

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

المدرسة الوطنية العليا لعلوم البحر وتهيئة الساحل

Ecole Nationale Supérieure des Sciences de la Mer et de l'Aménagement
du Littoral



Mémoire de fin d'études en vue de l'obtention du diplôme
d'Ingénieur en Sciences de la Mer

Option : Environnement

Thème :

Etude échophysiological de *Posidonia oceanica* (L.) Delile : mise en
relation des contenus en sucres, la photosynthèse et la biométrie.

Présenté par :

BOUCHACHI Nawal

Soutenu le : 18/10/2017 devant le jury composé de :

Mlle LOUANCHI F.	Professeur	ENSSMAL	Présidente
Mme ALOUACHE S.	Maître de conférences A	ENSSMAL	Examinatrice
Mme KHELIFA N.	Maître de conférences B	ENSSMAL	Examinatrice
Mme BOUMAZA S.	Maître de conférences B	ENSSMAL	Co-rapporteur
M. SEMROUD R.	Professeur	ENSSMAL	Rapporteur
M. RICHIR J.	Maître Assistant	UMONS	Maître de stage

Année universitaire : 2016 - 2017

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

المدرسة الوطنية العليا لعلوم البحر وتهيئة الساحل

Ecole Nationale Supérieure des Sciences de la Mer et de l'Aménagement
du Littoral



Mémoire de fin d'études en vue de l'obtention du diplôme
d'Ingénieur en Sciences de la Mer

Option : Environnement

Thème :

Etude échophysiological de *Posidonia oceanica* (L.) Delile : mise en
relation des contenus en sucres, la photosynthèse et la biométrie.

Présenté par :

BOUCHACHI Nawal

Soutenu le : 18/10/2017 devant le jury composé de :

Mlle LOUANCHI F.	Professeur	ENSSMAL	Présidente
Mme ALOUACHE S.	Maître de conférences A	ENSSMAL	Examinatrice
Mme KHELIFA N.	Maître de conférences B	ENSSMAL	Examinatrice
Mme BOUMAZA S.	Maître de conférences B	ENSSMAL	Co-rapporteur
M. SEMROUD R.	Professeur	ENSSMAL	Rapporteur
M. RICHIR J.	Maître Assistant	UMONS	Maître de stage

Année universitaire : 2016 - 2017

REMERCIEMENTS

Le présent travail a été effectué dans le cadre d'un programme de coopération algéro-français, le Réseau Mixte des Ecoles (RME), qui m'a permis de bénéficier d'une formation Master 2 au niveau de l'université de Corse et d'un stage de fin d'étude en Belgique. Je tiens donc à exprimer toute ma reconnaissance au RME qui m'a accordé une bourse de mobilité, ce qui m'a permis de vivre cette aventure qui a duré 10 mois.

Je souhaite dans un premier lieu remercier M. Rachid SEMROUD, mon co-encadreur dans le cadre de ma bourse de mobilité et Mme Salima BOUMAZA pour leurs conseils et leur aide, tout particulièrement durant ma recherche de stage.

J'adresse également mes sincères remerciements à Mme Christine Pergent-Martini, ma co-tutrice et responsable du master Gestion Intégrée du Littoral et des Ecosystèmes (Corte, Corse), qui m'a donné la chance d'intégrer cette formation. Je lui témoigne toute ma gratitude, pour les conseils et l'aide précieuse qu'elle m'a prodigué tout au long de cette année d'étude.

Je tiens à remercier vivement mon maître de stage, M. Jonathan RICHIR (Laboratoire ECONUM-UMons, Belgique), pour son accueil, le temps passé ensemble, le partage de son expertise et son aide au quotidien qui m'ont permis d'acquérir beaucoup de connaissances. Il fut d'une aide précieuse dans les moments les plus délicats. Je tiens encore à lui témoigner ma reconnaissance.

Je souhaite également remercier Mme Sylvie Gobert (Laboratoire d'océanologie-Ulg, Belgique), ma co-tutrice professionnelle, pour son aide à la relecture et à la correction qui a grandement amélioré la qualité de ce travail.

Je remercie tous les membres de ce jury pour avoir bien voulu examiner ce travail : Mme Ferial LOUANCHI en sa qualité de présidente, Mme Souhila ALOUACHE et Mme Nedjma KHELIFA (examinatrices), Mme Salima BOUAMAZA et M. Rachid SEMROUD (Rapporteurs).

Je remercie M. Philippe Grosjean d'avoir accepté de m'accueillir au sein de son laboratoire d'Ecologie Numérique des Milieux Aquatiques de Mons, ainsi que toute son équipe Antoine, Lovina, Guylliann, Julien, pour leur accueil, leur sympathie et tous les moments passés ensemble.

Je remercie Monya Mendes Costa, de l'université d'Algarve, de m'avoir fourni un protocole adapté pour mes dosages, pour sa disponibilité et toutes ses réponses à mes questions.

J'adresse mes profonds remerciements à l'ensemble de mes professeurs de l'Ecole Nationale Supérieure des Sciences de la Mer et de l'Aménagement du Littoral, qui m'ont beaucoup aidé dans ma recherche de stage.

Et bien évidemment je tiens à remercier ma chère famille et mes amis pour avoir été toujours là pour m'encourager. Sans eux et sans leur soutien rien n'aurait été possible.

Enfin je tiens à remercier toutes les personnes qui de près ou de loin, m'ont aidé dans sa réalisation et/ou ont contribué au bon déroulement de cette année universitaire.

LISTE DES ABBREVIATIONS

3-PGA : 3 phosphoglycérate

AGS : α -amyloglucosidase

C : carbone

ETR : Electron transport rate

PAM : Pulse Amplitude Modulated fluorometry

PAR : photosynthetic active radiation

Pi : phosphore inorganique

rETR : relative Electron transport rate

rETRmax : maximum relative electron transport rate

RLC : rapide light curve

LISTE DES FIGURES

Figure I.1. Structure morphologique de <i>P. oceanica</i> adaptée de BOUDOURESQUE et MEINESEZ 1982 (Photographie à gauche prise par Arnaud ABADIE).	5
Figure II.1. Localisation géographique du site d'échantillonnage en Baie de Calvi, Corse, en face de la station de recherches sous-marines et océanographiques STARESO (modifié de RICHIR et al., 2013).	10
Figure III.1. Evolution de la température à 10 m de profondeur dans l'herbier de posidonies en face de la station STARESO (Corse, France). Les mesures sont enregistrées par une sonde HOBO Pendant Temperature/Light toutes les 20 minutes	17
Figure III.2. Variations de l'intensité lumineuse à 10 et 8 m respectivement au pied (en gris) et au-dessus (en noir) des faisceaux de posidonies, dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France). Les mesures sont enregistrées par deux sondes HOBO Pendant Temperature/Light toutes les 20 minutes.	18
Figure III.3. Variation du rayonnement photosynthétique actif à 10 m dans l'herbier de posidonies en face de la station STARESO (Corse, France). Les mesures sont enregistrées par un quantamètre Odyssey toutes les 10 minutes.	18
Figure III.4. Variations mensuelles des paramètres biométriques des faisceaux de posidonies (n = 10, moyennes ± écart-type) collectés à 10 m de profondeur, entre avril 2015 et juillet 2016, dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).	20
Figure III.5. Evolution hebdomadaire à bimensuelle du rETRmax mesuré in situ sur le milieu de la partie convexe de la troisième feuille (juvéniles exclues) des faisceaux de posidonies (n = 10, moyenne) collectés à 10 m de profondeur dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).	21
Figure III.6. Variation mensuelle des concentrations en hydrates de carbones solubles dans le milieu de la 3ème feuille (graphique de droite) et dans le 1er cm de rhizome sous le point d'insertion du faisceau de feuilles (graphique de gauche) de faisceaux de posidonies (n = 10, moyenne ± écart-type) collectés à 10 m de profondeur dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).	21
Figure III.7. Variations mensuelles des concentrations en amidon et en sucres solubles dans le milieu de la 3ème feuille et dans le 1er cm de rhizome sous le point d'insertion du faisceau de feuilles des posidonies (n = 10, moyenne) collectées à 10 m de profondeur dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).	22
Figure III.8. Matrice de corrélation de Pearson entre les paramètres biométriques environnementaux et physiologiques à 10 m de profondeur : (SF=surface foliaire totale, Lmax=longueur maximale des feuilles, CA=coefficient A, PF=poids sec des feuilles, PE=poids sec des épiphytes, SSF=sucres solubles dans les feuilles, SSR=sucres solubles dans les rhizomes, AF=amidon dans les feuilles, AR=Amidon dans les rhizomes, rETRmax= taux maximum relatif de transport d'électron, PAR=Rayonnement photosynthétique actif, T=température, Lux=lumière.	23

Figure III.9. Variations des paramètres biométriques des faisceaux de posidonies (n = 10, moyennes ± écart-type) collectés entre 3 et 37 m de profondeur, entre le 24 juin et le 09 juillet, dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).24

Figure III.10. Variations des concentrations en hydrates de carbones solubles et en amidon dans le milieu de la 3ème feuille et dans le 1er cm de rhizome sous le point d'insertion du faisceau de feuilles des posidonies (n = 10, moyenne ± écart-type) collectées entre 3 et 37 m de profondeur dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).25

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	i
LISTE DES ABBREVIATIONS	iii
LISTE DES FIGURES	iv
TABLE DES MATIERES.....	vi
INTRODUCTION	2
1. Cadre de l'étude et objectifs	3
I. GENERALITES.....	5
I.1. Les herbiers de <i>Posidonia oceanica</i>	5
I.1.1. Description morphologique.....	5
I.1.2. Rôles et importance	6
I.2. Production primaire et cycle du carbone dans les herbiers	7
I.2.1. Production primaire et flux de carbone	7
I.2.2. Biosynthèse et stockage des hydrates de carbone non structuraux	7
II. MATERIEL ET METHODES	10
II.1. Présentation de la zone d'étude	10
II.2. Collecte des échantillons et mesure in situ de l'activité photosynthétique.....	10
II.3. Paramètres environnementaux	12
II.4. Biométrie.....	12
II.4.1. Mesures biométriques.....	12
II.4.2. Calcul des paramètres biométriques	13
II.5. Dosages des hydrates de carbone non structuraux	13
II.5.1. Extraction et quantification des sucres soluble.....	14
II.5.2. Extraction et quantification de l'amidon	15

II.6. Traitement statistique des données.....	15
III. RESULTATS.....	17
III.1. Paramètres environnementaux.....	17
III.2. Paramètres biométriques du suivi saisonnier à 10 m.....	19
III.3. Paramètres physiologiques du suivi saisonnier à 10 m	20
III.3.1. Activité photosynthétique.....	20
III.3.2. Hydrates de Carbone non structuraux	21
III.4. Corrélation entre les différents paramètres du suivi saisonnier.....	22
III.5. Paramètres biométriques le long du profil bathymétrique.....	23
III.6. Paramètres physiologiques et environnementaux le long du profil bathymétrique.....	24
IV. DISCUSSION.....	28
IV.1. Cycle saisonnier à 10 m des paramètres environnementaux	28
IV.2. Cycle saisonnier à 10 m des paramètres biométriques.....	28
IV.3. Cycle saisonnier à 10 m des hydrates de carbone non structuraux et relations avec les paramètres environnementaux et physiologiques.....	29
IV.4. Variation bathymétrique des paramètres biométriques et physiologiques.....	32
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	35
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	38

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Les herbiers à magnoliophytes figurent parmi les habitats les plus importants des milieux marins côtiers tropicaux et tempérés, et ce, en raison de la grande biodiversité des espèces qui leur est associée et des multiples services écologiques qu'ils fournissent (NORDLUND et al., 2016). En méditerranée, les herbiers à *Posidonia oceanica* sont les plus répandus, mais ces derniers ont fortement régressé au cours du 20^{ème} siècle en raison des perturbations anthropiques et naturelles (BOUDOURESQUE et al., 2006a).

Par conséquent, *Posidonia oceanica* et les herbiers qu'elle forme sont devenus un objectif majeur de protection et de gestion en méditerranée. En effet, les herbiers de *P. oceanica* sont classés par la Directive habitat comme étant un habitat d'intérêt prioritaire (92/43/CEE). Cette conservation ne peut être envisagée de façon durable sans une connaissance approfondie du fonctionnement de l'herbier en tant qu'écosystème (DUARTE, 2002). Mais il est aussi important de bien connaître l'écophysiologie de la plante elle-même afin de bien appréhender ses réponses à son environnement et son rôle dans les écosystèmes côtiers.

Selon ALCOVERRO et al. (2001), une bonne connaissance de la dynamique temporelle de l'allocation de carbone à la croissance, la maintenance ainsi qu'au stockage est cruciale pour la compréhension des réponses de la plante aux stress environnementaux et à la dynamique de production. La dynamique saisonnière des hydrates de carbone non structuraux est critique pour évaluer les réponses de la plante aux stress environnementaux (SERRANO et al., 2011). En effet, le carbone chez les magnoliophytes est stocké sous forme d'hydrates de carbone dit non structuraux qui englobent les sucres solubles, qui sont des sucres simples, et l'amidon qui est un polysaccharide.

Cependant peu d'études se sont intéressées à la dynamique saisonnière des réserves d'hydrates de carbone solubles et d'amidon chez les magnoliophytes marines. Les espèces étudiées incluent (liste non exhaustive) *Zostera marina* (BURKHOLDER et al., 1992 ; BURKE et al., 1996 ; TOUCHETTE et BURKHOLDER, 2002 ; VICHKOVITTEN et al., 2007), *Zostera noltei* (PIRC, 1989), *P. oceanica* (PIRC, 1985 et 1989 ; ALCOVERRO et al., 2001) ; *Cymodocea nodosa* (PIRC, 1989), *Thalassia testudinum* (LEE et DUNTON, 1996) et *Thalassia hemprichii* (JIANG et al., 2013), ces travaux datant pour la plupart.

Concernant *P. oceanica* les travaux menés par PIRC (1985 et 1989), avaient pour objectif de déterminer le cycle saisonnier des teneurs en sucres solubles et en amidon et de les relier à la dynamique de croissance de l'espèce. Cependant les mesures faites par cet auteur sont espacées dans le temps et ne sont pas uniformément réparties sur une année et donc peu représentatives du

cycle saisonnier de la plante. Dès lors, il est nécessaire d'étudier plus finement la dynamique des teneurs en hydrates de carbone chez cette espèce selon un effort d'échantillonnage régulier et d'investiguer d'éventuelles variables explicatives de cette dynamique : conditions environnementales et l'activité photosynthétique de la plante. Le présent travail tend à répondre à ce principal objectif.

