

10. Croissance pluriannuelle

INTRODUCTION

Par croissance pluriannuelle nous entendons l'augmentation des dimensions (longueur, diamètre, poids) des Laminaires au cours des années, sans tenir compte des variations saisonnières de la croissance déjà traitées dans le chapitre précédent.

La croissance pluriannuelle des Laminaires a été étudiée principalement par deux méthodes différentes. La première consiste à mesurer la croissance sur des plantes marquées sur place, l'autre est basée sur la mesure des plantes détachées de leur substrat.

La première méthode donne une mesure directe de la croissance de chaque individu et ne nécessite pas le prélèvement des sujets. La plupart des études de la croissance des Laminaires par cette méthode sont de durée courte, en général, d'un à deux ans. Cependant, par cette méthode la croissance de *Laminaria digitata* a été suivie pendant quatre ans en France (Pérez 1971a) et pendant trois ans en Nouvelle Écosse au Canada (Smith 1985, 1986). Pour suivre la croissance des plantes sur place, pour une période plus longue, il est nécessaire de marquer un grand nombre de plantes au début des études, sans quoi l'effectif devient trop faible à cause d'une mortalité très élevée comme nous l'avons constaté au cours de nos propres études de la variation saisonnière de la croissance chez *L. digitata* en Islande (cf. chap. 9). Pérez (1971a), en étudiant dans la Manche la croissance chez *L. digitata*, a marqué 400 plantes. En dépit de cet important effectif, il ne restait que 2 plantes marquées quatre ans plus tard, à la fin de l'étude.

Un autre désavantage de cette méthode est que l'accroissement en poids, nécessaire pour

les calculs de la production, ne peut être évalué (cf. chap. 11).

Par la seconde méthode, les Laminaires, prélevées sur leur substrat, sont mesurées. Pour chaque paramètre, la moyenne est obtenue pour chaque classe d'âge et par la comparaison de ces moyennes, l'évolution de la croissance des plantes peut être établie. Les résultats permettent d'évaluer la croissance moyenne des parties pérennes de la plante, c'est-à-dire celle du stipe et des haptères qui est affectée par les variations des conditions du milieu au cours de la vie des plantes. Les dimensions atteintes par la lame annuelle, par contre, dépendent des conditions régnant au cours de l'année de la récolte.

Cette dernière méthode a servi à l'étude de la croissance pluriannuelle de *L. hyperborea* en Norvège (Kain 1971b; Svendsen 1972), sur les côtes des îles Britanniques (Kain 1963, 1967, 1977, Jupp et Drew 1974) et en France (Sheppard *et al.* 1978). Il résulte de l'ensemble de ces études sur *L. hyperborea* qu'il y a des variations très importantes de la croissance pluriannuelle d'une localité à l'autre. Ces variations ne sont pas nécessairement liées à la latitude. En effet, Kain (1967) a constaté qu'il y avait des variations importantes de la croissance entre les différentes populations de *L. hyperborea* sur la côte ouest de la Norvège, dues à l'agitation de l'eau et à la profondeur. Ces différences entre les populations locales se sont d'ailleurs révélées plus importantes qu'entre celles-ci et les populations des côtes d'Angleterre (Kain 1967.)

Nous avons adopté la méthode basée sur des mesures de plantes prélevées sur le fond, pour l'étude de la croissance pluriannuelle de *L. hyperborea* et *L. digitata* à Breiðifjörður en

Islande. Cette méthode ne semble pas avoir été utilisée auparavant pour étudier la croissance pluriannuelle de *L. digitata*. Le but de cette étude était d'essayer de saisir les effets des facteurs de l'environnement, tels que l'agitation de l'eau et la quantité de la lumière, sur la croissance pluriannuelle de ces algues. Nous avons donc étudié les variations des dimensions des plantes en fonction de la profondeur dans les différentes localités. En comparant nos résultats avec ceux obtenus ailleurs dans l'aire de répartition de ces mêmes espèces nous avons pensé mieux comprendre le comportement de ces plantes vis-à-vis de leur environnement. Les résultats de ces études seront ensuite confrontés à ceux relatifs à la structure d'âge des populations afin de pouvoir calculer la production de celles-ci, ce qui sera abordé dans le chapitre suivant.

RÉSULTATS

Les courbes montrant la croissance de *L. hyperborea* et de *L. digitata* de Breiðifjörður sont plus ou moins sigmoïdes pour tous les paramètres envisagés (fig. 38). La croissance peut ainsi être divisée en trois phases: pendant la première elle est faible, la courbe restant pratiquement horizontale; ensuite la vitesse de croissance augmente rapidement et la courbe entre dans une phase ascendante; enfin pendant la troisième phase la courbe tend vers l'horizontale; la taille dite taille adulte est alors atteinte.

VARIATION DE LA CROISSANCE DU STIPE

Longueur du stipe

Laminaria hyperborea. A Langey (fig. 39), entre 0 et 6 m de profondeurs, les stipes de *L. hyperborea* continuent de s'allonger pendant les 10 premières années, ceux de certains plantes atteignant alors en moyenne environ 135 cm; à partir de 10 à 12 ans la croissance des stipes se ralentit. A 6 m de profondeur, seul un stipe de plus de 10 ans a été trouvé. A 0, 3 et 6 m de profondeur, la croissance mo-

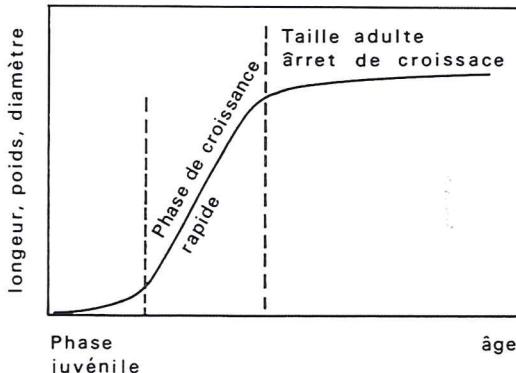


Figure 38. Courbe schématique de croissance, illustrant les différentes phases de croissance des Laminaires à Breiðifjörður.

Schematic growth curve showing the different phases in the growth of the Laminairians in Breiðifjörður.

yenue des stipes pendant la phase de croissance rapide, entre 3 et 10 ans, est de 15 à 17 cm par an. A 9 m et 12 m de profondeur aucun individu de plus de 9 ans n'a été trouvé et aucun n'avait un stipe de plus de 50 cm. A ces profondeurs, la croissance est beaucoup plus lente surtout à 12 m où elle ne dépasse pas 10 cm par an. Les stipes tendent donc, dans cette station, à devenir de plus en plus courts en descendant vers les plus grandes profondeurs. Une comparaison statistique confirme que les stipes des plantes adultes à 0 m de profondeur sont significativement plus longs que ceux qui se développent à 6 m (voir annex, tabl. Ia, p. 144).

A Oddbjarnarsker (fig. 40), à 0 m de profondeur, les stipes de *L. hyperborea* atteignent en moyenne 100 à 110 cm de longueur après 8 à 10 ans de croissance, mais à 6, 9 et 16 m de profondeur ils deviennent nettement plus longs, soit 130 à 150 cm. Ce sont les plantes récoltées à 16 m de profondeur qui ont des stipes les plus longs. La croissance se situe entre 20 et 25 cm par an pendant la phase de croissance rapide qui dure de l'âge de 4 ans à 9 ans. A 3 m de profondeur l'effectif a été très faible, mais il semble que ces stipes ont une croissance voisine de ceux de 0 m. A 12 m l'effectif a été assez important, cependant il y avait très peu de plantes de plus de 7 ans et il

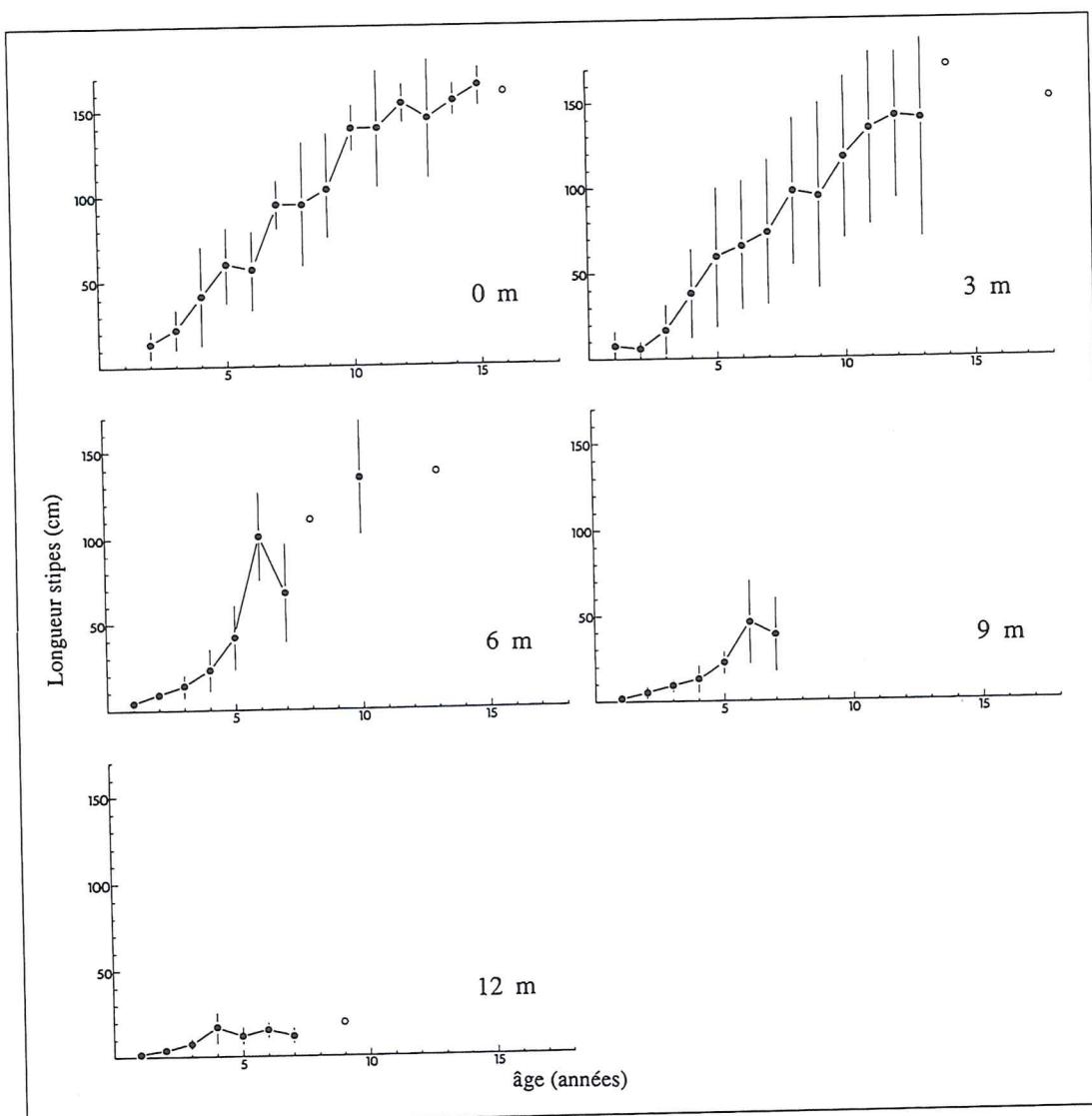


Figure 39. *Laminaria hyperborea* à Langey; évolution de la longueur des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Langey: evolution of the length of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points represent means of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

est donc difficile de déterminer avec exactitude la croissance des stipes à partir de cet âge.

La comparaison statistique (annexe, tabl.

Ib) montre que la différence est hautement significative entre les longueurs moyennes des stipes des plantes adultes (>10 ans) à Oddbjarnarsker, développées à 0 m de profondeur

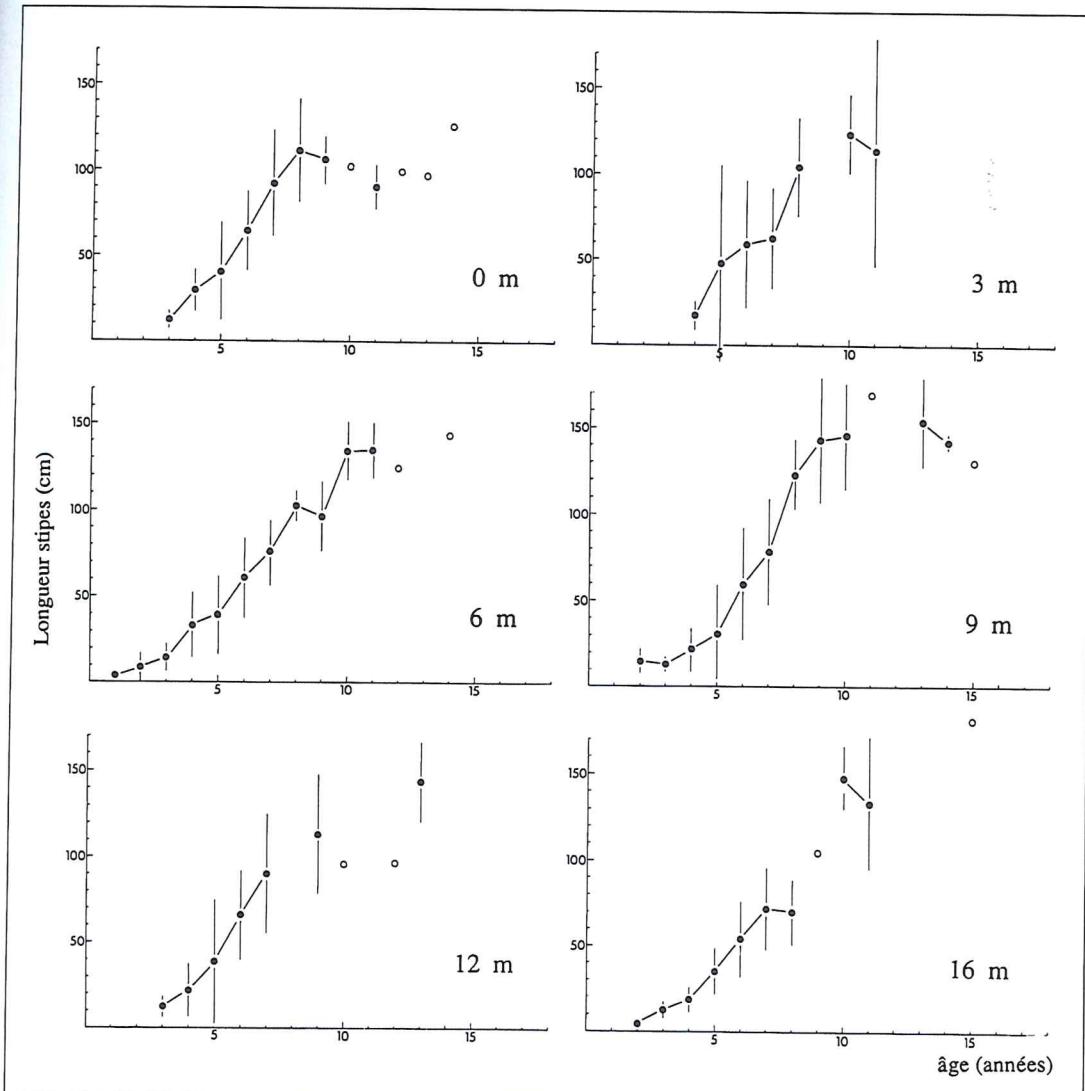


Figure 40. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; évolution de la longueur des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Oddbjarnarsker: evolution of the length of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points represent means of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

d'une part et à 6, 9 et 16 m d'autre part. Dans cette localité, les stipes les plus courts sont ceux des algues développées à 0 m, contrairement à ce qui est observé à Langey où les

stipes sont de plus en plus petits en descendant vers la profondeur.

De nombreux individus de *L. hyperborea* avec des stipes de plus de 2 m de longueur ont

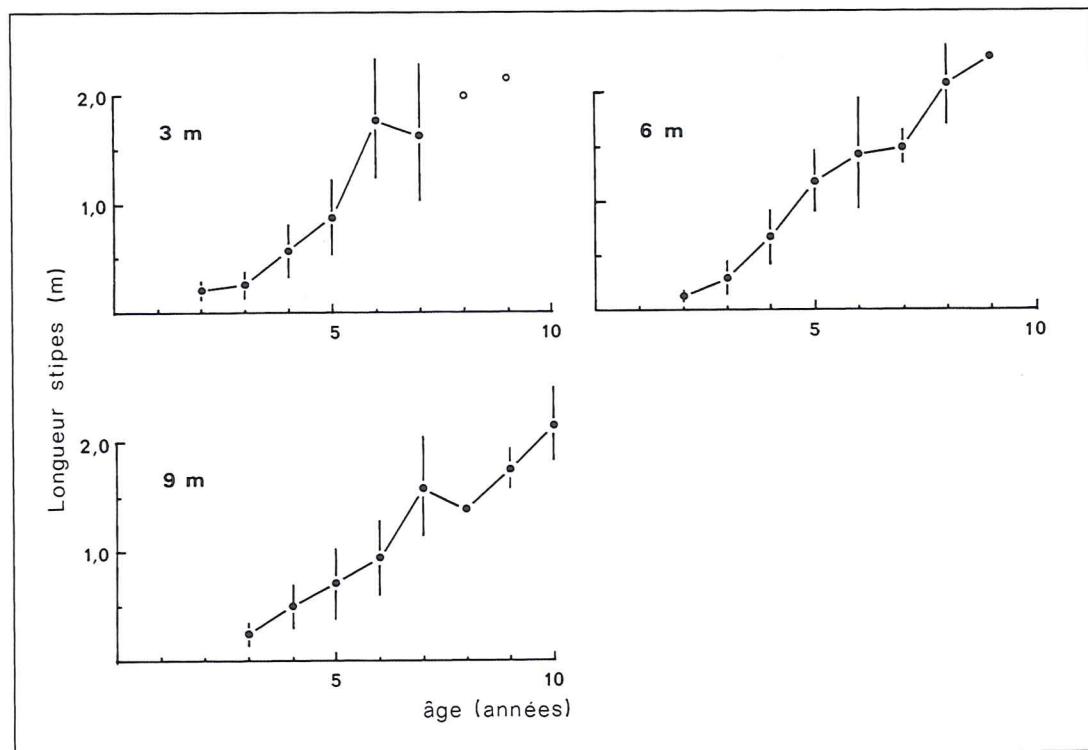


Figure 41. *Laminaria digitata* à Fagurey; évolution de la longueur des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée.

Laminaria digitata at Fagurey: evolution of the length of the stipes as a function of age. The vertical bars represent the standard deviation. The points correspond to means of more than two measurements, and the circles to means of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

été trouvés à Langey, le plus long mesurant 2,2 m. En revanche, à Oddbjarnarsker une seule plante portant un stipe de plus de 2 m à été observée; ce stipe mesurait également 2,2 m.

Une comparaison statistique de la longueur moyenne des stipes des algues adultes (<10 ans) d'Oddbjarnarsker et de Langey (annexe, tabl. Ic) montre, qu'en général, les stipes de Langey sont plus longs en faible profondeur alors qu'aux profondeurs plus grandes les plantes adultes d'Oddbjarnarsker possèdent des stipes plus longs en moyenne. Les stipes de 0 et 3 m de profondeur à Langey sont significativement plus longs que ceux de 0 m à Oddbjarnarsker; par contre, les stipes à 16 m

à Oddbjarnarsker sont significativement plus grands que ceux de 6 m à Langey.

