

VARIATIONS CYCLIQUES DANS LES ÉCAILLES DES RHIZOMES ORTHOTROPES DE POSIDONIA OCEANICA

Gérard PERGENT*, Charles-François BOUDOURESQUE*
et Alain CROUZET*

Résumé : L'étude des écailles de rhizomes orthotropes récoltés dans la baie de Port-Cros et dans la région de Banyuls, principalement à faible profondeur (entre 0.5 et 2.5 m de profondeur) permet d'avancer un certain nombre de résultats.

L'existence de variations cycliques dans l'épaisseur des écailles se vérifie chez tous les rhizomes étudiés. Des cycles de variation de l'anatomie des écailles (nombre de couches de cellules de parenchyme, de sclérenchyme dorsal, présence d'ilots de sclérenchyme, etc.) sont également toujours présents ; ces cycles sont calés sur les cycles d'épaisseur des écailles et constituent un argument supplémentaire en faveur de la réalité de ces cycles.

Chaque cycle semble bien correspondre à *une année*, avec un minimum d'épaisseur en février ou mars, et un maximum d'épaisseur en septembre ou octobre, selon les stations considérées (Baie de Port-Cros). Dans une station donnée, les caractéristiques des cycles varient d'un rhizome à l'autre et, pour un même rhizome, d'une année à l'autre (période et amplitude). L'enregistrement par les écailles, sous la forme de modulations des caractéristiques des cycles, de paramètres endogènes (physiologie) et exogènes (climatiques) n'est donc pas exclu.

Bien que très sujette à caution (surtout au niveau de leur interprétation), la présence de *cycles pluriannuels* semble se dégager de séries longues.

Quelques applications de l'étude des variations cycliques des écailles de *Posidonia oceanica*, pour laquelle le terme de *Lépidochronologie* est proposé, sont illustrées par des exemples : estimation de la vitesse de croissance des rhizomes orthotropes, rythme de chute des feuilles selon un cycle annuel.

Summary : Scale thickness and anatomy variation cycles seem annual. Pluriannual cycles appear also, but confirmation of their meaning must be done on a larger quantity of material. Recording by scales, in the form of cycle characteristics modulation, of endogenic (physiological) and exogenic (climatic) parameters, is not excluded.

To designate the study of *Posidonia oceanica* scales, the term of *Lepido-chronology* is suggested ; some applications (rhizome growth rate, leaf loss rhythm) are approached. Many research outcomes appear through this preliminary study.

(*) Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie Végétale Marine, Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille cedex 9, France.

1. INTRODUCTION

Posidonia oceanica (Linnaeus) Delile est une monocotylédone de la famille des potamogetonaceae; cette phanérogame marine endémique de la Méditerranée constitue dans l'étage infralittoral des peuplements denses appelés *herbiers*.

Les tiges de *Posidonia oceanica*, totalement ou partiellement enterrées dans le sédiment, sont généralement désignées sous le nom de *rhizomes*. Les rhizomes se développent ou se ramifient dans le plan horizontal (rhizomes plagiotropes) ou dans le plan vertical (rhizomes orthotropes), en fonction d'une part de l'espace disponible et d'autre part de l'importance de la sédimentation (CAYE, 1980; MOLINIER et PICARD, 1952). En effet les herbiers constituent un véritable piège à sédiments; l'énergie cinétique des particules sédimentaires, transportées par les courants ou mises en suspension par la houle et les vagues, est brisée au contact des feuilles, ce qui produit un phénomène de décantation (BLANC, 1953, 1958; BLANC et JEUDY de GRISSAC, 1978). Le lacis des rhizomes morts ou vivants (dans la partie superficielle) et le sédiment d'origine autochtone ou allochtone (BLANC, 1953, 1972) qui colmate les interstices, constituent un ensemble extrêmement compact que l'on nomme la « *matte* ». La croissance verticale des rhizomes provoque une surélévation lente du fond (1 m par siècle, MOLINIER et PICARD, 1952).

Les rhizomes se terminent par des bouquets de feuilles (entourant le point végétatif) pour lesquels le terme le plus utilisé est celui de *faisceaux*. Les feuilles ont la forme de lanières longues de 30 à 80 cm en moyenne et larges de 7 à 12 mm. Leur insertion est *distique*. A leur mort, les feuilles ne tombent pas entièrement: seul le limbe se détache tandis que le pétiole (base engainante) reste fixé sur le rhizome; on appelle *écailles* (GRENIER, 1860; DEN HARTOG, 1970) ces pétioles qui peuvent persister pendant des siècles et même des millénaires sur les rhizomes.

Le ^{14}C a permis de dater des mattes vieilles de 5 000 ans à Sète (ALOISI *et al.*, 1975), de 4 600 ans à la base d'une intermatte déferlante de la baie de Calvi (BOUDOURESQUE, THOMMERET *et al.*, 1980). Dans le fond de la baie de Port Man, BOUDOURESQUE, GIRAUD *et al.* (1980) mettent en évidence, dans la matte des lacunes dues à l'alternance de périodes de construction et de périodes de destruction. En revanche, sous la pointe du Moulin (Port-Cros), BOUDOURESQUE (inédit) pense observer une série complète, s'étendant sur 1 200 ans, de la base au sommet d'un tombant de matte.

CROUZET (1981) a mis en évidence, le long des rhizomes orthotropes, des variations cycliques de l'épaisseur des écailles. Compte tenu de la pérennité des rhizomes (et des écailles qu'ils portent), cette découverte est susceptible d'applications extrêmement nombreuses, tant sur le plan théorique que pratique; mais il convient au préalable d'évaluer la signification des cycles observés.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Stations étudiées et prélèvements

Les rhizomes étudiés dans ce travail ont été récoltés à Banyuls (Pyrénées-Orientales) et Port-Cros (Var). Ils sont toujours orthotropes et non ramifiés.

— Banyuls : Les rhizomes proviennent d'une butte-témoin de l'ancien récif-barrière situé devant le centre Hélio-marin (juillet 1981 ; — 0.5 m : BA - 701), du Racou (juillet 1981 ; — 20 m : BA - 702) et du port (juillet 1981 ; — 3 m : BA - 703, BA - 704, BA - 705).

— Port-Cros : Les récoltes concernent 7 stations de la baie de Port-Cros. Quatre stations (D, E, H, I) ont été choisies le long d'un transect permanent étudié depuis plusieurs années (BOUDOURESQUE, GIRAUD et PANAYOTIDIS, 1980 ; NEDELEC *et al.*, 1981) : production primaire, densité de l'herbier, dynamique des populations de *Paracentrotus lividus* (Lamarck), températures, etc. :

- + Station D : sur le front interne du récif-barrière (— 0.5 m).
- + Station E : sur le front externe du récif-barrière (— 0.7 m).
- + Station H : touffes de Posidonies isolées sur le pré-récif (— 1.6 m).
- + Station I : herbier dense (— 2.2 m).

L'emplacement précis de ces stations est figuré par NEDELEC *et al.* (1981).

Les trois autres stations (N, P, Q) se situent devant la baie de Port-Cros, dans le prolongement du transect permanent. L'herbier s'étend de façon continue entre ces stations où la profondeur est respectivement de — 7 m (Station N), — 15 m (Station P) et — 23 m (Station Q). Cette dernière station est matérialisée en surface par un coffre d'amarrage de la marine.

Les récoltes ont été effectuées en plongée (scaphandre autonome) ; sauf indications contraires, les rhizomes prélevés sont éloignés d'au moins 1 m les uns des autres. Il est donc peu probable qu'ils puissent appartenir à un même individu (ensemble de faisceaux connectés par des rhizomes vivants) ; sur les rhizomes très déchaussés, les écailles anciennes peuvent être altérées (en particulier, consommation par des herbivores : *Sphaerechinus granularis* (VERLAQUE, 1981), annélides, etc.) ; il n'est donc pas possible d'étudier de longues séries d'écailles.

Pour chaque station, à des intervalles d'environ 1 mois, pendant 13 mois (avril 1981 à avril 1982), 10 à 20 rhizomes ont été récoltés. Pour le moment, nous avons étudié :

- 4 rhizomes par station et par mois (stations D, E, H et I sauf station I en janvier 1982)
- 20 rhizomes en janvier 1982 (station I)
- 4 rhizomes en janvier 1982 (stations N, P et Q)

Au total 220 rhizomes ont été étudiés à Port-Cros. Ils sont désignés par une lettre (la station) suivie d'un nombre : le (ou les deux) premier chiffre correspond au mois, les deux derniers chiffres identifient le rhizome.

2.2. Méthodes d'étude au Laboratoire

Les écailles sont très soigneusement détachées du rhizome en respectant l'ordre distique d'insertion. Nous numérotions les écailles en fonction de leur position sur le rhizome ; l'écaille se trouvant juste en dessous de la première feuille vivante porte le rang N° 1 : le rang des écailles augmente donc des plus récentes aux plus anciennes, en s'éloignant du point végétatif. La première feuille vivante (feuille vivante la plus âgée) est également étudiée : sur les figures, elle est représentée par une étoile, à droite de l'écaille numéro 1.

Dans le cadre de ce travail, qui est une première approche de la question, nous n'avons étudié que des tronçons de rhizomes ne présentant pas de rami-

fication. Des ramifications avortées non apparentes avant la dissection peuvent toutefois exister. Ces ramifications ne désorganisent ni l'ordre d'insertion des écailles, ni leur cycle d'épaisseur, et peuvent donc être négligées (exemple : rhizome H 102 entre l'écaille n° 28 et l'écaille n° 29; fig. 16).

Des coupes fines sont pratiquées entre 10 et 12 mm de la base de l'écaille; l'épaisseur des écailles est mesurée sous un microscope muni d'un micromètre oculaire; la lecture se fait au niveau du faisceau libéro-ligneux central.

A ce même niveau, un certain nombre de paramètres anatomiques sont mesurés (ces mesures n'ont été effectuées que pour les récoltes de janvier 1982 à Port-Cros : 7 stations, 44 rhizomes) (Fig. 1 à 4).

- Nombre de couches de cellules de l'épiderme ventral.
- Nombre de couches de cellules du sclérenchyme ventral.
- Aspect plus ou moins palissadique des cellules du sclérenchyme ventral.
- Nombre de couches de cellules de parenchyme (mésophylle homogène).
- Nombre de couches de cellules de sclérenchyme dorsal.
- Taille des cellules du sclérenchyme dorsal.
- Présence ou absence d'îlots de sclérenchyme dorsal dans le parenchyme et leur nombre de couches cellulaires.
- Présence ou absence de cellules à tanin.
- Nombre de couches de cellules de l'épiderme dorsal.

La longueur du rhizome correspondant au nombre d'écailles étudiées est soigneusement notée.

Les symboles et la codification utilisée pour tous ces paramètres anatomiques figurent en annexe, avant les quelques tableaux de données que nous présentons à titre d'exemple.

2.3. Traitement statistique utilisé

Dans tous les calculs statistiques, nous avons adopté le seuil de sécurité de 90 % pour les tests utilisés.

Analyse de variance

L'analyse de variance permet de tester l'homogénéité d'un ensemble de plusieurs échantillons. Elle nous permet de savoir si les écarts enregistrés entre des valeurs individuelles sont dus uniquement aux erreurs d'échantillonnage (les variations étant donc aléatoires) ou si au contraire le facteur contrôlé a introduit une hétérogénéité (HELLER, 1968). Nous aurons recours à l'analyse de variance pour mettre en évidence une influence éventuelle de l'année (traduisant en particulier les conditions climatiques) ou du rhizome (c'est-à-dire de son état physiologique ou de sa situation morphogénétique) sur le nombre de feuilles produites par an.

Détermination de la droite de régression

Le calcul de la droite de régression par la méthode des « moindres carrés » (HELLER 1968) va nous permettre d'obtenir une représentation graphique simple traduisant l'évolution d'un paramètre (l'épaisseur) en fonction des autres paramètres (l'anatomie). La valeur de ce modèle mathématique sera testée par le coefficient de détermination.

Corrélation croisée

Elle permet de mettre en évidence, d'une part la réalité des cycles observés (épaisseur des écailles), et, d'autre part, l'existence d'une corrélation entre l'épaisseur des écailles et les différents paramètres anatomiques étudiés.

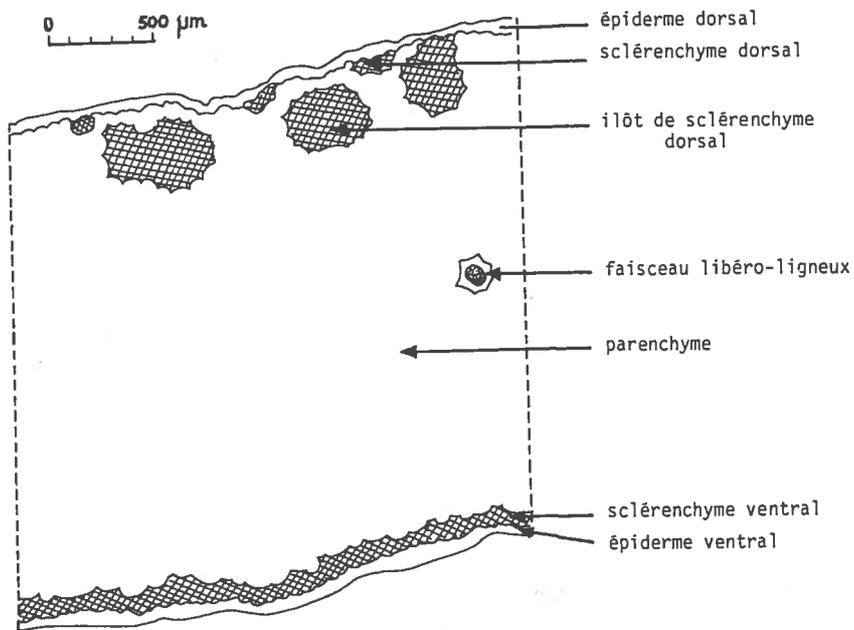


Fig. 1 : Coupe transversale d'une écaille de *Posidonia oceanica* (schéma).

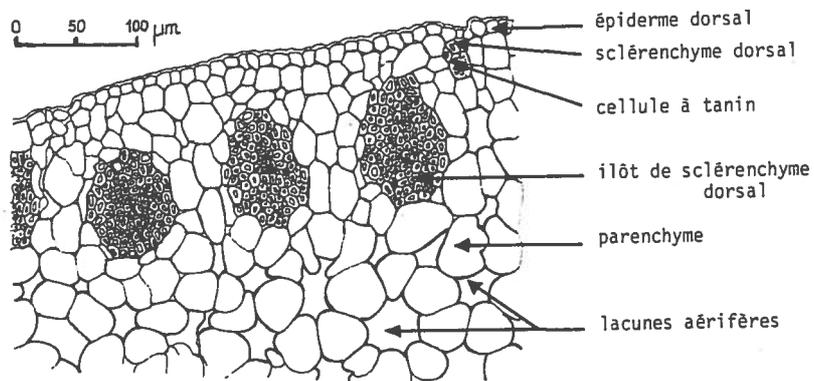


Fig. 2 : Détail d'une coupe transversale d'une écaille de *Posidonia oceanica*.

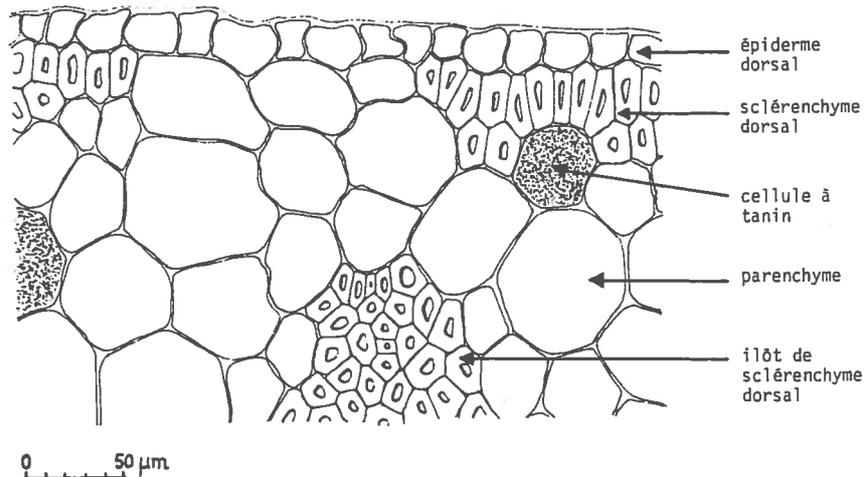


Fig. 3 : Détail de la partie dorsale d'une écaille de *Posidonia oceanica*.

