

RECHERCHES
LÉPIDOCHRONOLOGIQUES SUR
POSIDONIA OCEANICA :
RHIZOMES PLAGIOTROPES
ET ORTHOTROPES DES
HERBIERS PROFONDS DE
PORT-CROS
(MÉDITERRANÉE, FRANCE)

Rose-Anne MOSSÉ *

Résumé : Ces recherches ont permis de caractériser les cycles annuels de variations de l'épaisseur et de l'anatomie des écailles des rhizomes orthotropes : ces variations cycliques sont présentes à toutes les profondeurs, le nombre moyen d'écailles par cycle ne varie pas en fonction de la profondeur, par contre l'épaisseur moyenne des écailles est influencée par ce facteur et augmente avec la profondeur. D'autre part des cycles, correspondant comme pour les rhizomes orthotropes à une année, ont pu être mis en évidence chez tous les rhizomes plagiotropes étudiés. Des études comparatives sur les cycles des rhizomes orthotropes et plagiotropes ont été menées, montrant que ces deux types d'axes sont différents dans leur comportement.

Abstract : LEPIDOCHRONOLOGIC STUDIES ON *POSIDONIA OCEANICA* : HORIZONTAL AND ERECT RHIZOMES OF DEEP MEADOWS (PORT-CROS, MEDITERRANEAN, FRANCE). These studies allowed the characterization of annual cyclic changes on scale thickness and anatomy for erect rhizomes : these cyclic changes are present whatever depth the rhizomes were collected, the scale number per cycle does not vary with depth but the scale mean thickness increases with depth. Annual cycles, like those described for erect rhizomes have been demonstrated in all horizontal rhizomes studied. Comparative studies on erect and horizontal rhizomes cycles have been carried out here, indicating that these two types of rhizomes are different.

* Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie Végétale Marine, Faculté des Sciences de Luminy, 13288 MARSEILLE Cedex 9.

1. INTRODUCTION

Posidonia oceanica (Linnaeus) Delile forme de véritables prairies sous-marines appelées herbiers dans les biotopes photophiles de l'étage infralittoral, sur substrats meubles mais également sur substrats durs (PERES et PICARD, 1964). Ses feuilles sont groupées en faisceaux (4 à 8 feuilles en moyenne) à l'apex de tiges généralement souterraines (*rhizomes*). Les rhizomes, de consistance ligneuse et légèrement aplatis, peuvent avoir une croissance horizontale (ils sont dits alors plagiotropes et sont les premiers colonisateurs du sédiment) ou verticale (rhizomes orthotropes). La différenciation entre ces deux types de rhizomes n'est jamais définitive, de sorte qu'un rhizome orthotrope pourra redevenir plagiotrope pour la recolonisation d'un espace vide (CAYE, 1979, 1980). Les feuilles de Posidonies piègent les particules minérales et organogènes transportées par les courants, mais aussi les restes calcaires d'organismes ayant vécu dans l'herbier (BLANC, 1958 ; MOLINIER et PICARD, 1952). La croissance verticale des rhizomes permet aux Posidonies d'échapper à l'enfouissement qui pourrait en résulter (BOUDOURESQUE et JEUDY de GRISSAC, 1983 ; CAYE, 1980). Cette montée du sédiment accompagnée d'une croissance verticale des rhizomes donne naissance à des terrasses sous-marines appelées « mattes ».

La posidonie perd ses feuilles tout au long de l'année, avec un maximum en automne (PANAYOTIDIS et GIRAUD, 1981 ; PERGENT *et al.*, 1983). Ces dernières se détachent au niveau d'une structure bien définie : la ligule, laissant en place la base foliaire engainante difficilement putrescible qui prend alors le nom d'*écaille* (HARTOG, 1970 ; SAUVAGEAU, 1891). L'insertion de ces écailles est distique. Tous les rhizomes, y compris ceux qui se trouvent profondément enfouis dans l'épaisseur de la matre, sont recouverts par ces écailles.

L'étude de différents paramètres au niveau des écailles (épaisseur, anatomie) a permis de mettre en évidence des variations cycliques (CROUZET, 1981). Sur les rhizomes orthotropes et à faible profondeur (0.5-2.5 m), les cycles sont annuels. En effet l'étude au cours de douze mois de l'épaisseur de la dernière écaille apparue montre un cycle présentant un minimum en hiver (janvier-mars) et un maximum en automne (septembre-octobre) (PERGENT *et al.*, 1983). Ce résultat a été confirmé par une expérience de baguage : des ramifications orthotropes portées par un rhizome plagiotrope et apparues postérieurement au baguage, présentent un nombre de cycles correspondant au nombre d'années écoulées depuis le baguage (CROUZET *et al.*, 1983).

Par analogie avec la Dendrochronologie (FRITTS, 1976), le nom de Lépidochronologie ($\lambda\epsilon\pi\iota\delta\omicron\varsigma$, $\lambda\epsilon\pi\iota\delta\omicron\varsigma$ = écaille) a été donné à l'étude des variations cycliques le long des rhizomes de *Posidonia oceanica* (BOUDOURESQUE *et al.*, 1983 a).

Les études lépidochronologiques n'ayant été effectuées jusqu'à présent que sur des rhizomes orthotropes, provenant surtout d'herbiers

superficiels, il était intéressant de confirmer la présence de cycles à des profondeurs plus importantes et surtout de mettre en évidence de telles variations au niveau des rhizomes plagiotropes, dont le comportement de croissance est différent. C'est ce à quoi nous nous sommes attachés tout au long de ce travail, tout en essayant de montrer à la fin de notre étude les possibilités importantes qui peuvent découler de la Lépidochronologie (*).

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Stations de prélèvement

Les rhizomes orthotropes ont été prélevés en 5 stations à Port-Cros :

- Station N : — 7 m (Baie de Port-Cros, 26 rhizomes étudiés)
- Station P : — 15 m (Entrée de la baie de Port-Cros, 24 rhizomes étudiés)
- Station Q : — 23 m (Coffre, passe Port-Cros-Bagaud, 15 rhizomes étudiés)
- Station R : — 28 m (Passe Port-Cros-Bagaud, côté nord-est, 14 rhizomes étudiés)
- Station S : — 35 m (Passe Port-Cros-Bagaud, côté nord-est, 2 rhizomes étudiés).

Les 4 rhizomes plagiotropes étudiés proviennent de la station R.

Les stations N, P, Q sont celles étudiées par PERGENT *et al.*, 1983.

Le prélèvement des rhizomes se fait au hasard, en respectant un certain espacement entre eux afin d'éviter que 2 rhizomes fassent partie du même individu.

2.2. Méthodes d'étude

Chaque écaille est prélevée avec soin de manière à conserver son rang d'insertion sur l'axe. L'écaille précédant la première feuille vivante, qui est la plus récente, prend le numéro 1. La numérotation se fait en s'éloignant de l'apex, c'est-à-dire des écailles les plus récentes vers les écailles les plus anciennes. Pour des raisons pratiques, les écailles étant emboîtées les unes dans les autres, le prélèvement se fait des plus anciennes aux plus récentes.

Chaque écaille est mesurée en longueur et en largeur (cette dernière mesure est effectuée à 10-12 mm du point d'insertion de l'écaille). Une coupe mince est effectuée pour chaque écaille entre 10 et 12 mm du point d'insertion. Plusieurs paramètres sont mesurés sur ces coupes (Fig. 1 et 2).

- Epaisseur en micromètres de la partie la plus large de l'écaille.
- Nombre de couches de cellules de l'épiderme ventral.
- Nombre de couches de cellules de sclérenchyme ventral.
- Nombre de couches de cellules de parenchyme.
- Nombre d'îlots de sclérenchyme dans une limite de 1 000 μm de part et d'autre du niveau d'étude.

(*) Le présent travail constitue le résumé d'un mémoire de DEA d'Ecologie Méditerranéenne soutenu le 23 juin 1983 à la faculté des sciences de Saint-Jérôme, Université d'Aix-Marseille III (MOSSÉ, 1983).

