

**VARIATIONS DE LA CROISSANCE
ET DE LA TENEUR EN PIGMENTS
DE LA PHANEROGAME MARINE
POSIDONIA OCEANICA DANS LE
PARC NATIONAL DE PORT-CROS
EN FONCTION DE LA PROFONDEUR
ET DE LA POLLUTION.
ETUDE PRÉLIMINAIRE
DES PARAMÈTRES PHYSIOLOGIQUES
ET BIOCHIMIQUES SUSCEPTIBLES
DE CARACTÉRISER LE DEGRÉ
D'IMPACT DE LA POLLUTION
SUR L'HERBIER DE POSIDONIES.**

H. AUGIER et B. MAUDINAS *

Résumé : Le dosage des chlorophylles, des xanthophylles et des caroténoïdes ainsi que la mesure de la croissance en longueur des feuilles de *Posidonia oceanica* dans diverses stations du Parc National de Port-Cros a permis d'étudier la variation de la croissance et de la composition en pigments de cette phanérogame marine en fonction de la profondeur et du degré de pollution. Les résultats acquis ont conduit à l'élaboration d'une méthode d'évaluation de l'impact de la pollution sur l'herbier de posidonies qui sera appliquée à d'autres secteurs du littoral méditerranéen français.

Summary : The quantitative distribution of the chlorophylls, carotenoids and xanthophylls, the growth rate of leaves have been studied in *Posidonia oceanica* from different places in Port-Cros National Park. The growth rate and the pig-

* Groupe de recherche "Ecophysiologie marine", Laboratoire de Biologie végétale marine, U.E.R. des Sciences de la Mer et de l'Environnement, Centre Universitaire de Luminy, 13009 Marseille et Laboratoire de Chimie biologique, Université de Nancy I, 54001, France.

ments composition of this marine phanerogam appears as a function of the depth and of the degree of pollution. The results obtained afford a method, to evaluate the influence of the pollution on *Posidonies*, which can be used in other places of the french mediterranean coast.

INTRODUCTION

Nous avons défini ailleurs (AUGIER, SANTIMONE *et al.*, 1976) un programme général de recherche sur les phanérogames marines en mettant en relief l'intérêt de l'étude écophysiological et biochimique de ces végétaux dans les domaines aussi divers que la biologie, la biocénotique, l'écologie, la molysmologie et la mise en exploitation du milieu marin. L'étude des variations de la croissance et des teneurs en pigments de *Posidonia oceanica* en fonction de la profondeur et de la pollution constitue le sixième élément de cette série de recherches (AUGIER, GILLES *et al.*, 1976 a et b, 1977 ; AUGIER, SANTIMONE *et al.*, 1976 et 1977).

*
**

Les investigations concernant l'influence et la profondeur sur la physiologie et la biochimie des végétaux marins ont fait l'objet de nombreuses publications dont la majeure partie se rapporte aux algues. Les résultats obtenus dans ce domaine ont montré que les différentes conditions de profondeur exerçaient une influence marquée sur :

— la composition chimique des thalles, en particulier sur le taux de protéines et d'acides nucléiques (WALLEN *et al.*, 1971), la concentration en chlorophylles et en pigments (LUBIMENKO, 1924 ; WALLEN *et al.*, 1971 ; LARKUN, 1972 ; RAMUS *et al.*, 1976 a et b ; SOLAZZI *et al.*, 1976 ; COLOMBO *et al.*, 1977) ainsi que sur les constituants minéraux des algues calcaires (BOHN, 1973) ;

— leur morphologie (JOHN, 1970-71 ; KAIN, 1971 ; SVENDSEN *et al.*, 1971) et leur structure (LARKUM, 1972 ; COLOMBO *et al.*, 1977) ;

— leur croissance (SHELFORD *et al.*, 1922 ; KITCHUNG, 1941 ; WALKER, 1947 ; PARKE, 1948 ; ROBEL, 1961 ; KAIN, 1962, 1963, 1966, 1967 ; KELLER *et al.*, 1966 ; DREW *et al.*, 1966-67 ; BELLAMY *et al.*, 1967 ; LARKUM *et al.*, 1968 ; NORTON, 1969 ; JOHN, 1970-71 ; LARKUM, 1972) ;

— leur photosynthèse (MOORE *et al.*, 1920 ; GAIL, 1922 ; TSCHUDY, JOHNSON *et al.*, 1974 ; KING *et al.*, 1976 a et b ; SOLAZZI *et al.*, 1976 ; 1934 ; LEVRING, 1947 ; DREW, 1965, 1966 ; DREW *et al.*, 1966-67 ; COLOMBO *et al.*, 1977).

Un certain nombre de ces travaux souligne que l'action de la profondeur sur cet ensemble de phénomènes physiologiques est en relation étroite avec les variations quantitatives et qualitatives de l'éclaircissement (MOORE *et al.*, 1920 ; GAIL, 1922 ; SHELFORD *et al.*, 1922 ; KITCHING, 1941 ; LEVRING, 1947 ; ROBEL, 1961 ; KAIN, 1966 ; JOHN, 1970-71 ; WALLEN *et al.*, 1971 ; CINELLI, 1971 ; LARKUM, 1972 ; PETERSON, 1972 ; LARPENT *et al.*, 1973 ; PRINCE *et al.*, 1973 ; MEEKS, 1974 ; SOEDER *et al.*, 1974 ; KING *et al.*, 1976 a et b) et les saisons (KING *et al.*, 1976 a et b).