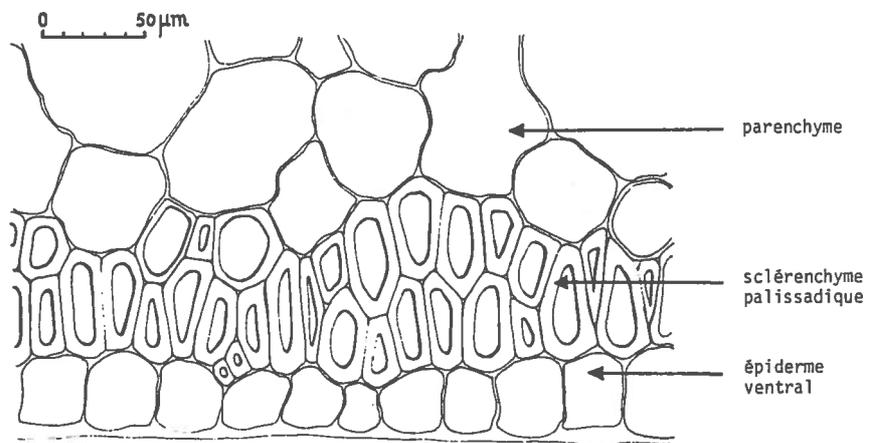


Fig. 4 : Détail de la partie ventrale d'une écaille de *Posidonia oceanica*.

En effet, le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson ne peut pas être testé car les paramètres étudiés ne sont pas distribués normalement.

Nous ne pouvons pas tester la significativité des coefficients de corrélations mais la corrélation croisée va nous permettre de décrire le phénomène et de déterminer s'il y a bien une périodicité.

Moyennes mobiles

Elles nous permettront de lisser une courbe et de mettre en évidence des cycles de plus grande longueur d'onde. La fenêtre utilisée sera de 3.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

Tous les rhizomes orthotropes étudiés, quelle que soit leur provenance (profondeur, lieu et date de récolte) présentent des cycles de variation d'épaisseur des écailles en fonction de leur rang d'insertion. (Fig. 5 : Rhizome BA-702).

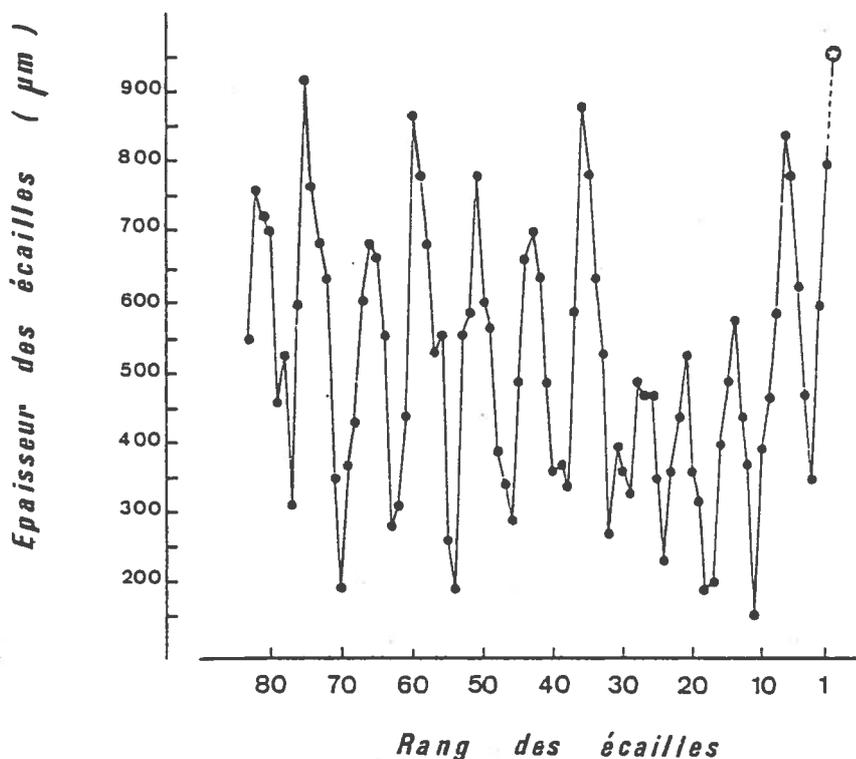


Fig. 5 : Rhizome BA-702 (Banyuls, — 20 m) : cycles d'épaisseur des écailles.

Chaque cycle comprend 5 à 10 feuilles ; les écailles les plus minces mesurent entre 100 et 400 micromètres, tandis que les plus épaisses mesurent entre 500 et 1 300 micromètres. Dans un cas (Rhizome BA-701 ; fig. 6) nous observons 27 cycles successifs. Il est probable que ces cycles se continuent plus loin encore dans l'épaisseur de la

matte ; mais l'étude de longues séries ne constituait pas l'objectif de ce travail.

3.1. Signification chronologique des cycles

Les variations cycliques d'épaisseur des écailles le long d'un rhizome peuvent être comparées à l'enregistrement d'un signal. Quelle est l'origine de ce signal ? Il est logique de la rechercher à la partie supérieure du rhizome, là où la chute des limbes (à la mort des feuilles) génère de nouvelles écailles.

Nous avons donc étudié l'épaisseur de la *dernière écaille apparue*, chaque mois, pendant 13 mois, aux stations D, E, H et I. A la station I, par exemple (fig. 6), en septembre, la dernière écaille apparue est très épaisse (1 000 à 1 100 μm) ; l'épaisseur de la dernière écaille apparue diminue d'octobre à janvier (valeur minimale : 380 μm). A partir de janvier, l'épaisseur des nouvelles écailles apparues augmentera jusqu'au mois de septembre.

L'épaisseur de la dernière écaille apparue présente donc un cycle annuel, avec un maximum et un minimum, dont l'amplitude est du même ordre que l'amplitude des cycles observés le long du rhizome.

Dans une station donnée, la dernière écaille formée présente des caractéristiques similaires chez l'ensemble des rhizomes prélevés. D'une station à l'autre de légers décalages dans les dates des extrêmes peuvent exister (fig. 6, 7, 8 et 9 et tableau I).

	STATION D	STATION E	STATION H	STATION I
MAXIMUM	Septembre	Septembre	Septembre à Octobre	Septembre à Octobre
MINIMUM	Janvier à Février	Février à Mars	Février à Mars	Janvier à Février

Tableau I : Date des maximums et des minimums d'épaisseur de la dernière écaille apparue sur les rhizomes d'avril 1981 à avril 1982.

On pourrait penser que l'épaisseur d'une écaille donnée (un « individu » d'écaille) fluctue au cours de l'année ; cette éventualité, possible chez un organe mort (l'écaille), est discutée ultérieurement ; par ailleurs, nous savons par des recherches de phénologie effectuées dans la même station, que le nombre de feuilles formées en une année (novembre 1980 à novembre 1981) a été de 5.9 (± 0.5) feuilles par faisceaux (Isabelle THELIN, communication verbale). Le nombre de feuilles mortes (et donc de nouvelles écailles) en une année ne peut être que proche de cette valeur ; lorsque nous mesurons chaque mois, l'épaisseur de la dernière écaille apparue, nous ne mesurons donc pas toujours la même écaille (plus exactement une écaille similaire) mais l'une des 6 écailles apparues en une année.

En examinant la période des cycles de variation de l'épaisseur des écailles le long des rhizomes de la station I nous constatons que le

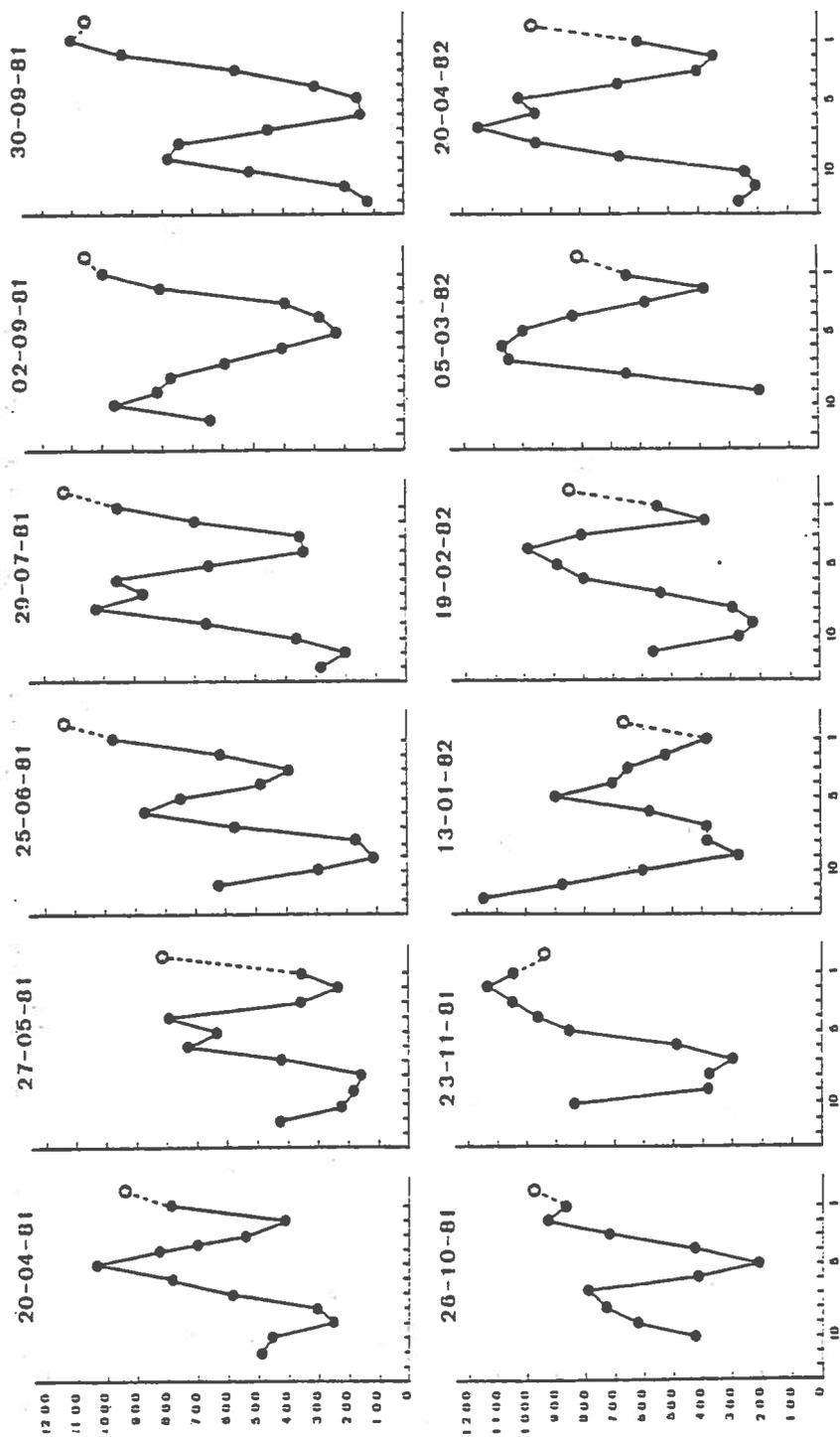


Fig. 6 : Variation de l'épaisseur de la dernière écaïlle apparue au cours de l'année à la station D.

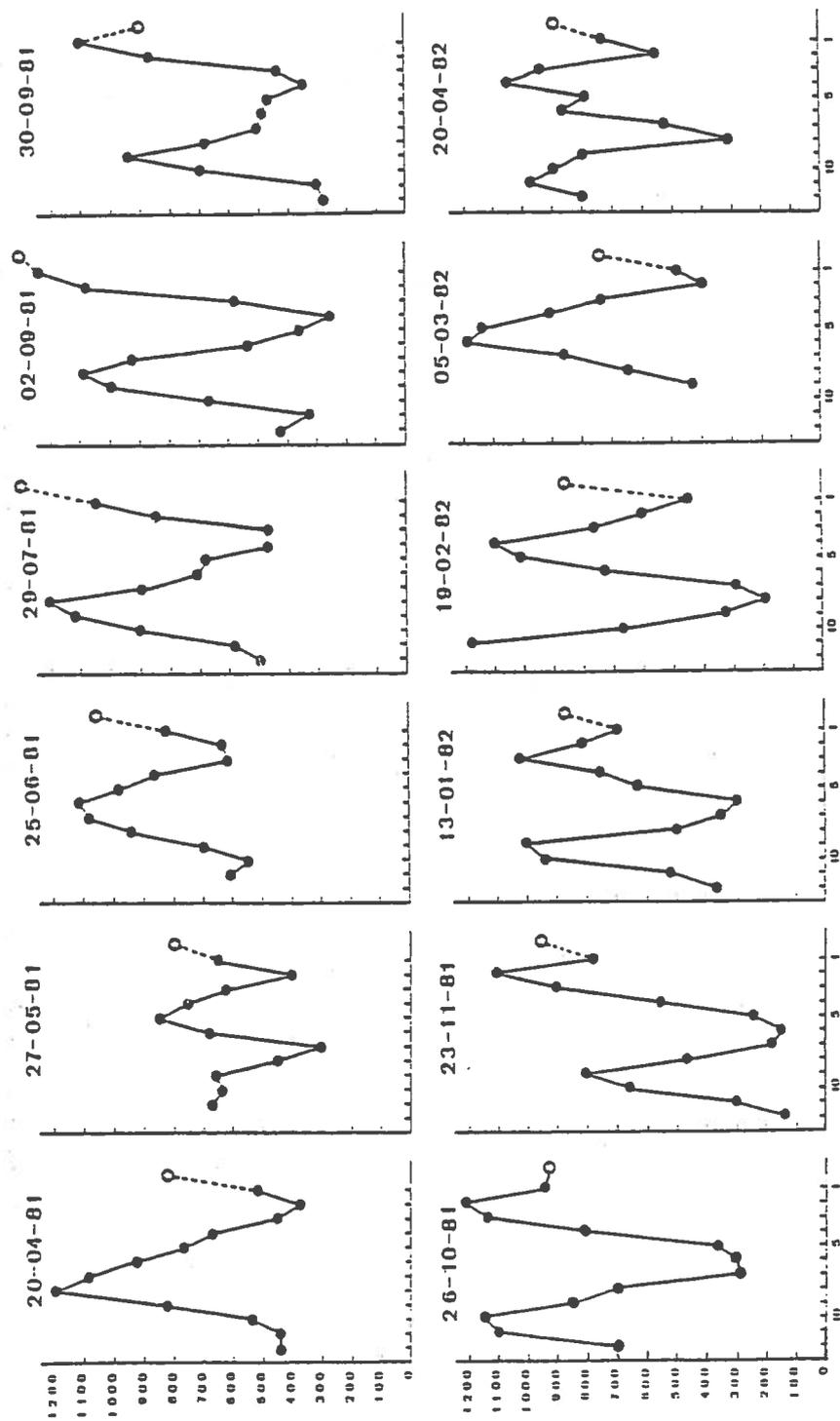


Fig. 7 : Variation de l'épaisseur de la dernière écaille apparue au cours de l'année à la station E.