- Nombre de cellules à tanin dans les mêmes limites.
- Nombre de couches de cellules de sclérenchyme dorsal.
- Nombre de couches de cellules de l'épiderme dorsal.

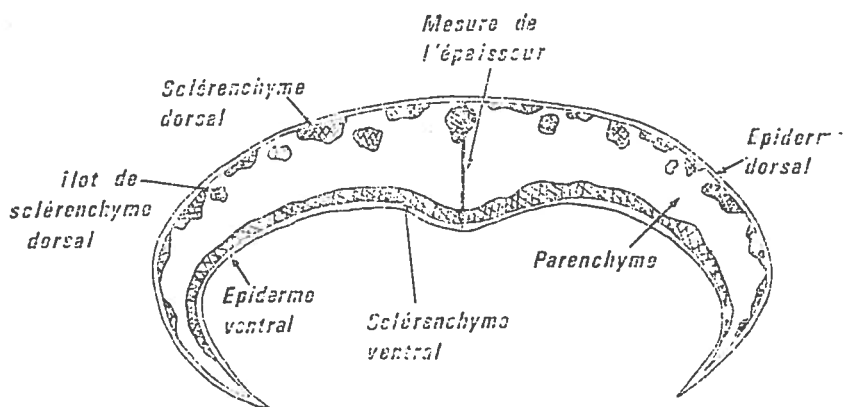


Fig. 1 : Coupe simplifiée d'une écaille de *Posidonia oceanica* (d'après PERGENT et al., 1982).

Il faut préciser que les rhizomes choisis lors du prélèvement ne sont pas déchaussés. En effet, une fois déchaussés, les rhizomes (principalement les écailles) sont la cible de brouteurs et d'endophytes : les écailles deviennent alors un manchon de fibres sur lequel la Lépidochronologie n'est plus possible. Cependant, dans de rares cas, certaines écailles situées sur un rhizome intact ont pu souffrir d'une agression et ne laisser subsister qu'un filament témoin de leur longueur passée. La mesure de la longueur de l'écaille a alors été faite en incluant le filament témoin.

2.3. Codification et symboles utilisés dans le protocole de mesure

a. Numérotation des rhizomes

La première lettre du numéro du rhizome correspond à la station de prélèvement (N, P, Q, R, S).

Les deux derniers chiffres correspondent au numéro du rhizome étudié. Le chiffre ou les deux chiffres intermédiaires correspondent au mois de prélèvement (1 = janvier, 12 = décembre). Exemple : R 301 = rhizome n° 1 prélevé à la station R au mois de mars.

b. Symboles utilisés pour décrire l'anatomie des écailles

E = épiderme ventral

S = sclérenchyme

e = épiderme dorsal

T = cellule à tanin

o = îlots de sclérenchyme dorsal dans le parenchyme

Les chiffres précédant ces abréviations correspondent au nombre de couches de cellules du tissu considéré ; lorsque deux chiffres sont donnés, il s'agit de la valeur minimale et de la valeur maximale. Le nombre de cellules de parenchyme est désigné sans symbole entre le sclérenchyme dorsal et ventral.

L'aspect plus ou moins palissadique du sclérenchyme est noté de S à S+++ : S pour un sclérenchyme non palissadique, S+++ pour un sclérenchyme très palissadique, S+ et S++ pour des aspects intermédiaires.

Le nombre de cellules à tanin rencontrées dans une limite de 1000 μm de part et d'autre du niveau d'étude est noté T à T+++ : T = 1, T+ = 2-3, T++ = 4-6, T+++ = ≥ 7 . Le nombre d'îlots de sclérenchyme rencontrés dans cette même limite précède le signe x ; le ou les chiffres suivant ce signe désignent le nombre maximum de couches de cellules de ces îlots.

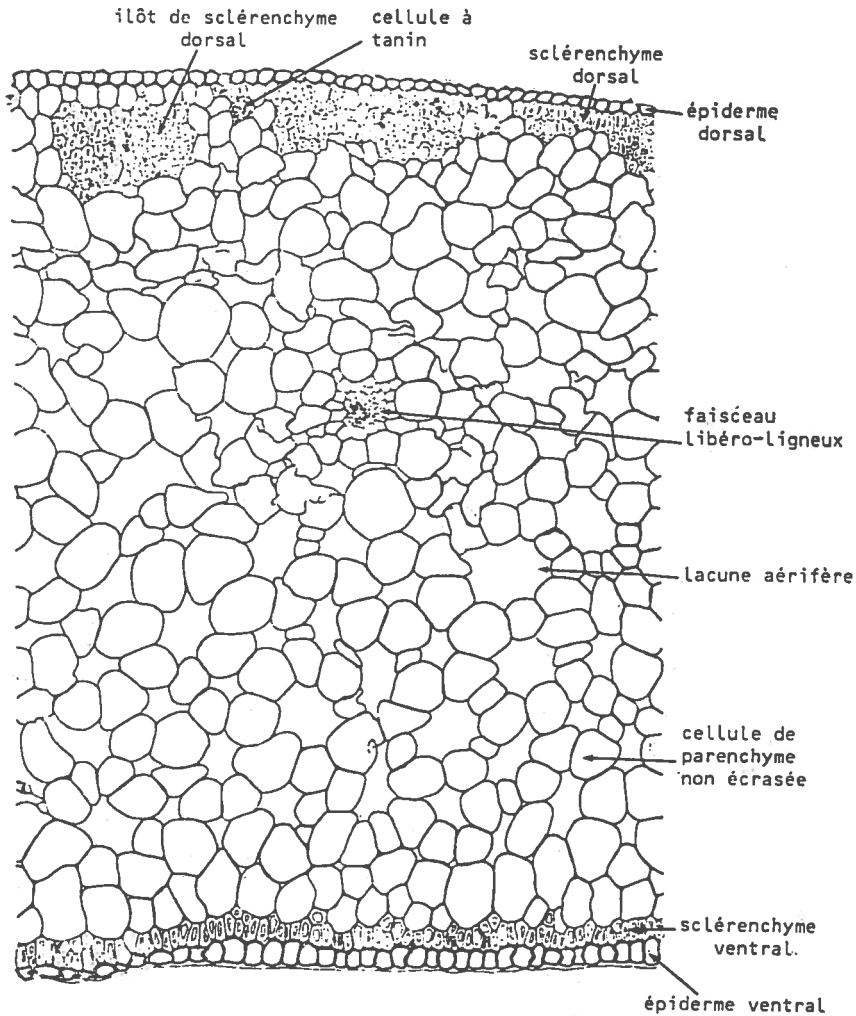


Fig. 2 : Coupe transversale d'une écaille de *Posidonia oceanica*. (Dessin A. CROUZET.)

Lorsque le nombre de cellules de parenchyme est placé entre parenthèses, cela signifie que le comptage a été difficile, et que la valeur donnée est incertaine. Si cette parenthèse est vide cela signifie que le comptage n'a pas été possible (c'est le cas en particulier lorsque les cellules de parenchyme sont très écrasées).

Les écailles sont numérotées de la plus récente (1) à la plus ancienne. En haut des tableaux, la ligne précédant l'écaille n° 1 correspond à la feuille vivante la plus âgée (Tabl. I).

TABLEAU I. — Exemple de la codification utilisée dans le protocole de mesure.

