

ISSN 0484-9019

RIT
FISKIDEILDAR
JOURNAL
OF THE MARINE
RESEARCH INSTITUTE
REYKJAVIK

VOL. XII NO. 1

Karl Gunnarsson

POPULATIONS DE
LAMINARIA HYPERBOREA ET *LAMINARIA DIGITATA*
(PHÉOPHYCÉES) DANS LA BAIE DE
BREIÐIFJÖRÐUR, ISLANDE

HAFRANNSÓKNASTOFNUNIN
MARINE RESEARCH INSTITUTE

REYKJAVÍK 1991

RIT FISKIDEILDAR
Journal of the Marine Research Institute, Reykjavík
VOL. XII NO. 1

POPULATIONS DE
LAMINARIA HYPERBOREA ET *LAMINARIA DIGITATA*
(PHÉOPHYCÉES) DANS LA BAIE DE
BREIÐIFJÖRÐUR, ISLANDE

Répartition, biomasse et densité, distribution d'âge,
croissance et production

par

Karl Gunnarsson
Hafrannsóknastofnun, Skúlagötu 4, 101 Reykjavík.

HAFRANNSÓKNASTOFNUNIN
MARINE RESEARCH INSTITUTE
REYKJAVÍK 1991



Dessu par Guðmundur Thoroddsen 1990

“La laminaire digitée étoit consacrée, du temps du paganisme, aux sorcières de l’Islande . . . ; elles s’en servoient pour exciter les chevaux marins lorsqu’elles parcouroient la surface de ces mers orageuses.” Lamouroux, 1813.

Í minningu Eggerts Ólafssonar,
náttúrufræðings úr Svefneyjum
sem fórst í Breiðafirði 30. maí,
árið 1768.

Table des matières

Avant propos	7	Laminaires de la baie de Breiðifjörður . . .	33
English Summary	9	– variations morphologiques	33
1. Introduction	13	– distribution des trois types morphologiques	35
2. Définition des localités étudiées et des techniques employées . .	17	– anatomie et histochimie	35
Exploration préliminaire de la région et sélection des localités étudiées	17	Discussion	36
Techniques employées	18	5. Répartition géographique de <i>L. hyperborea</i> et de <i>L. digitata</i>	40
– détermination des espèces	18	Répartition dans l'Atlantique nord	40
– récolte du matériel	18	Répartition général en Islande	42
– mesures des plantes prélevées	19	Répartition dans Breiðifjörður	43
– évaluation de la croissance <i>in situ</i>	20	6. Répartition verticale du peuplement algal	45
– analyses statistiques des données	22	Généralités	45
– calculs de la production	22	Peuplements algaux de l'étage infralittoral .	45
– facteurs du milieu	23	Discussion	51
A. GÉNÉRALITÉS		B. POPULATIONS DE <i>Laminaria hyperborea</i> ET DE <i>L. digitata</i> À BREIÐIFJÖRÐUR	
3. La région d'étude et les conditions de l'environnement	24	7. Biomasse et densité	56
Géographie et géologie	24	Introduction	56
– géographie	24	Résultats	57
– bathymétrie	24	– biomasse	57
– substrat	24	– densité	59
Facteurs physiques	25	Discussion	60
– régime général des courants	25	8. Longévité et distribution d'âge	64
– marées	25	Introduction	64
– température de la mer	26	Résultats	66
– lumière	27	– longévité	66
Facteurs mécaniques	28	– structure d'âge des populations	67
– agitation de l'eau	28	Discussion	70
– glaces	28	9. Croissance saisonnière	75
Facteurs chimiques	29	Introduction	75
– salinité de l'eau de mer	29	Résultats	77
– sels nutritifs	30	– croissance du stipe	78
4. Espèces	31	a) croissance en longueur	78
Délimitation des espèces de <i>Laminaria</i> dans l'Atlantique nord	31	b) vitesse de croissance	78
– section <i>Simplices</i>	31	– croissance de la lame	81
– section <i>Digitatae</i>	32		
Laminaires en Islande	32		

a) croissance en longueur	81	Résultats	118
b) vitesse de croissance	81	- production annuelle par individu . . .	118
Discussion	83	- production annuelle par classe d'âge .	120
10. Croissance pluriannuelle	88	- la production des populations	123
Introduction	88	- production par biomasse	123
Résultats	89	Discussion	125
- variation de la croissance du stipe . .	89	12. Conclusions générales	131
a) longueur du stipe	89	13. Bibliographie	135
b) diamètre du stipe	96	Annexe:	
c) poids du stipe	99	Tableaux des comparaisons statistiques . . .	143
- croissance des haptères	101	Resumé	148
- variations du poids de la lame	105		
Discussion	111		
11. Production	114		
Introduction: historique et critique			
méthodologique	114		

Avant propos

Ces recherches ont été effectuées en grande partie à l'Institut de Recherches Marines ("Hafrannsóknastofnun"), Reykjavík, Islande. Ce m'est un agréable devoir de remercier ici Madame Þórunn Þórðardóttir de l'Institut de Recherches Marines qui m'a accueilli dans son laboratoire et n'a jamais cessé de me soutenir matériellement et moralement au cours de ces recherches. Les directeurs successifs de l'Institut de Recherches Marines, Messieurs Jón Jónsson et Jakob Jakobsson m'ont offert de nombreuses facilités matérielles. Qu'ils en soient ici remerciés.

A mon Maître Sigurður Jónsson je ne saurais traduire toute l'étendue de ma reconnaissance. Il m'a orienté vers l'étude des algues marines d'Islande et m'a guidé dans toute la poursuite des études présentées ici. Dès mon arrivée en France ses encouragements m'ont aidé à achever ce travail et je ne saurais oublier les fructueuses discussions qu'il a suscitées entre nous.

A Monsieur Francis Magne je voudrais exprimer ma gratitude pour m'avoir accueilli dans le Laboratoire de Biologie Végétale Marine, à l'Université Paris 6 et d'avoir apporté des suggestions constructives pendant la rédaction de ce mémoire.

Je voudrais aussi remercier Monsieur Roger Dajoz, pour avoir bien voulu lire le manuscrit de ce travail et y apporter des améliorations très appréciables,

Que Madame Jacqueline Cabioch veuille bien trouver ici l'expression de mes remerciements d'avoir apporté des suggestions pendant la rédaction du travail.

J'ai trouvé chez Mlle Liliane Chesnoy, une aide précieuse au cours de la rédaction de ce mémoire. Qu'elle en soit ici remerciée.

A Monsieur Kjartan Thors je suis reconnaissant pour avoir corrigé le texte en anglais.

Pendant mes longs séjours à Breiðifjörður j'ai profité de l'accueil et de l'aide de nombreuses personnes de la région aux quelles je suis très reconnaissant. J'exprime ma gratitude à tous ceux, amis et collègues, chercheurs et techniciens, qui m'ont apporté, d'une façon ou d'une autre leurs concours et leur sympathie et particulièrement à Jóhannes Briem, Konráð Þórisson, Sigurður Þráinsson et Anton Galan. Ils m'ont assisté pendant les plongées en scaphandre autonome, souvent très difficiles voire hasardeuses dans ces mers froides d'Islande.

English Summary

Populations of *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* in the bay Breiðifjörður, Iceland. Distribution, biomass and density, age structure, growth and production.

Introduction

The marine algal vegetation of Iceland was studied at the beginning of the century by Helgi Jónsson (1912) who found beds of *Laminaria* in all parts of the country except off the sandy beaches on the south coast. These beds have been found to be most extensive on the west coast, in particular in the bay of Breiðifjörður.

The *Laminaria*-beds in Iceland are mostly composed of *Laminaria hyperborea* and *L. digitata*. The biology of these two species has been studied extensively at lower latitudes. The results are controversial concerning the effect of changes in environmental variables with changes in latitude on the longevity, growth and production of the species. There is a difference in plant size between sites, longevity is also different from one study to another, as are growth rates. This has encouraged the study here presented of the populations of *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* in the bay of Breiðifjörður, near the northern extreme of the distribution of the species. The morphological variation of the species was investigated as well as their distribution, the age structure of the populations, their growth and production. The results here obtained differ in many ways from those found at more southerly latitudes in the North Atlantic.

Methods

Samples were collected by diving at 3 m depth interval from low water mark to the

lower limit of the *Laminaria*-beds at 4 locations, two of which were dominated by *Laminaria hyperborea* and two by *L. digitata*. All plants were collected from within 6 quadrats of 2 or 3 m² at each sampling depth. For each plant the length and weight and the diameter of the stipes was measured as well as the weight of the hapteras and the fronds. The age of the plants was determined by counting growth rings in a section of the stipe, a method that proved applicable to both *Laminaria hyperborea* and *L. digitata*.

For the study of seasonal variations in growth, 20 individuals of each species were tagged and their growth measured every two months on the average for little over 2 years.

Morphology

Three species of *Laminaria* belonging to the section *digitatae* have been reported from Iceland, *Laminaria hyperborea*, *L. digitata* and *L. nigripes*. Although *L. nigripes* has recently been considered to be a synonym of *L. digitata*, it is argued that it is a species separate from *L. digitata* as it possesses mucilage ducts in the stipe and reacts positively to benzidine stain. Neither of these characters have been found in *L. digitata*.

In Breiðifjörður three forms of *Laminaria* in the section *digitatae* were found. The first one is a typical *Laminaria hyperborea*, having a rigid stipe with a ruged or papillate surface. The stipe is conical and round in section, the frond is cordiform at the base, smooth, and normally cut into numerous segments. The

frond from the previous year can be found attached to the end of the growing frond until the end of the summer. The two fronds are connected by a narrow isthmus and can easily be separated. This form grows in the sublittoral zone in the outer part of the bay. It has mucilage ducts in the stipe and takes on a red colour with a benzidine stain.

The second morphological type is *Laminaria digitata* forma *genuina*. This type has a flexible stipe with even surface; its section is elliptic. The frond is smooth, it has a cuneiform base and is cut into numerous segments. This form grows in the sublittoral fringe in the outer part of the bay, and it dominates the major part of the sublittoral region, especially in sites influenced by strong tidal currents. It has no mucilage ducts in the stipe and does not react to benzidine stain.

The third morphological type resembles forma *cucullata* of both *Laminaria hyperborea* and *L. digitata*. It has an isodiametric stipe which is round in section, the frond is bullate and cordiform at the base and is either undivided or cut into a few broad segments. This type was mostly found in the deeper part of the sublittoral zone in calm localities. Examination of thin sections of the stipe revealed no mucilage ducts, and it did not react to staining with benzidine. It is therefore considered a form of *L. digitata*.

It is concluded that the morphology in *Laminaria digitata* is greatly influenced by environmental conditions, and the different morphological types should therefore be considered "ecophenes" as defined by Daubemire (1958).

Depth distribution

Three algal subzones can be distinguished in the sublittoral zone in Breiðifjörður: the sublittoral fringe dominated by short lived Laminarians, the main subzone dominated by *Laminaria hyperborea* in the outer part of the bay and by *L. digitata* in the inner part, and the lowest lying subzone dominated by turf forming red algae. The Laminarians generally extend deeper in exposed than sheltered localities and the most important limiting factors

for the downward extension of the populations are the light reaching the bottom (34 to 108 Einstein $m^{-2}s^{-1}$ at the lower limit) and changes in the nature of the substratum. In exposed localities the upward extension of the populations of *L. hyperborea* is limited by the destructive effects of the waves. The rigid stipe of *L. hyperborea* will break, while the flexible stipe of *L. digitata* is able to resist the force of the waves by bending. In semi-exposed localities, *L. digitata* dominates the sublittoral fringe. At extreme exposure neither of these species is able to withstand the waves and the short lived species *Alaria esculenta* becomes dominant. In sheltered localities, drifting icefloes limit the upwards extension of the populations of *L. digitata*. There the sublittoral fringe is dominated by the annual species *Phyllaria dermatodea*. The role of herbivores in regulating the depth distribution of the Laminarians in Breiðifjörður seems to be insignificant.

Biomass and density

The biomass of the Laminarians was estimated in 4 localities chosen on the basis of differing exposure. The maximum biomass of *Laminaria hyperborea* (9 kg m^{-2}) was found in semi-exposed localities (Langey, see Fig. 2) whereas the maximum biomass of *Laminaria digitata* ($14,6 \text{ kg m}^{-2}$) was found in semi-sheltered localities (Skarð, see Fig. 2). A repressive effect (waves and icefloes) on the biomass is observed at all localities at low water level and varies in downward extent with the degree of exposure. The biomass of *L. hyperborea* is practically constant from the low water level to 9 m depth or more in the exposed localities (Oddbjarnarsker, see Fig. 2). In shallow water in semi-exposed localities (Langey, see Fig. 2) *L. hyperborea* is replaced partially by *L. digitata* which is more flexible and therefore more resistant to wave action. It appears that the limitation of biomass in shallow water is caused by the surf in exposed localities whereas drifting icefloes are responsible in sheltered localities. In deeper water, the decline of the biomass can partly be attributed to the attenuation of light.

The density of the populations is very high in the upper part of the sublittoral zone; the mean is 80 to 160 individuals per m² with 80 to 90 % of the individuals at the age of one or two years. This situation is probably due to the fact that the adult plants are frequently torn off the substratum by the force of the waves, leaving empty space for recolonization. At greater depth, the number of young plants is small in comparison with the number of adult plants, a fact that suggests that recruitment of young plants is low at this level, as well as the mortality at all ages. This results in a low number of individuals in each age class which changes very little with the age of the plants.

The attenuation of light and low plant density, mainly due to limited recruitment of young plants, combine to maintain a low biomass in the deeper part of the sublittoral zone.

Longevity and age structure

The age of *Laminaria hyperborea* can be determined by counting light and dark concentric rings in the stipe (cf. Kain 1963). These rings have been shown to result from seasonal variations in the growth of the stipe. In *Laminaria digitata* the number of growth rings does not correspond to the age of the plants in the southern part of the distribution area (Pérez 1970). On one hand we compared the number of stipe rings and the size of plants sampled, and on the other the growth of plants measured *in situ* for over 2 years. This showed that in Iceland the number of growth rings in *Laminaria digitata* corresponds to the age of the plants as in *L. hyperborea*. This fact is attributed to the marked seasonal variation in the growth of *L. digitata* in Iceland, while the species has a more or less continuous growth throughout the year at more southerly latitudes.

The study of the longevity of the Laminarians shows that *L. hyperborea* lives twice as long as *L. digitata* or over 20 years compared to 10 years for the latter. This is the greatest longevity recorded for both species. The longevity is observed to increase going from the southern to the northern part of the

distribution area of the species.

Two types of age distribution were found in the populations of the two species. Both types show a dominance of individuals at the age of one or two years. One type found in moderately exposed localities and localities with a strong tidal current, displays a regular reduction with age in the number of individuals. The second type found in unstable environments (e.g. Oddbjarnarsker), has a relatively high number of individuals of one or more adult age classes. It is possible that the recruitment of young Laminarians is limited in the latter case by the "canopy effect", i.e. the lamina cover of the adults limiting the light reaching the bottom. Recruitment may also be limited by lack of space for the settlement of spores due to heavy cover of the ground vegetation.

The most favorable conditions for the plants to reach high age and for the recruitment of young plants are found in relatively sheltered sites and at shallow depth. The age structure in most of the populations is likely to change from year to year. Analysis for a number of successive years is needed to find out the nature of these changes.

Seasonal growth

The seasonal growth in *Laminaria* has been found to vary from one population to another, but in most cases the maximum growth rate has been observed in late winter, a period of low light and low temperature (Kain 1979). This annual growth pattern has been related to the seasonal variations in the nitrate content of seawater (Chapman and Craigie 1977). In Breiðifjörður a marked seasonal variation was observed in the growth of *L. digitata* and *L. hyperborea*, with fast growth during the summer and very slow or no growth in winter. In addition, a comparative study has shown that for *L. digitata* the growth rate of the young plants of 2 to 4 years is much faster than for *L. hyperborea* at the same age, and in addition, their annual growth period is longer. This results in larger plants at equal age. The growth of the fronds of both species starts in January–February and continues until Au-

gust. The growth pattern of the two species does not seem to be directly related to the concentration of nitrates in the seawater, as the maximum growth of the plants was observed in June–July, two months after the depletion of nitrate. This may be due to storage of nitrate in the plant tissue, but the use of other nitrogen sources such as ammonia or possibly urea is not excluded.

Perennial growth

The perennial growth of *L. digitata* and *L. hyperborea* was studied on plants collected from the bottom. In general, the fast growth phase lasts for 4 to 5 years in *L. digitata*, from the age of 2 or 3 years to 7 years, whereas in *L. hyperborea* this growth phase lasts for 7 to 8 years, starting at the age of 3 or 4 years and continuing to the age of 10 or 11 years. It was shown that the growth of the two species follows a more or less sigmoidal curve. Although the rapid growth phase is shorter in *L. digitata* than in *L. hyperborea*, this is more than compensated for by its much faster annual growth. The growth rate of the stipes of *L. digitata* during the rapid growth phase is about 40 cm per year, while that of *L. hyperborea* is 25 cm per year in the best growing conditions. The stipes of adult plants of *L. digitata* attain a mean length of 2 m, weighing 1.5 kg, against 1.5 m and 1.0 kg in *L. hyperborea*. The fronds weigh 2.0 kg and 1.3 kg respectively. These results show faster growth and a longer period of fast growth than recorded for populations at lower latitudes.

The studies suggest that wave action affects the length of the stipes more than that of the fronds. The reason is likely to be that the stipes, which are perennial, are exposed to

strong wave action during storms in winter, while the fronds, which are renewed each year, do not reach their maximum development until in spring when the seas are more calm. This ties in with the fact that the stipes are shorter in exposed than sheltered localities and that the mean length of the stipes of adult plants increases with depth, and consequently, with more calm conditions whatever the degree of exposure.

Production

As expected, the production of organic matter follows closely the perennial growth of the individuals. The contribution of the fronds exceeds by far the production of the stipes and the hapteras. The production of the populations (production per unit area of the bottom) is severely affected by wave action which reduces the biomass in exposed localities but can in moderately exposed localities be beneficial to the production. Icefloes, drifting in tidal currents in the inner part of the bay, seem to have the same effect as the waves in reducing the biomass in shallow water. The variations in light can also effect the production. A comparison of different localities reveals that the production per biomass is significantly higher where the attenuation of the light is less pronounced. In the most favorable conditions, the annual production of the populations of *L. hyperborea* is 5 kg m⁻² fresh weight, while that of the populations of *L. digitata* exceeds 10 kg m⁻² year⁻¹. These figures are lower than those obtained for most of the more southerly populations of Laminarians but higher than those obtained for more arctic localities.

1. Introduction

“La laminaire digitée étoit consacrée, du temps du paganisme, aux sorcières de l’Islande . . . ; elles s’en servoient pour exciter les chevaux marins lorsqu’elles parcouroient la surface de ces mers orageuses.” Lamouroux, 1813.

L’étude des algues marines benthiques d’Islande a débuté au 18^e siècle par quelques listes floristiques publiées à la suite des voyages des naturalistes européens en Islande à l’époque du siècle des Lumières (Ólafsson et Pálsson 1772; Mohr 1786; puis Hooker 1811). Ces expéditions ont été le plus souvent destinées à étudier l’histoire naturelle du pays, la population et la situation économique en Islande. Les listes d’espèces d’algues publiées dans ces ouvrages sont, à l’évidence, incomplètes malgré leur innovation.

Il faut attendre l’essor des sciences de la nature de la fin du 19^e siècle et du début du 20^e siècle pour que se précisent les investigations de la flore et de la végétation algales en Islande.

Strømfelt (1887), et un peu plus tard H. Jónsson (1901–1912), ont en effet étudié la flore et la végétation marines benthiques tout autour de l’Islande. Ces études, notamment celles de H. Jónsson, ont été extrêmement détaillées pour l’époque et constituent encore la base des travaux algologiques modernes. A cette époque, la végétation infralittorale, constamment couverte par la mer, a été évidemment moins étudiée que la végétation littorale pour des raisons techniques. En effet la partie immergée de la végétation n’était difficilement accessible que par dragage. Pour la première fois, 60 ans plus tard, Caram et S. Jónsson (1972) ont appliqué les méthodes de plongée pour dresser leur inventaire des algues marines de l’Islande.

Strømfelt (1887) et H. Jónsson (1912) ont remarqué qu’en Islande, les Laminaires constituaient l’élément dominant de la végétation infralittorale, partout où se trouvent des conditions favorables, en particulier sur les fonds rocheux, où elles constituent de véritables champs, avec deux espèces dominantes, *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Foslie et *L. digitata* (Huds.) Lamour.

Des études ultérieures, entreprises dans la région de Breiðifjörður, destinées à trouver des gisements pour l’exploitation industrielle des algues, ont montré qu’il existe, plus particulièrement, dans la partie nord-est de la baie, de grands champs de *L. hyperborea* et de *L. digitata* (Hallsson 1975). L’image satellite (fig. 1) montre la distribution de la chlorophylle dans la couche supérieure de la mer, à l’ouest de l’Islande. Une grande tache rouge, dans la partie nord-est de la baie de Breiðifjörður, semble confirmer qu’il s’agit bien là d’une région extrêmement productive.

En général, du point de vue de la production de matière organique, les champs des Laminaires sont très productifs et semblent, au moins dans quelques régions côtières, être plus productifs que le phytoplancton (Mann et Chapman 1975). De plus, ils jouent un rôle non négligeable comme habitat pour diverses espèces de plantes et d’animaux benthiques (Dayton 1985). Ils constituent, en Islande, un excellent refuge et une source abondante de nourriture pour les stades juvéniles des poissons d’intérêt économique tels, notamment, la

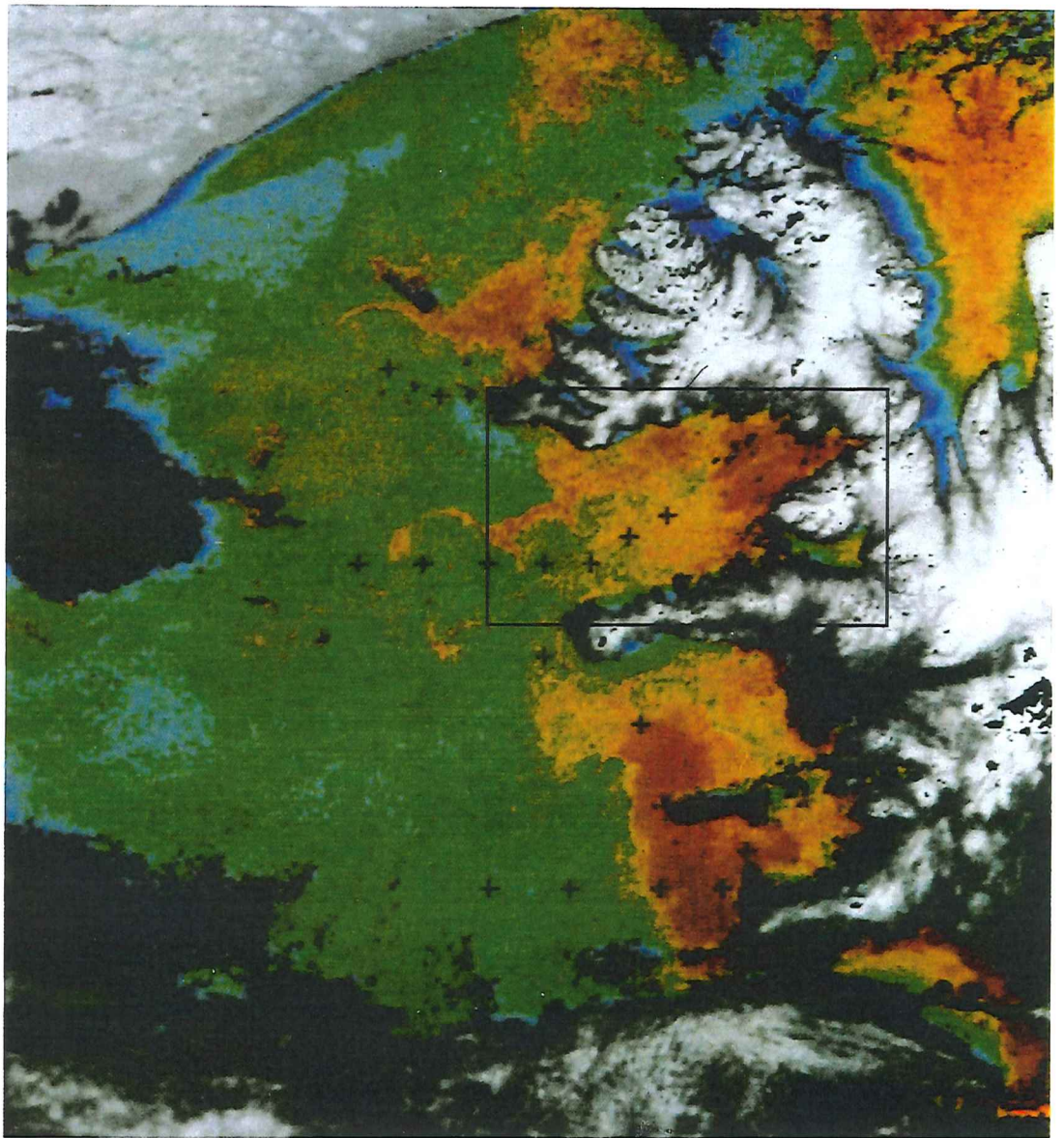


Figure 1. Image satellite (Nimbus-7, Coastal Zone Color Scanner) de la région ouest de l'Islande, montrant la concentration de chlorophylle dans la couche superficielle de l'eau de mer. La couleur rouge indique une forte concentration de chlorophylle tandis que les régions en noir montrent une concentration faible dans ces eaux. La photo a été prise le 20 avril en 1984 d'une altitude de 300 km. La localisation de Breiðfjörður est indiquée par le cadre. Les croix représentent des stations de prélèvement simultané du phytoplancton (N. G. Maynard, NASA, États Unis, avec permission).

Satellite image (Nimbus-7, Coastal Zone Color Scanner) of the area west of Iceland, depicting the lowest concentration of chlorophyll pigments in shades of blue with the highest concentrations in orange and red. The image was taken on April 20 1984 at the altitude of 300 km. Note the high concentration in the north-eastern part of Breiðfjörður which is indicated by a frame. The crosses in the picture represent stations where simultaneous phytoplankton samples were taken (courtesy of N. G. Maynard, NASA, U.S.A.).

morue (*Gadus morhua morhua* L.), le lompe (*Cyclopterus lumpus* L.) et le lieu noir (*Pol-lachius virens* L.).

De nombreuses recherches ont été consacrées à la biologie des populations de *Laminaria hyperborea* et *L. digitata*. Comme travaux marquants, nous citerons ceux effectués sur la côte sud de la Norvège par Svendsen (1972), Svendsen et Kain (1971) et Kain (1971b), à Hélioland par Lüning (1969, 1971 et 1979), en Grande Bretagne par Kitching (1941), Kitching *et al.* (1934), Kain (1962, 1963, 1964, 1965, 1969, 1975, 1976a et b et 1977), Norton *et al.* (1977), Jupp et Drew (1974), Drew (1983 a et b) et Conolly et Drew (1985 a et b) et, en France, par Pérez (1969a et b, 1970, 1971 a et b), Cosson (1967 et 1976) et Sheppard *et al.* (1978). Ces études ont montré qu'il existe, selon les populations, des variations importantes dans la biomasse et la densité, la distribution d'âge dans les populations, la croissance des plantes et leur production. Ces variations ont été mises en rapport avec les différences latitudinales des régions étudiées, les divers degrés d'agitation de l'eau et la pénétration de la lumière dans l'eau de mer.

Ainsi, *L. hyperborea*, dont le stipe a les dimensions les plus grandes, est trouvée au nord de la Norvège, où le stipe peut atteindre 2,4 m (Grenager 1956). Plus au sud, en Angleterre, par exemple, les stipes les plus longs ne mesurent qu'environ 1,5 m (Kain 1971a) et, en France, ils ne dépassent que rarement 1 m de longueur (Sheppard *et al.* 1978). Selon Kain (1967) ces différences seraient dues à une croissance du stipe plus lente dans les régions septentrionales mais compensée par une plus grande longévité.

L'âge de *Laminaria hyperborea* peut être déterminé, comme l'a montré Le Jolis dès 1855, en comptant les anneaux concentriques de croissance annuelle dans la partie basale du stipe (Kain 1963). La structure d'âge chez *L. hyperborea* a été étudiée à l'île de Man et à Bergen par Kain (1963 et 1971b) et il semble que la longévité des plantes soit plus élevée en Norvège que sur les côtes britanniques.

Autre exemple, les variations de croissance

selon la latitude semblent parfois contradictoires. En effet, les populations de *L. digitata* en France, paraissent avoir un taux de croissance nettement supérieur à celles vivant à une relative proximité de l'île de Man en Angleterre (Pérez 1971a; Kain 1976a) alors que l'on n'a pas constaté une différence nette entre ces dernières et celles de Bergen au sud de la Norvège (Kain 1967), dans des populations pourtant séparées par une distance beaucoup plus importante. En outre, on remarque que, à cause d'un mode de croissance de *L. digitata* différent de celui de *L. hyperborea*, sur les côtes européennes tempérées, l'âge des individus de *L. digitata* ne peut pas être déterminé avec la même méthode que celle employée pour *L. hyperborea* (Pérez 1970). Cependant Printz (1926) avait trouvé qu'en Norvège l'âge des individus de *L. digitata* pourrait éventuellement être établi par cette même méthode.

De plus, sur les côtes tempérées de l'Europe, *L. digitata* se trouve juste au-dessous du niveau le plus bas de la mer et ne descend normalement que de quelques mètres. Les résultats de Lüning (1979) sur *L. digitata* à Hélioland suggèrent que cette espèce, contrairement à *L. hyperborea*, est incapable de coloniser la partie inférieure de la zone euphotique, ceci pour des raisons physiologiques. Cependant les dragages effectués dans des régions subarctiques, en Islande (H. Jónsson 1912) et en Norvège (Grenager 1956) indiquent que *L. digitata* peut effectivement se développer aussi profondément que *L. hyperborea*.

Parfois les résultats obtenus sont sujets à controverse. Ainsi, Mann (1972b) a trouvé, à l'aide de calculs basés sur des mesures directes de la croissance, qu'à Terre Neuve, au Canada, la végétation benthique était caractérisée par une production annuelle très élevée, soit 1750 gC m⁻², c'est-à-dire comparable à celle observée chez les végétaux terrestres les plus productifs (Mann et Chapman 1975). Cependant, en utilisant la méthode de la production d'oxygène *in situ*, Hatcher *et al.* (1977) n'ont obtenu que 140 à 430 gC m⁻² an⁻¹ pour les mêmes sites d'étude (cf. p. 130).

Il s'avère donc que notre connaissance sur la biologie des populations de *L. hyperborea* et *L. digitata* est encore imparfaite, surtout en ce qui concerne les différences de comportement entre populations géographiquement éloignées.

Il nous a donc paru particulièrement opportun d'aborder l'étude de la biologie des populations des Laminaires dans une région septentrionale, en Islande. Ceci nous a conduit à envisager:

— la longévité des espèces près de la limite septentrionale de l'aire de répartition de *L. hyperborea* et *L. digitata*,

— la recherche de différences de croissance entre les plantes de *L. digitata* sur les côtes de l'Europe tempérée et celles des régions plus septentrionales se traduisant par la différenciation d'anneaux concentriques dans le stipe des plantes nordiques qui permettrait ainsi la détermination de l'âge de ces plantes,

— l'étendue verticale de *L. digitata* en Islande par rapport à celle de *L. hyperborea* et par rapport à la pénétration de la lumière dans la mer,

— la production des champs de ces Laminaires dans les régions subarctiques comme l'Islande.

En vue d'essayer d'apporter des solutions à ces problèmes nous avons étudié la distribution verticale et horizontale, la structure d'âge des populations, la croissance et la production de *L. hyperborea* et *L. digitata* à Breiðifjörður. Cette région se situe justement près de la

limite septentrionale de la répartition géographique de deux espèces et représente ainsi un excellent point de comparaison avec des régions plus méridionales.

Après cette introduction et la définition des localités étudiées et des techniques employées, notre travail sera divisé en deux grandes parties; l'une faisant appel à des notions générales relatives aux espèces étudiées et à leurs conditions de vie à Breiðifjörður, l'autre rapportant les résultats de l'étude des populations de Laminaires dans les localités choisies.

La première partie traite la situation géographique et les conditions physiques et chimiques de l'environnement à Breiðifjörður. Ensuite les variations de la morphologie et de l'anatomie des plantes de la section *Digitatae* de *Laminaria* seront étudiées pour mieux définir notre matériel. Puis la répartition géographique de *L. hyperborea* et *L. digitata* sera abordée, suivie d'une description des peuplements algaux dans les localités choisies à Breiðifjörður et leur succession en fonction de la profondeur.

La seconde partie envisage la distribution verticale de la biomasse et de la densité des populations, ainsi que leur distribution d'âge en rapport avec la profondeur. La croissance saisonnière et pluriannuelle des deux espèces sera aussi décrite avant de donner les résultats relatifs à la production des populations des Laminaires dans cette baie. Des conclusions générales résumeront les résultats de ces recherches.

2. Définition des localités étudiées et des techniques employées

EXPLORATION DE LA RÉGION ET SÉLECTION DES LOCALITÉS ÉTUDIÉES

La carte bathymétrique pour la région de Breiðifjörður (fig. 2) indique, dans le nord-est de la baie, des fonds peu profonds. Cette partie, objet de nos recherches, a été divisée en quadrilatères d'environ 500 · 500 m et explorée à l'aide d'un échosondeur enregistreur,

pour y préciser la présence de Laminaires, la topographie du fond, et autant que possible, la nature du substrat. En outre, des Laminaires ont été récoltées au cours de plongées en scaphandre autonome dans plus de 30 stations réparties dans la région nord-est de la baie (fig. 2 et 17), ce qui a permis d'y définir la répartition des différentes formes de Laminaires (cf. tableau 2, p. 38).

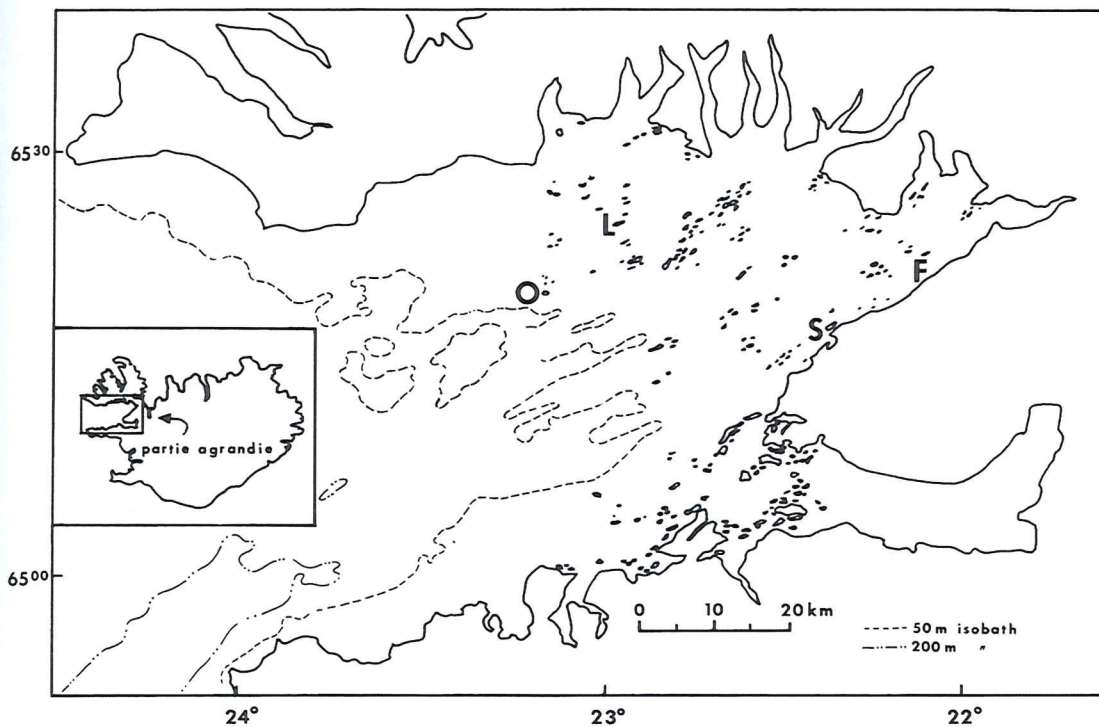


Figure 2. Baie de Breiðifjörður, sur la côte ouest de l'Islande. Les localités d'étude, Oddbjarnarsker (O), Langey (L), Skarð (S) et Fagurey (F) dans la partie nord-est de la baie sont indiquées.

The bay Breiðifjörður, on the west coast of Iceland. The study sites, Oddbjarnarsker (O), Langey (L), Skarð (S) and Fagurey (F) in the north-eastern part of the bay are indicated.

Le matériel récolté a été photographié puis conservé à l'eau de mer formolée à 5 % pour études ultérieures. Les différentes espèces de Laminaires ont été déterminées en s'aidant de la coloration à la benzidine diazotée (cf. plus loin). Cette première collecte de documents a révélé que des deux espèces de *Laminaria*, *Laminaria hyperborea* et *L. digitata*, la première est présente dans la partie la plus externe de la baie, tandis que la seconde est dominante au fond de celle-ci (cf. p. 43). A l'intérieur de chacune de ces aires de répartition, deux localités, dans lesquelles les Laminaires sont présentes, ont été choisies en fonction, d'une part du mode qui y règne (cf. chap. 3), et d'autre part, de la profondeur, celle-ci devant être suffisante pour comprendre toute l'étendue de la zone des Laminaires.

Ainsi, dans le but d'y étudier certains aspects de la dynamique des populations de Laminaires, on a sélectionné:

— dans l'aire de répartition de *L. hyperborea* la localité d'ODDBJARNARSKER selon un transect situé à l'ouest de l'île et orienté E-O, en mode très battu, et la localité de LANGEY, selon un transect situé à l'ouest de l'île et orienté SE-NO, en milieu semi-battu; dans ces deux stations, *L. hyperborea* forme une population relativement pure,
— dans l'aire de répartition de *L. digitata*, la localité de SKARÐ, selon un transect à l'ouest du promontoire et orienté E-O, en mode semi-abrité, et la localité de FAGUREY, selon un transect situé au sud de l'île et orienté NO-SE, en milieu abrité mais par contre soumis à des courants de marée très puissants. Là aussi la population de *L. digitata* est dominante et à l'état relativement pure.

L'échantillonnage a été effectué en 1977 à Langey, 1978 à Oddbjarnarsker, 1979 à Fagurey et 1980 à Skarð. Dans tous les cas il a été fait durant les mois de juillet et août.

Toutes les profondeurs indiquées par la suite sont exprimées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques ce qui correspond approximativement au niveau moyen de basse mer des vives eaux.

