtained with the SAM processing was broader than the one obtained with th VIs computing (91.5 ha in total for the first one instead of 75.4 ha for the other), specially going towards the subtidal North part of the zone. More isolated seagrass patches were also mapped with the SAM. Nevertheless, the main meadow was more scattered than the seagrass meadow mapped using the VIs. The seagrass cover

obtained from the remote sensing processings have been compared with the field samples. All the class percent cover had significative differences according to the number of *Z. noltii* pixels in each cells (ANOVA, $p < 0.01$), both for SAM and VIs results. However, Tukey test showed that for SAM processing, the 0% cover and the first class cover (from 0 to 25%), were not significantly different. The same thing has been observed for the VIs processing, the first and second class being not significantly different from the third one (from 25 to 50% cover). Given those results, the SAM has been applied to the 2010 and 2011 HySpex.

Tableau 3.8 – Development of the total surface in hectares (ha) and of each biomass classes (g DW.m⁻²) , Relative Change Index (IRC) and Aggregation Index (AI) of the meadow of *Zostera noltii* seagrass bed in Bourgneuf Bay from 2009 to 2011, estimated by hyperspectral remote sensing. The surfaces and biomasses have been estimated using respectively the SAM process and the use of the mSR₍₇₀₅₎ VI.

Year	[0-30]	[30-50]	[50-75]	[75-150]	>150	Total	IRC	AI
2009	40.4	17.3	12.1	11.8	2.4	84.2	-	0.60
2010	44.7	30.7	12.1	11.8	2.4	107.4	0.65	0.67
2011	30.9	25.1	30.3	82.0	11.4	179.4	0.58	0.62

An increase of the total surface occupied by the seagrass beds can be observed from 2009 to 2011 (Fig. 3.15 and Table 3.8), which has more than doubled in these 3 years, ranging from 84.2 ha in 2009 to 179.4 ha in 2011. The seagrass beds have extended specifically from its core to its peripheral areas, essentially going towards the deepest zones, although mostly staying mostly between +4 and +2 m LAT bathymetric level. The IRC was more important in 2010 than in 2011, the changes of the *Z. noltii* beds were then more consequential between 2009 and 2010 than between 2010 and 2011. Few areas have disappeared between 2009 and 2010, concerning particularly only few patches in the sandy Northern part of the area. The main regressions between 2010 and 2011 occurred in the same zone. The AI had approximatively the same ranges for the three dates, being higher in 2010, were the seagrass beds have thus been less fragmented, with less isolated patches.

3.3.4.2 Seagrass biomass assessment

The linear relation obtained from biomass-mSR₍₇₀₅₎ measured in the laboratory was $mSR_{705} = 1.25 = 0.01 * biomass$. The inverse relation to applied to the image was then

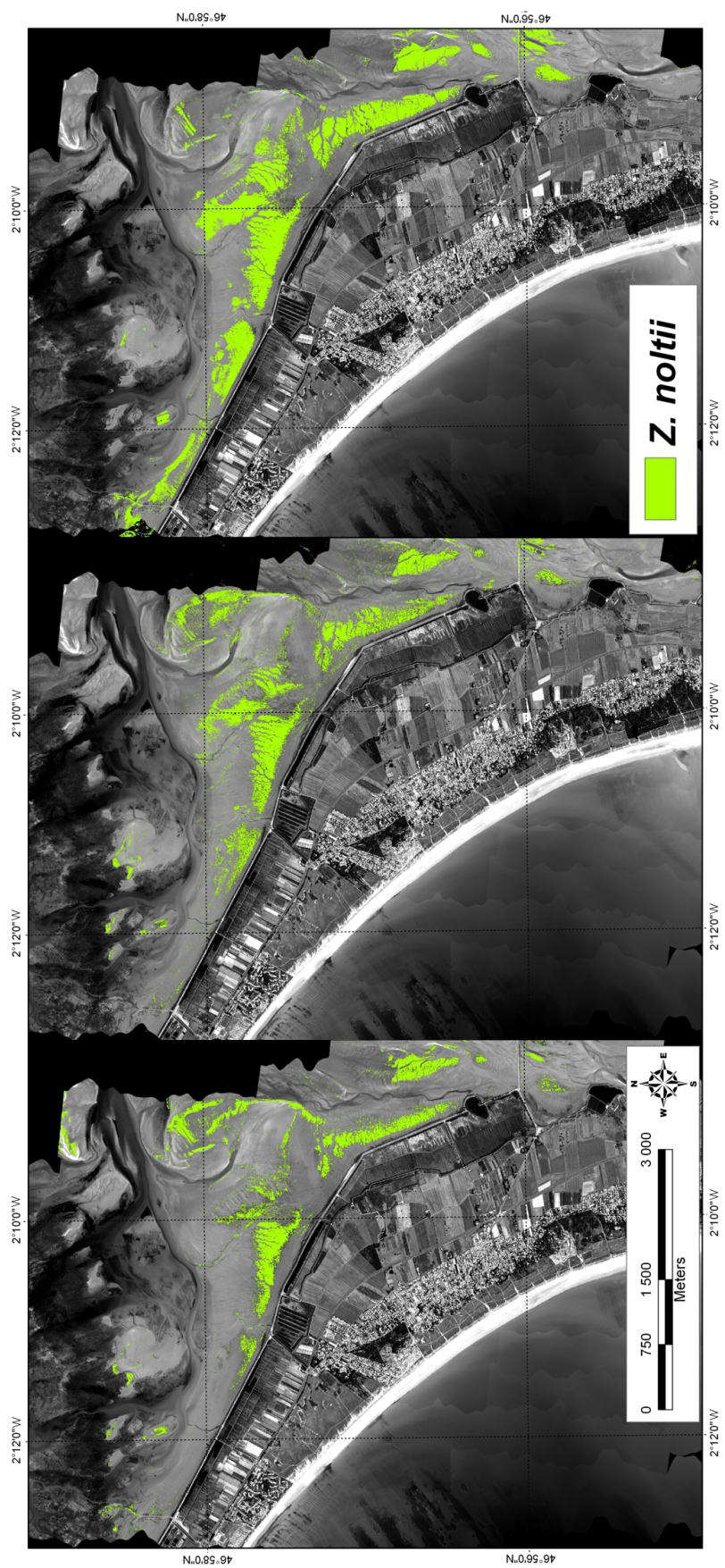


FIGURE 3.15 – Spatial evolution of the *Zostera noltii* meadow areas from 2009 to 2011 for the main stand of Bourgneuf Bay obtained with HySpex hyperspectral data

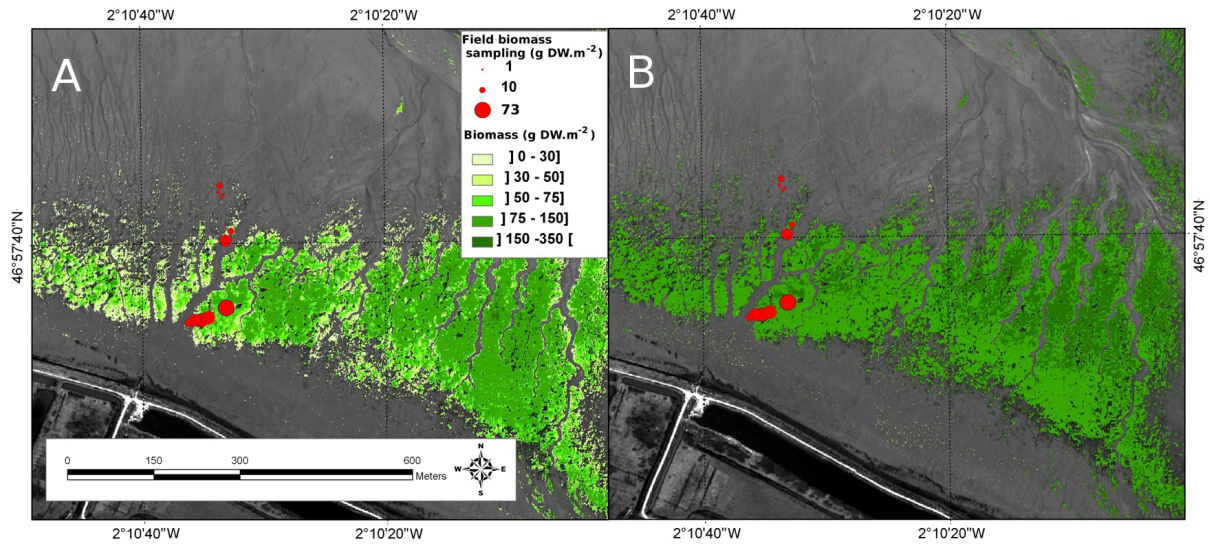


FIGURE 3.16 – A. *Zostera noltii* biomass obtained by remote sensing with the mSR₇₀₅ processing on the SAM image. B. *Zostera noltii* biomass obtained by remote sensing with the linear unmixing processing on the SAM image. The proportional red circle shown the field sampling biomass

$biomass = (mSR_{705} - 1.3)/0.01$. Using this relationship, the map obtained showed a maximum biomass in the upper intertidal zone, between +3 and +4m LAT, in the most extensive part of the main meadow (Fig. 3.18). Some values were negative and have been removed. The biomass range varied between 0.3 to 350 g DW.m⁻² for some pixels in the meadow core. The mean biomass of all the *Z. noltii* meadow was 23.2 g DW.m⁻² and 50.0 in the main meadow. The majority of the seagrass pixels in the northern part (closer to the subtidal zone) had a biomass lower than 30 g DW.m⁻² but the majority of the pixels in the main meadow had a biomass ranging from 75 to 150 g DW.m⁻². However, some beds were mapped with higher biomass in some sand banks and one bed appeared with a biomass closed . Using the linear unmixing, almost all the pixel had a biomass comprised between 50 and 100 g DW.m⁻². The repartition of the highest biomass was nearly the same as for the one obtained with the mSR₇₀₅. However, there were less variations of biomass values than using the mSR₇₀₅, as nearly all the pixels had the same range of biomass values using the linear spectral unmixing (Fig. 3.16). All the biomasses measured in the field ranged from 0 to 73 g DW.m⁻² and were situated in the external part of the main seagrass meadow. Comparing the results of the regression obtained between those field measurement and the values obtained with remote sensing processing, good coefficient of

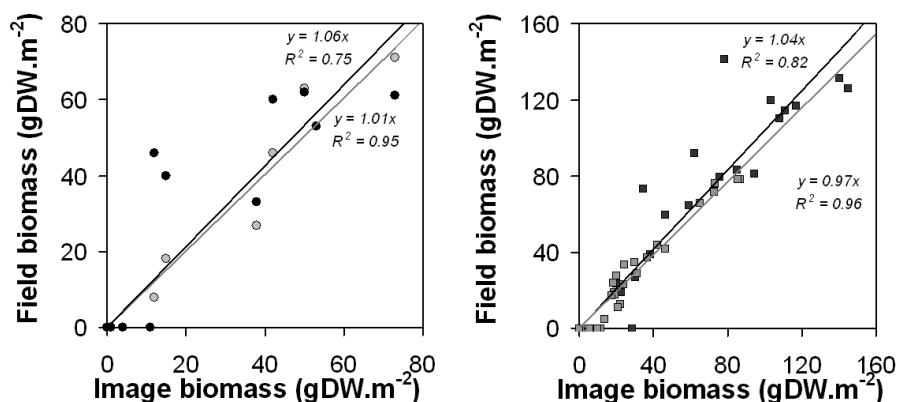


FIGURE 3.17 – A. Regression obtained between biomass samples in the field and the correspondent biomass computed with remote sensing processing on the 2009 HySpex image, using the mSR₇₀₅ (in grey) and the Linear Spectral Unmixing (in black). B. linear regression obtained between biomass samples in the field and the correspondent biomass computed with remote sensing processing on the 2010 (grey squares) and 2011 (black squares) HySpex image

determination has been obtained for both methods, even if it was higher for the mSR₇₀₅ ($R^2 = 0.97$) than for the linear spectral unmixing method ($R^2 = 0.77$) (fig. 3.17), but the value of the slope was for both very closed to 1 (1.06 for the linear spectral unmixing and 1.01 for the VI), which means that both method were effective for biomass assessment, but the method using the linear unmixing had more variability. The mSR₇₀₅ have thus been selected to be applied to 2010 and 2011 images.

The biomasses obtained in 2010 and 2011 were comparable to the field results acquired simultaneously ($n=29$ and $n=23$), with an a slope value closed to 1 (respectively 1.04 and 0.99) (Fig. 3.17). The biomass extent had also variations in the bay during these three years (Table 3.8 and Fig. 3.18). High biomasses were more present in the bay in 2011, with an important increase of the area covered by more than 75 g DW.m⁻² (80 ha more in 2011, comparatively to the other dates). The seagrass beds became denser between those 3 dates, both in the peripheral and in the core of the main beds, with less surface occupied by biomasses comprised between 0 and 50 g DW.m⁻² (30.9 ha in 2011 instead of more than 40 ha the other years), the *Z. noltii* beds were then more homogeneous in 2011 than in 2010 or 2009. However, the higher biomasses remained in the core of the main seagrass beds for each year.

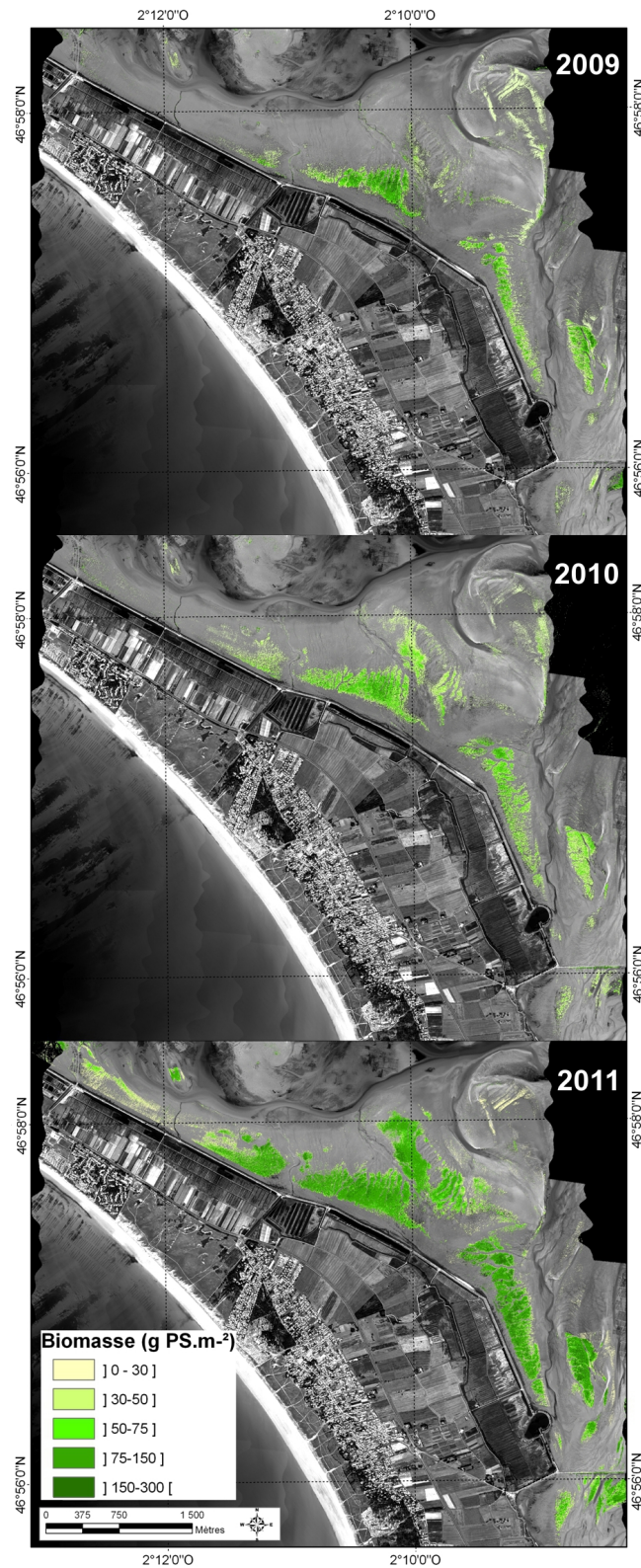


FIGURE 3.18 – Spatial distribution of the above-ground biomass of *Zostera noltii* beds in Bourgneuf Bay in 2009, 2010 and 2011. Calibration of HySpex images were done with the biomass- $\text{mSR}_{(705)}$ relationship.

3.3.5 Discussion

3.3.5.1 Seagrass detection

The use of reflectance spectrum for seagrass remote sensing have already been used with success (Guillaumont, 1991; Chauvaud et al., 2001; Phinn et al., 2008; Barillé et al., 2010) and this work obtained good results for *Z. noltii* mapping at low tide using hyperspectral data with both method : VIs or spectral angle mapper. High-radiometric resolution increases the level of mapping precision, small differences in reflectance being associated with differences between seagrass cover levels or species (Phinn et al., 2008). Remote sensing processing in this study allowed the detection of *Z. noltii* between pixels of microphytobenthos or bare sediment, using VIs based on specific absorption bands or SAM using angle values between two spectra assimilated as vectors. *Z. noltii* had a spectral response similar to that of a benthic diatom biofilm when the biomass of leaves on the sediment is low (Barillé et al., 2010). The small absorption at 630 nm for the microphytobenthos was probably due to the chlorophyll *c* absorption, present in the benthic diatoms (Méléder et al., 2003b) and not in the angiosperms. Those differences permit the creation of a VI to differentiate the two types of organism : benthic diatoms and *Z. noltii* intertidal seagrass. However, the study was facilitated by the mono-specific character of the seagrass beds, with only a single species of seagrass in the intertidal zone (Barillé et al., 2010). In this work, the extent of the *Z. noltii* beds obtained was much lower than the one obtained using SPOT images in 2005 by Barillé et al. (2010) in the same zone (586 ha), but the HySpex images did not cover the entire area recovered by the seagrass beds, specially in the Northwestern part of the bay. Furthermore, the HySpex spatial resolution is more precise, with 1×1 m pixels instead of 10×10 m for the SPOT-5 image, which is hardly comparable. Nevertheless, the main beds were found in the same zones, in the Northern part of the bay, and in the South West, along the Noirmoutier island. The two methods used gave almost the same results, although the method using VIs was more discriminated and removed more pixels than the Spectral Angle Mapper. This last method was more in line with the seagrass density observed in the field and looked more efficient, and has thus been conserved for the further processing. However, some pixels with very low density of *Z. noltii* leaves (between 0 to 25% of cover) seemed to have been confused

with bare sediment and removed from the study, for both methods. Furthermore, some pixels, probably belonging to another entity, have been removed with biomass assessment, giving negative results. Regardless of their reflectance spectrum shapes, they appeared to be closer to microphytobenthos spectrum. Those results showed that the SAM mapping was not even perfect and should have been completed with VI uses. But using only VIs, the results were not better, even if those pixels were removed using the I_{mpb2} , the NDVI was too restrictive and using a lower threshold value (<0.1) did not give better results, including too many pixels of bare sediment in the entire intertidal zone. Using the SAM, the same thing was observed : with other decision rules, the method was not enough discriminative and the seagrass cover assessment should have been over-estimated. The discrimination of seagrass species using remote sensing needs thus a minimal leaf biomass to be performed. This limits the use of remote sensing for seagrass mapping to the highest cycle development of *Z. noltii*. [Kutser et al. \(2006b\)](#) also showed that low coverage of coral reef made mapping more difficult. Moreover, the main difficulty in remote sensing is the heterogeneity in a pixel itself. A pixel may be located at a boundary of two distinct features, and assigning an exclusive class seem inappropriate ([Lucas et al., 2002](#)). Nevertheless, the use of a high spatial resolution image reduce this heterogeneity. Besides this difficulties, some variability between field and image results could be imputable to the error due to position of the GPS itself, estimated to ± 2 meters, or to the sampling method, not always easy in the field.

3.3.5.2 Biomass estimation

The large majority of studies about seagrass biomass assessment are done using sampled collection and data interpolation ([Ochienga & Erftemeijer, 1999](#); [Abu Hena et al., 2007](#); [Sheppard et al., 2007](#); [Lean Sim Ooi et al., 2011](#)). However, remote sensing is a useful and fast technique to estimate those quantitative data with a synoptic approach. The two methods used here only needed laboratory biomass measurements and each pixels had its biomass values. The results of the spectral linear unmixing gave the majority of the seagrass pixels comprised between a narrow range of values. This may be due to an over or under-estimation of the proportion of seagrass or sediment cover. The application of the narrow band VIs gave better seagrass biomass estimation, with values in the same

range than the ones obtained in [Barillé et al. \(2010\)](#), with higher maximum biomass values obtained in this study (350 instead of 312 gDW.m⁻²). The use of regression obtained between VIs and biomass in laboratory is critical because VIs values could be not comparable. Testing other VIs like NDVI showed VIs values on the image higher than the VI maximum value in laboratory, and applied the regression on that value gave large zone of no data. This mean that all indices and all results obtained with laboratory measurements are not always directly transposable to the image. Furthermore, according to [Fyfe \(2004\)](#), the use of the blue wavelength for a VI in remote sensing should have been avoided, being too sensitive to the atmospheric diffusion. However, the blue wavelengths can reduce the specular reflectance ([Sims & Gamon, 2002](#)), background ([Bargain et al., 2012](#)) and seasonal variation ([Bargain et al., submitted](#)) influences and appeared to be effective in this study. It is also a simple, fast and efficient method to map seagrass biomass but need to have the VI-biomass regression values. The heterogeneity in pixels can be resolved with high spectral resolution imaging to improve discrimination of target species ([Hestir et al., 2008](#)), specially using models like the linear spectral unmixing. However, this method did not give good results in this study, classifying all the biomass values in the same range, which mean that the discrimination of the different biomass values was not effective.