Laminaria digitata. A Fagurey (fig. 41), la croissance en longueur des stipes de *L. digitata* est plus ou moins continue pendant toute la vie de la plante. A 3 m et 6 m de profondeur, la croissance se situe autour de 35 cm par an pendant la période de 3 à 6 ans tandis qu'à 9 m les stipes croissent plus lentement soit environ de 25 cm en moyenne par an entre 4 et 7 ans. A 3 et 6 m les stipes atteignent 2 m de longueur au bout de 8 ans, mais à 9 m les stipes n'atteignent cette longueur qu'à partir de l'âge de 10 ans. Les stipes des plantes de plus de 6 ans sont significativement

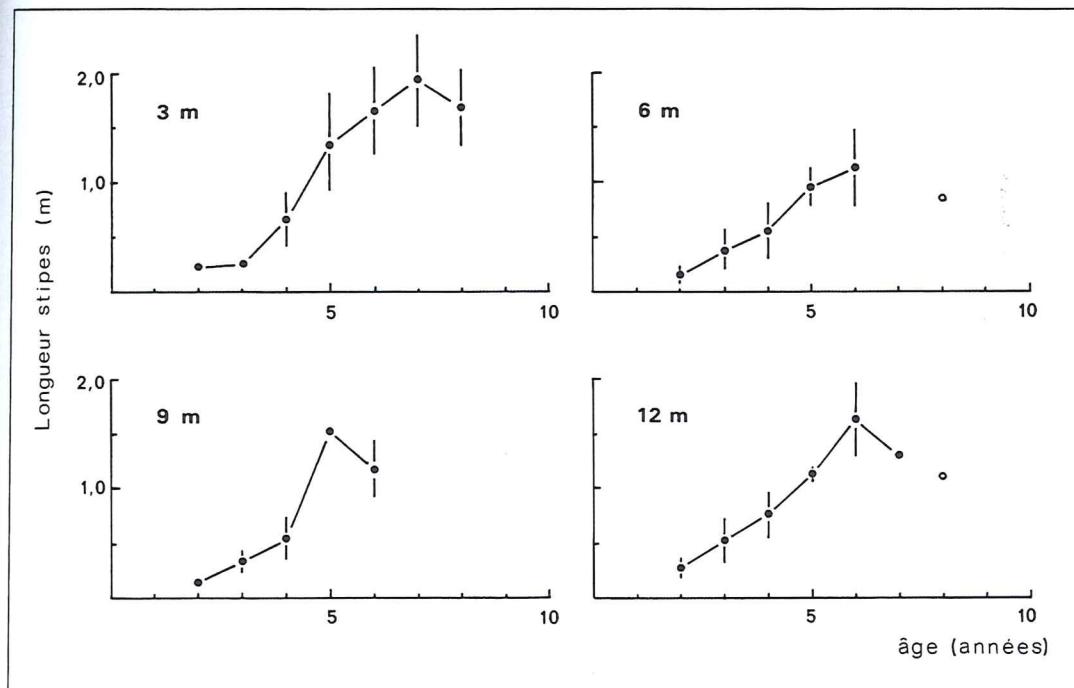


Figure 42. *Laminaria digitata* à Skarð; évolution de la longueur des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Skarð: evolution of the length of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

plus longs à 3 m de profondeur qu'il ne le sont à 9 m (annexe, tabl. IIa).

A Skarð (fig. 42) les stipes de *L. digitata* n'atteignent 2 m de longueur qu'à faible profondeur. A 3 m ils sont en moyenne longs de 1,9 m à l'âge de 7 ans et montrent une croissance de plus de 40 cm par an dans la période de 3 à 7 ans. A des profondeurs plus grandes les stipes dépassent rarement 1,5 m de longueur sauf à 12 m où la longueur chez des plantes de 6 ans est de 1,6 m; leur croissance pendant la phase de croissance rapide de 2 à 6 ans est de 25 à 30 cm par an (fig. 42). Il y a une différence statistiquement significative entre les longueurs moyennes des stipes des plantes adultes à 3 m d'une part et à 6, 9 et 12 m d'autre part (annexe, tabl. IIb), tandis qu'il

n'y a pas de différence significative entre les stipes à 6, 9 et 12 m de profondeur.

A Fagurey, plusieurs stipes de *L. digitata*, longs de 2,5 m, ont été trouvés, tous à 6 m de profondeur. A Skarð les stipes de *L. digitata* les plus longs se trouvent à 3 m où la longueur maximale des stipes observée est de 2,9 m.

Les stipes des plantes adultes de Fagurey sont en moyenne plus longs que ceux de Skarð. Cette différence est significative entre les stipes âgés de plus de 6 ans à 3 m de profondeur à Fagurey et ceux de 6, 9, et 12 m à Skarð (annexe, tabl. IIc) de même qu'entre les stipes de 6 m à Fagurey et ceux de 6 et 9 m à Skarð. Les plantes de 3 m à Skarð ont pourtant des stipes significativement plus longs que celles vivant à 9 m à Fagurey.

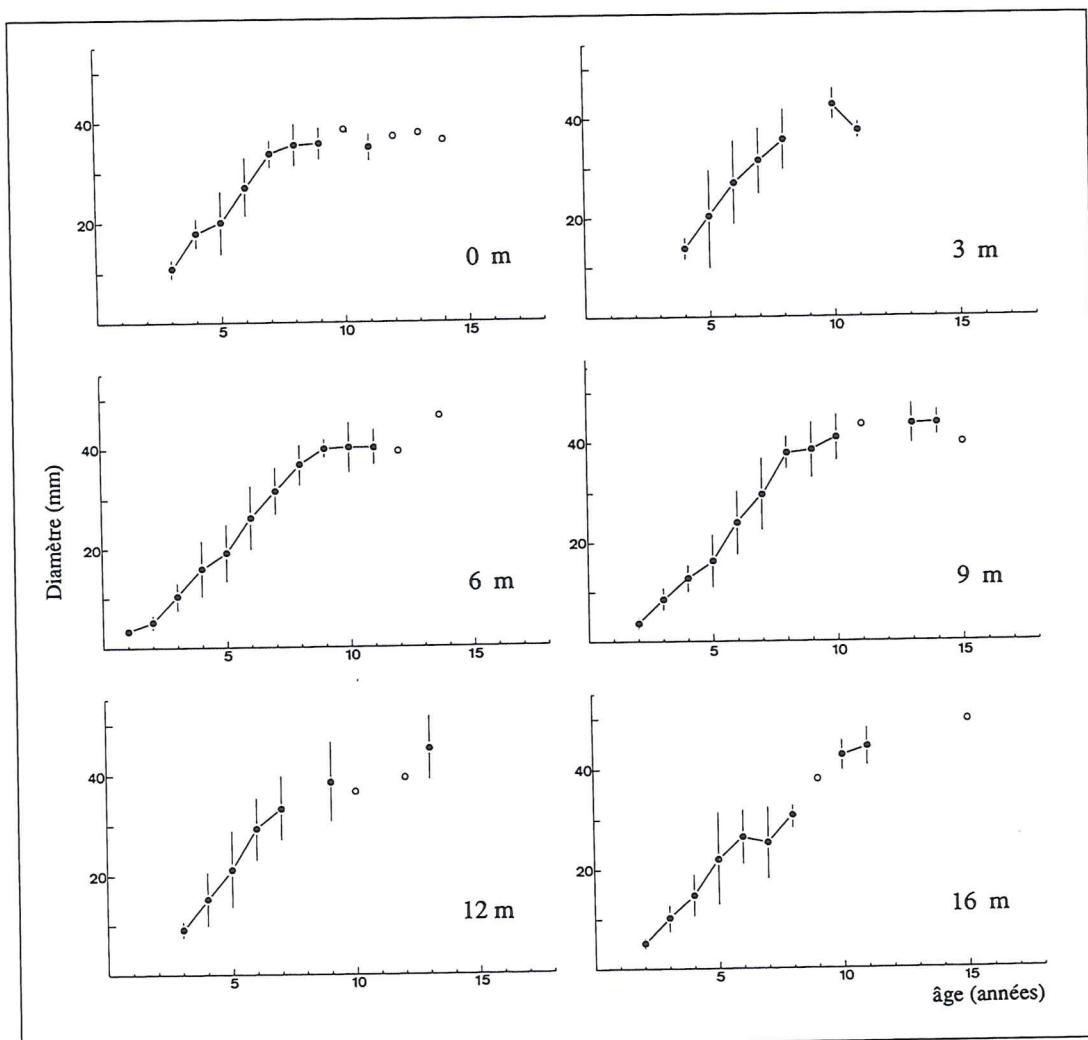


Figure 43. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; évolution du diamètre des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Oddbjarnarsker: evolution of the diameter of the stipes as a function of age. The vertical bars represent the standard deviation. The points indicate the average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

En conclusion, la longueur moyenne atteinte par les stipes des deux espèces diminue donc en fonction de l'augmentation de la profondeur à l'exception de la localité exposée d'Oddbjarnarsker, où les eaux sont, parmi toutes les localités étudiées, les plus claires

(cf. chap. 3) et le champ de Laminaires le plus étendu par rapport à la profondeur; dans cette dernière localité, la tendance est à l'inverse, la longueur des stipes s'accroît en descendant. La longueur maximale de 2,2 m est atteinte à 3 m de profondeur chez *L. hyperborea* à

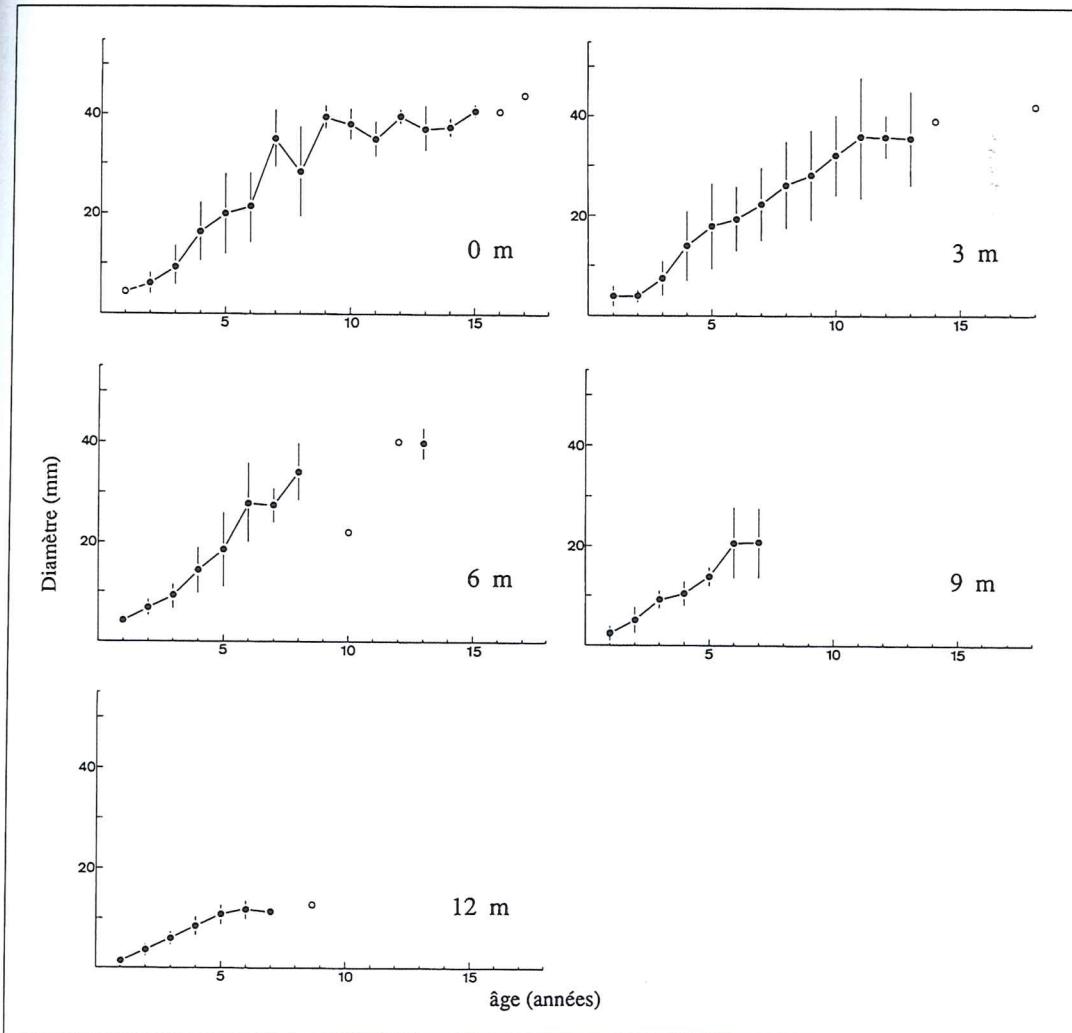


Figure 44. *Laminaria hyperborea* à Langey; évolution du diamètre des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Langey: evolution of the diameter of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

Langey, tandis qu'à Oddbjarnarsker la longueur maximale s'observe à 16 m de profondeur. Dans toutes les localités sauf à Fagurey la croissance en longueur des stipes s'arrête à un certain âge: chez *L. hyperborea* à 10 ans et à Skarð pour *L. digitata* à l'âge de 6 ans.

A Fagurey, par contre, les plantes continuent leur croissance au moins jusqu'à 9 et 10 ans. Les stipes de *L. digitata* deviennent nettement plus longs que ceux de *L. hyperborea* dans des conditions favorables où la longueur des stipes de *L. hyperborea* atteint en moyenne 1,5 m et

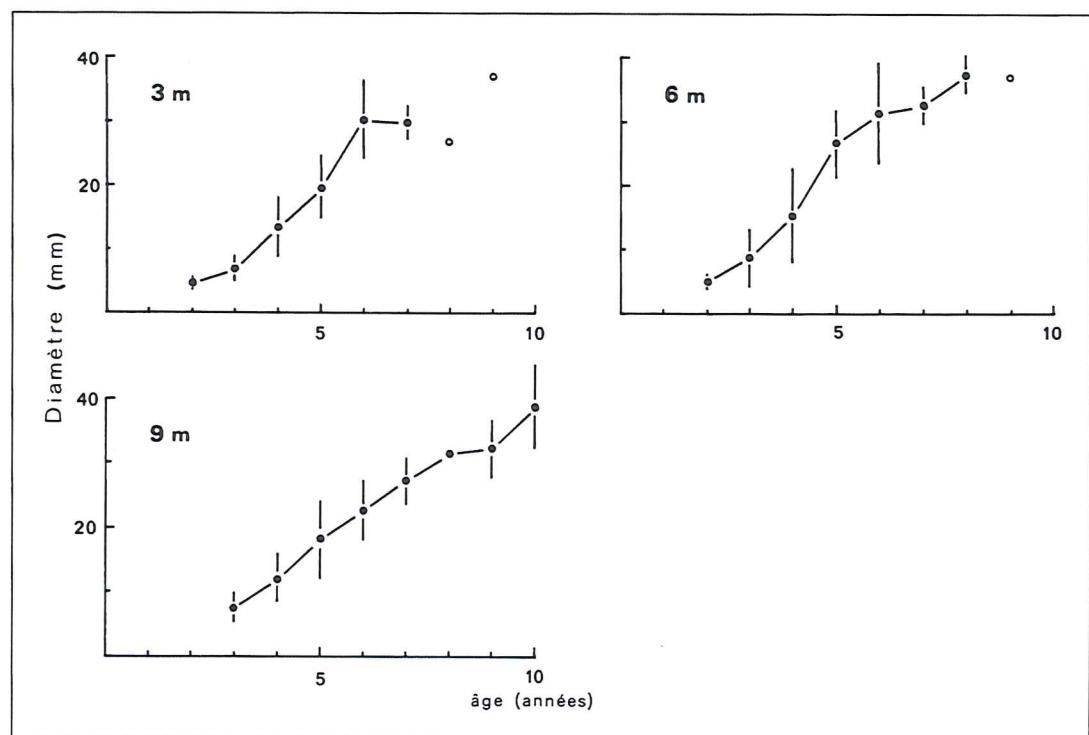


Figure 45. *Laminaria digitata* à Fagurey: évolution du diamètre des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Fagurey: evolution of the diameter of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

celle de *L. digitata* 2,0 m. Les stipes les plus développés de *L. digitata* avaient 2,9 m de longueur.

Diamètre du stipe

Laminaria hyperborea. A Oddbjarnarsker (fig. 43) un diamètre moyen des stipes d'environ 40 mm est atteint à toutes les profondeurs, de 3 à 16 m, pour des plantes âgées de 8 à 10 ans. A 0 m le diamètre des stipes des individus adultes est un peu plus réduit soit environ 35 mm, mais à 16 m il est le plus fort soit 44 mm. Il existe une différence statistiquement significative entre le diamètre des stipes situés à 0 m de profondeur d'une part et

à 9 et 16 m d'autre part (annexe, tabl. IIIb).

A Langey (fig. 44) la situation est plus irrégulière. Entre 0 et 6 m les stipes de *L. hyperborea* atteignent un diamètre de 40 mm après 9 à 11 ans mais à 9 m de profondeur le diamètre maximum est de 21 mm; à 12 m, les plantes les plus âgées possèdent un stipe de 13 mm seulement de diamètre moyen. Pour les plantes de plus de 10 ans, le diamètre est significativement plus grand à 0 m de profondeur qu'à 3 m (annexe, tabl. IIIa). A 9 et 12 m de profondeur à Langey (fig. 44) il n'a pas été trouvé de plantes âgées de plus de 10 ans, mais il semble qu'à ces profondeurs le diamètre des stipes n'augmente plus après l'âge de 6 ans.

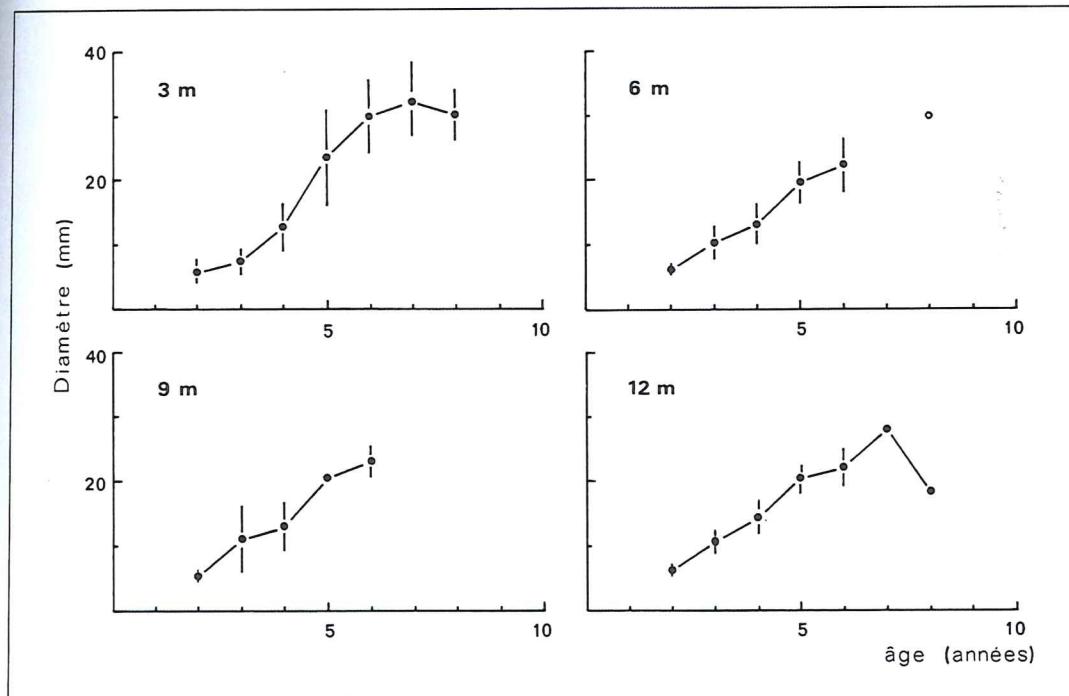


Figure 46. *Laminaria digitata* à Skarð: évolution du diamètre des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Skarð: evolution of the diameter of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

La vitesse de croissance du diamètre des stipes à Oddbjarnarsker est, pendant la période de croissance active, la même à toutes les profondeurs et de l'ordre de 4,5 mm par an. À Langey l'augmentation du diamètre est de 3,5 mm par an depuis le niveau des basses mers jusqu'à 6 m de profondeur, de 3 mm par an à 9 m et seulement d'environ 2 mm en moyenne à 12 m de profondeur.

Une comparaison entre le diamètre des stipes d'Oddbjarnarsker d'une part et de Langey d'autre part (annexe, tabl. IIIc) montre que les stipes à Oddbjarnarsker sont à tous les niveaux, entre 3 et 16 m significativement plus épais, que les stipes de 0 et 3 m à Langey. Les stipes de 9 et 16 m de profondeur à Oddbjarnarsker ont eux aussi un diamètre

significativement plus grand que ceux de 6 m à Langey.

Laminaria digitata. Les stipes de *L. digitata* ont le plus souvent une section elliptique plus ou moins aplatie (voir fig. 26). Le diamètre maximum peut être jusqu'à deux fois plus grand que le diamètre minimum. Pour l'étude de la croissance en épaisseur des stipes nous avons mesuré le diamètre maximum.