TECHNIQUES EMPLOYÉES

Détermination des espèces. Une coloration à la benzidine diazotée a été faite sur des tranches fraîches de stipes. Cette méthode qui permet de mettre en évidence des composés phénoliques, a été mise au point en Norvège par Jensen et Haug (1952) pour distinguer à l'oeil nu entre *L. hyperborea* et *L. digitata*, Laminaires d'intérêt industriel dans ce pays. Le colorant à la benzidine a été préparé comme suit (Jensen et Haug 1952; Gaillard 1962):

Solutions-mères:

1. Benzidine diazotée 5 g
HCl à 25 % 25 ml
eau distillée 970 ml
2. Nitrite de sodium 10 g
eau distillée 100 ml

Les deux solutions-mères sont mélangées, en parties égales, 5 minutes avant l'emploi. Ce mélange reste utilisable pendant quelques heures. Les tranches des stipes sont plongées dans le colorant pendant 1 minute puis lavées à l'eau de mer. Seules les plantes réagissant positivement se colorent en rouge. Les échantillons formolés sont coupés au microtome à congélation et les coupes (15 – 20 μm d'épaisseur) examinées au microscope photonique pour la recherche des canaux mucifères, sans coloration.

Récolte du matériel. Sauf rares exceptions, on ne trouve des Laminaires qu'au-dessous du niveau des basses mers des vives eaux; les échantillons nécessaires à l'évaluation de la biomasse, à la densité et la croissance pluri-annuelle des plantes sont donc exclusivement d'origine infralittorale et ont été récoltés presque uniquement en plongée en scaphandre autonome.

Les échantillons ont été récoltés tous les 3 mètres en profondeur, de la limite supérieure de la végétation des Laminaires jusqu'à sa limite inférieure. A chaque profondeur, toutes les Laminaires ont été enlevées à l'intérieur de six quadrats sauf à 12 m à Langey

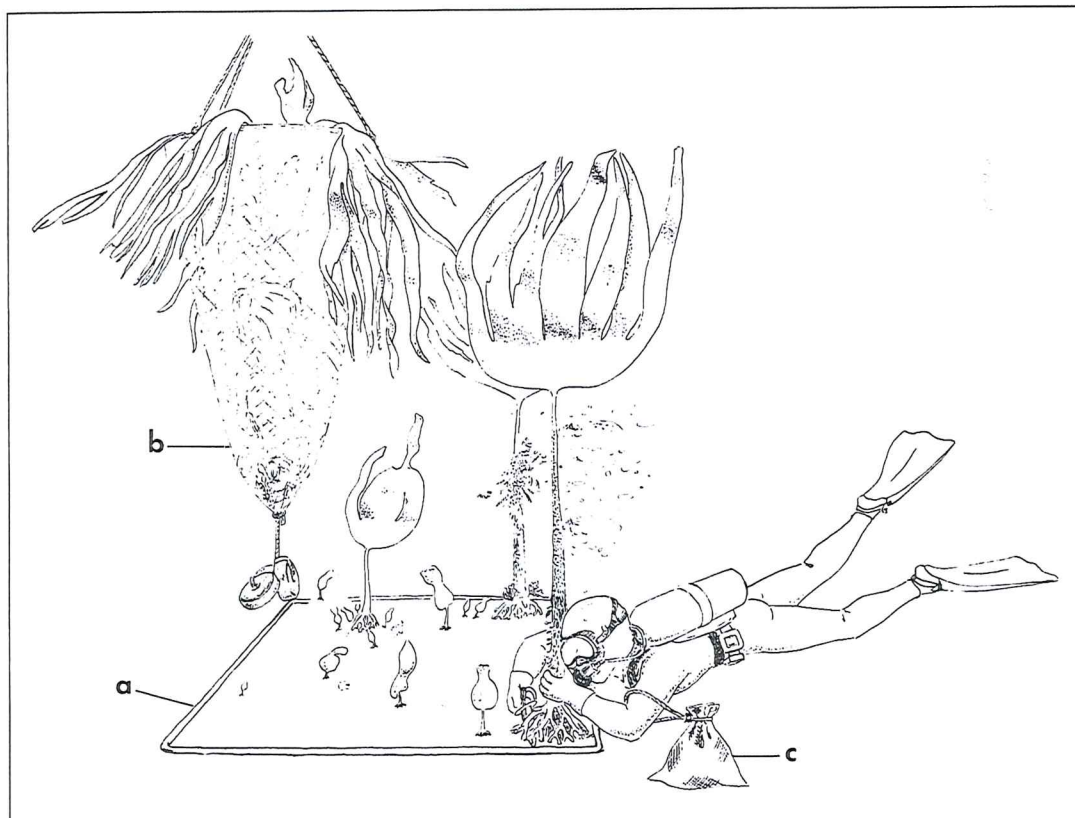


Figure 3. Échantillonnage sous-marin en plongée. Le quadrat utilisé (a) mesurait soit 1,41 m de côté (2 m^2) soit 1,73 m (3 m^2). Les plantes ayant un stipe de plus de 30 à 40 cm de longueur ont été récoltées dans le grand filet (b) tandis que les plantes plus petites ont été récoltées dans le filet à main (c).

Sublittoral sampling. The sampling frame used (a) is a square and has sides measuring either 1.41 m (2 m^2) or 1.73 m (3 m^2). Plants with a stipe longer than 30 or 40 cm were collected into the larger net (b) but the smaller plants were collected into the handnet (c).

(tabl. 1). A Langey, les quadrats utilisés sont de 3 m^2 , mais pour toutes les autres localités de 2 m^2 , dimension qui s'est révélée plus pratique pour le traitement du matériel. Ces quadrats métallique sont jetés au hasard du bateau préalablement mouillé, à une profondeur prédéterminée.

Sur le fond, nous avons essayé d'enlever à l'intérieur des quadrats, les Laminaires, en les conservant intactes, sans casser les haptères dans la mesure du possible. Le prélèvement des haptères a été très difficile pour *Laminaria hyperborea*. A Langey, la plupart des haptères de *L. hyperborea* ont été brisés. Une partie de ceux-ci est restée sur le fond, les

rendant inutilisables pour des analyses ultérieures. A Oddbjarnarsker nous avons réussi à obtenir quelques plantes de *L. hyperborea*, avec des haptères entiers.

Pendant la plongée, les grands spécimens ont été placés dans un grand sac en filet, suspendu au bateau, tandis que les petites algues ont été recueillies dans un filet à main (fig. 3). Puis la récolte a été ramenée au bateau pour être placée dans des sacs opaques de plastique pour l'analyse en laboratoire.

Mesures des plantes prélevées. En laboratoire les plantes ont été traitées le même jour ou le lendemain, en gardant les prélèvements entre-

TABLEAU 1

Nombre d'échantillons prélevés (n) et la surface des cadres (s) utilisés pour l'évaluation de la biomasse et la densité à des profondeurs différentes à Oddbjarnarsker (O), Langey (L), Skarð (S) et Fagurey (F). La profondeur est indiqué en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Number of samples (n) and the area sampled (s) to evaluate the biomass and density at different depths at Oddbjarnarsker (O), Langey (L), Skarð (S) and Fagurey (F). The depth in meters below chart datum is indicated.

Profondeur mètres	O		L		S		F	
	n	s (m ²)	n	s (m ²)	n	s (m ²)	n	s (m ²)
0	6	2	6	3	6	2	6	2
3	6	2	6	3	6	2	6	2
6	6	2	6	3	6	2	6	2
9	6	2	6	3	6	2	6	2
12	6	2	4	3	6	2	6	2
16	6	2						
19	6	2						

temps au frais dans leur sac de plastique. Les plantes ont été débarrassées de tous leurs épiphytes.

Pour chaque plante nous avons mesuré les paramètres suivants:

— *Longueur du stipe*, mesurée de l'extrémité basale, entre les haptères, jusqu'au sommet (A-B. fig. 4).

— *Longueur de la lame*, de la ligne séparant le stipe de la lame à l'extrémité de la plus longue lanière. Dans les cas où la lame de l'année précédente reste attachée à l'extrémité de la nouvelle lame, la mesure est faite jusqu'au rétrécissement séparant les deux lames (B-C. fig. 4).

— *Diamètre du stipe*, mesuré, dans la cas de *L. hyperborea*, dans sa partie la plus épaisse, le plus souvent juste au-dessus des haptères. Pour *L. digitata* à stipe aplati c'est le diamètre le plus grand qui a été mesuré. Pour la forme de *L. digitata* à stipe rond c'est le diamètre maximal du stipe, souvent éloigné de sa base, qui a été mesuré.

— *Le poids frais de chaque partie de la plante*, évalué séparément pour les haptères, le stipe, la nouvelle lame et la lame de l'année précédente. Au cas où les haptères de *L. digitata* étaient cassés au cours du prélèvement, leur

poids a été estimé d'après le poids moyen des haptères des plantes de taille et d'âge semblables, de la même station. Pour *L. hyperborea* le poids des haptères était en moyenne 10% de celui des stipes (voir p. 103) et ce pourcentage fut utilisé pour les calculs de la production. Toutes les pesées ont été faites avec un peson (Pesola, Suisse) avec des portées respectives de 10 g ($\pm 0,2$ g), 100 g (± 2 g) et 1000 g (± 5 g).

L'âge des plantes de *L. hyperborea* et *L. digitata* a été déterminé soit par comptage des anneaux concentriques dans une section transversale du stipe pratiquée juste au-dessus des haptères, soit en dénombrant les lignes parallèles apparaissant dans une section médiane longitudinale du stipe et passant par les haptères (Printz 1926; Kain 1963). La deuxième méthode a été utilisée pour les plantes à diamètre de plus de 2 cm.

Au cours de l'étude un total de 8481 plantes ont été mesurées, pesées et leur âge déterminé dans les quatre localités d'études.

Évaluation de la croissance in situ. Pour les études de la croissance saisonnière de *Laminaria digitata* et *L. hyperborea*, nous avons marqué 20 plantes de chaque espèce, *L. hyperborea* à Langey et *L. digitata* à Fagurey. Dans les deux localités les plantes ont été marquées par des plongeurs, *in situ* à 6 m de profondeur, à l'intérieur d'un cercle d'environ 2 m de diamètre. Les plantes ayant un stipe de 5 à 10 cm de longueur (soit âgées d'environ deux ans selon notre expérience) ont été choisies pour ces mesures qui ont porté sur la longueur du stipe et celle de la lame ainsi que la longueur de la lame de l'année précédente.

Les mesures, sous l'eau, ont été faites au moyen d'un mètre métallique et les résultats enregistrés avec un crayon directement sur une plaque en matière plastique dépolie. La croissance des plantes, marquées avec des plaques numérotées en matière plastique attachées par une bague en fil de nylon entourant le stipe, a été suivie en plongée sur une période de 27 mois, chaque plante ayant été mesurée au total 15 fois, soit en moyenne tous les 2 mois. L'intervalle entre les mesures suc-

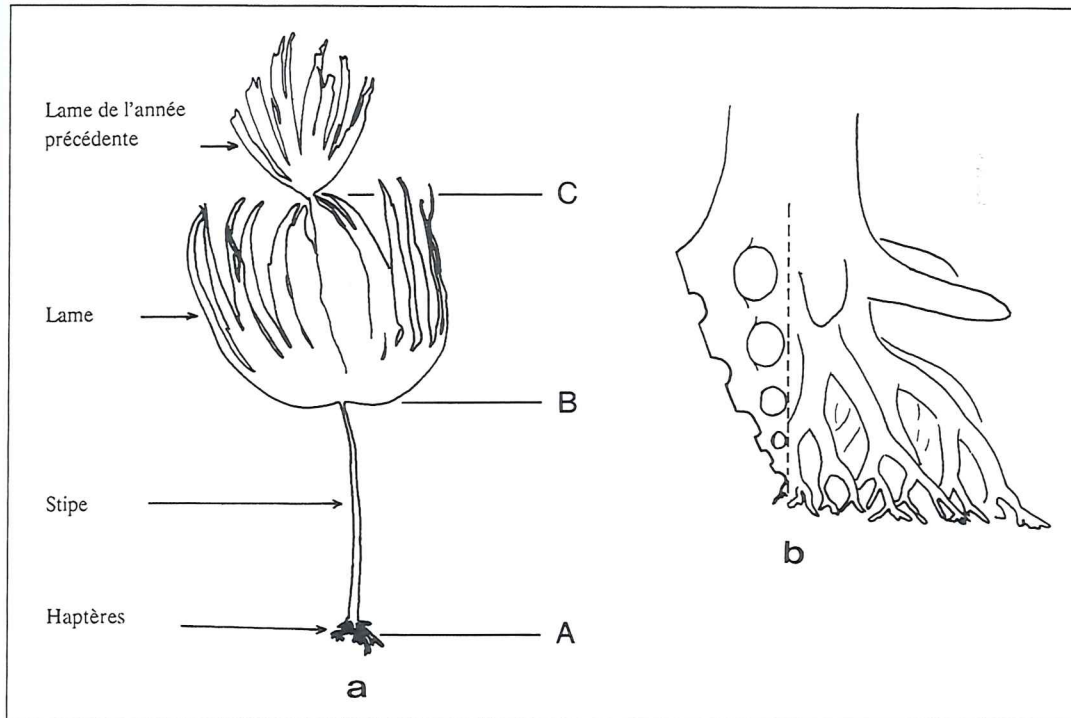


Figure 4. a) Paramètres mesurés sur les Laminaires à Breiðifjörður. A, B et C indiquent les repères de mesure (voir texte). b) Détail du crampon montrant la disposition des verticilles des haptères à la base du stipe.

a) Parameters measured on the Laminarian plants in Breiðifjörður. A, B and C indicate the reference points for the measurements (see text). b) Details of an haptera showing the disposition of the rhizoids at the base of the stipe.

cessives a été en moyenne de 41 jour mais il a varié de 17 à 90 jours à cause des conditions météorologiques, qui parfois ne permettaient pas l'accès aux plantes pendant plusieurs mois. A la fin de la période d'étude, les plantes survivantes ont été récupérées et leur âge déterminé par comptage des anneaux concentriques des stipes.

In situ, la croissance a été suivie en mesurant les longueurs du stipe (A-B, fig. 4) et de la lame (B-C, fig. 4). Quand la lame de l'année précédente était absente, la longueur de la plus longue lanière a été mesurée.

Il a été montré à plusieurs reprises que la croissance de la lame se situe principalement dans les 10 premiers centimètres au-dessus du sommet du stipe, dans la zone dite stipofrontale (Parke 1948; Sundene 1964; Cosson 1967; Pérez 1971a; Kain 1976b). Plusieurs

auteurs ont suivi, à intervalles réguliers, la croissance par la migration apparente de perforations faites à une distance de 10 cm au-dessus de la jonction entre la lame et le stipe, c'est-à-dire juste au-dessous de la zone méristématique. Toutefois on peut également avoir une croissance non négligeable jusqu'à 50 cm de la zone méristématique stipofrontale chez *Laminaria digitata* (Sundene 1964) et chez *L. hyperborea* l'activité de croissance semble se déplacer de la zone stipofrontale vers la partie distale de la lame au fur et à mesure que la lame s'agrandit (Kain 1976b). Il nous a donc paru plus logique de suivre la variation de la longueur totale.

La croissance journalière a été calculée en divisant la différence de la longueur entre deux dates successives de mesures ($L_2 - L_1$) par le nombre correspondant de jours ($t_2 - t_1$).

On obtient ainsi la vitesse moyenne de croissance journalière V .

$$V = \frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1} \quad (1)$$

Analyse statistique des données. Pour chaque paramètre mesuré la moyenne et l'écart type ont été calculés pour chaque classe d'âge. Pour comparer ces moyennes le test "t" de Student's-Fisher (cf. p.ex. Sokal et Rolf 1980) a été appliqué à chaque paire de moyennes par la formule:

$$t = \frac{m_1 - m_2}{\sqrt{\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}} \sqrt{\frac{v_1(n_1-1) + v_2(n_2-1)}{n_1 + n_2 - 2}}} \quad (2)$$

où m_1 et m_2 sont les deux moyennes à comparer, n_1 et n_2 sont les effectifs correspondants et v_1 et v_2 les variances correspondantes. Pour comparer la taille des plantes venant de profondeurs et de localités différentes, nous avons utilisé les moyennes de plantes adultes, soit des plantes de plus de 10 ans pour *Laminaria hyperborea* et de plus de 5 ans pour *L. digitata*. L'hypothèse nulle testée, c'est-à-dire celle où les moyennes ne diffèrent pas, a été rejetée à des probabilités de moins de 0,05.

Calculus de la production. Pour les calculs de la production annuelle des deux espèces étudiées, nous nous sommes servi du fait que la lame se renouvelle chaque année, et que ce renouvellement s'est déjà accompli au moment du prélèvement des plantes en juillet-août. La biomasse totale des lames formées au cours de l'année, représente donc la production des lames. Les stipes et des haptères, par contre, sont pérennes et leur production peut être calculée par la relation âge/poids. Ceci s'explique par le fait que la différence entre le poids moyen des stipes et des haptères des plantes d'un âge donné et celui des plantes ayant un an de plus, représente la production moyenne annuelle du stipe et des haptères de ces dernières plantes. Au cours de l'année, il existe une certaine perte de plantes entières ou de parties des lames de sorte que la valeur

calculée représente la production annuelle nette.

Pour chaque profondeur la production par plante, par classe d'âge et la production moyenne par unité de surface ont ainsi été calculées par une méthode dérivée de celle décrite par Bellamy *et al.* (1973). Pour calculer la production moyenne des plantes d'un âge déterminé (p), la formule suivante a été utilisée

$$p = F_i + (s_i - s_{i-1}) + (h_i - h_{i-1}) \quad (3)$$

où F_i est le poids moyen des lames des plantes d'âge i , s_i le poids des stipes correspondants et h_i le poids des haptères correspondants.

La contribution de chaque classe d'âge à la production par unité de surface a été déterminée par la formule (3) multipliée par n_i ce qui correspond au nombre moyen des plantes d'âge i par m^2 .

La production moyenne annuelle des populations des Laminaires par m^2 a été obtenue par la somme des produits de toutes les classes d'âge, selon la formule suivante:

$$P = F_{\text{tot}} + \sum_{i=3}^{a_{\text{max}}} n_i ((s_i - s_{i-1}) + (h_i - h_{i-1})) \quad (4)$$

où F_{tot} est le poids total des lames de l'année par m^2 et a_{max} l'âge maximum atteint dans la population. La production a été calculée pour des plantes âgées de 3 ans et plus, mais pas chez des plantes de moins de 3 ans en raison des difficultés de déterminer leur âge à cause de leur taille réduite (chap. 10). Cependant cet inconvénient ne modifie pas les conclusions générales de l'étude en raison du faible poids de ces plantes jeunes dont le poids total de chacune est normalement inférieur à 5 g. La production a ainsi été calculée pour chaque profondeur. Dans les cas où l'augmentation entre années successives a été trop irrégulière, donnant parfois une apparence de croissance négative, l'accroissement a été calculé par régression linéaire de chaque phase de la courbe de croissance des stipes et des haptères; les pentes des droites de régression (Δs et Δh) ont servi pour apprécier l'augmentation du poids des stipes et des haptères utilisées dans la formule (4).

Dans l'exposé des résultats les valeurs obtenues sont exprimées en poids frais mais, à titre de comparaison, celles-ci ont été transformées en poids sec dans le chapitre consacré à la discussion des résultats (p. 152). Le rapport poids sec/poids frais a été obtenu après dessiccation des sous-échantillons à 105 °C jusqu'à un poids constant. Il n'existe pas une différence significative ($p > 0,05$) entre les rapports pour *Laminaria hyperborea* et *L. digitata*; le rapport pour les deux espèces est en moyenne 0,17 (écart type 0,02) pour les lames et 0,13 (écart type 0,01) pour les stipes.

Facteurs du milieu. Les mesures de la lumière sous-marine ont été faites avec une cellule photoélectrique de type "Li-Cor, Li 500" (Lambda Instruments Inc., Etats Unis) donnant une mesure de la densité de flux photonique (DFP) compris entre 360 et 700 nm de longueur d'onde exprimée en $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La "DFP" a été mesurée dans l'air près de la surface de la mer et juste au-dessous de la surface, ensuite à 0,5 m et puis à chaque mètre jusqu'à 12 m au maximum. Les mesures ont été effectuées au début juin et fin août 1987 dans les quatre localités étudiées.

Les résultats de ces mesures ont été utilisés dans les calculs de la pénétration de la lumière dans l'eau de mer. Cette pénétration a été déterminée par la formule suivante (cf. p.ex. Kirk 1983):

$$I_z = I_0 e^{-kz} \quad (5a)$$

où I_z est la lumière à la profondeur z ; I_0 est la lumière juste au-dessous de la surface; e est la

base du logarithme naturel, et k le coefficient d'atténuation de la lumière. En transformant la formule pour k on obtient

$$k = \frac{\ln I_0 - \ln I_z}{z} \quad (5b)$$

Pour apprécier l'énergie moyenne annuelle disponible pour les plantes dans les différents niveaux nous avons utilisé les données d'Einarsson (1969) sur la radiation globale à Breiðifjörður. Cette radiation globale a été calculée sur la base de la nébulosité, c'est-à-dire du pourcentage du recouvrement moyen des nuages, estimé pour Breiðifjörður. Pour savoir à quelle quantité d'énergie ces évaluations correspondent, des régressions ont été faites avec des mesures directes de l'insolation effectuées pour des différentes périodes de l'année à Breiðifjörður (Einarsson 1969.).

Pour les autres facteurs de l'environnement à Breiðifjörður, comme la salinité et la température de l'eau de mer, nous nous sommes servi des mesures déjà existantes. Toutefois il n'existe pas de données sur la variation saisonnière de la teneur en sels nutritifs considérée comme les plus importantes pour la croissance des Laminaires tels que les nitrates et les phosphates, dans l'eau de mer à Breiðifjörður. Dans ces cas nous avons adopté les résultats des mesures de la variation saisonnière de la concentration d'azote en forme de nitrate et de phosphore en forme de phosphate, obtenus dans deux baies voisines (Ástþórsson 1990; Stefánsson *et al.* 1987).

A. GÉNÉRALITÉS

3. La région d'étude et les conditions de l'environnement

GÉOGRAPHIE ET GÉOLOGIE

Géographie. La baie de Breiðifjörður est située sur la côte ouest de l'Islande entre 64° 55' et 65° 30' de latitude nord et 22° à 25° de longitude ouest (fig. 2). A son entrée, entre Bjargtangar au nord et Öndverðarnes au sud, elle est large de 72 km alors que sa longueur maximale atteint 126 km. Deux grands fjords, séparés par un massif montagneux, prolongent la baie vers l'intérieur, au nord Gilsfjörður, au sud Hvammsfjörður. La région intérieure de la baie est parsemée d'innombrables îles, îlots et écueils, modelés par l'érosion glaciaire durant le quaternaire. Les côtes de Breiðifjörður sont découpées par de nombreux fjords secondaires alors que des anses de vase et de plages de sable sont beaucoup moins fréquentes.

Géologiquement la baie correspond à une région d'affaissement envahie par la mer. Généralement, la roche est de nature basaltique d'origine tertiaire ou interglaciaire.

Les quatre localités choisies pour l'étude présente des populations de Laminaires, Oddbjarnarsker, Langey, Skarð et Fagurey, sont situées dans la partie nord-est de la baie de Breiðifjörður (fig. 2).

Bathymétrie. Sur une carte bathymétrique de la baie (fig. 2) on voit qu'environ les 2/3 de la surface ont une profondeur inférieure à 50 m dont une grande partie (pour laquelle il n'existe pas toujours des données bathymétriques) est inférieure à 20 m de profondeur. Les

fonds, peu profonds, sont surtout répandus dans la partie nord-est de la baie. Les îles, îlots et hauts-fonds, créent une barrière contre la houle du large. L'intérieur de la baie est donc relativement abrité.

Rappelons ici que toutes les profondeurs indiquées par la suite sont exprimées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques ce qui correspond approximativement au niveau moyen de basse mer des vives eaux.

Substrat. La nature du fond est très variable. Près de l'entrée de la baie on trouve un fond rocheux. Les îles et des écueils jusqu'à 30 à 40 m de profondeur sont entourés de fonds rocheux; on y rencontre plus bas un fond coquillier. Dans la partie intérieure de la baie, le fond dur ne s'étend généralement pas au-delà de 10 à 15 m où il devient vaseux. Une sédimentation de nature diverse, mais surtout détritique littorale et phycogène, est favorisée à l'intérieur de la baie par l'abri créé par les îles et les hauts-fonds. Toutefois à cause des courants de marées souvent très forts (ch. 3) des surfaces rocheuses importantes restent dépourvues de sédiments, laissant le substrat disponible à la colonisation par des organismes épilithiques.

Dans les anses et les échancrures, la vase remonte jusqu'à la région intertidale, voire encore plus haut au fond des fjords secondaires comme à Gilsfjörður où de grandes étendues sont découvertes par la mer à chaque marée basse. Sur ces étendues de vase lit-

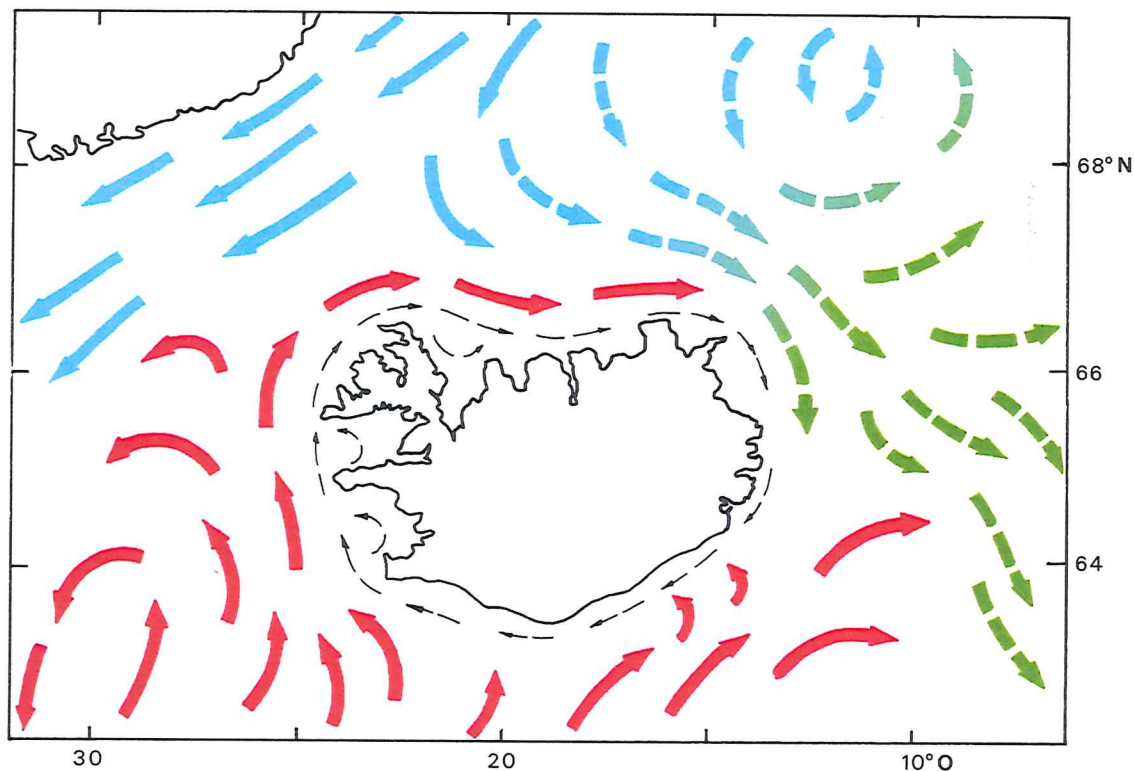


Figure 5. Régime générale des courants entourant l'Islande. Les courants tièdes sont indiqués par des flèches rouge tandis que les courants froids sont en blue. Le courant côtier est en tirets fins. (La partie nord selon Stefánsson 1962, et la partie sud selon Hermann et Thomsen 1946).

General pattern of currents around Iceland. The blue arrows represent cold currents and the red ones warm currents. The coastal current is indicated by fine arrows. The currents in the northern area are in accordance with Stefánsson 1962 and in the southern area in accordance with Hermann and Thomsen 1946.

torale on trouve normalement très peu d'algues, mais pendant l'automne elles se recouvrent d'un tapis vert composé des filaments densément entremêlés de Vauchéries.

FACTEURS PHYSIQUES

Régime général des courants. La mer à l'extérieur de la baie est dominée par le courant d'Irmingier, une branche du système des courants Nord Atlantique, apportant du sud de l'eau relativement tiède et de salinité élevée (Stefánsson 1981) (fig. 5). Avant de passer au large de Breiðifjörður le courant d'Irmingier a été légèrement dilué par l'apport d'eau des grandes rivières du sud et du sud-ouest de l'Is-

lande, et sa salinité est de 35,0 à 35,2 promille (Stefánsson et Guðmundsson 1978). Un courant côtier suit les rivages, montant vers le nord le long de la côte ouest de l'Islande. Il apporte de l'eau à salinité un peu plus faible que celle de la mer au large, soit entre 31 et 34 promille (Stefánsson et Þorsteinsson 1980). Il entre dans la baie en suivant la côte sud, fait un tour à l'intérieur avant de sortir le long de la côte nord de Breiðifjörður (S. Malmberg, Institut des Recherches Marines, communication personnelle).

Marées. Les marées sont de type semi-diurne et leur amplitude à Breiðifjörður est de 4,1 m en moyenne pendant les vives eaux, mais

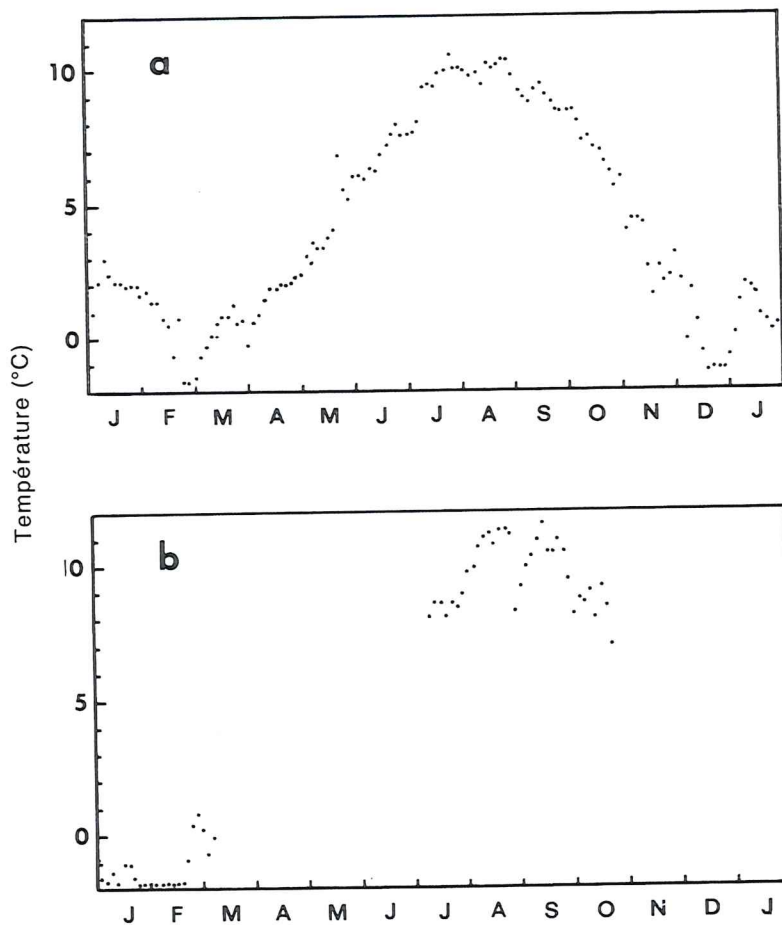


Figure 6. Variation saisonnière de la température de l'eau de mer à Breiðifjörður.

a) température de la surface à Flatey, mesurée en 1973 (Institut Météorologique, Reykjavík), b) température à 5 m de profondeur à Skarð, mesurée en 1985 (Kristmannsson 1989).

Seasonal variation in sea surface temperature in Breiðifjörður. a) at Flatey in 1973 (Meteorological Institute, Reykjavík) b) at Skarð in 1985 (Kristmannsson 1989).

seulement de 1,8 m pendant les mortes eaux (Anon. 1987). La marée basse a lieu en plein jour, ou autour de 14 h et à 2 h du matin, pendant les vives eaux. A cause de l'amplitude des marées assez importante et de la topographie de la baie, parsemée d'îles et d'îlots, de vastes surfaces sont remplies et vidées à chaque marée. Une masse d'eau s'engage alors dans les passes, entre des îles, créant des courants souvent très forts. Dans une des localités étudiées, à Fagurey, ceux-ci atteignent pendant les vives eaux une vitesse de 2 à 3 m s⁻¹. La durée de travail dans une telle localité est limitée au moment de l'étalement, c'est-à-dire 1 h environ à marée basse et 1 h à marée haute.

Température de la mer. Des mesures de température de l'eau de mer à Breiðifjörður ont été effectuées de façon continue, pendant l'année 1973, dans l'île de Flatey et partiellement à Skarð au cours de l'année 1985 (fig. 6). Flatey est située près de Langey, une des deux localités étudiées dans la partie extérieure de la baie, et est représentative pour cette région; Skarð est une des localités d'étude dans la partie intérieure de la baie. A Flatey, c'est la température de la surface qui a été mesurée à midi chaque jour (fig. 6a) tandis qu'à Skarð les relevés ont été faits chaque heure à 5 m de profondeur au-dessous de 0 des cartes nautiques de janvier à mars et de juillet à octobre, en 1985 (fig. 6b).

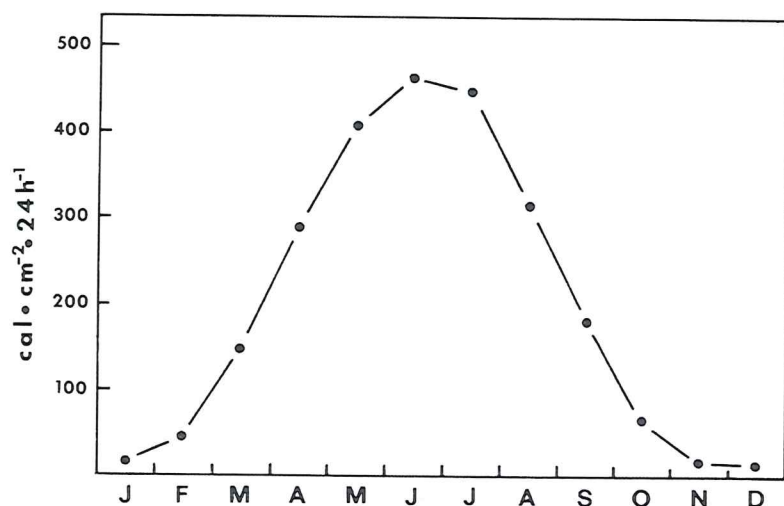


Figure 7. Variation saisonnière de la moyenne mensuelle d'énergie totale apportée par le rayonnement solaire à la surface (radiation globale) dans la région de Breiðifjörður (selon données fournies par Einarsson 1969).

Seasonal variation in the total solar radiation at the surface in the Breiðifjörður region (based on Einarsson 1969).

A Flatey, la température varie de $-1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ en février à $11\text{ }^{\circ}\text{C}$ en août. L'amplitude est un peu plus grande à Skarð qu'à Flatey. Les températures basses, à moins de $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$, ont été enregistrées à Skarð pour une période plus longue en hiver, et en été la température maximale s'avère supérieure d'un degré à celle de Flatey soit $12\text{ }^{\circ}\text{C}$. De nombreuses sources chaudes d'eau douce, littorales, qui découvrent à marée basse se trouvent dans la région de Breiðifjörður (Benjamínsson 1988); toutefois en raison de leur faible débit elles ne semblent affecter ni la salinité ni la température de l'eau de mer, sauf à leur proximité immédiate.

Lumière. L'éclairement joue un rôle capital dans la répartition des algues infralittorales, et il convient donc d'avoir une idée de ce facteur.

L'énergie totale apportée au sol par le rayonnement solaire a été calculée pour la région de Breiðifjörður par Einarsson (1969) (fig. 7). L'insolation journalière la plus basse pendant l'hiver est de 9 cal cm^{-2} tandis qu'en été elle monte jusqu'à 463 cal cm^{-2} par jour. L'énergie totale ainsi reçue à la surface pendant un an est donc d'environ $723\text{ }10^2\text{ cal cm}^{-2}$. En admettant que la moitié de cette énergie soit due à des longueurs d'onde comprises entre 360 à 700 nm (radiations photosynthé-

tiquement actives, cf. Westlake 1965) la surface des eaux de Breiðifjörður reçoit une énergie de $361\text{ }10^2\text{ cal cm}^{-2}$ par an, ce qui correspond, après conversion, à environ $7560\text{ E m}^{-2}\text{ an}^{-1}$ ($1\text{ E}\cdot\text{m}^{-2} = 4,8\text{ cal cm}^{-2}$, cf. Lüning 1981).

En l'absence de données sur la pénétration de la lumière dans le milieu marin il a été nécessaire de faire des mesures de la lumière aux différentes profondeurs. Une fraction plus ou moins importante de cette énergie est réfléchiée par la surface. Cette partie dépend de la hauteur des vagues et de l'obliquité des rayons solaires et peut varier de 10 à 40% de la lumière incidente, suivant nos mesures effectuées à Breiðifjörður en juin et en août 1987.

Nous avons mesuré l'atténuation de la lumière avec la profondeur dans les quatre localités étudiées. Les résultats montrent que dans les localités battues, près de l'entrée de la baie, la lumière pénètre plus profondément que dans les localités abritées de l'intérieur (fig. 8). Dans la localité la plus calme, Skarð, le coefficient d'atténuation est le plus élevé. Toutefois il faut remarquer que les valeurs obtenues varient considérablement d'une mesure à l'autre. Le coefficient d'atténuation de la lumière, qui exprime la diminution de la lumière en fonction de la profondeur, varie par exemple de $0,28$ à $0,44$ à Fagurey où ces

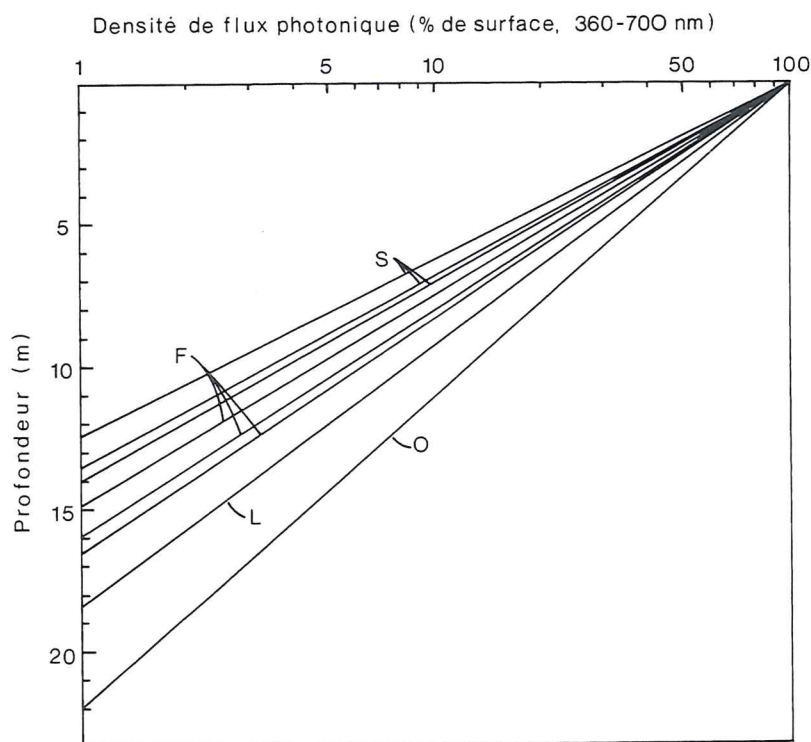


Figure 8. Atténuation de la lumière par rapport à la profondeur à Oddbjarnarsker (O) à Langey (L), à Skarð (S) et à Fagurey (F), mesurée en été 1987 à l'aide de photomètre à collecteur cosine (Li-Cor, Li-500). Le pourcentage de lumière est exprimé à l'échelle logarithmique. La référence est la quantité de lumière mesurée juste au-dessous de la surface.