3.3.5.3 Seagrass beds dynamic in the Bourgneuf bay

Seagrass beds in the Bourgneuf bay mapped with the HySpex images have highly increased from 2009 to 2011, with a total area more than 2 times broader in 2011 than in 2009. However, some hectares of the increasing surface could be attributed to the spatial image extent, which is more extended towards the western part of the bay in 2011, covering a portion of one of the main seagrass beds found by [Barillé et al. \(2010\)](#) using SPOT remote sensing. In spite of that, this additional area did not measured more than 20 hectares, the global *Z. noltii* bed cover increased at least by more than 70 ha. The IRC, greater in 2010, showed that the main changes of the seagrass physiology occurred between 2009 and 2010. Nevertheless, those results, with an IRC higher than 0.60, were significantly superior to the ones found by [Andrade & Ferreira \(2011\)](#), equal to 0.22 for a *Z. noltii* and *Z. marina* seagrass bed found in the West of the Portugal, but closer to the ones found by [Frederiksen et al. \(2004b\)](#) for the more exposed beds to the ocean currents, around 0.62, instead of

0.32 for the most protected areas. The overall pattern of the beds in the Bourgneuf bay has undergone significant changes from one year to the other. However, given the terms included in the index calculation, these changes could be mostly due to the important new surfaces colonized by the *Z. noltii* species, widely developed on the periphery of the existing beds and in zones still poorly colonized by the beds in 2009 (North west part of the study area). Furthermore, few areas have disappeared between 2009 and 2010, and 2010 and 2011. They were essentially composed by few isolated patches, mainly on the sand bank in the north of the intertidal zone, where confusion with the microphytobenthos could have been possible, considering the high benthic diatom density in this zone (pers. obs.). The great mobility of those unicellular organism could thus explain these variations from year to year, being constantly in resuspension by tidal currents (Mélédér, 2003). Seagrass distribution is mainly control by two external factors : the light for the lowest intertidal seagrass beds and the dessication for the high intertidal beds (Cabaço et al., 2009). *Z. noltii* beds in the Bourgneuf bay seemed to be limited to the upper limit of 4m LAT, desiccation being too high above, and + 2m for the lower limit, the light available for the plant being certainly not enough at high tide. Sharp edges of seagrass have been observed by Guillaumont (1991) on seagrass *Z. noltii* Marennes-Oléron and those clear demarcations could be visible in the upper zone of the beds, especially in 2011, which is probably due to those micro differences in bathymetric limits. Nevertheless, this upper zone had the highest biomass and cover values in this study, contrary to the results found by Cabaço et al. (2009), with the maximum biomass values located in the lower area in the summer and in the middle zone from September to March. The most important biomass values (more than 150 g DW.m⁻²) remained in the seagrass bed cores, not in the periphery, for the 3 dates. This phenomenon has also been observed by Bologna & Heck 2002 for *T. testudinum* beds or Guillaumont (1991), who revealed a lobe structure of the seagrass beds and emphasizes the possibility of underestimate the biomass situated in the meadow center, which often undergoes a slight depression, favoring greater retention of water at low tide. The global increase of the seagrass beds found in this study corroborate the results found by Barillé et al. (2010). Even if the causes remained uncertain, the main factor explaining this growth is probably the global tidal flat accretion of the bay, equal to +0.01 m.year⁻¹ (Goulean, 1975), a conservative estimate obtained during drought periods

with low fluvial discharges. This accretion may increase the duration of emersion of the *Z. noltii* beds and thus improved the seagrass light history conditions in the mid-intertidal zone.

3.3.6 Conclusions

This study showed that different method can be efficient to discriminate seagrass pixels and map seagrass cover and those different methods could be combined for better results. Hyperspectral provides precise data that allows the use of specific absorption bands which could not be employed with multispectral images, as the absorption band of chlorophyll *c*, proper to benthic diatoms and impossible to detect with SPOT or Landsat spectral resolution. Spatial resolution of airborne images also provides more precise results and could reduce the variability due to heterogeneous pixels. However, although hyperspectral data are powerful and valuable, a flight campaign is more expensive than the acquisition of satellite images, and this leads to only a few occasional acquisitions ([Hestir et al., 2008](#)). The use of spectral angle mapper or linear spectral unmixing need the prior acquisition of endmember reflectance spectra, which is not always easy. The similarity obtained between the two methods used to identify the *Z. noltii* leaves showed the possibility of mapping the seagrass coverage using VIs and thus to avoid those field or laboratory measurements. However, the laboratory measurements are essential to obtain VI-biomass relations, but those relation, using a good VI as the one selected here for its low sensitivity to saturation or background or seasonal pigment variations, could be acquired once and applicable to different images, at different dates or different geographic zones, as it has been done in this study, using the same relation for the three dates.

3.4 Comparaison des images SPOT et HySpex

Les images hyperspectrales HySpex n'ont pas la même emprise spatiale que les images SPOT, ne couvrant pas les herbiers situés à l'extrême Nord Ouest de la zone, au sud du port de Noirmoutier ($2^{\circ}13'O$, $46^{\circ}59'N$), ni la même résolution spatiale ou spectrale. Cependant, pouvoir comparer ces images s'avère utile afin d'étudier la dynamique globale de l'herbier de 1991 à 2011. La figure 3.19 illustre les résultats obtenus pour la cartographie des herbiers à partir de 2 images prises à quelques jours seulement d'intervalle, celles de septembre 2009.

La surface totale obtenue en 2009 entre l'image SPOT et l'image HySpex varie du simple au double (84 ha avec l'image HySpex, 156 ha pour les herbiers denses avec SPOT,

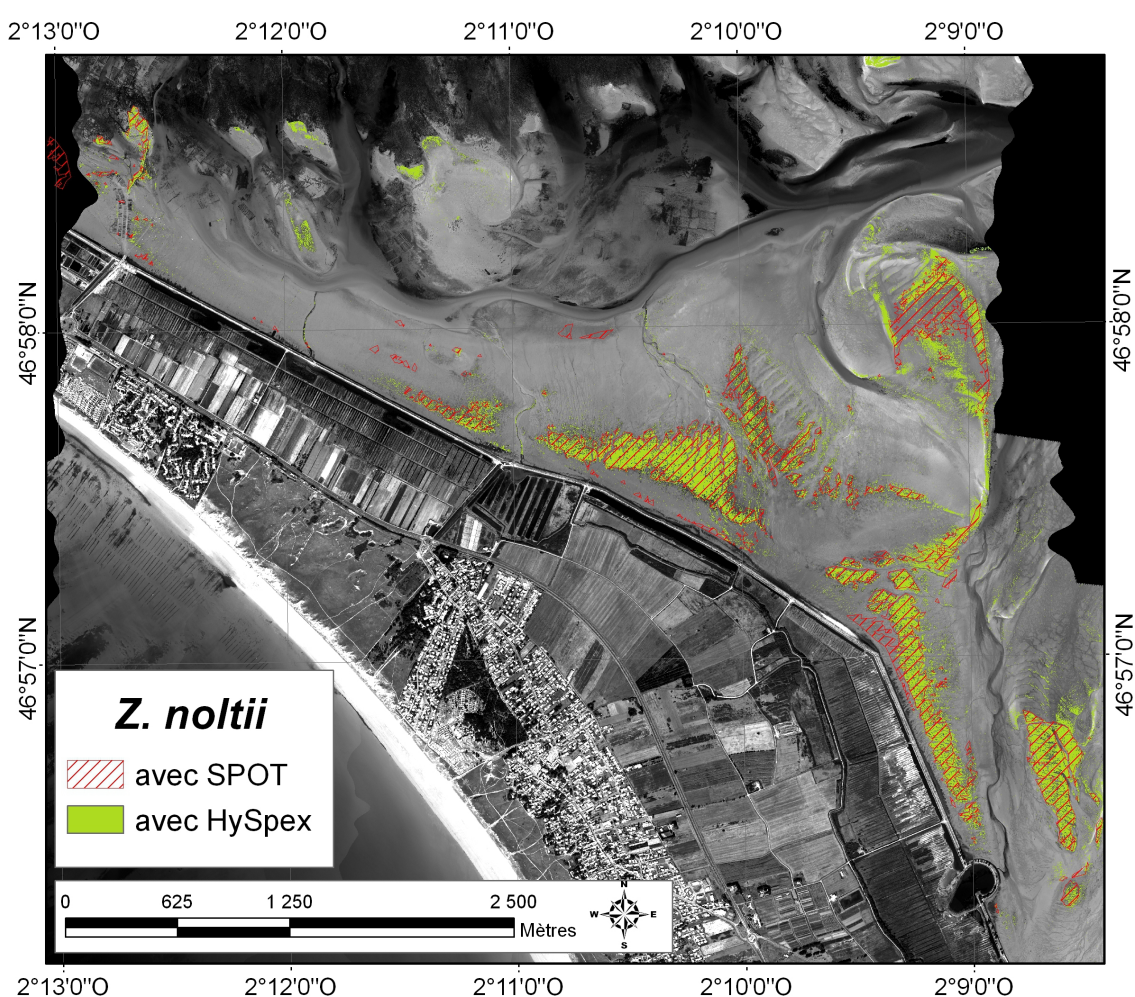


FIGURE 3.19 – Répartition spatiale des herbiers de *Z. noltii* cartographiés à partir des images SPOT et HySpex 2009

Tab. 3.8 et Tab. 3.6), mais une large moitié de la surface des herbiers cartographiée à partir de l'image SPOT se trouve dans la zone la plus à l'Ouest, où aucune ligne de vol n'a été réalisée. Ces valeurs, entre les deux images, semblent donc assez justes et logiques. En regardant en détail la répartition spatiale des principaux lits sur les 2 images (Fig. 3.19), ils ont la même localisation. Les contours des herbiers diffèrent parfois de quelques mètres, mais cela peut également s'expliquer par la différence de résolution spatiale entre les images, celle de SPOT étant de 10 mètres alors que celle d'HySpex n'est que de 1×1 m. La cartographie obtenue à partir de l'image SPOT semble trop restrictive par rapport à l'image HySpex si celle-ci ne garde que la classe des herbiers denses mais trop extensif si le seuil choisi est celui de 0,2. Une fois de plus, cela montre la difficulté à discriminer les pixels d'herbiers peu denses à ceux qui appartiennent au microphytobenthos. Cependant, les résultats obtenus étant relativement proches, cela permet de montrer que les images SPOT peuvent être utilisées aussi bien que les images hyperspectrales pour estimer la dynamique surfacique des herbiers de zostères. Même si l'emprise spatiale entre les images SPOT et HySpex ne sont pas les mêmes et qu'il manque une surface considérable d'herbiers sur les images hyperspectrales, il est fort probable que la zone non cartographiée ait subi les mêmes évolutions que les autres zones pour les années 2010 et 2011. On peut donc affirmer avec quasi certitude que l'herbier de *Z. noltii*, bien qu'ayant fortement diminué de 2005 à 2009, a recommencé à croître depuis cette date, comme cela a pu être constaté sur les images HySpex.

3.5 Conclusions du chapitre

Les travaux réalisés ici ont montré la possibilité d'estimer la biomasse sur les images SPOT à partir d'un indice de végétation (le NDVI) en laboratoire, par spectroradiométrie. Cette méthode semble ici également efficace appliquée à l'échelle de l'image satellite, en comparant les résultats obtenus avec les mesures de terrain. Une carte de la biomasse des herbiers de la baie de Bourgneuf a pu être produite en 2005. Cependant, de nombreux auteurs insistent sur le fait que l'utilisation de données multispectrales présente quelques faiblesses (Kirkman, 1996; Mumby et al., 1997; Gullström et al., 2006; Dahdouh-Guebas & Koedam, 2008). Leur résolution spatiale, de l'ordre d'une dizaine de mètres, n'est généralement pas suffisante pour pouvoir cartographier avec précision les herbiers, d'autant plus qu'ils poussent fréquemment sous forme de tâches de quelques mètres carrés. La cartographie multispectrale ne permet alors pas de différencier les pixels où il existe un mélange spectral (sédiment, algues, herbiers) (Doerffer & Murphy, 1989) et la faible résolution spectrale des capteurs tels que SPOT ne fournit pas les moyens de discriminer toutes les différentes espèces (Fyfe, 2004). Cependant, les images SPOT sont suffisantes pour pouvoir dresser et estimer la dynamique globale des herbiers de *Z. noltii* dans la baie. L'utilisation de l'hyperspectral a ici montré la possibilité de se focaliser sur des bandes d'absorptions plus précises, afin de mettre en exergue les dissemblances spécifiques à chaque spectre de réflectance. Le choix des bandes sera alors primordial, et il est important de procéder auparavant à des mesures de signatures spectrales avec un spectroradiomètre pour mieux les choisir (Bajjouk et al., 1996). Bien que certains pixels prêtent encore à confusion, notamment ceux où le recouvrement d'herbiers y est faible (entre 0 et 20%) avec les fortes densités de diatomées benthiques, l'utilisation de l'intégralité du spectre, comparée aux spectres acquis en laboratoire, a permis à partir des techniques de classification communément utilisées en télédétection hyperspectrale comme le Spectral Angle Mapper, d'individualiser les herbiers de *Z. noltii* dans la baie de Bourgneuf. L'application du Modified Sample Ratio (mSR₍₇₀₅₎ Sims & Gamon 2002) et de la relation biomasses-IV obtenue en laboratoire, a donné lieu à l'obtention de 3 cartographies précises de la biomasse des herbiers de *Z. noltii* de 2009 à 2011, dont les résultats sont plus que satisfaisants au vue des comparaisons effectuées avec les mesures acquises simultanément

sur le terrain. Ces cartographies ont montré une croissance globale de la superficie des herbiers de zostères de 1991 à 2009, bien que marquée par une régression brutale entre 2006 et 2009, ainsi qu'une dynamique de la biomasse des herbiers, les plus fortes valeurs augmentant également à partir des herbiers principaux. Une comparaison entre les images SPOT et HySpex est utile, afin d'estimer si la croissance globale des herbiers observée de 1991 à 2009 se poursuit entre 2009 et 2011.

Conclusion générale

La structure et la dynamique des herbiers de *Zostera noltii* de la baie de Bourgneuf a été étudiée par télédétection à partir de données multi et hyperspectrale. Les traitements appliqués aux images ont permis d'obtenir une cartographie synoptique de la surface occupée par les herbiers ainsi que de leur biomasse, à différentes dates, obtenant également une idée de l'évolution générale de ceux-ci dans la baie depuis 1991. Les méthodes employées se sont appuyées sur des mesures de spectroradiométrie effectuées en laboratoire, afin d'obtenir des relations entre les réponses spectrales des herbiers et leur biomasse associée. Tout comme [Guillaumont \(1991\)](#), une très bonne corrélation a été observée entre les estimations de biomasse et les valeurs des IVS. Les différentes mesures ont néanmoins mis en évidence l'influence incontestable du substrat sur les spectres de réflectance, mais également la possibilité de limiter celui-ci par l'application d'indices de végétation adéquats. Les variations phénologiques de la plante, particulièrement les concentrations pigmentaires des feuilles, et leur impact sur les absorptions du rayonnement électromagnétique ont de plus été démontrées et ont mis en évidence l'importance d'utiliser des régressions mesurées mensuellement, ou saisonnièrement, afin de cartographier et quantifier les herbiers de *Z. noltii* par télédétection. L'utilisation de la télédétection pour la cartographie des herbiers de zostères de la baie permet, contrairement aux cartographies réalisées à partir de campagnes de mesures de terrain où quelques mesures deviennent caractéristiques de l'intégralité de la population en interpolant les résultats aux pixels voisins, d'obtenir des valeurs pour chaque pixel et chaque espace de la carte, en comblant les vides laissés par les études *in situ*, sur des surfaces beaucoup plus étendues et à moindre coût financier ([Fearn et al., 2011](#)). La télédétection permet d'apporter une contribution importante en ce qui concerne les comparaisons spatiales et temporelles ([Guillaumont, 1991](#)). La résolution hyperspectrale, utilisée ici avec les images HySpex de 2009, 2010 et 2011, fournit aux

chercheurs la possibilité de cartographier la végétation à l'échelle de l'espèce, à condition que les espèces soient spectralement distinctes (Fyfe, 2004). Ici, l'utilisation d'un masque géographique excluant des substrats durs comme les roches ou les parcs à huîtres a été nécessaire pour retirer les algues, spectralement trop proches des herbiers pour être distinguées. Les données hyperspectrales ont cependant permis de se focaliser sur des bandes d'absorptions spécifiques aux zostères, afin de les différencier des diatomées benthiques présentes sur la même zone d'étude. L'utilisation du Modified Simple Ratio 705 ($mSR_{(705)}$) s'est avéré très performant pour l'estimation des biomasses des herbiers de *Z. noltii* de la baie. A titre de comparaison, les régressions obtenues dans la chapitre 2 entre les indices hyperspectraux et les valeurs de biomasse ont été appliquées sur l'image HySpex de 2009, afin de déterminer si l'un des indices, bien que moins robuste pour limiter l'influence des facteurs extérieurs ou des variations internes à la plante, serait également efficace pour estimer les valeurs de biomasses de l'herbier de *Z. noltii* (Annexe 2). Il s'est s'avéré qu'une partie des valeurs de biomasses des pixels du cœur de l'herbier n'ont pu être obtenues, étant classées "no data". En effet, une fois la réciproque appliquée au modèle utilisé, le modèle prend la forme ci dessous :

$$\text{Biomasse} = \frac{\text{Ln}\left(\frac{\text{IV}-a+b}{-b}\right)}{-c}$$

L'utilisation du logarithme népérien limite alors les valeurs de biomasses à un seuil, correspondant à la valeur de l'asymptote dans le calcul initial, en ayant certaines valeurs de l'IV supérieures à l'asymptote ($a+b$), le logarithme népérien se trouve avec une valeur négative ce qui rend le calcul impossible. Cela illustre donc le fait que des valeurs de l'indice calculé sur ces pixels de l'image ont dépassés l'asymptote obtenue en laboratoire, et ainsi que les valeurs de certains IVs ont été sous-estimés par spectroradiométrie. Ainsi, le NDVI dit "NDVI hyper" dans Bargain et al. (2012) et renommé à plus juste titre $\text{NDVI}_{(673)}$ dans Bargain et al. (submitted) semble ne pas être applicable directement entre les mesures de laboratoire et les images, avec une large proportion des pixels classés en "no data" ayant donc été plus largement sous-estimé en laboratoire que les autres indices. Il en va de même pour le NDVI utilisant la bande d'absorption de la chl *b*, $\text{NDVI}_{(650)}$. Cela signifie que le saut entre le Rouge et le PIR, ou entre 650 nm et le PIR est beaucoup plus important sur

les spectres de l'image que sur les spectres mesurés en laboratoire. Le $mRS_{(705)}$ présente également quelques pixels "no data" lorsqu'il est calculé à partir de la régression exponentielle $_{(650)}$. Les résultats obtenus avec la relation linéaire obtenue à partir des mesures de laboratoire entre cet IV et des valeurs de biomasse a particulièrement évité tous problèmes liés aux phénomènes de saturation des IV lors d'une concentration en chlorophylle *a* trop élevée (Huete & Liu, 1994; Liu & Huete, 1995; Blackburn, 1999), paramètre utilisé dans ce travail comme proxy pour approcher la valeur biomassique des herbiers. Wu et al. (2008) ont tiré les mêmes conclusions quant à l'utilisation des bandes à 705 et 750 nm, où ils trouvent également des relations non plus logarithmiques mais quasiment linéaires entre la concentration de chlorophylle *a* et les IVs. En outre, l'utilisation du bleu dans les IV n'est pas soumise aux variations de la couche d'eau subsistante, celle-ci absorbant pas ou très peu à ces longueurs d'ondes. Cependant, un indice basé seulement sur ces longueurs d'ondes bleues pourrait être peu fiable compte tenu de la forte diffusion de la lumière par l'atmosphère (Fyfe, 2004). Les valeurs obtenues à partir de cet indice dans ce travail ont montré au contraire la forte efficacité de l'indice pour la cartographie des herbiers de zostères dans la baie, conformément aux comparaisons effectuées avec les mesures de terrain, alors que les valeurs de biomasses obtenues à partir des autres IVs ont également montré des différences significatives. D'une manière générale, les biomasses de l'herbier calculées à partir du $NDVI_{(673)}$, $NDVI_{(650)}$ le $PSSRa$, le $PSSRb$ ont eu tendance à être très largement sur-estimées, la plupart des pixels correspondant aux herbiers de *Z. noltii* étant classés entre 75 et plus de 300 g PS.m⁻² alors que les autres indices ont eu beaucoup plus de pixels compris entre 30 et 75 g PS.m⁻², les valeurs du coefficient directeur de la pente de la régression entre les points estimés et les points mesurés sont ainsi supérieures à 1,5 (Annexe 2). Le $mND_{(705)}$ a fournit des valeurs plus proches du mSR_{705} , bien que légèrement supérieures. Les sur-estimations proviennent vraisemblablement de la réflectance beaucoup plus élevée des spectres de terrain par rapport au laboratoire. En comparaison avec les données de terrain, le mND_{705} , le $mSR_{(705)}$ et le $mNDVI_{(673)}$ sont beaucoup plus proches des biomasses mesurées. L'utilisation de la bande corrective bleue a permis de "standardiser" les spectres de terrain et les spectres de l'image au même niveau et ainsi permettre une meilleure comparaison. Les images SPOT ont montré également une cartographie proche de celle obtenue à partir des images HySpex, bien que moins précise.

En regard de cela, la cartographie du recouvrement à partir des images multispectrales semble donc possible, permettant ainsi de dresser l'évolution des herbiers de *Z. noltii* depuis plus longtemps et à moindre coût, l'acquisition d'une image SPOT s'élevant à une centaine d'euros contre des dizaines de milliers d'euros pour une campagne aéroportée hyperspectrale. En outre, le but étant d'obtenir des comparaisons interannuelles, si l'erreur de surface estimée par les images multispectrales, imputable à la résolution spatiale élevée et aux larges bandes spectrales peu nombreuses, est la même chaque année, elles sont alors malgré tout comparables et permettent d'évaluer l'évolution globale des herbiers dans la baie. Les IVs multispectraux utilisés en laboratoire, destinés aux images satellitales autres que SPOT, n'ont pas été testés, n'ayant pas d'images Landsat, MODIS ou FORMOSAT à notre disposition. L'image hyperspectrale aurait pu être dégradée à la résolution spatiale et spectrale de ceux-ci, mais l'intérêt pour la cartographie de l'évolution des herbiers de la baie demeure pour le moment inexistant.