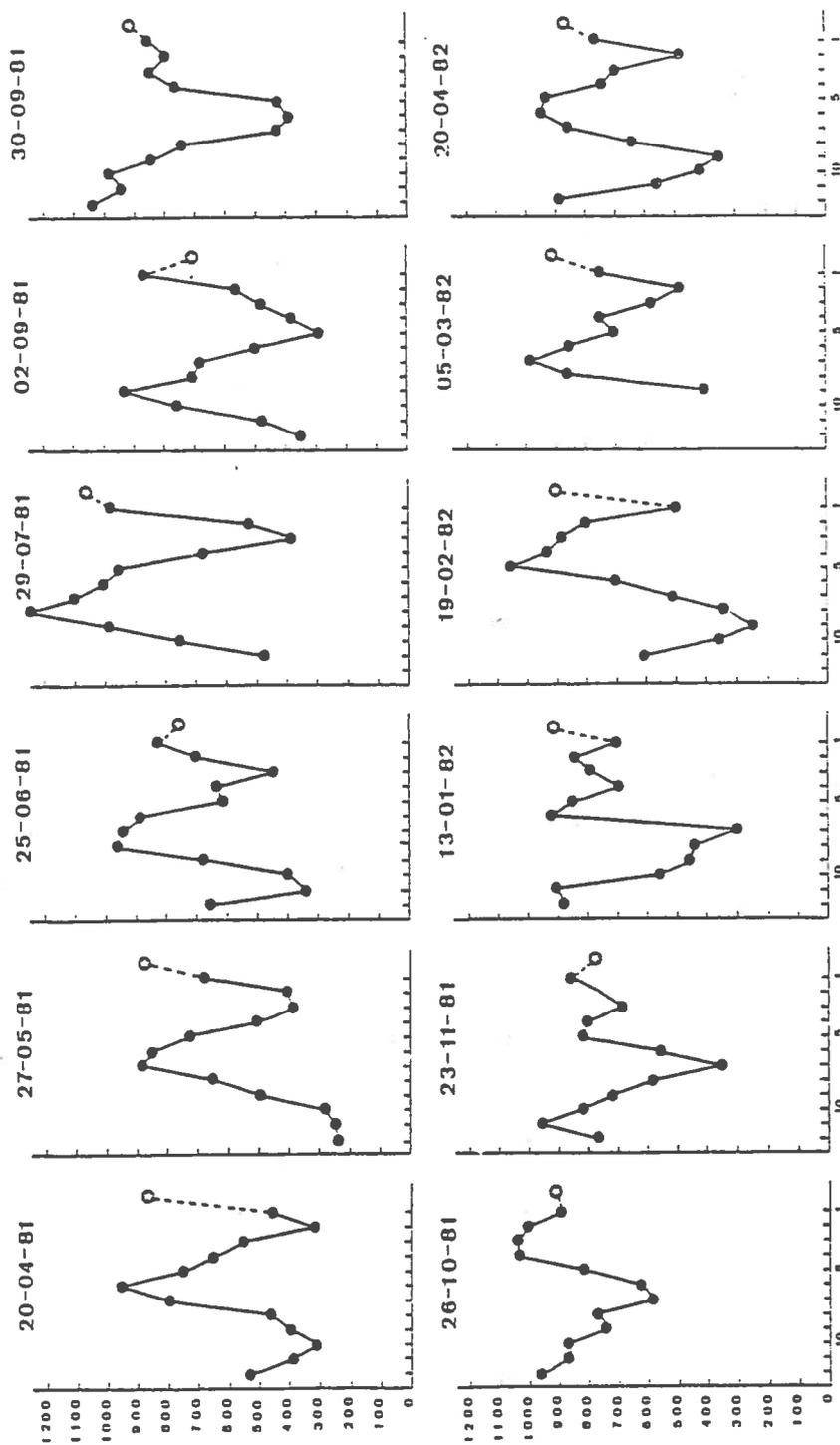


Fig. 8 : Variation de l'épaisseur de la dernière écaille apparue au cours de l'année à la station H.

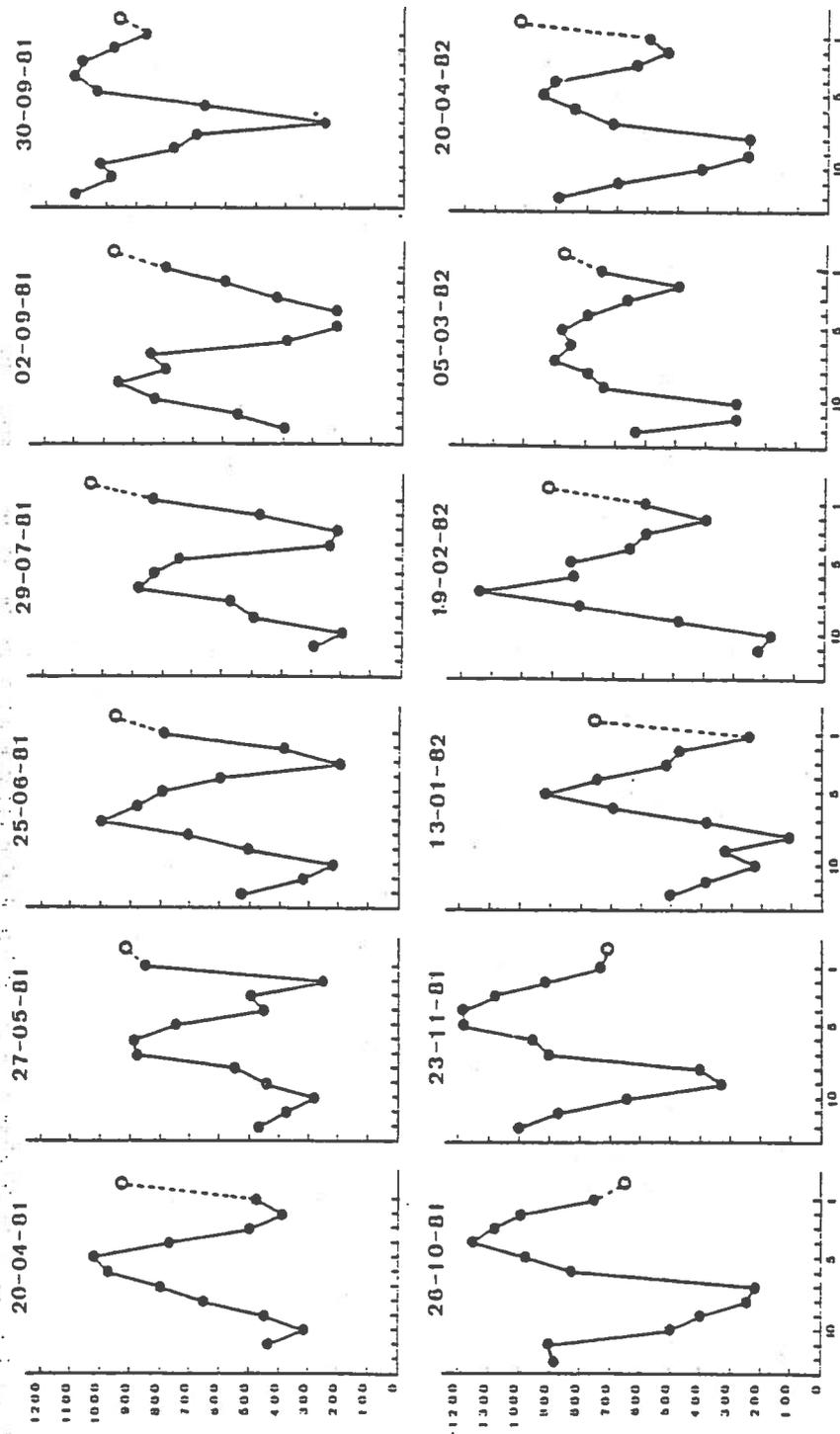


Fig. 9 : Variation de l'épaisseur de la dernière écaille apparue au cours de l'année à la station I.

dernier cycle (feuilles tombées entre janvier 1981 et janvier 1982) comporte $6.5 (\pm 0.5)$ * écailles ; ces écailles correspondent à des feuilles formées entre juin 1980 et juin 1981 (Isabelle THELIN, communication verbale).

La période du dernier cycle de variation de l'épaisseur des écailles, le long des rhizomes, est donc très proche du nombre d'écailles apparues en une année.

Il semble donc que :

— Le cycle de l'épaisseur de la dernière écaille apparue est à l'origine du cycle d'épaisseur des écailles en fonction de leur rang d'insertion le long d'un rhizome ; l'amplitude et la période de ces cycles sont comparables.

— Chaque cycle de variation de l'épaisseur des écailles le long d'un rhizome correspond à *une année* et comprend deux parties :

- une partie ascendante entre l'hiver et le début de l'automne (7 à 8 mois).
- une partie descendante du début de l'automne à l'hiver suivant (4 à 5 mois).

3.2. Comparaison entre les cycles

Si le nombre d'écailles de chaque cycle correspond au nombre de feuilles tombées chaque année, il nous est alors possible de déterminer le nombre de feuilles tombées au cours d'années passées, datées avec précision ; ce nombre varie :

— Entre stations

Les facteurs du milieu sont différents d'une station à l'autre (profondeur, lumière, hydrodynamisme, température, etc.).

	n	m	s
STATION D	31	8.0	0.79
STATION E	6	6.8	0.75
STATION H	26	7.0	1.03
STATION I	152	7.2	1.07
STATION N	35	7.1	1.14
STATION P	21	6.5	1.12
STATION Q	21	6.8	1.10

Tableau II : Nombre de feuilles tombées dans l'année en fonction de la station (n étant le nombre de cycles étudiés ; m la moyenne et s l'écart type).

— Dans une même station

Le nombre de feuilles peut varier du simple au double selon le cycle considéré (5 à 10 feuilles par an, station I). Ces variations peuvent être dues à des causes endogènes (rhizome) ou exogènes (année). Pour

(*) Coefficient de sécurité de 95 %.

numéro des rhizomes	Tableau III : Nombre de feuilles tombées annuellement sur 20 rhizomes récoltés à la station I (pendant 3 ans).																				Σ
	I 101	I 102	I 103	I 104	I 105	I 106	I 107	I 108	I 108b	I 109	I 110	I 111	I 112	I 113	I 114	I 115	I 116	I 116b	I 117	I 118	
1980	7	5	7	7	8	8	6	7	5	7	8	6	6	6	7	7	5	5	7	5	129
1979	8	8	7	6	8	8	8	8	8	7	9	6	8	6	8	8	6	6	5	9	147
1978	6	7	8	7	7	6	8	7	6	7	10	6	7	8	6	6	6	7	6	8	139
total	21	20	22	20	23	22	22	22	19	21	27	18	21	20	21	21	17	18	18	22	415

Tableau III : Nombre de feuilles tombées annuellement sur 20 rhizomes récoltés à la station I (pendant 3 ans).

numéro des rhizomes	Tableau V : nombre de feuilles tombées annuellement sur 7 rhizomes récoltés à la station I (pendant 10 ans).										Σ
	I 101	I 102	I 103	I 105	I 106	I 107	I 115				
1980	7	5	7	8	8	6	7	48			
1979	8	8	7	8	8	8	8	55			
1978	6	7	8	7	6	8	6	48			
1977	8	9	7	8	9	8	6	55			
1976	7	8	7	7	7	7	8	51			
1975	8	8	7	8	9	9	7	56			
1974	6	7	8	9	8	8	7	53			
1973	8	9	8	8	7	8	7	55			
1972	8	7	7	8	8	8	8	54			
1971	7	9	7	7	7	7	9	53			
total	73	77	73	78	77	77	73	528			

Tableau V : nombre de feuilles tombées annuellement sur 7 rhizomes récoltés à la station I (pendant 10 ans).

	SS	DF	Ms	F
ANALYSE	31,23	18	1,73	1,59*
ERREUR	41,33	38	1,09	
TOTAL	72,56	56		

Tableau IV : Analyse de variance à un facteur (l'année). * Valeur significative (table des F)

	SS	DF	Ms	F
ANALYSE	10,80	9	10,20	1,77*
ERREUR	40,57	60	0,68	
TOTAL	51,37	69		

Tableau VI : Analyse de variance à un facteur (le rhizome). * Valeur significative (table des F)

tester ces deux types d'influences nous avons utilisé deux analyses de variance à un facteur *.

L'action de l'année est testée sur 7 rhizomes pendant 10 ans (tableaux III et IV). L'action du rhizome est testée sur 20 rhizomes pendant 3 ans (tableaux V et VI) ; avec un coefficient de sécurité de 90 % nous pouvons affirmer que *l'année* et *le rhizome* ont une influence sur le nombre de feuilles par cycle.

Les différences relevées entre deux rhizomes peuvent s'expliquer par le fait qu'ils ne sont pas dans un état physiologique ni une situation morphogénétique identiques. Ces variations intrinsèques ne sont pas uniques, elles se retrouvent aussi dans l'étude phénologique des faisceaux de feuilles (nombre de feuilles présentes, largeur ou longueur de ces feuilles).

Le nombre de feuilles annuelles n'est pas la seule conséquence observable de l'action de facteurs externes (variation en fonction de l'année) ; l'amplitude verticale des pics est aussi soumise à des variations caractéristiques. Sur des rhizomes prélevés à Banyuls, la présence d'un cycle dont la hauteur est supérieure à la moyenne se retrouve sur plusieurs rhizomes (fig. 10). Ce pic particulièrement haut (pic n° 2) traduit-il une année (1979) où les conditions s'écartaient beaucoup de la moyenne ? (conditions particulièrement favorables ou défavorables ?)

3.3. Les cycles pluri-annuels

Sur un rhizome prélevé à Banyuls (rhizome BA-701, 185 écailles, 27 années) un mouvement périodique de plus grande longueur d'onde semble se dégager (fig. 11).

Bien que nous ne possédions pas pour le moment d'autres séries aussi longues, nous avons essayé de cerner ces nouveaux cycles. Pour faire abstraction des cycles annuels nous avons calculé les moyennes d'épaisseur de chaque cycle (fig. 12) ; puis, pour faciliter la lecture, nous avons lissé la courbe par la méthode des moyennes mobiles (ouverture de la fenêtre égale à 3) (fig. 13).

Ces transformations laissent apparaître deux cycles dont la période semble voisine de 11-12 ans ; mais la série n'est pas assez longue pour permettre de conclure. Il est intéressant de noter que d'autres rhizomes prélevés à Banyuls et des rhizomes prélevés à Port-Cros, mais comportant moins de cycles (15 ans seulement) que ceux de Banyuls n'infirmant pas l'existence possible de cycles pluri-annuels.

Aussi bien à Banyuls qu'à Port-Cros, les minimums et maximums pluri-annuels coïncident à peu près avec les minimums et maximums d'activité solaire (ROUGETET, 1973) (tableau VII).

(*) Nous avons utilisé deux analyses de variance à un facteur (pour l'année puis pour le rhizome) plutôt qu'une analyse de variance à 2 facteurs car certaines conditions ne sont pas respectées :
— Les deux facteurs ne sont pas véritablement indépendants l'un de l'autre.
— Nous n'avons qu'une seule mesure par casé.

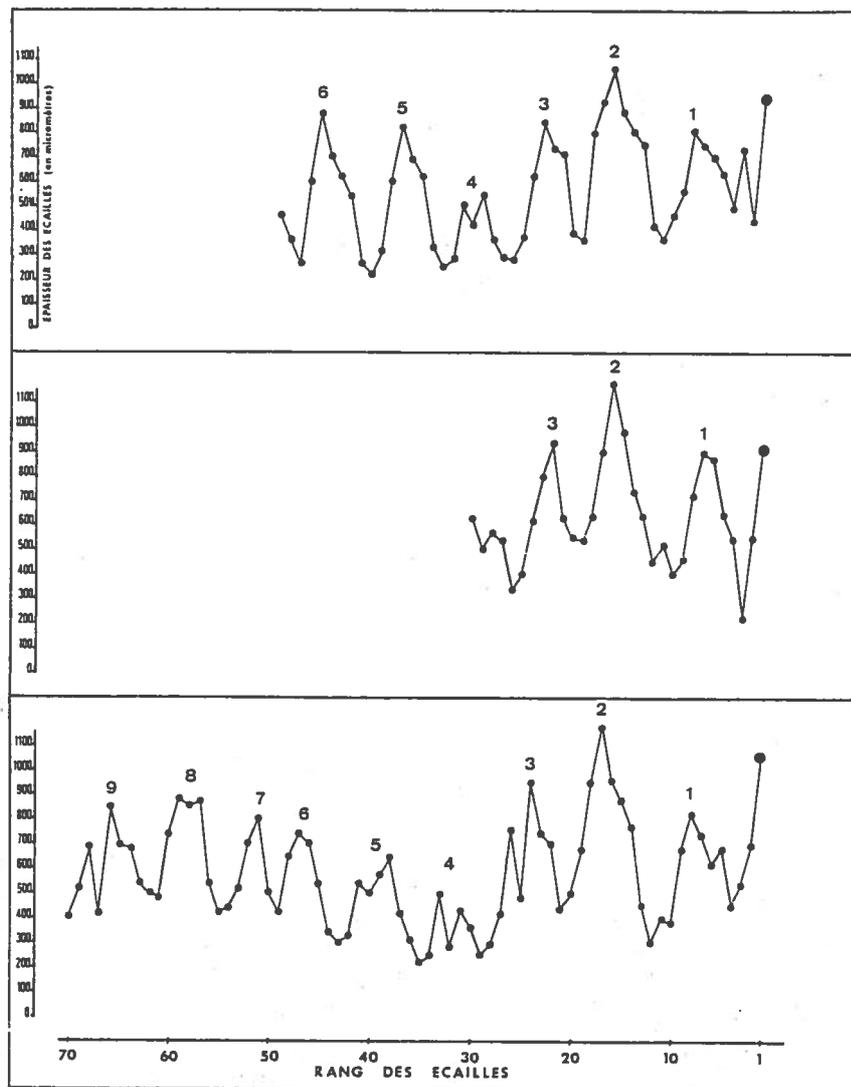


Fig. 10 : Rhizomes BA 703, BA 704 et BA 705 (de haut en bas). Port de Banyuls, — 3 m. Chez les trois rhizomes, le pic N° 2 (correspondant ici à des feuilles tombées en 1979, soit deux années avant la récolte) est particulièrement élevé (écaillés très épaisses).