Light attenuation in relation to depth at Oddbjarnarsker (O), Langey (L), Skarð (S) and Fagurey (F), measured in the summer 1987 with a cosine type light-sensor (Li-Cor, Li-500). The percentage of light is shown on a logarithmic scale and refers to the light quantity measured just below the surface.

variations sont les plus importantes. Dans toutes les localités la diminution de la lumière est plus rapide en juin qu'en août, ce qui est dû aux particules organiques en suspension dans l'eau de mer.

Dans nos études des populations des Laminaires à Breiðifjörður nous avons mesuré la diminution de la quantité de lumière avec la profondeur sans tenir compte du changement de sa qualité qui peut éventuellement jouer un rôle dans la répartition des algues marines. Toutefois il semble bien que dans le cas des Laminaires c'est la diminution de la quantité, mais non le changement spectral de la lumière, qui peut limiter leur croissance en profondeur (Pérez 1971b; Cosson *et al.* 1978; Lüning et Dring 1979; Ramus 1981).

FACTEURS MÉCANIQUES

Agitation de l'eau. Il n'y a pas de données quantitatives sur l'agitation de l'eau dans les différentes localités étudiées. Mais en tenant

compte de la situation des localités par rapport aux îles voisines et les directions des vents dominants, qui sont du secteur sud-ouest en été et nord-est en hiver, on peut se faire une idée de ce facteur dans les divers endroits. Les localités dans les îles de la partie ouest de la baie, faisant face à l'océan, sont donc les plus battues pendant l'été. Des grandes vagues, venant du large, déferlent directement sur ces îles. Ce mode diminue de l'entrée vers le fond de la baie; la localité d'Oddbjarnarsker est la plus exposée, suivie successivement par Langey, Skarð et Fagurey. Pendant l'hiver les vagues créées par le vent n'atteignent jamais une grande importance à cause de la faible profondeur à l'intérieur du fjord.

Glaces. La banquise, qui souvent touche à la côte nord et est de l'Islande, n'entre presque jamais dans la baie de Breiðifjörður (Sigtryggsson, 1969). En revanche tous les ans une glace, atteignant 50 cm d'épaisseur, se forme

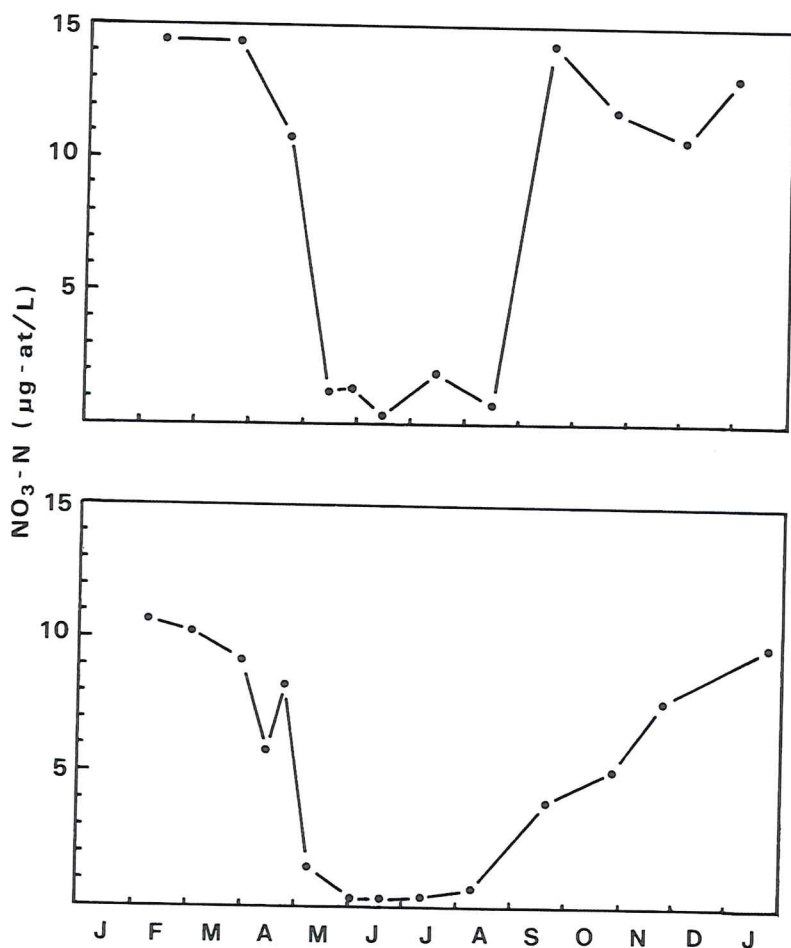


Figure 9. Variation saisonnière de la teneur en azote dans deux baies de l'Islande de l'Ouest: (a) Ísafjörður située au nord de la baie de Breiðifjörður (Ástþórsson 1990) et (b) Faxaflói située au sud de Breiðifjörður (Stefánsson, *et al.* 1987).

Seasonal variation in nitrate concentrations in two bays on the west coast of Iceland: (a) Ísafjörður situated north of the bay of Breiðifjörður (Ástþórsson 1990) and (b) Faxaflói south of the bay of Breiðifjörður (Stefánsson *et al.* 1987).

dans des régions plus ou moins étendues au fond de la baie. Cette glace commence à se former le plus souvent dès janvier. Pendant les vives eaux du printemps, lors du dégel, elle est prise par la marée montante, puis transportée par les courants. Elle peut à ce moment arracher les algues de leur substrat dans la zone littorale et la partie supérieure de l'étage infralittoral. Pendant cette période la glace flottante est surtout observée dans la partie interne de la baie, comme par exemple dans les localités de Fagurey et de Skarð, tandis qu'à Langey elle ne s'observe que rarement et exceptionnellement à Oddbjarnarsker, à l'entrée de la baie.

FACTEURS CHIMIQUES

Salinité de l'eau de mer. La plupart des fjords secondaires, qui débouchent dans la baie, sont alimentés par des cours d'eau de faible débit. Aucune rivière importante ne se jette dans la baie si bien que la salinité des eaux n'en est que très peu affectée (Stefánsson et Þorsteinsson 1980).

A l'intérieur de la baie les variations de la salinité sont un peu plus importantes que celles de l'eau de mer au large. Dans la région d'étude la salinité a été mesurée à plusieurs reprises. Ces mesures ont donné des valeurs situées entre 32 et 35 promille. Il semble peu

probable que ces fluctuations aient un effet sur le développement des Laminaires. Selon Sundene (1964) *Laminaria digitata* peut tolérer une salinité de 15 promille même si son développement est meilleur entre 25 et 30 promille. Hopkins et Kain (1978) ont trouvé des résultats similaires pour les sporophytes de *L. hyperborea*.

Sels nutritifs. Nous ne possédons pas de données sur les variations annuelles des éléments nutritifs essentiels (nitrates, phosphates) à Breiðifjörður. Toutefois celles-ci sont connues pour la baie d'Ísafjörður située au nord de la baie de Breiðifjörður (fig. 9a), et également dans Faxaflói, autre baie localisée juste au sud de Breiðifjörður (fig. 9b). Dans les deux cas l'eau de mer analysée a été prise au fond de ces baies dans des stations peu profondes situées à proximité des champs des Laminaires.

Les variations des concentrations en azote

sous forme de NO_3^- et phosphore sous forme de PO_4^{3-} sont du même ordre dans les deux stations. La teneur en azote pendant l'hiver est de l'ordre de 10 et 15 $\mu\text{mol l}^{-1}$ dans les deux cas (fig. 9); pendant la poussée printanière du phytoplancton, en avril-mai, cette valeur descend à 0,2 à 0,4 $\mu\text{mol l}^{-1}$. La teneur en azote reste à ce niveau jusqu'en août, lorsque sa concentration commence à augmenter pour, plus tard, atteindre le taux d'hiver. La variation dans la teneur en phosphore suit la même courbe que celle de l'azote, les concentrations d'hiver étant d'environ 1,0 $\mu\text{mol l}^{-1}$; en avril-mai ces valeurs descendent à 0,2 $\mu\text{mol l}^{-1}$, pour remonter en août-septembre aux mêmes concentrations que l'hiver précédent. Il n'y a pas de raison de penser que la teneur en sels nutritifs de l'eau de mer de la baie de Breiðifjörður soit significativement différente de celle trouvée dans ces stations (Stefánsson, Institut des Recherches Marines, Reykjavík, communication personnelle).

4. Espèces

DÉLIMITATION DES ESPÈCES DE *LAMINARIA* DANS L'ATLANTIQUE NORD

De nombreuses espèces de *Laminaria* ont été décrites dans l'Atlantique Nord depuis la création du genre par Lamouroux en 1813 (Kain 1979). Le genre *Laminaria* est aujourd'hui divisé selon la forme de la lame en deux sections (Kain 1971a): la section *Simplices*, réunissant des espèces à lame entière en forme de ruban et la section *Digitatae* constituée par des espèces à lame découpée en lanières plus ou moins nombreuses.

La définition des espèces a beaucoup varié au cours de ces dernières décennies. Jusqu'à une période récente, leur délimitation a été basée entièrement sur des caractères morphologiques et anatomiques tels que la forme de la lame et du stipe, la présence ou l'absence de cavité dans le stipe et enfin la présence ou l'absence de canaux mucifères dans la couche corticale du stipe et de la lame. Ces caractères ont été trouvés par différents auteurs, soit instables au sein d'une même population ou susceptibles de variations d'une population à l'autre de la même espèce.

Section Simplicis. Burrows (1964), en cultivant *L. saccharina* sous deux régimes différents de température, 5 °C et 10 °C, a montré que les sporophytes originaires de mêmes parents produisent des lames différentes quant à leur forme. De plus, la présence des canaux mucifères est variable suivant la température, et le développement optimal des canaux se situe à 10 °C. Par contre, dans le nord-ouest de l'Atlantique, le développement des canaux mucifères semble être favorisé par les températures basses (Wilce 1965). Leur formation

serait sous contrôle génétique, et pourrait donc servir à séparer des écotypes plutôt que des espèces. Mann (1971), en étudiant des Laminaires de la section *Simplices* dans l'est du Canada, a révélé que la présence de la cavité du stipe est affectée par l'agitation de l'eau; dans les endroits abrités ce caractère est beaucoup plus prononcé que dans des stations battues. De plus, Mann (1971) a mis en évidence tous les stades intermédiaires entre plantes à stipe creux et plantes à stipes massifs, ceci dans une même population. Tous les sujets jeunes possèdent des stipes massifs.

Chapman (1974 et 1975) a effectué des croisements entre différents taxons des Laminaires de la côte est du Canada. Les plantes obtenues diffèrent quant à la présence ou non de canaux mucifères et de cavité dans le stipe. Il s'avère que ces taxons, auparavant rapportés à des espèces différentes, sont interfertiles. Des analyses statistiques ont ensuite montré que la différence des caractères observés pouvait être de nature génétique, comme l'avait suggéré Wilce (1965).

Les caractères utilisés pour distinguer les espèces de la section *Simplices* du genre *Laminaria* peuvent donc être très variables. Ils peuvent changer selon les conditions de l'environnement et le stade de développement de la plante. Toutefois, en dépit de ce polymorphisme, les populations sont interfertiles. Actuellement, les caractères tirés de la présence ou de l'absence de canaux mucifères et de cavité dans les stipes, sont par conséquent considérés d'utilité taxinomique limitée pour les espèces de la section *Simplices* du genre (Kain 1979). En éliminant ces deux caractères et en ne tenant compte que de la forme de l'organe de fixation chez ces plantes, le crampon ou les

haptères, on peut, par contre, réduire le nombre des espèces de la section *Simplices* dans l'Atlantique Nord à deux seulement: *L. solidungula* J. Agardh, possédant un crampon discoïde, et *L. saccharina* (L.) Lamour. pourvu d'un crampon formé d'haptères ramifiés. Les espèces *L. cuneifolia* J. Agardh, *L. agardhii* Kjellman, *L. groenlandica* Rosenvinge, *L. longicuris* De La Pylaie et *L. faeroensis* Børgeesen ont été définies soit par la présence ou l'absence des canaux mucifères dans le stipe ou dans la lame ou bien par la présence ou l'absence d'une cavité dans le stipe (Wilce 1959, 1965; Chapman 1973; Kain 1976c, 1979; Lüning *et al.* 1978; South et Tittley 1987). Toutes ces espèces peuvent donc être considérées comme synonymes de *L. saccharina*, dont le nom est prioritaire.

Section Digitatae. La présence ou l'absence des canaux mucifères semble être un caractère peu valable pour délimiter les espèces de la section *Simplices* des *Laminaria*, mais ce n'est pas nécessairement le cas pour la section *Digitatae*. En fait, ce critère a permis de distinguer entre *L. hyperborea* et *L. digitata*. Svendsen et Kain (1971) l'ont utilisé pour séparer *L. digitata* et *L. hyperborea* dans les endroits abrités où les deux espèces sont présentes sous une forme apparemment semblable, caractérisée par une fronde entière peu épaisse et cordiforme à la base (*L. digitata* f. *cucullata* et *L. hyperborea* f. *cucullata*). Cette séparation est étayée par d'autres caractères tels que l'interstérilité et la réaction histochimique à la benzidine diazotée (positive pour *L. hyperborea*, négative pour *L. digitata*) (Svendsen et Kain 1971).

De plus, les espèces de la section *Digitatae* peuvent présenter des variations morphologiques accusées portant sur la lame et sur le stipe. C'est pourquoi de nombreuses espèces ont été décrites pour être ensuite réduites au rang de variétés (Kain 1979). Sundene (1964) a ainsi cultivé trois types de *Laminaria digitata* différant par la forme de leurs lames, à savoir; lame étroite (correspondant à f. *stenophylla* Harvey), lame large et entière (f. *cucullata* Le Jolis), et lame de forme intermédiaire (f.

intermedia Foslie). Ces types avaient été considérés comme espèces indépendantes selon les descriptions de Foslie (1884). Cultivés *in situ* dans une station abritée, ces trois types ont tous produit des lames larges et entières (f. *cucullata*). Sundene (1958) avait déjà montré que ces formes étaient interfertiles. L'auteur a donc conclu qu'il ne s'agissait que d'une seule espèce, *L. digitata*, dont la morphologie est modifiée sous l'action des conditions de l'environnement (Sundene 1964).

L. hyperborea, comme *L. digitata*, offre des variations morphologiques. En effet, dans les endroits abrités les deux espèces prennent une forme semblable, c'est-à-dire la forme *cucullata*. Dans ce cas, elles sont difficiles à distinguer (Jorde et Klavestad 1961; Svendsen et Kain 1971).

Une complication supplémentaire semble se manifester aujourd'hui quant à la distinction des espèces de *Laminaria*. Bien que l'interstérilité paraisse avoir été bien démontrée entre les Laminaires nord-européennes, *L. saccharina*, *L. digitata* et *L. hyperborea* (Schreiber 1930; Svendsen et Kain 1971). Cosson et Olivari (1982) ont récemment réussi à obtenir des hybrides interspécifiques entre *L. digitata* et *L. saccharina* et même intergénériques entre ces espèces et l'espèce totalement différente, *Saccorhiza polyschides*. Ils ont obtenu des sporophytes à développement normal et même, dans certains cas, avec une vitesse de croissance supérieure à celle des plantes de descendance "pure" (Cosson 1987). Malheureusement les auteurs n'ont pas suivi les générations hybrides jusqu'à leur maturité afin de savoir si celles-ci deviendraient fertiles. Toutefois il n'est pas exclu que les anomalies morphologiques observées dans la nature résultent de telles hybridations.

LAMINAIRES EN ISLANDE

Jónsson (1903) dans son importante étude floristique sur les Phéophycées des côtes de l'Islande signale cinq espèces du genre *Laminaria*: *L. hyperborea* (Gunn.) Foslie, *L. digitata* (Huds.) Lamour. et *L. nigripes* J. Ag. de la section *Digitatae*, et *L. saccharina* (L.) La-

mour. et *L. faeroensis* Börgesen de la section *Simplices*. De ces cinq espèces deux ont récemment été mises en doute: *Laminaria faeroensis* comme cela a été précisé plus haut, et *L. nigripes* en raison de sa ressemblance morphologique avec *L. digitata* (Wilce 1965; South et Hooper 1980). Cependant *L. nigripes* est aussi une espèce très caractéristique par son stipe noir et la forme de sa lame qui est ovale à la base.

Dans la description originale de *L. nigripes*, Agardh (1868) signale l'existence de canaux mucifères dans le stipe. Rosenvinge (1892) dans une étude détaillée de *L. nigripes* du Groenland décrit également les canaux mucifères du stipe. Il en est de même de *L. nigripes* d'Islande étudiée par H. Jónsson (1903). Nous avons d'ailleurs pu confirmer l'existence des canaux mucifères chez les spécimens de cette espèce récoltés en Islande par Helgi Jónsson dans les années 1890 – 1900, et conservés dans l'herbier du Musée de Botanique de l'Université de Copenhague. Les échantillons de *L. nigripes* de l'herbier Foslie, venant du nord de la Norvège, réagissent positivement à la coloration à la benzidine diazotée (Munda 1965), comme c'est aussi le cas de ceux de *L. hyperborea*. Les canaux mucifères n'ont jamais été observés dans le stipe de *L. digitata*, tandis que *L. hyperborea* en possède, même s'ils sont rares dans certaines variétés (Svendson et Kain 1971). Il paraît prématuré de rapprocher *L. nigripes* de *L. digitata*. Il semble plus logique de comparer cette espèce avec *L. hyperborea*, la seule autre espèce de la section *Digitatae* de l'Atlantique Nord qui réagit positivement à la coloration à la benzidine diazotée et qui possède, en outre, des canaux mucifères dans le stipe.

De plus, les aires de répartition des deux espèces ne se superposent pas. *L. nigripes* a une répartition strictement arctique tandis que *L. hyperborea* est une espèce boréale ("cold boreal" selon Börgesen et H. Jónsson 1905). En Islande *L. hyperborea* a été trouvée tout autour de l'île, même si elle est plutôt rare sur la côte est (H. Jónsson 1903; voir aussi chapitre 5 ci-après), alors que *L. nigripes*, a été signalée seulement sur la côte est,

dans les eaux froides, d'origine arctique. *L. hyperborea* atteint donc sa limite septentrionale sur la côte est de l'Islande où *L. nigripes* trouve sa limite méridionale.

L. faeroensis avec son stipe creux a été considérée comme identique à *L. longicuris* par Kain (1976c) et serait donc conspécifique avec *L. saccharina*. Cette espèce ne se trouve, comme l'espèce précédente, que dans les eaux froides de la côte est de l'Islande. *L. faeroensis* a aussi été récoltée dans Eyjafjörður, dans le nord de l'Islande, au siècle dernier. En ré-examinant soigneusement cette localité en 1971 (S. Jónsson, Laboratoire de Biologie végétale marine, communication personnelle) et encore en 1974 cette espèce n'a pas été retrouvée. Aujourd'hui l'espèce semble donc avoir une répartition arctique en Islande. Cependant *L. faeroensis* a aussi été signalée dans des eaux tempérées comme aux Iles Féroé (Börgesen 1905) et aux Iles Shetlands, au nord de l'Écosse (Kain 1976c).

Notre travail ayant été consacré à la biologie des populations de *Laminaria hyperborea* et de *L. digitata* dans la baie de Breiðfjörður, nous donnerons ci-après quelques précisions sur les variations morphologiques et anatomiques de ces espèces dans cette région.

LAMINAIRES DE LA BAIE DE BREIÐFJÖRÐUR

Variations morphologiques. L'étude des échantillons récoltés dans la baie de Breiðfjörður a permis de distinguer trois types morphologiques de Laminaires de la section *Digitatae*.

Le premier type possède un stipe rigide, à surface rugueuse ou papilleuse (fig. 10). Le diamètre du stipe diminue progressivement de la base vers la zone stipofrontale. La longueur des stipes peut atteindre jusqu'à 2,5 m et leur diamètre, à la base, 5 cm. La lame est plate et lisse, cordiforme à la base, découpée en nombreuses lanières larges de 2 à 5 cm. On peut observer dès le début de l'année jusqu'à l'automne le reste de l'ancienne lame, plus ou moins déchirée, rattachée à la nouvelle lame (fig. 10). Les deux lames sont séparées par un

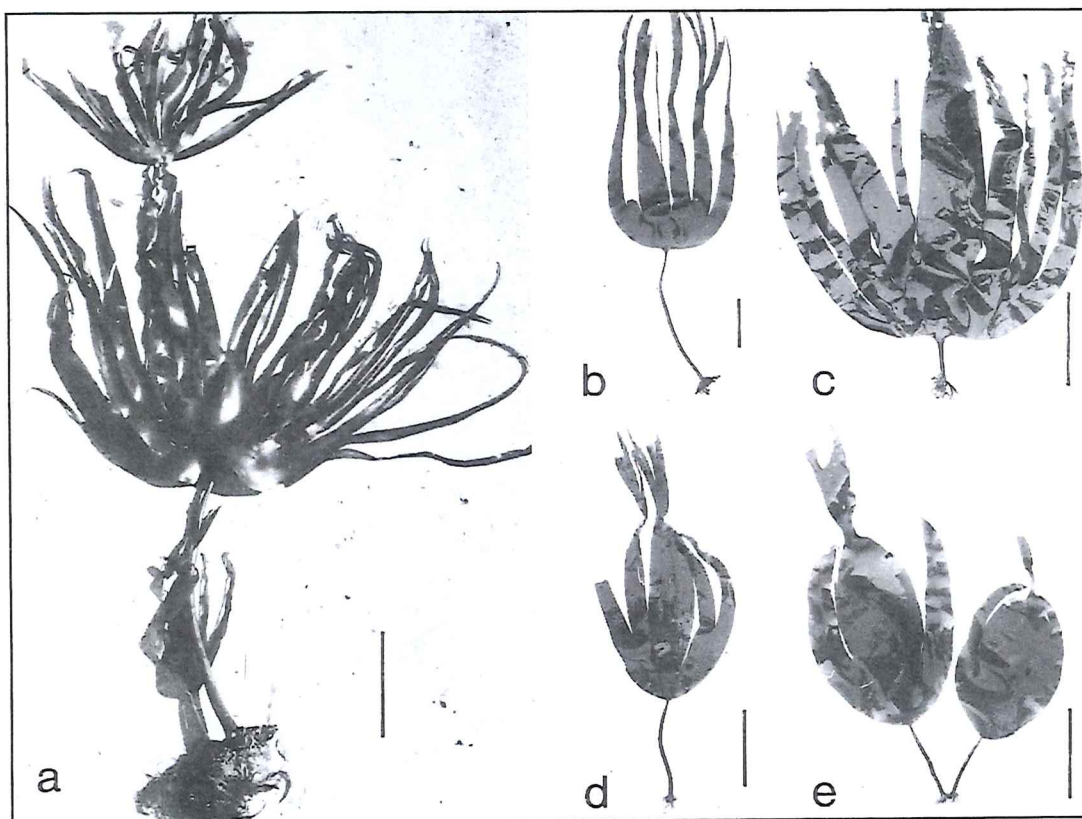


Figure 10. *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl., (type I) à stipe rond et conique et lame coupée en nombreuses lanières, récoltées en juin 1987 à Oddbjarnarsker à 10 m (a) et à Langey à 6 m (b, d et e) et 12 m (c). Échelle 20 cm.

Laminaria hyperborea (Gunn.) Fosl., (type I) with a round, conical stipe and a frond split up into numerous segments; sampled in June 1987 at 10 m depth at Oddbjarnarsker (a) and at 6 m depth at Langey (b, d and e) and 12 m (c). Scale: 20 cm.

rétrécissement très net de 5 à 10 cm de large et sont donc faciles à distinguer. Le nombre de plantes portant l'ancienne lame rattachée à la nouvelle varie selon la taille, la saison, l'agitation des eaux et la profondeur.

Le deuxième type de Laminaires de la section *Digitatae* à Breiðfjörður possède un stipe lisse et flexible à section elliptique (fig. 11). L'épaisseur du stipe est la même sur toute sa longueur, au maximum 4,5 cm. Le stipe peut atteindre une longueur de 2,9 m. La lame est le plus souvent cunéiforme à la base; elle est lisse et plane et découpée en lanières larges de 5 à 10 cm. Il y a un rétrécissement plus ou moins bien marqué entre la nouvelle lame et la lame de l'année précédente (fig. 11). Cette

dernière est le plus souvent couverte de bryozoaires. L'ancienne lame se trouve plus fréquemment sur des plantes jeunes que sur des plantes âgées, en grande profondeur plutôt qu'en faible profondeur et sur des plantes d'endroits abrités plutôt que chez celles des lieux battus.

Le troisième type morphologique porte un stipe relativement court atteignant au maximum 1,5 m avec un diamètre de 3 cm (fig. 12). Le stipe est plus ou moins cylindrique, avec son diamètre maximum dans la région médiane, diminuant vers les deux extrémités. Les haptères sont, en général, peu développés. La lame est entière ou découpée en lanières peu nombreuses et relativement larges. Elle est

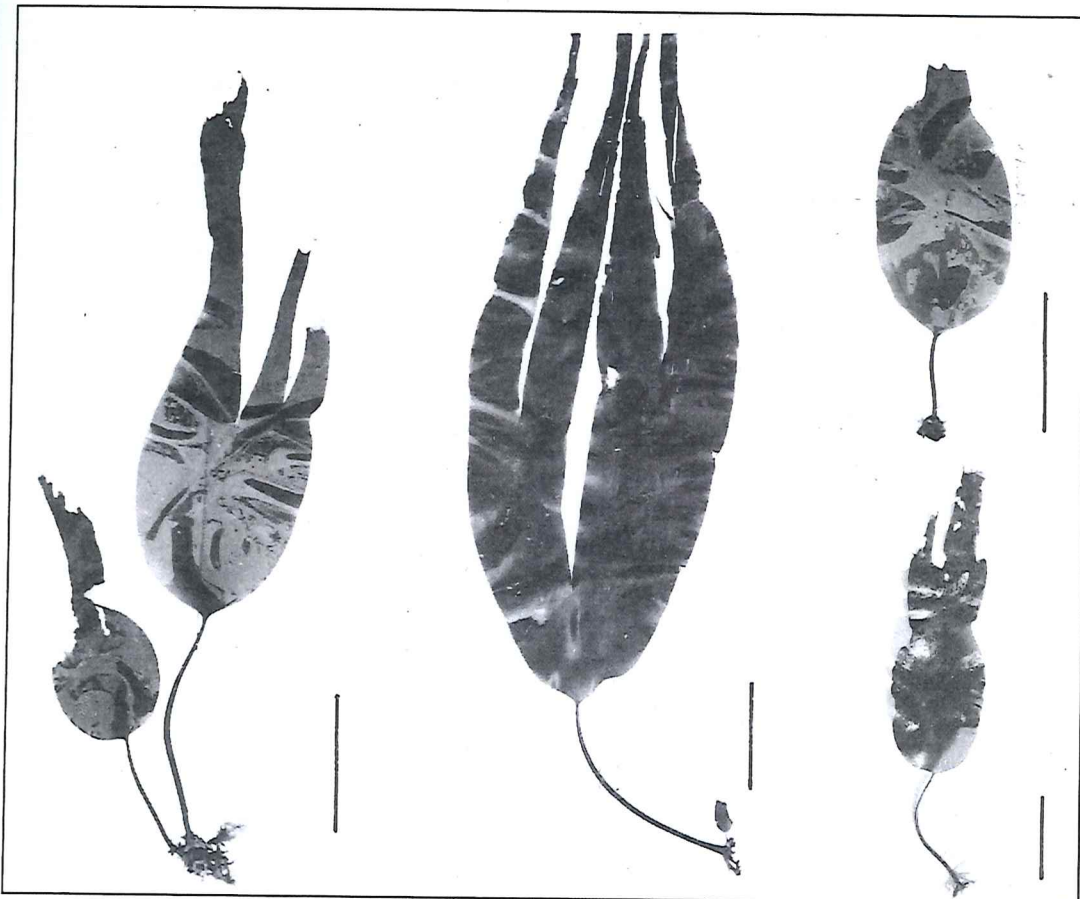


Figure 11. *Laminaria digitata* (Huds.) Lam. f. *genuina* Le Jolis (type II) récoltée en juin 1987 à 6 m de profondeur à Fagurey. On note que la lame est découpée en lanières relativement larges. Échelle 20 cm.

Laminaria digitata (Huds.) Lam. f. *genuina* Le Jolis (type II) sampled in June 1987 at 6 m depth at Fagurey. The frond is split into few segments which are relatively broad. Scale: 20 cm.

gauffrée, mince et fragile. L'ancienne lame, si elle est présente, est séparée de la nouvelle par un rétrécissement bien marqué (fig. 12). Pendant l'été on trouve souvent des Polychètes sédentaires en tube calcaire, tel que *Spirorbis* sp., sur la nouvelle lame, ce qui est très rare sur les autres types.

Distribution des trois types morphologiques. Les trois types morphologiques montrent des distributions différentes par rapport au mouvement de l'eau (voir fig. 17). Le premier se trouve uniquement dans la partie distale de la

baie, la partie la plus exposée à l'agitation de l'eau. Il est mêlé au deuxième type dans la moitié proximale de cette aire. Les deux derniers types se trouvent, par contre, dans la partie intérieure de la baie. Dans les endroits influencés par un courant fort ou par des vagues, le deuxième type morphologique domine, tandis que dans les endroits calmes à l'abri des vagues, le troisième type est le dominant.

Anatomie et histochimie. L'étude microscopique des stipes des espèces récoltées a

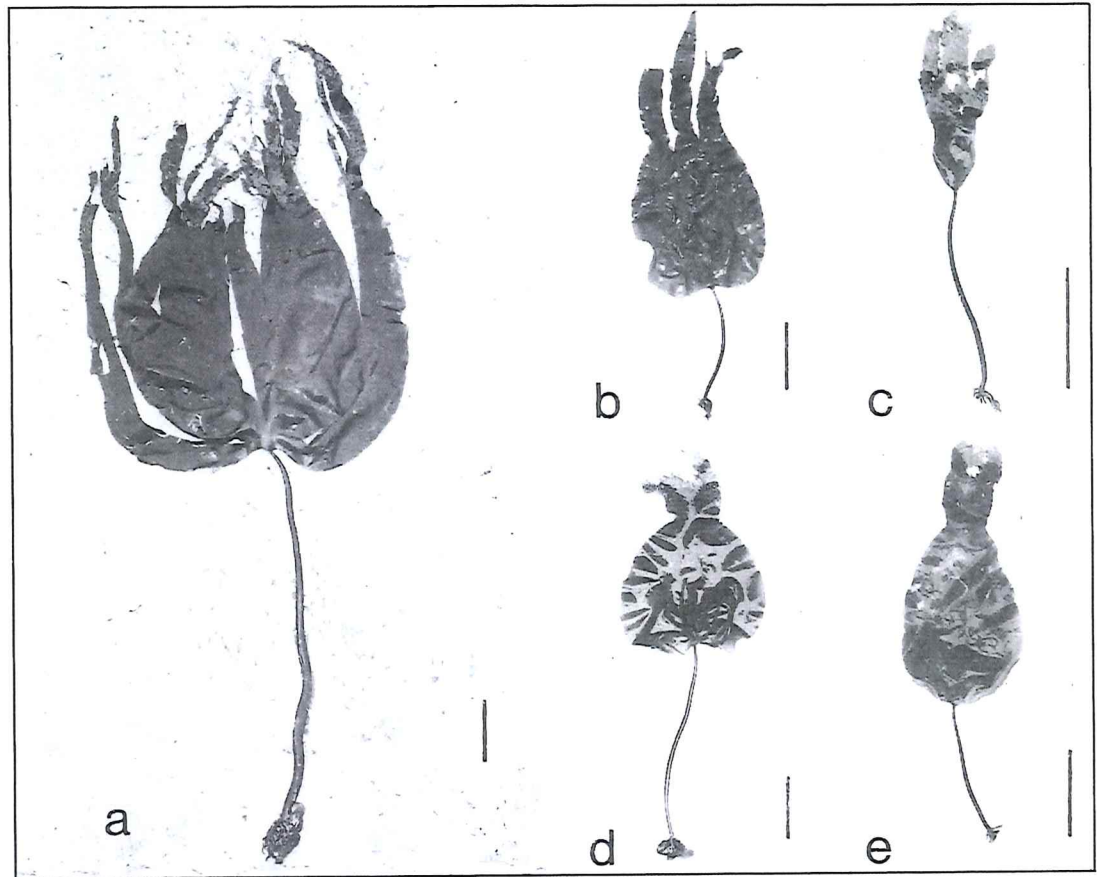


Figure 12. *Laminaria digitata* (Huds.) Lam. f. *cucullata* Le Jolis (type III) recolté en juin 1987 à 9 m de profondeur dans la localité de Skarð (a, b, c et e) et à 4 m de profondeur à Skálanes (d). Remarquer que le diamètre du stipe est au maximum au milieu de sa longueur à plusieurs centimètres des hapteres, et que la lame entière est cordiforme à la base. Échelle 20 cm.

Laminaria digitata (Huds.) Lam. f. *cucullata* Le Jolis (type III) collected in June 1987 at 9 m depth at Skarð (a, b, c and e) and at 4 m depth at Skálanes (d). Note that the diameter of the stipe is broadest in the middle of its length several centimeters from the haptera, and that the frond is entire and cordiform at its base. Scale: 20 cm.

montré que les trois types morphologiques décrits plus haut présentent deux structures anatomiques différentes, l'une avec des canaux mucifères très nets (fig. 13), l'autre dépourvue de canaux. Ce sont les Laminaires du premier type morphologique qui possèdent des canaux mucifères dans le stipe, tandis que les deux autres en sont dépourvus. Les résultats de la coloration à la benzidine diazotée vont dans le même sens: les stipes des algues du premier type morphologique se colorent en rouge, tandis que les autres restent incolores.

Ces observations montrent qu'il existe deux espèces de la section *Digitatae* dans la baie de Breiðifjörður, correspondant à *L. hyperborea* et *L. digitata*, présentant trois types morphologiques.

DISCUSSION

Les deux espèces de la section *Digitatae* considérées ici, *Laminaria hyperborea* et *L. digitata* diffèrent par la forme de leur lame, par la forme et l'anatomie du stipe, par leur

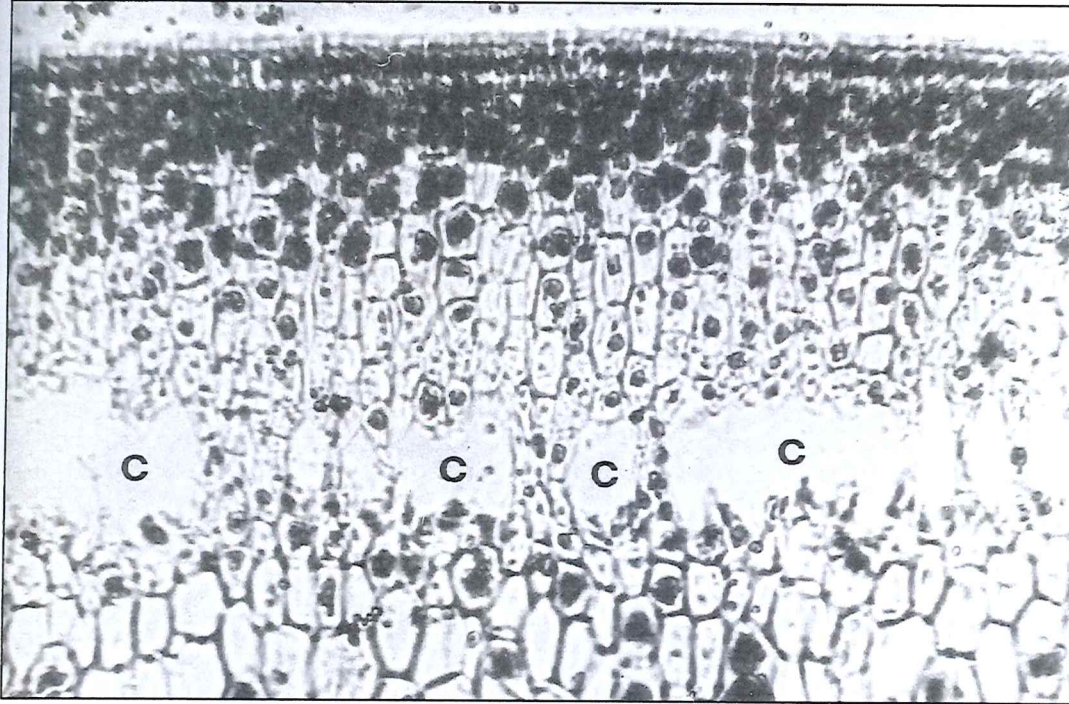


Figure 13. Section transversale du stipe de *Laminaria hyperborea*, récoltée au mois de juin à 6 m de profondeur à Langey, montrant les canaux mucifères (c).

Transversal section of the stipe of *Laminaria hyperborea*, collected in June at 6 m depth at Langey, showing the mucilage ducts (c).

répartition, et enfin par leur réaction à la benzidine diazotée, comme l'indique le tableau comparatif relatif à ces caractères (tableau 2).

Il a été montré que la base de la lame de *L. digitata* peut changer sa forme suivant la saison et la vitesse de croissance de l'espèce (Cosson 1967; Pérez 1971a). Pendant la saison de croissance rapide, la lame est cordiforme à la base tandis qu'elle devient cunéiforme quand la croissance est lente. Il est peu probable que la différence de la forme de la base de la lame soit causée par une différence de la vitesse de croissance chez les deux formes de *L. digitata* à Breiðifjörður. Il semble plus vraisemblable que l'agitation de l'eau, variable selon les endroits, soit la cause des différences de formes de la lame entre les deux types observés. A Breiðifjörður dans les conditions de mer calme, à l'abri des courants et des vagues, les plantes produisent des lames

cordiformes alors que dans les endroits agités la lame a tendance à être plus allongée et cunéiforme à la base. Plusieurs formes morphologiques ont été décrites dans la littérature chez *L. digitata* en fonction de l'agitation de l'eau. En général, les formes des endroits exposés ont tendance à devenir plus étroites et découpées en nombreuses lanières. L'expérience de transplantation de *L. digitata* à lame entière d'un lieu calme à un lieu battu confirme cette constatation; au bout de 10 jours, la lame avait changé de forme et était découpée en nombreuses lanières (Sundene 1962).

Dans la frange infralittorale en mode très battu *Laminaria digitata* porte une lame étroite, découpée en nombreuses lanières filiformes; c'est la forme correspondant à f. *stenophylla* Harvey (H. Jónsson 1903). Même si cette forme a été trouvée dans des conditions d'extrême agitation des eaux en Islande

TABLEAU 2

Caractéristiques morphologiques, anatomiques et histochimiques des Laminaires de la section Digitatae de *Laminaria* en Breiðfjörður.

