

MISE EN ÉVIDENCE IN SITU DU TRANSPORT A LONGUE DISTANCE DE PHOTOSYNTHÉTATS CHEZ POSIDONIA OCEANICA (PHANÉROGAME MARINE) ET SES ÉPIPHYTES : NOTE PRÉLIMINAIRE

Maurice LIBES * **, Charles F. BOUDOURESQUE *

Résumé : Après 6 heures d'incubation à la lumière et 6 heures de post-incubation à l'obscurité, 21,4 % des photosynthétats marqués au ^{14}C se trouvent en dehors du faisceau qui a incubé : 8,0 % dans les rhizomes, 1,0 % dans les racines, 7,0 % dans les feuilles des faisceaux voisins, et 5,4 % dans leurs épiphytes.

La plus grande partie de ces photosynthétats correspond probablement à un transport à longue distance à partir du faisceau marqué, ce qui met en évidence : (i) l'importance du système conducteur chez *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile ; (ii) la redistribution des photosynthétats entre les faisceaux ; (iii) l'importance des transferts de la feuille vers ses épiphytes.

Summary : After a 6h light incubation, then a 6h dark post-incubation, 21.4 % of the ^{14}C labelled photosynthates are to be found outside the incubated shoot : 8.0 % in rhizomes, 1.0 % in roots, 7.0 % in leaves and 5.4 % in their epiphytes.

Most of this labelled carbon may prove to be long distance translocated photosynthates originating from the incubated shoot. The rate of this translocation provides evidence of (i) the conspicuous rôle of vascular tissues ; (ii) the photosynthate redeal among shoots ont the same rhizome and (iii) the extensive transfer from leaves to epiphytes.

La productivité des herbiers de Phanérogames marines est relativement importante comparée à celle des autres plantes aquatiques et terrestres (McROY et McMILLAN, 1977). Si des travaux de plus en plus nombreux permettent de commencer à évaluer cette productivité, la physiologie des plantes elles-mêmes (transferts à longue distance des photosynthétats ; échanges entre plante et épiphytes, etc.) est très mal connue (WETZEL et PENHALE, 1979).

* Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie végétale marine, Faculté des Sciences de Luminy, Route Lachamp, 13288 Marseille cedex 9, France.

** Station Marine d'Endoume, Faculté des Sciences de Luminy, Rue Batterie des Lions, 13007 Marseille, France.

En milieu marin, le problème du transport à longue distance a été abordé en particulier chez des Phaeophyceae : *Macrocystis pyrifera* (Turner) C. Agardh (PARKER, 1965), *Laminaria digitata* Lamouroux (HELLEBUST et HAUGH, 1972; PENOT *et al.*, 1976), *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis (PENOT et PENOT, 1976); des Rhodophyceae : *Delesseria sanguinea* (Linnaeus) Lamouroux (HARTMAN et ESHRICH, 1969); des Phanérogames marines : *Zostera marina* Linnaeus et *Z. americana* Den Hartog (HARRISON, 1978), *Thalassia testudinum* Banks ex König et *Halodule wrightii* Ascherson (WETZEL et PENHALE, 1979) *Zostera marina* et *Phyllospadix scouleri* Hooker (HARLIN, 1973).

Chez *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, seul le transport du phosphore a été étudié pour le moment (FRESI et SAGGIOMO, 1981).

Le problème des échanges de carbone organique ou d'éléments minéraux entre les Phanérogames marines et leurs épiphytes a fait l'objet d'un plus grand nombre de travaux; citons en particulier *Zostera marina* (HARLIN, 1973; McROY et GOERING, 1974; SAND-JENSEN, 1977), *Phyllospadix scouleri* (HARLIN, 1973), *Thalassia testudinum* (GOERING et PARKER, 1972); chez *Posidonia oceanica*, FRESI et SAGGIOMO (1981) montrent le passage du ^{32}P des feuilles vers leurs épiphytes.

Dans le cadre d'un ensemble de recherches sur l'écosystème *Posidonia oceanica* et sur sa productivité, nous avons cherché à mettre en évidence les transferts de photosynthétats marqués au ^{14}C , la direction de ces transferts, et leur importance quantitative chez *P. oceanica* et ses épiphytes.

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. Sur le terrain

La station étudiée est située à 3 mètres de profondeur dans la baie de Port-Cros (Var, France). L'étude a été réalisée *in situ* par la méthode du ^{14}C appliquée aux macrophytes (WETZEL, 1964).

L'expérience que nous présentons ici a été réalisée les 27 et 28 mai 1981 (Exp. 1). Elle a été choisie en fonction de l'importance et de la représentativité des transferts.

Un faisceau de feuilles de *Posidonia oceanica* (faisceau V) est isolé à l'intérieur d'un cylindre de plexiglas (BAY, 1978); l'étanchéité est assurée par une membrane de caoutchouc prolongeant la base du cylindre et serrée autour de la base des feuilles, de manière à les séparer du sédiment (fig. 1); l'étanchéité a été vérifiée au moyen d'un colorant. L'homogénéisation du milieu intérieur est assurée par un système d'agitation (barreau aimanté) fixé à la partie supérieure du cylindre.