1. Cadre de l'étude et objectifs

Ce travail a été mené dans le cadre de mon stage de fin d'étude au niveau du laboratoire d'Ecologie Numérique des Milieux Aquatiques ECONUM (Mons) en collaboration avec le laboratoire d'océanologie de l'université de Liège. Au niveau de ce dernier, les chercheurs travaillent depuis quelques années sur le développement d'un protocole fiable et consensuel pour l'estimation de l'activité photosynthétique par le moyen d'un Diving-PAM chez *P. oceanica*.

Ce travail s'articule autour de 2 objectifs complémentaires :

(i) Suivi mensuel, sur une année, des paramètres physiologiques : activité photosynthétique, concentrations en hydrates de carbone non structuraux au niveau des feuilles et des rhizomes, ainsi que des paramètres biométriques de l'herbier.

(ii) Suivi sur une année des différents paramètres environnementaux : température, lumière et rayonnement photosynthétique actif.

(iii) Mise en relation des contenus en hydrates de carbone non structuraux, activité photosynthétique et paramètres environnementaux.

CHAPITRE I

GENERALITES

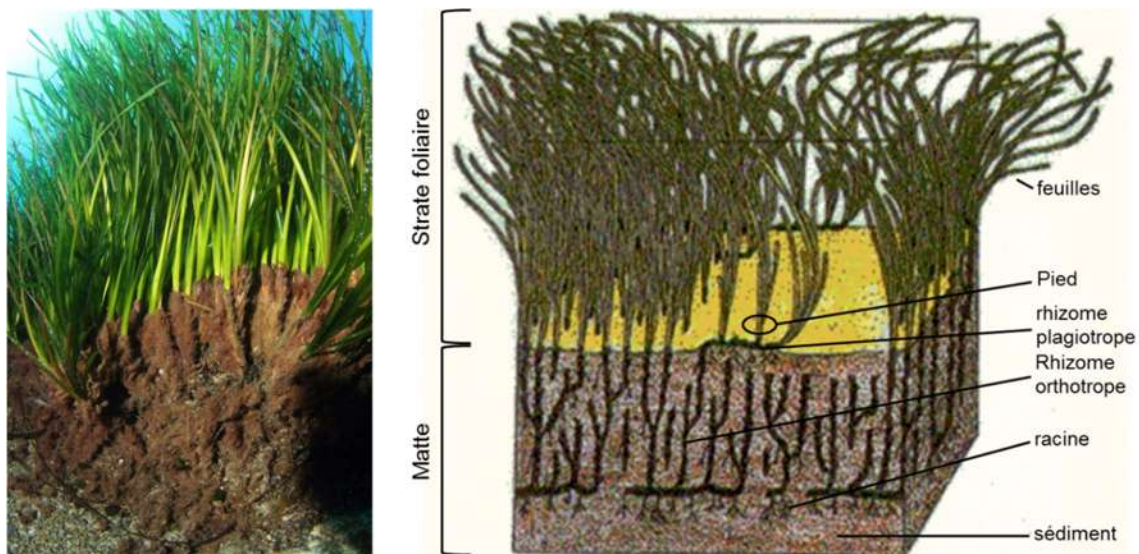
I. GENERALITES

I.1. Les herbiers de *Posidonia oceanica*

Posidonia oceanica (L.) Delile est une magnoliophyte marine caractéristique de l'infralittoral dont la répartition bathymétrique s'étend entre la surface et 40 m de profondeur (BOUDOURESQUE et al. 2006a). Endémique de la méditerranée, elle forme des herbiers monospécifiques denses avec différents morphotypes, de continu à parsemé (BORG et al., 2005). Elle colonise la quasi-totalité des côtes méditerranéennes et occupe une surface estimée à 25 000 à 50 000 km², soit 2 % de la surface totale de la méditerranée (PASQUALINI et al., 1998). Mais en raison de ses exigences écologiques en salinité et lumière, elle disparaît au niveau des embouchures de fleuves (GOBERT, 2002).

I.1.1. Description morphologique

Un faisceau de *P. oceanica* est constitué d'une partie épigée et d'une partie endogée. La partie endogée est constituée d'un rhizome portant des racines qui croît horizontalement pour coloniser l'espace (plagiotrope) et verticalement à la recherche de la lumière et pour éviter l'ensevelissement (orthotrope). Cette croissance associée à l'accumulation de sédiments et détritiques conduit à la l'édification de la matre. La partie épigée est constituée d'un faisceau de feuilles rubanées (7 en moyenne) qui se trouve à l'extrémité du rhizome (Figure I.1). Elles apparaissent au centre et s'insèrent en alternance ; ainsi les feuilles sénescentes sont les plus externes (BOUDOURESQUE al., 2006a). Le renouvellement des feuilles est continu et présente un cycle saisonnier, avec un maximum de juvénile en été. Les feuilles adultes, nécrosées, chutent essentiellement à la fin de l'été ainsi qu'en hiver en raison des tempêtes hivernales (GOBERT, 2002).



La surface de feuilles est sujette à une colonisation par une faune et une flore épiphytiques variées. On y distingue 3 groupes écologiques : les microépiphytes, l'épiflore et l'épifaune : Les microépiphytes comprennent des bactéries, des cyanobactéries et des diatomées. L'épiflore est composée de divers groupes mais est essentiellement dominée par des rhodophycées (JACQUEMART et DEMOULIN, 2006 ; TSIRIKA *et al.*, 2007). L'épifaune quant à elle regroupe des invertébrés sessiles dominés par des bryozoaires auxquels s'ajoutent des polychètes, éponges et tuniciers (LEPOINT *et al.*, 1999 ; LEPOINT *et al.*, 2016).

I.1.2. Rôles et importance

Les herbiers à *P. oceanica* fournissent de nombreux services écosystémiques. Ainsi, NORDLUND *et al.* (2016) dénombre 19 services écosystémiques fournis par les herbiers de *P. oceanica*. Ils sont parmi les herbiers sous-marins les plus productifs, constituant la base de divers réseaux alimentaires dans l'herbier et dans les écosystème adjacents (BOUDOURESQUE *et al.*, 2006a). Ils fournissent un substrat pour les organismes épiphytiques et servent de frayère, nursery ou habitat permanent pour plus de 400 espèces végétales et plus de 1000 espèces animales (BOUDOURESQUE *et al.*, 2006a). Ils constituent un hot spot de biodiversité en abritant 20 à 25 % de la biodiversité de la méditerranée (BOUDOURESQUE *et al.*, 2004).

L'herbier est aussi un important écosystème autotrophe puisqu'il agit comme source d'oxygène et puit de carbone. Ainsi, le taux de carbone séquestré par la matrice seule peut atteindre 282 kg C.m⁻² selon SERRANO *et al.* (2012). D'après CHAMPENOIS et BORGES (2012), la sursaturation en oxygène peut atteindre les 245 %. Cet excès est libéré en partie dans l'eau mais est aussi transporté vers les racines via l'aerarium ou il est libéré dans les sédiments. Cette oxygénation des sédiments contribue à l'oxydation des sulfures réduisant ainsi leur concentration au-dessous des seuils de toxicité pour l'herbier (ELDRIDGE et MORSE, 2000).

Il s'ajoute à cela que les herbiers de *P. oceanica* constituent un puissant intégrateur de la qualité de milieu (PERGENT *et al.*, 1995). D'après ROMERO *et al.* (2007), il existe une relation entre les caractéristiques physiologiques, morphologiques et structurelles des herbiers et la qualité de l'environnement méditerranéen côtier. Le suivi de ces caractéristiques fournirait donc de nombreuses informations environnementales utiles à des fins de gestion, comme démontré par ROMERO *et al.* (2007) dans leur étude le long de la côte Catalane.

Par ailleurs, l'herbier constitue une véritable barrière végétale qui, d'un côté, piège et accumule les matières particulaires organiques et inorganiques améliorant ainsi la transparence de l'eau et, d'un autre côté, réduit l'hydrodynamisme ce qui est de nature à protéger le littoral de l'érosion. Les feuilles de *P. oceanica* tombées peuvent aussi être exportées vers les plages, constituant des

banquettes qui elles aussi protègent contre l'érosion (BOUDOURESQUE et JEUDY DE GRISSAC, 1983 ; BOUDOURESQUE et *al.*, 2006a).

I.2. Production primaire et cycle du carbone dans les herbiers

I.2.1. Production primaire et flux de carbone

Comme toutes les magnoliophytes marines, on distingue chez *P. oceanica* deux compartiments producteurs primaires : la plante, dont la production est estimée entre 400 à 2 500 g_{PS}.m⁻².an⁻¹, et les épiphytes autotrophes qui peuvent contribuer jusqu'à 500 à 900 g_{PS}.m⁻².an⁻¹ (BOUDOURESQUE et *al.*, 2006b). A ceci on peut également ajouter la contribution des microalgues vivant entre les faisceaux sur les sédiments (MATEO et *al.*, 2006). La matière végétale produite par l'herbier peut avoir différents devenir : elle peut être consommée sur place ou être exportée. La consommation par les herbivores ne représente que 10 à 15 % de la production foliaire (PERGENT et *al.*, 1997), car les feuilles sont difficilement digérables. Les feuilles non consommées sont soit accumulées dans la litière avec d'autre macro-détritus, soit exportées. La minéralisation *in situ* de la litière accumulée se fait grâce à des organismes détritiques (microorganismes, crustacés, gastropodes, échinodermes) (BOUDOURESQUE et *al.*, 2006a). La principale voie de transfert de la production primaire des feuilles vers les producteurs secondaires se fait, de manière générale, à travers le compartiment détritique de l'herbier (PERGENT et *al.*, 1997 ; VAZZINI et *al.*, 2002). Entre 24 et 84 % de la production primaire est exportée sous forme de feuilles mortes soit vers les profondeurs soit vers les plages elles s'accumulent temporairement (BOUDOURESQUE et *al.*, 2006a).

Environ un tiers du carbone produit est enfoui à long terme dans la matrice sous forme de rhizomes, écailles et détritiques qui y sont piégés (PERGENT et *al.*, 1997). De plus, Le carbone organique est transféré, lorsque la production photosynthétique est excédentaire, depuis les feuilles vers les rhizomes pour le stockage sous forme d'hydrates de carbone non structuraux et vers les racines où il est exsudé et utilisé par la communauté bactérienne des sédiments. Outre l'exsudation et le stockage, on a aussi un phénomène de translocation soit à partir des feuilles sénescentes vers les juvéniles, soit une exportation vers les faisceaux adjacents qui peut atteindre 27 % du carbone fixé par les feuilles (MATEO et *al.*, 2006).

I.2.2. Biosynthèse et stockage des hydrates de carbone non structuraux

Les hydrates de carbone non structuraux sont synthétisés durant la photosynthèse qui varie en fonction de beaucoup de paramètres en milieu marin : pH, lumière, température, âge des tissus photosynthétiques etc. (ALCOVERRO et *al.*, 1998). *Posidonia oceanica* a un métabolisme en C3. La fixation du Carbone conduit à la formation d'un composé carboné instable à 6 C qui est

immédiatement clivé en 2 composés à 3 C : le 3 phosphoglycérate (3-PGA) (d'où le nom plante en C3). La synthèse de l'amidon et du saccharose se font respectivement dans le plastide et le cytosol à partir de 3-PGA. Les quantités synthétisées dépendent du taux de phosphate inorganique (Pi) dans le cytosol. Lorsque le niveau de Pi cytosolique est élevé, une grande quantité de 3-PGA est exportée depuis le plastide vers le cytosol pour former du saccharose. Lorsque le taux de Pi est faible, la production d'amidon dans le plastide est favorisée. Les enzymes impliquées dans l'élaboration de ces hydrates de carbone sont la saccharose phosphate synthétase et l'amidon synthétase (TOUCHETTE et BURKHOLDER, 2000 ; GOODWIN and MERCER, 1983).

Les hydrates de carbone non structuraux sont utilisés comme source d'énergie pour la croissance et le développement de la plante et peuvent être utilisés comme solutés compatibles (SANDOVAL et *al.*, 2012). La diminution de leurs teneurs peut aussi être utilisée comme biomarqueur de perturbations anthropiques (INVERS et *al.*, 2004). Enfin, les hydrates de carbone non structuraux en excès peuvent être stockés dans les rhizomes en vue de leur mobilisation ultérieure (TOUCHETTE et BURKHOLDER, 2000). La forme préférentielle de stockage des hydrates de carbone varie d'une espèce de magnoliophyte à l'autre. Chez *P. oceanica*, le saccharose représente 90 % des stocks (PIRC, 1989). A titre de comparaison, les concentrations en hydrates de carbone non structuraux dans les feuilles, les rhizomes et les racines des magnoliophytes marines sont, en moyenne toutes espèces confondues, de respectivement 100, 135 et 275 mg.gps⁻¹ (TOUCHETTE et BURKHOLDER, 2000 ; basé sur 24 études incluant 19 espèces).

CHAPITRE II

MATERIEL ET

METHODES

II. MATERIEL ET METHODES

Dans ce travail, nous avons mesuré et traité les données de la biométrie des faisceaux de *P. oceanica* et de dosages des sucres solubles et d'amidon dans leurs feuilles et rhizomes. Les mesures d'activité photosynthétique réalisées *in situ* ont été effectuées et traitées par J. RICHIR et A. ABADIE. Elles sont intégrées dans le manuscrit et dans la discussion de mon travail.

II.1. Présentation de la zone d'étude

Les échantillons de *P. oceanica* traités dans cette étude ont été collectés à proximité de la station de recherches sous-marines et océanographiques STARESO, située dans la Baie de Calvi (42.580°N 8.725°E) au Nord-Ouest de la Corse (Figure II.1). La zone abrite un herbier de *P. oceanica* dense sur substrat meuble qui s'étend de la surface jusqu'à 38 m de profondeur (GOBERT, 2002).