A Fagurey (fig 45), à 3 et 6 m de profondeur le diamètre des stipes de *L. digitata* augmente à partir de 2 ans jusqu'à 6 ans. Le diamètre atteint est d'environ 30 mm à 3 m et 35 mm à 6 m de profondeur. La croissance moyenne en diamètre est la plus élevée entre 3 et 6 ans, soit environ 7,5 mm par an, à 3 et 6 m de pro-

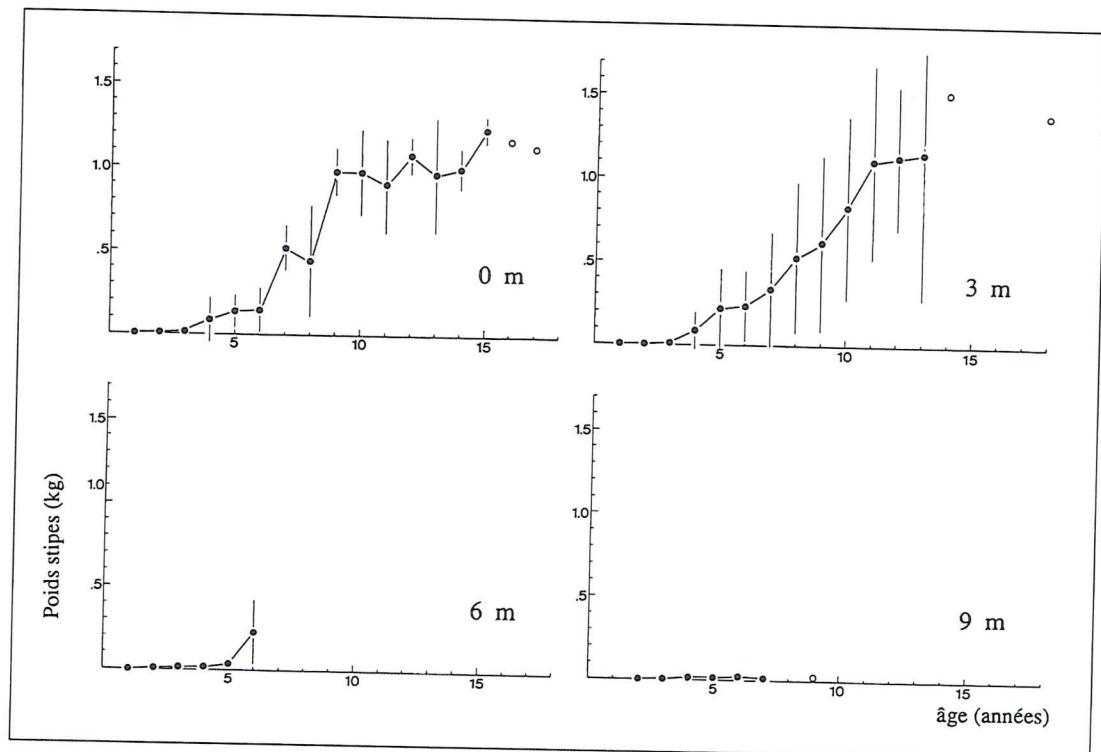


Figure 47. *Laminaria hyperborea* à Langey; évolution du poids des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Langey: evolution of the weight of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate averages of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

fondeur. À 9 m de profondeur le diamètre n'augment plus que de 5 mm par an de 3 à 9 ans. Pour les plantes de plus de 6 ans le diamètre est significativement plus grand à 6 m qu'aux autres profondeurs (annexe, tabl. IVa).

À Skarð (fig. 46), à 3 m de profondeur, il y a une augmentation rapide de diamètre des stipes de *L. digitata* avec une croissance de 7 mm par an pour les plantes âgées de 3 à 6 ans; le diamètre qui en résulte est d'un peu plus de 30 mm. À des profondeurs plus grandes, de 6 à 12 m, la croissance annuelle est moins élevée. L'augmentation du diamètre s'élève à 4 mm par an et le diamètre résultant est en moyenne d'un peu plus de 20 mm à l'âge de 5 à 6

ans. La différence entre les diamètres des stipes des plantes adultes prises à 3 m de profondeur d'une part et à 6 et 12 m d'autre part est hautement significative (annexe, tabl. IVb).

En comparant le diamètre des stipes des plantes adultes de *L. digitata* de Fagurey et de Skarð, on voit qu'il est significativement plus grand à 3 m de profondeur à Fagurey qu'à tous les niveaux, sauf à 3 m, à Skarð. Le diamètre des stipes de 6 m à Fagurey est significativement plus grand que celui des stipes à Skarð à tous les niveaux.

En résumé, le diamètre des stipes chez *L. digitata* augmente beaucoup plus vite que chez *L. hyperborea*. Dans les conditions les plus fa-

vorables, la croissance, pendant la phase de croissance rapide est de 7,5 mm par an chez *L. digitata* contre 4 à 5 mm par an chez *L. hyperborea*. En revanche, cette phase chez *L. digitata* est plus courte et le diamètre résultant est généralement plus réduit que celui de *L. hyperborea*.

Poids du stipe

Laminaria hyperborea. A Langey, à faible profondeur, à 0 et 3 m, le stipe de *L. hyperborea* le plus grand avait un poids de 2,3 kg et plusieurs stipes pesant plus de 2 kg ont été trouvés; cependant le poids moyen des stipes des plantes adultes ne dépasse pas 1,3 kg à ces profondeurs (fig. 47). Au cours des premiers 4 ans de leur vie, le poids des stipes n'augmente que très lentement. A 4 ans ils pèsent 85 g. Entre 4 et 10 à 11 ans leur croissance est rapide et leur poids augmente d'environ 1 kg; leur croissance s'arrête ensuite et ils pèsent à ce moment 1,1 kg. Il faut toutefois noter que les variations individuelles des poids des stipes de même âge sont très importantes, surtout à 3 m de profondeur. A des profondeurs supérieures, à 9 et 12 m, le poids des stipes augmente beaucoup moins et ne dépasse que rarement 200 g. Mais comme cela a été précisé plus haut, à ces niveaux des sujets à 10 ans ou plus n'ont pas été trouvés.

A Oddbjarnarsker (fig. 48) les stipes les plus grands ont un poids inférieur à ceux de Langey. Une seule plante était pourvue d'un stipe de plus de 1,5 kg, pesant 1,7 kg. A toutes les profondeurs le poids moyen des stipes de 5 ans, avant d'entrer dans leur phase de croissance rapide, est de 100 à 200 g. A environ 10 ans la croissance se stabilise, ce qui correspond à un poids de 0,8 à 1,0 kg sauf à 0 m où la croissance semble s'arrêter à 8 ans alors que les stipes pèsent environ 0,6 kg. En général, les stipes sont plus lourds aux niveaux profonds que peu profonds, avec un maximum, situé à la profondeur de 9 m. A 0 m les stipes des plantes adultes ne pèsent qu'environ 0,6 kg et, à ce niveau, les stipes sont significativement moins lourds qu'à des niveaux plus

profonds, à l'exception de ceux de 12 m (annexe, tabl. Vb).

Si l'on compare le poids des stipes des plantes adultes de Langey à celui d'Oddbjarnarsker (annexe, tabl. Vc), il existe une différence significative entre le poids des stipes de 0 et 3 m de profondeur de Langey et celui des stipes développés à 0 m à Oddbjarnarsker, ceux de Langey ayant un poids supérieur.

Laminaria digitata. A Fagurey (fig. 49) les stipes de *L. digitata* acquièrent leur poids maximum d'autant plus tard que la profondeur augmente; en effet, à 6 ans les stipes de 3 m de profondeur ont un poids moyen de 1 kg, et à 8 ans les stipes de 6 m de profondeur atteignent leur poids maximum, soit 1,6 kg; mais à 9 m de profondeur ce n'est qu'à partir de 10 ans que les plantes ont acquis leur poids maximum, 1,4 kg en moyenne. Le poids moyen des plantes adultes, soit de plus de 6 ans, à 6 m de profondeur, est significativement plus grand que celui atteint par les plantes de 9 m, tandis qu'il n'y a pas de différence significative entre les poids à 3 m et les autres profondeurs étudiées (annexe, tabl. VIa). A Fagurey les stipes les plus lourds de *L. digitata* ont d'ailleurs été observés à 6 m; l'un d'eux pesait 2,4 kg.

A Skarð (fig. 50) c'est seulement à 3 m de profondeur que des stipes de plus de 1 kg ont été trouvés dont le plus lourd pesait 2,8 kg. Le poids moyen des stipes des *L. digitata* adultes (7 ans environ) est voisin de 1 kg à 3 m de profondeur mais plus profondément, à 6, 9 et 12 m, leur poids moyen est approximativement de 0,5 kg, soit la moitié du poids observé à 3 m. Cette différence est hautement significative (annexe, tabl. VIb).

A Fagurey les stipes des plantes adultes de 3 et 6 m de profondeur sont significativement plus lourds que ceux de tous les niveaux étudiés à Skarð (annexe, tabl. VIc); mais à 9 m les stipes sont, par contre, significativement plus légers que ceux de 3 m à Skarð.

En résumé, les résultats des mesures de croissance des stipes montrent que celle-ci est

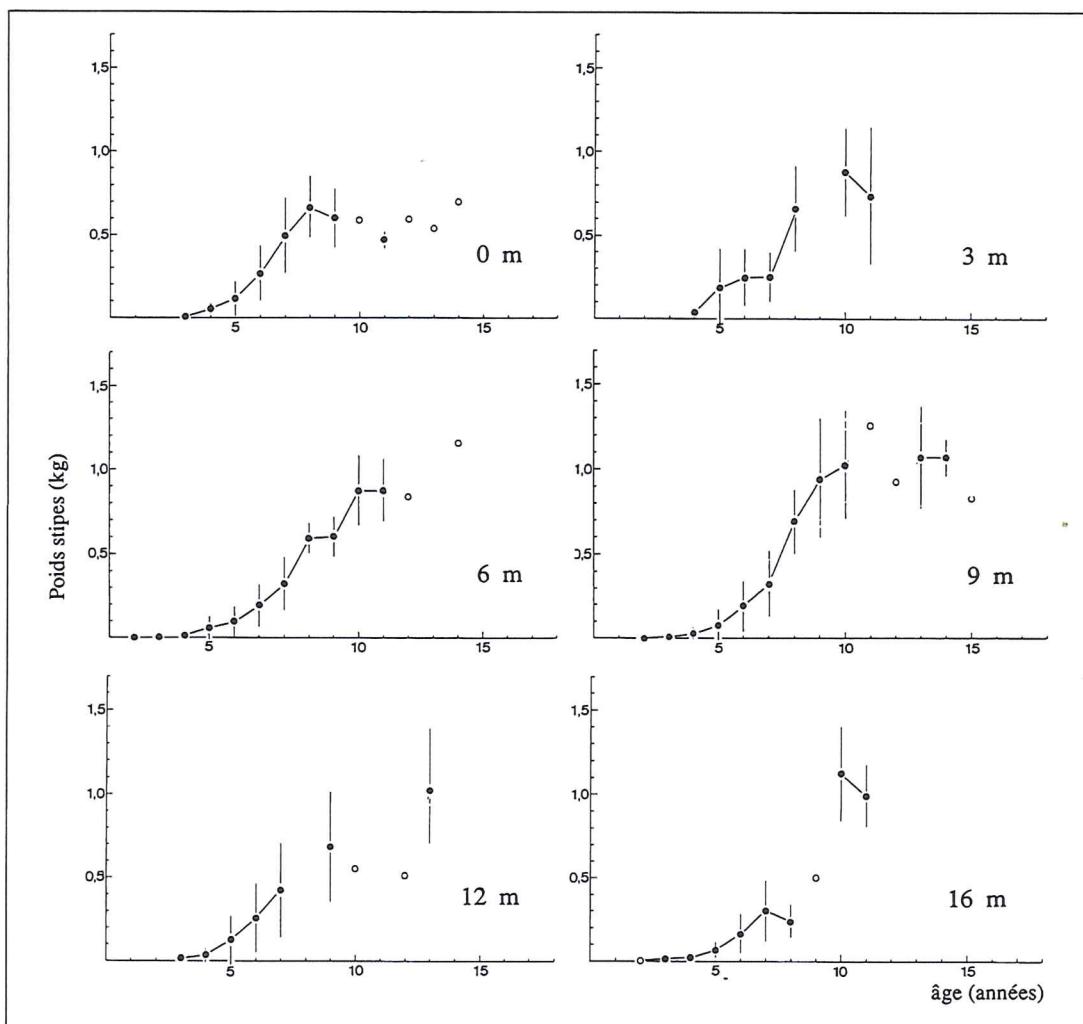


Figure 48. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; évolution du poids des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée.

Laminaria hyperborea at Oddbjarnarsker: evolution of the weight of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicates average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is in meters below chart datum.

le plus souvent favorisée par des profondeurs faibles. Une exception à cette règle est observée chez *L. hyperborea* à Oddbjarnarsker, où les conditions les plus favorables à la croissance des stipes semblent régner aux grands profondeurs.

Les conditions pour le développement des stipes de *L. digitata* sont plus favorables à Fagurey, localité abritée mais baignée par un courant fort, qu'à Skarð, localité un peu plus exposée au vagues. Le comportement de *L. hyperborea* envers l'agitation de l'eau semble

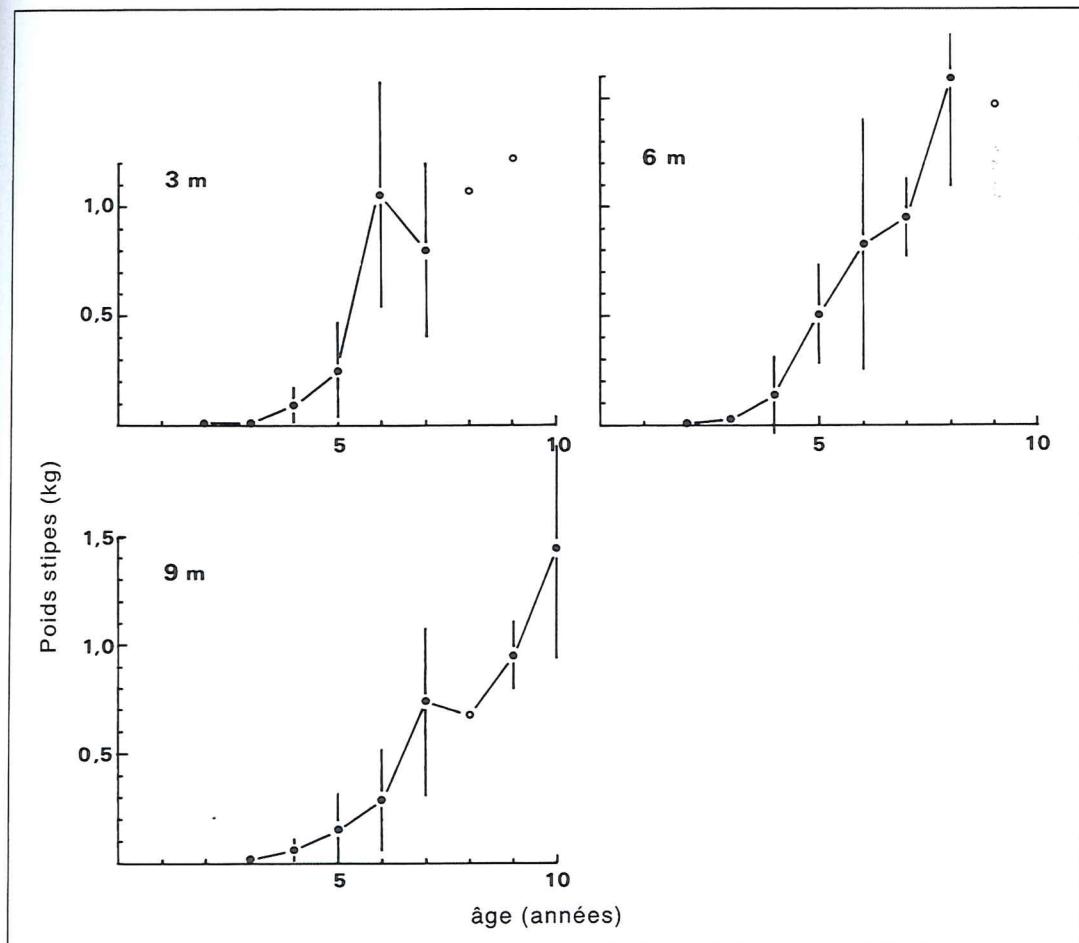


Figure 49. *Laminaria digitata* à Fagurey; évolution du poids des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée.

Laminaria digitata at Fagurey: evolution of the weight of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

plus complexe. En effet, à faible profondeur, les stipes de cette espèce montrent une meilleure croissance dans la localité semi-exposée de Langey qu'à Oddbjarnarsker, localité très exposée. À des niveaux plus profonds, la situation est inverse; les conditions sont alors plus favorables au développement des stipes à Oddbjarnarsker qu'à Fagurey.

CROISSANCE DES HAPTÈRES

Laminaria hyperborea. A Oddbjarnarsker il n'a été possible d'obtenir qu'un petit nombre d'haptères de cette espèce et les estimations qui les concernent restent peu précises (fig. 51). Il semble que leur phase de croissance rapide commence à partir de 4 à 5 ans et que

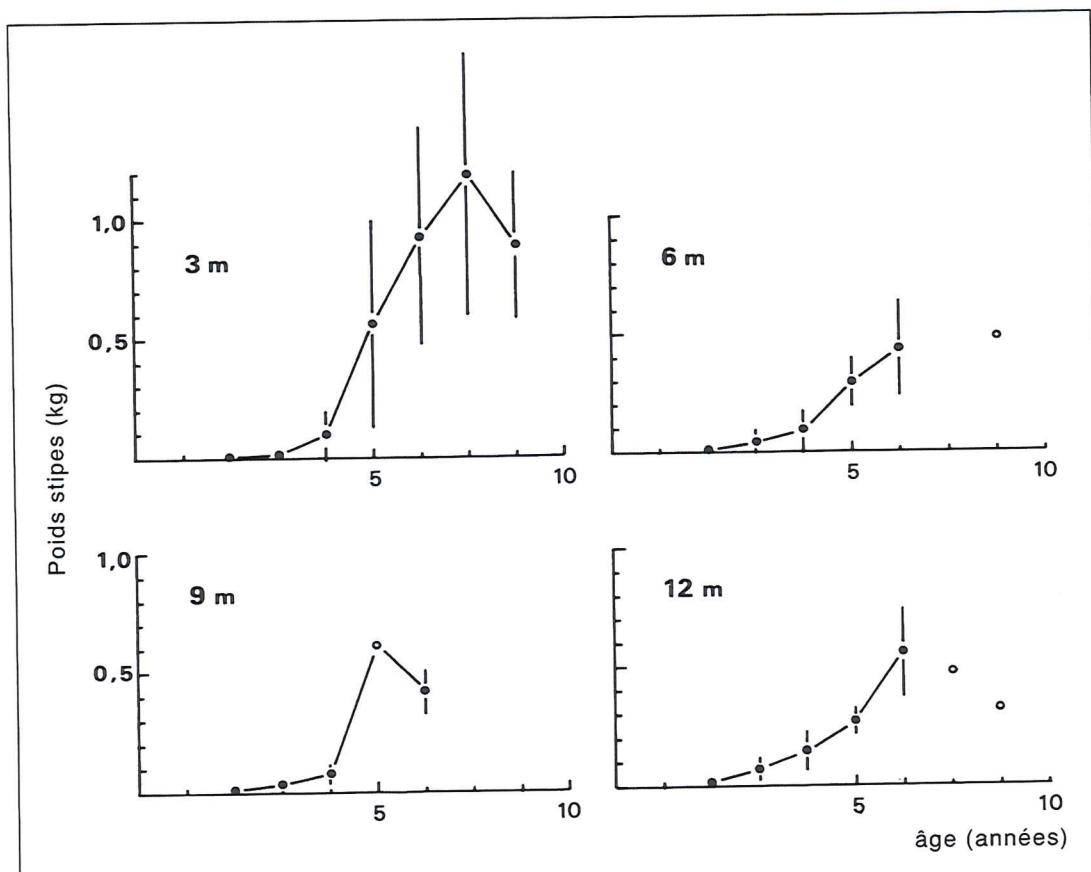


Figure 50. *Laminaria digitata* à Skarð; évolution du poids des stipes en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée.