5 MARS 1982 : STATION R

RHIZOME : R 303

Longueur du rhizome par cycle (mm)	Rang des écailles	Épaisseur des écailles (µm)	Longueur des écailles (mm)	Largeur des écailles (mm)	Anatomie des écailles (de la face ventrale vers la face dorsale)				
					1E	1S		1-2S	le
4	1	700	42	11	1E	1S	17	1-2S	le
	2	900	40	10	1E	1-2S	19	1-2S	le
	3	960	41	12	1E	1-2S	16	1-2S	le T+
	4	810	41	11	1E	1-2S	17	2-3S	le T
6	5	700	40	11	1E	1S	16	1S	le
	6	540	35	10	1E	1-2S	15	1-2S	le
	7	750	39	10	1E	1-2S	16	1-2S	le
	8	900	38	10	1E	1S++	16	1-2S	le T+ 1x2°
	9	950	40	10	1E	1-2S	22	1-3S	le T+
	10	810	46	11	1E	1-2S	19	1-4S	le T+
3	11	750	33	10	1E	1S	17	1-2S	le
	12	640	39	10	1E	1S	19	1S	le
	13	860	33	10	1E	1S+++	15	1-3S+	le
	14	1 000	34	9	1E	1-2S++	19	2-3S	le T+
4	15	900	35	10	1E	1-2S++	17	2-3S	le T+
	16	610	37	10	1E	1S	17	1S	le
	17	710	38	12	1E	1S	17	1S	le
	18	950	41	11	1E	1-2S++	19	1-2S+	le
	19	720	40	11	1E	1S	19	1-2S+	le
	20	730	40	11	1E	1S	19	1-3S	le T+
	21	810	36	11	1E	1-2S	17	0-5S	le T++
	22	450	25	8	1E	1-2S	()	1-2S	le
	500	34	13	1E	1S	14	1-2S	le	

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. Rhizomes orthotropes

Tous les rhizomes étudiés quelle que soit la profondeur ou la provenance, présentent des variations cycliques de l'épaisseur des écailles. la plupart des cycles obtenus sont réguliers et bien individualisés les uns par rapport aux autres. L'épaisseur des écailles y varie de 120 à 1 200 micromètres.

a. Influence de la profondeur sur le nombre d'écaïlles par cycle

Sur l'ensemble des rhizomes orthotropes prélevés à Port-Cros, le nombre d'écaïlles formant un cycle est compris entre 4 et 10; nous considérerons 7 classes (classe 4,5...10). On peut établir 5 distributions correspondant aux 5 profondeurs étudiées (7, 15, 23, 28 et 35 m) pour lesquelles on portera les effectifs correspondant à chacune des 7 classes (Tabl. II). Cette distribution de fréquence est soumise à un test d'analyse de variance, afin de faire la part entre la variabilité intrinsèque au matériel considéré et la variabilité qui pourrait être due au facteur « profondeur ». L'application de l'analyse de variance demande au préalable la vérification de deux conditions :

Nombre d'écaïlles/cycle	— 7 m fréquence	— 15 m fréquence	— 23 m fréquence	— 28 m fréquence	— 35 m fréquence
4	2	1	1	4	0
5	15	7	5	29	2
6	27	14	15	50	4
7	24	28	11	52	3
8	26	16	4	31	5
9	9	4	2	31	4
10	0	0	0	0	3
	m = 6.73 s = 1.54	m = 6.78 s = 1.45	m = 6.55 s = 1.46	m = 6.61 s = 1.54	m = 7.6 s = 1.32

$$F = 0.8 \quad (F 1\% = 3.65)$$

TABLEAU II : Comparaison du nombre d'écaïlles par cycle en fonction de la profondeur (données transformées). (Certaines valeurs pour les profondeurs 7, 15 et 23 m proviennent des données de PERGENT *et al.*, 1982.)

- La normalité des distributions,
- L'homogénéité des variances.

L'ajustement à une distribution normale passe par le calcul d'une distribution théorique de même moyenne et de même écart-type à l'aide des variables normales réduites X. Les distributions théoriques et expérimentales sont ensuite comparées à l'aide du test du χ^2 .

Dans le cas de notre analyse aucune des distributions n'est normale, les valeurs obtenues pour le χ^2 étant supérieures aux valeurs seuil pour un risque de 1%. Il faut, dans ces conditions, normaliser les distributions, ce qui est réalisable à l'aide de la transformation $\text{Log}(f+1)$. Le test F pratiqué entre la plus grande et la plus petite des 5 variances montre l'homogénéité de ces variances. L'analyse de variance sur les distributions normalisées donne une valeur de $F = 0.8$, inférieure à la valeur seuil pour un risque de 1%. L'hypothèse nulle H_0 (population unique) peut donc être acceptée.

Il résulte de cette étude que les cycles (nombre d'écaïlles par cycle) des différentes stations font en fait partie de la même population. *Il ne semble donc pas y avoir une influence de la profondeur* (et donc de tous facteurs variant avec la profondeur : température, pression...), sur le nombre d'écaïlles par cycle. Ce nombre est en moyenne de 6.8 écaïlles par cycle (données non transformées).

Epaisseur (μm)	— 2.2 m fréquence	— 7 m fréquence	— 15 m fréquence	— 23 m fréquence	— 28 m fréquence	— 35 m fréquence
100-200	8	7	14	1	18	0
200-300	31	56	35	6	69	0
300-400	50	57	40	16	87	1
400-500	50	104	54	21	159	2
500-600	39	96	49	22	194	8
600-700	41	113	60	27	254	21
700-800	35	71	69	32	327	50
800-900	30	71	58	27	320	58
900-1000	11	21	36	17	191	33
1000-1100	6	2	20	3	80	7
1100-1200	0	0	4	0	14	0
1200-1300	0	0	0	0	3	0
	m = 550 s = 218	m = 575 s = 198	m = 629 s = 241	m = 654 s = 203	m = 697 s = 214	m = 804 s = 126

$$F = 63.86 \quad (F 1\% = 3.02)$$

TABLEAU III : Comparaison de la moyenne d'épaisseur de toutes les écailles en fonction de la profondeur. (Les données correspondant aux profondeurs 2.2, 7, 15 et 23 m ont été complétées avec celles de PERGENT *et al.*, 1982.)

b. Influence de la profondeur sur l'épaisseur des écailles

On montre par contre, par les mêmes tests que ci-dessus, que l'épaisseur moyenne des écailles par station (Tabl. III) ainsi que la moyenne des minima d'épaisseur, celle des maxima et de l'amplitude ne sont pas constantes quelle que soit la profondeur étudiée (1).

Seules l'épaisseur moyenne et la moyenne des minima d'épaisseur augmentent avec la profondeur de — 2.2 m à — 35 m, la moyenne des maxima ainsi que celle de l'amplitude des cycles n'augmentent en effet que jusqu'à 23 m.

Il nous est arrivé de constater, sur certaines coupes d'écailles, une sorte d'écrasement des cellules du parenchyme. Ce « vidage » des cellules pourrait résulter d'une mobilisation des réserves de la feuille vivante âgée vers des sites de stockage et d'utilisation. Cela donnerait donc naissance, après la chute du limbe, à des écailles d'épaisseur moindre. Il est possible que ce phénomène d'écrasement se produise moins en profondeur, du fait d'une homothermie des eaux plus importante à ce niveau. Il serait alors normal, dans ce cas, que l'on assiste à une progression de l'épaisseur moyenne des écailles en fonction de la profondeur.

(1) Pour les stations 2.2 m, 7 m, 15 m, 23 m, 28 m et 35 m, les moyennes des minima d'épaisseur sont respectivement 281 μm (s = 100), 292 μm (s = 104), 339 μm (s = 135), 383 μm (s = 97), 431 μm (s = 155), 623 μm (s = 105). $F = 37.8$ ($F 1\% = 3.05$).

Les moyennes des maxima sont de 850 μm (s = 118), 811 μm (s = 129), 919 μm (s = 133), 964 μm (s = 130), 920 μm (s = 118), 943 μm (s = 59). Les moyennes d'amplitude à partir de 7 m sont de 509 μm (s = 134), 589 μm (s = 168), 610 μm (s = 142), 481 μm (s = 143), 312 μm (s = 117).

c. Anatomie

Tout comme aux faibles profondeurs (PERGENT *et al.*, 1983) on note pour les rhizomes de profondeur (28 à 35 m) des fluctuations cycliques de certains paramètres anatomiques. Ces cycles anatomiques correspondent aux cycles d'épaisseur (Fig. 3).

