

PREMIÈRE PARTIE

LE MILIEU



CHAPITRE PREMIER.

LES EAUX MARINES DES CÔTES MÉDITERRANÉENNES
FRANÇAISES.

Le long des côtes françaises de la Méditerranée, la plupart des herbiers de Posidonies sont situés entre 3 et 40 (50) m de profondeur; ils recherchent les baies relativement ouvertes soumises aux influences du large.

Nous avons pu étudier ce type de formations dans les régions de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) et de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes), et nous pouvons nous baser d'abord, pour connaître les conditions hydrologiques générales de leur milieu, sur les travaux de ВНАУД, JACQUES et RAZOULS (1967) pour la région de Banyuls, et sur ceux de C. LALOU (1963) pour celle de Villefranche.

§ 1. LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER.

a) *Température des eaux côtières.* — Les figures 1 et 2 montrent qu'en surface, les températures maximales et minimales des eaux se situent respectivement aux environs de 21 à 22 °C (juillet-août) et 10 °C (février). Les courbes de 0 m, de -20 m et de -50 m (fig. 1) se superposent d'octobre à avril; pendant toute cette période de température homogène, il peut donc y avoir brassage vertical, phénomène surtout actif pendant l'époque la plus froide de janvier à mars, et pendant les coups de « tramontane », vent froid et sec de Nord à Nord-Ouest. A partir d'avril, les eaux tendent à se réchauffer. Ce processus s'effectue de façon assez irrégulière, un peu à la façon de certaine procession : deux pas en avant, un pas en arrière. Le graphique des vents de la figure 1 indique que les pas en avant se font pendant les périodes de temps calme ou par vent de secteur Sud à Sud-Ouest (120 à 190°), alors que les pas en arrière ont lieu quand souffle la tramontane (300 à 360°). Par suite de cette irrégularité, il est difficile de localiser la thermocline pendant la période d'avril à août. Les coups de vents fréquents provoquent d'ailleurs souvent un brassage des eaux dans les premiers mètres. Ce n'est qu'au mois d'août que la courbe de -20 m rejoint définitivement celle de 0 m, ce qui permet de dire que d'août à octobre, la thermocline est située entre -20 et -50 m et n'atteint plus les herbiers de Posidonies qui, dans cette région, s'établissent entre 3 et 18 m de profondeur.

b) *Salinité des eaux côtières.* — D'une façon générale, la salinité des eaux méditerranéennes, le long des côtes françaises, est élevée (38,4 ‰ en moyenne). Les graphiques pour la région de Banyuls montrent qu'elle varie assez peu au cours de l'année, sauf en profondeur (fig. 1 et 2, courbe de -50 m), mais dans ce dernier cas il s'agit d'un phénomène probablement local pouvant être mis en rapport avec les fortes pluies (fig. 2); il n'affecte d'ailleurs guère les herbiers des environs de Banyuls, toujours situés dans les eaux superficielles.

c) *Les vents* (fig. 1). — Il est évident que la tramontane (secteur 300 à 360°) se montre dans la région de Banyuls d'une fréquence et d'une violence exceptionnelles. Il s'agit là, bien entendu, d'un facteur écologique très actif agissant de manière très diverse sur la

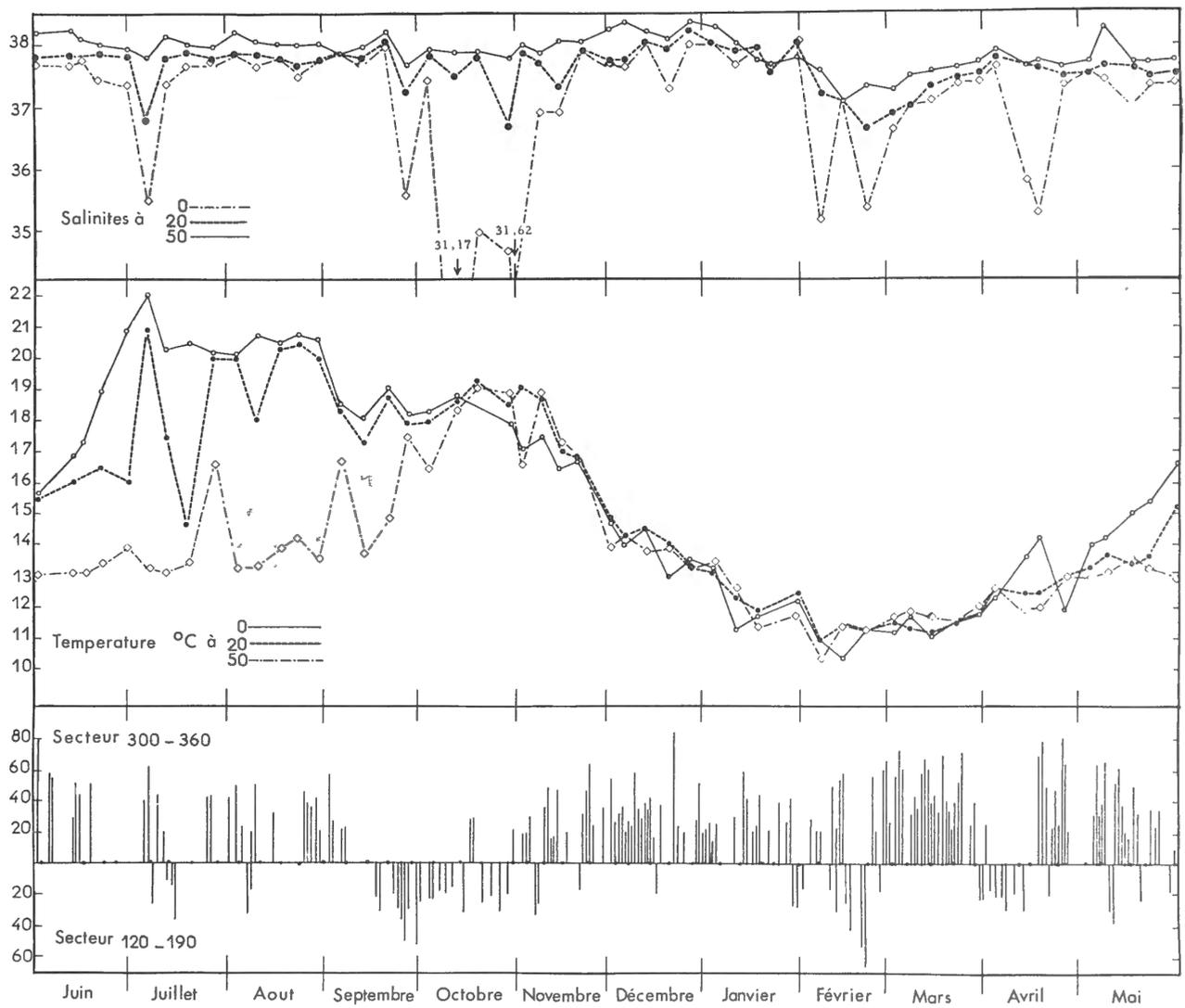


FIG. 1. — Région de Banyuls-sur-Mer. Répartition verticale des températures et des salinités.
Relation avec les vents (BHAUD, JACQUES et RAZOULS, 1967).

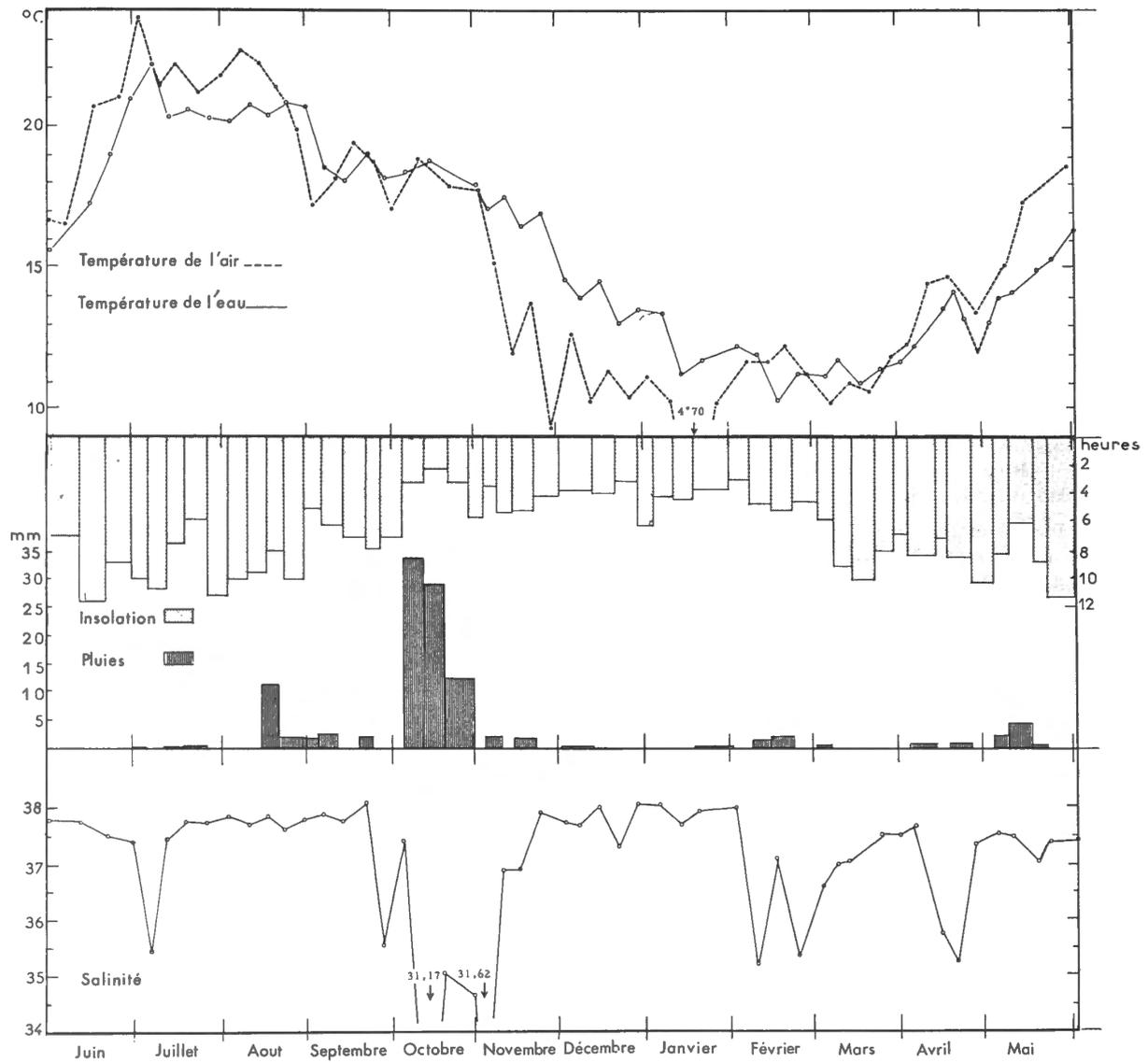


FIG. 2. — Région de Banyuls-sur-Mer. Cycle de la température et de la salinité; relations avec quelques facteurs météorologiques (BHAUD, JACQUES et RAZOULS, 1967).

végétation benthique : par sa température toujours basse; par sa sécheresse pouvant influencer, par évaporation, la salinité; par la houle qu'elle provoque et la turbidité des eaux qui en résulte; par le fait qu'en repoussant au large les eaux de surface, elle peut provoquer des remontées d'eaux profondes. Les vents de Sud à Sud-Ouest (secteur 120 à 190°) sont moins fréquents et souvent moins violents, mais ils exercent une influence certaine. Venant du large, ils provoquent à la longue des houles très importantes dont les effets se font sentir à plus de 10 m (et même 20 m) de profondeur; la turbidité peut alors devenir très importante. De plus, ils apportent souvent la pluie, donc le ruissellement intense; les torrents se gonflent, charrient des sédiments qui provoquent encore une augmentation de la turbidité des eaux dans les baies. Il nous est arrivé, en plongée à 10 m de profondeur, de devoir nous cramponner d'une main aux rhizomes de Posidonies pour pouvoir rester en place; la visibilité était réduite à une trentaine de centimètres; de plus, les échantillons obtenus ce jour-là n'ont pas pu être utilisés, la boue ayant rendu méconnaissable la plupart des épiphytes. Il est évident que de telles conditions doivent exercer une influence importante sur la végétation des Posidonies et des algues qui les colonisent.

§ 2. LA RÉGION DE VILLEFRANCHE-SUR-MER.

a) *Température.* — La figure 3 montre que dans la baie de Villefranche, la température des eaux, même en surface, ne descend jamais en dessous de 13 °C; le climat de la Côte d'Azur, plus doux que celui des Pyrénées-Orientales, ne connaît que très exceptionnellement des hivers un peu rudes. Les maxima sont plus élevés aussi, atteignant 26 °C dans la baie. Les figures 3, 4 et 5 illustrent bien l'évolution de la thermocline. Celle-ci est encore bien établie au début du mois d'octobre; à cette époque, elle se situe à 70 m de profondeur. Ensuite, elle s'atténue progressivement pour disparaître au début du mois de décembre. Pendant plus de quatre mois, la masse d'eau située entre 0 et 150 m de profondeur accuse alors une température quasi uniforme de 13 à 14 °C, et ce n'est que vers le milieu du mois d'avril que commence le réchauffement des eaux de surface. Au mois de mai, la thermocline tend à se rétablir mais, comme il fallait s'y attendre, elle s'installe d'abord beaucoup plus près de la surface (0 à 20 m), pour descendre ensuite de façon progressive : en juin-juillet elle se trouve à 30 m environ, en août-septembre à 40 à 50 m.

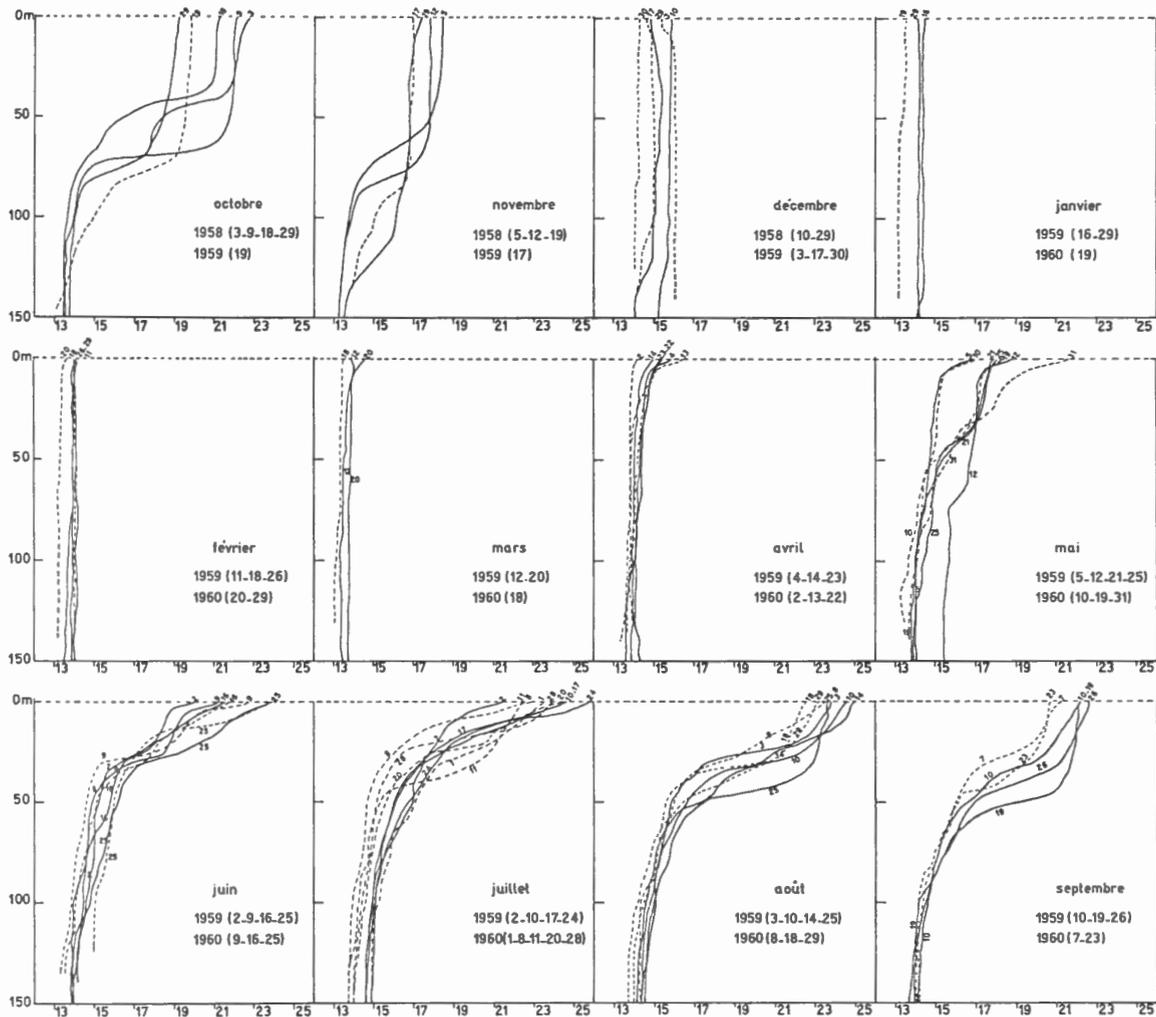
Bien entendu, la thermocline possède une certaine épaisseur d'ailleurs assez variable au cours des saisons. Cette épaisseur, ainsi que les déplacements en profondeur sont indiqués par la figure 4. C'est évidemment pendant les périodes où la thermocline est bien établie que son épaisseur est la plus faible.

Enfin, la figure 5 matérialise les variations d'amplitude ainsi que les températures maxima et minima de la thermocline.

De façon générale, il semble donc que les herbiers que nous avons pu étudier dans la région et qui sont situés entre 5 et 35 m de profondeur ne se trouvent que pendant de courtes périodes dans ou sous la thermocline; ils subissent surtout les conditions de température régnant près de la surface, à l'exception des herbiers les plus profonds (30 à 35 m), situés dans une zone où le réchauffement des eaux ne commence qu'en juillet-août.

b) *Salinité.* — Dans le but de déceler d'éventuelles pénétrations, dans la baie de Villefranche, d'eau douce provenant des crues de la rivière le Var, C. LALOU a effectué de nombreuses mesures de salinité à vingt-quatre stations hydrologiques choisies dans la baie. Les moyennes obtenues sont indiquées par la figure 6. Celle-ci montre que les salinités sont le plus souvent supérieures à 37,2 ‰ (avec un maximum de 38,3 ‰). Cependant, il existe

C. LALOU



TEMPERATURES MOYENNES D'OCTOBRE 1958 A SEPTEMBRE 1960

FIG. 3. — Région de Villefranche-sur-Mer. Moyennes des températures relevées au bathythermographe en fonction de la profondeur. Traits pleins : octobre 1958 à septembre 1959. Tiretés : octobre 1959 à septembre 1960 (LALOU, 1963).

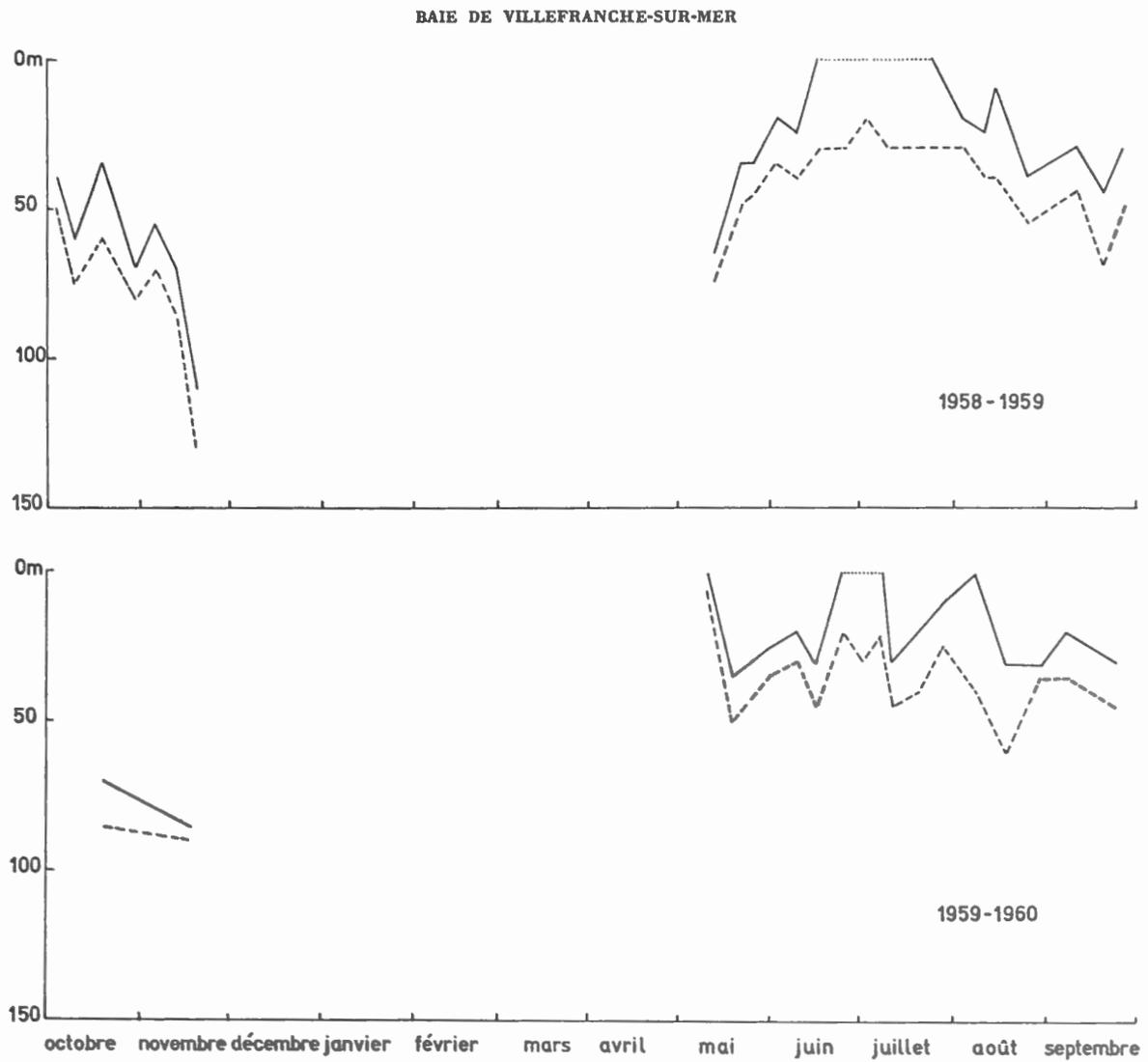


FIG. 4. — Baie de Villefranche. Déplacements en profondeur de la thermocline (LALOU, 1963).

C. LALOU

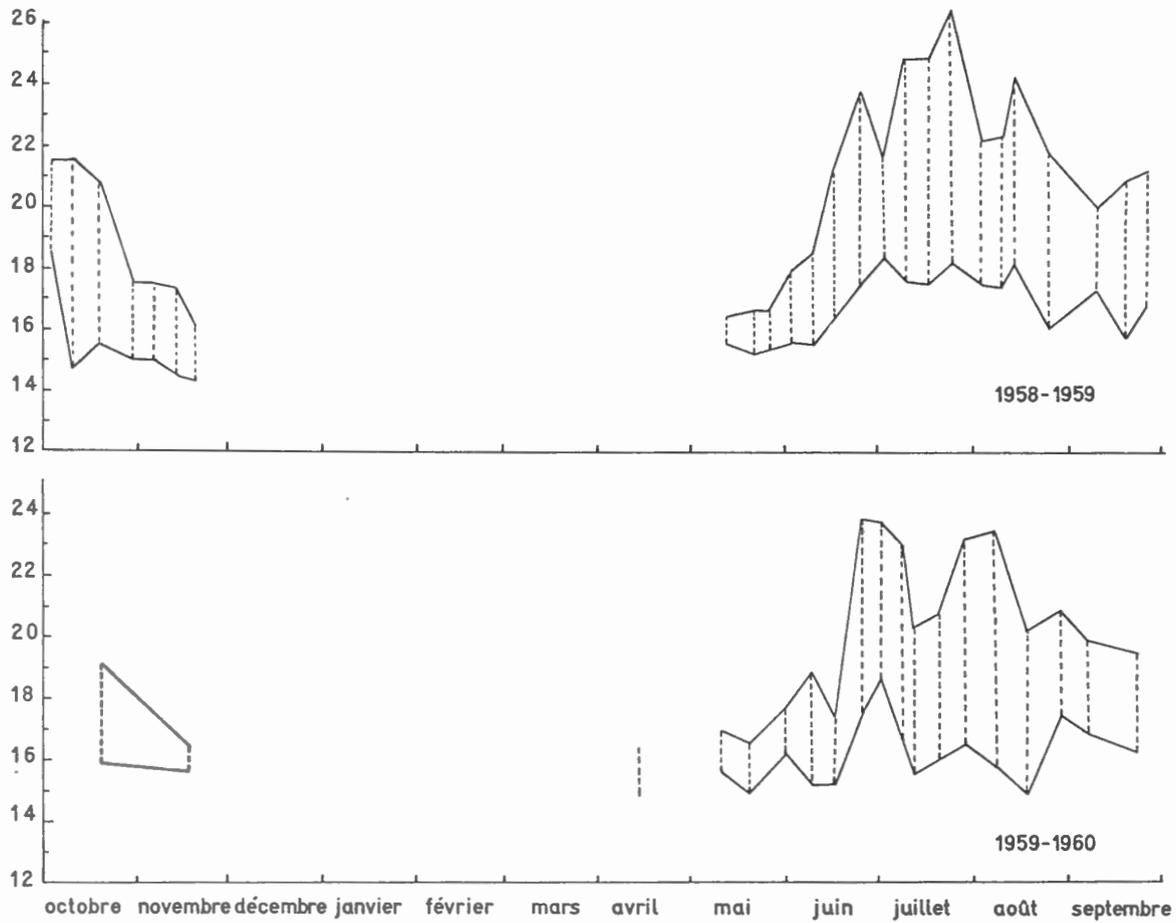


FIG. 5. — Baie de Villefranche. Variations de l'amplitude de la thermocline (LALOU, 1963).

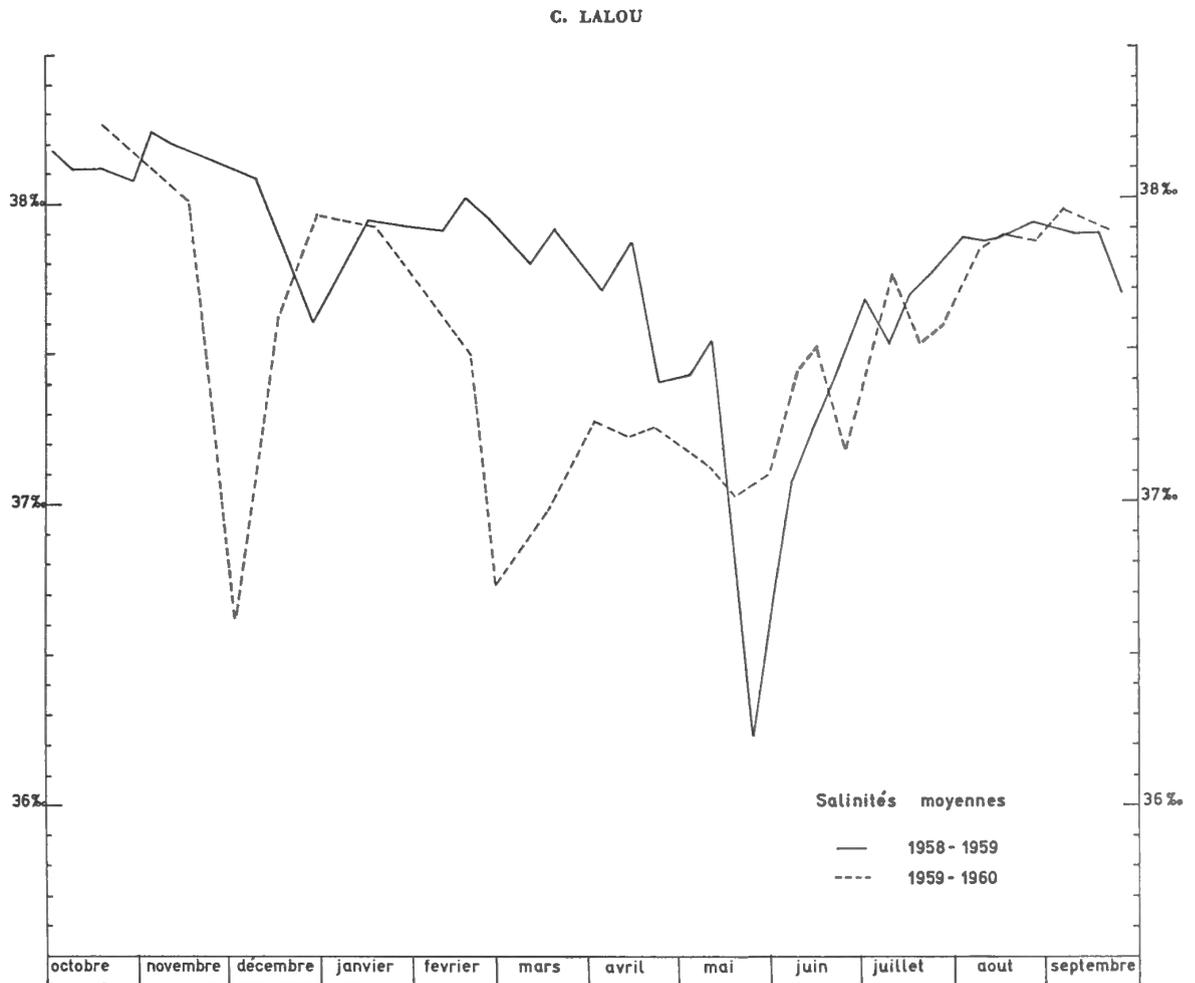


FIG. 6. — Variations des salinités moyennes dans la baie de Villefranche. Trait plein : année 1958-1959; tiretés : année 1959-1960 (LALOU, 1963).

quelques minima très accusés atteignant 36,2 ‰, minima apparaissant toujours après une période de pluies. L'auteur ne conclut pas de façon formelle à l'existence de courants apportant, au moment des crues, de l'eau du Var, mais indique que dans plusieurs cas, il y a de fortes présomptions pour qu'il en soit ainsi.

c) *Vent*. — Ce facteur joue un rôle beaucoup moins important dans ces régions côtières très abritées où le mistral ne se fait vraiment sentir qu'au large. Aussi, la turbidité est-elle toujours moins importante qu'à Banyuls.

*
**

Pour conclure ce chapitre nous pouvons dire qu'il existe donc un certain nombre de différences entre les conditions écologiques générales régnant dans les eaux côtières de la région des Pyrénées-Orientales, et celles qui peuvent être observées le long des Alpes-Maritimes. Nous verrons que ces écarts, d'ailleurs assez faibles, ne provoquent pas de grandes différences entre les flores épiphytes des feuilles de Posidonies récoltées dans ces deux régions. Ceci semble d'ailleurs normal, surtout si l'on considère que les facteurs écologiques auxquels sont soumis les flores épiphytes en question sont déterminés avant tout par les exigences bien précises de la Posidonie à leur égard, exigences dont nous parlerons dans le chapitre suivant.

CHAPITRE II.

LES HERBIERS À POSIDONIA OCEANICA.

§ 1. GÉNÉRALITÉS : LES HERBIERS DE LA MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE.

De façon générale, les algues benthiques macroscopiques colonisent les substrats solides — rochers, coquilles et carapaces, rhizomes de Posidonies — alors que les Spermatophytes sous-marins se développent toujours sur substrat meuble : sables, vases ou fins débris de différentes natures.

Dans la plupart des cas, les Monocotylédones marines constituent des formations denses, monospécifiques, couvrant parfois des étendues considérables bien connues sous le nom d'herbiers.

La bibliographie concernant ces milieux est assez vaste, et la discuter en détails nous mènerait trop loin. Nous voudrions cependant citer ici quelques travaux auxquels nous avons eu recours de façon fréquente; le lecteur pourra trouver une bibliographie plus complète à la fin de cette étude.

En 1929, C. SAUVAGEAU assurait la publication de l'excellente étude de G. OLLIVIER sur la flore marine de la Côte d'Azur, travail resté malheureusement inachevé par suite de la mort prématurée de l'auteur. Celui-ci n'a pas eu le temps de parler des herbiers, mais ses cartes, où figurent ces formations, nous ont rendu de précieux services.

Ensuite, en 1937 et 1938 ont paru les travaux de J. FELDMANN sur la végétation marine de la côte des Albères, études très détaillées se rapportant à la région qui nous intéressait tout spécialement; nous les avons consultées de façon très fréquente.

Pour ce qui est de l'écologie des herbiers, il faut citer surtout les nombreux travaux de MOLINIER, PICARD et collaborateurs, études paraissant depuis 1951. Ces auteurs ont étudié les herbiers sous l'angle phyto- et zoosociologique, écologique, dynamique, sédimentologique, etc., dans de nombreuses régions de la Méditerranée occidentale.

Parmi les travaux traitant de la faune des herbiers nous citerons l'étude de A. KERNEIS (1960), seul travail consacré exclusivement à la faune des feuilles de Posidonies.

*
**

Dans la Méditerranée occidentale les espèces de Monocotylédones marines sont au nombre de quatre : *Zostera nana* ROTH., *Zostera marina* L., *Cymodocea nodosa* ASCH. et *Posidonia oceanica* DELILE.

Beaucoup d'auteurs les classent ensemble dans la famille des Potamogetonacées. D'autres classifications existent cependant, et nous pouvons citer celle d'EMBERGER (1960), qui propose un Ordre des Potamogetonales comprenant sept petites familles : les Potamogetonacées (réduites au seul genre *Potamogeton*), les Ruppiacées (une seule espèce : *Ruppia maritima*), les Lilaecées (*Lilaea*), les Zosteracées (*Zostera* et *Phyllospadix*), les Posidoniacées (*Posidonia*), les Zanichelliacées (*Zanichellia*, *Cymodocea*, *Althenia*) et les Najadacées (*Najas*).

*
**

Rappelons brièvement quels sont, selon MOLINIER et PICARD (1952), les différents milieux colonisés par les quatre espèces de Spermatophytes marins de la Méditerranée occidentale.

1. *Zostera marina* L. n'apparaît pas dans les milieux franchement marins, mais se cantonne dans les eaux polluées des ports et des étangs.

2. *Zostera nana* ROTH. semble très peu sensible aux variations de la salinité et de la température, mais recherche « une certaine turbidité des eaux accompagnée d'une forte proportion de matière organique dans la composition du substratum » (MOLINIER et PICARD, 1952).

3. *Cymodocea nodosa* ASCH. peut se développer à la limite de certains étangs et accepte donc de légères variations de la salinité. MOLINIER et PICARD (1952) ont observé qu'elle est très tolérante en ce qui concerne la nature du substratum, et qu'il peut se produire un curieux balancement dans l'appareil végétatif de cette espèce. En effet, « si les Cymodocées croissent sur un substratum riche en matières organiques, les rhizomes, très ramifiés et munis d'un abondant chevelu radicellaire, finissent par former une sorte de tapis tant est grande leur densité, alors que les feuilles sont plus grêles et plus courtes (dans ce cas, l'absorption par les racines l'emporte donc largement sur l'assimilation par les feuilles, ce dernier phénomène étant rendu difficile par la modification de la teneur de l'eau en différents gaz dissous au niveau d'un sédiment trop riche en matières organiques en décomposition); si les Cymodocées croissent sur un sédiment très pauvre en matières organiques, les rhizomes sont peu ramifiés et forment un réseau très lâche, alors que les feuilles sont très développées (dans ce cas, il y a donc une suprématie de l'assimilation par les feuilles, par rapport à l'absorption par les racines); ces possibilités d'adaptation à la nature du substratum par un balancement de l'appareil végétatif semble bien être le facteur assurant une très grande tolérance envers la nature du substratum, ce qui oppose les Cymodocées aux Posidonies ».

Nous avons pu vérifier l'exactitude de cette observation curieuse en comparant des Cymodocées récoltées sur les sables pauvres devant Argelès (Pyrénées-Orientales) avec d'autres draguées devant l'embouchure du Tech située à quelques milles plus au Nord. ALEEM (1955) observe le même phénomène devant les côtes égyptiennes.

4. Enfin, *Posidonia oceanica* DELILE, espèce qui nous intéresse tout spécialement dans cette étude, montre une amplitude écologique beaucoup plus réduite, et c'est ce qui explique déjà pourquoi la flore épiphyte de ses feuilles, bien qu'elle comporte près de cent espèces, présente une certaine uniformité de composition, comme nous le verrons dans la troisième partie de ce travail.

D'abord, la Posidonie ne se développe que dans les eaux marines et ne supporte aucun abaissement de la salinité; de plus, même des variations trop fortes de la température de l'eau semblent pouvoir provoquer son élimination. D'autre part, cette espèce exige des eaux claires ou, du moins, ne supporte qu'une turbidité temporaire. Dans des eaux très transparentes, elle pourrait encore prospérer à plus de 50 m de profondeur (OLLIVIER, 1929).

Posidonia oceanica se montre plutôt difficile à l'égard du substrat en recherchant des fonds meubles contenant une proportion ni trop forte ni trop faible de matières organiques. Cette exigence est bien visible dans la baie de Banyuls, où les herbiers de Posidonies ne se développent que jusqu'à la profondeur de 20 à 22 m, parce qu'à partir de cette profondeur les fonds sableux font place à des fonds de vase molle trop fine et trop riche.

§ 2. LA POSIDONIE.

Comme cette espèce constitue le support du groupement d'épiphytes qui sera étudié dans la deuxième et la troisième partie de ce travail, nous croyons utile de rappeler ici quels sont les principaux caractères systématiques, géographiques et anatomiques de *Posidonia oceanica*.

Voici comment EMBERGER (1960) décrit la famille des Posidoniacées : « Famille créée pour le genre *Posidonia* KOEN., avec deux espèces disjointes, l'une sur toutes les côtes méditerranéennes et les côtes atlantiques européennes (*P. oceanica*), l'autre sur les côtes méridionales de l'Australie (fig. 7). Connue avec certitude depuis le Paléocène.

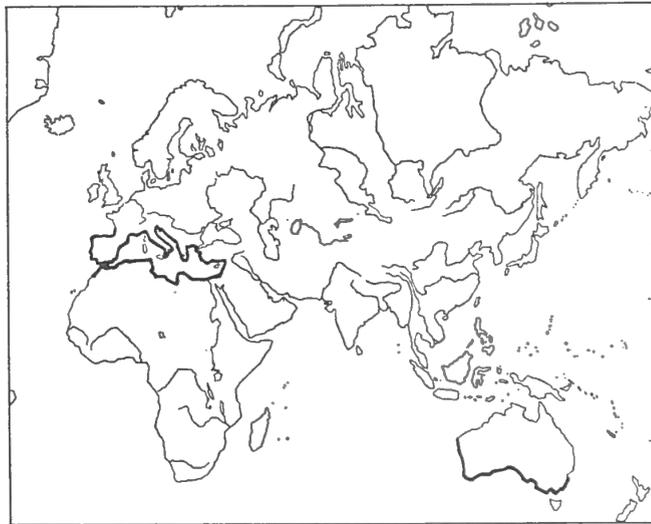


FIG. 7. — Posidoniacées. Distribution géographique de *Posidonia oceanica* (méditerranéen) et de *Posidonia australis* (australien) (d'après FELDMANN, in EMBERGER, 1960).

» Herbes marines submergées, pérennantes, à rhizome puissant recouvert d'une fourrure de restes fibreux des bases foliaires. Feuilles distiques, engainantes, ligulées, linéaires-rubanées. Inflorescences distiques, en épis composés, chaque épi soutenu par une grande bractée-involucre. Fleurs polygames, sans bractées ni préfeuilles ni périanthe; androcée de 3-4 étamines, à anthères sessiles ailées-tépaloides et appendiculées; pollen filamenteux; ovaire formé de 1 carpelle pelté contenant 1-2 ovules en placentation probablement laminaire-médiane. Hydrogames. Fruit : une baie de la taille d'une olive (*P. oceanica*); embryon à hypocotyle très développé; cotylédon ne différant pas des autres feuilles.

