

Botanica Marina
Vol. XXII, pp. 123–127, 1979

Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux (Chlorophycée-Caulerpale).

III – Biomasse et productivité primaire dans une station des côtes continentales françaises de la Méditerranée.

A. Meinesz

Laboratoire de Biologie et d'Ecologie Marines, Université de Nice, Parc Valrose, F-06034 Nice Cedex, France

(Reçu le 21 Avril 1978)

Résumé

Des prélèvements mensuels ont été effectués en scaphandre autonome sur une végétation dense de *Caulerpa prolifera* située au Crouton (Golfe Juan – Alpes maritimes), par 3 mètres de profondeur. La biomasse (poids humide et poids sec) des différents éléments du thalle a été mesurée.

L'évolution de la biomasse précise la description du cycle végétatif de l'algue réalisée antérieurement par le même auteur. Elle varie entre 87,22 g/m² – Juin – et 223,1 g/m² – novembre – (poids sec).

La production primaire nette a été évaluée à 235 g/m² pour un cycle annuel (poids sec). La principale période de production est observée entre juin et novembre où elle peut atteindre la moyenne mensuelle de 1,484 g/m²/24 heures (poids sec).

Abstract

Contribution to the Study of *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux (Chlorophyceae, Caulerpales)

III. Standing Crop and Primary Productivity at a Station off the French Continental Coast of the Mediterranean Sea

Monthly sampling has been made by scuba diving in the dense vegetation of *Caulerpa prolifera* at Crouton (Golfe Juan – Alpes maritimes), at a depth of 3 metres. The standing crop (fresh weight and dry weight) of the different elements of the thallus as measured.

The evolution of the standing crop allows a more accurate description of the vegetative cycle of the alga, carried out earlier by the same author. This varies between 87,22 g/m² in June and 223,1 g/m² in November (dry weight).

The net primary production has been estimated at 235 g/m² for an annual cycle (dry weight). The main production period is observed between June and November when it can reach a monthly average of 1.484 g/m²/24 hours (dry weight).

Introduction

L'analyse de relevés mensuels effectués dans une station où l'algue constitue une végétation dense a permis de décrire le cycle végétatif de cette espèce (Meinesz 1979). L'évolution mensuelle de la biomasse précise l'aspect quantitatif des différents stades du cycle végétatif. Ces mesures régulières de la biomasse permettent de déduire la production primaire de *Caulerpa prolifera* dans une station située à la limite de son aire de répartition.

Matériel et Méthodes

14 relevés mensuels de 500 cm² ont été effectués en scaphandre autonome entre le 10 septembre 1974 et le 10 octobre 1975. Ces relevés ont été effectués à 1 m des autres dans une station située dans la baie du Crouton (Golfe Juan – Alpes maritimes), à 100 mètres du rivage et par – 3 m de profondeur. Dans ce site, l'algue constitue une pelouse dense et homogène. La méthode de prélèvement a été décrite antérieurement (Meinesz 1979).

La biomasse en poids frais et en poids sec a été mesurée ainsi: les thalles sont lavés soigneusement à l'eau de mer. Les rhizoïdes, qui retiennent toujours un peu de sable ou de vase, sont sectionnés à 1 mm du stolon et éliminés. Les frondes sont ensuite coupées au ras du stolon et classées par catégories (primaires et secondaires). Chaque groupe d'élément du thalle est ensuite essoré entre deux feuilles de papier filtre puis pesé sur une balance de précision moyenne ($\pm 0,05$ g). Les éléments du thalle sont ensuite desséchés à l'étuve pendant 24 heures à 90°C et pesés sur une balance de précision élevée (Metler H. 10 $w \pm 0,1$ mg).

Résultats

Biomasses

L'analyse mensuelle de la biomasse des différents éléments du thalle confirme et précise certains aspects de l'évolution annuelle du nombre, de la taille et de l'état des frondes et du stolon de *Caulerpa prolifera*.