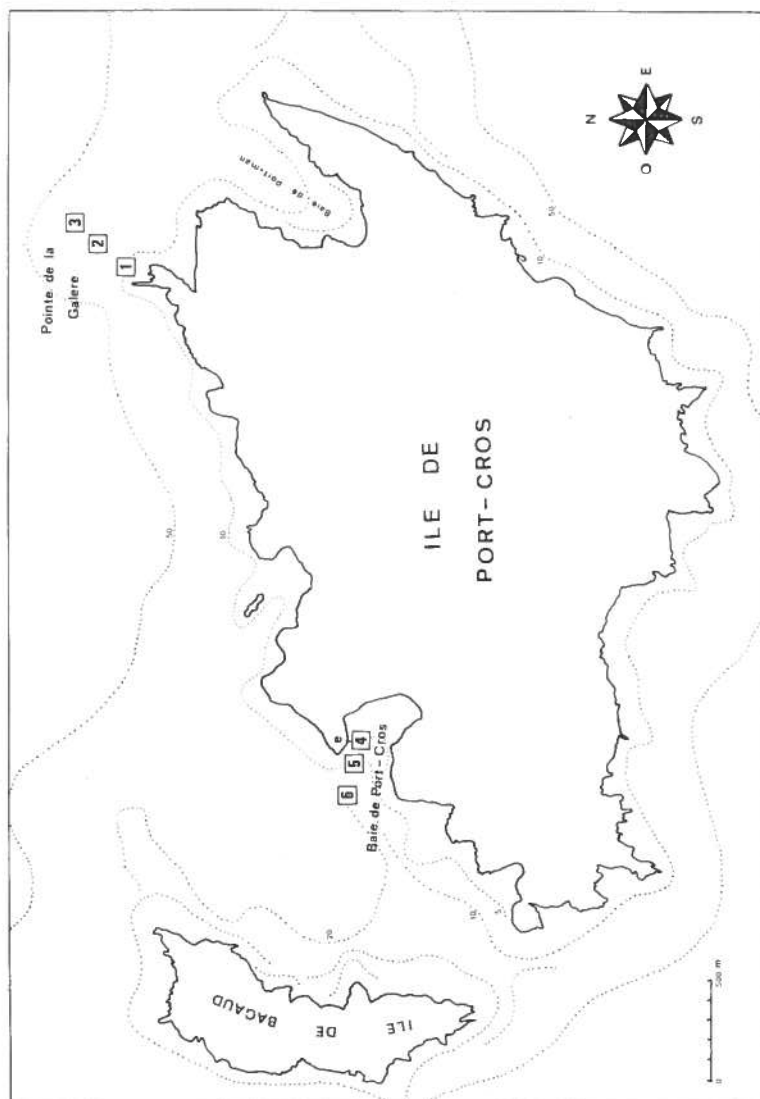
En ce qui concerne les phanérogames marines, seuls les travaux de KELLER *et al.*, (1966) sur *Zostera marina* et d'AUGIER, GILLES *et al.*, (1977) sur *Posidonia oceanica* font état de l'influence de la profondeur respectivement sur la croissance des feuilles et sur le taux de mercure des feuilles, des rhizomes et des racines. Les autres études n'abordent pas l'influence de la profondeur et font état simplement de la composition en pigments (PETIT, 1960; MARGALEF, 1961) ou des modalités de croissance (ISSEL, 1912; OSTENFELD, 1918; MOLINIER *et al.*, 1951, 1952, 1961, 1962; COTTAM *et al.*, 1954; PERES *et al.*, 1955; STRAWN, 1961; KELLER, 1963; WADDELL, 1964; BEN, 1969, 1971) à une profondeur et à un moment donnés. Parmi ces derniers travaux seuls ceux de PETIT (1960) et de MARGALEF (1961) sur les pigments et d'ISSEL (1912), OSTENFELD (1918), MOLINIER *et al.* (1951, 1952, 1961, 1962), PERES *et al.* (1955) et BEN (1969, 1971) sur la croissance des feuilles et des rhizomes, concernent *Posidonia oceanica*.

Il nous a donc paru intéressant d'approfondir nos connaissances dans ce domaine en étudiant la vitesse de croissance et la composition en pigments des feuilles de posidonies et leur variation en fonction de la profondeur et de la pollution. Nous avons plus particulièrement examiné le comportement des posidonies le long d'un gradient de pollution qui peut agir soit par une augmentation de la turbidité engendrant une perturbation quantitative et qualitative de l'éclairement (dont le résultat au niveau du peuplement est voisin de celui d'une augmentation de la profondeur) soit par action toxique directe sur les métabolismes biochimiques de la plante en particulier sur l'activité photosynthétique.

1. — STATIONS D'ÉTUDE

Les posidonies ont été prélevées (1) dans deux secteurs différents de l'île de Port-Cros (carte 1). Le premier secteur situé au large de la Pointe de la Galère, dans un herbier normalement à l'abri de la pollution, comprend 3 stations d'étude respectivement localisées à 10, 20 et 30 mètres de profondeur. Le deuxième secteur, au niveau de la baie de Port-Cros, comprend également 3 stations d'étude situées respectivement à 5, 10 et 20 mètres de fond et à des distances différentes des diverses sources de pollution de la baie (tableau II). La charge polluante du port de Port-Cros provient essentiellement des effluents domestiques du village déversés, à une profondeur de 3 mètres, par un collecteur situé sur la face Est de la baie, des eaux usées du "Manoir" qui aboutissent directement dans la lagune et enfin des rejets de diverses natures apportés par le trafic portuaire à vocation essentiellement touristique, surtout intense en été.

(1) Il nous est agréable de remercier ici nos collègues EUMIG, HARMELIN, LABOREL et VACELET pour leur précieux concours en plongée ainsi que l'équipage de l'Antedon pour son assistance en surface.