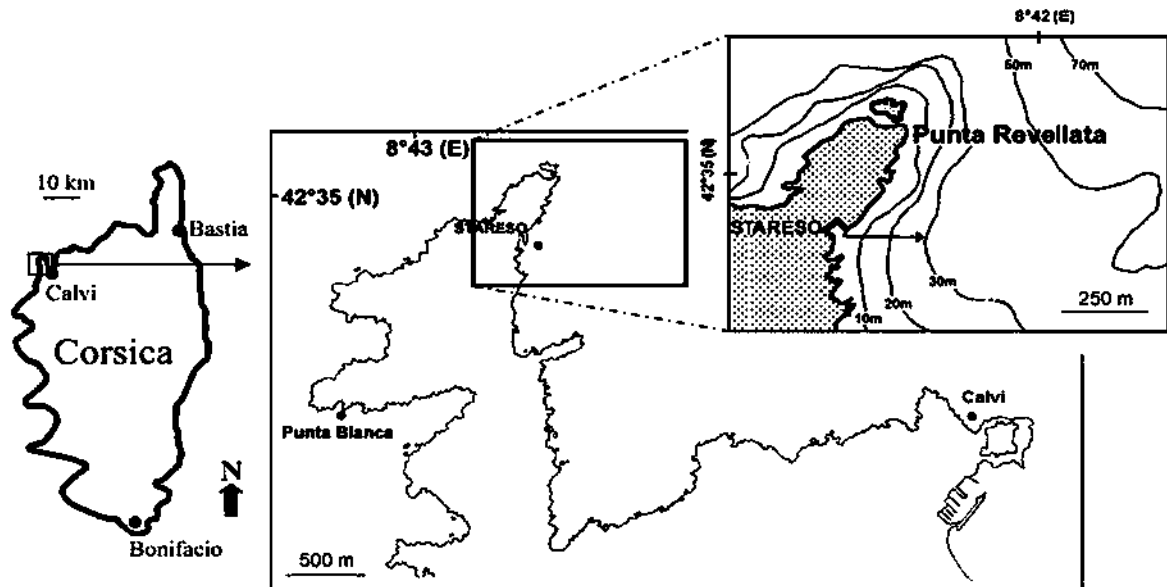


Figure II.1. Localisation géographique du site d'échantillonnage en Baie de Calvi, Corse, en face de la station de recherches sous-marines et océanographiques STARESO (modifié de RICHIR et *al.*, 2013).

II.2. Collecte des échantillons et mesure *in situ* de l'activité photosynthétique

Dix faisceaux de *P. oceanica* ont été prélevés mensuellement à 10 m de profondeur entre le 15 avril 2015 et le 07 juillet 2016. Un profil bathymétrique d'échantillonnage a également été réalisé aux profondeurs de 3, 10, 20, 30 et 38 m entre le 26 juin et 9 juillet 2015. En parallèle, à une fréquence hebdomadaire à bimensuelle, des mesures de l'activité photosynthétique des posidonies ont été réalisées *in situ* à 10 m de profondeur et le long du profil bathymétrique au moyen d'un Diving-PAM (Walz GmbH, Germany).

Le Diving-PAM mesure la fluorescence réémise par la chlorophylle *a* située au centre des photosystème II (PS II) de la membrane des thylakoïdes. Lorsque le PS II reçoit de l'énergie lumineuse, il passe à un état énergétique supérieur. Pour revenir à son état initial, il transfère 2 électrons (e⁻) le long d'une chaîne de transport d'e⁻; c'est la photochimie. L'énergie lumineuse non dissipée par cette voie peut être réémise sous forme de chaleur (désactivation thermique) ou de fluorescence. Les 3 processus se passent en même temps et sont en compétition (MURCHIE et LAWSON 2013). La technique de fluorimétrie par modulation d'impulsions en amplitude (Pulse Amplitude Modulated fluorometry en anglais, ou PAM) mesure (*in situ*) la fluorescence pour rendre compte de l'activité photosynthétique. Le principe de fonctionnement de mesure de l'activité photosynthétique des plantes adaptées aux conditions ambiantes de luminosité par le diving-PAM est le suivant. Une lumière de faible intensité n'induisant pas la photosynthèse permet de mesurer la fluorescence initiale F₀. Ensuite, un flash de lumière saturante est utilisé pour mesurer le maximum de fluorescence (F_m'). Le rendement photosynthétique (Y), qui quantifie la conversion de l'énergie lumineuse en énergie photochimique, peut alors être calculé via l'équation suivante (RALPH et GADEMANN, 2005) :

$$Y = (F_m' - F_0) / (F_m)$$

L'utilisation d'un quantamètre accolé à fibre optique mesurant la fluorescence permet de mesurer le rayonnement photosynthétiquement actif (Photosynthetically Active Radiation en anglais, ou PAR, exprimé en μmol de photons.m⁻².s⁻¹) lors des mesures de fluorescence, soit le rayonnement dont les longueurs d'onde s'étendent de 400 à 700 nm et qui est utilisé par les plantes lors de la photosynthèse. Connaissant le Y et le PAR, il est alors possible de déterminer le taux de transport d'e⁻ (Electron Transport Rate, ETR) via l'équation :

$$ETR = PAR * Y * 0.5 * AF$$

Dans cette équation le 0.5 représente le partage des quanta de lumière entre les PS I et II et AF le facteur d'absorbance de la lumière incidente reçue par la feuille. Les deux constantes 0.5 et AF n'étant pas définies avec certitude pour la posidonie, il est préférable de calculer un taux de transport d'e⁻ relatif d'après la formule (RALPH et GADEMANN, 2005):

$$rETR = PAR * Y$$

Le rETR est fortement lié à l'activité photosynthétique. Ainsi, BEER et *al.* (1998) constatèrent une bonne corrélation entre celui-ci et l'activité photosynthétique quantifiée par mesure de l'évolution des concentrations en O₂ ou en CO₂.

La construction d'un graphique mettant en relation le rETR avec des valeurs imposées et croissantes de PAR permet d'évaluer l'activité photosynthétique à un moment donné et le potentiel d'activité de la plante face à différentes intensités de lumière (RALPH et GADEMANN, 2005). Les courbes rETR *versus* PAR sont appelées RLCs pour Rapid Light Curves. Sous une irradiance modérée, la capacité de la chaîne de transport d'e⁻ limite la photosynthèse, et la RLC atteint un plateau qui correspond à la capacité photosynthétique maximale de la plante (rETR_{max}). La RLC décrivant la réponse des plantes à une gamme d'intensités lumineuses, il est crucial que cette gamme soit sélectionnée en tenant compte des conditions d'exposition naturelles de la plante à la lumière (RALPH et GADEMANN, 2005). Ainsi, la gamme des intensités de lumière utilisée pour les RLCs a été optimisée lors de chaque plongée.

Afin d'obtenir des mesures d'activité photosynthétique fiables et comparables, le protocole de mesure *in situ* de l'activité photosynthétique (et, conséquemment, l'échantillonnage mensuel des faisceaux de posidonies) a été standardisé : les mesures étaient prises sur le milieu de la partie convexe de la 3^{ème} feuille (juvéniles exclues), au zénith, par temps ensoleillé et mer calme.

II.3. Paramètres environnementaux

Les paramètres environnementaux enregistrés sont la température et la lumière. Deux sondes HOBO Pendant Temperature/Light (Onset Computer Corporation, MA, USA) ont été déployées dans l'herbier, la première au pied des faisceaux de posidonies, à l'interface eau-sédiments à 10 m de profondeur, la seconde à 2 m du fond, au-dessus de la canopée de l'herbier (soit 8 m de profondeur). Des sondes HOBO supplémentaires ont été également déployées le long du transect bathymétrique à 1, 18, 28 et 35 m de profondeur, soit au-dessus de la canopée de l'herbier, 2 m au-dessus de l'interface eau-sédiments. Ces sondes ont mesuré en continu la température de l'eau (°C) et la lumière (Lux, flux lumineux par unité de surface). Un quantamètre Odyssey (Dataflow System Ltd, New Zealand) a également été placé à 10 m de profondeur au-dessus de la canopée de l'herbier pour mesurer le PAR. Les paramètres ont été enregistrés toutes les 10 minutes et les données ont été récupérées à intervalles réguliers.

II.4. Biométrie

II.4.1. Mesures biométriques

Les faisceaux échantillonnés en plongée ont été directement congelés à -20°C. Chacun des faisceaux prélevés a ensuite été disséqué au laboratoire. Chaque faisceau de feuilles a été d'abord séparé de son rhizome. Il a ensuite été décortiqué en respectant l'ordre distique d'insertion des feuilles. Les feuilles ont été classées en 3 catégories comme défini par GIRAUD (1979) : feuilles juvéniles, dépourvues de base et dont la longueur est inférieure à 5 cm ; feuilles intermédiaires,

dont la longueur est supérieure à 5 cm ; feuilles adultes, présentant les 2 parties distinctes que sont la base (pétiole) et le limbe foliaire.

Pour chaque feuille, les mesures de la longueur totale, la largeur à mi-longueur et la longueur de la base ont été prises selon les conventions de GIRAUD (1979). Les épiphytes ont été retirés à l'aide d'une lame de rasoir (DAUBY et POULICEK, 1995). L'ensemble des feuilles de chaque faisceau (à l'exception du fragment analysé pour les hydrates de carbone non structuraux, voir section 5) et leurs épiphytes ont ensuite été mis à l'étuve à 60 °C pendant 48 h afin d'obtenir leurs poids secs (GOBERT, 2002).

II.4.2. Calcul des paramètres biométriques

A partir des mesures effectuées, les paramètres biométriques suivant ont été calculés :

- Surface foliaire = (Σ des longueurs des feuilles intermédiaires x moyenne des largeurs des feuilles intermédiaires) + (Σ des longueurs des feuilles adultes x moyennes des largeurs des feuilles adultes) ;
- Indice foliaire = surface foliaire moyenne des faisceaux x densité de faisceaux ;
- Rapport E/F = biomasse sèche des épiphytes d'un faisceau de feuille / biomasse foliaire sèche du même faisceau ;
- Le coefficient A qui représente le pourcentage de feuilles, par faisceau, présentant une altération de leur apex.

Remarque. Pour le calcul de l'indice foliaire, le long du profil bathymétrique, les densités mesurées par le laboratoire d'Océanologie de l'Université de Liège ont été utilisées (S. GOBERT et J. RICHIR, comm. pers.).

II.5. Dosages des hydrates de carbone non structuraux

Les dosages ont été effectués dans la 3^{ème} feuille ainsi que dans le rhizome. Afin de standardiser les mesures, et pour travailler avec une quantité adéquate de tissus, on a analysé les 20 cm du milieu de la 3^{ème} feuille (juvéniles exclues), coupée longitudinalement en 2 parties égales, et le 1 cm de la partie apicale du rhizome, coupé longitudinalement en 4 parties égales. Il est important de rappeler que le milieu de cette 3^{ème} feuille fut mesuré *in situ* pour son activité photosynthétique. Les quantités en poids frais de tissus correspondant équivalaient à 60-100 mg. Une des 2 (feuilles) ou 4 (rhizomes) parties disséquées sert au dosage des hydrates de carbone non structuraux *i.e.* les sucres solubles et l'amidon par spectrophotométrie.

II.5.1. Extraction et quantification des sucres soluble (COSTA et *al.*, 2016 ; BURKE et *al.*, 1996)

L'analyse des sucres nécessite leur extraction préalable. Les 60 à 100 mg de tissus frais de feuille ou de rhizome prélevés lors de la dissection des faisceaux ont été broyés à l'azote liquide. Le broyat a été extrait dans 10 ml d'éthanol 80 % pendant 30 minutes au bain-marie à 80°C, avec agitation avant, pendant et après incubation. Les extraits ont par la suite été centrifugés à 2 000 tr/min pendant 5 minutes. Le surnageant fut récupéré pour la détermination des sucres solubles et le culot congelé avec le minimum de liquide pour l'extraction et la quantification subséquente de l'amidon. Si on ne procède pas à l'analyse des sucres solubles dans la foulée de leur extraction (le cas dans le présent travail), le surnageant (éthanol et sucres) peut être congelé (-20°C).

Comme l'éthanol est un bon solvant pour les pigments photosynthétiques (SARTORY et GROBBELAAR, 1984), tous les échantillons ont été traités au charbon actif avant lecture d'absorbance au spectrophotomètre afin d'éviter toute interférence. Deux-cents mg de charbon actif en poudre ont donc été ajoutés aux 10 ml d'extrait, agité pendant 2 h puis centrifugés pendant 8 min à 5 000 tr/min. Le surnageant fut récupéré pour le dosage des sucres solubles. Les sucres solubles ont été quantifiés par spectrophotométrie par la méthode phénol-acide sulfurique. Le traitement des sucres solubles avec du phénol et de l'acide sulfurique résulte en une couleur orange-jaune, stable pendant plusieurs heures, dont l'absorbance à 490 nm est proportionnelle à la concentration en sucres (DUBOIS et *al.*, 1956).

Une série de dilutions standards allant de 0 à 90 µg de glucose par ml ont été préparées à partir d'une solution mère de glucose (10 mg glucose dans 100 ml d'eau ultrapure ; arium®pro ultrapure water systems, Sartorius AG, Germany). Les concentrations sont exprimées en mg glucose équivalent par g_{PS} (gramme de poids sec) de tissus. Les extraits de sucres solubles ont été dilués 2 fois pour les feuilles et 10 fois pour les rhizomes de manière à se situer dans la gamme des concentrations de la droite étalon (établie selon le protocole adapté par COSTA et *al.*, (2016) pour le dosage des sucres solubles dans les feuilles de *P. oceanica*, pour une biomasse de tissu extraite de 60 mg). Un ml de chaque solution standard et d'échantillon dilué a été mis dans un tube avec, dans un premier temps, 1 ml de phénol 5 % suivi immédiatement par l'ajout de 5 ml d'acide sulfurique concentré (95.5 %). Les tubes ont ensuite été vortexés, laissés à reposer pendant 10 minutes puis vortexés à nouveau. On a laissé la coloration se développer pendant 30 minutes avant de procéder à la lecture d'absorbance à 490 nm par spectrophotométrie.

II.5.2. Extraction et quantification de l'amidon (COSTA et *al.*, 2016 ; SMITH et ZEEMAN, 2006)

La méthode utilisée consiste à hydrolyser, à l'aide d'une suspension enzymatique de α -amylglucosidase (AGS) et de α -amylase, l'amidon en glucose qui est ensuite quantifié selon la méthode décrite dans la section 5.1. Les résidus insolubles de centrifugation issus de l'extraction des sucres solubles furent homogénéisés dans un 1 ml d'eau ultrapure puis centrifugés à 12 000 tr/min pendant 2 minutes. Cette opération a été répétée 4 fois afin de laver les résidus et éliminer les extraits éthanoliques qui auraient pu fausser le dosage de l'amidon. Une fois lavés, les culots ont été resuspendus dans un 1 ml d'eau ultrapure dans des tubes Eppendorf percés et incubés à 100°C pendant 5 minutes. Cent μ l en ont été prélevés après homogénéisation, auxquels furent ajoutés 500 μ l de la suspension enzymatique (1.4 U¹ AGS et 2U α -amylase par échantillons). Les solutions ont été laissées à incuber une nuit à 37°C, puis centrifugées et diluées 4 fois (250 μ l du surnageant dans 1 000 μ l). La quantité de glucose, *i.e.* d'amidon hydrolysé a été déterminé comme décrit dans la section 5.1.