La cartographie de la structure et de la dynamique des herbiers de *Z. marina* en utilisant des méthodes similaires de spectroradiométrie pourrait fournir également des résultats intéressants. Une première cartographie du recouvrement de cette espèce a été réalisée sur les images HySpex de 2009 à 2011. La méthodologie employée a été la même : une étude des spectres de réflectance afin de sélectionner des bandes d'absorption spécifiques et utiliser des algorithmes permettant de discriminer *Z. marina* des autres entités. Cependant, les herbiers de *Zostera marina* étant des espèces d'angiospermes marines principalement subtidales se développant exclusivement, tout comme les herbiers de *Z. noltii*, sur des sédiments meubles, elles sont difficiles à cartographier du fait de leur partie submergée, les longueurs d'ondes au delà du rouge étant quasiment inutilisables car beaucoup trop absorbées par l'eau de mer. Il a donc été nécessaire de n'employer que la partie du spectre visible, c'est à dire située entre 400 et 700 nm maximum. L'utilisation d'un masque géographique a permis de retirer tout d'abord les zones de roches, les zones recouvertes par les parcs à huîtres et les zones bathymétriques supérieures à 2 mètres au dessus des plus basses mers de vives eaux. Puis un NDVI a été appliqué aux zones sélectionnées, en utilisant 705 nm dans le PIR comme longueur d'onde de référence, et 674 nm pour mesurer l'absorption de la chlorophylle. Un seuil à 0,1 a été défini, afin de retirer les surfaces non ou très peu végétalisées. La comparaison des spectres de réflectance des herbiers de

Tableau 3.9 – Superficies (en hectare) recouvertes par les herbiers de *Z. marina* cartographiée par les images HySpex de 2009, 2010 et 2011.

Année	2009	2010	2011
Surface	1,3	3,1	0.5

Z. marina avec ceux des autres entités de l'image ont mis en évidence que les spectres correspondant aux herbiers étaient marqués par une fenêtre de transmittance dans le vert beaucoup plus importante, et une différence avec les algues vertes entre 570 et 674 nm, où les spectres de *Z. marina* diminuent petit à petit en réflectance. Un NDVI utilisant ces deux valeurs a été construit et appliqué aux pixels de l'image à partir de ces bandes d'absorption :

$$I_{\text{marina}} = \frac{(R_{570} - R_{640})}{(R_{570} + R_{640})}$$

Un seuil égal à 0.2 a été choisi après étude des spectres, les pixels supérieurs ont été classés comme appartenant aux herbiers de *Z. marina*. Des campagnes de validation de terrain ont été effectuées lors de l'été 2009 et l'été 2010. La localisation subtidale de l'herbiers rend ceux-ci plus difficile d'accès et d'observation. Certains herbiers ont cependant été mis en évidence, leurs coordonnées géographiques ont été enregistrées par GPS et intégrées dans le SIG.

La cartographie surfacique de *Z. marina* obtenue montre que cette espèce se distribue principalement le long du chenal principal, au sud de la zone rocheuse de la Vendette. La surface des herbiers, relativement peu étendue comparativement aux herbiers d'Arcachon ou de Bretagne (Godet, 2008; Plus et al., 2010), a varié entre 0,5 et 3,1 hectares au cours des 3 années cartographiées. Cependant, l'emprise spatiale de l'image HySpex de 2011 est très largement réduite dans cette zone, une grande majorité des herbiers présents les années précédentes n'ont pas été enregistrés sur les lignes de vol. Les recouvrements par les herbiers de *Z. marina* en 2011 ne sont donc pas comparables avec ceux de 2009 et 2010. On peut constater simplement une augmentation de la surface recouverte par les herbiers entre 2009 et 2010. Néanmoins, des herbiers apparus en 2010, spécialement ceux en bordure du chenal principal, ont été également cartographiés en 2011, et leurs superficies se sont accrues (Fig. 3.20), ce qui peut donc laisser à supposer que les herbiers de *Z. marina* se

sont encore développés dans la baie entre 2010 et 2011. Des herbiers présents en 2009 ne sont plus visibles en 2010 ou 2011. Ils ont donc probablement disparus. Cependant, un déplacement des herbiers de *Z. marina* est possible, ayant une croissance végétative, et des variations de forme et de surface année après année est ainsi envisageable. La stabilité apparente des herbiers de *Z. marina* correspond en réalité à un équilibre dynamique entre pertes et remplacements des individus (Hemminga & Duarte, 2000). L'herbier cartographié au bord du chenal principal, stable durant les 3 années, a été vérifié sur le terrain (noté 1, Fig. 3.20), ainsi que un herbier plus au Nord (noté 1, Fig. 3.20). Les herbiers principaux demeurent en bordure des chenaux principaux, comme l'a ainsi constaté Godet (2008) pour les herbiers de *Z. marina* de l'archipel de Chausey. La grande part de petits patches laissent à penser que la mortalité des herbiers de marina est importante dans la baie et qu'ils sont en état continu de recolonisation (Frederiksen et al., 2004a).

Certains herbiers, encore trop recouverts par la marée, ont été retirés par la méthode utilisée. La télédétection par image aéroportées a ses limites lorsqu'il s'agit de végétation aquatique submergée, l'utilisation d'images satellite étant moins performante avec une importante colonne d'eau (Komatsu et al., 2003b). D'autres méthodes ont été appliquées avec succès pour la cartographie de la végétation aquatique y compris les herbiers de *Z. noltii*, comme l'utilisation de méthodes acoustiques (sonar, sonar multi-faisceaux, echosondeur) (Komatsu et al., 2003b,a; Paul et al., 2011; Schultz et al., 2011) ou d'un modèle de transfert radiatif intégrant les paramètres de la colonne d'eau (Fearn et al., 2011). En outre, la cartographie des herbiers pourrait être complétée à l'avenir par l'étude des réponses spectrales de différentes biomasses de *Z. marina* en laboratoire à partir des mêmes méthodologies que celles développées pour *Z. noltii*, et de voir si certains indices n'utilisant que les longueurs d'ondes du visible permettraient d'approcher les valeurs de biomasse de l'herbiers par télédétection.

Les résultats de l'application des mesures spectroradiométriques en laboratoire ont permis de mettre en évidence la dynamique des herbiers de *Z. noltii* dans la baie de Bourgneuf depuis 1991. Partout dans le monde, des pertes globales d'herbiers ont été enregistrées depuis des années (Green & Short, 2003; Orth et al., 2006; Duarte et al., 2008; Cunha et al., In press), entraînant simultanément une perte de la diversité et de l'abon-

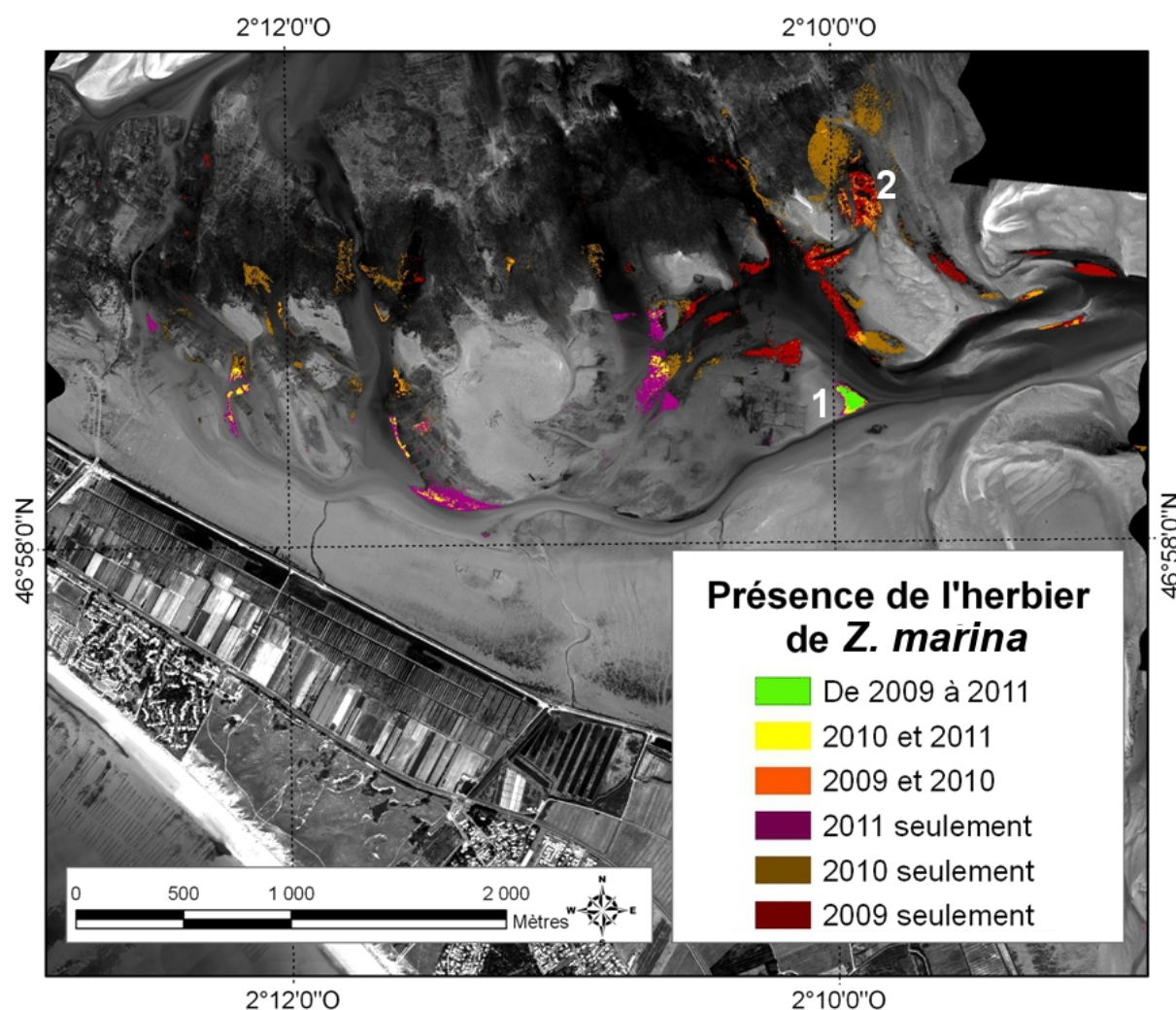


FIGURE 3.20 – Localisation des herbiers de *Zostera marina* dans la baie de Bourgneuf à partir des images HySpex 2009, 2010 et 2011. Les herbiers notés 1 et 2 ont été vérifiés sur le terrain par mesures de coordonnées GPS.

dance de la macrofaune associée (Grilo et al., 2002). Il en va de même pour les herbiers de zostères, où les pertes peuvent être dues à des causes naturelles, comme ce fut le cas pour la "wasting disease" dans les années 30 (Short et al., 1986; Den Hartog, 1987; Godet et al., 2008) ou lors d'aléas climatiques, mais aussi et la plupart du temps anthropiques, pour les nombreux facteurs cités en introduction (pollution, eutrophisation, arrachages, piétinement) (Cochón & Sánchez, 2005; Plus et al., 2010). Alors que les herbiers voisins comme celui du bassin d'Arcachon qui a régressé de plus de 30% entre 1989 et 2007, et contrairement à cette tendance mondiale, l'étude ici a montré une croissance globale des herbiers de *Z. noltii* dans la baie de Bourgneuf entre 1991 et 2011. La croissance reste cependant fragile, un phénomène encore inexpliqué est venu perturber la croissance de

l'herbier entre 2006 et 2009, où il a subi une diminution considérable. Compte tenu du manque de données à cette période, on ne peut savoir si le déclin s'est fait petit à petit année après année ou si celui-ci a été brutal en 2007, 2008 ou 2009. Cependant, on peut constater sur l'image de 2007, prise un mois avant celle de 2008, que la superficie des herbiers à faible biomasse est déjà plus importante que celle de 2008 et que celui-ci n'a simplement pas atteint son développement maximal. De plus, l'observation de l'ortholittorale de 2006 laisse à penser que l'herbier de *Z. noltii* y était quasiment autant développé qu'en 2005. Si le phénomène a été brutal, il a plus probablement eu lieu entre l'été 2007 et l'été 2008. Ce phénomène n'est plus visible depuis 2009, où l'herbier a repris sa croissance. [Andrade & Ferreira \(2011\)](#) ont également constaté le même phénomène pour les herbiers de *Z. marina* et *Z. noltii* dans l'estuaire du Sado à l'Ouest du Portugal : une augmentation de la surface des herbiers entre 2002 et 2006, puis perte chaque année entre 2006 et 2009, mais ils n'ont pu obtenir aucune relation avec la salinité, la température ou la turbidité. Cela a aussi été constaté au Nord de l'Espagne, dans la baie d'Hendaye (Javier Franco, comm. pers.), et dans la mer des Wadden où une légère diminution des herbiers de *Z. noltii* est venue contrarier la croissance de ceux-ci en 2007 et 2008 ([Dolch et al., 2012](#)). Une croissance des herbiers a par ailleurs été constatée en Bretagne jusqu'en 2003 pour l'archipel des Glénan ([Hily et al., 2003](#)) ou jusqu'en 2002 pour l'archipel de Chausey ([Godet, 2008](#)). Depuis, une cartographie des herbiers de l'archipel de Chausey a été réalisée en 2008, et une régression a également été observée, mais la faible perte est due avant tout à une zone importante de dragage (Godet, comm. pers.).

Plusieurs facteurs seraient à même d'expliquer les variations de surface des herbiers de *Z. noltii* dans la baie de Bourgneuf. Les facteurs avancés dans le chapitre 3 font état d'une augmentation de ceux-ci probablement due à une plus forte disponibilité en lumière, des températures plus élevées ou un changement sédimentaire (structural, textural ou en apports en nutriments). La cause la plus probable est l'accrétion globale observée dans la baie par [Gouleau \(1975\)](#), de l'ordre de +0,01 m par an. Ces facteurs n'ont pu être validés en raison d'un manque critique de données concernant la lumière, la turbidité ou les températures de l'eau dans la baie. Les aléas climatiques pourraient également expliquer les variations de l'herbier, et particulièrement la régression brutale intervenue entre 2007 et 2009. Les paramètres climatiques en tant que facteur d'évolution des herbiers de

zostères ne sont assurément pas à négliger (Dolch et al., 2012), par exemple, les déclin de *Zostera marina* rapportés depuis les années 80 sur l'archipel des Glénan où l'impact anthropique est considéré comme mineur, s'expliqueraient alors plus certainement par les fluctuations climatiques (Glémarec et al., 1997). Ces variations climatiques doivent cependant être majeures, les herbiers n'étant à priori que peu affectés par les changements de température inférieurs à 2°C (Niu et al., 2012). Les années 2006, 2007 ou 2008 ont toutes été marquées par des événements climatiques. Alors que 2006 a connu le mois de juillet le plus chaud de France depuis 1950, caractérisée par sa durée exceptionnelle, l'année 2007 se situe en France métropolitaine au neuvième rang des années les plus chaudes depuis 1900 (Archives de météo France) : les températures mensuelles de février et d'avril ont été supérieures à la normale de 3 à 4°C. L'année 2008 a, quant à elle, été marquée par un mois de février particulièrement ensoleillé (classant l'hiver parmi ceux les plus ensoleillés depuis 1950). Cette forte insolation a été suivie par une rude tempête dans l'Ouest de la France le 10 mars 2008. La durée durant laquelle les vents forts ont persisté est remarquable. Ces vents violents, survenant en période de grande marée, ont entraîné de fortes surcôtes sur le littoral. Cette tempête a probablement eu des conséquences sur les herbiers de zostères, ces événements climatiques ayant de forts impacts sur les herbiers, en arrachant les pousses et rhizomes ou en les enterrant sous un apport conséquent de sédiments (Cunha et al., In press; Dolch et al., 2012). En outre, un apport sédimentaire plus important dans la baie a été constaté entre 2008 et 2009, éventuellement dû à la tempête, la couche de substrat sablo-vaseux s'étant largement épaissi et ayant par la suite diminué (comm. pers. Tillier et observations personnelles, aucune observation n'ayant pu être réalisée avant l'année 2008). En réponse aux augmentations des charges sédimentaires, les herbiers de *Z. marina* peuvent accroître verticalement leurs rhizomes (Mokos & Schultz, 2012), mais rien de tel n'a encore été mentionné concernant *Z. noltii*, d'autant plus que les herbiers les plus tolérants à l'enfouissement sont ceux ayant les rhizomes les plus larges, les feuilles les plus longues ou encore qui sont ancrés à des profondeurs plus importantes (Schultz et al., 2011). Ce n'est pas le cas de l'herbier de *Z. noltii*, alors fortement impacté par ces variations d'apports sédimentaires, avec 70 à 90% de mortalité des pousses sous une couche de seulement 2 à 4cm de sédiments et une mortalité totale entre 4 et 8 cm (Cabaco et al., 2008). La dynamique sédimentaire est la principale cause

des pertes d'herbiers de *Z. noltii* constatée par [Dolch et al. \(2012\)](#) dans la mer des Wadden. Cependant, l'apport de sédiment, s'il n'est pas trop élevé, peut également avoir un effet bénéfique en surélevant le niveau des espaces environnants et ainsi, en diminuant la colonne d'eau et en augmentant la disponibilité en lumière, permettre aux herbiers de venir s'y développer ([Schultz et al., 2011](#)). Si l'apport sédimentaire est venu détruire une partie de l'herbier en 2008, il expliquerait également la croissance de celui-ci par la suite vers les zones auparavant plus profondes. [Cunha et al. \(In press\)](#) fait également état de disparition d'herbiers de *Z. noltii* dans la ria de alvor (Portugal) par un recouvrement trop important par des sédiments. En outre, les relevés de données météorologiques font état d'une longue période de vent du Nord en septembre 2009, juste avant l'acquisition des images (18 jours de vent de Nord en septembre 2009, dont 10 jours qui précèdent la prise d'image, contre 2 à 7 jours les autres années entre 2000 et 2011, Annexe 4). Ces vents du Nord ont pu apporter un flux plus important de sédiments charriés par le fleuve, ces sédiments ont pu recouvrir partiellement les herbiers lors de l'acquisition de l'image aéroportée.

Indépendamment des facteurs naturels, l'extension spatiale de l'herbier pourrait être soumise aux différents facteurs anthropiques, et notamment à l'impact des nombreux pêcheurs à pied présents dans la baie lors des basses mers de vives eaux. En effet, les herbiers de *Z. noltii* dans la baie de sont pas exempts de l'influence de la pêche maritime de loisir, peu de zones de l'estran étant tributaires de l'interdiction de la pêche d'une manière pérenne. Seules les concessions d'élevage conchylicoles sont en permanence interdites au ramassage par les pêcheurs, les conchyliculteurs étant concessionnaires d'une partie du domaine public maritime. Les Affaires Maritimes de Noirmoutier estiment le nombre de pêcheurs réguliers en baie de Bourgneuf entre 150 et 200 et jusqu'à plus de 1500 pêcheurs par jour lors des grandes marées et des saisons touristiques ([Tillier, 2011](#); [Bouscasse et al., 2012](#)). Une augmentation du nombre de pêcheurs à pied amateurs et professionnels a été constatée depuis les années 1990 dans la baie de Bourgneuf (Tab. 3.10 et [ADBVBB 2010](#); [Tillier 2011](#)), et notamment au nord du passage du Gois, très réputé pour la pêche à pied, dans les zones de recouvrement des herbiers de zostères, la palourde, la moule et la coque étant les espèces cibles. La sur-fréquentation de la baie a en outre été mise en évidence par [Diascorn \(2009\)](#), pouvant entraîner une dégradation du milieu. Si ceux-ci continuent

d'accroître en nombre, l'impact sur la ressource serait important, avec une augmentation de plus de 59,8% du nombre de zones visitées, et notamment dans les zones plus éloignées d'accès dont potentiellement les herbiers situés à proximité des zones de gisement. Une cartographie produite par l'Ifremer sur l'évolution de la pêche à pied entre 1997 et 2009 par photographie aérienne indique une augmentation de 100 à 400% du nombre de pêcheurs à pied au nord du Gois entre ces deux dates et une zone nouvelle de fréquentation située dans le nord du polder de Sébastopol, au nord de l'herbier principal, avec plus de 300 pêcheurs recensés sur cette zone lors de la grande marée du 22 août 2009 ([Hitier et al., 2010](#)) (Annexe 2). Le piétinement humain réduit aussi bien la densité, la hauteur, le peuplement, le recouvrement que la biomasse rhizomique ([Eckrich & Holmquist, 2000](#)), les dommages étant proportionnels à la durée et à l'intensité du piétinement. Les surfaces les plus fréquentées par les pêcheurs sont donc plus impactées par ceux-ci, d'autant plus que leur croissance, dans des sédiments meubles, les rend moins résistants. En outre, les pêcheurs à pied ne suivent pas toujours la réglementation, ni les bonnes pratiques sans en avoir nécessairement conscience. Des outils non conformes sont bien souvent utilisés, comme des rateaux de jardins, et des parcelles importantes de sédiments sont retournées, ce qui amène parfois des destructions d'herbiers de quelques mètres carrés (Fig. 3.21). Ces pêches "sauvages" ou bien même simplement la sur-fréquentation des pêcheurs de loisir, détruisant pousses et racines des herbiers, ont été constatées également en Europe ([de Jonge & de Jong, 1992](#); [Cunha et al., In press](#); [Guimarães et al., 2012](#)). De plus, le Gois est également une route empruntée par les véhicules se rendant sur les parcs ostréicoles. Le passage répété des tracteurs pourraient venir participer à la destruction locale des herbiers ou nuire à leur extension dans la zone.

Des campagnes de comptage des pêcheurs à pied ont été réalisées au cours de l'année 2009 lors des plus grandes marées de vives eaux, à partir de 3 points précis de la baie, le long du polder de Sébastopol, les surfaces d'observation recouvrant une grande partie des herbiers de *Z. noltii*. Les pêcheurs à pied ont été localisés par zones préalablement définies, à l'aide d'un télémètre laser, mesurant la distance entre l'observateur et le pêcheur et d'une boussole, permettant de calculer l'angle entre le pêcheur et l'observateur, tout en s'appuyant sur des points d'amers précis ([Tillier, 2011](#)). Ces campagnes ont permis de mettre en évidence les zones de l'estran les plus fréquentées par les pêcheurs à pied,



FIGURE 3.21 – Pêcheurs à pied prélevant les coques et palourdes au cœur de l'herbier de la baie de Bourgneuf. Septembre 2009 (Photographie : A. Bargain)

au nord-est de l'île de Noirmoutier. Ces observations ont montré la présence fréquente de pêcheurs à pied dans les herbiers de *Z. noltii*, spécialement au nord de l'herbier principal (Fig. 3.22). Cette zone apparaît comme une surface de faible recouvrement dans l'herbier, alors que certaines zones ont une biomasse plus importante en périphérie et laisserait donc à penser que le piétinement aurait empêché la bonne croissance de l'herbier. Cependant, [Cabaço et al. \(2005\)](#) ont montré que la repousse des herbiers de *Z. noltii* après un piétinement, contrairement à l'arrachage, se fait rapidement et que ceux-ci peuvent retrouver leur densité initiale à peu près un mois après les périodes de perturbations, quand les surfaces piétinées sont isolées. Les régressions observées sur les valeurs de biomasses persistent cependant jusqu'à 10 mois après les perturbations, ce qui pourrait venir corroborer l'hypothèse que l'herbier, dans sa partie centrale soumise à la plus forte affluence de pêcheurs à pied, soit impacté par l'activité dans cette zone, ayant des valeurs de densité et de biomasse nettement inférieures aux autres.