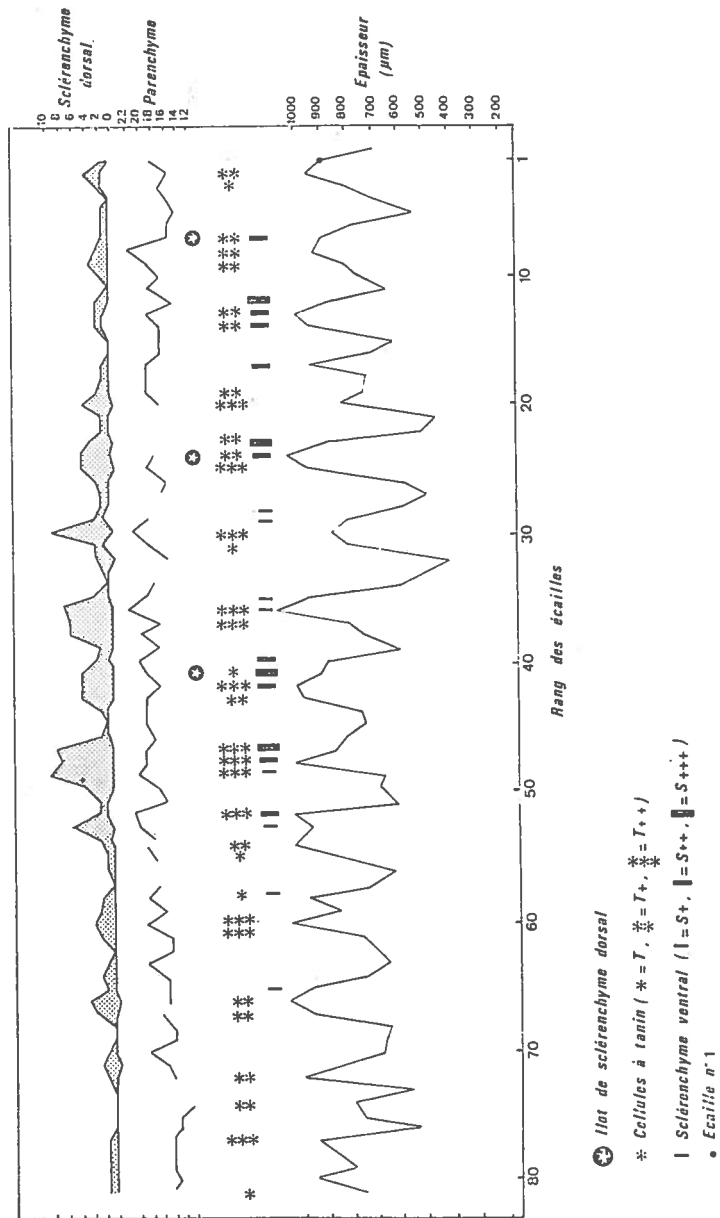


Fig. 3 : Cycles d'épaisseur des écailles (en bas) et cycles anatomiques (en haut) du rhizome R 303.

d. Relation entre la longueur, la largeur et l'épaisseur

Le calcul d'une corrélation éventuelle sur des couples de données formés par l'épaisseur et la longueur des écailles ou l'épaisseur et la largeur fournit des coefficients de corrélation tous très hautement significatifs. Les droites de régression obtenues à partir de ces couples font apparaître une relation entre les divers paramètres, suggérant que ces 3 paramètres sont liés entre eux (Tabl. IV, Fig. 4).

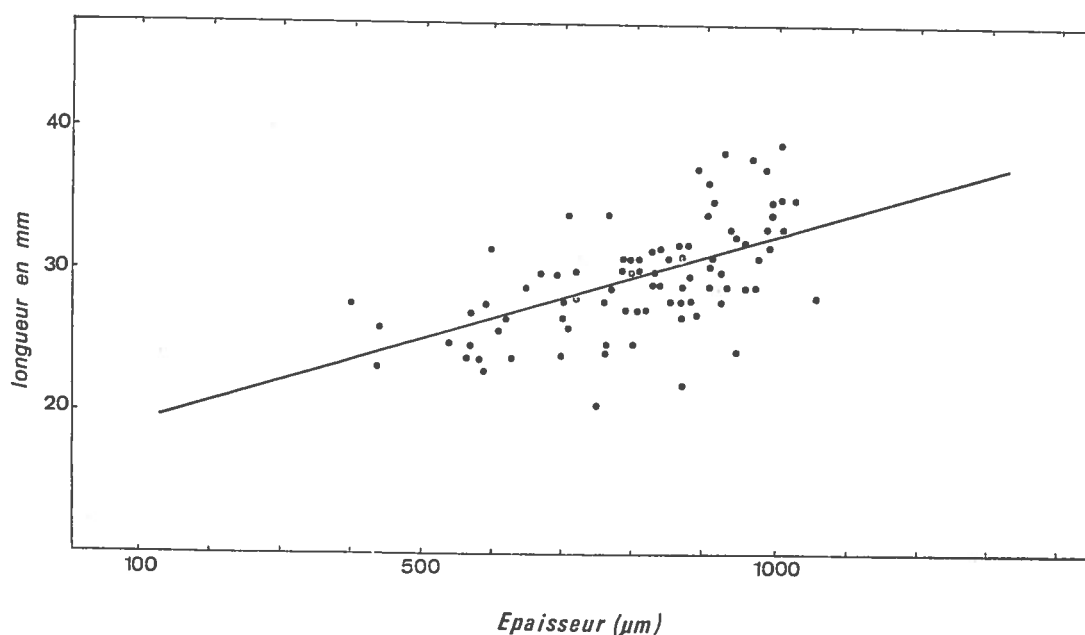


Fig. 4 : Droite de régression unissant la longueur et l'épaisseur des écailles du rhizome S 102.

	Equation	r	Effectif
Epais./Long. R 302	: $y = 0.018 x + 27.16$: 0.44 ***	71
Epais./Larg. R 302	: $y = 0.003 x + 6.405$: 0.53 ***	71
Epais./Long. S 102	: $y = 0.014 x + 19.4$: 0.52 ***	102

Tabl. IV : Relation entre la longueur, la largeur et l'épaisseur des écailles.

Le tracé des courbes exprimant la longueur ou la largeur en fonction du rang des écailles fait ressortir également une évolution cyclique, moins nette cependant que celle de l'épaisseur, mais où l'on peut remarquer une coïncidence entre certains cycles et ceux d'épaisseur de l'écaille correspondante (Fig. 5).

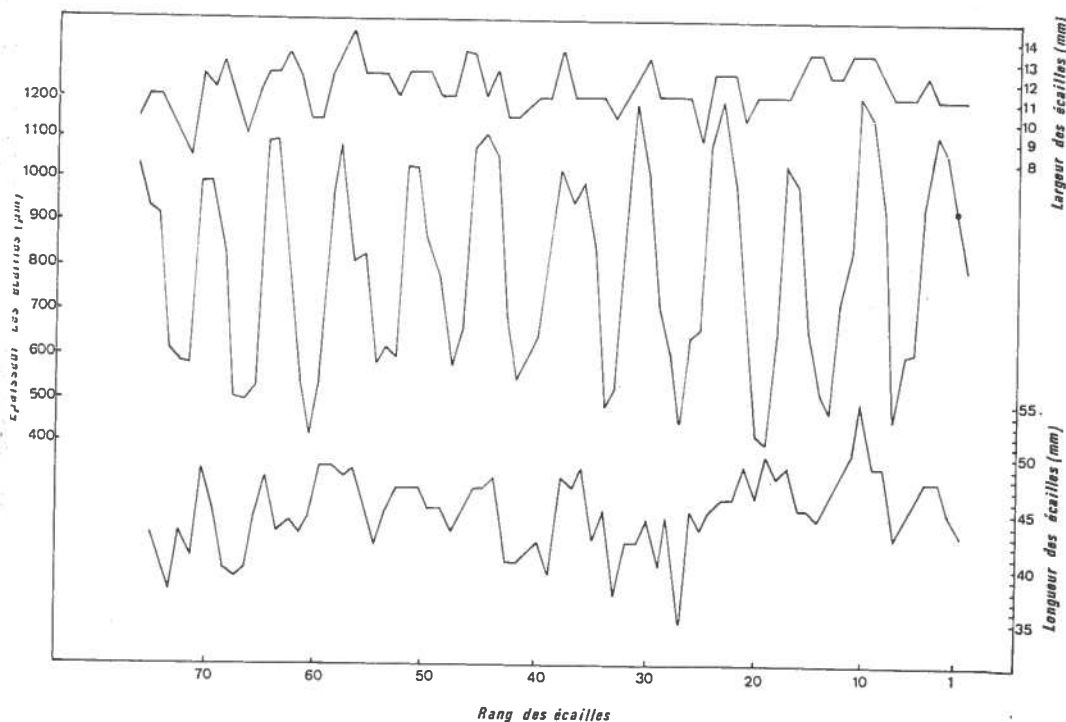


Fig. 5 : Cycles de la longueur, de la largeur et de l'épaisseur des écailles du rhizome R 301.

e. *Evolution de la date d'inversion en fonction de la profondeur*

Un étude spécifique du dernier cycle en cours sur les rhizomes a été effectuée sur plusieurs mois et à différentes profondeurs. Il s'agit de déterminer la date d'inversion du cycle d'épaisseur des écailles ; c'est-à-dire, par convention, la période où, le minimum d'épaisseur étant dépassé, la dernière écaille formée est plus épaisse que la précédente.

