

VOL. X

Sigurður Jónsson, Karl Gunnarsson, Jean-Paul Briane

Évolution de la nouvelle flore marine de l'île volcanique de Surtsey, Islande

HAFRANNSÓKNASTOFNUNIN MARINE RESEARCH INSTITUTE

REYKJAVÍK 1987

RIT FISKIDEILDAR

Published by the Marine Research Institute, Reykjavík

EDITOR: UNNSTEINN STEFÁNSSON

Correspondence concerning back issues and exchange of the journal for other publications should be addressed to the Librarian, Marine Research Institute, Skúlagötu 4, Reykjavík.

Printed by Prentsmiðja Hafnarfjarðar hf.

Évolution de la nouvelle flore marine de l'île volcanique de Surtsey, Islande

par Sigurður Jónsson¹, Karl Gunnarsson^{1, 2}, Jean-Paul Briane³

² Institut de Recherche Marine, Skúlagata 4, Reykjavík.

RÉSUMÉ

Surtsey est née d'une série d'éruptions sous-marines au cours de la période 1963-1967. Des études sur la colonisation par les algues marines ont commencé dès la formation des côtes rocheuses. Les observations présentes ont été effectuées en 1980, 1983 et 1984, en insistant sur l'aspect communautaire. L'analyse factorielle des correspondances et la classification ascendante hiérarchique ont été appliquées à des données de recouvrement obtenues par la méthode photogrammétrique pour la zone sublittorale et par celle de relevés classiques pour la zone littorale. Au cours de ces travaux 56 espèces et groupes d'algues ont été identifiés à Surtsey. Le recouvrement algal était environ 64% dans la zone littorale et 40% dans la zone sublittorale. Dans la zone littorale deux communautés algales sont mises en évidence: la première, supérieure, dominée par Ulothrix, accompagné par Blidingia, Enteromorpha et Urospora, et la seconde, dominée par des Diatomées coloniales en association avec Petalonia fascia, Porphyra umbilicalis, Ectocarpus fasciculatus, Alaria esculenta et Antithamnion floccosum. Ces deux types de communautés ont été observés dans cette zone depuis le début de la colonisation. La diversité spécifique était faible et les herbivores absents dans la zone littorale. Dans la zone sublittorale, l'analyse factorielle des correspondances, basée sur 228 relevés et sur 17 espèces, a permis de démontrer l'existence de deux communautés majeures: la première, située à faible profondeur, entre 0 et 15 m, dominée par Alaria esculenta en association avec Porphyra miniata, Laminaria hyperborea, Desmarestia aculeata, Polysiphonia urceolata et Chorda tomentosa, et la seconde, plus profonde, localisée entre 20 et 30 m, dominée par des algues rouges, Phycodrys rubens, Lomentaria orcadensis, Conchocelis sp. et Delesseria sanguinea. Le maximum de diversité spécifique s'observe entre 5 et 20 m. Le broutage par les herbivores se revèle insignifiant. Des Diatomées, en association avec des algues brunes filamenteuses, couvrant approximativement 25% du substrat rocheux avec une fréquence de 90%, ont été observées à toutes les profondeurs, jusqu'à 30 m, représentant la limite inférieure de la végétation algale. Les Corallinacées encroûtantes n'ont pas encore colonisé l'île, alors que parmi les immigrants se trouvent des espèces, parfois abondantes, qui sont rares ou absentes dans la flore marine de l'Islande.

L'isolement de l'île, l'abrasion marine, l'ensablement et surtout l'instabilité de la côte rocheuse, qui a localement reculé de 350 m environ en 13 ans, constituent probablement les facteurs essentiels limitant la colonisation algale à Surtsey. L'origine de la flore marine de Surtsey, le mode de dissémination des colonisateurs, leur implantation et l'évolution du peuplement, compte tenu de la flore régionale, font l'objet de discussions.

Mots clés: colonisation, algues marines benthiques, structure communautaire, île vierge volcanique, Atlantique Nord.

¹ Laboratoire de Biologie Végétale Marine, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 7, Quai Saint Bernard, 75230 Paris-Cedex 05.

³ Laboratoire de Systématique et Ecologie Végétale, Bât. 362, Université de Paris XI, 91405 Orsay.

ABSTRACT: Development of the new marine algal flora on the volcanic island of Surtsey, Iceland

Surtsey was formed south of Iceland, by a series of sub-marine eruptions, during the years 1963–1967. Investigations of the marine algal colonization started when rocky shores began to build up in 1964. Studies of the marine algal colonization of an entire virgin island had not been attempted before. At present the southern part of the island is bordered by lava cliffs, whereas the shores on the northern part are composed of sandy beach in alternance with boulder shores. The substratum in the sublittoral zone is composed of large boulders imbedded in gravel and sand with the proportion of sand increasing as one proceeds to deeper water. The shoreline of the island is constantly changing. Several hectars of the original island have eroded away by the action of the sea. The erosion has been most severe in the southern part where the rocky shore has retreated considerably.

The present study was carried out in 1980, 1983 and 1984, with emphasis on community structure, but an effort was also made to record all algal species present. Quantitative data were obtained by direct cover measurements in the littoral zone. In the sublittoral zone data were obtained by photographing 40×60 cm quadrats. Percentage cover was then derived from the photographs. Factorial analysis of correspondence (FAC) and cluster analysis were applied to the quantitative data.

During the survey 56 algal taxa were found, 18 of which had not been previously found in Surtsey. On the other hand many species that already had made their appearance, were not found during the present study. The algal cover was about 64% in the littoral zone and 40% in the sub-littoral one.

The most important algal groups in the littoral zone are *Ulothrix* and diatoms, together accounting for about 80% of the algal cover. In the littoral zone two algal communities were recognized by FAC: an upper one, dominated by *Ulothrix* associated with *Blidingia*, *Enteromorpha* and *Urospora*, and a lower one dominated by colonial diatoms in association with *Petalonia fascia*, *Porphyra umbilicalis*, *Ectocarpus fasciculatus*, *Alaria esculenta* and *Antithamnion floccosum*. These communities correspond to a green and a brown belt that can easily be seen in the field. The same communities have been observed in the littoral zone since the beginning of the colonization. Species diversity was highest at the mid tide level but is generally low. No herbivores were observed in the littoral zone. The littoral flora is composed of annual species that presumably recolonize the zone each year. The vegetation is thus still at its initial stage of development and will probably not develop further until the substratum has become more stable.

The most important species in the sublittoral zone are diatoms, filamentous brown algae and Alaria esculenta jointly making up about 80% of the algal cover. In the sublittoral zone FAC, based on 228 samples and 17 species, now shows two major communities: a shallow water community located between 0 and 15 m depth, dominated by Alaria esculenta in association with Porphyra miniata, Laminaria hyperborea, Desmarestia aculeata, Polysiphonia urceolata and Chorda tomentosa, and a deep water community situated between 20 and 30 m depth, dominated by the red algae, Phycodrys rubens, Lomentaria orcadensis, Conchocelis and Delesseria sanguinea. The maximum species diversity was observed between 5 and 20 m depth. Grazing in the sublittoral is so far insignificant. Diatoms in association with filamentous brown algae, covering about 25% of the rock surfaces with a frequency of 90%, were observed at all depth ranges, down to 30 m, which was the lower limit of the algal vegetation. No crustose corallines have colonized the island, but among the invaders, species which are rare or absent in the Icelandic flora, are in some cases relatively abundant. The development of the sublittoral vegetation has been faster than the littoral one as is shown by the occurrence of perennial plants that have persisted in Surtsey for many years.

A total of 69 species of chloro-, phaeo- and rhodophyceae have been found in the island since its formation, but many of the species previously found have not been met with again. The species number increased rapidly during the first four years after the eruption and reached about 30 species in 1968, but since then only slight increase has been observed. The number of species found each year is now about 40.

It is recognized that for some algae the distance from nearby islands may be a barrier to colonization, but experiments have shown that small particles are easily transported to Surtsey by

ocean currents. Animals and floating objects may also be involved in the transport of algae to the island.

The factors controlling the algal colonization of Surtsey are believed to be the isolation of the island, the scouring and burial action of sand, and not least the instability of the shore which has locally retreated about 350 m in a period of 13 years. The origin of Surtsey's marine flora, the dispersal of the immigrants, their mechanisms of settlement and the evolution of the colonization are discussed with reference to adjacent floral areas.

INTRODUCTION

Une occasion pour étudier le peuplement par les algues marines benthiques d'une île volcanique initialement vierge a été offerte par l'avènement de Surtsey, au sud de l'Islande, en 1963. L'éruption sous-marine qui a donné naissance à cette île a duré jusqu'à 1967, créant finalement, sur un fond de 120 m de profondeur, une terre isolée de 2,8 km² de superficie, en grande partie entourée de côtes rocheuses basaltiques (Thórarinsson *et al*, 1964; Jakobsson et Moore, 1980).

Peu d'études ont été faites sur la colonisation algale de substrats vierges d'origine volcanique, et, apparemment, il n'existe aucune étude d'une île volcanique entière. Les seules que l'on possède concernent des coulées de lave au contact direct avec une flore établie. Dawson (1954) dans une étude ponctuelle à l'Île San Benedicto dans le Pacifique, au large du Mexique, a noté une certaine différence floristique sur des coulées de lave d'âge différent. Aux Îles Hawaii, Doty (1967) a suivi pendant 7 ans le développement de la biocénose intertidale sur plusieurs coulées de lave vierge, comparativement à des populations voisines établies sur des substrats anciens; des stades successifs de l'évolution de la colonisation ont été saisis jusqu'à un stade quasiclimacique, le facteur limitant étant, selon l'auteur, l'instabilité du substrat. Enfin, quelques observations ont été faites sur la colonisation algale des coulées de lave sousmarines à Jan Mayen (Gulliksen, 1974); après deux ans, cinq espèces d'algues ont été trouvées, dont trois non rencontrées sur le substrat voisin ancien. Aucune observation de la recolonisation algale ne semble avoir été effectuée à Krakatau, après l'explosion de 1883 qui avait détruit toute vie dans l'île (van Leeuwen, 1929).

Les recherches sur la dynamique du peuplement algal des côtes de Surtsey ont commencé dès 1964, sur un substrat rocheux âgé de 4 à 5 mois, et ont été poursuivies assez régulièrement jusqu'à présent (Hallsson, 1966; Jónsson, 1966, 1967, 1968, 1970 a, 1970 b, 1972; Jónsson et Gunnarsson, 1982). Elles ont permis de recenser les espèces immigrantes, leur ordre d'arrivée, et leur installation dans le nouveau milieu, tant littoral que sublittoral, en fonction de l'évolution morphologique des côtes. Elles ont montré que la colonisation algale d'une île volcanique comme Surtsey est un long processus lié à l'abrasion marine et à l'isolement de l'île. En effet, en 1977, après 14 ans, la colonisation présentait encore des caractères pionniers, en particulier dans la zone littorale.

Au cours des dernières campagnes effectuées en 1980, 1983 et 1984, nous avons tenu compte surtout de la structure communautaire du peuplement. Les données ont été traitées au moyen de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) et de la classification ascendante hiérarchique (CAH).

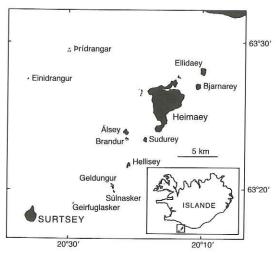


Fig. 1. Localisation de Surtsey dans l'archipel des Îles Vestman (isl. Vestmannaeyjar) au sud de l'Islande. (Location of Surtsey in the Vestmannaeyjar archipelago, off the south coast of Iceland.)

CONDITIONS DE L'ENVIRONNEMENT

Surtsey (63° 18′ N, 20° 36′ W) est située dans l'archipel des Îles Vestman (isl.: Vestmannaeyjar), à 5 km au sud-ouest de l'îlot de Geirfuglasker et à 30 km environ de la côte sud de l'Islande (fig. 1). Heimaey, la plus grande de ces îles, est à 20 km de Surtsey. Toutes les îles de l'archipel sont d'origine volcanique d'âge postglaciaire ou tardiglaciaire (Jakobsson, 1968).

L'île est actuellement pyriforme, sa partie pointue étant orientée approximativement vers le nord (fig. 2). Cette portion de l'île est formée d'une plage de sable et de galets, protégée au nord-ouest par un cordon littoral. La plage constitue une côte basse, inondée au moment des grandes marées et des tempêtes d'hiver. La présence de bois flottés au niveau des laisses, environ 5 m au-dessus du niveau moyen de la mer, témoigne de ces inondations. La partie méridionale de l'île, formée d'un bouclier basaltique semi-circulaire, est entourée de falaises d'une hauteur de 15 à 30 m environ,

plongeant à pic dans la mer. Localement, ces falaises sont bordées de talus de gros blocs de lave et de rochers émoussés. Toute cette partie de la côte est inaccessible à pied, sauf une parcelle à l'est où nous avons effectué nos observations littorales. La figure 3 montre la modification des lignes de rivage de Surtsey, entre 1967 et 1980 (Calles et al., 1982). Il apparait qu'il n'existe pratiquement aucun point stable le long des côtes, et que l'érosion marine a été particulièrement intense dans la zone des falaises qui ont localement reculé de 350 m environ. Les côtes de Surtsey présentent donc les caractères d'un milieu en perpétuel rajeunissement.