II.6. Traitement statistique des données

L'ensemble des données obtenues ont été traitées à l'aide du logiciel R Studio. Afin d'explorer les relations entre les différents paramètres mesurés à 10 m, une matrice des corrélations de Pearson entre les différentes variables a été construite. La force des corrélations entre les variables a été définie d'après FLOWER et COHEN (1990) : à un coefficient de corrélation de Pearson (r) compris entre 0.00 et 0.19 correspond un très faible niveau de corrélation ; entre 0.20 et 0.39 une faible corrélation ; de 0.4 à 0.69 une corrélation modeste ; entre 0.7 et 0.89 une forte corrélation ; et enfin entre 0.90 et 1.00 une très forte corrélation. La significativité des différences entre les concentrations en sucres solubles et en amidon dans les feuilles et les rhizomes le long du profil bathymétrique ont été mises en évidence au travers d'une analyse non paramétrique de la variance (test de Kruskal-Wallis), suivi d'un test de comparaison multiple des moyennes de Dunn ($p < 0.05$).

¹ L'unité d'activité enzymatique (U) est définie en termes de quantité de substrat disparaissant par unité de temps ou de quantité de produit apparaissant par unité de temps

CHAPITRE III

RESULTATS

III. RESULTATS

III.1. Paramètres environnementaux

Les graphiques des figures III.1 et III.2 présentent respectivement les variations de la température de l'eau (C°) à 10 m et de l'intensité lumineuse (Lux) au-dessus et au pied de l'herbier de *P. oceanica*, entre avril 2015 et juillet 2016.

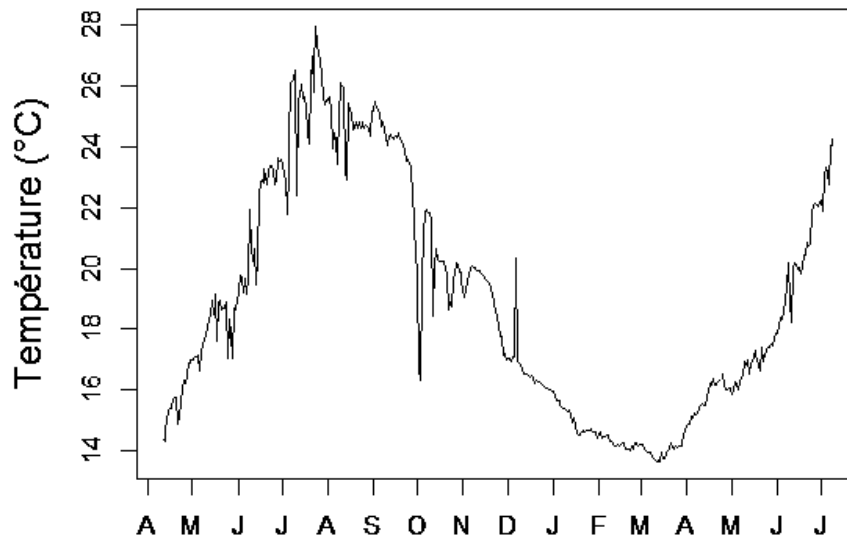


Figure III.1. Evolution de la température à 10 m de profondeur dans l'herbier de *P. oceanica* en face de la station STARESO (Corse, France). Les mesures sont enregistrées entre avril 2015 et juillet 2016 par une sonde HOBO Pendant Temperature/Light toutes les 20 minutes

La température présente un cycle saisonnier classique avec des maxima en été et des minima en hiver. La température double entre les deux périodes, avec une valeur minimale de 13.61°C enregistrée le 11 mars 2016 et une température maximale de 27.97 °C enregistrée le 24 juillet 2015.

Tout comme la température l'intensité lumineuse marque un cycle saisonnier avec des maxima en saison estivale et des minima en hiver. Au-dessus de l'herbier (à 8 m) on observe un maximum de 15810.10 lux enregistré le 5 juin 2015, tandis que à 10 m le maximum est atteint le 24 septembre 2015 avec 2327.84 lux.

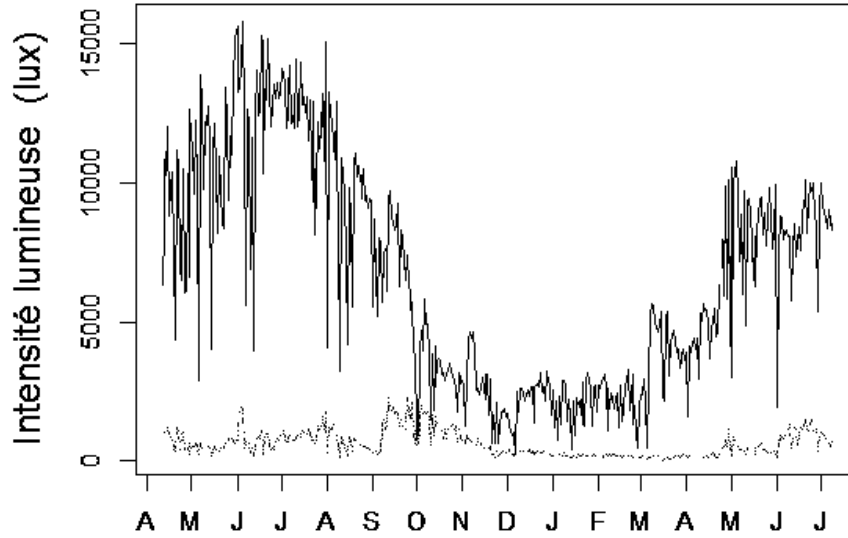


Figure III.2. Variations de l'intensité lumineuse à 10 et 8 m respectivement au pied (en gris) et au-dessus (en noir) des faisceaux de *P. oceanica*, dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France). Les mesures sont enregistrées entre avril 2015 et juillet 2016 par deux sondes HOBO Pendant Temperature/Light toutes les 20 minutes.

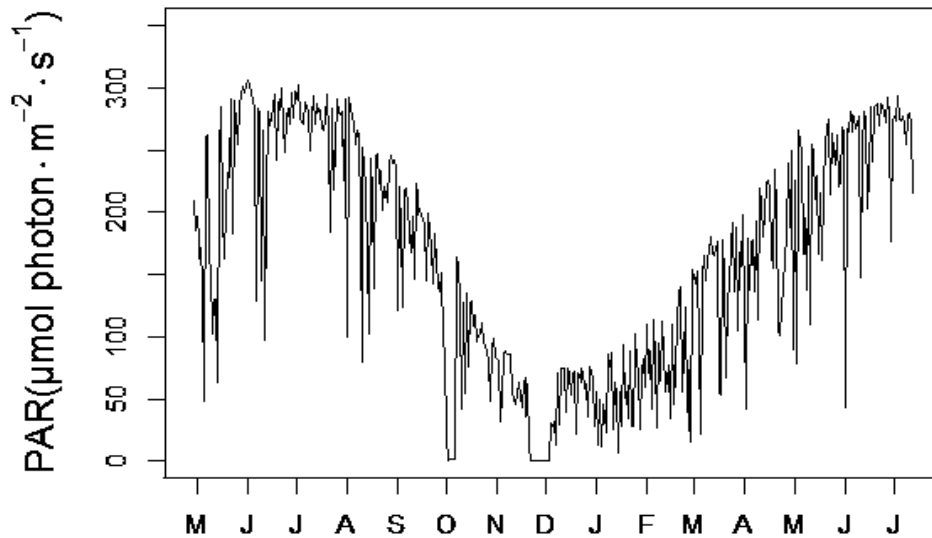


Figure III.3. Variation du rayonnement photosynthétique actif à 10 m dans l'herbier de *P. oceanica* en face de la station STARESO (Corse, France). Les mesures sont enregistrées entre avril 2015 et juillet 2016 par un quantamètre Odyssey toutes les 10 minutes.

La figure III.3 présente l'évolution du PAR ($\mu\text{mol photon.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) enregistré par le quantamètre Odessey à 10 m de profondeur entre avril 2015 et juillet 2016. Les variations du PAR suivent le même cycle saisonnier que celui de la lumière enregistrée avec la sonde HOBO, diminuant à partir de mois d'août pour atteindre un minimum en hiver et ensuite réaugmentent progressivement jusqu'en juillet. Les valeurs maximales sont enregistrées entre mai et août, avec un maximum de $305.92 \mu\text{mol photon.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en juin 2015. Les valeurs minimales sont enregistrées en novembre 2015.

III.2. Paramètres biométriques du suivi saisonnier à 10 m

Le poids sec des feuilles et des épiphytes montre des variations cycliques avec des maxima en été et des minima en hiver. La valeur la plus élevée est atteinte en juillet 2016 pour les feuilles ($1.9 \pm 0.5 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{faisceau}^{-1}$) et pour les épiphytes ($0.4 \pm 0.01 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{faisceau}^{-1}$). En période estivale, les épiphytes peuvent représenter jusqu'à 23 % (Figure III.4 : Ratio E/F) de la biomasse de poids sec des faisceaux de *P. oceanica* à 10 m de profondeur dans l'herbier étudié.

La surface foliaire est maximale en été ; elle diminue de près de 50 % en hiver. La valeur maximale de $389,30 \pm 63.93 \text{ cm}^2$ est atteinte en juin 2015 et la valeur minimale de $175,40 \pm 38.03 \text{ cm}^2$ en octobre 2015. La longueur maximale des feuilles suit le même profil saisonnier, avec des maxima mesurés en été (maximum de $103,20 \pm 15.04 \text{ cm}$ en juillet 2016).

Le coefficient A, qui traduit la pression de broutage et autres dommages mécaniques sur l'extrémité apicale des feuilles des faisceaux de *P. oceanica*, est maximal en fin de printemps. Il atteint $43.18 \pm 19.90 \%$ en mai 2015, et diminue en hiver pour atteindre une valeur minimale proche de 0 % en décembre (Figure III.4).

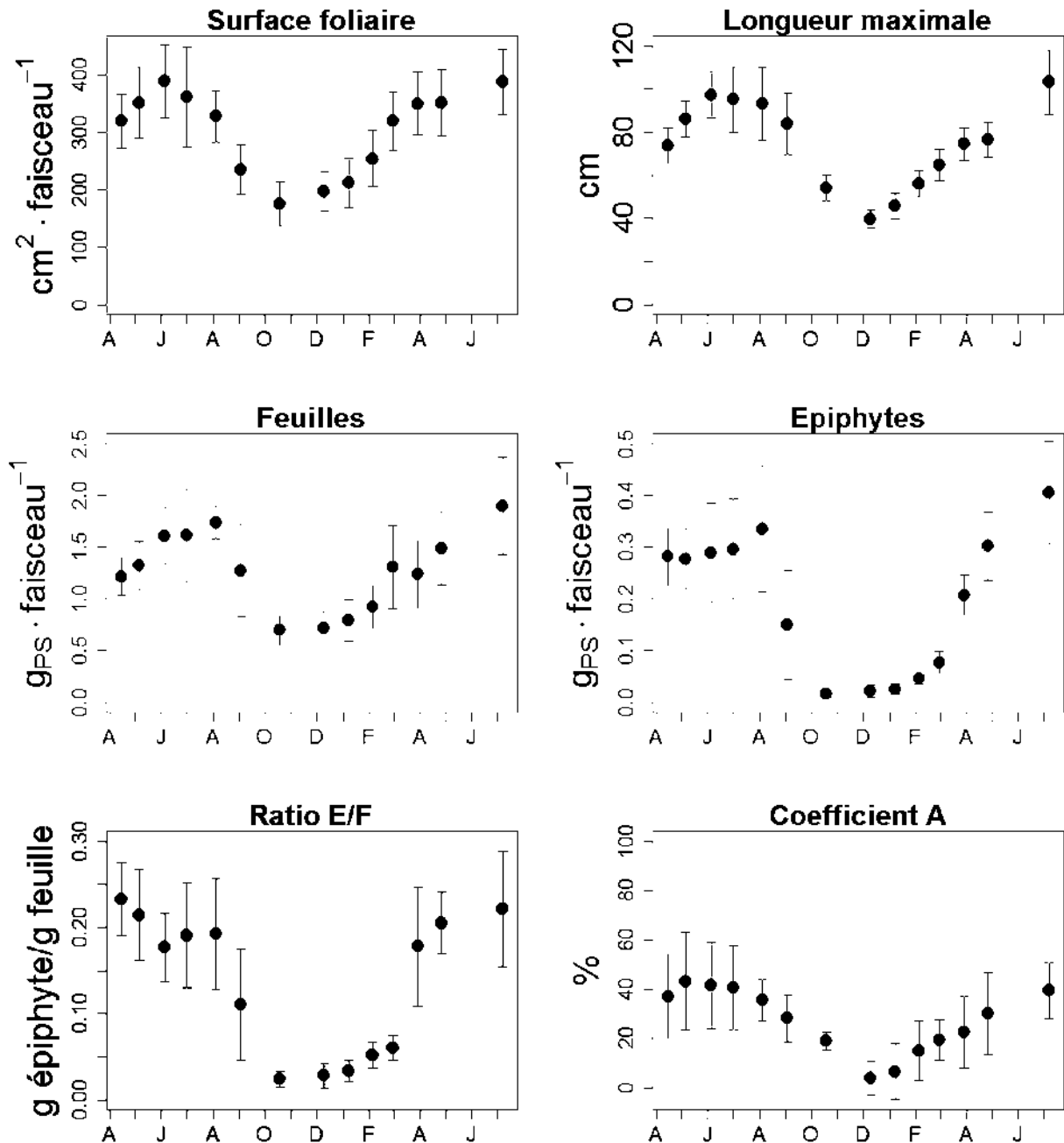


Figure III.4. Variations mensuelles des paramètres biométriques des faisceaux de *P. oceanica* (n = 10, moyennes \pm écart-type) collectés à 10 m de profondeur, entre avril 2015 et juillet 2016, dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).

III.3. Paramètres physiologiques du suivi saisonnier à 10 m

III.3.1. Activité photosynthétique

La figure III.5 présente l'évolution sur une année du taux maximum relatif de transport des électrons (relative maximum electron transport rate, rETR_{max}). Le taux de transport des électrons est un bon indicateur de l'activité photosynthétique de la plante. On observe un cycle saisonnier du rETR_{max}, avec une activité photosynthétique élevée en été (valeur maximale de rETR_{max}

atteinte en juillet 2015 de $81.64 \mu\text{mol électron} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) qui diminue en hiver puis réaugmente à partir du début de printemps.