» Racine avec un système conducteur très net et un système sclérifié mécanique très important.

» Les restes fibreux des feuilles ont une tendance à s'agglomérer autour de corps divers et, roulés par les vagues, forment des masses sphériques (pelotes marines). Les immenses quantités de feuilles rejetées constituent, avec celles des *Zostères*, la « paille de mer » employée comme litière et matériel d'emballage. »

Nous pouvons voir un peu plus en détails comment se présente cette espèce, en nous référant principalement aux données de CONSTANTIN (1886), SAUVAGEAU (1891), OSTENFELD (1918), MONOYER (1928) et GESSNER (1968); nous mettrons l'accent sur la description de la feuille, support du groupement algal étudié dans la partie principale de ce travail.

Nous avons vu que l'appareil végétatif de la Posidonie est constitué d'un rhizome portant des bouquets de feuilles à son extrémité; les entre-nœuds sont assez courts (1 cm environ).

Les feuilles, groupées par bouquets, disposées en éventail, sont rubanées, d'une largeur assez constante d'environ 1 cm, et longues, à la fin de l'été, de 50 à 80 cm, exceptionnelle-

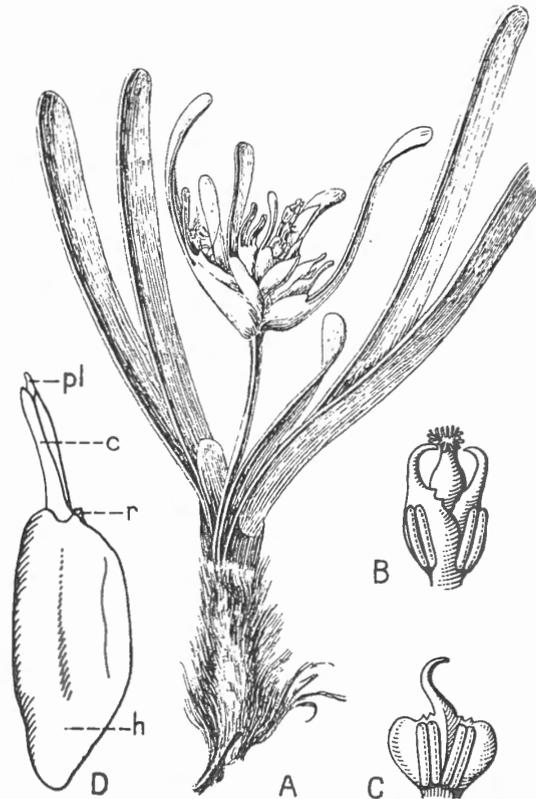


FIG. 8. — *Posidonia oceanica*. In EMBERGER (1960).
A: Plante entière en fleurs (1/2 grandeur naturelle).
B: Fleur. C: une étamine. D: Germination (r, racine; h, hypocotyle; c, cotylédon; pl, plumule) (A-C d'après CAVOLINI, GURKE, in ENGLER et PRANTL; D, d'après VELENOWSKY).



FIG. 9. — Base et sommet de la feuille de Posidonie. Gaine (g) avec lèvres (l); ligule (li).
Grandeur naturelle.

ment de 1 m; leur sommet est parfois arrondi, souvent échancré; à la base se trouve une gaine, séparée du limbe par une ligule étroite courbée en arc. Cette gaine comporte une partie aplatie et deux lèvres minces (fig. 9), plus larges à la base qu'au sommet et qui entourent les gaines des feuilles plus jeunes. La partie aplatie est beaucoup plus solide que le limbe, différence qui

provient de l'existence, dans la gaine, de nombreux cordons fibreux qui se continuent dans le rhizome mais s'arrêtent à l'insertion du limbe. C'est pour cette raison que ce dernier se détache assez facilement au niveau de la ligule, laissant la gaine qui subsiste un certain temps et se réduit progressivement à ses fibres. Ce sont ces dernières que signale EMBERGER (voir p. 18) et qui peuvent former des pelotes de taille parfois importante qu'on retrouve sur les plages.

Le limbe, très flexible, comporte en général 13 nervures (parfois 15 ou 17) parallèles, réunies entre elles par de nombreuses branches transversales qui se voient même à l'œil nu, car elles sont souvent bordées de nombreuses cellules de couleur brune contenant des tannins (fig. 9).

A l'extrémité du limbe, les nervures se courbent en arc et se réunissent à un niveau d'autant plus bas qu'elles sont plus extérieures (fig. 10).

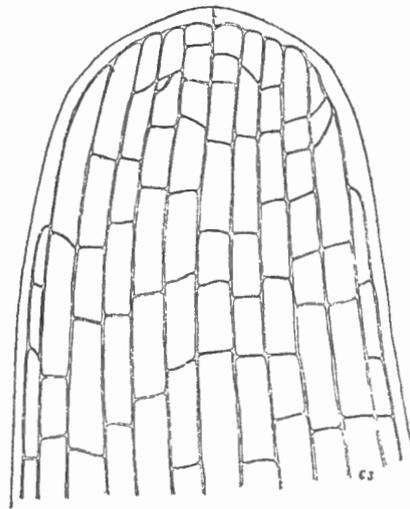


FIG. 10. — Sommet d'une feuille adulte de Posidonie (gross. 5). (SAUVAGEAU, 1891.)

Chaque faisceau de feuilles est très compact à la base; les gaines se touchent souvent sur toute la longueur, et ce n'est qu'à plusieurs centimètres de la base que le faisceau s'ouvre en éventail. Les feuilles les plus jeunes se trouvent au centre du faisceau; elles sont minces, molles, et leur gaine est peu développée. En examinant les feuilles jeunes, on constate que c'est le limbe qui se forme le premier; il s'accroît par sa base. La gaine se développe plus tard et, d'abord peu résistante, elle augmente de consistance au fur et à mesure qu'elle devient plus extérieure par suite de la désorganisation des gaines plus anciennes. Nous verrons plus loin que cette disposition joue un rôle important dans la répartition des épiphytes sur la feuille de Posidonie.

Le parcours des faisceaux libéro-ligneux a fait l'objet d'une étude détaillée publiée par MONOYER (1928); il est inutile d'en reparler ici.

De même, l'anatomie de la feuille a été traitée par SAUVAGEAU (1891); nous ne reviendrons pas ici sur les descriptions que donne cet auteur des couches internes de la feuille (parenchyme, sclérenchyme, faisceaux), mais examinerons les couches superficielles, épiderme et cuticule, qui constituent le support du groupement épiphyte que nous allons étudier.

L'épiderme est formé d'une seule couche de petites cellules reposant en général directement sur les cellules beaucoup plus grosses du parenchyme (fig. 11); çà et là, de petits paquets de fibres se placent entre l'épiderme et le parenchyme; ils sont surtout fréquents vers

les bords du limbe, ce qui explique la résistance et la flexibilité de celui-ci. La couche continue de cellules épidermiques est semblable sur les deux faces de la feuille. Les parois radiales et internes de ces cellules sont assez fortes, mais la paroi externe est beaucoup plus épaisse, en grande partie cellulosique, cutinisée sur la surface extérieure (SAUVAGEAU, 1890). Si le limbe est examiné à plat, on voit que les cellules épidermiques sont allongées dans le sens de la longueur de la feuille; elles sont riches en chlorophylle.

Face adaxiale

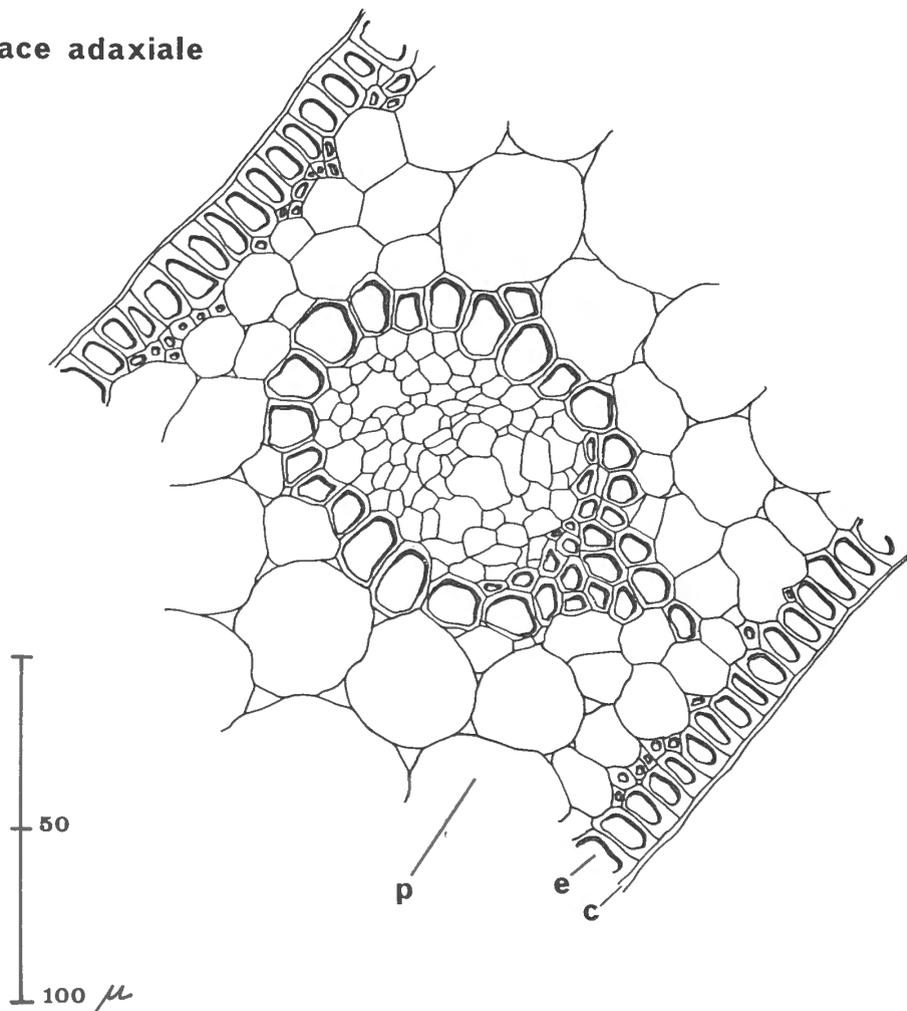


FIG. 11. — Coupe transversale d'une feuille de Posidonie (c, cuticule; e, épiderme; p, parenchyme.)

GESSNER (1968) a étudié l'épiderme et ses parois chez plusieurs Monocotylédones marines, dont la Posidonie; voici quelques-unes de ses observations. D'abord la coloration au Soudan III montre l'existence d'une très fine cuticule, ce que SAUVAGEAU avait déjà observé. En outre, si une coupe transversale est colorée au moyen de Rouge de Ruthenium, les parois épaissies des cellules épidermiques absorbent si fortement le colorant qu'elles en paraissent noires au microscope, ce qui indique une teneur très élevée en hémicellulose. La cuticule ne semble guère

s'opposer au passage de l'eau; la transpiration relative des feuilles (obtenue par comparaison avec une surface de papier filtre humecté, de mêmes dimensions) est de 100 % chez *Thalassia* et *Zostera*, de 84 % chez *Posidonia*.

L'auteur a pu isoler les cuticules de quelques espèces en traitant les feuilles au moyen d'une solution d'acide chromique à 50 %, ce qui dissout toute la matière sauf la cuticule. Il constate que leur structure diffère d'une espèce à l'autre; chez *Posidonia oceanica*, on peut observer sur la cuticule isolée des lignes longitudinales distantes d'environ 10 μ . Vue au microscope électronique, cette cuticule montre une structure en réseau, et l'auteur écrit qu'il est improbable qu'une cuticule de ce type puisse jouer un rôle dans les phénomènes de pénétration d'ions et d'exosmose. Il pourrait d'ailleurs s'agir — toujours selon le même auteur — d'un simple reste phylogénétique indiquant une vie terrestre à des époques antérieures.

Par un certain nombre d'expériences que nous ne pouvons détailler ici, GESSNER (1968) démontre encore que la nature physico-chimique des parois cellulaires des Monocotylédones marines est différente de celle des plantes aquatiques d'eau douce, et aussi de celle des végétaux terrestres; ce phénomène mérite de faire l'objet de recherches supplémentaires.

§ 3. LES HERBIERS À POSIDONIES.

Nous avons vu que la Posidonie possède la faculté — comme toutes les Monocotylédones marines — de coloniser certains milieux marins à substrats meubles en formant des groupements monospécifiques d'une grande densité appelés communément « herbiers ». Sur les côtes françaises de la Méditerranée, cette colonisation rapide et vigoureuse se fait presque exclusivement par voie végétative. En effet, la reproduction sexuée de la Posidonie y semble rare et, personnellement, nous ne l'avons jamais observée; elle serait plus fréquente sur les côtes africaines, et il semble donc que ces régions plus chaudes offrent les conditions les plus favorables au développement de cette espèce. Pourtant, de temps en temps des récoltes de plantes fleuries sont signalées sur les côtes françaises et déjà GRENIER, en 1860, en signale trois; elles sont toutes du mois d'octobre.

MOLINIER et PICARD (1952) ont étudié les conditions d'installation, l'évolution et le cycle biologique de ces formations; nous résumerons ci-après, aussi brièvement que possible, leurs observations se rapportant aux herbiers à Posidonies des côtes méditerranéennes françaises.

1° Conditions d'installation : Dans les baies à fond sableux, un peu de matière organique peut s'accumuler, pendant les périodes de temps calme, dans des dépressions peu profondes situées à quelque distance du rivage. Si ce phénomène se produit dans une baie relativement abritée, cette matière organique ne sera pas rejetée à la plage; un jour, quelques boutures de Cymodocées peuvent échouer dans ces dépressions et s'y développer. Celles-ci, par extension latérale de leurs rhizomes, vont envahir les cuvettes, en débordent ensuite et finissent par former une pelouse continue. Cette pelouse va retenir de plus en plus de matière organique, faisant progresser avec rapidité l'humification du substrat. Si par la suite quelques rhizomes de Posidonies arrachés aux herbiers voisins tombent dans cette pelouse à Cymodocées, l'évolution va se poursuivre dans le sens d'une élimination de ces dernières par les Posidonies. En effet, *Posidonia oceanica*, trouvant à ces endroits le sable humifère qui constitue son milieu optimal, va se développer avec vigueur, éliminant les Cymodocées beaucoup plus petites.

Un phénomène analogue peut se produire sur des replats rocheux où le sédiment de départ est souvent constitué, non de sable, mais de débris de *Jania rubens*, espèce qui se développe

souvent en abondance, avec des *Cystoseira*, sur les dalles rocheuses. *Posidonia* s'installe parfois dans les sédiments ainsi formés.

La Posidonie peut encore se développer dans certaines fentes rocheuses où l'humus et un peu de sable ont pu s'accumuler.

Trois conditions sont donc nécessaires pour que l'herbier puisse s'installer : un sédiment sableux, ni trop fin ni trop grossier; de la matière organique; un calme relatif des eaux.

Par la suite, une fois l'herbier bien installé, celui-ci peut s'étendre progressivement vers des parties plus exposées de la côte.

2° Evolution : L'herbier à Posidonies oppose une grande résistance aux mouvements de l'eau; beaucoup de particules minérales transportées par les courants voient leur énergie cinétique brisée au contact des herbiers et se déposent entre les feuilles de Posidonies. Ceci provoque un exhaussement du substrat auquel la Posidonie réagit par la croissance verticale du rhizome. Il peut se former ainsi des sortes de terrasses comportant dans leur partie supérieure des Posidonies vivantes et, en dessous, dans les sédiments, un enchevêtrement de rhizomes qui, dans les parties profondes, meurent progressivement. Les pêcheurs connaissent bien ces agglomérats qui fournissent d'excellents ancrages un peu élastiques, et auxquels ils ont donné le nom de « mattes ». L'épaisseur de la matte dépend du temps écoulé depuis l'installation des Posidonies, ainsi que de la quantité de sédiments transportés par les courants baignant les herbiers; elle peut atteindre 6 m.

Toujours selon MOLINIER et PICARD (1952), il est possible de distinguer un certain nombre de types, ou plutôt de modalités d'évolution de la matte. Ces auteurs distinguent :

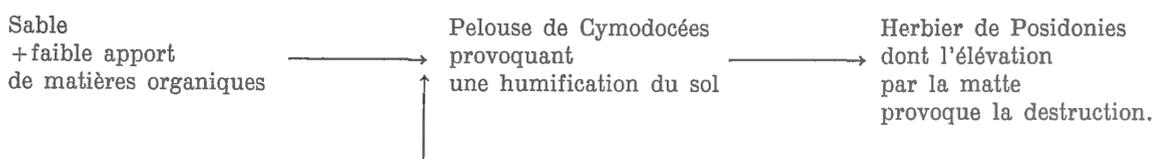
A. — Le mode calme profond. Il s'agit d'une profondeur toute relative qui intéresse les fonds de -10 à -50 m. Dans ces conditions, l'évolution de l'herbier non encore soumis à l'action de la houle et des forts courants de surface, se poursuit de façon normale jusqu'à ce que l'exhaussement devient tel que les facteurs dynamiques de surface puissent entrer en jeu.

B. — Le mode calme superficiel. Dans les baies abritées, la matte continue à croître normalement et l'herbier finit un jour par atteindre un niveau tel que les extrémités des feuilles de Posidonie viennent s'étaler à la surface de l'eau. Ce phénomène va modifier les conditions écologiques de la baie : l'herbier joue le rôle de brise-lames, tout en filtrant les sédiments. Seules les particules les plus fines pénètrent dans les eaux calmes où règnent, progressivement, des conditions lagunaires. L'herbier lui-même résiste mal à ces conditions et dépérit sur son flanc interne, alors qu'il a tendance à s'accroître sur le côté faisant face au large. Comme il continue en même temps à croître verticalement, il peut former de véritables récifs-barrière qui peuvent être observés en de nombreux endroits devant les côtes provençales. A l'intérieur de la lagune ainsi formée, sur les sédiments fins que le « récif » laisse passer, se réinstalle souvent la pelouse à Cymodocées.

C. — Le mode battu superficiel. Ici encore, l'herbier peut s'élever et atteindre un niveau près de la surface, mais des phénomènes d'érosion viennent perturber le déroulement normal décrit ci-dessus pour le mode calme. MOLINIER et PICARD (1952) résument ces phénomènes comme suit : « Les feuilles mortes des Posidonies rejetées par le ressac s'entassent en « banquettes » sur la grève, et laissent un sable pur entre la côte et les premières mattes; l'action violente du ressac lessive alors la couche superficielle de ces mattes en entraînant les matières organiques. Les Posidonies dépérissent et meurent, laissant une matte sur laquelle l'érosion marine creuse des dépressions inter-mattes qui s'anastomosent bientôt entre elles en chenaux inter-

mattes dont les parois érodées en surplombs s'éboulent alors en talus où subsistent quelques Posidonies. Les Cymodocées se sont installées dans les intermattes les plus abritées. A mesure que s'effectue l'élévation des mattes en direction du large, cette succession de phénomènes se répète. Le résultat est la formation d'un vaste plateau sous-marin situé à faible profondeur et balayé par le ressac qui « pénéplanise » l'ensemble en comblant les dépressions intermattes avec du sable enlevé à la surface des mattes. »

3° Le cycle biologique de l'herbier de Posidonies : Nous ne suivons pas MOLINIER et PICARD (1952, 1953) dans leurs théories concernant la nature climacique de l'herbier de Posidonies; leurs conclusions nous paraissent prématurées, du moins en ce qui concerne la végétation sur substrat rocheux. Sur substrat sableux, le cycle est simple et peut être schématisé comme suit (MOLINIER et PICARD, 1952) :



Ajoutons que, dans la Méditerranée orientale (ALEEM, 1955), *Caulerpa prolifera* joue un rôle important dans ce cycle, soit en précédant immédiatement les Cymodocées, soit en se mélangeant à ces dernières. Les Caulerpes sont abondantes surtout dans les eaux calmes. La limite occidentale de leur aire de répartition semble se situer aux environs d'Antibes ou de Juan-les-Pins (R. GILET, 1954). Sur la Côte d'Azur, *Caulerpa* serait, du moins au cours de certaines années, un constituant important de la pelouse à Cymodocées (GESSNER et HAMMER, 1960).

§ 4. LES HERBIERS ÉTUDIÉS DANS CE TRAVAIL.

Les herbiers étudiés dans ce travail sont situés dans les régions de Banyuls-sur-Mer et de Villefranche-sur-Mer; voici quelques données de détail les concernant.

D'abord, nous avons pu constater à Banyuls la régression des herbiers, phénomène déjà signalé par MOLINIER et PICARD (1952) et au sujet de laquelle ils émettent l'hypothèse d'une modification du milieu dans lequel les Posidonies se sont installées. Nulle part sur les côtes des Pyrénées-Orientales ne se rencontrent des phases d'installation de l'herbier; partout, la surface colonisée par lui semble diminuer. Cette régression est souvent accélérée par l'intervention humaine, comme c'est le cas dans la baie de Banyuls où les travaux d'aménagement du port modifient les conditions écologiques. Les dragages aussi ont parfois causé d'importantes régressions; dans certain cas d'ailleurs, la suspension de ces opérations semble permettre une certaine reconquête du milieu par les Posidonies.

D'autre part, les herbiers situés dans les baies des Pyrénées-Orientales se caractérisent tous par le fait qu'ils ne forment pour ainsi dire pas de mattes; l'épaisseur de celles-ci ne dépasse jamais 80 cm (MOLINIER et PICARD, 1952). Sans doute faut-il attribuer ce phénomène à la nature cristallophyllienne des roches de cette région, où l'érosion et la formation de sédiments sont beaucoup plus lentes que dans les parties orientales des côtes méditerranéennes françaises.

Troisième caractéristique générale des herbiers de cette région : les Posidonies n'y colonisent que rarement les fonds situés à plus de 17 m de profondeur. De façon exceptionnelle, il est possible de trouver quelques touffes entre -17 et -23 m, mais les grands herbiers se développent en général entre -2 et -15 m. Ceci s'explique par le fait qu'à partir de 20 m

de profondeur environ, les fonds sableux favorables à l'installation des herbiers de Posidonies font place aux fonds vaseux côtiers jamais occupés par les Monocotylédones marines.

Enfin, une caractéristique importante des herbiers de ces régions est constituée par l'absence des Cymodocées, absence n'ayant pas encore fait l'objet d'une explication satisfaisante. Il ne peut s'agir d'une limite d'aire, puisque *Cymodocea nodosa* est connue dans toute la Méditerranée, et même dans l'Atlantique jusqu'au Canaries et au Sénégal. Cette espèce est pourtant fréquente sur les côtes sableuses au Nord des Pyrénées; nos dragages semblent prouver qu'elle y recherche surtout les embouchures de rivières. Selon MOLINIER et PICARD (1952), des Cymodocées se retrouvent en épaves dans les criques de la côte des Pyrénées-Orientales et, pourtant, il ne se produit pas d'enracinement de ces boutures. Ces auteurs émettent au sujet de ce phénomène la même hypothèse que celle par laquelle ils tendent à expliquer la régression des herbiers de Posidonies dans la région : il s'agirait d'une modification survenue dans les conditions climatiques. Mais peut-être d'autres raisons peuvent-elles être invoquées ? *Cymodocea nodosa* montre d'évidentes affinités subtropicales, illustrées surtout par sa distribution dans l'Atlantique où elle remonte à peine vers le Nord, alors que vers le Sud, comme nous venons de le voir, elle atteint la Sénégambie. Elle serait d'ailleurs venue de la mer Rouge et de l'océan Indien (OSTENFELD, 1918). Il se pourrait donc que, dans les eaux agitées et légèrement plus froides des côtes des Pyrénées-Orientales, les exigences de température de la Cymodocée ne soient que tout juste satisfaites; de ce fait, sa tolérance vis-à-vis d'autres facteurs comme la nature du substrat et la salinité diminuerait, ce qui expliquerait sa préférence pour les embouchures de rivières.

*
**

Dans la région de Banyuls, nous avons étudié tout spécialement l'herbier le plus étendu, celui du Racou, le seul qui présente une superficie et une vigueur suffisantes permettant des dragages assez fréquents sans risques de destructions définitives. Cet herbier se trouve devant les derniers éperons, côté nord, des Pyrénées; à 1 km plus au Nord commencent les plages immenses du golfe du Lion. Il n'y a pas à cet endroit, de véritable baie; tout au plus peut-on parler d'un abri formé par une courbure de la côte protégeant un peu les eaux côtières de la tramontane. Cette protection est d'ailleurs peu efficace; dans l'ensemble l'herbier du Racou est situé dans une zone d'eaux plutôt agitées; aussi, les feuilles de Posidonies tombant en automne ne se décomposent-elles pas sur place, mais sont rejetées à la plage où elles forment des « banquettes » importantes.

Le fond sableux, au Racou, descend en pente douce; l'herbier apparaît vers 2 à 3 m de profondeur, s'épanouit avec vigueur entre 4 et 8 m et disparaît vers 10 à 11 m. Il n'y a pour ainsi dire pas de matte, mais l'herbier est dense et les feuilles atteignent, vers le milieu de l'été, une longueur importante (80 cm et plus).

Nous avons pu réunir quelques données concernant la pénétration de la lumière et la vitesse de croissance de cet herbier. Ces mesures n'ont pas été effectuées de façon suivies et ne peuvent être considérées que comme de simples indications, donnant un ordre de grandeur. Les autres facteurs : température, thermocline, salinité, vents ont été discutés précédemment (pp. 7 à 15).

Pour la mesure de la pénétration de la lumière nous avons utilisé un appareil mis au point par A. BARA et J. J. CAPART (Bruxelles, non publié) (*). Il s'agit d'un luxmètre placé dans un bloc en matière plastique transparente, relié à un galvanomètre rendu étanche par le même procédé (fig. 12). La sensibilité du galvanomètre peut être modifiée de façon très simple : il

(*) Nous remercions Monsieur J. THÉODOR d'avoir bien voulu mettre cet appareil à notre disposition.

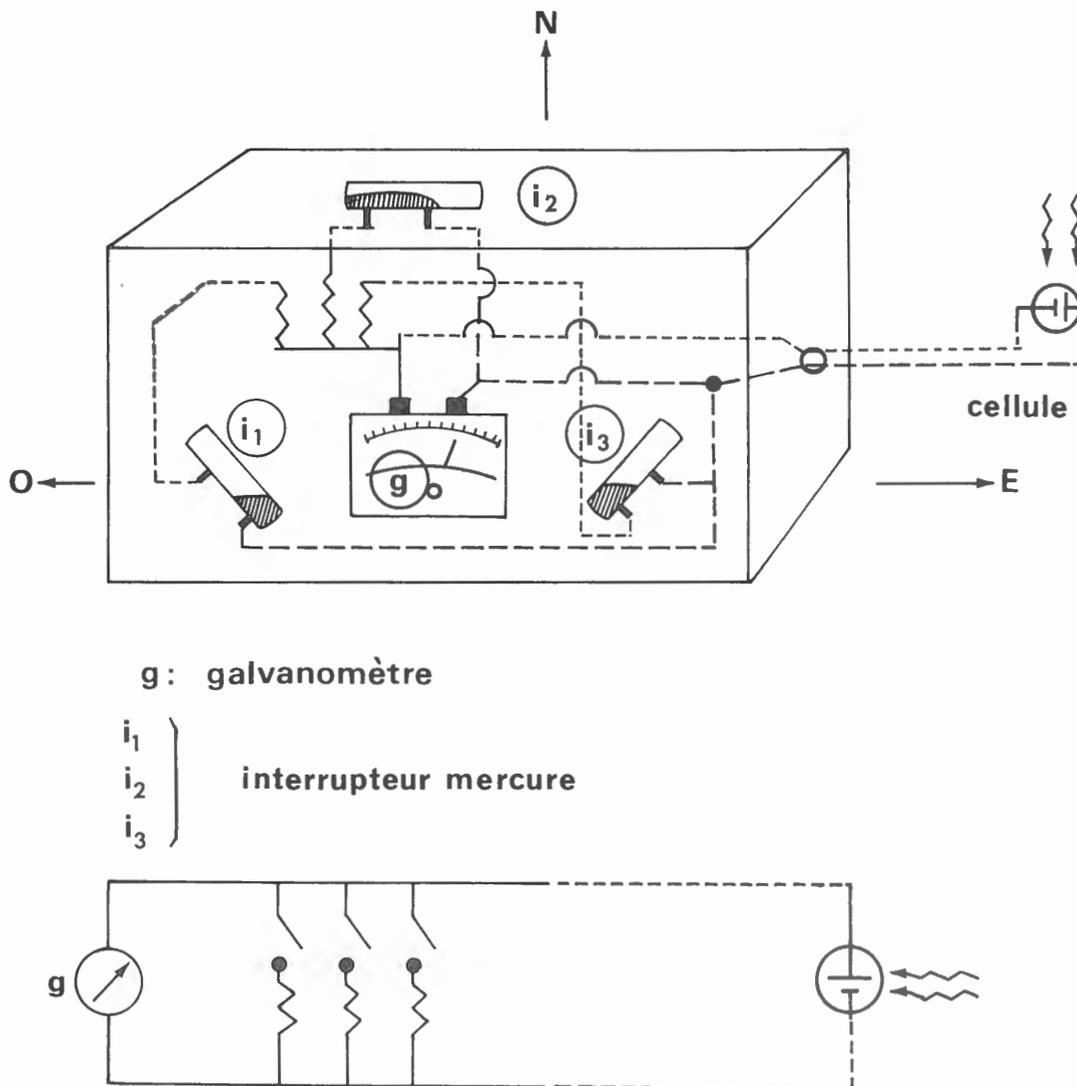


FIG. 12. — Appareil utilisé pour la mesure de la pénétration de la lumière dans l'eau de mer.
La cellule ne mesure que la lumière venant d'en haut (A. BARA et J. J. CAPART, non publié).

suffit de changer la position de l'appareil, ce qui fait fonctionner de petits interrupteurs à mercure. Placé sur la face « sud » l'appareil dispose d'une sensibilité minimale, et 1 degré de l'échelle représente 1.457 lux.

Sur la face ouest	1 degré = 132,5 lux.
Sur la face est	1 degré = 14,72 lux.
Sur la face nord	1 degré = 2,94 lux.

Remarquons que l'appareil mesure surtout la lumière venant d'en haut et qu'il pourrait donc être perfectionné de façon à mieux lui faire mesurer la lumière diffuse.

Voici quelques résultats obtenus au moyen de cet appareil :

A. — Le Racou; 11.8.1966; brouillard, visibilité très mauvaise, calme plat.

1. En surface, avant la plongée (10 h 20)	27.683 lux.
En surface, après la plongée (10 h 40)	29.140 lux.
Soit en moyenne environ	28.400 lux.
2. Au niveau de l'extrémité des feuilles de Posidonies, à 9 m de profondeur	2.915 lux, soit 10,3 %.
3. Au niveau des rhizomes de Posidonies	103 lux, soit 0,4 %.

B. — Alors que la plongée précédente avait été effectuée dans une partie très dense de l'herbier du Racou, sur un fond de 9,50 m de profondeur, la plongée suivante se rapporte à la partie déjà clairsemée de ce même herbier situé à 11 m de profondeur : le Racou; 8.9.1966; 9 h 30 à 10 h; brouillard.

1. En surface (moyenne)	29.150 lux.
2. Au niveau de l'extrémité des feuilles de Posidonies, à 11 m de profondeur	3.050 lux, soit 10,5 %.
3. Au niveau des rhizomes de Posidonies (-11,50 m)	680 lux, soit 2,3 %.

C. — Le Racou; 9.5.1967; 9 h 30 à 10 h; soleil.

1. Surface	50.000 lux.
2. Extrémité des feuilles (-6 m)	5.035 lux, soit 10,1 %.
3. Niveau des rhizomes (-6,50 m)	675 lux, soit 1,4 %.

Ces trois séries de mesures n'ont pas de valeur absolue, mais elles permettent de dire que, dans les grandes lignes, 10 % environ de la lumière disponible en surface atteint les feuilles d'un herbier situé entre 6 et 11 m de profondeur, du moins pendant la période estivale et entre 9 et 10 h du matin. Au niveau des rhizomes cette proportion s'établit, selon la densité de l'herbier, entre 0,3 et 2 %. La forte différence entre l'intensité lumineuse atteignant les feuilles et celle parvenant aux rhizomes explique pourquoi le groupement algal colonisant les feuilles de Posidonies comporte de nombreuses espèces héliophiles, alors que celle des rhizomes présente un caractère nettement sciaphile.

Des mesures effectuées dans la baie de Banyuls, le 10 septembre 1966 à 11 h 30, par temps de soleil légèrement voilé, donnent à peu près les mêmes proportions malgré l'heure plus tardive et donc la position plus verticale du soleil :

1. Surface	61.200 lux.
2. Extrémité des feuilles (-10 m)	5.500 lux, soit 9,0 %.
3. Rhizomes (-10,50 m); très variable	de 150 à 880 lux, soit 0,2 à 1,4 %.

La dernière mesure varie beaucoup selon l'emplacement choisi pour la cellule : sous une touffe, ou entre deux touffes.

Répetons que ces mesures ne constituent que des « coups de sonde ». Leurs résultats relativement constants permettent cependant de supposer qu'elles fournissent une approximation suffisante pour la période allant de début mai à fin septembre; elles mériteraient d'être complétées par des mesures effectuées à d'autres périodes de l'année. Pour être vraiment comparables, elles devraient toujours avoir lieu aux environs de midi.

Nous avons essayé aussi d'obtenir quelques données concernant la vitesse de croissance des feuilles de Posidonies. Ayant dû renoncer, pour diverses raisons, aux plongées trop fréquen-

tes et donc aux mesures *in situ*, nous nous sommes contenté de prendre de temps en temps une centaine de feuilles dans les lots récoltés par dragage au Racou. Les graphiques (fig. 13) matérialisent quelques résultats obtenus de cette façon; ils représentent quatre séries de mesures de cent feuilles, choisies pendant la période de croissance. Les feuilles ont été groupées par

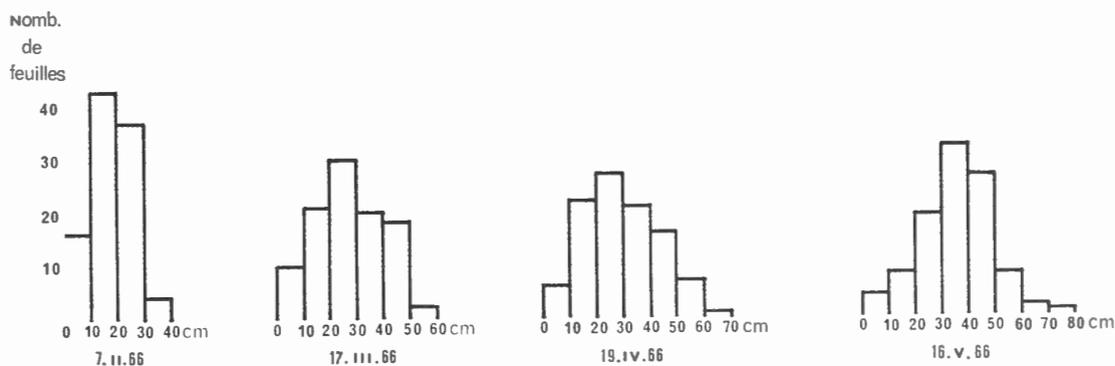


FIG. 13. — Région de Banyuls, herbier du Racou. Vitesse de croissance des feuilles (voir texte pp. 38 et 40).

catégories de longueur (de 0 à 10 cm, de 10 à 20 cm, etc.); chaque colonne représente le nombre de feuilles par catégorie. Ces graphiques permettent de faire les constatations suivantes :

1. Début février, il n'y a pour ainsi dire plus de feuilles de l'année précédente; le premier graphique représente donc un lot de feuilles nouvelles dont la croissance a débuté après les gros coups de mer du mois d'octobre et s'est poursuivie, très lentement, pendant toute la période hivernale. Les feuilles très jeunes, de 0 à 10 cm, y sont nombreuses, et les autres ne dépassent pas 40 cm de longueur. Le maximum s'établit pour la colonne de 10 à 20 cm (43 %).

2. Ensuite, la croissance s'accélère progressivement. Le 17 mars, 20 % des feuilles se trouvent déjà dans la catégorie de 30 à 40 cm, et il y en a presque autant dans celle de 40 à 50 cm. Quelques-unes dépassent même 50 cm. Le maximum s'établit pour la catégorie de 20 à 30 cm.

3. Le 19 avril, l'allure générale du graphique n'a guère changé, mais les feuilles se sont encore allongées. Il y a de moins en moins de feuilles très jeunes, ce qui indique un début de ralentissement de la croissance. Les feuilles les plus anciennes sont arrachées avant d'avoir atteint une grande longueur. Un grand nombre de feuilles vigoureuses atteignent 60 et même 70 cm.

4. Enfin, le 16 mai, la maturité est atteinte. Il n'y a presque plus de feuilles très jeunes; la plupart des feuilles adultes se situent dans les catégories de 20 à 60 cm, et quelques-unes dépassent 70 cm avec un maximum, pour le Racou, de 76 cm. C'est la catégorie de 30 à 40 cm qui est la mieux représentée (32 %); elle est suivie de près par celle de 40 à 50 cm (26 %).

Par la suite, la croissance s'arrête pratiquement; le graphique du 18 juin (non représenté) ne diffère pour ainsi dire plus de celui du 16 mai. En juillet beaucoup de feuilles longues montrent déjà des extrémités dépérissantes et souvent partiellement arrachées; en septembre,

l'herbier est en mauvais état et à chaque « coup de mer » automnal de grandes quantités de limbes sont enlevées; fin octobre, il ne reste plus que des bouquets de gaines entourant quelques feuilles jeunes et courtes.

Ici encore, la méthode est approximative et devrait être complétée par des mesures plus précises.

*
**

Les autres herbiers étudiés dans la région de Banyuls sont les suivants :

1° Dans la baie de Banyuls, près du Laboratoire Arago, entre la jetée du port et celle qui va à l'île Grosse, se trouve un herbier situé entre 5 et 10 m de profondeur. Il n'est pas très étendu mais en bon état, et présente les mêmes caractéristiques que l'herbier du Racou : peu ou pas de matte, eaux agitées, feuilles dépérissantes dès les mois de juillet-août, profondeur moyenne. Seule différence : les eaux présentent régulièrement une turbidité importante provoquée tantôt par le torrent local, la Bayorie, tantôt par les tempêtes fréquentes qui remettent en suspension les sédiments de la baie.

2° Pas loin de là, au pied de l'île Grosse, de nombreuses touffes plus ou moins isolées de Posidonies se développent entre 14 et 17 m de profondeur. Elles sont situées, le plus souvent, dans les fentes des rochers, mais il existe aussi, contre la base des rochers, un herbier clairsemé installé sur sables. Les Posidonies y sont moins vigoureuses que celles de l'herbier précédent, ou du Racou; la profondeur plus grande provoque une colonisation plus tardive par les épiphytes et met aussi l'herbier à l'abri de la plupart des coups de mer, qui ne doivent s'y faire sentir que rarement. En tout cas, dans l'ensemble l'herbier ne semble pas y trouver les conditions optimales pour son développement.

3° Toujours dans la baie de Banyuls, mais plus au large, M. MABIT, plongeur attaché au Laboratoire Arago, a trouvé un petit herbier situé à 22 m de profondeur. Malheureusement, cette découverte s'est faite peu avant notre départ; nous n'avons pu réunir que peu de données à son sujet.

4° Entre Banyuls et la frontière espagnole, dans la baie de Peyrefitte, se trouve un bel herbier déjà décrit par MOLINIER et PICARD (1952) et présentant un certain nombre de caractéristiques originales. Il est abrité des vents du Nord et du Nord-Ouest, très fréquents dans la région; aussi, ne trouve-t-on pas de « banquettes » sur la plage. Les eaux sont légèrement plus chaudes, ce qu'atteste la présence de groupements à Padines et Acétabulaires sur les fonds à galets de 0,50 à 3 m de profondeur. Cette situation plus abritée se traduit, en ce qui concerne les épiphytes sur Posidonies, par une avance de dix à quinze jours dans la colonisation des feuilles, ceci par rapport à ce qui se passe dans la baie de Banyuls et au Racou.