Le fond, au large des côtes rocheuses de Surtsey, accuse une certaine uniformité (fig. 5). Jusqu'à 5 m de profondeur il est parsemé de grands blocs entassés, analogues à ceux formant le talus au pied des falaises. Au delà, jusqu'à 15 m, on rencontre des rochers, souvent enfouis dans le sable ou le gravier, enfin, le sable devient dominant. A 30 m environ le fond se continue par une pente raide jusqu'au fond initial, à 120 m. Au nord de l'île prédomine un fond de sable, sujet à des avalanches sous-marines. Des hauts-fonds, actuellement à 30-40 m de profondeur, existent dans les eaux de Surtsey (fig. 4). Deux d'entre eux, Syrtlingur et Jólnir, correspondent aux îles satellites qui ont atteint une altitude de 90 m au-dessus du niveau de la mer avant de disparaître, alors que la troisième, Surtla, correspond à une île avortée dont l'activité est restée purement sous-marine (Jakobsson et Moore, 1980). Le sable provenant de ces îles, ainsi que de Surtsey elle-même, est en perpétuel mouvement et contribue à l'ensablement et à l'abrasion du substrat rocheux.

Les côtes de Surtsey sont directement exposées à la grande houle de l'Atlantique Nord. Le ressac s'y fait sentir de façon perement, de gros . Toute ssible à s avons . La fignes de 80 (Caln'existe ong des été parone des e 350 m ésentent erpétuel

euses de iformité ur il est ntassés, au pied on rens dans le devient se conau fond édomine alanches actuelleexistent). Deux rresponnt une alau de la que la une île ourement e, 1980). si que de

ement exatlantique açon per-

el mouvet et à l'a-

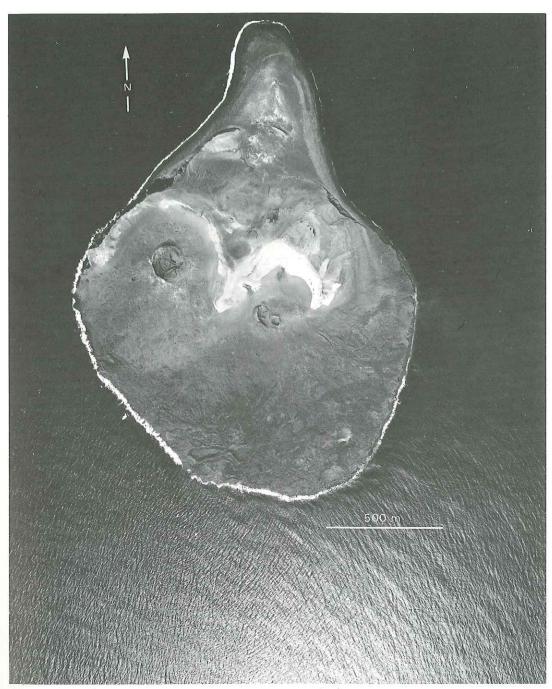


Fig. 2. Vue aérienne verticale de Surtsey le 21 juillet 1981, montrant les falaises basaltiques dans la moitié sud de l'île et la grande plage de sable au nord; photographie du Service Géodésique de l'Islande (Landmælingar Íslands). (Vertical aerial photograph of Surtsey, July 21, 1981 showing the lava cliffs in the southern part of the island and the sand beach in the northern part. Photo by the Icelandic Geodetic Survey.)

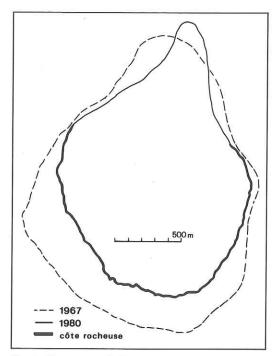


Fig. 3. Changement de lignes de rivages à Surtsey entre 1967 et 1980 montrant le recul des falaises basaltiques (modifié d'après Calles *et al.* 1982).

(Coastal changes in Surtsey between 1967 and 1980 showing the retreat of the rocky shore; modified after Calles et. al. 1982.)

manente, en particulier le long des falaises.

Les marées sont de type semi-diurne, leurs amplitudes, connues pour Heimaey, sont comprises entre 0,10 m et 2,62 m au moment des vives eaux, et entre 0,88 m et 1,92 m lors des mortes eaux (Anonymus, 1979). L'archipel est balayé par les courants des marées auxquels s'ajoute le flux d'une masse d'eau d'origine atlantique longeant la côte méridionale de l'Islande, d'est en ouest, à la vitesse moyenne de 7 km par jour (Hermann et Thomsen, 1946).

Le maximum des températures moyennes mensuelles de ces eaux en surface se situe en août à 11,1 C°, le minimum en janvier-février à 5,5 C° (fig. 4). Durant l'éruption, la température des eaux s'est élevée à proximité de Surtsey (Malmberg, 1965),

mais ce réchauffement n'a pas affecté la végétation algale des îles voisines.

La salinité des eaux de Surtsey se situe autour de 35‰. Selon Stefánsson (1966) la teneur en silice de l'eau de mer, au moment de l'éruption, a été multipliée par trois, alors que celle du nitrate et du phosphate n'a pas sensiblement changé. Toutefois, l'augmentation en silice n'a pas influencé la production primaire planctonique près de l'île, probablement à cause de l'intense turbulence des eaux (Stefánsson, *loc. cit.*). Actuellement, les eaux dans la région de Surtsey comptent parmi les plus productives dans l'Atlantique Nord (Thórdardóttir, 1976).

Ces données suggèrent que les eaux de Surtsey sont riches en éléments nutritifs, favorables au développement algal.

Par contre, des mesures ont permis de mettre en évidence une atténuation de la transparence des eaux à proximité de

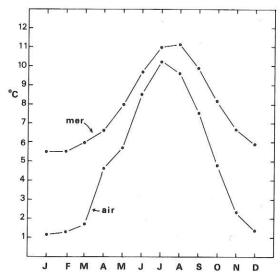


Fig. 4. Températures moyennes mensuelles des eaux de surface (mer) et de l'air (air) aux Îles Vestman; d'après des données d'une période de 30 ans (1900–1930). Selon Stefánsson (1961).

(Seasonal changes in air and surface water temperatures in the Vestmannaeyjar archipelago; monthly means based on observations from 1900–1930. From Stefánsson (1961).)

se situe 1966) la moment ar trois, osphate outefois, uencé la près de ense turit.). Acgion de

eaux de nutritifs,

producdardótt-

ermis de on de la mité de

N D

des eaux de nan; d'après 1900–1930).

eratures in the

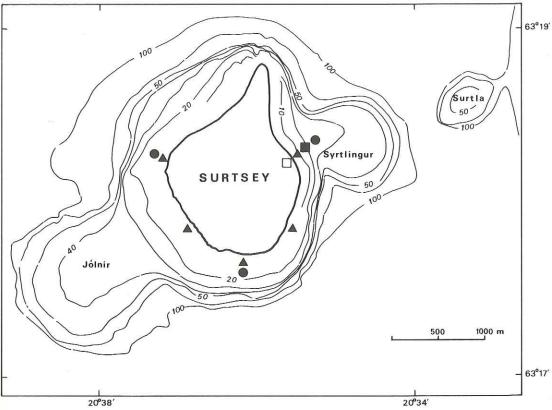


Fig. 5. Carte bathymétrique des abords de Surtsey en 1985 montrant les haut-fonds de Surtla, Syrtlingur et Jólnir; sites d'études en 1980 (▲), 1983 (□, ■) et 1984 (●); d'après document inédit du Service Hydrographique de l'Islande (Sjómælingar Íslands), avec autorisation.

(Bathymetric map of the area surrounding Surtsey in 1985 showing the shoals Surtla, Syrtlingur and Jólnir; sampling sites in 1980, 1983 and 1984 are indicated. After unpublished data, with permission from the Icelandic Hydrographic Service.)

Surtsey lors de l'éruption (Malmberg, 1968).

Cette constatation rejoint probablement celle relative à la turbidité observée actuellement en plongée, et réduisant considérablement la visibilité sous-marine. Il est évident que cette turbidité ne favorise pas la pénétration de la lumière dans l'eau, et peut donc constituer un facteur limitant pour la végétation benthique.

MÉTHODES

Les travaux de terrain ont été faits à partir du navire océanographique islandais "Árni Friðriksson" de l'Institut de Recherche Marine, Reykjavík, au cours de trois campagnes: du 27 juillet au premier août 1980, du 26 au 30 juillet 1983 et du 25 au 29 juin 1984. Les stations étudiées autour de l'île sont portées sur la figure 5. Un double objectif était assigné aux travaux de terrain: récolter des algues pour connaître la diversité de la flore, et établir des relevés pour préciser le degré de recouvrement de la végétation. Une bonne partie du matériel récolté a été identifiée à l'état vivant, le reste ayant été placé en eau de mer formolée à 5% et déterminé plus tard. La

nomenclature des algues suit celle de Caram et Jónsson (1972) et de Jónsson et Gunnarsson (1978), remaniée dans quelques cas (Papenfuss, 1945; Kornmann et Sahling 1985).

La zone littorale, seulement accessible à l'est de l'île, a fait l'objet d'explorations floristiques au cours des trois missions successives. Des relevés ont été faits en 1983 selon une corde tendue le long de l'estran (inclinaison 9°), allant de la limite supérieure visible de la végétation jusqu'au niveau des basses mers. Les relevés ont été réalisés à des intervalles de dénivellement de 40 cm le long de ce transect, en précisant les niveaux, soit au total 12 relevés, chacun dans un cadre 25 × 25 cm, subdivisé en 25 quadrats. Une espèce se trouvant aux points d'intersection est affectée d'un taux de recouvrement de 4% et de 0,5% si elle se trouve à l'intérieur des quadrats.

La zone sublittorale a été explorée par plongée. Pour chaque profondeur, deux plongeurs ont effectué l'échantillonnage floristique et faunistique, tandis que deux autres faisaient des clichés photographiques en couleur, selon la méthode photogrammétrique (Littler et Murray, 1975; Tableau I). L'appréciation du recouvrement des algues a été faite en projetant les diapositives obtenues sur un écran subdivisé en 100 quadrats, l'espèce se trouvant aux points d'intersection recevant 1% de recouvrement et 0,5% en dehors des intersections. Les diapositives ont permis de reconnaître facilement 17 espèces et groupes d'algues, c'est-à-dire l'essentiel de la macroflore (cf. fig. 13).

Au total, 228 relevés ont ainsi pu être analysés.

Les données ont été traitées par l'analyse factorielle des correspondances et la classification ascendante hiérarchique (Benzécri et al., 1973). Cette analyse a été appliquée aux espèces et aux relevés. La

TABLEAU I.

Nombre de relevés photographiques (40 × 60 cm)
par localité et par profondeur obtenus à Surtsey en 1980
et 1984.

Station	Année	Profondeur (m)						
		1	5	10	15	20	25	30
Est:	1980	10	11	17	11	6	6	3
	1984	-	-	9	27	=	-	_
Ouest:	1980	_	-	-	7	7	-	13
	1984	=	-	-	- T	_	s - 5	_
Sud-Ouest: .	1980	-	-	10	12		7	_
	1984	-	=	-	-	$0 \longrightarrow 0$	_	-
Sud:	1980	-	-	-	11	8	_	6
	1984	_	=	700	7	3		6
Sud-Est:	1980	-	-	-	_	\sim	_	<u> </u>
	1984	_	_	9	5	9	-	8

méthode permet d'évaluer la structure communautaire de la biocénose. Les données ont été traitées en présence-absence et en présence-abondance. La métrique usitée est celle de χ^2 . Le littoral et le sublittoral ont été étudiés séparément. A chaque relevé du sublittoral ont été assignés dans le fichier d'entrée les caractères suivants: station, profondeur, date d'observation et numéro du relevé. Les fractions de recouvrement ont été ramenées à l'unité. Les calculs ont été exécutés par l'ordinateur UNIVAC 1110 du Centre de Calcul d'Orsay, Université de Paris XI.

La diversité spécifique (H_s) d'une communauté permet d'évaluer globalement d'éventuelles variations de la structure de celle-ci dans le temps et dans l'espace. L'indice de Shannon-Weaver (Shannon et Weaver, 1949; Pielou, 1966 a) a été calculé pour toutes les profondeurs et niveaux et pour les différentes périodes d'observations, selon la formule suivante:

$$H_s = -\sum_{j=1}^{s} \frac{Nj}{N} \ln \frac{Nj}{N}$$

où Nj, N et s sont respectivement le recouvrement de l'espèce j, le recouvrement total des espèces et le nombre total des es60 cm) y en 1980

y en 1960

- -7 -- -

-

données ce et en e usitée ablittoral aque res dans le ants: staation et

s de renité. Les rdinateur e Calcul

une combalement acture de ace. L'inannon et té calculé iveaux et

'observa-

ent le reuvrement tal des espèces, In étant le log nat. Cet indice varie en fonction du nombre d'espèces recensées et du recouvrement de chacune de ces espèces, ce qui rend son utilisation peu sûre dans la comparaison de milieux à richesse spécifique très dissemblable. Pour apprécier des différences de diversité spécifique il conviendrait mieux d'utiliser l'indice de l'équitabilité, qui doit à sa qualité de rapport d'être un terme de comparaison plus rigoureux. Cet indice (J) est calculé selon la formule:

$$J = \frac{H_s}{\ln s}$$

J (équitabilité) variant entre 0 et 1 (Pielou, 1966 b). La valeur D = 1-J peut être utilisée pour estimer la dominance (Gray, 1979). Une faible équitabilité traduit une répartition très irrégulière des effectifs entre les espèces et souligne des phénomènes de forte dominance (D).