Morphological, anatomical and histochemical characteristics of the Laminarians in the section Digitatae of the genus *Laminaria* in Breiðfjörður.

Type	Forme du stipe	Base de la lame	Canaux dans le stipe	Réaction à la benzidine	Espèce
I	conique à section circulaire	cordiforme	+	+	<i>Laminaria hyperborea</i>
II	à largeur constante, à section elliptique	cunéiforme	-	-	<i>Laminaria digitata</i> f. <i>genuina</i>
III	fusiforme à section circulaire	cordiforme	-	-	<i>Laminaria digitata</i> f. <i>cucullata</i>

(H. Jónsson, 1903) elle n'a pas été observée à Breiðfjörður. Dans les conditions les plus battues de Breiðfjörður c'est *Alaria esculenta* qui occupe la frange infralittorale tandis que *L. digitata* se trouve, d'ailleurs en faible quantité, un peu plus bas, mêlée à *L. hyperborea*. Ces plantes sont du type II décrit plus haut, qui correspond à la forme *genuina* Le Jolis de *L. digitata* comme elle a été décrite par H. Jónsson (1903).

Chez *L. digitata* vivant dans des conditions de mer calme, la lame est mince et formée de tissu fragile, le plus souvent entière mais occasionnellement découpée en lanières larges mais peu nombreuses. Le stipe est cylindrique, fragile et quelquefois tordu. Cette forme correspond à la forme *cucullata* Le Jolis de *L. digitata* (H. Jónsson 1903). Elle peut se confondre facilement avec la forme *cucullata* Svendsen et Kain de *L. hyperborea* (Jorde et Klavestad 1961; Svendsen et Kain 1971) mais par l'absence de canaux mucifères dans le stipe et le fait qu'elle ne prenne pas la coloration à la benzidine on s'aperçoit qu'elle appartient en réalité à *L. digitata*.

Dans Breiðfjörður on trouve *L. hyperborea* dans la partie distale de la baie (chap. 5). Ces plantes possèdent un stipe très rigide, conique, et à section circulaire. La lame est

cordiforme à la base et découpée en nombreuses lanières. C'est donc une forme correspondant à la forme typique de *L. hyperborea* (H. Jónsson 1903; Kain 1971a).

Parmi les espèces de la section *Digitatae*, H. Jónsson (1903) distingue un seul type de *L. hyperborea* mais trois formes différentes de *L. digitata*: f. *stenophylla* Harv., f. *genuina* Le Jolis et f. *cucullata* Le Jolis. Les deux types de *L. digitata* récoltés à Breiðfjörður correspondent aux deux dernières formes.

Contrairement à ce qu'ont pensé Wilce (1965) et South et Hooper (1980) les caractères anatomiques tels que la présence ou l'absence de canaux mucifères dans le stipe chez les Laminaires de la section *Digitatae* peuvent donc être utilisés pour l'identification des espèces. Ceci s'est manifesté chez les espèces *L. hyperborea* et *L. digitata* à Breiðfjörður. Parfois, comme dans le stipe de *L. hyperborea* f. *cucullata* des endroits abrités, les canaux mucifères sont rares et il faut alors les chercher attentivement pour les trouver (Svendsen et Kain 1971). Par contre, les réactions histochimiques à la benzidine diazotée sont très fiables, colorant toujours *Laminaria hyperborea* et non *L. digitata*. La détermination des deux espèces à Breiðfjörður a pu être confirmée par cette réaction.

Pour conclure, on peut donc admettre que les variations morphologiques chez *L. digitata* à Breiðifjörður tiennent aux conditions du milieu et que les types observés correspondent ainsi à des "écophènes" tels qu'ils sont définis par Daubenmire (1958) c'est-à-dire "leur dif-

férences sont entièrement dues à l'influence des conditions de milieu; quand ces écophènes sont transplantées dans le même habitat ces différences disparaissent" (cf. Daget et Godron 1979).

5. Répartition géographique de *Laminaria hyperborea* et de *Laminaria digitata*

RÉPARTITION DANS L'ATLANTIQUE NORD

La distribution des Laminaires, *L. hyperborea* et *L. digitata*, dans l'Atlantique Nord a été décrite respectivement par Kain (1971a) et Gayral et Cosson (1973). Les deux espèces n'ont été trouvées que dans l'Atlantique Nord. *L. hyperborea* (fig. 14) a une aire de répartition étendue le long des côtes européennes, depuis le Portugal au sud jusqu'au nord de la Norvège et à la presqu'île de Kola en Union Soviétique vers le nord. Elle se trouve également aux îles Féroé et en Islande. *L. digitata* (fig. 15) a une distribution un peu plus septentrionale. Son aire de répartition a

pour limite sud l'île de Noirmoutier en France et au nord, la côte nord de la Norvège, le long des côtes continentales européennes. Sur les côtes nord de l'Union Soviétique elle a été trouvée de la presqu'île de Kola jusqu'à la presqu'île de Yugorsky. Elle a également été trouvée aux îles Féroé, en Islande, à Jan Mayen, au Spitzberg et à Nouvelle Semble. De plus, elle croît sur la côte ouest de l'Atlantique nord du Connecticut aux États Unis jusqu'au nord de Terre Neuve au Canada et sur les côtes sud et est du Groenland (fig. 15).

La limite sud de *Laminaria digitata* coïncide à peu près avec la ligne isotherme 18 °C en août, de la surface de la mer, alors que celle

Figure 14. Répartition géographique de *Laminaria hyperborea* (traits épais) dans l'Atlantique Nord (d'après Kain 1971).

Geographical distribution of *Laminaria hyperborea* in the North Atlantic (from Kain 1971).

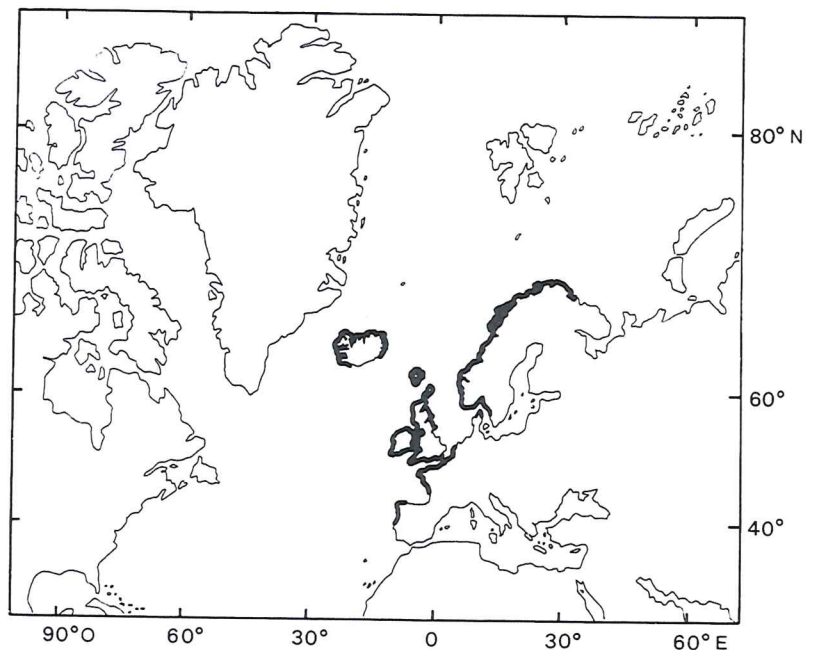
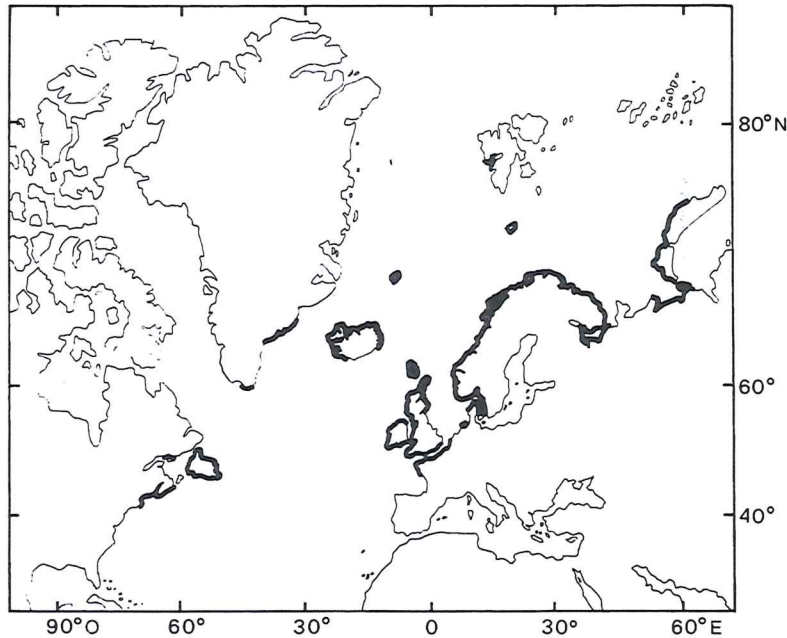


Figure 15. Répartition géographique de *Laminaria digitata* (traits épais) dans l'Atlantique Nord (d'après Gayral et Cosson 1972 et Lüning 1985).

Geographical distribution of *Laminaria digitata* in the North Atlantic (from Gayral and Cosson 1972 and Lüning 1985).



de *L. hyperborea* se situe près de la ligne isotherme 19 °C en août (Hoek 1982).

Les limites de l'étendue des aires de répartition de *L. hyperborea* et *L. digitata* peuvent partiellement être expliquées par l'action de la température sur les différentes étapes de leur cycle de reproduction. Celui-ci passe par deux générations différentes. Le grand sporophyte est diploïde, à haptères, stipe et lame, cette dernière se renouvelant entièrement chaque année. Le sporophyte produit des spores formées dans des sores sur la lame. Ces spores germent pour se développer en filaments microscopiques formant soit des gamétophytes femelles soit des gamétophytes mâles. La reproduction sexuée des gamétophytes se fait par oogamie et le zygote termine le cycle en engendrant un nouveau sporophyte.

La température maximale de survie des gamétophytes de *L. digitata* en laboratoire est de 22 °C (mâles) et 23 °C (femelles); celle de *L. hyperborea* est un peu plus basse, de 21 °C (pour les deux sexes) (Bolton et Lüning 1982).

Selon les résultats de Cosson (1972) et Cosson et Gayral (1977) les gamétophytes femelles deviennent fertiles et un zygote se

forme aux températures de 5 à 20 °C chez *L. digitata*. Chez cette espèce, il faut cependant beaucoup plus de lumière bleue, la seule partie du spectre capable de provoquer la fertilité des gamétophytes (Lüning et Dring 1972), pour induire la sexualisation des gamétophytes femelles à plus de 15 °C, que chez *L. hyperborea* (Lüning 1980).

Les jeunes sporophytes de *L. hyperborea* semblent en revanche être un peu plus tolérants envers les températures élevées que ceux de *L. digitata*. *L. hyperborea* montre ainsi une croissance semblable à 10, 15 et 20 °C au moins jusqu'à ce que les plantules atteignent 1 mm de longueur (Kain 1965). *L. digitata*, par contre, montre une réduction nette de sa croissance à 20 °C (Pérez 1971b).

La température maximale pour l'initiation de la croissance de la lame en hiver chez *L. hyperborea* est de 15 °C (Lüning 1986). Pendant l'hiver la température de la mer, à la limite sud de l'aire de répartition de cette espèce, ne descend normalement pas au-dessous de 15 °C, limitant ainsi la néoformation de la lame.

Il paraît donc que les gamétophytes de *L.*

digitata peuvent éventuellement s'installer plus au sud que ceux de *L. hyperborea* mais les sporophytes sont plus sensibles aux températures élevées. C'est donc probablement la température maximale d'été qui limite la croissance des gamétophytes et des jeunes sporophytes de *L. hyperborea* alors que la température minimale de l'hiver ne permet pas l'initiation de la croissance de la lame dans les régions trop méridionales. Pour *L. digitata*, la limite sud semble être déterminée par la température d'été ne permettant pas la croissance des sporophytes.

Vers le nord *L. digitata* a une limite de répartition nettement plus septentrionale que *L. hyperborea*. La tolérance des espèces envers les températures basses n'a pas été étudiée expérimentalement mais il nous semble, selon les mesures de l'amplitude saisonnière de la température à Breiðifjörður (fig. 6), que *L. digitata* peut survivre à des températures inférieures à $-1,5^{\circ}\text{C}$ pendant une période de quelques semaines et *L. hyperborea* peut résister à cette température pendant quelques jours.

Hoek (1982) a suggéré que l'absence de *L. hyperborea* sur la côte est de l'Amérique du Nord viendrait du fait que, sur cette côte, il n'y a pas de localités où l'on trouve à la fois des températures ne dépassant pas 19°C pendant l'été et ne descendant pas au-dessous de 2°C pendant l'hiver (température moyenne mensuelle). Cependant *L. hyperborea* semble, comme indiqué plus haut, pouvoir supporter des températures de moins de $-1,5^{\circ}\text{C}$ pendant quelques jours et de moins de 0°C pendant quelques semaines à Breiðifjörður. Il nous semble donc que *L. hyperborea* pourrait, pour cette raison, vivre dans des localités comme à Long Island aux nord-est des États Unis où la température moyenne mensuelle de la mer oscille entre 1°C en février et 19°C en août (Egan et Yarrish 1988) ou sur la côte de l'île de Marthas Vineyard, également aux nord-est des États Unis, où la variation annuelle de la température de l'eau de mer est de 2 à 17°C (Sears et Wilce 1975) pour ne citer que deux exemples.

RÉPARTITION GÉNÉRAL EN ISLANDE

En Islande (fig. 16) les deux espèces *L. hyperborea* et *L. digitata* ont été trouvées tout autour de l'île sauf sur la côte sud-est, qui est formée de vastes étendues de sable volcanique avec quelques promontoires isolés au milieu du sable. *L. hyperborea* (fig. 16a) se trouve en

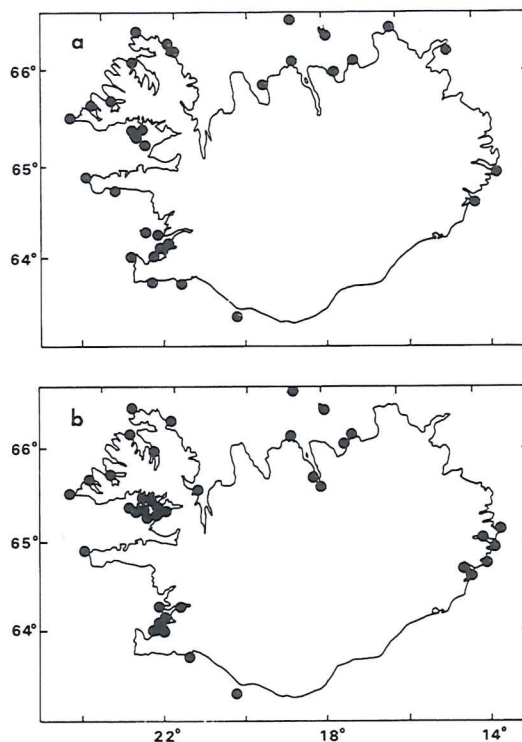


Figure 16. Répartition de *Laminaria hyperborea* (a), et *Laminaria digitata* (b) sur les côtes de l'Islande. Les figures sont faites d'après des données obtenues dans l'herbier de H. Jónsson au Musée Botanique de l'Université de Copenhague, des observations inédites de S. Jónsson, Lab. Biol. Végét. Marine, Paris, et des observations personnelles (Gunnarsson 1979 et des observations inédites plus récentes).

The distribution of *Laminaria hyperborea* (a), and *Laminaria digitata* (b) on the coast of Iceland. The maps are drawn from records obtained from the herbarium of H. Jónsson kept in the Botanical Museum of the University of Copenhagen, unpublished observations of S. Jónsson, Lab. Biol. Végét. Marine, Paris, and personal observations (Gunnarsson 1979 and more recent unpublished observations)

abondance sur la côte sud-ouest, ouest et sur la côte nord, tandis que sur la côte est de l'Islande elle est plus rare, n'ayant été signalée que dans trois localités: à Langanes, à Reyðarfjörður et à Papey. *L. digitata* (fig. 16b) a été trouvée en abondance sur toute la côte de l'Islande sauf sur la moitié est de la côte sud.

A l'échelle locale, *L. hyperborea* montre une préférence pour les endroits battus, exposés à l'océan; elle n'entre que peu dans les fjords. *L. digitata*, par contre, a une répartition ubiquiste; on la trouve à la fois dans les localités abritées à l'intérieur des fjords comme sur les côtes des îles et des presqu'îles ouvertes directement sur l'océan.

La raison de la rareté de *L. hyperborea*, sur la côte est, est difficile à expliquer même si la température moyenne de l'année y est plus basse que dans l'ouest et dans le sud, les variations de température sont moins importantes et les températures ne descendent pas aussi bas que, par exemple, à Breiðifjörður. La température moyenne à l'intérieur d'Eskefjörður, sur la côte est, varie de 0,5 °C en mars à 7,2 °C en août (Kristmannsson 1989) avec une moyenne de 3,9 °C tandis que la moyenne annuelle dans la partie externe de Breiðifjörður est de 5,2 °C. Kain (1971b) a suggéré que la limite septentrionale de *L. hyperborea* était déterminée par la longue période d'obscurité en hiver. En comparant la quantité de lumière, reçue à la surface de la mer, sur la côte

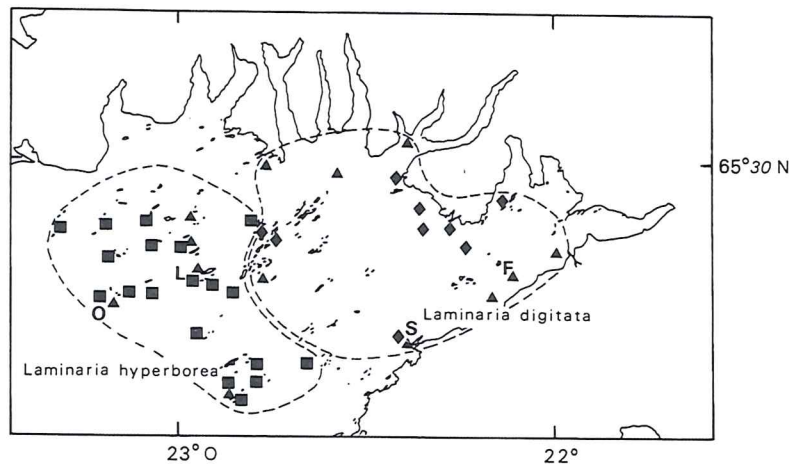
est à la même latitude que Breiðifjörður, on s'aperçoit qu'elle ne diffère pas significativement. L'insolation est de 725 10² cal cm⁻² dans l'est, tandis qu'à Breiðifjörður elle est de 723 10² cal cm⁻² (Einarsson 1969). Comme les deux régions sont à la même latitude la variation annuelle de la photopériode ne diffère pas non plus. Il est donc difficile d'expliquer pourquoi *L. hyperborea* est si rare à l'est de l'Islande en comparaison par exemple avec Breiðifjörður. Pour résoudre ce problème il sera souhaitable de connaître les conditions de milieu nécessaires à chaque étape du cycle de développement de l'espèce au laboratoire et de les comparer avec celles des différentes saisons sur la côte est de l'Islande.

RÉPARTITION DANS BREIÐIFJÖRÐUR

Dans la partie nord-est de la baie de Breiðifjörður comme dans les autres parties de la côte de l'Islande *Laminaria hyperborea* est limitée à la partie extérieure là où l'influence de l'Océan Atlantique est la plus forte (fig. 17). L'espèce a été trouvée dans les îles les plus exposées, donnant directement sur l'océan. *L. digitata*, par contre, a été trouvée dans toute la région de la baie, depuis son entrée, jusqu'au fond. *L. digitata* est l'espèce dominante dans l'étage infralittoral de la partie intérieure de la baie mais dans sa partie ex-

Figure 17. Répartition de *Laminaria hyperborea* (■), *L. digitata* de type II (▲) et de *L. digitata* de type III (◆), dans la partie nord-est de la baie de Breiðifjörður. Les localités étudiées de plus près sont indiquées; O: Oddbjarnarsker, L: Langey, S: Skarð, et F: Fagurey.

Distribution of *Laminaria hyperborea* (■), *L. digitata* of the type II (▲) and of *L. digitata* of the type III (◆), in the north-east part of the bay of Breiðifjörður. The study sites are indicated; O: Oddbjarnarsker, L: Langey, S: Skarð, and F: Fagurey.



térieure elle est limitée à la frange infralittorale (cf. chap. 6). *L. hyperborea*, par contre, est dominante dans la plus grande partie de l'étage infralittoral dans la moitié extérieure de la baie.

Il est difficile de voir quel facteur de l'environnement détermine l'absence de *L. hyperborea* dans la partie interne de la baie de Breiðifjörður. Une explication possible est que la période pendant laquelle la température est inférieure à $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ est trop étendue pour la survie de l'espèce dans la partie intérieure de la baie. Il est aussi possible que la répartition de *L. hyperborea* dépend de plusieurs facteurs du milieu. Druehl (1978) a ainsi trouvé que la répartition de *Macrocystis integrifolia* Bory est influencée par la relation entre la température et la salinité. Il a comparé deux localités où les moyennes annuelles de température et de salinité sont semblables aussi bien que les variations de celles-ci. Dans l'une des localités *M. integrifolia* se trouve en abondance tandis que dans l'autre localité elle est absente. En étudiant la variation saisonnière de la température et de la salinité, Dru-

ehl (1978) a trouvé que dans la localité à *M. integrifolia* la salinité est faible pendant l'hiver quand la température est basse alors que dans l'autre localité, sans *M. integrifolia*, la salinité basse coïncide avec des températures élevées; il en a conclu que *M. integrifolia* peut supporter des salinités basses seulement dans des conditions de basses températures. Pour savoir si cette explication de la distribution de *M. integrifolia* est aussi valable pour expliquer la répartition de *Laminaria hyperborea* il nous faudrait mieux connaître les variations saisonnières de la salinité dans la baie de Breiðifjörður, et éventuellement procéder à des essais de transplantation.

Les deux formes de *L. digitata* trouvées à Breiðifjörður (chap. 4) sont distribuées de façon différente dans la baie. La forme lisse avec la lame découpée en lanières nombreuses (le type II, chap. 4) se trouve dans les endroits soumis aux courants des marées et dans les localités battues. La forme à lame entière et fragile (le type III, chap. 4), par contre, se trouve dans les eaux calmes, abritées par les îles et les hauts-fonds (fig. 17).

6. Répartition verticale du peuplement algal

GÉNÉRALITÉS

Dans Breiðifjörður les Laminaires croissent de la limite inférieure des Fucacées, qui se situe normalement près du niveau moyen de basse mer de vives eaux, le zéro des cartes nautiques, jusqu'à une profondeur de 12 à 20 m suivant les localités. Leur limite supérieure se place un peu plus haut dans les endroits battus que dans les endroits abrités. Leur limite inférieure est généralement entre 12 et 15 m dans la partie proximale de la baie, tandis que dans les lieux plus exposés, près de son entrée, cette limite se trouve plus profondément, le plus souvent entre 15 et 20 m au-dessous du niveau de basse mer des vives eaux.

Avant d'aborder les résultats de l'étude des populations des Laminaires envisagées, il nous paraît utile de donner une description des peuplements algaux des localités étudiées. Nous décrivons sommairement l'étagement des espèces dominantes, les principales espèces compagnes et la pénétration des Laminaires en profondeur.

Du point de vue de la bionomie, il faut préciser qu'au cours de cette étude le terme "étage" est utilisé pour désigner des successions de groupements végétaux en fonction de la profondeur, dans le même sens que le terme "zone" est utilisé par la plupart des phycologues anglophones. Le terme "infralittoral" définit l'étage limité vers le haut par la végétation littorale ou par la limite supérieure des Laminaires, et vers le bas par la limite inférieure de la végétation des algues autotrophes. L'étage infralittoral" correspond donc à "la zone sublittorale" de Kjellman (1877) utilisé par des auteurs anglophones. "Étage" à donc la même signification que "zonation" en anglais. Pour les subdivisions de

l'étage infralittoral le terme "horizon" sera employé. Nous préférons nous en tenir à la terminologie utilisée par la grande majorité des phycologues francophones.

PEUPELEMENTS ALGAUX DE L'ÉTAGE INFRALITTORAL

Des représentations schématiques (fig. 18, 19, 20 et 21) montrent, pour les Laminaires rencontrées dans les quatre localités étudiées, la répartition en fonction de la profondeur dans l'étage infralittoral. Dans deux de celles-ci, Fagurey (fig. 18) et Skarð (fig. 19), on constate que c'est *Laminaria digitata* qui forme le groupement principal tandis qu'à Langey (fig. 20) et à Oddbjarnarsker (fig. 21) c'est *L. hyperborea*.

Localité abritée. FAGUREY (fig. 18) est la localité la plus abritée, mais par contre soumise à un courant de marée très fort. Du niveau de basse mer de vives eaux jusqu'à environ 50 cm de profondeur, le groupement algal est dominé par *Phyllaria dermatodea* (de la Pyl.) Gobi, une Laminare annuelle. Il faut noter que l'importance de *Phyllaria* dans ce groupement varie d'une année à l'autre. Parfois le recouvrement de *Phyllaria* atteint 100%; mais il arrive aussi que cette espèce soit mêlée à l'*Alaria esculenta* (L.) Grev. ce qui réduit son recouvrement à moins de 50%. A 0,5 m de profondeur *Laminaria saccharina* commence à s'imposer. A environ 2 m de profondeur *L. digitata* se trouve mêlée avec *L. saccharina*, et à 3 m *L. digitata* est devenue dominante, avec un taux de recouvrement de plus de 80% jusqu'à 11 m de profondeur, toujours associée à quelques plantes de *L. saccharina*. Au-delà de 11 m la végétation des Laminaires est clair-

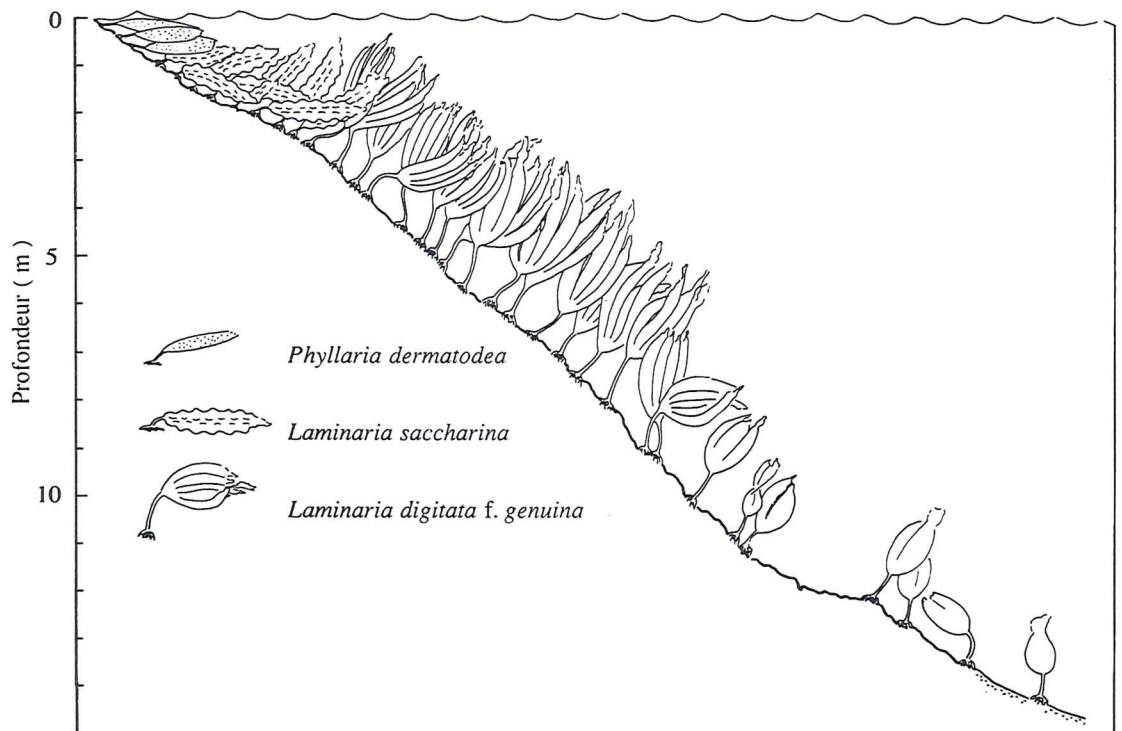


Figure 18. Fagurey; schéma montrant l'étagement des principales espèces des Laminaires en fonction de la profondeur. L'échelle horizontale est arbitraire. La profondeur est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Scheme showing the zonation of the principal Laminarian species as a function of depth at Fagurey. The horizontal scale is arbitrary. The depth is in meters below chart datum.

semée, et les individus de *L. digitata* sont de taille plus réduite. A partir de cette profondeur, *L. digitata* se raréfie et, à 15 m, on peut observer sa disparition.

La composition floristique de la sous-strate des champs de Laminaires (tableau 3) à Fagurey change aussi avec la profondeur. Dans la partie supérieure, de 0 à 0,5 m, les Phéophycées, telles que *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Chordaria flagelliformis* et *Desmarestia aculeata*, sont plus nombreuses qu'aux profondeurs plus grandes; les Rhodophycées telles que *Corallina officinalis*, *Rhodomela lycopodioides*, *Polysiphonia urceolata* et *Rhodochorton purpureum* y trouvent également leur maximum de développement. D'autres espèces comme *Lithothamnion glaciale*, *Fimbrifolium dichotomum* et *Turnerella pennyi* deviennent, par contre, plus fré-

quentes à des niveaux plus profonds. Parmi les espèces les plus abondantes de la sous-végétation à tous les niveaux se trouve *Odonthalia dentata*.

Déjà à 13 m de profondeur les algues rouges sont devenues l'élément le plus important de la végétation en ce qui concerne le recouvrement. Outre *Odonthalia dentata*, *Lithothamnion glaciale* est l'espèce la plus abondante de la sous-végétation à ce niveau. Le recouvrement de *L. glaciale* augmente avec la profondeur, et à 15 m, à la limite inférieure des Laminaires, il est de 75%. A cette profondeur *Phycodrys rubens* remplace *O. dentata* comme espèce compagne de *L. glaciale*. Ces algues s'étendent ensuite jusqu'à 22 m de profondeur tandis que leur recouvrement diminue progressivement, laissant finalement place, au-delà de 22 m, aux animaux sessiles.

TABLEAU 3

Liste des espèces trouvées dans l'étage infralittoral à Breiðifjörður; S: localité de Skarð, F: Fagurey, O: Oddbjarnarsker, L: Langey (nomenclature selon Caram et Jónsson 1972 et Jónsson et Gunnarsson 1978).

Species found in the sublittoral zone in Breiðifjörður; S: the study site at Skarð, F: Fagurey, O: Oddbjarnarsker, L: Langey (nomenclature follows Caram and Jónsson 1972 and Jónsson and Gunnarsson 1978).

Espèce	S	F	O	L
CHLOROPHYCEAE				
<i>Ulvaria obscura</i>	+		+	
<i>Spongomorpha aeruginosa</i>	+			
<i>Acrosiphonia sonderi</i>	+			
<i>A. arcta</i>				+
(incl. <i>A. spinescens</i>)				
<i>Cladophora rupestris</i>	+			
<i>Derbesia marina</i>	+	+		
PHAEOPHYCEAE				
<i>Ectocarpus fasciculatus</i>		+		
<i>E. siliculosus</i>	+			
<i>Pseudolithoderma extensum</i>	+			
<i>Leathesia difformis</i>	+	+		
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>	+	+		
<i>Chordaria flagelliformis</i>	+	+		
<i>Ralfsia verrucosa</i>	+	+		
<i>Petalonia zosterifolia</i>		+		
<i>Eudesme virescens</i>	+	+		
<i>Desmarestia viridis</i>	+	+	+	+
<i>D. aculeata</i>	+	+	+	+
<i>Sphacelaria plumosa</i>	+	+		
<i>S. radicans</i>	+			
<i>Fucus vesiculosus</i>	+	+		
<i>F. distichus</i>			+	+
<i>Chorda filum</i>	+	+		
<i>C. tomentosa</i>		+		
<i>Phyllaria dermatodea</i>	+	+		
<i>Laminaria hyperborea</i>			+	+
<i>L. digitata</i>	+	+	+	+
<i>L. saccharina</i>	+	+	+	+
<i>Alaria esculenta</i>	+	+	+	+
RHODOPHYCEAE				
<i>Rhodochorton purpureum</i>		+	+	+
<i>R. membranaceum</i>	+		+	
<i>Harveyella mirabilis</i>		+	+	
<i>Callophyllis cristata</i>	+	+	+	+
<i>Petrocelis hennedyi</i>	+		+	+
<i>Palmaria palmata</i>		+	+	+
<i>Odonthalia dentata</i>	+	+	+	+
<i>Fimbrifolium dichotomum</i> (= <i>Rhodophyllis dichotoma</i>)	+	+	+	+
<i>Phyllophora truncata</i>	+		+	+
<i>P. pseudoceranioides</i>	+	+	+	+
<i>Devaleraea ramentacea</i> (= <i>Halosaccion ramentaceum</i>)	+			
<i>Turnerella pennyi</i>	+	+	+	+
<i>Hildenbrandia rubra</i> (= <i>H. prototypus</i>)		+	+	
<i>Cystoclonium purpureum</i>	+	+		
<i>Corallina officinalis</i>	+	+	+	+
<i>Lithothamnion glaciale</i>	+	+	+	+
Corallinaceae encroûtantes	+	+	+	+
<i>Ptilota plumosa</i>	+	+	+	+
<i>Rhodomela lycopodioides</i>	+	+	+	+
<i>Ceramium rubrum</i>			+	
<i>C. arborescens</i>	+			
<i>Polysiphonia urceolata</i>	+	+	+	+
<i>P. nigrescens</i>	+			
<i>Membranoptera alata</i>			+	
<i>Delesseria sanguinea</i>			+	+
<i>Phycodrys rubens</i>	+	+	+	+
<i>Porphyra umbilicalis</i>	+	+		
<i>P. miniata</i>			+	+

Localité semi-abritée. SKARÐ (fig. 19) est une localité plutôt abritée dans la partie interne de la baie, quoique moins protégée que la localité précédente. Le groupement algal tout à fait en haut de l'étage infralittoral à Skarð est occupé par *Laminaria saccharina* de 0 jusqu'à 1,5 m de profondeur. On y trouve également *Alaria esculenta* entremêlée de *L. saccharina*, en quantité faible. Le groupement algal juste au-dessous est caractérisé par la présence de *L. digitata* qui s'étend de 1,5 m jusqu'à 14 m de profondeur où la végétation des Laminaires s'arrête dans cette localité. Au niveau inférieur de l'étendue de *L. digitata*, de 10 à 14 m, la densité de l'espèce est très faible.

Au-delà de 14 m le fond est recouvert de sable vaseux avec quelques roches isolées dépourvues de végétation.

La sous-végétation de la partie la plus haute de l'étage infralittoral à Skarð (tableau 3) est dominée par les Phéophycées telles que *Eudesme virescens*, *Chordaria flagelliformis* et *Dictyosiphon foeniculaceus*, tandis que celle des champs à *Laminaria digitata* située plus bas est dominée par des Rhodophycées telles que *Lithothamnion glaciale*, des Corallinacées encroûtantes, *Odonthalia dentata*, *Ptilota plumosa*, *Phycodrys rubens* et *Fimbrifolium dichotomum*. Le recouvrement de ces espèces diminue avec la profondeur au fur et à mesure

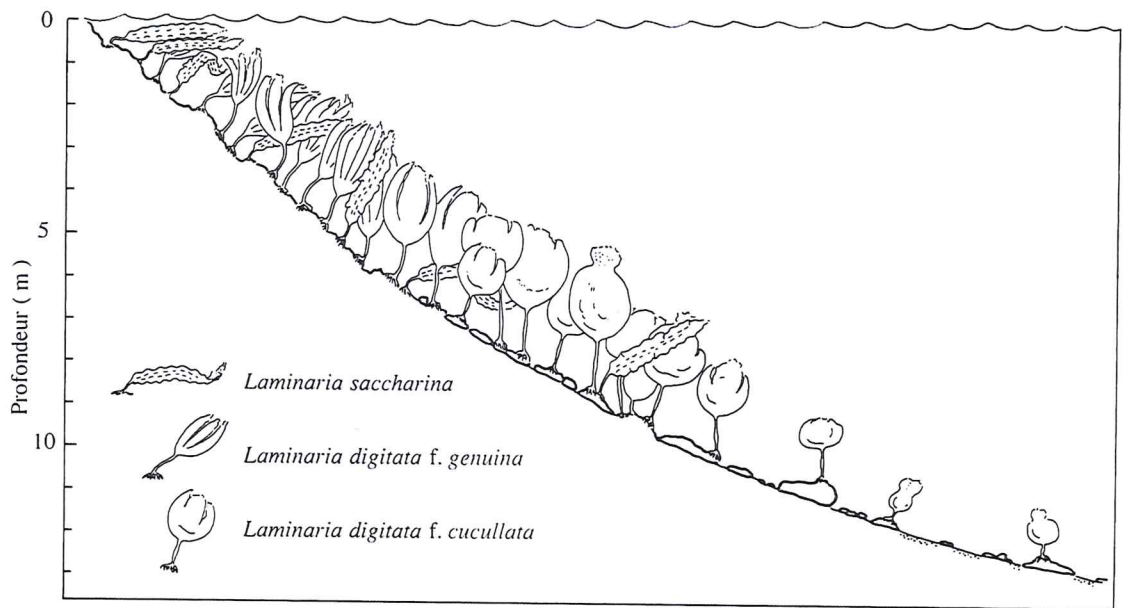


Figure 19. Skarð; schéma montrant l'étagement des principales espèces des Laminaires en fonction de la profondeur. L'échelle horizontale est arbitraire. La profondeur est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Scheme showing the zonation of the principal Laminarian species as a function of depth at Skarð. The horizontal scale is arbitrary. The depth is in meters below chart datum.

que le substrat rocheux diminue et que le sable augmente.

Localité semi-exposée. A LANGEY (fig. 20) *Alaria esculenta* et *Laminaria digitata* forment un groupement algal bien délimité entre 0 et 0,5 m de profondeur. *L. hyperborea*, espèce principale de cette localité, commence à être dominante à 0,5 m, couvrant l'étage infralittoral jusqu'à 12 m de profondeur. Dans les champs de *L. hyperborea* on peut trouver *A. esculenta* et *L. digitata* entremêlées jusqu'à 6 m de profondeur. *L. saccharina*, qui n'est pas présente dans le groupement supérieur, est, par contre, associée à *L. hyperborea* dans toute l'étendue de cette dernière, de 0,5 à 12 m. A 12 m de profondeur la végétation de *L. hyperborea*, jusqu'alors dense, s'arrête assez brusquement. En même temps le fond rocheux est remplacé par un fond de sable vaseux.