D'autre part, l'herbier de Peyrefitte est installé sur un fond formé surtout de gros galets et de rochers arrondis. Selon MOLINIER et PICARD (1952), il se serait d'abord développé dans les interstices entre les galets et aurait envahi tout le fond par la suite, formant des « mattes de faible épaisseur ». Le lecteur pourra trouver, dans l'étude que nous venons de citer, une description détaillée de cet herbier, accompagné d'un schéma (pp. 192-193). Remarquons en passant que les mêmes auteurs ont décrit aussi (p. 193) les herbiers de la baie de Banyuls. Cependant, par suite des travaux d'aménagement du port, la situation y a fort changé et la descrip-

tion ne correspond plus du tout à ce que nous avons trouvé sur place 15 ans plus tard. A Peyrefitte, au contraire, l'herbier ne semble guère avoir évolué; dans ce cas, la description citée reste valable.

L'essentiel de nos récoltes provient donc des localités décrites ci-dessus : le Racou, les trois stations de la baie de Banyuls et la baie de Peyrefitte. Cependant, quelques prélèvements proviennent d'autres endroits : l'anse des Elmes (herbier assez abrité à 2 à 4 m de profondeur); le cap Oullestreil (herbier entre 15 et 18 m de profondeur, eaux agitées); le cap l'Abeille (touffes isolées entre 20 et 22 m de profondeur).

*
**

A Villefranche, nos récoltes ont été moins fréquentes; elles proviennent des herbiers suivants :

1° Dans la baie de Villefranche même, les Posidonies ont été récoltées devant la Station zoologique. A faible profondeur le sable y est colonisé par une pelouse de Cymodocées; à partir de 2 m environ, celles-ci font place aux Posidonies qui occupent les fonds jusqu'à -18 m. Plus bas, les sables sont remplacés par les fonds vaseux du centre de la baie, fonds jamais colonisés par l'herbier. Les échantillons provenant des dragages et des plongées effectuées à cet endroit sont en assez mauvais état et, à certains moments de l'année, complètement envahis par les Ectocarpales. L'agitation de l'eau y est assez faible.

2° L'anse des Fosses. La plupart des récoltes que nous avons pu faire dans la région de Villefranche proviennent de l'anse des Fosses et environs, c'est-à-dire de la côte sud de la presqu'île de Saint-Jean-Cap-Ferrat. Entre 5 et 15 m de profondeur, le fond y est constitué de grandes dalles rocheuses inclinées vers le large et délimitant entre elles des chenaux assez larges où des sédiments sableux se sont accumulés. L'herbier de Posidonies s'y développe avec vigueur dans des eaux d'ailleurs beaucoup plus agitées que celles de la baie de Villefranche.

3° Toujours devant Saint-Jean-Cap-Ferrat, mais plus au large, nous avons essayé de récolter par dragage des Posidonies se développant sur des fonds de 25 à 35 m de profondeur, avec des résultats très variables; le fond y semble très irrégulier, la drague s'accroche souvent, et l'herbier n'est pas continu; par temps un peu agité le travail de récolte devient, dans ces conditions, très peu rentable. Quelques beaux échantillons y ont pourtant été prélevés.

4° Ce n'est que vers la fin de notre séjour que nous avons eu l'occasion d'effectuer des dragages devant le port de Saint-Jean-Cap-Ferrat, donc à l'est de la presqu'île, où se trouve sur fond sableux un vaste herbier vigoureux atteignant la profondeur de 35 à 40 m. Nous avons pu y récolter quelques échantillons intéressants.

*
**

Selon OLLIVIER (1929) l'herbier de Posidonies atteint en divers endroits de la Côte d'Azur des profondeurs de 50 m et peut-être plus. N'ayant pu disposer que d'embarcations légères, il ne nous a pas été possible de récolter des échantillons dans cette zone plus profonde. Il est probable que la flore épiphyte des Posidonies se développant à ces niveaux montre encore des différences par rapport à celle de 30 à 35 m que nous avons pu examiner. Nous espérons avoir ultérieurement l'occasion de combler cette lacune.

DEUXIÈME PARTIE

LA FLORE ÉPIPHYTE

CHAPITRE III. GÉNÉRALITÉS.

La deuxième partie de ce travail sera consacrée à la liste de toutes les algues pluricellulaires rencontrées — dans les régions de Banyuls-sur-Mer et de Villefranche-sur-Mer — sur les feuilles de Posidonies. Elle réunit les données publiées par HAMEL (1924-1930, 1930, 1931-1939), FELDMANN (1937), FELDMANN et HAMEL (1936), HAMEL et LEMOINE (1953) et celles fournies par nos relevés effectués d'août à octobre 1965, de janvier à octobre 1966 et lors de quelques brefs passages dans ces régions au cours de l'été 1967.

Nous n'avons pas étudié les Cyanophycées, d'ailleurs peu nombreuses et rarement fixées sur la Posidonie elle-même.

§ 1. ORIGINALITÉ DE LA FLORE ÉPIPHYTE ÉTUDIÉE.

La flore épiphyte des feuilles de Posidonies présente un caractère profondément original, ce qui ressort clairement de l'étude phytosociologique exposée dans la troisième partie de ce travail. En bref, nous pouvons déjà dire ici que la nature très particulière du substrat, formé de feuilles immergées et caduques, détermine l'apparition de plusieurs espèces caractéristiques (7 au total) dont *Myrionema orbiculare*, *Giraudya sphacelarioides*, *Castagnea cylindrica* et *Castagnea irregularis*, espèces fréquentes liées à ce substrat et n'ayant jamais été récoltées ailleurs que sur les feuilles de Posidonies, du moins en ce qui concerne les régions étudiées. De plus il s'avère qu'un certain nombre d'espèces, parmi lesquelles beaucoup de Mélobésiées, trouvent de toute évidence leur milieu optimal à la surface des feuilles des Monocotylédones marines, phénomène d'ailleurs connu de toutes les mers tempérées, tropicales et subtropicales du globe. Nous avons eu l'occasion d'examiner des Cymodocées — *Cymodocea serrulata* (R. BR.) ASCHERS. et MAGNUS — récoltées sur les côtes orientales de l'Afrique, dans la région de Mombasa; elles étaient couvertes d'une véritable carapace de Mélobésiées, exactement comme les Zostères, Cymodocées et Posidonies de nos côtes. C'est sur cette carapace que s'installent la plupart des autres épiphytes. Il en est de même dans le cas des *Thalassia testudinum* KOENIG de la mer des Caraïbes (HUMM, 1964).

§ 2. COMPOSITION GLOBALE DE LA FLORE ÉPIPHYTE ÉTUDIÉE.

La flore épiphyte rencontrée au cours de ce travail comporte — Cyanophycées non comprises — 94 espèces dont :

8 Algues Vertes, soit	8,5 % de l'ensemble.
26 Algues Brunes, soit	27,7 % de l'ensemble.
60 Algues Rouges, soit	63,8 % de l'ensemble.

Les Algues Rouges se répartissent comme suit :

2 Bangiales, soit	2,1 % de l'ensemble.
3 Acrochaetiales, soit	3,2 % de l'ensemble.
2 Gigartinales, soit	2,1 % de l'ensemble
4 Rhodyméniales, soit	4,3 % de l'ensemble.
7 Cryptonémiales, soit	7,4 % de l'ensemble.
2 Bonnemaisoniales, soit	2,1 % de l'ensemble.
40 Cérámiales, soit	42,6 % de l'ensemble.

La figure 14 montre le spectre qui se dégage ainsi. En le comparant avec celui (fig. 15) qu'obtient BOUDOURSQUE (1968) pour les épiphytes des rhizomes de Posidonies et avec celui

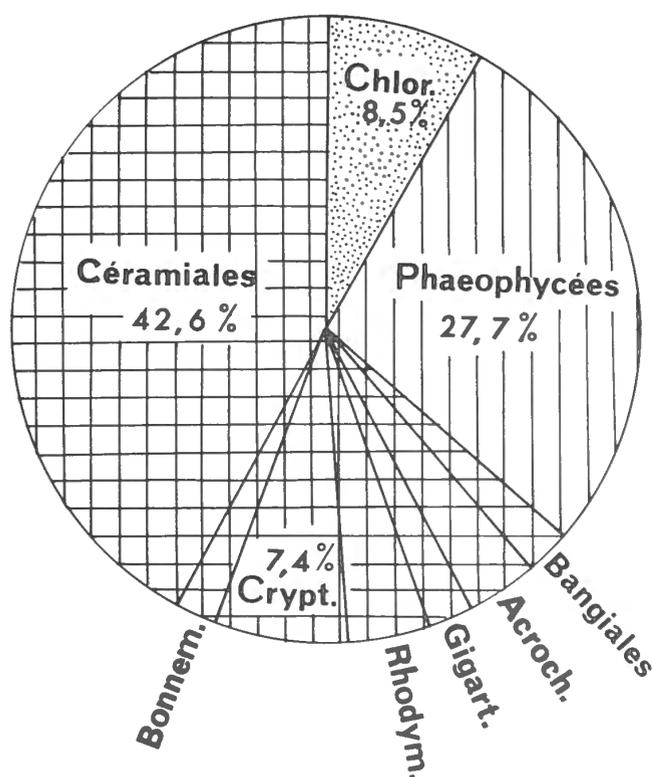


FIG. 14. — Spectre de répartition des espèces épiphytes des feuilles de Posidonies.

(fig. 16) de la flore globale de la région de Banyuls (d'après J. FELDMANN, 1937, in BOUDOURSQUE, 1968), nous pouvons constater les différences suivantes :

- 1° Les Chlorophycées de la flore des feuilles sont peu nombreuses.
- 2° Les Phéophycées, par contre, sont plus nombreuses que sur les rhizomes et dépassent même le pourcentage qu'elles atteignent dans la flore globale.
- 3° La flore des feuilles ne comporte ni Némalionales, ni Géliidiales; celle des rhizomes se caractérise par l'absence de Bangiales, d'Acrochaetiales et de Némalionales.

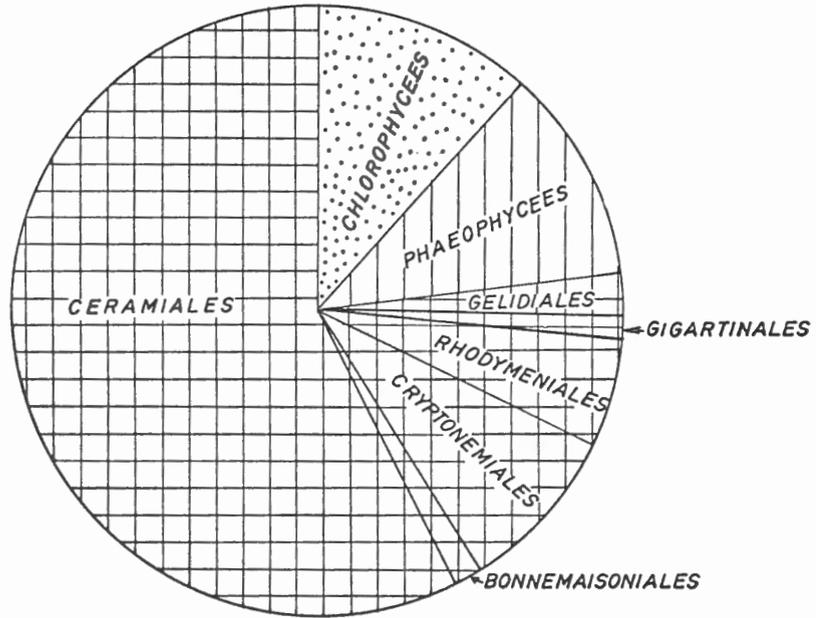


FIG. 15. — Spectre de répartition des espèces épiphytes des rhizomes de Posidonies (BOUDOURESQUE, 1968).

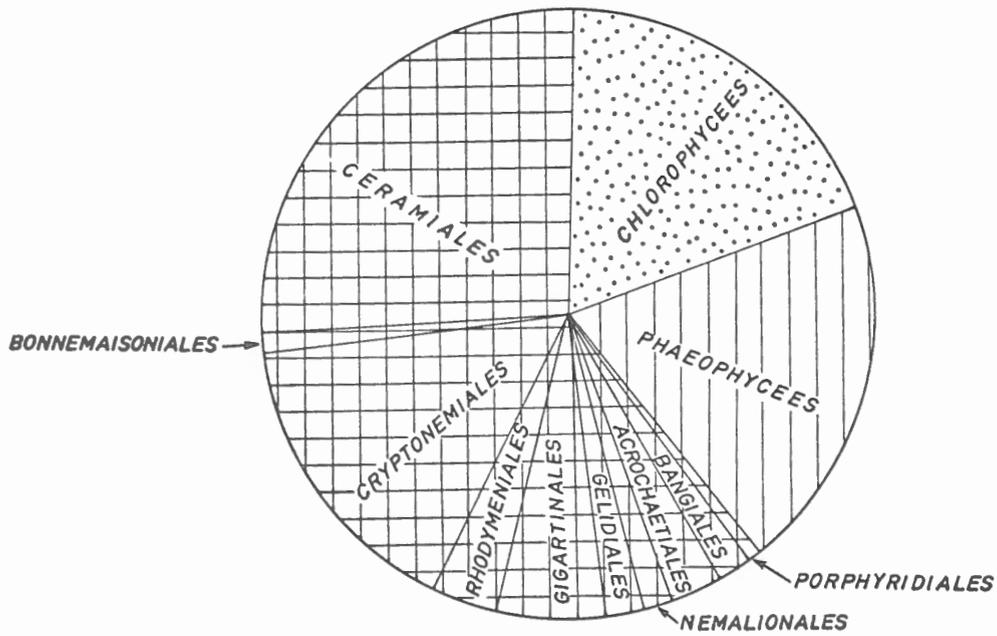


FIG. 16. — Spectre de répartition de la flore globale (d'après J. FELDMANN, 1937, in BOUDOURESQUE, 1968).

4° La quantité de Cryptonémiales de la flore des feuilles correspond sensiblement à celle des rhizomes; elle est moins importante que dans la flore globale.

5° Enfin, le rôle que jouent les Cériamiales dans la flore des feuilles est d'importance intermédiaire entre celui qu'elles ont dans la flore globale (1/4 environ), et leur dominance absolue dans la flore des rhizomes (fig. 15).

Bien entendu, les chiffres donnés ne constituent que des moyennes et ne tiennent pas compte des variations selon la profondeur ou les saisons.

Si, maintenant, nous établissons le spectre en tenant compte, pour chaque espèce, de son degré de recouvrement, nous obtenons ce qu'on pourrait appeler le spectre physiologique (ou

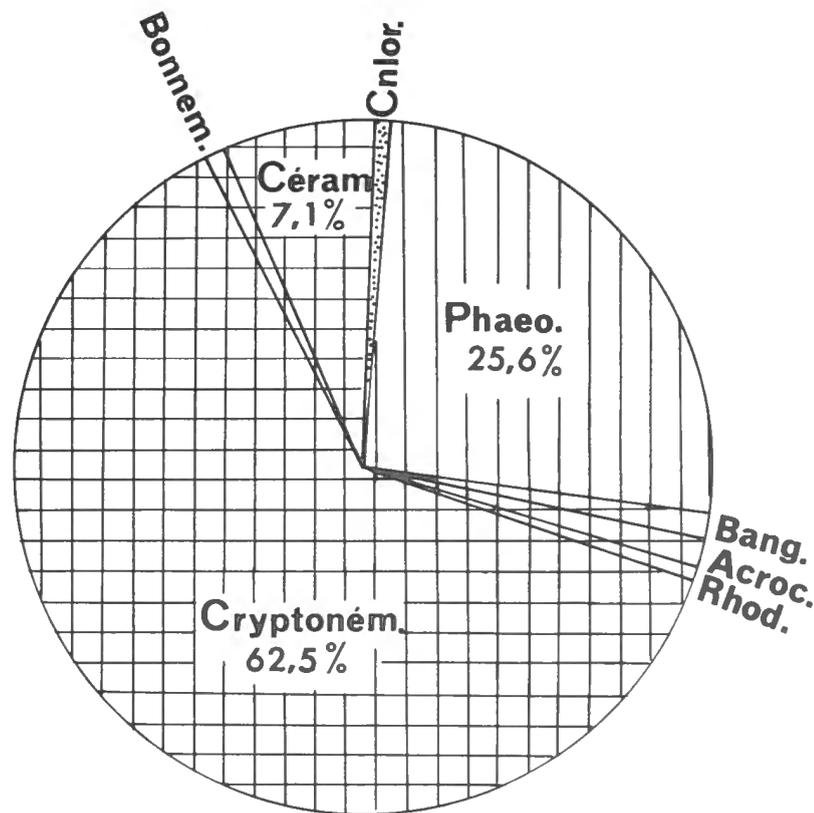


FIG. 17. — Spectre physiologique de distribution des espèces (épiphytes sur les feuilles de Posidonies) entre les grands groupes systématiques.

« pondéré », ou encore « corrigé »), spectre qui présente, dans le cas qui nous occupe, une image très différente de celle donnée par le spectre brut. La figure 17 nous montre, en effet, qu'il ne subsiste plus que trois groupes de quelque importance. Les Chlorophycées disparaissent presque totalement; le rôle qu'elles jouent parmi la flore épiphyte des feuilles est négligeable. Il en est de même pour la plupart des ordres de Rhodophycées à l'exception de deux. Les trois groupes systématiques qui subsistent sont :

1° Les Phéophycées : environ 1/4 de l'ensemble. Ceci est dû principalement à l'abondance d'espèces caractéristiques du groupement, telles que *Myrionema orbiculare*, *Giraudya sphacelarioides* et les *Castagnea*.

2° Les Cryptonémiales forment le groupe largement dominant (62,5 %) grâce à l'abondance des Mélobésiées.

3° Les Cérámiales prennent assez peu de place (7,1 %) malgré leur grand nombre d'espèces.

Dans les grandes lignes il est donc possible de dire que, si l'on fait intervenir l'aspect quantitatif, la flore épiphyte des feuilles de Posidonies est constituée de : 2/3 de Cryptonémiales, 1/4 de Phéophycées et 1/14 de Cérámiales, le reste étant formé d'un grand nombre d'espèces appartenant aux groupes les plus divers, mais qui n'apparaissent que de façon accidentelle et sporadique dans les relevés.

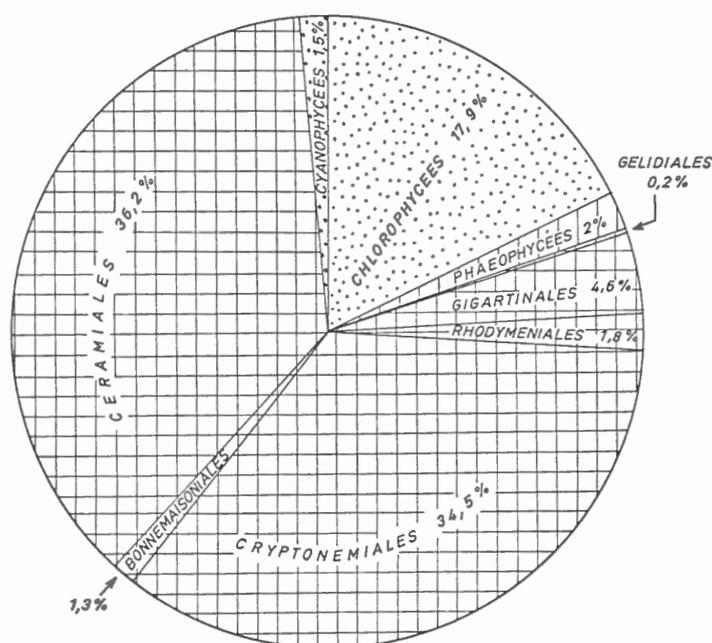


FIG. 18. — Epiphytes des rhizomes de Posidonies. « Spectre physiologique » de distribution des espèces entre les grands groupes systématiques (BOUDOURESQUE, 1968).

Remarquons pour terminer que ce spectre physiologique est assez différent de celui (fig. 18) que publie BOUDOURESQUE (1968) pour les épiphytes des rhizomes. Dans ce cas, les Chlorophycées jouent un rôle important au sein du groupement, et ce sont au contraire les Phéophycées qui s'effacent presque totalement. Les Cérámiales sont très abondantes (36,2 %) et les Cryptonémiales, bien que fréquentes, sont loin d'atteindre le pourcentage de 62,5 qu'elles atteignent dans le cas des épiphytes des feuilles.

Répetons que les chiffres obtenus constituent des moyennes; les différences selon la profondeur, les saisons, etc. seront exposées dans la troisième partie de cette étude.

CHAPITRE IV.

INVENTAIRE DES ÉPIPHYTES SUR FEUILLES DE POSIDONIES.

§ 1. LES ALGUES ROUGES.

1. *Erythrotrichia carnea* (DILLWYN) J. AGARDH est très fréquent dans nos relevés. C'est typiquement un épiphyte de second degré; il ne se développe jamais directement sur les feuilles de Posidonies, mais s'installe toujours sur d'autres épiphytes et tout particulièrement sur les Cérámiales. Comme ces dernières se développent surtout de mai à octobre, on rencontre *Erythrotrichia carnea* pendant la même période; il peut se développer en hiver et au début du printemps, mais sur d'autres supports que les épiphytes de la Posidonie. Nos échantillons proviennent de Villefranche et de Banyuls, et ont été récoltés entre 6 et 25 m de profondeur. Il s'agit, en général, d'exemplaires assez petits (300 à 500 μ de longueur) sur lesquels des phénomènes de reproduction n'ont pas été observés.

2. *Goniotrichum alsidii* (ZANARDINI) HOWE est un peu moins fréquent sur Posidonies que l'espèce précédente. Comme cette dernière, *G. alsidii* s'installe rarement sur la feuille de Posidonie elle-même, mais recherche plutôt des supports intermédiaires. L'espèce est fréquente aussi sur Cérámiales, mais dans ce cas elle reste beaucoup plus petite, au point qu'on pourrait parfois la confondre avec l'*Erythrotrichia carnea*, dont elle se distingue par ses filaments à paroi cellulaire beaucoup plus épaisse. Nous l'avons rencontrée assez régulièrement, à Banyuls et à Villefranche, entre 5 et 25 m de profondeur. FUNK (1955) la signale à 35 m dans la région de Naples. Elle apparaît dans nos relevés de mars à septembre.

3. *Acrochaetium daviesii* (DILLWYN) NAEGELI apparaît dans de nombreux relevés. Cette espèce se développe surtout sur les bords de la feuille de Posidonie, formant parfois de véritables franges de couleur rose. De temps en temps elle s'installe sur la face supérieure de la feuille, en individus isolés atteignant 1 à 2 mm de haut. Elle a été récoltée entre 5 et 25 m de profondeur, de mars à août; monospores d'avril à août; nous avons observé plusieurs fois la présence de tétraspores cruciées décussées (fig. 19 et 20).

4. *Acrochaetium savanium* (MENEGHINI) NAEGELI n'est cité ici que pour mémoire. En effet, nous avons cru pendant longtemps qu'il y avait, sur les feuilles de Posidonies, deux *Acrochaetium* fréquents : *A. daviesii* et *A. savianum*. Un examen plus approfondi de nos échantillons a montré que tous les exemplaires déterminés antérieurement comme appartenant à l'espèce *A. savianum* montrent, vers la base des filaments dressés, la même disposition des spores et la même épaisseur des parois cellulaires que dans le cas d'*A. daviesii*. Jusqu'à preuve du contraire nous rapportons donc tous nos exemplaires à cette dernière espèce.

5. *Acrochaetium virgatulum* (HARVEY) J. AGARDH est beaucoup plus rare sur les feuilles de Posidonies; il a été récolté dans la baie de Peyrefitte (entre Banyuls et la frontière espagnole),

dans un herbier situé à 7 m de profondeur. Ces échantillons atteignent 1 à 2 mm de haut. J. FELDMANN (1937-1942) le signale surtout en hiver et au printemps (janvier-avril), sur Posidonies. Monospores observées en juillet.

6. *Calosiphonia vermicularis* (J. AGARDH) SCHMITZ est beaucoup plus rare sur les feuilles que sur les rhizomes de Posidonies. Nous avons récolté de petits exemplaires de cette espèce (0,5 cm maximum); elle était abondante sur des gorgones couvertes d'épiphytes récoltées par J. THEODOR. Par contre, elle peut être considérée comme accidentelle dans le groupement d'épiphytes étudié dans ce travail.

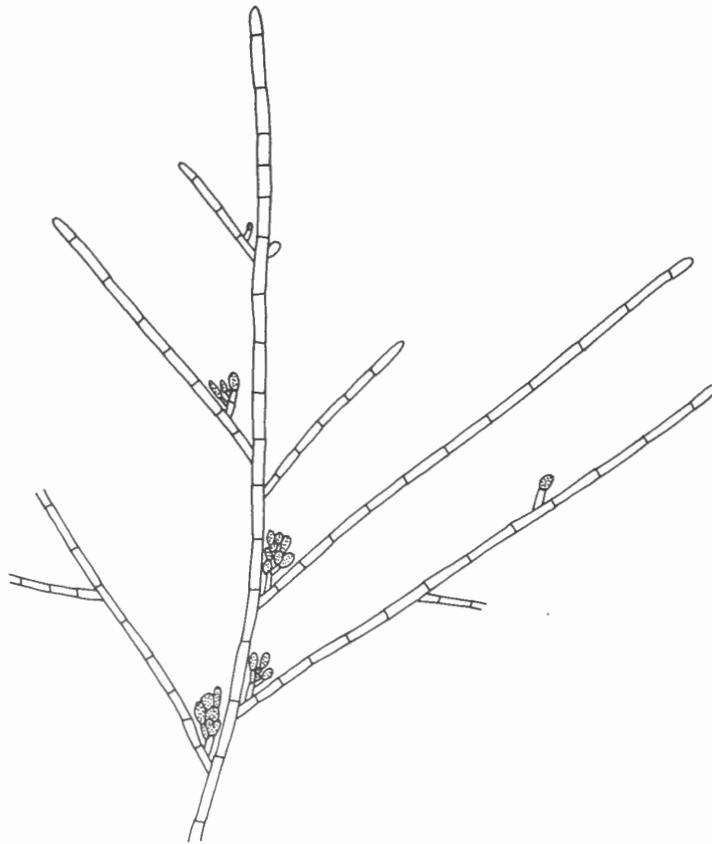


FIG. 19. — *Acrochaetium daviesii*. Aspect général de la ramification et de la disposition des monospores. (Gross. 20x.)

7. *Rhodophyllis appendiculata* J. AGARDH se comporte comme *Calosiphonia vermicularis*; au cours de notre étude, nous n'avons trouvé que deux exemplaires de cette espèce; ils se trouvaient collés par accident sur une feuille de Posidonie.

8. *Gloiocladia furcata* (AGARDH) J. AGARDH est, comme les deux espèces précédentes, fréquent sur les rhizomes et rare sur les feuilles de Posidonies.

9. *Botryocladia chiajeana* (MENECHINI) KYLIN se comporte encore de la même façon; nous ne l'avons récolté qu'une seule fois sur les feuilles de Posidonies.

10. *Botryocladia boergesenii* J. FELDMANN est, lui aussi, accidentel sur les feuilles de Posidonies. Nous l'avons rencontré aussi sur les gorgones récoltées par J. THEODOR.

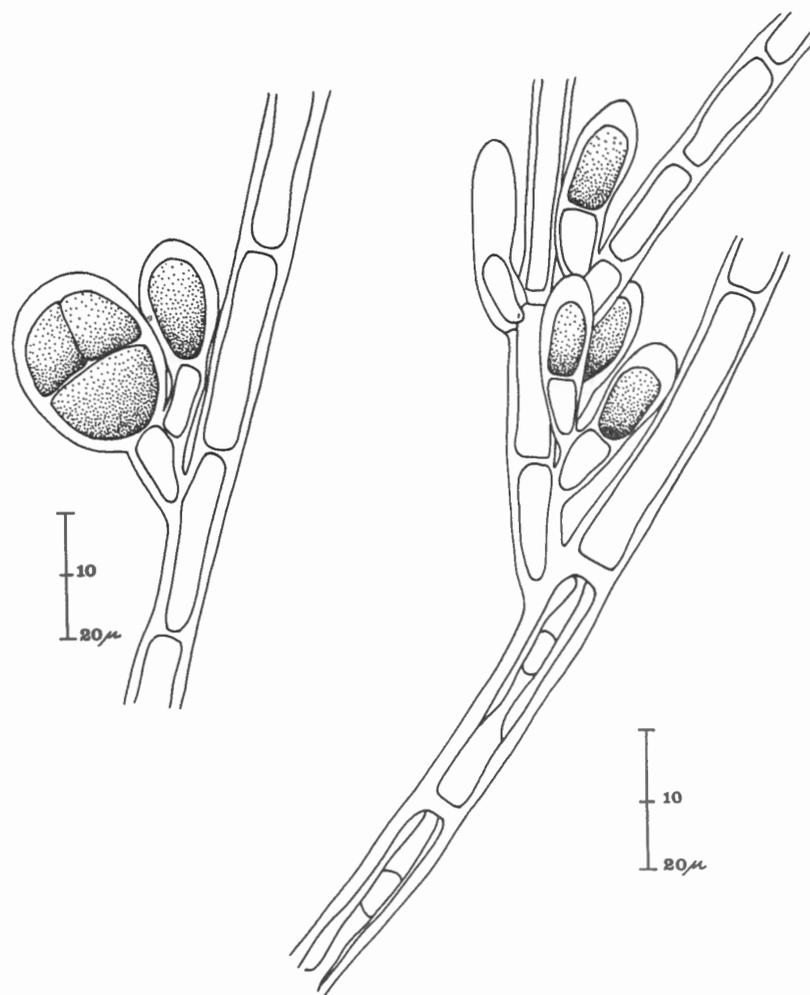


FIG. 20. — *Acrochaetium daviesii*; monospores et tétraspores.

11. *Champia parvula* (C. AGARDH) HARVEY. Parmi les Algues Rouges dressées, épiphytes des feuilles de Posidonies, *Champia parvula* fait partie des plus fréquentes. Sur ce support particulier, la plupart des exemplaires ne dépassent pas 1 cm de haut (exceptionnellement 2 cm) et sont le plus souvent stériles. Dans ce cas, l'espèce se distingue difficilement de *Chylocladia verticillata* (LIGHTFOOT) BLIDING; en juillet, pourtant, nous avons pu observer des cystocarpes sur quelques exemplaires bien développés. Cette espèce montre une préférence très nette pour les bords de la feuille; elle s'installe le plus souvent sur une Mélobésiée servant de support intermédiaire. Nous l'avons récoltée d'avril à septembre, entre 5 et 25 m de profondeur.

12. *Dudresnaya verticillata* (WITHERING) LE JOLIS n'a été récolté qu'une seule fois sur feuille de Posidonie. Il s'agissait d'un petit exemplaire fertile portant des rameaux carpogoniaux et de jeunes gonimoblastes. L'échantillon a été trouvé à Banyuls, à 17 m de profondeur, le 30 août 1965.

13. *Jania rubens* (L.) LAMOUROUX, espèce assez fréquente sur les rhizomes de Posidonies, n'a été trouvée qu'une seule fois au cours de notre étude, sur les feuilles de la Monocotylédone. Il s'agissait d'un exemplaire de petite taille (3 mm), récolté au Racou (P.-O.) à 6 m de profondeur (13.8.1965), et qui ne portait pas de conceptacles.

14. Cf. *Dermatolithon litorale* SUNESON. C'est avec un peu de doute que nous déterminons comme *Dermatolithon litorale* une petite Mélobésiée assez fréquente sur les feuilles de Posidonies. Plus épaisse que les *Melobesia*, elle attire l'attention par sa couleur rose assez intense et ses bords blanchâtres. Vue à plat elle montre, disposées en éventail, des files de cellules assez régulièrement rectangulaires portant des cellules corticales presque carrées. En coupe, on distingue l'hypothalle, ainsi que le périthalle constitué de deux à trois couches de cellules. Nous n'avons observé que des conceptacles asexués contenant des bispores. Une confusion avec *Dermatolithon pustulatum* (LAMOUR.) FOSLIE n'est pas exclue. Les échantillons que nous avons observés montrent une préférence absolue pour les bords de la feuille de Posidonie. Cette espèce est beaucoup moins abondante que les *Melobesia* et se développe toujours en individus isolés. Elle apparaît cependant de façon très régulière dans presque tous les relevés, à Villefranche comme à Banyuls, en surface comme en profondeur, mais ses coefficients d'abondance-dominance sont toujours très faibles. Les conceptacles à bispores ont été observés de mars à septembre.

15. *Dermatolithon papillosum* (ZANARDINI) FOSLIE, espèce fréquemment confondue avec la précédente comme avec *Dermatolithon pustulatum*, est signalée par M^{me} P. LEMOINE (1952) et J. FELDMANN (1937-1942) comme faisant partie de la flore épiphyte des Posidonies. Nous ne l'avons pas trouvée sur les feuilles mais, par suite de la difficulté de détermination dont nous venons de parler, il ne nous semble pas inutile de citer cette espèce en passant.

16. *Melobesia farinosa* LAMOUROUX joue souvent un rôle assez important dans la colonisation des feuilles de Posidonies. Il se développe presque toujours en même temps que l'espèce suivante, *Melobesia lejolisii*, dont il se distingue « par ses thalles plus calcifiés, moins lobés, par ses cellules de plus grande taille, ses cellules corticales arrondies et plus grandes, ses conceptacles plus saillants et surtout par ses trichocytes terminaux » (P. LEMOINE, 1952). De temps en temps, on rencontre la var. *solmsiana* (FALK.) FOSLIE de cette espèce, caractérisée par son tissu plus lâche, les files de cellules formant des lobes séparés. Contrairement à ce qui se passe pour *Melobesia lejolisii*, *M. farinosa* ne recherche pas exclusivement les bords de la feuille de Posidonie, mais apparaît fréquemment sur les faces supérieure et inférieure de celle-ci, le plus souvent en individus isolés, mais parfois en petites plages. Il a été récolté à toutes les profondeurs entre 0 et -35 m, d'avril à septembre, portant presque toujours des conceptacles, à l'exception des individus jeunes installés près de la base de la feuille de Posidonie, base qui constitue la zone de croissance de celle-ci.

17. *Melobesia lejolisii* ROSANOFF (fig. 22) représente l'espèce la plus fréquente parmi les épiphytes des feuilles de Posidonie. Elle est la première à coloniser les parties jeunes de la base de la feuille, près de la zone de croissance; elle accomplit son cycle complet de développement sur ce substrat et ne manque dans aucun des relevés, quelle que soit l'époque à laquelle ceux-ci

aient été effectués. Les thalles jeunes forment, sur les bords et à la base du limbe, de petites mouchetures roses de forme très irrégulière. Plus haut, sur les parties plus âgées de la feuille, les thalles, très abondants, s'agrandissent et se soudent pour former un revêtement presque continu, qui s'élargit à partir des bords et gagne progressivement le milieu de la feuille, mais en laissant, surtout sur la face inférieure un peu concave, une surface dénudée de 2 à 4 mm de largeur. Ce phénomène se produit aussi, parfois, sur la face supérieure un peu convexe, mais avec beaucoup moins de netteté; l'extrémité de la feuille est souvent couverte sur toute sa largeur (fig. 21).

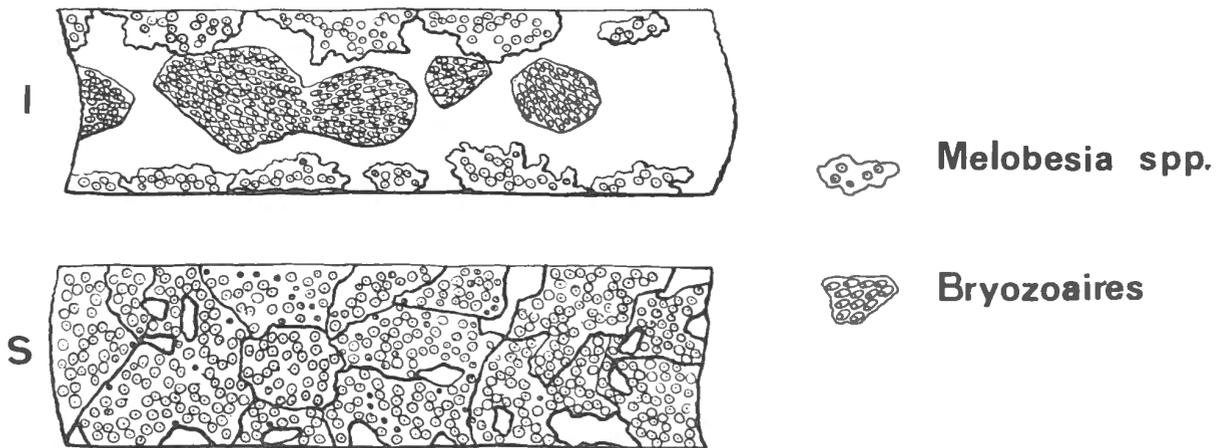


FIG. 21. — Disposition des Mélobésiées sur la feuille de Posidonie.
S : Face supérieure. I : Face inférieure. (Gross. 4x.)

Il semble donc que parmi les épiphytes dont il sera question dans ce travail, beaucoup ne s'installent sur la Posidonie que grâce à cette croûte assez rugueuse de Mélobésiées (et de *Myriomena orbiculare*, cf. § 2); sans l'intermédiaire de ces espèces, la colonisation épiphyte serait sans doute beaucoup moins riche et moins variée. Ce revêtement intervient sans doute aussi

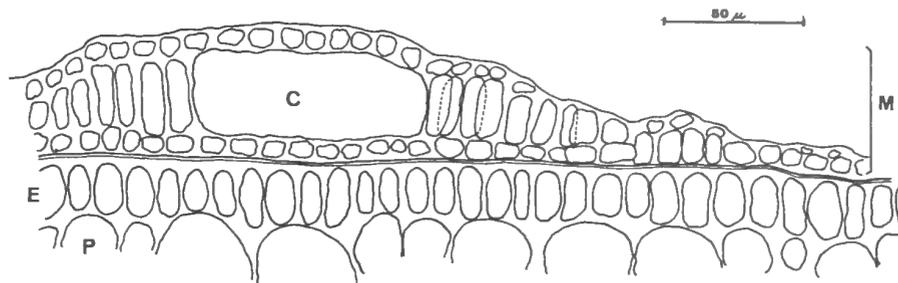


FIG. 22. — *Melobesia lejolisii* sur *Posidonia oceanica*, coupe transversale.
M : La Mélobésiée. C : Conceptacle. E : Epiderme de la Posidonie.
P : Parenchyme de la Posidonie.

dans le dépérissement précoce des feuilles de la Posidonie, qui deviennent cassantes et voient leurs facultés photosynthétiques compromises dès le mois de juillet. Nous y reviendrons dans la dernière partie de ce travail.

Il semble bien que *Melobesia lejolisii* ne colonise que les feuilles de Monocotylédones marines. Il a été récolté à toutes les profondeurs explorées (— 2 à — 35 m), de janvier à octobre.

18. Cf. *Melobesia confervoides* FUNK. C'est avec doute que nous attribuons à cette espèce des échantillons stériles trouvés, à Banyuls, sur des *Champia parvula* épiphytes de feuilles de Posidonies (dragage du 4.10.1965); l'aspect général de nos échantillons correspond à celui que montre la photo publiée par FUNK (1955, pl. 28, photo 7).

19. *Bonnemaisonia asparagoides* (WOODWARD) C. AGARDH n'apparaît que très rarement sur les feuilles de Posidonies et ne semble d'ailleurs pas se fixer directement sur la feuille, mais s'y installer par l'intermédiaire d'animaux à coquille ou à tube (Polychètes); dans ce cas, le cycle de développement de cette espèce semble pouvoir s'accomplir normalement. En effet, nous avons trouvé, en avril, des échantillons provenant de 15 m de profondeur et portant des cystocarpes et des anthéridies. Cette espèce est beaucoup plus fréquente sur les rhizomes de Posidonies où elle atteint des dimensions plus importantes.