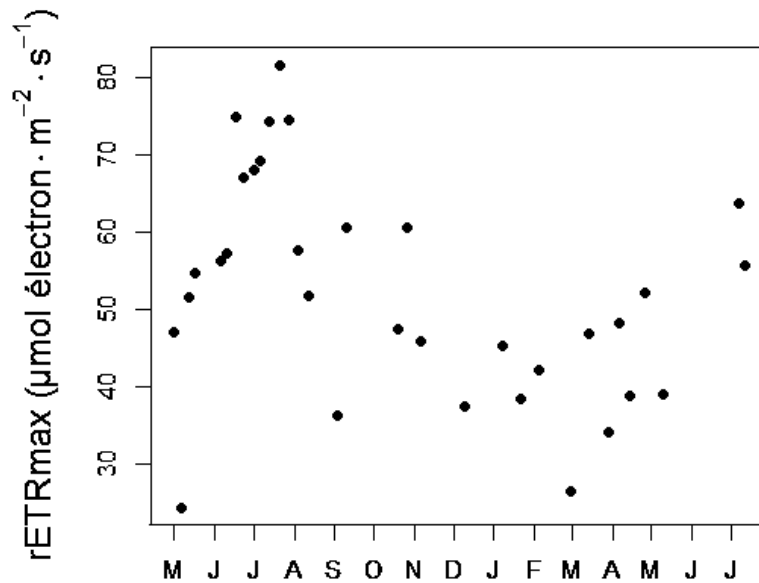


Figure III.5. Evolution hebdomadaire à bimensuelle du rETRmax mesuré in situ sur le milieu de la partie convexe de la troisième feuille (juvéniles exclues) des faisceaux de *P. oceanica* (n = 10, moyenne) collectés à 10 m de profondeur dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).

III.3.2. Hydrates de Carbone non structuraux

Les concentrations en sucres solubles dans Les feuilles et les rhizomes (figure III.6) suivent un cycle saisonnier.

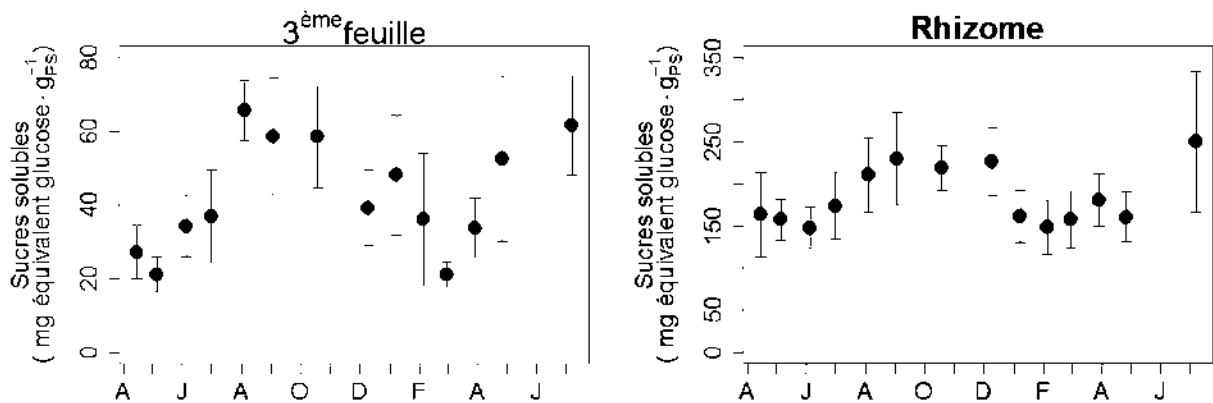


Figure III.6. Variation mensuelle des concentrations en hydrates de carbones solubles dans le milieu de la 3ème feuille (graphique de droite) et dans le 1er cm de rhizome sous le point d'insertion du faisceau de feuilles (graphique de gauche) de faisceaux de *P. oceanica* (n = 10, moyenne ± écart-type) collectés entre avril 2015 et juillet 2016 à 10 m de profondeur dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).

Les valeurs les plus élevées sont atteintes en été et début automne (entre juillet et octobre) avec des concentrations plus élevées dans les rhizomes (maximum de $250.10 \pm 83.70 \text{ mg} \cdot \text{g}_{\text{PS}}^{-1}$ pour les rhizomes en juillet 2016 et de $65.20 \pm 8.10 \text{ mg} \cdot \text{g}_{\text{PS}}^{-1}$ pour les feuilles en aout 2015). Ces teneurs

diminuent en hiver, n'équivalant plus que 32 % des teneurs estivales dans les feuilles et 58 % pour les rhizomes.

La figure III.7 présente l'évolution des concentrations en amidon dans les rhizomes et dans le milieu de la 3^{ème} feuille. L'amidon dans les rhizomes montre des valeurs maximales en été (64.08 ± 20.51 mg.g_{PS}⁻¹ en août 2015) et minimales en hiver et début de printemps.

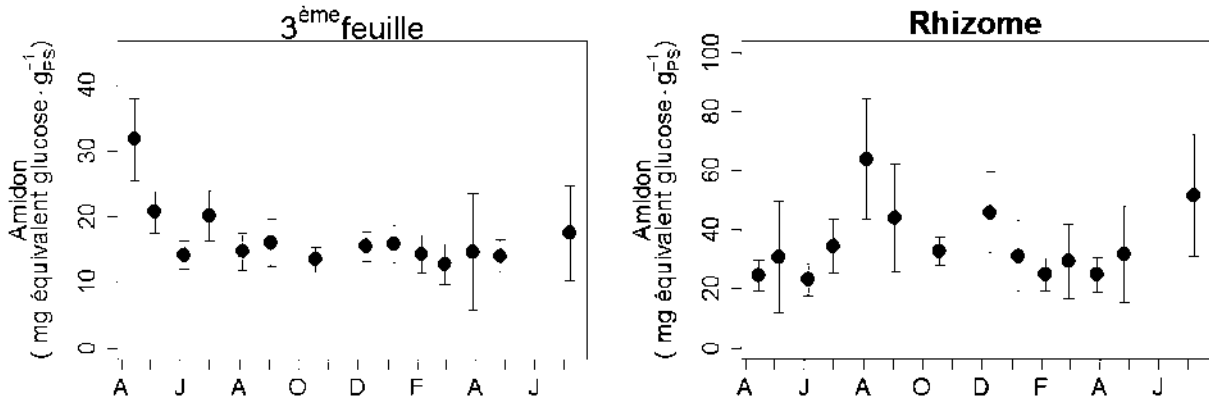


Figure III.7. Variations mensuelles des concentrations en amidon et en sucres solubles dans le milieu de la 3^{ème} feuille et dans le 1^{er} cm de rhizome sous le point d'insertion du faisceau de feuilles de *P. oceanica* (n = 10, moyenne) collectées entre avril 2015 et juillet 2016 à 10 m de profondeur dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).

Les concentrations de l'amidon au niveau de la 3^{ème} feuille restent relativement constantes et ne présentent pas de variations saisonnières, les valeurs tournant autour d'une valeur moyenne de 16.81 mg.g_{PS}⁻¹. Tout comme les sucres solubles, les concentrations les plus élevées ont été mesurées au niveau du rhizome. En moyenne l'amidon mesuré dans la 3^{ème} feuille ne représente que 50 % de la quantité mesurée au niveau du rhizome.

III.4. Corrélation entre les différents paramètres du suivi saisonnier

Afin d'identifier les relations entre les différents paramètres mesurés la corrélation entre ces différentes variables a été analysée. La figure III.8 présente la matrice de corrélation qui en résultent.

D'une façon générale on observe des corrélations fortes à très fortes entre les différents paramètres biométriques considérés. Les sucres solubles de la 3^{ème} feuille sont modérément corrélés à l'activité photosynthétique qui elle-même corrélée aux paramètres environnementaux (température r=0.60, lumière r=0.77). Il y a aussi une forte corrélation entre les sucres solubles de la 3^{ème} feuille et l'amidon et les sucres solubles dans les rhizomes, r=0.72 et r=0.73 respectivement.

Les paramètres environnementaux (lumière et températures) présentent des corrélations faibles à modérées avec la quasi-totalité des paramètres mesurés.

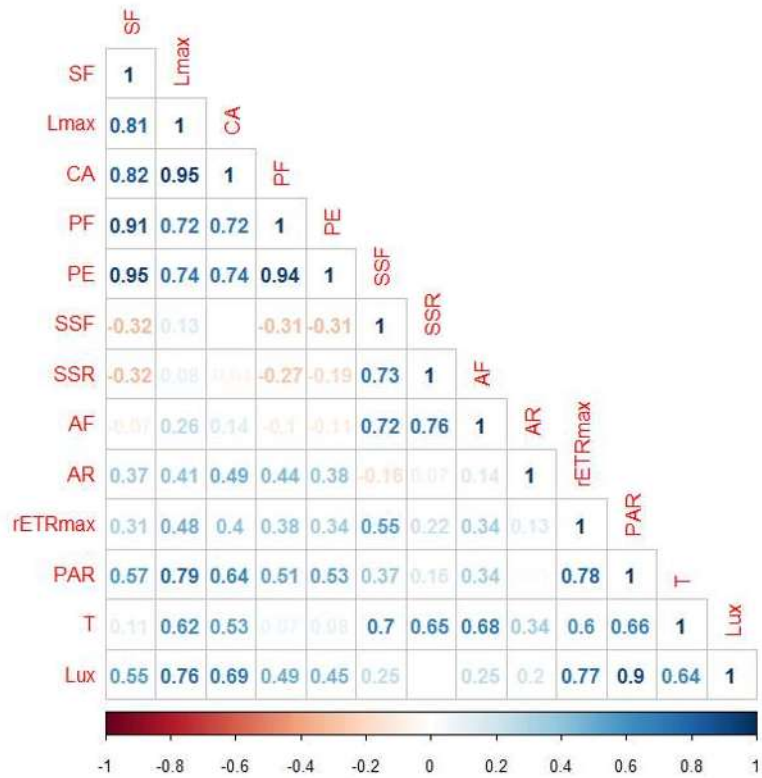


Figure III.8. Matrice de corrélation de Pearson entre les paramètres biométriques environnementaux et physiologiques à 10 m de profondeur : (SF=surface foliaire totale, Lmax=longueur maximale des feuilles, CA=coefficient A, PF=poids sec des feuilles, PE=poids sec des épiphytes, SSF=sucres solubles dans les feuilles, SSR=sucres solubles dans les rhizomes, AF=amidon dans les feuilles, AR=Amidon dans les rhizomes, rETRmax=taux maximum relatif de transport d'électron, PAR=Rayonnement photosynthétique actif, T=température, Lux=lumière.

III.5. Paramètres biométriques le long du profil bathymétrique

La figure III.9 présente l'évolution des paramètres biométriques entre 3 et 37 m de profondeur. L'ensemble des paramètres biométriques diminuent avec la profondeur. De manière générale, les valeurs maximales sont trouvées à 10 m sauf pour la surface foliaire où un maximum de $422.40 \pm 56.00 \text{ cm}^2$ est observé à 20 m de profondeur.

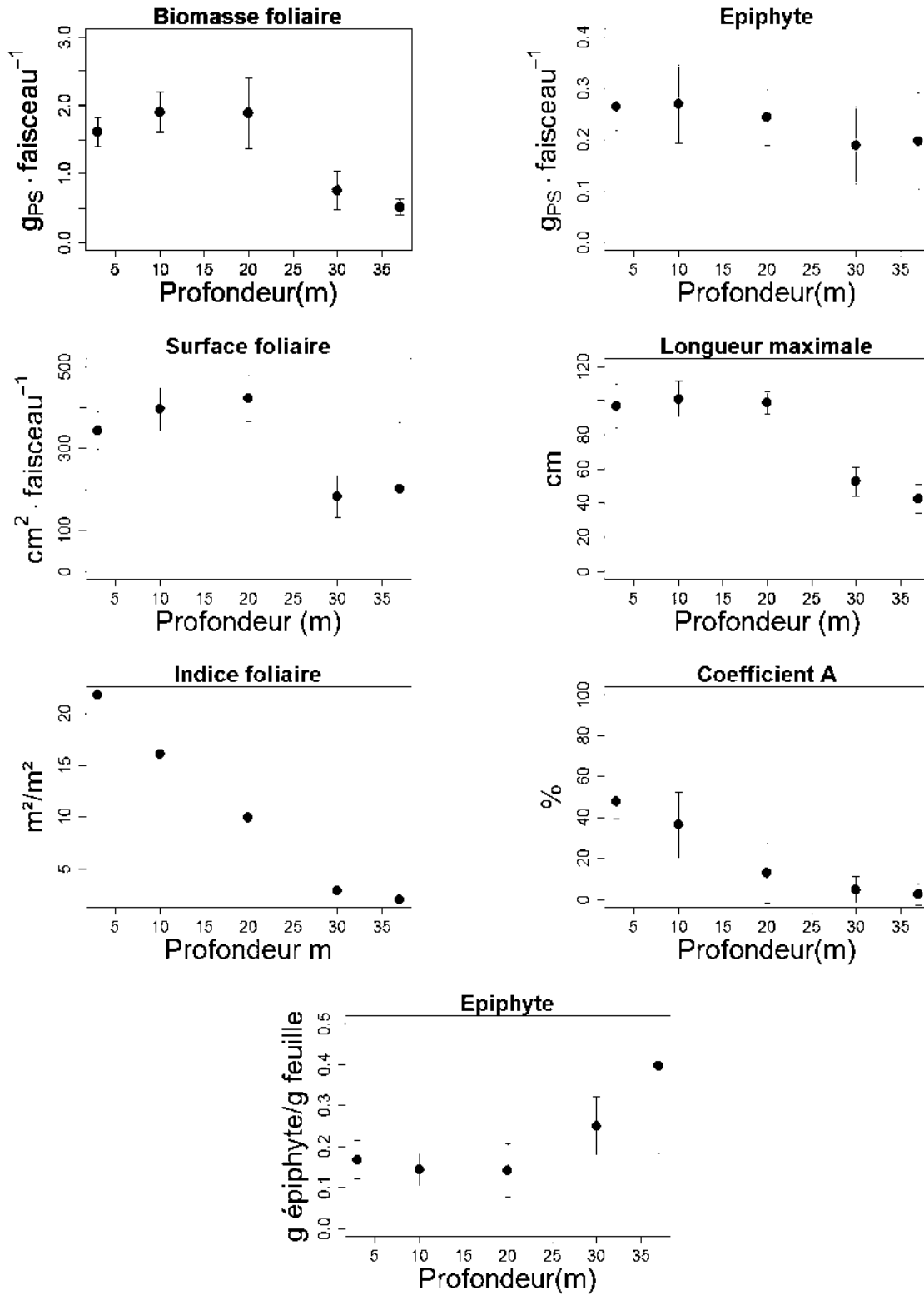


Figure III.9. Variations des paramètres biométriques des faisceaux de *P. oceanica* (n = 10, moyennes ± écart-type) collectés entre 3 et 37 m de profondeur, entre le 24 juin et le 09 juillet, dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).

III.6. Paramètres physiologiques et environnementaux le long du profil bathymétrique

La figure III.10 montre les variations des concentrations en hydrates de carbone non structuraux dans les rhizomes et la de 3^{ème} feuille le long du profil bathymétrique.