Au début de l'expérience d'incubation (17:30), on injecte dans le cylindre de plexiglas (« cloche d'incubation ») 1 ml de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ d'activité connue ($10 \mu\text{Ci.ml}^{-1}$); on note la température, le pH, l'énergie lumineuse parvenant sur le fond (en $\mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (fig. 2), l'alcalinité de l'eau permettant de connaître la concentration en CO_2 dissous (STRICKLAND et PARSONS, 1972). La durée de l'incubation (6 h) a été choisie (i) pour permettre la synthèse d'une quantité aussi importante que possible de photosynthétats et (ii) pour que l'incubation se termine à l'obscurité totale (23:30).

Après 6 heures (23:30), la cloche d'incubation est retirée du faisceau, en même temps que l'eau qu'elle contient ; le faisceau est laissé *in situ* pendant 6 heures supplémentaires (c'est-à-dire jusqu'à 5:30 le lendemain matin), de façon à (i) permettre aux photosynthétats de cheminer et à (ii) mettre fin à l'expérience alors que l'obscurité est encore totale. Nous désignons sous le nom de *post-incubation* cette partie de l'expérience.

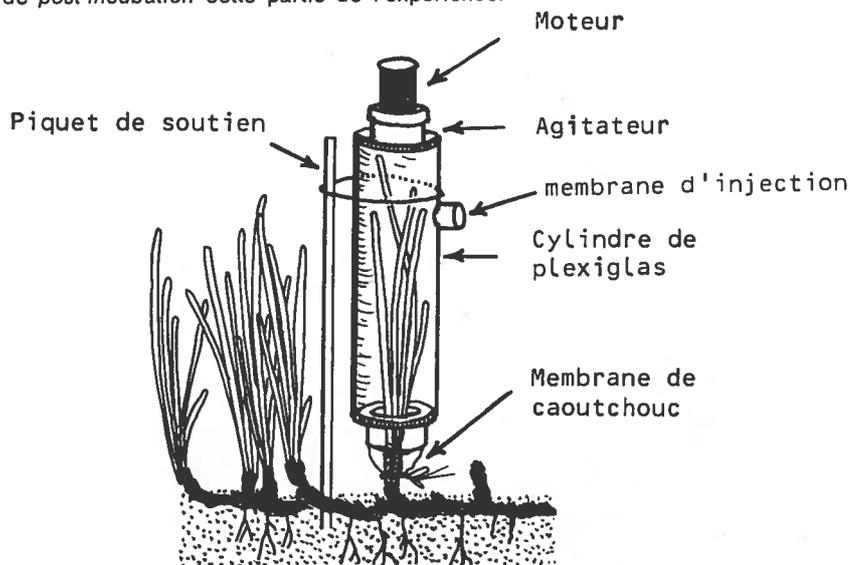


Figure 1 : Mise en place de la cloche d'incubation autour d'un faisceau de feuilles de *Posidonia oceanica*.

A 5:30, le faisceau qui a incubé dans la cloche (faisceau V), ainsi que tout le système de rhizomes (environ 25 cm de longueur), de racines (environ 20 cm) et de faisceaux attenants, sont prélevés avec soin ; chaque faisceau est isolé dans un sac en plastique, pour éviter de contaminer les faisceaux voisins ; l'ensemble est congelé à l'obscurité pour traitement ultérieur au laboratoire (fig. 3 et 4).

Les résultats de l'expérience 1 ont été interprétés par comparaison avec des expériences d'incubation de courte durée (2 h) réalisées le 5 mars 1981 (exp. 2), le 27 mars 1981 (exp. 3) et de longue durée le 16 avril 1981 (exp. 4).

1.2. Au laboratoire

Après décongélation, les feuilles sont totalement débarrassées de leurs épiphytes par un grattage minutieux de chacune de leurs faces au moyen d'une lame de rasoir. Les feuilles de chaque faisceau sont séparées en fonction de leur rang d'insertion (f_1 à f_n), le rang 1 étant attribué à la feuille *intermédiaire* ou *adulte* la plus jeune (GIRAUD, 1979). Les feuilles des faisceaux V et XVIII ont en outre été découpées en tronçons (généralement 10 à 20 cm de longueur). Les rhizomes ont été découpés en tronçons d'environ 2 cm de longueur (désignés par les lettres A à Q). Chaque échantillon a été lyophilisé et pesé (ps = poids de matière sèche), puis brûlé (four Packard modèle Tri-Carb 306 oxydizer) en vue de la mesure de la radioactivité au spectromètre à scintillation liquide. Les coups par minute (cpm) sont convertis en μg de Carbone par g de poids sec ($\mu\text{gC.gps}^{-1}$) (VOLLENWEIDER, 1974).