Les herbiers de *Z. marina*, en zone subtidale, sont quant à eux peu concernés par les pêcheurs à pied amateurs. En revanche, les pêcheurs à pied professionnels, se déplaçant en bateau, peuvent fréquemment aller pêcher dans les zones de croissance d'herbier. Cependant, étant beaucoup moins nombreux et ayant une pêche généralement plus "responsable", leur impact sur les herbiers de *Z. marina* est moindre. Enfin, la présence de la conchyliculture dans la baie de Bourgneuf n'est pas nécessairement un facteur limitatif de la croissance des herbiers de zostères, au contraire : en favorisant la biodéposition de matériaux riches en nutriments, la quantité de ces derniers augmente dans le sédiment,

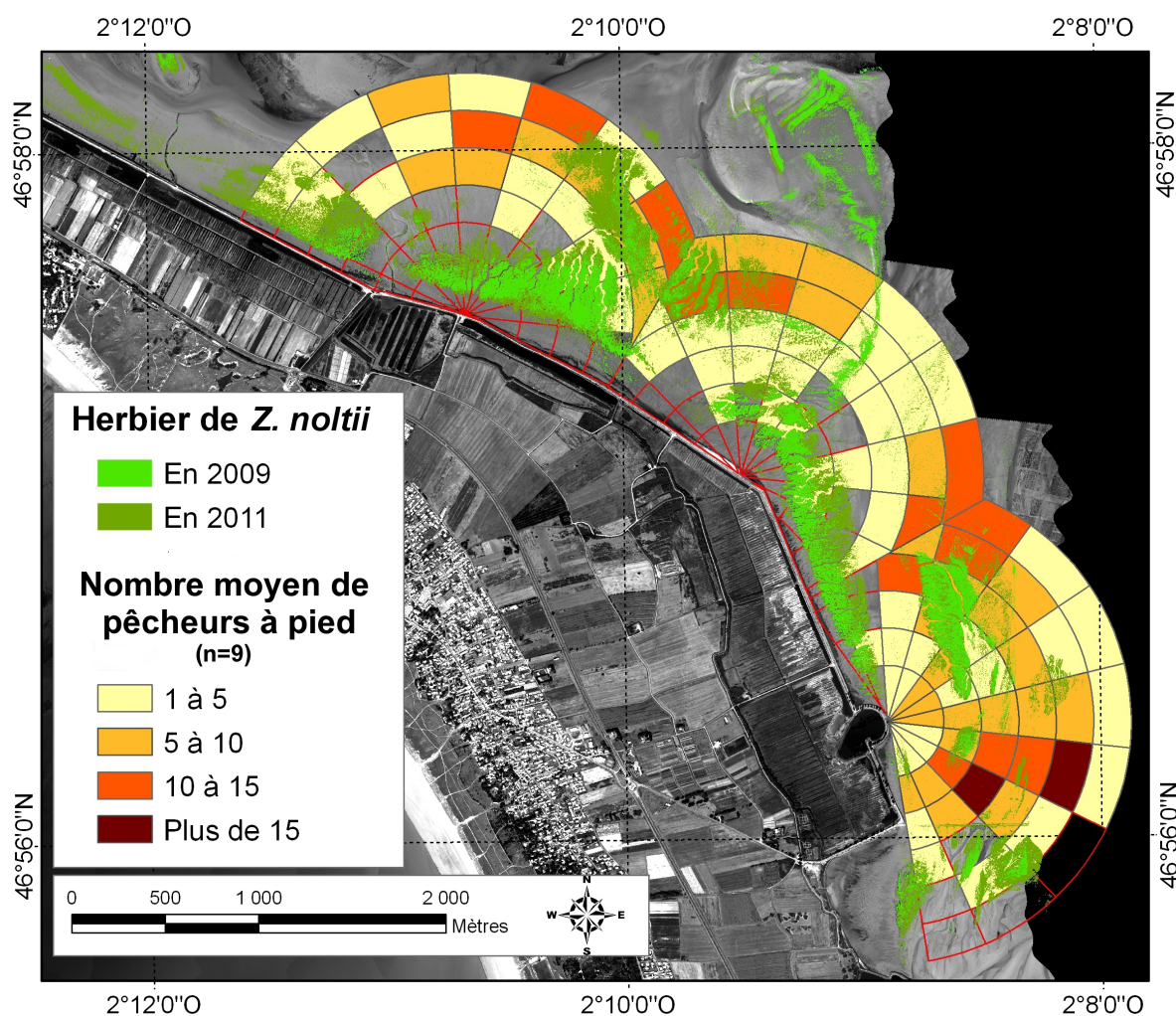


FIGURE 3.22 – Nombre moyen de pêcheurs à pieds comptés lors des plus grandes marées de 2009 ($n=9$) dans la baie de Bourgneuf, par zone, et herbiers de *Z. noltii* en 2009 et 2011

ayant alors un impact positif sur les herbiers de *Z. marina* et *Z. noltii* (Reusch et al., 1994). La réciproque est également vraie : les huîtres de la baie bénéficient aussi de l'apport de matériaux provenant des herbiers (matière organique).

Face à ces perturbations anthropiques, Cabaço et al. (2005) ont suggéré de mettre en place une période de protection pour permettre à l'herbier de récupérer, et ainsi constituer des zones de rotation, en quelque sorte des jachères maritimes. Il est cependant difficile d'interdire l'accès à certaines zones de l'estran aux différents utilisateurs, bien souvent inconscients des risques qu'ils imposent à l'écosystème ou de la valeur écologique des habitats. Cochón & Sánchez (2005) conseille alors non pas d'interdire la pêche à pied mais

Tableau 3.10 – Licences de pêche professionnelle délivrées en Vendée entre 2005 et 2010 (COREPEM).

	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Permis ou licence	162	250	133	215	250	248	250	250	245
Timbre pa-lourde	Non créée	Non créée	125	208	248	90	148	248	240
Timbre coque	Non créé	Non créé	Non créé	Non créé	Non créé	Non créé	166	159	123
Timbre pa-lourde + coque	Non créé	Non créé	Non créé	101	167	156	-	-	-

de passer par une meilleure éducation des conduites à suivre et sur l'intérêt écologique des herbiers de zostères. La plupart des pêcheurs à pied interrogés sur le terrain lors des différentes sorties d'observation ont en effet rapporté un manque de connaissance quant à l'intérêt écologique des herbiers, plus qu'un désintérêt total et il serait bénéfique de les informer sur les bonnes pratiques à adopter ([Diascorn, 2009](#)).

Ces résultats montrent l'intérêt de suivre avec précision l'état écologique des herbiers, susceptible de subir des pertes brutales, afin de les enrayer le plus rapidement possible, tout déclin ayant un impact négatif sur les structures trophiques ([Carvalho et al., 2006](#); [Almeida et al., 2008](#); [Cabaço et al., 2008](#); [Almeida et al., 2008](#); [Guimarães et al., 2012](#)). La cartographie a toutefois ici été facilitée par le caractère monospécifique des herbiers de la baie. Cependant, les herbiers plurispécifiques sont fréquents dans le monde et la méthodologie utilisée dans cette étude pourrait être encore perfectionnée. De nombreuses études ont montré que les variations les plus importantes entre espèces ne se font non pas dans les longueurs d'ondes du visible mais bien dans le PIR ([Fyfe, 2004](#); [Clark et al., 2005](#)). Il serait désormais utile d'étudier ces caractéristiques et de réussir à développer une méthode permettant de quantifier et retirer l'influence de l'eau sur les spectres de réflectance, et ainsi utiliser ces longueurs d'ondes encore peu exploitées pour la différenciation des entités des écosystèmes aquatiques. De plus, ce travail pourrait être valorisé en testant l'efficacité des méthodes employées sur d'autres herbiers de *Z. noltii* de la façade atlantique française. Une cartographie de l'évolution globale des différents herbiers aux mêmes dates permettrait en outre d'obtenir des conclusions plus robustes au regard des

multiples facteurs influençant la croissance des herbiers de zostères, et de mettre en évidence le rôle ou non d'un facteur climatique global tel que le réchauffement ou l'influence de l'Oscillation Nord Atlantique. De même, la recherche d'images plus anciennes pour la cartographie des herbiers offrirait une cartographie de l'évolution sur un temps beaucoup plus long et viendrait consolider les résultats de cette étude.

Bibliographie

- Abal, E., Loneragan, N., Bowen, P., Perry, C. J., Udy, J. W., & Dennison, W. C. (1994). Physiological and morphological responses of the seagrass *Zostera capricorni* aschers to light intensity. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 178, 113–129.
- Abu Hena, M., Short, F. T., Sharifuzzaman, S., M., H., Rezowan, M., & Ali, M. (2007). Salt marsh and seagrass communities of Bakkhali Estuary, Cox's Bazar, Bangladesh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75, 72–78.
- ADBVB (2010). *Document d'objectifs du site Marais Breton, baie de Bourgneuf, Ile de Noirmoutier et forêt de Monts*. Association pour le Développement du Bassin Versant de la Baie de Bourgneuf.
- Adler-Golden, S. M., Matthew, M. W., Bernstein, L. S., Levine, R. Y., Berk, A., Richtsmeier, S. C., Acharya, P. K., Anderson, G. P., Felde, G., Gardner, J., Hike, M., Jeong, L. S., Pukall, B., Mello, J., Ratkowski, A., , & Burke, H. (1999). Atmospheric correction for shortwave spectral imagery based on MODTRAN4. In *Imaging Spectrometry V* (pp. 61–69). SPIE Proceeding.
- Aioi, K., & Nakaoka, M. (2003). The seagrasses of japan. In F. Short, & E. Green (Eds.), *The World Atlas of Seagrasses* chapter 17. (pp. 38–47). Berkeley, USA : University of California Press. 310p.
- Airolidi, L., & Beck, M. W. (2007). Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. *Oceanography and Marine Biology : An Annual Review*, 45, 345–405.
- Alexandre, A., Santos, R., & Sarrão, E. (2005). Effects of clam harvesting on sexual reproduction on the seagrass *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, 298, 115–122.

- Alloncle, N., Guillaumont, B., & Levêque, L. (2005). *Cartographie des herbiers de Zostères*. Fiche Technique, Projet REBENT, IFREMER. 14p.
- Almeida, C., Coelho, R., Silva, M., Bentes, L., Monteiro, P., & Ribeiro, J. (2008). Use of different intertidal habitats by faunal communities in a temperate coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80, 357–364.
- Andrade, F., & Ferreira, M. A. (2011). A method for monitoring shallow seagrass meadows (*Zostera* spp.) using terrestrial oblique large-scale photography. *Aquatic Botany*, 95, 103–109.
- Armstrong, R. A. (1993). Remote sensing of submerged vegetation canopies for biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing*, 14, 621–627.
- Asmus, H., & Asmus, R. (1985). The importance of grazing food chain for energy flow and production in three intertidal sand bottom communities of the northern Wadden sea. *Helgoland Marine Research*, 39, 273–301.
- Asner, G. (1998). Biophysical and biochemical sources of variability in canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 64, 234–253.
- Auby, I. (1991). *Contribution à l'étude des herbiers de Zostera noltii dans le bassin d'Arcachon : dynamique, production et dégradation, macrofaune associée*. Thèse en ecologie Université de Bordeaux I.
- Auby, I., & Labourg, P.-J. (1996). Seasonal dynamics of *Zostera noltii* hornem. in the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research*, 35, 269–277.
- Auby, I., Oger-Jeanneret, H., Sauriau, P.-G., Hily, C., & Barillé, L. (2010). *Angiospermes des côtes françaises Manche-Atlantique Propositions pour un indicateur DCE et premières estimations de la qualité*. 103p.
- Baban, S. M. J. (1997). Environmental monitoring of estuaries; estimating and mapping various environmental indicators in Breydon Water estuary, U.K., using Landsat TM imagery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44, 589–598.

-
- Bajjouk, T., Guillaumont, B., & Populus, J. (1996). Application of airborne imaging spectrometry system data to intertidal seaweed classification and mapping. *Hydrobiologia*, 327, 463–471.
- Bakker, W., & Schmidt, K. (2002). Hyperspectral edge filtering for measuring homogeneity of surface cover types. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 56, 246–256.
- Bannari, A., Huete, A., Morin, D., & Zagolski, F. (1996). Effets de la couleur et de la brillance du sol sur les indices de végétation. *International Journal of Remote Sensing*, 17, 1885–1906.
- Bannari, A., Morin, D., & Haboudane, D. (1999). Analyse des effets atmosphériques sur les indices de végétation en milieu urbain. *Télédétection*, 1, 19–46.
- Bannari, A., Morin, D., Huete, A., & Bonn, F. (1995). A review of vegetation indices. *Remote Sensing Reviews*, 13, 95–120.
- Baret, F., Guyot, G., & Major, D. (1989). TSAVI, a vegetation index which minimizes soil brightness effects on LAI and APAR estimation. In *Proceedings of the 12th Canadian Symposium on Remote Sensing* 12 (pp. 1355–1358).
- Bargain, A., Robin, M., Le Men, E., Huete, A., & Barillé, L. (2012). Spectral response of the seagrass *Zostera noltii* with different sediment backgrounds. *Aquatic Botany*, 98, 45–56.
- Bargain, A., Robin, M., Méléder, V., Rosa, P., Le Men, E., Harin, N., & Barillé, L. (submitted). Seasonal spectral response of intertidal seagrass *Zostera noltii*. *Aquatic Botany*, .
- Barillé-Boyer, A.-L., Haure, J., & Baud, J.-P. (2001). *L'ostréiculture en baie de Bourgneuf. Relation entre la croissance des Huîtres Crassostrea gigas et le milieu naturel : synthèse de 1986 à 1995* volume Rapports scientifique et techniques de la direction des ressources vivantes DRV/RA/RST/97-16. Brest, France.

- Barillé, L., Méléder, V., Combe, J.-P., Launeau, P., Rincé, Y., Carrère, V., & Morançais, M. (2007). Comparative analysis of field and laboratory spectral reflectances of benthic diatoms with a modified gaussian model approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 343, 197–209.
- Barillé, L., Mouget, J.-L., Méléder, V., Rosa, P., & Jesus, B. (2011). Spectral response of benthic diatoms with different sediment backgrounds. *Remote Sensing of Environment*, 115, 1034–1042.
- Barillé, L., Robin, M., Harin, N., Bargain, A., & Launeau, P. (2010). Increase in seagrass distribution at bourgneuf bay (france) detected by spatial remote sensing. *Aquatic Botany*, 92, 185–194.
- Bariou, R. (1978). *Manuel de Télédétection. Photographies aériennes, images radar, thermographies, satellites*. (Sodipe ed.). Paris, France.
- Baugh, W., & Groeneveld, D. (2008). Empirical proof of the empirical line. *International Journal of Remote Sensing*, 29, 665–672.
- Beck, M. W., Heck, K. L. J., Able, K. W., Childers, D. L., Eggleston, D. B., Gillanders, B. M., Halpern, B., Hays, C. G., Hoshino, K., Minello, J., Thomas, 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.
- Berk, A., Andersen, G., Bernstein, L., Acharya, P., Dothe, H., Mattheis, M., Adler-Golden, J., S.M. ans Chetwynd, Richtsmeier, S., Pukall, C., B. ans Allred, Jeong, L., & Hoke, M. (1999). Modtran4 radiative transfer modeling for atmospheric correction. In *Optical spectroscopic techniques and instrumentation for atmospheric and space research III* (pp. 348–353). Denver, Co.
- Bernard, G., Boudouresque, 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.
- Björk, M., Short, F., Mcleod, E., & Beer, S. (2008). *Managing Seagrasses for Resilience to Climate Change*. Gland, Switzerland : UICN.

-
- Blackburn, G. A. (1998a). Quantifying chlorophylls and carotenoids at leaf and canopy scales : An evaluation of some hyperspectral approaches. *Remote Sensing of Environment*, 66, 273–285.
- Blackburn, G. A. (1998b). Spectral indices for estimating photosynthetic pigment concentrations :a test using senescent tree leaves. *International Journal of Remote Sensing*, 19, 657–675.
- Blackburn, G. A. (1999). Relationships between spectral reflectance and pigment concentrations in stacks of deciduous broadleaves. *Remote Sensing of Environment*, 70, 224–237.
- Blackburn, G. A. (2007). Hyperspectral remote sensing of plant pigments. *Journal of Experimental Botany*, 58, 855–867.
- Blott, S., & Pye, K. (2001). Gradistat : a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 26, 1237–1248.
- de Boer, W. F. (2000). Biomass dynamics of seagrasses and the role of mangrove and seagrass vegetation as different nutrient sources for an intertidal ecosystem. *Aquatic Botany*, 66, 225–239.
- Bologna, P. A., & Heck, K. L. J. (2002). Impact of habitat edges on density and secondary production of seagrass-associated fauna. *Estuaries*, 25, 1033–1044.
- Bouscasse, H., Defrance, P., Amand, B., Grandmougin, B., Strosser, P., & Beley, Y. (2012). *Amélioration des connaissances sur les fonctions et les usages des zones humides : évaluation économique sur des sites tests. Le cas du marais breton*. Technical Report Agence de l'eau Loire Bretagne, AC Teon, EcoVia. 96pp.
- Bredin, D., & Métais, M. (1982). *Hivernage de la bernache cravant en baie de Bourgneuf (Hiver 1981/1982)* volume 17 of *Rapports*. Corderie Royale, Rochefort. 49p.
- Brigand, L., Hily, C., & Peuziat, I. (2003). Gestion des usages récréatifs liés au nautisme dans les îles et les archipels du Ponant. application à l'archipel des Glénan. In *Pro-*

- gramme LITEAU, Gestion du Littoral 7*. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable.
- Broge, N., & Leblanc, E. (2000). Comparing prediction power and stability of broadband and hyperspectral vegetation indices for estimation of green leaf area index and canopy chlorophyll density. *Remote Sensing of Environment*, *76*, 156–172.
- Broge, N. H., & Mortensen, J. V. (2002). Deriving green crop area index and canopy density of winter wheat from spectral reflectance data. *Remote Sensing of Environment*, *81*, 45–57.
- Brotas, V., Mendes, C. R., & Cartaxana, P. (2007). Microphytobenthic biomass assessment by pigment analysis : comparison of spectrophotometry and high performance liquid chromatography methods. *Hydrobiologia*, *587*, 19–24.
- Brotas, V., & Plante-Cuny, M.-R. (2003). The use of HPLC pigment analysis to study microphytobenthos communities. *Acta Oecologica*, *24*, S109–S115.
- Bryant, R., Tyler, A., Gilvear, D., McDonald, P., Teasdale, I., Brown, J., & Ferrier, G. (1996). A preliminary investigation into the spectral characteristics of inter-tidal estuarine sediments. *International Journal of Remote Sensing*, *17*, 405–412.
- Burkholder, J. M., Tomasko, D. A., & Touchette, B. W. (2007). Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *350*, 46–72.
- Cabaço, S., Alexandre, A., & Santos, R. (2005). Population-level effects of clam harvesting on the seagrass *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, *298*, 123–129.
- Cabaço, S., Machás, R., & Santos, R. (2007). Biomasse-density relationships of the seagrass *Zostera noltii* : A tool for monitoring anthropogenic nutrient disturbance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *74*, 557–564.
- 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*, 301–308.

-
- Cabaço, S., & Santos, R. (2007). Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 340, 204–212.
- Cabaço, S., Santos, R., & Duarte, C. (2008). The impact of sediment burial and erosion on seagrasses : A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79, 354–366.
- Cabello-Pasini, A., Muñiz-Salazar, R., & Ward, D. H. (2003). Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in the North Pacific. *Aquatic Botany*, 76, 31–47.
- Calumpong, H., & Foseca, M. (2001). Seagrass transplantation and other seagrass restoration. In F. T. Short, & R. Coles (Eds.), *Global Seagrass Research Methods* chapter 22. (pp. 425–443). Amsterdam : Elsevier Science B.V. 482p.
- Campbell, S., & Miller, C. (2002). Shoot and abundance characteristics of the seagrass *Heterozostera tasmanica* in Westernport estuary (south-eastern Australia). *Aquatic Botany*, 73, 33–46.
- Cardoso, P., Pardal, M., Lillebø, A., Ferreira, S., Raffaelli, D., & Marques, J. (2004). Dynamic changes in seagrass assemblages under eutrophication and implications for recovery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302, 233–248.
- Carrère, V., Spilmont, N., & Davoult, D. (2004). Comparison of simple techniques for estimating chlorophyll *a* concentration in the intertidal zone using high spectral-resolution field-spectrometer data. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 31–40.
- Carter, G., & Spiering, B. (2002). Optical properties of intact leaves for estimating chlorophyll concentration. *Journal of Environmental Quality*, 31, 1424–1432.
- Carvalho, S., Moura, A., & Sprung, M. (2006). Ecological implications of removing seagrass beds (*Zostera noltii*) for bivalve aquaculture in southern portugal. *Cahiers de Biologie Marine*, 47, 321–329.
- Casal, G., Sánchez-Carnero, D., Sánchez-Rodríguez, E., & Freire, J. (2011). Remote sensing with SPOT-4 for mapping kelp forests in turbid waters on the south European Atlantic shelf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91, 371–378.

- Casazza, G., & Mazzella, L. (2002). Photosynthetic pigment composition of marine angiosperms : preliminary characterization of mediterranean seagrasses. *Bulletin of Marine Science*, 71, 1171–1181.
- Cebrián, J., & Duarte, C. (1998). Patterns in leaf herbivory on seagrasses. *Aquatic Botany*, 60, 67–82.
- Cebrián, J., Duarte, C., Marbà, N., Enríquez, S., Gallegos, M., & Olesen, B. (1996). Herbivory on *Posidonia oceanica* : magnitude and variability in the spanish mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 130, 147–155.
- Ceccherelli, G., & Cinelli, F. (1997). Short-term effects of nutrient addition and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green algal *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 217, 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.
- CEDRE (2001). *Le suivi écologique d'une pollution accidentelle des eaux, guide opérationnel*. Brest, France.
- Chappelle, E., Kim, M. S., & McMurtrey III, J. (1992). Ratio analysis of reflectance spectra (RARS) : An algorithm for the remote estimation of the concentrations of Chlorophyll *a*, Chlorophyll *b* and Carotenoids in soybean leaves. *Remote Sensing of Environment*, 23, 239–247.
- Charpentier, A., Grillas, P., Lescuyer, F., Coulet, E., & Auby, I. (2005). Spatio-temporal dynamics of a *Zostera noltii* dominated community over a period of fluctuating salinity in a shallow lagoon, Southern France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 307–315.
- Charpy-Roubaud, C., & Sournia, A. (1990). The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs*, 4, 31–57.