Les travaux de PERGENT *et al.* (1983) avaient montré un décalage dans la date d'apparition du minimum en fonction de la profondeur. L'inversion se situait en janvier-février pour une profondeur de -0.5 m et en février-mars pour la profondeur de -1.6 m.

Cette tendance à un retard dans l'inversion semble s'accroître encore à plus grande profondeur. Les résultats obtenus aux stations N, P, Q, R, S (Tabl. V) montrent qu'une proportion encore importante de faisceaux n'a pas dépassé le minimum en mars à -7 m et qu'en avril et mai, tous les faisceaux sont encore au minimum à -23 m et -28 m de profondeur. Dans un cas (mars) nous avons eu la possibilité de confronter deux années successives (1982 et 1983) : les résultats sont comparables.

Station	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai
— 0,5 m	0, 0, 0, 0 (1) (8)			+1, +1, +1, +2 (8)	+1, +1, +1 (8)
— 1,6 m	—, 0—, 0—, 0— (1) (8)			0, +1, +1, +1, (8)	0, 0, +1, +2 (8)
— 7 m	—, —, 0, 0 (1) (8)	0, 0, 0, 0, +1 (5)	0, 0, 0, +1, +2 (3) 0, 0, 0, 0, 0, 0 0, +1, +1, +1, +2 (6)	0, 0, +1, +1, +1 (4)	
— 15 m	0—, 0—, 0—, — (1) (8)	0, 0, 0, 0, +1 (2)	0, 0, 0, 0, 0, 0 (3) 0, 0, 0, 0, 0, 0 0, +1, +1 (6)		0, 0, 0, 0, +1 +1 (7)
— 23 m	—, —, —, —, —, (1) (8)	0, 0, 0, 0, 0, 0 (2)	—, 0, 0, 0, 0, (3)	0, 0, 0, 0, 0, (4)	
— 28 m	—, —, —, —, —, —, —, —, —, —, * (5)		—, —, —, —, 0 (3)		0, 0, 0, 0, 0 +1 (7)
— 35 m	—, — (5)				

TABLEAU V : Recherche de la date d'inversion.

- : La dernière écaille du rhizome est située avant le minimum sur le dernier cycle.
 - 0 : La dernière écaille du rhizome représente, très probablement, le minimum du dernier cycle.
 - 0— : Incertitude entre — et 0.
 - + : La dernière écaille du rhizome est située après le minimum du dernier cycle. Le chiffre qui suit représente le nombre d'écaille(s) située(s) après le minimum.
 - * : Dans cette case sont intégrées quelques valeurs d'inversion de rhizomes orthotropes-fils portés par des rhizomes plagiotropes.
- (1) : 12.01.82, (2) : 19.02.82, (3) : 05.03.82, (4) : 21.04.82, (5) : 10.01.83, (6) : 08.03.83, (7) : 04.05.83, (8) : d'après PERGENT.

Il semble donc que les cycles d'épaisseur soient décalés de 3 à 4 mois (peut-être plus) entre la surface et la profondeur. Ce décalage pourrait s'expliquer par le fait que les feuilles âgées des herbiers profonds moins soumises à l'hydrodynamisme, restent en place plus longtemps (la suite de nos observations révélera peut-être qu'elles tombent toutes en même temps).

Il apparaît donc qu'à un moment donné, et le long d'un gradient de profondeur, la dernière écaille formée (la plus récente) n'a pas partout la même position sur le cycle annuel d'épaisseur.

f. Vitesse d'allongement des rhizomes

Les techniques lépidochronologiques ont récemment été utilisées, dans le Parc Naturel Régional de Corse, en vue d'étudier l'allongement des rhizomes orthotropes de *Posidonia oceanica* (BOUDOURESQUE et JEUDY de GRISSAC, 1983). En effet, grâce à la possibilité de délimiter et de dater des tronçons de rhizomes correspondant à une année, la Lépidochronologie permet d'obtenir très aisément une croissance annuelle. Il suffit de mesurer la portion de rhizome recouverte par les écailles correspondant à un cycle d'épaisseur.

BOUDOURESQUE et JEUDY de GRISSAC (1983) ont ainsi établi que la vitesse de croissance des rhizomes orthotropes de Posidonie est sous l'étroite dépendance des phénomènes de sédimentation. Elle semble être au minimum de 5 à 7 mm par an. Une sédimentation plus importante, qui aura tendance à enfouir les apex des rhizomes orthotropes se traduira par une accélération de la croissance verticale (qui pourra alors atteindre jusqu'à 52 mm par an en moyenne).

Ces valeurs minimales correspondant à des herbiers non enterrés, ont pu être retrouvées sur des rhizomes orthotropes prélevés à Port-Cros aux stations profondes R et S (Tabl. VI).

	28 m	35 m
Nombre de rhizomes étudiés	8	2
Nombre de cycles étudiés	147	27
Vitesse de croissance mm/an	5.67	4.85
Ecart-types	3.74	1.82

Tabl. VI : Vitesses de croissance annuelle (mm/an) des rhizomes orthotropes des stations R et S.

3.2. Etude des rhizomes à croissance plagiotrope

Les axes à orientation de croissance horizontale se localisent dans les herbiers peu denses ainsi que sur le pourtour des herbiers où ils rampent parallèlement les uns aux autres pour coloniser le sédiment (CAYE, 1980). On les trouve en particulier au-delà de 25 m ainsi qu'à la limite inférieure des herbiers (HARMELIN et LABOREL, 1976 ; MEINESZ et LAURENT, 1978). Ils se distinguent morphologiquement des axes orthotropes par des écailles beaucoup plus espacées les unes des autres (donc des entre-nœuds plus importants), des racines ventrales bien plus abondantes, très développées et ramifiées ; ils donnent naissance à des rhizomes orthotropes-fils qui semble apparaître assez régulièrement le long de l'axe plagiotrope.

Ces axes orthotropes-fils ne se développent pas systématiquement par paire, à l'aisselle de 2 feuilles successives, contrairement à ce qu'indique CAYE (1980) : les 4 rhizomes plagiotropes que nous avons étudiés portent aussi bien des rhizomes orthotropes isolés que des rhizomes orthotropes disposés par paire ; il est possible toutefois que l'un des deux points végétatifs de chaque paire ait avorté précocement.