Dans les calculs, l'activité en dpm de la solution de ^{14}C introduite est celle donnée par le fournisseur (CEA Saclay). Les valeurs que nous donnons ici correspondent à la moyenne de deux comptages ; la précision décroît avec la diminution des taux de comptage : bien que nous ayons conservé les valeurs expérimentales (tableaux et figures), le chiffre des unités (valeurs exprimées en μg) ou la décimale (pourcentages) ne sont pas significatifs.



Figure 2 : La cloche d'incubation dans l'herbier à *Posidonia oceanica*. A droite, on aperçoit le capteur du quantamètre.

2. RESULTATS

2.1. Au niveau du faisceau incubé

A l'issue d'une incubation de courte durée (Exp. 2 et 3 : 2 heures), les photosynthétats marqués se trouvent principalement dans la partie médiane des feuilles (fig. 5 a, b). Après une incubation plus longue (4 heures) suivie d'une post-incubation de 24 heures (Exp. 4), les photosynthétats marqués se sont déplacés vers le *pétiole* (partie basale de la feuille, non chlorophyllienne (fig. 5 c).

Dans l'expérience 1, la post-incubation ayant été relativement courte, les photosynthétats marqués du faisceau V sont encore localisés principalement dans la partie médiane des feuilles (fig. 5 d).

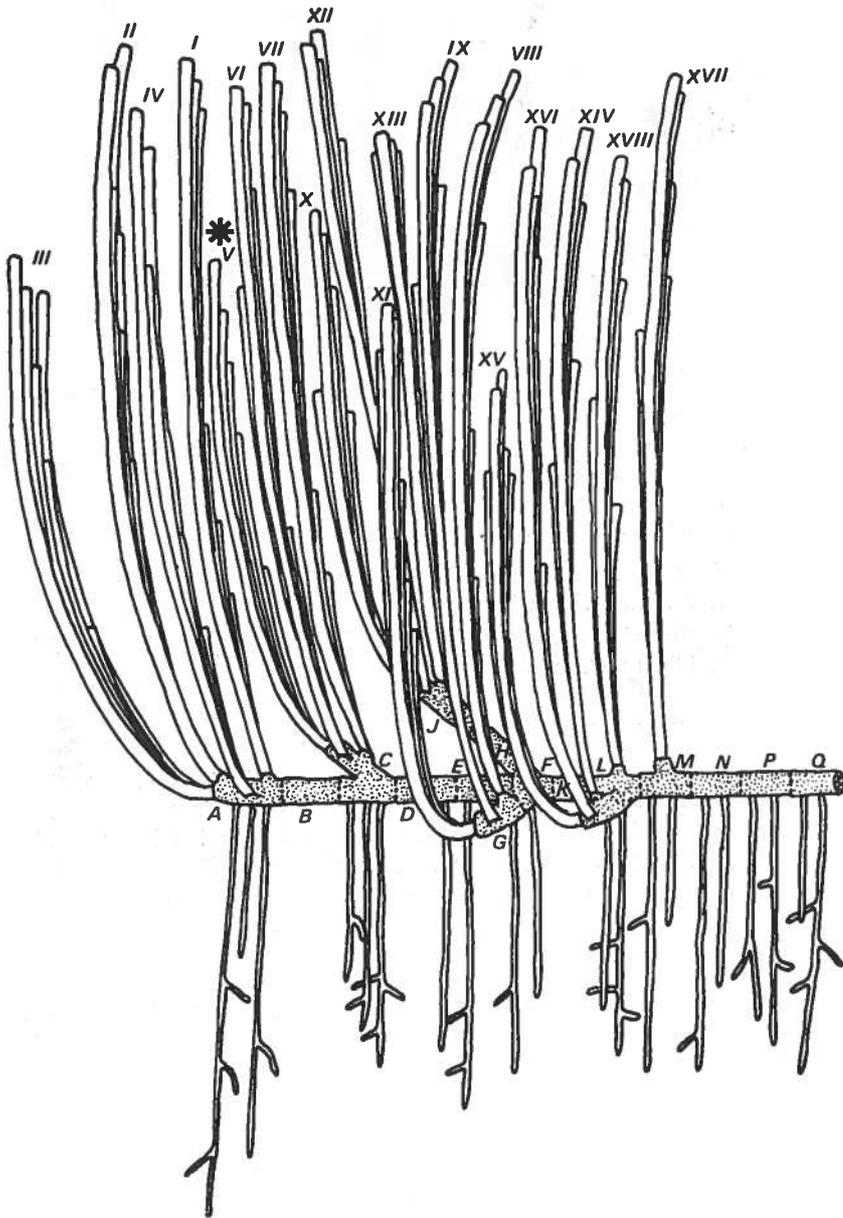


Figure 3 : Le système de rhizomes étudié les 27 et 28 mai 1981 (Exp. 1). Les faisceaux de feuilles sont numérotés de I à XVIII ; le faisceau qui a incubé sous la cloche est distingué par un astérisque (faisceau V). Les fragments de rhizome sont distingués par les lettres A à Q.