A Langey, la sous-végétation des champs des Laminaires (tableau 3) est à faible profondeur dominée par la Phéophycée *Desmarestia aculeata* et les Rhodophycées *Palmaria palmata*, *Corallina officinalis*, *Rhomela*

lycopodioides et *Polysiphonia urceolata*. Les espèces *Odonthalia dentata*, *Petrocelis hennedyi*, *Ptilota plumosa* et des Corallinacées encroûtantes également, sont abondantes partout. Les espèces d'algues rouges, *Phycodrys rubens*, *Fimbrifolium dichotomum* et *Lithothamnion glaciale* sont, par contre, plus abondantes dans la moitié inférieure des champs des Laminaires; leur recouvrement augmente avec la profondeur.

Le fond de sable, au-delà de la végétation dense des Laminaires, est parsemé de pierres et de coquillages (*Modiolus modiolus* (L.) et *Chlamys islandica* (Müll.)). L'espèce dominante y est *Lithothamnion glaciale*, et occasionnellement on y trouve aussi *L. saccharina* attachée aux pierres et aux coquillages jusqu'à 16 m de profondeur, de même que des Rhodophycées foliacées comme *Phyllophora truncata*, *Phycodrys rubens* et *Odonthalia dentata*. La limite inférieure de la végétation à Langey se situe à 18 m de profondeur.

Localité très exposée. ODDBJARNARSKER (fig. 21) est une localité extrêmement battue.

La houle du large, venant de l'ouest, déferle directement sur cette île, sans être freinée nulle part dans sa course, et les vagues se jettent donc avec toute leur force sur le littoral. A Oddbjarnarsker, les Laminaires montent quelques dizaines de centimètres au-dessus du niveau de basse mer des vives eaux. *Alaria esculenta* se trouve en abondance à ce niveau et descend jusqu'à 0,5 m de profondeur. *Laminaria digitata* se trouve aussi à ce niveau, mais en quantités faibles. A 0,5 m commencent les champs de *Laminaria hyperborea*, et de 0,5 m à 15 m de profondeur cette espèce est dominante, formant une véritable forêt peuplée de plantes pourvues de stipes de 1 à 2 m de hauteur, portant des lames recouvrant presque totalement le fond. Entre les stipes de *L. hyperborea* on trouve quelques individus de *L. saccharina*, jusqu'à 16 m de profondeur; *Alaria esculenta* est également assez abondante, mêlée à *L. hyperborea*, surtout dans les

profondeurs faibles. A partir de 15 m, en descendant, *L. hyperborea* devient de plus en plus dispersée jusqu'à ce qu'elle disparaisse complètement à 19 m.

Les éléments principaux de la sous-végétation des champs des Laminaires à Oddbjarnarsker (tableau 3) peuvent être divisés en trois groupes: 1. Les espèces qui sont abondantes à faible profondeur, telles que *Desmarestia aculeata*, *Corallina officinalis*, *Rhodomela lycopodioides*, *Rhodochorton purpureum*, *Palmaria palmata* et *Polysiphonia urceolata*. 2. Les espèces abondantes dans toute l'étendue des Laminaires, telles que les Corallinacées encroûtantes, *Ptilota plumosa* et *Odonthalia dentata*. 3. Ce groupe renferme des espèces qui sont surtout abondantes dans des niveaux plus bas comme *Fimbriolium dichotomum*, *Lithothamnion glaciale*, *Phycodrys rubens* et *Turnerella pennyi*. Dans la zone "ouverte" de 15 à 19 m de profondeur, où la

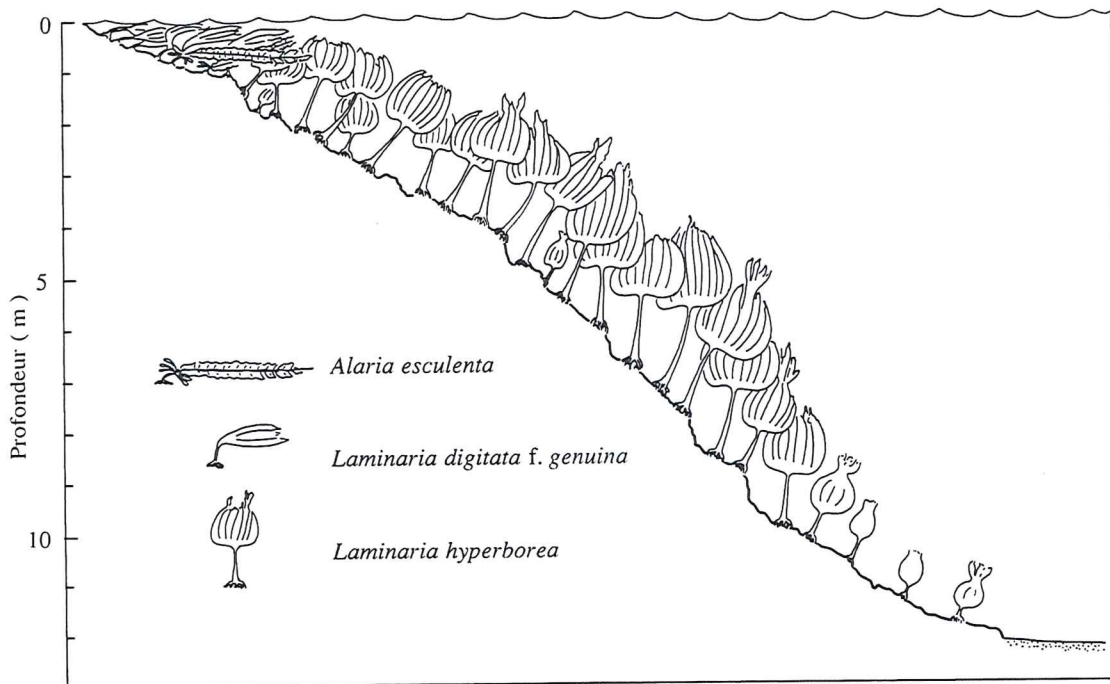


Figure 20. Langey; schéma montrant l'étagement des principales espèces des Laminaires en fonction de la profondeur. L'échelle horizontale est arbitraire. La profondeur est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Scheme showing the zonation of the principal Laminarian species as a function of depth at Langey. The horizontal scale is arbitrary. The depth is in meters below chart datum.

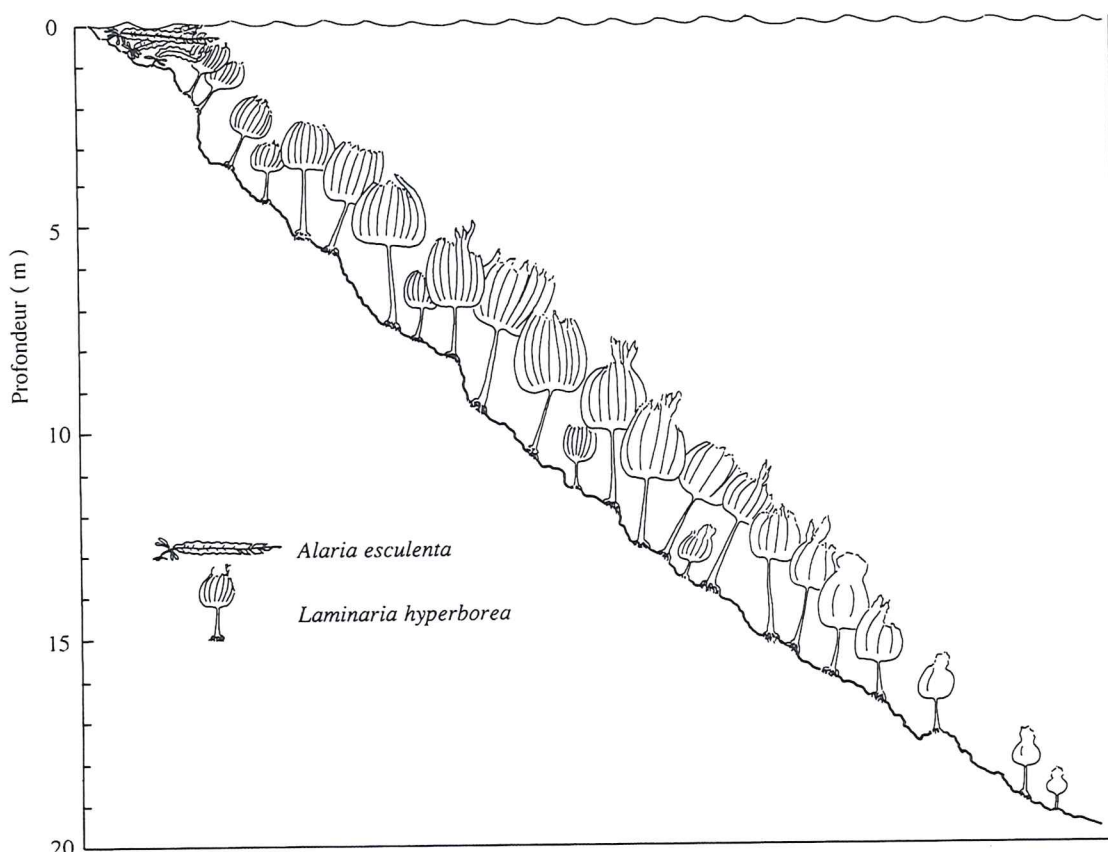


Figure 21. Oddbjarnarsker; schéma montrant l'étagement des principales espèces des Laminaires en fonction de la profondeur. L'échelle horizontale est arbitraire. La profondeur est indiquée en mètres audessous du zéro des cartes nautiques.

Scheme showing the zonation of the principal Laminarian species as a function of depth at Oddbjarnarsker. The horizontal scale is arbitrary. The depth is in meters below chart datum.

population de *L. hyperborea* est très dispersée, la végétation est dominée par *Odonthalia dentata*, *Phycodrys rubens* et *Lithothamnion glaciale*. Comme à Fagurey, *L. glaciale* est l'espèce dominante à la limite inférieure des champs des Laminaires. La sous-végétation dans les champs de *L. hyperborea* à 3 m de profondeur est exceptionnellement monotone: *Corallina officinalis* y prédomine avec un quasi-total recouvrement.

Au-dessous des Laminaires il existe un groupement d'algues rouges caractérisé par *Lithothamnion glaciale* accompagné d'*Odonthalia dentata* et de *Phycodrys rubens* que l'on

rencontre jusqu'à 26 m de profondeur, voire davantage.

Il faut noter que plusieurs espèces de la sous-végétation infralittorale se trouvent aussi comme épiphytes des Laminaires étudiées à Breiðifjörður.

En résumé, les peuplements de l'étage infralittoral, de Breiðifjörður peuvent être subdivisés en trois horizons (tableau 4):

— Le premier est dominé par *Laminaria saccharina* et *Phyllaria dermatodea* dans les localités abritées dans la partie interne de la baie et par *Alaria esculenta* et *L. digitata* dans les localités plus battues. L'étendue verticale

TABLEAU 4

Subdivision de l'étage infralittoral de Breiðifjörður en horizons. Les chiffres indiquent les limites inférieures des différents horizons en mètres au-delà du niveau moyen de basse mer de vives eaux.

Subdivision of the sublittoral zone at Breiðifjörður into „horizons“. The numbers indicate the depth at the lower limit of the different „horizons“ in meters below chart datum.

horizon	Oddbj.	Langey	Skarð	Fagurey
1	0,5	0,5	1,5	2,5
2	19	12	14	15
3	>26	18	—	22

de cet horizon varie de 0,5 m à Langey à 2,5 m à Fagurey.

— *Le deuxième* horizon, qui est le plus important, est celui dominé par *L. digitata* dans les deux localités internes de la baie et par *L. hyperborea* dans ses localités distales. L'étendue bathymétrique de cet horizon est variable; dans la localité battue d'Oddbjarnarsker, il descend jusqu'à 19 m, tandis qu'à Langey sa limite inférieure se situe à 12 m de profondeur.

— *Le troisième*, celui des algues rouges, est le plus profond; il succède au deuxième horizon dans toutes les localités, sauf à Skarð où la végétation ne descend pas au-delà de la limite inférieure des Laminaires, à 14 m de profondeur. La limite inférieure du troisième horizon dépend du substrat. Là où un substrat favorable pour les Laminaires descend assez profondément comme à Fagurey et à Oddbjarnarsker, cette limite se trouve à des profondeurs de 22 m et de plus de 26 m respectivement. Dans les localités Skarð et Langey, par contre, le fond au-delà de l'horizon des Laminaires est plus ou moins sableux, formant un substrat peu propice. A Langey cet horizon ne descend qu'à 18 m et il fait défaut à Skarð. *Lithothamnion glaciale* est l'espèce qui est le plus souvent dominante dans cet horizon, mais elle est toujours mêlée à des Rhodophycées foliacées.

Il convient toutefois de remarquer que l'existence de l'étagement décrit ci-dessus ne signifie pas nécessairement qu'il y a trois associations algales sublittorales bien délimi-

tées. Un continuum des espèces de haut en bas du sublittoral comme cela a été suggéré par Boudouresque et Luck (1972) pour l'étage littoral en Méditerranée, n'est pas à exclure. En effet la division des peuplements de l'étage infralittoral en horizons est entièrement basée sur les espèces dominantes et ne tient pas compte d'autres espèces qui pourraient montrer une distribution différente.

DISCUSSION

Dans son étude de la végétation algale autour de l'Islande H. Jónsson (1912) a montré, que l'étage infralittoral pouvait être subdivisé suivant la profondeur en trois parties. La moins profonde dominée par *Alaria esculenta*, la deuxième caractérisée par *Laminaria hyperborea* et *L. digitata* dans les localités battues et abritées respectivement, enfin, la partie la plus profonde dominée par des Rhodophycées. Nos études à Breiðifjörður, faites par des observations directes en plongée, confirment les résultats de H. Jónsson (1912).

A Breiðifjörður dans la partie la plus haute de l'étage infralittoral, il existe dans les localités étudiées un horizon d'algues variant de 0,5 à 3 m d'étendue verticale. Cet horizon correspond à "l'infralittoral fringe" de Stephenson *et al.* (1937) (fr. "frange infralittorale") qui est le plus souvent caractérisée par un mélange des espèces littorales et infralittorales (Castric-Fey *et al.* 1973; Norton *et al.* 1977).

Dans les localités battues dans la région externe de la baie, à Oddbjarnarsker et à Langey, il est probable que la turbulence causée par la houle du large empêche *Laminaria hyperborea* avec son stipe rigide de s'installer dans la frange infralittorale, tandis que *L. digitata*, espèce à stipe lisse et flexible, résisterait beaucoup mieux aux vagues et arriverait à s'y maintenir. Dans la localité la plus exposée à Oddbjarnarsker *L. digitata* n'est trouvée qu'en faible quantité alors que *Alaria esculenta*, espèce à croissance rapide formée d'une lame longue, très résistante aux mouvements des eaux, devient l'espèce dominante. Dans les localités abritées, Fagurey et

Skarð, il est probable que *L. digitata* n'arrive pas à se développer à cause de l'abrasion du substrat par la glace flottante (voir chap. III). A Fagurey *L. digitata* laisse sa place à *Phyllaria dermatodea*, Laminaire annuelle à croissance rapide, et à Skarð, à *L. saccharina* qui, elle aussi, présente une croissance rapide et qui a une longévité réduite en Islande par rapport à *L. digitata*, tout au moins sur la côte est (Gunnarsson et Sjöton, en préparation).

En Angleterre, Hawkins et Harkin (1985) ont montré par des exclusions répétitives expérimentales de *Laminaria digitata*, à la limite supérieure de son horizon naturel, que l'*Alaria esculenta* y devient dominante, même dans des localités moyennement battues, où elle est habituellement rare. Si, par contre, on permet à *L. digitata* de se réinstaller, *A. esculenta*, espèce opportuniste, est exclue en moins d'un an par compétition. Le même phénomène a été observé à Surtsey, la nouvelle île volcanique au sud de l'Islande, où la colonisation algale est suivie depuis le moment de la formation du substrat rocheux de l'île (Jónsson et Gunnarsson 1982; Jónsson *et al.* 1987). *A. esculenta* a été dominante dans tout l'étage infralittoral de 0 à 20 m de profondeur pendant 5 ans après la cessation de l'éruption; elle a ensuite été éliminée progressivement de la partie profonde de cet étage par suite de compétition avec, entre autres, *L. hyperborea*. La dominance de *A. esculenta* est maintenant surtout limitée à une bande étroite de 0 à 5 m au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata et *L. saccharina* semblent subir une exclusion similaire en cas de compétition avec *L. hyperborea*, là où cette dernière espèce est dominante. Kain (1976a) a ainsi dénudé des surfaces à l'intérieur d'un champ de *L. hyperborea*. Au bout d'un an des jeunes sporophytes de *L. hyperborea*, *L. digitata* et *L. saccharina* étaient tous présents mais quatre ans plus tard le stipe rigide de *L. hyperborea* avait atteint une longueur suffisante pour porter des lames formant une strate réduisant la lumière sur le fond, ce qui a eu pour conséquence l'élimination des autres Laminaires à stipe flexible.

Il semble donc que la limite supérieure des

Laminaires dans l'étage infralittoral propre à Breiðifjörður soit déterminée par des facteurs physiques tandis que la limite inférieure des Laminaires de la frange infralittorale serait déterminée par compétition avec des Laminaires de plus grande longévité, vivant plus bas, telles que *L. hyperborea* et *L. digitata*.

De façon générale, à Breiðifjörður la limite inférieure de *Laminaria hyperborea* se situe entre 12 et 19 m de profondeur.

A Langey l'étendue verticale de *L. hyperborea* est visiblement limitée à 12 m à cause du changement de la nature du substrat qui, d'abord rocheux, devient sablonneux. A Oddbjarnarsker, par contre, le substrat est uniformément rocheux jusqu'à plus de 26 m, bien plus bas que la limite inférieure des populations de *L. hyperborea*. La limite inférieure de *L. digitata* est à 14 et 15 m de profondeur à Skarð et à Fagurey respectivement, sans qu'il y ait là non plus, un changement du substrat à ces profondeurs.

Dans une étude précédente, nous avons constaté que la limite bathymétrique inférieure des Laminaires, à Eyjafjörður, un fjord long au nord de l'Islande, varie dans le fjord (Gunnarsson 1979). Dans les eaux turbides des localités près de l'estuaire, au fond du fjord, la limite se trouve à 3 m de profondeur seulement; dans la région médiane, la limite est à 10 m, et, à son entrée, où les eaux sont plus claires la limite inférieure des Laminaires se situe à 27 m de profondeur. Il a également été constaté en Angleterre, que dans les localités exposées, où les eaux sont normalement plus limpides qu'à l'intérieur des fjords, les Laminaires peuvent pénétrer très profondément. Ainsi au large de la Cornouailles, en Grande Bretagne, *L. hyperborea* a été trouvée fixée jusqu'à 36 m de profondeur (Whittick 1969, cité par Kain 1977).

Des hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la limitation des Laminaires en profondeur dans Breiðifjörður.

— La première est que l'extension bathymétrique des Laminaires est limitée par un changement de substrat, le passage d'un substrat rocheux à un substrat meuble. Les Laminaires ne croissent normalement que sur des

fonds rocheux, mais peuvent dans quelques cas aussi croître, tout au moins temporairement, sur des cailloux et des coquillages posés sur des fonds meubles. On peut affirmer que la répartition bathymétrique de *L. hyperborea* à Langey est limitée à 12 m par manque de substrat favorable au-delà de cette profondeur. *L. saccharina*, par contre, arrive à croître sur des cailloux disséminés sur le sable à des profondeurs plus basses. A Oddbjarnarsker et à Fagurey, en revanche, il n'y a pas de changement en ce qui concerne la nature du fond coïncidant avec l'arrêt de la croissance des Laminaires, et à Skarð il existe des roches au-delà de la limite inférieure des Laminaires, même si ces roches sont rares. Par conséquent, cette hypothèse ne peut expliquer que la limite de la répartition verticale de *L. hyperborea* dans la seule localité de Langey, mais pas ailleurs.

— La deuxième hypothèse est que l'étendue verticale des Laminaires peut être limitée par le broutage des herbivores. Il a été observé par de nombreux auteurs que les herbivores tels que les Oursins (Jones et Kain 1967; Mann 1977; Bernstein *et al.* 1983) et les Gastéropodes tels que *Patina pellucida* (L.) (Kain 1963) et *Lacuna vincta* (Montagu) (Johnson et Mann 1986) peuvent sévèrement affecter la croissance des Laminaires. En observant le fond autour de la limite inférieure des Laminaires à Oddbjarnarsker, à Fagurey et à Skarð, en plongée, nous n'avons trouvé ni Oursins ni Gastéropodes herbivores (par exemple *Patina pellucida* ou *Lacuna vincta*) pour expliquer l'arrêt de l'extension des populations des Laminaires dans ces endroits. Ces animaux sont présents plus haut dans l'étage des Laminaires dans toutes les localités mais toujours en faibles quantités. Cette hypothèse pourrait donc être exclue.

— La troisième hypothèse est que les Laminaires sont en compétition pour la place avec d'autres algues qui les empêchent de se développer au-delà de leur limite inférieure. Le recouvrement des algues rouges dominant au-dessous de cette limite est sensiblement le même de part et d'autre de la limite inférieure des Laminaires. Il est donc peu probable que

cette hypothèse soit plausible. Pour la vérifier il faut faire des exclusions expérimentales régulières des Rhodophycées au-delà de la limite inférieure des Laminaires pour vérifier si les Laminaires s'étendent vers l'étage précédemment occupé par les Rhodophycées, comme cela a été fait pour la limite supérieure des Laminaires en Angleterre (Hawkins et Harkin 1985).

— La dernière hypothèse serait relative à l'insuffisance de la lumière pour la germination et le développement des Laminaires. De toutes les localités étudiées c'est à Oddbjarnarsker, que la pénétration de la lumière est la plus importante. Pendant l'été, l'intensité lumineuse, à 19 m, à la limite inférieure des Laminaires, n'est que 1,9 % de la lumière de la surface c'est-à-dire de la lumière qui a déjà traversé le film superficiel de la mer (fig. 8). A Langey, cette intensité à la limite inférieure de *L. hyperborea*, à 12 m, est de 5 % de celle de la surface. *L. saccharina* cependant arrive à croître, au-delà de 12 m, sur des cailloux disséminés sur le sable à Langey jusqu'à 16 m de profondeur. A cette profondeur la quantité de lumière reçue est de 1,8 % de celle de la surface, c'est-à-dire à peu près le même pourcentage que celui reçu par les plantes les plus profondes de *L. hyperborea* à Oddbjarnarsker.

A Fagurey, il n'y a pas de changement de substrat à la limite inférieure de croissance de *L. digitata* à 15 m et les mesures de pénétration de la lumière montrent que 1,0 à 1,5 % de la lumière de surface atteint cette limite. A Skarð le pourcentage de lumière reçu à la limite inférieure (14 m) de *L. digitata* est de 0,6 à 1,0 % de la lumière de surface.

La quantité de lumière à la limite inférieure des Laminaires, dans la région de Breiðfjörður, varie donc de 0,6 à 1,9 % de la lumière de la surface. La limite de *L. hyperborea* et *L. saccharina* correspond à 1,9 et 1,8 % de la lumière de la surface respectivement, tandis que la limite inférieure de *L. digitata* se situe à une profondeur ne recevant que 0,6 à 1,5 % de la lumière de la surface.

Boutler *et al.* (1974) et plus tard Lüning et Dring (1979) ont suggéré, que la limite infé-

rière de croissance des Laminaires se situe, en général, à la profondeur recevant 1% de la lumière de surface, un pourcentage voisin de celui que nous avons observé à Breiðifjörður.

Cette définition de la limite inférieure des Laminaires utilisant le pourcentage de la lumière de surface ne peut être acceptée que comme une première approche. En effet, les variations importantes de l'intensité de la lumière à la surface de la mer se répercutent au niveau des populations recevant 1 % de la lumière. Il nous paraît alors préférable de définir la limite inférieure des Laminaires par la quantité absolue de lumière reçue par les plantes à ce niveau. A partir des données de la radiation globale à Breiðifjörður, présentées par Einarsson (1969; voir chap. III) et nos mesures de l'atténuation de la lumière dans cette région, nous avons calculé approximativement la quantité annuelle de lumière (spectre visible) pour les différentes profondeurs où se trouve la limite inférieure des Laminaires dans les quatre localités. La lumière réfléchiée par la surface de la mer varie entre 10 et 50 %, et est en moyenne 25 %. La quantité passant par la surface atteint alors $5690 \text{ E m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, et au niveau de la limite inférieure de *L. hyperborea* 102 à $108 \text{ E m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et à celui de *L. digitata* 34 à $85 \text{ E m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. On peut comparer ces quantités avec $70 \text{ E m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ calculées pour la limite inférieure de *L. hyperborea* à 8 m de profondeur à Hélioland (Lüning et Dring 1979) et aux $49 \text{ E m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ obtenus à la limite inférieure des populations de *L. solidungula* à 22 m au Canada arctique (Chapman et Lindley 1980). Il semble donc bien que la limite inférieure des Laminaires se situe, en général, à des profondeurs recevant une quantité de lumière de l'ordre de 34 à 108 $\text{E m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, tant vers la limite méridionale que septentrionale de leur aire de répartition géographique.

Malheureusement il est difficile de tirer des conclusions définitives de mesures peu nombreuses de la pénétration de la lumière dans les eaux de Breiðifjörður; il est évident, selon nos mesures, qu'il y a des variations importantes dans l'étendue de la zone photique. De façon générale, des mesures continues *in situ*,

couvrant toutes les saisons, seraient indispensables pour déterminer avec précision la quantité de lumière reçue à la limite inférieure des Laminaires comme cela a été fait à l'île de Man (Kain 1971c; Kain *et al.* 1976) et à Hélioland (Lüning et Dring 1979) et dans le Canada arctique (Chapman et Lindley 1980).

Laminaria digitata est limitée aux profondeurs faibles dans des localités battues ou moyennement battues. A Langey, elle a été trouvée de 0 à 6 m de profondeur et c'est seulement dans le premier mètre que l'espèce est importante dans la biomasse; de même à Oddbjarnarsker, elle a uniquement été trouvée dans le premier mètre au-dessous du niveau de basse mer. Lüning (1979) pense que *L. digitata* est incapable, contrairement au *L. hyperborea*, de coloniser les parties profondes de l'étage infralittoral, en raison de l'insuffisance des réserves accumulées dans la lame pendant l'été, rendant la plante ainsi inapte à survivre pendant l'hiver, lorsque la lumière reçue à ces profondeurs est inférieure à celle de compensation pour la photosynthèse de l'espèce. A Breiðifjörður *L. digitata* croît dans des profondeurs ne recevant que la moitié de la lumière mesurée à la limite inférieure de la croissance de *L. hyperborea*. On peut objecter que nos mesures de la lumière sont trop peu nombreuses mais elles indiquent toutefois que *L. digitata* est capable de survivre à Breiðifjörður sur des fonds aussi peu éclairés que *L. hyperborea*; il faut donc chercher une autre hypothèse pour expliquer pourquoi *L. digitata* n'arrive pas à croître à des fortes profondeurs dans les localités battues ou moyennement battues de Breiðifjörður. Une expérience de dénudation à l'intérieur d'un champ de *L. hyperborea* s'impose pour étudier l'effet de la compétition entre les deux espèces comme l'a fait Kain (1976a) à l'île de Man (cf. p. 58).

En résumé, nos études à Breiðifjörður montrent que l'étendue des Laminaires en profondeur est normalement plus importante dans les localités battues que dans celles qui sont abritées. Le facteur principal déterminant l'étendue est la pénétration de la lumière, mais la distribution verticale des Lami-

naires peut aussi être limitée par le changement de nature du substrat, passant d'un fond dur à un fond sableux ou vaseux. Le broutage par herbivores ne semble pas jouer un rôle limitant la distribution verticale des Laminaires. Dans les localités battues, où l'horizon principal est dominé par *L. hyperborea*, cette

espèce est limitée vers le haut par l'effet destructeur des vagues du large, tandis que dans les endroits abrités, où cet horizon est dominé par *L. digitata*, c'est l'abrasion causée par la glace, entraînée par les courants, qui limite l'espèce.

B. POPULATIONS DE *Laminaria hyperborea* ET *Laminaria digitata* A BREIÐIFJÖRÐUR

7. Biomasse et densité

INTRODUCTION

La biomasse, c'est-à-dire le poids de matière vivante présente par unité de surface, des Laminaires dans l'Atlantique nord a fait l'objet de nombreuses études. Des recensements extensifs ont été faits en Écosse (Walker et Richardson 1955) et en Norvège (Grenager, 1953). L'instrument utilisé pour la récolte de matériel dans ces deux cas était une benne (angl. "spring-grab") descendue d'un bateau. Il a été montré que cette méthode donne une sous-estimation de la biomasse. Selon Baardseth (1954) et Grenager (1956) celle-ci est deux à trois fois supérieure lorsque la récolte est effectuée directement à la main à marée basse. Ceci est aussi valable pour les récoltes en plongée.

Mais la récolte manuelle en plongée a aussi ses inconvénients dont les deux principaux sont les suivants: l'échantillonnage *in situ* prend beaucoup de temps ce qui fait que le nombre d'échantillons obtenus reste limité. Puis la sélection des lieux de récolte, souvent commandée par la densité maximale de la population, rend les valeurs obtenues peu fiables aux traitements statistiques. Les méthodes d'échantillonnage strictement objectives sont difficilement réalisables dans l'étage infralittoral. Pour tenter de surmonter cette difficulté nous avons d'abord choisi d'échantillonner à des intervalles de dénivellements de 3 m, le long du transect, sur une ligne perpendiculaire au littoral (cf. p. 18 et suite). A chaque profondeur la récolte a ensuite été

faite au hasard en jetant le cadre métallique du bateau préalablement mouillé au-dessus d'une profondeur prédéterminée. A chaque localité nous avons ainsi échantillonné dans les populations de Laminaires, de la limite supérieure de l'étage infralittoral jusqu'à leur limite inférieure.

La densité, ou le nombre d'individus par unité de surface, est souvent très variable, principalement à cause des changements importants du nombre de jeunes plantes (cf. Norton *et al.* 1977). Ces variations sont le plus souvent saisonnières et il est donc difficile de comparer les données obtenues en différentes saisons. Pérez (1969a) a ainsi noté une apparition massive de jeunes thalles en novembre-décembre et une seconde en février-mars sur la côte de la Normandie. De plus, comme la période d'installation de jeunes sujets (recrutement) varie d'une population à l'autre, la comparaison entre les populations est difficile. A cause de leur taille réduite au cours des premiers stades de développement, les jeunes sporophytes échappent à l'oeil de l'observateur, au moins pendant quelques semaines après la germination. Il est évident que la densité observée dans la population est alors inférieure aux valeurs réelles. Norton *et al.* (1977), étudiant la densité dans les populations de *L. hyperborea* en Irlande ont inspecté un site quelques semaines après y avoir récolté toutes les Laminaires discernables à l'oeil nu. De nombreuses plantes ont été détectées lors de la deuxième visite. Il n'est donc

pas surprenant que les valeurs de la densité trouvées dans la littérature soient très variables.

Pour l'étude de la biomasse et de la densité des populations à Breiðifjörður nous avons récolté des Laminaires sur 276 m² au total, réparties sur les 4 localités comme indiqué sur le tableau 1 (p. 20).

RÉSULTATS

Biomasse.

Au cours de cette étude nous avons envisagé non seulement la biomasse de *Laminaria hyperborea* et *L. digitata* mais également celle des autres Laminaires qui les accompagnent généralement (*L. saccharina*, *Alaria esculenta* et *Phyllaria dermatodea* cf. chap. 6, p. 49).

En général, la biomasse de ces Laminaires à Breiðifjörður diminue avec la profondeur, son maximum se trouvant normalement près de la surface. Cependant la diminution ne se fait pas toujours régulièrement en descendant (fig. 22 et 23, tableau 5 et 6).

A Langey (fig. 22a), la biomasse de *Laminaria hyperborea* est la plus élevée à 0 et 3 m de profondeur, où elle s'élève à un peu plus de 9 kg m⁻² en moyenne. La biomasse diminue ensuite assez rapidement pour atteindre 1,2 kg m⁻² en moyenne à 12 m de profondeur. A ce niveau la nature du substrat change; le fond rocheux est remplacé par du sable et la biomasse de *L. hyperborea* n'est guère mesurable (< 0,01 kg m⁻²), les Laminaires ne pouvant s'y fixer durablement.

Le test "t" de Student-Fisher (cf. chap. 2) montre que l'écart entre les moyennes de la biomasse d'une part à 0 et 3 m et celles à 9 et 12 m de profondeur d'autre part est hautement significatif ($p = 0,0002$, $t = 4,62$, d.d.l. = 20).

Parmi les Laminaires compagnes, nous avons trouvé, à 0 m de profondeur à Langey, *Laminaria digitata* avec une biomasse de 3,9 kg m⁻² en moyenne et *Alaria esculenta* de 0,8 kg m⁻² (tableau 5). La biomasse totale des Laminaires atteint ainsi en cet endroit 13,7 kg m⁻² à 0 m (fig. 22a). A des profondeurs plus grandes, la biomasse des autres Laminaires

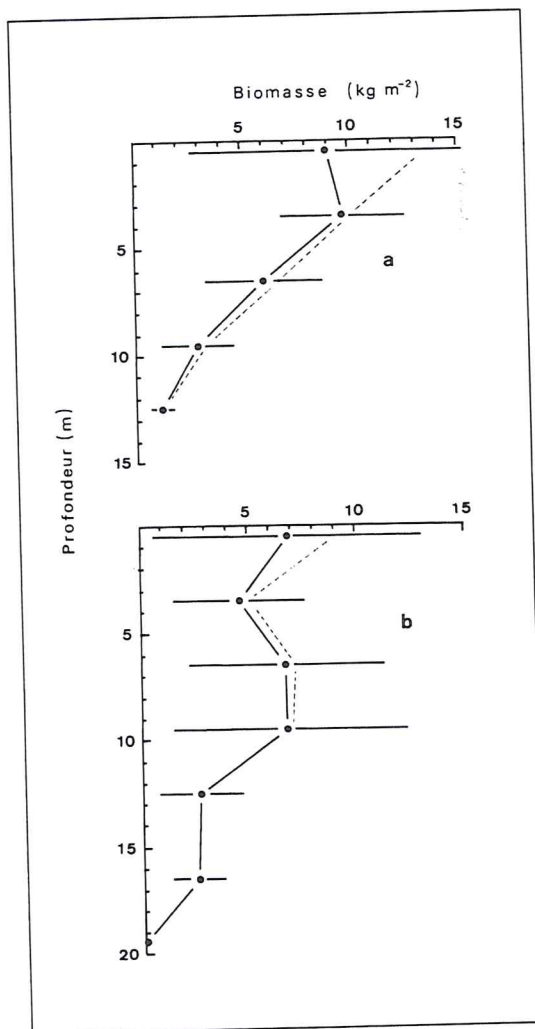


Figure 22. *Laminaria hyperborea*; a) Langey, b) Oddbjarnarsker. Biomasse (quantité de matière vivante par unité de surface) en fonction de la profondeur; chaque point représente la moyenne par m² de 6 prélèvements de 3 m² à Langey (sauf 4 à 12 m) et de 2 m² à Oddbjarnarsker; les traits horizontaux montrent l'écart-type. La biomasse de l'ensemble des Laminaires est tracée en tirets. Les profondeurs sont indiquées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea; a) Langey, b) Oddbjarnarsker. Biomass as a function of depth: each point represents a mean per m² calculated from 6 samples, of 3 m² at Langey (except 4 at 12 m) and 2 m² at Oddbjarnarsker; the horizontal bars show the standard deviation. The total biomass of the Laminarians is traced with a broken line. The depth is in meters below chart datum.

(*L. digitata*, *L. saccharina* et *Alaria esculenta*) ne dépasse jamais 1 kg m^{-2} au total.

A Oddbjarnarsker (fig. 22b) la biomasse moyenne de *Laminaria hyperborea* reste sensiblement la même de 0 à 9 m de profondeur, soit d'environ 7 kg m^{-2} avec toutefois une chute à 3 m où elle est $4,6 \text{ kg m}^{-2}$. Au-delà de 9 m la biomasse diminue; à 12 m et 16 m de profondeur la biomasse moyenne est environ $2,6 \text{ kg m}^{-2}$ et descend à $0,03 \text{ kg m}^{-2}$ à 19 m où se trouve la limite inférieure des Laminaires dans cette localité. Le test "t" montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les biomasses moyennes à 0, 3, 6 et 9 m. Au contraire la biomasse moyenne de l'ensemble de ces niveaux superficiels est significativement plus grande que celle des niveaux plus profonds, 12 et 16 m ($p = 0,01$, $t = 2,75$, d.d.l. = 28).

Il n'y a pas de changement de substrat à la limite inférieure des Laminaires à 19 m de profondeur et le substrat rocheux s'étend de l'étagé littoral jusqu'à plus de 26 m. Il n'y a donc pas là un effet dû au substrat.

Les Laminaires associées à *L. hyperborea* à Oddbjarnarsker (*L. digitata*, *L. saccharina* et *Alaria esculenta*, tabl. 5) sont les plus abondantes au niveau de basse mer (fig. 22b). A 0 m de profondeur la biomasse d'*A. esculenta*

TABLEAU 5

La biomasse des Laminaires associées à *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker et à Langey en kg m^{-2} (moyenne de 6 échantillons). Les profondeurs sont indiquées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Biomass of the accompanying Laminarians in the populations of *Laminaria hyperborea* at Oddbjarnarsker and at Langey in kg m^{-2} (mean of 6 samples). The depth is in meters below chart datum.

prof.	<i>Laminaria digitata</i>		<i>Alaria esculenta</i>		<i>Laminaria saccharina</i>	
	Oddbj.	Langey	Oddbj.	Langey	Oddbj.	Langey
0 m	0,6	3,9	1,6	0,8	—	+
3 m	—	+	0,7	+	0,3	0,2
6 m	—	0,1	+	0,1	0,2	0,7
9 m	—	—	+	—	0,1	0,2
12 m	—	—	+	—	+	0,1
16 m	—	—	—	—	—	—
19 m	—	—	—	—	—	—

TABLEAU 6

La biomasse des Laminaires associées à *Laminaria digitata* à Fagurey et à Skarð, en kg m^{-2} (moyenne de 6 échantillons). Les profondeurs sont indiquées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Biomass of the accompanying Laminarians in the populations of *Laminaria digitata* at Fagurey and Skarð in kg m^{-2} (mean of 6 samples). The depth is in meters below chart datum.

prof.	<i>Laminaria saccharina</i>		<i>Phyllaria dermatodea</i>		<i>Alaria esculenta</i>	
	Fagurey	Skarð	Fagurey	Skarð	Fagurey	Skarð
0 m	0,1	0,3	0,8	+	+	+
3 m	2,0	1,4	—	—	+	—
6 m	0,7	0,5	—	—	—	—
9 m	+	0,4	—	—	—	—
12 m	+	+	—	—	—	—

est $1,6 \text{ kg m}^{-2}$ et celle de *L. digitata* $0,6 \text{ kg m}^{-2}$. *L. digitata* n'a pas été trouvée au-delà de 0 m, tandis que *A. esculenta* et *L. saccharina* se rencontrent jusqu'à 12 m de profondeur, mais leur biomasse diminue très rapidement, ne dépassant jamais 1 kg m^{-2} au total à des niveaux inférieurs à celui de la basse mer.