-
- Chauvaud, S., Bouchon, C., & Manière, R. (2001). Cartographie des biocénoses marines de Guadeloupe à partir des données SPOT (récifs coralliens, phanérogames marines, mangroves). *Oceanologica Acta*, 24, S3–S16.
- Cho, M. A., Skidmore, A., Corsi, F., van Wieren, S. E., & Sobhan, I. (2007). Estimation of green grass/herb biomass from airborne hyperspectral imagery using spectral indices and partial least squares regression. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 9, 414–424.
- Chust, G., Galparsoro, I., Borja, A., Franco, J., & Uriarte, A. (2008). Coastal and estuarine habitat mapping, using LIDAR height and intensity and multi-spectral imagery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78, 633–643.
- Clark, M., Roberts, D. A., & Clark, D. B. (2005). Hyperspectral discrimination of tropical forest tree species at leaf to crown scales. *Remote Sensing of Environment*, 96, 375–398.
- Cochón, G., & Sánchez, J. M. (2005). Variations of seagrass beds in Pontervedra (north western Spain) : 1947-2011. *Thalassa*, 21, 9–19.
- Coelho, H., Vieira, S., & Serôdio, J. (2009). Effects of desiccation on the photosynthetic activity of intertidal microphytobenthos biofilms as studied by optical methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 381, 98–104.
- Cognie, B., Haure, J., & Barillé, L. (2006). Spatial distribution in a temperate coastal ecosystem of the wild stock of the farmed oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, 259, 249–259.
- Combe, J.-P., Launeau, P., Carrère, V., Despan, D., Méléder, V., Barillé, L., & Sotin, C. (2005). Mapping microphytobenthos biomass by non-linear inversion of visible-infrared hyperspectral images. *Remote Sensing of Environment*, 98, 371–387.
- COREPEM (2008). *Gestion de la ressource pêche à pied en Vendée*. Rapport annuel.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, 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.
- Creed, J. C., & Amado Filho, G. M. (1999). Disturbance and recovery of the macroflora of a seagrass (*Halodule wrightii* Ascherson) meadow in the Abrolhos Marine National Park, Brazil : an experimental evaluation of anchor damage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *235*, 285–306.
- Crosby, M., Langdon, C., & Newell, R. (1990). Importance of refractory plant material to the carbon budget of the oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Biology*, *100*, 343–352.
- Cummings, M. E., & Zimmerman, R. C. (2003). Light harvesting and the package effect in the seagrasses *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Zostera marina* L. : optical constraints on photoacclimation. *Aquatic Botany*, *75*, 261–274.
- Cunha, A., Assis, J. F., & Sarrão, E. A. (In press). Seagrasses in Portugal : A most endangered marine habitat. *Aquatic Botany*, .
- Cunha, A., Santos, R., Gaspar, A., & Bairos, M. (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*, 636–644.
- Daby, D. (2003). Effects of seagrass bed removal for tourism purposes in a Mauritian bay. *Environmental Pollution*, *125*, 313–324.
- Dahdouh-Guebas, F. (2002). The use of remote sensing and GIS in the sustainable management of tropical coastal ecosystems. *Environment, Development and Sustainability*, *4*, 93–112.
- Dahdouh-Guebas, F., & Koedam, N. (2008). Long-term retrospection on mangrove development using transdisciplinary approaches : A review. *Aquatic Botany*, *89*, 80–92.
- Datt, B. (1998). Remote sensing of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, chlorophyll *a+b*, and total carotenoid content in eucalyptus leaves. *Remote Sensing of Environment*, *66*, 111–121.
- Datt, B. (1999). A new reflectance index for remote sensing of chlorophyll content in higher plants : Tests using eucalyptus leaves. *Journal of Plant Physiology*, *154*, 30–36.

-
- Daughtry, C. S. T., Walthall, C. L., S., K. M., Brown de Colstoun, E., & McMurtrey, J. E. (2000). Estimating corn leaf chlorophyll concentration from leaf and canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 74, 229–239.
- DCSMM Golfe de Gascogne (2012). *Directive cadre stratégie pour le milieu marin (DCSMM) : Objectifs environnementaux et indicateurs associés Sous-région marine golfe de Gascogne*. Résumé à l'attention du Public. 16 juillet 2012.
- Decottignies, P., Beninger, P., Rincé, Y., & Riera, P. (2006). Trophic interactions between two introduced suspension-feeders, *Crepidula fornicata* and *Crassostrea gigas*, are influenced by seasonal effects and qualitative selection capacity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342, 231–241.
- Dekker, A., Brando, V., Anstee, J., Fyfe, S., Malthus, T., & Karpouli (2006). Remote sensing of seagrass ecosystem : use of spaceborne and airborne sensors. In A. Larkum, R. Orth, & C. Duarte (Eds.), *Seagrasses : biology, ecology, and conservation* (pp. 347–359). The Netherlands : Springer. 691p.
- Dekker, A. G., Brando, V. E., & Anstee, J. M. (2005). Retrospective seagrass change detection in a shallow coastal tidal Australian lake. *Remote Sensing of Environment*, 97, 415–433.
- Demetriades-Shah, T. H., Steven, M. D., & Clark, J. A. (1990). High resolution derivative spectra in remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 33, 55–64.
- Den Hartog, C. (1970). *The seagrasses of the world* volume 59 of 1. Amsterdam, North Holland, Netherlands.
- Den Hartog, C. (1987). Wasting disease, and other dynamic phenomena in *Zostera* beds. *Aquatic Botany*, 27, 3–14.
- Den Hartog, C. (2000). Procedures for the restoration of lost seagrass beds. *Biologia marina mediterranea*, 7, 353–356.
- Den Hartog, C., & Hily, C. (). Les herbiers de zostères. In J. Dauvin (Ed.), *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantiques, Manche et Mer du Nord, synthèse*,

- menaces et perspectives*. Paris : Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie-Service du patrimoine naturel / IEGB / MNHN volume 1. 140–144.
- Den Hartog, C., & Kuo, J. (2006). Taxonomy and biogeography of seagrasses. In A. Larkum, R. Orth, & C. Duarte (Eds.), *Seagrasses : biology, ecology and conservation*. Dordrecht, Germany : Springer. 1–23.
- Dennison, P. E., & Roberts, D. A. (2003). Endmember selection for multiple endmember spectral mixture analysis using endmember average rmse. *Remote Sensing of Environment*, 87, 123–135.
- Dennison, W. C. (1987). Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany*, 27, 15–26.
- Dennison, W. C., & Alberte, R. S. (1982). Photosynthetic response of *Zostera marina* L. (eelgrass) to *in situ* manipulations of light intensity. *Ecologica*, 55, 137–144.
- 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, 265–282.
- Desmonts, D. (2007). *Intégration du lien consommateur-ressource dans l'étude de l'influence des activités humaines sur l'hivernage des bernaches cravant dans un écosystème littoral fortement anthropisé*. Thèse en océanologie biologie Université de Bretagne Occidentale Institut Universitaire Européen de la Mer.
- Diascorn, M. (2009). *Etude Pêche à pied de loisir Sites du Conservatoire du littoral*. Technical Report Conservatoire du littoral. Rapport Final. 81pp.
- Dockray, M. (1981). *Verification of a new method for determining chlorophyll concentration in plant by remote sensing*. M.sc. thesis Imperial College, University of London.
- Doerffer, R., & Murphy, D. (1989). Factor analysis and classification of remotely sensed data for monitoring tidal flats. *Helgoländer Meeresunters*, 43, 275–293.
- Dolch, T., Buschbaum, C., & Reise, K. (2012). Persisting intertidal seagrass beds in the northern wadden sea since the 1930s. *Journal of Sea Research*, . In press.

-
- Drake, L. A., Dobbs, F. C., & Zimmerman, R. C. (2003). Effects of epiphyte load on optical properties and photosynthetic potential of the seagrasses *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Zostera marina* L. *Limnology Oceanography*, 48, 456–463.
- Dring, M. (1992). *The biology of Marine Plants*. New-York, USA : Cambridge University Press.
- Duarte, C. M. (1991). Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 77, 289–300.
- Duarte, C. M. (1999). Seagrass ecology at the turn of the millenium : challenges for the new century. *Aquatic Botany*, 65, 7–20.
- Duarte, C. M., & Chiscano, C. L. (1999). Seagrass biomass and production : a reassessment. *Aquatic Botany*, 65, 159–174.
- Duarte, C. M., Dennison, W. C., Orth, R. J. W., & Carruthers, T. J. B. (2008). The charisma of coastal ecosystems : Addressing the imbalance. *Estuaries and Coasts*, 31, 233–238.
- Duarte, C. M., Martínez, R., & Barrón, C. (2002). Biomass, production and rhizome growth near the northern limit of seagrass (*Zostera marina*) distribution. *Aquatic Botany*, 72, 183–189. Short Communication.
- 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 the West Coast (USA) estuaries. *Aquaculture*, 290, 196–233.
- Dumbauld, B. R., & Wyllie-Echeverria, S. (2003). The influence of burrowing thalassinid shrimps on the distribution of intertidal seagrasses in Willapa Bay, Washington, USA. *Aquatic Botany*, 77, 27–42.
- Durako, M. (2007). Leaf optical properties and leaf-specific photosynthetic absorptances in several australian seagrasses. *Aquatic Botany*, 87, 83–89.

- Dutertre, M., Beninger, P., Barillé, L., Papin, M., & J., H. (2010). Rising water temperature, reproduction and recruitment of an invasive oyster, *Crassostrea gigas*, on the French Atlantic coast. *Marine Environmental Research*, 69, 1–9.
- Eckrich, C. E., & Holmquist, J. G. (2000). Trampling in a seagrass assemblage : direct effects, response of associated fauna, and the role of substrate characteristics. *Marine Ecology Progress Series*, 201, 199–209.
- Eklöf, J., de la Torre Castro, M., Adelsköld, L., Jiddawi, N. S., & Kautsky, N. (2005). Differences in macrofaunal and seagrass assemblages in seagrass beds with and without seaweed farms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 63, 385–396.
- Elvidge, C., & Chen, Z. (1995). Comparison of Broad-Band and Narrow-Band Red and Near-Infrared Vegetation Indices. *Remote Sensing of Environment*, 54, 38–48.
- Elvidge, C., & Lyon, R. J. P. (1985). Influence of rock-soil. spectral variation on the assessment of green biomass. *Remote Sensing of Environment*, 17, 265–279.
- Enríquez, S. (2005). Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 289, 141–150.
- Erftemeijer, P. L., & Lewis III, R. R. (2006). Environmental impacts of dredging on seagrasses : A review. *Marine Pollution Bulletin*, 52, 1553–1572.
- Escadafal, R., & Huete, A. (1991). Etude des propriétés spectrales des sols arides appliqués à l'amélioration des indices de végétation obtenus par télédétection. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Série II*, 312, 1385–1391.
- FAO (1987). Méditerranée et Mer Noire, zone de pêche 37. In W. Fisher, M. Bauchot, & M. Shneider (Eds.), *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1)* chapter Végétaux et Invertébrés. Rome, Italy : Food and Agriculture Organisation volume 1. 760p.
- Fazey, I., Fischer, J., & Lindenmayer, D. (2005). What do conservation biologists publish ? *Biological Conservation*, 124, 63–73.

-
- Fearn, P., Klonowski, W., Babcock, R., England, P., & Phillips, J. (2011). Shallow water substrate mapping using hyperspectral remote sensing. *Continental Shelf Research*, 31, 1249–1259.
- Ferguson, R. L., & Korfmaier, K. (2005). Remote sensing and GIS analysis of seagrass meadows in North Carolina, Usa. *Aquatic Botany*, 1997, 241–258.
- Ferrier, G. (1995). Evaluation of apparent surface reflectance estimation methodologies. *International Journal of Remote Sensing*, 16, 2291–2297.
- Fournier, J. (2009). Dépêche ministérielle du 13 mars 1933 : état des herbiers français. CRESCO Dinard, 62pp.
- Francour, P., Ganteaume, A., & Poulain, M. (1999). Effects of boat anchoring in *Posidonia oceanica* seagrass beds in the Port-Cros national Park (north-western Mediterranean Sea). *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems*, 9, 391–400.
- Frederiksen, M., Krause-Jensen, D., Holmer, M., & Sund Laursen, J. (2004a). Long-term changes in area distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in Danish coastal waters. *Aquatic Botany*, 78, 167–181.
- Frederiksen, M., Krause-Jensen, D., Holmer, M., & Sund Laursen, J. (2004b). Spatial and temporal variation in eelgrass (*Zostera marina*) landscapes : influence of physical setting. *Aquatic Botany*, 78, 147–165.
- Freeman, A., Short, F., Isnain, I., Razak, F., & Coles, R. (2008). Seagrass on the edge : Land-use practices threaten coastal seagrass communities in Sabah, Malaysia. *Biological Conservation*, 141, 2993–3005.
- Froden, J., & Brasier, D. (2007). Angiosperms (seagrass) within the EU water framework directive : A UK perspective. *Marine Pollution Bulletin*, 55, 181–195.
- Froidefond, J., Doxaran, D., & Miller, P. (2003). *Opération 2. Acquisition et traitement d'images satellites*. Programme Interrégional Loire Grandeur Nature. Loire Estuaire. Cellule de Mesures et de Bilans. 173p.

- Fyfe, S. K. (2003). Spatial and temporal variation in spectral reflectance : Are seagrass species spectrally distinct? *Limnology Oceanography*, 48, 464–479.
- Fyfe, S. K. (2004). *Hyperspectral Studies of New South Wales seagrasses with particular emphasis on the detection of light stress in eelgrass Zostera capricorni*. Phd thesis University of Wollongong.
- Galdies, C., & Borg, J. A. (2006). Aerial remote sensing and spatial analysis of marine benthic habitats in St George's Bay (Malta). In *2nd International Conference on the Management of Coastal Recreational Resources. Beaches, Yacht Marinas and Coastal Ecotourism* (pp. 81–87).
- Ganteaume, A., Bonhomme, P., Emery, E., Hervé, G., & Boudouresque, C.-F. c. (2005). Impact sur la prairie à *Posidonia oceanica* de l'amarrage des bateaux de croisière, au large du port de Porquerolles (Provence, France, Méditerranée). *Science Report Port-Cros National Park, France*, 21, 163–173.
- Gao, B. C., David, C., & Goetz, A. (2006). A review of atmospheric correction techniques for hyperspectral remote sensing of land surfaces and ocean color. In I. I. Conference (Ed.), *Geoscience and remote sensing symposium* (pp. 1979–1981). IGARSS.
- Géhu, J. (1976). Approche phytosociologique synthétique de la végétation des vases salées du littoral atlantique français (synsystématique et synchorologie). *Coll. Phytosociologique*, 4, 395–462.
- Gitelson, A. A., Kaufman, Y. J., Stark, R., & Rundquist, D. (1996). Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 195, 91–110.
- Gitelson, A. A., Kaufman, Y. J., Stark, R., & Rundquist, D. (2002). Novel algorithms for remote estimation of vegetation fraction. *Remote Sensing of Environment*, 80, 76–87.
- Glémarec, M., Le faou, Y., & Cuq, F. (1997). Long term changes of seagrass beds in the Glénan archipelago. *Oceanologica Acta*, 20, 217–227.

-
- Gobert, S., M., K., Lepoint, G., Pergent-martini, C., & J.M., B. (2003). Variations à différentes échelles spatiales de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile ; effets sur les paramètres physico-chimiques du sédiment. *Oceanologica Acta*, 26, 199–207.
- Godet, L. (2008). *L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin. L'exemple des estrans meubles de l'Archipel de Chausey*. Thèse de doctorat Muséum National d'Histoire Naturelle. Station Marine de Dinard.
- Godet, L., Fournier, J., van Katwijk, M. M., Olivier, F., Le Mao, P., & Retière, C. (2008). Before and after wasting disease in common eelgrass *Zostera marina* along the French Atlantic coasts : a general overview and first accurate mapping. *Diseases of aquatic organisms*, 79, 249–255.
- Gouleau, D. (1975). *Les premiers stades de la sédimentation sur les vasières littorales atlantiques, rôle de l'émersion*. Thèse de doctorat Université de Nantes France.
- Green, E. P., & Short, F. T. (2003). *World Atlas of Seagrasses*. Berkeley, USA : University of California Press.
- Grilo, T., Cardoso, P., & Pardal, M. (2002). Implications of *Zostera noltii* recolonization on *Hydrobia ulvae* population structure success. *Remote Sensing of Environment*, 80, 76–87.
- Gruet, Y. (1976). Répartition des herbiers de *Zostera* (monocotylédones marines) sur l'estran des côtes de Loire-Atlantique et du nord de la Vendée. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, 74, 86–90.
- Guichard, F., Bourget, E., & Agnard, J.-P. (2000). High-resolution remote sensing of intertidal ecosystems : A low-cost technique to link scale-dependent patterns and processes. *Limnology and Oceanography*, 45, 328–338.
- Guillaumont, B. (1991). Utilisation de l'imagerie satellitaire pour les comparaisons spatiales et temporelles en zone intertidale. In *Estuaries and Coasts : Spatial and temporal intercomparisons, ESCA symposium* (pp. 63–68). Elliot and Ducrottoy.

- Guimarães, A., H. ans Cunha, Nzinga, R., & Marques, J. (2012). The distribution of seagrass *Zostera noltii* in the Ria Formosa lagoon system and the implications of clam farming on its conservation. *Journal of Nature Conservation*, 20, 30–40.
- Gullström, M., Lundén, B., Bodin, M., Kangwe, J., öhman, M. C., Mtolera, M. S., & Björk, M. (2006). Assessment of changes in the seagrass-dominated submerged vegetation of tropical Chwaka Bay (Zanzibar) using satellite remote sensing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67, 399–408.
- 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. In *Status of Coral Reefs in Tsunami Affected Countries : 2005* (pp. 43–56). Global Coral Reef Monitoring Network Australian Institute of Marine Science, Townsville, Queensland. : Wilkinson, Clive and Souter, David and Goldberg, Jeremy.
- Haboudane, D., Miller, J. R., Pattey, E., Zarco-Tejada, P. J., & Strachan, I. B. (2004). Hyperspectral vegetation indices and novel algorithms for predicting green LAI of crop canopies : Modeling and validation in the context of precision agriculture. *Remote Sensing of Environment*, 90, 337–352.
- Haboudane, D., Miller, J. R., Tremblay, N., Zarco-Tejada, P. J., & Louise, D. (2002). Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture. *Remote Sensing of Environment*, 81, 416–426.
- Hammerstrom, K. K., Kenworthy, W. J., Fonseca, M. S., & Whitfield, P. E. (2006). Seed bank, biomass, and productivity of *Halophila decipiens*, a deep water seagrass on the west Florida continental shelf. *Aquatic Botany*, 84, 110–120.
- Hanna, M., Steyn-Ross, D., & Steyn-Ross, M. (1999). Estimating biomass for New Zealand pasture using optical remote sensing techniques. *Geocarto International*, 13, 89–94.
- Hardisky, M. A., Daiber, F. C., Roman, C. T., & Klemas, V. (1984). Remote Sensing of biomass and annual net aerial primary productivity of a salt marsh. *Remote Sensing of Environment*, 16, 91–106.

-
- Haure, J., & Baud, J. (). *Approche de la capacité trophique dans un bassin ostréicole (baie de Bourgneuf)*. Rapport. Direction Ressources Vivantes IFREMER. 103p.
- Heck, K., & Valentine, J. (1995). Sea-urchin herbivory. evidence for long-lasting effects in subtropical seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 189, 205–217.
- Hedley, J. D., & Mumby, P. J. (2002a). Biological and remote sensing perspectives of pigmentation in coral reef organisms. *Advances in Marine Biology*, 43, 277–317.
- Hedley, J. D., & Mumby, P. J. (2002b). A remote sensing method for resolving depth and subpixel composition of aquatic benthos. *Limnology and Oceanography*, 48, 480–488.
- Heidelbaugh, S. W., & Nelson, W. G. (1996). A power analysis of methods for assessment of change in seagrass cover. *Aquatic Botany*, 53, 227–233.
- Hemminga, M., & Duarte, C. (2000). *Seagrass Ecology*. New York : Cambridge University Press.
- Hestir, E. L., Khanna, S., Andrew, M. E., Santos, M. J., Viers, J. H., Greenberg, S. S., Jonathan A. Rajapakse, & Ustin, S. L. (2008). Identification of invasive vegetation using hyperspectral remote sensing in the California Delta ecosystem. *Remote Sensing of Environment*, 112, 4034–4047.
- Hillman, K., McComb, A., & Walker, D. (1995). The distribution, biomass and primary production of the seagrass *Halophila ovalis* in the Swan/Canning Estuary, Western Australia. *Aquatic Botany*, 51, 1–54.
- Hily, C., & Bajjouk, T. (2010). *Les herbiers de zostères*. Fiche Technique, Projet REBENT, IFREMER, DIREN. 14p.
- Hily, C., van Katwijk, M., & den Hartog, C. (2003). Seagrass distribution in Western Europe. In F. Short, & E. Green (Eds.), *The World Atlas of Seagrasses* (pp. 38–47). Berkeley, USA : University of California Press. 310p.
- Hitier, B., Ratiskol, G., & L'HEVEDER, J. (2010). *Evaluation de la fréquentation des zones de pêche à pied sur le littoral Loire-Bretagne*. Technical Report

- IFREMER/DOP/LER-MPL. Résultats des campagnes menées en 2009 sur le littoral compris entre la baie du Mont-Saint-Michel (Ille et Vilaine) et la pointe de Châtelailon (Charente-Maritime). 191pp.
- Hochberg, E. J., & Atkinson, M. J. (2003). Capabilities of remote sensors to classify coral, algae, and sand as pure and mixed spectra. *Remote Sensing of Environment*, 85, 174–189.
- Hochberg, E. J., Atkinson, M. J., & Andréfouët, S. (2003). Spectral reflectance of coral reef bottom-types worldwide and implications for coral reef remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 85, 159–173.
- Hoffbeck, J. P., & Landgrebe, D. A. (1996). Classification of remote sensing having high spectral resolution images. *Remote Sensing of Environment*, 57, 119–126.
- Horler, D. N. H., Dockray, M., & Barber, J. (1983). The red edge of plant leaf reflectance. *International Journal of Remote Sensing*, 4, 273–288.
- Hovel, K. A. (2001). Habitat fragmentation in marine landscapes : relative effects of habitat cover and configuration on juvenile crab survival in California and North Carolina seagrass beds. *Biological Conservation*, 110, 401–412.
- Howari, F. M., Jordan, B. R., Bouhouche, N., & Wyllie-Echeverria, S. (2009). Field and remote-sensing assessment of mangrove forests and seagrass beds in the Northwestern part of the United Arab Emirates. *Journal of Coastal Research*, 25, 48–56.
- Huete, A. R. (1988). A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of Environment*, 25, 295–309.
- Huete, A. R. (1996). Soil radiative transfer influences in satellite monitoring of vegetation. In *Elements of Change 1995*. Hassol, S. J. and Katzenberger, J.
- Huete, A. R., & Escadafal, R. (1991). Assessment of biophysical soil properties through spectral decomposition techniques. *Remote Sensing of Environment*, 35, 149–159.
- Huete, A. R., & Jackson, R. (1987). Suitability of spectral indices for evaluating vegetation characteristics on arid rangelands. *Remote Sensing of Environment*, 23, 213–232.