CARTE 1. — Localisation des stations de prélèvement numérotées de 1 à 6,

2. — METHODES

I. — Récolte et préparation des échantillons.

Le prélèvement des posidonies est réalisé en plongée, à l'aide du scaphandre autonome, dans la partie la plus homogène et la plus caractéristique du peuplement à *Posidonia oceanica*. Les plantes sont prélevées entières et avec grand soin pour les garder vivantes jusqu'au laboratoire. Le transport s'effectue dans des récipients en polyéthylène remplis d'eau de mer prélevée sur place. Au laboratoire, les échantillons sont triés, mesurés et débarrassés des épiphytes s'il y a lieu. On isole à l'aide de ciseaux les feuilles qui sont immédiatement lyophilisées puis micropulvérisées selon une technique et à l'aide d'un appareillage précédemment décrits (AUGIER, 1970).

II. — Extraction et dosage des pigments photosynthétiques.

Les manipulations d'extraction et de dosage des pigments sont effectués à température aussi basse que possible (4° c.) et en l'absence de lumière actinique afin d'éviter tout risque de photodégradation. Les risques d'oxydation sont également limités par conservation des échantillons sous atmosphère inerte (azote) et à l'obscurité.

Les pigments sont dosés à l'aide d'un spectrophotomètre Beckman DK 25.

Les chlorophylles sont extraites par traitement du matériel végétal lyophilisé à l'aide du mélange acétone-méthanol 7/2 (v/v). Les chlorophylles sont ensuite dosées dans le mélange acétone-eau 8/2 (v/v) selon la technique décrite par BRUINSMA (1961).

A partir de la poudre lyophilisée, les caroténoïdes et les xanthophylles sont extraits successivement à l'aide d'acétone et de méthanol jusqu'à épuisement. Après l'élimination des solvants organiques, les extraits sont saponifiés à froid pendant 12 heures à l'aide d'une solution de potasse alcoolique à 10 %. Après élimination de la potasse et neutralisation, la fraction insaponifiable est étudiée pour son contenu en caroténoïdes et en xanthophylles.

Les xanthophylles sont séparées de la fraction contenant leurs esters et les caroténoïdes au moyen du partage entre la phase ether du pétrole et la phase méthanol à 95 % (v/v).

Les xanthophylles hydroxylées sont hypophasiques dans ce système tandis que les caroténoïdes sont épiphasiques (DAVIES, 1967 a).

Les caroténoïdes totaux sont estimés par rapport au contenu en bêta-carotène (pigment caroténoïde majeur). Les xanthophylles totales sont estimées par rapport au contenu en lutéine (xanthophylle majeure). La formule ci-dessous exprime la quantité de pigment en microgramme par gramme de matériel biologique sec (DAVIES, 1967 b).

$$Q = \frac{D \times 10 \times v \times 1000}{\begin{matrix} 1 \% \\ E \\ 1 \text{ cm} \end{matrix} \times P}$$

D = densité optique mesurée pour le pic d'adsorption maximum

V = volume en ml de la solution

P = poids en gramme de poudre lyophilisée

$E_{1\text{ cm}}^{1\%}$ = coefficient d'extinction à la longueur d'onde du maximum d'adsorption

$E_{1\text{ cm}}^{1\%}$ = 2505 pour les caroténoïdes dans l'éther de pétrole (fraction distillant entre 40° C et 60° C, filtrée sur colonne de gel de silice Merck 0,2-0,8 mm contenant 20 % de nitrate d'argent afin d'éliminer les composés insaturés et autres impuretés fluorescentes).

$E_{1\text{ cm}}^{1\%}$ = 2550 pour les xanthophylles dans l'éthanol

3. — RESULTATS

Les résultats obtenus ont été portés dans le tableau I pour les stations de la Pointe de la Galère et dans le tableau II pour celles de la baie de Port-Cros. La localisation précise des stations de prélèvement figure sur la carte générale de l'île (carte 1).

4. — DISCUSSION

1°) Concentration en pigments.

a) Chlorophylles.

L'analyse des feuilles de posidonies prélevées à différentes profondeurs et dans des stations présentant différents degrés de pollution révèle un taux de chlorophylles totales qui varie de 4,58 à 7,00 mg/g (tableaux I et II). Ces résultats seraient comparables à ceux obtenus sur la même espèce (tableau III) par PETIT, en 1960 (1,91 mg/g (1) à 18 mètres de profondeur, contre 6,50 à 7,00 mg/g à 20 mètres de fond à Port-Cros) et par MARGALEF, en 1961 (5,81 mg/g à 10 mètres de profondeur contre 5,25 à 6,00 mg/g, à la même profondeur à Port-Cros).

L'examen des résultats obtenus chez d'autres phanérogames marines (tableau III) révèle des valeurs semblables chez *Cymodocea nodosa* (PETIT, 1960), plus faibles chez *Thalassia testudinum* (MARGALEF, 1961) et plus élevées chez *Zostera marina* (LUBIMENKO, 1924).

Il convient néanmoins d'être très prudent dans l'interprétation des comparaisons entre les résultats obtenus avec les posidonies de Port-Cros et ceux donnés dans des études déjà relativement anciennes et

(1) En effet, il est à noter que la valeur donnée par PETIT (1960) se rapporte au poids de matériel humide. Un facteur 3-4 serait à envisager dans le cas d'un poids de matière sèche.

Numéro des stations		1	2	3
Profondeur (en mètres)		— 10	— 20	— 30
Longueur moyenne des feuilles dans le peuplement (en cm)		73	85	75
Longueur moyenne des feuilles sélectionnées (en cm)		74	75	75
Teneur en pigments	Chlorophylles totales (mg/g)	6,00	7,00	6,16
	Caroténoïdes totaux (microgramme par gr.)	136	170	155
	Xanthophylles totales (microgramme par gr.)	540	734	573
	Caroténoïdes + Xanthophylles (c + x)	676	904	728
	$\frac{\text{Chlorophylles}}{c + x}$	8,8	7,7	8,5

TABEAU I. — Variations de la croissance des feuilles de *Posidonia oceanica*, et de leur teneur en chlorophylles, caroténoïdes et xanthophylles en fonction de la profondeur au niveau de la Pointe de la Galère, dans un secteur non-pollué du Parc National de Port-Cros. (Les concentrations en pigments sont exprimées en mg ou en microgramme par gramme de poudre lyophilisée).