20. *Falkenbergia rufolanosa* (HARVEY) SCHMITZ, tétrasporophyte de l'*Asparagopsis armata* HARVEY, est au contraire fréquent sur feuilles de Posidonies; nous l'avons trouvé dans les herbiers profonds, de février à septembre. Il s'installe parfois directement sur la feuille, mais, le plus souvent, il se sert d'intermédiaires (algues ou animaux). Cependant, malgré sa fréquence et son amplitude écologique apparemment assez large, nous n'avons jamais observé de tétraspores sur cette espèce qui, selon M^{me} G. FELDMANN (communication orale), se reproduirait en novembre.

21. *Antithamnion tenuissimum* (HAUCK) SCHIFFNER se développe fréquemment sur les feuilles de Posidonie; il s'y fixe souvent de façon directe, au moyen de ses nombreux rhizoïdes pluricellulaires. Il peut donc coloniser des parties jeunes de la feuille de Posidonie, parties non encore recouvertes par des espèces encroûtantes. Cette espèce apparaît dans un grand nombre de nos relevés, mais en général avec des coefficients d'abondance-dominance assez faibles; nous l'avons récoltée entre 7 et 35 m de profondeur, de mai à septembre. Quant aux organes de reproduction, ceux-ci apparaissent de temps en temps (surtout en mai-juin) sur les échantillons se développant sur les feuilles de Posidonies. Un échantillon récolté à Banyuls (fin juillet) possédait un très grand cristal protéique de forme losangique dans chacune de ses cellules (fig. 23).

22. *Antithamnion cruciatum* (C. AGARDH) NÆGELI apparaît plus rarement sur les feuilles de Posidonies. Nous avons rencontré la var. *cruciatum* entre 5 et 25 m de profondeur, et la var. *profundum* en dessous de -25 m; toutes deux se fixent sur la Posidonie, de la même façon que l'espèce précédente, par des rhizoïdes pluricellulaires naissant de l'axe rampant et capables de se fixer directement sur la feuille elle-même. Nous l'avons récolté d'avril à juillet, presque toujours à l'état stérile.

23. *Antithamnion plumula* (ELLIS) THURET s'installe parfois sur les feuilles de Posidonies, en petits individus stériles de 2 à 5 mm de hauteur. Les deux variétés : var. *bebbii* (REINSCH) J. FELDMANN et var. *crispum* (DUCLUZ.) HAUCK, ainsi que leurs formes intermédiaires, ont été trouvées entre 6 et 22 m de profondeur, parfois côte à côte sur la même feuille; ceci confirme le point de vue de M^{me} G. FELDMANN (1940) estimant que ces deux variétés, qui de premier abord peuvent paraître constituer des entités bien distinctes, au point que certains auteurs les avaient placées dans des genres différents, doivent être rapportées à une seule et même espèce. Nous les avons rencontrées de fin avril à septembre. La petitesse des échantillons et l'absence d'organes de reproduction semblent indiquer qu'*Antithamnion plumula* ne trouve pas, sur la feuille de Posidonie, les conditions nécessaires à son développement normal.

25. *Crouania attenuata* (BONNEM.) J. AGARDH f. *bispora* (CROUAN) HAUCK serait fréquent (M^{me} G. FELDMANN, 1940) dans la rade de Villefranche où il vit sur feuilles de Posidonies. Nous ne l'avons rencontré que rarement, à Villefranche comme ailleurs, ce qui semblerait indiquer qu'il existe, d'une année à l'autre, ou d'une période à l'autre, de fortes fluctuations dans la composition de certains groupements algaux; nous rencontrerons d'autres exemples de variations de ce genre. Comme c'est le cas pour beaucoup d'autres Cérámiales, les individus épiphytes sont petits et cependant souvent fertiles. La plupart des échantillons proviennent d'une profondeur d'environ 20 m, à l'exception d'un seul, récolté au Racou à -7 m. Les récoltes s'échelonnent de juin à septembre; bispores en juillet et septembre.

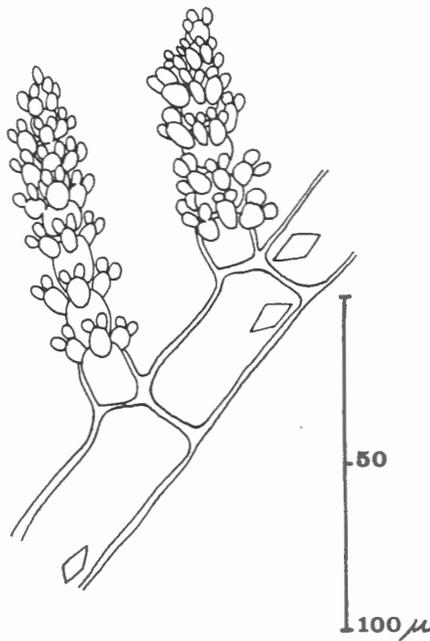


FIG. 23. — *Antithamnion tenuissimum*, organes ♂ et grand cristal protéique.

25. *Ceramium comptum* BOERGESSEN se rencontre assez souvent sur feuilles de Posidonies, en petits individus de 2 à 3 mm de hauteur. Cette espèce semble montrer une certaine préférence pour les bords de la feuille. Nous l'avons rencontrée d'avril à septembre, toujours à des profondeurs d'au moins 10 m et jusqu'à -35 m. Gonimoblastes et tétraspoires ont été observées en juillet et en août.

26. *Ceramium gracillimum* GRIFF. et HARV. var. *byssoides* (HARV.) G. MAZOYER, espèce délicate, facile à reconnaître à ses cellules corticales allongées dans le sens transversal, est rare sur les feuilles de Posidonies. Nous l'avons rencontrée de temps en temps sur les feuilles récoltées dans la région de Banyuls, à des profondeurs de 20 à 22 m. Tous les échantillons observés étaient stériles.

27. *Ceramium bertholdi* FUNK est une espèce de petite taille qui ne présente en général qu'une ou deux dichotomies à extrémités droites et renflées. Nous n'avons récolté que deux

échantillons stériles sur des Posidonies provenant de la région de Villefranche, l'un d'une profondeur de 35 m (12.9.1966), l'autre de 12 m (5.5.1966). Il s'agissait d'échantillons d'environ 2 mm de haut.

28. *Ceramium tenuissimum* (LYNGBYE) J. AGARDH peut parfois atteindre 10 à 12 cm de haut (G. FELDMANN, 1940). Sur Posidonies, nous n'avons jamais récolté d'individus dépassant 6 mm; ceux-ci sont parfois fertiles : le 8.8.1966 nous avons observé des organes ♀ et des tétraspores. Tous nos échantillons proviennent de la région de Villefranche et ont été récoltés entre 20 et 35 m de profondeur, à l'exception d'un exemplaire provenant de - 10 m.

29. *Ceramium diaphanum* (ROTH) HARVEY s'installe souvent sur les feuilles de Posidonies, mais toujours en individus isolés, stériles et n'atteignant que quelques mm de haut. En général, les échantillons provenant de profondeurs allant de 0 à 12 (15) m appartiennent à la var. *strictum* KUETZING, alors que ceux récoltés entre 15 et 22 m se rapprochent plutôt de la var. *lophophorum* G. MAZOYER, dont les extrémités recourbées « sont remarquables par la disposition des cellules sécrétrices qui forment une crête dentée sur leur face externe » (G. FELDMANN, 1940). Les échantillons récoltés sont dépourvus d'organes de reproduction, à l'exception d'un exemplaire de 4 mm de haut portant des organes ♂ (Banyuls, - 15 m, 29.8.1966; var. *lophophorum*) et un autre de 10 mm portant des tétraspores (cap l'Abeille, - 21 m, 13.7.1966; var. *lophophorum*). De façon générale, *Ceramium diaphanum* a été récolté, sur feuilles de Posidonies, de mai à septembre, entre 5 et 22 m de profondeur, dans les régions de Banyuls-sur-Mer et de Villefranche-sur-Mer.

30. *Ceramium ciliatum* (ELLIS) DUCLUZ. n'a été rencontré qu'une seule fois au cours de notre étude des feuilles de Posidonies : région de Banyuls-sur-Mer, cap Oullestreil, Posidonies récoltées par dragage entre 15 et 18 m de profondeur; quelques exemplaires jeunes et stériles; 17.6.1966.

31. *Ceramium rubrum* (HUDS.) C. AG. est presque aussi rare sur les feuilles de Posidonies que l'espèce précédente; il a été récolté deux fois, en exemplaires stériles de 1 à 2 mm de haut, entre 15 et 20 m de profondeur, dans la région de Banyuls-sur-Mer, en juillet et août 1966.

32. *Spyridia filamentosa* (WULF.) HARVEY : une seule récolte dans la région de Villefranche, sur feuille de Posidonie récoltée à 35 m de profondeur.

33. *Spermothamnion flabellatum* BORNET f. *disporum* G. FELDMANN. Au mois de septembre 1965, nous avons rencontré fréquemment, sur les feuilles de Posidonies récoltées dans la région de Banyuls entre 5 et 20 m de profondeur, de petits échantillons de *Spermothamnion flabellatum* f. *disporum*. Ils correspondaient en tous points à l'exemplaire figuré par M^{me} G. FELDMANN (1940, p. 363). Cependant, nous nous sommes aperçu que des échantillons récoltés par la suite portaient souvent, en plus des bispores, des procarpes et des anthéridies, tout cela sur le même individu comme dans le cas bien connu (KYLIN, 1956) du *Spermothamnion repens*. Ceci et d'autres observations nous permettent de compléter la description de la f. *disporum* :

1. Dans la forme typique, anthéridies, carpospores et tétraspores sont portées par des individus distincts, alors que pour la f. *disporum*, le même exemplaire peut porter les organes ♂, les organes ♀ et les bispores.

2. Les rameaux alternes de la forme typique sont longs, droits, très atténués vers leurs extrémités (avec des cellules pouvant atteindre $10 \times 150 \mu$), souvent unilatéraux et typiquement flabellés. Ceux de la f. *disporum*, par contre, sont plus courts, un peu arqués, beaucoup moins effilés (cellules de $20 \times 100 \mu$ pour les plus allongées), et s'ils ont parfois tendance à se placer dans un seul plan, ils ne sont jamais unilatéraux ni typiquement flabellés (fig. 24, A).

3. Les dimensions des cellules de la forme typique sont les suivantes : pour les filaments rampants : largeur 60 à 70 μ , longueur 160 à 260 μ ; pour les filaments dressés : largeur 50 à 80 μ (jusqu'à 120 μ), longueur 275 à 600 μ . Pour la f. *disporum*, ces dimensions sont réduites de moitié. Cellules des filaments rampants : largeur 20 à 40 μ , longueur 100 à 130 μ . Cellules des filaments dressés : largeur 20 à 25 μ , longueur 80 à 100 (120) μ .

4. Les plastes de la forme typique sont allongés (M^{me} G. FELDMANN, 1940, fig. 10e), ceux de la f. *disporum* sont arrondis (fig. 25, C), même dans les parties les plus âgées du thalle.

5. La forme typique se développe sur différentes espèces de *Codium* et peut atteindre 1 cm de haut. La f. *disporum* s'installe sur les feuilles de Posidonies et ne dépasse pas 3 à 4 (5) mm.

La f. *disporum* est assez fréquente sur les feuilles de Posidonies, à la fin de l'été et au début de l'automne. Elle y atteint, en moyenne, une hauteur de 3 mm et, par suite de son développement au moyen d'un axe rampant pourvu de rhizoïdes unicellulaires, elle forme de petits groupes serrés de couleur rose clair. On ne la trouve que de juillet à octobre; elle porte des organes de reproduction au mois de septembre (fig. 24 et 25).

34. *Spermothamnion johannis* G. FELDMANN n'a été rencontré qu'une seule fois, sur des Posidonies récoltées dans les environs de Banyuls, au cap l'Abeille, vers 22 m de profondeur. Ces échantillons, prélevés le 20 août 1965, étaient fertiles et portaient des organes ♂ et ♀ sur le même exemplaire.

35. *Spermothamnion repens* (DILLWYN) ROSENVINGE ne semble jouer, comme l'espèce précédente, qu'un rôle très effacé au sein de la végétation épiphyte sur feuilles de Posidonies. Nous l'avons rencontré deux fois dans la région de Villefranche, en août et septembre, à 10 et 21 m de profondeur, en petits échantillons de 1 mm de haut, parmi lesquels un seul portait des tétraspores.

36. *Ptilothamnion pluma* (DILLWYN) THURET peut être considéré, comme les deux espèces précédentes, comme accidentel sur les feuilles de Posidonies. Nous l'avons récolté deux fois en exemplaires stériles, d'abord dans la région de Banyuls (9.5.1966), ensuite à Villefranche (14.6.1966), à 10 m de profondeur. Dans les deux cas, les échantillons étaient situés sur la base vert clair de la feuille, base entourée de gaines d'anciennes feuilles et sur laquelle, pour cette raison, on ne trouve pour ainsi dire jamais d'épiphytes.

37. *Wrangelia penicillata* C. AGARDH, par contre, s'installe fréquemment sur les feuilles de Posidonies. Il y reste en général de petite taille — 2 à 3 cm au maximum — alors que sur d'autres supports il peut atteindre 10 cm. Malgré cette taille réduite, il n'est pas rare de trouver des exemplaires épiphytes fertiles, surtout à la fin de l'été et au début de l'automne. Il est surtout fréquent à des profondeurs de 15 m et plus; nos exemplaires ont été récoltés aussi bien dans la région de Villefranche que dans celle de Banyuls. J. FELDMANN (1937-1942) et M^{me} G. FELDMANN-MAZOYER (1940) ont déjà signalé que *Wrangelia penicillata* est fréquent sur les Posidonies.

*
* *

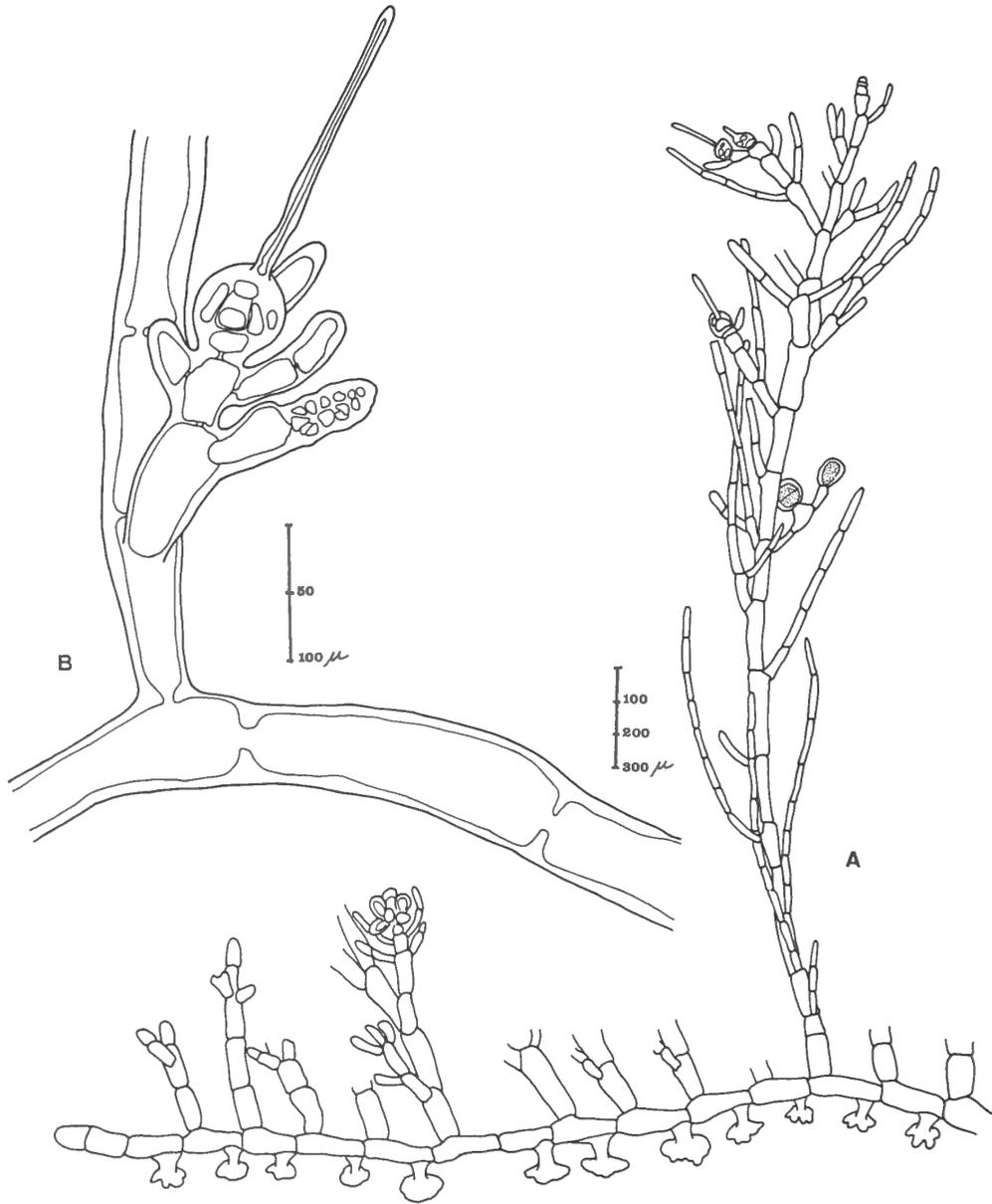


FIG. 24. — *Spermiothamnion flabellatum* f. *dispersum*.
 A : Aspect général montrant des bispores et des organes ♀ sur le même échantillon.
 B : Détail : organes ♂ et ♀ côte à côte.

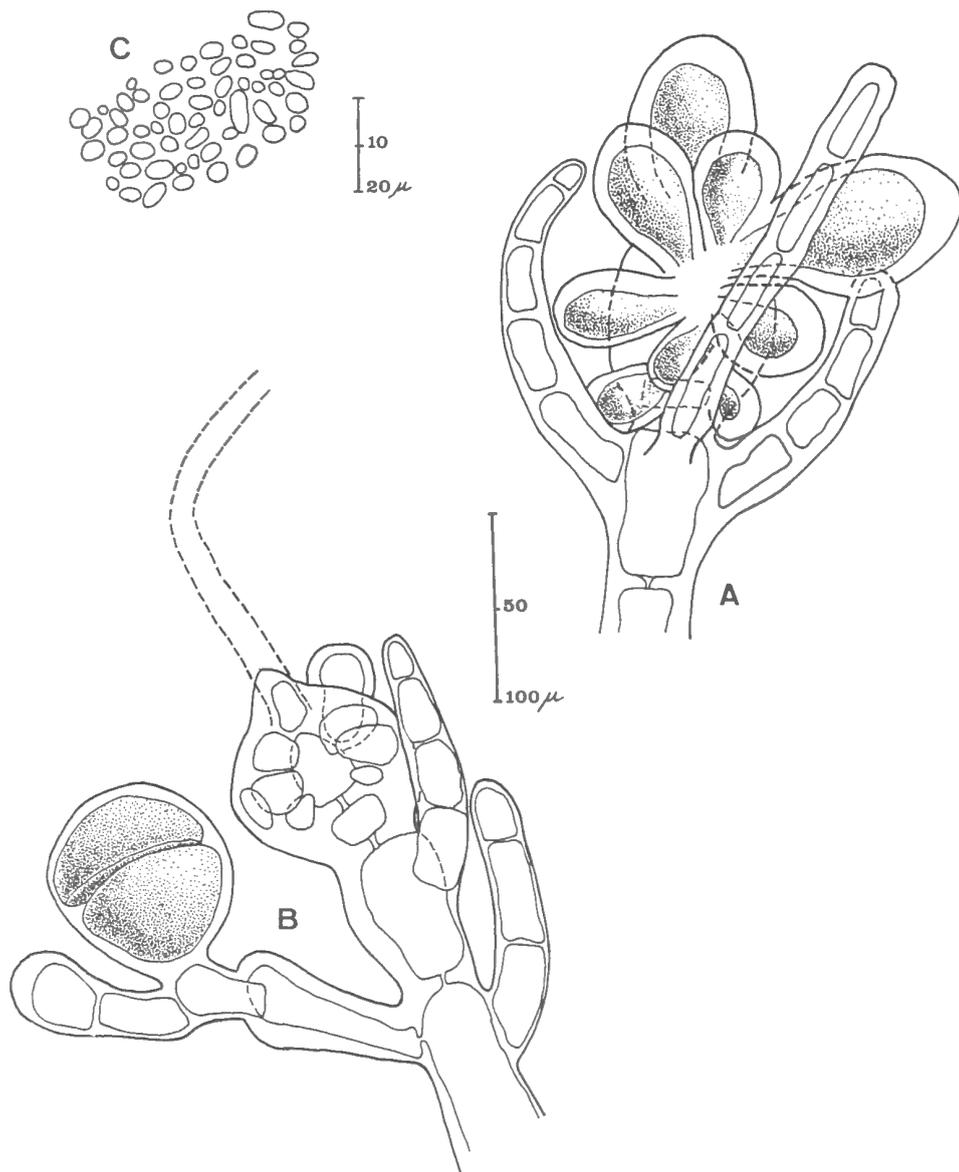


FIG. 25. — *Spermotheramnion flabellatum* f. *disporum*. A : Carpospores. B : Jeune carpogone et bispores. C : Plastes. (Les carpogones sont vus de dos et ne montrent donc pas la disposition typique des cellules du procarpe.)

De façon générale, les Callithamniées qui vont suivre nous ont causé beaucoup de soucis. En effet, ces espèces sont très fréquentes sur les feuilles de Posidonies, mais on les y rencontre le plus souvent à l'état stérile; il devient alors difficile de leur attribuer un nom d'espèce ou même de genre. Aussi, nos relevés comportent souvent la mention : « présence de Callithamniées stériles ». Les espèces suivantes ont pu être déterminées avec certitude.

*
**

38. *Seirospora sphaerospora* J. FELDMANN semble assez rare sur les feuilles de Posidonies; nous avons pu le déterminer deux fois avec certitude, grâce à la présence de bispores presque

sphériques. Dans les deux cas, il s'agissait d'échantillons récoltés dans la région de Banyuls (Racou et cap l'Abeille), à des profondeurs de 8 et de 20 m. Ceux du Racou, en eau peu profonde, portaient des bispores le 19.4.1966, ceux du cap l'Abeille en avaient le 20.7.1966. Il s'agissait, dans les deux cas, d'échantillons de 4 à 5 mm de haut.

39. *Seirospora interrupta* (SM.) SCHMITZ est plus fréquent dans nos relevés; il apparaît dans environ 15 % de ceux-ci. Nous l'avons trouvé à partir de 10 m, mais il est plus fréquent et plus souvent fertile sur les Posidonies provenant d'environ 20 m de profondeur. La plupart des exemplaires restent assez petits (2 à 6 mm); un seul mesurait presque 3 cm de haut. Comme souvent sur Posidonies, la petite taille n'exclut pas la présence d'organes de reproduction, et nous avons trouvé des tétraspores sur des exemplaires n'atteignant pas 2 mm de haut. Organes ♂, ♀ et tétraspores en juin-juillet.

40. *Aglaothamnion furcellariae* (J. AGARDH) G. FELDMANN n'a été récolté que deux fois au cours de notre étude. La première fois, il s'agissait d'échantillons récoltés le 11.3.1966 à 15 m de profondeur, sur Posidonies provenant de Banyuls. En ce qui concerne la deuxième récolte, provenant de la même région et datant du mois d'avril, il s'agissait d'algues stériles et de détermination douteuse.

41. *Aglaothamnion neglectum* G. FELDMANN n'est déterminé facilement que quand on dispose d'échantillons ♂ fertiles; pour cette raison, nos relevés n'indiquent que ces individus ♂, les autres ayant été incorporés dans la rubrique : Callithamniées indéterminables. Ces échantillons fertiles sont fréquents, dans la région de Banyuls, en juin-juillet, entre 18 et 22 m de profondeur; ils ont en général de 4 à 6 mm de haut. M^{me} G. FELDMANN a récolté cette espèce à Villefranche, près du niveau, fertile en août.

42. *Aglaothamnion tripinnatum* (GRATELOUP) G. FELDMANN peut encore être considéré comme accidentel sur feuilles de Posidonies. Le meilleur échantillon récolté, portant des tétraspores et atteignant 2 cm de haut, provient des environs de Banyuls, d'une profondeur de 15 m (11.3.1966).

43. *Aglaothamnion caudatum* (J. AGARDH) G. FELDMANN se trouve dans le même cas. Cette espèce se reconnaît, à l'état végétatif, grâce à ses cellules présentant pour la plupart de magnifiques corps irisants de forme sphérique. Au cours de notre étude, elle n'a été récoltée qu'une seule fois, à Banyuls, en août 1966, sur Posidonies provenant de 15 m de profondeur. Les échantillons étaient stériles; M^{me} G. FELDMANN (1940) signale que cette espèce fructifie en été.

44. *Aglaothamnion tenuissimum* (BONNEMAISON) G. FELDMANN apparaît de temps en temps sur des Posidonies de la région de Banyuls. En général, il s'agit d'échantillons provenant d'herbiers profonds (-20 m et plus); quelques-uns cependant ont été récoltés dans des herbiers situés entre 5 et 15 m de profondeur. Les exemplaires récoltés ne dépassent pas 5 mm de haut. Organes ♂, ♀ et tétraspores de mai à septembre.

45. *Callithamnion corymbosum* (SMITH) LYNGBYE. Contrairement à ce qui se passe pour les genres *Seirospora* et *Aglaothamnion*, le genre *Callithamnion* n'a pour ainsi dire jamais été récolté sur les feuilles de Posidonies. Nos relevés ne mentionnent qu'un seul exemplaire de *Callithamnion corymbosum* observé, le 15.9.1966, sur des Posidonies de la région de Villefranche (profondeur 5 m).

46. Cf. *Hypoglossum woodwardii* KUETZING. C'est avec doute que nous rapportons à cette espèce quelques échantillons de petite taille et peu typiques récoltés sur des feuilles de Posidonies provenant du cap l'Abeille (environs de Banyuls), à 21 m de profondeur, et dont quelques sommets montrent la disposition classique des cellules, alors que d'autres sommets feraient plutôt penser à l'*Apoglossum ruscifolium*.

47. *Apoglossum ruscifolium* (TURN.) J. AGARDH apparaît parfois sur les feuilles de Posidonies, en petits exemplaires ne dépassant pas 5 mm de haut. Ici encore, il subsiste un léger doute quant à l'exactitude de la détermination; mais comme les cellules des divisions de troisième rang de nos échantillons n'atteignent pas toutes le bord du thalle, comme dans le cas d'*Hypoglossum woodwardii*, nous croyons plutôt être en présence d'individus jeunes d'*Apoglossum ruscifolium*. Ces échantillons proviennent d'herbiers situés entre 15 et 22 m de profondeur; ils sont très petits (2 à 4 mm), très jeunes, dépourvus d'organes de reproduction, et semblent germer de façon tout à fait accidentelle sur les feuilles de Posidonies sur lesquelles ils ne semblent pas pouvoir atteindre un développement normal. Récolté d'avril à août.

48. *Radicilengua reptans* (ZANARDINI) PAPENFUSS fait également partie des espèces accidentelles sur feuilles de Posidonies; elle serait plus fréquente sur les rhizomes. Sur feuilles, nous ne l'avons rencontrée qu'une seule fois, sur des Posidonies récoltées près de Banyuls, à 15 m de profondeur. Il s'agissait d'un exemplaire d'environ 3 cm de diamètre, portant des tétraspores (15.4.1966).

49. *Acrosorium reptans* (CROUAN) KYLIN a été signalé sur Posidonies par J. FELDMANN (1942). Nous ne l'avons pas rencontré.

*
**

De façon générale, il apparaît donc que les Délessériacées ne jouent aucun rôle dans la colonisation épiphyte des feuilles de Posidonies, ce qui, étant donné leur grande taille, semble parfaitement normal. Elles sont plus fréquentes sur les rhizomes.

*
**

50. *Dasya rigidula* (KUETZING) ARDISSONE constitue la seule espèce de *Dasya* que nous ayons pu déterminer avec certitude. En effet, les espèces appartenant à ce genre sont rares sur les feuilles de Posidonies et nous n'y avons rencontré que des échantillons juvéniles ou en mauvais état; ces algues généralement sciaphiles sont plus nombreuses et mieux développées quand elles s'installent sur les rhizomes de la Monocotylédone (BOUDOURESQUE, 1968). Les quelques échantillons récoltés proviennent tous d'une profondeur de 20 m environ; nous les avons trouvés dans la région de Banyuls : cap l'Abeille, anse du Troc.

51. *Dasya* cf. *ocellata* (GRATELOUP) HARVEY. Nous avons pu déterminer un petit exemplaire ♂ appartenant à cette espèce (Banyuls, 4.9.1965, profondeur 21 m), avec doute cependant. D'autres échantillons juvéniles peuvent sans doute lui être rattachés.

52. *Dasya* sp. Dans la région de Villefranche, sur des feuilles de Posidonies récoltées dans des eaux assez profondes (25 à 35 m), nous avons rencontré plusieurs exemplaires, malheureusement toujours très jeunes, d'un *Dasya* resté indéterminé. Les échantillons étaient généralement en bon état — ce qui semblerait indiquer qu'à cette profondeur, ce *Dasya* est parfaitement à sa place — mais trop jeunes pour permettre une détermination certaine.

53. *Dasyopsis plana* (C. AGARDH) ZANARDINI n'a été trouvé que rarement sur les feuilles de Posidonies. Nous l'avons rencontré de temps en temps, dans la région de Banyuls, d'août à octobre, entre 5 et 22 m de profondeur. Un seul échantillon était fertile (tétraspores).

54. *Dasyopsis spinella* (C. AGARDH) ZANARDINI est encore plus rare sur les feuilles de Posidonies; il est plus fréquent sur les rhizomes. Deux récoltes sur feuilles, toutes deux des environs de Banyuls; profondeur 15 à 17 m, août 1966; dans les deux cas, échantillons stériles de 3 à 4 mm de haut.

*
**

Dans l'ensemble, le genre *Polysiphonia* est assez fréquent sur les feuilles de Posidonies que nous avons pu examiner. Mais les échantillons récoltés étaient souvent stériles et peu développés; d'autre part, la systématique des *Polysiphonia* est encore assez confuse. Aussi, les problèmes de détermination sont fréquents, et nombre de nos relevés ne portent que la mention : *Polysiphonia* 4 siphons, *Polysiphonia* 7 siphons, etc. Deux espèces ont pu être reconnues avec certitude. Une troisième, très fréquente, et quelques autres, beaucoup plus rares, sont restées indéterminées.

*
**

55. *Polysiphonia elongata* (HUDSON) HARVEY se reconnaît facilement à sa cortication. Nous l'avons trouvé de temps en temps, au mois d'août, sur les feuilles de Posidonies récoltées dans la région de Banyuls (au Racou vers 10 m de profondeur, au cap l'Abeille vers 22 m). Il s'agissait d'exemplaires de 5 à 15 mm de haut, se développant en général sur le bord de la feuille, et toujours stériles.

56. *Polysiphonia subulifera* (C. AGARDH) HARVEY est facile à reconnaître aussi, grâce à ses rameaux courts ressemblant à des épines. Cette espèce est assez fréquente dans la région de Villefranche; par contre, nous ne l'avons jamais récoltée à Banyuls, ce qui pourrait s'expliquer par le fait que *P. subulifera* ne semble prospérer qu'à partir d'une profondeur de 20 m environ; nous avons vu (pp. 24-25) qu'à Banyuls, les Posidonies deviennent rares à partir de -17 m. Nous avons rencontré ce *Polysiphonia* surtout en juillet-août, entre 20 et 35 m de profondeur, toujours en exemplaires stériles de 8 à 20 mm de haut.

57. *Polysiphonia* sp. (sect. *Oligosiphonia*) est fréquent sur les feuilles de Posidonies et apparaît dans 50 % de nos relevés. En général, il s'agit d'exemplaires de 1 à 5 mm de hauteur, exceptionnellement 10 mm. La plupart des échantillons sont stériles; nous n'avons récolté qu'un seul individu ♂ et un seul exemplaire ♀ fertiles. Cette espèce existe aussi bien dans la région de Banyuls que dans celle de Villefranche et montre une préférence pour les herbiers profonds (10 à 35 m). Nous l'avons récoltée de mai à octobre, tant sur les faces supérieure et inférieure que sur les bords de la feuille de Posidonie.

58. *Herposiphonia secunda* (C. AGARDH) AMBRONN n'apparaît que rarement dans les relevés; nous n'avons rencontré, au cours de cette étude, que quelques individus, toujours stériles, de 2 à 4 mm de long; les échantillons récoltés proviennent d'herbiers situés entre 5 et 15 m de profondeur. Fin juillet à octobre.

59. *Chondria* cf. *mairi* G. FELDMANN était connu des côtes algériennes, où il avait été observé sur les feuilles de *Cymodocea nodosa* ASCH. (M^{me} G. FELDMANN, 1949). Tout récemment, une note de BOUDOURESQUE (1968) a signalé la présence de cette espèce sur les côtes

françaises, dans la région des îles d'Hyères. L'auteur indique qu'il ne l'a jamais trouvée ailleurs que sur les feuilles de Posidonies; il la considère comme caractéristique de la biocœnose photophile qui les colonise. Nous avons rencontré deux exemplaires, l'un à Banyuls, l'autre à Villefranche, paraissant intermédiaires entre *Chondria mairei* et *Chondria tenuissima* (GOODENOUGH et WOODWARD) C. AGARDH. Le matériel que nous avons pu récolter est insuffisant pour trancher la question, mais la très petite taille (2 mm) d'un échantillon ♂ fertile nous fait opter, avec doute, pour l'espèce *Chondria mairei*.

60. *Laurencia obtusa* (HUDSON) LAMOUREUX constitue, parmi les formes dressées, l'espèce la plus fréquente sur les feuilles de Posidonies et apparaît — à toutes les profondeurs de -5 à -35 m — dans deux relevés sur trois. Assez curieusement, nous l'avons toujours récoltée à l'état stérile, ce qui s'explique peut-être par le fait que sur d'autres substrats, cette espèce peut atteindre une taille de 25 cm, alors que sur les feuilles de Posidonies, elle dépasse rarement 2 cm. Un seul de nos échantillons, de 22 mm de haut, portait des cystocarpes. On peut donc supposer que les *Laurencia* épiphytes sont arrachés, avec ou sans le fragment de feuille qui les porte, avant d'avoir pu accomplir leur cycle complet. Ce cas nous met donc en présence d'un représentant typique d'un groupe d'espèces — étudié plus en détail dans la dernière partie de ce travail — qui, bien que très fréquent, ne semble pas trouver sur les feuilles de Posidonies les conditions nécessaires à son développement normal. *Laurencia obtusa* s'installe de préférence sur les bords de la feuille de Posidonie, là où les Mélobésiées lui offrent un substrat favorable à sa germination. Nous l'avons rencontré d'avril à septembre.

§ 2. LES ALGUES BRUNES.

61. *Ectocarpus confervoides* (ROTH) KJELLMAN est assez fréquent dans nos relevés. Sur feuilles de Posidonies, cette espèce atteint en général une hauteur de 3 à 10 mm et porte fréquemment des zoïdocystes pluriloculaires; elle s'installe indifféremment sur les faces inférieure et supérieure, et sur les bords de la feuille. En période de grandes chaleurs elle peut devenir très envahissante sur des Posidonies se développant près du niveau dans des eaux peu agitées (baie de Villefranche). Nous l'avons récoltée entre 5 et 28 m de profondeur, d'avril à septembre.

62. *Ectocarpus confervoides* (ROTH) KJELLMAN var. *siliculosus* (DILLWYN) KJELLMANN est souvent difficile à distinguer de la variété type. Elle semble plus rare sur les feuilles de Posidonies et nous n'avons récolté que deux échantillons typiques de cette variété, l'un à Cerbère, à une profondeur de 3 m, l'autre à Villefranche, entre 5 et 10 m; ils portaient des zoïdocystes pluriloculaires.

63. *Giffordia sandriana* (ZANARDINI) HAMEL se développe souvent en mélange avec *Ectocarpus confervoides*, mais il se montre moins envahissant que ce dernier. Nous l'avons récolté entre 5 et 11 m de profondeur, de mars à juin, dans la région de Banyuls. La plupart des échantillons observés portaient des zoïdocystes pluriloculaires.

64. *Giffordia granulosa* (SMITH) HAMEL, espèce très commune en beaucoup d'endroits, s'installe assez rarement sur les feuilles de Posidonies. Nous ne l'avons récoltée qu'une seule fois, au cap Oullestreil, à 17 m de profondeur (17.6.1966). Il s'agissait d'un exemplaire de moins de 3 mm de hauteur portant des zoïdocystes pluriloculaires.

65. *Feldmannia irregularis* (KUETZING) HAMEL était signalé par J. FELDMANN (1937) comme « espèce très abondante à Banyuls sur les algues (*Cystoseira*, *Nemalion*, *Scytosiphon*), les feuilles de Posidonies et les rochers ». Nous ne l'avons observé que très rarement; les exemplaires récoltés étaient en très mauvais état et de détermination douteuse. Il semble donc que là encore il se produit des variations d'une période à l'autre, ou d'une année à l'autre. La végétation semble avoir évolué, très légèrement, depuis les études de FELDMANN (1937) effectuées il y a trente ans. Nous ne pouvons émettre que des suppositions au sujet des causes éventuelles de ces changements.

66. *Sphacelaria cirrosa* (ROTH) C. AGARDH, espèce très commune sur les feuilles de Posidonies, apparaît dans 50 % de nos relevés. Ici encore, il s'agit en général d'exemplaires de petite taille (3 à 5, exceptionnellement 10 mm) toujours dépourvus de sporocystes mais portant souvent des propagules. Nous l'avons récolté dans la baie de Banyuls et dans celle de Villefranche, entre 5 et 30 m de profondeur, de mai à octobre. Il s'installe sur n'importe quelle partie de la feuille, le plus souvent en individus isolés.

67. *Halopteris filicina* (GRATELOUP) KUETZING, par contre, ne s'installe sur les feuilles de Posidonies que de façon tout à fait accidentelle. Nous l'avons rencontré deux fois, dans la région de Banyuls, vers 7 à 8 m de profondeur, en avril. Il s'agissait d'exemplaires jeunes dépourvus d'organes de reproduction.

68. Il en est de même pour *Cladostephus verticillatus* (LIGHTFOOT) LYNGBYE qui a été trouvé deux fois au Racou, en petits exemplaires de 5 mm, stériles, sur feuilles de Posidonies récoltées à 7 m de profondeur (avril et mai 1966).

69. Même cas encore pour *Zanardinia prototypus* NARDO dont quelques petits exemplaires peziformes ont été récoltés sur une feuille de Posidonie provenant du Racou (profondeur 7 m; 22.2.1966).

70. *Taonia atomaria* (WOODWARD) J. AGARDH est à peine plus fréquent. Il s'agit, comme pour les trois précédentes, d'une espèce d'assez grande taille ne pouvant se développer normalement sur feuilles de Posidonies. Nous avons rencontré quelques exemplaires jeunes sur des feuilles provenant de l'herbier du Racou (profondeur 6 à 10 m; juillet-août 1966).

71. *Padina pavonia* (L.) GAILLON présente encore le même cas : un seul exemplaire de 2 cm de haut a été trouvé sur la base d'une feuille de Posidonie (région de Banyuls, île Grosse; profondeur 6 m; 30.9.1965).

72. Les *Dictyota*, par contre, jouent un rôle très important parmi les épiphytes sur Posidonies, et la photo (fig. 26) montre à quel point ils peuvent devenir envahissants. On rencontre deux espèces; leur distinction, surtout quand il s'agit d'exemplaires jeunes, n'est pas toujours facile. *Dictyota dichotoma* (HUDSON) LAMOUREUX est le moins fréquent des deux. Nous l'avons récolté surtout dans la région de Banyuls, entre 10 et 20 m de profondeur, en exemplaires stériles d'une longueur de 2 cm au maximum.

73. *Dictyota linearis* (AGARDH) GREVILLE est très fréquent sur les feuilles de Posidonies; il apparaît dans 35 % de nos relevés et peut atteindre, comme épiphyte, une longueur de 5 à 8 (10) cm; en général, cependant, cette longueur se situe entre 10 et 25 mm. Nous l'avons récolté d'avril à septembre, entre 5 et 35 m de profondeur, dans la région de Banyuls et dans

celle de Villefranche. L'espèce montre une préférence pour les bords de la feuille de Posidonie, mais on peut aussi la trouver sur la face supérieure. Les échantillons observés étaient tous dépourvus d'organes de reproduction.