Laminaria digitata at Skarð: evolution of the weight of the stipes as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

la croissance se stabilise à l'âge de 9 à 10 ans. Leur poids chez les plantes adultes, c'est-à-dire âgées de 10 ans ou plus, est de 80 à 100 g en moyenne pour les profondeurs de 3 à 9 m; à 0 m les haptères ne pèsent qu'environ 55 g lorsque leur croissance s'arrête, à l'âge de 8 ans.

Le plus souvent un verticille d'haptères se forme chaque année à la base du stipe (fig. 31) et le nombre de verticilles correspond à peu près au nombre d'anneaux concentriques dans une coupe transversale pratiquée dans le

stipe. Le poids des haptères augmente donc de façon semblable à celui des stipes au cours de la vie des Laminaires. Pour élucider cette éventuelle corrélation entre le poids des haptères et celui des stipes chez *L. hyperborea*, nous avons essayé des régressions à la fois linéaire, logarithmique, exponentielle et de puissance; la meilleure corrélation a été obtenue par la régression de puissance ($r^2 > 0,90$ sauf à 9 m où elle a été 0,76), c'est-à-dire en transformant les données en logarithme naturel avant de calculer les paramètres pour

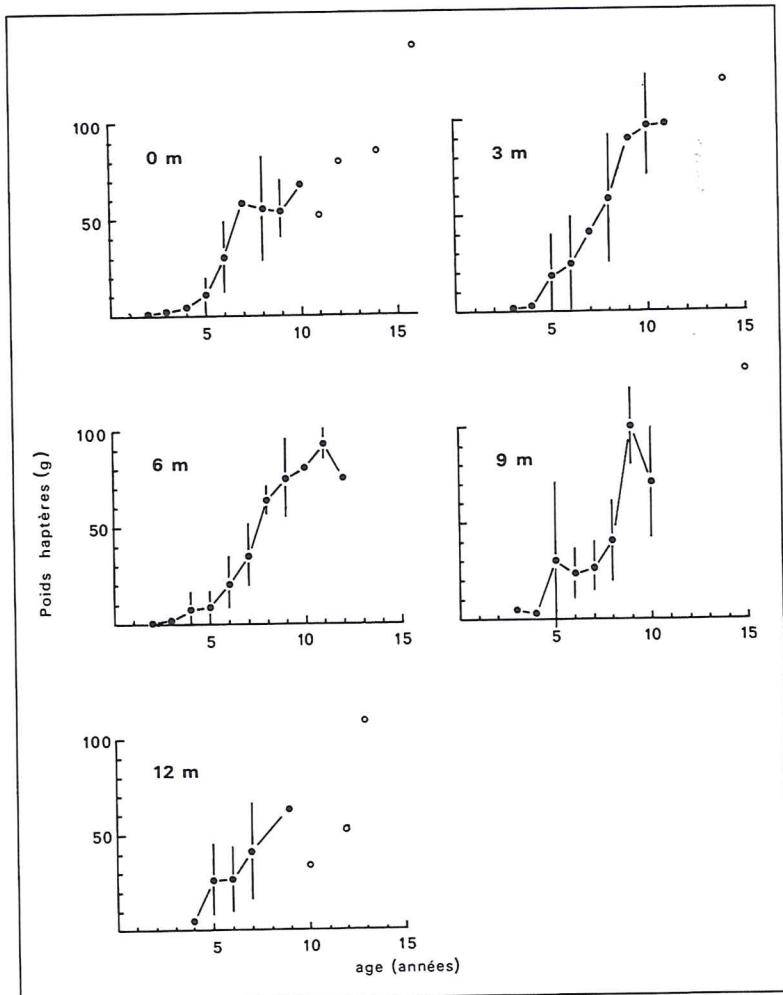


Figure 51. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; évolution du poids des haptères en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Oddbjarnarsker: evolution of the weight of the hapteras as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

la régression de même façon que pour une régression linéaire. La corrélation prend alors la forme $Y = k X^\alpha$, où Y est le poids des haptères, X celui des stipes, et k et α des constantes calculées pour chaque profondeur étudiée (fig. 52). Les haptères représentent entre 8 et 15 % du poids des stipes soit en moyenne 10 % pour toutes les profondeurs. Ce pourcentage sera utilisé dans le chapitre suivant pour calculer la production des haptères là où nous n'avons pas réussi à obtenir des haptères intacts, c'est-à-dire à 16 m à Oddbjarnarsker et à toutes les profondeurs à Langey.

Laminaria digitata. Peu d'haptères ont été mesurés chez *L. digitata* comme chez *L. hyperborea*. L'augmentation du poids des haptères commence à être sensible à partir de l'âge de 3 ans et la croissance se stabilise à l'âge de 6 à 7 ans. Le poids moyen des haptères des plantes adultes est le plus élevé à 6 m de profondeur à Fagurey (fig. 53), soit d'environ 180 g. A Skarð (fig. 54), où de meilleures conditions pour la croissance des haptères règnent à 3 m de profondeur, leur poids atteint en moyenne 130 g chez les plantes de 7 et 8 ans.

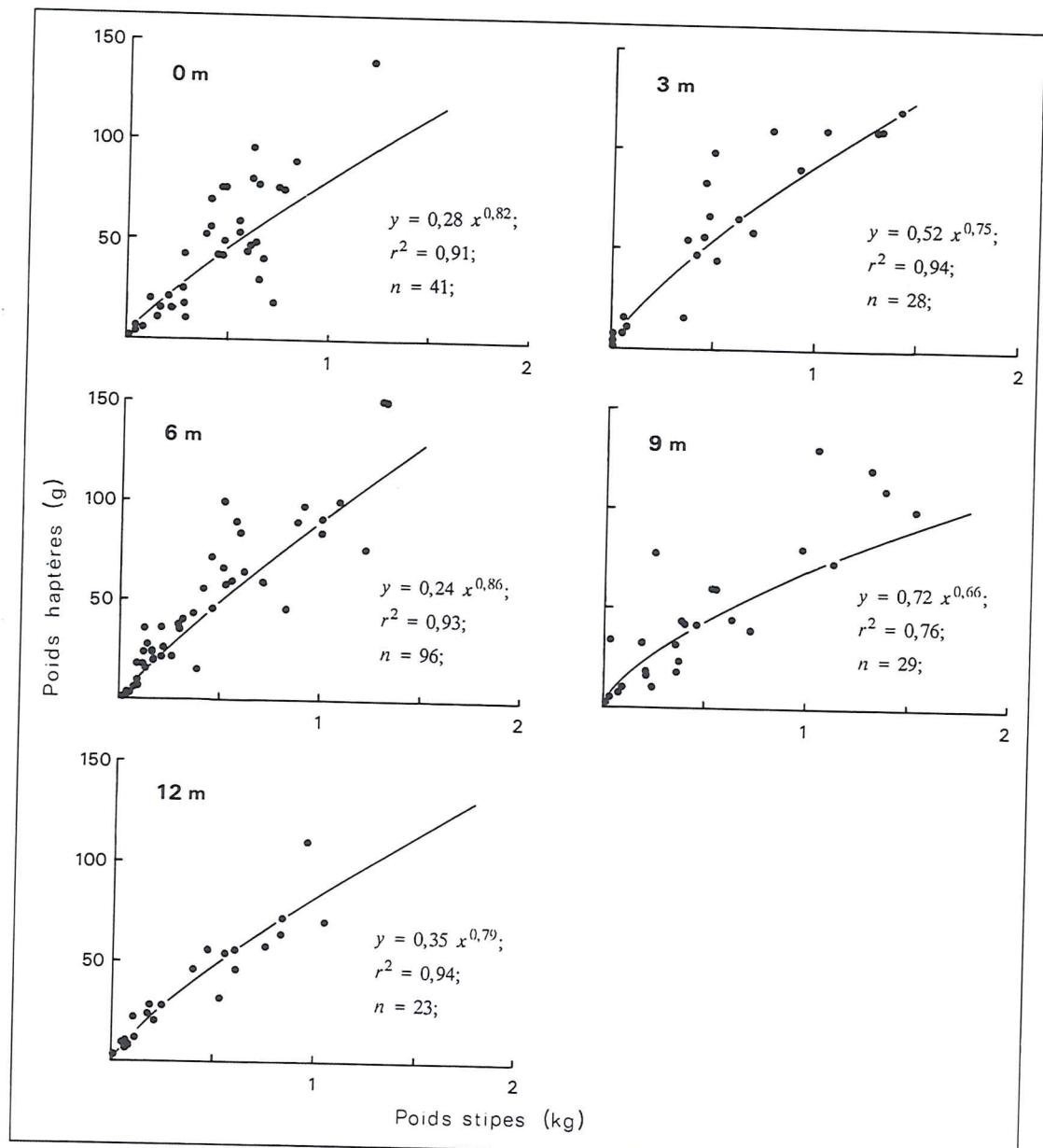


Figure 52. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; la relation entre le poids des hapteres et celui des stipes. La meilleur corrélation a été obtenue après transformation des données en les élévant à la puissance. L'expression de cette relation est donnée par la formule $Y = kX^\alpha$, où k et α sont des constantes. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Oddbjarnarsker: the relationship between the weight of the stipes and hapteras. The best fit was obtained by power transformation of the data. The formula for the relationship is $Y = kX^\alpha$, where k and α are constants. The corresponding depth is given on each figure in meters below chart datum.

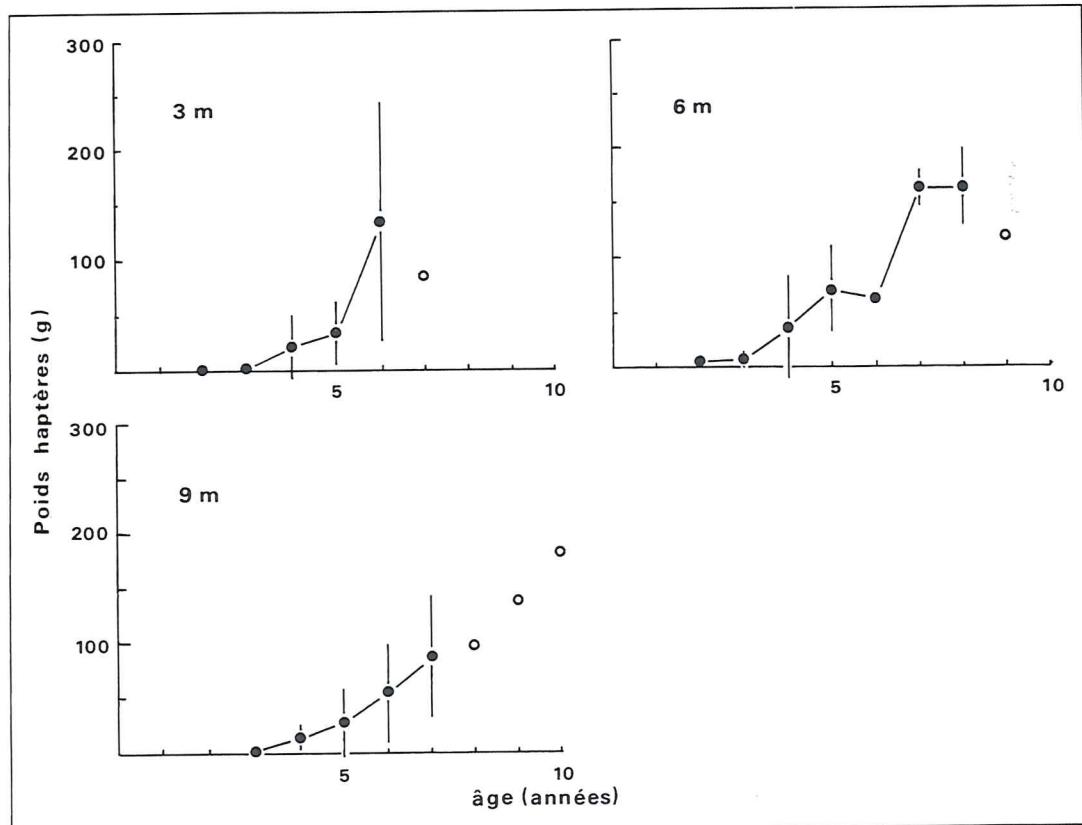


Figure 53. *Laminaria digitata* à Fagurey; évolution du poids des hapteres en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Fagurey: evolution of the weight of the hapteras as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate averages of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

L'effectif étudié est trop faible pour faire une comparaison du poids des hapteres entre les différentes profondeurs. Mais une comparaison du poids des hapteres des plantes de plus de 6 ans à 3 m de profondeur à Skarð avec celui à 6, 9 et 12 m de profondeur, toutes réunies, montre que les individus portent des hapteres significativement plus grands à 3 m qu'ailleurs ($t=4,47$; d.d.l.=80; $p<0,001$).

VARIATION DU POIDS DE LA LAME

La lame chez *L. hyperborea* et *L. digitata* est renouvelée chaque année par le méristème situé dans la zone stipo-frondale. Comme cela a été précisé antérieurement (cf. chap. 9), il y a, en Islande, une seule période de croissance rapide de la lame au cours de l'année et une période sans croissance; ceci se manifeste par un rétrécissement entre la nouvelle lame et la lame de l'année précédente, facilitant la distinction entre les deux générations de lames. La lame de l'année précédente est rejetée

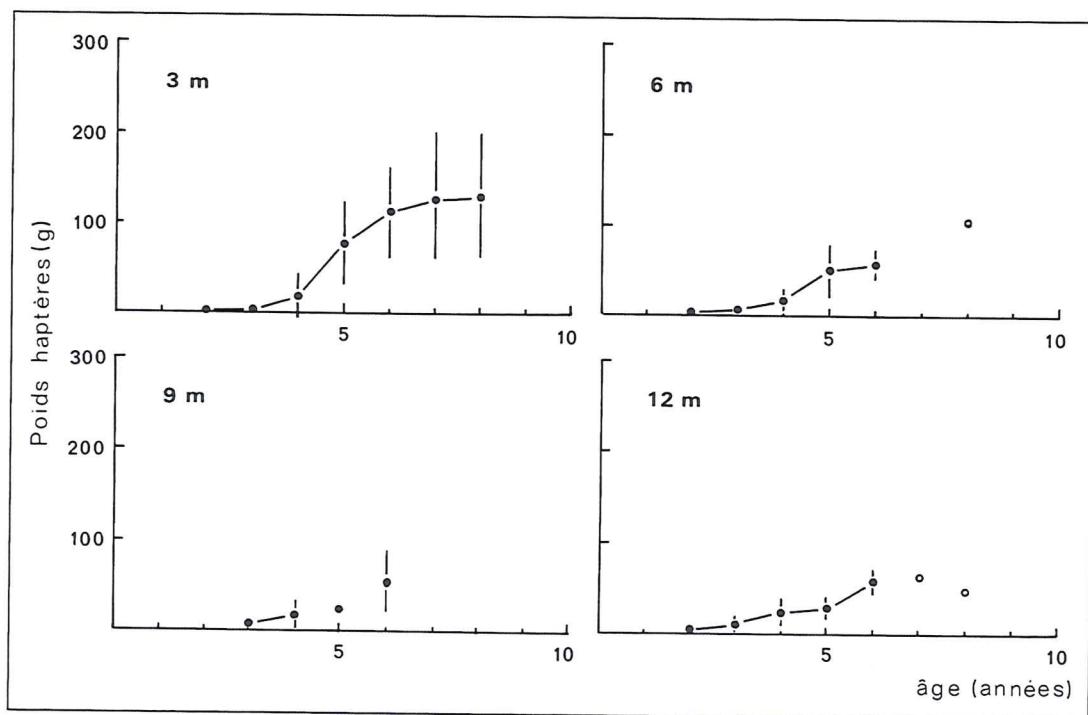


Figure 54. *Laminaria digitata* à Skarð; évolution du poids des hapteres en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Skarð: evolution of the weight of the hapteras as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate averages of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

dans la majorité des cas au cours de l'été mais elle peut aussi rester attachée à l'extrémité de la nouvelle lame jusqu'à l'automne, surtout chez les plantes juvéniles et celles de profondeurs.

Comme la lame se renouvelle chaque année il n'est pas question ici de croissance plurianuelle à proprement parler mais plutôt de différence du poids des lames chez des plantes d'âge différent.

La croissance de la lame se fait principalement dans un plan; outre que la mesure de sa surface chez un nombre d'individus suffisant pour obtenir des données fiables demandent un travail considérable, le résultat en reste encore imprécis; aussi pour pallier ces difficultés, nous avons pesé les lames pour ap-

précier leur croissance annuelle. Ainsi peuvent être précisées les variations du poids de la lame d'une année à l'autre.

Laminaria hyperborea. A Oddbjarnarsker (fig. 55), à toutes profondeurs sauf à 16 m, le poids des lames commence à augmenter de manière appréciable à partir de 4 ans, leur poids étant alors de 100 à 200 g. La lame formée devient de plus en plus grande chaque année jusqu'à l'âge de 9 à 10 ans. Après dix ans les lames renouvelées conservent la même taille (cf. chap. 9). Contrairement aux stipes, les plus grandes lames se trouvent près de la surface, à Oddbjarnarsker, à 0 et 3 m. Leur taille diminue ensuite progressivement avec la profondeur (fig. 55). Le poids moyen des

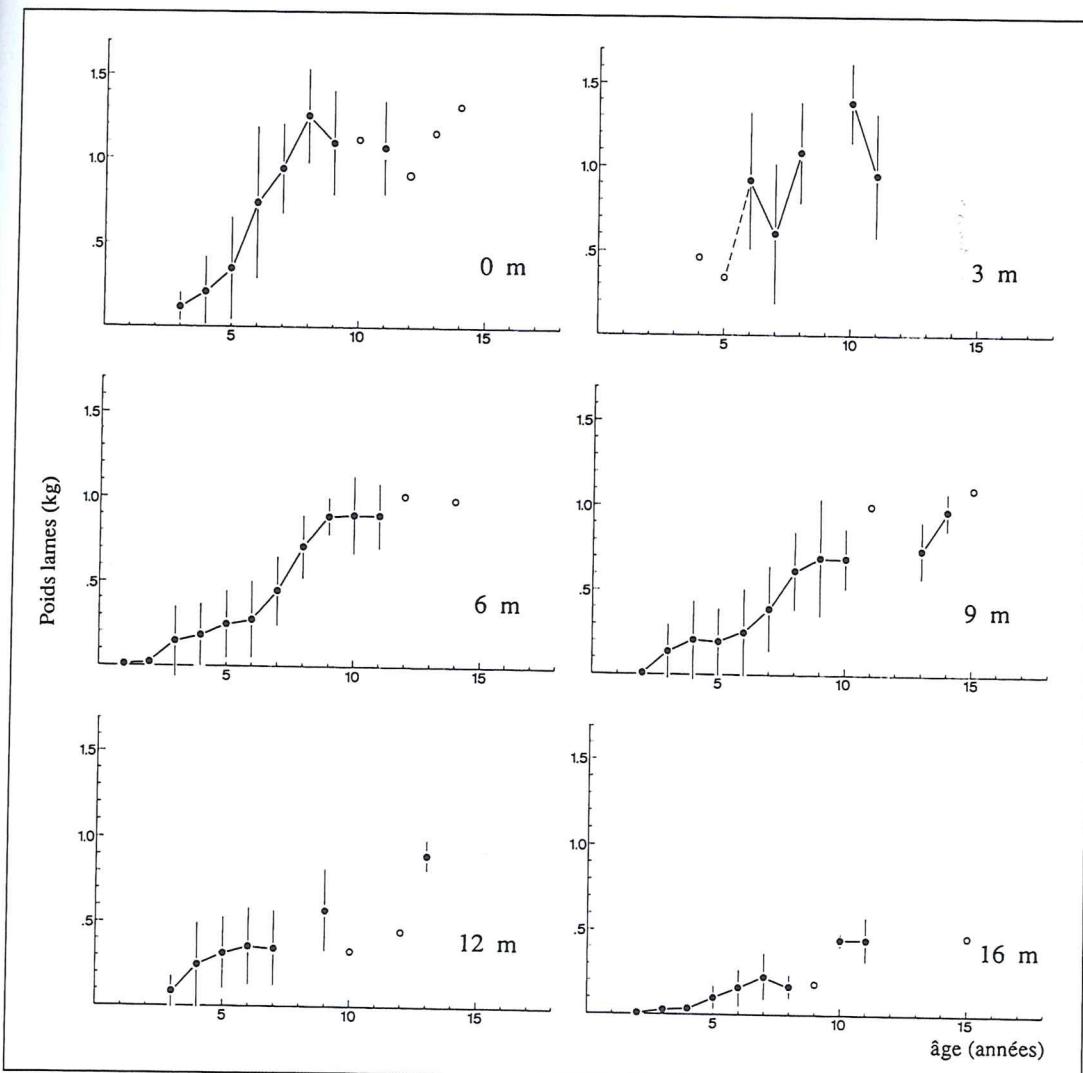


Figure 55. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; évolution du poids des lames en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Oddbjarnarsker: evolution of the weight of the fronds as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate averages of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

lames des plantes adultes est d'un peu plus de 1 kg à 0 et 3 m de profondeur, tandis qu'à 12 et 16 m les plantes adultes portent des lames d'environ 0,5 kg en moyenne. À 3 m de profondeur les lames sont significativement plus

lourdes que celles de tous les autres niveaux (annexe, tabl. VIIb), et celles de 0 m sont significativement plus lourdes que celles de 6, 9, 12, et 16 m de profondeur. Ensuite ce sont les lames de 6 m et de 9 m de profondeur qui