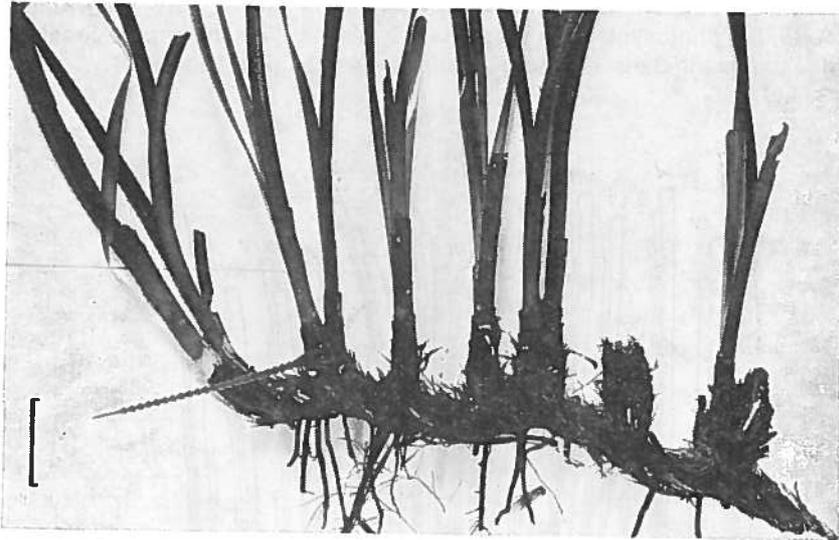


Figure 4 : Un système de rhizomes chez *Posidonia oceanica*, avec faisceaux de feuilles et racines. L'échelle (en bas à gauche) mesure 5 cm.

Au total, nous retrouvons (fig. 6) :

- Feuilles de *Posidonia* : 0.97 mg de C fixés par photosynthèse (soit 0.81 mgC.gps⁻¹).
- Epiphytes des feuilles : 0.27 mg de C fixés par photosynthèse (soit 1.01 mgC.gps⁻¹).

2.2. Au niveau des rhizomes

Au niveau des rhizomes (Exp. 1), le gradient de radioactivité (reflétant le cheminement des photosynthétats) est très net (fig. 6). Ce transfert semble se faire préférentiellement vers l'arrière ; il n'est plus mesurable au-delà d'une quinzaine de centimètres à partir du faisceau V.

2.3. Au niveau des racines

La quantité de photosynthétats transférée vers les racines (Exp. 1 : fig. 6) est relativement moins importante que celle qui est transférée vers les autres parties de la plante, mais néanmoins bien mesurable (1 000 à 2 000 cpm par gramme de poids sec).

2.4. Au niveau des faisceaux n'ayant pas incubé

Des photosynthétats marqués se retrouvent (Exp. 1) dans des faisceaux de feuilles qui n'ont pas subi d'incubation, ainsi que dans les épiphytes de ces feuilles (fig. 6). Comme dans le cas des rhizomes, les valeurs sont plus fortes *en arrière* du faisceau V (par exemple le faisceau VIII) que vers l'avant (par exemple le faisceau IV). En ce qui

concerne les différentes feuilles d'un faisceau, les photosynthétats marqués ne sont pas distribués au hasard (test de rang de Friedman *in* SIEGEL, 1956 ; $p = 0.001$) : ce sont en général les deuxième et troisième feuilles (f_2 et f_3) qui en contiennent le plus.