Numéro des stations		4	5	6
PROFONDEUR (en mètres)		— 5	— 10	— 20
Distance au débouché de l'égoût (en mètres)		10	200	600
Longueur moyenne des feuilles dans le peuplement (en cm)		34	60	74
Longueur moyenne des feuilles sélectionnées (en cm)		72	73	73
Teneur en pigments	Chlorophylles totales (mg/g)	4,58	5,25	6,50
	Caroténoïdes totaux (microgramme par gr.)	43	106	183
	Xanthophylles totales (microgramme par gr.)	336	480	610
	Caroténoïdes + Xanthophyl- les (c + x)	379	586	793
	<u>Chlorophylles</u> c + x	12	8,9	8,2

TABLEAU II. — Variations de la croissance des feuilles de *Posidonia oceanica* et de leurs teneurs en chlorophylles, caroténoïdes et xanthophylles en fonction de la profondeur et de l'éloignement du débouché du collecteur d'eaux usées de la baie de Port-Cros. (Les concentrations en pigments sont exprimées en mg ou en microgramme de poudre lyophilisée).

Auteurs	Genre Espèce (Lieux de récolte)	Profondeur (m)	Chloro- phyllés (mg/g)
LUBIMENKO (1924)	<i>Zostera marina</i> (Yalta, Sébastopol, Mer Noire)	?	13,3
PETIT (1960)	<i>Posidonia oceanica</i> (Baie de Marseille polluée, Méditerranée, France)	— 18	1,91
	<i>Cymodocea nodosa</i> (Le Brusc, Méditerranée, France)	— 0,50	1,55
MARGALEF (1961)	<i>Posidonia oceanica</i> (Castellon, Espagne)	— 10	5,81
	<i>Thalassia testudinum</i> (Puerto-Rico, Espagne)	— 0,50	2,28 1,35
AUGIER et MAUDINAS (1977)	<i>Posidonia oceanica</i> (Ile de Port-Cros, milieux exempt de pollution)	— 10	6,00
		— 20	7,00
		— 30	6,16
	<i>Posidonia oceanica</i> (Baie de Port-Cros, plus ou moins polluée)	— 5	4,58
		— 10	5,25
		— 20	6,50

TABLEAU III. — Taux de chlorophylles totales dans différents échantillons de phanérogames marines. (En mg/g de poudre sèche, à l'exception des résultats de PETIT exprimés par rapport au poids de feuilles humides).

réalisées dans des conditions expérimentales différentes et certainement moins rigoureuses à l'époque. Il ne faut pas perdre de vue aussi que les conditions écologiques et physiologiques (lieu, profondeur, tension d'oxygène, hydrodynamisme, température, éclaircissement, charge polluante, présence ou absence de courants, âge du végétal, etc...), de préparation des échantillons (broyage, lyophilisation), d'extraction et de dosage des pigments sont autant de paramètres susceptibles de variations dont il faut tenir compte pour réaliser une étude comparative valable de la composition en pigments chez la même espèce ou chez des espèces différentes.

A l'échelle du règne végétal et dans l'état actuel des connaissances, il apparaît, par ailleurs, que *Posidonia oceanica* présente une concentration en chlorophylles totales comparable à celle de nombreuses phanérogames terrestres (VERNON *et al.*, 1966) mais nettement élevée que celle des algues marines (LUBIMENKO, 1924 ; RABINOWITCH, 1945 ; ALLEN, 1960 ; MEEKS, 1974) où cette déficience est souvent compensée par l'existence de pigments surnuméraires (MOYSE, 1965).

b) Xanthophylles et caroténoïdes.

Le taux des caroténoïdes totaux des feuilles de posidonies varie de 43 à 183 microgrammes par gramme et celui des xanthophylles de 336 à 734 microgrammes par gramme. Ces résultats sont en général voisins des teneurs en caroténoïdes des algues (SEYBOLD *et al.*, 1938 ; GOODWIN, 1960, 1971 et 1974) et des phanérogames terrestres (GOODWIN, 1965).

L'examen des résultats obtenus chez quelques espèces de phanérogames marines par PETIT (1960) et MARGALEF (1961) fait apparaître, par contre, des différences parfois importantes de la concentration en caroténoïdes par rapport aux résultats obtenus avec *Posidonia oceanica*. Ces différences sont certainement dûes, pour une large part, aux conditions expérimentales totalement différentes ainsi qu'aux écarts qui peuvent apparaître dans la détermination quantitative des pigments suivant que l'analyse porte sur un végétal humide ou sur un végétal déshydraté.

2°) Variation de la croissance et du taux de pigments en fonction de la profondeur et de la pollution.

En milieu exempt de pollution (tableau I), les teneurs en chlorophylles, en xanthophylles et en caroténoïdes des feuilles de posidonies présentent les valeurs les plus élevées à 20 mètres de profondeur, les plus faibles à 10 mètres de fond et une valeur intermédiaire à —30 mètres. La croissance des feuilles suit la même variation. Ces résultats montrent clairement que vers les 20 mètres de profondeur se trouve une zone où la croissance et l'activité photosynthétique des posidonies semblent être maximum. En conséquence, c'est à ce niveau que l'herbier est le plus florissant et le plus productif. C'est également à cette profondeur que la réimplantation des posidonies a le plus de chance de réussir. Trente mètre de fond en eau claire et pure offrent également des conditions de milieu légèrement plus favorables que 10 mètres de profondeur, du moins dans les conditions assez exceptionnelles du Parc National de Port-Cros.