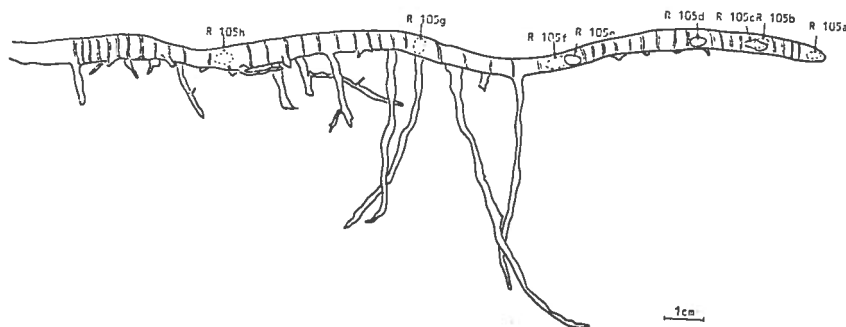


Fig. 6 : Emplacement des rhizomes orthotropes-fils du rhizome plagiotrope R 105 dépouillé de ses écailles. La cicatrice des écailles plagiotropes est représentée par 2 traits.

a. Mise en évidence d'un cycle d'épaisseur des écailles

De la même manière que pour les rhizomes orthotropes, nous avons mesuré l'épaisseur des écailles des axes plagiotropes et de leurs axes orthotropes-fils. Il faut prendre soin, dans ce cas, de bien localiser l'insertion des rhizomes orthotropes-fils par rapport à l'ordre d'insertion des écailles des axes plagiotropes (Fig. 6). Ce sont en effet ces rhizomes orthotropes-fils, pour lesquels la nature annuelle des cycles a été prouvée, qui nous permettront d'interpréter les courbes d'épaisseur des écailles des axes plagiotropes.

L'examen des courbes d'épaisseur des écailles le long de l'axe plagiotrope révèle l'existence de fluctuations cycliques très nettes. Le rhizome plagiotrope R 105 (Fig. 7) présente 14 cycles.

Chaque rhizome orthotrope-fils présente un nombre de cycles identique à celui que l'on peut trouver sur l'axe plagiotrope entre son point d'insertion et l'apex plagiotrope. Le rhizome orthotrope-fils R 105 h, par exemple, âgé de 10 ans (10 cycles) se trouve inséré à 10 cycles de l'apex plagiotrope (Fig. 7).

Nous en déduisons donc que *les cycles d'épaisseur des écailles des rhizomes plagiotropes correspondent à une année* ; ce résultat est très important : en effet, il n'était pas du tout évident *a priori* que les variations cycliques aient la même périodicité le long des deux types de rhizomes.

b. Rythme d'apparition des rhizomes orthotropes-fils

Le nombre de cycles (et donc l'âge) des rhizomes orthotropes-fils augmente régulièrement au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'apex

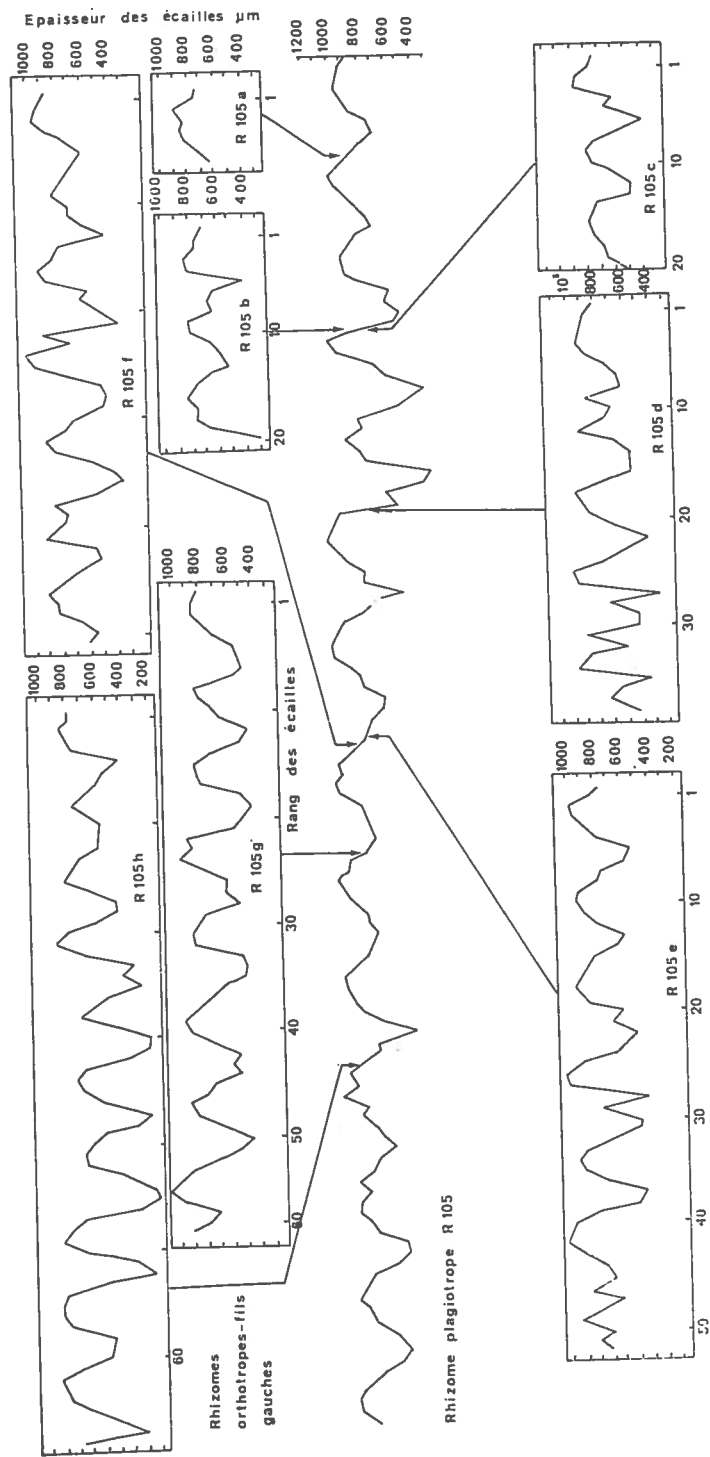


Fig. 7 : Cycles d'épaisseur des écailles du rhizome plagiotrope R 105 et de ses rhizomes orthotropes-fils.

Rhizomes orthotropes-fils
droits

plagiotrope, ce qui confirme « qu'il n'existe pas de bourgeons dormants dont le développement serait retardé » (CAYE, 1980) (l'existence de tels bourgeons avait été envisagée par HARTOG, 1970 et TOMLINSON, 1974).

Les rhizomes orthotropes-fils ne s'insèrent pas toujours, sur l'axe plagiotrope, au même endroit du cycle d'épaisseur ; sur 30 cas observés :

- 14 s'insèrent juste *avant l'inversion* (minimum d'épaisseur des écailles).
- 9 s'insèrent juste après l'inversion.
- 7 s'insèrent vers le milieu du cycle.

Nous ne sommes pas en mesure de préciser la date à laquelle s'effectue l'inversion le long des axes plagiotropes de profondeur. En ce qui concerne les axes orthotropes, à 28 m de profondeur, l'inversion n'était pas encore réalisée en mai 1983. De plus il convient de préciser que la date de l'inversion correspond à la date de la *chute du limbe* et non à la date d'initiation de jeunes feuilles. Or la longévité des feuilles à cette profondeur, n'est pas encore connue elle non plus. Il nous est donc impossible pour le moment de préciser la saison correspondant à la formation de ramifications orthotropes sur les rhizomes plagiotropes. Il paraît clair, toutefois, que toutes les ramifications observées ne se sont pas produites à la même saison.

Pour chacun des 4 rhizomes plagiotropes étudiés, le nombre de rhizomes orthotropes-fils formés chaque année est compris entre 0 et 2. A Cannes (4 mètres de profondeur) CAYE (1980) considère que les ramifications se produisent au printemps et à l'automne et que les rhizomes orthotropes-fils sont couplés par 2, de telle sorte qu'il y aurait chaque année 4 rhizomes orthotropes-fils. Toutefois l'auteur ne disposait pas de l'outil lépidochronologique, et n'indique pas très clairement la méthode utilisée pour aboutir à cette conclusion.

Nous remarquons qu'à Port-Cros, et dans un cas, il apparaît un rhizome orthotrope-fils en début et en fin d'un même cycle ; dans 9 cas, un couple de rhizomes orthotropes-fils apparaît en un même point du cycle ; si l'on suppose, comme nous l'avons déjà fait que des ramifications peuvent avorter précocement et sans laisser de trace, nos résultats ne sont pas absolument incompatibles avec l'hypothèse de CAYE.

c. Comparaison des cycles sur les rhizomes plagiotropes et orthotropes-fils

Toutes les études comparatives qui suivent ont été effectuées à l'aide d'un test t. Elles montrent que les deux type de rhizomes (plagiotropes et orthotropes-fils) sont différents dans leur comportement.