Ainsi, la biomasse maximum observée en novembre ($223,1 \text{ g/m}^2$ — poids sec) correspond à la période de développement maximal des frondes (6360 frondes primaires au m^2). La période de transition entre les deux générations végétatives, où les frondes primaires sont peu développées et en nombre réduit, correspond au minimum annuel de la biomasse (juin: $87,22 \text{ g/m}^2$ — poids sec). Ces deux valeurs extrêmes de la biomasse définissent l'amplitude quantitative des fluctuations saisonnières de la végétation de *Caulerpa prolifera*.

Les tableaux des résultats, ainsi que les graphes (fig. 1) permettent de comparer l'importance quantitative des différents éléments du thalle pendant l'année. On peut ainsi remarquer que la biomasse des proliférations (frondes secondaires) reste toujours nettement inférieure à celle des frondes primaires (même au mois de mai où l'on a dénombré 8320 proliférations au m^2). Les frondes secondaires étant pour la plupart juvéniles, leur valeur quantitative reste peu importante.

Le pourcentage de la matière sèche par rapport à la matière humide est approximativement invariable selon les saisons et selon les éléments du thalle (tabl. I et II). Pour le thalle entier, il est compris entre 28,5% et 24,9% (moyenne 26,4%). Ce pourcentage est nettement supérieur aux valeurs trouvées par Bellan Santini (1969) sur plusieurs algues méditerranéennes (entre 4 et 17% de matière organique par rapport au poids humide).

La valeur maximale de la biomasse de la végétation de *Caulerpa prolifera* ($223,1 \text{ g/m}^2$ — poids sec) est inférieure à celle trouvée par Gessner et Hammer (1960) sur une pelouse de *Caulerpa prolifera* située par — 3 m à Villefranche sur mer. (4–6 octobre 1959). Ces auteurs ont estimé la biomasse de *Caulerpa* entre 360 et 375 g/m^2 .

La biomasse d'une végétation de *Caulerpa prolifera* reste inférieure à celle de certains faciès de phéophycées des côtes continentales françaises de la Méditerranée qui atteignent des valeurs élevées (*Cystoseira stricta*: 2226 g/m^2 et *Cystoseira crinita* (1293 g/m^2 — poids sec) Bellan Santini (1969). Cependant, sur substrat vaseux ou sablo-vaseux, les végétaux, dont la biomasse est susceptible d'égaliser ou de dépasser celle enregistrée par *Caulerpa prolifera*, sont rares (essentiellement les phanérogames *Zostera noltii* et *Cymodocea nodosa*).

Entre le mois de mai et le mois de juin, les stolons de la nouvelle génération apparaissent. Nous avons séparé les thalles appartenant aux deux générations végétatives et effectué des pesées comparatives qui montrent bien l'évolution régulière des deux générations (tab. III et fig. 1).

Nous avons ainsi constaté que les relevés effectués le 10 août et le 15 juillet délimitent une période de transition où le pourcentage des biomasses des deux générations est à peu près identique (10 juillet: ancienne génération = 53%, 15 août: ancienne génération = 41,8%). Après cette période transitoire, la génération ancienne régresse rapidement pour laisser la place aux nouveaux thalles. Les vieux thalles, reconnaissables par la présence de nombreuses cicatrices de frondes sur les stolons qui portent encore quelques vieilles frondes abîmés, épiphytés et souvent prolifères, deviennent rares en octobre (16,7% de la biomasse totale) et ont presque tous disparus en novembre.

Le pourcentage du poids des frondes chlorophylliennes par rapport à celui du thalle entier est compris entre 76,5% (novembre) et 46,9% (juin). Cependant, nous avons souvent trouvé des stolons de couleur verte, contenant de nombreux chloroplastes, pouvant ainsi assurer la photosynthèse (surtout au début de l'été lorsque les nouveaux stolons apparaissent).

Productivité primaire

La production primaire de la végétation de *Caulerpa prolifera* a été évaluée en considérant le cycle végétatif de l'espèce (Meinesz 1979) et les mesures mensuelles du poids de la matière sèche. Nous avons ainsi estimé la productivité nette qui correspond à l'accroissement réel de la matière sèche du tapis végétal.

Nous avons considéré essentiellement le poids de la végétation au mois de novembre. A cette période, la nouvelle génération végétative est au terme de sa maturité, tandis que les thalles de l'ancienne végétation ont disparus. A cette valeur nous avons additionné le gain de poids observé au printemps après la période de régression hivernale (poussée des frondes secondaires et croissance de quelques frondes primaires).