Les concentrations en sucres solubles dans les feuilles présentent un maximum à 10 m et un minimum à 37 m ce qui correspond à un rapport de l'ordre de 2. Le minimum des sucres solubles au niveau des rhizomes est atteint à 37 m. La concentration élevée à 30 m s'explique par 2 valeurs élevées rencontrées lors des dosages. Seules les concentrations mesurées à 37 m sont significativement différentes de celles mesurées à d'autres profondeurs ($p < 0.05$).

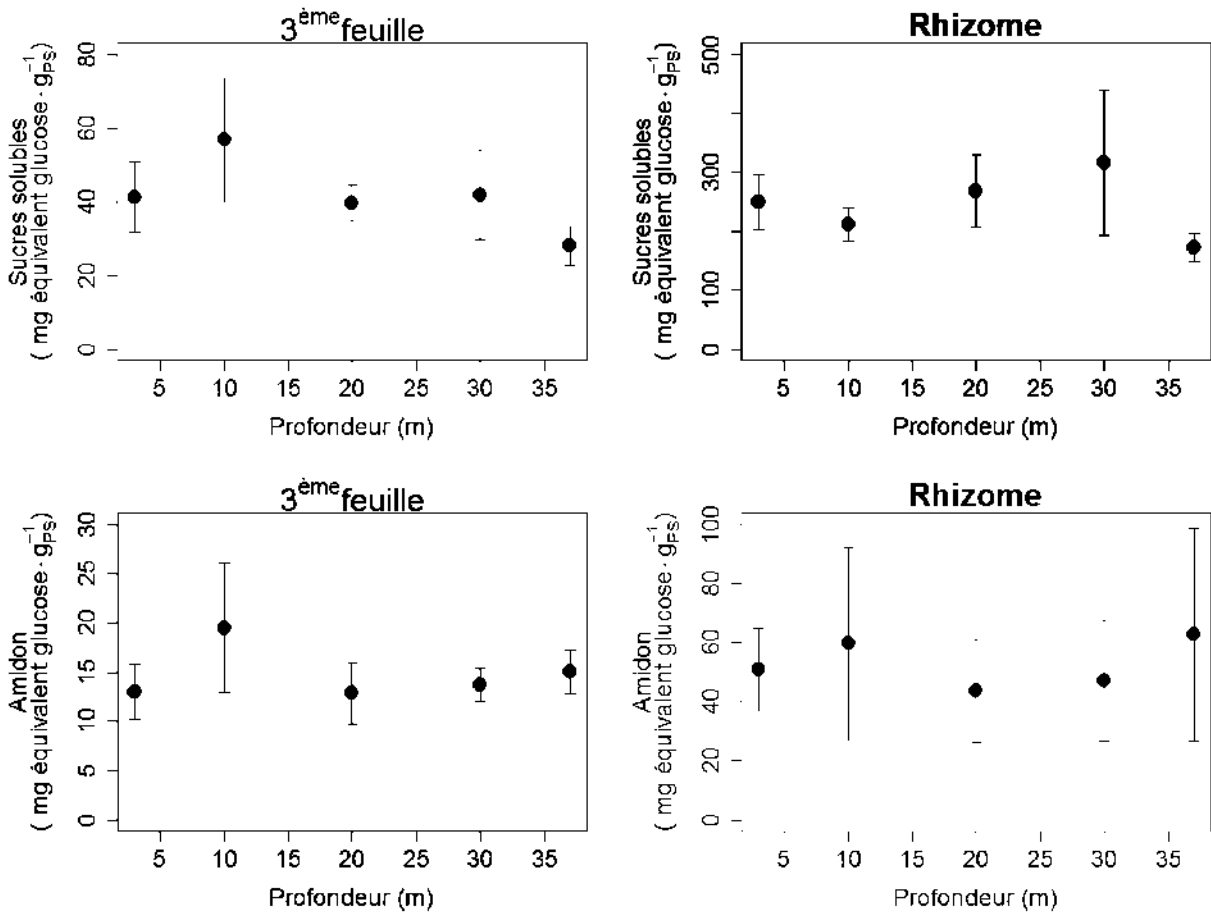


Figure III.10. Variations des concentrations en hydrates de carbones solubles et en amidon dans le milieu de la 3^{ème} feuille et dans le 1^{er} cm de rhizome sous le point d'insertion du faisceau de feuilles de *P. oceanica* ($n = 10$, moyenne \pm écart-type) collectées entre 3 et 37 m de profondeur dans l'herbier en face de la station STARESO (Corse, France).

Pour ce qui est de l'amidon dans les feuilles et les rhizomes, aucune différence ne s'observe avec la profondeur (excepté l'amidon dans les feuilles plus élevée à 10 m). Les concentrations en amidon dans les feuilles varient de 13.04 ± 2.80 mg.g_{PS}⁻¹ à 3 m à 19.51 ± 6.60 mg.g_{PS}⁻¹ à 10 m, alors qu'au niveau des rhizomes elles restent constantes avec la profondeur, autour d'une valeur moyenne 52.86 mg.g_{PS}⁻¹.

Le tableau 1 montre l'évolution bathymétrique de la température et de l'activité photosynthétique ($rETR_{max}$) entre 3 et 37 m et de la lumière au-dessus de la canopée de l'herbier (*i.e.* 1 m, 8 m, 18 m, 28 m, 35 m).

La température et la lumière diminuent avec la profondeur pour atteindre des valeurs minimales de 16.50 °C et 2 673 lux à 37 m. L'activité photosynthétique traduite en termes de rETRmax diminue aussi avec la profondeur.

Tableau III.1. Variation des paramètres environnementaux (Lumière, température) et du rETRmax en fonction de la profondeur au niveau de l'herbier de la baie de la Revellata (Calvi, France).

Profondeur (m)	rETRmax (μmol électrons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Température (°C)	Lumière (Lux)
3	89.60	24.60	36 550
10	70.70	23.80	13 188
20	50.80	21.10	9 181
30	30.30	17.30	4 348
37	39.00	16.50	2 673

CHAPITRE IV

DISCUSSION

VI. DISCUSSION

L'ensemble des données recueillies ont été mises en commun afin d'établir un cycle annuel de variation des différents paramètres et les relations entre eux.

IV.1. Cycle saisonnier à 10 m des paramètres environnementaux

Les paramètres environnementaux : température, lumière et PAR montrent une même tendance saisonnière. Ces paramètres sont directement liés à l'ensoleillement. En hiver, l'ensoleillement réduit ainsi que l'augmentation de la turbidité avec les tempêtes hivernales diminuent la quantité de lumière pénétrant dans l'eau d'où les minima observés en cette période.

L'intensité lumineuse reçue au pied des faisceaux de *P. oceanica* est moins importante (Figure III.2) que celle mesurée juste au-dessus de l'herbier. Cette différence marquée (14 % en moyenne) traduit l'effet d'ombrage par la canopée de feuilles. De plus, les maxima d'intensité lumineuse présentent un décalage dans le temps : ils sont respectivement mesurés en juin et en septembre au-dessus de la canopée et à l'interface eau-sédiments. Ce décalage entre les 2 maxima peut s'expliquer par la chute importante des feuilles en fin de saison estivale, particulièrement au mois d'août (Gobert, 2002), ce qui diminue l'absorption de la lumière par l'herbier à cette période.

Les maxima et minima de température et d'intensité lumineuse présentent un décalage de 1 à 3 mois (maxima pour la température et la lumière atteints respectivement en juillet et juin 2015 ; minima atteints respectivement en mars 2016 et décembre 2015). En effet, du fait l'inertie des masses d'eau lorsque l'énergie lumineuse est maximale (maximum d'intensité lumière) l'eau se réchauffe moins vite et la température maximale est atteinte plus tard et de la même façon elle se refroidit lentement.

IV.2. Cycle saisonnier à 10 m des paramètres biométriques

L'ensemble des paramètres biométriques étudiés montrent une évolution cyclique au cours de l'année. L'évolution du poids sec des feuilles et des épiphytes correspond à celle décrite par BAY (1978) et GOBERT (2002) qui étudièrent le même herbier respectivement dans les années 70 et 90. L'évolution de la biomasse épiphytique suit étroitement celle des feuilles ($r=0.94$). Elle est très fortement corrélée à la surface foliaire ($r=0.95$) puisque ces dernières procurent le support pour l'installation et le développement des épiphytes. Les variations de la biomasse foliaire peuvent être reliées à la dynamique saisonnière des feuilles. La chute plus importante des feuilles sénescents en août et le renouvellement des faisceaux de feuilles traduit par la présence plus abondante de feuilles juvéniles font que la biomasse foliaire diminue à partir de la fin de l'été pour atteindre des valeurs minimales en hivers.

L'évolution saisonnière du poids sec des feuilles de *P. oceanica* est corrélée avec celle du PAR ($r=0.51$). Par contre il n'y a pas de corrélation avec la température de l'eau. La surface foliaire est aussi positivement corrélée avec l'intensité lumineuse et le PAR ($r=0.55$, $r=0.57$, respectivement). Et les cycles saisonniers de biomasse et de la surface foliaire suivent celui de la lumière reçue à 10 m (Figure III.3 et III.4). Ces résultats sont en accord avec les observations d'ALCOVERRO et *al.* (1995) qui rapportent l'existence d'une relation directe entre l'intensité lumineuse et la taille des faisceaux.

La pression des herbivores sur l'herbier est estimée par le coefficient A qui traduit la proportion de feuilles présentant une altération. Il est important de noter que les feuilles présentent parfois plutôt des cassures que des marques de broutage. En effet selon GOBERT (2002), ces dernières se produisent sous l'action des tempêtes en hiver et en début de printemps. Les valeurs les plus élevées sont calculées entre mai et août. Selon les observations de terrain de JADOT et *al.* (2002), ces maxima coïncident avec une occurrence élevée du poisson *Sarpa salpa* à 10 m de profondeur la fin du printemps et en été.

IV.3. Cycle saisonnier à 10 m des hydrates de carbone non structuraux et relations avec les paramètres environnementaux et physiologiques

Des concentrations plus élevées en sucres solubles (moyenne annuelle de $184.70 \text{ mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$) et en amidon (moyenne annuelle de $35.25 \text{ mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$) ont été systématiquement mesurées dans le 1^{er} cm de rhizome contrairement à la 3^{ème} feuille du faisceau (moyenne annuelle de $42.44 \text{ mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$ en sucres solubles et de $16.81 \text{ mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$ en amidon). Ces teneurs plus élevées dans les rhizomes tendent bien à démontrer que ce dernier sert d'organe de stockage et de réserves. D'autres travaux sur différentes espèces de magnoliophytes marines dont *P. oceanica* ont rapporté cette fonction de stockage des tissus endogés (PIRC 1985, 1988 ; BURKE et *al.*, 1996 ; LEE et DUNTON, 1996 ; JIANG et *al.*, 2013). Cette préférence pour les rhizomes comme structure de stockage plutôt que les feuilles présente l'avantage certain de minimiser la perte par le broutage, la sénescence et la chute de ces dernières.

Les concentrations en sucres solubles sont supérieures à celles de l'amidon aussi bien dans le rhizome que dans la 3^{ème} feuille. Les mêmes différences s'observent chez d'autres espèces de magnoliophytes marines dont *T. testudinum* (LEE et DUNTON, 1996), *Z. marina* (BURKE et *al.*, 1996 ; VICHKOVITTEN et *al.*, 2007) et *T. hemprichii* (JIANG et *al.*, 2013). BURKE et *al.* (1996) suggèrent qu'il est plus intéressant de stocker des sucres solubles que de l'amidon. Contrairement à l'amidon, les sucres solubles sont un substrat immédiat pour la respiration ce qui permet

d'économiser de l'énergie (conversion d'amidon) et d'améliorer les chances de survie en cas de stress environnemental (BURKE *et al.*, 1996).

L'évolution saisonnière des sucres solubles suit, dans les feuilles et rhizomes, la même tendance décrite par PIRC (1988, 1985) pour *P. oceanica* : leurs concentrations augmentent en période estivale et début de l'automne et diminuent en période hivernale. Les valeurs maximales sont atteintes entre août et octobre ($250.10 \pm 83.70 \text{ mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$ pour les rhizomes en juillet 2016 et de $65.20 \pm 8.10 \text{ mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$ pour les feuilles en août 2015). Entre octobre 2015 et mars 2016, les concentrations en sucres solubles dans les feuilles et dans les rhizomes diminuent jusqu'à atteindre des valeurs minimales de $24.50 \pm 8.20 \text{ mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$ et $148.70 \pm 32.60 \text{ mg.g}_{\text{PS}}^{-1}$ respectivement.

L'évolution de l'amidon dans les rhizomes suit un profil saisonnier bien marqué (Figure III.7) qui correspond à ce qui a déjà été décrit dans la littérature pour *P. oceanica* (PIRC, 1985 et 1989). Cette évolution est semblable à celle des sucres solubles aussi bien dans les rhizomes que dans les feuilles ($r=0.76$ et $r=0.72$, respectivement).

La relation étroite existant entre le faisceau de feuilles et le rhizome se traduit par la forte corrélation entre les sucres solubles dans les feuilles et les hydrates de carbone dans les rhizomes. Ainsi, les espèces avec un niveau élevé de sucres dans les feuilles vont accumuler plus de sucres dans les rhizomes. Dans leur travail de synthèse bibliographique reprenant les données publiées de 24 études portant sur 18 espèces de magnoliophytes marines, TOUCHETTE et BURKHOLDER (2000) rapportèrent des corrélations similaires entre teneurs en hydrates de carbone non structuraux dans les feuilles et rhizomes.

La diminution simultanée des sucres solubles et de l'amidon dans les rhizomes à partir d'octobre 2015 jusqu'à mars 2016 traduit leur remobilisation et consommation durant la période hivernale où l'activité photosynthétique est réduite (Figure III.5). De précédents travaux menés sur *P. oceanica* et *Z. marina* impliquèrent de fait ces réserves dans le processus d'hivernage (*P. oceanica* : PIRC 1989 et 1985, *Z. noltii* : GOVERS *et al.*, 2014 ; *Z. marina* : BURKE *et al.*, 1996 et ALCOVERRO *et al.*, 1999). De même, ALCOVERRO *et al.* (2001) ont montré que les périodes de stockage et de déplétion des réserves en hydrates de carbone totaux chez *P. oceanica* correspondent aux périodes de bilan carbone respectivement positif et négatif. Ainsi, notre étude montre que le bilan carbone positif en période estivale permet son accumulation et son stockage sous forme de sucres solubles et d'amidon à la fois dans les rhizomes et les feuilles. De la fin de l'automne au printemps, quand le bilan carbone de *P. oceanica* est négatif (ALCOVERRO *et al.*, 2001), les concentrations en sucres solubles et en amidon diminuent fortement en réponse aux besoins internes de la plante en carbone pour la respiration et la croissance.