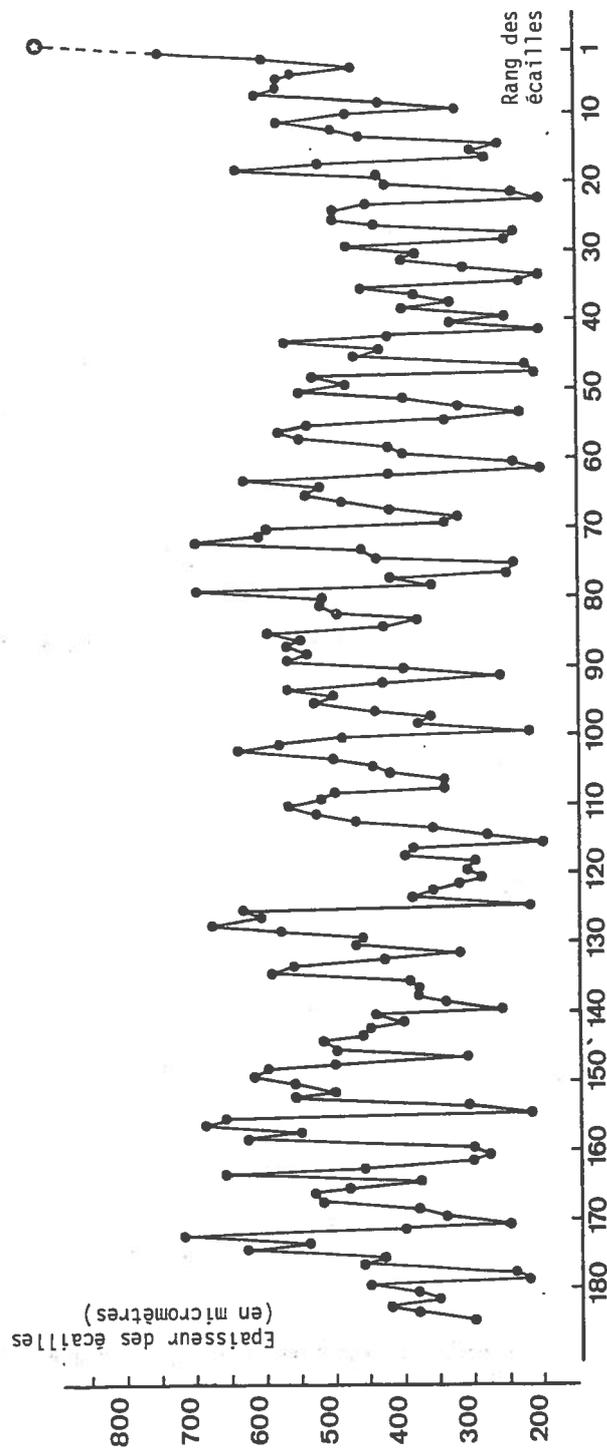


Fig. 11 : Rhizome BA 701, Banyuls. Cycles d'épaisseur des écailles.

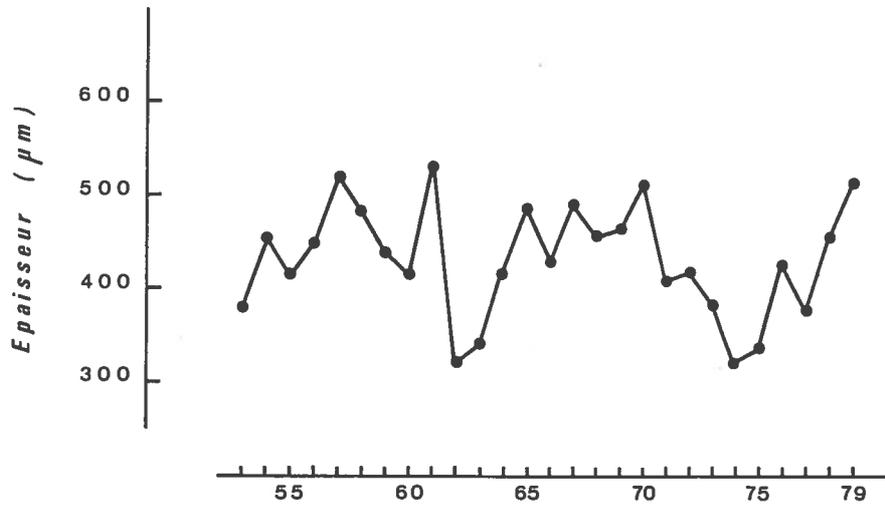


Fig. 12 : Moyennes annuelles d'épaisseur des écailles (rhizome BA-701).
Années

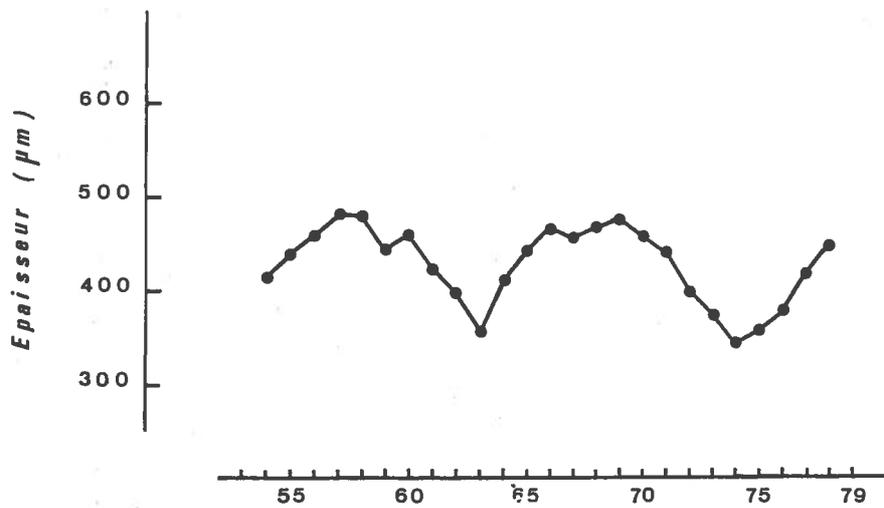


Fig. 13 : Moyennes annuelles d'épaisseur des écailles, après lissage (moyennes mobiles) (rhizome BA-701).

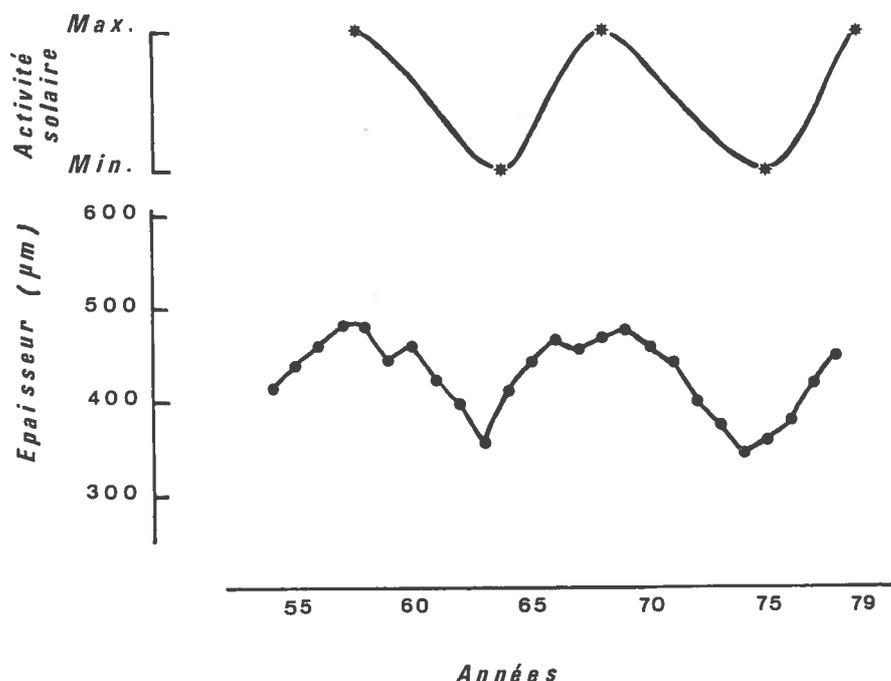


Fig. 14 : Moyennes annuelles d'épaisseur des écailles (rhizome BA-701), après lissage (moyennes mobiles) (en bas). Cycles d'activité solaire (en haut).

activité solaire	Maximum	1957/58	1968	1979
	Minimum	1964	1975	
cycle pluri-annuel d'épaisseur des écailles à Banyuls	Maximum	1958	1970	1979/80
	Minimum	1964	1975	

Tableau VII : Concordance entre les cycles d'activité solaire et les cycles pluri-annuels d'épaisseur des écailles à Banyuls.

Il convient naturellement d'être extrêmement prudent; si l'existence de cycles undécennaux d'activité solaire est bien connue, leur influence sur le climat a fait l'objet de vives discussions et leur mise en évidence au niveau de la végétation terrestre n'a jamais pu être véritablement démontrée (FRITTS, 1976). Enfin, et surtout, nos données ne sont que trop ponctuelles pour être significatives: la concordance entre cycles pluri-annuels et cycles d'activité solaire peut n'être qu'une coïncidence fortuite; on conviendra toutefois qu'il était difficile de ne pas la mentionner (Fig. 14).

3.4. Les cycles anatomiques

Certains paramètres anatomiques étudiés (forme des cellules du sclérenchyme ventral; nombre de couches de cellules du parenchyme,

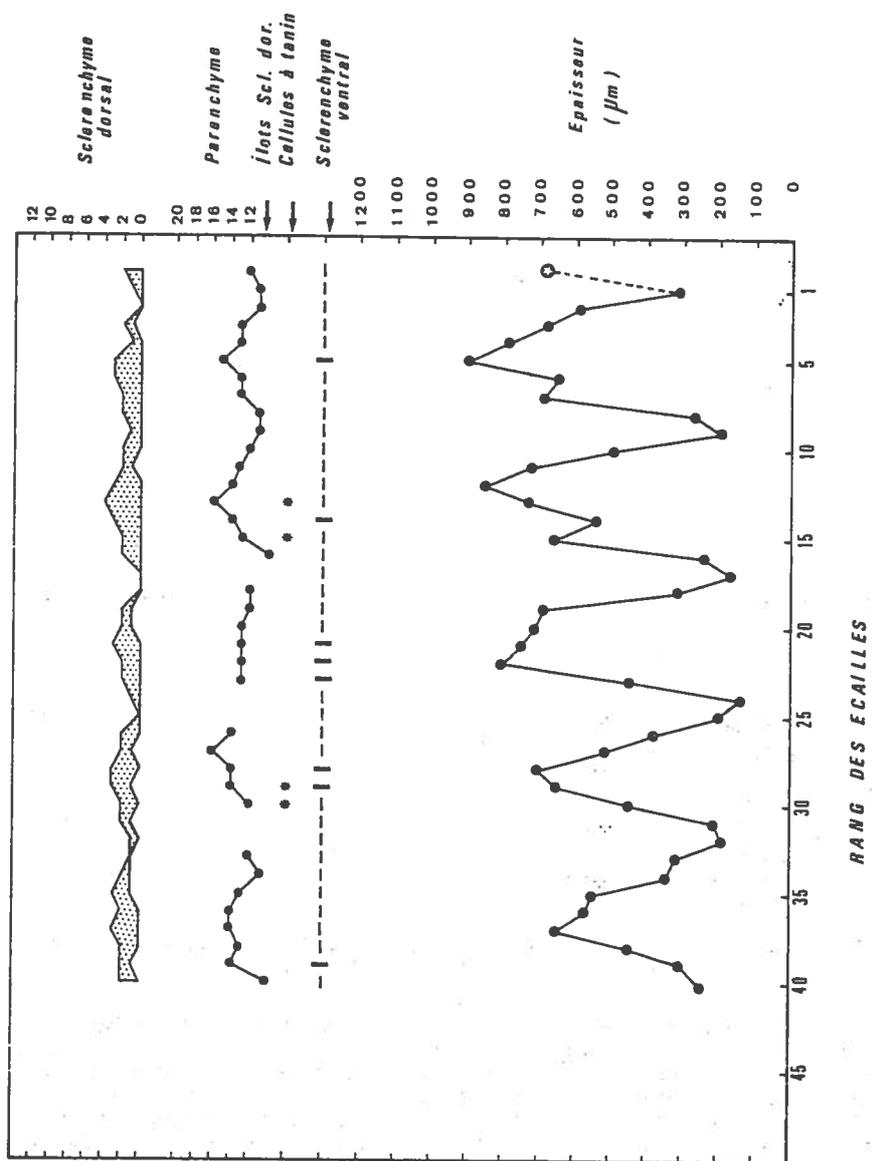


Fig. 15 : Rhizome D-103 : cycles de variation d'épaisseur des écailles (en bas) et cycles anatomiques (en haut) ; à droite de l'écaille n° 1, l'étoile représente la feuille vivante la plus âgée.

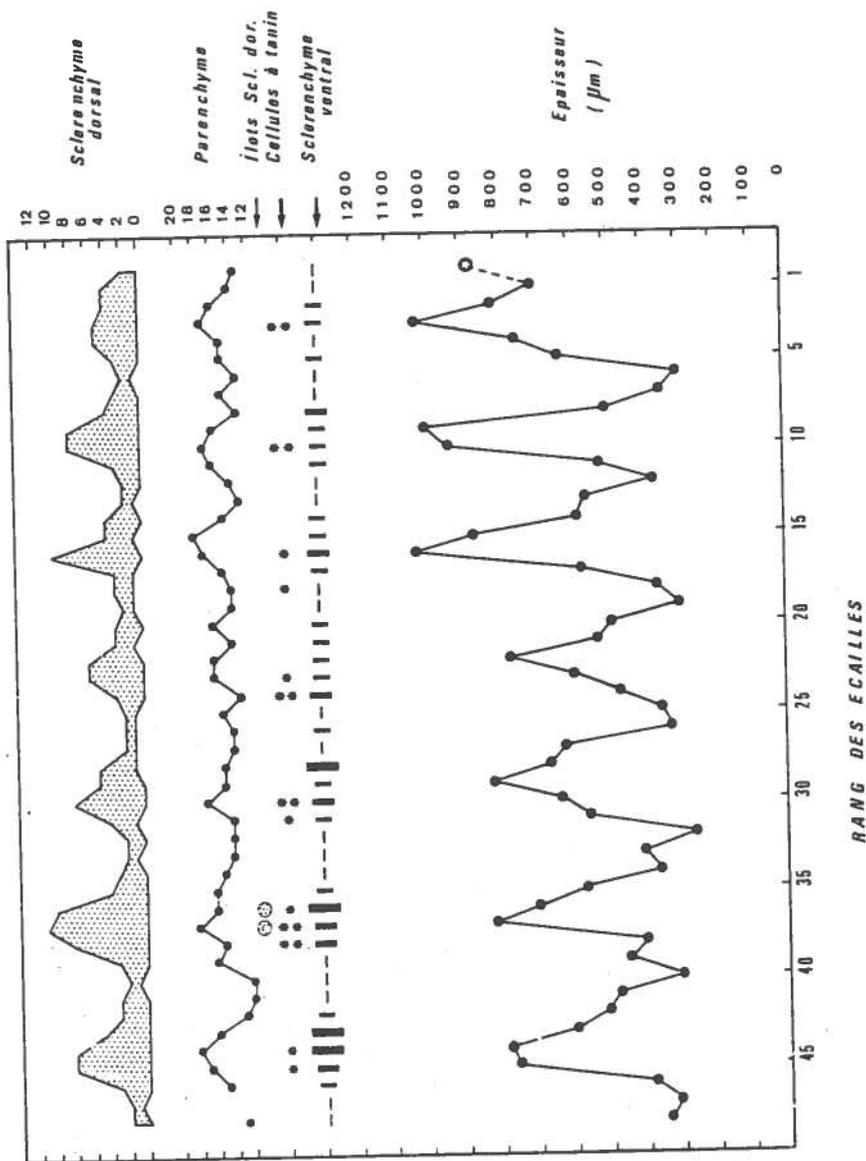


Fig. 16 : Rhizome H-102 : cycles de variation d'épaisseur des écailles (en bas) et cycles anatomiques (en haut) ; à droite de l'écaille n° 1, l'étoile représente la feuille vivante la plus âgée.