Le nombre moyen d'écailles par cycle, qui est de 7.3 ($s = 1.2$) dans le cas des rhizomes orthotropes-fils, est très supérieur pour les axes

plagiotropes où il passe à 10.5 (s = 2.3) écailles par cycle (1). L'épaisseur moyenne des écailles est elle aussi plus importante : 935 μm (s = 140) au lieu de 749 μm (s = 174) (2), ce qui est dû non seulement à une épaisseur des maxima plus élevée (1078 μm (s = 65.3) au lieu de 925 μm (s = 88.2) : (3)) mais aussi à des minima supérieurs (721 μm (s = 158) au lieu de 511 μm (s = 149) : (4)). En revanche l'amplitude moyenne des cycles est plus faible (346 μm (s = 157) au lieu de 420 μm (s = 164) : (5)).

Il résulte de ce qui précède que les courbes des cycles plagiotropes ont un aspect plus « trapu », moins en « dents de scie », que les courbes des cycles orthotropes.

L'explication de l'épaisseur plus importante des écailles plagiotropes a été recherchée au niveau cellulaire. Le nombre maximum de cellules de sclérenchyme (au niveau de la couche dorsale) bien que pouvant varier d'une manière assez importante d'une écaille à l'autre (entre 1 et 8 cellules), n'est pas significativement différent dans les 2 cas considérés. Par contre il semblerait que le nombre moyen de cellules de parenchyme s'élève au niveau des écailles plagiotropes (6). Il est possible également, que ce soit une variation de l'épaisseur des cellules de parenchyme, de sclérenchyme ou même d'épiderme qui explique la différence constatée entre les deux types d'écailles. Mais la mesure de ces paramètres n'entraîne pas dans notre étude.

Il faut constater aussi un écart important dans le pourcentage de cellules à tanin ; les écailles plagiotropes semblant en être beaucoup plus pourvues (Tabl. VII).

L'évolution de l'épaisseur des écailles sous forme de cycles annuels est donc un caractère intrinsèque à la Posidonie puisqu'elle a pu être vérifiée à toutes les profondeurs et sur les deux types de rhizomes (orthotropes et plagiotropes) que présente cette phanérogame. Seuls les paramètres des cycles diffèrent, traduisant probablement des différences dans la vitesse de croissance ou la physiologie de ces deux types de rhizomes.

Pour n1 = effectif dans le cas des rhizomes plagiotropes
 n2 = effectif dans le cas des rhizomes orthotropes-fils
 *** = très hautement significatif
 ** = hautement significatif
 * = significatif

On a :

(1) —	n1 = 26 n2 = 61	t = 4.56	t 1 % _{oo} = 3.85	***
(2) —	n1 = 297 n2 = 762	X = 18.02		***
(3) —	n1 = 29 n2 = 101	t = 8.66	t 1 % _{oo} = 3.35	***
(4) —	n1 = 26 n2 = 87	t = 6.18	t 1 % _{oo} = 3.39	***
(5) —	n1 = 26 n2 = 84	t = 2.02	t 1 % _{oo} = 1.98	*

(6)	Rhizomes plagiotropes	: n = 216	m = 16	s = 1.9	X = 7.4	***
	Rhizomes orth.-fils	: n = 504	m = 16	s = 1.8		

	Rhiz. plag.	Rhiz. orth.-fils
Sans tanin	36 %	79 %
T	24.5 %	14 %
T+	14 %	4.3 %
T++	18.6 %	1.8 %
T+++	6.8 %	0.7 %

TABLEAU VII : Comparaison du pourcentage de cellules à tanin entre rhizomes plagiotropes et rhizomes orthotropes-fils.

d. Comparaison des vitesses de croissance

La vitesse de croissance des rhizomes plagiotropes (calculée en divisant la longueur du rhizome étudié par le nombre de cycles annuels), est nettement supérieure à celle des rhizomes orthotropes-fils (Tabl. VIII).

	Rhizomes plagiotropes	Rhizomes orthotropes-fils correspondants								
		a	b	c	d	e	f	g	h	i
R 103	42.0	*	10.0	13.5	8.3	8.0	8.7	6.5		
R 104	31.2	*	5.0	6.6	4.8	4.7	4.0			
R 105	16.5	2.0	3.3	3.7	3.6	4.4	4.8	4.0	3.4	
R 106	40.0	*	3.5	4.5	5.6	6.0	6.2	4.0	4.6	6.0

Tabl. VIII : Comparaison des vitesses de croissance annuelle (mm/an) entre rhizomes plagiotropes et rhizomes orthotropes-fils. Les rhizomes orthotropes-fils (a à i) ont été rangés en fonction de leur distance croissante par rapport à l'apex du rhizome plagiotope. Quelques rhizomes orthotropes-fils, trop jeunes, n'ont pu être étudiés (notés *).

Dans un cas (R 106), le rapport entre la vitesse de croissance des 2 types de rhizomes peut atteindre 10.

Les rhizomes orthotropes-fils du rhizome plagiotope R 106, compte tenu de leur croissance annuelle assez faible, semblent s'être développés dans des conditions normales (un phénomène d'enfouissement aurait eu pour conséquence d'augmenter considérablement leur vitesse de croissance : BOUDOURESQUE et JEUDY de GRISSAC, 1983). L'importance de la vitesse de croissance dans le plan horizontal ne peut donc pas s'expliquer par un tel phénomène. Cela implique donc une activité méristématique totalement différente pour les deux types de rhizomes.

CAYE (1980) avait également trouvé, à faible profondeur (4 m), une vitesse d'allongement bien supérieure, pour les rhizomes plagiotropes (70 mm/an), à celle des rhizomes orthotropes-fils (10 mm/an).

4. CONCLUSIONS

Malgré certaines réserves qui pourraient être formulées à l'encontre de l'échantillonnage (nombre de rhizomes plagiotropes trop faible, récolte ne couvrant pas une année complète), quelques conclusions importantes semblent se dégager de cette étude.

- Des cycles de variation de l'épaisseur des écailles correspondant, comme pour les rhizomes orthotropes, à une année ont pu être mis en évidence sur les rhizomes plagiotropes.
- Ce phénomène semble représenter un caractère intrinsèque à la posidonie. En effet, les cycles sont présents, sur les rhizomes orthotropes, quelle que soit la profondeur. En outre, ils n'intéressent pas uniquement l'épaisseur des écailles mais aussi leur anatomie.
- Le nombre moyen de feuilles formées annuellement par les rhizomes orthotropes (6.8), ne varie pas significativement avec la profondeur ; par contre à 28 m les rhizomes plagiotropes produisent plus de feuilles (11) que les rhizomes orthotropes-fils (7.29). A la même profondeur, l'allongement annuel des rhizomes plagiotropes (16.5 à 42.0 mm) est supérieur à celui des rhizomes orthotropes-fils (32.0 à 13.5 mm).

La Lépidochronologie semble, à l'heure actuelle, une science suffisamment bien développée et maîtrisée pour offrir de nombreuses possibilités dans le domaine de l'étude des herbiers à *Posidonia oceanica*.