La terminologie de Lewis (1964) a été adoptée pour la division bionomique. Le terme "zone sublittorale", qui correspond à celui de l'étage infralittoral généralement utilisé en France, avait déjà été employé par Pruvot (1898) et Beauchamp (1914) pour les côtes de la Manche.

RÉSULTATS

1. Etude floristique

Le tableau II donne la liste des espèces et des groupes d'algues marines benthiques trouvés à Surtsey en 1980, 1983 et 1984, et leur répartition autour de l'île (stations) et par profondeur, ainsi que leur état de fructification. Il s'agit de 19 espèces de Rhodophycées, 16 de Phéophycées, 16 de Chlorophycées, des Cyanophycées et des Diatomées. Les Cyanophycées étaient représentées par Oscillatoria sp. et

Pleurocapsa amethystae Rosenv., espèces épiphytes, et par Oscillatoria (Trichodesmium)? erythraea (Ehrenberg) Kützing formant sur le fond des faisceaux de trichomes rouge pourpre, extrêmement fragiles. Les Diatomées coloniales représentées par le Navicula ramosissima (Agardh) Cleve étaient très fréquentes sur le substrat dur, alors que diverses espèces de Biddulphia, Grammatophora, Isthmia, Licmophora, Navicula, Rhabdonema, Fragilaria et Synedra se trouvaient surtout en épiphytes.

Parmi les *Ulothrix* une espèce a donné une réaction positive au lugol-lactophénol et correspond donc probablement à *l'Ulothrix speciosa* (Carmichael) Kützing (Lokhorst, 1978). Les autres *Ulothrix*, appartenant au moins à deux espèces, sont désignés *Ulothrix II* et *Ulothrix III*.

Le nombre d'espèces colonisatrices n'a pas varié beaucoup au cours de la période d'observation: 43 en 1980, 37 en 1983 et 42 en 1984. Quant à la composition de la flore, quelques variations ont été enregistrées. En 1980 la flore s'est enrichie de 10 espèces par rapport aux observations précédentes (Jónsson et Gunnarsson, 1982): Sphacelaria radicans, Bryopsis plumosa, Oscillatoria? erythraea sur un substrat rocheux, Ectochaete wittrockii dans les parois du Sphacelaria radicans, Phaeostroma pustulatum, Entoderma viride et Epicladia flustrae, dans les parois des Bryozoaires, Ectocarpus fasciculatus, Rhodochorton spetsbergense et Porphyropsis coccinea, sur le stipe du Laminaria hyperborea, cette dernière espèce ayant aussi été rencontrée sur le Desmarestia aculeata et le Styela rustica L. (Ascidies). En 1983, onze espèces, y compris l'Oscillatoria ? erythraea n'apparaissaient pas dans l'effectif de Surtsey, dont 6 espèces parmi les colonisateurs de 1980, alors que 5 espèces nouvelles pour l'île ont été détectées: Audouinella membranacea et Erythropeltis subintegra, en-

TABLEAU II.

Liste des algues marines benthiques trouvées à Surtsey en 1980, 1983 et 1984, leur localisation autour de l'île (E = est, SE = sud est etc.) et la profondeur où on les a observées, en mètres; litt.: zone littorale; ♂: anthéridies; ⊕: carpospores; ⊕: tétraspores; ○: monospores; P: zoïdocystes pluriloculaires; U: zoïdocystes uniloculaires; z: zoospores ou/et gamètes.

CYANOPHYCÉES: 1980, E: litt., 5, 10; S: 15, 20; SW: 15, 20, 25; W: 10, 15; 1983, litt.; 1984, litt.

RHODOPHYCÉES:

- Chromastrum secundatum (Lyngb.) Papenf. (= Kylinia secundata (Lyngb.) Papenf.); \oplus ; 1980, E: 10.
- Audouinella membranacea (Magnus) Papenf.
- (= Rhodochorton membranaceum Magnus); ⊕; 1983, E: 10, 15, 20; 1984, S: 30.
- Rhodochorton purpureum (Lightf.) Rosenv.; ⊕; 1980, W: 15; 1983, E: 5.
- Rhodochorton spetsbergense (Kjellm.) Kjellm.
- (= Rhodochorton penicilliformis (Kjellm.) Rosenv.); ⊕; 1980, W: 15; 1983, E: 15.
- Rhodophysema elegans (J. Ag.) Dixon; ⊕; 1980, W: 10; 1984, E: 10.
- Callophyllis cristata (C. Ag.) Kütz.; 1980, E: 10, 15, 20; 1983, E: 15; 1984, E: 10.
- Lomentaria clavellosa (Turn.) Gaill.; ⊕; 1980, E: 5, 10, 15; S: 15; 1983, E: 5, 10, 15, 20; 1984, E: 10, 15; SE: 15, 20.
- Lomentaria orcadensis (Harv.) Taylor; ⊕; 1980, E: 5, 10, 15, 20, 25; S: 15, 20; SW: 10, 15, 20; W: 15, 20; 1983, E: 5, 10, 15, 20; 1984, E: 10, 15, 20; SE: 15, 20, 30; S: 15, 20, 30; W: 15, 20.
- Antithamnion floccosum (O. F. Müll) Kleen.; ⊕; 1980, E: 5, 20; S: 15, 20, 30; SW: 10, 15, 20; W: 10, 15; 1983, E: litt., 5, 10, 15, 20, 30; 1984, E: litt., 5, 10, 15, 20, 30; SE: 5, 10, 20, 30; S: 10, 15, 20, 30; W: 10, 15, 20, 30.
- Antithamnion plumula (Ellis) Thur.; ⊕; 1980, E: 20; W: 15, 20; 1983, E: 15, 20; 1984, E: 10.
- Delesseria sanguinea (Huds.) Lamour.; 1980, E: 10, 15, 20, 25, 30; S: 15, 20; W: 15, 20, 25, 30; 1983, E: 10, 15, 20, 25; 1984, E: 15, 20; SE: 20, 30; S: 20, 30; W: 15, 20, 30.
- Phycodrys rubens (L.) Batt.; 1980, E: 5, 10, 15, 20, 25, 30; S: 20, 30; SW: 20, 25; W: 15, 20, 25; 1983, E: 15, 20; 1984, E: 10, 15, 20; SE: 15, 20, 30; S: 15, 20; W: 15, 20, 30.
- Polysiphonia urceolata (Dillw.) Grev.; ♂,⊕,⊕; 1980, E: 5, 10, 15; S: 15, 20; SW: 10, 15, 20; W: 10, 15, 20, 25; 1983, E: litt., 10, 15, 20; 1984, E: 5, 10, 15, 20, 30; SE: 5, 10, 15, 20, 30; S: 15, 20, 30; W: 10, 15, 20.

- Erythropeltis subintegra (Rosenv.) Kornm. et Sahling (= Erythrocladia subintegra Rosenv.); 1983, E: 15. Porphyropsis coccinea (Aresch.) Rosenv.; 1980, E: 20;
- W: 10, 15, 20; 1984, E: 10; SE: 30; S: 30. Porphyra umbilicalis (L.) J. Ag.; O; 1980, E: litt.; 1983, E: litt.; 1984, E: litt.
- Porphyra miniata (C. Ag.) C. Ag.; 1980, E: 5, 10; S: 15, 20; SW: 10, 15; W: 5, 10, 15, 20, 25; 1983, E: litt., 5, 10, 15, 20; 1984, E: litt., 5, 10, 15; SE: 5, 10; S: 15, 20
- Conchocelis sp.; \oplus ; 1980, E: 20, 30; S: 15, 20, 30; SW: 20; W: 10, 15, 20, 30; 1983, E: 5, 10, 15, 20; 1984, E: 10, 15, 20; SE: 15, 20, 30; S: 15, 20, 30; W: 15, 30.
- DIATOMÉES; 1980, E: litt., 5, 10, 15, 20, 25, 30; S: 15, 20, 30; SW: 10, 15, 25; 1983, E: litt., 5; 1984, E: litt., 5, 10, 15, 20; SE: 5, 10, 20, 30; S: 10, 15, 20, 30; W: 15, 30.

PHÉOPHYCÉES

- Ectocarpus fasciculatus Harv.; P; 1980, E: litt., 5; S: 15; W: 15, 20; 1983, E: litt.; 1984, E: 10, 15, 20; SE: 10, 15.
- Ectocarpus siliculosus (Dillw.) Lyngb. (= E. confervoides (Roth.) Le Jolis); P; 1984, E: litt., 5, 10; SE: 5, 15, 20; S: 10, 20, 30.
- Giffordia granulosa (Smith) Hamel; P; 1980, E: 5; S: 15; SW: 10, 15; W: 10, 15.
- Giffordia ovata (Kjellm.) Kylin; P; 1984, E: 10.
- Giffordia secunda (Kütz) Batt.; P; 1984, E: 10, 15, 20; SE: 10, 20, 30; S: 10; W: 10, 15.
- Giffordia recurvata sensu Kuck. ex Cardinal; P; 1980, W: 15.
- Petroderma maculiforme (Wollny) Kuck.; P; 1983, E:
- Phaeostroma pustulosum Kuck.; P; 1980, S: 15; 1983, E: 15; 1984, E: 10, 15.
- Leptonematella fasciculata (Rke.) Silva; P; 1984, E: 15. Desmarestia ligulata (Lightf.) Lamour.; 1980, E: 5, 10, 20; 1983, E: 20; 1984, E: 10, 15.
- Desmarestia viridis (O. F. Müll.) Lamour.; U; 1980, E: 10; W: 5, 10; 1983, E: 10, 20; 1984, E: 10, 15, 20, 30; SE: 15, 20; S: 15, 20; W: 10, 20.
- Desmarestia aculeata (L.) Lamour.; 1980, E: 10, 20; S: 20; SW: 20; W: 10, 15, 20, 25.
- Haplospora globosa Kjellm.; O; 1984, E: 20, 30; SE: 10, 20; S: 20; W: 20.
- Sphacelaria radicans (Dillw.) C. Ag.; U; 1980, S: 20; W: 15; 1983, E: 15; 1984, E: 10, 20; SE: 20; S: 20; W: 20
- Petalonia fascia (O. F. Müll.) Kuntze; P; 1980, E: litt., 30; 1983, E: litt.; 1984, E: litt.
- Petalonia zosterifolia (O. F. Müll.) Kuntze; P; 1980, E: litt.; 1983, E: litt., 1984, E: litt.

t Sahling 3, E: 15. 30, E: 20;

E: litt.;

5, 10; S: 3, E: litt., 10; S: 15,

, 30; SW: ; 1984, E: V: 15, 30.

25, 30; S: ; *1984*, E: 15, 20, 30;

., 5; S: 15; 0; SE: 10,

E. confer-5, 10; SE:

0, E: 5; S: 10.

10, 15, 20; l; P; *1980,*

; 1983, E:

: 15; *1983*,

984, E: 15. 9, E: 5, 10,

U; 1980, E: , 15, 20, 30;

E: 10, 20; S:

20, 30; SE:

1980, S: 20; 0; S: 20; W:

980, E: litt.,

; P; 1980, E:

Chorda filum (L.) Stackh.; 1980, E: 5, 10; S: 15; SW: 10, 15; W: 5, 10, 20; 1983, E: 5.

Chorda tomentosa Lyngb.; U; 1980, E: 5, 10; SW: 10; 1984, E: 5, 10, 15; SE: 5, 10, 20; S: 15, 20; W: 10, 20.

Laminaria hyperborea (Gunn.) Foslie; U; 1980, E: 5, 10, 15, 20, 25, 30; S: 15, 20, 30; SW: 25; W: 10, 15, 20, 25, 30; 1983, E: 15, 20, 25; 1984, E: 15; SE: 30; S: 30.

Alaria esculenta (L.) Grev.; U; 1980, E: litt., 5, 10, 15, 20; S: 15, 20, 30; SW: 15, 20, 25; W: 5, 10, 15, 20, 25; 1983, E: litt., 5, 10, 15; 1984, E: litt., 5, 10, 15; SE: 5, 10, 15, 20, 30; S: 10, 15, 20, 30; W: 10, 15, 20, 30.

CHLOROPHYCÉES

Codiolum sp.; 1980, E: litt.; 1983, E: litt.; 1984, E: litt. Ulothrix speciosa (Carmich. ex Harvey in Hook) Kütz.; 1980, E: litt.; 1983, E: litt.; 1984, E: litt. Ulothrix II; Z; 1980, E: litt.; 1983, E: litt.; 1984, E: litt. Ulothrix III; Z; 1980, E: litt.; 1983, E: litt.; 1984, E:

Urospora penicilliformis (Roth.) Aresch.; Z; 1980, E:litt., 5; W: 20; 1983, E: litt.; 1984, E: litt., 5, 10, 15;SE: 20.

Urospora wormskioldii (Mert.) Rosenv.; Z; 1984, E: 5, 10, 15, 20, 30; SE: 10, 15.

Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag.; 1984, E: 5, 15. Spongomorpha aeruginosa (L.) Hoek; Z; 1983, E: litt. Bryopsis plumosa (Huds.) C. Ag.; 1980, W: 10.

Derbesia marina (Lyngb.) Sol.; Z; 1980, E: 10, 20; S: 15, 20, 30; SW: 10; W: 20, 25; 1984, S: 15, 30; W: 20. Ectochaete wittrockii (Wille) Kylin; Z; 1980; W: 15, 20. Entoderma viride (Rke.) Lagerh.; Z; 1980, W: 15, 20. Epicladia flustrae Rke.; 1980, W: 15, 20.

Pseudentoclonium submarinum Wille; 1980, E: litt.; S: 15.

Blidingia minima (Kütz.) Kylin; 1983, E: litt. Enteromorpha prolifera (O. F. Müll.) J. Ag.; Z; 1980, E: litt.; 1983, E: litt.; 1984, E: litt.

Monostroma grevillei (Thur.) Wittr.; Z; 1980, E: 5; S: 15; SW: 10; W: 10, 15, 20; 1983, E: 5; 1984, E: litt., 10, 15; SE: 20.

dophytes dans les parois d'Hydrozoaires et de Bryozoaires, et *Petroderma maculiforme*, *Spongomorpha aeruginosa* et *Blidingia minima*, épilithiques. En 1984, 13 des espèces reconnues précédemment n'ont pu être retrouvées, alors que trois nouvelles venues ont maintenant colonisé l'île: *Haplospora globosa*, vivant sur les rochers, *Chromastrum secundatum* et *Leptonematella fasciculata* dans l'épiflore du *Styela rustica* L.

Parmi les 56 espèces recensées dans les eaux de Surtsey au cours des trois périodes d'études, 19 sont communes à cinq stations, 21 à quatre stations, 4 à trois stations, 7 à deux stations, tandis que 14 se trouvent dans une seule station. Plus de la moitié des espèces est présente dans trois stations sur cinq, ce qui montre qu'elles n'ont pas une répartition très élective autour de l'île. Les espèces sublittorales les plus répandues sont les suivantes: Diatomées, Alaria esculenta, Laminaria hyperborea, Porphyra miniata, Polysiphonia urceolata, Phycodrys rubens, Antithamnion floccosum, Lomen-

taria orcadensis, Chorda tomentosa, Conchocelis sp. et Monostroma grevillei.

La figure 6 montre les variations du

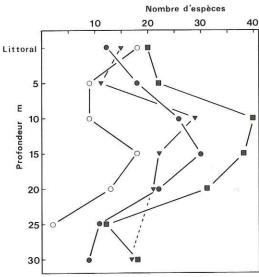


Fig. 6. Répartition verticale du nombre d'espèces trouvées à Surtsey en 1980 (●), 1983 (○), 1984 (▼) et pour l'ensemble de ces périodes (■). (Vertical distribution of the number of species found at Surtsey in

1980, 1983 and 1984 and the total for these years.)

nombre d'espèces en fonction de la profondeur, en 1980, 1983 et 1984 et pour l'ensemble de ces périodes. Si ce nombre varie d'une année à l'autre, il apparait que la richesse spécifique maximum se situe toujours entre 10 et 20 m. A des profondeurs inférieures ou supérieures, le nombre tend à diminuer, la limite bathymétrique inférieure des algues se situant autour de 30 m.

2. Etude de la végétation

A) Zone littorale

a) Variations du recouvrement et de la diversité spécifique. En 1983, 64,4% du substrat rocheux littoral étaient recouverts d'algues. La figure 7 rend compte du recouvrement des onze principales espèces du littoral et leur part dans le recouvrement total. Les *Ulothrix* et les Diatomées viennent largement en tête, avec respectivement 59,9% et 18,8% du recouvrement total.

La figure 8 montre la distribution verticale du recouvrement des espèces lit-

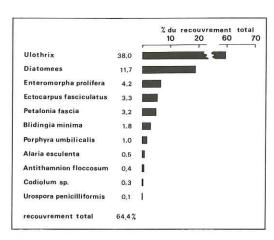


Fig. 7. Recouvrement moyen et participation au recouvrement total des principales espèces littorales à Surtsey en 1983.

(Mean percentage cover and the participation of individual species in the total cover, in the littoral zone of Surtsey in 1983.)

torales par rapport aux niveaux de la mer. Les *Ulothrix* s'étendent de la mi-marée jusqu'à 2 m environ au-dessus des Pleines mers de vive eau (PMVE), en atteignant le maximum de recouvrement un peu en dessous des PMVE. L'Enteromorpha prolifera est situé de part et d'autre des PMVE, mais ne s'étend pas aussi haut que les Ulothrix. Par contre, Blidingia minima et certaines Diatomées ne vont pas au-dessous des PMVE. Ces algues forment ainsi une ceinture verte visible sur le terrain. L'horizon inférieur du littoral est dominé par les Diatomées coloniales, alors que Ectocarpus fasciculatus et Petalonia fascia présentent leur maximum de recouvrement au-dessus de la mi-marée. Ces algues constituent une ceinture brune qui contraste avec la ceinture verte située au-dessus. Les autres espèces littorales n'ont qu'un recouvrement très faible. Elles sont cantonnées dans l'horizon inférieur de la zone littorale.

L'indice de diversité spécifique (H_s) tient compte de l'abondance et du nombre des espèces, et met en évidence le degré d'homogénéité de la population. La figure 9 montre ses variations le long du transect littoral. La diversité est très faible au niveau supérieur de la végétation, entre 4,85 et 4,05 m au-dessus des Basses mers de vive eau (BMVE), où dominent les Ulothrix. Elle augmente ensuite, devient à nouveau faible aux alentours du niveau des PMVE, par suite de la dominance des *Ulothrix*. Un nouveau pic s'observe alors autour de la mimarée, où se situe la plus grande diversité spécifique du littoral. Ceci est suivi d'une chute, dûe à la dominance des Diatomées, puis d'une augmentation au niveau de basse mer. Les variations de l'indice de diversité le long de l'estran sont en accord avec l'image de la répartition verticale du recouvrement des espèces.

la mer. i-marée Pleines gnant le en desorolifera E, mais Ilothrix. ertaines ous des ne ceinhorizon par les tocarpus ésentent u-dessus ient une la ceinutres esvrement es dans ale. H_s) tient

nbre des e degré a figure 9 insect litu niveau 4,85 et s de vive Ulothrix. nouveau S PMVE, thrix. Un de la midiversité ivi d'une atomées, i de basse diversité ord avec le du re-

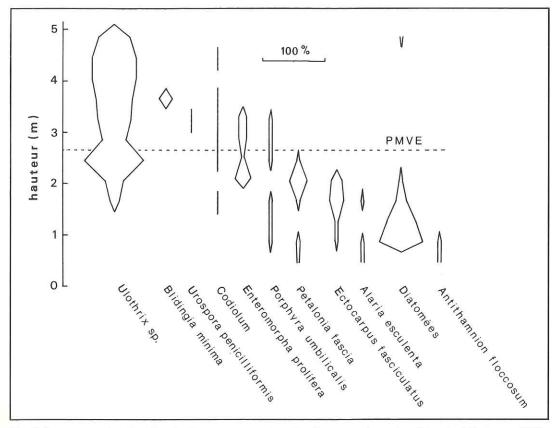
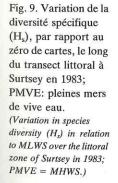
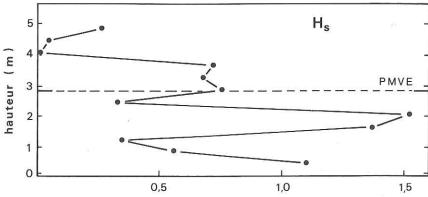


Fig. 8. Recouvrement en fonction du niveau par rapport au zéro des cartes, des espèces littorales à Surtsey en 1983; PMVE: pleines mers de vive eau.

(Changes in percentage of cover of algal species over the littoral zone in Surtsey in 1983 in relation to mean low water at spring tide (MLWS = 0 m; PLMVE = mean high water at spring tide (MHWS).)





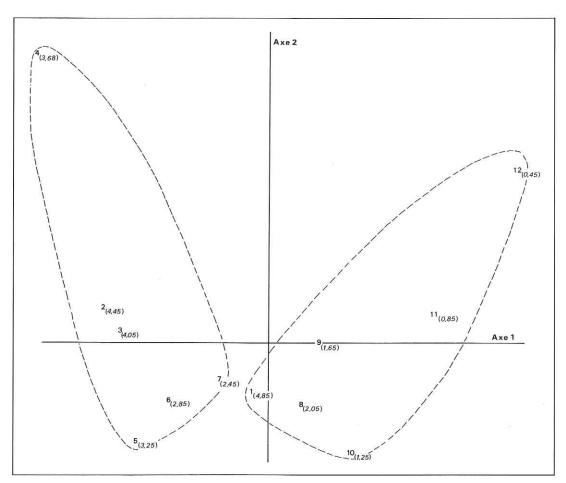


Fig. 10. Résultats d'une analyse factorielle des correspondances des relevés 1 à 12, de la zone littorale de Surtsey en 1983, et leurs niveaux correspondants (m) au-dessus du zéro des cartes, montrant l'existence de deux groupements. (Factorial analysis of correspondence of samples from the littoral zone of Surtsey, and their corresponding level (m) above MLWS showing the existence of two algal groups.)

b) Structure des communautés. L'analyse factorielle des correspondances et la classification ascendante hiérarchique ont été appliquées aux 12 relevés et 11 espèces du littoral, en utilisant les coefficients de présence-absence ou présence-abondance (= abondance-dominance).

De l'AFC en présence-absence nous avons sélectionné les trois premiers axes représentant 72% de l'inertie totale: axe 1 (34,2%), axe 2 (20,8%) et axe 3 (16,9%). On peut distinguer sur le diagramme des re-

levés deux groupes correspondant à deux séries de niveaux sur le littoral (fig. 10). Le diagramme des espèces, concordant avec celui des relevés, montre aussi deux groupements d'algues (fig. 11).

Le CAH met en évidence le même regroupement des relevés correspondant à deux communautés (fig. 12).

1) Communauté à *Ulothrix*. Les relevés 2, 3, 4, 5, 6 et 7, projetés sur les axes 1 et 2 (fig. 10; fig. 12) correspondant à cette com-

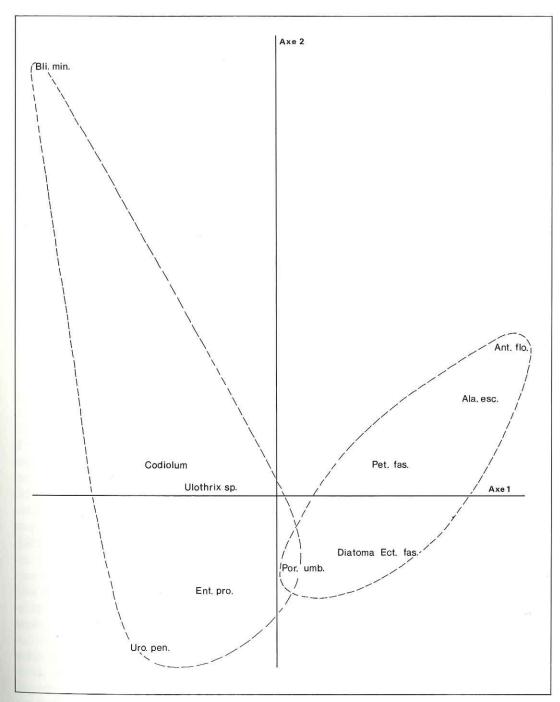


Fig. 11. Résultats d'une analyse factorielle des correspondances des espèces littorales à Surtsey en 1983, indiquant deux groupements.

(Factorial analysis of correspondence of littoral species in Surtsey in 1983 indicating two groups of algae.)

de Surtsey en oupements. e MLWS show-

ant à deux

fig. 10). Le

rdant avec aussi deux

e même re-

spondant à

es relevés 2,

axes 1 et 2

à cette com-

munauté, occupent l'horizon supérieur du littoral de 2,45 à 4,45 m au-dessus des BMVE. Le diagramme des espèces (fig. 11) indique sa composition spécifique caractéristique. Les *Ulothrix* avec 62% de recouvrement constituent l'élément dominant

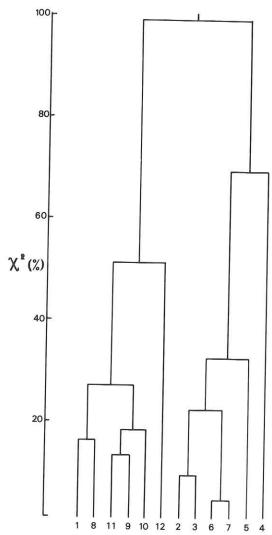


Fig. 12. Dendrogramme des relevés de la zone littorale de Surtsey en 1983, mettant en évidence deux groupements; mêmes niveaux des relevés que dans le diagramme de la figure 10.

(Dendrogram of littoral samples from Surtsey in 1983 showing two algal groups; samples from same levels as in Fig. 10.) de cette communauté. Les autres espèces sont, par ordre d'importance: Enteromorpha prolifera (4,2%); Blidingia minima (3,3%), Codiolum (0,8%) et Urospora penicilliformis (0,2%).