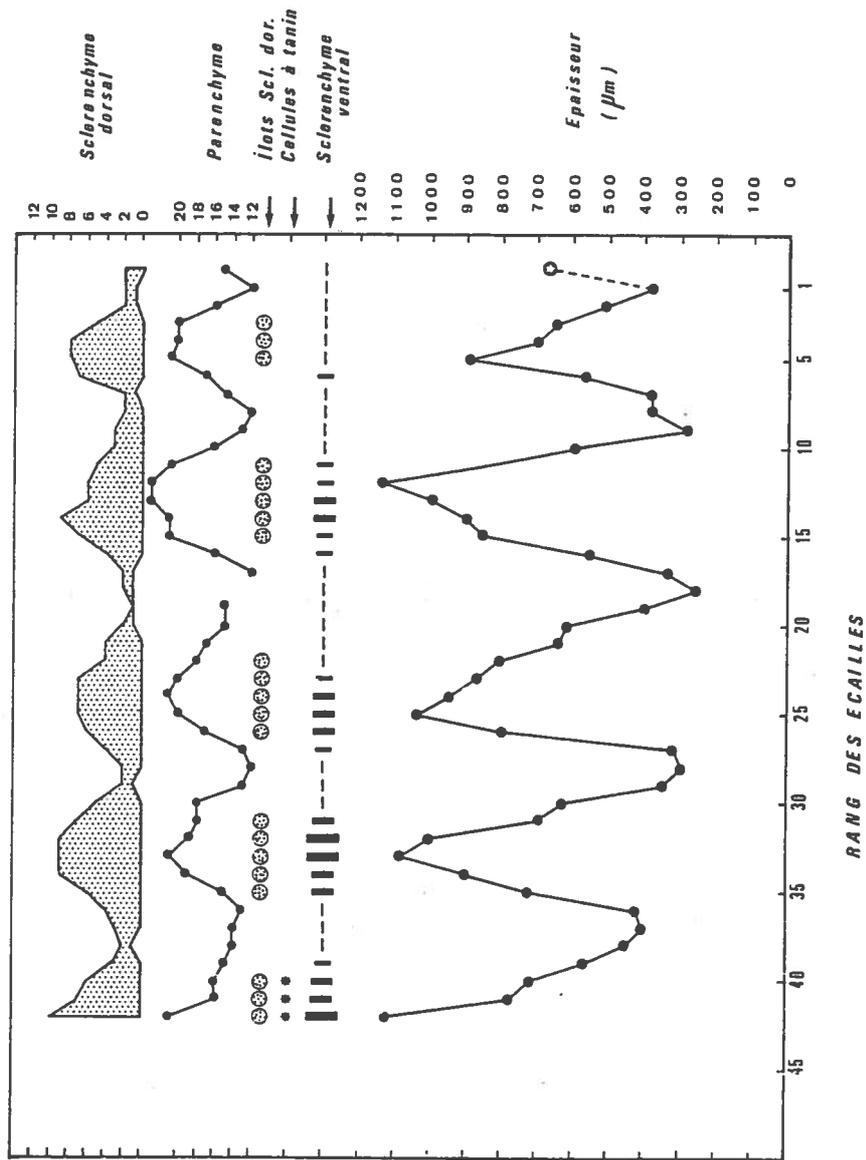


Fig. 17 : Rhizome I-110 : cycles de variation d'épaisseur des écailles (en bas) et cycles anatomiques (en haut) ; à droite de l'écaïlle n° 1, l'étoile représente la feuille vivante la plus âgée.

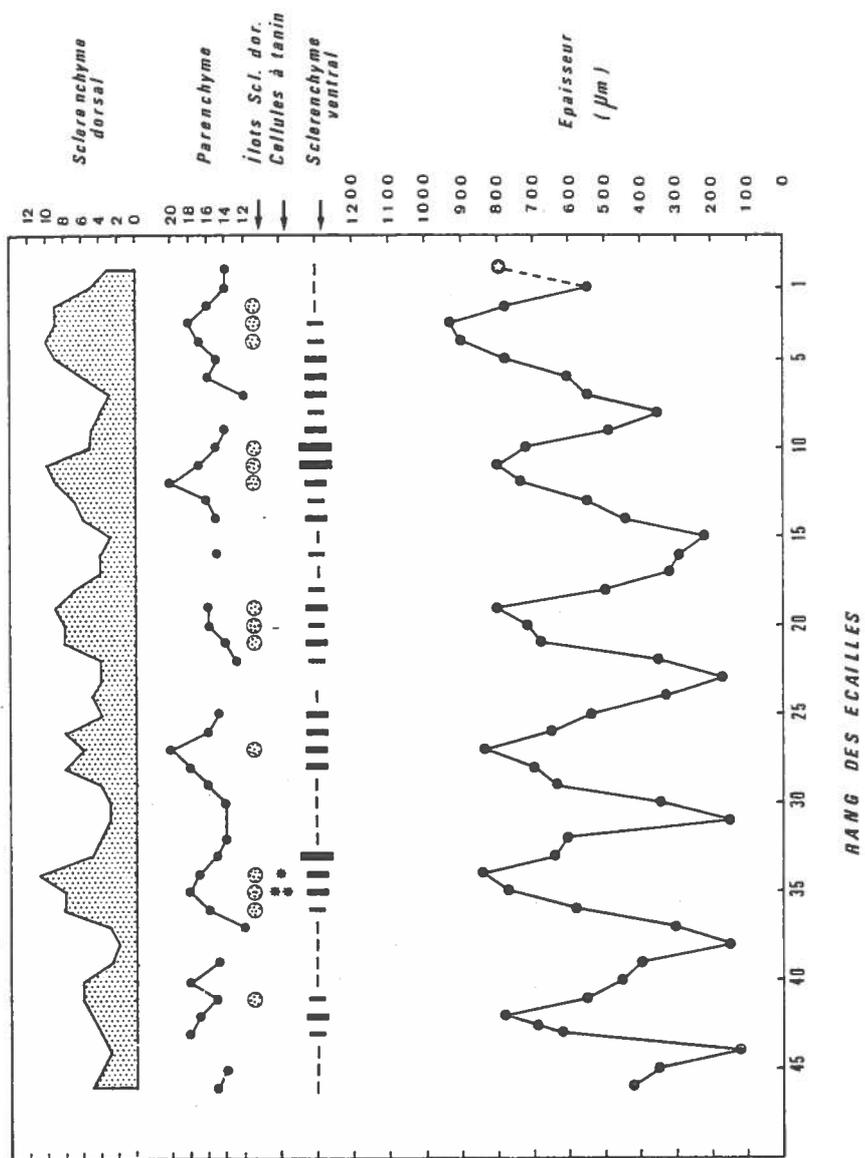


Fig. 18 : Rhizome N-101 : cycles de variation d'épaisseur des écailles (en bas) et cycles anatomiques (en haut) ; à droite de l'écaille n° 1, l'étoile représente la feuille vivante la plus âgée.

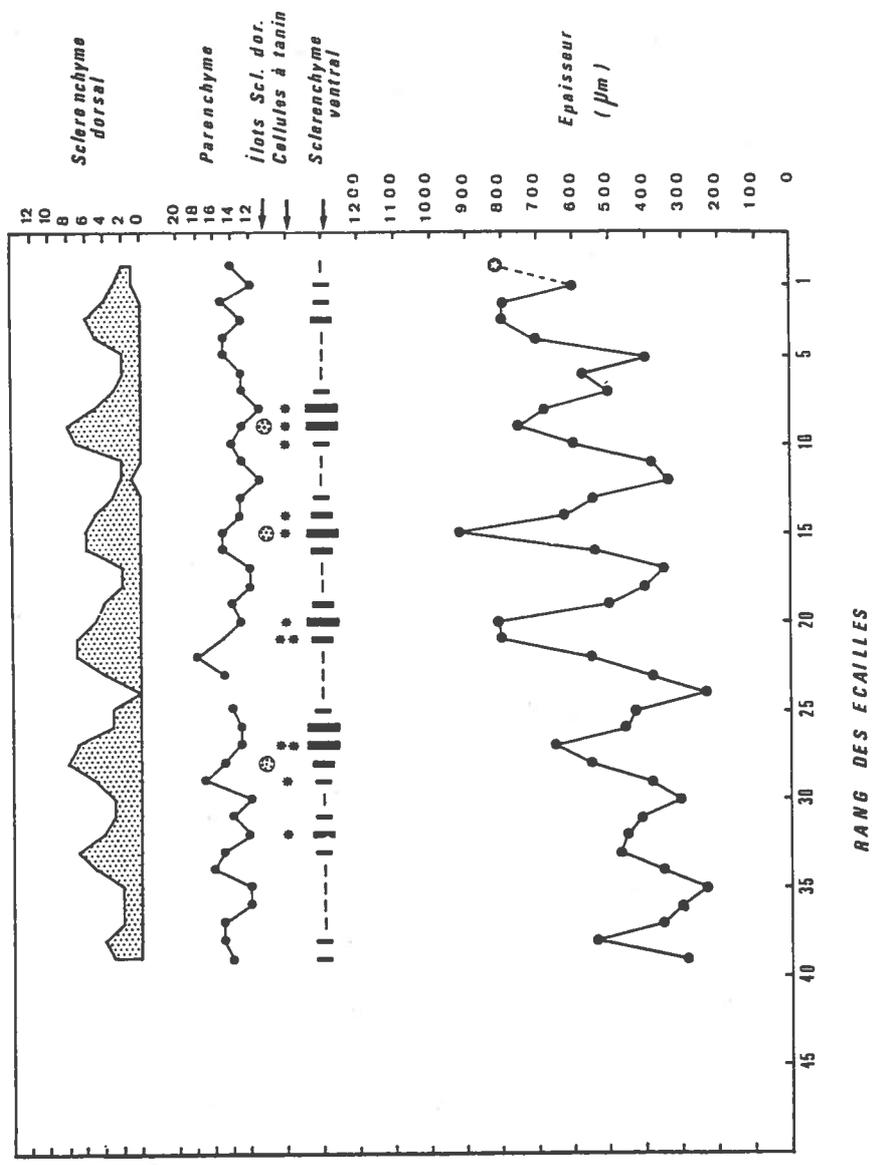


Fig. 19 : Rhizome P-101 : cycles de variation d'épaisseur des écailles (en bas) et cycles anatomiques (en haut) ; à droite de l'écaille n° 1, l'étoile représente la feuille vivante la plus âgée.

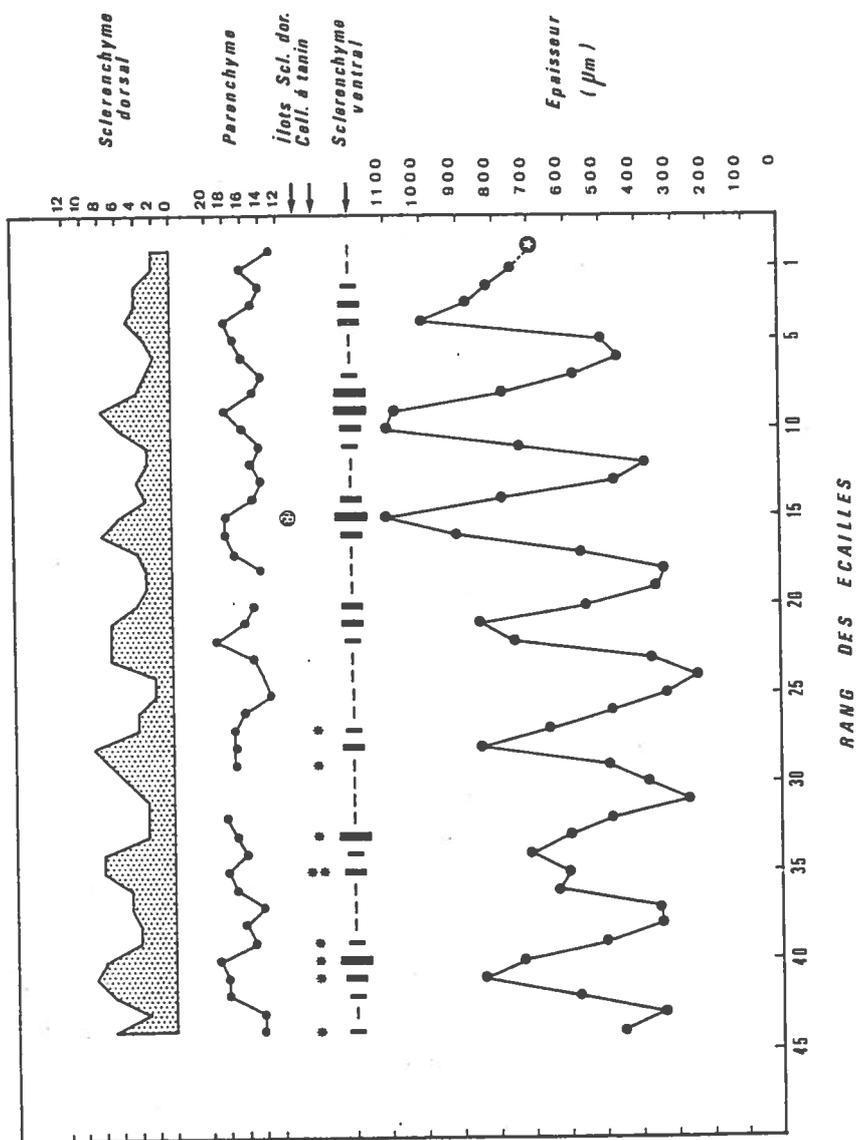


Fig. 20 : Rhizome Q-103 : cycles de variation d'épaisseur des écailles (en bas) et cycles anatomiques (en haut) ; à droite de l'écaille n° 1, l'étoile représente la feuille vivante la plus âgée.

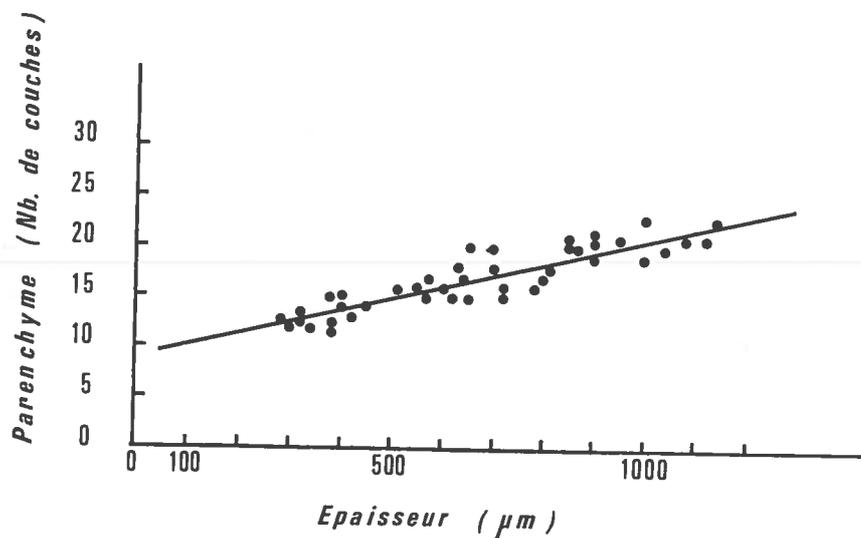


Fig. 21 : Droite de régression unissant l'épaisseur des écailles au nombre de couches de cellules de parenchyme (Rhizome I-110).