FIG. 26. — *Dictyota linearis* sur feuilles de Posidonies.
Le Racou, dragage du 16.5.1966. Profondeur 6 à 8 m.

74. *Myrionema orbiculare* J. AGARDH [= *Ascocyclus orbicularis* (J. AG.) MAGNUS] peut être considéré comme l'une des deux espèces les plus importantes de l'association épiphyte photophile colonisant les feuilles de Posidonies (l'autre étant *Melobesia lejolissii*). En effet, non seulement elle apparaît dans près de 90 % de nos relevés, accusant parfois des coefficients d'abondance-dominance élevés, mais encore il semble bien qu'on ne l'observe jamais ailleurs que sur les feuilles de Posidonies; elle constituerait une espèce très caractéristique du groupement. *Myrionema orbiculare* est formé d'un disque monostromatique qui peut atteindre 1 cm de diamètre et porte des poils, des ascocystes et des sporocystes pluriloculaires. L'observation à la loupe binoculaire montre d'abord, sur les parties jeunes de la base de la feuille de Posidonie, de petites taches presque transparentes n'atteignant que quelques millimètres de diamètre; ce sont les disques jeunes qui ne portent encore que des ébauches de poils, de sporocystes et

d'ascocystes. Plus haut, sur les parties moyennes de la feuille, ces taches sont plus foncées, plus grandes et présentent un aspect velouté caractéristique provoqué par la présence de poils encore courts, d'ascocystes jeunes, arrondis, opaques, et de petits sporocystes pluriloculaires. Enfin, vers le sommet de la feuille, les taches sont souvent confluentes, formant parfois un revêtement continu d'un aspect très soyeux provoqué par les poils devenus très longs; les ascocystes se sont allongés aussi et sont devenus transparents; les sporocystes ont atteint leur maturité et libèrent leurs spores. Ce revêtement soyeux offre un support idéal à de nombreux épiphytes dressés parmi lesquels il faut citer, en premier lieu, *Giraudya sphacelarioides* qui semble ne pouvoir germer, du moins dans la région que nous avons étudiée, que sur le tapis de *Myrionema*; il pourrait constituer la deuxième espèce caractéristique du groupement. *Myrionema orbiculare* est surtout abondant dans les herbiers superficiels, entre 2 et 20 m de profondeur. Plus bas, cette espèce devient progressivement plus rare et vers -35 m elle a pratiquement disparu. Elle est surtout fréquente sur la face supérieure et sur les bords de la feuille; comme beaucoup d'épiphytes, elle est moins abondante sur la face inférieure, ce qui s'explique sans doute par la diminution de l'éclairement. Nous l'avons récoltée à Banyuls et à Villefranche, de février à septembre, entre 5 et 30 m de profondeur. Les sporocystes pluriloculaires ont été observés de mars à septembre. Nous n'avons pas rencontré de sporocystes uniloculaires qui sont très rares.

75. *Elachista intermedia* CROUAN ne semble s'installer qu'assez rarement sur les feuilles de Posidonies. Nous ne l'avons jamais récolté dans les herbiers superficiels; tous les exemplaires rencontrés étaient installés sur des Posidonies se développant sur des fonds de 20 à 35 m de profondeur. Dans ce cas, cette espèce atteint de 5 à 8 mm de haut et porte fréquemment des sporocystes uniloculaires (juillet-août).

76. Cf. *Myriactula stellulata* (GRIFFITHS) LEVRING : C'est avec doute que nous déterminons comme tel quelques échantillons récoltés sur *Dictyota dichotoma*, lui-même épiphyte sur Posidonies (le Racou, 10 et 13.8.1965, profondeur 6 m). Présence de sporocystes uni- et pluriloculaires.

77. *Myriactula gracilis* sp. nov. est décrit dans une note séparée (VAN DER BEN, 1969). Cette petite espèce n'atteint que 1 à 2 mm de haut et n'a été observée que sur feuilles de Posidonies, dans les régions de Banyuls et de Villefranche, entre 7 et 15 m de profondeur, de mai à septembre. Elle porte fréquemment des sporocystes pluriloculaires situés près de la base des filaments assimilateurs. Des sporocystes pluriloculaires d'un autre type, plus petits, naissent parfois latéralement sur les cellules distales des filaments assimilateurs. Les sporocystes uniloculaires n'ont pas été observés.

78. *Liebmannia leveillei* J. AGARDH ne germe qu'exceptionnellement sur les feuilles de Posidonies. Nous avons récolté quelques individus jeunes atteignant au maximum 2 cm de haut, au mois de mai, à faible profondeur dans des stations calmes de la région de Banyuls. J. FELDMANN (1937) l'a rencontré dans la même région et les mêmes stations, d'avril à juillet.

79. *Castagnea mediterranea* (KUETZING) HAUCK se développe assez souvent sur les feuilles de Posidonies, où il peut atteindre 5 et même 10 cm de haut. Il est surtout fréquent dans les stations assez calmes (baie de Villefranche) et dans les herbiers superficiels. Nous l'avons récolté de mai à juillet, entre 3 et 25 m de profondeur, surtout dans la région de Villefranche; quelques

échantillons proviennent des environs de Banyuls où J. FELDMANN (1937) l'a d'ailleurs fréquemment observé sur Posidonies. Cette espèce montre une préférence assez nette pour les bords de la feuille. Ses sporocystes pluriloculaires sont fréquents en mai; les uniloculaires ont été observés un peu plus tard, en juin-juillet.

80. *Castagnea irregularis* SAUVAGEAU.

81. *Castagnea cylindrica* SAUVAGEAU.

Les descriptions de ces deux espèces, publiées par SAUVAGEAU en 1924, sont assez laconiques et basées principalement sur la longueur des filaments assimilateurs (400 à 600 μ pour *C. irregularis*, 200 à 250 μ pour *C. cylindrica*), et sur le fait que *C. cylindrica* est moins coloré, plus grêle et plus régulier que *C. irregularis* qui se développe souvent en petits groupes brunâtres de 2 à 5 individus. Ces différences assez faibles justifient-elles la création de deux espèces distinctes ? Il est difficile de répondre à cette question; les deux *Castagnea* se développent souvent côte à côte sur la même feuille de Posidonie; les formes générales de leurs cellules, de leurs organes reproducteurs, de leurs filaments, etc. ne semblent pas essentiellement différentes et nous aurions donc tendance à les considérer plutôt comme deux variétés d'une seule et même espèce. M^{me} B. CARAM, à qui nous avons remis un certain nombre de feuilles de Posidonies couvertes de *Castagnea*, nous signale qu'à première vue il existe certainement deux entités distinctes; il est trop tôt pour décider de la valeur — espèce, variété, forme — de ces entités. Les deux sont très fréquents sur les feuilles de Posidonies. Ils apparaissent déjà au début du mois d'avril, mais ne deviennent vraiment abondants qu'en été (juin-juillet-août). La plupart des exemplaires ne dépassent pas 5 mm de haut (moyenne 3 mm). Bien que quelques échantillons ont été récoltés sur des Posidonies provenant d'herbiers profonds (20 à 35 m), les deux *Castagnea* en question ne se comportent pas moins comme espèces très héliophiles particulièrement abondants sur les feuilles venant d'herbiers superficiels (de 2 à 10 m de profondeur); en juillet-août, des feuilles de Posidonies récoltées près de la surface peuvent être littéralement couvertes de *C. irregularis* et *C. cylindrica*, auxquels vient s'ajouter parfois (à Villefranche surtout) *C. mediterranea*. Dans ce cas, les *Castagnea* sont le plus souvent installés sur la couche de *Myrionema orbiculare* qui recouvre la feuille de Posidonie. Etant donné leur tendance héliophile, on ne trouve presque jamais de *Castagnea* sur la face inférieure des feuilles. Nous avons observé, surtout chez *C. cylindrica*, des sporocystes pluriloculaires, en juin à Villefranche, en août-septembre à Banyuls. Il n'est pas impossible que cette différence tienne au fait que les eaux de la baie de Villefranche sont plus chaudes et plus calmes que celles de la région de Banyuls. Signalons pour terminer que les deux *Castagnea* en question semblent n'avoir jamais été récoltés ailleurs que sur des feuilles de Monocotylédones marines.

81.a. *Sauvageaugloia griffithsiana* (GREVILLE) HAMEL. M^{me} B. CARAM nous signale qu'elle a observé des exemplaires de cette espèce sur les feuilles de Posidonies que nous lui avons remises.

82. *Nemacystus ramulosus* DERBES et SOLIER a été signalé à Banyuls — comme épiphyte des feuilles de Posidonies — par J. FELDMANN (1937). Nous ne l'avons pas observé.

83. *Giraudya sphacelarioides* DERBES et SOLIER, espèce très commune sur les feuilles de Posidonies, joue un rôle important au sein du groupement photophile colonisant ce substrat. Il s'agit d'une espèce d'assez petite taille formant des touffes plus ou moins hémisphériques n'atteignant en général que 2 à 5 mm de haut (exceptionnellement de 5 à 12 mm). Elle se développe presque toujours sur les disques du *Myrionema orbiculare* et montre donc les mêmes caractéris-

tiques écologiques que cette dernière. Bien qu'ayant été récoltée à toutes les profondeurs de 2 à 35 m, elle est surtout fréquente dans les herbiers superficiels. En effet, dans les herbiers profonds (de 25 à 35 m), on ne rencontre plus que, de temps en temps, un exemplaire peu développé. Le caractère très photophile de cette espèce est encore attesté par le fait qu'elle ne s'installe jamais sur la face inférieure des feuilles de Posidonies. Nous l'avons récoltée à Banyuls et à Villefranche, de février à octobre. Les différents types de sporocystes apparaissent à des moments très divers : les sporocystes en manchon d'avril à septembre, les sporocystes en pustules d'avril à août; les sporocystes basilaires sont plus rares; nous les avons observés à Villefranche au début du mois de mai. De façon générale, les échantillons de Villefranche sont fertiles plus tôt et plus abondamment que ceux de Banyuls. Selon HAMEL (1931-1939), *Giraudya* se rencontre, dans la Manche et l'Océan, sur les vieilles feuilles et les rhizomes de Zostères, mais parfois aussi sur d'autres algues, et plus rarement sur les coquillages ou les roches. En Méditerranée, les disques de *Myrionema orbiculare* se développant sur les feuilles de Posidonies constituent son milieu d'élection et *Giraudya sphacelarioides* peut y être considéré comme espèce caractéristique du groupement photophile des feuilles de Posidonies.

84. *Myriotrichia repens* (HAUCK) KARSAKOFF n'est pas très fréquent dans le groupement que nous avons étudié et ne s'installe jamais sur la feuille de Posidonie elle-même; nous l'avons observé quelquefois sur des *Castagnea*, aussi bien dans la région de Banyuls que dans celle de Villefranche. Sporocystes uniloculaires en mai.

85. *Asperococcus bullosus* LAMOUREUX var. *profundus* J. FELDMANN apparaît dans quatre relevés; il s'agit d'échantillons de petite taille (2 à 4 cm), mais qui portent souvent des sporocystes pluriloculaires (août-septembre); une seule fois, nous avons rencontré des sporocystes uniloculaires (Villefranche, 8.8.1966, profondeur 28 m). Comme le nom de la variété l'indique, il s'agit d'une algue se développant surtout dans les herbiers profonds (20-35 m); un exemplaire provient cependant d'une feuille de Posidonie récoltée à -7 m.

§ 3. LES ALGUES VERTES.

86. *Enteromorpha compressa* (L.) GREVILLE ne semble pas vraiment faire partie du groupement photophile sur feuilles de Posidonies. En effet, chaque fois que nous l'avons récolté sur ce substrat, il s'agissait d'exemplaires se développant sur des Posidonies ayant séjourné au moins huit jours dans les bacs du laboratoire; il est probable que l'installation des jeunes Entéromorphes était, dans ce cas, postérieure à la récolte des Posidonies.

87. *Endoderma majus* FELDMANN a été récolté une seule fois, sur *Crouania attenuata* f. *bispora*, épiphyte assez fréquent, comme nous l'avons vu, des feuilles de Posidonies (cap l'Abeille, profondeur 22 m, 20.8.1965).

88. *Endoderma viride* (REINKE) LAGERHEIM se rencontre assez souvent sur *Champia parvula*, épiphyte très fréquent des feuilles de Posidonies. Nous l'avons récolté d'avril à juillet, dans la région de Banyuls, entre 6 et 22 m de profondeur.

89. *Pringsheimiella scutata* (REINKE) O. C. SCHMIDT et PETRAK a été récolté une seule fois au cours de ce travail, sur *Melobesia lejolisi* (cap l'Abeille, profondeur 22 m, 30.8.1965).

90. *Ulvella setchelli* P. DANGEARD est signalé par J. FELDMANN (1937), à Banyuls, sur feuilles de Posidonies, en avril. Nous ne l'avons pas observé.

91. *Rhizoclonium kernerii* STOCKMAYER n'a été observé qu'une seule fois sur des feuilles de Posidonies provenant de l'anse de Peyrefitte et récoltées à 8 m de profondeur (31.3.1966).

92. *Derbesia tenuissima* (DE NOTARIS) CROUAN ne semble pas plus fréquent et n'a été récolté que deux fois, dans la région de Banyuls, sur Posidonies se développant entre -20 et -22 m (août).

93. *Bryopsis* cf. *plumosa* (HUDSON) C. AGARDH : un seul exemplaire récolté à Banyuls, sur Posidonies récoltées à 15 m de profondeur (19.4.1966). Détermination douteuse.

TROISIÈME PARTIE
LA VÉGÉTATION ÉPIPHYTE

CHAPITRE V.

MÉTHODES.

§ 1. TECHNIQUES PHYTOSOCIOLOGIQUES.

Comme la feuille de Posidonie constitue une surface bien délimitée, l'expression quantitative de sa colonisation par les épiphytes ne présente pas de difficultés particulières. La largeur de la feuille est pratiquement constante (1 cm); seules varient la longueur et la vitesse de croissance.

Trois méthodes s'offraient à nous; deux d'entre elles ont été éliminées pour les raisons suivantes :

a) Le simple comptage d'individus est facile pour certaines espèces, impossible pour d'autres; les espèces encroûtantes dominantes, par exemple, forment des croûtes où la distinction des individus devient très difficile (Mélobésiées, *Myrionema*). De plus, cette méthode ne tient pas compte de la taille des épiphytes.

b) La méthode par extraction de chlorophylle et spectrophotométrie peut, de prime abord, paraître plus séduisante, étant donné sa grande précision donnant une expression correcte de la quantité totale de matière vivante. Cependant, s'il est facile de prélever les espèces dressées, il est, par contre, presque impossible de prendre, par exemple, les Mélobésiées et les *Myrionema* sans emporter des quantités appréciables de la Posidonie elle-même. En outre, si la méthode est valable dans le cas des algues planctoniques ne comportant pas d'Algues Rouges, il n'en est pas de même des algues fixées; les pigments spéciaux des Rhodophycées sont encore peu connus en ce qui concerne leur valorisation en termes de biomasse.

Restaient les méthodes phytosociologiques évaluant les quantités par l'attribution de coefficients. Moins précises, elles présentent l'avantage de la rapidité, permettant l'étude d'un grand nombre d'échantillons d'où se dégage un ensemble, l'association végétale (le groupement, la formation, la « community » des auteurs anglais, etc.). Le nombre de ces méthodes est assez élevé, les querelles d'école nombreuses. La plupart des méthodes sont d'inspiration anglo-saxonne, scandinave ou franco-suisse. Les unes mettent l'accent sur l'espèce dominante, les autres sur l'espèce caractéristique du groupement végétal. Elles ont toutes leurs avantages et leurs inconvénients et reflètent souvent les impératifs dictés par les conditions de milieu régnant dans les régions pour lesquelles elles ont été élaborées. Nous ne pouvons les discuter toutes ici. En tout cas — moyennant quelques aménagements — celle de l'école de Zürich-Montpellier, appelée aussi méthode BRAUN-BLANQUET, nous a paru parfaitement adaptée au but poursuivi : la description aussi détaillée que possible d'un seul groupement végétal avec ses variantes. Ce qui ne veut pas dire que nous la conseillerions pour toutes les études de la végétation marine; notre travail se rapporte à un sujet trop limité pour permettre d'en tirer des conclusions générales sur la validité d'une méthode.

Rappelons brièvement quelques principes de la méthode BRAUN-BLANQUET (1964).

Sur le terrain est délimitée une surface aussi homogène que possible. Ensuite, une liste est dressée de toutes les espèces en présence, en attribuant à chacune d'elles deux coefficients, le

premier étant le coefficient d'abondance-dominance, le second le coefficient de sociabilité. Dans le premier cas, ces coefficients sont au nombre de six et représentés par les signes et chiffres suivants :

- + : quelques individus, couvrant environ 1 % de la surface étudiée;
- 1 : quelques individus, couvrant environ 5 % de la surface étudiée;
- 2 : individus plus nombreux, couvrant environ 20 % de la surface étudiée;
- 3 : individus nombreux, couvrant environ 40 % de la surface étudiée;
- 4 : individus nombreux, couvrant environ 70 % de la surface étudiée;
- 5 : individus nombreux, couvrant environ 90 % de la surface étudiée.

Dans le deuxième cas, celui du coefficient de sociabilité, on utilise les chiffres de 1 à 5 :

- 1 : individus isolés;
- 2 : petits groupes;
- 3 : groupes plus importants;
- 4 : grandes plages;
- 5 : tapis (presque) continu.

Une fois la liste des espèces dressée et les coefficients attribués, le relevé est complété par la réunion d'un maximum de données concernant l'écologie de cet « individu d'association ». La juxtaposition d'au moins une dizaine de relevés fournit, ensuite, le tableau d'association.

Dans la méthode BRAUN-BLANQUET, les différentes associations sont, à l'image de la systématique linnéenne, groupées en Alliances, les Alliances en Ordres, les Ordres en Classes. La comparaison des tableaux d'association permet de déterminer quelles sont les espèces dont l'amplitude écologique est suffisamment étroite pour qu'elles n'apparaissent que dans une seule association dont elles constituent les caractéristiques; cette comparaison permet aussi de voir quelles sont les espèces n'apparaissant que dans les Associations d'une même Alliance (ou caractéristiques d'Alliance), quelles sont les caractéristiques d'Ordre, etc. De plus, les tableaux d'association renferment toujours un certain nombre d'espèces « accidentelles » qui apparaissent çà et là, sans qu'il soit possible de leur attribuer un rôle bien défini.

Pour appliquer cette méthode dans le cas du problème bien précis qui fait l'objet de cette étude, il a fallu tenir compte d'un certain nombre de considérations et notamment du fait que nous n'allions trouver qu'un seul groupement présentant tout au plus deux variantes selon la profondeur. En effet, le milieu considéré est très uniforme puisqu'il est déterminé par les exigences écologiques bien précises de l'herbier de Posidonies. Aussi, nous n'avons pas voulu nous livrer au jeu périlleux des classifications citées ci-dessus, et ce n'est pas sans hésitation que nous parlerons, plus loin, d'espèces caractéristiques; si la méthode utilisée constitue un excellent moyen de description de la végétation, la rigidité de ses classifications a souvent été critiquée, sans doute avec raison, du moins dans certains cas.

Notre groupement marin devant être étudié en détail, il a fallu fractionner les observations, considérer l'influence des saisons, de la rapidité de croissance de la Posidonie, de la profondeur, de la luminosité, de l'âge de la feuille et même de l'âge du fragment de feuille.

Voici comment ce problème a été résolu sur le plan pratique. De chaque lot de Posidonies, une ou deux feuilles ont été choisies parmi les plus épiphytées, en éliminant toutefois les feuilles déperissantes. Les feuilles prélevées étaient découpées en fragments de 8 cm, longueur d'ailleurs assez arbitraire adoptée uniquement en fonction des dimensions du récipient dans lequel les échantillons étaient examinés sous la loupe binoculaire; l'expérience a montré que ce découpage

était suffisant; il aurait même pu être réduit dans la plupart des cas, mais un minimum de trois fragments par feuille reste nécessaire, parce que les différentes parties d'une même feuille n'ont pas le même âge et portent donc des populations d'épiphytes de maturité différente.

Ensuite, chaque fragment a fait l'objet d'un relevé complet comportant, outre la liste des espèces rencontrées, cinq colonnes fournissant les indications suivantes :

1. La hauteur moyenne qu'atteint l'épiphyte sur le fragment considéré.
2. L'absence ou la présence d'organes de reproduction et, le cas échéant, la nature de ceux-ci.
3. Le relevé de la face supérieure du fragment de feuille.
4. Idem pour la face inférieure de la feuille.
5. Idem pour les bords (au sens large) de la feuille.

Après l'étude détaillée de tous les fragments d'une ou deux feuilles, les relevés ont été complétés par un examen plus rapide d'autres échantillons du même lot.

Le tableau I nous montre un exemple de relevé complet d'une feuille assez petite (21 cm) découpée en trois fragments. A la fin de l'été, certaines feuilles peuvent atteindre une longueur de 80 à 100 cm et il faut alors examiner 10 à 12 fragments de 8 cm pour effectuer un relevé complet. Le lecteur pourra trouver d'autres exemples de relevés en annexe.

*

* *

Le tableau II synthétise les résultats globaux de l'analyse phytosociologique. Voici comment nous avons procédé pour l'établir.

Comme le découpage des feuilles a toujours été effectué à partir de la base de celles-ci, le fragment distal, le plus âgé, mesure en général moins de 8 cm; de plus, il est souvent en mauvais état. Aussi avons-nous pris comme « sous-relevé de base » celui de l'avant-dernier fragment portant souvent (sauf au début de la période de végétation) une population épiphyte adulte et bien développée. Ce sont ces relevés qui ont servi à l'établissement du tableau en question; souvent, nous les avons complétés quelque peu avec les données se rapportant à d'autres fragments de la même feuille.

En examinant le tableau II, le lecteur remarquera que, pour le classement des espèces indiquées dans la première colonne, nous ne nous sommes pas servi de la terminologie de l'école de Zürich-Montpellier, qui groupe les Associations en Alliances, les Alliances en Ordres, les Ordres en Classes. Nous y avons renoncé pour trois raisons.

1. Il faut, pour établir une telle classification, connaître parfaitement toutes les associations marines des régions étudiées. Nous n'avons pas eu l'occasion d'effectuer une telle étude qui aurait demandé un séjour beaucoup plus long sur les côtes méditerranéennes françaises.

2. J. FELDMANN (1937) n'ayant pas utilisé la méthode BRAUN-BLANQUET, nous ne disposons, dans la littérature, que des travaux de ROGER MOLINIER (1958) et de ceux de MOLINIER et PICARD (1951 à 1954). Quels que soient la valeur et le sérieux de ces études, il est certain qu'elles sont encore trop peu nombreuses et trop partielles pour servir de référence indiscutable.

3. De façon plus générale — et ce sera l'argument auquel nous attachons le plus d'importance — le milieu marin est beaucoup plus uniforme que le milieu terrestre. Dans ce cas, la rigidité des classifications zuricho-montpelliéraines ne facilite pas l'interprétation nuancée des conditions de vie de groupements végétaux immergés toujours assez proches les uns des

TABLEAU I. — Exemple de relevé.
Le Racou, dragage du 16-5-1966. Profondeur 6 à 8 m.

Feuille à croissance lente Longueur 21 cm	Fragment de base (0 à 8 cm)					Fragment du milieu (8 à 16 cm)					Fragment distal (16 à 21 cm)				
	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords
<i>Melobesia lejolisi</i>	—	conc.	1.2	+	+	—	conc.	4.5	3.4	4.5	—	conc.	4.5	5.5	4.5
Hydriaires	—	—	1.2	+	+	—	—	+ .2	+ .2	+	—	—	.	.	.
<i>Champia parvula</i>	3	stér.	1.1	ind.	.	3	stér.	+	.	.	—	—	.	.	.
<i>Dermatolihon litorale</i>	—	stér.	+	.	.	—	stér.	+	+	+	—	conc.	+	.	+
<i>Myrionema orbiculare</i>	—	sporoc.	+ .2	.	+ .2	—	sporoc.	+ .2	+ .2	+ .2	—	sporoc.	1.2	+ .2	+ .2
<i>Dictyota linearis</i>	3	stér.	ind.	.	.	—	—	.	.	.	—	—	.	.	.
<i>Laurencia obtusa</i>	1	stér.	ind.	.	.	—	—	.	.	.	—	—	.	.	.
<i>Antithamnion tenuissimum</i>	2	stér.	+	.	.	5	♂	.	+ .3	.	—	—	.	.	.
<i>Aglaothamnion</i> sp.	5	stér.	1.1	+	.	5	stér.	+	1.1	.	—	—	.	.	.
<i>Erythrotrichia carnea</i>	0,5	stér.	+	.	.	0,5	stér.	.	+	.	—	—	.	.	.
Diatomées (type <i>Schizonema</i>)	1	—	+	+	.	1	—	.	+	.	—	—	.	.	.
<i>Antithamnion plumula</i>	3	stér.	+	.	.	2	stér.	+	.	.	—	—	.	.	.
<i>Acrochaetium daviesii</i>	1	sporoc.	+	.	.	2	sporoc.	+	+	.	—	—	.	.	.
Foraminifères	—	—	+	.	.	—	—	+	+	.	—	—	.	+	.
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>	3	stér.	ind.	.	.	5	stér.	.	+	.	5	stér.	.	+	.
Bryozoaires	—	—	.	+ .2	.	—	—	+ .2	+ .2	.	—	—	.	.	.
<i>Ectocarpus confervoides</i>	—	—	.	.	.	2	stér.	+	+	.	3	stér.	+	+ .2	.
<i>Giraudya sphacelarioides</i>	—	—	.	.	.	3	stér.	+	+	.	4	manch.	.	+	.
<i>Castagnea irregularis</i>	—	—	.	.	.	3	stér.	.	+	.	3	stér.	.	+	.
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	—	—	.	.	.	2	stér.	.	.	ind.	—	—	.	.	.
<i>Giffordia sandriana</i>	—	—	.	.	.	1	stér.	.	+	.	3	stér.	.	+	.
<i>Myriactula gracilis</i>	—	—	.	.	.	1	stér.	.	+	.	2	pluri	.	+	.
<i>Cladostephus verticillatus</i>	—	—	.	.	.	—	—	.	.	.	6	stér.	.	+	.
Céramiacées stériles	—	—	.	.	.	1-5	stér.	.	+	.	2	stér.	.	+	.

autres. En d'autres termes, nous avons adopté volontiers les aspects descriptifs de la méthode procurant une précision suffisante tout en étant rapides, mais hésitons — comme cela nous est arrivé, d'ailleurs, quand nous avons eu à décrire la végétation aquatique et semi-aquatique de lacs et de fleuves congolais — devant la rigidité d'une classification obligeant à effectuer des découpages souvent un peu arbitraires. Il faut bien classer ce que nous décrivons, mais nous devons éviter d'aboutir à des notions purement théoriques n'ayant plus grand-chose de commun avec ce qui se passe dans la nature.

§ 2. TECHNIQUES DE RÉCOLTE.

Les deux laboratoires où nous avons été accueilli disposent d'embarcations de différentes tailles atteignant au maximum 19 m de longueur. Les plus grandes sont manœuvrées par des équipes de trois marins et peuvent traîner des engins de pêche assez lourds permettant l'arrachage de quantités suffisantes de Posidonies en bon état. Les engins utilisés sont le « gangui », filet lourdement lesté à ouverture en demi-cercle, et la drague. Tous deux ont donné d'excellents résultats — à condition, pour le gangui, d'utiliser des modèles assez grands et lourds — et nous avons souvent eu recours à ce moyen d'autant plus commode que les marins connaissent parfaitement les fonds et récoltent de beaux échantillons sans que le chercheur soit obligé de les accompagner. Nous voulons saisir ici l'occasion pour remercier vivement les capitaines BAU et BARRIS, ainsi que leurs équipiers, de leur collaboration efficace et souriante.

Avec des embarcations plus légères, manœuvrées par un seul marin, le travail de récolte devient plus difficile mais reste encore possible. A faible profondeur, de bons résultats ont été obtenus au moyen d'un petit filet lesté, précédé d'un grappin qui s'accroche solidement dans les mattes et permet d'arracher de beaux échantillons. A profondeur plus grande (30 à 40 m), nous avons dû nous servir d'une petite drague, moins efficace; elle semble décrocher avant tout les Posidonies en mauvais état, exactement d'ailleurs comme les ganguis trop petits.

De toute évidence, la meilleure technique de récolte est constituée par la plongée au moyen du scaphandre autonome; elle permet de sélectionner les échantillons sur place, de se rendre compte de l'état général de l'herbier, de procéder à des mesures écologiques, d'effectuer des récoltes sans bouleverser les fonds, etc. Aussi avons-nous utilisé cette méthode chaque fois que les conditions le permettaient, du moins dans le cas des plongées à faible profondeur (10 à 12 m maximum). Pour les plongées plus profondes, devant normalement être effectuées par deux plongeurs, il se pose le problème de trouver un équipier, et c'est là l'inconvénient principal de la méthode. Vers la fin de notre séjour, ce problème a été résolu à Banyuls par le fait que la direction du laboratoire avait engagé un plongeur professionnel, ce qui constitue évidemment une solution idéale. M. MABIT nous a rendu, lui aussi, de grands services et nous le remercions encore ici.

CHAPITRE VI.

LE GROUPEMENT À MYRIONEMA ORBICULARE
ET GIRAUDYA SPHACELARIOIDES.§ 1. L'ÉPIPHYTISME DANS LE DOMAINE MARIN :
QUELQUES GÉNÉRALITÉS.

L'épiphytisme est un phénomène courant dans le domaine marin. De véritables superpositions en chaîne peuvent se produire; l'étude des épiphytes sur Posidonies en fournit parfois de beaux exemples. Il n'est pas rare, en effet, de rencontrer un exemplaire de *Goniotrichum alsidii* se développant sur un *Ceramium diaphanum*, lui-même installé sur *Melobesia lejolissii*, ce dernier recouvrant, enfin, une portion d'une feuille de *Posidonia oceanica*.

Comme on sait, ceci s'explique sans doute par le fait que les algues absorbent leur nourriture à travers toute la surface du thalle; elles n'auraient donc pas besoin, pour prélever les principes nutritifs, du substrat, dont elles ne se serviraient que pour se fixer. Il est évident qu'elles se montrent généralement beaucoup moins difficiles que les plantes terrestres quant à la nature du substrat, et c'est ce phénomène qui rend possible les superpositions dont nous venons de parler.

Cependant, les choses sont-elles vraiment aussi simples ? D'abord, il faut bien admettre que les phénomènes d'épiphytisme dans les eaux marines, bien que fréquents, n'ont fait l'objet que de rares études partielles. Ensuite, ces quelques travaux montrent tous que les rapports entre hôte et épiphyte ne peuvent pas se résumer à de simples relations mécaniques, et qu'elles doivent faire l'objet d'explications beaucoup plus nuancées.

Déjà en 1932, BERNER, étudiant l'épiphytisme chez *Digenea simplex*, constate que beaucoup d'espèces épiphytes paraissent préférer un hôte déterminé. L'espèce qu'il étudie est recouverte surtout par cinq ou six épiphytes électifs, toujours les mêmes. D'autre part, l'auteur observe que l'algue-hôte jeune ou en pleine vigueur de croissance est dépourvue d'épiphytes, alors que les exemplaires sénescents supportent une population épiphyte importante.

BETH et MEROLA (1960) confirment ces observations par une expérience de laboratoire. Ayant constaté que certaines algues restent souvent dépourvues d'épiphytes, ces auteurs ont répandu des zygotes et des zoospores d'*Enteromorpha compressa* sur des fragments de thalle de *Dictyota dichotoma* et de *Dictyopteris membranacea*, deux algues très peu épiphytées dans la nature. Ils font alors les observations suivantes :

1. Les zygotes et les zoospores se fixent bien sur les thalles des deux espèces.
2. Les plantules d'Entéromorphes se développent bien sur des fragments de thalle morts ou déperissants.
3. Sur fragments vivants et se régénérant, les plantules voient leur développement inhibé.
4. Cette inhibition est forte sur des thalles à croissance vigoureuse, faible sur des thalles à croissance lente et nulle sur des thalles déperissants.

En d'autres termes, selon ces auteurs, l'absence d'épiphytes, dans le cas observé, n'est pas dû à un défaut de fixation mais à une inhibition du développement des zygotes. L'inhibition se produit à l'extérieur des cellules de l'hôte mais en relation avec leur métabolisme. Elle pourrait être causée par des toxines spécifiques ou, plus simplement, par des conditions régnant au voisinage de la surface du thalle.

Un article important de BETH et LINSKENS (1964) éclaire quelques aspects de la physiologie des algues épiphytes. Ces auteurs rappellent d'abord les travaux de VAN DEN ENDE et LINSKENS (1962) et de VAN DEN ENDE et VAN OORSCHOT (1963) sur l'épiphytisme chez *Himanthalia elongata*, travaux ayant mis en évidence une zonation très nette des populations d'épiphytes tout au long du thalle fertile d'*Himanthalia*. En outre, ces études ont montré que la base stérile en forme de champignon porte des populations particulières sur le « pied » et sur les faces inférieure et supérieure du « chapeau »; les plantules de cette espèce ne portent, en général, que des Bryozoaires; des fragments de thalle arrachés et dépérissants sont colonisés, sans zonation, par des espèces saprophytes et parasites non spécifiques. Des essais de marquage de la plante-hôte au moyen d'isotopes (p. 35) ont montré que certains épiphytes peuvent être classés d'après leur degré de parasitisme; c'est ainsi que chez *Himanthalia* les principaux épiphytes, *Ulva*, *Rhodomenia*, *Ceramium* et *Pylaiella* présentent des caractères parasitiques croissants.

BETH et LINSKENS (1964), faisant le point de la question, émettent ensuite les hypothèses et remarques suivantes.

1. La fixation d'une spore sur une algue-hôte dépend, entre autres, de la nature physique de la surface du thalle support et notamment, de sa rugosité et de sa tension superficielle. Cette dernière a été mesurée par LINSKENS (1963) de la façon suivante. L'algue-hôte est sortie de l'eau; une petite plaque métallique est placée sur sa surface, plaque que l'algue « retient » avec une force plus ou moins grande. On mesure alors au moyen d'une balance de torsion quelle est la force minimale nécessaire pour arracher la plaque. Les valeurs trouvées sont, en général, constantes pour une espèce déterminée (variations de 5 à 11 % maximum) mais varient, d'une espèce à l'autre, parfois de façon considérable (de 25 à 355 dyn/cm). Cependant, chez certaines algues les valeurs trouvées varient fortement d'un point à l'autre du thalle. C'est le cas, par exemple, chez *Padina pavonia* et *Scytosiphon lomentaria*. On constate que, plus la tension superficielle ainsi déterminée est élevée, meilleure sont les chances de fixation des spores. Les mesures doivent être effectuées en quelques minutes, pour que l'évaporation n'ait pas le temps de se produire.

2. Certains hôtes dont les thalles sont en phase de forte croissance semblent pouvoir sécréter des substances (antibiotiques, composés phénoliques) qui inhibent le développement ultérieur des épiphytes. Ceux-ci grandissent beaucoup plus vite sur des thalles morts ou dépérissants. Les auteurs citent à ce sujet de nombreux travaux dont : PANKOW (1961a, b), ROOS (1957), BURKHOLDER et ALMODOVAR (1960), LAMI (1934) et McLAREN (1957).

3. Au fur et à mesure que l'épiphyte grandit, les influences réciproques deviennent plus importantes; l'ancrage de l'épiphyte doit être renforcé, et il y a souvent pénétration dans les tissus de l'hôte. A ce moment, des interactions physiologiques peuvent entrer en jeu; l'épiphyte peut prélever des substances, phénomène qui a été mis en évidence par des expériences de marquage au moyen de substances radioactives (VAN DEN ENDE et VAN OORSCHOT, 1963; LINSKENS, 1963b). On suppose que des réactions enzymatiques sont utilisées par l'épiphyte pour pénétrer dans les cellules de l'hôte et entamer les réserves de ce dernier, qui se défend sans doute par la sécrétion d'antibiotiques et de toxines. Il s'agit, au fond, d'une forme limitée de parasitisme.

4. On ne peut encore formuler que des hypothèses au sujet de l'épiphytisme spécifique. Des facteurs mécaniques interviennent aussi, sans doute; le pH, les incrustations, la viscosité peuvent jouer un rôle. On ne connaît encore rien des éventuelles réactions immunologiques (OLLIVIER, 1929). Il peut y avoir des échanges physiologiques, ce qui conduit à des rapports de symbiose. On a même pu observer des successions de groupements épiphytes spécifiques, étalées sur plusieurs années.

5. On ignore quelle est l'influence de tous ces rapports sur la productivité.

Terminons ce rapide survol des travaux concernant les relations entre hôte et épiphyte dans le domaine marin en citant l'article de VAN DEN ENDE et HAAGE (1963) qui traite des épiphytes des feuilles de *Zostera marina* sur les côtes bretonnes. Les auteurs remarquent que dans ce cas, contrairement à ce qui se passe chez *Himantalia elongata*, il n'y a pas de zonation dans la répartition des épiphytes sur le limbe des Zostères; nous verrons qu'à quelques nuances près il en est de même dans le cas de *Posidonia oceanica*. Les mêmes auteurs observent encore que les conditions écologiques locales influencent la composition quantitative et qualitative des populations épiphytes considérées; dans les stations calmes, les épiphytes recherchent le bord de la feuille alors que dans les milieux soumis aux courants le limbe est préféré.

*
**

Le dépouillement des travaux que nous venons de citer permet d'énoncer quelques conclusions générales.

1. Dans le cas qui nous occupe — celui de l'épiphytisme dans le domaine marin — il ne semble pas exister de limite bien nette entre épiphyte et parasite. On connaît des parasites au sens strict du mot; par contre, beaucoup d'espèces dites épiphytes montrent en fait des tendances parasitiques plus ou moins prononcées. Il arriverait même qu'une espèce se comportant comme épiphyte strict dans son jeune âge devienne par la suite de plus en plus parasite.

2. L'épiphytisme dans le domaine marin est un phénomène très complexe. Pour qu'un épiphyte puisse s'installer sur une plante-hôte, un grand nombre de facteurs peuvent intervenir; avec BETH et LINSKENS (1964) nous pouvons classer ceux-ci en trois groupes :

a) La phase de l'établissement du contact entre spore et hôte est caractérisée par l'influence des facteurs généraux du milieu ambiant : hydrologie, époques d'émission des spores, etc.

b) La phase de l'adhésion, de la fixation de la spore est surtout soumise aux facteurs physiques locaux, comme la tension superficielle régnant à la surface de l'hôte, la rugosité de cette surface, etc.

c) Enfin, au cours de l'ancrage de l'épiphyte bien développé, ce sont les facteurs chimiques et physiologiques locaux (toxines, antibiotiques, auxines) qui semblent jouer un rôle déterminant.

3. Une fois bien installé, d'autres relations peuvent s'établir. Celles-ci peuvent être de nature :

a) Physique : l'épiphyte agit par son ombre; son ancrage devient de plus en plus important et blesse les tissus de l'hôte; sa masse peut gêner le déchiquetage de la plante-hôte sous l'action des vagues et des courants (tous ces facteurs sont importants dans le cas de la Posidonie).

b) Biochimique et physiologique : au fur et à mesure que l'ancrage augmente, des enzymes peuvent entrer en jeu; il devient alors probable que des échanges physiologiques plus importants s'établissent, conduisant à des formes plus ou moins limitées de parasitisme ou de symbiose.

4. Nous avons vu qu'on ignore à peu près tout des mécanismes de l'épiphytisme spécifique, des réactions immunologiques éventuelles et de l'influence de l'épiphytisme sur la productivité.

§ 2. L'ÉPIPHYTISME SUR LES FEUILLES DE POSIDONIE : GÉNÉRALITÉS.

Dans ce travail, le groupement épiphyte photophile colonisant les feuilles de Posidonie n'est étudié que sous l'angle systématique et phytosociologique. Il s'agit d'une étude que nous considérons comme préliminaire et qui devrait être complétée par d'autres recherches, notamment sur le problème de la spécificité d'un certain nombre d'épiphytes paraissant liés à ce substrat très particulier que constitue la feuille de Posidonie.