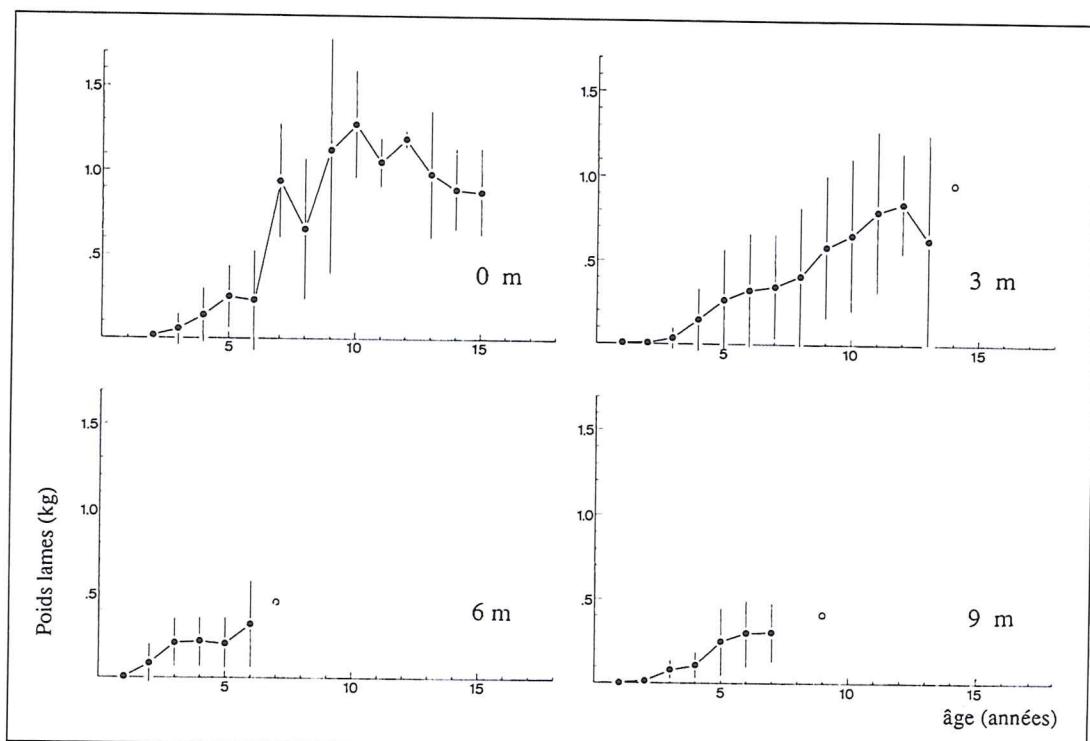


Figure 56. *Laminaria hyperborea* à Langey; évolution du poids des lames en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Langey: evolution of the weight of the fronds as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate averages of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

ont un poids significativement plus élevé que celles à 12 et 16 m. La lame la plus grande de *L. hyperborea*, trouvée à 0 m de profondeur à Oddbjarnarsker, pesait 2,4 kg.

A Langey au niveau des marées basses (fig. 56) *L. hyperborea* produit des lames de plus en plus lourdes entre 3 à 10 ans. A partir de 10 ans, elle porte des lames de 1,3 kg en moyenne. A 3 m de profondeur, où les variations des poids sont, en général, les plus importantes, les lames successives augmentent en taille jusqu'à l'âge de 12 ans, mais à cette profondeur, les lames des plantes adultes ne pèsent que 0,8 kg en moyenne; elles sont significativement plus légères que celles vivant à 0 m (annexe, tabl. VIIa). A 9 et 12 m de profondeur les lames ne dépassent guère 0,5 kg;

mais il faut tenir compte qu'à ces profondeurs il n'a été trouvé qu'une seule plante de plus de 7 ans.

Au niveau des marées basses il n'y a pas de différence significative entre les lames des plantes adultes des deux localités (annexe, tabl. VIIc), tandis qu'à 3 m de profondeur les lames sont significativement plus lourdes à Oddbjarnarsker qu'à Langey. Le poids des lames à 0 m à Langey est, par contre, significativement plus grand que celui des lames de 9, 12 et 16 m à Oddbjarnarsker.

Laminaria digitata. A Fagurey chez *L. digitata* (fig. 57) le poids moyen des lames des plantes de 6 ans et plus est de près de 2 kg à 6 m de profondeur, tandis qu'à 3 et 9 m les lames des

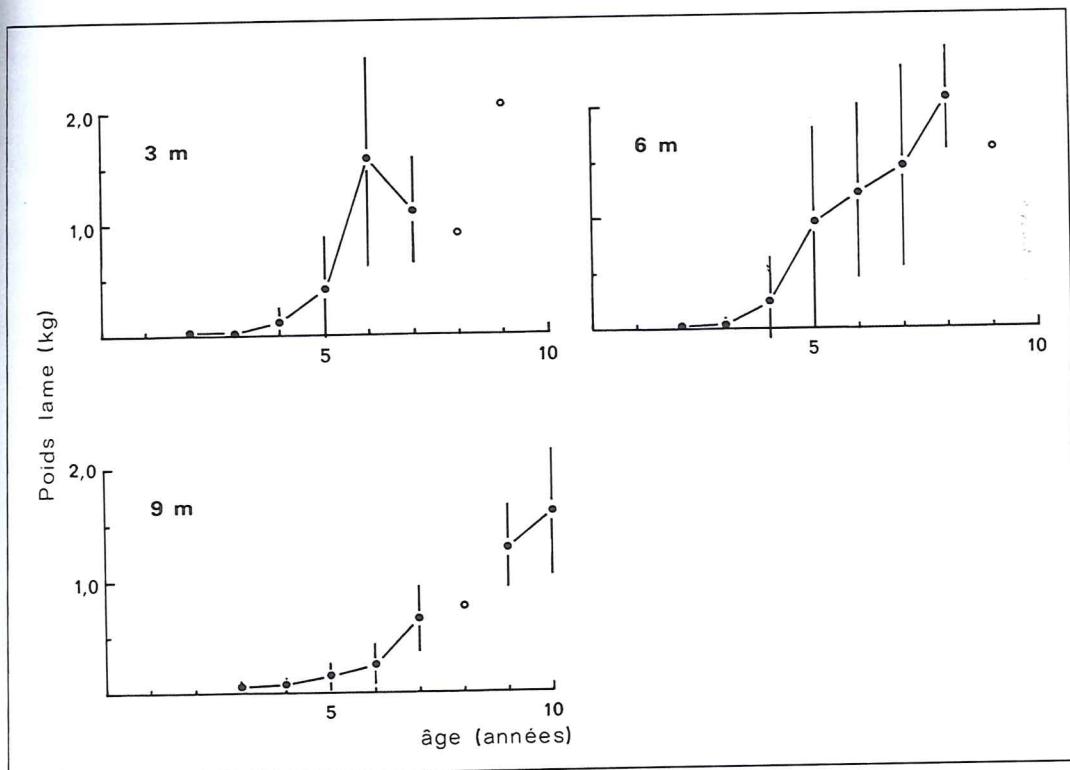


Figure 57. *Laminaria digitata* à Fagurey; évolution du poids des lames en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Fagurey: evolution of the weight of the fronds as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicate average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

plantes de cet âge pèsent environ 1,5 kg. L'âge des plantes portant une lame de ce poids est de 6 ans à 3 m de profondeur, 7 ans à 6 m et, à 9 m, c'est seulement les plantes de 10 ans qui portent des lames aussi importantes. Une comparaison statistique (annexe, tabl. VIIIa) montre que les lames adultes à 6 m de profondeur sont significativement plus lourdes que celles à 9 m.

A Skarð (fig. 58) le poids moyen des lames des plantes adultes est de 0,6 à 1,0 kg suivant la profondeur, il est le plus important à 3 m et le plus faible à 12 m. Cependant, il n'existe pas une différence statistiquement significative du poids des lames des plantes adultes

entre les différentes profondeurs à Skarð (annexe, tabl. VIIIb).

A Fagurey, les lames de poids le plus important, soit 2,8 kg, ont été trouvées à 6 m de fond; néanmoins à 3 m, il y a davantage de plantes portant des lames de plus de 2 kg que dans les autres profondeurs. A Skarð, le poids le plus élevé des lames est, en général, nettement inférieur à celui de Fagurey. La plus grande lame trouvée à Skarð pesait 2,5 kg. Elle a été trouvée à 3 m de profondeur et a été la seule à dépasser 2 kg. A 9 et à 12 m de profondeur il n'y avait aucune plante pourvue d'une lame de plus de 1 kg.

En comparant les deux localités où domine

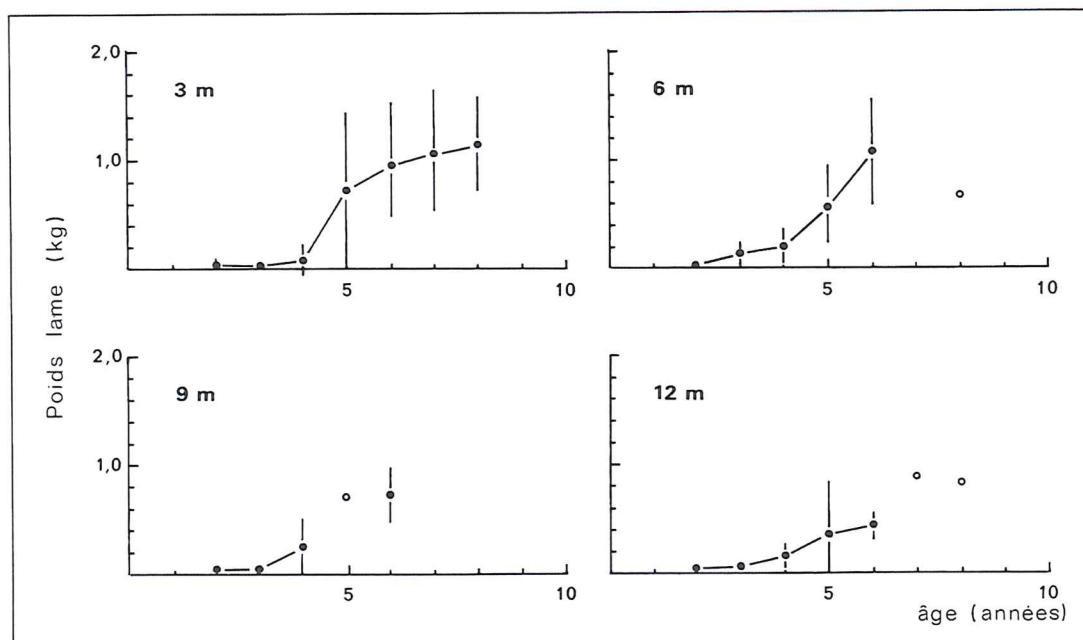


Figure 58. *Laminaria digitata* à Skarð; évolution du poids des lames en fonction de l'âge des plantes. Les traits verticaux représentent les écarts-type. Les points correspondent à des moyennes de plus de deux mesures, les cercles à des moyennes de deux mesures ou à des mesures individuelles. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata à Skarð: evolution of the weight of the fronds as a function of age. The vertical bars show the standard deviation. The points indicates average of more than two measurements, and the circles the average of two measurements or an individual measurement. On each figure the corresponding depth is given in meters below cart datum.

L. digitata, on voit que les plantes de Fagurey portent généralement des lames plus grandes que celles de Skarð. A Fagurey, à 3 m, les plantes ont des lames significativement plus lourdes qu'à 3 et 12 m à Skarð (annexe, tabl. VIIIc). Le poids moyen des lames des plantes adultes à 6 m à Fagurey est significativement plus grand que celui des lames de toutes les profondeurs à Skarð.

Comme pour les stipes, les lames les plus grandes tendent à se trouver en faible profondeur; de même leur taille diminue avec la profondeur, ce qui est statistiquement significatif pour toutes les localités sauf à Skarð.

Le poids moyen des lames de *L. hyperborea* est d'un peu plus de 1 kg chez les plantes adultes à faible profondeur dans les deux localités étudiées. A Skarð les lames de *L. digitata* atteignent aussi en moyenne environ 1 kg

pour les plantes adultes à faible profondeur, alors qu'à Fagurey, le poids moyen des lames devient supérieur à 1,5 kg à toutes les profondeurs et à 6 m elles dépassent 2 kg en moyenne pour les plantes de 8 ans.

Il est intéressant de comparer le rapport entre le poids des lames et celui des stipes dans les différentes localités et aux différentes profondeurs. Dans toutes les localités sauf à Skarð, ce rapport diminue avec la profondeur. A Skarð *L. digitata* existe sous deux formes (cf. chap. 4), la forme *genuina* qui occupe la partie supérieure de l'étage infralittoral et la forme *cucullata* qui se trouve de 6 m jusqu'à la limite inférieure des Laminaires (cf. chap. 6). La forme *cucullata* est caractérisée par une grande lame par rapport au stipe; en effet, à 6 m de profondeur, à Skarð, le poids des lames est presque deux fois celui des stipes, mais le

rapport entre la lame et le stipe diminue ensuite quand la profondeur augmente, comme dans les autres localités.

DISCUSSION

La croissance chez les deux Laminaires étudiées, *Laminaria hyperborea* et *L. digitata*, varie selon l'âge des plantes. Même si la croissance peut varier d'une station à l'autre, des traits particuliers à chaque espèce sont évidents.

Chez *L. digitata* les plantes entrent dans leur phase de croissance rapide à partir de 2 à 3 ans tandis que chez *L. hyperborea* cette phase ne commence qu'à partir de 4 à 5 ans (fig. 59). La croissance élevée dure jusqu'à 6 à 7 ans chez *L. digitata* c'est-à-dire pendant 4 ans, mais chez *L. hyperborea* elle se prolonge jusqu'à 10 à 11 ans, soit pendant 6 ou 7 ans. Après que la croissance se soit stabilisée, les plantes des deux espèces grandissent très peu jusqu'à la fin de leur vie qui peut durer un peu plus de 10 ans chez *L. digitata* et plus de 20 ans chez *L. hyperborea* (cf. chap. 8).

Le stipe de *L. hyperborea* atteint chez des plantes adultes, soit de plus de 10 ans, un poids moyen d'environ 1,0 kg tandis que le poids moyen atteint par la lame renouvelée chaque année est d'environ 1,3 kg. En ajoutant le poids des haptères (0,1 kg) le poids total moyen de ces plantes est de 2,4 kg, dans des meilleures conditions.

En Breiðafjörður, les stipes de *L. hyperborea* atteignent, en moyenne, dans les conditions les plus favorables, jusqu'à 150 cm de longueur en 10 à 12 ans après quoi leur croissance ralentit ou s'arrête. Pendant la phase de croissance rapide ils ont une vitesse moyenne de croissance d'environ 20 à 25 cm par an pendant 5 à 6 ans. Sur la côte ouest de la Norvège les stipes de *L. hyperborea* peuvent atteindre 1,1 m en 7 ans (Kain 1971b), et ont une croissance d'environ 16 cm par an pendant la phase de croissance rapide (calculée d'après la figure 9 présentée par Kain 1971b).

En Angleterre la croissance des algues est semblable à celle de Norvège (Kain 1977). Sur les côtes françaises de la Manche *L. hyperborea* a une croissance rapide jusqu'à l'âge de 4 à 5 ans; le stipe a alors atteint 80 à 90 cm de longueur ce qui coïncide avec l'arrêt de la croissance (Sheppard *et al.* 1978). La vitesse de croissance pendant cette période est d'environ 15 à 20 cm par an (calculée d'après la figure 2a de Sheppard *et al.* 1978).

La vitesse de croissance de *L. hyperborea* est donc plus élevée en Islande que dans les régions plus méridionales. De plus, la durée de la phase de croissance rapide est plus longue, ce qui contribue à ce que les plantes islandaises deviennent plus grandes.

Comme nos études l'ont montré, les plantes de *L. digitata* sont, à Breiðafjörður, généralement plus grandes que celles de *L. hyperborea*. Dans les meilleures conditions de croissance, les stipes de *L. digitata* atteignent une longueur moyenne de 2 m après l'âge de 7 ans et leur poids est alors d'environ 1,5 kg. Le poids des lames est plus élevé soit 2,0 kg.

Il existe peu d'information permettant une comparaison de la croissance plurianuelle de *L. digitata* avec nos résultats obtenus à Breiðafjörður. En France, la croissance de *L. digitata* vivant dans l'étage littoral, c'est-à-dire en dehors de leur habitat usuel, a été suivie *in situ* pendant quatre ans sur des plantes marquées (Pérez 1969a), et au Canada la croissance de *L. digitata* a été mesurée pour les

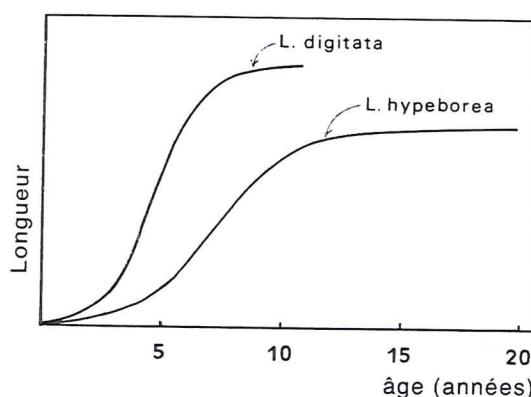


Figure 59. Courbes schématiques comparées, montrant la croissance pluriannuelle de *Laminaria hyperborea* et de *L. digitata* à Breiðafjörður.

Schematic comparison of the perennial growth of *Laminaria hyperborea* and of *L. digitata* in Breiðafjörður.

trois premières années de son existence (Smith 1985).

En France la croissance des stipes de *L. digitata* de l'étage littoral est la plus importante au cours de la troisième année de leur vie alors que la croissance continue au moins jusqu'à quatre ans. A ce moment les stipes ont de 30 à 35 cm de longueur (Pérez 1969a). Toutefois les plus grandes plantes de *L. digitata*, mesurant 75 cm de longueur, ont été trouvées dans l'étage infralittoral (Pérez 1969b). Au Canada, les stipes de *L. digitata* atteignent une longueur de 50 cm après 3 ans de croissance (Smith 1985). En Finmark, sur la côte nord de la Norvège, Grenager (1956) a mesuré des exemplaires de *L. digitata* beaucoup plus longs, semblables à ceux trouvés à Breiðifjörður, pourvus d'un stipe de 290 cm. Ceci montre que, comme chez *L. hyperborea*, les individus de *L. digitata* deviennent nettement plus grands vers la limite nord de leur aire de répartition géographique que plus au sud.

La croissance moyenne annuelle de la longueur des stipes de *L. digitata* en Islande est d'ailleurs à peu près deux fois supérieure à celle mesurée en France, soit 25 à 40 cm par an (fig. 37) contre environ 15 cm au maximum en France (calculée d'après la fig. 6 de Pérez 1969a). Ce sont donc ces deux phénomènes, la croissance plus active et la longévité plus étendue des populations nordiques, qui sont responsables de la grande taille de *L. digitata* comparativement à ce qui s'observe dans les populations plus méridionales.

La croissance annuelle, pendant la phase de croissance rapide, semble être à peu près la même chez les deux espèces *L. hyperborea* et *L. digitata*, en France (cf. Pérez 1969a et Sheppard *et al.* 1978); en Islande, par contre, il y a une différence nette quant à la croissance chez les deux espèces d'après nos estimations sur des Laminaires prélevées. Cette différence est confirmée par les résultats obtenus par les mesures de la croissance des plantes suivie *in situ* à Breiðifjörður (cf. chap. 9). En effet ces mesures indiquent que la vitesse de croissance des jeunes individus de *L. hyperborea* à 6 m à Langey n'était à peu près que la moitié de

celle de *L. digitata* mesurée à la même profondeur à Fagurey.