Dans les stations polluées (tableau II), où joue également l'influence de la profondeur, les taux de chlorophylles, de xanthophylles et de caroténoïdes, de même que la vitesse de croissance des feuilles présentent des valeurs plus faibles que celle des stations exemptes de pollution (tableau I). Les différences sont parfois considérables comme dans le cas de la concentration en caroténoïdes des feuilles de posidonies de la station 4.

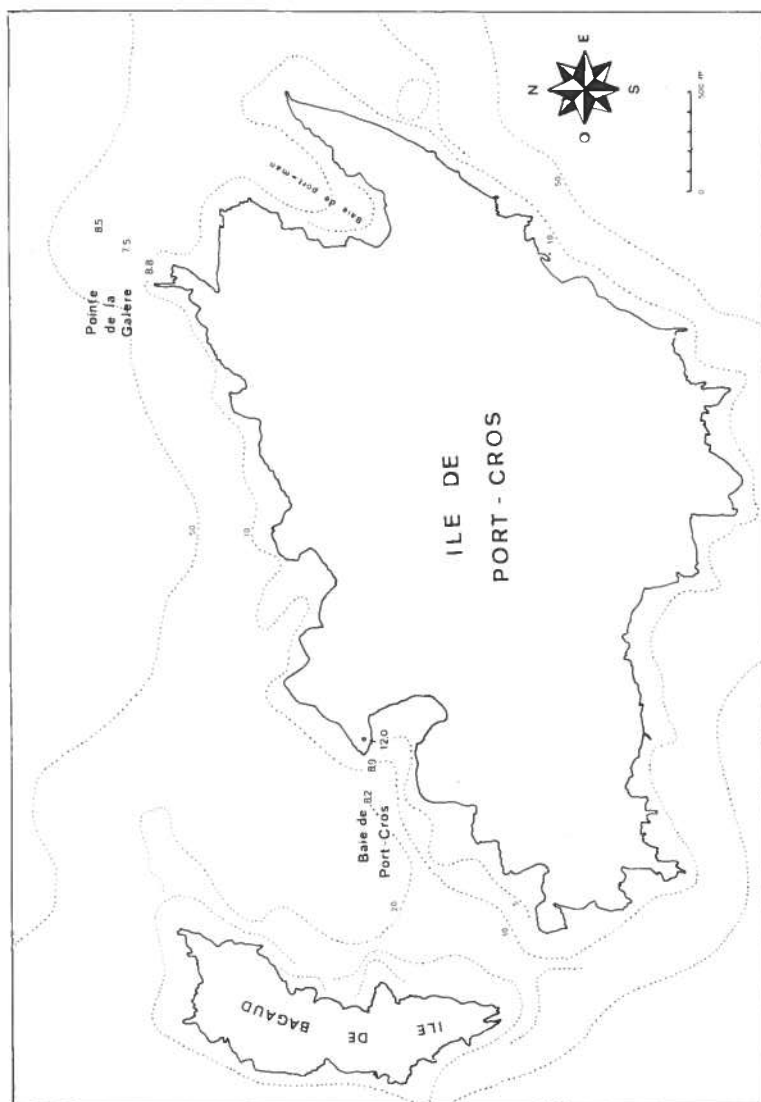
Les résultats obtenus mettent ainsi clairement en évidence l'influence néfaste de la pollution sur les posidonies, pollution qui est responsable non seulement de la diminution intrinsèque des taux de chlorophylles, de xanthophylles et de caroténoïdes, mais également d'un déséquilibre plus ou moins prononcé des proportions relatives de ces différents pigments. Cet ensemble de phénomènes doit se traduire par une perturbation de l'activité photosynthétique et des mécanismes qui président à la croissance et au développement de la plante.

3°) Elaboration d'un test de caractérisation du degré d'impact de la pollution sur l'herbier de posidonies.

L'examen des résultats obtenus permet d'opérer un classement assez suggestif des stations étudiées en fonction de la vitesse de croissance des feuilles et des taux respectifs en chlorophylles, xanthophylles et caroténoïdes qui varient dans le même sens. On peut également obtenir un classement similaire en considérant, pour chaque station, le rapport des chlorophylles sur la somme des xanthophylles et des caroténoïdes (tableaux I et II). Ce rapport pourrait permettre d'intégrer l'ensemble des paramètres considérés à une seule valeur caractéristique de la station étudiée. En effet, dans les différentes stations la valeur de ce rapport s'échelonne de 7,7 dans les meilleures conditions de vie (eau non polluée, 20 mètres de profondeur) à 12 (pour la station la plus polluée et la plus proche de la surface).

Cette simplification de l'exploitation des données expérimentales qui aboutit à la manipulation d'un seul chiffre par station permet de passer facilement à la représentation cartographique qui donne une visualisation directe et très suggestive de l'état de l'herbier dans la région considérée (carte 2). L'étude d'autres stations en divers points du littoral méditerranéen va permettre de déterminer avec précision la valeur extrême du rapport pigmentaire au-delà de laquelle l'impact de la pollution va entraîner un déséquilibre profond des métabolismes et du développement des posidonies préjudiciables à la pérennité des herbiers. Nos observations, en plongée, de l'état de l'herbier au niveau de la station 4 où s'exerce le plus l'influence de la pollution dans la baie de Port-Cros et où les posidonies se trouvent en état de vitalité réduite suggèrent que le rapport pigmentaire devrait être voisin de 12 (valeur trouvée pour cette station).