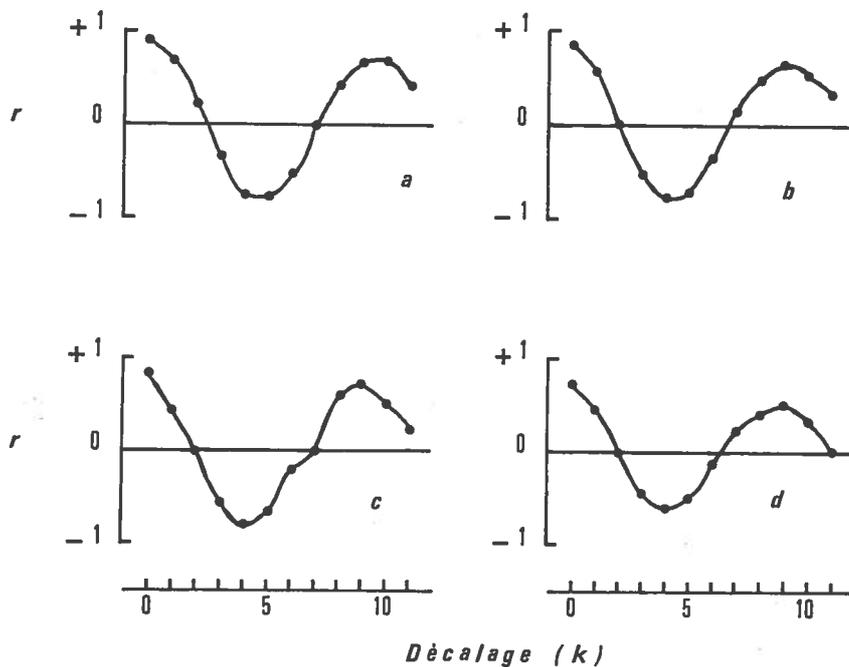


Fig. 22 : Corrélation croisée effectuée entre l'épaisseur des écailles et différents paramètres anatomiques : parenchyme (a) ; flots de sclérenchyme dorsal (b) ; sclérenchyme dorsal (c) ; sclérenchyme ventral (d).

du sclérenchyme dorsal et des îlots de sclérenchyme dorsal) présentent des fluctuations cycliques (fig. 15, 16, 17, 18, 19, 20). Nous avons étudié les relations entre les cycles anatomiques et les cycles d'épaisseur des écailles (rhizome I-110). Le calcul des droites de régression unissant les divers paramètres anatomiques à l'épaisseur des écailles montre qu'il existe une relation entre eux (fig. 21).

Les coefficients de détermination * nous permettent de cerner la valeur de cette modélisation mathématique (tableau VIII).

	Equation	r ²
Epaisseur/Parenchyme	$y = 0.012 \times + 9.046$	0.82
Epaisseur/Sclérenchyme V	$y = 0.006 \times - 1.044$	0.52
Epaisseur/Sclérenchyme D	$y = 0.008 \times - 0.495$	0.68
Epaisseur/Ilot de Sclér. D	$y = 0.006 \times - 2.395$	0.75

Tableau VIII : Droites de régression unissant les variations d'épaisseur des écailles de Posidonies aux variations anatomiques ; le coefficient de détermination r² est également noté. D = dorsal, V = ventral.

Les droites de régression obtenues, qui ne sont pas trop différentes, expliquent entre 52 et 82 % de la variance observée. Les corrélations croisées permettent de vérifier si les cycles anatomiques et les variations d'épaisseur des écailles sont en phase (fig. 22). Pour les 4 paramètres étudiés, le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson est maximum pour $k = 0$ (série à l'origine : pas de décalage) puis pour $k = 9$ (9 étant le nombre d'écailles du premier cycle de la série étudiée) ; ces différents cycles ont donc la même période et sont en phase avec les cycles de variation d'épaisseur des écailles.

L'épaisseur des écailles est donc directement liée au nombre de couches de cellules qui les composent ainsi qu'à leur forme.

Si des phénomènes de turgescence ou de vidage des écailles peuvent se concevoir après la mort de la feuille, en aucun cas des modifications du nombre de cellules ou de leur différenciation ne sont possibles.

Le fait que les cycles anatomiques soient liés aux cycles d'épaisseur des écailles tout le long des rhizomes, permet de penser que l'épaisseur d'une écaille ne doit pas se modifier de façon sensible après la chute du limbe et avec le temps. Dans la plupart des cas les cellules du parenchyme gardent leur forme d'origine ; dans quelques cas, certaines cellules du parenchyme apparaissent comme écrasées ; il ne s'agit pas d'un artefact dû à la technique de coupe ; nous ignorons si cet écrasement s'est produit avant ou après la mort de la feuille, ainsi que sa signification.

4. QUELQUES APPLICATIONS

4.1. Vitesse de croissance

L'âge du rhizome étudié est connu en comptant le nombre de cycles annuels qui s'y succèdent, sa longueur peut être mesurée ; la vitesse de croissance du rhizome se déduit donc immédiatement.

(*) Le test du coefficient de corrélation de Bravais-Pearson n'est pas réalisable car les données n'ont pas une distribution normale.

La vitesse de croissance des rhizomes est assez variable d'un individu à l'autre; seule une moyenne réalisée sur un grand nombre d'individus est réellement représentative de la vitesse de croissance des rhizomes d'une station. A la station I, pour 20 rhizomes orthotropes, la vitesse de croissance obtenue est voisine de 6 mm par an (60 cm/siècle) (tableau IX). Cette valeur (très localisée dans l'espace) n'est pas incompatible avec les chiffres proposés par MOLINIER et PICARD en 1952 (1 m/siècle).

N° DU RHIZOME	I-101	I-102	I-103	I-104	I-105	I-106	I-107	I-108	I-108b	I-109	I-110
NOMBRE DE CYCLES	12	11	12	7	10	13	12	4	3	8	4,5
LONGUEUR (mm)	64	70	67	81	82	91	61	25	15	35	47
VITESSE DE CROISSANCE (mm/AN)	5,33	6,36	5,58	11,57	8,2	7	5,08	6,25	5,00	4,37	10,44
N° DU RHIZOME	I-111	I-112	I-113	I-114	I-115	I-116	I-116b	I-117	I-118	Σ	M
NOMBRE DE CYCLES	4,5	4,5	8	6	9	5	5	9	4,5	152	7,77
LONGUEUR (mm)	24	28	36	26	45	32	43	32	20	924	46,2
VITESSE DE CROISSANCE (mm/AN)	5,33	6,22	4,50	4,33	5	6,4	8,6	3,55	4,44	121,6	6,07

Tableau IX : Vitesse moyenne de croissance de différents rhizomes à la station I (Baie de Port-Cros, 2,2 m de profondeur).

Pour les autres stations, les données sont trop peu nombreuses (4 rhizomes par station) et nous ne mentionnons donc les résultats qu'à titre indicatif (tableau X).

Stations	Profondeur	Nombre de rhizomes	Nombre de cycles	Vitesse de croissance
Station D	- 0.5 m	4	31	4,2 mm/an
Station E	- 0.7 m	4	6	9,8 mm/an
Station H	- 1.6 m	4	26	7,1 mm/an
Station I	- 2.2 m	20	152	6,0 mm/an
Station N	- 7 m	4	35	6,7 mm/an
Station P	- 15 m	4	21	5,8 mm/an
Station Q	- 23 m	4	21	5,9 mm/an

Tableau X : Vitesse moyenne de croissance des rhizomes en différents points de la Baie de Port-Cros.

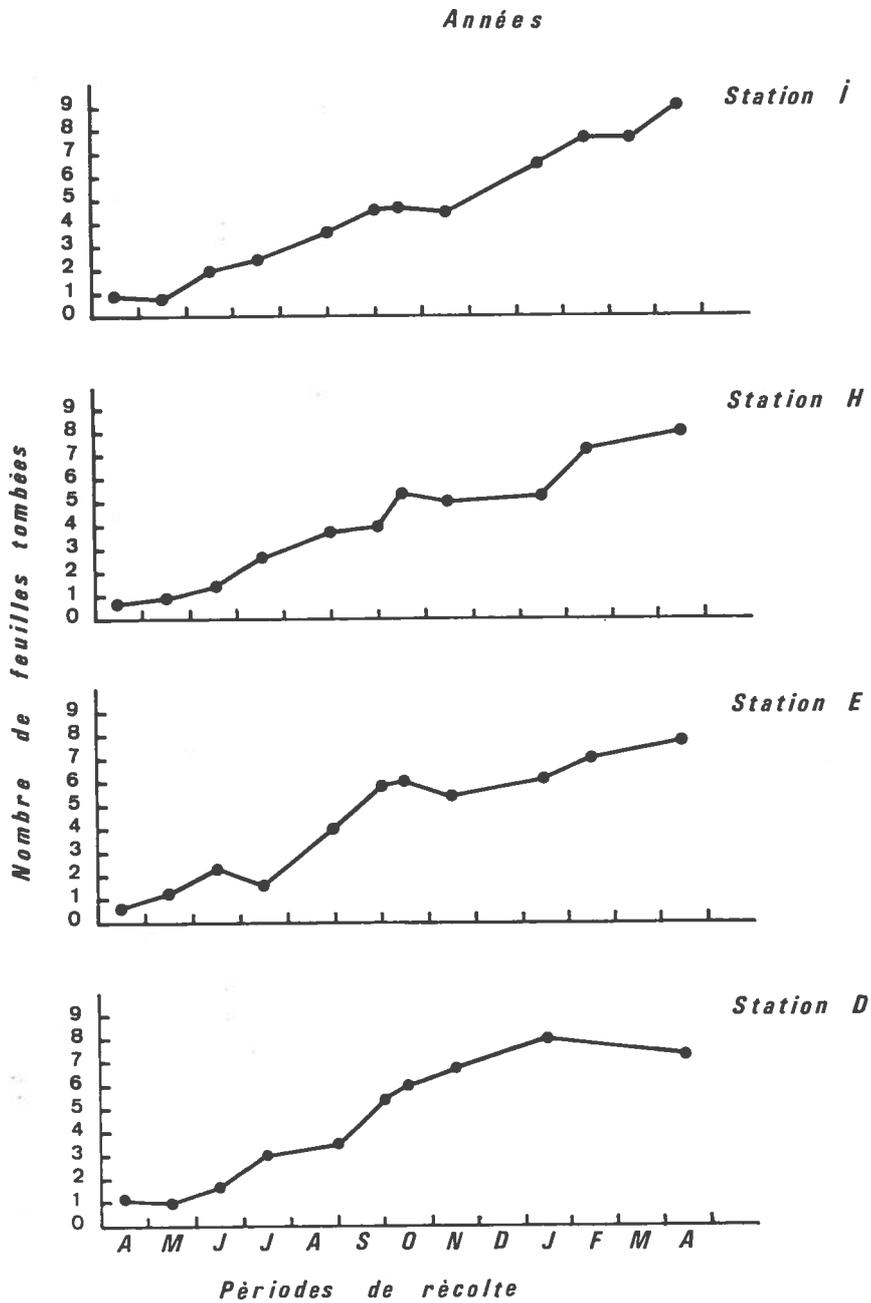


Fig. 23 : Chute des feuilles de *Posidonia oceanica* (valeurs cumulées), en quatre stations de la baie de Port-Cros, au cours de l'année.

4.2. Le rythme de la chute des feuilles

En suivant de mois en mois la formation du dernier cycle au cours de l'année, il est possible de déterminer le rythme de chute des feuilles ; cette chute est en effet matérialisée par l'apparition d'une nouvelle écaille dans le cycle.

En comparant deux récoltes successives nous déterminons donc le nombre *df* de feuilles tombées dans l'intervalle (tableau XI) ; F est le nombre cumulé de feuilles tombées depuis avril 1981.

		STATION I		STATION H		STATION E		STATION D	
		<i>df</i>	F	<i>df</i>	F	<i>df</i>	F	<i>df</i>	F
Avril	81		1.00		0.75		0.75		1.10
Mai	81	- 0.25	0.75	+ 0.15	0.90	+ 0.50	1.25	-0.10	1.00
Juin	81	+ 1.25	2.00	+ 0.50	1.40	+ 1.00	2.25	+ 0.75	1.75
Juillet	81	+ 0.50	2.50	+ 1.20	2.60	- 0.65	1.60	+ 1.25	3.00
Août	81	+ 1.10	3.60	+ 1.15	3.75	+ 2.40	4.00	+ 0.40	3.40
Septembre	81	+ 1.00	4.60	+ 0.25	4.00	+ 1.80	5.80	+ 1.85	5.25
Octobre	81	+ 0.15	4.75	+ 1.40	5.40	+ 0.20	6.00	+ 0.75	6.00
Novembre	81	- 0.25	4.50	- 0.40	5.00	- 0.75	5.25	+ 0.75	6.75
Janvier	82	+ 2.10	6.60	+ 0.25	5.25	+ 0.85	6.10	+ 1.25	8.00
Février	82	+ 1.15	7.75	+ 2.00	7.25	+ 0.90	7.00		
Mars	82	- 0.15	7.60						
Avril	82	+ 1.40	9.00	+ 0.75	8.00	+ 0.75	7.75	- 0.60	7.40

Tableau XI : Rythme de chute des feuilles de *Posidonia oceanica* au cours de l'année (moyenne sur quatre rhizomes).

Les valeurs de *df* et F sont des moyennes effectuées sur 4 rhizomes seulement (fig. 23). Les valeurs négatives proviennent de la faible taille de nos échantillons (4 rhizomes par station et par mois). Ces anomalies sont d'ailleurs atténuées dans la courbe moyenne de chute des feuilles dans la baie de Port-Cros (moyennes portant sur 16 rhizomes) (fig. 24).

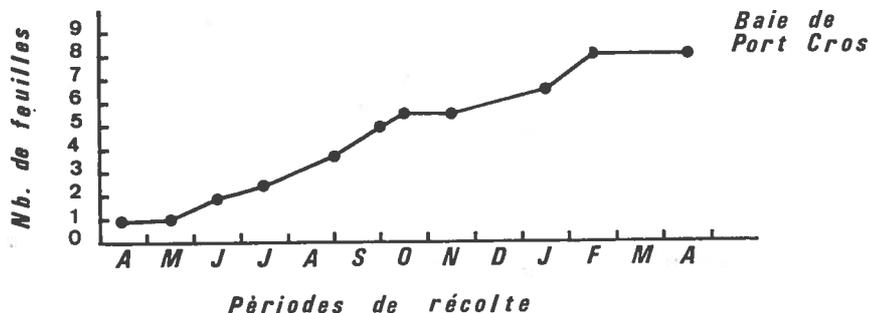


Fig. 24 : Chute des feuilles de *Posidonia oceanica* (valeurs cumulées), dans la baie de Port-Cros, au cours de l'année (quatre stations confondues).

On a longtemps considéré que *Posidonia oceanica* perdait ses feuilles à l'automne (MOLINIER et PICARD, 1952) ; CAYE (1980) et PANAYOTIDIS (1980) montrent au contraire que la chute des feuilles est répartie au cours de l'année. L'étude de l'évolution des cycles, mois par mois, et du rythme d'apparition des nouvelles écailles nous permet de confirmer ces travaux récents. L'apparition de banquettes de feuilles mortes sur les plages à l'automne est davantage liée aux marées d'équinoxe, qui ramènent sur les rivages des feuilles tombées au cours des mois précédents, qu'à leur chute accrue durant cette période de l'année.

Une observation plus précise des courbes permet de distinguer des accélérations, ou au contraire des ralentissements, dans la vitesse de chute des feuilles au cours de l'année. Ce phénomène est visible surtout pour les stations D, E et H, mais le nombre de rhizomes étudiés y est très insuffisant.

5. CONCLUSION

En découvrant des fluctuations cycliques dans l'épaisseur des écailles le long des rhizomes de Posidonies, il était difficile de ne pas songer à la dendrochronologie et à la dendrodensitométrie.

Les cernes des arbres, qui se forment à raison d'un cerne par an, accumulent en effet des informations d'ordre climatique (DOUGLAS, 1936) ; toute variation de température, d'apport d'eau, de radiations solaires, modifie l'équilibre physiologique de l'arbre, ces modifications se répercutant dans un premier stade sur la structure anatomique du bois (nombre et type de cellules produites, épaisseur du bois, épaisseur totale du cerne) et aussi dans une caractéristique physique simple qui intègre les différentes variations de la morphologie cellulaire : la densité du bois (BAZERQUE, 1974). L'étude de la densité du bois est nommée densitométrie. Des milliers de publications, de thèses, d'ouvrages, de congrès, de volumes de revues spécialisées, concrétisent depuis 50 ans ces directions de recherche, leurs réussites, mais aussi leurs échecs.