Il y a une différence de longueur des stipes de *L. hyperborea* dans les deux localités Oddbjarnarsker et Langey. Les stipes sont, en général, plus grands dans la localité semi-exposée de Langey que dans la localité très exposée d'Oddbjarnarsker. Une comparaison montre qu'à faible profondeur la longueur des stipes des plantes adultes est significativement plus élevée à Langey qu'à Oddbjarnarsker. Cette différence peut être attribuée à la différence de l'agitation des eaux entre ces deux localités.

Il est peu probable que l'agitation de l'eau exerce des effets négatifs sur la croissance des plantes. Il est plus probable que les stipes les plus grands, ayant la croissance la plus forte sont arrachés sélectivement du substrat de façon à ce que la taille moyenne des stipes qui restent sur le fond soit réduite. Ceci peut donner la fausse impression que la croissance est plus lente et que celle-ci s'arrête, à une taille plus réduite dans ces endroits battus que dans ceux qui sont plus abrités. Le même effet se manifeste si l'on compare les algues des différentes profondeurs dans la localité battue où l'effet des vagues diminue avec la profondeur. La longueur moyenne des stipes des plantes adultes à 9 m et 16 m de profondeur à Oddbjarnarsker est significativement plus grande que celle des Laminaires à 0 et 3 m.

Sur la côte ouest de la Norvège (Kain 1967), et en Écosse (Kain 1977) il a également été constaté que les individus de *L. hyperborea* ont des stipes plus courts dans des localités battues que dans celles qui sont abritées. A l'île de Man en Angleterre, Kain (1967) a, par contre, trouvé que les algues de cette espèce étaient plus grandes dans des lieux battus que dans des endroits abrités. Cependant à l'île de Man il n'existe pas d'endroits très battus (Kain 1977) et l'effet réducteur des vagues ne semble donc pas se manifester sauf dans des localités extrêmement battues comme à Oddbjarnarsker.

Il existe une tendance générale à la diminution de la taille de la lame avec la profondeur chez *L. hyperborea*. Contrairement aux

stipes, cette tendance se manifeste aussi dans la localité très battue d'Oddbjarnarsker. En fait, la variation du poids des lames se comporte de la même façon qu'on pouvait le supposer en tenant compte de la diminution de la lumière avec la profondeur (cf. chapitre 3). Le poids des lames diminue plus vite avec la profondeur à Langey qu'à Oddbjarnarsker ce qui est en accord avec la diminution plus rapide de la lumière avec la profondeur à Langey (fig. 7). L'explication la plus plausible de cette différence entre la variation de la taille des stipes et celle des lames avec la profondeur dans la localité exposée tient au fait que les lames sont annuelles tandis que les stipes sont pérennes. Pendant la mauvaise saison en hiver, lorsque sévissent souvent des tempêtes et quand les vents de force élevée sont les plus fréquents, la lame est encore de taille réduite et reste relativement petite jusqu'au printemps (cf. chap. 9) quand les vents forts deviennent moins fréquents (cf. Eyþórsson et Sigtryggsson 1971) et la mer, par conséquent, plus calme. Au cours du printemps et au début de l'été, la mer reste relativement calme, même dans les localités battues; la lame peut alors profiter au maximum de la lumière, pendant les longs jours d'été, pour son développement. Par conséquent, là où l'éclairement est le plus fort, la lame devient la plus grande. Le stipe, par contre, est exposé à l'agitation de l'eau toute l'année et en particulier pendant les tempêtes d'hiver; les plus grands d'entre eux sont sélectivement ar-

rachés du substrat. Il n'y a donc aucun rapport, chez les plantes adultes, entre la longueur des stipes et les lames qui sont formées, comme cela a d'ailleurs été décrit dans le chapitre précédent.

A Fagurey, la localité la plus protégée, mais en même temps baignée par un courant de marées particulièrement fort, les sujets de *L. digitata* sont les plus grands aux profondeurs intermédiaires. En considérant la diminution de la lumière avec la profondeur, on pourrait envisager que les meilleures conditions pour le développement des plantes se trouvent à faible profondeur, comme à Skarð. Que ce ne soit pas le cas peut s'expliquer par le fait qu'à faible profondeur à Fagurey, les algues sont arrachées de leur substrat par la glace de mer flottante portée par le courant. Cette glace, lorsqu'elle commence à fondre et à se morceler au début du printemps, en mars-avril, est prise par la marée montante dans les estuaires à la tête de la baie. La lame de *L. digitata*, déjà bien développée à cette époque est donc facilement enlevée par la glace. Pendant les trois hivers où nous avons fréquenté les quatre localités, c'est seulement à Fagurey et à Skarð que des glaces flottantes en dérive ont été notées et surtout à Fagurey. La vitesse de croissance des stipes âgés de 3 à 6 ans est la plus élevée à 3 m de profondeur. Mais, par contre, à ce niveau le nombre de plantes dans chaque classe d'âge diminue très vite avec l'âge.

11. Production

INTRODUCTION: HISTORIQUE ET CRITIQUE MÉTHODOLOGIQUE

Par production il faut entendre la quantité de matière vivante élaborée dans un temps donné sur une certaine superficie (Bourlière et Lamotte 1978), alors que la productivité, souvent confondue avec ce terme, représente la capacité de produire par unité de temps (Bougis 1974).

La production chez les Laminaires a été étudiée dans de nombreuses populations pendant ces dernières années (Kain 1979 pour les études faites avant 1978; Gerard et Mann 1979; Chapman et Lindley 1980; Anderson *et al.* 1981; Smith *et al.* 1983; Druehl 1984; Dunton 1984; Kirkman 1984; Wheeler *et al.* 1984; Gendron 1985; Wheeler et Druehl 1986). Deux méthodes fondamentalement différentes ont été utilisées pour l'estimation de la production chez les Laminaires. Il s'agit d'une part de l'évaluation de la photosynthèse ("méthode photosynthétique"), soit par la méthode d'oxygène, soit par celle du radiocarbone (^{14}C), et d'autre part, des évaluations de la biomasse produite ("méthode par biomasse").

La méthode photosynthétique nécessite généralement une instrumentation compliquée permettant la culture des plantes et la mesure de la libération de l'oxygène ou l'incorporation de ^{14}C dans le tissu végétal. Ces mesures ont été faites soit *in situ* avec des fragments de thalles, dans des petits récipients (Drew 1972; Johnston *et al.* 1977) soit avec des plantes entières dans des incubateurs appropriés (Hatcher *et al.* 1977). Des mesures de courte durée de la photosynthèse des Laminaires ont aussi été effectuées au laboratoire avec des morceaux de plantes vivantes (King

et Schramm 1976; Drew 1983a et b; Smith *et al.* 1983; Druehl 1984; Wheeler *et al.* 1984; Wheeler et Druehl 1986). Il s'avère que cette méthode présente de nombreux inconvénients (Johnston *et al.* 1977; Drew 1983b). Les plus importants sont les suivants:

— Les prélèvements de fragments de lames et les lésions qui en résultent conduisent à une forte augmentation de la respiration introduisant ainsi une source d'erreurs importante (Hatcher 1977).

— Les différentes parties de la lame n'ont pas le même pouvoir de production (Willenbrink *et al.* 1975; King et Schramm 1976), ce qui complique l'interprétation des résultats obtenus en laboratoire, le plus souvent avec des morceaux de la partie basale de la lame, et leur généralisation à la production des plantes entières dans la nature.

— Les mesures de la photosynthèse *in situ* sont nécessairement faites dans un volume réduit et enfermé diminuant l'effet du mouvement de l'eau, ce qui représente également une source d'erreur.

— La manipulation qui consiste à détacher la plante de son substrat et à l'amener à la surface peut diminuer la croissance de la plante (Gerard et Mann 1979).

— Au laboratoire la photosynthèse est le plus souvent mesurée sous un éclairage à saturation, à une température donnée. Pour utiliser les résultats dans le calcul de la production dans la nature, il faut tenir compte de l'influence de la variation de ces facteurs.

— Les mesures sont faites sur des morceaux de tissu ou sur des plantes entières sélectionnées et peu nombreuses qui, à cause des variations entre les individus, ne sont pas représentatives de la totalité de la population.

— Les mesures *in situ* sont presque toujours effectuées dans des jours de mer calme ce qui ne représente pas totalement la situation réelle dans la nature.

Dans certains cas, les estimations de la production ont été faites pour une même région à la fois par évaluation de la photosynthèse et par des méthodes basées sur la croissance; dans ce cas, la première méthode a donné des valeurs inférieures à celles obtenues par la seconde (Hatcher *et al.* 1977, Gerard et Mann 1979, Smith 1988).

Les méthodes plus directes, qui ont été utilisées pour estimer la production des espèces de la section *simplices* du genre *Laminaria*, ont consisté à mesurer la croissance de la lame au cours de l'année sur des plantes marquées sur place. La totalité de cette croissance donne la production annuelle de tissu. Cette méthode présente surtout des difficultés quant à la conversion des résultats: passage de la croissance en longueur de la lame à la production en poids. Mann (1972b) a utilisé la relation longueur/poids des lames de l'ensemble des plantes pour cette conversion. La méthode comporte des inconvénients; le rapport longueur/poids obtenu pour l'ensemble des plantes est une relation exponentielle, c'est-à-dire que le poids de la lame augmente de façon exponentielle avec la longueur. Il existe une usure apicale très importante chez les plantes étudiées par Mann (1972b), ce qui confère une allure exponentielle à la courbe obtenue; la méthode donne pour cette raison une surestimation de la production. En essayant de diminuer la première source d'erreur, Mann *et al.* (1979) travaillant alors sur *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenf. en Afrique du Sud, ont converti l'augmentation de la longueur en production en poids en supposant une relation linéaire entre la longueur et le poids égale au rapport poids/longueur qui existait dans la population lors de la mesure initiale. Cette méthode n'est pas plus satisfaisante car elle ne donne pas des résultats très différents des ceux de la première méthode et, comme elle, elle surestime la production et ne tient pas compte de l'usure apicale de la lame (Gendron 1985). Une deuxième source

d'erreur de la méthode de Mann réside dans l'appréciation de la mortalité des plantes résultant de la difficulté de déterminer correctement l'âge des individus de l'espèce étudiée.

Une méthode totalement différente a été proposée ensuite par Mann et Kirkman (1981) pour *Ecklonia radiata* (Turn.) J. Ag. en Australie. Ces auteurs ont calculé la production en multipliant la croissance de la lame exprimée en centimètres, par le poids moyen de celle-ci par centimètre, dans la région de la lame où le poids par longueur de la lame est le plus élevé. La lame est coupée transversalement en segments larges d'un centimètre, qui seront ensuite pesés individuellement, ce qui permet d'établir la distribution de la biomasse le long de la lame. Mann et Mann (1981) ont suggéré que cette méthode est universellement applicable aux Laminaires. L'inconvénient de la méthode est qu'il est nécessaire de marquer un grand nombre de plantes pour que les différents stades de la population soient représentés; de plus il faut sacrifier les algues et marquer un nouveau lot lors de chaque mesure. La méthode suppose qu'il n'y a pas de changement de forme de la base de la lame entre la date de marquage et la date de récolte ce qui nécessite des mesures assez fréquentes (cf. Cosson 1967) au moins au cours de la période de croissance active.

Pour les Laminaires annuelles, la biomasse maximale à la fin de la période de croissance peut être utilisée directement comme expression de la production annuelle (Kain 1979). Cette méthode a été utilisée pour les populations de *Saccorhiza polyschides* en Espagne (John 1971) et de *Laminaria religiosa* au Japon (Sakai 1977).

Chez quelques espèces pérennes à croissance fortement saisonnière chez lesquelles la totalité ou la quasi-totalité des tissus de l'année sont produites pendant une période limitée, comme on l'a montré pour *Laminaria hyperborea* et *L. digitata* (cf. chap. 9), on peut calculer la production annuelle à partir de la biomasse présente à la fin de la période annuelle de croissance. La méthode ne convient que pour peu d'espèces, à croissance saisonnière marquée, et chez lesquelles on peut dé-

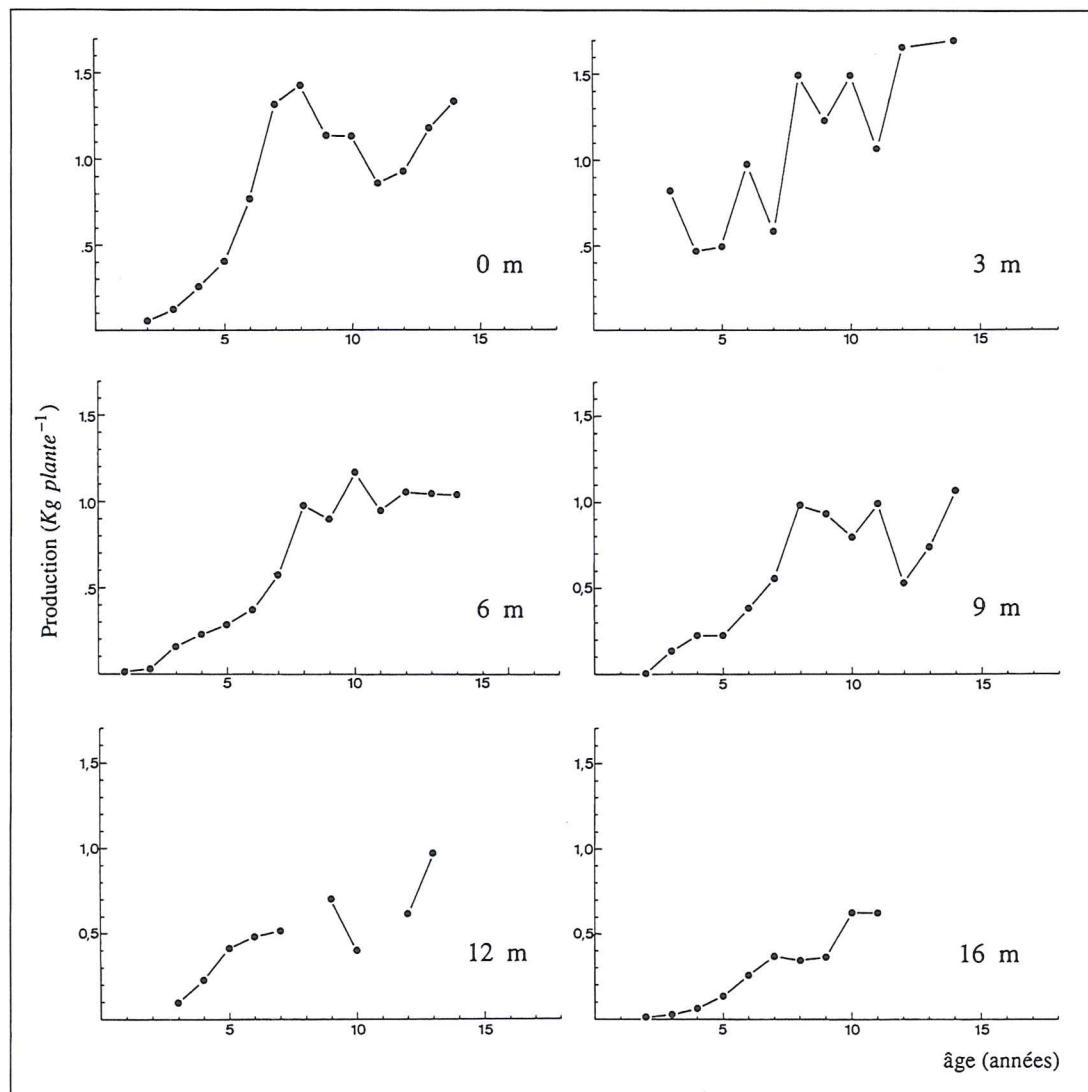


Figure 60. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; production moyenne annuelle par individu en fonction de l'âge.

Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea à Oddbjarnarsker: mean annual production per individual as a function of age. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

terminer l'âge des individus. C'est la méthode d'étude de la production, la plus directe et la plus simple. Elle n'exige aucune présupposition des facteurs liés au développement de la plante ni des conditions de l'environnement. Cette méthode donne la production nette et est nécessairement une sous-estimation parce

qu'elle ne tient pas compte de la perte de tissu au cours de l'année précédant les mesures, par broutage, érosion des lames et même de la perte de plantes entières. Cette méthode a été utilisée antérieurement pour déterminer la production annuelle chez *L. hyperborea* (Bellamy *et al.* 1968; Jupp et Drew 1974; Kain

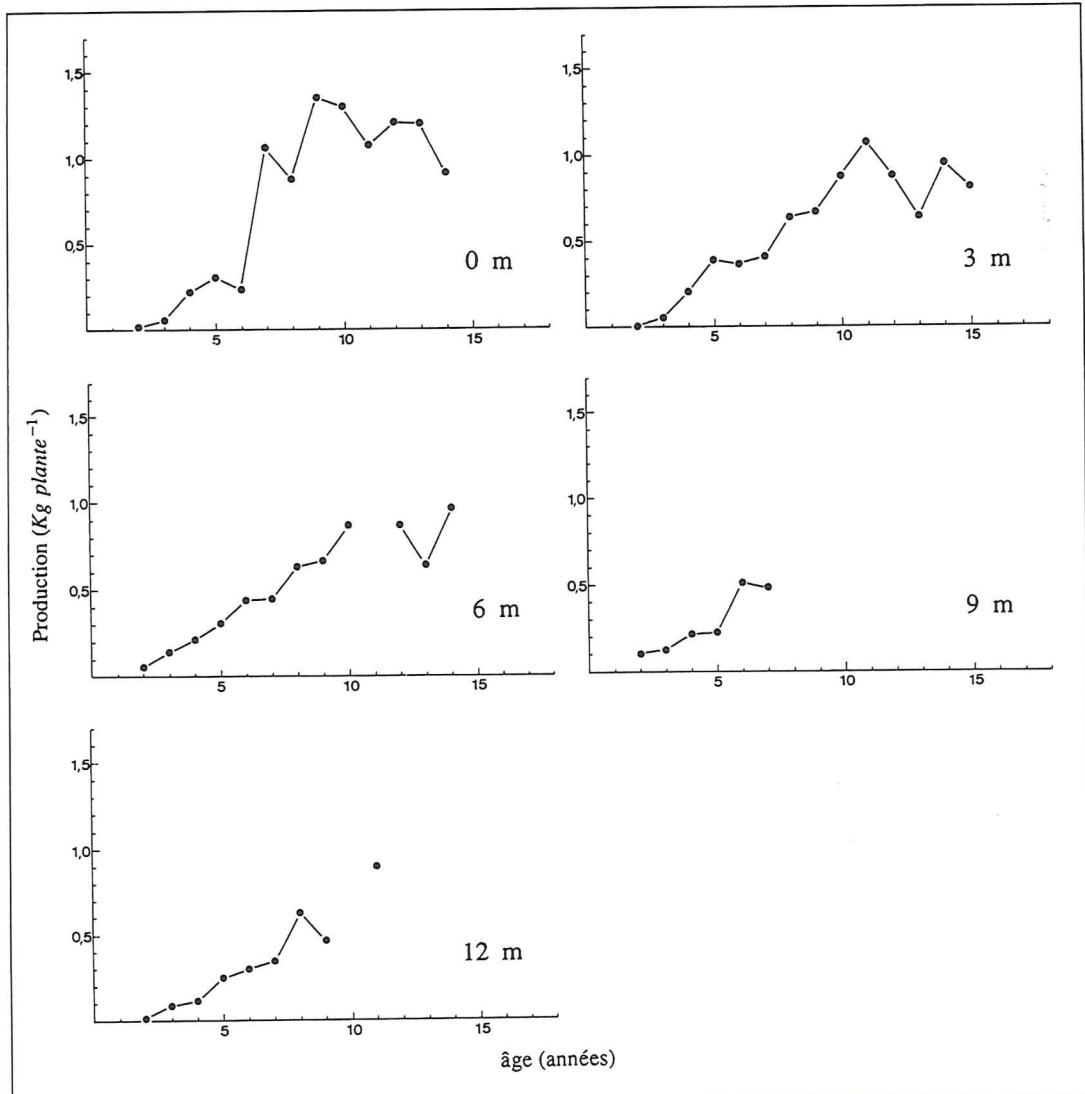


Figure 61. *Laminaria hyperborea* à Langey; production moyenne annuelle par individu en fonction de l'âge. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.
Laminaria hyperborea at Langey: mean annual production per individual as a function of age. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

1975, 1977; Sheppard *et al.* 1978) et *L. ochroleuca* (John 1971).