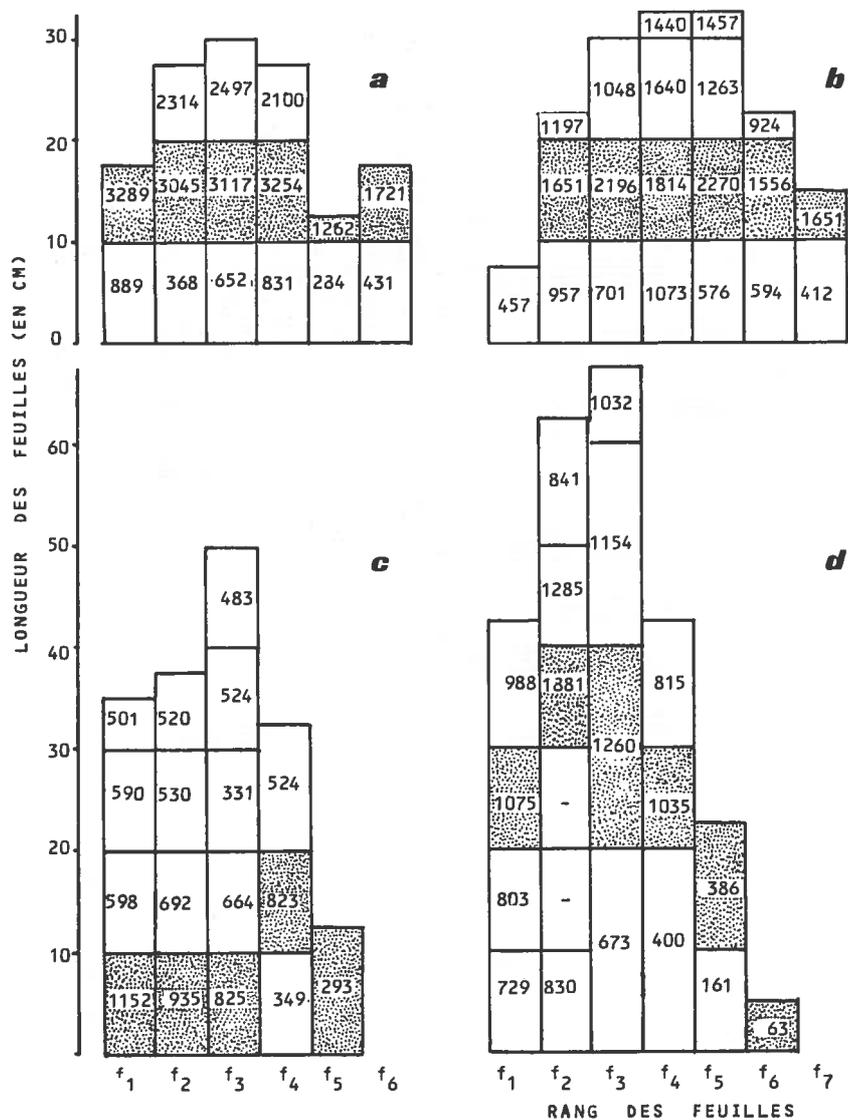


Figure 5 : Production, en $\mu\text{gC.gps}^{-1}$, en fonction du rang des feuilles et de la distance par rapport à leur base, chez *Posidonia oceanica*. En grisé, la valeur la plus élevée pour la feuille.

a : 2 heures d'incubation ; début mars 1981 (Exp. 2).

b : 2 heures d'incubation ; fin mars 1981 (Exp. 3).

c : 4 heures d'incubation, 24 heures de post-incubation ; avril 1981 (Exp. 4).

d : Faisceau V ; 6 heures d'incubation, 6 heures de post-incubation ; mai 1981 (Exp. 1).

(a, b et c d'après LIBES, à paraître).