A Fagurey (fig. 23a) la biomasse de *Laminaria digitata* est la plus élevée à 3 et 6 m de profondeur avec environ 6 et 7 kg en moyenne par mètre carré respectivement; à 9 m, la biomasse de *L. digitata* est devenue $3,7 \text{ kg m}^{-2}$ et à 12 m sa biomasse n'est plus mesurable ($< 0,01 \text{ kg m}^{-2}$). A cette profondeur et jusqu'à 15 m, quelques rares *L. digitata* ont été trouvées, bien qu'un substrat de roches et de pierres, favorable à l'ancrage des Laminaires sur le fond, descende jusqu'à plus de 20 m. Au-delà de la limite inférieure des Laminaires on n'observe plus que des algues rouges.

Les différences entre les biomasses moyennes des différentes profondeurs à Fagurey ne sont pas significatives à l'exception de la biomasse à 3 m, qui est significativement plus élevée que celle à 9 m ($p = 0,04$, $t = 2,35$, d.d.l. = 10).

Les autres Laminaires trouvées à Fagurey (*L. saccharina*, *Alaria esculenta* et *Phyllaria dermatodea*) (tableau 6) ne descendent pas très profondément. *P. dermatodea* a été trouvée entre 0 et 0,5 m de profondeur seulement. *A. esculenta* descend jusqu'à 4 m, mais outre

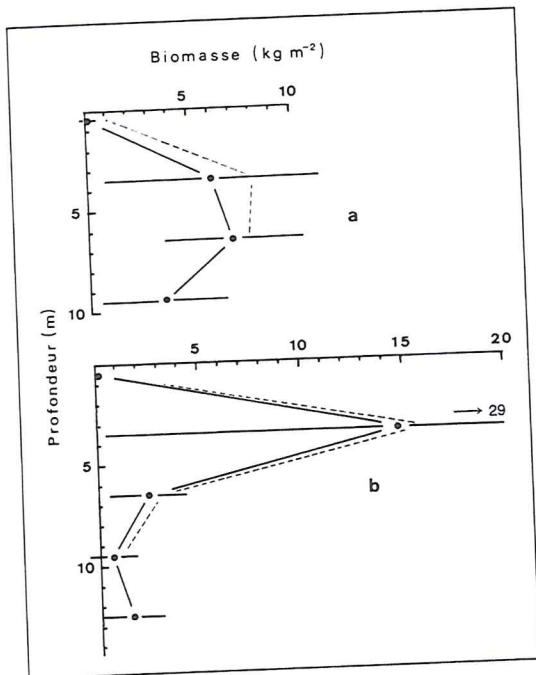


Figure 23. *Laminaria digitata*; a) Fagurey, b) Skarð. Biomasse (quantité de matière vivante par unité de surface) en fonction de la profondeur; chaque point représente la moyenne par m² de 6 prélèvements de 2 m²; les traits horizontaux montrent l'écart-type. La biomasse de l'ensemble des Laminaires est tracée en tirets. Les profondeurs sont indiquées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata; a) Fagurey, b) Skarð. Biomass as a function of depth; each point represents a mean per m² calculated from 6 samples, of 2 m²; the horizontal bars show the standard deviation. The total biomass of the Laminarians is traced with a broken line. The depth is in meters below chart datum.

L. digitata c'est uniquement *L. saccharina* qui contribue à la biomasse totale des Laminaires au-delà de la frange infralittorale (fig. 23a). A un niveau de 0 à 2 m, *Phyllaria dermatodea* et *L. saccharina* sont les Laminaires dominantes, entremêlées toutefois d'une faible quantité de *L. digitata*; à 0 m la biomasse de *L. digitata* est de 0,2 kg m⁻² mais celle de *P. dermatodea* 0,8 kg m⁻² et celle de *L. saccharina* 0,1 kg m⁻² (tableau 6). La biomasse de *L. saccharina* est à son maximum entre 0,5 et 2,5 m de profondeur (non échantillonnée, voir chap. 6); à 3 m elle est de 2 kg m⁻². Plus bas, dans la zone

dominée par *L. digitata*, *L. saccharina* est encore présente mais en quantité minimale.

A Skarð (fig. 23b) la biomasse de *L. digitata* est à son maximum à 3 m de profondeur avec une moyenne de 14,8 kg m⁻², mais elle diminue ensuite à 2,4 kg m⁻² à 6 m. A 12 m on observe un légère hausse par rapport à la biomasse à 9 m. Toutefois la différence entre la biomasse moyenne à 3 et 6 m n'est pas statistiquement significative, tandis que la biomasse de *L. digitata* à 3 m est significativement plus élevée que celle trouvée à 9 et à 12 m de profondeur ($p = 0,04$, $t = 2,42$, d.d.l. = 10 et $p = 0,05$, $t = 2,25$, d.d.l. = 10 respectivement). La limite inférieure de *L. digitata* à Skarð est à 14 m.

Laminaria saccharina a été trouvée à toutes les profondeurs à Fagurey et à Skarð; elle est l'espèce dominante entre 0 et 1,5 m de profondeur (tableau 6). Sa biomasse maximale de 1,4 kg m⁻² s'observe à 3 m à Skarð. A 3 m la biomasse des deux Laminaires *L. digitata* et *L. saccharina* devient donc 16,2 kg m⁻² à cette localité (fig.23 b).

Densité

Cette étude de la densité (nombre d'individus par m²) a porté exclusivement sur *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker et Langey et sur *L. digitata* à Skarð et Fagurey (fig. 2) et a été faite à l'aide des mêmes échantillons que l'étude de la biomasse.

A Langey (fig. 24a) la densité de *Laminaria hyperborea* est la plus élevée à 0 m de profondeur où elle atteint en moyenne 85 individus par m². La densité diminue ensuite régulièrement avec la profondeur jusqu'à 9 m où elle tombe à 9 plantes par m², et à 12 m, à la limite inférieure de l'étendue verticale de l'espèce, il ne reste en moyenne que 5 plantes par m².

Il faut remarquer ici que les variations de la densité entre les différents relevés sont très importantes à 0 et 3 m de profondeur à Langey, principalement à cause des grandes fluctuations du nombre des sujets jeunes (cf. chap. 8). Toutefois la densité à 0 m est significativement plus élevée que celle des autres profondeurs réunies; la différence entre la

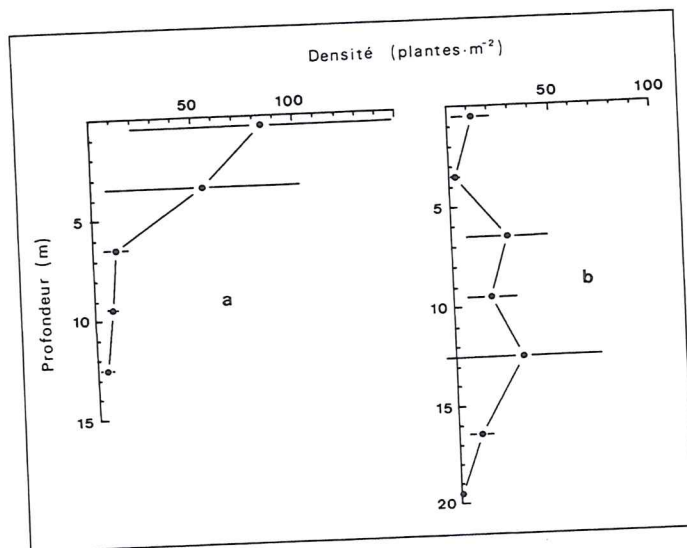


Figure 24. *Laminaria hyperborea*; a) Langey, b) Oddbjarnarsker. Densité (nombre d'individus par unité de surface) en fonction de la profondeur; chaque point représente la moyenne par m^2 de 6 prélèvements de $3 m^2$ à Langey et de $2 m^2$ à Oddbjarnarsker; les traits horizontaux montrent l'écart-type. Les profondeurs sont indiquées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea; a) Langey, b) Oddbjarnarsker. Density (number of individuals per unit area) as a function of depth; each point represents a mean per m^2 calculated from 6 samples, of $3 m^2$ at Langey (except 4 at 12 m) and $2 m^2$ at Oddbjarnarsker; the horizontal bars show the standard deviation. The depth is in meters below chart datum.

densité à 3 m d'une part et à 9 et 12 m d'autre part est hautement significative, celle de 3 m étant plus élevée ($p = 0,01, t = 2,97, d.d.l. = 18$, et $p = 0,01, t = 3,19, d.d.l. = 8$ respectivement).

A Oddbjarnarsker (fig. 24b) la situation apparaît beaucoup plus irrégulière; on y observe un maximum de densité entre 6 et 12 m de profondeur avec 20 à 33 individus par m^2 en moyenne. De part et d'autre de ce niveau la densité est plus faible; au niveau de basse mer on trouve 12 plantes de *L. hyperborea* par m^2 tandis qu'à l'autre extrémité, à 19 m de profondeur, il n'y a en moyenne qu'une seule plante par m^2 . A 12 m, il y a une variation très importante à cause des fluctuations considérables dans le nombre des jeunes plantules comme aux faibles profondeurs à Langey. A 3 m, il y a 3 plantes par m^2 , un nombre significativement inférieur aux densités observées à 6, 9 et 16 m de profondeur.

A Fagurey (fig. 25a) la densité de *Laminaria digitata* est la plus élevée à 3 m de profondeur avec 110 plantes par m^2 ; à 6 m elle est descendue à la moitié environ, soit 52 individus par m^2 en moyenne et à 9 m elle est à 10 individus. Les variations des données sont très importantes à 3 et 6 m de profondeur, ce qui fait que la différence qui existe entre les densités moyennes de ces profondeurs n'est pas

significative, tandis qu'il existe une différence significative entre la densité à 3 m, et celle à 9 m ($p = 0,04, t = 2,35, d.d.l. = 10$).

A Skarð (fig. 25b) la densité maximale de *L. digitata* se trouve comme à Fagurey à 3 m et elle diminue ensuite régulièrement avec la profondeur. A 3 m la densité est à 160 plantes par m^2 mais elle tombe à 6 plantes à 12 m de profondeur. Mais il faut noter qu'en dépit de cet énorme écart, les moyennes à ces deux profondeurs ne sont pas significativement différentes en raison des variations importantes dans les densités mesurées.

DISCUSSION

A Langey la biomasse totale des Laminaires diminue plus ou moins régulièrement avec la profondeur ce qui n'est pas le cas à Oddbjarnarsker où les variations de la biomasse sont plus irrégulières. A Langey la biomasse maximale de *L. hyperborea* se trouve à 3 m de profondeur, soit $9,7 kg m^{-2}$, elle est légèrement inférieure à 0 m, soit $9,0 kg m^{-2}$; mais si l'on ajoute la biomasse des autres Laminaires (*L. digitata*, *L. saccharina* et *Alaria esculenta*, cf. tabl. 5) la biomasse totale devient $13,7 kg m^{-2}$ à 0 et $9,2 kg m^{-2}$ à 3 m de profondeur. A Oddbjarnarsker la biomasse de *L. hyperborea* atteint un maximum d'environ $7 kg m^{-2}$ entre 0

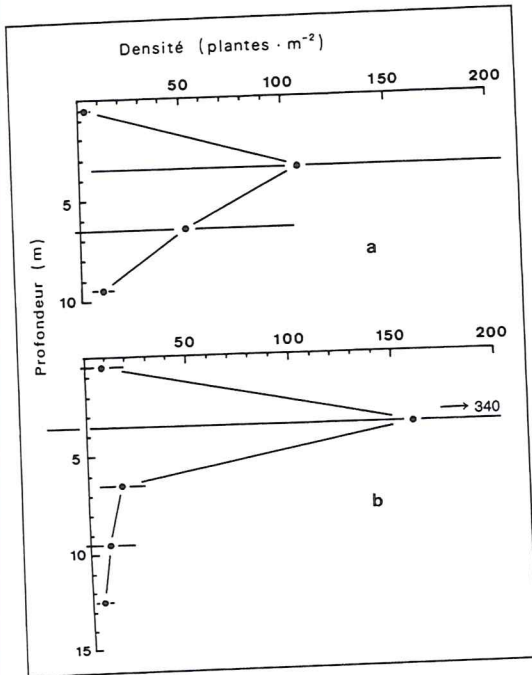


Figure 25. *Laminaria digitata*; a) Fagurey, b) Skarð. Densité (nombre d'individus par unité de surface) en fonction de la profondeur; chaque point représente la moyenne par m^2 de 6 prélèvements de $2 m^2$; les traits horizontaux montrent les écarts-type. Les profondeurs sont indiquées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata; a) Fagurey, b) Skarð. Density (number of individuals per unit area) as a function of depth; each point represents a mean per m^2 calculated from 6 samples, of $2 m^2$; the horizontal bars show the standard deviation. The depth is in meters below chart datum.

et 9 m. Avec la biomasse des autres Laminaires de cette localité (*L. digitata*, *L. saccharina* et *Alaria esculenta*, cf. tabl. 5) la biomasse maximale de $8 kg m^{-2}$ se trouve au niveau de basse mer; à plus de 6 m de profondeur la part des autres Laminaires est faible, *L. hyperborea* domine et l'on observe une diminution nette avec la profondeur.

La biomasse de *L. hyperborea* à Breiðifjörður est inférieure à celle connue pour cette espèce dans la plupart des populations à des latitudes plus méridionales (tableau 7). A Breiðifjörður la biomasse maximale de *L. hyperborea* est de $9 kg$ en moyenne par m^2 à 3 m de profondeur, à la localité semi-battue de

Langey. Dans d'autres régions où les plantes ont été récoltées *in situ*, en plongées, c'est-à-dire par la même méthode que la nôtre, la biomasse maximale se situe entre 11 et $20 kg m^{-2}$. En ce qui concerne les valeurs de $20 kg m^{-2}$ obtenues en Écosse (Jupp et Drew 1974) et dans les îles Anglo-Normandes (Sheppard *et al.* 1978) il faut noter que les résultats ont été obtenus en choisissant délibérément le site de densité maximale, contrairement à ce que a été fait à Breiðifjörður. Les autres résultats figurant sur le tableau 6 sont légèrement plus élevés qu'à Breiðifjörður.

La biomasse maximale de *L. digitata* à Breiðifjörður a été trouvée à 3 m de profondeur à Skarð où elle a été de $14,8 kg m^{-2}$ en moyenne. Cette valeur est bien plus élevée que la biomasse de $5,6 kg m^{-2}$ observée pour l'espèce à Hélioland (Lüning 1969) où *L. digitata* n'est trouvée que dans la frange infralittorale comme ailleurs dans la partie méridionale de son aire de répartition en Europe (Kitching 1941; Castric-Fay *et al.* 1973; Lüning 1979). En Nouvelle Écosse où elle forme un horizon en association avec *L. longicuris* dans l'étage infralittoral de 3 à 13 m de profondeur (Mann 1972a), la biomasse des deux espèces serait de $16 kg m^{-2}$ en moyenne. Cette dernière valeur correspond bien à la biomasse réunie de *L. digitata* et *L. saccharina* à 3 m à Skarð, soit $16,2 kg m^{-2}$.

Lüning (1969) a remarqué à propos des études faites à Hélioland que la biomasse maximale des Laminaires (*L. hyperborea*, *L. digitata*, *L. saccharina*) ne se trouve pas dans la partie la plus élevée de l'étage infralittoral mais plus bas. De même, aux Iles Britanniques, Kain (1977) et Norton *et al.* (1977) ont montré que la biomasse des Laminaires dans les localités battues augmente de haut en bas dans la partie supérieure de l'étage infralittoral, mais diminue ensuite avec la profondeur, une situation en désaccord avec celle de la localité moyennement battue de Langey, mais semblable à celle de la localité battue d'Oddbjarnarsker.

Il nous semble probable que c'est l'agitation de l'eau qui joue un rôle principal en empêchant une biomasse de Laminaires de s'accu-

TABLEAU 7

Biomasse et densité des Laminaires, *Laminaria hyperborea* et *L. digitata* dans L'Atlantique Nord. Les valeurs représentent la moyenne de la profondeur où la biomasse et la densité maximales ont été obtenues. La biomasse est exprimée en kg m⁻² poids frais (PF) et la densité en nombre d'individus par m². Les données du tableau ont été obtenues en plongée (scaphandre autonome).

Biomass and density of the Laminarians, *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* in the North Atlantic. The figures are the mean of the biomass and the density at the depth where the maximal biomass and density were found. The biomass is in kg m⁻² fresh weight (PF) and the density in number of individuals per m². The results shown in this table have all been obtained by scuba-diving.

Espèce	Région	Profondeur selon auteurs	Biomasse kg m ² PF	Densité Ind. m ²	Auteur
<i>L. hyperborea</i>	Ile de Man	1 m	13,5		Kain 1977
<i>L. hyperborea</i>	Hebrides	4-9 m	11-14		Kain 1977
<i>L. hyperborea</i>	SO-Ecosse	3 m	20,4	44	Jupp et Drew 1974
<i>L. hyperborea</i>	Héligoland	2 m	11,1	27	Lüning 1969
<i>L. hyperborea</i>	Iles Anglo-norm.	2 m	20,0	40	Sheppard <i>et al.</i> 1978
<i>L. hyperborea</i>	SO-Irlande	6 m	11,9	111	Norton <i>et al.</i> 1977
<i>L. hyperborea</i>	Breidifjörður	3 m	9,7	85	présente étude
<i>L. digitata</i>	Héligoland	1,5 m	5,6		Lüning 1969
<i>L. digitata</i>	Nouvelle-Ecosse	3-13 m	16,0*		Mann 1972a
<i>L. digitata</i>	Iles de Glénan	1 m		30	Castric-Fay <i>et al.</i> 1973
<i>L. digitata</i>	Roscoff	?		10-40	Drach 1950
<i>L. digitata</i>	Breidifjörður	3 m	14,8	160	présente étude

*) associé à *Laminaria longicuris*

muler aux profondeurs faibles de la localité très exposée d'Oddbjarnarsker. A Langey, par contre, localité plus abritée, l'agitation n'affecte la biomasse de *L. hyperborea* que légèrement, permettant l'augmentation de la biomasse de *L. digitata*, beaucoup plus résistante aux mouvements des vagues, grâce à la flexibilité de son stipe. La biomasse maximale de l'ensemble des Laminaires se trouve donc au niveau de marée basse, c'est-à-dire dans les meilleures conditions de lumière. A Oddbjarnarsker *L. digitata* n'arrive pas à résister à l'énorme force des vagues sévissant dans la frange infralittorale; seule *Alaria esculenta*, espèce opportuniste, peut y croître, mais sans accumuler une biomasse appréciable. En comparant les biomasses à Langey et à Oddbjarnarsker et leurs variations avec la profondeur, il semble que la biomasse à Oddbjarnarsker soit affectée par les vagues jusqu'à 6 m de profondeur au moins.

A Fagurey, la localité la plus abritée, il y a aussi une augmentation de la biomasse de 0 à 6 m de profondeur. Comme cela a été précisé

plus haut (voir chap. 6) c'est vraisemblablement la glace flottante entraînée par les courants des marées qui exerce son effet abrasif dans la frange infralittorale empêchant ainsi *L. digitata*, l'espèce principale de cette localité, de s'y installer. Les individus de cette espèce trouvés dans la frange infralittorale sont peu nombreux et ne dépassent pas l'âge d'un an. Les Laminaires qui forment l'essentiel de la biomasse dans cet horizon, *L. saccharina*, *Alaria esculenta*, et *Phyllaria dermatodea*, présentent une croissance rapide mais une longévité réduite.

En tenant compte de toutes les espèces de *Laminaria*, la biomasse à Langey diminue progressivement avec la profondeur dans tout l'étage infralittoral, de même manière, d'ailleurs, que la lumière. A Oddbjarnarsker, par contre, la biomasse reste relativement faible de 0 à 9 m de profondeur. En-dessous de ce niveau elle diminue pour ensuite s'annuler à 19 m. La diminution de la biomasse en fonction de la profondeur, au-dessous de la profondeur de biomasse maximale, est donc très

probablement en relation avec l'atténuation de la lumière.

Mais si la biomasse des Laminaires en Breiðifjörður est, en général, inférieure à celle trouvée ailleurs dans leur aire de répartition, il n'en est pas de même de la densité des populations (tableau 7). Il est d'ailleurs difficile de comparer cette densité d'une étude à l'autre à cause des différences dans la réalisation de récoltes des jeunes plantules qui théoriquement devraient avoir l'effectif le plus important, mais qui souvent échappent au recensement.

La densité maximale des Laminaires à Breiðifjörður a été trouvée à faible profondeur dans toutes les localités, ce qui est dû à un nombre très élevé des jeunes plantules à ces profondeurs. La densité des Laminaires diminue avec la profondeur pour toutes les classes d'âge, mais la diminution est relativement beaucoup plus importante pour les jeunes individus. Il y a donc à des profondeurs plus élevées très peu de Laminaires de jeune âge. Le rareté des plantes juvéniles, dans les profondeurs élevées, suggère qu'il y a là un recrutement faible. Le fait qu'il y ait un nombre relativement important d'adultes (par rapport aux jeunes) indique en plus que la mortalité est également faible et que l'effectif, par conséquent, change peu au cours des années.

La rareté de jeunes plantes de *L. hyperborea* à des grandes profondeurs a aussi été signalée par Norton *et al.* (1977) sur la côte sud-ouest de l'Irlande, où aucune plante de moins de trois ans n'a été trouvée dans la population à 17,5 m de profondeur.

On peut expliquer le grand nombre de jeunes plantules dans des profondeurs faibles à Breiðifjörður par le fait que les plantes plus grandes sont systématiquement enlevées par

l'effet des vagues dans les localités battues et par la glace flottante dans les localités abritées, laissant ainsi de la place libre pour la colonisation des jeunes plantes.

En conclusion, on voit que la biomasse des Laminaires à Breiðifjörður dans la frange infralittorale est limitée par le mouvement des vagues dans des localités battues. Dans des localités semi-battues, comme à Langey, la biomasse est à son maximum à des profondeurs faibles. *L. hyperborea* résiste mal au mouvement des vagues contrairement à *L. digitata* qui domine dans la frange infralittorale en mode semi-battu alors qu'en mode très battu comme à Oddbjarnarsker cette espèce n'arrive pas à se maintenir dans cet horizon. Dans des localités franchement abritées où *L. digitata* est dominante dans la plus grande partie de l'étage infralittoral, c'est la glace flottante, par contre, qui limite sa biomasse dans la frange infralittorale. Dans la moitié profonde de l'étage infralittoral la biomasse diminue parallèlement à l'atténuation de la lumière, ce qui laisse penser que dans ce cas c'est l'éclairement qui est le facteur limitant.

La densité des Laminaires est à son maximum dans la frange infralittorale, où le nombre des jeunes plantules est au maximum. La densité diminue ensuite rapidement avec la profondeur.

Dans la frange infralittorale la biomasse est donc limitée par l'effet mécanique des vagues ou de la glace flottante, tandis que dans la moitié profonde de l'étage infralittoral, il y a un jeu de deux facteurs, d'une part l'atténuation de la lumière, et d'autre part une densité faible due à un faible renouvellement des jeunes. Ces deux facteurs agissant en synergie, limitent la biomasse.

8. Longévité et distribution d'âge

INTRODUCTION

Pour étudier la structure démographique d'une population, il est nécessaire de disposer d'une méthode permettant de déterminer l'âge des individus de la population. Or une telle détermination n'est pas toujours évidente chez les Laminaires.

Une section transversale dans le stipe de *Laminaria hyperborea* ou de *L. digitata* près des haptères fait apparaître, au centre de la coupe, une moelle ronde ou elliptique. Autour de la moelle sont disposées en alternance, de façon assez régulière, des zones claires et foncées, rappelant les cernes dans un tronc d'arbre. Le Jolis (1855) a été le premier à suggérer que ces zones concentriques du stipe chez *L. hyperborea* représentaient des tissus résultant de la croissance saisonnière alternativement lente et rapide du méristème secondaire et que le nombre des zones observées correspondait à l'âge des plantes. Yendo (1919) par contre, pensait que plusieurs zones sont formées chaque année chez les Laminaires digitées, et que leur âge maximal, dans l'Atlantique nord, ne pourrait pas excéder trois ans. Sauvageau (1918) a constaté la présence de 8 anneaux concentriques visibles dans une section transversale au niveau des haptères de *L. hyperborea* récoltée à Roscoff en Bretagne. Il a également mis en doute l'utilisation des anneaux concentriques pour déterminer l'âge des plantes car il ne croyait pas que cette espèce pouvait atteindre un âge aussi élevé.

Printz (1926) fut le premier à constater, par des observations portant sur différentes saisons sur la côte ouest de la Norvège, que les zones concentriques dans le stipe chez *Laminaria hyperborea* et *L. digitata* représentaient

en effet des zones de croissance saisonnière. Pour Printz (1926) un seul anneau foncé était formé par an, et pouvait, par conséquent, être utilisé pour déterminer l'âge de l'algue. Par la suite Kain (1976a) en étudiant des plantes de *L. hyperborea* d'âge connu a montré qu'il s'agit bien de zones annuelles. Ces anneaux de croissance ont servi à la détermination de l'âge de diverses espèces des Laminaires: *L. saccharina* (L.) Lamour. (Parke 1948), *L. hyperborea* (Gunn.) Fosl. (Grenager 1951), *Alaria esculenta* (L.) Grev. (Baardseth 1956), *L. ochroleuca* de La Pyl. (John 1969), *Ecklonia cava* Kjellm. (Hayashida 1977), *E. radiata* (Turn.) J. Ag. (Novaczek 1981), *Pterygophora californica* Ruprecht (De Wreede 1984; Dayton *et al.* 1984) et *Laminaria setchellii* Silva (Dayton *et al.* 1984). Chapman et Lindley (1981) ont, à leur tour, utilisé les anneaux concentriques dans le disque de fixation de *L. solidungula* J. Ag. pour en déterminer l'âge.

Contrairement aux constatations de Printz (1926), sur la côte de la Norvège, les zones de croissance n'ont pas été considérées comme utilisables pour déterminer l'âge des plantes de *Laminaria digitata* sur les côtes de la France (Le Jolis 1855; Pérez 1970). Cette divergence s'explique, sans doute, par la différence de la croissance saisonnière du stipe de *L. digitata* vers les deux points extrêmes de l'aire de répartition de l'espèce (cf. chapitre 9). Dans la Manche et la Mer du Nord le stipe de cette espèce à une croissance plus ou moins continue pendant toute l'année (Pérez 1969b; Lüning 1979). En Europe du Nord, comme en Norvège, par contre, la croissance montre une variation beaucoup plus marquée au cours de l'année: pendant l'automne et au début de

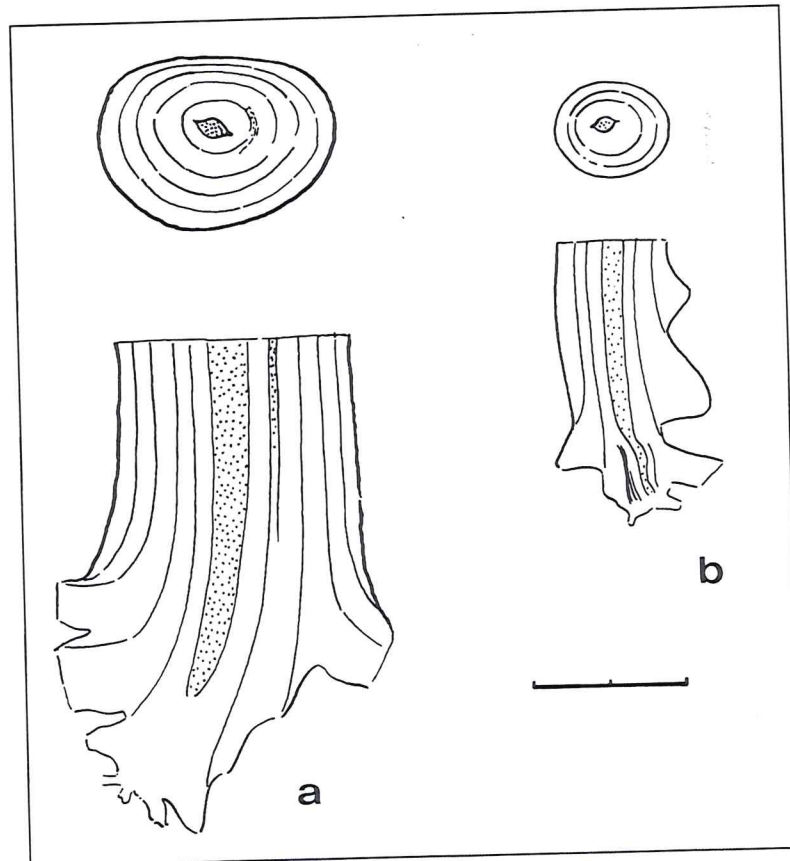


Figure 26. *Laminaria digitata*, section transversale et longitudinale du stipe à la base montrant la disposition des cernes concentriques autour de la moelle. a) individu d'âge minimum de 5 ans, b) individu d'âge minimum de 3 ans. Échelle: 2 cm.

Laminaria digitata, transversal and longitudinal section of the stipe at the base showing the arrangement of the growth zones around the marrow. a) an individual at the minimum age of 5 years, b) an individual at the minimum age of 3 years. Scale: 2 cm.

l'hiver elle se ralentit ou s'arrête complètement (Sundene 1964). En Islande, ceci est également le cas comme nous verrons ultérieurement.

Pour les Laminaires du Pacifique Nord la présence d'anneaux concentriques dans le stipe peut aussi constituer un caractère ambigu. Ainsi, chez *Laminaria groenlandica* Rosenv. les anneaux sont discrets dans les populations près de la limite sud de l'aire de répartition de l'espèce, en Colombie britannique (Druehl *et al.* 1987), contrairement à ce qui s'observe plus au nord, en Alaska (Duggins 1980). Il en est de même pour *Pterygophora californica*, espèce plus méridionale; en Californie centrale il est malaisé de compter les anneaux de croissance du stipe alors qu'en Colombie britannique, ils sont facilement dénombrables (De Wreede 1984).

Au cours de l'étude présente, l'âge des plantes dans les populations islandaises a été déterminé par comptage des anneaux concentriques, soit dans une section transversale du stipe pratiquée juste au-dessus des haptères, soit en dénombrant les lignes parallèles apparaissant dans une section médiane longitudinale du stipe passant par les haptères.

Les zones annuelles de croissance chez *Laminaria hyperborea* des côtes britanniques, ont été décrites et figurées en détail par Kain (1963). Elles ont été utilisées pour la détermination de l'âge de cette espèce par plusieurs auteurs (Grenager 1951, 1953, 1954, 1955, 1956; Bellamy *et al.* 1968; Svendsen 1972; Jupp et Drew 1974; Sheppard *et al.* 1978). Chez *L. digitata* des zones de croissance ont été figurées par Pérez (1970) d'après des al-

gues de la côte de la Normandie; il ne s'y forme guère plus de trois anneaux concentriques même chez des plantes atteignant cinq ans. Dans une section du stipe de *L. digitata* d'Islande, les anneaux concentriques de tissu clair et foncé sont évidents (fig. 26), et leur nombre peut atteindre la dizaine. En comparant la longueur des individus marqués et suivis *in situ* (cf. chap. 9) avec la longueur des individus prélevés et dont l'âge est déterminé en comptant les anneaux concentriques du stipe (cf. chap. 10), nous avons pu constater que le nombre d'anneaux correspond bien à l'âge chez *L. digitata* comme chez *L. hyperborea* dans les populations que nous avons étudiées (voir p. 102).

Il peut arriver que plus d'un anneau de croissance se forme dans le stipe par an chez *L. hyperborea* (Kain 1963); dans ce cas, les anneaux supplémentaires peuvent être distingués par leur teinte faible; ils sont aussi souvent incomplets et serrés contre les anneaux voisins, de même ils ne correspondent pas aux verticilles d'haptères dont un seul précisément est formé par an (fig. 31, p. 91). Une autre complication de la détermination de l'âge de *L. hyperborea* et de *L. digitata* se rencontre chez les plantes très âgées; dans ce cas, la croissance du stipe en diamètre devient très lente, ce qui a pour conséquence le rétrécissement des anneaux; il devient alors malaisé de déceler les zones de croissance, notamment sur les bords des coupes. Ceci représente une source d'erreurs difficile à éviter.

RÉSULTATS

Dans ce chapitre nous exposons d'abord nos résultats relatifs à la longévité de *L. hyperborea* et de *L. digitata* dans les différentes localités étudiées et ensuite nous étudions la structure d'âge des différentes populations.

Longévité

Laminaria hyperborea. En général, *Laminaria hyperborea* (fig. 27 et 28) à Breiðifjörður devient à peu près deux fois plus âgée que

L. digitata (fig. 29 et 30). L'individu de *L. hyperborea* le plus âgé, trouvé au cours de nos études, avait 25 ans, selon le nombre d'anneaux comptés dans le stipe.

Si l'on compare l'âge des plantes de *L. hyperborea*, dans les deux localités où cette espèce est l'élément dominant, à Oddbjarnarsker et à Langey, on s'aperçoit que leur longévité est généralement supérieure dans la localité semi-exposée à Langey (fig. 27) que dans celle d'Oddbjarnarsker (fig. 28), constamment exposée à la houle du large. Les plantes les plus âgées rencontrées dans cette dernière localité, avaient 18 ans, mais plusieurs plantes de 20 ans ou plus ont été trouvées à Langey.

Un autre facteur qui affecte la longévité de *L. hyperborea* est relatif à la profondeur. Les plantes les plus âgées se trouvaient le plus souvent à des faibles profondeurs; beaucoup de plantes de plus de 15 ans vivent à 0 m, tandis que plus profondément, à 6 m et au-delà, les plantes de 15 ans ou plus sont rares (fig. 27 et 28).

Laminaria digitata. Comme cela a été dit plus haut, la longévité des plantes de *Laminaria digitata* est bien inférieure à celle de *L. hyperborea*. La plante la plus âgée de *L. digitata* avait 11 ans, âge déterminé avec la même méthode que celle utilisée pour *L. hyperborea*. La longévité de *L. digitata* est plus élevée dans la localité abritée à Fagurey (fig. 29) que dans la localité semi-abritée de Skarð (fig. 30). A Fagurey nous avons trouvé de nombreux individus âgés de 7 ans ou plus, tandis qu'à Skarð les plantes atteignant cet âge sont rares. Les deux lieux de récolte où domine *L. digitata*, diffèrent surtout par la force des courants des marées et par le degré d'exposition aux vagues du large. A Fagurey, le courant est de l'ordre de 2 à 3 m s⁻¹ pendant les vives eaux tandis qu'à Skarð il ne dépasse guère 1 m s⁻¹. Mais cette localité est d'autre part plus exposée aux vagues que celle de Fagurey.

Contrairement à ce qui a été constaté pour *L. hyperborea*, les plantes de *L. digitata* vivant dans la partie profonde de l'étage infralittoral, deviennent, en général, plus âgées

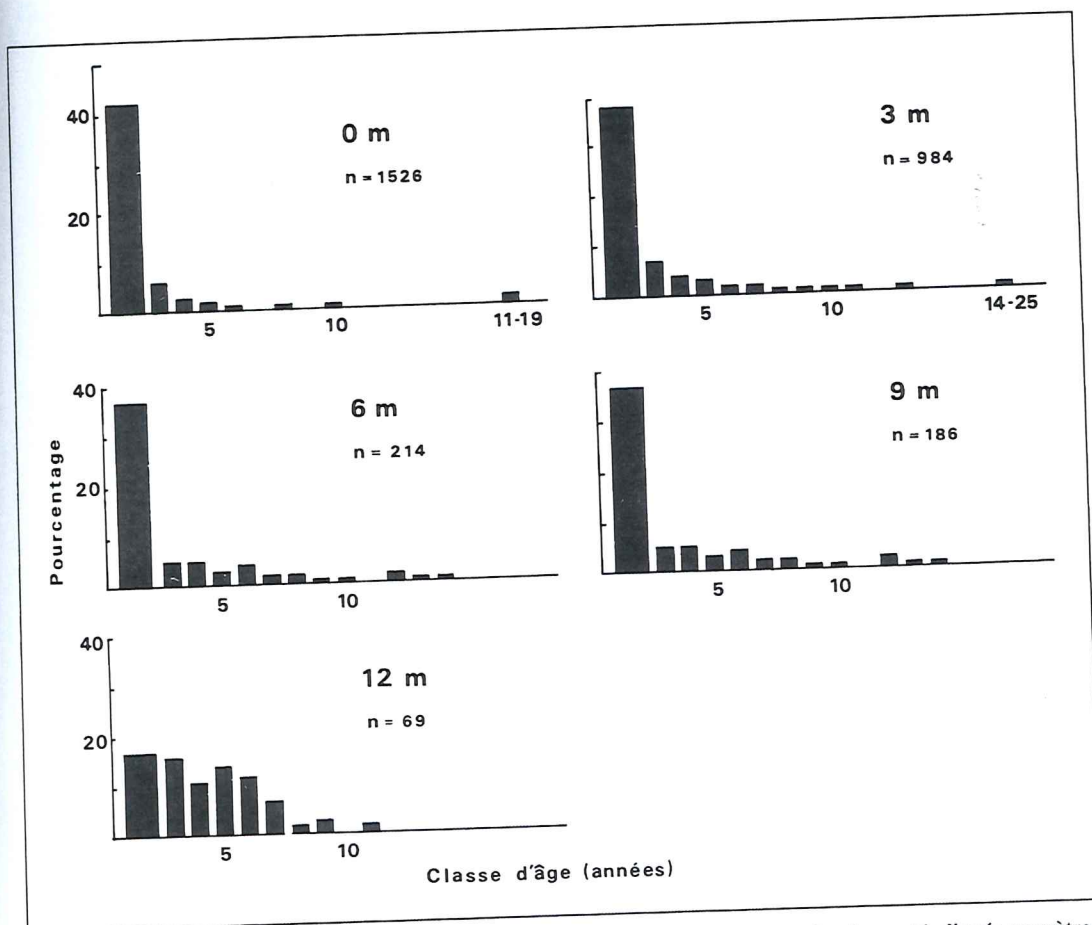


Figure 27. *Laminaria hyperborea* à Langey, distribution d'âge des populations. La profondeur est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques. L'effectif correspond au nombre de plantes récoltées à l'intérieur de 6 quadrats, chacun de 3 m². L'échelle verticale est donnée en pourcentage pour faciliter la comparaison entre différentes populations.

Laminaria hyperborea at Langey, age distribution in the populations. The depth is given in m below chart datum. The sample size corresponds to the total number of plants within 6 squares each with a surface area of 3 m². The vertical scale is given in percentage to facilitate the comparison between different populations.

que celles de la partie de faible profondeur. A Fagurey, à 9 m de profondeur, plus de 5 % des plantes avaient plus de 8 ans tandis qu'à 3 et 6 m, moins de 1 % des plantes représentaient cette classe d'âge (fig. 29). A Skarø, ce phénomène apparaît moins nettement, même si les plantes âgées sont, en général, mieux représentées en profondeur que plus haut (fig. 30). Il faut aussi ajouter qu'il y a relativement beaucoup plus de plantes de 3 et 4 ans à 12 m qu'à des profondeurs plus faibles. Mais ici, il

faut tenir compte de l'échantillonnage; à 12 m, qui est près de la limite inférieure des champs de Laminaires dans cette localité, l'effectif ne comportait qu'un petit nombre de plantes.