La méthode se proposant de mesurer l'impact de la pollution sur l'herbier de posidonies peut certainement être améliorée par l'intégration d'autres facteurs de variations comme par exemple la concentration en polluants toxiques dans la plante (AUGIER, GILLES *et al.*, 1976)



CARTE 2. — Report cartographique du rapport pigmentaire
 Chlorophylles
 xanthophylles + caroténoïdes
 au niveau des stations étudiées.

mais elle offre, telle qu'elle est présentée dans ce travail, l'avantage d'être simple. Cette simplicité ne doit pas faire oublier néanmoins que le rapport

Chlorophylles

caroténoïdes + xanthophylles

ne peut être utilisé valablement que dans les études d'impact de la pollution que s'il est déterminé pour une même espèce végétale et à la même période de l'année. Le rapport pigmentaire varie en effet d'une espèce à l'autre et — pour une même espèce — au cours de la croissance et du développement de la plante.

La méthode offre enfin l'avantage de pouvoir être rapidement mise à une époque où il devient extrêmement urgent d'évaluer le degré d'impact des nuisances sur les peuplements marins au niveau du littoral et en particulier sur l'herbier des posidonies, l'une des formations les plus caractéristiques, les plus riches et les plus productives mais également la plus fragile du domaine benthique méditerranéen.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN M.-B., FRENCH C.-S., BROWN T.-S., 1960. — Native and extractable forms of chlorophyll in various algal groups. *Compar. bioch. of photoreactive systems, Acad. Press, N.-Y.* : 33-52.
- AUGIER H., 1970. — La lyophilisation, son utilisation en phycologie. *Bull. Mus. Hist. Nat., Marseille*, 30, 229-251.
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.-F., 1970 a. — Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). V. — La baie de Port-Man et le problème de la régression de l'herbier de posidonies. *Bull. Mus. Hist. Nat., Marseille*, 30 : 145-164.
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.-F., 1970 b. — Végétation de l'île de Port-Cros (Parc National). VI. — Le récif barrière de posidonies. *Bull. Mus. Hist. Nat., Marseille*, 30 : 221-227.
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.-F., 1975. — Dix ans de recherche dans la zone marine du Parc National de Port-Cros (France). Troisième partie. *Ann. Soc. Sci. Nat. Archéol., Toulon et Var*, 27 : 133-170.
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.-F., 1976. — Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XIII. — Documents pour la carte des peuplements benthiques. *Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros*, 2 : 9-22.
- AUGIER H., GILLES G., RAMONDA G., 1976 a. — Recherche sur la pollution par le mercure dans le golfe de Fos : comportement des phanérogames marines de deux stations-tests par rapport à celles du Parc National de Port-Cros. *XXV^e Congrès Assemb. Plen. Comm. Intern. Explor. Mer Médit., Split*, 22-30 octobre 1976 : 2 pp.
- AUGIER H., GILLES G., RAMONDA G., 1976 b. — Recherche sur la pollution mercurielle en rade d'Hyères et dans l'archipel des Stoechades (Méditerranée, France). I. — Teneur en mercure des eaux, des sédiments et des phanérogames marines de milieu lagunaire dans l'anse de Port-Cros (Parc National). *Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros*, 2 : 23-28.
- AUGIER H., GILLES G., RAMONDA G., 1977. — Recherche sur la pollution mercurielle en rade d'Hyères et dans l'archipel des Stoechades (Méditerranée, France). III. — Teneur en mercure de la phanérogame marine *Posidonia oceanica* en fonction de la profondeur et de la pollution à Port-Cros (Parc National). Comparaison avec d'autres secteurs du littoral méditerranéen français. *Trav. Sci. Parc National Port-Cros*, 3 :

- AUGIER H., SANTIMONE M., VINCENTELLI M., 1976. — Contribution à l'étude de la répartition de l'azote total, des protéines et des acides aminés chez la phanérogame marine *Cymodocea nodosa* (Ucrii) Asch. et Magnus. *Bull. Soc. Phycol. de Fr.*, 22 : 120-126.
- AUGIER H., SANTIMONE M., VINCENTELLI M., 1977. — Influence de la pollution par les eaux d'égoût sur la composition en azote total, en protéines et en acides aminés de la phanérogame marine *Cymodocea nodosa*. *Environ. Pollution*, 13 : 217-227.
- BELLAMY D.-J., BELLAMY R., JOHN D.-M., WHITTICK A., 1967. — Some effects of pollution on rooted marine macrophytes on the north east coast of England. *Br. Phycol. Bull.*, 3 (2) : 409.
- BEN D. Van der, 1969. — Les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Proc. Intern. Seaweed Sympos.*, 6, Pergamon Press, N.-Y. : 79-84.
- BEN D. Van der, 1971. — Les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* De-lile sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat., Belgique*, 168 : 1-101.
- BOHM E.-L., 1973. — Studies on the mineral content of calcareous algae. *Bull. mar. Sci., U.S.A.*, 23 (2) : 177-190.
- BOUDOURESQUE C.-F., AUGIER H., BELSHER T., COPPEJANS E., PERRET M., 1975. — Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). X. — La régression du récif barrière de posidonies. *Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros*, 1 : 41-46.
- BRUINSMA J., 1961. — A comment on the spectrophotometric determination of chlorophyll. *Bioch. Biophys. Acta*, 52 : 576-578.
- CINELLI F., 1971. — Alghe bentoniche di profondità raccolte alla punta S. Pancrazio nell' Isola di Ischia (Golfo di Napoli). *Giorn. Bot. Ital.*, 105 : 207-236.
- COLOMBO P.-M., ORSENIGO M., 1977. — Sea depth effects on the algal photosynthetic apparatus. II. — An electron microscope study of the photosynthetic apparatus of *Halimeda tuna* (Siphonales) at — 0,5 ans — 6 m sea depths. *Phycologia*, 16 (1) : 9-17.
- COTTAM C., MUNRO D.-A., 1954. — Elgrass status and environmental relations. *J. Wildl. Manag.*, 18 (4) : 449-460.
- DAVIES B.-H., 1976 a. — Carotenoids. In : Chemistry and biochemistry of plant pigments, *Acad. Press, N.-Y.*, 2 : 54-69.
- DAVIES B.-H., 1976 b. — Carotenoids. In : Chemistry and biochemistry of plant pigments. *Acad. Press, N.-Y.*, 2 : 150-153.
- DREW E.-A., 1966. — A technique for determination of photosynthetic ability of attached marine algae at various depths in situ. *Sympos. Underwater Assoc., Malta*, 65 : 65-67.
- DREW E.-A., LARKUM A.-W., 1966-67. — Photosynthesis and growth of *Udotea* a green alga, from deep water. *Underwater Assoc., Report, Malta* : 65-71.
- GAIL F.-W., 1922. — Photosynthesis in some of the red and brown algae as related to depth and light. *Publ. Puget Sound mar. biol.*, 1 (3) : 177-193.
- GESSNER F., 1968. — Die Zellwand mariner Phanerogamen. *Mar. Biol.*, 1 (3) : 191-200.
- GESSNER F., HAMMER L., 1960. — Die Photosynthese von Meerospflanzen in ihrer Beziehung zum Salzgehalt. *Planta*, 55 : 306-312.
- GOODWIN T.-W., 1960. — Algal carotenoids. Comparative biochemistry of photo-reactive systems. *Acad. Press, N.-Y.* : 1-10.