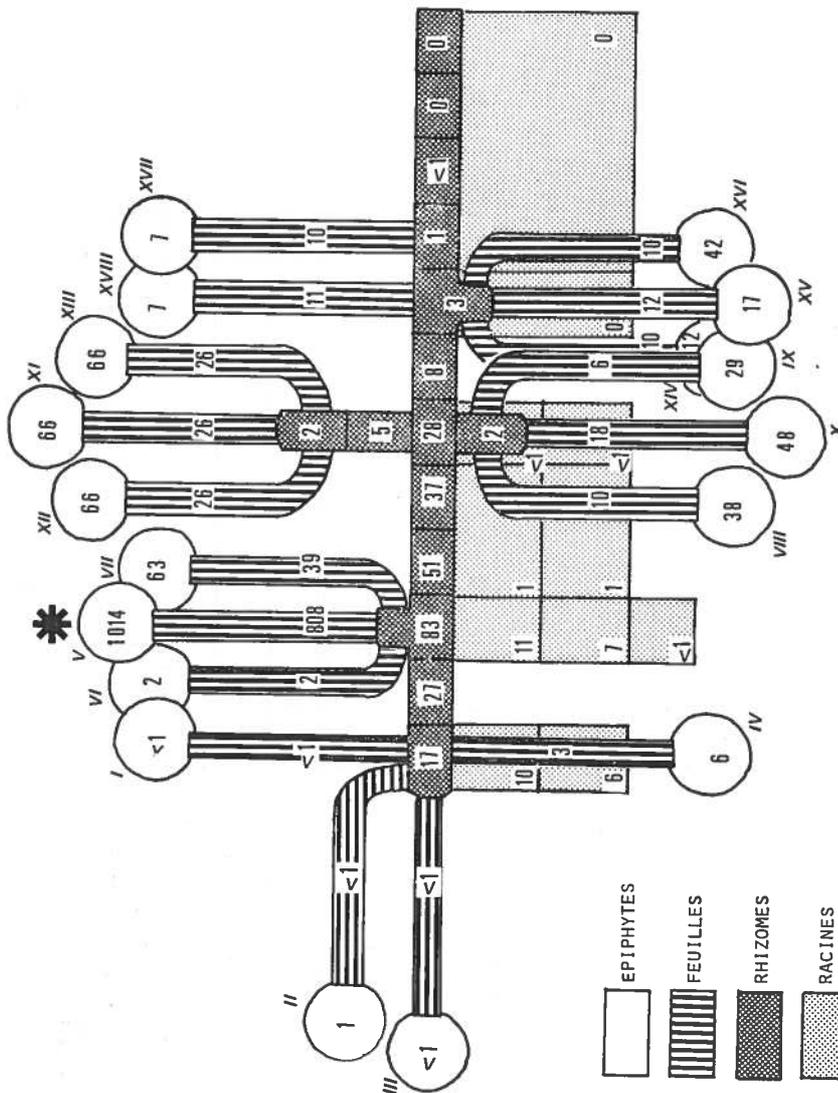


Figure 6 : Répartition des photosynthétats métabolisés par le faisceau V (et ses épiphytes), en $\mu\text{gC.gps}^{-1}$, à l'issue de la post-incubation (dans l'hypothèse où la totalité du ^{14}C a effectivement été métabolisée dans le faisceau V et ses épiphytes : voir Discussion). Les faisceaux sont numérotés de I à XVIII. L'astérisque désigne le faisceau V, qui a subi l'incubation (Exp. 1).

2.5. Estimation totale des transferts

Les photosynthétats marqués que nous retrouvons après l'incubation et la post-incubation (Exp. 1) ne sont pas représentatifs de la *totalité* des photosynthétats synthétisés pendant l'incubation du faisceau V : en effet :

— Du ^{14}C est parti sous forme de $^{14}\text{CO}_2$ par respiration et, éventuellement, sous forme de carbone organique soluble (DOC).

— Une partie des racines a pu rester dans la matre lors du prélèvement du système de rhizomes ; de toutes façons, l'extrémité des racines (au-delà de 16 cm) n'a généralement pas été analysée.

Nous ne connaissons donc pas de façon précise la quantité de carbone qui a été incorporée pendant l'incubation par le faisceau V. Cependant, la quantité totale de carbone métabolisé par le faisceau V (et ses épiphytes) et présent dans le système de rhizomes étudié (rhizomes, racines, faisceaux de feuilles, épiphytes des feuilles) après 6 heures d'incubation et 6 heures de post-incubation peut être évaluée à 1 570 μgC (1).

Ce carbone incorporé se répartit comme suit :

| | |
|---|-----------------------------|
| — Feuilles du faisceau V | 965 μgC (61.5 %) |
| — Epiphytes des feuilles du faisceau V | 270 μgC (17.1 %) |
| — Rhizomes | 125 μgC (8.0 %) |
| — Racines | 15 μgC (1.0 %) |
| — Feuilles des autres faisceaux | 110 μgC (7.0 %) |
| — Epiphytes des feuilles des autres faisceaux | 85 μgC (5.4 %) |

Le carbone transporté représente 21.1 % de ce total. Nous avons inclus dans le tableau ci-dessus les épiphytes du faisceau V. Dans la mesure où nous ne connaissons pas les échanges de matière postérieurs à la photosynthèse, entre la feuille et ses épiphytes ; si nous ne tenions pas compte des épiphytes du faisceau V, le pourcentage de carbone transporté serait de 25.5 %.

Dans le cas du faisceau XVIII, nous avons cherché à connaître la répartition du carbone transporté le long des feuilles :

- partie basale : 2.9 $\mu\text{gC.gps}^{-1}$
- partie médiane : 12.7 $\mu\text{gC.gps}^{-1}$
- partie apicale : 19.8 $\mu\text{gC.gps}^{-1}$

Il semble donc y avoir accumulation vers la *partie apicale* des feuilles.

3. DISCUSSION

Après avoir mis à incuber pendant 6 heures un faisceau de feuilles (faisceau V) dans une cloche contenant du ^{14}C , puis retiré la cloche et laissé post-incuber pendant 6 heures supplémentaires (Exp. 1), on constate que du ^{14}C se retrouve dans la totalité du système étudié : le faisceau mis à incuber et ses épiphytes, mais aussi les racines, rhizomes, feuilles d'autres faisceaux, et même les épiphytes portés par les feuilles de ces autres faisceaux. Au total, 21.1 % du ^{14}C incorporé se trouve en dehors du faisceau V et de ses épiphytes.

(1) En supposant (cf. Discussion) qu'il n'y a pas eu de transfert de $^{14}\text{CO}_2$ du faisceau V vers les autres faisceaux de feuilles.

On peut se demander si le ^{14}C retrouvé dans d'autres faisceaux que le faisceau V n'aurait pas pu y parvenir par la *voie liquide du milieu extérieur* : pendant la post-incubation, du $^{14}\text{CO}_2$ issu de la respiration se trouve en effet rejeté dans le milieu extérieur, d'où il peut parvenir aux autres faisceaux et être *réutilisé*. C'est pour éviter cette contamination que la phase de post-incubation de l'expérience 1 a été réalisée durant la nuit : il est ainsi possible de conclure que la radioactivité retrouvée dans les faisceaux voisins du faisceau V ne provient pas de $^{14}\text{CO}_2$ rejeté par le faisceau V (respiration) qui aurait ensuite été réassimilé par les autres faisceaux de feuilles.