Structure d'âge des populations

Les figures 27, 28, 29 et 30, qui viennent d'être commentées au point de vue de la longévité, montrent également des variations quant à la structure d'âge des populations étu-

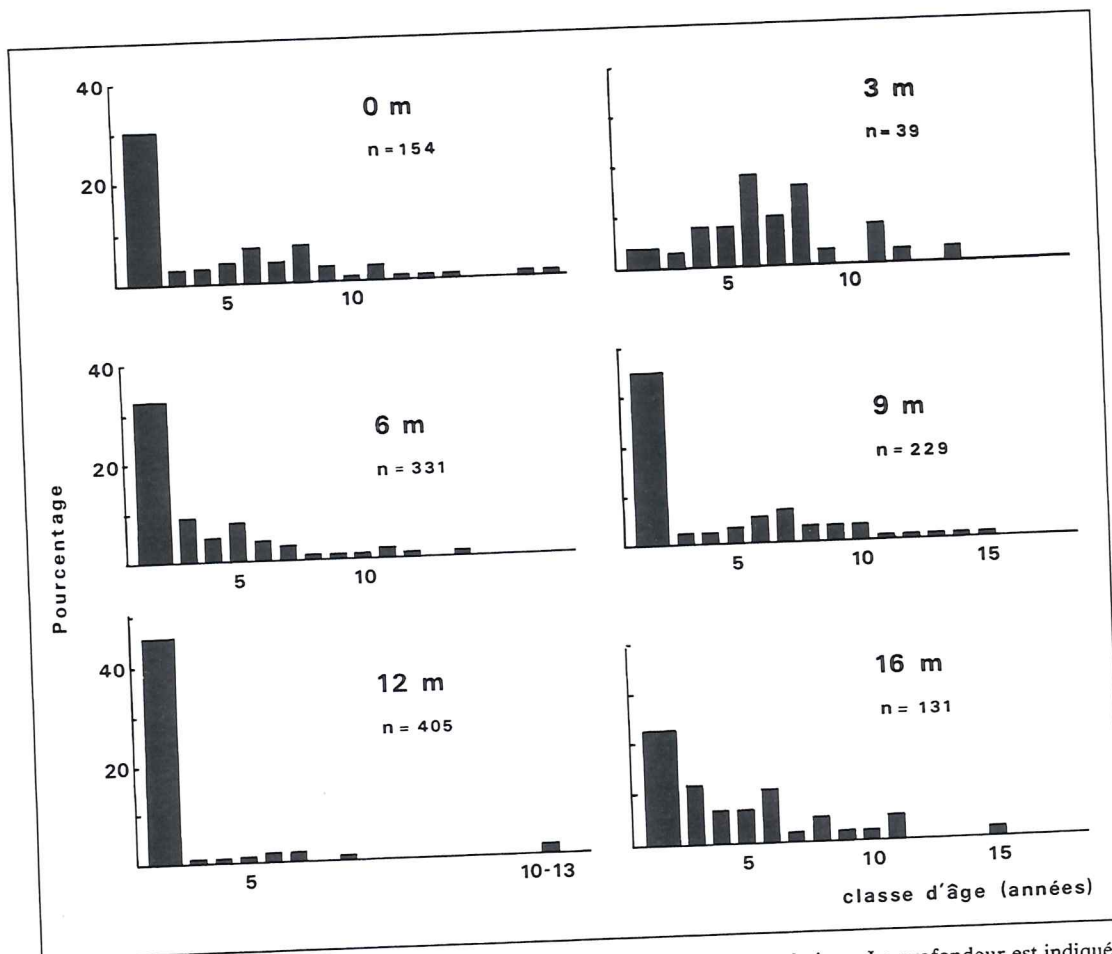


Figure 28. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; distribution d'âge des populations. La profondeur est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques. L'effectif correspond au nombre de plantes récoltées à l'intérieur de 6 quadrats, chacun de 2 m². L'échelle verticale est donnée en pourcentage pour faciliter la comparaison entre différentes populations.

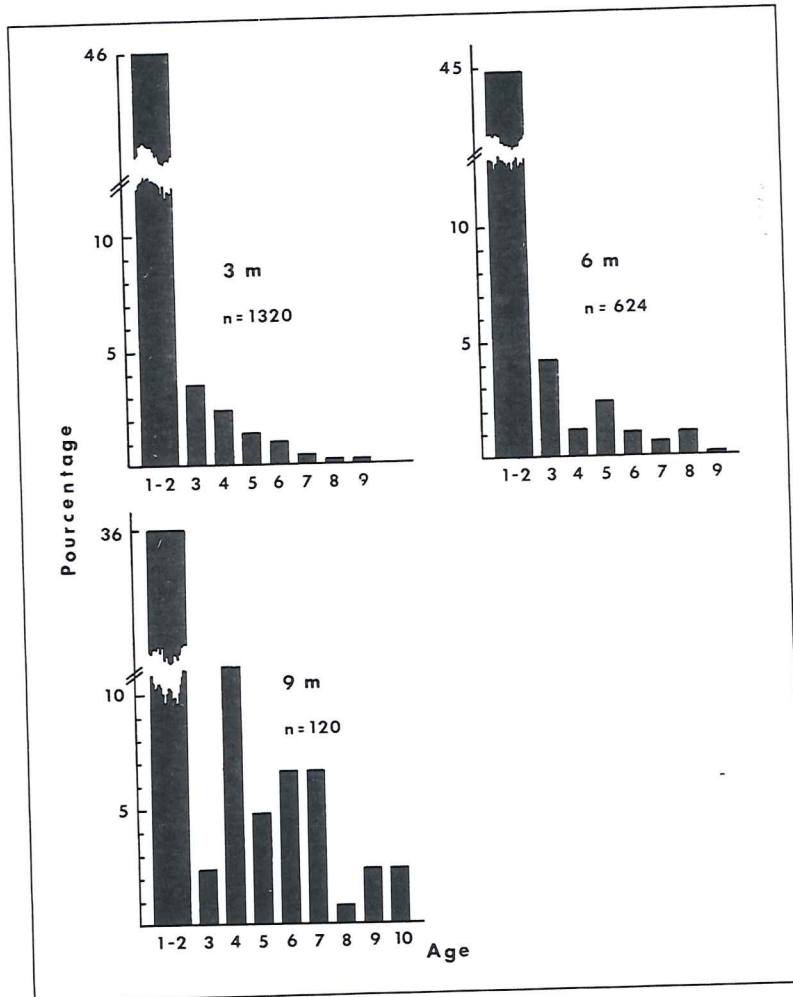
Laminaria hyperborea at Oddbjarnarsker; age distribution of the populations. The depth is given in m below chart datum. The sample size corresponds to the total number of plants within 6 squares each with a surface area of 2 m². The vertical scale is given in percentage to facilitate comparison between different populations.

diées. Dans la plupart des stations les plantes de 1 à 2 ans dominant en nombre. D'une façon générale, la part de ces classes d'âge était de plus de 75 % de la totalité des individus, à quelques exceptions près. On constate que les plantes d'âge intermédiaire ont tendance à être mieux représentées dans les stations plus profondes par rapport à celles de faibles profondeurs.

Laminaria hyperborea. A Langey, localité semi-battue (fig. 27), les juvéniles de *L. hyperborea* de classe d'âge de 1 à 2 ans dominant à 0, 3, 6 et 9 m. Les populations de ces profondeurs montrent une répartition des classes d'âge marquées par une forte diminution du nombre de plantes jeunes, les plantes plus âgées décroissant plus lentement. A 12 m de profondeur, près de la limite inférieure de la distribution verticale de *L. hyperborea* dans

Figure 29. *Laminaria digitata* à Fagurey, distribution d'âge des populations. La profondeur est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques. L'effectif correspond au nombre de plantes récoltées à l'intérieur de 6 quadrats, chacun de 2 m². L'échelle verticale est donnée en pourcentage pour faciliter la comparaison entre différentes populations.

Laminaria digitata at Fagurey, age distribution of the populations. The depth is given in m below chart datum. The sample size corresponds to the total number of plants within 6 squares each with a surface area of 2 m². The vertical scale is given in percentage to facilitate comparison between different populations.



cette localité, les juvéniles sont, par contre, moins importantes et la structure est plus irrégulière.

A Oddbjarnarsker (fig. 28), localité la plus battue, le diagramme des classes d'âge de *L. hyperborea* est irrégulier pour tous les niveaux étudiés. Même si des plantes de 1 à 2 ans dominent en nombre à presque toutes les profondeurs, un second pic de plantes s'observe entre 5 et 8 ans, puis le nombre décroît irrégulièrement jusqu'à l'âge maximum.

Laminaria digitata. La situation est similaire pour *Laminaria digitata*. A Fagurey (fig. 29),

à faible profondeur, la structure de la population est semblable à celle à faible profondeur à Langey avec une dominance de plantes juvéniles et une diminution régulière du nombre, au fur et à mesure que l'âge augmente. A des profondeurs plus élevées, la structure d'âge des populations est plus irrégulière avec deux modes, l'un comportant des plantes de 1 à 2 ans, l'autre avec des plantes de 4 à 7 ans.

A Skarø (fig. 30) il y a une dominance marquée de plantes de 1 à 2 ans à toutes les profondeurs sauf, à la limite inférieure de la population à 12 m. Mais c'est seulement à 6 m

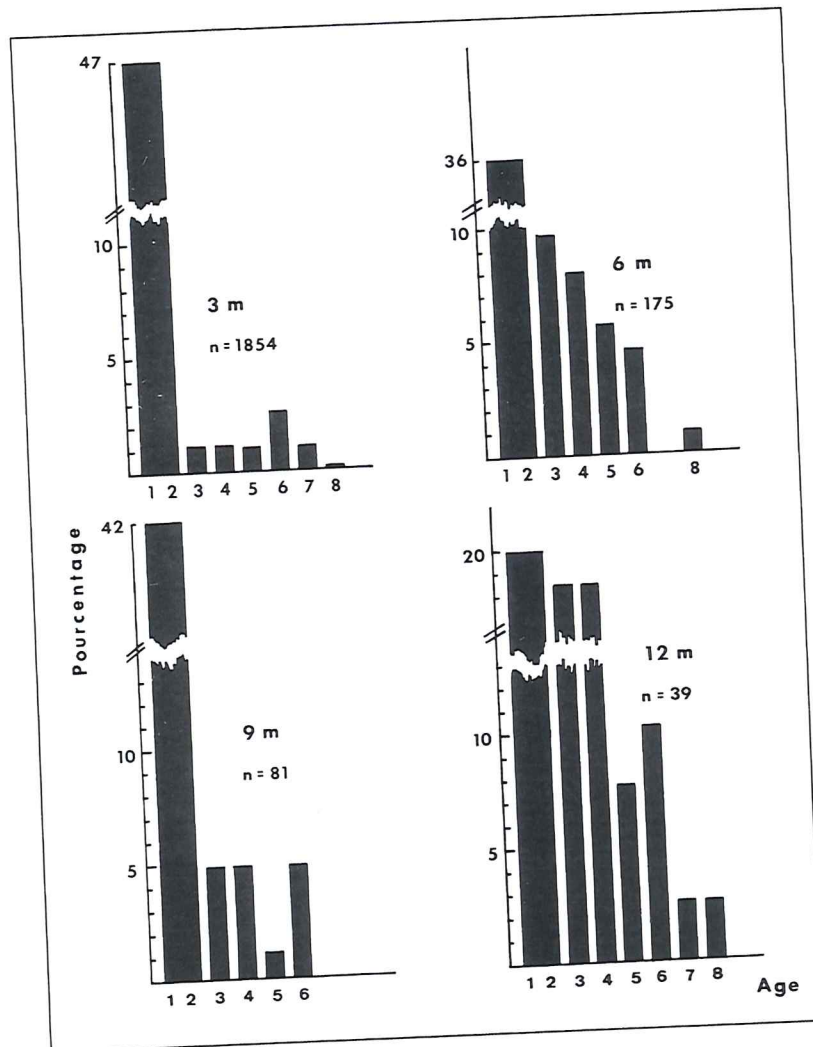


Figure 30. *Laminaria digitata* à Skarð, distribution d'âge des populations. La profondeur est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques. L'effectif correspond au nombre de plantes récoltées à l'intérieur de 6 quadrats, chacun de 2 m². L'échelle verticale est donnée en pourcentage pour faciliter la comparaison entre différentes populations.

Laminaria digitata at Skarð, age distribution of the populations. The depth is given in m below chart datum. The sample size corresponds to the total number of plants within 6 squares each with a surface area of 2 m². The vertical scale is given in percentage to facilitate comparison between different populations.

que l'on trouve une diminution régulière de l'effectif en fonction de l'âge. A toutes les autres profondeurs étudiées il existe un second mode plus ou moins distinct composé de plantes de 6 ans.

DISCUSSION

Plusieurs techniques ont été mises en oeuvre pour déterminer l'âge des Laminaires dans une population; à part la méthode utilisée dans la présent travail, les plus utilisées sont celles basées sur la longueur des stipes et les

types morphologiques. Kirjeva et Stchapova (1938) et plus tard Cosson (1967) et Pérez (1969a) ont utilisé les modes apparaissant dans les histogrammes qui montre la distribution des longueurs des stipes chez *Laminaria digitata*. Kirkman (1981), en Australie, s'est basé sur les différents types morphologiques de *Ecklonia radiata* pour diviser la population en stades de développement différents comme l'ont fait aussi Druehl *et al.*, (1987) pour *Laminaria groenlandica* en Colombie britannique.

Pour les arbres de forêts, l'utilisation de la

taille comme indicateur d'âge est sujet à réserves, à cause de la variation importante de la vitesse de croissance des individus (Harper 1977). Cette remarque s'applique également aux algues, telles les Laminaires, comme nous le verrons ultérieurement (chap. 9) en étudiant leur croissance.

L'âge des individus, de l'autre côté, n'est pas un reflet exact de l'état de développement. La croissance des sujets jeunes peut être inhibée, par exemple à la suite de la diminution de la lumière due au voisinage d'individus plus grands; leur développement et leur reproduction se trouvent perturbés, voire retardés. Kain (1975) a observé, à île de Man, que les individus de *L. hyperborea* qui croissent à l'intérieur d'une végétation dense composée des plantes adultes ne se reproduisent qu'à 3 ans tandis que ceux qui se développent en dehors de l'influence des plantes adultes deviennent fertiles dès l'âge de 15 mois. A ce sujet on remarque qu'à Breiðifjörður les Laminaires ne semblent devenir fertiles qu'après l'âge de 4 ans au moins (cf. p. 93).

A Breiðifjörður la longévité des deux Laminaires, *L. hyperborea* et *L. digitata* est très élevée en comparaison des populations étudiées ailleurs. Dans cette région, les plantes de *L. hyperborea* les plus âgées atteignent 25 ans, d'après l'estimation du nombre d'anneaux concentriques du stipe, et il n'est pas rare de trouver des plantes de 20 ans ou plus. Dans les Iles Britanniques, les individus les plus âgés atteignent 15 ans cependant que des plantes dépassant 12 ans sont rares (Kain 1977). En montant du sud au nord, d'Angleterre en Écosse, la longévité des algues semble augmenter (Kain 1963). Sur la côte ouest de la Norvège la longévité est, en général, plus élevée qu'aux Iles Britanniques; des plantes de plus que 12 ans y sont assez fréquentes (Kain 1967). A l'extrémité nord de la Norvège, en Finnmark, Grenager (1956) a trouvé en dragage des individus de *L. hyperborea* âgées de 18 ans. Les stipes de 2 m de longueur ou plus, semblables à ceux trouvés à Breiðifjörður, sont abondants dans cette région (Grenager 1956).

La tendance semble donc être l'augmentation de la longévité de *L. hyperborea* en montant vers le nord. Breiðifjörður se situe près de l'extrémité nord de l'aire de répartition de *L. hyperborea* dans l'Atlantique Nord et il n'est donc pas surprenant que ce soit précisément là qu'on trouve les plantes les plus âgées.

L'âge maximum de *L. digitata* trouvé à Breiðifjörður a été de 11 ans. Gayral et Cosson (1973) dans leur mise au point sur la biologie de *L. digitata* considèrent que l'âge maximum de *L. digitata* est de 5 à 6 ans. Sur les côtes françaises il n'a pas été possible d'utiliser les anneaux concentriques du stipe pour déterminer l'âge des individus de cette espèce (Pérez 1970). L'âge maximum a été fixé à 5 ans en suivant la croissance des plantes selon la technique de marquages *in situ*. Il apparaît donc que les plantes de *L. digitata* des latitudes élevées deviennent, comme c'est le cas chez *L. hyperborea*, plus âgées que celles de basses latitudes.

Dans l'Océan Pacifique, le même phénomène semble se manifester chez *Laminaria groenlandica*, qui peut atteindre 6 ans en Alaska (Duggins, 1980), tandis que plus au sud en Colombie britannique, les individus les plus âgés n'ont que 3 à 4 ans au maximum (Druehl *et al.* 1987).

Il ressort de ces études que *L. hyperborea* de Breiðifjörður présente le maximum de longévité actuellement connu pour les Laminaires, et l'âge atteint par *L. digitata* se situe aussi parmi les plus élevés. Parmi d'autres espèces étudiées du genre *Laminaria* à longévité élevée on peut citer *L. setchellii* Silva, qui atteint au moins 17 ans (Klinger et De Wreede 1988), et *L. ochroleuca*, 12 ans (Drew 1972). Chez les autres Laminariales, *Pterygophora californica* a une longévité d'au moins 14 ans (Dayton *et al.* 1984; De Wreede 1984), *Eisenia arborea* de 12 ans (Dayton *et al.* 1984) et *Ecklonia radiata* de 10 ans (Novaczek 1981).

A Breiðifjörður, les plantes les plus âgées de *Laminaria hyperborea* se trouvent le plus souvent à faible profondeur et la longévité diminue ensuite avec la profondeur. Kain

(1977) a également observé une réduction de la longévité chez *L. hyperborea* en rapport avec la profondeur dans plusieurs endroits autour des Iles Britanniques. L'explication la plus plausible de ce phénomène est en premier lieu que la lumière favorise le développement des Laminaires à faible profondeur. En second lieu, à cause des mouvements de l'eau, l'absorption des sels nutritifs est accélérée; pour la même raison le développement des épiphytes est probablement défavorisé à de faibles profondeurs, comme l'est aussi l'activité des herbivores. D'autre part l'eau trop agitée semble avoir un effet négatif sur la longévité.

Chez *L. hyperborea*, nous avons vu que la longévité des plantes est plus élevée à Langey qu'à Oddbjarnarsker et celle de *L. digitata* est plus élevée à Fagurey qu'à Skarð, c'est-à-dire que la longévité des deux espèces est plus élevée dans les localités abritées que dans les localités battues. Dans les localités très exposées la mortalité, déduite de la diminution de l'effectif avec l'âge, semble, en outre, être plus élevée, réduisant ainsi la longévité.

La distribution des âges des Laminaires à Breiðifjörður peut être divisée en deux groupes. Le premier groupe est constitué de populations où les plantes de 1 à 2 ans sont très nombreuses et l'effectif des classes d'âge diminue régulièrement avec l'âge; le nombre de jeunes plantes est très élevé dans les stations abritées, et en profondeur faible, c'est-à-dire à Langey pour *L. hyperborea* et à Fagurey pour *L. digitata*, où plus de 90 % des plantes sont dans leur première ou deuxième année. Dans le deuxième groupe les jeunes individus sont également nombreux mais d'autres classes d'âge sont aussi bien représentées. Plusieurs modes apparaissent dans les diagrammes de la distribution d'âge, notamment à Oddbjarnarsker et à Skarð (fig. 28 et 30), et dans des profondeurs élevées de Langey et de Fagurey. Les différents modes observés varient, sauf à Skarð où les plantes âgées de 6 ans constituent le second mode à tous les niveaux.

La force des vagues, dans un lieu donné, est très variable selon le temps et la direction des

vents et peut changer suivant la saison, d'une année à l'autre et même entre périodes plus longues. Dans des stations battues, où l'effet des vagues est le plus fort, on peut donc s'attendre à ce que la mortalité, le recrutement et les conditions influençant le développement des jeunes sporophytes soient irréguliers; il paraît donc naturel de trouver, dans les localités battues, une distribution d'âge irrégulière.

Kain (1977) a proposé une autre explication de la distribution d'âge irrégulière des populations des Laminaires. Elle suggère que dans des stations abritées le recouvrement des lames des *L. hyperborea* adultes contribue à la réduction de la lumière, empêchant ainsi le recrutement des plantes juvéniles sous-jacentes (angl: "canopy-effect"); quand une ou plusieurs plantes âgées meurent ou sont arrachées, il y a création de place vacante pour la colonisation par de jeunes Laminaires.

On peut donc penser que les meilleures conditions pour le recrutement des plantules soient la faible profondeur où l'agitation de l'eau est modérée, c'est-à-dire suffisante pour enlever les plantes adultes mais pas trop forte pour empêcher l'installation des spores et des zygotes. De telles conditions se trouvent pour *L. hyperborea* à la localité semi-battue de Langey, à l'abri de la houle du large. Fagurey est, par contre, une localité bien abritée, mais soumise à un courant assez fort qui semble avoir le même effet sur la population en enlevant les individus adultes créant ainsi constamment de la place libre, disponible à la colonisation des jeunes individus. Par conséquent, la distribution d'âge de *L. digitata* y est caractérisée par une dominance des plantes jeunes et une diminution régulière de l'effectif des classes d'âge supérieures. L'effet abrasif de la glace flottant au niveau de marée basse est beaucoup plus destructeur car elle n'épargne même pas les jeunes individus et la population est renouvelé chaque année.

Par l'élimination expérimentale des plantes adultes, plusieurs auteurs ont obtenu une forte augmentation du recrutement de jeunes Laminaires, comme *Macrocystis pyrifera* (Rosenthal *et al.* 1974; Pearse et Haines 1979;

Santelices et Ojenda 1984), *Ecklonia radiata* (Kirkmann 1981; Kenelly 1987), *Lessonia nigrescens* (Santelices et al. 1980) et *Egregia levigata* (Black 1974). Par contre, Chapman (1984) n'a pas observé une augmentation du recrutement après enlèvement des plantes adultes de *Laminaria longicuris* au Canada. Une expérience s'impose pour vérifier si en Islande le recouvrement des individus adultes empêche le recrutement des jeunes Laminaires.

A la localité d'Oddbjarnarsker, sur le fond à 3 m, le substrat est couvert à presque 100 % de *Corallina officinalis*, et la densité de *Laminaria hyperborea* et surtout de jeunes plantes y est très réduite. Il semble que la strate de *C. officinalis* empêche l'installation des jeunes plantes. Le même effet des Corallinacées articulées, sur le développement de *Macrocystis*, a été signalé en Californie (Dayton et al. 1984). Au Canada diverses algues rouges de la strate herbacée affectent l'installation de jeunes sporophytes dans les populations de *L. longicuris* et *L. digitata* (Chapman 1984), tandis qu'en Australie, certaines espèces de *Dictyota* font obstacle, de la même façon, au recrutement d'*Ecklonia radiata* (Kenelly 1987).

La mortalité due au broutage par des macroherbivores tels que les Oursins ou des Gastéropodes ne semble pas être importante dans les populations étudiées à Breiðifjörður. Des comptages préliminaires ont donné moins d'un Oursin (*Strongylocentrodus droebecki* et *Echinus esculentus*) pour 6 m² dans l'ensemble de la zone des Laminaires. Les Gastéropodes herbivores tels que *Lacuna vincta* et *Patina pellucida* ont été trouvés sur les Laminaires de Breiðifjörður mais toujours en nombre très limité (cf. p. 60).

On peut se demander si la distribution d'âge des populations à Breiðifjörður, révélée au cours de nos études, est représentative ou seulement une image instantanée de structures constamment modifiée. Autrement dit, peut-on espérer trouver la même structure d'âge d'une année à l'autre dans les populations des Laminaires de Breiðifjörður? Pour qu'une population conserve sa structure d'âge

il faut que la natalité et la mortalité restent les mêmes d'une année à l'autre ("population stable", Dajoz, 1974). A faible profondeur, à Breiðifjörður, les populations de *L. hyperborea*, dans la localité semi-battue de Langey (fig. 27), et de *L. digitata*, dans la localité abritée de Fagurey (fig. 29), semblent avoir le caractère de population stable, vu qu'elles présentent une diminution régulière des effectifs de classe d'âge avec l'augmentation de l'âge. Il semble donc probable que la natalité et la mortalité selon l'âge varient peu d'une année à l'autre.

Mais il faut étudier la structure d'âge, et le recrutement des jeunes plantules d'une même population pendant plusieurs années successives, pour déterminer si la natalité et la mortalité restent constantes. De Wreede (1986) a suivi la structure d'âge d'une même population de *Pterygophora californica* au Canada pendant trois ans, et trouvé que la mortalité était variable d'une année à l'autre, et d'une classe d'âge à l'autre; de plus Dayton et al., (1984) ont révélé pour la même espèce en Californie, que la fécondité d'une classe d'âge donnée varie considérablement d'une année sur l'autre; le changement de structure d'âge des deux populations de *P. californica* dans le temps est donc imprévisible. Il est d'ailleurs très rare que les populations naturelles soient stables (Barbault 1984).

La structure d'âge des populations de Laminaires est connue dans quelques régions (Kain 1963, 1977; John 1971; Drew 1972; Dayton et al. 1984; De Wreede 1984; Klinger et De Wreede 1988). Généralement, selon ces études, cette structure apparaît irrégulière, avec relativement peu de plantes juvéniles, et une dominance d'une ou plusieurs classes d'âge de plantes adultes. Selon Kain (1977), c'est la stabilité du milieu et l'effet du recouvrement des lames des plantes adultes, qui conditionnent la structure particulière de ces populations. Connell (1975), par contre, pense que les populations irrégulières, où dominent une ou quelques classes d'âge de plantes adultes, apparaissent quand ces populations échappent aux conditions normalement défavorables pour le développement de

l'algue. Ce dernier point de vue semble beaucoup plus conforme aux données observées à Breiðifjörður, où l'on rencontre précisément des populations à structure d'âge irrégulière dans les localités exposées soumises, de plus, à des tempêtes imprévisibles et d'intensité variable comme par exemple à Oddbjarnarsker. Les populations à structure d'âge régulière, par contre, se trouvent dans des stations moyennement battues comme à Langey.

Les conclusions de ce chapitre peuvent être résumées comme suit:

— les Laminaires digitées de Breiðifjörður deviennent très âgées, en comparaison avec les Laminaires des populations étudiées ailleurs.

Il se confirme, en général, que la longévité augmente du sud au nord, dans l'aire de répartition des espèces.

— les conditions les plus favorables, à la fois pour le recrutement des populations des Laminaires et pour la longévité des sporophytes, se trouvent dans des stations relativement abritées et de faible profondeur. Là, les individus deviennent le plus âgés et l'effectif des classes d'âge diminue régulièrement avec l'âge des plantes, ressemblant alors à des populations stables. En mode battu, la distribution d'âge est irrégulière en raison des variations imprévisibles des conditions physiques de l'environnement.

9. Croissance saisonnière

INTRODUCTION

Il est utile de préciser ici ce que nous entendons par croissance. Le mot croissance a été défini, par exemple, par Champagnat (1969) comme "l'ensemble des phénomènes qui se traduisent par une augmentation irréversible des dimensions et du poids d'un individu ou des organes qui le composent". Cette définition s'applique bien au phénomène que nous avons mesuré et qui sera présenté dans ce chapitre.

Avant de commencer l'étude de la croissance chez *Laminaria digitata* et *L. hyperborea in situ* en Islande, une description sommaire du mode de croissance des Laminaires s'impose.

La croissance principale des Laminaires est concentrée dans la zone intercalaire entre la lame et le stipe (zone stipo-frondale) ajoutant du tissu à la lame, vers le haut, et contribuant à l'allongement du stipe, vers le bas (cf. Steinbiss et Schmitz 1974). La plus grande partie du tissu formé est ajoutée à celle de la lame qui est ainsi renouvelée chaque année. La lame de l'année précédente reste au bout de la nouvelle lame, pour quelque temps, avant d'être arrachée, soit petit à petit, soit en entier. La distinction entre les deux parties de la lame est souvent marquée par un rétrécissement qui résulte des différences qui existent entre la vitesse de croissance aux différentes saisons. Une petite partie seulement de la croissance primaire affecte le stipe et les haptères qui sont pérennes.

D'autres méristèmes dites méristodermes forment une assise corticale; ils sont responsables de la croissance en épaisseur du stipe et de la lame et de la largeur de celle-ci. De plus, à la base du stipe, chaque année, est formé un

nouveau verticille d'haptères, juste au-dessus des haptères de l'année précédente (fig. 31). L'allongement du stipe et la croissance de la lame sont plus ou moins saisonniers suivant les espèces et les localités.

Les facteurs du milieu qui influencent la croissance des Laminaires sont divers: facteurs physiques: température, éclaircissement, photopériode, ou chimiques: abondance des nitrates par exemple. Mais ces facteurs agissent le plus souvent en synergie et il n'est pas toujours facile, en milieu naturel, de définir exactement le rôle de chacun d'eux.

Il a été montré que la croissance chez les Laminaires varie considérablement d'une population à l'autre (Kain 1979) et aussi au sein d'une même population en fonction de la profondeur (John 1970; Pérez 1971a; Lüning 1979). Dans la plupart des cas la croissance maximale s'accomplit à la fin de l'hiver ou au début du printemps, pendant la période de basses températures et d'éclaircissement faible. Ceci est par exemple le cas pour la majorité des populations de Laminaires des régions tempérées (Parke 1948; Sundene 1964; Cosson 1967; Pérez 1969a; Lüning 1971; Mann 1972b; Braud 1974; Kain 1976b; Gagné *et al.* 1982). Mais il existe aussi des populations dont la croissance maximale s'effectue pendant l'été et coïncide ainsi avec le maximum de la température et de la lumière (Dieckmann 1980; Chapman et Lindley 1980; Anderson *et al.* 1981; Gagné *et al.* 1982).

Le cycle annuel de croissance dépendrait, comme cela a été montré pour *L. longicuris* en Nouvelle Écosse au Canada, de la teneur en sels nutritifs, en particulier de nitrates, dans l'eau de mer (Chapman et Craigie 1977; Gagné *et al.* 1982). Selon ces auteurs, le début

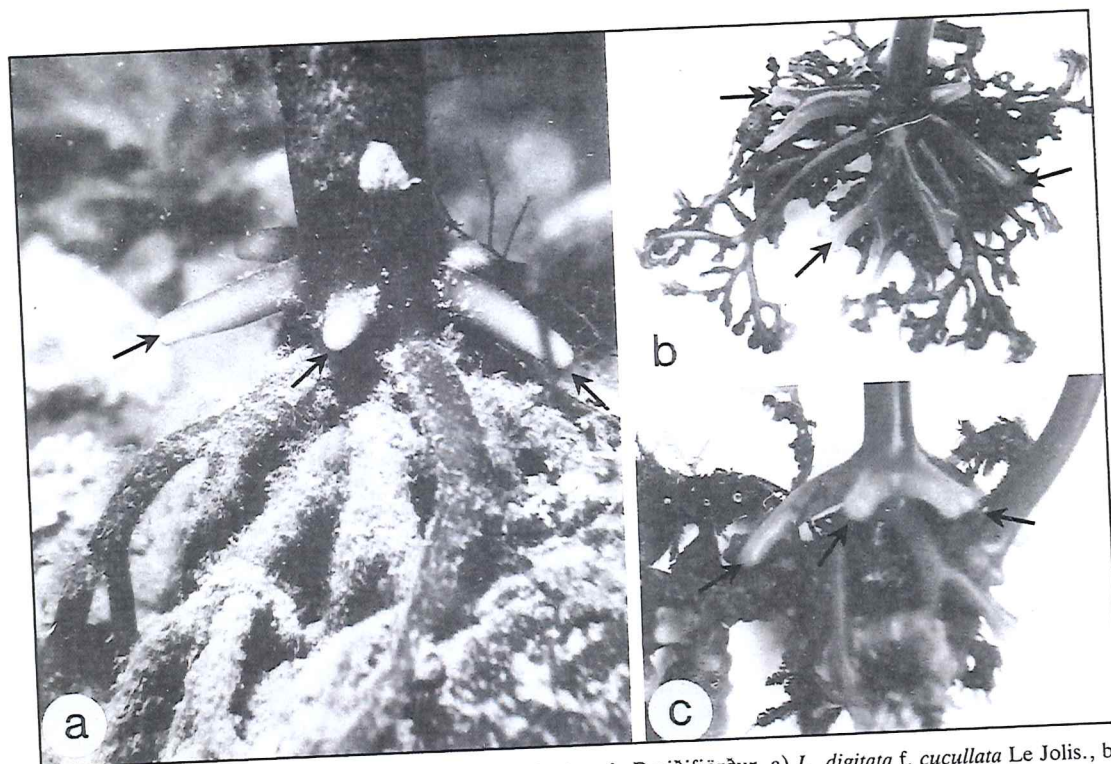


Figure 31. Détail des haptères en formation des Laminaires de Breiðfjörður. a) *L. digitata* f. *cucullata* Le Jolis., b) *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl., c) *L. digitata* (Huds.) Lam. f. *genuina* Le Jolis. On note la formation du verticille d'haptères (flèches); photographies prises au mois de juin 1987.

Details of the haptera of the Laminarians in Breiðfjörður. a) *L. digitata* f. *cucullata* Le Jolis., b) *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl., c) *L. digitata* (Huds.) Lam. f. *genuina* Le Jolis. A ring of haptera is formed just above the haptera of the previous year (arrows). The photo was taken in June 1987.

de la croissance hivernale peut être mis en rapport avec l'augmentation de la teneur en nitrates dissous dans l'eau de mer; le ralentissement de la croissance au cours de l'été est, par contre, la conséquence de la déficience en nitrates après la poussée printanière du phytoplancton. Lüning (1979) a montré qu'à Hélioland les espèces *L. hyperborea*, *L. digitata* et *L. saccharina* arrêtent leur croissance à des périodes différentes de l'année même si elles sont cultivées *in situ*, côte à côte, et donc toutes dans les mêmes conditions de milieu; de plus la concentration en nitrates de l'eau de mer, dans cette localité, reste relativement élevée pendant toute l'année. La croissance des Laminaires selon Lüning (1979) dans ces régions ne serait donc pas directement affectée par la teneur en sels

nutritifs. Lüning (1986) a plus tard montré que l'initiation de la croissance de la lame chez *L. hyperborea* est sous contrôle photopériodique, l'initiation se faisant sous un régime de jour court, alors qu'elle est inhibée par une durée d'éclairage journalière de 13 heures ou plus.

L'objectif des mesures entreprises était d'étudier *in situ* le mode de croissance de *L. hyperborea* et *L. digitata* en Islande au cours des saisons, de comparer la vitesse de croissance dans ces populations subarctiques avec celle des populations des régions plus méridionales. Mais en outre, les résultats des telles études permettent de tester la méthode utilisée pour déterminer l'âge des plantes (cf. p. 20, 65 et 66); comme nous le développerons dans la discussion (p. 83 et 84).

RÉSULTATS

L'étude de la croissance saisonnière chez les deux espèces envisagées a été faite *in situ* sur des individus portant au départ un stipe d'à peu près la même longueur, soit de 7 à 10 cm. Pour *L. hyperborea* la croissance a été suivie en plongée à 6 m de profondeur à Langey et pour *L. digitata* à la même profondeur à Fagurey. Seules la longueur de la lame et celle du stipe ont été mesurées (p. 11 et fig. 4).

Le nombre des sujets mesurés a été de 20, pour chaque espèce, au départ, en juillet 1981. Progressivement ce nombre a diminué (fig. 32). Cette diminution chez *L. digitata* a été au début plus rapide que celle de *L. hyperborea*. Après 6 mois d'études 40 % des individus de *L. digitata* avaient disparu tandis qu'il a fallu attendre presque 12 mois pour observer ce même pourcentage de disparition chez *L. hyperborea*. Après un an d'observations il restait la moitié de l'effectif des deux espèces et à la fin des études, en septembre 1983, après 27 mois, il ne restait que trois individus marqués de *L. digitata* et cinq de *L. hyperborea*. Les résultats montrent que la mortalité des jeunes plantes de *L. digitata* est apparemment plus élevée que chez *L. hyperborea*, il semble aussi qu'il y a des variations saisonnières de la mortalité chez *L. digitata* caractérisées par une perte maximale à l'automne. La mortalité de *L. hyperborea*, par contre, est plus régulière au cours de l'année. Il faut cependant remarquer que le nombre de plantes mesurées est faible, surtout au cours de la deuxième année, mais les résultats donnent tout de même une indication sur le taux de mortalité et la croissance des plantes pendant cette période.

A la fin de cette étude *in situ* les plantes qui ont survécu ont été récoltées, puis leur âge déterminées au moyen du comptage des anneaux concentriques de tissu foncé, à la fois dans des sections transversales et longitudinales du stipe. Toutes les plantes avaient quatre anneaux, soit quatre ans, au terme de nos observations.

Aucune des plantes des lots marqués, ni

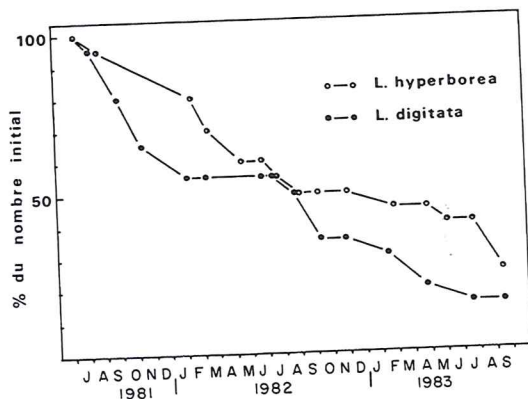


Figure 32. Diminution de l'effectif mesuré au cours des 27 mois d'étude de la croissance de *Laminaria digitata* et de *L. hyperborea*. On note que la mortalité de *L. digitata* est saisonnière tandis que celle de *L. hyperborea* qui est en général plus faible ne montre pas ce rythme saisonnier. L'effectif au début des observations a été de 20 individus pour chaque espèce.

Reduction of the number of tagged plants during the 27 months growth-study of *Laminaria digitata* and *L. hyperborea*. The mortality rate of *L. digitata* is seasonal while the lower mortality rate of *L. hyperborea* does not show this seasonality. The number of tagged plants at the beginning of the study was 20 for each species.

chez *L. hyperborea*, ni chez *L. digitata*, n'est devenue fertile.

Les résultats des mesures *in situ* de la croissance en longueur des Laminaires à Breiðfjörður sont reportés sur les figures 33 à 36. Ils montrent qu'il y a des variations importantes dans la croissance d'un individu à l'autre chez les deux espèces. Ces variations sont surtout importantes en ce qui concerne la croissance des stipes (fig. 33a et b). Au début des observations les stipes étaient de taille semblable. A la fin de l'étude, au bout de deux ans, le stipe le plus long a été deux fois plus long que celui qui avait eu la croissance la plus faible. Ce phénomène a été observé chez les deux espèces étudiées. Toutefois les variations ont été, en général, plus importantes chez *L. hyperborea* que chez *L. digitata*. Les moyennes, à cause de ces variations et du faible effectif, ne donnent qu'une image incomplète de la croissance des plantes. Pour cette raison nous avons choisi de présenter la croissance de plusieurs plantes sur les graphiques (fig. 33

et 35) ce qui permet une meilleure appréciation de la croissance réelle des plantes. Toutefois malgré leur faible représentativité les moyennes des paramètres mesurés seront utilisées pour suivre l'évolution des longueurs des stipes et des lames dans le texte suivant.