La production nette a donc été évaluée à: $11,159 \text{ g}$ (novembre 1974) + [$7,490 \text{ g}$ (mai 1975) — $6,888 \text{ g}$ (avril 1975)] = $11,761 \text{ g/500 cm}^2/\text{an}$, soit $235 \text{ g/m}^2/\text{an}$.

Tab. I. Evolution mensuelle de la biomasse (Poids sec)

Date	10		9		8		11		8		12		10		13		10		15		10	
	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois	Jour	Mois
	9	74	10	74	11	74	12	74	1	75	2	75	3	75	4	75	5	75	6	75	7	75
S = 500 cm ² Poids en grammes																						
Thalle entier (A + B + C)	8,491	8,933	11,159	10,015	8,364	7,390	7,466	6,888	7,490	4,361	6,192	6,383	7,405	6,545								
Stolons (C)	2,134	2,101	3,171	3,246	2,645	2,335	2,601	1,855	2,129	1,937	3,286	2,826	2,967	2,910								
Frondes (total) (A + B)	6,357	6,832	7,988	6,769	5,719	5,055	4,865	5,033	5,361	2,424	2,905	3,557	4,438	3,625								
Frondes secondaires (B)	2,097	2,054	1,928	2,240	1,610	1,348	1,492	1,495	2,508	0,708	0,834	1,370	1,823	1,085								
Frondes primaires (A)	4,260	4,778	6,060	4,529	4,109	3,707	3,373	3,538	2,853	1,716	2,071	2,187	2,615	2,540								

Tab. II. Evolution mensuelle de la biomasse (Poids humide)

Date	10		9		8		11		8		12		10		13		10		15		10	
	Jour	Mois																				
	9	74	10	74	11	75	1	75	2	75	3	75	4	75	5	75	6	75	7	75	8	75
S = 500 cm ² Poids en grammes																						
Thalle entier (A + B + C)	32,5	32,0	40,7	38,4	30,4	28,0	29,6	28,0	29,4	18,1	23,9	23,4	27,4	23,0								
Stolons (C)	8,4	7,5	11,8	12,9	9,3	8,4	10,3	7,9	8,4	7,9	13,1	10,5	11,3	10,2								
Frondes (total) (A + B)	24,1	24,5	28,9	25,5	21,1	19,6	19,3	20,1	21,0	10,2	10,8	12,9	16,1	12,8								
Frondes secondaires (B)	7,9	7,3	6,6	8,5	6,1	5,5	6,3	6,0	6,0	3,1	3,4	4,9	7,4	3,9								
Frondes primaires (A)	16,2	17,2	22,3	17,0	15,0	14,1	13,0	14,1	11,0	7,1	7,4	8,0	8,7	8,9								