La relative régularité des cycles d'épaisseur des écailles de *P. oceanica* laissait prévoir qu'il n'étaient pas aléatoires, tandis que l'existence de modulations, d'un cycle à l'autre, permettait d'espérer qu'un message y soit enregistré et donc de considérer cette découverte comme prometteuse.

Dans le cadre très limité de cette étude, *première approche du problème* des variations cycliques dans l'épaisseur des écailles de Posidonies, nous avons tenu à nous cantonner dans la *plus extrême prudence*. Trop de conclusions tirées de la dendrochronologie se sont révélées par la suite inexactes, ou fortuites, pour que nous n'en tirions pas la leçon ; si la dendrochronologie est aujourd'hui un outil précieux et efficace, il est en effet apparu que les choses étaient très loin d'être aussi simples que les premiers chercheurs l'avaient cru.

Deux cent vingt rhizomes étudiés, quelque cinq mille écailles étudiées et mesurées, représentent une base encore très insuffisante ;

la plupart de nos conclusions sont encore des *hypothèses*, valables pour quelques stations, un seul cycle annuel et des rhizomes orthotropes.

Au terme de cette première approche, nous pouvons résumer comme suit nos résultats :

(1) L'existence de variations cycliques dans l'épaisseur des écailles se vérifie chez tous les rhizomes orthotropes étudiés.

(2) Des cycles de variation de l'anatomie des écailles (nombre de couches de cellules du parenchyme, du sclérenchyme dorsal, présence d'îlots de sclérenchyme, etc.) sont également toujours présents ; ces cycles sont calés sur les cycles d'épaisseur des écailles et constituent un argument supplémentaire en faveur de la réalité de ces cycles.

(3) Chaque cycle semble bien correspondre à *une année*, avec un minimum d'épaisseur en février ou mars et un maximum d'épaisseur en septembre ou octobre, selon les stations considérées (baie de Port-Cros).

(4) Dans une station donnée les caractéristiques des cycles varient d'un rhizome à l'autre et, pour un même rhizome, d'une année à l'autre (période et amplitude). L'enregistrement par les écailles, sous la forme de modulation des caractéristiques des cycles, de paramètres endogènes (physiologie) et exogènes (climatiques) n'est donc pas exclue.

(5) Bien que très sujette à caution (surtout au niveau de leur interprétation) la présence de cycles pluri-annuels semblent se dégager de séries longues.

(6) Une estimation de la vitesse de croissance des rhizomes orthotropes a pu être calculée pour une station de la baie de Port-Cros (station I) : 6 mm par an en moyenne.

(7) La chute des feuilles se produit tout au long de l'année, dans les quatre stations superficielles de la baie de Port-Cros, ce qui confirme des résultats récents.

Nous désignons sous le nom de *lépidochronologie*, l'étude des variations cycliques dans les écailles de Posidonies, et des phénomènes qui s'y rattachent.

Un certain nombre de voies de recherche semblent se dégager à la suite de ce travail, tant pour préciser la valeur et la signification de la lépidochronologie que pour ses applications pratiques.

— L'origine de fluctuations de l'épaisseur et de l'anatomie des écailles semble se situer au niveau des feuilles vivantes : il conviendra d'en rechercher la signification.

— La signification des cycles n'a été étudiée en détail qu'à faible profondeur (0.5 à 2-3 m) ; des stations plus profondes, en particulier au voisinage de la limite inférieure de l'herbier (profondeur de compensation) devront être étudiées.

— Dans les stations superficielles où le facteur *année* semble significatif, une corrélation entre les paramètres des cycles et des facteurs exogènes (température, lumière), pour lesquels des données précises sont disponibles, devra être recherchée.

— Dans des régions de la Méditerranée où la floraison des Posidonies est une chose courante (en Tunisie par exemple) la dissection des rhizomes pourrait révéler la fréquence exacte des floraisons dans ces régions, et si elle entraîne des modifications du nombre de feuilles annuelles, de l'épaisseur et de l'anatomie du pétiole de ces feuilles.

— L'étude que nous avons réalisée sur des rhizomes orthotropes peut être également entreprise sur des rhizomes plagiotropes.

— L'étude de longues séries (30 à 40 cycles) peut apporter des indications sur l'existence ou non de cycles pluri-annuels, ainsi que leur correspondance avec des cycles solaires. La mise en évidence éventuelle de l'enregistrement par les écailles des cycles undécennaux n'aurait pas qu'un intérêt anecdotique (ces cycles sont bien connus et les observations « directes » restent le meilleur moyen de les étudier) ; elle permettrait en effet de penser : si les écailles enregistrent des phénomènes aussi fins, il est fort probable que bien d'autres paramètres y soient enregistrés.

— L'étude de rhizomes provenant de stations perturbées, ou d'herbiers de densité et de vitalité variables, devrait être effectuée afin de voir si des différences n'y apparaîtraient pas.

— La vitesse de croissance et la production de rhizomes pourront être étudiés avec précision dans des stations très variées et très nombreuses (compte tenu de la facilité de la méthode) afin de mieux cerner ces phénomènes et les facteurs dont ils dépendent.

— Il serait intéressant de rechercher, dans des tombants de mattes datées au ^{14}C du XVI^e siècle (c'est-à-dire du petit âge glaciaire), quelles étaient les caractéristiques des cycles à cette époque et dans des conditions climatiques *a priori* difficiles.

— La possibilité de mesurer le temps le long des rhizomes verticaux, plus tard peut-être le long de rhizomes horizontaux, constitue un outil précieux pour l'analyse de la dynamique d'une matre, de son édification, de son remplissage sédimentaire. Dans une matre à rhizomes orthotropes, il serait pas exemple possible de délimiter des tranches horizontales correspondant à un nombre d'années connu (20 ans par exemple), donc de chiffrer la vitesse de sédimentation, ses fluctuations au cours du temps, etc.

Il s'agit en fait de possibilités d'applications encore *lointaines* : il reste en effet de très nombreux points à éclaircir, de longues recherches à effectuer, avant de pouvoir juger de l'intérêt réel de la lépidochronologie.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à l'aide matérielle et financière du ministère de l'Environnement et du Parc national de Port-Cors.

Nous avons bénéficié de l'aide et des conseils de M. le Professeur PONS et de Mademoiselle SERRE, du Laboratoire de Palynologie de la Faculté des Sciences de Saint-Jérôme (Université d'Aix-Marseille 3), de Monsieur Philippe ROBERT, animateur scientifique au Parc National de Port-Cros, d'Isabelle THELIN et de Marc VERLAQUE, du Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie Végétale Marine de la Faculté des Sciences de Luminy (Université d'Aix-Marseille 2), et de la collaboration technique de Delphine WILLISIE et de Michèle PERRET-BOUDOURESQUE.

BIBLIOGRAPHIE

- ALOISI J.-C., MONACO A., THOMMERET J., THOMMERET Y., 1975. — Evolution paléogéographique du plateau continental languedocien. Analyse comparée des données sismiques, sédimentologiques et radiométriques concernant le quaternaire récent. *Rev. Géogr. phys. Géol. dynam.*, Fr., 17 (1) : 13-22 + 1 pl.
- BAZERQUE F., 1974. — *Etude dendrochronologique et dendroclimatologique de deux peuplements de Pins Sylvestres*. Thèse 3^e Cycle, Univ. Nancy I, Fr. 104 p.
- BLANC J.-J., 1953. — L'herbier et le filtrage des sédiments à Port-Cros. *Rev. Géomorphol. dynam.*, Fr., 4 (2) : 75-82.
- BLANC J.-J., 1958. — *Recherches de sédimentologie littorale et sous-marine en Provence occidentale*. Thèse Doctorat Etat, Univ. Paris, Fr., Masson, 140 p.
- BLANC J.-J., 1972. — Observations sur la sédimentation bioclastique en quelques points de la marge continentale de la Méditerranée. *The Mediterranean sea*, Stanley D. édit., Stroudsburg U.S.A., 225-240.
- BLANC J.-J., JEUDY de GRISSAC A., 1978. — *Recherches de géologie sédimentaire sur les herbiers à Posidonies du littoral de la Provence*. Centre nation. Exploit. Océans, Fr., édit. 76/4043 et 77/7074, 185 p.
- BOUDOURESQUE C.-F., GIRAUD G., PANAYOTIDIS P., 1980. — Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XIX - Mise en place d'un transect permanent. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 6 : 207-221.
- BOUDOURESQUE C.-F., GIRAUD G., THOMMERET J., THOMMERET Y., 1980. — First attempt at dating by ¹⁴C the undersea beds of dead *Posidonia oceanica* in the Bay of Port-Man (Port-Cros, Var, France). *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 6 : 239-242.
- BOUDOURESQUE C.-F., THOMMERET J., THOMMERET Y., 1980. — Sur la découverte d'un bioconcrétionnement fossile intercalé dans l'herbier à *Posidonia oceanica* de la baie de Calvi (Corse). *Journées Etud. Systèm. Biogéogr. médit., Cagliari, CIESM*, Monaco, 139-142.
- 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* (Potamogetonaceae). *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 7 : 129-135.
- DOUGLAS A.E., 1936. — Climatic cycles and tree growth. *A study of cycle. Carnegie Inst. Washington publ.*, 3 : 289 p.
- FRITTS H.C., 1976. — *Tree rings and climate*. Academic Press, London, New-York and San Francisco, 567 p.
- GRENIER C., 1860. — Recherches sur *Posidonia caulinii* König., *Bull. Soc. bot.*, Fr., 7 (5-6) : 362-367 ; 419-426 ; 448-452.

- HARTOG C. Den, 1970. — The seagrasses of the world. *Koninklijke Nederl. Akad. Wetenschap., Nat. Tweede Reeks*, 59 (1) : 275 p.
- HELLER R., 1968. — *Manuel de statistique biologique*. Gauthier-Villars, Paris, édit., 296 p.
- MOLINIER R., PICARD J., 1952. — Recherches sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, Fr., 27 (3) : 208-234.
- NEDELEC H., BEDHOMME A.L., BOUDOURESQUE C.-F., THELIN I., 1981. — Prolongation du transect permanent de la Baie de Port-Cros. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 7 : 197-201.
- PANAYOTIDIS P., 1980. — *Contribution à l'étude qualitative et quantitative de l'association Posidonietum oceanicae Funk 1927*. Thèse de Doctorat 3^e Cycle Océanologie, Univ. Aix-Marseille II, Fr., 213 p.
- ROUGETET E., 1973. — L'été anormalement froid de 1972. *Ann. Soc. Sci. nat. Archéol. Toulon*, Fr., 25 : 112-118.
- VERLAQUE M., 1981. — Preliminary data on some *Posidonia* feeders. *Rapp. P.V. Réunion Commiss. internation. Explor. mer Médit.*, Monaco, 27 (2) : 201-202.

Accepté le 15 juillet 1982

ANNEXE

Quelques exemples de tableaux de données.

Symboles utilisés pour décrire l'anatomie des écailles.

E = épiderme ventral

S = sclérenchyme

P = parenchyme

e = épiderme dorsal

T = cellules à tannin

(°) = filots 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. Ces valeurs sont relevées à l'endroit où l'épaisseur de l'écaille est maximale, c'est-à-dire au niveau du faisceau libéro-ligieux central (atactostèle).

L'aspect plus ou moins palissadique du sclérenchyme ventral 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.

La représentation du sclérenchyme dorsal est soulignée lorsque ses cellules ont des dimensions particulièrement faibles.

Le nombre de cellules à tannin est noté de T (peu nombreuses) à T+++ (très nombreuses).

Le nombre de couches (nombre maximal pour chaque filot) des filots de sclérenchyme dorsal éventuellement présents dans le parenchyme est noté par un chiffre situé après le symbole °.

Lorsque le nombre de cellules de parenchyme est placé entre parenthèses, par exemple (19P), cela signifie que le comptage a été difficile, et que la valeur donnée est incertaine. Si cette parenthèse est vide, par exemple (), cela signifie que le comptage n'a pas été possible (c'est le cas en particulier lorsque les cellules du 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.

RHIZOME : D-101. Récolté le 12 Janvier 1982, station D, baie de Port-Cros. Longueur du Rhizome : 43mm		
Rang des écailles	Épaisseur des écailles (µm)	Anatomie des écailles (de la face ventrale vers la face dorsale)
1	950	1E , 0-1S , 16P , 0-2S , 1e
2	350	1E , 0-1S , 13P , 1-2S , 1e
3	500	1E , 0-1S , 13P , 0-2S , 1e
4	650	1E , 0-1S , 15P , 0-2S , 1e
5	720	1E , 0-1S , 15P , 0-3S , 1e
6	850	1E , 0-1S+ , 16P , 0-4S , 1e
7	860	1E , 0-1S+ , 19P , 0-6S , 1e
	960	1E , 0-1S+ , 17P , 0-3S , 1e

RHIZOME : D-101. Récolté le 12 Janvier 1982, station D, baie de Port-Cros.
Longueur du Rhizome : 43mm

(suite)

Rang des écaillés	Épaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
8	450	1E, 0-1S, 12P, 0-2S, le
9	200	1E, 0-1S, (), 0-1S, le
10	250	1E, 0-1S, (), 1-2S, le
11	490	1E, 0-1S, 14P, 0-2S, le
12	720	1E, 0-1S, 17P, 0-3S, le
13	810	1E, 0-1S, 16P, 0-4S, le
14	800	1E, 0-1S+, 21P, 0-6S, le
15	630	1E, 0-1S, 16P, 0-5S, le
16	420	1E, 1S+, 13P, 0-2S, le
17	240	1E, 0-1S, 11P, 0-2S, le
18	310	1E, 0-1S, 10P, 0-2S, le
19	250	1E, 0-1S, (), 1-2S, le
20	280	1E, 0-1S, 12P, 1-2S, le
21	420	1E, 0-1S, 15P, 1-2S, le
22	490	1E, 0-1S+, 16P, 0-4S, le
23	680	1E, 0-1S++, 15P, 0-5S, le
24	510	1E, 0-1S, 15P, 0-5S, le
25	200	1E, 0-1S, (), 0-3S, le
26	200	1E, 0-1S, (), 1S, le
27	300	1E, 0-1S, (), 1S, le
28	370	1E, 0-2S, 13P, 1-2S, le
29	600	1E, 0-1S+, 14P, 0-3S, le
30	520	1E, 0-1S+, 16P, 1-3S, le, T
31	650	1E, 0-1S++, 15P, 0-4S, le
32	360	1E, 0-1S, 13P, 0-4S, le
33	180	1E, 0-1S, (), 0-3S, le
34	260	1E, 0-1S, 12P, 1S, le
35	370	1E, 0-1S, 12P, 1S, le
36	500	1E, 1S+, 14P, 0-3S, le
37	620	1E, 0-1S+, 15P, 0-4S, le
38	710	1E, 0-1S++, 16P, 0-5S, le, T
39	750	1E, 1S++, 17P, 0-5S, le, T
40	530	1E, 0-1S++, 14P, 0-4S, le, T
41	300	1E, 0-1S, 13P, 0-2S, le
42	280	1E, 0-1S, 12P, 0-2S, le
43	300	1E, 1S, 11P, 0-2S, le
44	420	1E, 0-1S, 13P, 1-2S, le
45	510	1E, 0-1S, 13P, 0-3S, le
46	550	1E, 0-1S+, 17P, 0-5S, le
47	580	1E, 0-1S+, 16P, 0-5S, le, T
48	700	1E, 0-1S++, 17P, 0-2S, le, T
49	540	1E, 0-1S+, 15P, 0-3S, le
50	150	1E, 1S, (), 1-2S, le
51	320	1E, 1S, (), 1-2S, le
52	430	1E, 1S, 16P, 0-2S, le
53	480	1E, 1S, 14P, 1-3S, le
54	770	1E, 0-1S+, 16P, 0-4S, le
55	660	1E, 0-1S+, 15P, 0-4S, le, T
56	590	1E, 0-2S+, 14P, 0-3S, le
57	300	1E, 1S, 13P, 1-2S, le
58	250	1E, 0-1S, 12P, 1-2S, le
59	400	1E, 0-1S, 14P, 0-2S, le
60	440	1E, 0-1S, 13P, 0-2S, le
61	640	1E, 0-2S, 16P, 0-4S, le
62	620	1E, 0-1S, 16P, 0-5S, le, T+
63	640	1E, 1S++, 15P, 0-3S, le, T
64	390	1E, 0-1S+, 14P, 0-3S, le