Des études sur l'effet d'un ombrage expérimental sur la physiologie et morphologie de *P. oceanica* confirment l'importance des réserves en hydrates de carbone. SERRANO *et al.*, 2011 rapportèrent que la réduction expérimentale de la lumière au printemps et en été avait des conséquences importantes sur la physiologie et la morphologie (diminution de la production, de la densité) de l'herbier alors que la même perturbation durant la période hiver-automne n'avait aucun effet significatif. Ce résultat confirme ceux de RUIZ et ROMERO (2001). Ces derniers mesurèrent qu'en réduisant la lumière durant les saisons favorables à l'accumulation de réserves, les concentrations en amidon dans les rhizomes de *P. oceanica* étaient inférieures de 60 % par rapport aux concentrations en conditions normales. Ceci avait pour effet le déclin de l'herbier en hiver et en automne.

Le maximum de concentration en sucres solubles dans les feuilles et les rhizomes ainsi que le maximum d'amidon dans les rhizomes coïncident avec le pic de la croissance foliaire (croissance maximale en août et minimale en mars) mesurée par GOBERT (2002) dans l'herbier étudié en Baie de Calvi. Cela tend à confirmer que la production photosynthétique en cette période est supérieure à la demande en carbone pour la croissance. BURKE *et al.* (1996) rapportèrent également que les périodes de croissance optimales chez *Z. marina* (étude menée dans la baie de Chincoteague, USA) correspondaient à des périodes d'accumulation d'hydrates de carbone non structuraux de réserves.

L'activité photosynthétique est fortement corrélée à la lumière ($r=0.77$) et modestement à la température ($r=0.60$). De précédentes études ont discuté l'importance de ces deux facteurs abiotiques, généralement corrélés et présentant des profils saisonniers similaires (LEE *et al.*, 2007), sur l'activité photosynthétique des magnoliophytes marines. Le cycle saisonnier des teneurs en hydrates de carbone non structuraux de la 3^{ème} feuille (amidon exclu) et du rhizome sont modestement à fortement corrélés ($r=0.65-0.76$) à la température, et celui des sucres solubles de la 3^{ème} feuille est modestement corrélé ($r=0.55$) à son activité photosynthétique. De la température dépend non seulement la photosynthèse mais aussi la respiration des plantes et donc leur bilan carbone, ces processus physiologiques étant étroitement imbriqués (LEE *et al.*, 2007).

L'amidon mesuré au niveau de la 3^{ème} feuille ne présente pas ce cycle annuel, contrairement à ce qui a été décrit par PIRC (1985 et 1989). Néanmoins les concentrations mesurées dans le présent travail sont du même ordre de grandeur que celles publiées par PIRC (1985) pour des faisceaux de *P. oceanica* prélevées à 15m de profondeur, soit entre 12 et 20 mg.g_{PS}⁻¹.

De telles observations de l'amidon dans les feuilles et rhizomes ont également été rapportées chez d'autres espèces de magnoliophytes marines. Ainsi, chez *Z. marina*, l'amidon dans les rhizomes

ne diffère pas d'un mois à un autre. Par contre, au niveau des feuilles, des variations sont observées sans pour autant déterminer un cycle saisonnier bien distinct (BURKE *et al.*, 1996). Au contraire, sur cette même espèce, VICHKOVITTEN *et al.*, (2007) ont rapporté des variations saisonnières du stockage de l'amidon dans les feuilles et dans les rhizomes.

TOUCHETTE et BURKHOLDER (2000), ont rapporté dans leur travail de synthèse que l'amidon peut atteindre jusqu'à un tiers du total en hydrates de carbone non structuraux chez *Z. noltii* et 90 % chez *Halophila ovalis*. Selon ALCOVERRO *et al.* (1999), l'amidon chez *Z. marina* ne représente que 5 % des réserves totales en hydrates de carbone non structuraux tous tissus confondus. Quant à BURKE *et al.* (1996), ils ont rapporté des teneurs en amidon allant jusqu'à 140 mg.g_{ps}⁻¹ dans les racines, soit 65 % des hydrates de carbone non structuraux totaux de la plante. Dans la présente étude, l'amidon présente un pourcentage moyen de 15.78 % et 30 % des hydrates de carbone non structuraux totaux respectivement, dans les rhizomes et dans les feuilles.

Compte tenu de ces différences de profil de d'amidon entre études, espèces, et malgré une application rigoureuse du protocole de mesure, une vérification de la validité des résultats obtenus pour l'amidon (particulièrement dans les feuilles) a été nécessaire. Des échantillons, après gélatinisation et après digestion enzymatique (cfr Matériel et méthodes), ont été colorés au lugol et ont été observés au microscope. L'observation après gélatinisation montre pour les rhizomes beaucoup de cellules déchirées (effet mécanique du broyage) avec des grains d'amidon à la fois dans les cellules et dans la suspension. Pour les feuilles, la grande majorité des cellules demeurent intactes après broyage à l'azote liquide et on n'observe pas de grains d'amidon en dehors des cellules. Après digestion, l'absence quasi-totale de grains d'amidon dans les échantillons de rhizomes a confirmé leur digestion. Au contraire, dans les feuilles, seul le contenu en amidon d'une bonne partie des cellules avait effectivement bien été digéré. Ces observations confirment que la gélatinisation ainsi que la digestion enzymatique ont bien eu lieu pour les rhizomes et les feuilles. Elles suggèrent par ailleurs que la teneur en amidon dans les feuilles a été sous-estimée et qu'il est nécessaire d'adopter une méthode de broyage plus efficace pour les feuilles.

IV.4. Variation bathymétrique des paramètres biométriques et physiologiques

Afin de mieux interpréter les résultats obtenus, il convient de préciser que le profil a été réalisé entre 26 juin et 09 juillet 2015.

De manière synthétique, la diminution générale des paramètres biométriques en fonctions de la profondeur est liée à la diminution parallèle de la température et de la lumière qui influencent la croissance et la production de l'herbier (PIRC, 1986). Les valeurs maximales des paramètres biométriques sont mesurées à 10 m, ce qui est conforme à ce qui a été décrit par GOBERT (2002).

Les hydrates de carbone non structuraux n'évoluent pas avec la profondeur que ce soit dans la 3^{ème} feuille ou dans les rhizomes. La seule différence notable s'observe à 37 m où les concentrations en sucres solubles sont inférieures dans les feuilles et dans les rhizomes (Figure III.10). Cette absence de profil des concentrations en amidon et sucres solubles dans les feuilles et les rhizomes correspond aux observations faites par COLLIER *et al.* (2008) chez *P. sinuosa* entre 1.6 et 9 m dans les eaux relativement turbide de Cock-burn Sound (Sud de l'Australie). Ces auteurs suggèrent que ces concentrations similaires aux différentes profondeurs (à quelques exceptions près) s'expliquent par un mode d'utilisation et de stockage similaires à toutes les profondeurs.

Nos résultats correspondent aussi à ce qui a été observé par PIRC (1985) chez *P. oceanica* entre 5 et 30 m à la fin de printemps et en début de l'été. Ce dernier n'observe pas de différence de concentrations avec la profondeur, si ce n'est à 30 m ce qu'il explique par des températures plus basses à cette profondeur. Ainsi, à titre de comparaison, la température moyenne entre le 26 juin et 09 juillet était de 16.50 °C à 37 m alors qu'elle était de 23.80 °C à 10 m (Tableau III.1). La baisse conjointe de la température et de l'intensité lumineuse fait la production photosynthétique est moindre et par conséquent le stockage des sucres solubles. Cela va dans le sens de la bonne corrélation calculée entre la température et les teneurs en hydrates de carbone non structuraux tout au long du cycle saisonnier.

Il est toutefois à noter que PIRC (1985) a rapporté des différences dans la dynamique saisonnière de stockage et d'utilisation des hydrates de carbone non structuraux en fonction de la profondeur. Il serait donc nécessaire d'effectuer plusieurs profils au cours de l'année afin de mieux comprendre l'évolution de leurs teneurs en fonction de la profondeur et les facteurs qui la gouvernent.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'objectif principal de ce travail était d'établir les variations mensuelles des concentrations en hydrates de carbone non structuraux dans les feuilles (3^{ème} feuille) et rhizomes (1^{er} cm de rhizome) de *P. oceanica*, en relation avec les facteurs physiologiques (activité photosynthétique, paramètres biométriques) et environnementaux (lumière, température).

Les sucres solubles représentent la forme dominante des hydrates de carbone non structuraux chez *P. oceanica*, dont le rhizome est l'organe de stockage principal. A l'exception de l'amidon dans les feuilles, les concentrations en sucres présentent un cycle saisonnier bien marqué dans les feuilles et les rhizomes. Cette dynamique saisonnière informe quant à l'état du bilan carbone de la plante. Ainsi, durant les périodes d'activité photosynthétique hivernale réduite, la fixation du carbone est insuffisante et les réserves en sucres solubles et en amidon sont alors remobilisées depuis les rhizomes et utilisées pour répondre aux besoins métaboliques de la plante. Ceci indique un bilan carbone négatif. A l'opposé, quand les conditions environnementales redeviennent favorables, la production photosynthétique excède les besoins en carbone (bilan carbone positif), cet excédent étant stocké dans les rhizomes en vue de la période d'hivernage à venir. De plus, le cycle saisonnier des teneurs en hydrates de carbone non structuraux dépend de la température qui contrôle la respiration de la plante. Photosynthèse, accumulation des hydrates de carbone non structuraux, et facteurs environnementaux sont donc étroitement liés. Le seul profil bathymétrique effectué au début de l'été ne présente pas d'évolution des teneurs en hydrates de carbone non structuraux dans les 3^{ème} feuilles et rhizomes, si ce n'est à la limite inférieure de l'herbier à 37 m. Cette constance peut s'expliquer par une utilisation et un stockage similaires aux différentes profondeurs, 37 m exclus. Enfin, l'évolution saisonnière et bathymétrique des paramètres biométriques suit les mêmes tendances connues et largement discutées dans la littérature scientifique.

A l'avenir, il serait intéressant de réaliser une étude plus fine de la dynamique bathymétrique des hydrates de carbone non structuraux, en réalisant plusieurs profils uniformément répartis sur les différentes saisons. De plus, *P. oceanica* comme la plupart des magnoliophytes marines accumulent moins l'amidon en tant que produit de stockage contrairement aux plantes terrestres. D'autres travaux sur le partitionnement des réserves en hydrates de carbone non structuraux fourniraient des informations précieuses quant aux stratégies d'utilisation du carbone pendant les périodes de croissance au bilan carbone négatif. Connaissant le cycle saisonnier précis des concentrations en ces hydrates de carbone chez *P. oceanica* de l'herbier sain de la Baie de Calvi, il serait intéressant de réaliser une étude comparative en des sites impactés par des stressseurs

environnementaux (*e.g.* eutrophisation, broutage etc.). Enfin, d'un point de vue pratique, le seul broyage à l'azote liquide des feuilles n'a pas permis l'extraction complète des grains d'amidon (et donc la mesure quantitative de ses concentrations). Cette phase mécanique du protocole devrait donc être améliorée.

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCOVERRO T., DUARTE C.-M. et ROMERO J., 1995. Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica* : contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Marine Ecology Progress Series*, 120 (1-3) : pp 203 – 210.
- ALCOVERRO T., MANZANERA M. et ROMERO J., 2001. Annual metabolic carbon balance of the seagrass *Posidonia oceanica* : the importance of carbohydrate reserves. *Marine Ecology Progress Series*, 211 : pp 105 – 116.
- ALCOVERRO T., MANZANERA M., et ROMERO J., 1998. Seasonal and age-dependent variability of *Posidonia oceanica* (L.) Delile photosynthetic parameters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 230 (1) : pp 1 – 13.
- ALCOVERRO T., ZIMMERMAN R.-C., KOHRS D.-G. et ALBERTE R.-S., 1999. Resource allocation and sucrose mobilization in light limited eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 187 : pp 121 – 131.
- BAY D., 1978. Etude *in situ* de la production primaire d'un herbier de posidonies (*Posidonia oceanica* (L) Delile) de la baie de Calvi, Corse. *Thèse de doctorat*. Université de Liège : 251p.
- BEER S., VILENKIN B., WEIL A., VESTE M. et SUSEL L., 1998. Measuring photosynthetic rates in seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Marine Ecology Progress Series*, 174 : pp 293 – 300.
- BORG J.-A., ATTRILL M.-J., ROWDEN A.-A., SCHEMBRI P.-J. ET JONES M.-B., 2005. Architectural characteristics of two bed types of the seagrass *Posidonia oceanica* over different spatial scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62(4) : pp 667 – 678.
- BOUDOURESQUE C.-F., 2004. Marine biodiversity in the Mediterranean: Status of species, populations and communities. *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 20 : pp 97 – 146.
- BOUDOURESQUE C.-F. et JEUDY DE GRISSAC A., 1983. L'herbier à *Posidonia oceanica* en Méditerranée : les interactions entre la plante et le sédiment. *Journal de Recherche Océanographique*, 8 (2-3) : pp 99 – 122.
- BOUDOURESQUE C.-F., BERNARD G., BONHOMME P., CHARBONNEL E., DIVIACCO G., MEINESZ A., PERGENT G., PERGENT-MARTINI C., RUITTON S. et TUNESI L., 2006a. Préservation et conservation des herbiers à *Posidonia oceanica*. *Ed. RAMOGE* : 199 p.

- BOUDOURESQUE C.-F., MAYOT N. et PERGENT G., 2006b. The outstanding traits of the functioning of the *Posidonia oceanica* seagrass ecosystem. *Biologia Marina Mediterranea*, 13 (4) : pp 109 – 113.
- BURKE M.-K., DENNISON W.-C. et MOORE K.-A., 1996. Non-structural carbohydrates reserves of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 137 : pp 195 – 201.
- BURKHOLDER J.-A.-M., MASON K.-M. ET GLASGOW J.-H.-B., 1992. Water-column nitrate enrichment promotes decline of eelgrass *Zostera marina*: Evidence from seasonal mesocosm experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 81: pp 163 – 178.
- CHAMPENOIS W. et BORGES A., 2012. Seasonal and interannual variations of community metabolism rates of a *Posidonia oceanica* seagrass meadow. *Limnology & Oceanography*, 57(1) : pp 347 – 361.
- COLLIER J.-C., LAVERY P., RALPH P.-J. et MASINI R.-J., 2008. Physiological characteristics of the seagrass *Posidonia sinuosa* along a depth-related gradient of light availability. *Marine Ecology Progress Series*, 353 : pp 65 – 79.
- COSTA M.-M., BARROTE I., SILVA J., OLIVÉ I., ALEXANDRE A., ALBANO S. et SANTOS R., 2016. Epiphytes Modulate *Posidonia oceanica* Photosynthetic Production, Energetic Balance, Antioxidant Mechanisms, and Oxidative Damage. *Frontiers in Marine Science*, 2 : pp 1 – 10.
- DAUBY P. et POULICEK M., 1995. Methods for removing epiphytes from seagrasses : SEM observations on treated leaves. *Aquatic Botany*, 52 (3) : pp 217 – 228.
- Duarte C.-M., 2002. The future of seagrass meadows. *Environmental conservation*, 29(2) : pp 192 – 206.
- DUBOIS M., GILLES K.-A., HAMILTON J.-K., REBERS P.-A. et SMITH F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, 28 (3) : pp 350 – 356.
- Eldridge P.-M. et Morse J.-W., 2000. A diagenetic model for sediment–seagrass interactions. *Marine Chemistry*, 70 (1) : pp 89 – 103.
- FOWLER J. et COHEN L., 1990. Practical statistics for field biology. *Ed. Open University Press publi., Maidenhead* : 272 p.