Un diagramme des relevés et des espèces, projetés sur les axes 1 et 3, présente le même regroupement (non figuré).

Les espèces exclusives de cette communauté sont *Blidingia minima* et *Urospora penicilliformis*. Le *Porphyra umbilicalis* et le *Petalonia fascia* se rencontrent dans cette communauté à titre transgressif, avec une couverture de 1% et 0,3% respectivement.

Cette communauté correspond à la "ceinture verte" de la frange littorale (Jónsson et Gunnarsson, 1982), déjà mise en évidence par l'étude de la répartition du recouvrement des espèces littorales (cf. fig. 8).

2) Communauté à Diatomées. Les relevés 8, 9, 10, 11 et 12, composant cette communauté, sont situés dans la zone de balancement des marées, entre 0,45 m et 2,05 m au-dessus des BMVE, alors que le relevé N° 1 occupe une position particulière, à 4,85 m au-dessus des BMVE (fig. 10; fig. 12). Cette position s'explique par la présence de Diatomées dans ce relevé. Le diagramme des espèces (fig. 11) montre que cette communauté est composée de Diatomées (21,7%), Ectocarpus fasciculatus (8%), Petalonia fascia (7, 2%), Porphyra umbilicalis (1,4%), Alaria esculenta (1,4%) et Antithamnion floccosum (0,6%). Les Diatomées de haut niveau sont probablement différentes de celles, principalement coloniales, qui dominent dans cette communauté.

Parmi les espèces exclusives de cette communauté, absentes dans la communauté supérieure, figurent A. floccosum, A. esculenta, et, probablement les Diatomées coloniales, alors que les Ulothrix (7,2%), Enteromorpha prolifera (4%)

60 70 Diatoma Ectocarpus Giffordia 23,4 Diatoma Ectocarpus Haplospora 27.5 Alaria esculenta 6.7 Alaria esculenta 7.0 Polysiphonia urceolata 2,9 1,8 Lomentaria orcadensis Laminaria hyperborea 1,7 1,4 1,2 Lomentaria orcadensis 1,2 Phycodrys rubens 1,0 Phycodrys rubens 0.5 Desmarestia aculeata Porphyra miniata 0.7 0,4 Oscillatoria 0.3 Desmarestia viridis 0,3 Chorda filum Laminaria hyperborea 0,2 Chorda tomentosa Conchocelis rosea 0.2 recouvrement total Delesseria sanguinea 0.2 Polysiphonia urceolata 0.2 0,1 Desmarestia ligulata 0,1 38,4 %

Fig. 13. Recouvrement moyen et participation au recouvrement total des principales espèces sublittorales à Surtsey en 1980 (à gauche) et en 1984 (à droite).

(Mean percentage cover and the participation of individual species in the total cover in the sublittoral zone in Surtsey in 1980 (left) and in 1984 (right).)

et *Codiolum* (0,2%) s'y trouvent comme compagnes.

Dans l'AFC, en présence-abondance, avec les axes 1 et 2, représentant 63,8% de l'inertie totale, le relevé N° 1 à 4,85 m s'intègre dans la communauté des *Ulothrix* à cause de l'importance de ces derniers par rapport aux Diatomées (non figuré).

Cette communauté correspond à la "ceinture brune" que l'on observe à l'oeil nu dans la zone eulittorale.

B) Zone sublittorale

a) Variations du recouvrement et de la diversité spécifique. Le recouvrement global du substrat rocheux sublittoral de Surtsey est resté pratiquement stationnaire en 1980 et 1984, soit 38,4% et 41,0% respectivement (fig. 13). Le recouvrement maximum au cours de ces deux années revient au groupe des Diatomées comprenant aussi Giffordia, Ectocarpus et Haplospora et à l'Alaria es-

culenta, celui des autres composants de la flore étant beaucoup plus réduit. On note que le recouvrement du Laminaria hyperborea a considérablement diminué au cours de la période d'observation, alors que celui du Polysiphonia urceolata a augmenté. Il apparait que 15 éléments de la flore présentent un recouvrement supérieur à 0,1% en 1980 contre seulement 10 éléments en 1984.

Les valeurs du recouvrement de quelques éléments de la flore à l'est de Surtsey, en 1980, en fonction de la profondeur, sont portées sur la figure 14. Le groupe des Diatomées est présent à toutes les profondeurs, atteignant son maximum de recouvrement entre 1 et 10 m. L'Alaria esculenta et le Porphyra miniata ont à peu près la même répartition, de 1 m à 20 m de profondeur, avec un maximum de recouvrement entre 5 et 10 m. Le Laminaria hyperborea, qui s'étend de 5 à 20 m de profondeur, atteint son maximum de recouvre-

es relevés ette comzone de),45 m etors que le tion pars BMVE s'explique ans ce re-(fig. 11) est comctocarpus a(7, 2%),Alaria esfloccosum iveau sont

lles, prin-

nent dans

de cette

la com-

floccosum,

ment les

e les Ulo-

lifera (4%)

espèces : En-

lidingia

et Uro-

des es-

orésente

te com-

rospora

licalis et

ans cette

vec une

la "cein-

insson et

évidence

ecouvre-

. 8).

ement.

).

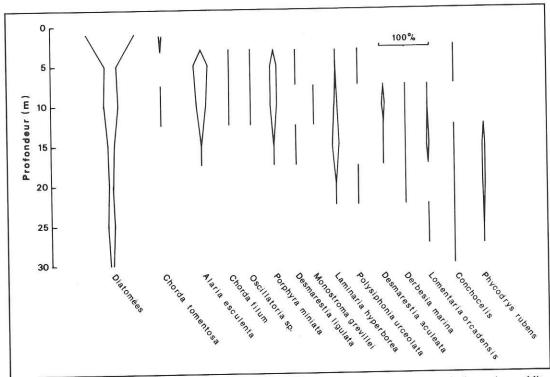


Fig. 14. Recouvrement en fonction de la profondeur par rapport au zéro des cartes, des principales espèces sublittorales à Surtsey en 1980.

(Changes in the percentage of cover of the principal algal species in the sublittoral zone in Surtsey in 1980.)

ment à 15 m. Un graphique analogue, fait pour 1984, donnerait à peu près mêmes résultats. Toutefois, le recouvrement du groupe des Diatomées a augmenté en 1984 dans l'horizon inférieur de la zone sublittorale, alors que celui de l'*Alaria esculenta* est resté sensiblement le même.

L'indice de la diversité spécifique (H_s) atteint son maximum entre 5 et 20 m de profondeur. L'indice de la dominance (D) présente des tendances inverses (fig. 15). L'indice de la diversité n'a pas beaucoup changé entre 1980 et 1984. Il est identique à 10 et à 20 m de profondeur, alors qu'il a diminué à 30 m en 1984, par suite de l'augmentation de la dominance par le groupe des Diatomées.

On peut observer sur la figure 16 les va-

leurs de la diversité (H_s), de l'équitabilité (J) et de la dominance (D) en fonction de la profondeur dans la population algale à l'est de Surtsey en 1980, où toutes les profondeurs ont pu être explorées. La répartition bathymétrique de la diversité est sensiblement similaire à celle calculée pour toutes les stations confondues. On note que la dominance augmente dans la population quand la diversité et l'équitabilité diminuent.

b) Structure des communautés. L'analyse factorielle des correspondances et la classification ascendante hiérarchique ont été appliquées aux 228 relevés et 17 espèces (cf. fig. 13), de 1980 et 1984, en utilisant, comme pour le littoral, les coefficients pré-

sence-absence et présence-abondance. Les données de 1980 et 1984 ont été traitées ensemble: l'analyse n'a pas révélé une différence significative entre les deux années.

Sur l'analyse en présence-absence les axes 1 et 2 rendent compte de 26,8% de l'inertie totale (axe 1: 13,6%; axe 2: 13,3%). Sur le diagramme des relevés on peut distinguer trois nuages, correspondant à trois classes de profondeur: 1 à 10 m, 15 m et 20 à 30 m (fig. 17). Le diagramme des espèces fait apparaître les mêmes caractéristiques (fig. 18). En calculant le recouvrement (c) et la fréquence (f) des espèces dans les relevés de chacune des trois classes de profondeur, il apparait que les profondeurs de 1 à 10 m et de 15 m correspondent à un seul regroupement, tandis qu'aux profondeurs de 20 à 30 m en correspond un autre. Quant aux Diatomées associées aux algues brunes filamenteuses, elles constituent un groupement ubiquiste, recouvrant 25,45% de surfaces rocheuses, de 0 à 30 m de profondeur avec une fréquence de

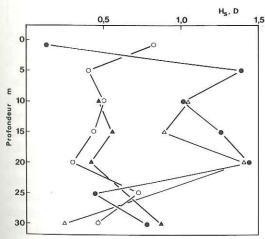


Fig. 15. Variation de diversité spécifique (H_s) et de dominance (D) à Surtsey en fonction de la profondeur par rapport au zéro des cartes, en 1980 $(H_s: \bullet; D: \circ)$ et en 1984 $(H_s: \wedge; D: \blacktriangle)$.

(Variation in species diversity (H_s) and dominance (D) in relation to depth below MLWS in 1980 and 1984.)

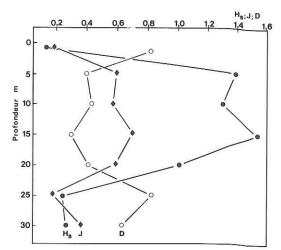


Fig. 16. Variation de la diversité spécifique (H_s), de l'équitabilité (J) et de la dominance (D), en fonction de la profondeur par rapport au zéro des cartes, sur le transect est de Surtsey en 1980.

(Variation in species diversity (H_s) , evenness (I) and dominance (D) with depth below MLWS on the east transect of Surtsey in 1980.)

90%. Ainsi, nous retenons actuellement deux communautés algales sublittorales.

1) Communauté à Alaria esculenta. Cette communauté est cantonnée préférentiellement dans la zone sublittorale comprise entre 0 et 15 m de profondeur (fig. 17; fig. 18). Elle est dominée par A. esculenta qui représente un recouvrement de 10,3% et une fréquence de 75%. D'autres éléments importants de cette communauté sont les suivants: Porphyra miniata (c: 2,8%; f: 53%), Laminaria hyperborea (c: 1,35%; f: 19%), Polysiphonia urceolata (c: 1,06%; f: 29%); Chorda tomentosa (c: 0,83%; f: 17%); Desmarestia aculeata (c: 0,5%; f: 8%) et Oscillatoria (c: 0,26%; f: 14%). Les espèces exclusives, très faiblement représentées, tant au point de vue du recouvrement (≤ 0,2%) que de la fréquence (< 1%), sont les suivantes: Chorda filum. Desmarestia ligulata, Desmarestia viridis et Monostroma grevillei.

equitabilité action de la gale à l'est les profon-répartition et sensible-bour toutes ote que la population tabilité di-

pèces sublit-

L'analyse s et la clasque ont été espèces (cf. en utilisant, ficients pré-

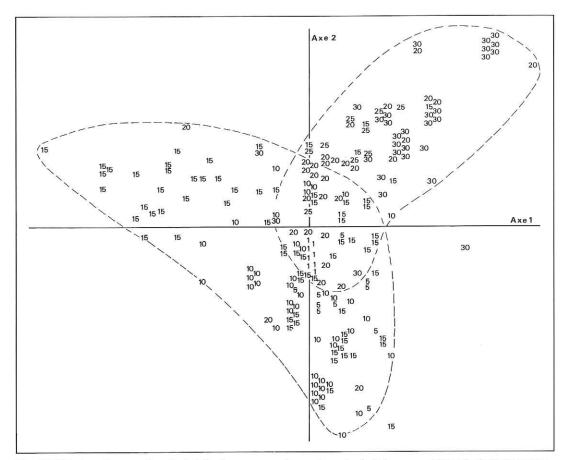


Fig. 17. Résultats d'une analyse factorielle des correspondances des relevés de la zone sublittorale de Surtsey montrant deux nuages bathymétriques se recouvrant partiellement; une classe de profondeurs de 1 à 15 m, l'autre de 20 à 30 m.

(Factorial analysis of correspondence of samples from the sublittoral zone of Surtsey in 1980 and 1984 showing two "clouds" partially overlapping, corresponding to two depth ranges, 1–15 m and 20–30 m.)

Parmi les espèces transgressives de cette communauté, il faut citer: Lomentaria orcadensis (c: 0,95%; f: 33%), Phycodrys rubens (c: 0,37%; f: 22%), Conchocelis (c: 0,16%; f: 15%), Delesseria sanguinea (c: 0,04%; f: 3%) et Derbesia marina (c: 0,06%; f: 6%).