- GOODWIN T.-W., 1965. — Distribution of Carotenoids. In : Chemistry and biochemistry of plant pigments. *Acad. Press N.-Y.* : 127-142.
- GOODWIN T.-W., 1971. — Algal carotenoids. In : Aspects of terpenoid chemistry and biochemistry. *Acad. Press, N.-Y.* : 315-356.
- GOODWIN T.-W., 1974. — Carotenoids and biliproteins. *Algal physiol. and biochem., Steward W.D.P. Edit., Blacwell Scientific public., Oxford* : 176-205.
- HARME LIN J.-G., LABOREL J., 1976. — Note préliminaire sur la morphologie de l'herbier profond de posidonies. *Posidonia oceanica* (L.) Delile, à Port-Cros. *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros*, 2 : 105-114.
- ISSEL R., 1912. — Il benthos animale delle foglie di *Posidonia* studate dal punto di vista bionomico. *Zool. Jb., Abt. Systemat.*, 33 : 379-420.
- JOHN D.-M., 1970-71. — Differences in the growth of three species of *Laminaria* along a depth gradient. *Nova Hedwigia, Allem.*, 19 (3-4) : 789-798.
- JOHNSON W.-S., GRIGON A., GULMAN S.-L., MOONEY H.-A., 1974. — Comparative photosynthetic capacities of intertidal algae under exposed and submerged conditions. *Ecology*, 55 : 450-453.
- KAIN J.-M., 1962. — Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. I. — Vertical distribution. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 42 : 377-385.
- KAIN J.-M., 1963. — Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. II. — Age, weitht and lenght. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 43 : 129-151.
- KAIN J.-M., 1966. — The role of light in the ecology of *Laminaria hyperborea*. Light as an ecological factor, *Bainbridge Edit., Oxford* : 319-334.
- KAIN J.-M., 1967. — Populations of *Laminaria hyperborea* at various latitudes. *Helgol. Wiss. Meers.*, 15 : 489-499.
- KAIN J.-M., 1971. — The biology of *Laminaria hyperborea*. VI. — Some Norwegian populations. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 51 : 387-408.
- KELLER M., 1963. — Growth and distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in Humboldt Bay, California. *Thesis, Humboldt State Coll., Arcata, California* : 1-53.
- KELLER M., HARRIS S.-W., 1966. — The growth of eelgrass in relation to tidal depth. *J. Wildl. Manag.*, 30 (2) : 280-285.
- KING R.-J., SCHRAM W., 1976 a. — Determination of photosynthetic rates for the marine algae *Fucus vesiculosus* and *Laminaria digitata*. *Mar. Biol.*, 37, 3 : 209-214.
- KING R.-J., SCHRAM W., 1976 b. — Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Mar. Biol.*, 37, 3 : 215-222.
- KITCHING J.-A., 1941. — Studies in sublittoral ecology. III. — *Laminaria* forest on the west coast of Scotland, a study of zonation in relation to wave action and illumination. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 80 : 324-337.
- LARKUM A.-W.-D., 1968. — The chlorophyll content of the green alga *Udotea desfontainii*. *Bull. Bot. Univ. Cambridge* : 63-64.
- LARKUM A.-W.-D., 1972. — Frond structure and growth in *Laminaria hyperborea*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 : 405-418.
- LARKUM A.-W.-D., NORTON T.-A., 1968. — An investigation of the vertical distribution of seaweeds in the whirlpool area of Longh Ine. *Br. Phycol. Bull.*, 3 : 601-602.
- LARPENT-GOURGAUD M., LARPENT J.-P., 1973. — Lumière et morphogénèse du thalle de l'*Acrochaetium* sp. (Rhodophytes). *Experientia*, 29 : 1160-1161.
- LEVRING T., 1947. — Submarine daylight and the photosynthesis of marine algae. *Meddn Oceanogr. Inst. Göteborg.*, 14 : 1-90.