- GIRAUD G., 1979. Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *Posidonia oceanica* (L) Delile. *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle de Marseille*, 39 : pp 33 – 39
- GOBERT S., 2002. Variations spatiale et temporelle de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Baie de la Revellata-Calvi-Corse). *Thèse de Doctorat*. Université de Liège : 205p.
- GOBERT S., CAMBRIDGE M.-T., VELIMIROV B., PERGENT G. et LE POINT G., 2006. Biology of *Posidonia*. pp. 387-408 *cité par* LARKUM A.-W.-D., ORTH R.-J. ET DUARTE C.M., *Seagrasses : Biology, ecology and conservation*. Ed. Springer publ., Dordrecht : 649 p.
- GOODWIN T.-W. et MERCER E.-I., 1983. Introduction to plant biochemistry. Ed. Pergamon publ., New York : 359 p.
- GOVERS L.-L., SUYKERBUYK W., HOPPENREIJS J.-H.-T., GIESEN K., BOUMA T.-J. et VAN KATWIJK M.-M., 2015. Rhizome starch as indicator for temperate seagrass winter survival. *Ecological Indicators*, 49 : pp 53 – 60.
- INVERS O., KRAEMER G.-P., PÉREZ M. et ROMERO J., 2004. Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 303 (1) : pp 97 – 114.
- JACQUEMART J. et DEMOULIN V., 2006 Inventaire des macroalgues épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans la baie de la Revellata (Calvi, Corse). *Lejeunia, Revue de Botanique*, 18 : pp 1 – 71.
- JADOT C., OVIDIO M. et VOSS J., 2002. Diel activity of *Sarpa salpa* (Sparidae) by ultrasonic telemetry in a *Posidonia oceanica* meadow of Corsica (Mediterranean Sea). *Aquatic Living Resources*, 15 (6) : pp 343 – 350.
- JIANG Z., HUANG X. et ZHANG J., 2013. Dynamics of nonstructural carbohydrates in seagrass *Thalassia hemprichii* and its response to shading. *Acta Oceanologica Sinica*, 32 (8) : pp 61 – 67.
- LEE K.-S. et DUNTON K.-H., 1996. Production and carbon reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum* in Corpus Christi Bay, Texas, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 143 : pp 201 – 210.
- LEE K.-S., PARK S.-R. et KIM Y.-K., 2007. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses : a review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350 (1) : pp 144 – 175.

- LEPOINT G., HAVELANGE S., GOBERT S. et BOUQUEGNEAU J.-M., 1999. Fauna vs flora contribution to the leaf epiphytes biomass in a *Posidonia oceanica* seagrass bed (Revellata Bay, Corsica). *Hydrobiologia*, 394 : pp 63 – 67.
- LEPOINT G., HEUGHEBAERT A., MICHEL L.-N., 2016. Epiphytic bryozoans on Neptune grass – a sample-based data set. *ZooKeys*, 606 : pp 1–10.
- MATEO M.-A., CEBRIÁN J., DUNTON K. et MUTCHLER T., 2006. Carbon flux in seagrass ecosystems. pp 159 – 192 *cité par* LARKUM A.-W.-D., ORTH R.-J. ET DUARTE C.M., Seagrasses : Biology, ecology and conservation. *Ed. Springer publ., Dordrecht* : 649 p.
- MURCHIE E.-H. et LAWSON T., 2013. Chlorophyll fluorescence analysis : a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 64 (13) : pp 3983 – 3998.
- NORDLUND L.-M., KOCH E.-W., BARBIER E.B. et CREED J.C., 2016. Seagrass Ecosystem Services and Their Variability across Genera and Geographical Regions. *PloS one*, 11 (10) : pp 1 – 23.
- PASQUALINI V., PERGENT-MARTINI C., CLABAUT P. et PERGENT G., 1998. Mapping of *Posidonia oceanica* using Aerial Photographs and Side Scan Sonar : Application off the Island of Corsica (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47 (3) : pp 359 – 367
- PERGENT G., PERGENT-MARTINI C. et BOUDOURESQUE C.F., 1995. Utilisation de l'herbier à *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en Méditerranée : Etat des connaissances. *Mésogée*, 54 : pp 3 – 29.
- PERGENT G., RICO-RAIMONDINO V. et PERGENT-MARTINI C., 1997. Fate of primary production in *Posidonia oceanica* meadows of the Mediterranean. *Aquatic Botany*, 59 (3) : pp 307 – 321.
- PIRC H., 1985. Growth dynamics in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Marine Ecology*, 6 (2) : pp 141 – 165.
- PIRC H., 1986. Seasonal aspects of photosynthesis in *Posidonia oceanica* : influence of depth, temperature and light intensity. *Aquatic Botany*, 26 : pp 203 – 212.
- PIRC H., 1989. Seasonal changes in soluble carbohydrates, starch, and energy content in Mediterranean seagrasses. *Marine Ecology*, 10 (2) : pp 97 – 105.

- RStudio Team, 2016. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA (URL <http://www.rstudio.com/>).
- RALPH P.-J. et GADEMANN R., 2005. Rapid light curves : a powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 82 (3) : pp 222 – 237.
- RICHIR J., LUY N., LEPOINT G., ROZET E., AZCARATE A.-A. et GOBERT S., 2013. Experimental *in situ* exposure of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile to 15 trace elements. *Aquatic Toxicology*, 140 : pp 157 – 173.
- ROMERO J., MARTÍNEZ-CREGO B., ALCOVERRO T. et PÉREZ M., 2007. A multivariate index based on the seagrass *Posidonia oceanica* (POMI) to assess ecological status of coastal waters under the water framework directive (WFD). *Marine Pollution Bulletin*, 55 (1) : pp 196 – 204.
- RUIZ J.-M. et ROMERO J., 2001. Effects of experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series*, 215 : pp 107 – 120.
- SANDOVAL-GIL J.-M., MARÍN-GUIRAO L. et RUIZ J.-M., 2012. Tolerance of Mediterranean seagrasses (*Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa*) to hypersaline stress : water relations and osmolyte concentrations. *Marine Biology*, 159 (5) : pp 1129 – 1141.
- SARTORY D.-P. et GROBBELAAR J.-U., 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, 114 (3) : pp 177 – 187.
- SERRANO O., MATEO M.-A. et RENOM P., 2011. Seasonal response of *Posidonia oceanica* to light disturbances. *Marine Ecology Progress Series*, 423 : pp 29 – 38.
- SERRANO O., MATEO M.-A., RENOM P. et JULIÀ R., 2012. Characterization of soils beneath a *Posidonia oceanica* meadow. *Geoderma*, 185 : pp 26 – 36.
- SMITH A.-M. et ZEEMAN S.-C., 2006. Quantification of starch in plant tissues. *Nature Protocols*, 1 (3) : pp 1342 – 1345.
- TOUCHETTE B.-W. et BURKHOLDER J.-M., 2000. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250 (1) : pp 169 – 205.
- TSIRIKA A., SKOUFAS G. et HARITONIDIS S., 2007. Seasonal and bathymetric variations of epiphytic macroflora on *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves in the National Marine Park of Zakynthos (Greece). *Marine Ecology*, 28 (s1) : pp 146 – 153.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

VICHKOVITTEN T., HOLMER M. et FREDERIKSEN M.-S., 2007. Spatial and temporal changes in non-structural carbohydrate reserves in eelgrass (*Zostera marina* L.) in Danish coastal waters. *Botanica Marina*, 50 (2) : pp 75 – 87.

VIZZINI S., SARÀ G., MICHENER R.-H. et MAZZOLA A., 2002. The role and contribution of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumers as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Acta Oecologica*, 23 (4) : pp 277 – 285.

Etude échophysologique de *Posidonia oceanica* (L.) Delile : mise en relation des contenus en sucres, la photosynthèse et la biométrie.

RESUME

Peu d'études se sont intéressées à la dynamique des réserves en d'hydrates de carbone non structuraux chez les magnoliophytes marines. Or, les travaux antérieurs sur *Posidonia oceanica* (L.) Delile rapportèrent des différences de teneurs en hydrates de carbone non structuraux en fonction des saisons et soulignèrent l'importance de leur accumulation estivale en vue de la période d'hivernage. Une étude plus fine de cette dynamique s'avère donc nécessaire. La présente étude s'intéresse aux teneurs en sucres solubles et en amidon dans les feuilles et rhizomes de *P. oceanica*, en relation avec la photosynthèse et la biométrie de la plante ainsi que les facteurs environnementaux (lumière, température). A cette fin, des mesures et échantillons ont été réalisés mensuellement à 10 m de profondeur entre avril 2015 et juillet 2016 et le long d'un profil bathymétrique (3-37 m) au début de l'été dans l'herbier de la baie de la Revellata (Calvi, Corse). Les résultats confirment que les sucres solubles représentent la forme de réserve majeure chez *P. oceanica* et que le rhizome en est l'organe de stockage principal. Les teneurs en sucres solubles des feuilles et rhizomes et celles en amidon des rhizomes présentent un cycle saisonnier bien marqué, avec des maxima en été et début automne et des minima en hiver. Cette dynamique saisonnière des teneurs en sucres est liée à l'activité photosynthétique mais dépend aussi de la température qui gouverne la respiration de la plante et donc le bilan carbone de cette dernière. Les teneurs en hydrates de carbone non structuraux dans les tissus endogés et épigés n'évoluent pas avec la profondeur au début de l'été, si ce n'est en limite inférieure de l'herbier où les plus faibles concentrations peuvent s'expliquer par des températures plus basses. Quant aux paramètres biométriques des faisceaux de *P. oceanica*, ils suivent les tendances saisonnières et bathymétriques connues qui ont été pour leur part largement discutées dans la littérature scientifique.

Mots clés : *Posidonia oceanica*, sucres solubles, amidon, activité photosynthétique, biométrie, cycle saisonnier.

ABSTRACT

Few studies have examined the dynamics of carbohydrates reserves in marine magnoliophytes. Previous works on *Posidonia oceanica* (L.) Delile reported differences in nonstructural carbohydrate levels depending on seasons and emphasized the importance of their summer accumulation for the overwintering. A more detailed study of this dynamic is therefore necessary. The present study investigates soluble sugars and starch contents in *P. oceanica* leaves and rhizomes in relation to photosynthesis and plant biometry as well as environmental factors (light,

temperature). To this end, measurements and samples were performed monthly at 10 m depth between April 2015 and July and along a bathymetric profile (3-37 m) in early summer in the Revellata Bay (Calvi, Corsica). The results confirm that soluble sugars are the major reserve form in *P. oceanica* and that the rhizome is the main storage organ. Leaf and rhizome soluble sugar contents and rhizome starch contents show a marked seasonal cycle, with maxima in summer and early autumn and minima in winter. This seasonal dynamic of non-structural carbohydrate contents is related to the photosynthetic activity of the plant but also to the temperature which regulate the plant respiration and therefore its carbon balance. The levels of non-structural carbohydrates in below- and above-ground tissues do not change with depth in early summer, except at the seagrass bed lower limit where the lowest concentrations can be explained by lower temperatures. As for the biometric parameters of *P. oceanica*, they follow the well-known seasonal and bathymetric trends that have been widely discussed in the scientific literature.

Key-words : *Posidonia oceanica*, soluble sugars, starch, photosynthetic activity, biometry, seasonal cycle.

ملخص

هناك دراسات قليلة تطرقت الى دراسة التغيرات الموسمية لاحتياطي الكربوهيدرات غير البنيوية لدى magnolophytes البحرية. لكن الاعمال حول *Posidonia oceanica* بينت وجود اختلافات في مستويات الكربوهيدرات غير الهيكلية حسب الفصول، و شددت على اهمية تراكمها خلال فصل الصيف تحضيرا للفترة الشتوية. أصبح من الضروري اجراء دراسة أكثر دقة حول هذه التغيرات. تتناول هذه الدراسة محتويات السكريات القابلة للذوبان و النشاء في اوراق و جذور *P. oceanica* و علاقتها بالتركيب الضوئي و بيومترية النبتة و العوامل البيئية (الضوء و درجة الحرارة)، و لذلك تم اجراء قياسات و اخذ عينات شهريا على عمق 10م ما بين افريل 2015 و جويلية 2016 اضافة الى profil bathymétrique (3-37م) في بداية الصيف، و ذلك على مستوى معشب خليج (Calvi, Corse) Revellata.

أكدت نتائج هذه الدراسة ان السكريات القابلة للذوبان تمثل المركب الاساسي لاحتياطي *P. oceanica* و ان الجذر العضو الرئيسي للتخزين. تظهر مستويات السكريات القابلة للذوبان في الاوراق و الجذوع، و مستويات النشاء في الجذور دورة موسمية واضحة مع ارتفاعها في الصيف و بداية الخريف و انخفاضها في الشتاء. هذه التغيرات الموسمية لمستويات السكريات تتعلق بنشاط التركيب الضوئي، و لكن تعتمد ايضا على درجة الحرارة التي تتحكم في التنفس و بالتالي ميزانية الكربون. محتويات الكربوهيدرات غير البنيوية في الانسجة تحت الارضية و فوقها لا تتغير مع العمق في بدء فصل الصيف، ماعدا الحد الأدنى للمعشب، حيث يمكن تفسير التركيزات المنخفضة بانخفاض درجة الحرارة. فيما يخص للقياسات البيومترية *P. oceanica* فانها تتبع الاتجاهات الموسمية و العميقة المعروفة و التي تمت مناقشتها على نطاق واسع في المؤلفات العلمية.

كلمات البحث:

P. oceanica، السكريات القابلة للذوبان، النشاء، نشاط التركيب الضوئي.