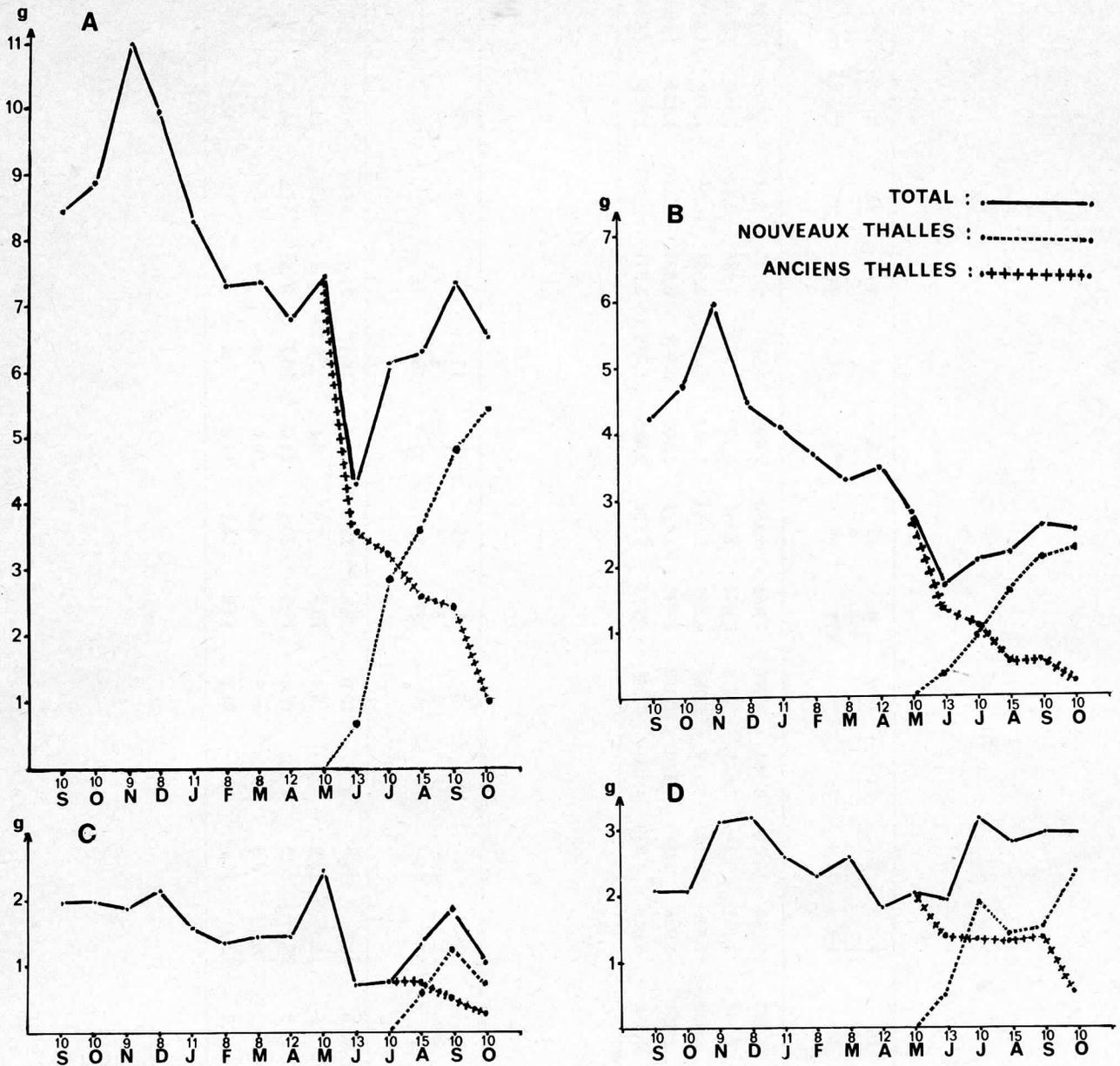


Fig. 1. Evolution mensuelle de la biomasse (poids sec, en grammes) des différents éléments du thalle. (500 cm²). A: Le thalle entier; B: Les frondes primaires; C: Les frondes secondaires (proliférations); D: Les stolons.

Tab. III. Répartition (en poids sec) du thalle entier appartenant aux deux générations végétatives présentes entre Mai et Octobre 1975

S = 500 cm ² Date	Génération ancienne		Poids sec total			génération nouvelle	
	%	poids sec (grammes)	(grammes)	poids sec (grammes)	%	poids sec (grammes)	
10 Mai 1975	100	7,490	7,490	0	0		
13 Juin 1975	80,6	3,514	4,361	0,847	19,4		
10 Juil. 1975	53,1	3,288	6,192	2,904	46,9		
15 Août 1975	41,8	2,665	6,383	3,718	58,2		
10 Sept. 1975	34,0	2,517	7,405	4,888	66,0		
10 Oct. 1975	16,7	1,090	6,545	5,455	83,3		
9 Nov. 1974	0	0	8,933	8,933	100		

Cette valeur est légèrement sous estimée, car nous ne pouvons pas évaluer les modifications de biomasse suivantes:

- Perte de poids entraînée par la sénescence des frondes (ou partie de frondes) entre le début de la croissance des nouveaux stolons (en juin) et le mois de novembre.
- Perte de poids occasionnée par le broutage de la faune ichthyologique. Nous avons constaté que quelques frondes étaient broutées par certains poissons à la fin de l'automne et au début du printemps (*Diplodus annularis*, jeunes *Boops salpa* et divers Labridés).