L'existence d'un système de lacunes aérifères (aerarium) chez les Phanérogames marines pose un autre problème ; ces lacunes existent en particulier dans les feuilles et même dans les rhizomes de *Posidonia oceanica* (POTTIER, 1934) ; il est permis de penser que ces lacunes constituent un réseau partiellement continu d'un bout à l'autre de la plante, et qu'elles peuvent relier les différents faisceaux de feuilles entre eux. Dans ce cas, le $^{14}\text{CO}_2$ accumulé dans l'aerarium du faisceau V en incubation aurait pu diffuser vers les rhizomes, et de là vers d'autres faisceaux de feuilles : la synthèse de photosynthétats marqués, dans les autres faisceaux de feuilles, se serait donc produite *pendant les six heures de l'incubation*.

Pour vérifier cette possibilité, de nouvelles expériences sont actuellement en cours, dans lesquelles un faisceau situé en arrière du faisceau incubé est maintenu sous *cloche noire*, aussi bien pendant l'incubation que pendant la post-incubation. En tout état de cause, cette diffusion de $^{14}\text{CO}_2$ par le réseau de l'aerarium ne nous paraît pas capable d'expliquer totalement l'importance des photosynthétats marqués retrouvés hors du faisceau V :

- Une grande partie de ces photosynthétats sont situés dans les racines et les rhizomes (dépourvus de tissus assimilateurs).
- Les photosynthétats marqués sont plus abondants vers l'*extrémité* des feuilles chez les faisceaux non incubés (alors que c'est normalement dans la partie *médiane*, puis vers la *base* des feuilles qu'on les trouve en plus grande abondance, chez les faisceaux incubés).
- Les photosynthétats marqués sont jusqu'à 5 fois plus abondants (en $\mu\text{gC.gps}^{-1}$) dans les épiphytes que dans les feuilles des faisceaux non incubés, alors que cette proportion est voisine de 1 chez le faisceau incubé, ce qui révèle une signification différente.

4. CONCLUSION

Il est donc possible de considérer que les 21.1 % de ^{14}C retrouvés hors du faisceau V et de ses épiphytes, à l'issue de la post-incubation, correspondent à un *transfert à longue distance de photosynthétats*, tout au moins en grande partie. *Posidonia oceanica* est une Phanérogame pourvue d'un appareil conducteur normalement développé (POTTIER, 1934 ; SAUVAGEAU, 1890) ; les rhizomes relient des faisceaux de feuilles qui ne sont donc pas indépendants, mais qui constituent une

unité fonctionnelle, les photosynthétats n'étant pas tous utilisés sur place mais exportés en quantité notable vers les rhizomes, d'où ils sont redistribués dans la totalité des faisceaux de feuilles voisins, principalement vers les feuilles de rangs 2 et 3, qui sont généralement celles qui s'accroissent le plus (PANAYOTIDIS, 1980 ; BEDHOMME, 1981).

5.5 % du ^{14}C retrouvé aboutissent aux épiphytes des feuilles des autres faisceaux que le faisceau V, ce qui représente plus du quart des photosynthétats transférés ; ce chiffre est considérable et appelle des commentaires. Ces épiphytes ne sont en effet pas des parasites au sens strict du terme, puisqu'ils ne possèdent pas de rhizoïdes, suçoirs, ou autres organes spécialisés ; pourtant, leur part de photosynthétats transférés est proportionnellement (en $\mu\text{gC.gps}^{-1}$) beaucoup plus élevée que celle des feuilles qui les portent. On doit donc se poser la question des relations entre ces épiphytes et leur hôte, ainsi que des mécanismes du passage :

- Rejet de DOC dans le milieu et réutilisation immédiate par des épiphytes qui sont idéalement situés pour en profiter ?
- Passage direct de molécules de faible poids moléculaire à travers des parois semi-perméables ?
- Y a-t-il un appel actif des photosynthétats en direction des épiphytes ?
- Les bactéries et les diatomées jouent-elles un rôle actif ?

Des échanges bi-directionnels entre Phanérogames marines (*Zostera marina* et *Phyllospadix scouleri*) et leurs épiphytes ont été observés par HARLIN (1973) ; ceux-ci sont indépendants de la lumière et ne nécessitent pas non plus de rhizoïdes pénétrants ; l'auteur retient la première des quatre hypothèses ci-dessus.

Les recherches actuellement en cours permettront peut-être dans un proche avenir de lever les incertitudes et de répondre aux questions qui se posent en ce qui concerne *Posidonia oceanica*.

REMERCIEMENTS

Nous avons utilisé comme modèle, ainsi que pour certaines expériences préliminaires, une cloche d'incubation amicalement prêtée par M. Daniel BAY, (Université de Liège, Belgique) ; nous tenons à le remercier également pour son accueil à Stareso (Calvi, Corse) et pour les conseils dont il nous a fait bénéficier. Nous remercions également Marie-Reine PLANTE (Station Marine d'Endoume, Faculté des Sciences de Luminy) qui a dirigé notre travail et a très soigneusement révisé notre manuscrit. La construction de la cloche d'incubation a été réalisée par M. Serge ANDRON. Le travail de laboratoire a en grande partie été effectué au C.E.A. de Cadarache (Laboratoire de M. FARDEAU). Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat avec le Parc national de Port-Cros.