-
- Huete, A. R., & Jackson, R. (1988). Soil and atmosphere influences on the spectra of partial canopies. *Remote Sensing of Environment*, 25, 89–105.
- Huete, A. R., Jackson, R., & Post, D. (1985). Spectral response of a plant canopy with different soil backgrounds. *Remote Sensing of Environment*, 17, 37–53.
- Huete, A. R., Justice, C., & Liu, H. Q. (1994). Development of vegetation and soil indices for MODIS-EOS. *Remote Sensing of Environment*, 49, 224–234.
- Huete, A. R., & Liu, H. Q. (1994). An error and sensitivity analysis of the atmospheric- and soil-correcting variants of the NDVI for MODIS-EOS. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 32, 897–905.
- IFREMER et Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (2003). *Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin*.
- de Jongh, H., Wenno, B., & Meelis, E. (1995). Seagrass distribution and seasonal biomass changes in relation to dugong grazing in the Moluccas, East Indonesia. *Aquatic Botany*, 50, 1–19.
- Irlandi, E., Orlando, B., Maciá, S., Biber, P., Jones, T., Kaufman, L., Lirman, D., & Patterson, E. T. (2002). The influence of freshwater runoff on biomass, morphometrics, and production of *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany*, 72, 67–78.
- Iverson, R. L., & Bittaker, H. F. (1986). Seagrass distribution and abundance in the Eastern Gulf of Mexico coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 22, 577–602.
- Jackson, R. D., & Huete, A. (1991). Interpreting vegetation indices. *Preventive Veterinary Medicine*, 11, 185–200.
- Jackson, R. D., Slater, P. N., & Pinter, P. J. J. (1983). Discrimination of growth and water stress in wheat by various vegetation indices through clear and turbid atmospheres. *Remote Sensing of Environment*, 13, 187–208.
- Jagtap, T. (1998). Structure of major seagrass beds from three coral reef atolls of Lakshadweep, Arabian Sea, India. *Aquatic Botany*, 60, 397–408.

- Jeffrey, S. (1997). Application of pigment method to oceanography. In S. Jeffrey, R. Mantoura, & S. Wright (Eds.), *Phytoplankton pigments in oceanography. Monographs on oceanographic methodology* (pp. 127–166). PARIS : UNESCO publishing.
- Jesus, B., Mendes, C., Brotas, V., & Paterson, D. (2006). Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution : Modelling the productive biomass and improving ground truth measurements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 332, 60–74.
- Jiménez, C., Nielle, F. X., & Algarra, P. (1987). Photosynthetic adaptation of *Zostera noltii* hornem. *Aquatic Botany*, 29, 217–226.
- de Jonge, V., & de Jong, D. (1992). Role of tide, light and fisheries in the decline of *Zostera marina* L. in the Dutch Wadden sea. *Publication Series. Netherlands Institute for Sea Research*, 20, 161–176.
- Journal officiel de l'Union européenne (25.6.2008). *DIRECTIVE 2008/56/CE DU PARLEMENT EUROPÉEN ET DU CONSEIL du 17 juin 2008 établissant un cadre d'action communautaire dans le domaine de la politique pour le milieu marin (directive-cadre «stratégie pour le milieu marin»)*.
- Jupp, B., Durako, M., Kenworthy, W., Thayer, G., & Schillak, L. (1996). Distribution, abundance, and species composition of seagrasses at several sites in Oman. *Aquatic Botany*, 53, 199–213.
- Karpouzli, E., Malthus, T. J., & Place, C. J. (2004). Hyperspectral discrimination of coral reef benthic communities in the western Caribbean. *Coral Reefs*, 23, 141–151.
- van Katwijk, M., Bos, A., de Jonge, V., Hanssen, L., Hermus, D., & de Jong, D. (2009). Guidelines for seagrass restoration : Importance of habitat selection and donor population, spreading of risks, and ecosystem engineering. *Marine Pollution Bulletin*, 58, 179–188.
- Kaufman, Y. J., & Tanré, D. (1992). Atmospherically resistant vegetation index (ARVI) for EOS-MODIS. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 30, 261–270.

-
- Keller, M., & Harris, S. (1983). Growth of eelgrass in relation to tidal depth. *Journal of Wildlife Management*, 30, 280–285.
- Kendrick, G. A., Aylward, M. J., Hegge, B., Cambridge, M. L., Hillman, K., Wyllie, A., & Lord, D. A. (2002). Changes in seagrass coverage in Cockburn Sound, Western Australia between 1967 and 1999. *Aquatic Botany*, 73, 75–87.
- Kendrick, G. A., Hegge, B., Wyllie, A., Davidson, A., & Lord, D. (2000). Changes in seagrass cover on Success and Parmelia Banks, Western Australia between 1965 and 1995. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50, 341–353.
- Keshava, N. (2002). *Distance Metrics and Band Selection in Hyperspectral Processing with Applications to Material Identification and Spectral Libraries*. Technical Report Massachusetts Institute of Technology Lincoln Laboratory. Project report HTAP-12. 93pp.
- Kirkman, H. (1996). Baseline and monitoring methods for seagrass meadows. *Journal of Environmental Management*, 47, 191–201.
- Koch, E. W. (2001). Beyond light : Physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries*, 24, 1–17.
- Komatsu, T., Igarashi, C., Tatsukawa, K., Sultana, S., Matsuoka, Y., & Harada, S. (2003a). Use of multi-beam sonar to map seagrass beds in Otsuchi Bay on the Sanriku Coast of Japan. *Aquatic Living Resources*, 16, 223–230.
- Komatsu, T., Mikami, A., Sultana, S., Kenichi, I., Hiraishi, T., & Tatsukawa, K.-I. (2003b). Hydro-acoustic method as a practical tool for cartography of seagrass beds. *Otsuchi Marine Science*, 28, 172–79.
- Krause-Jensen, D., Diaz Almela, E., Cunha, A. H., & Greve, T. M. (2004). Have seagrass distribution and abundance changed? In J. Borum, C. M. Duarte, D. Krause-Jensen, & T. M. Greve (Eds.), *European seagrasses : an introduction to monitoring and management* (pp. 1–7). EU project Monitoring and Managing of European Seagrasses. 88p.

- Kromkamp, J. C., Morris, E. P., Forster, R. M., Honeywill, C., Hagerthey, S., & Paterson, D. M. (2006). Relationship of intertidal surface sediment chlorophyll concentration to hyperspectral reflectance and chlorophyll fluorescence. *Estuaries and Coasts*, 29, 183–196.
- Kruse, F., Lefkoff, A., Boardman, J., Heidebrecht, K., Shapiro, A., Barloon, P., & Goetz, A. (1993). The spectral image processing system (SIPS) interactive visualization and analysis of imaging spectrometer data. *Remote Sensing of Environment*, 44, 145–163.
- Kuo, J., & Den Hartog, C. (2000). Seagrasses : A profile of an ecological group. *Biologie Marine Méditerranée*, 7, 3–17.
- Kutser, T., Metsamaa, L., Strömbeck, N., & Vahtmäe, E. (2006a). Monitoring cyanobacterial blooms by satellite remote sensing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67, 303–312.
- Kutser, T., Miller, I., & Jupp, D. L. (2006b). Mapping coral reef benthic substrates using hyperspectral space-borne images and spectral libraries. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 70, 3449–460.
- Kutser, T., Vahtmäe, E., Roelfsema, C. M., & Metsamaa, L. (2007). Photo-library method for mapping seagrass biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75, 559–563. Short Communication.
- van der Laan, B., & Wolff, W. J. (2006). Circular pools in the seagrass beds of the Banc d'Arguin, Mauritania, and their possible origin. *Aquatic Botany*, 84, 93–100.
- Lacroix, P., Le Bail, J., Hunault, G., Brindejonc, O., Thomassin, G., Guitton, H., Geslin, J., & Poncet, L. (2008). *Liste rouge régionale des plantes vasculaires rares et/ou menacées en Pays de la Loire..* Conservatoire Botanique National de Brest, antenne des Pays de la Loire et CBN Bassin Parisien.
- Larkum, A., & West, R. (1990). Long term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. *Aquatic Botany*, 37, 55–70.

-
- Laubier, L., Le Moigne, M., Flammarion, P., Thybaud, E., & Cossa, D. (2004). The monitoring programme of the ecological and ecotoxicological consequences of the Erika oil spill. *Aquatic Living Research*, 17, 239–541.
- Lean Sim Ooi, J., Kendrick, G. A., Van Niel, K. P., & Amri Affendi, Y. (2011). Knowledge gaps in tropical Southeast Asian seagrass systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *in press*.
- Lebreton, B., Richard, P., Radenac, G., Bordes, M., Bréret, M., Arnaud, C., Mornet, F., & Blanchard, G. F. (2009). Are epiphytes a significant component of intertidal *Zostera noltii* beds? *Aquatic Botany*, 91, 82–90.
- 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, 144–175.
- Lehmann, A., & Lachavanne, J.-B. (1997). Geographic information systems and remote sensing in aquatic botany. *Aquatic Botany*, 58, 195–207.
- Leriche, A., Boudouresque, C.-F., Bernard, G., Bonhomme, P., & Denis, J. (2004). A one-century suite of seagrass bed maps : Can we trust ancient maps? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59, 353–362.
- Liu, H. Q., & Huete, A. R. (1995). A feedback based modification of the NDVI to minimize canopy background and atmospheric noise. *Geosciences Remote Sensing*, 33, 457–465.
- Longstaff, B., Loneragan, N., O'Donohue, M., & Dennison, W. (1999). Effects of light deprivation on the survival and recovery of the seagrass *Halophila ovalis* (R.Br.) Hook. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 234, 1–27.
- López, I., Nanct, Durte, C. M., Valespinós, F., Romero, J., & Alcoverro, T. (1995). Bacterial activity in NW Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187, 39–49.
- Louchard, E. M., Reid, P. R., & Stephens, C. F. (2003). Optical remote sensing of benthic habitats and bathymetry in coastal environments at Lee Stocking Island, Bahamas : A comparative spectral classification approach. *Limnology Oceanography*, 48, 511–521.

- Lucas, N. S., Shanmugam, S., & Barnsley, M. (2002). Sub-pixel habitat mapping of a coastal dune ecosystem. *Applied Geography*, 22, 253–270.
- Lumme, J. (2004). Classification of vegetation and soil using imaging spectrometer data. In *Geoscience and remote sensing symposium* (pp. 83–84). Istanbul Turkey International Society for Photogrammetry and Remote Sensing.
- Macauley, J. M., Clark, J. R., & Price, W. A. (1988). Seasonal changes in the standing crop and chlorophyll content of *Thalassia testudinum* Banks Ex König and its epiphytes in the Northern Gulf of Mexico. *Aquatic Botany*, 31, 277–287.
- Maciá, S. (2000). The effects of sea urchin grazing and drift algal blooms on a subtropical seagrass bed community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 246, 53–67.
- Mahéo, R. (1994). Brent geese in France. In J. Van Nugteren (Ed.), *Brent Geese in the Wadden Sea* chapter 17. (pp. 189–192). Harligen : LVBW.
- Mannino, A., Santulli, A., & Sara, G. (2006). The shallow seagrass system in West Sicily (Italy) : a large reservoir of organic matter available to upper consumers. In *Proceedings of the Mediterranean Seagrass Workshop* number 13 in 4 (pp. 60–63). Gambi, M.C. and Borg, Joseph A. and Buia, Maria Cristina and Di Carlo, Giuseppe and Pergent-Martini, Christine and Pergent, Gerard and Procaccini, Gabriele.
- Mantoura, R. F. C., & Llewellyn, C. A. (1983). The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Analytica Chimica Acta*, 151, 297–314.
- Matthew, M. W., Adler-Golden, S. M., Berk, A., Richtsmeier, S. C., Levine, R. Y., Bernstein, L. S., Acharya, P. K., Anderson, G. P., Felde, G. W., Hoke, M. P., Ratkowski, A., Burke, H.-H., Kaiser, R. D., & Miller, D. P. (2000). Status of atmospheric correction using a MODTRAN4-based algorithm. In *Algorithms for Multispectral, Hyperspectral, and Ultraspectral Imagery VI*. (pp. 199–207). SPIE Proceedings volume 4049.

-
- McGwire, K., Minor, T., & Fenstermaker, L. (2000). Hyperspectral mixture modeling for quantifying sparse vegetation cover in arid environments. *Remote Sensing of Environment*, 72, 360–374.
- McKenzie, L., Finkbeiner, M., & Kirkman (2001). Methods for mapping seagrass distribution. In F. Short, & R. Coles (Eds.), *Global Seagrass Research Methods* chapter 17. (pp. 120–121). Elsevier. 482p.
- McMahon, K., Lavery, P. S., & Mulligan, M. (2011). Recovery from the impact of light reduction on the seagrass *Amphibolis griffithii*, insights for dredging management. *Marine Pollution Bulletin*, 62, 270–283.
- McMillan, C., & Philipps, R. C. (1979). Differentiation in habitat response among populations of new world seagrasses. *Aquatic Botany*, 7, 185–196.
- Meinesz, A., Belsher, T., Boudouresque, C.-F., & Lefevre, J.-R. (1991). Evaluation des potentialités du satellite spot pour la cartographie des peuplements benthiques superficiels de Méditerranée. *Oceanologica Acta*, 14, 299–307.
- Méléder, V. (2003). *Etude de la structure des peuplements intertidaux du microphytobenthos : apports de la télédétection visible infra-rouge*. Thèse de doctorat, biologie marine Université de Nantes.
- Méléder, V., Barillé, L., Launeau, P., Carrère, V., & Rincé, Y. (2003a). Spectrometric constraint in analysis of benthic diatom biomass using monospecific cultures. *Remote Sensing of Environment*, 88, 386–400.
- Méléder, V., Launeau, P., Barillé, L., & Rincé, Y. (2003b). Cartographie des peuplements du microphytobenthos par télédétection spatiale visible-infrarouge dans un écosystème conchylicole. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 377–389.
- Mellors, J. E. (1991). An evaluation of a rapid visual technique for estimating seagrass biomass. *Aquatic Botany*, 42, 67–73.
- Mercado, J., Niell, F., Silva, J., & Santos, R. (2003). Use of light and inorganic carbon acquisition by two morphotypes of *Zostera noltii* hornem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 297, 71–84.

- Middleton, E. M. (1991). Solar zenith angle effects on vegetation indices in tallgrass prairie. *Remote Sensing of Environment*, 38, 45–62.
- Millie, D., Schofield, O., Kirkpatrick, G., Johnsen, G., & Evens, T. (2002). Using absorbance and fluorescence spectra to discriminate microalgae. *Eur. J. Phycol.*, 37, 313–322.
- Mokos, M., & Schultz, S. (2012). First record of vertical rhizome growth in *Zostera marina*. In *Estuaries, Coastal and Shelf Science, 50th ESCA Conference : Today's science for tomorrow's Management*. Poster.
- Mumby, P., & Edwards, A. (2002). Mapping marine environments with IKONOS imagery : enhanced spatial resolution can deliver greater thematic accuracy. *Remote Sensing of Environment*, 82, 248–257.
- Mumby, P., Green, E. P., Edwards, A., & Clark, C. (1997). Measurement of seagrass standing crop using satellite and digital airborne remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 159, 51–60.
- Mumby, P., Green, E. P., Edwards, A., & Clark, C. (1999). The cost-effectiveness of remote sensing for tropical coastal resources assessment and management. *Journal of Environmental Management*, 55, 157–166.
- Murphy, R. J., Tolhurst, T. J., Chapman, M. G., & Underwood, A. J. (2005). Estimation of surface chlorophyll-*a* on an emersed mudflat using field spectrometry : accuracy of ratios and derivative-based approaches. *International Journal of Remote Sensing*, 26, 1835–1859.
- Mutanga, O., & Skidmore, A. K. (2004a). Hyperspectral band depth analysis for a better estimation of grass biomass (*Cenchrus ciliaris*) measured under controlled laboratory conditions. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 5, 87–96.
- Mutanga, O., & Skidmore, A. K. (2004b). Narrow band vegetation indices solve the saturation problem in biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing*, 25, 1–16.

-
- Natura 2000, Document d'objectifs (2002). *Marais Breton, Baie de Bourgneuf, Ile de Noirmoutier et Forêt de Monts*. ADASEA Vendée.
- Nayak, S., & Bahuguna, A. (2001). Application of remote sensing data to monitor mangroves and other coastal vegetation of India. *Indian Journal of Marine Science*, 30, 195–213.
- Nienhuis, P., Coosen, J., & Kiswara, W. (1989). Community structure and biomass distribution of seagrasses and macrofauna in the Flores Sea, Indonesia. *Netherlands Journal of Sea Research*, 23, 197–214.
- Niu, S., Zhang, P., Liu, J., Guo, D., & Zhang, X. (2012). The effect of temperature on the survival, growth, photosynthesis, and respiration of young seedlings of eelgrass *Zostera marina* L. *Aquaculture*, 350–353, 98–108.
- Ochienga, C. A., & Erftemeijer, P. L. (1999). Accumulation of seagrass beach cast along the Kenyan coast : A quantitative assessment. *Aquatic Botany*, 65, 221–238.
- Olivé, I., Brun, F. G., Vergara, J. J., & Pérez-Lloréns, J. (2007). Effects of light and biomass partitioning on growth, photosynthesis and carbohydrate content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, 345, 90–100.
- Olivé, I., M.P., G.-S., Vergara, J., & Oérez-Lloréns, J. (2006). Annual photosynthetic characterization of the seagrass *Cymodocea nodosa* along depth and within leaf gradients. In *Proceedings of the Mediterranean Seagrass Workshop* (pp. 77–81). Gambi M.C, Borg J.A., Buia M.C., DiCarlo G., Pergent-Martini C. and Procaccini G.
- Oliveira, E. C., Corbisier, T. N., de Eston, V. R., & Ambrósio Jr., O. (1997). Phenology of a seagrass (*Halodule wrightii*) bed on the southeast coast of Brazil. *Aquatic Botany*, 56, 25–33.
- Orth, R. J., Carruthers, T., Dennison, W., Duarte, C., Fourqurean, J., Heck, K., Hughes, A., Kendrick, G., Kenworthy, J., Olyarnik, S., Short, F., Waycott, M., & Williams, S. (2006). A global crisis for seagrass ecosystem. *BioScience*, 56, 987–996.

- Orth, R. J., & Moore, K. (1983). Submersed vascular plants : techniques for analyzing their distribution and abundance. *Marine Technology Society Journal*, 17, 38–52.
- OSPAR, Commission (2008). *Case Reports for the OSPAR List of Threatened and/or Declining Species and Habitats*. London, United Kingdom. ISBN 978-1-905859-97-9.
- Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Pergent, G., Agreil, M., Skoufas, G., Sourbes, L., & Tsirika, A. (2005). Use of SPOT 5 for mapping seagrasses : An application to *Posidonia oceanica*. *Remote Sensing of Environment*, 94, 39–45.
- Paul, M., Lefebvre, E., A. and Manca, & Amos, C. (2011). An acoustic method for the remote measurement of seagrass metrics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 93, 68–79.
- Paul, S., Depecker, L., Goillot, C., & Michel, L. (1991). *Introduction à l'étude de la télédétection aérospatiale et de son vocabulaire*. Paris, FRANCE : La documentation française. 316p.
- Peñuelas, J. C. I., & Filella, I. (1998). Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in Plant Science*, 3, 151–156.
- Peralta, G., Pérez-Lloréns, J., Hernández, I., Brun, F., Vergara, J., Bartual, A., Gálvez, J., & García, C. (2000). Morphological and physiological differences between two morphotypes of *Zostera noltii* Hornem. from the south-western Iberian Peninsula. *Helgoland Marine Research*, 54, 80–86.
- Peralta, G., Pérez-Lloréns, J., Hernández, I., & Vergara, 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, 9–26.
- Perez, M., & Camp, J. (1986). Distribución espacial y biomasa de las fanerógamas marinas de las bahías del delta Ebro. *Investigación Pesquera*, 50, 519–530.
- Pérez-Lloréns, J., & Niell, F. (1993). Seasonal dynamics of biomass and nutrient content in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. from Palmones River estuary, Spain. *Investigación Pesquera*, 46, 49–66.

-
- 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, 1246–147.
- Perraudau, G. (1998). *Les bourrines du marais Nord Vendéen. Témoins d'une histoire et d'une culture*. Séquences. 114p.
- Peuziat, I. (2009). *Plaisance et Environnement. Pratiques, représentations et impacts de la fréquentation nautique de loisir dans les espaces insulaires. Le cas de l'archipel de Glénan (France)*. Thèse de géographie Université de Bretagne Occidentale, Institut Universitaire Européen de la Mer. Brest, France.
- Philippart, C. (1994). Interactions between *Arenicola marina* and *Zostera noltii* on a tidal flat in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 111, 251–257.
- Philippart, C. (1995a). Seasonal variation in growth and biomass of an intertidal *Zostera noltii* stand in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33, 205–218.
- Philippart, C., & Dijkema, K. (1995). Wax and wane of *Zostera noltii* in the Dutch Wadden Sea. *Aquatic Botany*, 49, 255–268.
- Philipson, P. (2003). *Environmental Applications of Aquatic Remote Sensing*. Phd thesis Uppsala University.
- Phinn, S., Roelfsema, C., Dekker, A., Brando, V., & Anstee, J. (2008). Mapping seagrass species, cover and biomass in shallow waters : An assessment of satellite multi-spectral and airborne hyper-spectral imaging systems in Moreton Bay (Australia). *Remote Sensing of Environment*, 112, 3413–3425.
- Plus, A., Martin Chapelle, Ménesguen, A., Deslous-Paoli, J.-M., Auby, I., Verlaque, M., & Levavasseur, G. (2005a). Seasonal variations in photosynthetic irradiance response curves of macrophytes from a Mediterranean coastal lagoon. *Aquatic Botany*, 81, 157–173.