L'Alaria esculenta est l'élément le plus important de cette communauté. Sa taille varie beaucoup, atteignant 225 cm. Cette espèce est l'objet de broutage par Lacuna divaricata Fabr. (Prosobranches). Elle est

fréquemment recouverte d'Hydrozoaires, en particulier de Laomedea geniculata L. Laminaria hyperborea est aussi relativement importante. L'individu le plus âgé, trouvé dans la population, avait environ 9 ans. La lame de Laminaria hyperborea est souvent recouverte de Bryozoaires, en particulier le Membranipora membranacea. Les épiphytes suivantes ont été trouvées sur le stipe du Laminaria hyperborea: Antithamnion floccosum (également sur la lame), Rhodochorton purpureum,

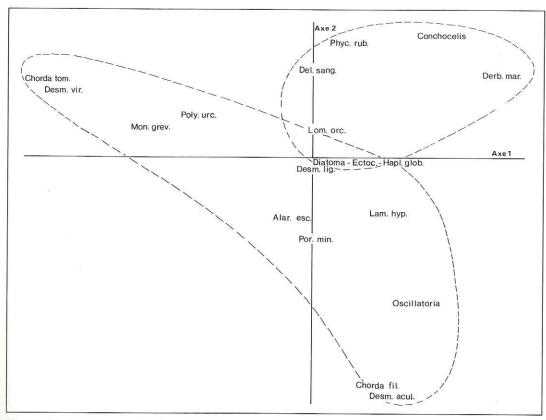


Fig. 18. Résultats d'une analyse factorielle des correspondances des espèces principales de la zone sublittorale de Surtsey indiquant deux regroupements à superposition marginale au niveau de l'ensemble Diatomées, *Ectocarpus, Haplospora, Giffordia*.

(Factorial analysis of correspondence of principal species in the sublittoral zone of Surtsey in 1980 and 1984 indicating two algal groups slightly overlapping at the niveau of Diatoms, Ectocarpus, Haplospora, Giffordia.)

Rhodochorton spetsbergense, Monostroma grevillei, Urospora penicilliformis, Ectocarfasciculatus, Alaria esculenta, Polysiphonia urceolata, Porphyropsis coccinea et Phycodrys rubens, alors que le Lomentaria orcadensis et le Callophyllis cristata se trouvent sur les haptères. Quant au Polysiphonia urceolata il est capable de se maintenir aussi sur substrat sableux grâce à ses stolons. Cette espèce fait également partie de la flore de camouflage de l'Hyas coarctatus Leach (Décapodes) en association avec Antithamnion floccosum et Phycodrys rubens.

2) Communauté à Lomentaria orcadensis. Cette communauté atteint son maximum de développement entre 20 et 30 m (fig. 17; fig. 18). Le L. orcadensis présente le plus grand recouvrement (1,9%) alors que le Conchocelis est le plus fréquent (63%). Le Phycodrys rubens est aussi représenté assez fréquemment dans cette communauté (49%) alors que son recouvrement est faible (0,9%). Il en est de même pour Delesseria sanguinea (c: 0,3%; f: 9%) et Derbesia marina (c: 0,10%; f: 10%). Cette communauté ne présente aucune espèce exclusive, toutes se retrouvant dans la com-

irtsey monautre de 20

uds" partially

rozoaires, iculata L. relativeplus âgé, environ 9 rborea est es, en parpbranacea. ouvées sur orea: Anent sur la urpureum,

munauté voisine.

Parmi ces algues, le Conchocelis se rencontre dans les tubes calcaires du Pomatoceros triqueter L. (Polychètes) et les parois de Verruca stroemia (O. F. Müller) et de Balanus balanus L. (Cirripèdes). Le Derbesia marina préfère un support rocheux, mais se trouve aussi sur Mytilus edulis L., Pomatoceros triqueter, Hiatella arctica L. (Lamellibranches) et Balanus balanus L. Les autres éléments sont épilithiques.

Les résultats de l'AFC et de la CAH en présence-abondance, même s'ils révèlent l'existence des communautés décrites cidessus, sont difficiles à interpréter, en particulier à cause de la position excentrique de *Laminaria hyperborea*, et parfois des Diatomées.

DISCUSSION

Il se dégage de ces études une certaine stabilité dans le peuplement algal de Surtsey. La flore marine s'organise actuellement en deux grandes communautés, tant dans la zone littorale que sublittorale. Toutefois ces communautés sont encore de faible diversité spécifique, et composées en majorité d'éléments fugaces. De plus, il existe encore beaucoup d'espace vacant autour de Surtsey. Cette situation nous a conduits à discuter l'origine de la flore colonisatrice, les modalités de dissémination des algues, leur implantation dans un milieu toujours particulièrement hostile, et surtout, l'évolution des communautés en place.

La flore marine benthique de l'Islande compte environ 230 espèces, Cyanophycées et Diatomées non comprises (Jónsson, 1901, 1903 a, 1903 b; Jónsson, 1963, 1980; Adey, 1968; Adey et Sperapani, 1971; Caram et Jónsson, 1972, 1973; Jónsson et Gunnarsson, 1975, 1978; Gunnarsson et

Thórisson, 1979; Gunnarsson, 1985). Une addition de 37 espèces à la flore marine de l'Islande a été proposée par Munda (1979), mais un certain nombre de celles-ci sont synonymes d'espèces déjà signalées en Islande. Environ 110 espèces ont été trouvées au sud de l'Islande, en particulier aux Îles Vestman (Jónsson, 1912; Jónsson, observations inédites).

Au total, 69 espèces d'algues ont été identifiées sur les côtes de Surtsey depuis le commencement de la colonisation en 1964, dont 18 nouvelles venues au cours des études présentes (1980, 1983, 1984). Toutefois 27 espèces, qui avaient déjà colonisé l'île n'ont pû être retrouvées. La figure 19 montre les variations du nombre d'espèces présentes depuis le début du peuplement. La colonisation a été globalement progressive, mais tend actuellement à se ralentir. Beaucoup d'espèces portent des organes reproducteurs, ce qui facilite leur maintien dans l'île (cf. tableau II).

Les espèces trouvées à Surtsey ont été presque sans exception signalées déjà dans la flore marine des Îles Vestman. Il est donc probable que les immigrants soient en majorité originaires de ces îles.

Le mode de dissémination des algues marines à longue et à moyenne distance est mal connu. Ce problème, déjà envisagé à propos de l'origine de la flore marine des Îles Féroé (Börgesen, 1908) a fait l'objet de discussions (Clokie et Boney, 1980; Druehl, 1981; Hoffmann, 1987). Dans tous les cas, l'inoculation du milieu vierge pourrait se faire à partir d'algues entières, de fragments d'algues, de spores (aplanospores, zoospores, gamètes, zygotes) ou de jeunes plantules.

A Surtsey on a mis en évidence le rôle des courants marins comme vecteurs possibles de la colonisation. Quelques millions de grains de matière plastique flottante (diam. = 2 mm) ont été déchargés dans la

5). Une arine de (1979), ci sont es en Istrouvées aux Îles observa-

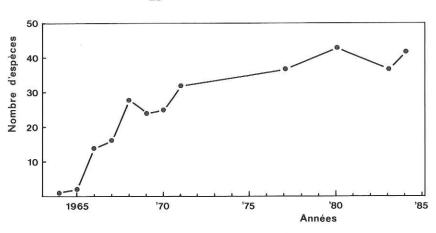
ont été depuis le en 1964, ours des , 1984). déjà coes. La fii nombre début du é globaleellement à ortent des cilite leur

y ont été déjà dans Il est donc soient en

des algues istance est envisagé à marine des t l'objet de 80; Druehl, ous les cas, pourrait se s, de fraglanospores, 1 de jeunes

ence le rôle ecteurs posues millions ne flottante rgés dans la

Fig. 19. Evolution du nombre d'algues benthiques (Diatomées non comprises), trouvées à Surtsey depuis le début de la colonisation jusqu'à 1984. (The number of species of marine benthic algae found in Surtsey (diatoms not included) since the beginning of the colonization until 1984.)



mer, près de Heimaey, à 18 km de Surtsey. Après une semaine, et en dépit de vents défavorables, des centaines de ces grains ont été recueillis sur les rivages de l'île, après avoir dérivé à la vitesse moyenne de 2,5 km par jour (Lindroth et al., 1973). Les courants marins sont donc certainement des vecteurs d'inoculation à Surtsey de divers organismes pouvant flotter ou rester en suspension dans l'eau de mer. Chez certaines algues rouges, il existe une gaine de mucilage autour des spores qui contribue à leur flottabilité et à leur dispersion (Boney, 1975).

Il a été démontré que le plancton côtier renferme des spores ou des plantules d'algues benthiques. Dans le Firth of Clyde on a ainsi identifié au moyen de cultures sur filtres, après filtrage de l'eau de mer côtière, 24 espèces et groupes d'algues benthiques, y compris des Fucales (Hruby et Norton, 1979). D'autre part, on sait que les spores de l'Enteromorpha intestinalis et du Laminaria hyperborea, par exemple, sont capables de nager pendant des heures, voire des jours, puis de flotter après immobilisation (Jones et Babb, 1968; Christie et Shaw, 1968; Kain, 1964). Il est aussi bien connu que certaines spores sont capables de flotter et germer à la surface des cultures au

laboratoire, pour former des plantules parfaitement viables.

On ne dispose pas d'informations directes sur la présence de spores ou de plantules dans le plancton autour de Surtsey. Des expériences faites en 1970 pour capter des spores sur des lames de verre immergées ont échoué, nos installations n'ayant jamais pû être retrouvées par suite des changements des lignes de rivage et de la mobilité du substrat (obs. inédites). Par contre, des espèces qui n'avaient pas été identifiées dans les eaux de Surtsey (Giffordia recurvata, Giffordia ovata), sont nées au laboratoire en culture sur fragments de substrat prélevés sur le fond, suggérant que des spores ou des zygotes arrivent dans l'île, mais n'y trouvent pas toujours les conditions pour se développer (Jónsson et Gunnarsson, 1982).

Les spores de certaines algues rouges présentent, quelles que soient leurs dimensions, une densité supérieure à celle de l'eau de mer, et ont donc tendance à se déposer sur place (Okuda et Neushul, 1981). Ceci pourrait être le cas des algues calcaires. A Surtsey, ces algues n'ont pas encore colonisé l'île, alors qu'à Heimaey, sur la nouvelle coulée de lave, formée en 1973, à proximité d'une flore intacte, ces algues

ont déjà occupé le substrat rocheux (observation inédite). Il apparait donc que l'isolement de l'île constituerait une barrière difficile à franchir pour les spores de telles algues.

Une autre source d'inoculation de Surtsey est constituée par les algues rejetées sur les côtes de l'île (Jónsson, 1966). Certains oiseaux de mer, comme le goëland marin (Larus marinus) et la mouette tridactyle (Rissa tridactyla) utilisent du matériel algal pour construire leurs nids. Ces oiseaux qui ont commencé à nicher à Surtsey, apporteraient des algues dans l'île et contribueraient ainsi à l'ensemencement. Il en est de même de l'Hyas coarctatus Leach, petit Décapode, souvent recouvert d'une flore de camouflage (Polysiphonia urceolata, Phycodrys rubens, Antithamnion floccosum, Derbesia marina . . .). Comme cet animal est capable de vivre à de grandes profondeurs (Stephensen, 1939), il pourrait franchir le bras de mer qui sépare Surtsey des autres îles en transportant sur lui des algues.

Les mécanismes de fixation des spores, des zygotes ou des rhizoïdes sur substrat artificiel ont fait l'objet d'études détaillées (Evans et Christie, 1970; Chamberlain et Evans, 1973, Bråten, 1975). Ces éléments sécrètent du mucilage leur permettant d'adhérer rapidement au substrat. D'autre part, on a montré que la capacité des spores et des gamétophytes du Macrocystis pyrifera à se fixer et à se développer est fortement compromise par la présence de sédiments en suspension dans le milieu (Devinny et Volse, 1978). A Surtsey, où l'abrasion par le sable est intense, notamment dans la zone littorale, il en est vraisemblablement de même.

Il apparait donc que des spores ou des plantes entières puissent arriver à Surtsey, soit par les courants marins, soit par des animaux ou des objets divers flottés, mais que leur installation dans l'île peut être difficile à cause de l'instabilité du substrat et de l'abrasion par le sable. Par contre, quelques espèces pourraient rencontrer des obstacles à leur immigration en raison de l'inaptitude de leurs spores à la dissémination.

Il existe une littérature abondante sur la colonisation algale des substrats artificiellement ou naturellement dénudés de la zone littorale ou des substrats solides vierges introduits dans la mer (par ex.: Huvé, 1970, pour synthèse; Dayton, 1971, 1975; Boudouresque, 1973; Rueness, 1973; Bélanger et Cardinal, 1977; Emerson et Zeller, 1978; Murray et Littler, 1978; Sousa, 1979, 1980; Markham et Munda, 1980; Archambault et Bourget, 1983; Hirata, 1986). Les stades initiaux de la colonisation sont généralement les mêmes. Après une phase bactérienne, la surface se recouvre d'un film de Diatomées, suivies par des algues annuelles relativement simples, à croissance rapide comme l'Ulothrix, l'Urospora, l'Enteromorpha et l'Ulva. Les stades ultérieurs, généralement représentés par des algues morphologiquement plus complexes (Lee, 1966), à croissance lente, sont variables, dépendant en particulier de la structure du biotope avoisinant, de la nature du substrat (Magne, 1974), de l'époque de la dénudation ou de l'immersion du substrat. Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ces processus (Connel et Slatyer, 1977; Paine, 1977; Niell, 1979).