Néanmoins, à la lumière des considérations qui précèdent, il est possible, dès à présent, d'énoncer un certain nombre de remarques permettant de situer quelques aspects du problème.

1. Ainsi que nous l'avons vu, on n'observe pas de zonation des populations d'épiphytes sur la feuille de Posidonies; celle-ci s'accroît par la base, et de cette base au sommet nous passons donc graduellement d'une population jeune à une population adulte; mais il s'agit toujours du même groupement épiphyte. La seule distinction possible est celle entre espèces préférant le bord de la feuille et celles s'installant plutôt sur la face supérieure de celle-ci; il n'y a pas d'espèces préférant la face inférieure.

2. La colonisation de la feuille de Posidonie obéit à un certain nombre de lois dont les causes seraient d'ailleurs à préciser.

a) Très peu d'épiphytes germent directement sur la feuille de Posidonie. Seules les espèces encroûtantes y parviennent fréquemment. Celles-ci sont au nombre de quatre : *Melobesia lejolisii*, *Melobesia farinosa*, *Dermatolithon* cf. *litorale* et *Myrionema orbiculare*. Dès la fin de l'hiver, elles germent abondamment sur les feuilles, d'abord *Melobesia lejolisii*, ensuite *M. farinosa*. *Dermatolithon* cf. *litorale* est beaucoup plus rare. La dernière à s'installer est *Myrionema orbiculare*; elle est aussi envahissante que *Melobesia lejolisii*, et bientôt de grandes parties de la feuille de Posidonie sont couvertes d'espèces encroûtantes.

b) Ce n'est qu'ensuite que s'installent les espèces dressées; celles-ci ne germent pour ainsi dire jamais sur les parties encore dénudées de la feuille de Posidonie, mais toujours sur les espèces encroûtantes, et en montrant souvent des préférences pour une ou plusieurs espèces déterminées. C'est ainsi — comme nous l'avons vu dans la deuxième partie de ce travail — que *Giraudya sphacelarioides* ne se développe que sur *Myrionema orbiculare*, et il en est de même, bien que de façon moins exclusive, pour les *Castagnea*. Les Céramiacées, par contre, préfèrent en général les Mélobésiées, à l'exception des *Antithamnion* (et surtout *A. tenuissimum*) qui s'installent souvent directement sur les feuilles de Posidonies. Il serait intéressant de déterminer si les facteurs physiques (rugosité, tension superficielle) interviennent seuls dans ces processus, ou si des facteurs chimiques et physiologiques entrent en jeu.

c) Nous verrons dans le paragraphe suivant que le groupement épiphyte considéré comporte un assez grand nombre (7, ce qui est beaucoup pour un groupement aquatique) d'espèces caractéristiques, qu'on ne récolte donc — du moins en Méditerranée — que sur les feuilles de Posidonies; ceci pose évidemment le problème de la spécificité de l'épiphytisme.

d) Non moins curieux est le fait de certaines absences. Pourquoi des espèces, jouant par ailleurs un rôle important dans la colonisation ou la recolonisation de rochers ou d'autres algues, ne s'installent-elles jamais sur les feuilles de Posidonies ? Nous pensons aux Entéromorphes, à *Scytosiphon lomentaria*, à *Jania rubens*... Et pourquoi, par exemple, la végétation épiphyte et endophyte du *Chaetomorpha aerea* n'a-t-elle rien de commun (VALET, 1960) avec celle des Posidonies ?

3. Une étude purement sociologique ne permet pas de dire quel est le rôle joué par les épiphytes dans le dépérissement des feuilles de Posidonies en septembre-octobre. On peut constater que les feuilles très épiphytées des eaux assez calmes et peu profondes tombent plus tôt que celles, peu colonisées, des eaux agitées, ou plus profondes. L'action mécanique des épiphytes joue sans doute un rôle dans ce phénomène, mais elle n'est peut-être pas seule en cause.

§ 3. COMPOSITION DU GROUPEMENT ÉPIPHYTE DES FEUILLES DE POSIDONIES.

Le tableau II (annexes) nous donne une vue d'ensemble du groupement étudié; il est composé à partir de nos données les plus significatives, auxquelles nous avons ajouté deux relevés publiés récemment par BODOURESQUE (1968); ces deux derniers portent le sigle « Bo » dans le tableau.

La technique utilisée pour établir celui-ci a été exposée dans le chapitre des méthodes (p. 97); dans ce paragraphe-ci, nous examinerons surtout la première colonne, celle qui fournit la liste des espèces et leur classement.

Voici quelles remarques peuvent être faites au sujet des cinq catégories d'espèces mentionnées.

1. Les caractéristiques du groupement représentent les espèces qui, dans la région étudiée, n'ont jamais été récoltées ailleurs que sur les feuilles de Posidonies. Dans le cas qui nous occupe, elles sont au nombre de 7, soit presque 12 % du total de 60 espèces reprises dans le tableau. Parmi elles, seules les 4 premières apparaissent de façon régulière dans de nombreux relevés. En effet, *Chondria mairei* est rare dans les régions de Banyuls et de Villefranche; *Spermothamnion flabellatum* f. *disporum* est sans doute beaucoup plus fréquent, mais n'apparaît que pendant une période assez brève (mi-août à mi-octobre); enfin, *Myriactula gracilis* est mentionné dans 1 relevé sur 6 environ. Remarquons en passant que, dans ce groupe des espèces caractéristiques, les Phéophycées sont très largement dominantes, aussi bien qualitativement que quantitativement. *Myrionema orbiculare* représente même, sur le plan quantitatif, la deuxième espèce du tableau, venant immédiatement après *Melobesia lejolissii*. Les trois autres Phéophycées, *Giraudya sphacelarioides*, *Castagnea cylindrica* et *Castagnea irregularis* sont des espèces très fidèles, mais en général moins abondantes. Néanmoins, les *Castagnea* peuvent souvent couvrir entièrement, à la fin de l'été, les extrémités des feuilles de Posidonies. Comme ce n'est pas le dernier fragment des feuilles qui a servi à l'établissement du tableau, mais l'avant-dernier, l'abondance des *Castagnea* n'apparaît pas dans le tableau établi de cette façon; nous y reviendrons plus loin. En tout cas, il est possible de dire que les quatre espèces en question constituent le véritable noyau du groupement végétal colonisant les feuilles de Posidonies.

2. Vient ensuite le groupe des « dominantes et préférentielles non caractéristiques »; il s'agit, en général, d'espèces pouvant se développer sur les substrats les plus divers, mais qui montrent une préférence plus ou moins marquée pour les feuilles de Monocotylédones marines. C'est avant tout le cas des Mélobésiées, et surtout de *Melobesia lejolissii*, très abondant sur Zostères et Posidonies, mais signalé aussi (LEMOINE, 1952) sur *Bornetia secundiflora* et sur *Ruppia*.

Sur le plan quantitatif, *Melobesia lejolissii* représente l'espèce largement dominante du groupement végétal étudié; seul *Myrionema orbiculare* se montre parfois aussi abondant. Le plus souvent, les trois Mélobésiées citées sont présentes sur la même feuille et contribuent ensemble à la formation d'une véritable carapace de calcaire entourant les parties adultes du limbe, ce qui modifie — peut-être profondément — les conditions d'existence de la feuille. *Melobesia farinosa* et *Dermatolithon cf. litorale* sont présents dans presque tous les relevés, mais ils sont toujours beaucoup moins abondants que *Melobesia lejolissii*. Celui-ci, comme nous l'avons vu dans la deuxième partie de ce travail, est le premier à s'installer sur les parties jeunes des feuilles de Posidonies; on peut déjà le rencontrer en janvier. Par suite de la disposition en éventail des feuilles, les jeunes *Melobesia*, s'installant sur les parties proximales du limbe, colonisent en premier lieu le bord de celui-ci, pour gagner ensuite très progressivement le centre. Seule la partie centrale de la face inférieure du limbe est souvent laissée libre, peut-être par suite d'un manque de lumière; on n'y trouve souvent que des Bryozoaires du type *Electra*. Aux trois Mélobésiées de ce groupe il faut ajouter l'*Acrochaetium* qui se développe surtout sur les bords de la feuille. Par suite de sa petite taille, cette espèce joue en général un rôle assez effacé au sein du groupement, mais dans certains cas elle peut former une véritable frange rose sur les bords de la feuille de Posidonie. Remarquons encore que toutes les espèces de ce groupe appartiennent aux Rhodophycées et que, sur le plan quantitatif, les Cryptonémiales dominent très largement. Bien que leur écologie semble définie par des exigences assez précises, le fait qu'elles se rencontrent sur des hôtes assez divers nous oblige à les rassembler sous la dénomination un peu vague de « dominantes et préférentielles non caractéristiques », expression que nous avons d'ailleurs reprise de BOUDOURESQUE (1968a). Enfin, il faut dire que le cas de ces trois Mélobésiées semble assez curieux : voilà trois espèces, très proches sur le plan systématique, qui ont les mêmes formes, qui se comportent toutes trois comme espèces encroûtantes, épiphytes de la même plante-hôte et qui contribuent toutes à la formation d'une carapace de calcaire entourant la feuille de Posidonie. Le même phénomène se produit dans le cas des *Thalassia* (HUMM, 1964).

3. Le troisième groupe, celui des « transgressives », comporte un très grand nombre d'espèces parfois fréquentes sur les feuilles de Posidonies, mais qui peuvent se développer aussi bien, ou même mieux, sur d'autres substrats. En d'autres termes, alors que les deux premiers groupes forment vraiment l'essentiel de la végétation épiphyte étudiée, nous entrons avec cette troisième série d'espèces dans la partie accessoire de cette végétation. Nous les avons rassemblées en trois catégories.

a) Tout d'abord, il y a les « transgressives indifférentes ». Il s'agit d'espèces récoltées sur feuilles de Posidonies provenant de toute les profondeurs (de 0,5 à 35 m). Si nous excluons les cinq dernières considérées comme accidentelles (a), les « indifférentes » sont au nombre de dix. Assez curieusement, nous verrons dans le paragraphe 6 consacré à la phénologie du groupement, que la plupart des espèces de ce groupe ne fructifient pas — ou très rarement — sur les feuilles de Posidonies, ce qui semble bien indiquer qu'elles appartiennent plutôt à d'autres unités phytosociologiques. Ceci ne les empêche pas d'être parfois fréquentes et même abondantes, comme c'est le cas pour les cinq premières de cette catégorie.

b) Les transgressives, récoltées surtout dans les herbiers superficiels de 0,5 à 10 m de profondeur, sont beaucoup plus rares que prévu; si nous supprimons les accidentelles, il ne reste, dans ce groupe, que trois espèces. Mais il faut y ajouter les sept espèces caractéristiques qui, toutes, vivent dans les eaux superficielles et sur la face supérieure des feuilles de Posidonies. Ceci porte le total à dix espèces ce qui, surtout si l'on tient compte de l'aspect quantitatif, représente alors un groupe important. Ce fait confirme aussi le caractère essentiellement photophile du groupement; les feuilles des herbiers profonds ne montrent, en réalité, qu'un aspect appauvri du groupement, et ce malgré l'apport de quelques espèces sciaphiles. Les espèces photophiles en question montrent un certain nombre de caractéristiques communes. Elles apparaissent dans de nombreux relevés, en général en faibles quantités, du moins en ce qui concerne les transgressives. Cependant, dans certains cas, elles se mettent à proliférer et peuvent alors devenir très envahissantes. C'est le cas, en particulier, pour *Ectocarpus confervoides* et aussi, comme nous l'avons vu, pour les trois *Castagnea*; parfois, *Sphacelaria cirrosa* se comporte de la même façon. Ces colonisations à caractère explosif des feuilles de Posidonies se produisent souvent en plein été, pendant une période de temps calme et chaud; c'est le cas, notamment, d'*Ectocarpus confervoides*, dans la baie de Villefranche. Mais elles peuvent se produire aussi à d'autres moments de l'année. Comme nous l'avons déjà signalé dans le cas des *Castagnea*, c'est en général sur les extrémités des feuilles de Posidonies que se produisent ces phénomènes; pour cette raison le tableau II ne les montre que rarement (relevé 19, pour *Ectocarpus confervoides*), mais elles apparaissent clairement dans les relevés complets. Nous y reviendrons lors de l'étude phénologique du groupement.

c) Les transgressives des herbiers profonds sont plus nombreuses. Sans les accidentelles, leur nombre s'élève à 13. Mais sur le plan quantitatif, elles jouent un rôle beaucoup plus effacé. L'espèce la plus fréquente de ce groupe est un petit *Polysiphonia* à 4 siphons resté malheureusement indéterminé, qui apparaît, avec de faibles coefficients d'abondance-dominance, dans 12 relevés sur 29. Les autres espèces sont encore beaucoup plus rares. Cependant, grâce à leur nombre élevé, les relevés comportant de 5 à 8 espèces sciaphiles ne sont pas exceptionnels. Parmi ces espèces d'ombre, quelques-unes sont de grande taille et ne peuvent prendre un développement normal sur une feuille de Posidonie. C'est le cas d'accidentelles telles que *Hypoglossum woodwardii* et *Apoglossum ruscifolium*, mais aussi d'espèces fréquentes comme *Asperococcus bullosus* var. *profundus*.

4. Les « épiphytes de second degré » n'ont jamais été récoltés sur les Posidonies elles-mêmes, mais se développent toujours sur d'autres épiphytes tels que les Cérámiales, les *Lau-rencia*, les *Champia*. Il faudrait d'ailleurs, au fond, parler d'épiphytes de troisième degré, puisque les Cérámiales, etc. ne s'installent pour ainsi dire jamais directement sur la Posidonie, mais utilisent les espèces encroûtantes comme support intermédiaire.

5. La faune n'est indiquée que de façon sommaire, et le tableau ne mentionne que les trois groupes principaux : Hydriaires, Bryozoaires et Foraminifères. Ce qui frappe, en procédant de cette façon, c'est la proportion très constante de ces trois groupes.

Il faut dire un mot, pour terminer, des espèces accidentelles, c'est-à-dire des espèces n'apparaissant, en général, qu'une ou deux fois dans le tableau; nous les avons réparties entre les trois catégories d'espèces transgressives, en les faisant précéder du signe (a). Il est possible d'y distinguer plusieurs catégories. D'abord, les Algues Vertes telles que les Entéromorphes et peut-être les *Derbesia* se sont probablement installées sur les feuilles de Posidonies après la récolte de celles-ci, dans les bacs à eau de mer courante dans lesquels les feuilles étaient conser-

vées au laboratoire, parfois pendant plus de huit jours, en attendant leur examen à la loupe binoculaire. D'autres espèces telles que *Padina pavonia*, *Taonia atomaria*, *Hypoglossum woodwardii* et *Apoglossum ruscifolium* ne peuvent pas se développer normalement sur la feuille de Posidonie à cause de leur grande taille, et c'est pour cette raison qu'il faut considérer comme accidentelles les rares exemplaires juvéniles rencontrés au cours de notre étude. Enfin, il y a tout un groupe, composé avant tout de petites Cérámiales n'apparaissant qu'une ou deux fois dans le tableau. Dans certains cas, la raison de ce phénomène est évidente. *Ceramium rubrum*, par exemple, préfère les stations battues et ne trouve donc pas de bonnes conditions écologiques sur la Posidonie qui évite les stations trop exposées aux vagues. Il s'agirait donc, sans doute dans la plupart des cas, d'espèces préférant d'autres milieux, d'autres conditions écologiques et qui pour cette raison ne se développent qu'accidentellement sur les feuilles de Posidonies. Ici encore se pose le problème d'éventuelles incompatibilités biochimiques et physiologiques.

§ 4. RÔLE DE LA PROFONDEUR ET DE LA LUMIÈRE.

Dans les pages qui précèdent nous avons souvent été amené à parler du rôle que joue la profondeur dans la composition de la végétation épiphyte qui colonise les feuilles de Posidonie. Nous pouvons donc nous contenter ici de résumer les données qui se sont dégagées de cette façon.

1. Il n'est pas possible de distinguer clairement, dans la végétation épiphyte, une variante de surface et une variante de profondeur; le tableau II, dont les relevés sont classés par ordre de profondeur croissante, ne montre pas de changements brutaux. Pourtant, des différences peuvent être mises en évidence, mais le passage de l'aspect « surface » à l'aspect « profondeur » est très progressif. Comme espèces des herbiers superficiels il faut citer d'abord les sept caractéristiques du groupement qui, toutes, sont des héliophiles stricts. C'est particulièrement bien visible dans le cas de *Myrionema orbiculare* et *Giraudya sphacelarioides*, très abondants dans les premiers relevés et très rares dans les derniers. Il faut y ajouter les espèces du groupe III b, c'est-à-dire les transgressives des biocénoses photophiles superficielles. Elles ne sont qu'au nombre de trois et ne jouent que rarement un rôle important au sein du groupement (voir le point 3 de ce paragraphe). Nous avons vu que les espèces sciaphiles (groupe III c du tabl. II) sont au nombre de treize. Jusqu'à 8 à 10 m de profondeur, ces espèces sont presque totalement absentes des relevés; ensuite leur nombre augmente progressivement pour atteindre un maximum entre -20 et -35 m.

2. Les herbiers profonds ne portent pas une véritable variante de profondeur, mais plutôt un aspect très appauvri, aussi bien sur le plan quantitatif que qualitatif, de la végétation épiphyte des herbiers superficiels. Cet appauvrissement n'est compensé que très partiellement par l'apport de quelques espèces sciaphiles dont aucune ne paraît liée à la végétation des feuilles de Posidonies, à l'exception peut-être de deux espèces, restées malheureusement indéterminées : *Polysiphonia* sp. (4 siphons) et *Dasya* sp., espèces dont on ne pourra connaître le rôle exact que quand les problèmes systématiques qu'elles posent seront résolus. Mais il faut ajouter que cet appauvrissement, tel qu'il apparaît dans le tableau II, est réel dans certains cas, artificiel dans d'autres. En effet, au-delà de 30 m de profondeur, les épiphytes s'installent très tardivement sur les feuilles de Posidonies; il faut parfois attendre les mois de juin-juillet pour pouvoir observer les premiers signes de colonisation épiphyte, alors que, près de la surface, les premières Mélobésiées peuvent déjà apparaître en janvier. Tous les relevés de matériel récolté en profondeur avant les mois de juin-juillet paraissent donc anormalement pauvres.

3. Enfin, nous avons vu aussi qu'à l'opposé de ces relevés pauvres, nous pouvons rencontrer de temps en temps, près de la surface, des feuilles de Posidonies dont les extrémités portent une végétation épiphyte extraordinairement abondante; son recouvrement est de 100 % et l'on peut y distinguer deux strates : une strate inférieure d'espèces encroûtantes (*Mélobésiées* et *Myrionema*), et une strate supérieure d'espèces dressées, dont les principales sont tantôt les trois *Castagnea* et *Giraudya sphacelarioides* (fig. 27), tantôt *Ectocarpus confervoides* et parfois *Dictyota linearis* (fig. 26, p. 54).

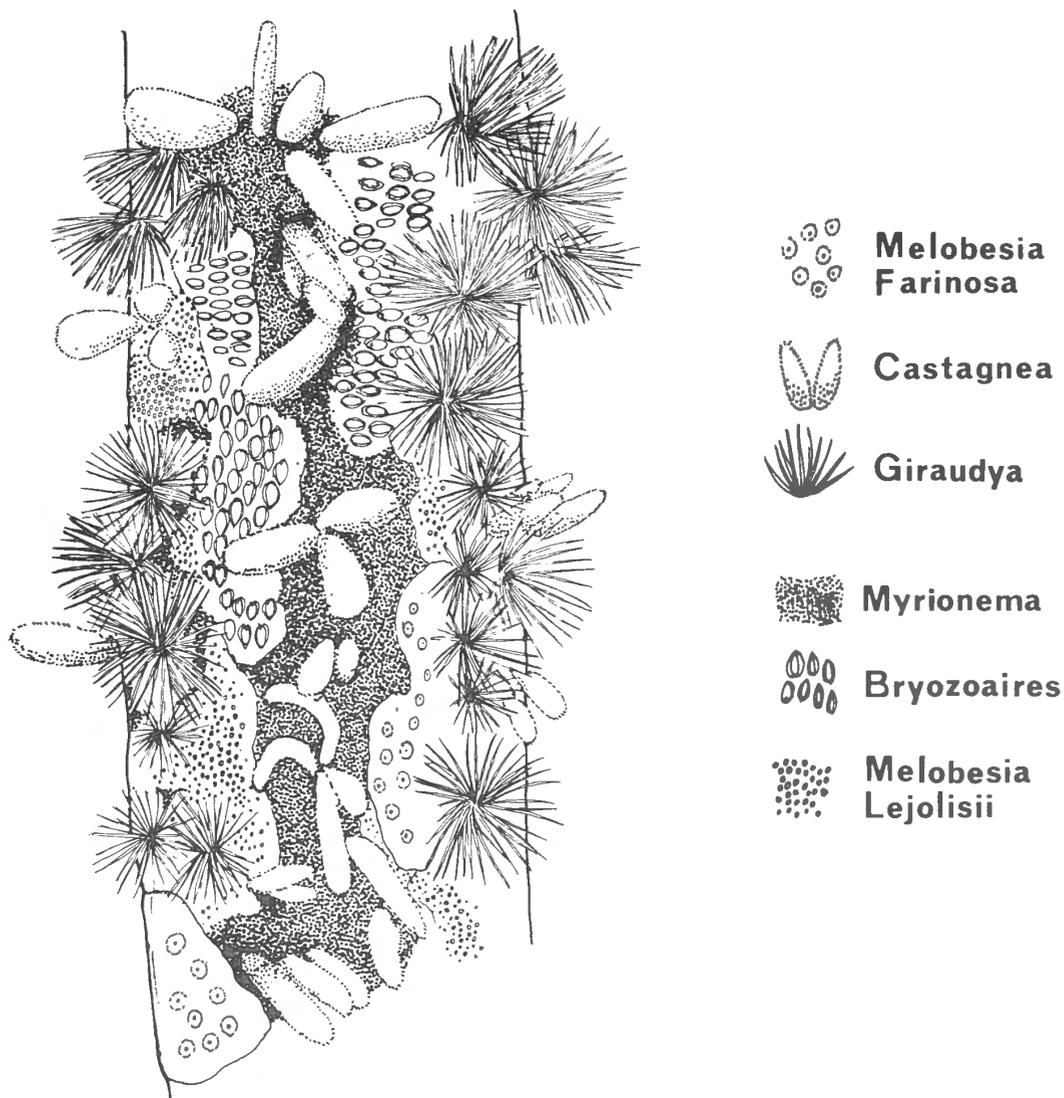


FIG. 27. — Extrémité de feuille de Posidonie complètement envahie par les espèces encroûtantes et les Algues Brunes (*Castagnea* et *Giraudya*). (Gross. 25x.)

4. Sur le plan qualitatif et souvent quantitatif, les Algues Brunes dominent très largement dans la végétation épiphyte des eaux superficielles; dans les eaux plus profondes, ce sont les Algues Rouges.

§ 5. LES FACTEURS GÉOGRAPHIQUES ET CLIMATIQUES.

Comme nous l'avons vu dans la première partie de ce travail, Banyuls et Villefranche sont séparées par une distance de 600 km environ; le climat de Banyuls est un peu plus froid et beaucoup plus venté que celui de Villefranche. D'autre part, il est connu que la flore algologique des Alpes-Maritimes comporte un certain nombre d'éléments tropicaux qu'on ne retrouve pas dans les eaux côtières des Pyrénées-Orientales; citons, par exemple, le cas de *Caulerpa prolifera* qui, vers l'Ouest, ne dépasse pas le cap d'Antibes (R. GILLET, 1954). Cette espèce joue parfois un rôle important comme pionnière de la colonisation des substrats meubles et est donc souvent récoltée en même temps que les Cymodocées.

Nos récoltes de Banyuls étant beaucoup plus fréquentes et plus abondantes que celles de Villefranche, il est difficile de dire avec précision quelle est l'incidence des deux facteurs considérés — différences climatiques et éloignement géographique — sur la composition du groupement épiphyte qui fait l'objet de cette étude. Nous pouvons cependant faire deux remarques. D'abord, sur le plan qualitatif, il n'y a pas de différences entre les relevés de Banyuls et ceux de Villefranche; l'influence des facteurs géographiques ne semble donc pas avoir joué dans ce cas. Ensuite, nous avons constaté que la végétation épiphyte de Villefranche était en avance sur celle de Banyuls d'environ 15 jours, du moins en ce qui concerne les échantillons récoltés entre 0 et 10 m de profondeur. De plus, par suite de l'agitation moins forte des eaux de la région de Villefranche, la période de déclin des Posidonies et de leurs épiphytes se situe un peu plus tard dans l'année qu'à Banyuls. Les différences climatiques ont donc une influence sur la longueur de la période de végétation.

§ 6. PHÉNOLOGIE.

Lors de l'établissement de chaque relevé, nous avons toujours noté l'état de maturité de chaque espèce, et cela pour chaque fragment de feuille examiné. En groupant toutes les données ainsi recueillies, nous avons pu établir deux tableaux doubles (n^{os} III et IV, annexes), le premier pour les profondeurs de 0 à 15 m, le second (malheureusement beaucoup moins complet) pour les profondeurs plus grandes. Dans ces deux tableaux, la partie de gauche représente les données réunies à Banyuls et environs, la moitié de droite donnant celles de Villefranche.

En procédant ainsi, nous pouvons constater que, sous l'angle phénologique, les épiphytes peuvent être classés en quatre catégories :

1. D'abord, nous voyons un petit groupe de quatre espèces présentes pendant toute la période de végétation des Posidonies; elles sont souvent très abondantes et portent presque toute l'année des organes de reproduction. Il s'agit des quatre espèces encroûtantes, toujours les premières à coloniser la feuille de Posidonie, et qui serviront de support intermédiaire à la plupart des autres espèces qui, comme nous l'avons déjà vu, ne s'installent presque jamais sur la Monocotylédone sans l'aide de ces espèces pionnières. Parmi ces dernières, qui semblent trouver leur milieu optimal sur les feuilles des Spermatophytes marins, trois font partie du groupe des « dominantes et préférentielles non caractéristiques » (tabl. II, annexes), la quatrième, *Myriomena orbiculare*, constituant même une caractéristique du groupement. Ce premier groupe semble donc rassembler les espèces ayant en commun trois caractéristiques : celui d'espèces encroûtantes, celui d'espèces portant toute l'année des organes de reproduction et celui de caractéristique ou de dominante du groupement. En d'autres termes, ces quatre espèces montrent la meilleure adaptation aux conditions écologiques particulières qu'offre la feuille de Posidonie.

2. Le deuxième groupe, comportant une dizaine d'espèces, est formé d'algues n'arrivant jamais à maturité sur la feuille de Posidonie. Dans beaucoup de cas il s'agit d'espèces d'assez grande taille ne parvenant pas, pour de simples raisons mécaniques, à boucler leur cycle sur ce support malgré tout assez fragile; elles sont arrachées avant d'avoir atteint la taille adulte. Nous en avons déjà cité quelques-unes lors de l'étude des espèces accidentelles (p. 72-73); on peut sans doute y ajouter *Dictyota linearis* et *Laurencia obtusa*. D'autre part, dans le cas des deux Bangiales *Erythrotrichia carnea* et *Goniotrichum alsidii* il s'agit, peut-être, d'une simple difficulté d'observation; nous n'avons jamais observé de spores, mais celles-ci peuvent avoir échappé à l'investigation. Cependant, ces deux espèces restent en général de petite taille sur les épiphytes des Posidonies et il n'est pas impossible qu'elles n'atteignent pas le stade adulte dans le cas considéré. Enfin, en ce qui concerne les deux dernières espèces du groupe, *Antithamnion plumula* et *Herposiphonia secunda*, les raisons de leur stérilité constante sur feuilles de Posidonies n'apparaissent pas clairement; en tout cas, le milieu très particulier en question ne semble pas leur offrir les conditions optimales nécessaires à leur développement complet. Eventuellement, on pourrait encore ajouter à ce groupe le *Sphacelaria cirrosa* et le *Champia parvula*, espèces récoltées le plus souvent à l'état stérile. Nous les avons placées dans le groupe 3 parce que, parfois, elles sont trouvées fertiles sur les feuilles de Posidonies. Toutes ces espèces n'apparaissent qu'en mars-avril, c'est-à-dire après que les espèces encroûtantes leur aient préparé le terrain. Comme il fallait s'y attendre, on ne trouve dans ce groupe, apparemment mal adapté, aucune espèce caractéristique du groupement, ni même de dominante.

3. Le troisième groupe est formé d'une vingtaine d'espèces accomplissant, au contraire, la totalité ou une partie importante de leur cycle sur la feuille de *Posidonia oceanica*. Aussi trouve-t-on plusieurs espèces caractéristiques dans cette catégorie : *Giraudya sphacelarioides*, *Castagnea cylindrica*, *Castagnea irregularis* et *Myriactula gracilis*, ainsi que des dominantes telles que *Acrochaetium daviesii*. Si nous examinons plus en détails ce troisième groupe, nous pouvons constater ce qui suit : *Giraudya sphacelarioides* accomplit son cycle complet sur les feuilles de Posidonies, ce qui ressort des données recueillies dans la région de Villefranche, où nous avons trouvé les trois types de sporocystes pluri- et uniloculaires, les derniers étant beaucoup moins fréquents que les premiers. Pour *Castagnea irregularis*, les données sont moins complètes, mais tout porte à croire que son comportement est identique. *Myriactula gracilis* montre, lui aussi, deux types de sporocystes : de grands sporocystes pluriloculaires prenant naissance à la base des filaments assimilateurs et d'autres, plus rares et plus petits, se développant latéralement sur les cellules situées près du sommet de ces mêmes filaments. Ces quatre espèces caractéristiques accomplissent donc la totalité ou une grande partie de leur cycle sur les feuilles de Posidonies. Mais pour les Cérámiales de ce troisième groupe, assez nombreuses, les choses sont moins claires. Un certain nombre de ces espèces montrent des organes de reproduction de plusieurs types à la même époque (spermaties, gonimoblastes et tétraspores, par exemple); c'est le cas de *Seirospora interrupta*, *Spermothamnion flabellatum* f. *disporum*, *Aglaothamnion tenuissimum*. Pour d'autres espèces, les données sont très irrégulières. Dans quelques cas, on peut trouver des individus fertiles dès la fin de l'hiver; il s'agit probablement d'exemplaires ayant pu se maintenir au cours de la mauvaise saison, ce qui est rendu possible par le fait que les feuilles de Posidonies ne tombent pas toutes en hiver, et aussi parce que les jeunes feuilles commencent, bien que très lentement, à se développer déjà en automne. Les épiphytes disposent donc toute l'année de feuilles pouvant leur servir de support, et quatre espèces semblent parfois profiter de cette situation : *Spermothamnion flabellatum* f. *disporum*, *Ceramium diaphanum*, *Aglaothamnion tripinnatum* et *Aglaothamnion furcellariae*. Enfin, remarquons que *Sphacelaria*

cirrosa var. *mediterranea* ne semble se reproduire, sur les Posidonies, qu'au moyen de propagules.

Le quatrième groupe, enfin, est formé d'espèces très rares sur Posidonies; il est impossible de connaître leur comportement sur ce support pour la bonne raison qu'elles ne s'y installent que de façon tout à fait accidentelle. Nous ne les avons d'ailleurs pas toutes reprises dans les tableaux III et IV, car elles ne présentent pas beaucoup d'intérêt dans le cadre de ce travail.

*

**

La comparaison des deux tableaux phénologiques (III et IV, annexes) confirme ce qui a été dit au sujet de l'influence de la profondeur (§ 4, pp. 73-74). Le tableau IV, pour les profondeurs de 16 à 35 m, montre que la végétation y reste très pauvre jusqu'en mai-juin et que, jusqu'à la mi-mai, la plupart des épiphytes trouvés dans les herbiers profonds sont juvéniles et stériles, à l'exception de *Melobesia lejolisii* et de *Myrionema orbiculare*. Dans la seconde quinzaine de mai, nous n'avons trouvé que deux espèces sur des feuilles de Posidonies récoltées à 20 m de profondeur ! Avant cette date, on ne trouve sur les échantillons que de jeunes Mélobésiées.

*

**

Au cours de l'année, il est possible de distinguer une végétation épiphyte particulière pour chaque saison.

1. Pendant l'hiver, sur les feuilles jeunes et encore petites, la végétation épiphyte est clairsemée. Pourtant, le tableau V (p. 78), groupant quelques relevés effectués entre le 10 janvier et le 12 mars (sur du matériel récolté entre 5 et 10 m de profondeur), nous montre déjà certains phénomènes.

a) D'abord, nous voyons que l'aspect hivernal est largement dominé par les trois Mélobésiées et les animaux (Bryozoaires, Hydraires et Foraminifères).

b) L'avance de la végétation de Villefranche sur celle de Banyuls est attestée par au moins trois faits : l'abondance de *Melobesia lejolisii*, qui atteint des pourcentages de recouvrement de 50 à Villefranche; la présence de *Myrionema orbiculare*, encore absent des relevés de Banyuls; la présence, à Villefranche, d'espèces dressées dans les relevés de février, alors qu'à Banyuls, elles n'apparaissent qu'en mars.

c) Dans l'ensemble, nous voyons que les espèces encroûtantes et les animaux s'installent d'abord, préparant le terrain pour les espèces dressées.

2. Le printemps est donc marqué, au sein du groupement, par l'apparition des espèces dressées. Le tableau VI (p. 79) nous montre quelques exemples de relevés effectués en avril-mai, toujours sur du matériel récolté entre 5 et 10 m de profondeur. Remarquons tout d'abord la très grande homogénéité de ce tableau, surtout en ce qui concerne les relevés de Banyuls, pourtant effectués sur du matériel provenant de stations très différentes (Peyrefitte, cap Béar, Racou). En effet, à une exception près, les neuf premières espèces sont présentes dans tous les relevés de cette région. Les relevés de la région de Villefranche, dont nous disposons pour cette époque de l'année, sont malheureusement rares et peu caractéristiques. Nous pouvons constater que les espèces encroûtantes (Mélobésiées et *Myrionema orbiculare*) sont bien installées et que sur celles-ci s'est développée une végétation à base d'Ectocarpales, de Diatomées de type *Schizonema* et de jeunes *Castagnea*; ceci sur la face supérieure de la feuille. Sur les bords, *Acrochae-*

TABLEAU V. — Exemples de végétation épiphyte telle qu'elle se présente de janvier à mars.

Numéro du relevé	Banyuls							Villefranche			
	6	7	8	9	10	12	13	11	39	44	59
Date	I	I	I	I	I	II	III	II	II	II	III
<i>Melobesia lejolisi</i>	1.2	1.2	2.2	2.2	1.1	1.1	3.4	3.4	2.2	3.3	3.4
<i>Dermatolithon litorale</i>	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	i
Bryozoaires	+ .3	+ .2	1.3	.	1.2	+ .2	1.3
<i>Melobesia farinosa</i>	+	+	.	.	.	+	+	.	+
Foraminifères	+	+	.	+	+	+
<i>Myrionema orbiculare</i>	1.2	.	+ .2	+ .2
Hydraires	+ .2	1.2	.	.	+ .2	.	.
<i>Spermothamnion flabellatum</i> f. <i>disporum</i>	i	.	.	+
<i>Acrochaetium daviesii</i>	+ .2	.	.	.
<i>Giraudya sphacelarioides</i>	+	.	.	.
Diatomées type <i>Schizonema</i>	+	.	.	.
cf. <i>Elachista intermedia</i>	+	.	.	.
<i>Aglaothamnion tripinnatum</i>	+
<i>Aglaothamnion furcellariae</i>	+
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>	+
<i>Erythrotrichia carnea</i>	+	.	.
<i>Herposiphonia secunda</i>	i	.	.
<i>Antithamnion tenuissimum</i>	i	.	.

tium *daviesii* est très fréquent. A ce cortège de « fidèles », il faut ajouter un certain nombre d'espèces parmi lesquelles certaines jouent un rôle parfois important au sein du groupement; citons *Myriactula gracilis*, *Falkenbergia rufolanosa*, ainsi qu'un grand nombre de Cérariales. La faune, définitivement installée, n'évolue guère, du moins sur le plan quantitatif. Un coup d'œil sur le principal tableau phénologique (tabl. III, annexes) confirme toutes ces données pour les mois d'avril-mai : installation définitive de la faune; maturité et reproduction pour le *Giraudya sphacelarioides* et l'*Acrochaetium daviesii*; installation des Cérariales qui vont atteindre leur maturité en juin, juillet, août.

3. L'aspect estival du groupement épiphyte se dégage bien du tableau général (n° II, annexes) et du tableau phénologique (n° III, annexes). En juin-juillet-août la croissance des feuilles de Posidonie est pratiquement arrêtée et la colonisation épiphyte se fait exubérante. C'est l'époque du maximum de recouvrement, du maximum d'espèces. Les espèces encroûtantes toujours fertiles forment la strate inférieure. Sur celle-ci, les Ectocarpales, Diatomées, *Giraudya*, *Acrochaetium* portent moins souvent des organes reproducteurs et cèdent progressivement la place aux Cérariales qui, surtout en juillet, atteignent leur maximum de développement. Les

TABLEAU VI. — Exemples de végétation épiphyte au printemps.

Numéro du relevé	Banyuls					Villefranche	
	15	19	21	23	25	70	54
Date du relevé	III	IV	V	V	V	IV	V
<i>Melobesia lejolisi</i>	4.4	3.4	3.3	4.4	4.5	3.4	2.2
<i>Myrionema orbiculare</i>	1.2	1.2	+ .2	1.2	1.2	1.3	+ .2
<i>Giraudya sphacelarioides</i>	+	+	+	1.1	+	+	+
<i>Ectocarpus confervoides</i>	+	3.2	+	+	+	+	+
<i>Dermatolithon litorale</i>	+	+	+	+	+	.	+
<i>Acrochaetium daviesii</i>	+	+	+	+	+	1.1	.
<i>Giffordia sandriana</i>	+	+ .2	+	+	+	.	.
Diatomées type <i>Schizonema</i>	+	+	+	.	+	.	+
<i>Castagnea irregularis</i>	1.1	+	+	1.1	+	.	.
<i>Castagnea cylindrica</i>	+	+	+
<i>Myriactula gracilis</i>	+	+	+	.
<i>Goniotrichum alsidii</i>	+	+	.	i	.	.	.
<i>Falkenbergia rufolana</i>	i	i	+	.	.
<i>Antithamnion plumula</i> var. <i>bebbii</i>	+	.	.	+	.	.
<i>Sphacelaria cirrosa</i> var. <i>mediterranea</i>	i	+
<i>Castagnea mediterranea</i>	1.1	+
<i>Melobesia farinosa</i>	+	+
<i>Erythrotrichia carnea</i>	+	.	+
<i>Polysiphonia</i> sp. (4 siphons)	i	.	.	.	+
<i>Ceramium diaphanum</i>	i	.	.	+
<i>Antithamnion tenuissimum</i>	+ .2	.	.
<i>Rhizoclonium kernerii</i>	+
<i>Halopteris filicina</i>	i
<i>Enteromorpha compressa</i>	+
<i>Aglaothamnion tripinnatum</i>	i
<i>Champia parvula</i>	+	.	.
<i>Polysiphonia</i> cf. <i>subulifera</i>	+
<i>Chondria mairei</i>	+
<i>Laurencia obtusa</i>	i	.	.
<i>Dictyota linearis</i>	i	.	.
Hydrides	+ .2	+ .2	.	+ .2	+ .2	+ .2	+ .2
Bryozoaires	+ .2	2.3	+ .2	+ .2	+ .2	+ .2	+ .2
Foraminifères	+	+	+	+	+	+	+
Autres animaux	+	+	+	.	.	+	+

feuilles de Posidonies situées près de la surface sont, en outre, très souvent envahies par les *Castagnea*, qui vont constituer la dernière vague de l'année, en août et septembre. L'espèce caractéristique *Myrionema gracilis* porte souvent des sporocystes au cours de cette période estivale.