- Plus, M., Auby, I., Verlaque, M., & Levavasseur, G. (2005b). Seasonal variations in photosynthetic irradiance response curves of macrophytes from a Mediterranean coastal lagoon. *Aquatic Botany*, *81*, 157–173.
- Plus, M., Dalloyau, S., Trut, G., Auby, I., de Montaudouin, X., Emery, E., Noel, 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*, 357–366.
- Poss, J. A., Russell, W. B., & Grieve, C. M. (2006). Estimating yields of salt- and water-stressed forages with remote sensing in the visible and near infrared. *Journal of Environmental Quality*, *35*, 1060–1071.
- Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A., Kerr, Y., & Sorooshian, S. (1994). A modified soil adjusted vegetation index. *Remote Sensing of Environment*, *48*, 119–126.
- Rainey, M., Tyler, A., Bryant, R., Gilvear, D., & McDonald, P. (2000). The influence of surface and interstitial moisture on the spectral characteristics of intertidal sediments : implications for airborne image acquisition and processing. *International Journal of Remote Sensing*, *21*, 3025–3038.
- Ralph, P., & 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.
- Read, J., Tarpley, L., McKinion, J., & Reddy, K. (2002). Narrow-waveband reflectance ratios for remote estimation of nitrogen status in cotton. *Journal of Environmental Quality*, *31*, 1442–1452.
- Reise, K., & Kohlus, J. (2008). Seagrass recovery in the Northern Wadden Sea ? *Helgoland Marine Research*, *62*, 77–84.
- Reusch, T. B., Chapman, A. R. ., & Gröger, J. P. (1994). Blue mussels *Mytilus edulis* do not interfere with eelgrass *Zostera marina* but fertilize shoot growth through biodeposition. *Marine Ecology Progress Series*, *108*, 265–282.

-
- Richardson, A. J., & Wiegard, C. L. (1977). Distinguishing vegetation from soil background information. *Photogrammetric Engineering*, 43, 1541–1552.
- Roberts, D., Smith, M., & Adams, J. (1993). Green vegetation, nonphotosynthetic vegetation and soils in AVIRIS data. *Remote Sensing of Environment*, 44, 255–269.
- 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 en biologie de l’environnement, des populations, écologie Université de La Rochelle.
- Robin, M. (1995). *La télédétection, des satellites aux systèmes d’information géographiques*. Fac. Paris, France : Nathan Université. 128p.
- Rondeaux, G., Steven, M., & Frédéric, B. (1996). Optimization of soil-adjusted vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 55, 95–107.
- Rouse, J., J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., & Deering, D. W. (1973). Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. In *Third ERTS Symposium 1* (pp. 309–317). NASA SP-351 U.S. Gov. Printing Office.
- Schlerf, M., Atzberger, C., & Hill, J. (2005). Remote sensing of forest biophysical variables using HyMap imaging spectrometer data. *Remote Sensing of Environment*, 95, 177–194.
- Schultz, S. T., Kruschel, C., & Mokos, M. (2011). Boat-based videographic monitoring of an Adriatic lagoon indicates increase in seagrass cover associated with sediment deposition. *Aquatic Botany*, 95, 117–123.
- Sfriso, A., & Ghetti, P. F. (1998). Seasonal variation in biomass, morphometric parameters and production of seagrasses in the lagoon of Venice. *Aquatic Botany*, 61, 207–223.
- 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, 117–132.

- Short, F., Coles, R., & Pergent-Martini, C. (2001). Global seagrass distribution. In F. T. Short, & R. Coles (Eds.), *Global Seagrass Research Methods*. Amsterdam : Elsevier Science B.V. 482p.
- Short, F. T., Carruthers, T., Dennison, W., & Waycott, M. (2007). Global seagrass distribution and diversity : A bioregional model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350, 3–20.
- Short, F. T., Ibelings, B., & Den Hartog, C. (1988). Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease of the 1930s. *Aquatic Botany*, 30, 295–304.
- Short, F. T., Mathieson, A., & Nelson, J. (1986). Recurrence of the eelgrass wasting disease at the border of New Hampshire and Maine, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 29, 89–92.
- Short, F. T., & Neckles, H. A. (1999). The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany*, 63, 169–196.
- Short, F. T., & Wyllie-Echeverria, S. (1996). Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation*, 23, 17–27.
- Silva, J. (2004). *The photosynthetic ecology of Zostera noltii*. Phd thesis University of Algarve.
- Silva, J., & Santos, R. (2003). Daily variation patterns in seagrass photosynthesis along a vertical gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 257, 37–44.
- Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas and keystones : is single-species management passé in the landscape era ? *Biological Conservation*, 83, 247–257.
- Sims, D. A., & Dubois, J. M. (2001). Satellite remote sensing of submerged kelp beds on the Atlantic coast of Canada. *International Journal of Remote Sensing*, 22, 2083–2094.
- Sims, D. A., & Gamon, J. A. (2002). Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*, 81, 337–354.

- Smaal, A., & T.C., P. (1993). 1993. the uptake of organic matter and the release of inorganic nutrients by bivalve suspension feeder beds. *NATO ASI, G 33*, 337–354.
- Smith, G., & Milton, E. (1999). The use of the empirical line method to calibrate remotely sensed data to reflectance. *International Journal of Remote Sensing*, 20, 2653–2662.
- Sousa-Pinto, I., & Araújo, 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., Short, F., & Green, E. (2003). Global overview, the distribution and status of seagrasses. In F. Short, & E. Green (Eds.), *The World Atlas of Seagrasses* (pp. 38–47). Berkeley, USA : University of California Press. 310p.
- Stoner, A. W. (1980). The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bulletin of Marine Science*, 30, 537–551.
- Tang, D., Kawamura, H., Sang Oh, I., & Baker, J. (2006). Satellite evidence of harmful algal blooms and related oceanographic features in the Bohai Sea during autumn 1998. *Advances in Space Research*, 37, 681–689.
- Terrados, J., & Borum, J. (2004). Why are seagrasses important ? - goods and services provided by seagrass meadows. In J. Borum, C. M. Duarte, D. Krause-Jensen, & T. M. Greve (Eds.), *European seagrasses : an introduction to monitoring and management* (pp. 1–7). EU project Monitoring and Managing of European Seagrasses. 88p.
- Terrados, J., Duarte, M. D., C.M. Fortes, Borum, J., Agawin, N. S. R., Bach, S., Thampanya, U., Kamp-Nielsen, L., Kenworthy, W. J., Geertz-Hansen, O., & Vermaat, J. (1998). Changes in community structure and biomass of seagrass communities along gradients of siltation in SE Asia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46, 757–768.
- Terrados, J., Grau-Castella, M., Piñol-Santiñà, D., & Riera-Fernández, P. (2006). Biomass and primary production of a 8–11 m depth meadow versus <3 m depth meadows of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson. *Aquatic Botany*, 84, 324–332.

- Thorhaug, A., Richardson, A., & Berlyn, G. P. (2007). Spectral reflectance of the seagrasses : *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* and five marine algae. *International Journal of Remote Sensing*, 28, 1487–1501.
- Tillier, I. (2011). *Concepts et outils pour l'analyse spatiale des conflits d'usages. Applications en zone côtière (baie de Bourgneuf, Pays de Loire, France)*. Thèse en géographie Université de Nantes.
- Tsai, F., & Philpot, W. (1998). Derivative analysis of hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment*, 66, 41–51.
- Tucker, C. J. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8, 127–150.
- Turner, S. J., & Schwarz, A.-M. (2006). Biomass development and photosynthetic potential of intertidal *Zostera capricorni* in New Zealand estuaries. *Aquatic Botany*, 85, 53–64.
- 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, 253–277.
- Uku, J., & Björg, M. (2005). Productivity aspects of three tropical seagrass species in areas of different nutrient levels in Kenya. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 63, 407–420.
- Unsworth, R. K., Taylor, J. D., Powell, A., Bell, J. J., & Smith, D. J. (2007). The contribution of scarid herbivory to seagrass ecosystem dynamics in the Indo-Pacific. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74, 53–62.
- Vermaat, J. E., Beijer, J., Gijlstra, R., Hootsmans, C., M.J.M. and Philippart, Brink, N., & 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, 59–72.

- Vermaat, J. E., & Verhagen, F. C. A. (1996). Seasonal variations in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. : Coupling demographic and physiological patterns. *Aquatic Botany*, 52, 259–281.
- Verpoorter, C. (2009). *Télédétection hyperspectrale et cartographie des faciès sédimentaires en zone intertidale : application à la Baie de Bourgneuf*. Thèse en sciences de la terre et de l'univers, spécialité télédétection Université de Nantes.
- Wabnitz, C. C., Andréfouët, S., Torres-Pulliza, D., Müller-Karger, F. E., & Kramer, A., Philip (2008). Regional-scale seagrass habitat mapping in the Wider Caribbean region using Landsat sensors : Applications to conservation and ecology. *Remote Sensing of Environment*, 112, 3455–3467.
- Ward, D., Morton, A., Tibbitts, T., Douglas, D., & Carrera-Gonzalez, E. (2003). Long-term spatial change in eelgrass distribution at Bahia San Quintin, Baja California, Mexico, using satellite imagery. *Estuaries*, 26, 1529–1539.
- Ward, D. H., Markon, C. J., & Douglas, D. C. (1997). Distribution and stability of eelgrass beds at Izembek Lagoon, Alaska. *Aquatic Botany*, 58, 229–240.
- Wiginton, J. R., & McMillan, C. (1979). Chlorophyll composition under controlled light conditions as related to the distribution of seagrasses in Texas and the U.S. Virgin Islands. *Aquatic Botany*, 6, 171–184.
- Wilmet, J. (2004). La télédétection. In A. Bailly (Ed.), *Les concepts de la géographie humaine* chapter 23. (pp. 299–309). Paris, France : Armand Colin. (5th ed.). 333p.
- Wu, C., Niu, Z., Tang, Q., & Huang, W. (2008). Estimating chlorophyll content from hyperspectral vegetation indices : Modeling and validation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148, 1230–1241.
- Yang, M., & Sykes, C., R.M. and Merry (2000). Estimation of algal biological parameters using water quality modeling and SPOT satellite data. *Ecological Modelling*, 125, 1–13.
- Yuan, L., & Zhang, L.-Q. (2008). Mapping large scale distribution of submerged aquatic vegetation coverage using remote sensing. *Ecological Informatics*, 3, 245–251.

- Zacharias, M., Niemann, O., & Borstad, G. (1992). An assessment and classification of multispectral bandset for the remote sensing of intertidal seaweeds. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 18, 263–274.
- Zarco-Tejada, P., Ustin, S., & Whiting, M. (2005). Temporal and spatial relationships between within-field yield variability in cotton and high-spatial hyperspectral remote sensing imagery. *Agronomy Journal*, 97, 641–653.
- Zarco-Tejada, P. J., Miller, J. R., Mohammed, G. H., Noland, T. L., & Sampson, P. H. (1999). Canopy optical indices from infinite reflectance and canopy reflectance models for forest condition monitoring : Application to hyperspectral CASI data. In *International Geoscience and Remote Sensing Symposium, IGARSS'99*. IEEE 1999.
- Zupo, V., Mazzella, L., Buia, M., Gambi, M., M., L., Scipione, M., & Cancemi, G. (2006). A small-scale analysis of the spatial structure of a *Posidonia oceanica* meadow of the Island of Ischia (Gulf of Naples, Italy) : Relationship with the seafloor morphology. *Aquatic Botany*, 84, 101–109.

Table des figures

1	Herbiers de zostères à marée basse	15
2	Surface totale des herbiers d'angiospermes marines par biorégions	16
3	Espèces charismatiques consommatrices des herbiers des zones tropicales et espèces communes brouteuses d'herbiers des zones tempérées	19
4	Maison danoise au toit de <i>Zostera marina</i>	22
5	Pêcheurs à pied en baie de Bourgneuf	24
6	Situation géographique de la baie de Bourgneuf et de la zone d'étude	29
7	Illustrations de <i>Zostera noltii</i> et <i>Zostera marina</i> , 1869	30
8	Zones Natura 2000 en baie de Bourgneuf	32
1.1	Grands domaines du spectre électromagnétique	41
1.2	Interaction des ondes électromagnétiques avec une entité de la surface ter- restre	41
1.3	Absorption et réflexion des longueurs d'onde par la végétation et spectre de feuilles de <i>Zostera noltii</i> mesuré par le capteur	42
1.4	Réponses spectrales des feuilles de <i>Zostera noltii</i> à la résolution HySpex et SPOT 5	46
1.5	Cube hyperspectral : information portée par une image hyperspectrale dans trois dimensions	47
1.6	Corrections atmosphériques par méthode empirique et mesures sur le terrain	48
1.7	Mosaïque réalisée à partir des 12 lignes de vols de la campagne aéroportée du 10/09/2010	62
2.1	Spectre de réflectance des feuilles de <i>Zostera noltii</i>	68

2.2	Mesures des réponses spectrales en laboratoire avec le spectroradiomètre FieldSpec3FR®	69
2.3	Reflectance spectra of three sediments and Spectra for an equivalent range of <i>Z. noltii</i> biomass overlaying the three types of sediment	82
2.4	Relationship between biomass of <i>Zostera noltii</i> and vegetation indices (VI) for the three different substrata. 1	83
2.5	Relationship between biomass of <i>Zostera noltii</i> and vegetation indices (VI) for the three different substrata. 2	84
2.6	Relationship between biomass of <i>Zostera noltii</i> and vegetation indices (VI) for the three different substrata. 3	85
2.7	Relationship between biomass of <i>Zostera noltii</i> and vegetation indices (VI) for the three different substrata. 4	86
2.8	Sensitivity of the vegetation indices to biomass saturation for the models depicted 2.4 to 2.7	89
2.9	Corrections : Sensibilité des modèle décrits 2.4 to 2.7	93
2.10	Comparisons of chromatograms obtained at two seasons from <i>Z. noltii</i> leaves	101
2.11	Reflectance spectra of increasing above-ground biomasses ranging from 0 to 200gDW.m ⁻² of <i>Zostera noltii</i>	102
2.12	Reflectance spectrum and second derivative of unfouled and fouled leaves of <i>Zostera noltii</i>	104
2.13	Monthly variations of total pigments concentrations in mg.g ⁻¹ of dry weight (DW) of leaves of <i>Z. noltii</i>	106
2.14	Reflectance spectrum of 3 months for the same biomass of <i>Z. noltii</i> leaves and monthly non linear regression between NDVI SPOT and <i>Zostera noltii</i> biomasses	108
2.15	Seasonal non linear relationship between VI and <i>Z. noltii</i> biomass for all VIs	109
3.1	Biomasses mensuelles mesurées dans l'herbier de <i>Zostera noltii</i> de la baie de Bourgneuf	118
3.2	Mesures des biomasses de <i>Z. noltii</i> par le spectroradiomètre GER3700 . . .	119

3.3	Campagne de validation terrain de l'herbier de <i>Zostera marina</i> dans la baie. Mesures de parcours GPS le long des herbiers, Juillet 2010. (Photographie : C. Terret)	120
3.4	Bourgneuf Bay (France) showing the location of the main <i>Zostera noltii</i> beds.	124
3.5	Spectral signatures of the main intertidal vegetation in Bourgneuf Bay, at GER3700 and SPOT spectral resolution	128
3.6	Spectral signatures of increasing biomass of <i>Zostera noltii</i> leaves on natural sediment	129
3.7	Relationship between NDVI and <i>Z. noltii</i> above-ground biomass, obtained at two different dates and inverse empirical relationship	130
3.8	Evolution of the spatial distribution of <i>Zostera noltii</i> seagrass beds from 1991 to 2005.	132
3.9	Spatial evolution of the dense <i>Zostera noltii</i> meadow areas (NDVI >0.4) from 1991 to 2005 for the main stand of Bourgneuf Bay	133
3.10	Spatial distribution of the above-ground biomass of <i>Zostera noltii</i> beds in Bourgneuf Bay in 2005	134
3.11	Évolution spatiale des zones à forte densité des herbiers de <i>Zostera noltii</i> en baie de Bourgneuf de 2005 à 2009.	142
3.12	Évolution de la répartition spatiale des herbiers de <i>Zostera noltii</i> en baie de Bourgneuf entre 2006 et 2009	143
3.13	Location of the Bourgneuf Bay (France) and the main <i>Zostera noltii</i> beds .	148
3.14	Reflectance spectra used for the Spectral Angle Mapper resampled at the HySpex spectral resolution.	154
3.15	Spatial evolution of the <i>Zostera noltii</i> meadow areas from 2009 to 2011 of Bourgneuf Bay	156
3.16	<i>Zostera noltii</i> Biomass obtained with the mSR ₇₀₅ and the spectral linear unmixing	157
3.17	Regression obtained between biomass sampled in the field and the corres- pond biomass computed with remote sensing processing	158
3.18	Spatial distribution of the above-ground biomass of <i>Zostera noltii</i> beds in Bourgneuf Bay obtained from HySpex images in 2009, 2010 et 2011	159

3.19 Répartition spatiale des herbiers de <i>Z. noltii</i> cartographiés à partir des images SPOT et HySpex 2009	165
3.20 Localisation des herbiers de <i>Zostera marina</i> dans la baie de Bourgneuf . .	177
3.21 Pêcheurs à pied prélevant les coques et palourdes au cœur de l'herbier de la baie de Bourgneuf. Septembre 2009 (Photographie : A. Bargain)	182
3.22 Nombre moyen de pêcheurs à pieds comptés lors des plus grandes marées de 2009	183

Liste des tableaux

1	Biomasses et productions annuelles des principaux écosystèmes terrestres et marins	17
1.1	Caractéristiques techniques des principaux capteurs satellitaires d'observation de la Terre	44
1.2	Images satellitaires et aéroportées utilisées pour la cartographie de l'évolution des herbiers de <i>Zostera noltii</i> dans la baie de Bourgneuf	61
1.3	Caractéristiques de la campagne et des images Hypspx.	63
2.1	Multispectral vegetation indices tested	76
2.2	Narrow-band and hyperspectral vegetation indices tested	77
2.3	Results of the non linear regressions between <i>Zostera noltii</i> biomass and vegetation index on medium sand and autoclaved fine sand	87
2.4	Results of the non linear regressions between <i>Zostera noltii</i> biomass and vegetation index on fine sand and all sediment	88
2.5	Vegetation Indices tested for spectrum seasonal variation assessment	99
2.6	Absorbance maxima for the main pigments detected in <i>Z. noltii</i> leaves sampled from March to November 2009	103
2.7	Pigment weights, from March to November 2009, for <i>Z. noltii</i>	105
2.8	Pigment ratios, from March to November, for <i>Z. noltii</i>	105
2.9	Results of the non linear regressions between vegetation indices and <i>Zostera noltii</i> biomass, for all data sets (from April to November) and VI saturations	107
3.1	Satellite imagery used to assess <i>Z. noltii</i> spatial distribution in Bourgneuf Bay (France).	126

3.2	Decision rules used to characterize <i>Z. noltii</i> seagrass beds with the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI).	131
3.3	Development of the total surface in hectares (ha) and percentage of the densest part of the meadow of <i>Zostera noltii</i> seagrass bed in Bourgneuf Bay from 1991 to 2005	131
3.4	Possible explanatory mechanisms for the downward expansion of <i>Zostera noltii</i> beds from 1998.	136
3.5	Images SPOT utilisées pour la cartographie de la dynamique des herbiers de <i>Zostera noltii</i> dans la baie de Bourgneuf depuis 2005	140
3.6	Évolution de la surface totale (ha) et du pourcentage de zones denses des herbiers de <i>Zostera noltii</i> en baie de Bourgneuf entre 1991 et 2009. La surface totale des herbiers est estimée à partir des valeurs de NDVI extraites des images satellitales, et comprises entre 0,2 et 0,7. La partie plus dense des herbiers est caractérisée par des valeurs de NDVI comprises entre 0,3 et 0,7.	141
3.7	HySpex imagery used to assess <i>Z. noltii</i> spatial distribution in Bourgneuf Bay (France).	149
3.8	Development of the total surface in hectares (ha) and of each biomass classes of the meadow of <i>Zostera noltii</i> seagrass bed in Bourgneuf Bay from 2009 to 2011 using hyperspectral data	155
3.9	Superficies (en hectare) recouvertes par les herbiers de <i>Z. marina</i> cartographiée par les images HySpex de 2009, 2010 et 2011.	175
3.10	Licences de pêche professionnelle délivrées en Vendée entre 2005 et 2010 . .	184

ANNEXES

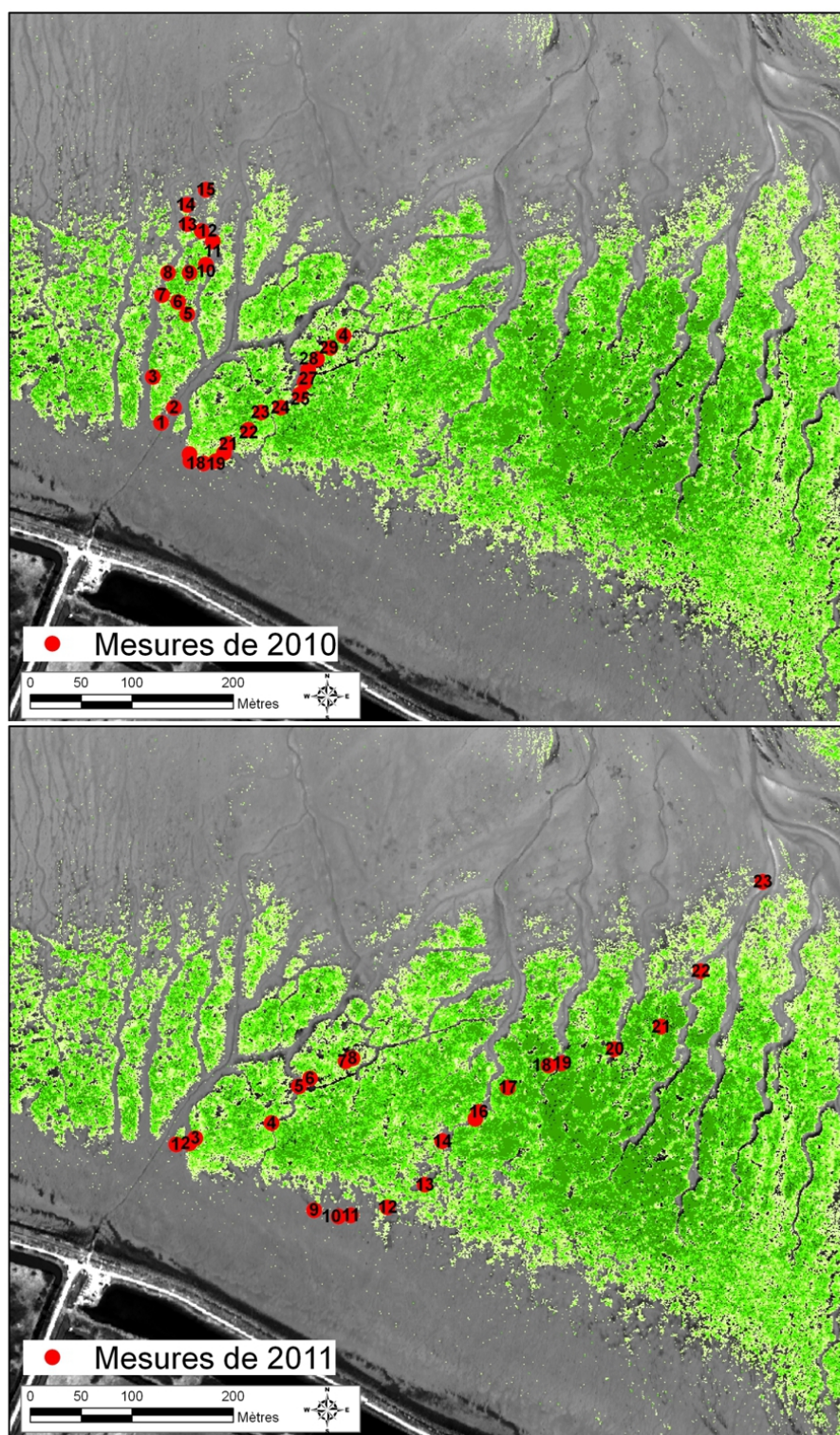
Annexe 1

Comparaison entre les valeurs de biomasses obtenues sur l'image HySpex à partir de l'application des régressions entre indices de végétation (IV) et biomasses mesurées en laboratoire, avec les biomasses mesurées simultanément sur le terrain en septembre 2009.