Dans le but de déterminer la production annuelle chez *L. hyperborea* et *L. digitata* en Islande, nous nous sommes inspiré de la méthode directe en calculant la production à partir de la matière végétale produite par chaque

plante pendant une période de croissance annuelle. Les plantes ont été récoltées pour les mesures vers la fin de leur période de croissance, en juillet et août (cf. chap. 9).

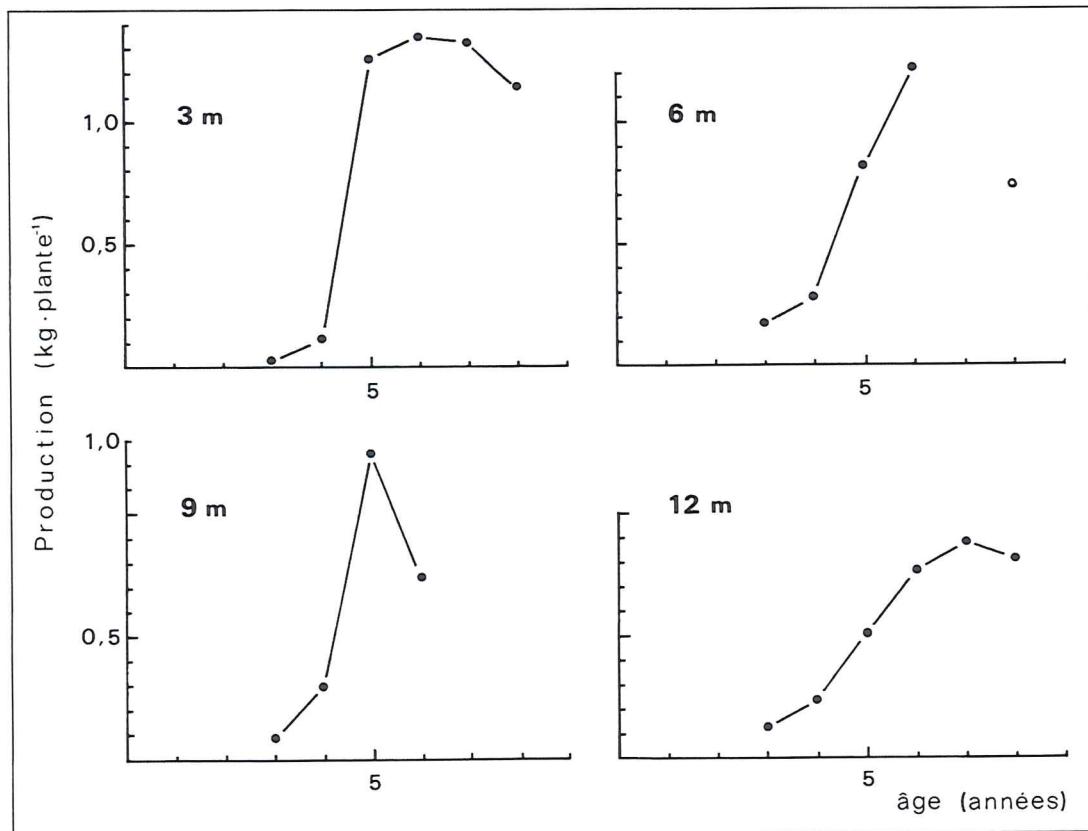


Figure 62. *Laminaria digitata* à Skarð; production moyenne annuelle par individu en fonction de l'âge. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Skarð: mean annual production per individual as a function of age. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

RÉSULTATS

Les études de la production des Laminaires, dans diverses localités de Breiðifjörður, ont porté sur la production annuelle par plante, par classe d'âge, par unité de surface du fond et par biomasse; la production est exprimée en poids de matière fraîche (PF), sauf autrement précisé.

Production annuelle par individu

La production annuelle par individu représente l'augmentation, au cours de l'année précédant la récolte, du poids des parties pérennes, c'est-à-dire le stipe et les haptères, auquel s'ajoute le poids de la lame qui a été

renouvelée au cours de l'année. La production de la lame est de loin la plus importante.

Laminaria hyperborea. La production moyenne par individu de *L. hyperborea* (fig. 60 et 61) augmente de l'âge de 3 ou 4 ans jusqu'au maximum à l'âge de 8, 9 ou 10 ans suivant la profondeur. Mais au-delà de cet âge, la production devient stable, ou comme c'est parfois le cas, diminue pour plus tard se niveller.

Dans les deux localités dominées par *L. hyperborea*, à Oddbjarnarsker et Langey, la production moyenne annuelle des plantes adultes, c'est-à-dire de plus de 10 ans, dimi-

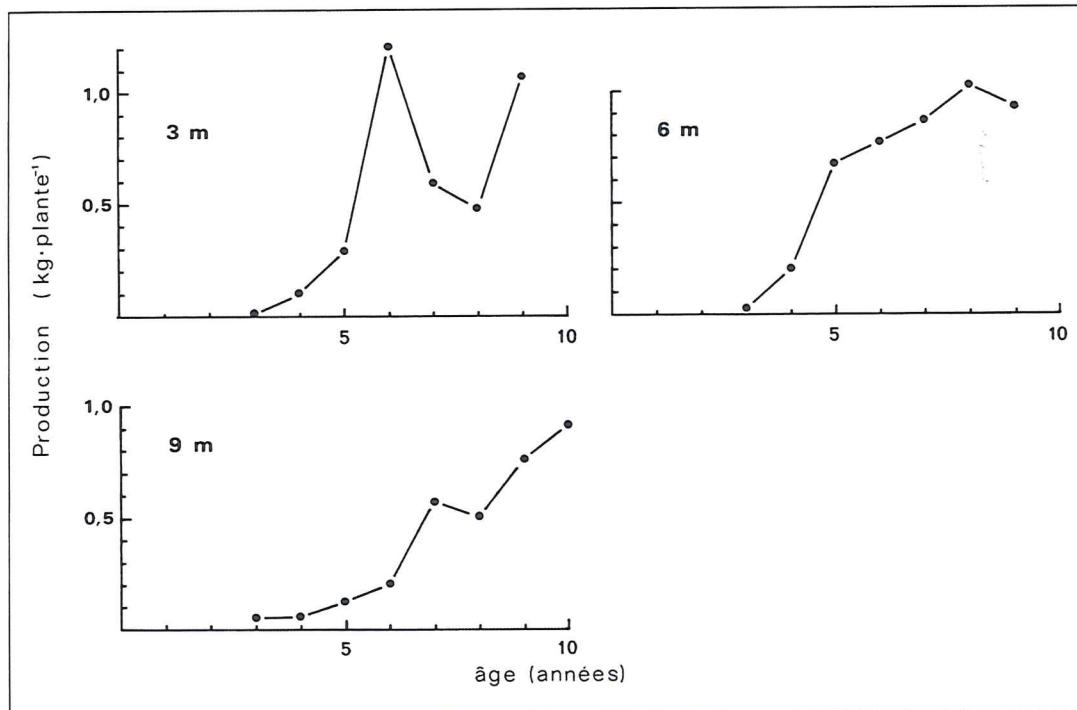


Figure 63. *Laminaria digitata* à Fagurey; production moyenne annuelle par individu en fonction de l'âge. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Fagurey: mean annual production per individual as a function of age. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

nue avec la profondeur. Dans la localité exposée d'Oddbjarnarsker (fig. 60) cette production est d'environ 1,4 à 1,5 kg (PF) en moyenne par plante à 0 et 3 m de profondeur. A 6 et 9 m elle est de 1 kg et à 12 et 16 m la production moyenne des plantes adultes de *L. hyperborea* se situe autour de 0,5 kg par an.

Dans la localité semi-exposée de Langey (fig. 61), la production moyenne annuelle des adultes de *L. hyperborea* diminue aussi progressivement avec la profondeur. Elle s'élève à environ 1,4 kg à 0 m et descend jusqu'à environ 0,5 kg par an, à 9 et 12 m de fond.

En comparant les deux localités où domine *L. hyperborea* (fig. 60 et 61), on voit que la production annuelle par plante adulte diminue nettement plus vite avec la profondeur dans la localité semi-exposée de Langey que dans la localité exposée d'Oddbjarnarsker.

Laminaria digitata. A Skarð (fig. 62) la production moyenne des plantes adultes, c'est-à-dire de plus de 6 ans, est la plus importante à 3 m de profondeur soit environ 1,3 kg par an. La production reste relativement élevée à 6 et 9 m avec une production de 1,2 kg par plante par an alors qu'à 12 m, à la limite inférieure de l'étage des Laminaires, la production n'atteint que 0,8 kg par an.

A l'île de Fagurey (fig. 63), la production des plantes adultes est, comme dans les autres stations, la plus élevée à des profondeurs faibles. En général, la production par plante adulte est beaucoup plus élevée à Fagurey qu'à Skarð. La production moyenne annuelle des adultes y est 2,0 kg et 1,9 kg par plante respectivement à 3 et 6 m de profondeur, et 1,4 kg par plante pour 9 m de profondeur. A Fagurey, on constate que la production maxi-

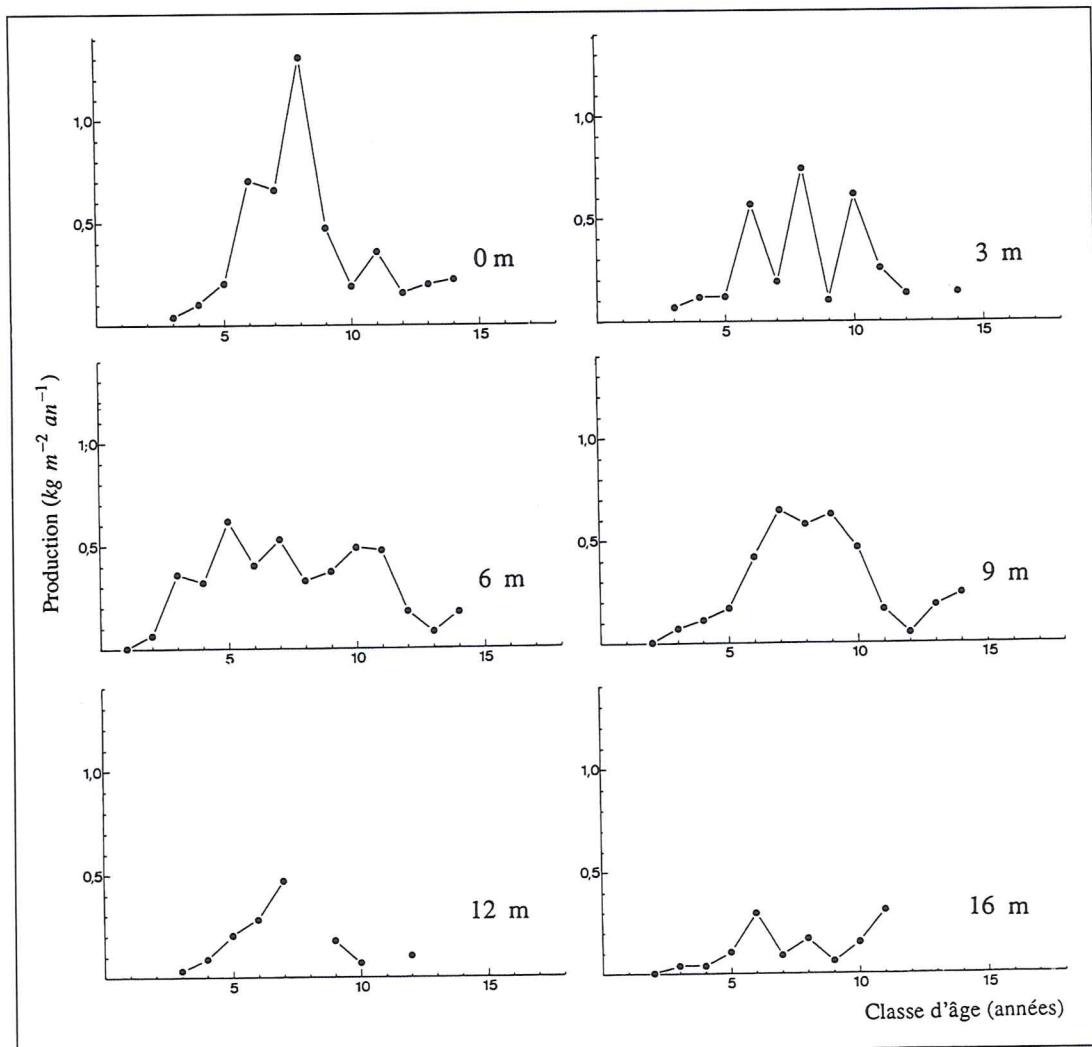


Figure 64. *Laminaria hyperborea* à Oddbjarnarsker; production moyenne annuelle par classe d'âge. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Oddbjarnarsker: mean annual production per age class. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

male tend à se trouver chez des plantes de plus en plus âgées et à des profondeurs de plus en plus grandes.

Production annuelle par classe d'âge

Pour apprécier la production par classe d'âge nous nous sommes servi de la production annuelle moyenne par plante présentée

ci-dessus et les données sur la structure d'âge des population, exposée dans le chapitre 8. En multipliant la production moyenne par plante avec l'effectif de la classe d'âge correspondante par m^2 on obtient la contribution de chaque classe dans la production de la population par surface du fond (cf. chap. 2, p. 19).

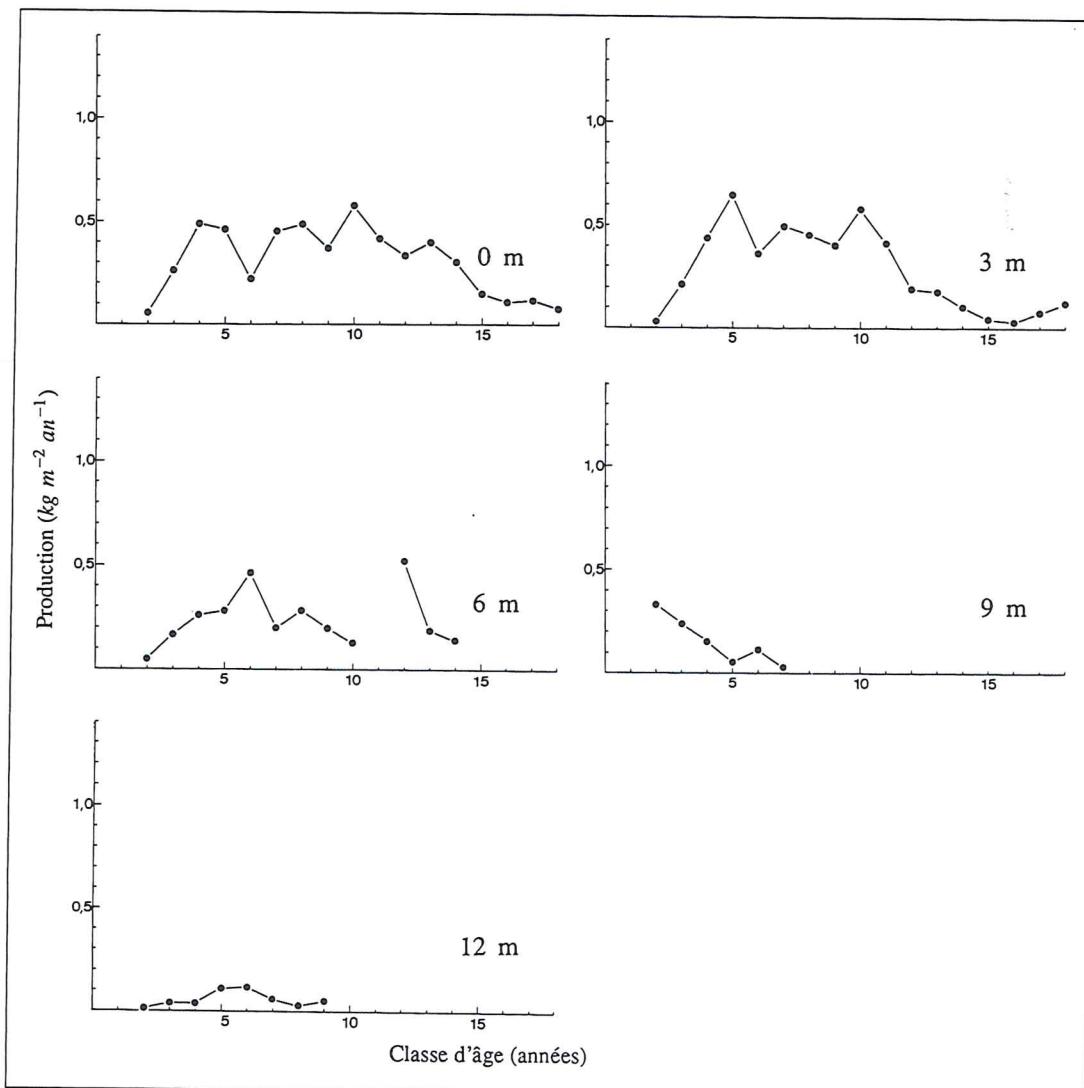


Figure 65. *Laminaria hyperborea* à Langey; production moyenne annuelle par classe d'âge. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria hyperborea at Langey: mean annual production per age class. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

Laminaria hyperborea. A Oddbjarnarsker, (fig. 64) la production annuelle des plantes âgées de 5 à 8 ans dépasse celle des autres classes d'âge. La production annuelle maximale représente 1,3 kg de poids frais par m^2 pour l'ensemble des plantes de 8 ans à 0 m de profondeur. Dans les profondeurs plus

grandes, de 6 à 9 m, les classes d'âge les plus productives donnent de 0,6 à 0,7 kg m^{-2} par an. Généralement les plantes de 5 à 11 ans fournissent environ 80 % de la production totale à Oddbjarnarsker.

A Langey (fig. 65), la plus forte contribution à la production est celle des plantes âgées

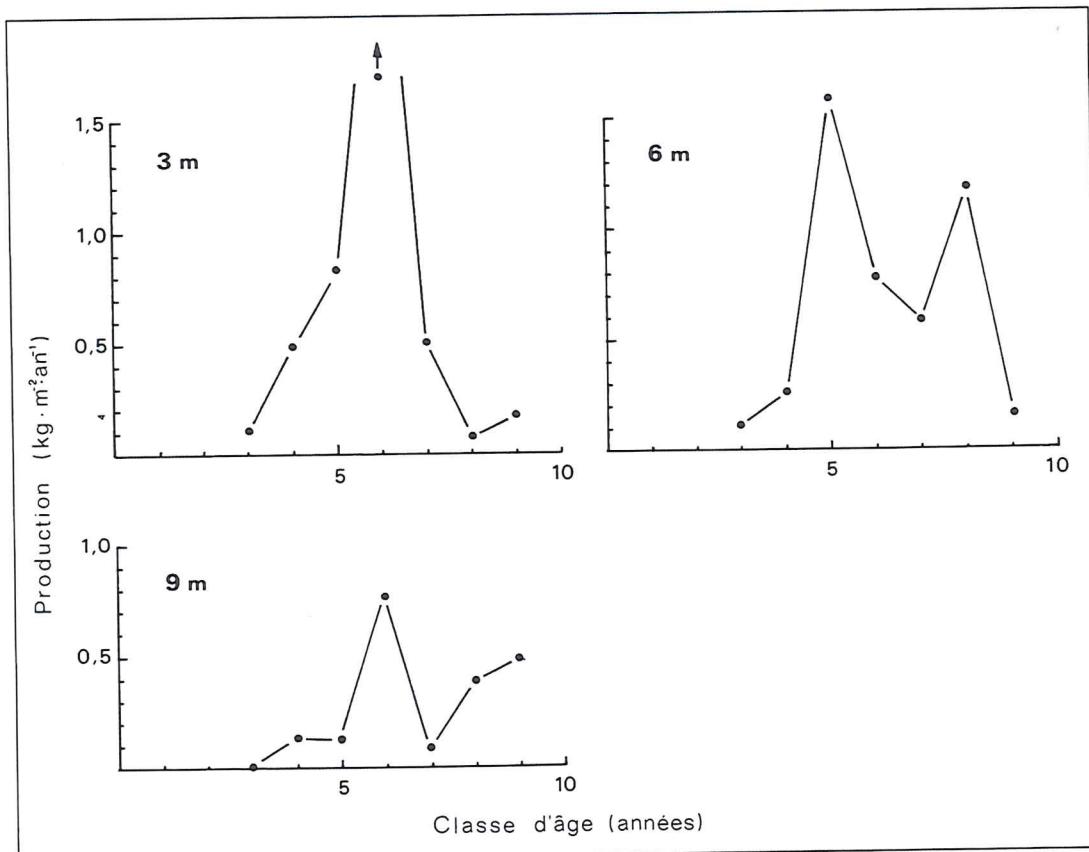


Figure 66. *Laminaria digitata* à Fagurey; production moyenne annuelle par classe d'âge. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Fagurey: mean annual production per age class. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

de 4 à 12 ans. La production maximale par classe d'âge est de l'ordre de $0,6 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ pour les plantes de 10 ans vivant à 0 m, et pour celles de 5 ans à 3 m de profondeur. De 0 à 6 m de profondeur, ce sont les classes d'âge de 4 à 11 ans qui produisent 80 % de la biomasse. À Langey, à 9 et 12 m et à Oddbjarnarsker à 12 et 16 m, la production annuelle par classe d'âge est peu élevée à cause d'une faible densité de la population et d'une production individuelle réduite (fig. 64 et 65).