BIBLIOGRAPHIE

- BAY D., 1978. — *Etude « in situ » de la production primaire d'un herbier de Posidonies (Posidonia oceanica (L.) Delile) de la Baie de Calvi (Corse)*. Thèse Fac. Sci. Univ. Liège, Belg. : 1-251.
- BEDHOMME A.L., 1981. — *Phénologie et production des feuilles de Posidonia oceanica (Linnaeus) Delile dans la baie de Port-Cros : Problèmes méthodologiques*. Mem. Dipl. Et. approf., Univ. Aix-Marseille II-Luminy : 1-40.
- FRESI E., SAGGIOMO V., 1961. — Phosphorus uptake and transfer in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Rapp. P.V. Réun. Comm. internation. Explor. sci. Médit.*, Monaco, 27 (2) : 187-188.
- GIRAUD G., 1979. — Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 39 : 33-39.
- GOERING J.J., PARKER P.L., 1972. — Nitrogen fixation by epiphytes on sea grasses. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 320-323.
- HARLIN M., 1973. — Transfer of products between epiphytic marine algae and host plants. *J. Phycol.*, U.S.A., 9 : 243-248.
- HARRISON P.G., 1978. — Patterns of uptake and translocation of ^{14}C by *Zostera americana* Den Hartog in the Laboratory. *Aquatic Botany*, Netherl., 5 (1) : 93-97.
- HARTMAN F., ESCHRICH W., 1969. — Stofftransport in Rotalgen. *Planta*, 85 : 302-312.
- HELLEBUST J.A., HAUGH A., 1972. — Photosynthesis translocation and alginic acid synthesis in *Laminaria digitata* and *Laminaria hyperborea*. *Can. J. Bot.*, 50 : 169-176.
- LIBES M., à paraître. — *Production primaire d'un herbier à Posidonia oceanica, mesurée in situ par la méthode du carbone 14*. Thèse Doct. Spéc. Océanologie, Univ. Aix-Marseille 2 - Luminy.
- McROY C.P., GOERING J.J., 1974. — Nutrient transfer between the seagrass *Zostera marina* and its epiphytes. *Nature*, U.K., 248 : 173-174.
- McROY C.P., McMILLAN C., 1977. — Production ecology and physiology of seagrasses. In McROY and HELFFERICH, ed., *Seagrass ecosystems : a scientific perspective*, Dekker New York, U.S.A. : 53-87.
- PANAYOTIDIS P.T., 1980. — *Contribution à l'étude qualitative et quantitative de l'association Posidonietum oceanicae Funk 1927*. — Thèse Doct. Spéc. Univ. Aix-Marseille II-Luminy : 1-213.
- PARKER B.C., 1965. — Translocation in the giant kelp *Macrocystis*. Rates, direction, quantity of ^{14}C labelled products and fluoroscein. *J. Phycol.*, U.S.A., 1 : 41-46.
- PENOT M., FLOC'H J.Y., PENOT M., 1976. — Etude comparée de l'absorption et de la redistribution du ^{45}Ca chez divers groupes de végétaux. *Planta*, Germ., 127 : 7-14.
- PENOT M., PENOT M., 1976. — Nouvel aspect des relations physiologiques entre l'*Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Fucacées) et ses épiphytes. *Bull. Soc. phycol.*, Fr., 21 : 1-7.
- POTTIER J., 1934. — *Contribution à l'étude du développement de la racine, de la tige et de la feuille des Phanérogames Angiospermes. Les monocotylédones marines méditerranéennes : Ruppia maritima L., Cymodocea nodosa (Ucria) Ascherson et Posidonia oceanica (L.) Delile*. Impr. Jacques et Demontrand, Besançon, Fr. : 1-125, 52 pl.
- SAND-JENSEN K., 1977. — Effects of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquatic Botany*, Neth., 3 : 55-63.
- SAUVAGEAU C., 1890. — Observations sur la structure des feuilles des plantes aquatiques (suite). *J. Bot.*, Fr., 4 (12) : 221-229 et (13) : 237-245.

- SIEGEL S., 1956. — *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. McGRAWHILL book comp., inc. NewYork : 1-312.
- STRICKLAND R., PARSONS X., 1972. — A practical handbook of seawater analysis (2nd edition). *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167 : 1-130.
- VOLLENWEIDER R., 1974. — *A manuel of methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP handbook N° 12, 2° edition : 1-225.
- WETZEL R.G., 1964. — A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, phytoplankton in a large, shallow lake. *Internation. Rev. ges. Hydrobiol.*, 49 : 1-61.
- WETZEL R.G., PENHALE P.A., 1979. — Transport of carbon and excretion of dissolved organic carbon by leaves and roots/rhizomes in seagrasses and their epiphytes. *Aquatic Botany*, Netherl., 6 : 149-158.

Accepté le 5 octobre 1981