RHIZOME : D-101. Récolté le 12 Janvier 1982, station D, baie de Port-Cros.
Longueur du Rhizome : 43mm
(suite)

Rang des écaillés	Epaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
65	380	1E , 0-1S , 14P , 0-2S , 1e
66	230	1E , 1S , (12P) , 0-2S , 1e
67	380	1E , 1S , 12P , 0-2S , 1e
68	360	1E , 1S , 13P , 0-3S , 1e
69	710	1E , 0-1S , 17P , 0-5S , 1e
70	600	1E , 0-1S+ , 14P , 0-4S , 1e
71	400	1E , 1S , 12P , 0-2S , 1e
72	270	1E , 1S , 12P , 1-2S , 1e
73	320	1E , 1S , 14P , 1-2S , 1e

RHIZOME : E-102. Récolté le 12 Janvier 1982, station E, baie de Port-Cros.
Longueur du Rhizome : 9mm

Rang des écaillés	Epaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
	820	1E , 1S+ , 13P , 0-3S , 1e
1	600	1E , 1S , 12P , 1-2S , 1e
2	750	1E , 1S , 18P , 1-3S , 1e
3	620	1E , 1S , 19P , 1-3S , 1e
4	730	1E , 1S++ , 18P , 0-5S , 1e
5	800	1E , 1S+ , 18P , 0-3S , 1e
6	350	1E , 1S++ , () , ? , 1e
7	300	1E , 1S , 13P , 1-2S , 1e
8	720	1E , 1S , 14P , 1-2S , 1e
9	750	1E , 1S , 15P , 1-2S , 1e
10	810	1E , 1S+ , 13P , 1-3S , 1e
11	800	1E , 1S+ , 15P , 0-5S , 1e
12	670	1E , 1S+ , 15P , 1-3S , 1e , T
13	360	1E , 1S , 12P , 1-2S , 1e
14	320	1E , 1S , 11P , 1-2S , 1e
15	400	1E , 1S , 13P , 1-2S , 1e

RHIZOME : H-101. Récolté le 12 Janvier 1982, station H, baie de Port-Cros.
Longueur du Rhizome : 95mm

Rang des écaillés	Epaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
	800	1E , 1S , 17P , 0-2S , 1e
1	750	1E , 1S , 15P , 0-3S , 1e
2	850	1E , 1S+ , 17P , 0-4S , 1e
3	860	1E , 1S+ , 17P , 0-8S , 1e
4	880	1E , 1S+ , 16P , 0-8S , 1e
5	450	1E , 1S , 14P , 0-3S , 1e
6	480	1E , 1S , 13P , 0-2S , 1e
7	570	1E , 1S+ , 16P , 0-4S , 1e
8	820	1E , 1S++ , 19P , 0-7S , 1e
9	880	1E , 1S++ , 17P , 0-8S , 1e
10	590	1E , 1S+ , 16P , 0-5S , 1e
11	300	1E , 1S , () , 1-2S , 1e

RHIZONE : II-101. Récolté le 12 Janvier 1982, station II, baie de Port-Cros.
Longueur du Rhizome : 95mm

(suite)

Rang des écaïlles	Epaisseur des écaïlles (µm)	Anatomie des écaïlles (de la face ventrale vers la face dorsale)
12	400	1E , IS , 15P , 0- 2S , le
13	550	1E , IS+ , 16P , 1- 4S , le
14	720	1E , IS+ , 18P , 0- 5S , le
15	590	1E , IS+ , 15P , 0- 4S , le
16	490	1E , IS+ , 13P , 0- 3S , le
17	300	1E , IS , 12P , 1- 2S , le
18	480	1E , IS , 16P , 1- 2S , le
19	640	1E , IS , 15P , 1- 3S , le
20	780	1E , IS+ , 16P , 0- 9S , le
21	690	1E , IS+ , 16P , 0- 7S , le
22	470	1E , IS+ , 16P , 0- 3S , le , T
23	300	1E , IS , 13P , 1- 2S , le
24	420	1E , IS+ , 16P , 0- 3S , le
25	630	1E , IS+ , 14P , 0- 5S , le
26	790	1E , IS++ , 17P , 0-11S , le
27	680	1E , IS+ , 18P , 0- 7S , le , T
28	350	1E , IS+ , 13P , 0- 3S , le
29	380	1E , IS , 14P , 1- 2S , le
30	520	1E , IS , 13P , 1- 2S , le
31	700	1E , IS , 17P , 0- 7S , le
32	800	1E , IS++ , 18P , 0-10S , le (0 ² 2)
33	650	1E , IS++ , 16P , 0- 7S , le , T
34	630	1E , IS+ , 14P , 0- 4S , le , T
35	490	1E , IS , 13P , 1- 2S , le
36	550	1E , IS+ , 14P , 0- 2S , le
37	650	1E , IS+ , 14P , 0- 2S , le
38	790	1E , IS++ , 15P , 0- 5S , le
39	910	1E , IS+++ , 17P , 0- 7S , le , T
40	710	1E , 1-2S+ , 16P , 0- 6S , le , T
41	580	1E , IS+ , 16P , 0- 2S , le
42	500	1E , IS , 14P , 1- 2S , le
43	600	1E , IS+ , 15P , 0- 3S , le
44	750	1E , IS++ , 16P , 0- 3S , le
45	950	1E , IS++ , 19P , 0- 8S , le , T , (0 ² 1)
46	630	1E , IS+ , 16P , 0- 4S , le , T
47	470	1E , IS , 14P , 0- 2S , le ,
48	460	1E , IS , 15P , 0- 3S , le ,
49	790	1E , IS++ , 16P , 0- 9S , le , T
50	520	1E , IS+ , 13P , 0- 3S , le ,
51	790	1E , IS+ , 15P , 0- 4S , le ,
52	820	1E , IS++ , 17P , 0- 7S , le , T , (0 ² 1)
53	720	1E , IS++ , 18P , 0-11S , le , T
54	640	1E , IS++ , 16P , 0- 5S , le , T
55	450	1E , IS , 12P , 1- 2S , le ,
56	500	1E , IS , 15P , 0- 3S , le ,
57	570	1E , IS , 14P , 1- 4S , le ,
58	670	1E , IS+ , 17P , 0- 4S , le , T
59	790	1E , IS+++ , 17P , 0-11S , le , T
60	660	1E , IS++ , 16P , 0- 5S , le , T+
61	650	1E , IS+ , 15P , 0- 4S , le , T
62	320	1E , IS , 15P , 0- 2S , le ,
63	400	1E , IS , 13P , 1- 2S , le ,
64	350	1E , IS , 12P , 1- 2S , le ,
65	750	1E , IS+ , 15P , 1- 4S , le ,
66	920	1E , IS++ , 17P , 0- 8S , le , T
67	880	1E , IS++ , 18P , 0-10S , le , T , (0 ² 2)
68	700	1E , IS++ , 15P , 0- 5S , le , T+
69	550	1E , IS , 13P , 0- 2S , le ,
70	390	1E , IS+ , 14P , 0- 2S , le ,
71	500	1E , IS+ , 14P , 0- 3S , le , T

RHIZOME : II-101. Récolté le 12 Janvier 1982, station II, baie de Port-Cros.
Longueur du Rhizome : 95mm
(suite)

Rang des écaillés	Epaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
72	600	1E , 1S , 16P , 0- 4S ; le , T
73	700	1E , 1S+ , 20P , 0- 9S , le , T , (0 ² 2)
74	900	1E , 1S+ , 21P , 0-11S , le , T+ , (0 ² 3)
75	950	1E , 1S++ , 21P , 0-10S , le , T , (0 ² 3)
76	700	1E , 1S++ , 15P , 0- 7S , le , T
77	490	1E , 1S , 14P , 1- 2S , le ,
78	300	1E , 1S , 12P , 1- 2S , le ,
79	590	1E , 1S , 12P , 1- 3S , le ,
80	530	1E , 1-2S+ , 13P , 0- 3S , le ,
81	730	1E , 1S+ , 15P , 0- 6S , le ,
82	800	1E , 1S , 19P , 0- 9S , le , (0 ² 4)
83	750	1E , 1S , 19P , 0- 8S , le , T , (0 ² 4)
84	800	1E , 1S , 17P , 0- 9S , le , (0 ² 3)
85	570	1E , 1S+ , 18P , 0- 3S , le ,
86	360	1E , 1S , 14P , 0- 4S , le ,
87	320	1E , 1S , (11P) , 1- 2S , le ,
88	620	1E , 1S+ , 15P , 1- 3S , le , T
89	730	1E , 1S+ , 14P , 1- 3S , le ,
90	850	1E , 1S+ , 15P , 0- 6S , le , T , (0 ² 3)

RHIZOME : I-109. Récolté le 12 Janvier 1982, station I, baie de Port-Cros.
Longueur du Rhizome : 35mm

Rang des écaillés	Epaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
1	630	1E , 1S , 14P , 0-3S , le
2	500	1E , 1S , 12P , 0-2S , le
3	750	1E , 1S , 16P , 0-4S , le
4	900	1E , 1S , 17P , 0-3S , le
5	1050	1E , 1S+ , 19P , 0-6S , le
6	1140	1E , 1S+ , 17P , 0-7S , le (0 ² 1)
7	900	1E , 1S++ , 17P , 0-8S , le
8	610	1E , 1S , 16P , 0-2S , le
9	340	1E , 1S , 12P , 0-2S , le
10	370	1E , 1S , 11P , 1-2S , le
11	500	1E , 1S , 13P , 0-3S , le
12	660	1E , 1S , 16P , 0-4S , le
13	560	1E , 1S , 15P , 0-7S , le
14	460	1E , 1S , 14P , 0-4S , le
15	360	1E , 1S , () , 0-2S , le
16	230	1E , 1S , () , 0-3S , le
17	290	1E , 1S , 11P , 0-2S , le
18	550	1E , 1S , 14P , 0-3S , le
19	580	1E , 1S , 16P , 0-3S , le
20	680	1E , 1S+ , 15P , 0-7S , le
21	600	1E , 0-1S+ , 16P , 0-4S , le
22	400	1E , 1S , () , 0-2S , le
23	230	1E , 1S , 10P , 1-2S , le
24	370	1E , 1S , 14P , 1-2S , le
25	440	1E , 1S , 13P , 0-5S , le
26	640	1E , 1S+ , 15P , 0-6S , le

RHIZOME : I-109. Récolté le 12 Janvier 1982, station I, baie de Port-Cros.
Longueur du Rhizome : 35mm
(suite)

Rang des écaillés	Epaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
26	460	1E , 1S+ , 15P , 0-6S , 1e , T
27	400	1E , 1S , 14P , 0-2S , 1e
28	140	1E , 1S , () , 1-2S , 1e
29	330	1E , 1S , 12P , 1-2S , 1e
30	450	1E , 1S , 13P , 1-3S , 1e
31	740	1E , 1S+ , 15P , 0-4S , 1e
32	660	1E , 1S+ , 15P , 0-6S , 1e
33	530	1E , 1S , 14P , 0-5S , 1e
34	210	1E , 1S , () , 1S , 1e
35	270	1E , 1S , () , 0-2S , 1e
36	450	1E , 1S , 13P , 0-2S , 1e
37	470	1E , 1S , 15P , 0-3S , 1e
38	540	1E , 1S , 15P , 0-5S , 1e
39	450	1E , 1S , 14P , 0-5S , 1e
40	130	1E , ? , () , 1S , 1e
41	280	1E , 1S , () , 0-1S , 1e
42	470	1E , 1S , 13P , 0-2S , 1e
43	620	1E , 0-1S+ , 17P , 0-4S , 1e (0 ² 1)
44	660	1E , 1S+ , 16P , 0-4S , 1e
45		Ecaillé anormale
46	760	1E , 1S++ , 17P , 0- 4S , 1e
47	700	1E , 1S+ , 16P , 0- 7S , 1e , (0 ² 2)
48	800	1E , 0-1S+ , 17P , 0- 9S , 1e , (0 ² 1)
49	570	1E , 1S , 16P , 0- 5S , 1e
50	450	1E , 1S , 13P , 0- 2S , 1e
51	400	1E , 1S , 15P , 1- 2S , 1e
52	430	1E , 1S , 14P , 0- 3S , 1e
53	530	1E , 1S+ , 14P , 0- 4S , 1e
54	750	1E , 1S++ , 18P , 0- 7S , 1e
55	800	1E , 1S++ , 18P , 0-10S , 1e
56	600	1E , 1S+ , 16P , 0- 3S , 1e
57	450	1E , 1S , 14P , 0- 2S , 1e
58	200	1E , 1S , () , 0- 2S , 1e

RHIZOME : P-102. Récolté le 12 Janvier 1982, station P, entre Port-Cros et Bagaud
Longueur du Rhizome : 27mm

Rang des écaillés	Epaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
1	700	1E , 1S , 13P , 0- 2S , 1e
2	610	1E , 1S+ , (14P) , 0- 3S , 1e
3	810	1E , 1S+ , 14P , 0- 8S , 1e
4	820	1E , 1S , 17P , 0- 4S , 1e
5	1050	1E , 0-1S+ , 15P , 0- 8S , 1e (0 ² 3)
6	550	1E , 1S , 15P , 0- 7S , 1e , T , (0 ² 3)
7	480	1E , 1S , 15P , 0- 4S , 1e , T
8	230	1E , 1S , (12P) , 0- 2S , 1e
9	280	1E , 1S , () , 0- 2S , 1e
10	600	1E , 1S+ , 15P , 0- 4S , 1e
11	860	1E , 1S++ , 17P , 0- 6S , 1e
12	940	1E , 1S++ , 18P , 0- 7S , 1e (0 ² 1)
13	820	1E , 1S , 19P , 0- 8S , 1e (0 ² 2)
13	450	1E , 1S , 13P , 0- 5S , 1e

RHIZOME : P-102. Récolté le 12 Janvier 1982, station P, entre Port-Cros et Bagaud
 Longueur du Rhizome : 27 mm
 (suite)

Rang des écaillés	Epaisseur des écaillés (µm)	Anatomie des écaillés (de la face ventrale vers la face dorsale)
14	300	1E , 1S , (13P) , 0- 2S , 1e
15	320	1E , 1S , (9P) , 1- 2S , 1e
16	250	1E , 1S , () , 1- 2S , 1e
17	500	1E , 1S , (15P) , 1- 2S , 1e
18	780	1E , 1-2S+ , 17P , 0- 8S , 1e (0 ² 4)
19	900	1E , 1S++ , 20P , 0- 9S , 1e (0 ² 2)
20	860	1E , 1-2S+ , (14P) , 0- 9S , 1e (0 ² 4)
21	800	1E , 1S , 19P , 0- 8S , 1e
22	350	1E , 1S , () , 0- 5S , 1e
23	300	1E , 1S , 12P , 1- 2S , 1e
24	480	1E , 1S+ , 14P , 0- 3S , 1e
25	600	1E , 0-1S+ , 15P , 0- 4S , 1e , T
26	820	1E , 0-1S++ , 19P , 0- 9S , 1e , T (0 ² 2)
27	630	1E , 1S , 17P , 0- 3S , 1e (0 ² 2)
28	580	1E , 1S , 18P , 0- 2S , 1e (0 ² 3)
29	380	1E , 1S , (14P) , 0- 2S , 1e
30	120	1E , 1S , () , 0- 4S , 1e
31	300	1E , 1S , (13P) , 1- 2S , 1e
32	380	1E , 1S , (15P) , 0- 6S , 1e
33	630	1E , 1S++ , 17P , 0- 3S , 1e , T
34	910	1E , 1S+++ , 17P , 0- 7S , 1e , T+ (0 ² 1)
35	800	1E , 1S+ , 16P , 0-12S , 1e , T+ (0 ² 3)
36	480	1E , 1S , (14P) , 0- 9S , 1e (0 ² 2)
37	380	1E , 1S , 14P , 0- 3S , 1e
38	250	1E , 1S , () , 1S , 1e
39	370	1E , 1S , 12P , 1- 2S , 1e
40	470	1E , 1S+ , 15P , 0- 6S , 1e
41	620	1E , 1S+ , 15P , 0- 4S , 1e , T+
42	870	1E , 0-1S++ , 18P , 0- 9S , 1e , T+ (0 ² 4)
43	620	1E , 1S , 16P , 0- 8S , 1e (0 ² 2)
44	400	1E , 1S , 13P , 0- 3S , 1e