4. Les premiers signes de dépérissement des feuilles de Posidonies sont visibles en août. En septembre, les extrémités des limbes brunissent, se déchirent, et les épiphytes installés sur ces supports en mauvais état sont parfois si nombreux que non seulement ils vont hâter le déclin de la feuille qui les porte, mais qu'encore ils se font concurrence pour l'espace disponible. Le tableau phénologique principal (tabl. III, annexes) nous montre qu'à cette époque, la situation des espèces encroûtantes n'a guère changé, malgré le fait que celles-ci soient le plus souvent couvertes d'espèces dressées. Par contre, les Cérariales sont beaucoup moins nombreuses et portent beaucoup moins souvent des organes reproducteurs, à l'exception de quelques-unes parmi lesquelles il faut citer avant tout la caractéristique *Spermothamnion flabellatum* f. *disporum*, dont l'époque de reproduction se situe en septembre (à Banyuls). Les *Castagnea* sont très nombreux; ils portent des sporocystes pluri- et parfois uniloculaires, surtout de la fin août à la mi-septembre, du moins à Banyuls; dans les eaux de surface de la baie de Villefranche, nous avons fréquemment observé des sporocystes en juin-juillet.

*

**

Les remarques qui précèdent sont valables pour les échantillons récoltés entre 5 et 10 m de profondeur. Répétons que dans les eaux plus profondes, la végétation épiphyte est d'une composition un peu différente; de plus, elle se développe avec un retard parfois considérable par rapport à celle des Posidonies de surface. C'est ainsi qu'entre 30 et 40 m, on peut dire que le printemps se situe aux environs des mois de juin et juillet.

§ 7. INFLUENCE DE LA CROISSANCE ET DE LA DISPOSITION EN ÉVENTAIL DES FEUILLES DE POSIDONIES.

Au moyen d'un graphique (fig. 13, p. 28), nous avons pu nous faire une idée de l'allongement moyen des feuilles d'un herbier au cours de sa période de croissance. Chaque feuille de Posidonie comporte des parties jeunes à la base et des parties de plus en plus âgées au fur et à mesure que l'on s'approche du sommet. De plus, les feuilles sont disposées par bouquets adoptant plus ou moins la forme d'un éventail, qui présente en son centre les feuilles les plus jeunes, très courtes, entourées par les gaines des feuilles plus âgées. Celles-ci, au fur et à mesure que l'on s'écarte du centre de la touffe, sont d'abord de plus en plus longues, jusqu'à un maximum dont l'importance dépend avant tout de la saison. Ensuite, allant toujours vers l'extérieur du bouquet, nous rencontrons des feuilles dont les sommets sont encore plus anciens; ces feuilles anciennes sont de plus en plus courtes, car elles se sont développées au début de l'année, alors que la croissance des limbes était encore lente. En d'autres termes, en partant du centre de la touffe, les sommets des feuilles sont de plus en plus anciens; les bases sont toujours jeunes, mais celles du centre sont en phase de croissance active — du moins de février à juin — alors que celles de l'extérieur, au contraire, ne s'allongent que très lentement. Les feuilles les plus anciennes dépérissent progressivement et leur limbe tombe souvent avant l'automne.

Dans un certain sens il est donc possible de dire que la phénologie du groupement épiphyte étudié dans ce travail est double. Elle comporte un aspect normal dû aux saisons — aspect décrit ci-dessus — et un aspect supplémentaire qui doit être attribué à la croissance des feuilles. En effet, un faisceau récolté, par exemple, au mois de juillet, porte vers le sommet des feuilles

extérieures, les plus anciennes, des populations épiphytes qui, ayant pu se développer depuis plus de six mois, ont atteint le stade de maturité estivale tel qu'il a été décrit précédemment (pp. 78-80). Mais les bases des feuilles, qui n'existent que depuis quelques semaines, portent des populations jeunes pas nécessairement semblables aux populations hivernales, aux populations de départ étudiées plus haut (pp. 77-78). Comment se présentent ces populations ? L'examen du tableau 1 (p. 64), ainsi que des quelques relevés complets publiés en annexe, nous permet de connaître leur composition. L'image la plus précise nous est donnée par le tableau I, où nous voyons que le premier fragment, le plus jeune, porte, d'une part, une végétation pionnière à base d'espèces encroûtantes (et d'animaux) et, d'autre part, un groupe assez important d'espèces dressées, groupe dont la composition est déjà nettement estivale. En d'autres termes, le stade vernal n'est pour ainsi dire pas représenté dans ce cas et est remplacé par un aspect juvénile du stade estival, correspondant à la date de récolte (le 16 mai pour le tabl. I). Tout ceci est, bien entendu, parfaitement normal et se confirme par l'examen des autres relevés complets publiés en annexe.

*
**

Lors de l'étude de *Melobesia lejolissii*, dans la deuxième partie de ce travail (pp. 60-63), nous avons vu que la disposition en éventail des feuilles de Posidonies oblige cette espèce à coloniser en premier lieu les bords de la feuille. Voici, avec quelque détail, le déroulement de cette colonisation.

La base des feuilles est pourvue d'une gaine sur une longueur de quelques centimètres; ces parties engainées sont si serrées les unes contre les autres qu'elles ne peuvent pas porter d'épiphytes. Quand il s'agit d'une feuille à croissance lente, les premières Mélobésiées apparaissent sur le limbe à 1 ou 2 cm au-dessus de la ligule; pour une feuille à croissance rapide, cette distance peut atteindre 5 à 6 cm. Ces Mélobésiées très jeunes, installées sur les bords du limbe, ne portent pas encore d'organes de reproduction; les premiers conceptacles apparaissent en général sur des exemplaires installés à 20 ou 25 cm de la base de la feuille, du moins dans le cas des feuilles à croissance rapide. Nous avons vu que, plus près du sommet de la feuille, les Mélobésiées deviennent de plus en plus nombreuses et gagnent progressivement la partie centrale de la feuille, ceci surtout sur la face supérieure. La face inférieure ne porte généralement pas d'algues dans sa partie centrale; assez souvent, celle-ci est occupée par des Bryozoaires.

*
**

Il nous faut dire aussi quelques mots de la répartition des épiphytes sur les deux faces et les bords de la feuille.

TABLEAU VII. — Répartition de la végétation épiphyte sur la face inférieure, la face supérieure et le bord de la feuille de Posidonie.

		Face supérieure	Face inférieure	Bord	
Tableau n° I.	2 ^e fragment.	Recouvrement de ...	95 %	70 %	70 %
Tableau n° I.	3 ^e fragment.	Recouvrement de ...	100 %	100 %	70 %
Relevé n° 36 (annexe)	5 ^e fragment.	Recouvrement de ...	10 %	5 %	20 %
Relevé n° 36 (annexe)	6 ^e fragment.	Recouvrement de ...	20 %	5 %	55 %
Relevé n° 36 (annexe)	7 ^e fragment.	Recouvrement de ...	35 %	10 %	55 %
Relevé n° 71 (annexe)	3 ^e fragment.	Recouvrement de ...	10 %	20 %	55 %
Relevé n° 71 (annexe)	4 ^e fragment.	Recouvrement de ...	60 %	70 %	75 %
Relevé n° 71 (annexe)	5 ^e fragment.	Recouvrement de ...	30 %	10 %	60 %
Relevé n° 75 (annexe)	7 ^e fragment.	Recouvrement de ...	30 %	15 %	10 %
Relevé n° 75 (annexe)	8 ^e fragment.	Recouvrement de ...	10 %	10 %	15 %
Totaux			400 %	315 %	485 %
Moyennes			40 %	31,5 %	48,5 %

Nous avons vu que certaines espèces telles que *Acrochaetium daviesii* s'installent de préférence sur les bords de la feuille, alors que d'autres recherchent plutôt le milieu de celle-ci. Si nous reprenons le tableau I, ainsi que les relevés complets en annexe, nous pouvons voir que les pourcentages de recouvrement sont différents selon qu'on examine la face supérieure, la face inférieure ou les bords de la feuille (tabl. VII, p. 81). Ce tableau nous montre de façon très claire la tendance générale.

1. Ce sont les bords qui portent le plus d'épiphytes (Mélobésiées et animaux surtout), ce qui est normal puisqu'ils sont colonisés en premier lieu (moyenne de recouvrement donnée par le tabl. VII : 48,5 %).

2. C'est la face supérieure, généralement un peu convexe et bien éclairée, qui vient à la deuxième place (espèces encroûtantes et dressées, peu d'animaux). Le tableau ci-dessus nous donne une moyenne de 40 %.

3. Enfin, la face inférieure souvent un peu concave et peu éclairée est la moins épiphytée; les animaux sont très nombreux; les algues délaissent souvent la partie centrale de cette face, la moins éclairée. La moyenne du tableau ci-dessus — animaux compris — est de 31,5 %.

§ 8. LE NANISME.

Il nous reste, pour terminer l'étude du groupement qui fait l'objet de ce travail, à parler d'un problème au sujet duquel nous ne possédons malheureusement que peu de données, mais qui n'en est pas moins réel. Il s'agit de la tendance au nanisme que montrent un certain nombre d'épiphytes des feuilles de Posidonies. Quelques exemples peuvent illustrer ce phénomène. *Crouania attenuata* f. *bispora* atteint normalement une hauteur de 2 à 4 cm; les exemplaires récoltés sur Posidonies ne dépassent pas 3 à 4 mm de haut, mais portent cependant des bispores. *Wrangelia penicillata* est une espèce assez grande, et les exemplaires de 5 à 10 cm ne seraient pas rares; sur Posidonies, elle atteint 2, ou au maximum 3 cm de haut, et il est fréquent d'y récolter des exemplaires fertiles ne mesurant que 1 cm. Nous avons récolté *Seirospora interrupta* en exemplaires fertiles (organes ♂ et ♀, et tétraspores) ne dépassant jamais 6 mm de haut; certains individus fertiles ne mesureraient même que 2 mm; sur d'autres supports, pourtant, cette espèce atteint souvent 2 cm, et même 4 à 5 cm dans certains cas. Il en est de même pour *Ceramium tenuissimum*, *Seirospora sphaerospora*, *Aglaothamnion tenuissimum*, *Asperococcus bulbosus* var. *profundus* et, dans une moindre mesure, pour de nombreuses autres espèces appartenant le plus souvent à l'ordre des Cérariales.

Ce phénomène est trop fréquent pour être passé sous silence; chacun de nos relevés en montre un ou plusieurs exemples. Mais les méthodes de travail utilisées au cours de cette étude ne permettent pas d'expliquer des processus sans doute d'ordre biochimique et physiologique. Dans la littérature, nous n'avons pas trouvé d'allusions à ce problème.

§ 9. TRAVAUX SIMILAIRES EFFECTUÉS À L'ÉTRANGER ET EN FRANCE.

La bibliographie se rapportant à la végétation marine comporte quelques inventaires de flores épiphytes, au sujet desquels les remarques suivantes peuvent être faites.

Tout d'abord, certains travaux montrent que les populations colonisant, non des feuilles de Monocotylédones marines, mais d'autres Algues, sont totalement différentes de celle étudiée

dans ce travail; c'est ce qui ressort, par exemple, de l'étude de BERNER (1932) sur l'épiphytisme chez *Digenea simplex* (WULF.) AG., de celles de VAN DEN ENDE et LINSKENS (1962) et de VAN DEN ENDE et VAN OORSCHOT (1963) concernant la colonisation d'*Himantalia elongata* (L.) S. F. GRAY, et de celle de VALET (1960) sur les épiphytes du *Chaetomorpha aerea* (DILLW.) KUETZING. Ces trois études, pourtant effectuées, comme la nôtre, sur les côtes françaises, indiquent l'existence de flores épiphytes qui n'ont rien de commun avec celle décrite dans ce travail.

Il n'en est pas de même dans le cas de la flore épiphyte se développant sur les rhizomes de Posidonies. Une étude récente de BOUDOURESQUE (1968b) énumère soixante-dix espèces colonisant ce substrat, dans la région de Marseille; une trentaine parmi celles-ci apparaissent aussi dans la flore épiphyte des feuilles de *Posidonia*. Ce fond commun est constitué avant tout d'espèces sciaphiles; en effet, les espèces héliophiles sont rares dans la florule installée sur rhizomes.

Ensuite, trois travaux traitent des épiphytes colonisant les feuilles de certaines Monocotylédones marines.

Tout d'abord, ALEEM (1955) a effectué une étude — en plongée libre — d'herbiers à Posidonies et à Cymodocées sur les côtes égyptiennes de la Méditerranée. Signalons en passant que *Caulerpa prolifera*, contrairement à ce qui se passe pour les herbiers que nous avons pu voir, joue un rôle important dans ces formations se développant dans les eaux côtières de la Méditerranée orientale. Quant aux épiphytes des feuilles de Posidonies, l'auteur cite une trentaine d'espèces parmi lesquelles une quinzaine environ apparaissent régulièrement parmi les épiphytes que nous avons étudiés sur les côtes françaises. Dans l'ensemble, l'auteur a pu observer une flore très héliophile, ce qui est normal si l'on tient compte du climat très ensoleillé de ces régions et du fait qu'en plongée libre, il n'est pas possible de récolter des échantillons de profondeur. La flore des rhizomes signalée par l'auteur montre des points communs avec celle décrite par BOUDOURESQUE (1968b). Bien entendu, l'éloignement géographique est indiqué par la présence d'un certain nombre d'espèces tropicales, absentes des relevés effectués sur les côtes françaises. Par contre, la flore colonisant, sur les côtes égyptiennes, les feuilles de *Cymodocea nodosa*, est très différente, ce qui s'explique sans doute par le fait que la Cymodocée s'y développe surtout dans les eaux calmes et peu profondes, parfois un peu polluées et susceptibles de s'échauffer fortement en été. L'auteur cite *Chondria tenuissima* comme espèce particulièrement abondante dans ce cas; ne s'agirait-il pas plutôt du *Chondria mairei* ? Dans les eaux plus profondes, les Cymodocées portent peu d'épiphytes.

Sur la côte atlantique, à ROSCOFF, VAN DEN ENDE et HAAGE (1963) ont étudié l'épiphytisme sur les feuilles de *Zostera marina*; la flore qu'ils décrivent montre une parenté certaine avec celle que nous avons observée sur les Posidonies. Dans beaucoup de cas, si les espèces sont différentes, les genres sont identiques. La structure aussi montre beaucoup de points communs : présence d'une sous-strate (Mélobésiées, *Myrionema*), mais moins développée que sur les Posidonies; sur cette strate inférieure se trouvent les espèces dressées, plus fréquentes sur les parties anciennes que sur les parties jeunes; ici aussi, certaines espèces préfèrent les bords de la feuille (*Acrochaetium*, *Erythrotrichia*). Quelques différences sont évidentes aussi : c'est par exemple, le cas d'*Ulothrix flacca* (et d'autres *Ulothrix*) qui constitue l'espèce dominante, surtout sur les feuilles jeunes de Zostères. Il faut signaler aussi que les rhizomes de Zostères, généralement enfouis dans le substrat, ne portent jamais d'épiphytes.

Enfin, il nous faut parler du travail de HUMM (1964) qui, en Floride, inventorie la flore épiphyte des feuilles de la Monocotylée marine *Thalassia testudinum*. Cette espèce, bien qu'appartenant à une famille tout à fait différente (Hydrocharitaceae), présente beaucoup de ressemblance avec *Posidonia oceanica*. HUMM (1964) a observé, sur ce « turtle grass », la présence de cent treize espèces, soit 20 à 25 % de la flore algale totale de la région. L'auteur distingue des

espèces présentes toute l'année et des espèces saisonnières. Parmi les premières, il cite plusieurs *Melobesia* dont *Melobesia (Fosliella) lejolisii* et *Melobesia farinosa*. Les photos de *Thalassia* épiphytées, que publie l'auteur, montrent une ressemblance frappante avec les populations que nous avons pu voir. Parmi les espèces saisonnières aussi nous retrouvons de nombreuses espèces rencontrées sur Posidonies; citons *Wrangelia penicillata*, *Herposiphonia secunda*, *Laurencia obtusa*, *Ectocarpus confervoides*, *Dictyota dichotoma*, *Myrionema orbiculare*, *Goniotrichum alsidii* et *Erythrotrichia carnea*. Dans de nombreux cas encore, les mêmes genres sont représentés, mais par des espèces différentes. Il existe pourtant une différence essentielle : c'est que les *Thalassia* se développent dans des eaux subtropicales et ne perdent pas toutes leurs feuilles en automne; celles-ci tombent en n'importe quelle saison, et c'est pour cette raison que les *Melobesia*, par exemple, se comportent comme des « year-around species », de façon beaucoup plus nette que sur les côtes françaises où, en plein hiver, les Mélobésiées sont très rares. En Floride, le maximum qualitatif et quantitatif se situe... en février; les espèces que l'auteur qualifie d'annuelles apparaissent en effet vers la fin de l'automne et disparaissent au printemps.

En ce qui concerne le comportement écologique par rapport au substrat, l'auteur distingue trois groupes :

1. Les espèces ne se développant que sur les feuilles de Monocotylédones marines; l'auteur cite les Mélobésiées et quelques espèces locales.

2. Les espèces qui, bien que fréquentes sur les Monocotylédones et pouvant y accomplir leur cycle complet, se développent aussi, souvent, sur d'autres substrats. Il s'agit, en général, d'espèces de petite taille appartenant à de nombreux genres, parmi lesquelles nous pouvons citer : *Erythrotrichia*, *Acrochaetium*, *Crouania*, *Callithamnion*, *Griffithsia*, *Ceramium*, *Spyridia*, *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*.

3. Les espèces qui ne s'installent sur les feuilles de *Thalassia* que de façon fortuite. Souvent, il s'agit d'espèces de grande taille se détachant des feuilles avant d'avoir atteint leur maturité. Ici, l'auteur cite e.a. : *Dasya*, *Laurencia*, *Dictyota*, *Padina*, *Enteromorpha*, *Cladophora*.

On voit donc que, dans les grandes lignes, les conclusions de cet auteur se rapprochent très fortement des nôtres. Non seulement *Posidonia oceanica* et *Thalassia testudinum* se ressemblent physionomiquement, mais encore leurs flores épiphytes montrent une parenté très forte sur le plan systématique, physionomique et sociologique.

*

**

Avant de passer aux conclusions de ce travail, il nous faut dire quelques mots des études consacrées à la faune des herbiers de Posidonies. Les travaux se rapportant à ce sujet sont assez nombreux et abordent la question sous des angles divers. Nous ne pouvons les citer tous ici, mais voulons d'abord mentionner quelques travaux ayant une portée générale, et ensuite parler d'une étude traitant surtout de la faune des feuilles de Posidonies.

En 1958, la thèse de R. MOLINIER sur les biocénoses du cap Corse, étude consacrée — comme l'indique d'ailleurs le terme de biocénose — aussi bien à la faune qu'à la flore de ces régions, faisait une distinction très nette entre la biocénose photophile des feuilles de Posidonies (*Posidonietum oceanicae*) et la biocénose sciaphile des rhizomes, cette dernière beaucoup moins originale que la première et montrant de fortes affinités avec le précoraligène (*Udotea-peyssonnelietum*). Les travaux de PERES (1967) aboutissent aux mêmes conclusions. Il existe, selon ces

auteurs, une biocénose des feuilles totalement distincte de la biocénose vivant au niveau des rhizomes. Bien qu'il soit possible d'épiloguer sur l'opportunité de cette découpe horizontale séparant les feuilles de la Posidonie de leurs rhizomes (ne vaudrait-il pas mieux parler de strates ?), il est certain que l'étude détaillée de la végétation épiphyte confirme les très fortes différences observées par les écologistes de Marseille. Nous y reviendrons dans les conclusions de ce travail.

Enfin, A. KERNEIS (1960) a publié une contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls, travail dans lequel l'accent est mis sur l'étude de la faune des feuilles. L'auteur constate, entre autres, que plusieurs espèces d'Hydrides, de Bryozoaires, etc. sont inféodées aux feuilles de Posidonies (voir aussi PICARD, 1952). En réunissant les espèces caractéristiques de la flore et de la faune épiphyte, on arrive ainsi à une quinzaine d'espèces liées à la communauté colonisant les feuilles de Posidonies, ce qui lui confère une très grande originalité, surtout si l'on tient compte du fait qu'il s'agit d'une communauté aquatique (*).

(*) Pour la bibliographie concernant la faune des herbiers de Posidonies, le lecteur peut consulter l'étude de A. KERNEIS (1960) pour les travaux parus avant 1960, et la publication de PERES (1967) pour les études les plus récentes.

CONCLUSIONS

L'étude systématique, écologique et phytosociologique des algues pluricellulaires, épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* DELILE sur les côtes françaises de la Méditerranée, permet d'énoncer les conclusions suivantes :

1° Ces algues (Cyanophycées non comprises) constituent un groupement unique, riche de près de cent espèces, dont une quarantaine peuvent être observées de façon fréquente sur les feuilles de Posidonies. Sur le plan qualitatif (nombre d'espèces), les Cériales y dominent avec 42,6 %, suivies des Phéophycées avec 27,7 %; sur le plan quantitatif (surface de recouvrement), les Cryptonémiales-Mélobésiées viennent en tête (les 2/3), suivies des Phéophycées (1/4).

2° Les épiphytes se disposent, sur la feuille, en deux strates. Les espèces encroûtantes (*Melobesia lejolissii* et *Myrionema orbiculare* principalement) se développent les premières et forment une carapace qui persiste jusqu'à l'automne, époque de la chute des feuilles de la Posidonie. Les espèces dressées germent plus tard, à partir d'avril, et s'installent le plus souvent sur les espèces encroûtantes.

3° Le nombre d'espèces caractéristiques est élevé pour un groupement de végétaux immergés (7, dont 4 très abondantes : *Myrionema orbiculare*, *Giraudya sphacelarioides*, *Castagnea irregularis*, *Castagnea cylindrica*); avec les quatre espèces « dominantes et préférentielles non caractéristiques », elles forment l'essentiel du groupement.

4° Le groupement est essentiellement lié aux herbiers superficiels situés entre 0 et 15 m de profondeur. Dans les herbiers profonds, il perd sa richesse et son caractère original; beaucoup d'espèces caractéristiques y sont remplacées par quelques espèces sciaphiles banales et peu abondantes. Ceci semble dû au fait qu'un tel groupement, nécessairement annuel par suite de la chute automnale des feuilles de la Posidonie, ne peut se maintenir que difficilement dans les zones profondes où le printemps est tardif.

5° Cette flore épiphyte photophile est très différente de la végétation sciaphile colonisant les rhizomes des Posidonies. S'il existe un fonds commun, d'une trentaine d'espèces environ, entre ces deux flores, celui-ci est constitué avant tout par les espèces sciaphiles banales dont il est question ci-dessus, espèces qui ne jouent aucun rôle dans les herbiers superficiels. L'étude de la faune, par les zoologistes-écologistes de Paris et de Marseille, aboutit à la même conclusion.

6° Certains épiphytes préfèrent les bords de la feuille, d'autres s'installent plutôt sur la face supérieure de celle-ci, d'autres encore sont indifférentes à ce sujet. De façon générale, les bords de la feuille sont plus abondamment colonisés par les épiphytes que les faces supérieure et inférieure; ceci s'explique par la disposition en éventail des bouquets de feuilles de la Posidonie.

7° L'étude phénologique de ces épiphytes démontre l'existence de trois groupes principaux d'espèces :

a) Les espèces encroûtantes, fructifiant toute l'année.

b) Les espèces dressées, qui se développent et fructifient à une saison déterminée et provoquent les variations saisonnières qu'on observe dans le groupement. Plusieurs espèces de ce groupe présentent des phénomènes de nanisme sur les feuilles de Posidonies.

c) Les espèces dressées qui, bien que parfois fréquentes, ne fructifient jamais sur les feuilles de Posidonies.

8° Bien que le groupement étudié compte sans aucun doute parmi les plus originaux et les mieux individualisés du domaine marin, nous ne l'intégrons pas dans une quelconque classification des groupements végétaux; le milieu aquatique est trop uniforme, et nos connaissances trop incomplètes, pour permettre une telle classification. Il faut signaler cependant que d'autres Monocotylédones marines portent des groupements épiphytes de composition et de structure très semblables.

9° Ce travail écologique débouche sur un certain nombre de problèmes physiologiques et biochimiques concernant les relations entre hôte et épiphyte.

RÉSUMÉ

La Monocotylédone marine *Posidonia oceanica* DELILE colonise, sur les côtes françaises de la Méditerranée, les fonds sableux situés entre 0,5 et 35 (50 ?) m de profondeur; elle y constitue souvent des formations denses appelées herbiers. La plupart de ses feuilles tombent en automne et peuvent alors, soit se décomposer dans l'eau, soit être rejetées à la rive où elles forment parfois d'épaisses banquettes.

Cette espèce est couverte d'épiphytes; ses rhizomes pérennants sont colonisés par une végétation algale sciaphile (BOUDOURESQUE, 1968b), très différente du groupement photophile qui recouvre les feuilles; c'est ce dernier qui fait l'objet de ce travail. Il a été étudié le long de la côte des Pyrénées-Orientales, principalement dans la région de Banyuls-sur-Mer, et devant les Alpes-Maritimes, dans les environs de Villefranche-sur-Mer. Les eaux côtières de la première région sont un peu plus froides et plus agitées que celles de la seconde, différence qui ne se marque, dans le cas étudié, que par un retard de 8 à 15 jours dans le développement de la flore épiphyte de la région de Banyuls.

La flore observée est riche. Au total, 94 espèces d'algues pluricellulaires ont été recensées sur les feuilles de Posidonies : 8 Algues Vertes (8,5 %), 26 Algues Brunes (27,7 %) et 60 Algues Rouges (63,8 %), dont 40 Cérámiales (42,6 %). En faisant intervenir la surface de recouvrement de chaque espèce, les Cryptonémiales — grâce à l'abondance des Mélobésiées — viennent très largement en tête avec 62,5 %, suivies des Phéophycées avec 25,6 %; les Cérámiales, dans ce cas, occupent la troisième place avec seulement 7,1 % de l'ensemble.

L'étude phytosociologique de cette flore épiphyte a été effectuée — moyennant quelques adaptations — au moyen de la méthode BRAUN-BLANQUET (1964). La feuille de Posidonie s'accroît par la base et présente donc, de la base au sommet, des populations d'épiphytes d'âges différents. Aussi les feuilles ont-elles été découpées en fragments de 8 cm, ayant fait chacun l'objet d'un « sous-relevé » distinct. Chaque sous-relevé comporte cinq colonnes : trois pour les relevés séparés du bord du fragment, de sa face inférieure et de sa face supérieure; une pour la hauteur moyenne de chaque espèce et une pour l'état de maturité de chaque espèce. Le dépouillement de toutes les données recueillies de cette façon a donné les résultats suivants :

Les nombreuses espèces épiphytes des feuilles de Posidonies ne constituent qu'un seul groupement végétal; celui-ci est riche et caractéristique dans les herbiers superficiels, plus pauvre et plus banal dans les herbiers profonds. Sa composition peut être résumée comme suit :

1. Il y a sept espèces caractéristiques inféodées — du moins dans les régions considérées — aux feuilles de Posidonies. Parmi celles-ci, quatre sont très abondantes : *Myrionema orbiculare*, *Giraudya sphacelarioides*, *Castagnea irregularis* et *Castagnea cylindrica*.

2. Le groupe des espèces « dominantes et préférentielles non caractéristiques » comporte des espèces très fréquentes sur Posidonies, mais pouvant se développer sur d'autres substrats.

Il faut citer ici, avant tout, *Melobesia lejolisii*, espèce largement dominante du groupement; elle est le plus souvent accompagnée de deux autres Mélobésiées. *Acrochaetium daviesii* recherche surtout les bords de la feuille.

3. Les « transgressives » s'installent sur Posidonies, mais se développent aussi bien, ou mieux, sur d'autres substrats. Certaines ont surtout été trouvées dans les herbiers superficiels (*Ectocarpus confervoides*, *Giffordia sandriana*, Diatomées), d'autres montrent une préférence pour les herbiers profonds (nombreuses Céramiales), d'autres encore se rencontrent dans les deux (*Sphacelaria cirrosa*, *Laurencia obtusa*, *Dictyota linearis*, *Champia parvula*, *Falkenbergia rufolanosa*).

4. Les épiphytes de second degré (et même de troisième degré) s'installent toujours sur d'autres épiphytes.

Les deux premières catégories forment l'essentiel, la base du groupement; les deux autres viennent l'étoffer sans avoir de relations particulières avec lui. En tout, une quarantaine d'espèces apparaissent fréquemment sur les feuilles de Posidonies des régions étudiées.

L'étude phénologique du groupement permet de distinguer trois catégories d'espèces :

1. Les espèces encroûtantes, présentes toute l'année et constamment fertiles (Mélobésiées, *Myrionema orbiculare*).

2. Les espèces dressées, se développant et se reproduisant à une période déterminée de l'année. Elles s'installent de préférence sur les espèces encroûtantes et déterminent les variations saisonnières de la composition du groupement (abondance d'Ectocarpales et de Diatomées au printemps, de Céramiales en été, de *Castagnea* et de Céramiales en automne).

3. Enfin, les espèces qui, bien que fréquentes, ne fructifient presque jamais sur les feuilles de Posidonies, sans doute parce qu'elles n'y trouvent pas leurs conditions optimales : *Laurencia obtusa*, *Falkenbergia rufolanosa*, *Dictyota* spp., ainsi que toutes les espèces de grande taille.

La disposition des feuilles de Posidonies, par bouquets formant éventail dont les parties les plus jeunes se trouvent à la base, fait que la colonisation des épiphytes débute par les bords de la feuille; cette avance se maintient tout au long de l'année et c'est toujours le bord qui présente la colonisation la plus dense. La face inférieure, généralement un peu concave, porte peu d'épiphytes, surtout dans sa partie centrale, ce qui s'explique sans doute par le manque de lumière; seuls les Bryozaires s'y installent fréquemment. La face supérieure un peu convexe, par contre, est fortement colonisée, surtout vers le sommet de la feuille.

Beaucoup de Céramiales présentent, sur les feuilles de Posidonies, des phénomènes de nanisme; en effet, des exemplaires de taille très réduite se reproduisent fréquemment.

Il faut signaler encore qu'il existe de fortes analogies entre le groupement étudié dans ce travail et celui qui colonise certaines Cymodocées tropicales, ainsi que celui qui se développe sur les *Thalassia testudinum* de la mer des Caraïbes (HUMM, 1964).

Enfin, le travail montre que sur le plan physiologique et biochimique, il subsiste de nombreux problèmes concernant les relations entre hôte et épiphyte dans le domaine marin.

SUMMARY

EPIPHYTES ON THE LEAVES OF *POSIDONIA OCEANICA* AT THE FRENCH COAST OF THE MEDITERRANEAN SEA.

At the French coast of the Mediterranean Sea, the seagrass *Posidonia oceanica* DELILE forms dense populations on sandy bottoms at a depth of 0.5-35 m (exceptionally 50 m). Its leaves fall in autumn and decompose in the water or are cast up on the shore.

Posidonia is generally covered with epiphytes; on the rhizomes, algal skiaphytes predominate; the leaves support a community of heliophilous algae, which forms the subject of this study. It has been investigated principally in the regions of the « Pyrénées Orientales » (from « Le Racou » to the Spanish frontier) and in the « Alpes Maritimes », in the vicinity of Villefranche-sur-Mer. The coastal seawater of the former is a little colder and more agitated than that of the latter, a difference which is marked, in the case studied, only by an 8 to 15 days difference in the development of the epiphytes.

94 multicelled algal species are recorded occurring as epiphytes on the leaves of *Posidonia*: 8 Green Algae (8.5 %), 26 Brown Algae (27.7 %), and 60 Red Algae (63.8 %). Unicellular algae and Cyanophyceae have not been studied. Quantitatively, the Cryptonemiales predominate (62.5 %) largely because of the abundance of *Melobesia*=*Fosliella*, followed by the Phaeophyceae (25.6 %).

The epiphytic vegetation has been studied by means of an adaptation of the BRAUN-BLANQUET (1964) method. Growth of the *Posidonia* leaves occurs at the base; the age of the epiphytic populations reflect the growth of the leaves: young populations at the base, and older populations near the top. For this reason the leaves have been cut in fragments of about 8 cm. Each fragment has been studied separately, the results for each fragment being tabulated in 5 columns: the first for the average height of each species, the second for the maturity (reproduction etc.) of each species, and the last three for the quantities of each epiphyte on the front, the back and the edge of the leaves. The analysis of the lists obtained by this method produced the following results:

The numerous epiphytes on the leaves of *Posidonia* form but one community, which is « characteristic » and many species on shallow water *Posidonia*; the *Posidonia* leaves of deeper water support few and common species. Among the epiphytes, the following groups can be distinguished:

1. There are seven « characteristic » species, i.e. species that — at least in the considered area — are found only on the leaves of *Posidonia*. Four of these are very abundant: *Myriomena orbiculare*, *Giraudya sphacelarioides*, *Castagnea irregularis* and *Castagnea cylindrica*.

2. The group of « dominant, preferential, but non characteristic » species comprises algae, developing very frequently on *Posidonia*, but able to develop on other substrates. Here *Melo-*

besia (= *Fosliella*) *lejolisii*, most abundant species of the community, has to be cited first; it is often accompanied by two other Corallinaceae : *Melobesia* (= *Fosliella*) *farinosa* and *Dermatolithon* cf. *litorale*. *Acrochaetium daviesii* develops mainly on the edges of the leaves.

3. The « transgressive » species settle on *Posidonia*, but develop as well (if not better) on other substrates. Among them, some species are found mainly on shallow water *Posidonia* (*Ectocarpus confervoides*, *Giffordia sandriana*, Diatoms), others prefer the seagrasses of deeper water (many Ceramiales), other (*Sphacelaria cirrosa*, *Laurencia obtusa*, *Dictyota linearis*, *Champia parvula*, *Falkenbergia rufolanosa*) are found on both.

4. The epiphytes « of second degree » always develop on other epiphytes.

Groups 1 and 2 form the essential part of the community; the two other groups are more or less independent of it. About 40 species settle frequently on the leaves of *Posidonia* in the considered area.

The phenological study of the community allows one to distinguish three groups of species :

1. The crustose species, which are found the whole year around and are always fertile.

2. The erect species, which develop and reproduce in only one season; they settle, in preference, on the crustose algae and determine the seasonal variations of the composition of the community (abundance of Ectocarpales and Diatoms in spring, of Ceramiales in summer, of *Castagnea* and Ceramiales in autumn).

3. The species which — though commonly occurring on the leaves of *Posidonia* — do not reproduce there, probably because they do not find, on this substratum, their optimal conditions (Examples : *Laurencia obtusa*, *Falkenbergia rufolanosa*, *Dictyota* spp., and all the species of important dimensions).

The fan-wise disposition of the *Posidonia* leaves, the youngest parts being at the base, obliges the epiphytes to settle first on the edges of the leaves; for this reason the edges always present the densest populations. The more or less concave inferior face of the leaves does not receive much light and supports little or no epiphytes; only Bryozoans are frequent on the central part of it. The more or less convex superior face receives much more light and supports dense populations, principally near the top of the leaf.

Many Ceramiales present dwarf forms on the leaves of *Posidonia*. However, these forms reproduce normally.

There are strong similarities between the community described in this publication, the epiphytes of some tropical *Cymodocea*, and the algal populations found by HUMM (1964) on the leaves of *Thalassia testudinum* in the Caribbean Sea.

Finally, this study shows that there are many physiological and biochemical problems about the relationships between host plant and epiphyte.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEEM, A. A., 1955, *Structure and evolution of the seagrass communities Posidonia and Cymodocea in the Southeastern Mediterranean*. In : Essays in the nat. sci. in honor of Captain Allan Hancock, Los Angeles, pp. 279-298.
- 1966, *Distribution and ecology of the seagrass communities in the Indian Ocean*. (Abstracts, Second International oceanographic Congress, Moscou, p. 6.)
- ARBER, A., 1920, *Water plants; a study of aquatic angiosperms*. (University Press, Cambridge, 436 p.)
- ASCHERSON, P., 1906, *Die geographische Verbreitung der Seegräser*. In : Anleitung zu wissenschaftlichem Beobachten auf Reisen, Hannover, vol. 2, pp. 389-413.
- BERNER, L., 1932, *Sur l'épiphytisme chez Digenea simplex (WULF.) Ag.* (Bull. Inst. océanogr. Monaco, n° 606, pp. 1-8.)
- BETH, K. und LINSKENS, H. F., 1964, *Physiologie epiphytischer Algen*. (Naturw. Rdsch., Braunsch., vol. 17, fasc. 7, pp. 254-257.)
- BETH, K. und MEROLA, A., 1960, *Einige Experimente zum Epiphytismus in Zönosen mariner Algen*. (Delpinoa, N.S., vol. 2, pp. 3-14.)
- BHAUD, M., JACQUES, G. et RAZOULS, C., 1967, *Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer*. Année 1965-1966 (Point côtier). (Vie et Milieu, B, vol. 18, fasc. 1, p. 137-151.)
- BOUDOURESQUE, C. F., 1968a, *Ecologie et biocénotique de Chondria mairei G. FELDMANN, Rhodophycée nouvelle pour la flore française*. (Bull. Mus. Hist. nat. Marseille, vol. 28, pp. 117-119.)
- 1968b, *Contribution à l'étude du peuplement épiphyte des rhizomes de Posidonies (Posidonia oceanica DELILE)*. (Recl. Trav. Stat. mar. Endoume, fasc. 59, bull. 43, pp. 45-64.)
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964, *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3^{me} éd., Vienne, 865 p.
- BURKHOLDER, BURKHOLDER and ALMODOVAR, 1960, *Antibiotic activity of some marine algae of Puerto Rico*. (Botanica marina, vol. 2, pp. 149-156.)
- CARDINAL, A., 1964, *Étude sur les Ectocarpacées de la Manche*. (Beih. Nova Hedwigia, fasc. 15, 86 p.)
- CONSTANTIN, J., 1886, *Études sur les feuilles des plantes aquatiques*. (Ann. Sci. nat., Botanique, vol. 3, pp. 94-162.)
- DANOY, H. et KERNEIS, A., 1958, *Description d'un appareil pour l'étude hydrologique de certains milieux marins benthiques*. (C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, vol. 247, pp. 1224-1226.)
- DEGUEN, F. et MOLINIER, R., 1961, *Études écologiques et biocénotiques dans la baie du Brusc (Var)*. Fasc. 1 : *Les sols phanérogamiques de la formation lagunaire du Brusc (Var)*. (Bull. Inst. océanogr. Monaco, n° 1197, 50 p.)
- DUFOUR, M. et MOLINIER, R., 1961, *Études écologiques et biocénotiques dans la baie du Brusc (Var)*. Fasc. 2 : *Contribution à l'étude écologique des milieux portuaires. Éléments de pédologie dans le port du Brusc*. (Bull. Inst. océanogr. Monaco, n° 1199, 27 p.)
- EDELSTEIN, T. and KOMAROVSKY, B., 1961, *Epiphytic algae on Halimeda tuna f. platydisca (DECAISNE) BARTON in Haifa Bay*. (Bull. Res. Council. Israel, D (botany), vol. 10, pp. 54-58.)
- EMBERGER, L., 1960, *Les végétaux vasculaires*. Masson, Paris.