La zone littorale à Surtsey est encore dominée par les Diatomées (surtout le Navicula ramosissima (Agardh) Cleve), l'Ulothrix, l'Urospora et l'Enteromorpha. Cette situation correspond donc au stade initial de l'accaparement du substrat après dénudation. A Surtsey, ce stade présente deux ceintures littorales à diversité spécifique faible. Elles ont été nettement mises en évidence par l'analyse factorielle

tre difstrat et e, queldes obson de sémina-

e sur la ficiellela zone rges in-5, 1970, 1975; 73; Béet Zel-Sousa, 80; Ar-, 1986). on sont e phase re d'un s algues à croisospora, ades ulpar des mplexes

nt vari-

la struc-

ature du ue de la

substrat.

ées pour

Slatyer,
e encore
rtout le
Cleve),
morpha.
au stade
rat après
présente
diversité
ettement
actorielle

des correspondances et la classification ascendante hiérarchique (fig. 10, 11, 12). Elles apparaissent aussi clairement sur le graphique de la répartition de recouvrement des espèces littorales (fig. 8). La ceinture supérieure caractérisée actuellement par l'Ulothrix, l'Urospora, l'Enteromorpha, le Blidingia et le Codiolum, correspond à peu près à la frange littorale de Lewis (1964) et, en partie, à la zone littorale photophile de Jónsson (1912). Le *Porphyra* umbilicalis, qui appartient à cette communauté selon ces auteurs, est, par contre, situé à Surtsey dans l'eulittoral. Cette communauté représente des rotations saisonnières importantes en Islande. Le Bangia qui en fait partie et l'*Urospora* s'observent surtout au printemps, l'Ulothrix et l'Enteromorpha au cours de l'été (Jónsson, 1912).

La ceinture sous-jacente, dominée par les Diatomées coloniales, correspond approximativement à la zone eulittorale de Lewis (1964). Actuellement cette zone est dépourvue des espèces pérennantes, par exemple Fucus spiralis, Fucus distichus, Palmaria palmata, Gigartina stellata, Corallina officinalis et autres, qui occupent souvent des biotopes analogues ailleurs et spécialement dans les îles voisines de Surtsey, pauvres en Diatomées coloniales (observation inédite). Si cette végétation venait à s'installer, il faudrait s'attendre à la régression des Diatomées coloniales à Surtsey.

Actuellement, la flore littorale est composée d'espèces annuelles qui pourraient persister dans l'île pendant l'hiver grâce à leurs microthalles (Codiolum, Ralfsia, Conchocelis..) ou à leurs rhizoïdes pérennants (par exemple Acrosiphonia). Mais il est aussi possible qu'elles disparaissent tous les ans, et qu'il y ait recolonisation à chaque printemps. L'île n'a jamais été visitée en hiver par les phycologues.

Il avait été constaté, au cours des études antérieures, que les populations d'Urosd'Ulothrix, de Petalonia et de Scytosiphon étaient rares ou absentes dans les îles voisines à une époque de l'année où elles étaient présentes à Surtsey (Jónsson, 1970 b). Dawson (1954) avait aussi noté ce phénomène à propos de Phéophycées sur des coulées de lave d'âges différents sur l'Île San Benedicto. Pour Surtsey, il a été suggéré que cette différence serait due à l'absence de concurrence entre les espèces et à l'absence d'herbivores (Jónsson, 1970 b), tels que Littorina saxatilis (Olivi) et Littorina obtusata L., communs sur les côtes voisines. Récemment, Lubchenco et Cubit (1980) ont montré que l'élimination expérimentale des herbivores dans les populations d'*Ulothrix*, Urospora, Petalonia, Scytosiphon, Bangia et Porphyra sur les côtes de la Nouvelle Angleterre, avait pour effet l'apparition de ces algues dans la nature à une époque de l'année où elles étaient normalement absentes, ce qui rejoint nos observations. De plus des études expérimentales ont montré que l'étagement de la zone eulittorale est influencé par la compétition entre les espèces et, accessoirement, par le broutage (Lubchenco et Menge, 1978; Lubchenco, 1980). A Surtsey, où les herbivores littoraux sont toujours absents, et où les Balanes et les Moules sont très rares (Sigurðsson, 1970, 1982), l'étagement semble contrôlé essentiellement par les facteurs physiques, notamment l'intense abrasion marine, l'instabilité du substrat et l'agitation de l'eau.

La colonisation de la zone sublittorale a commencé plus tard que celle de la zone littorale, mais elle a progressé plus vite (Jónsson et Gunnarsson, 1982). Les premiers immigrants, représentés par les Diatomées coloniales et l'*Alaria esculenta*, ont été observés dès 1966 (Jónsson, 1967).

L'Alaria esculenta se comporte comme une espèce opportuniste. Elle a rapidement envahi la zone sublittorale, constituant, en 1984, 67% du recouvrement total. Dans les îles voisines, cette espèce forme avec le Laminaria digitata une importante communauté dans la frange sublittorale, remontant dans le littoral dans les localités particulièrement exposées (Jónsson, 1912). A Surtsey, l'A. esculenta s'est initialement installée à 18 m de profondeur, pour s'étendre ensuite à 10 m. Son recouvrement maximum en 1984 était observé entre 5 et 10 m, où elle formait une communauté avec Laminaria hyperborea, Porphyra miniata, Chorda filum, Desmarestia aculeata, Desmarestia ligulata associée aux Diatomées coloniales et à des algues brunes filamenteuses (fig. 14 et 17). Sa rareté actuelle dans l'horizon supérieur de la zone sublittorale, où dominent les Diatomées, s'explique, sans doute, par l'abrasion marine excessive dans cette portion de la côte. Le succès de cette espèce comme pionnière de la colonisation sublittorale peut, toutefois, être attribué à sa grande abondance dans la région, sa croissance rapide, sa fertilité et son adaptation à un milieu très battu. De ce point de vue, elle présente des supériorités sur le Laminaria digitata qui n'a été trouvé que deux fois à Surtsey, en 1970 et 1971 à 10 m de profondeur (Jónsson, 1972 a).

Le Laminaria hyperborea forme, en association avec le Desmarestia aculeata, D. viridis et D. ligulata, ainsi qu'avec A. esculenta et un cortège d'algues rouges sciaphiles en dessous de la communauté de l'Alaria esculenta — Laminaria digitata, une communauté extrêmement étendue autour des îles de l'archipel (Jónsson, 1912). Cette espèce a fait son apparition à Surtsey en 1968, entre 15 et 20 m de profondeur, parmi les populations d'A. esculenta (Jónsson, 1970 a). Sa part du recouvrement total a diminué de 4,4% à 0,4% entre 1980 et 1984.

Cette régression était due à l'ensablement des plantes, constaté directement en plongée. Le L. hyperborea préfère un fond peu incliné et stable à des profondeurs moyennes, de l'ordre de 5 à 15 m (Gunnarsson, observation inédite). Ces conditions ne sont que partiellement réunies à Surtsey. De plus, la croissance de cette espèce est en général lente dans les eaux islandaises, sa reproduction tardive et limitée dans le temps (hiver) (observations inédites). Ces particularités expliquent sans doute pourquoi L. hyperborea n'a pas été le pionnier de la colonisation sublittorale à Surtsey.

Kain (1975) a étudié la recolonisation des surfaces dénudées à des époques différentes de l'année dans la population du Laminaria hyperborea des côtes britanniques. La reconquête des substrats par le L. hyperborea est achevée au bout de trois ans. Sa réinstallation est précédée, ou non, selon la date de dénudation, par le Saccorhiza polychides, et une flore (L. digitata, L. saccharina, Alaria esculenta, Desmarestia . . .) dont la composition varie, non seulement selon la date de la dénudation, mais aussi d'une surface dénudée à une autre. A Surtsey, l'A. esculenta joue probablement le même rôle dans l'implantation de L. hyperborea que le S. polychides, qui n'existe pas en Islande. Avec la stabilité accrue du milieu, on peut penser que le L. hyperborea deviendra notamment grâce à sa grande taille et à sa longévité (cf. Paine, 1977), plus compétitif et qu'il supplantera progressivement l'A. esculenta, qui trouvera sa place habituelle avec L. digitata dans la zone sublittorale supérieure.

L'analyse factorielle des correspondances a révélé l'existence à Surtsey d'une communauté dominée quantitativement par Lomentaria orcadensis. Cette communauté correspond assez bien à celle des algues rouges du sublittoral profond, décrite par Jónsson (1912). Elle pourrait aussi concorder avec celle de l'étage circalittoral, selon le système bionomique de Gênes (Pérès et Molinier, 1957) dont la limite supérieure coïnciderait avec une profondeur recevant 1% de la lumière de la surface (Lüning et Dring, 1979).

lement

nt en

n fond

ndeurs

innarsions ne

urtsey.

e est en

ises, sa

lans le

s). Ces e pour-

ionnier

ion des

érentes

minaria La re-

erborea

éinstal-

date de

corhiza

L. sac-

tia . . .)

ılement

is aussi

itre. A

olement

de L.

es, qui pilité acne le L.
grâce à E. Paine,
plantera
ui troudigitata

ndances ne coment par nunauté s algues crite par concor-

tsey.

Il est curieux de constater que les Corallinacées encroûtantes n'ont pas fait leur apparition dans les eaux de Surtsey. Des études expérimentales faites dans les récifs coralliens de Curação ont montré que l'insuffisance de broutage ("undergrazing") des algues foliacées et filamenteuses conduisait à l'étouffement des algues calcaires encroûtantes (van den Hoek et al., 1975). A Surtsey, où il existe encore beaucoup d'espace non occupé, il est douteux que ce facteur joue un rôle déterminant. L'absence d'algues calcaires serait plutôt imputable à l'isolement de l'île et peut-être au faible pouvoir de dissémination des spores de ces algues, comme précédemment évoqué.

Le temps nécessaire à l'acquisition des stades climaciques sur des substrats dénudés dans un milieu marin plus ou moins stable, au contact direct d'une flore préexistante, est de 9 mois à 13 ans selon les espèces dominantes (cf. Kain, 1975). A Surtsey ce temps est beaucoup plus long. En 1984, vingt ans après le début de la coloni-

sation algale, la zone littorale était encore au stade pionnier, alors que la zone sublittorale était loin d'avoir atteint son stade climacique. Les facteurs majeurs limitant le processus ne sont pas le manque d'espace, mais, sans doute, l'isolement de l'île, et surtout l'instabilité du substrat, en relation avec l'évolution géomorphologique d'un milieu volcanique.

REMERCIEMENTS

Des suggestions constructives ont été apportées à notre manuscrit par Francis Magne, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), par Liliane Chesnoy et Jean-Claude Godineau, Université Paris VII, par André Cardinal, Université Laval (Canada), lecteur critique de la revue et par Unnsteinn Stefánsson, Université d'Islande, ce dont nous leur remercions sincérement. La collection du matériel et les relevés sousmarins ont bénéficié de l'assistance de l'équipage de "Árni Friðriksson" ainsi que des plongeurs qui ont participé aux différentes missions à Surtsey. Le fond de Recherche Scientifiques d'Islande (Vísindasjóður) et le Fond de Développement de la Pêche en Islande (Fiskimálasjóður) ont subventionné la partie logistique de ces recherches.

RÉFÉRENCES

- Adey, W. H. 1968. The distribution of crustose corallines on the Icelandic coast. Soc. Sci. Isl. (vol. anniversaire): 16–25.
- et C. P. Sperapani 1971. The biology of *Kvaleya epilaeve*, a new parasitic genus and species of Corallinaceae. Phycologia, *10*: 29–42.
- Anonymus 1979. Sjávarföll við Ísland 1980 (Annuaire des marées pour l'Islande, 1980. En islandais). Sjómælingar Íslands, Reykjavík, 1979.
- Archambault, D. et E. Bourget 1983. Importance du régime de dénudation sur la structure et la succession des communautés intertidales de substrat rocheux en milieu subarctique. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 1278–1292.
- Beauchamp, P. de 1914. Les grèves de Roscoff. Étude sur la répartition des êtres dans la zone des marées. Léon Lhomme, Paris, 267pp + 74 phot.
- Bélanger, C. et A. Cardinal 1977. Stades initiaux de colonisation de substrats durs dans la Baie-des-Chaleurs, Québec. Mar. Biol., 44: 27–38.
- Benzécri, J.-P. et col. 1973. L'analyse des données. Tome 1. La taxinomie. Tome 2. L'analyse des correspondances. Ed. Dunod, Paris, v-viii + 615, vii + 619 pp.
- Boney, A. D. 1975. Mucilage sheaths of spores of red algae. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 55: 511-518.
- Börgesen, F. 1908. The algal vegetation of the Faeröese coasts. Bot. Faeröes, 3: 683–834.
- Boudouresque, C.-F. 1973. Étude in situ de la réinstallation d'un peuplement sciaphile de mode battu après sa destruction expérimentale, en Méditerranée. Helgol. Wiss. Meeresunters., 24: 202–218.
- Bråten, T. 1975. Observations on mechanisms of attachment in the green alga *Ulva mutabilis* Föyn. An ultrastructural and light microscopical study of zygotes and rhizoids. Protoplasma, *84*: 161–173.
- Calles, B., K. Lindé et J. O. Norrman 1982. The geomorphology of Surtsey island in 1980. Surtsey Res. Progr. Rep., 9: 117–132.
- Caram, B. et S. Jónsson 1972. Nouvel inventaire des algues marines de l'Islande. Acta. Bot. Isl., 1: 5–31.
- —— 1973. Sur la présence du *Derbesia marina* (L.) Kjellm. en Islande. Acta Bot. Isl., 2: 25–28.
- Chamberlain, A. H. L. et L. V. Evans 1973. Aspects of spore production in the red alga *Ceramium*. Protoplasma, 76: 139–159.