- Jusqu'à présent, la Lépidochronologie n'ayant été établie que pour les rhizomes orthotropes, et les mattes de posidonies comportant soit en mélange, soit en alternance des rhizomes orthotropes et plagiotropes, la dynamique et la chronologie de l'édification d'une matte ne pouvaient être abordées que d'une façon partielle. Grâce à nos résultats, il va devenir possible, sur des tranchées pratiquées dans l'épaisseur d'une matte de reconstituer presque année par année les différentes étapes de l'installation, de la colonisation, de l'édification, éventuellement des cycles destruction-réinstallation. cette étude pourra être complétée par la comparaison des sédiments correspondant à des tranches de temps successives (granulométrie, teneur en calcaire, pourcentage et nature des débris organogènes), ce qui permettra de connaître, en un point donné, les fluctuations au cours des temps de l'importance et de la nature des flux sédimentaires.
- Sur nos côtes les observations d'inflorescences de *Posidonia oceanica* sont assez rares. Il semble que la Posidonie ne fleurisse pas tous les ans. D'après certains auteurs (MOLINIER et PICARD, 1952 ; GIRAUD, 1977 a) les floraisons seraient favorisées par des eaux aux températures élevées. Par ailleurs, GIRAUD (1977 a et b) observe que sur nos côtes, les floraisons ne se produisent qu'une année sur deux ; il émet l'hypothèse que, en limites d'aire, la posidonie ne disposerait pas d'une énergie suffisante pour fleurir tous les ans, et que la séquence des stimuli induisant la mise à fleur s'étalerait sur 2 années.

La Lépidochronologie peut constituer une aide utile dans la recherche des conditions de floraison. Il serait intéressant de mettre en évidence des modifications au niveau des cycles précédant, incluant ou succédant à la floraison.

- La Lépidochronologie permettant de délimiter des portions de rhizomes correspondant à une année, il sera possible d'évaluer la production de rhizomes (non accessible par les méthodes tradition-

nelles) dans des herbiers à dominance plagiotrope ou mixtes orthotropes-plagiotropes. Cette méthode a d'ailleurs été déjà appliquée par BOUDOURESQUE *et al.* (1983 b) dans les herbiers de Port-Cros (Var) et de Galeria (Corse), dont les herbiers sont en majorité orthotropes. De plus l'existence de tout un réseau de corrélations, entre la longueur, la largeur, l'épaisseur des écailles, éventuellement les paramètres anatomiques et la longueur des limbes ayant existé au-dessus des écailles, suggère qu'il pourrait être possible d'évaluer la production de feuilles correspondant à un cycle annuel (récent ou ancien); une telle possibilité est bien sûr, pour le moment du domaine de l'hypothèse; la précision de l'estimation serait également à déterminer. Néanmoins l'intérêt qu'il y aurait à disposer d'une méthode d'évaluation de la production de feuilles fait que cette possibilité mérite d'être explorée.

- Enfin il convient d'envisager l'étude des herbiers perturbés ou en régression. Il n'est pas interdit de formuler l'hypothèse que les paramètres des écailles s'y trouvent modifiés de façon caractéristique. La Lépidochronologie permettrait alors de mesurer de façon commode et rapide (grâce à des prélèvements ponctuels) l'état de « souffrance » d'un herbier.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat avec le Parc National de Port-Cros et le Secrétariat d'Etat à l'Environnement et à la Qualité de la Vie et nous remercions vivement Madame J. OLIVIER, attachée scientifique, Monsieur E. BINET, sous-directeur et Monsieur M. MANCHE, directeur. Nous remercions également J.-F. AZZOLINA, O. PAUL, P. ROBERT et I. THELIN qui ont effectué les récoltes en plongée, le professeur C.-F. BOUDOURESQUE pour son aide précieuse ainsi qu'A. CROUZET.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANC J.-J., 1958. — *Recherches de sédimentologie littorale et sous-marines en Provence occidentale. Thèse Doctorat Etat, Univ. Paris, Fr. : 1-140.*
- BOUDOURESQUE C.-F., JEUDY de GRISSAC A., 1983. — L'herbier à *Posidonia oceanica* en Méditerranée : Les interactions entre la plante et le sédiment. *J. Rech. Océanogr., Fr., 8 (2-3) : 99-122.*
- BOUDOURESQUE C.-F., CROUZET A., PERGENT G., 1983 a. — Un nouvel outil à l'étude des herbiers à *Posidonia oceanica* : la Lépidochronologie. *Rapp. P.V. Réunion. Commiss. internation. Explor. sci. Mer Médit., Monaco 28 (3) : 111-112.*
- BOUDOURESQUE C.-F., MEINESZ A., PERGENT G., 1983 b. — Mesure de la production annuelle de rhizomes dans l'herbier à *Posidonia oceanica*, à Port-Cros (Var) et Galeria (Corse). *Rapp. P.V. Réunion. Commiss. internation. Explor. sci. Mer Médit., Monaco 28 (3) : 135-136.*
- CAYE G., 1979. — Technique de marquage pour l'étude *in situ* de la croissance et du développement de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Rapport P.V. Réunion. Commiss. internation. Explor. sci. Mer Médit., Monaco, 25-26 (4) : 291-292.*
- CAYE G., 1980. — *Sur la morphogénèse et le cycle végétatif de Posidonia oceanica (L.) Delile. Thèse Doctorat 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, Fr. : 1-121.*

- CROUZET A., 1981. — Mise en évidence de variations cycliques dans les écailles des rhizomes de *Posidonia oceanica* (Potamogetonacée). *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 7 : 129-135.
- CROUZET A., BOUDOURESQUE C.-F., MEINESZ A., PERGENT G., 1983. — Evidence of the annual character of cyclic changes of *Posidonia oceanica* scale thickness (erect rhizomes). *Rapp. P.V. Réun. Commiss. internation. Explor. Mer Médit.*, Monaco, 28 (3) : 113-114.
- FRITTS H.C., 1976. — *Tree rings and climate*. Academic Press, London, New York and San Francisco : 1-567.
- GIRAUD G., 1977 a. — *Contribution à la description et à la phénologie quantitative des herbiers à Posidonia oceanica (L) Delile*. Thèse Doctorat 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, Fr. : 1-150.
- GIRAUD G., 1977 b. — Recensement des floraisons de *Posidonia oceanica* (Linné) Delile en Méditerranée. *Rapport P.V. Réun. Commiss. Internation. Explor. sci. Mer Médit.*, 24 (4) : 126-130.
- HARMELIN J.-G., LABOREL J., 1976. — Note préliminaire sur la morphologie de l'herbier profond de Posidonies *Posidonia oceanica*. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 2 : 105-113.
- HARTOG C. Den., 1970. — The seagrasses of the world. *Koninklijke Nederl. Akad. Wetenschap., Nat Tweede Reeks*, Netherl., 59 (1) : 1-275.
- MEINESZ A., LAURENT R., 1978. — Cartographie et état de la limite inférieure de l'herbier de *Posidonia oceanica* dans les Alpes-Maritimes (France) — Campagne Poséidon, 1976 —. *Bot. mar.*, Dtsch., 21 : 513-526.
- MOLINIER R., PICARD J., 1952. — Recherches sur les herbiers de phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Ann. Inst. océanogr.*, Fr., 27 : 157-234.
- MOSSÉ R.A., 1983. — *Variations cycliques dans les écailles de Posidonia oceanica : rhizomes plagiotropes et orthotropes*. Labo. Ecol. Benthos, Fac. Sci. Luminy, Marseille et Parc nation. Port-Cros (Var), Fr. : 1-230
- PANAYOTIDIS P., GIRAUD G., 1981. — Sur un cycle de renouvellement des feuilles de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile dans le golfe de Marseille. *Vie Milieu*, Fr., 31 (2) : 129-136.
- PERES J.-M., PICARD J., 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, Fr., 31 (47) : 5-137.
- PERGENT G., BOUDOURESQUE C.-F., CROUZET A., 1982. — *Mise en évidence de variations cycliques dans les écailles de Posidonia oceanica*. Labo. Ecol. Benthos, Fac. Sci. Luminy, Marseille et Parc nation. Port-Cros (Var), Fr. : 1-193 p.
- PERGENT G., BOUDOURESQUE C.-F., CROUZET A., 1983. — Variations cycliques dans les écailles des rhizomes orthotropes de *Posidonia oceanica*. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 9 : 107-148.
- SAUVAGEAU C., 1891. — *Sur les feuilles de quelques monocotylédones aquatiques. Chapitre III*. Thèse, Paris, Masson : 63-67.
- TOMLINSON P.B., 1974. — Vegetative morphology and meristem dependence. The foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture*, Netherl., 4 : 107-130.

Accepté le 18 juin 1984