Mesures	Biomasse terrain	NDVI ₍₆₇₃₎	NDVI ₍₆₅₀₎	mNDVI ₍₆₇₃₎	mND ₍₇₀₅₎	mSR ₍₇₀₅₎	PSSRa	PSSRb
1	15.5	31.8	30.1	20.2	16.2	18.7	51	45.4
2	42.3	57.0	55.3	37.0	42.7	42.4	83.1	73.9
3	52.6	56.3	51.9	48.9	52.3	45.7	84.5	79.1
4	50.0	138.8	76.9	58.2	81.2	53.5	188.1	157.8
5	72.6	208.8	147.1	Nodata	96.0	73.7	212.7	181.2
6	37.6	43.4	39.1	31.1	40.1	25.7	43.7	39
7	12.0	47.0	43.9	34.0	22.5	8	67.8	58.7
8	1.0	0	0.00	0	0	0	0	0
9	0.0	0	0.00	0	0	0	0	0
10	3.6	0	0.00	0	0	0	0	0
11	0.0	0	0.00	0	0	0	0	0
12	4.2	0	0.00	0	0	0	0	0
13	0.9	0	0.00	0	0	0	0	0
14	10.7	0	0.00	0	0	0	0	0
15	0.4	0	0.00	0	0	0	0	0

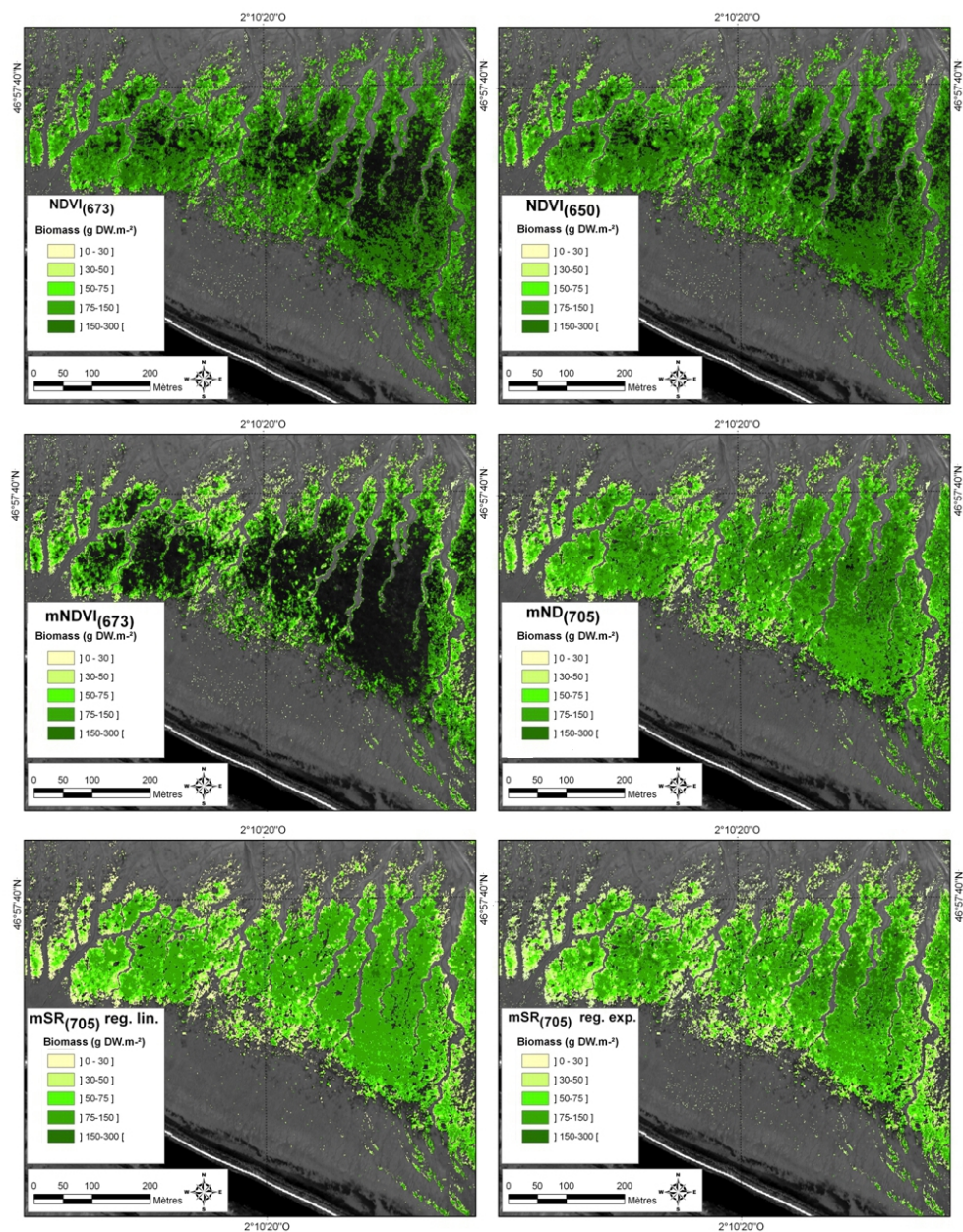
Comparaison entre les valeurs de biomasses obtenues sur les images HySpex à partir de l'application des régressions entre le $mSR_{(705)}$ et les biomasses mesurées en laboratoire, avec les biomasses mesurées simultanément sur le terrain en 2010 (n=19) et 2011 (n=23).

Mesure	Terrain 2010	Image 2010	Terrain 2010	Image 2010
1	0	0	72.8	75.8
2	0	0	75.5	79.6
3	0	0	85.0	83.2
4	9.7	0	38.2	39.1
5	18.8	18.9	11.2	0
6	22.1	12.7	46.2	59.6
7	86.4	78.3	30.1	26.9
8	13.6	4.9	102.9	119.8
9	0	0	8.9	0
10	72.7	71.8	10.5	0
11	5.7	0	58.9	64.6
12	29.9	35	34.4	73.5
13	19	18	116.6	116.8
14	23.9	23.3	107.9	110.4
15	11.5	0	144.7	126.1
16	31.1	29.1	22.7	19.1
17	24.4	33.5	77.9	141.5
18	1	0	110.8	114.4
19	17.2	17.3	61.9	92.1
20	41.9	43.9	94.3	81.3
21	0	0	140.0	131.3
22	73	76.3	19.9	23.8
23	18.4	24.2	28.3	0
24	19.8	27.7	-	-
25	36.4	37.2	-	-
26	65	65.9	-	-
27	20.8	11.1	-	-
28	85.4	78.5	-	-
29	46.4	42	-	-



Points de mesures terrain de la biomasse des herbiers de *Zostera noltii* réalisés en 2010 et 2011.

Annexe 2

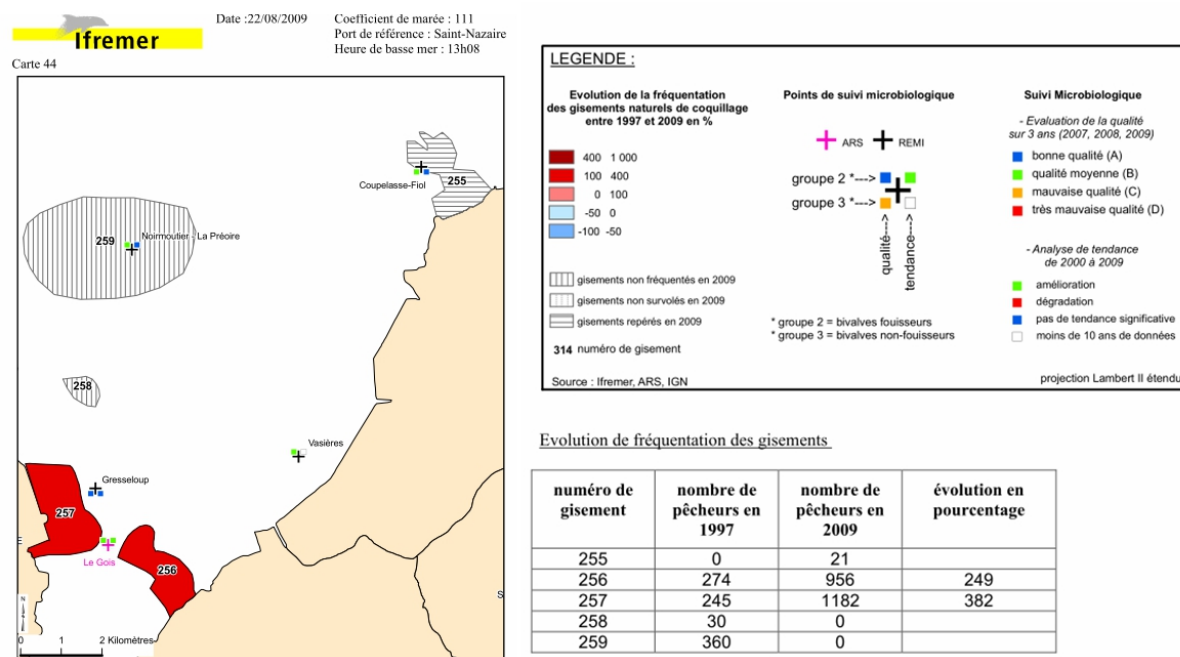


Comparaison des biomasses de *Z. noltii* dans la baie de Bourgneuf obtenues à partir de différents indices de végétation appliqués à l'image HySpex de 2009. Les pixels noirs au cœur de l'herbier correspondent aux "no data", valeurs de l'indice de l'image ayant dépassé les valeurs de l'asymptote calculée en laboratoire.

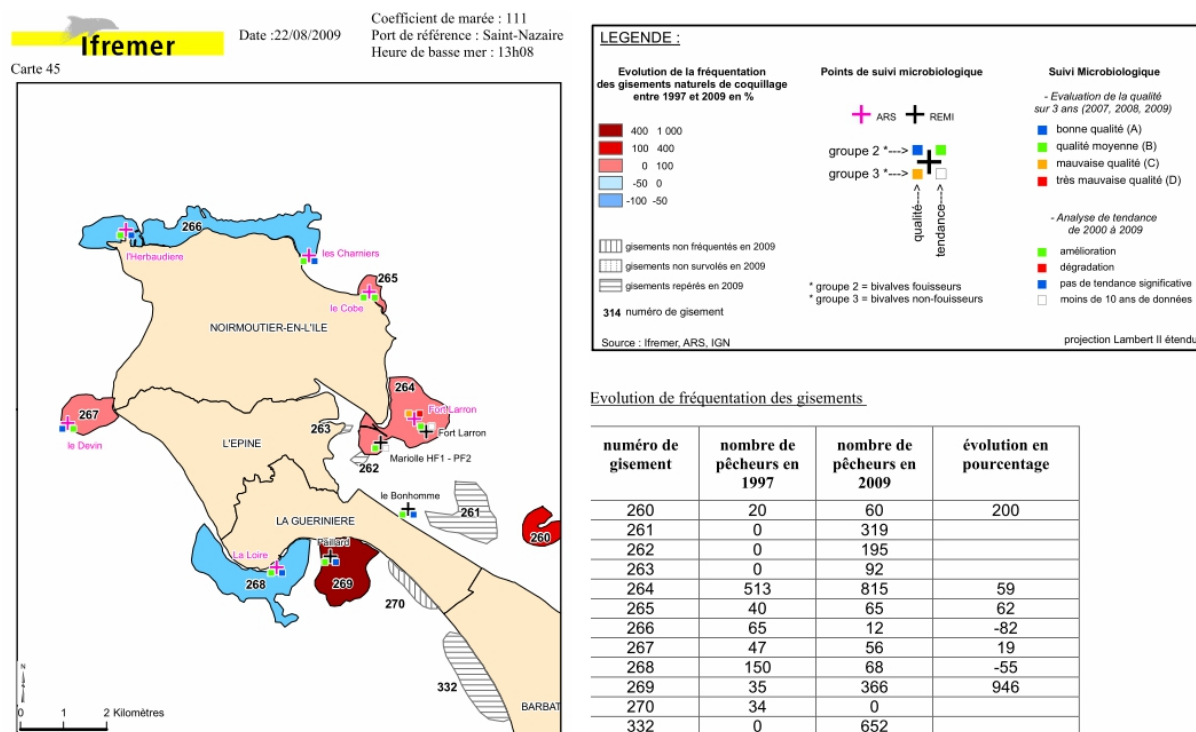
IV	NDVI ₍₆₇₃₎	NDVI ₍₆₅₀₎	mNDVI ₍₆₇₃₎	mND ₍₇₀₅₎	PSSRa	PSSRb
a	2,12	1,54	0.99	0.93	2,5	2,19

Valeur de l'asymptote de la régression calculée entre les valeurs de biomasses obtenues par télédétection sur l'image HySpex et les biomasses mesurées simultanément sur le terrain en septembre 2009 (n=15), entre différents IVs, mesurées en laboratoire

Annexe 3



Évaluation de la fréquentation des zones de pêche à pied dans la baie de Bourgneuf entre 1997 et 2009, [Hitier et al. \(2010\)](#)



Évaluation de la fréquentation des zones de pêche à pied sur l'île de Noirmoutier entre 1997 et 2009, [Hitier et al. \(2010\)](#)

Annexe 4

Nombre de jours de vent du Nord (N, entre 315 et 45°), de l'Est (E, entre 45 et 115°), Sud (entre 115 et 225°) et d'Ouest (O, entre 225 et 315°), par mois depuis 2000.

2000	N	E	O	S	2001	N	E	O	S	2002	N	E	O	S
J	5	10	8	8	J	5	8	12	6	J	1	7	3	20
F	2	0	15	12	F	7	6	11	4	F	7	0	12	9
M	6	12	9	4	M	3	1	24	3	M	5	9	8	9
A	3	5	10	12	A	14	0	13	3	A	7	6	14	3
M	3	5	14	9	M	11	6	12	2	M	3	4	15	9
J	2	5	21	2	J	6	2	18	4	J	2	1	22	5
J	3	6	17	5	J	10	1	17	3	J	1	1	24	5
A	4	3	18	6	A	9	3	12	7	A	5	1	24	1
S	2	4	14	10	S	6	4	16	4	S	2	17	8	3
O	9	0	19	3	O	2	2	12	15	O	3	5	12	11
N	6	0	18	6	N	11	9	10	0	N	2	3	14	11
D	3	3	15	10	D	3	18	7	3	D	4	7	10	10
Somme	48	53	178	87	Somme	87	60	164	54	Somme	42	61	166	96
2003	N	E	O	S	2004	N	E	O	S	2005	N	E	O	S
J	9	4	10	8	J	5	2	15	9	J	10	2	11	8
F	4	9	4	9	F	11	9	4	5	F	16	5	4	3
M	3	11	6	11	M	8	7	6	10	M	6	4	11	10
A	5	9	8	8	A	4	2	14	10	A	5	1	13	11
M	2	3	21	5	M	9	7	13	2	M	2	4	18	7
J	4	4	18	4	J	5	0	20	5	J	8	6	11	5
J	7	1	16	7	J	6	0	22	3	J	3	1	21	6
A	5	4	20	2	A	3	0	22	6	A	3	5	18	5
S	4	9	11	6	S	6	6	13	5	S	7	3	13	7
O	7	11	8	5	O	0	8	15	8	O	5	5	5	16
N	2	8	6	14	N	15	4	7	4	N	7	9	9	5
D	2	12	6	11	D	5	11	14	1	D	7	11	10	3
Somme	54	85	134	90	Somme	77	56	165	68	Somme	79	56	144	86
2006	N	E	O	S	2007	N	E	O	S	2008	N	E	O	S
J	3	14	7	7	J	5	4	15	7	J	5	5	9	12
F	5	11	10	2	F	1	4	14	9	F	1	14	6	8
M	2	9	11	9	M	10	2	15	4	M	4	2	19	6
A	4	3	19	4	A	12	9	7	2	A	4	4	17	5
M	2	2	21	6	M	6	2	20	3	M	2	8	16	5
J	3	7	17	3	J	3	2	17	8	J	6	2	20	2
J	2	6	20	3	J	2	0	23	6	J	1	2	22	6
A	2	1	25	3	A	8	4	17	2	A	1	3	21	6
S	6	4	9	11	S	7	10	11	2	S	1	13	14	2
O	3	5	12	11	O	9	11	4	7	O	4	4	13	10
N	1	11	9	9	N	10	7	7	6	N	9	2	15	4
D	6	7	6	12	D	1	12	11	7	D	8	12	9	2
Somme	39	80	166	80	Somme	74	67	161	63	Somme	46	71	181	68
2009	N	E	O	S	2010	N	E	O	S	2011	N	E	O	S
J	3	10	6	12	J	11	7	5	8	J	5	8	12	6
F	7	9	6	6	F	6	3	11	8	F	7	6	11	4
M	4	7	17	3	M	6	8	6	11	M	3	1	24	3
A	3	0	18	9	A	9	10	9	2	A	14	0	13	3
M	5	5	17	4	M	7	8	12	4	M	11	6	12	2
J	1	7	20	2	J	13	4	12	1	J	6	2	18	4
J	0	0	25	6	J	5	0	24	2	J	10	1	17	3
A	3	0	24	4	A	4	19	2	6	A	9	3	12	7
S	18	3	8	1	S	6	5	15	4	S	6	4	16	4
O	5	9	8	9	O	10	7	7	7	O	2	2	12	15
N	3	0	17	10	N	9	2	14	5	N	11	9	10	0
D	8	3	11	9	D	10	12	7	2	D	3	18	7	3
Somme	60	53	177	75	Somme	96	85	124	60	Somme	87	60	164	54

Thèse de Doctorat

Annaëlle BARGAIN

Etude de la structure et de la dynamique des herbiers de *Zostera noltii* par télédétection multi et hyperspectrale

Résumé

Les herbiers de *Zostera noltii* constituent des habitats remarquables dans les zones intertidales des baies et estuaires bordés par l'Atlantique Nord. Ces herbiers étant soumis à des pressions naturelles et anthropiques, l'estimation de la dynamique spatio-temporelle se révèle alors primordiale afin de mettre en place des mesures de gestion et de protection appropriées. La télédétection visible - proche infra-rouge à partir de capteurs aéroportés et satellitaires a été utilisée pour leur identification et leur cartographie à macro-échelle. La méthodologie proposée repose sur l'analyse des spectres de réflectance des feuilles (partie épigée de l'herbier) pour des longueurs d'ondes allant de 400 à 900 nm. A partir de bibliothèques spectrales réalisées en laboratoire par spectroradiométrie, des relations quantitatives entre la biomasse et des indices de végétation ont été obtenues, intégrant l'influence du substrat et des variations phénologiques. Cette approche spectroradiométrique a facilité l'interprétation et le traitement d'images multi et hyperspectrales (SPOT et HySpex) couvrant la baie de Bourgneuf (2°10'O, 46°57'N), révélant une extension régulière des herbiers de 1991 à 2011, probablement expliquée par un phénomène d'accrétion naturelle dans la baie, entrecoupée cependant de brèves périodes de régression (2006-2009) dont les causes ne sont pas expliquées.

Mots clés

Baie de Bourgneuf ; Herbiers ; Pigment ; Spectroradiométrie ; Télédétection ; *Zostera noltii*

Study of *Zostera noltii* seagrass bed structure and dynamics using multi and hyperspectral remote sensing

Abstract

Zostera noltii seagrass beds form valuable extensive habitats in the intertidal zone of bays and estuaries of the North Atlantic Ocean. Being submitted to natural and anthropogenic pressures, long term change assessment becomes thus critical for relevant protection and management practices. Identification and macro-scale mapping of these seagrass beds have been performed with visible and near infra-red remote sensing data using airborne and satellite sensors. The methodology was based on above-ground leaf reflectance spectrum analysis, from 400 to 900 nm. Quantitative relationships between biomass and vegetation indices have been obtained from spectral libraries of different biomasses, built with a spectroradiometer in the laboratory, and taking into account the sediment background influences and leaf phenology. This spectroradiometric approach was necessary to interpret and process multi and hyperspectral images (respectively SPOT and HySpex) of Bourgneuf Bay (2°10'W, 46°57'N). *Z. noltii* bed extent globally increased from 1991 to 2011, probably due to a natural accretion of the tidal flats, although a sharp decline was detected between 2006 and 2009, which remains to be explained.

Keywords

Bourgneuf bay; Pigment; Remote sensig; Seagrass; Spectroradiometry; *Zostera noltii*