- Christie, A. O. et M. Shaw 1968. Settlement experiments with zoospores of *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link. Brit. Phycol. Bull., 3: 529-534.
- Clokie, J. J. P. et A. D. Boney 1980. The assessment of changes in intertidal ecosystems following major reclamation work: framework for interpretation of algal-dominated biota and the use and misuse of data. *In* J. H. Price, D. G. E. Irvine et W. F. Farnham (Eds.), The Shore Environment, Vol 2: Ecosystems. Systematic Association Special Volume No 17 a, Academic Press, London, pp 609–675.
- Conell, J. H. et R. O. Slatyer 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat., 111: 1119–1144.
- Dawson, E. Y. 1954. The marine flora of Isla San Benedicto following the volcanic eruption of 1952–1953. Allan Hancock Foundation Publications, 16: 1–25.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the prevision and subsequent utilization of space in rocky intertidal community. Ecol. Monogr., 41: 351–389.
- —— 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. Ecol. Monogr., 45: 137–156.
- Devinny, J. S. et L. A. Volse 1978. Effects of sediments on the development of *Macrocystis pyrifera* gametophytes. Mar Biol., 48: 343-348.
- Doty, M. S. 1967. Pioneer intertidal population and the related general vertical distribution of marine algae in Hawaii. Blumea, 15: 95–105.
- Druehl, L. D. 1981. Geographical distribution. In C. S.
 Lobban and M. J. Wynne (Eds.), The Biology of Seaweeds, Botanical Monographs, Vol 17.
 Blackwell Scientific Publications. Oxford, pp 306–325
- Emerson, S. E. et J. B. Zedler 1978. Recolonization of intertidal algae: an experimental study. Mar. Biol., 44: 315–324.
- Evans, L. V. et A. O. Christie 1970. Studies on the ship-fouling alga *Enteromorpha*. I. Aspects of the fine structure and biochemistry of swimming and newly settled zoospores. Ann. Bot., *34*: 451–466.
- Gray, J. S. 1979. Pollution-induced changes in populations. Phil. Trans. R. Soc. London. B, 286: 545–561.

Gulliksen, B. 1974. Marine investigations at Jan Mayen in 1972. K. norske Vidensk. Selsk. Museet, Miscellanea, 19: 1–46.

Gunnarsson, K. 1985. The genus Vaucheria (Xanthophyceae) in Iceland. I. Marine and brackish water species from west Iceland. Acta Bot. Isl., 8: 21–27.

— et K. Thórisson 1979. Nýjung í sæflóru Íslands. (Harveyella mirabilis trouvé sur les côtes d'Islande. En islandais). Náttúrufr., 48: 157–161.

t experi-

testinalis

sment of

najor retation of

nisuse of F. Farn-

Vol 2:

l Volume

ns of suc-

r role in

m. Nat.,

San Be-

of 1952-

tions, 16:

ance and and sub-

idal com-

cal domi-

ity. Ecol.

s of sedi-

s pyrifera

n and the

rine algae

1. In C. S.

Biology of Vol 17.

ization of

ſar. Biol.,

es on the

cts of the

ming and

in popula-

: 545-561.

51-466.

Vol 17. , pp 306–

-675.

Hallsson, S. V. 1966. Preliminary study of the development of population of marine algae on stones transferred from Surtsey to Heimaey 1965. Surtsey Res. Progr. Rep., 2: 31–33.

Hermann, F. et H. Thomsen 1946. Drift-bottle experiments in the northern North Atlantic. Medd. Komm. Danm. Fiskeri- og Havunders., Ser. Hydrogr., 3: 1-87.

Hirata, T. 1986. Succession of sessile organisms on experimental plates immersed in Nabeta bay, Izu Peninsula, Japan. I. Algal succession. Mar. Ecol. Progr. Ser. 34: 51–61.

Hoffmann, A. J. 1987. The arrival of algal propagules at the shore: A review. Bot. Mar., 30: 151-165.

Hruby, Th. et T. A. Norton 1979. Algal colonization on rocky shores in the Firth of Clyde. J. Ecol., 67: 65–77.

Huvé, P. 1970. Recherche sur la genèse de quelques peuplements algaux marins de la roche littorale dans la région de Marseille. Thèse Doctorat d'État, Fac. Sci. Paris, (CNRS A. O. 2528), 479 pp.

Jakobsson, S. 1968. Geology and petrography of the Westmann islands. A preliminary report. Surtsey Res. Progr. Rep. 4: 113-129 + 11 fig.

— et J. G. Moore 1980. Through Surtsey. Unique hole shows how volcano grew. Geotimes, 25: 14–16.

Jones, W. E. et M. S. Babb 1968. The motile period of swarmers of *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link. Brit. Phycol. Bull., 3: 525-528.

Jónsson, H. 1901. The marine algae of Iceland. 1. Rhodophyceae. Bot. Tidsskr., 24: 127–155.

—— 1903a. The marine algae of Iceland. 2. Phaeophyceae. Bot. Tidsskr., 25: 141–195.

—— 1903b. The marine algae of Iceland. 3. Chlorophyceae. 4. Cyanophyceae. Bot. tidskr., 25: 337–385.

—— 1912. The marine algal vegetation of Iceland. Bot. Iceland, *I:* 1–186.

Jónsson, S. 1963. Nýjung í sæflóru Íslands (Bryopsis plumosa (Hudson) C. Ag. trouvé sur les côtes d'Islande. En islandais). Náttúrufr., 33: 205–216.

—— 1966. Initial settlement of marine benthic algae on the rocky shore of Surtsey, the new volcanic island in the North Atlantic. Surtsey. Res Progr. Rep., 2: 35–44. Jónsson, S. 1967. Further settlement of marine benthic algae on the rocky shore of Surtsey. Surtsey Res. Progr. Rep., 3: 46–56.

—— 1968. Survey on the intertidal and the subtidal algae on Surtsey in 1967. Surtsey Res. Progr. Rep., 4: 67-73.

—— 1970a. Studies on the colonization of Marine benthic algae at Surtsey in 1968. Surtsey Res. Progr. Rep., 5: 42–51.

—— 1970b. Meeresalgen als Erstbesiedler der Vulkaninsel Surtsey. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst., Sonderband: 21–28.

—— 1972. Marine benthic algae recorded in Surtsey during the field seasons of 1969 and 1970. Surtsey Res. Progr. Rep., 6: 75–76.

— 1980. Le cycle de dévelopement du Bryopsis plumosa (Hudson) C. Agardh (Chlorophyta) d'Islande, en culture: un cycle monogénétique dans la population nord-atlantique. Cryptogamie: Algologie, 1: 51–60.

— et K. Gunnarsson 1975. La présence du Codium fragile (Sur.) Hariot en Islande et son extension dans l'Atlantique Nord. Nova Hedwigia XXVI: 725-732.

— et K. Gunnarsson 1978. Botnþörungar í sjó við Ísland: Greiningalykill. (Algues marines benthiques de l'Islande: clef de détermination. En islandais). Hafrannsóknir, 15: 5–89.

— et K. Gunnarsson 1982. Marine algal colonization at Surtsey. Surtsey Res. Progr. Rep., 9: 33–45.

Kain, J. M. 1964. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. III. Survival and growth of gametophytes. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 44: 415–433.

—— 1975. Algal recolonization of some cleared subtidal areas. J. Ecol., 67: 739–765.

Kornmann, P. et P.-H. Sahling 1985. Erythropeltidaceen (Bangiophyceae, Rhodophyta) von Helgoland. Helgol. Wiss. Meeresunters., 39: 213–236.

Lee, R. K. S. 1966. Development of marine benthic algal communities on Vancouver Island, British Columbia. *In R. L. Taylor et R. A. Ludwig (Eds.)* The evolution of Canada's flora. Toronto Univ. Press, Toronto, pp 100–120.

Lewis, J. R. 1964. The ecology of rocky shores. English Univ. Press. London, xii + 323 pp.

Lindroth, C. H., H. Anderson, H. Böðvarsson et S. Richter 1973. Surtsey, Iceland. The development of a new fauna, 1963–1970. Terrestrial invertebrates. Ent. Scand. Suppl. 5: 1–280. Copenhague.

Littler, M. M. et S. N. Murray 1975. Impact of sewage on the distribution, abundance and community structure of rocky intertidal macro-organisms. Mar. Biol., 30: 277–291.

- Lokhorst, G. M. 1978. Taxonomic studies on the marine and brackish-water species of *Ulothrix* (Ulotricales, Chlorophyceae) in western Europe. Blumea, 24: 191–299.
- Lubchenco, J. 1980. Algal zonation in the New England rocky intertidal community: an experimental analysis. Ecology, *61*: 333–344.
- et J. Cupit 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptation to variations in herbivory. Ecology, 61: 676–687.
- et B. A. Menge 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. Ecol. Monogr., 59: 67–94.
- Lüning, K. et M. J. Dring 1979. Continuous underwater light measurement near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. Helgol. Wiss. Meeresunters., 32: 403–424.
- Magne, F. 1974. Peuplement d'un substrat calcaire dans la zone intercotidale. Bull. Soc. Phycol. France, 19: 121–128.
- Malmberg, S. A. 1965. A report on the temperature effect of the Surtsey eruption on the sea water. Surtsey Res. Progr. Rep., 1: 6-9.
- —— 1968. Beam transmittance measurements carried out in the waters around Surtsey 1–2 August 1966. Surtsey Res. Rep., 4: 195–196 + 11 Figs.
- Markham, J. W. et I. M. Munda 1980. Algal recolonization in the rocky eulittoral at Helgoland, Germany. Aquatic Bot., 9: 33-71.
- Munda, I. M. 1979. Additions to the check-list of benthic marine algae from Iceland. Bot. Mar., 22: 459–463.
- Murray, S. N. et M. M. Littler 1978. Patterns of algal succession in a perturbated marine algal community. J. Phycol. 14: 506–512.
- Niell, F. X. 1979. Structure and succession in rocky algal communities of a temperate intertidal system. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 36: 185–200.
- Okuda, T. et M. Neushul 1981. Sedimentation studies of red algal spores. J. Phycol., 17: 113–118.
- Paine, R. T. 1977. Controlled manipulations in the marine intertidal zone, and their contribution to ecological theory. Acad. Nat. Sci. (Special publication) 12: 245–270.
- Papenfuss, G. F. 1945. Review of the Acrochaetium– Rhodochorton complex of the red algae. Univ. Calif. Publ. Bot. 18: 299–334.
- Pérès, J. M. et R. Molinier 1957. Compte-rendu du colloque tenu à Gênes par le comité du benthos de la Commision internationale pour l'Exploration scien-

- tifique de la mer Méditerranée. Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, 31 (22): 5-15.
- Pielou, E. C. 1966a. Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. J. theor. Biol., 10: 370–383.
- —— 1966b. Measurements of diversity in different types of biological collections. J. theor. Biol., 13: 131–144.
- Pruvot, G. 1898. Conditions générales de la vie dans les mers et principes de distribution des organismes marins. Année biolog. II: 559–587.
- Rueness, J. 1973. Pollution effects on littoral algal communities in the inner Oslofjord, with special reference to Ascophyllum nodosum. Helgol. Wiss. Meeresunters. 24: 446-454.
- Shannon, C. E. et W. Weaver 1949. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press, Urbana, 125 pp.
- Sigurðsson, A. 1970. The benthonic coastal fauna of Surtsey in 1968. Surtsey Res. Progr. Rep., 5: 70–77.
- —— 1982. Report on the sampling of the benthic fauna of Surtsey, 1970, 1971 and 1974. Surtsey Res. Progr. Rep., 9: 20–21.
- Sousa, W. P. 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. Ecol. Monogr., 49: 227–254.
- 1980. The response of a community to disturbance: the importance of successional age and species' life history. Oecologia (Berl.) 45: 72–81.
- Stefánsson, U. 1961. Hafið. Ed. Almenna Bókafélagið, Reykjavík, 293 pp.
- —— 1966. Influence of the Surtsey eruption on the nutrient content of the surrounding seawater. J. Mar. Res., 24: 241–268.
- Stephensen, K. 1939. Crustacea, Decapoda. The Zoology of Iceland, III (25): 1–31.
- Thórarinsson, S., Th. Einarsson, G. E. Sigvaldason et G. Elíasson 1964. The submarine eruption off the Vestman Islands 1963–64. Bull. Volc., 27: 435–446.
- Thórdardóttir, Th. 1976. Preliminary assessment of the annual production in the shelf areas around Iceland. ICES C. M. 1976/L: 32, 4 pp.
- van den Hoek, C., A. M. Cortel-Breeman et J. B. W. Wanders 1975. Algal zonation in the fringing coral reef of Curaçao, Netherlands Antilles, in relation to zonation of corals and gorgonians. Aquatic Bot., 1: 269–308.
- van Leeuwen, D. 1929. Kraktau's new flora. *In* Krakatau. Fourth Pacific Science Congress, Java, Part II: 57–79.