- LUBIMENKO M.-V., 1924. — Sur la quantité de chlorophylle chez les algues. *C.R. Acad. Sci Paris*, 179 : 1073-1076.
- MARGALEF R., 1961. — Variaciones intraspecificas de los pigmentos asimiladores en cloroficeas y fanerogamas acuaticas. *Investig. Pesqu.*, 9 : 111-118.
- MEEKS J.-C., 1974. — Chlorophylls. *Algal physiol. and biochem.* Stewart W.D.P. Edit., Blackwell Scientific public., Oxford : 161-175.
- MOLINIER R., PICARD J., 1951. — Biologie des herbiers de Zosteracées des côtes françaises de la Méditerranée. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 233 : 1212-1214.
- MOLINIER R., PICARD J., 1952. — Recherches sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Ann. Inst. Océanogr., Paris*, 27, 3 : 157-234.
- MOLINIER R., ZEVACO C., 1961. — Observations sur la croissance des feuilles de posidonies (*Posidonia oceanica* Delile). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 252 : 1650-52.
- MOLINIER R., ZEVACO C., 1962. — Etudes écologiques et biocénétiques dans la baie du Brusco (Var) : étude statistique et physiologique de la croissance des feuilles de Posidonies (*Posidonia oceanica* Delile). *Bull. Inst. Océanogr., Monaco*, 59 (1234) : 1-46.
- MOORE B., WHITLEY E., WEBSTER T.-A., 1920. — Studies of photosynthesis of marine algae. *36 th Ann. Rep. of the Oceanogr. Depart. of the Univ. of Liverpool* : 32-45.
- MOYSE A., 1965. — La structure et le fonctionnement de l'appareil photosynthétique. Acquisitions récentes en biologie, XXVI^e, Aubier-Montaigne Edit. : 227-242.
- NORTON T.-A., 1969. — Growth form and environment in *Saccorhiza polyschides* (Light) Batt. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 49 : 1025-1045.
- OSTENFELD C.-H., 1918. — Sea grasses. *Report on the Danish oceanographical expeditions (1908-1910) to the Mediterranean and adjacent seas*, 2 : 1.18.
- PARKE M., 1948. — Studies on british Laminariaceae. I. — Growth in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 27 : 651-709.
- PERES J.-M., PICARD J., 1955. — Biotopes et biocénoses de la Méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique nord-orientale. *Arch. Zool. exp. gen.*, 92 (1) : 1-72.
- PETERSON R.-D., 1972. — Effects of light intensity on the morphology and productivity of *Caulerpa racemosa* (Forsskal.) J. Agardh. *Micronesica*, 8 : 63-86.
- PETIT C., 1960. — Contribution à l'étude des pigments photosynthétiques de deux phanérogames marines. *D.E.S. Sci. Nat., Fac. Sc. Marseille*, 7 mai 1960 : 1-49.
- PRINCE J.-S., KINGSBURY J.-M., 1973. — The ecology of *Chondrus crispus*. *Amer. J. Bot.*, 60 : 956-964.
- RABINOWITCH E.-I., 1945. — Photosynthesis and related processes. *Interscience Publ.*, 1 : 410-411.
- RABINOWITCH E.-I., 1951. — Photosynthesis and related processes. *Interscience Publ.*, 2 (1) : 320-332.
- RABINOWITCH E.-I., 1956. — Photosynthesis and related processes. *Interscience Publ.*, 2 (2) : 390-402.
- RAMUS J., BEALE S.-L., MAUZERALL D., HOWARD K.-L., 1976 a. — Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. *Mar. Biol.*, 37 (3) : 223-230.

- RAMUS J., BEALE S.-I., MAUZERALL D., 1976 b. — Correlation of changes in pigment content with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. *Mar. Biol.*, 37 (3) : 231-238.
- ROBEL R.-J., 1961. — Water depth and turbidity in relation to growth of sago pondweed. *J. Wildl. Manag.*, 25 (4) : 436-438.
- SEYBOLD A., EGLE K., 1938. — Carotenoid content of some algae. *Jahrb. Wiss. Bot.* 86 : 50.
- SHELFORD V.-E., GAIL F.-W., 1922. — A study of the light penetration into sea water made with the Kunz photoelectric cell with particular reference to the distribution of plants. *Public. Puget Sound Biol. Stat.*, 3 : 141-176.
- SOEDER C., STENGEL E., 1974. — Physico-chemical factors affecting metabolism and growth rate. Algal physiology and biochemistry. *Stewart W.D.P. Edit., Blacweel scientific Publ., Oxford* : 714-740.
- SOLAZZI A., TOLOMIO C., 1976. — Effetti della profondita sull apparato fotosintetico delle alghe. I. — I pigmenti clorofilliani in *Halimeda tuna* Lam. (Chlorophyceae siphonales). *Mem. Biol. Mar. et Oceanogr.*, 6 : 21.27.
- STRAWN K., 1961. — Factors influencing the zonation of submerged monocotyledons at Cedar Key, Florida. *J. Wildl. Manag.*, 25 (2) : 178-189.
- SVENDSEN P., KAIN J.-M., 1971. — The taxonomic status distribution and morphology of *Laminaria cucullata* Sensus Jorde and Klavestad. *Sarsia*, 46 : 1-22
- TSCHUDY R.-H., 1934. — Depth studies on photosynthesis of the red algae. *Am. J. Bot.*, 21 : 546-556.
- VERNON L.-P., SEELY G.-R., 1966. — The Chlorophylls. *Acad. press, N.-Y.*
- WADDELL J.-E., 1964. — The effect of oyster culture on eelgrass (*Zostera marina* L.) growth. *Thesis, Humboldt State Coll., Arcata, California* : 1-48.
- WALKER E., 1947. — Sublittoral seaweed survey : relationship of algal growth and depth. *Nature*, 4101 (19) : 977-978.
- WALLEN D.-G., GEEN G.-H., 1971. — Light quality and concentration of proteins, RNA, DNA, and photosynthetic pigments in two species of marine plankton algae. *Mar. Biol.*, 10 (1) : 44-51.
- WILBUR K.-M., COLINVAUX L.-H., WATABE N., 1969. — Electron microscope study of calcification in the alga *Halimeda* (order Siphonales). *Phycologia*, 8 : 27-35.
- ZEI M., 1962. — Preliminary observations on the life in *Posidonia* beds. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 32 : 86-90.