- FELDMANN-MAZOYER, G., 1940, *Recherches sur les Cérarniacées de la Méditerranée occidentale*. (Thèse, Paris, 510 p.)
- 1942, *A propos de quelques Spermiothamnion à polysporanges*. (Bull. Soc. Hist. natur. Afrique du Nord, vol. 33, pp. 15-18.)
- 1949, *Une nouvelle espèce de Chondria des côtes d'Algérie*. In : Trav. Botan. dédiés à RENÉ MAIRE Mém. hors série Soc. Hist. natur. Afrique du Nord, vol. 2, pp. 95-101.)
- FELDMANN, J., 1937, *Algues marines de la côte des Albères*. (Thèse, Rouen.)
- 1938, *Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères*. (Revue algol., vol. 10, pp. 1-339.)
- 1951, *Ecology of marine algae*. In : G. M. SMITH, Manual of Phycology, Waltham, Mass., U.S.A., pp. 313-334.
- 1958, *Origine et affinités du peuplement végétal benthique de la Méditerranée*. (Rapp. P.-v. Réunion. Commis. int. Explor. scient. Mer Méditerr., vol. 14, pp. 515-518.)
- 1966, *Les types biologiques des cryptogames non vasculaires*. (Bull. Soc. bot. de France, Mémoires, pp. 45-60.)
- FUNK, G., 1927, *Die Algenvegetation des Golfs von Neapel*. (Pubbl. Staz. Zool. Napoli, vol. 7, supplemento, 527 p.)
- 1955, *Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel*. (Pubbl. Staz. Zool. Napoli, vol. 25, supplemento, 178 p.)
- GESSNER, F., 1968, *Die Zellwand mariner Phanerogamen*. (Marine Biology, vol. 1, n° 3, pp. 191-200.)
- GESSNER, F. und HAMMER, L., 1960, *Die Primärproduktion in mediterranen Caulerpa-Cymodocea Wiesen*. (Botanica mar., vol. 2, fasc. 1-2, pp. 157-163.)
- GILET, R., 1954, *Note sur la répartition de Caulerpa prolifera LAMOUR. sur les côtes des Alpes-Maritimes*. (Recl. Trav. Stat. mar. Endoume, fasc. 12, bull. 7, pp. 35-40.)
- GRENIER, C., 1860, *Recherches sur le Posidonia caulini KOENIG*. (Bull. Soc. bot. de France, vol. 7, fasc. 5-6, pp. 362-367, 419-426 et 448-456.)
- HAMEL, G. et LEMOINE, P., 1952, *Corallinacées de France et d'Afrique du Nord*. (Arch. Mus. nation. Hist. nat., Paris, 7^{me} série, vol. 1, pp. 17-136.)
- HAMMER, L., 1968, *Salzgehalt und Photosynthese bei marinen Pflanzen*. (Marine Biology, vol. 1, n° 3, pp. 185-190.)
- HARTOG, C. DEN, 1959, *The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands*. (Wentia, n° 1, 241 p.)
- 1967, *The structural aspect in the ecology of seagrass communities*. (Helgoländer wiss. Meeresunters., vol. 15, nos 1-4, pp. 648-659.)
- HUMM, H. J., 1964, *Epiphytes of the seagrass, Thalassia testudinum, in Florida*. (Bull. mar. Sci. Gulf. Caribb., vol. 14, n° 2, pp. 306-341.)
- ISSEL, R., 1918, *Biologia marina*. Milan.
- KERNEIS, A., 1960, *Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls*. (Vie et Milieu, vol. 11, fasc. 2, pp. 145-187.)
- KYLIN, H., 1956, *Die Gattungen der Rhodophyceen*. Lund, 673 p.
- LACOMBE, H. et TCHERNIA, P., 1960, *Quelques traits généraux de l'hydrologie méditerranéenne*. (Cah. océanogr., 12^{me} année, n° 8, pp. 527-547.)
- LALOU, G., 1960, *Travaux de la Station Océanographique de Villefranche*. (Revue Géogr. phys. Géol. dyn., 2^{me} série, vol. 3, fasc. 1, pp. 53-60.)
- 1963, *Hydrologie superficielle de la baie de Villefranche-sur-Mer d'octobre 1958 à septembre 1960*. (Revue Géogr. phys. Géol. dyn., 2^{me} série, vol. 5, fasc. 2, pp. 85-100.)

- LALOU, C. et GENNESSAUX, J. et M., 1959, *Travaux de la Station Océanographique de Villefranche*. (Revue Géogr. phys. Géol. dyn., 2^{me} série, vol. 2, fasc. 4, pp. 231-252.)
- LAMI, R., 1934, *Sur l'alcalinisation spécifique et la répartition des algues dans les cuvettes littorales*. (C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, vol. 199, pp. 615-617.)
- LINSKENS, H. F., 1963a, *Beitrag zur Frage der Beziehungen zwischen Epiphyt und Basiphyt bei marinen Algen*. (Pubbl. Staz. Zool. Napoli, vol. 33, fasc. 3, pp. 274-293.)
- 1963b, *Oberflächenspannung an marinen Algen*. (Proc. K. Ned. Akad. Wet., Section C [Biolog. and Medic. Sci.], vol. 66, pp. 205-217.)
- LOISEAUX, S., 1967, *Morphologie et cytologie des Myrionémacées*. (Revue gén. de Botan., vol. 74, pp. 329-347.)
- MARGALEF, R., 1960a, *Recientes progresos en el estudio de las comunidades vegetales por medio de la extracción de pigmentos*. (Boln R. Soc. esp. Hist. nat., vol. 58, n° 2, pp. 291-300.)
- 1960b, *Méthode d'extraction des pigments dans l'étude de la végétation benthique*. (Ann. Stat. cent. Hydrobiol. appl., vol. 8, pp. 97-104.)
- 1961, *Variaciones intraspecíficas de los pigmentos usimiladores en clorofíceas y fanerogamos acuáticas*. (Investigación Pesq., vol. 19, pp. 114-118.)
- MCLAREN, A. D., 1957, *Concerning the pH dependance of enzyme reactions on cells, particulates and in solution*. (Science [Lancaster Pa.], vol. 125, p. 697.)
- MOLINIER, R., 1960a, *Étude des biocénoses du Cap Corse*. (Vegetatio, vol. 9, fasc. 3-5, pp. 121-312.)
- 1960b, *Observations sur les phanérogames marines méditerranéennes*. (Rapp. P.-v. Réunion. Commis. int. Explor. scient. Mer Méditerran., vol. 15, pp. 165-170.)
- 1961, *Études écologiques et biocénologiques dans la Baie du Brus (Var). Généralités. But des recherches* (Bull. Inst. océanogr. Monaco, n° 1194, 8 p.)
- MOLINIER, R. et PICARD, J., 1951, *Biologie des herbiers de Zostéracées des côtes françaises de la Méditerranée*. (C. R. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris, vol. 233, pp. 1212-1214.)
- 1952a, *Études biologiques sur les herbiers de Phanérogames marines à l'ouest d'Alger*. (Bull. Stat. Aquic. Pêche Castiglione, nouv. série, n° 4, pp. 333-362.)
- 1952b, *Recherches sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français*. (Ann. Inst. océanogr. Monaco, nouv. série, vol. 27, fasc. 3, pp. 157-234.)
- 1953, *Notes biologiques à propos d'un voyage d'étude sur les côtes de la Sicile*. (Ann. Inst. océanogr., nouv. série, vol. 28, fasc. 4, pp. 163-187.)
- 1954, *Nouvelles recherches bionomiques sur les côtes méditerranéennes françaises*. (Recl. Trav. Stat. mar. Endoume, bull. 8, fasc. 13, pp. 9-19.)
- MONOYER, A., 1928, *Contribution à l'anatomie et l'éthologie des Monocotylées aquatiques*. (Mém. Acad. roy. de Belgique, Cl. Sci., vol. 10, fasc. 3, 196 p.)
- NEWTON, L., 1931, *A handbook of British Seaweeds*. Londres, British Museum, 478 p.
- OLLIVIER, G. M., 1929, *Étude de la flore marine de la Côte d'Azur*. (Ann. Inst. océanogr. Monaco, nouv. série, vol. 7, pp. 53-173.)
- OSTENFELD, C. H., 1915, *On the geographical distribution of the seagrasses*. (Proc. R. Soc. Vict., vol. 27 [nouv. série], n° 2, pp. 179-190.)
- 1918, *Seagrasses*. (Rep. Dans. océanogr. Exped. Méditerran., n° 5 [vol. II, K. 2], 18 p.)
- PANKOW, H., 1961a, *Ueber die Ursachen des Fehlens von Epiphyten auf Zygnefallen*. (Arch. Protistenkd., vol. 105, pp. 417-444.)
- 1961b, *Ueber die Ursachen des Fehlens von Epiphyten auf Zygnefallen*. (Biol. Beitr., vol. 1, p. 102.)
- PERES, J. M., 1953, *Les formations détritiques infralittorales issues des herbiers de Posidonies*. (Recl. Trav. Stat. mar. Endoume, fasc. 9, bull. 4, pp. 29-38.)
- 1967, *The Mediterranean Benthos*. In : Oceanography and Marine Biology, an annual review, vol. 5, pp. 449-533.)

- PERES, J. M. et PICARD, J., 1964, *Nouveau manuel de bionomie benthique de la Méditerranée*. (Recl. Trav. Stat. mar. Endoume, fasc. 47, bull. 31, pp. 5-137.)
- PICARD, J., 1953, *Les herbiers de Posidonies, important facteur de l'élévation des fonds littoraux*. (Revue Géomorph. dyn., 4^{me} année, n° 2, pp. 83-84.)
- 1962, *Méthode d'étude qualitative des biocénoses des substrats meubles*. (Recl. Trav. Stat. mar. Endoume, fasc. 39, bull. 25, pp. 239-243.)
- 1962b, *Remplacements expérimentaux de biocénoses des substrats meubles dans la partie supérieure de l'étage infralittoral*. (Recl. Trav. Stat. mar. Endoume, fasc. 39, bull. 25, pp. 245-251.)
- 1965, *Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise*. (Recl. Trav. Stat. mar. Endoume, fasc. 52, bull. 36, pp. 1-160.)
- PIERPAOLI, I., 1959, *L'epifitismo nelle alghe*. (Thalassia Jonica, vol. 2, pp. 46-51.)
- POTTIER, J., 1929, *Études sur les possibilités d'utilisation des plantes marines tunisiennes pour la nourriture du bétail*. (Ann. Inst. océanogr. Monaco, nouv. série, vol. 6, fasc. 3, pp. 321-362.)
- ROOS, H., 1957, *Untersuchungen über das Vorkommen antimikrobieller Substanzen in Meeresalgen*. (Kieler Meeresforsch., vol. 13, pp. 41-58.)
- SAUVAGEAU, C., 1890, *Sur la feuille des Hydrocharidées marines*. (J. bot., Paris, vol. 4, pp. 269-275 et 289-295.)
- 1891, *Sur la feuille de quelques Monocotylédones aquatiques*. Thèse, Masson, Paris.
- VALET, G., 1960, *Algues épiphytes et endophytes du Chaetomorpha aerea (DILLW.) KUTZING*. (Naturalia monsp., série Botanique, fasc. 12, pp. 89-101.)
- VAN DEN ENDE, G. und HAAGE, P., 1963, *Beobachtungen über den Epiphytenbewuchs von Zostera marina L. an der bretonischen Küste*. (Botanica mar., vol. 5, fasc. 4, pp. 105-110.)
- VAN DEN ENDE, G. und LINSKENS, H. F., 1962, *Beobachtungen über den Epiphytenbewuchs von Himanthalia elongata (L.) S. F. GRAY*. (Biol. Zbl., vol. 81, fasc. 1-2, pp. 173-181.)
- VAN DEN ENDE, G. und VAN OORSCHOT, R., 1963, *Weitere Beobachtungen über den Epiphytenbewuchs von Himanthalia elongata (L.) S. F. GRAY*. (Botanica mar., vol. 5, fasc. 4, pp. 110-120.)
- VAN DER BEN, D., 1969, *Un Myriactula nouveau des côtes françaises de la Méditerranée : Myriactula gracilis sp. nov. (Phéophycées, Chordariales)*. (Vie et Milieu, série A, tome XX, fasc. 1-A, pp. 1-8.)

<i>Dasya ocellata</i> (GRATELOUP) HARVEY	50
<i>Dasya rigidula</i> (KUETZING) ARDISSONE	50
<i>Dasya</i> sp.	50, 73, annexes
<i>Dasyopsis plana</i> (C. AGARDH) ZANARDINI	51, annexes
<i>Dasyopsis spinella</i> (C. AGARDH) ZANARDINI	51, annexes
<i>Derbesia tenuissima</i> (DE NOTARIS) CROUAN	58, 72, annexes
<i>Dermatolithon litorale</i> SUNESON	41, 64, 69, 71, 78, 79, annexes
<i>Dermatolithon papillosum</i> (ZANARDINI) FOSLIE	41
<i>Dermatolithon pustulatum</i> (LAMOUROUX) FOSLIE	41
<i>Dictyopteris membranacea</i> (STACKHOUSE) BATTERS	66
<i>Dictyota dichotoma</i> (HUDSON) LAMOUROUX	53, 55, 66, 84
<i>Dictyota linearis</i> (AGARDH) GREVILLE	53, 64, 74, 76, 79, 90, annexes
<i>Digenea simplex</i> (WULF) J. AGARDH	66, 83
<i>Dudresnaya verticillata</i> (WITHERING) LEJOLIS	41
<i>Ectocarpus confervoides</i> (ROTH) KJELLMAN	52, 64, 72, 74, 79, 84, 90, annexes
<i>Elachista intermedia</i> CROUAN	55, 78, annexes
<i>Endoderma majus</i> FELDMANN	57
<i>Endoderma viride</i> (REINKE) LAGERHEIM	57, annexes
<i>Enteromorpha compressa</i> (L.) GREVILLE	57, 66, 79, annexes
<i>Erythrotrichia carnea</i> (DILLWYN) J. AGARDH	38, 64, 76, 78, 79, 83, 84, annexes
<i>Falkenbergia rufolanosa</i> (HARVEY) SCHMITZ	43, 64, 78, 79, 90, annexes
<i>Feldmannia irregularis</i> (KUETZING) HAMEL	53
<i>Giffordia granulosa</i> (SMITH) HAMEL	52, annexes
<i>Giffordia sandriana</i> (ZANARDINI) HAMEL	52, 64, 79, 90, annexes
<i>Giraudya sphacelarioides</i> DERBES et SOLIER	33, 36, 55, 56-57, 64, 66, 69, 70, 73, 74, 76, 78, 79, 87, 89, annexes
<i>Gloiocladia furcata</i> (AG.) J. AGARDH	39
<i>Goniotrichum alsidii</i> (ZANARDINI) HOWE	38, 66, 76, 79, 84, annexes
<i>Griffithsia barbata</i> (SMITH) C. AGARDH	Annexes
<i>Halopteris filicina</i> (GRATELOUP) KUETZING	53, 79, annexes
<i>Herposiphonia secunda</i> (C. AGARDH) AMBRONN	51, 76, 78, 84, annexes
<i>Himanthalia elongata</i> (L.) S. F. GRAY	67, 68, 83
<i>Hypoglossum woodwardii</i> KUETZING	50, 72, 73, annexes
<i>Jania rubens</i> (L.) LAMOUROUX	22, 41, 70
<i>Laurencia obtusa</i> (HUDSON) LAMOUROUX	52, 64, 72, 76, 79, 84, 90, annexes
<i>Lejolisia mediterranea</i> BORNET	Annexes
<i>Liebmannia leveillei</i> J. AGARDH	55, annexes
<i>Melobesia confervoides</i> FUNK	43
<i>Melobesia farinosa</i> LAMOUROUX	41, 69, 71, 78, 79, 84, annexes
<i>Melobesia lejolisii</i> ROSANOFF	41-42, 54, 57, 64, 66, 69-71, 77-80, 84, 87, 89, annexes
<i>Myriactula gracilis</i> sp. nov.	55, 64, 70, 76, 78-80, annexes
<i>Myriactula stellulata</i> (GRIFFITHS) LEVRING	55
<i>Myrionema orbiculare</i> J. AGARDH	33, 36, 42, 54-57, 61, 64, 66, 69-71, 73-79, 83, 84, 87, 89, 90, annexes
<i>Myriotrichia repens</i> (HAUCK) KARSAKOFF	57
<i>Nemacystus ramulosus</i> DERBES et SOLIER	56
<i>Padina pavonia</i> (L.) GAILLON	53, 67, 73, annexes
<i>Polysiphonia elongata</i> (HUDSON) HARVEY	51, annexes
<i>Polysiphonia subulifera</i> (C. AGARDH) HARVEY	51, 79, annexes
<i>Polysiphonia</i> sp.	51, 72, 73, 79, annexes
<i>Posidonia oceanica</i> DELILE	17-30 (principalement)
<i>Pringsheimiella scutata</i> (REINKE) O. C. SCHMIDT et PETRAK	57
<i>Ptilothamnion pluma</i> (DILLWYN) THURET	46
<i>Radicilengua reptans</i> (ZAN.) PAPENF.	50, annexes
<i>Rhizoclonium kernerii</i> STOCKMAYER	58, 79, annexes

<i>Rhodophyllis appendiculata</i> J. AGARDH	39
<i>Ruppia maritima</i> L.	16, 71
<i>Sauvageaugloia griffithsiana</i> (GREVILLE) HAMEL	56
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (LYNGBYE) ENDLICHER	67, 70
<i>Seirospora interrupta</i> (SMITH) SCHMITZ	49, 76, 82, annexes
<i>Seirospora sphaerospora</i> J. FELDMANN	48, 82, annexes
<i>Spermothamnion flabellatum</i> BORNET	45-48, 70, 76, 78, 80, annexes
<i>Spermothamnion johannis</i> J. FELDMANN	46
<i>Spermothamnion repens</i> (DILLWYN) ROSENVINGE	45, 46
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (ROTH) C. AGARDH	53, 72, 76, 79, 90, annexes
<i>Spyridia filamentosa</i> (WULF.) HARVEY	45
<i>Taonia atomaria</i> (WOODWARD) J. AGARDH	53, 73, annexes
<i>Thalassia testudinum</i> KOENIG	22, 33, 71, 83-84, 90
<i>Ulothrix flacca</i> (DILLWYN) THURET	83
<i>Ulvella setchellii</i> P. DANGEARD	58
<i>Wrangelia penicillata</i> C. AGARDH	46, 82, 84, annexes
<i>Zanardinia prototypus</i> NARDO	53, annexes
<i>Zostera marina</i> L.	16, 17, 68, 83
<i>Zostera nana</i> ROTH	16, 17

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	3
PREMIÈRE PARTIE. — <i>Le milieu</i>	5
CHAPITRE I. — <i>Les eaux marines des côtes méditerranéennes françaises</i>	7
§ 1. La région de Banyuls-sur-Mer	7
§ 2. La région de Villefranche-sur-Mer	10
CHAPITRE II. — <i>Les herbiers à Posidonia oceanica</i>	16
§ 1. Généralités : les herbiers de la Méditerranée occidentale	16
§ 2. La Posidonie	18
§ 3. Les herbiers à Posidonies	22
§ 4. Les herbiers étudiés dans ce travail	24
DEUXIÈME PARTIE. — <i>La flore épiphyte</i>	31
CHAPITRE III. — <i>Généralités</i>	33
§ 1. Originalité de la flore épiphyte étudiée	33
§ 2. Composition globale de la flore épiphyte étudiée	33
CHAPITRE IV. — <i>Inventaire des épiphytes sur feuilles de Posidonies</i>	38
§ 1. Les Algues Rouges	38
§ 2. Les Algues Brunnes	52
§ 3. Les Algues Vertes	57
TROISIÈME PARTIE. — <i>La végétation épiphyte</i>	59
CHAPITRE V. — <i>Méthodes</i>	61
§ 1. Techniques phytosociologiques	61
§ 2. Techniques de récolte	65
CHAPITRE VI. — <i>Le groupement à Myrionema orbiculare et Giraudya sphacelarioides</i>	66
§ 1. L'épiphytisme dans le domaine marin; quelques généralités	66
§ 2. L'épiphytisme sur les feuilles de Posidonies : généralités	66
§ 3. Composition du groupement épiphyte des feuilles de Posidonies	70
§ 4. Rôle de la profondeur et de la lumière	73
§ 5. Les facteurs géographiques et climatiques	75
§ 6. Phénologie	75
§ 7. Influence de la croissance et de la disposition en éventail des feuilles de Posidonies	80
§ 8. Le nanisme	82
§ 9. Travaux similaires effectués à l'étranger et en France	82

DES FEUILLES DE POSIDONIA OCEANICA DELILE, ETC.

101

	<i>Pages</i>
CONCLUSIONS	87
RÉSUMÉ	89
SUMMARY	91
BIBLIOGRAPHIE	93
INDEX	97
TABLE DES MATIÈRES	100

TABLEAU III. — Phénologie (Posidonies de 0 à 15 m de profondeur).

	Banyuls										Villefranche							
	Janv.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.
Espèces encroûtantes																		
<i>Melobesia lejolisi</i>	oooo	oooo	oooo	oooo	oooo	oooo	oooo	oooo	oooo	oo	oo	oo	oooo	oooo	oo			oooo
<i>Melobesia farinosa</i>						oooo	oooo	oooo	oo			oo	oooo		oo			
<i>Dermatolithon litorale</i>	—	—	—oo	oooo	oooo	oooo	oooo	oooo	oo			—	—		—			
<i>Myrionema orbiculare</i>		!!	!!	!!!!	!!!!	!!!!	!!!!	!!!!	!!			—	—	!!	!!!!	!!!!	!!	
Espèces toujours stériles.																		
<i>Laurencia obtusa</i>				—	—		♀♀	—							—			—
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>		—	—	—	—	—	—	—										
<i>Dictyota</i> spp.				—	—	—	—	—							—	—		
<i>Erythrotrichia carnea</i>				—	—	—	—	—	—			—	—	—	—			—
<i>Goniotrichum alsidii</i>				—	—	—	—	—	—				—	—	—			—
<i>Apoglossum ruscifolium</i>				—	—	—	—	—	—				—	—	—			—
<i>Taonia atomaria</i>				—	—	—	—	—	—				—	—	—			—
<i>Antithamnion plumula</i>				—	—	—	—	—	—			—	—	—	—			—
<i>Herposiphonia secunda</i>				—	—	—	—	—	—			—	—	—	—			—
Espèces accomplissant leur cycle sur fe. de Posidonie.																		
<i>Castagne cylindrica</i>				—	—			—!!	!u!!					!u!!				
<i>Castagne irregularis</i>				—	—		—!!											
<i>Myriactula gracilis</i>					!!—				!!			—	!!	!!	!!			
<i>Spermothamnion flab. f. dispersum</i>							♂♀											tt
<i>Giraudya sphacelarioides</i>		—	—	—	—	—	—	—	—			—	§§§+	—	—			
<i>Acrochaetium daviesii</i>			—	—	—	—	—	—	—				—	—	—			
<i>Castagne mediterranea</i>				—	—	—	—	—	—				!!	uu	!u			
<i>Giffordia sandriana</i>				!!!!	!!!!													
<i>Edocarpus confervoides</i>				!!!!	!!—								!!	!!	!!	!!		!!
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i>					♂t		♂t											
<i>Aglaothamnion tripinnatum</i>			tt	—	—			—										
<i>Aglaothamnion furcellariae</i>			tt															
<i>Aglaothamnion neglectum</i>						♂♂	♂♂											
<i>Antithamnion tenuissimum</i>					—♂♂													
<i>Crouania attenuata f. bispora</i>						bb—		bb										
<i>Ceramium diaphanum</i>		—					♀	♂♂					tt		—			—tt
<i>Ceramium comptum</i>							—tt	—										
<i>Seirospora interrupta</i>						♂	♂♀tt								tt			
<i>Champia parvula</i>							—♀											
<i>(Sphacelaria cirrosa)</i>													****	—	—			**—
Espèces rares sur Posidonies.																		
<i>Endoderma viride</i>							—											
<i>Rhizoclonium kernerii</i>				—														
<i>Padina pavonia</i>																		
<i>Zanardinia prototypus</i>		—																
<i>Halopteria filicina</i>				—														
<i>Cladostephus verticillatus</i>				—														
<i>Liebmannia leveillei</i>																		
<i>Giffordia granulosa</i>						!!												
<i>Dasynopsis plana</i>																		
<i>Radicilengua reptans</i>				—														
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i>					♂													
<i>Antithamnion cruciatum</i>				—														
etc.																		

LÉGENDE :
 ooo conceptacles; !!! sporocystes pluriloculaires; — stériles; uuu sporocystes uniloculaires; — sporocystes en manchons; +++ sporocystes en pustules; §§§ sporocystes basilaires;
 ttt tétrasporos; bbb bisporos; *** propagules; ... monosporos.

TABLEAU IV. — Phénologie (Posidonies de 15 à 35 m de profondeur).

	Banyuls						Villefranche							
	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.
Espèces encroûtantes.														
<i>Melobesia lejolisi</i>	—	oo		oooo	oo	oo	oo	oo		oooo	oooo	oooo		
<i>Melobesia farinosa</i>				oo	oo	oo				—oo		oooo	oo	oo
<i>Dermatolithon litorale</i>				—	oo	—		—		—oo		—		
<i>Myrionema orbiculare</i>				!!	!!	!!	—	!!		!!	!!	!!	!!	
Espèces toujours stériles.														
<i>Laurencia obtusa</i>				—	—	—		tt			—	—	—	—
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>		—		—		—				—		—		
<i>Dictyota</i> spp.				—	—	—					—	—	—	—
<i>Erythrotrichia carnea</i>				—								—		
<i>Goniotrichum alsidii</i>				—							—	—		
<i>Apoglossum ruscifolium</i>						—								
<i>Taonia atomaria</i>				—	—									
<i>Antithamnion plumula</i>				—		—						—		
<i>Herposiphonia secunda</i>					—							—		
Espèces accomplissant leur cycle sur fe. de Posidonies.														
<i>Castagnea cylindrica</i>				—						—		—	—	
<i>Castagnea irregularis</i>				—								—		
<i>Myriactula gracilis</i>						!!					!!	!!		
<i>Spermothamnion flab. f. disporum</i>				♂+										
<i>Giraudya sphacelarioides</i>					==					—		—	—	
<i>Acrochaetium daviesii</i>				—	—				
<i>Castagnea mediterranea</i>					—							—		
<i>Ectocarpus confervoides</i>					—					—		—!!	—	
<i>Aglaothamnion tenuissimum</i>				—		tt								
<i>Aglaothamnion neglectum</i>				♂♂♂♂										
<i>Antithamnion tenuissimum</i>				—	—	—				—		—		
<i>Crouania attenuata f. bispora</i>				—		bb								
<i>Ceramium diaphanum</i>				tt—	—									
<i>Ceramium comptum</i>				—	♀♀					—		—tt		
<i>Setospora interrupta</i>				♂ ^c —								—		
<i>Champia parvula</i>				—	—							—		
(<i>Sphacelaria cirrosa</i>)				**	**	**				—	—	**	—	—
Espèces rares sur Posidonies.														
<i>Endoderma viride</i>				—										
<i>Antithamnion cruciatum</i>				—								—	—	
etc.														

LÉGENDE : voir tableau III.

RELEVÉ n° 36. — Posidonies du Racou (P.O.), récolte du 11 août 1966. Profondeur 10 m.

Fragments de feuille	N° 1 (0 à 8 cm)					N° 2 (8 à 16 cm)					N° 3 (16 à 24 cm)					N° 4 (24 à 32 cm)					N° 5 (32 à 40 cm)				
	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords
<i>Melobesia lejolisi</i>	—	juv.	+	+	+	—	juv.	+	+	+ .2	—	juv.	+	+	1.2	—	juv.	1.1	+	2.2	—	conc.	1.1	+ .2	2.2
Hydriaires			+	+	+			.	.	.			+ .2	+ .2
Foraminifères			+	+	.			+	+	+			+	+	+			+	.	.			+	+	.
Bryozoaires	+	.			+ .2	+ .2			+ .2	.	.			+ .2	+ .2	.
Autres animaux			+	.	.			+	+	+			+	+	+			.	.	.			+	+	.
<i>Ceramium gracillimum</i>	1	juv.	.	i
<i>Polysiphonia</i> sp. (4 siphons) ...						2	juv.	i	.	.			1-4	juv.	i	i
<i>Myrionema orbiculare</i>													—	juv.	.	+ .2	.				—	juv.	+ .2	+ .2	.
<i>Ceramium comptum</i>													2	juv.	.	i
<i>Melobesia farinosa</i>																					—	juv.	+	.	+
cfr <i>Dermatolithon litorale</i>																					—	juv.	+	.	.
<i>Taonia atomaria</i>																					—	juv.	+	.	.
<i>Dictyota linearis</i>																									
<i>Wrangelia penicillata</i>																									
<i>Erythrotrichia carnea</i>																									
<i>Sphacelaria cirrosa</i>																									
<i>Polysiphonia</i> cfr <i>elongata</i>																									
<i>Laurencia obtusa</i>																									
<i>Giraudya sphaclarioides</i>																									
<i>Antithamnion tenuissimum</i>																									
<i>Acrochaetium daviesii</i>																									
Diatomées (type <i>Schizonema</i>) ...																									

LÉGENDE :

i : un seul individu présent; juv. : échantillon juvénile ne portant pas d'organes reproducteurs; conc. : présence de conceptacles; pluri : présence de sporocystes pluriloculaires.

RELEVÉ n° 75. — Posidonies de Peyrefitte (P.O.), récolte du 11 juillet 1967. Profondeur 22 m.

N° 4 (27 à 36 cm)				N° 5 (36 à 45 cm)					N° 6 (45 à 54 cm)					N° 7 (54 à 63 cm)					N° 8 (63 à 74 cm)					Fragments de feuille
Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	
juv.	+	.	1.1	—	conc.	+	.	1.1	—	conc.	+	+	1.2	—	conc.	+	+	1.2	—	conc.	+	+	1.2	<i>Melobesia lejolisi.</i>
	+ .3	.			1.3	+ .3	+ .3			2.2	1.2	1.2			1.2	+ .2	+	Bryozoaires.
	+	.	+			+	+	+			+	+	+			+	+	+			+	+	+	Foraminifères.
	+ .2	1.2	.			.	1.2	.			+ .2	+ .2	+ .2			1.2	1.2	+ .2			1.2	1.2	+	Hydriaires.
prop.	+	2	stér.	.	.	+	2	stér.	.	.	+	<i>Sphacelaria cirrosa.</i>
juv.	+	.	+			.	.	.	—	juv.	.	.	+			.	.	.	—	conc.	.	.	+	<i>Melobesia farinosa.</i>
juv.	+	.	+	1	stér.	.	.	+	2	stér.	+	.	.	2	stér.	.	+	.	2	stér.	.	.	+	<i>Dictyota linearis.</i>
				1	juv.	7	♀	.	.	i	2	stér.	.	.	+	<i>Laurencia obtusa.</i>
				2	stér.	+	2	stér.	.	.	i	3	●	.	.	+	<i>Ceramium diaphanum.</i>
														3	stér.	+	<i>Wrangelia penicillata.</i>
														3	stér.	+	<i>Castagnea mediterranea.</i>
														5	●	+	+	<i>Seirospora giraudyi.</i>
								L						—	pluri.	+ .2	+ .2	.	—	pluri.	+ .2	+ .2	.	<i>Myrionema orbiculare.</i>
														2	stér.	.	+	<i>Antithamnion tenuissimum.</i>
																			1	juv.	i	.	.	<i>Giraudya sphacelarioides.</i>
																			1	stér.	.	.	i	<i>Champia parvula.</i>
																			1	spor.	.	.	+	<i>Acrochaetium daviesii.</i>
																			2	juv.	.	.	i	<i>Apoglossum ruscolium.</i>
																			2	stér.	i	.	.	<i>Castagnea irregularis.</i>
																			1	stér.	.	.	.	<i>Goniotrichum alsidii.</i>

présence de sporocystes pluriloculaires; ● : tétraspores; spor. : monospores; stér. : stériles.

RELEVÉ n° 36. — Posidonies du Racou (P.O.), récolte du 11 août 1966. Profondeur 10 m.

N° 3 (16 à 24 cm)				N° 4 (24 à 32 cm)					N° 5 (32 à 40 cm)					N° 6 (40 à 48 cm)					Sommet (48 à 61 cm)					Fragments de feuille		
Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro- duct.	Face supér.	Face infér.	Bords			
juv.	+	+	1.2	—	juv.	1.1	+	2.2	—	conc.	1.1	+ .2	2.2	—	conc.	1.2	+	3.2	—	conc.	2.2	1.2	3.2	<i>Melobesia lejolivii.</i>		
	+ .2	+ .2	+ .2	+ .2			+ .2	1.2	.		Hydraires.	
	+	+	+			+	.	.			+	+	.			+	+	+			+	.	.		Foraminifères.	
	.	.	.			+ .2	.	.			+ .2	+ .2	.			1.3	+ .2	.			+ .2	+ .2	.	.		Bryozoaires.
	+	+	+			.	.	.			+	+			+	+	+	.		Autres animaux.
		<i>Ceramium gracillimum.</i>
juv.	i	i	.			.	i	2	juv.	+	.	.	2	juv.	+	.	.	.		<i>Polysiphonia</i> sp. (¼ siphons).
juv.	.	+ .2	.	—	juv.	.	+ .2	.	—	juv.	+ .2	+ .2	.	—	juv.	+ .2	+ .2	.	—	pluri.	1.2	+	+ .2	.		<i>Myrionema orbiculare.</i>
juv.	.	i	.	—	juv.	.	.	.	—	conc.	+	+	.	—	conc.	+	.	.	—	conc.	+	+	+	.		<i>Ceramium comptum.</i>
						+	.	+	—	juv.	+	.	.	—	conc.	.	.	+	—	conc.	+	.	.	.		<i>Melobesia farinosa.</i>
																										cfr <i>Dermatolithon litorale.</i>
														4	juv.	1.2	.	i				<i>Taonia atomaria.</i>
														20	stér.	.	.	+	20	stér.	.	.	+	.		<i>Dictyota linearis.</i>
														3	juv.	i	.	i	3	juv.	+	.	.	.		<i>Wrangelia penicillata.</i>
														1	stér.	+	.	+				<i>Erythrotrichia carnea.</i>
														1	juv.	.	.	i	1,5	juv.	.	.	+	.		<i>Sphacelaria cirrosa.</i>
														i	juv.	.	.	i				<i>Polysiphonia</i> cfr <i>elongata.</i>
														2	juv.	+		<i>Laurencia obtusa.</i>
														2	stér.	+	.	.	1	stér.	+	.	.	.		<i>Giraudya sphacelarioides.</i>
														1	stér.	i		<i>Anithamnion tenuissimum.</i>
																				1	stér.	+	.	.		<i>Acrochaetium daviesii.</i>
																				1	stér.	+	.	.		Diatomées (type <i>Schizonema</i>).

de sporocystes pluriloculaires.

RELEVÉ n° 71. — Cap Béar, 18 août 1966. Profondeur 20 m.

Fragments de feuille	Base (0 à 9 cm)					N° 2 (9 à 18 cm)					N° 3 (18 à 27 cm)					N° 4 (27 à 36 cm)					Sommet (36 à 44 cm)					Fragments de feuille	
	Haut. en mm	Repro-duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro-duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro-duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro-duct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Repro-duct.	Face supér.	Face infér.	Bords		
<i>Melobesia lejolissii</i> ...	—	juv.	+ .2	.	.	—	conc.	1.2	.	3.4	—	conc.	1.2	.	3.4	—	conc.	3.3	.	4.4	—	conc.	2.3	+	3.4	<i>Melobesia lejolissii</i> .	
Bryozoaires ...			+ .2	+ .2	.			+ .2	+ .3	.			.2	4.4	.			.2	4.4	.			+ .2	1.3	.	Bryozoaires.	
Hydraires	+ .222	.			.	+ .2	.	Hydraires.	
Foraminifères	+	.			.	+	+			+	+	+	Foraminifères.	
Autres animaux	+	+					+	+	+	Autres animaux.	
<i>Polysiphonia subulifera</i> ...	2	juv.	i	<i>Polysiphonia subulifera</i> .	
<i>Dictyota linearis</i> ...	3	juv.	.	.	+			.	.	.	20	stér.	4	stér.	.	.	+	<i>Dictyota linearis</i> .	
<i>Champia parvula</i> ...						1	juv.	i	.	.	5	stér.	10	stér.	.	.	+	<i>Champia parvula</i> .	
<i>Antithamnion tenuissimum</i> ...						1	juv.	<i>Antithamnion tenuissimum</i> .	
<i>Myrionema orbiculare</i> ...						—	juv.	+ .2	.	.	—	pluri.	.	.	.			pluri.	1.2	.	.2	pluri.	+ .3	.	.	<i>Myrionema orbiculare</i> .	
<i>Ceramium comptum</i>	<i>Ceramium comptum</i> .	
<i>Laurencia obtusa</i> ...						2	juv.	.	.	.	5	stér.		stér.	.	.	+	<i>Laurencia obtusa</i> .	
<i>Sphacelaria cirrosa</i> ...											2	juv.	<i>Sphacelaria cirrosa</i> .	
<i>Myriactula gracilis</i> ...											1	pluri.	.	.	.	0,5	pluri.	.	.	.		pluri.	+	.	+	<i>Myriactula gracilis</i> .	
<i>Herposiphonia secunda</i> ...											2	stér.	<i>Herposiphonia secunda</i> .	
cfr <i>Aglaothamnion caudatum</i> ...											1	stér.	cfr <i>Aglaothamnion caudatum</i> .	
<i>Hypoglossum woodwardii</i> ...											2	stér.	.	.	1			<i>Hypoglossum woodwardii</i> .	
<i>Castagne méditerranée</i> ...																	juv.	.	.	.	3-10	stér.	.	.	.	<i>Castagne méditerranée</i> .	
<i>Giraudya sphacelarioides</i> ...																		stér.	.	.		2	manch.	.	.	<i>Giraudya sphacelarioides</i> .	
<i>Ectocarpus confervoides</i> ...																		stér.	.	.		2	stér.	.	1.1	+	<i>Ectocarpus confervoides</i> .
<i>Taonia atomaria</i> ...																					12	juv.	.	.	i	<i>Taonia atomaria</i> .	
<i>Ceramium diaphanum</i> ...																					1	juv.	.	.	+	<i>Ceramium diaphanum</i> .	
<i>Dermatolithon litorale</i>	<i>Dermatolithon litorale</i> .	
<i>Elachista intermedia</i>	<i>Elachista intermedia</i> .	
<i>Dasya</i> sp. ...																					1	stér.	.	i	.	<i>Dasya</i> sp.	

LÉGENDE :
i : un seul individu présent; juv. : échantillon juvénile ne portant pas d'organes reproducteurs; conc. : présence de conceptacles; pluri. : présence de sporocystes pluriloculaires; manch. : présence de sporocystes en manchons.

RELEVÉ n° 75. — Posidonies de Peyrefitte (P.O.), récolte du 11 juillet 1967. Profondeur 22 m.

Fragments de feuille	N° 2 (9 à 18 cm)					N° 3 (18 à 27 cm)					N° 4 (27 à 36 cm)					N° 5 (36 à 45 cm)					N° 6 (45 à 54 cm)					N° 7 (54 à 63 cm)					Haut. en mm	
	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords	Haut. en mm	Reproduct.	Face supér.	Face infér.	Bords		
<i>Melobesia lejolisi</i> ...	—	juv.	.	.	+	—	juv.	.	.	.	juv.	.	.	1.1	—	conc.	.	.	.	1.1	—	conc.	+	+	1.2	—	conc.	.	+	1.2	—	
Bryozoaires ...																		1.3	.	.			1.3	+	+	1.2		2.2	1.2	1.2		
Foraminifères ...			+	+	.																		+	+	+			+	+	+		
Hydriaires ...																							+	+	+			1.2	1.2	+	1.2	
<i>Sphacelaria cirrosa</i> ...						—	prop.	.	.	.	1	prop.	.	.								2				2	stér.	.	.	+	—	
<i>Melobesia farinosa</i> ...																						—	juv.	.	.	+		.	.	.	—	
<i>Dictyota linearis</i> ...										1	juv.	.	.		1	stér.	.	.	.		2	2	stér.	+	.	2	stér.	.	+	.	2	
<i>Laurencia obtusa</i> ...														1	juv.	.	.	.			1	7	♀	.	.	7	♀	.	.	i	2	
<i>Ceramium diaphanum</i> ...																						2				2	stér.	.	.	i	3	
<i>Wrangelia pentacillata</i> ...																						3				3	stér.	+	.	.		
<i>Castagnea mediterranea</i> ...																						3				3	stér.	+	.	.	4	
<i>Seirospora giraudyi</i> ...																						5				5	●	.	.	.	2	
<i>Myrionema orbiculare</i> ...																												pluri.	1.2	+	1.2	—
<i>Antilhamnion tenuissimum</i> ...																										2	stér.	.	+	.	—	
<i>Giraudya sphacelarioides</i> ...																																1
<i>Chroocarpia parvula</i> ...																																1
<i>Arthrocladia daviesii</i> ...																																1
<i>Alveolaria ruscifolium</i> ...																																2
<i>Castagnea irregularis</i> ...																																2
<i>Goniodermonium alaidii</i> ...																																1

LÉGENDE :
i : un = 1 individu présent; conc. : présence de conceptacles; juv. : exemplaires juvéniles ne portant pas d'organes reproducteurs; pluri : présence de spores pluriloculaires; ● : tétraspores; spor. : monospores; stér. : stériles.