CROISSANCE DU STIPE

Croissance en longueur

Laminaria digitata. On peut facilement distinguer sur les graphiques relatifs aux variations saisonnières de la croissance des stipes de *L. digitata* (fig. 33a) deux périodes par an, l'une où la croissance est rapide, l'autre, où la croissance est lente et parfois nulle. La croissance rapide commence en février-mars et se poursuit pendant l'été jusqu'au mois d'octobre la première année et jusqu'en novembre-décembre la deuxième année. Pendant la croissance lente d'hiver c'est-à-dire d'octobre 1981 à avril 1982, la plupart des stipes n'ont subi aucune élongation, et au cours du deuxième hiver l'élongation reste également peu sensible, comparée à l'allongement estival.

Lorsque les mesures du stipe chez *L. digitata* ont commencé en juillet 1981, les stipes étaient déjà entrés dans leur phase de croissance rapide (fig. 33a). Vers la fin de cette phase, en octobre, la longueur des stipes est passée de 5,3 cm en moyenne à 12,0 cm. Pendant la période de croissance lente, d'octobre à mars de l'année suivante, les stipes se sont allongés en moyenne de 2,1 cm et ont alors atteint 14,1 cm. En avril la croissance rapide a repris et a duré jusqu'en octobre-novembre. Après cette période, les stipes ont atteint en moyenne 40,4 cm. Après la deuxième période de croissance lente, en avril 1983, les stipes ont atteint 43,7 cm en moyenne. En septembre 1983, quand les observations ont pris fin, les trois stipes qui restaient avaient une moyenne de 60,7 cm de longueur; à ce moment la plante la plus petite était pourvue d'un stipe de 37 cm tandis que le stipe le plus long avait 86 cm.

Laminaria hyperborea. La croissance du stipe de *L. hyperborea* (fig. 33b) présente également deux périodes par an, une période de croissance rapide et l'autre de croissance lente. La croissance rapide commence, comme chez *L. digitata*, en février-mars, et atteint son maximum en juin-juillet pour s'achever en septembre. A cette époque la croissance du stipe entre dans une période d'arrêt ou devient très lente. Cette situation dure jusqu'au mois de février l'année suivante. La période de croissance rapide est donc sensiblement plus courte chez *L. hyperborea* que chez *L. digitata*.

Lorsque les mesures ont commencé en juillet 1981, les stipes avaient déjà ralenti leur croissance; ils étaient entrés dans leur phase de croissance lente; leur longueur était alors 7,0 cm en moyenne. Au début de février 1982, les stipes ont atteint une longueur moyenne de 10,1 cm, tandis qu'après la période de croissance rapide qui suivait, de mars à août, ils mesuraient 19,0 cm en moyenne. Au cours de la saison hivernale suivante, jusqu'en février, les stipes se sont accrus de 5 cm en moyenne. En février les stipes ont débuté leur deuxième période de croissance rapide et à la fin de cette période en septembre 1983, ils mesuraient en moyenne 32,5 cm de longueur. La croissance totale du stipe de *L. hyperborea* ne représentait donc qu'approximativement la moitié de celle de *L. digitata* pendant la même période d'étude.

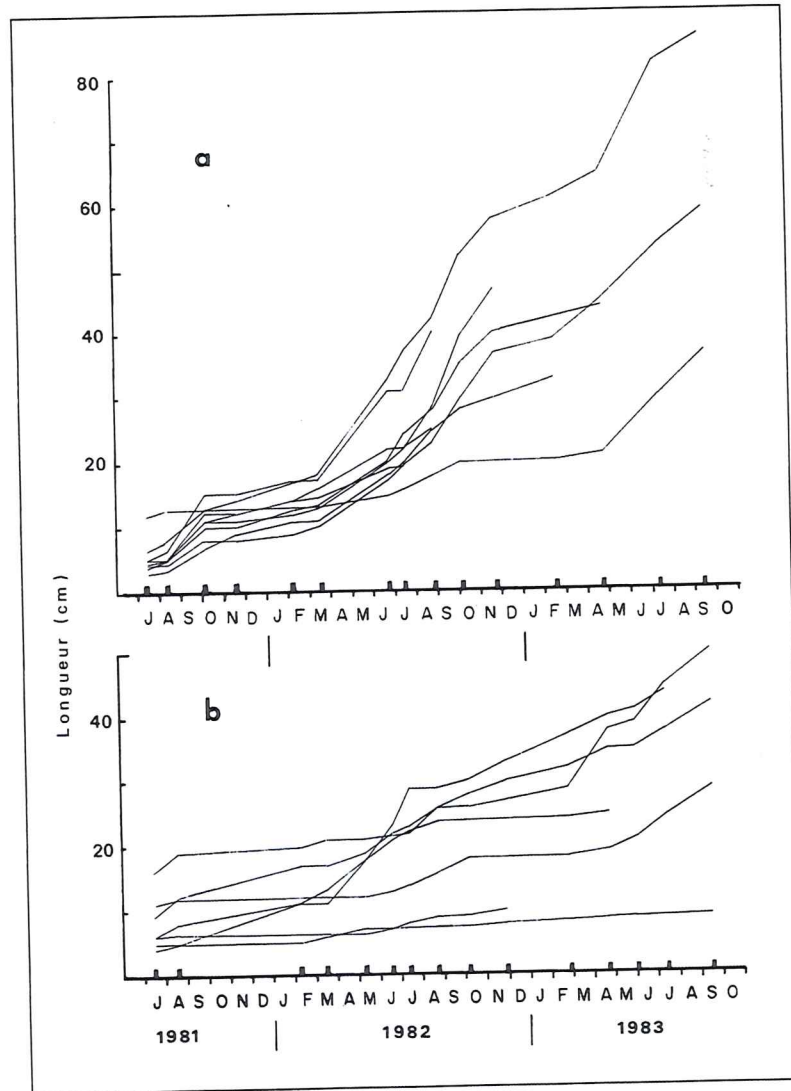
Vitesse de croissance

Laminaria digitata. La vitesse de croissance du stipe de *L. digitata*, exprimée en mm par jour (fig. 34a), a été à son maximum en septembre pendant les deux premières années d'observation. Au cours de la première année d'étude, 1981, cette vitesse était en moyenne de 1 mm par jour, et au cours de l'année 1982, le maximum mesuré a été de 1,8 mm par jour. Au cours de l'année 1983 la vitesse maximale de croissance a été 1,4 mm par jour, mais il faut remarquer qu'à ce moment il ne restait que 3 plantes marquées. La vitesse minimale a été observée pendant le premier hiver, d'oc-

Figure 33. Évolution de la longueur des stipes mesurée *in situ*: a) *L. digitata* à Fagurey, b) *L. hyperborea* à Langey. Seules les plantes ayant survécu pendant plus d'un an sont figurées.

Chaque courbe représente un individu. Les bâtons épais sur les abscisses indiquent les dates des mesures.

Evolution of the length of the stipes measured *in situ*: a) *L. digitata* at Fagurey, b) *L. hyperborea* at Langey. Only the plants that survived for more than a year are shown in the figure. Each curve represents the growth of a single individual. The bars on the abscissa mark the dates of measurement.



tobre à février, et pendant le deuxième hiver, de décembre à février avec une croissance de 0,2 et 0,3 mm par jour, respectivement.

La croissance des stipes de *L. digitata* montre des variations assez importantes et il ne semble exister aucune relation entre la longueur initiale du stipe et sa vitesse de croissance. En effet une des plantes, dont le stipe était le plus long au début de la période d'observation, avait le stipe le plus court à la fin. Dans ce cas, la vitesse de croissance du

stipe au cours de la première année d'observation a été la plus réduite parmi toutes les plantes observées, tandis qu'au cours de la dernière période de croissance rapide la vitesse a été identique chez toutes les plantes.

Laminaria hyperborea. La vitesse moyenne de croissance du stipe de *L. hyperborea* (fig. 34b) varie de 0,1 mm à 1,1 mm par jour suivant la saison. La vitesse maximum de croissance a été mesurée en fin juin, début juillet et le mi-

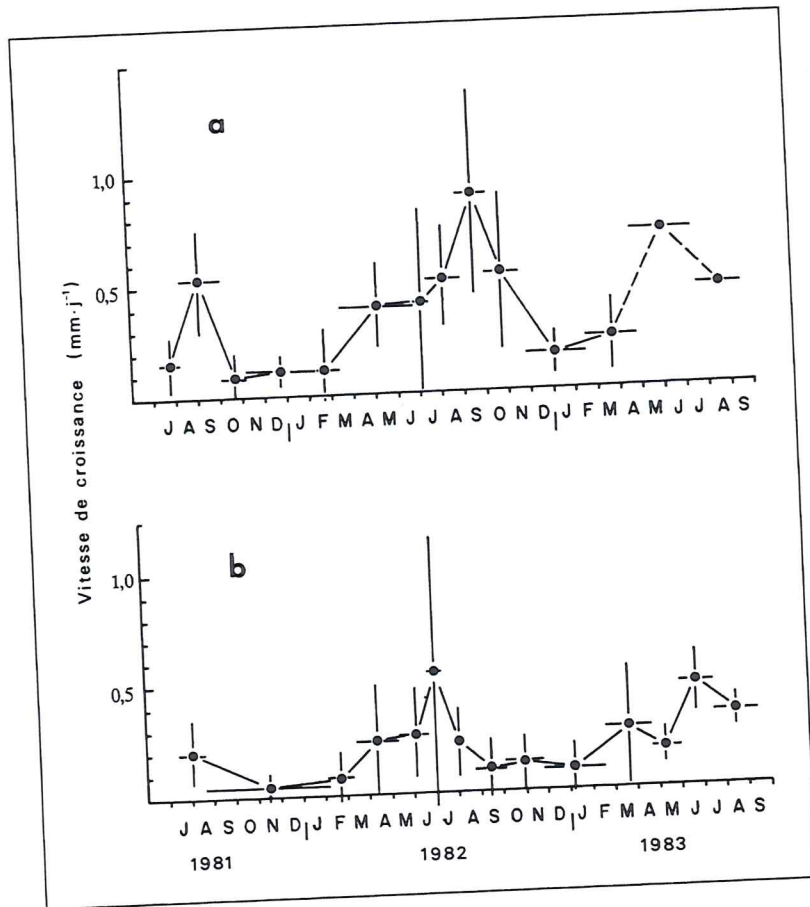


Figure 34. Vitesse de croissance du stipe de *Laminaria digitata* (a) et de *L. hyperborea* (b). Les traits horizontaux indiquent les périodes pour les-quelles les moyennes ont été calculées, les traits verticaux sont les écart-types, montrant la distribution des données autour des moyennes.

Growth rate of the stipe of *Laminaria digitata* (a) and *L. hyperborea* (b). The horizontal lines indicate the period for which the means have been calculated and the vertical bars the standard deviation.

nimum en hiver, de septembre à février. En 1982, le maximum a été de 1,1 mm par jour et en 1983 de 0,9 mm par jour, soit d'environ la moitié de celle observée chez *L. digitata*. Quand nous avons commencé les mesures, en juillet 1981, la période de croissance maximale était probablement passée.

Chez *L. hyperborea* il existe des variations dans la croissance des stipes aussi importantes que chez *L. digitata*. Chez une des plantes de *L. hyperborea* le stipe ne s'est allongé que de 4 cm pendant la totalité de la période d'observation. Chez les autres individus l'élongation a été de l'ordre de 18 à 44 cm durant la même période.

Pour conclure, les études montrent ainsi qu'il existe une différence entre la vitesse de croissance du stipe chez les deux espèces, celle

de *L. digitata* étant, en général, nettement plus élevée que celle de *L. hyperborea* (tabl. 8). En comparant les maxima statistiquement par le test "t" de Student-Fischer on se rend compte que cette différence n'est pas significative. Pourtant il existe une différence significative entre les longueurs moyennes des stipes des deux espèces pour toute la période de juillet 1982 jusqu'à la fin des observations, en septembre 1983 (non figuré sur le tableau). Les stipes de *L. digitata* sont nettement plus longs durant cette période. Au début il n'y avait pas de différence significative entre les longueurs moyennes des stipes des deux espèces. Ceci indique que la différence de la vitesse de croissance des deux espèces est réelle.

TABLEAU 8

Comparaison de la vitesse de croissance maximale ($\text{mm j}^{-1} \pm$ l'écart type) chez *L. hyperborea* et *L. digitata* mesurée à Breiðifjörður. Les probabilités sont calculées par le test "t" de Student-Fisher

Comparison of the maximal growth rate ($\text{mm day}^{-1} \pm$ standard deviation) for *L. hyperborea* and *L. digitata* measured in Breiðifjörður. The probabilities were calculated by the test "Student-Fisher-t".

	1982	1983
	STIPE	
<i>Laminaria hyperborea</i>	1,08 mm, $\pm 1,20$ n = 7	0,92 mm, $\pm 0,27$ n = 5
<i>Laminaria digitata</i>	1,79 mm, $\pm 0,91$ n = 7	1,41 mm, $\pm 0,56$ n = 3
probabilité	0,24 (n.s.)	0,13 (n.s.)
	LAME	
<i>Laminaria hyperborea</i>	2,99 mm, $\pm 1,18$ n = 6	7,33 mm, $\pm 2,85$ n = 5
<i>Laminaria digitata</i>	4,91 mm, $\pm 1,66$ n = 9	8,31 mm, $\pm 4,42$ n = 3
probabilité	0,026*	0,71 (n.s.)

CROISSANCE DE LA LAME

Contrairement au stipe la lame est totalement renouvelée chaque année. Les graphiques représentant la longueur de la lame (fig. 35) montrent l'évolution de ce renouvellement.

Croissance en longueur

Laminaria digitata. Au cours de l'année on peut distinguer deux phases de croissance de la lame de *L. digitata*, bien délimitées (fig. 35a): la première, la phase de croissance rapide, a lieu de décembre à juillet-août, la seconde, plus courte, est caractérisée par un arrêt de croissance de trois mois, entre septembre et novembre. Au début des observations, en juillet 1981, les lames mesuraient en moyenne 26,7 cm de long alors qu'en octobre de la même année elles avaient atteint 44,4 cm en moyenne. Pendant la deuxième période de croissance rapide, de décembre 1981 à août 1982, les nouvelles lames ont atteint 94,3 cm

en moyenne et après la troisième période de croissance, en juillet 1983, 128,3 cm. Ceci montre que la lame formée chaque année est de plus en plus grande au moins pendant les premières années de la vie de l'algue.

Laminaria hyperborea. La lame de *L. hyperborea* (fig. 35b), comme celle de *L. digitata*, présente deux périodes de croissance au cours de l'année, l'une de croissance rapide, de février à août, nettement séparée de l'autre de croissance lente qui dure d'août à février et pendant laquelle la croissance cesse presque totalement en novembre-décembre.

A la fin de l'année 1981, pendant le premier hiver, les lames atteignaient 32,4 cm en moyenne. Elles ont atteint 56,1 cm en moyenne, après la deuxième période de croissance rapide l'année suivante, et en septembre 1983, après la dernière période de croissance rapide, les lames de l'année avaient, en moyenne 75,8 cm de longueur. Comme chez *L. digitata* la lame formée est de plus en plus grande chaque année pendant les premières années de la vie de l'algue.

Vitesse de croissance

Laminaria digitata. La croissance journalière de la lame de *L. digitata* (fig. 36a) a atteint son maximum en avril-mai pendant la première année d'observation, avec une vitesse de 4,9 mm par jour et en mai-juin au cours de la deuxième année avec une valeur de 8,3 mm par jour. La vitesse a été la plus réduite en octobre-novembre au cours des deux années d'observation, avec une moyenne de 0,2 mm par jour la première année. La deuxième année les mesures n'ont révélé aucune croissance pendant cette période.

Laminaria hyperborea. La croissance journalière de la lame de *L. hyperborea* (fig. 36b) est à son maximum en mai-juin la première année soit 3,0 mm par jour, et la deuxième année au début mai, avec une vitesse de croissance de l'ordre de 7,3 mm par jour, c'est-à-dire plus que le double de celle observée l'année précédente. Le minimum se situe en

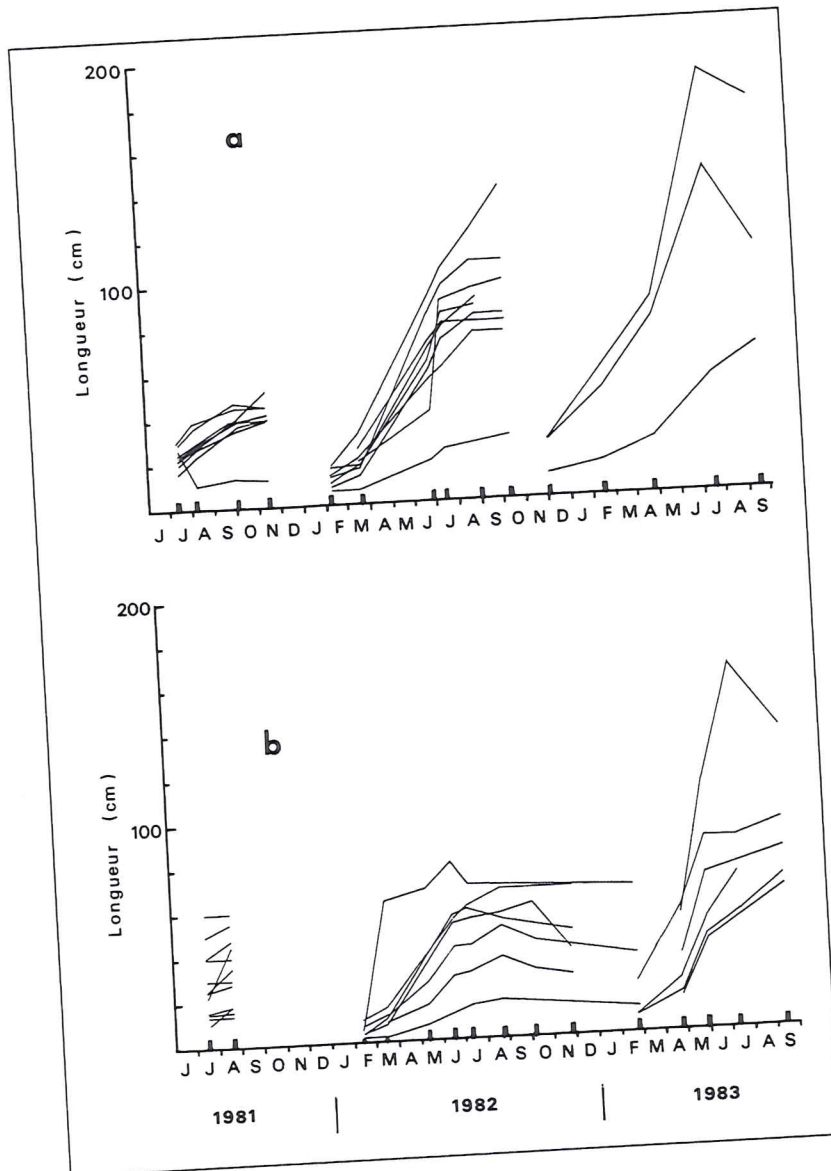


Figure 35. Évolution de la longueur des lames mesurée *in situ*: a) *L. digitata* à Fagurey, b) *L. hyperborea* à Langey. Chaque courbe représente un individu. Les bâtons épais sur les abscisses indiquent les dates des mesures.

Evolution of the length of the fronds measured *in situ*: a) *L. digitata* at Fagurey, b) *L. hyperborea* at Langey. Each curve represents the growth of a single individual. The bars on the abscissa mark the dates of measurement.

octobre-décembre, pour les deux périodes d'observation, avec une croissance de 0 à 0,3 mm par jour.

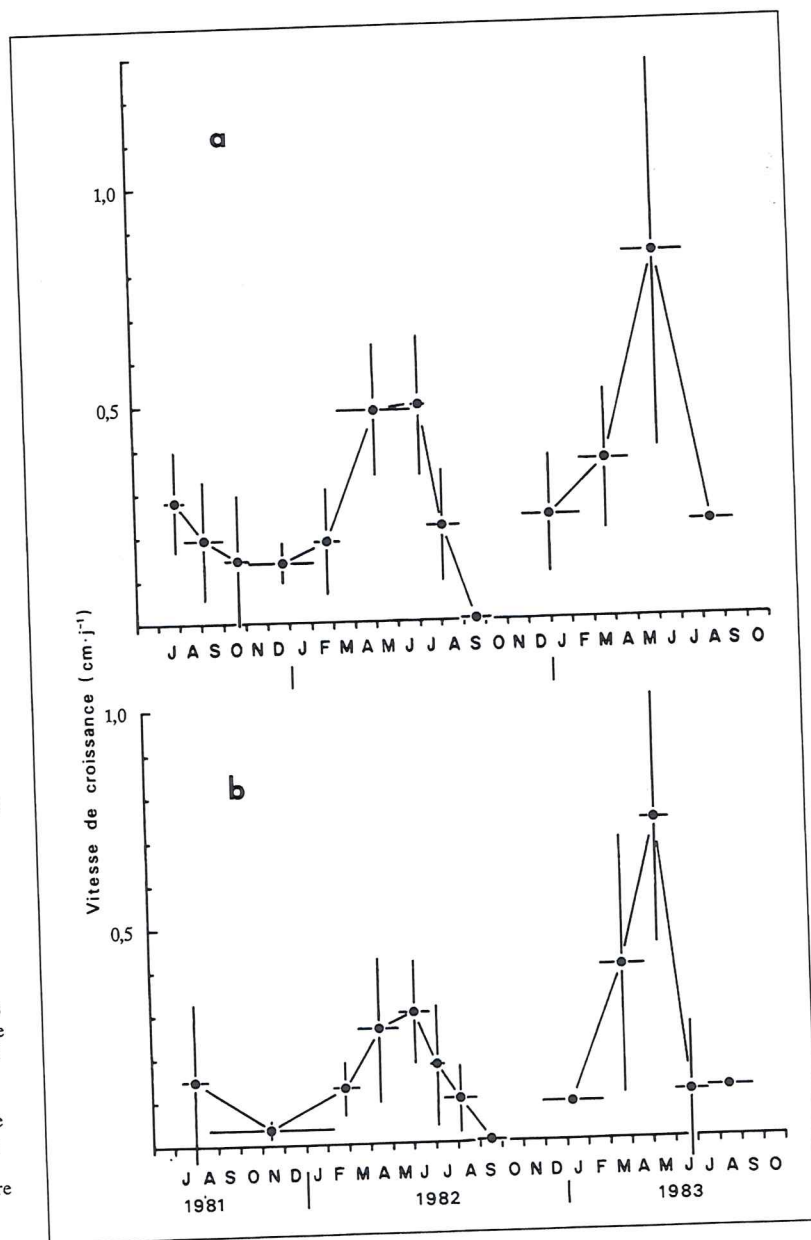
Pour les deux espèces la croissance journalière est beaucoup plus élevée pendant l'année 1983 qu'en 1982 (tabl. 8). Il en est de même pour la croissance totale de la lame. Bien que les effectifs pour la deuxième année soient faibles, ils indiquent que la lame annuelle aug-

mente progressivement ses dimensions, au moins pendant les premières années de la vie des plantes.

La différence entre la vitesse de croissance maximale des deux espèces (tableau 8) se révèle significative pour l'année 1982 tandis que les maxima de l'année 1983 ne différaient pas significativement.

Figure 36. Vitesse de croissance de la lame a) de *Laminaria digitata* et b) de *L. hyperborea*. Les traits horizontaux indiquent les périodes pour lesquelles les moyennes ont été calculées et les traits verticaux les écarts-types. Pour éviter une erreur à cause de l'usure apicale, seules les lames portant l'ancienne lame au bout de la nouvelle ont été utilisées pour les calculs.

Growth rate of the frond of a) *Laminaria digitata* and b) *L. hyperborea*. The horizontal lines indicate the period for which the means have been calculated and the vertical bars the standard deviation. To escape the error caused by the apical wear of the new frond, only the fronds with parts of the frond from the previous year still attached, were used in the calculations.



DISCUSSION

Pour tester la méthode utilisée pour déterminer l'âge des plantes prélevées, évoquée dans le chapitre précédent les résultats des mesures de la croissance des Laminaires étudiées *in situ* peuvent être comparées avec les

longueurs des stipes des individus prélevés dans les mêmes populations.

La longueur moyenne des stipes de *L. hyperborea* suivis *in situ*, à Langey, a été 7, 19 et 32 cm en août pour les plantes âgées respectivement de deux, trois et quatre ans. Ces

longueurs sont proches des longueurs moyennes des stipes prélevés dans la même population à 6 m de profondeur, ceux-ci ayant en moyenne 9, 14 et 25 cm de longueur respectivement pour les algues de deux, trois et quatre ans (cf. chap. 10). Les longueurs des stipes prélevés ne sont pas statistiquement différentes de celles des stipes de même âge, mesurés *in situ*.

La longueur des stipes de *L. digitata* mesurée sur les plantes prélevées à 6 m de profondeur à Fagurey a été de 13, 30 et 67 cm en moyenne pour les plantes respectivement de deux, trois et quatre ans (cf. chap. 10). Ces valeurs sont comparables à 10, 30 et 61 cm qui sont les longueurs moyennes en août chez des plantes de deux, trois et quatre ans et suivies *in situ* dans la même population. Ces valeurs ne diffèrent pas significativement des longueurs correspondantes des stipes prélevés.

Ces comparaisons permettent de supposer que la méthode de comptage des anneaux du stipe est une bonne méthode pour déduire l'âge des deux espèces dans les conditions subarctiques telles qu'elles se trouvent à Breiðfjörður.

En cela, nos résultats diffèrent de ceux de Pérez (1971a) qui a montré qu'en France, les anneaux concentriques du stipe de *L. digitata* ne se forment pas régulièrement chaque année, et sont donc inutilisables pour déterminer l'âge des plantes. En Islande la croissance de *L. digitata* s'arrête presque complètement pendant l'hiver et semble créer suffisamment de différences entre des tissus du stipe formés au cours des saisons successives pour que les anneaux puissent être utilisés pour la détermination de l'âge des individus. Printz (1926) avait d'ailleurs déjà remarqué que les anneaux dans le stipe de *L. digitata*, en Norvège, correspondaient bien à la croissance annuelle chez cette espèce.

Nos études montrent que la croissance des deux espèces est fortement saisonnière avec une période de croissance rapide en été et une période de croissance minimale en hiver (novembre-décembre); au cours de cette dernière période, la plupart des plantes arrêtent leur croissance. De plus, il existe une diffé-

rence quant à la longueur des deux périodes annuelles de croissance chez les deux espèces. La période de croissance rapide est plus longue chez *L. digitata* que chez *L. hyperborea* surtout en ce qui concerne le stipe. Pour *L. digitata* la période de croissance rapide du stipe commence en avril et dure jusqu'en novembre soit pendant 8 mois tandis que les stipes de *L. hyperborea* ont une période de croissance rapide plus courte, d'avril à août, soit 4 à 5 mois. En ce qui concerne les lames des deux espèces, la longueur de la période de croissance rapide est sensiblement la même, de mars à août.

Pour les deux espèces la néoformation de la lame commence au milieu de l'hiver (janvier). Il est à remarquer cependant qu'en février quelques individus n'ont pas commencé à former leur nouvelle lame, alors qu'en mars toutes sont en cours de formation.

Des informations sur les variations saisonnières existent pour d'autres localités de l'aire de répartition des deux espèces: pour *L. hyperborea*, à Hélioland (Lüning 1971) et à l'île de Man en Angleterre (Kain 1976a), pour *L. digitata* en Norvège (Sundene 1964), aux Îles Britanniques (Kain 1976a) et en France (Pérez 1971a; Cosson 1967). Selon ces observations il ne semble pas exister pour *L. hyperborea* une différence quant à la période de croissance dans les différentes régions tempérées, étudiées en Europe. A l'île de Man comme à Hélioland la croissance de la lame commence en novembre et se prolonge jusqu'au mois de mai, la croissance des plantes s'arrête alors assez brusquement (Lüning 1971; Kain 1976a) La période de croissance rapide de la lame de *L. hyperborea* commence donc plus tôt dans les régions méridionales que dans les régions nordiques, comme à Breiðfjörður, tout en durant un temps plus court.

En Norvège, d'après Sundene (1964), la croissance saisonnière de *L. digitata* montre une différence selon les régions, les populations dans le Nord de la Norvège commençant leur période de croissance rapide de la lame un à deux mois plus tard que les populations situées dans le Sud du pays. De plus, au Nord

de la Norvège la croissance maximale s'accomplit en été et la croissance minimale en hiver, tandis qu'au Sud le maximum s'observe au printemps suivi par un minimum en été. Sundene (1964) a également démontré que les plantes arrêtent leur croissance vers la fin de l'été et qu'elles n'ont, chaque année, qu'une seule période de croissance rapide, bien délimitée, soulignée par le rétrécissement entre la nouvelle et l'ancienne lame. Ce même phénomène se rencontre chez *L. digitata* en Islande, qui, selon nos observations, arrête presque totalement sa croissance pendant l'hiver et n'a qu'une seule période de croissance rapide par an. Un rétrécissement se forme également dans la lame de *L. digitata* dans le fjord de Kola dans la Mer Arctique au nord de l'Union Soviétique où Kirjeva et Stchapova (1938) ont pu distinguer facilement entre les deux parties de la lame, ce qui suggère qu'il y a là aussi un arrêt de la croissance de la lame à un moment donné de l'année.

Contrairement à ces résultats la croissance des plantes de *L. digitata* en France (Pérez 1969b) et à Héligoland (Lüning 1979) est plus ou moins continue toute l'année, même s'il existe dans ces régions des variations saisonnières de la vitesse de croissance.

Il ressort de ces comparaisons qu'il y a une différence latitudinale quant au mode de croissance des deux espèces. Dans la partie méridionale de l'aire de répartition de *L. digitata* la croissance continue toute l'année sans qu'il y ait une différenciation saisonnière des tissus dans le stipe ou dans la lame. Dans des régions septentrionales, par contre, la croissance de *L. digitata* s'arrête à un moment donné de l'année, ce qui permet de distinguer les tissus résultant de la croissance des années successives sous forme d'anneaux dans le stipe. Pour *L. hyperborea* l'initiation de la croissance de la lame commence plus tard dans les régions septentrionales que dans celles plus au sud mais dure plus longtemps.

Laminaria digitata a une croissance supérieure à *L. hyperborea*, avec une vitesse de croissance maximale de 1,8 mm par jour pour les stipes et 8,3 mm pour les lames (tabl. 8). Chez *L. hyperborea* ces valeurs sont de 1,1

mm par jour pour les stipes et de 7,3 mm pour les lames. La vitesse de croissance des deux espèces de *Laminaria* à Breiðifjörður diffère significativement en ce qui concerne les lames. La vitesse de croissance des stipes ne diffère pas significativement, mais la croissance totale pendant toute la période d'observation a été significativement plus élevée chez *L. digitata* que chez *L. hyperborea*. Cela résulte d'une période de croissance rapide du stipe plus longue chez *L. digitata* que chez *L. hyperborea*.

Sundene (1964) a suivi la croissance de *L. digitata* au Sud de la Norvège et trouvé que la vitesse de croissance maximum de la lame est de 6 mm par jour au mois d'avril. Au Nord de ce pays le maximum se trouve un à deux mois plus tard mais avec environ la même vitesse de croissance, soit 5 mm par jour. En France la vitesse de croissance de cette espèce a été mesurée sur la côte de la Normandie; la croissance est nettement plus élevée dans une population à 4 m de profondeur que dans celle de l'étage littoral, le maximum étant de 14 mm par jour à 4 m (Pérez 1971a). Pour *L. hyperborea* la vitesse maximale de croissance en longueur de la lame trouvée à l'île de Man a été d'environ 9 mm par jour et celle de *L. digitata* est sensiblement la même au moins pendant les premières années de la vie des plantes dans cette même localité (Kain 1976a). John (1970) et Lüning (1971), ayant mesuré la surface de la lame, n'ont pas non plus trouvé une différence en ce qui concerne la croissance entre des deux espèces en Écosse et à Héligoland respectivement. En Islande, par contre, *L. digitata* a une croissance nettement plus élevée que *L. hyperborea*. En plus, la période de croissance rapide de *L. digitata* est plus étendue et la taille des individus est donc nettement plus grande à âge égal. Il faut remarquer que les mesures de la vitesse de croissance par différents auteurs ne sont pas nécessairement comparables car elles ont été effectuées sur des plantes d'âges différents; nos résultats montrent que la croissance annuelle augmente avec l'âge des individus au moins chez les jeunes plantes.

Il a été montré pour *L. longicuris* que le

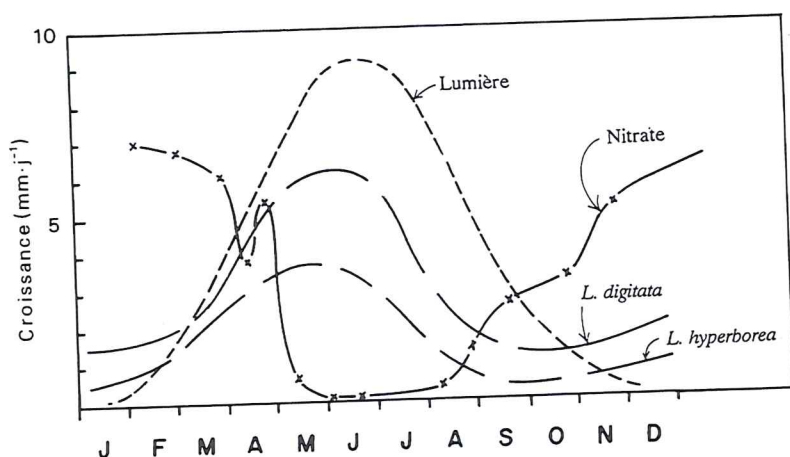


Figure 37. Variation de la vitesse moyenne de croissance (stipe + lame) de *Laminaria hyperborea* et *L. digitata* à Breiðifjörður au cours de l'année, comparée à la variation de la teneur en nitrates de l'eau de mer et de la lumière. Voir interprétation dans le texte.

Seasonal variation in the mean growth rate (stipe + blade) of *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* in Breiðifjörður, compared with the variations in the nitrate concentration in the sea and light. For explanation see text.

mode de croissance est contrôlé par la teneur en nitrates de l'eau de mer (Chapman et Craigie 1977). En Nouvelle Écosse la croissance est aussi à son maximum quand la teneur en nitrates est aussi à son maximum ce qui coïncide avec une période de faible lumière et de basse température. Quand la concentration en nitrates devient très faible à la suite de la poussée printanière du phytoplancton, la croissance de l'espèce cesse. En ajoutant des nitrates dans le milieu naturel après leur disparition en printemps, Chapman et Craigie (1977) ont réussi à prolonger la période de croissance de plusieurs mois et ont ainsi montré que le mode de croissance de cette espèce est bien contrôlé par les teneurs en nitrates.

La teneur en sels nutritifs de l'eau de mer dans les baies de l'ouest de l'Islande diminue brusquement en avril/mai, et ne commence à remonter qu'en septembre (fig. 7). La vitesse de croissance de la plante entière (croissance de la lame plus celle du stipe) des deux espèces à Breiðifjörður est à son maximum au début juin, juste avant que la lumière de surface atteigne son maximum mais après que la teneur en nitrates de l'eau de mer est tombée au minimum (fig. 37). Ceci indique qu'il n'y a pas un rapport direct entre la croissance de ces deux espèces et les variations de la concentration de nitrates dans l'eau de mer en Islande. Les Laminaires peuvent éventuellement stocker des nitrates dans leurs tissus pendant la période d'abondance des sels nutritifs et

l'utiliser quand la concentration dans l'environnement est minimale (Chapman et Craigie 1977). Cela peut expliquer le décalage entre la chute des nitrates et le maximum de la croissance des Laminaires à Breiðifjörður. Une autre explication possible du mode de croissance observé, est que l'azote est recyclé assez rapidement sous forme d'ammonium et d'urée par l'excrétion des animaux marins (Bougis 1974). Ces sources d'azote peuvent remplacer les nitrates permettant la croissance des Laminaires en absence de nitrates dans l'eau de mer (Haines et Wheeler 1978). A Breiðifjörður, ces deux hypothèses peuvent être testées en étudiant respectivement les variations de la teneur en nitrates des Laminaires et celles de la concentration d'ammonium et d'urée dans l'eau de mer.

La durée de l'éclairement aussi bien que la température de la mer varient énormément au cours de l'année dans les mers nordiques. A Breiðifjörður l'éclairement est presque continu, fin juin, début juillet tandis qu'en décembre et janvier il fait nuit 20 heures sur 24 et le soleil ne monte qu'à peine au-dessus de l'horizon. Ceci est probablement la cause de la différence dans le mode de croissance des Laminaires dans des régions subarctiques par rapport aux régions tempérées où la durée de l'éclairement et la température varient beaucoup moins. Lüning (1986), a montré qu'à Hélioland le commencement de la croissance de la lame est contrôlé par la photopériode.

En novembre, quand la durée de l'éclairement est tombée au-dessous de 12 heures par jour une nouvelle lame commence à se former après une période de latence qui a duré pendant les 5 mois précédents.

Il ne semble pas que la photopériode influence la croissance de *L. hyperborea* en Islande de la même manière qu'à Hélioland. La durée de l'éclairement descend au-dessous de 12 h par jour à partir de l'équinoxe d'automne; la plupart des plantes de *L. hyperborea* à Breiðifjörður ne commencent la formation de leur lame qu'en janvier et quelques-unes seulement en février. En janvier la durée journalière d'éclairement est de 3 h 25 min. (1er janvier). Si c'est la photopériode qui contrôle l'initiation de la croissance de la lame chez *L. hyperborea* à Breiðifjörður, il est possible que son effet soit retardé par la température basse dans cette région à cette époque de l'année ou bien que c'est une durée d'éclairement beaucoup plus courte qui induit la formation de la nouvelle lame. Pour le préciser il faut procéder à des expérimentations sur l'effet de la photopériode sur la croissance de ces Laminaires d'un milieu subarctique.

Pour conclure, on constate qu'il y a une variation saisonnière très nette de la vitesse de croissance de *L. digitata* en Islande marquée par un rétrécissement entre la lame en voie de

développement et la lame de l'année précédente, contrairement à ce qui se manifeste dans des régions plus méridionales. En outre, il y a chez *L. digitata* en Islande une différenciation nette dans le stipe, entre tissus clairs et foncés, résultant d'une croissance alternativement rapide et lente. Ceci nous a permis de déterminer l'âge des plantes, aussi bien chez *L. digitata* que chez *L. hyperborea*. Les comparaisons avec les résultats des mesures des plantes prélevées dans les mêmes populations fournissent des indications supplémentaires en faveur de cette méthode pour la détermination de l'âge. Il existe une différence dans la croissance des lames des deux espèces, *L. digitata* montrant une croissance supérieure à celle de *L. hyperborea*; de plus, la durée de la période de croissance du stipe est plus longue chez *L. digitata* que chez *L. hyperborea*. On a vu plus haut que, selon certains auteurs, les variations de la teneur en sels nutritifs ainsi que la durée de l'éclairement journalier pourraient être des facteurs contrôlant la croissance des Laminaires; mais cette hypothèse n'explique toutefois pas le mode de croissance des Laminaires d'Islande; cependant, si de tels facteurs sont réellement actifs sur la croissance, on doit admettre qu'ils agissent d'une autre façon en Islande que dans les régions étudiées par ces auteurs.