Nous n'avons pas pu tenir compte:

- Du poids des rhizoïdes (très fins et liés intimement à la vase et aux débris organiques) qui n'ont pu être récoltés et pesés.
- Du gain de poids entraîné par la croissance et le développement des quelques frondes primaires et secondaires sur les anciens stolons entre les mois de mai et août.

Cependant, l'ensemble de cette quantité de matière, que nous ne pouvons évaluer, nous semble inférieure à 10% de l'estimation globale.

La vitesse de production de la biomasse est très rapide de juin à novembre: en 5 mois, 95% de la production nette annuelle est élaborée, soit 44 g/mois/m². La perte de biomasse par la sénescence du thalle s'effectue en deux temps: à la fin de l'hiver, la végétation a perdu 11,159 g (novembre 74) – 6,888 g (avril 75) = 4,271 g/500 cm², (56,26 g/m²), soit 36% de la production annuelle. Le reste disparaît progressivement de mai à octobre.

Gessner et Hammer (1960) ont calculé la production primaire de *Caulerpa prolifera* en mesurant la production d'oxygène d'une surface définie de végétation au cours de quelques journées d'octobre. Ces auteurs évaluent cette production entre 3,863 g de glucose/m²/24 heures (temps couvert) et 6,666 g de glucose/m²/24 heures (beau temps). (Dans leurs tableaux de résultats: II à IV p. 159 et 160; les auteurs ont fait une erreur de conversion entre les résultats, en mg O₂, et les équivalences en carbone et en glucose. Pour cette raison, nous donnons les chiffres exacts déductibles par un calcul

simple à partir des valeurs d'oxygène). Ces valeurs nous semblent surestimées, car dans la période la plus favorable à l'algue, (octobre à novembre), nous avons enregistré un gain de poids en matière sèche de 1,484 g/m²/24 heures. Ces mêmes auteurs comparent leurs valeurs de glucose (surévaluées par les erreurs de conversions) à la production primaire d'autres végétaux marins donnée en poids sec. Notre étude montre qu'au cours d'une année, la production primaire est extrêmement inégale. Comme pour la plupart des végétaux marins, la production primaire varie considérablement d'une saison à une autre, et en fonction du cycle végétatif de chaque espèce. Ainsi, toutes les comparaisons effectuées par Gessner et Hammer avec la production primaire journalière d'algues des côtes californiennes, donnée par Blinks (1955) sont erronées.

Conclusion

La biomasse d'une pelouse dense de *Caulerpa prolifera* varie sensiblement dans l'année en fonction du cycle végétatif de l'espèce (entre 223,1 g/m² novembre et 87,22 g/m² juin – poids sec).

La production primaire est relativement élevée entre les mois de juin et de novembre, où elle peut atteindre 1,484 g/m²/24 heures (poids sec). Notre estimation de la production nette annuelle de *Caulerpa prolifera* s'élève à 235 g/m². Elle est bien comparable à celle trouvée par Grøntved (1958) sur une végétation de *Zostera marina* des côtes danoises (227 g/m²). (Cette valeur a également été obtenue par pesées comparatives de la biomasse de la végétation à différentes périodes de l'année).

Bibliographie

- Bellan-Santini, D. 1969. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux. (Etude qualitative et quantitative de la frange supérieure). *Rec. Trav. St. mar. End.* 63-47: 294 pp.
- Blinks, L. R. 1955. Photosynthesis and productivity of littoral marine algae. *J. Mar. Res.* 14: 363-373.
- Gessner, F. et L. Hammer. 1960. Die Primärproduktion in mediterranen *Caulerpa* – *Cymodocea* Wiesen. *Bot. Mar.* 2: 157-160.
- Grøntved, J. 1958. Underwater macrovegetation in shallow coastal waters. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 24: 32-42.
- Meinesz, A. 1973. Répartition de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamouroux, sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Tethys* 4: 843-858.
- Meinesz, A. 1979. Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux (Chlorophycée-Caulerpale) I – Morphogénèse et croissance dans une station des côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Bot. Mar.* 22: 27-39.