Laminaria digitata. À Fagurey (fig. 66), à 3 m, les plantes de 6 ans sont celles qui contribuent le plus à la production totale, en fournissant

environ $2,5 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et 80 % de la production totale à cette profondeur sont fournis par les plantes de 4 à 7 ans. À 6 m, où les plantes de 5 ans ont la production par plante la plus élevée, 80 % de la production sont répartis entre les classes d'âge de 5 à 8 ans; dans la station la plus profonde à Fagurey, à 9 m de profondeur, la participation des plantes de 7 ans à la production est la plus forte; ici les plantes de 6 à 10 ans représentent plus de 80 % à la production annuelle de la population par m^2 .

À Skarð (fig. 67), la production selon l'âge atteint son maximum chez les plantes de 6 ans pour toutes les profondeurs, alors que la con-

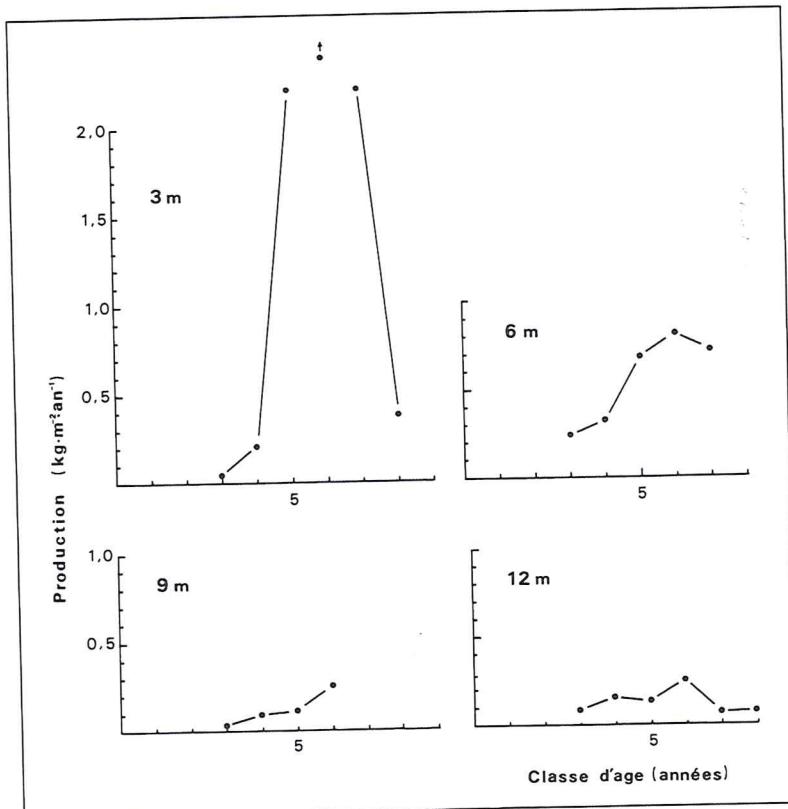


Figure 67. *Laminaria digitata* à Skarð; production moyenne annuelle par classe d'âge. Sur chaque graphique la profondeur correspondante est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

Laminaria digitata at Skarð: mean annual production per age class. On each figure the corresponding depth is given in meters below chart datum.

tribution des autres classes varie beaucoup. A 3 m, ce sont les classes d'âge de 5, 6 et 7 ans qui fournissent environ 80 % de la totalité de la production tandis qu'à 6, 9 et 12 m, ce sont les classes de 4 à 7 ans qui donnent ensemble le même pourcentage. A 3 m et 9 m, les plantes de 6 ans participent pour plus de la moitié à la production totale.

La production des populations

Laminaria hyperborea. La production de *L. hyperborea* diminue en descendant vers les profondeurs (fig. 68a). A Oddbjarnarsker, la production annuelle est presque de 5 kg m^{-2} au niveau de la marée basse, elle diminue très peu et irrégulièrement jusqu'à 9 m où la production est de $4,5 \text{ kg m}^{-2}$ par an. Au-delà de 9 m la production diminue plus vite pour devenir très faible ($0,1 \text{ kg}$) à 19 m. A Langey, la production à 0 et 3 m est un peu plus élevée

qu'à Oddbjarnarsker, dépassant dans cette dernière localité nettement $5 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$; par contre, elle diminue plus vite avec la profondeur à Langey qu'à Oddbjarnarsker (fig. 68a). A 12 m, la production annuelle à Langey est descendue à $0,8 \text{ kg m}^{-2}$.

Laminaria digitata. A Fagurey (fig. 68b), la production de *L. digitata* est semblable à 3 et 6 m de profondeur, soit $4,6 \text{ kg m}^{-2}$ par an, puis chute jusqu'à la moitié à 9 m, soit $2,3 \text{ kg m}^{-2}$ par an. A Skarð, on trouve la production la plus élevée de toutes les stations étudiées à 3 m de profondeur, la production annuelle étant de $10,5 \text{ kg m}^{-2}$ (fig. 68b). Elle descend jusqu'à $2,1 \text{ kg}$ à 6 m; à 9 et 12 m elle devient respectivement $0,5$ et $0,8 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

Production par biomasse

Par la notion production par biomasse (P/B) nous voulons exprimer le taux de renouvellement

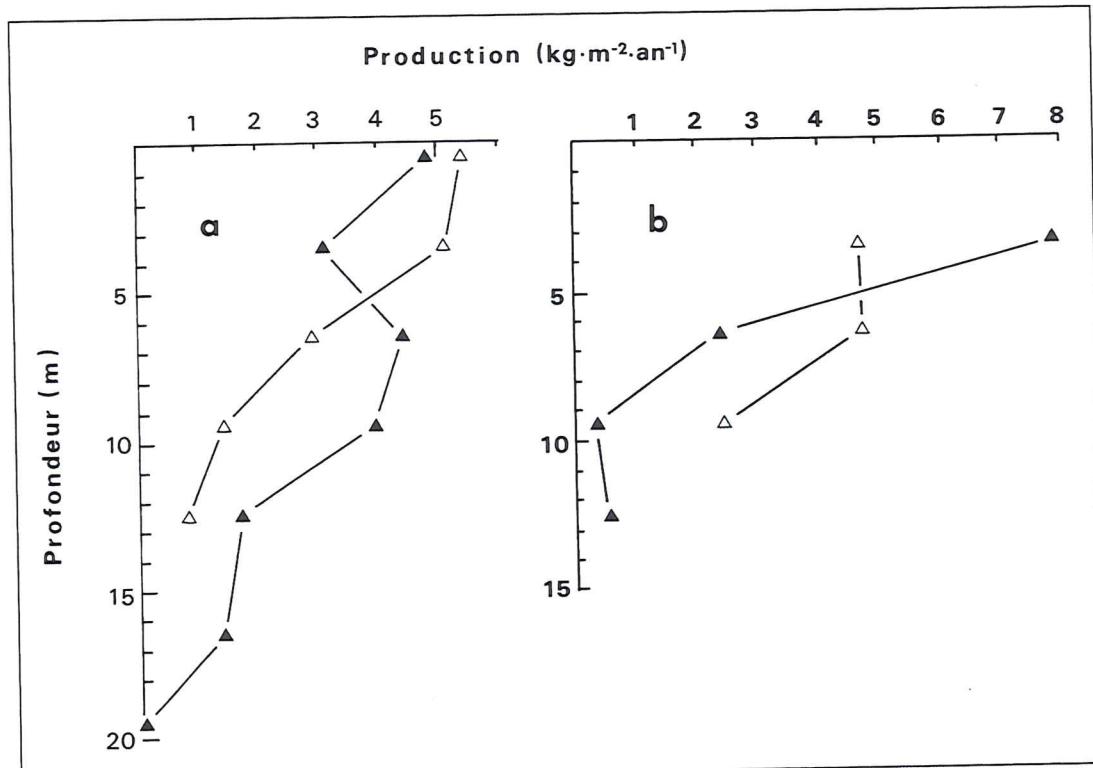


Figure 68. a). *Laminaria hyperborea* à Langey (Δ) et à Oddbjarnarsker (\blacktriangle); b) *Laminaria digitata* à Fagurey (Δ) et à Skarð (\blacktriangle); production moyenne annuelle des populations en fonction de la profondeur. La production est calculée à partir des Laminaires récoltées sur 6 cadres de 3 m^2 pour Langey mais 2 m^2 pour les autres stations à chaque profondeur échantillonnée. Les profondeurs sont indiquées en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques.

a) *Laminaria hyperborea* at Langey (Δ) and Oddbjarnarsker (\blacktriangle); b) *Laminaria digitata* at Fagurey (Δ) and Skarð (\blacktriangle); mean annual production of the populations as a function of depth. The production is calculated on the basis of Laminarians collected from within 6 squares at each depth. The squares were of 3 m^2 for Langey but 2 m^2 for the other localities. The depth is given in meters below chart datum.

ment de la matière vivante en accord avec la définition donnée par Bourlère et Lamotte (1978). Dans notre travail le rapport est obtenu simplement en divisant la production en kg de matière fraîche par m^2 par an avec la biomasse en kg de matière fraîche par m^2 . Dans le chapitre 7 nous avons montré la biomasse des différentes stations et aux différentes profondeurs.

Laminaria hyperborea. Sur la figure 69a, on voit qu'à Oddbjarnarsker, la production par biomasse (P/B) de *L. hyperborea* diminue avec la profondeur; de 0,73 à 0 m, le rapport

descend jusqu'à 0,57 à 16 m. À Langey, le rapport P/B passe de 0,62 à 0 m à 0,52 à 9 m de profondeur et c'est à 12 m que le rapport P/B y est le plus élevé (0,68). Les stipes y sont de taille très réduite par rapport aux lames ce qui donne ce rapport élevé. La pente de la droite de P/B par rapport à la profondeur, obtenue par régression linéaire, est à peu près la même dans les deux localités de *L. hyperborea*; cependant à Langey les valeurs sont généralement plus basse qu'à Oddbjarnarsker (fig. 69a). À Langey, à 12 m, le rapport P/B s'écarte nettement de cette droite, et ne tient pas compte de cette valeur.

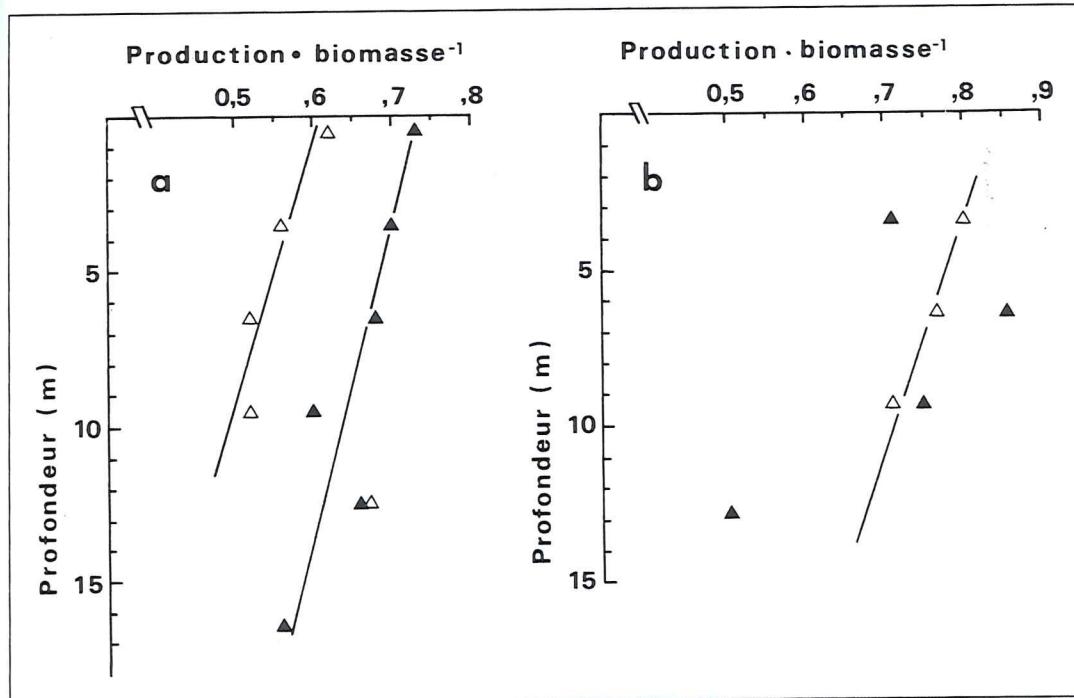


Figure 69. Production par biomasse (P/B) ou taux de renouvellement de matière vivante; a) *Laminaria hyperborea* à Langey (Δ) et à Oddbjarnarsker (\blacktriangle); b) *Laminaria digitata* à Fagurey (Δ) et à Skarð (\blacktriangle), en fonction de la profondeur qui est indiquée en mètres au-dessous du zéro des cartes nautiques. Les droites de régression sont figurées pour Oddbjarnarsker, Langey (12 m exclue) et Fagurey, mais non pour Skarð.

Production per biomass (P/B) or the renewal rate of living material; a) *Laminaria hyperborea* at Langey (Δ) and Oddbjarnarsker (\blacktriangle); b) *Laminaria digitata* at Fagurey (Δ) and Skarð (\blacktriangle), as a function of depth which is given in meters below chart datum. The regression lines are given for Oddbjarnarsker, Langey (12 m excluded) and Fagurey, but not for Skarð.

Laminaria digitata. A Fagurey, le rapport P/B est de 0,80 à 3 m de profondeur; il diminue régulièrement ensuite et descend jusqu'à 0,77 à 6 m et 0,71 à 9 m (fig. 69b). La pente de la droite de régression du rapport P/B en fonction de la profondeur chez *L. digitata* à Fagurey est la même que celle obtenue pour les deux stations de *L. hyperborea*; cependant la droite de régression pour le rapport P/B de *L. digitata* se situe à un niveau supérieur (fig. 69b). A Skarð, ce rapport varie irrégulièrement avec la profondeur; il est le plus élevé à 6 m soit 0,87, et le plus faible, 0,50, à 12 m.

DISCUSSION

La production chez les Laminaires est maximale près de la surface et diminue avec la profondeur dans toutes les localités étudiées. Partout, sauf dans la localité de Skarð, cette diminution se fait tout d'abord lentement aux faibles profondeurs mais une chute se produit à une profondeur plus importante. A Oddbjarnarsker, la plus exposée des localités étudiées, il y a une diminution très lente de 0 jusqu'à 9 m après quoi la production baisse plus vite pour s'arrêter à 20 m. C'est le contraire de ce que l'on pourrait penser en tenant compte de l'atténuation logarithmique de la lumière (cf. chap. 3). L'éclairement de saturation pour la photosynthèse des sporophytes de

Laminaria digitata et de *L. hyperborea* se situe, en général, entre 20 et 30 W m⁻² (correspondant à environ 100–150 μ E m⁻² s⁻¹) (Lüning 1979, Drew 1983a). En Islande, il est très rare que l'éclaircissement dépasse cette valeur au-dessous de 3 m de profondeur, même à midi lors du solstice d'été sous ciel dégagé (voir ch. 3). De plus, à Oddbjarnarsker, le rapport production/biomasse diminue régulièrement avec la profondeur, indiquant qu'il n'y a pas d'inhibition de la photosynthèse par un trop fort éclaircissement.

La biomasse ne change pratiquement pas avec la profondeur dans la partie supérieure de l'étage infralittoral dans une localité donnée (cf. chap. 7), et elle suit une distribution bathymétrique semblable à celle de la production; il est donc probable que c'est la biomasse réduite qui limite la production à faible profondeur dans la plupart des localités étudiées.

On peut expliquer la présence de faibles biomasses par l'effet destructif des vagues; ces dernières enlèvent une grande partie de la biomasse produite, laissant très peu de plantes adultes à production élevée. Cet effet est particulièrement prononcé à Oddbjarnarsker. A 3 m dans cette localité il y a un recouvrement presque total du fond par *Corallina officinalis*. Les sporophytes qui s'attachent sur les rameaux de *Corallina* sont mal fixés et donc facilement emportés par le mouvement des eaux; l'effet des vagues est donc accentué par la mauvaise fixation des algues. Il en résulte une biomasse faible et par conséquent une production réduite.

Il a été constaté que la production chez *Laminaria hyperborea* est semblable dans les profondeurs de moins de 11,5 m dans différentes localités d'Angleterre et d'Écosse (Kain 1977). En Espagne NO, la production des Laminaires ne commence à diminuer avec la profondeur qu'au-delà de 5 m (John 1971).

Jupp et Drew (1974) en Écosse, dans une localité plutôt abritée ont établi que la production de *L. hyperborea* à 3 m est à peu près deux fois ce qu'elle est à 9 m de profondeur. Ces résultats ne s'opposent pas nécessairement aux résultats de Kain et John rapportés

plus haut comme le croit Kain (1977). Si l'on compare les résultats de Jupp et Drew (1974) avec la production dans des localités plutôt abritées de Breiðifjörður, par exemple à Fagurey, on voit que, là aussi, la production est deux fois plus élevée à 3 m qu'elle est à 9 m tandis qu'à 6 m la production est la même qu'à 3 m. L'étendue du limitation de la production à faible profondeur diffère donc selon les localités.

La production par biomasse (P/B) peut donner une idée de l'efficacité de la végétation à produire de la matière organique. Cette efficacité dépend de la structure d'âge de la population; la végétation est, en effet, d'autant plus productive que la proportion de plantes en âge de production maximale est plus élevée. L'efficacité dépend aussi de la quantité de lumière disponible et du potentiel génétique qui diffère sans doute entre les deux espèces quant à la croissance.

En général, le rapport production/biomasse diminue avec la profondeur. Pour *L. hyperborea* la pente des droites obtenues par régression linéaire de ce rapport en fonction de la profondeur, est la même dans les deux localités étudiées; toutefois les valeurs obtenues pour Langey sont plus basses que celles d'Oddbjarnarsker. Cette différence peut être attribuée à la différence de transparence de l'eau observée entre ces deux localités (cf. chap. 3).

Il faut aussi signaler que ces deux populations ne sont pas semblables en ce qui concerne leur structure d'âge. A Langey, on rencontre en effet davantage de plantes jeunes à production faible que de plantes âgées à production maximale; celles-ci sont, par contre, relativement mieux représentées à Oddbjarnarsker.

Pour *L. digitata*, à Fagurey, il existe une diminution régulière du rapport P/B avec la profondeur et avec une pente similaire à celle établie pour *L. hyperborea*. Toutefois ce rapport est, en général, plus élevé chez *L. digitata* que chez *L. hyperborea*. Ce résultat est en accord avec la différence très nette des vitesses de croissance observée chez les deux espèces à Langey et à Fagurey (cf. chap. 9).

Il est souvent difficile de séparer dans la nature l'effet du mouvement de l'eau de celui de la lumière. En pénétrant dans la baie de Breiðifjörður de l'extérieur vers l'intérieur, on constate que la limpidité de l'eau diminue à mesure que les sédiments en suspension augmentent. En même temps, les eaux deviennent progressivement plus calmes à cause de l'abri fourni par les nombreux îles, écueils et hauts-fonds rencontrés dans la baie. En passant des stations à faible profondeur aux stations plus profondes, on observe le même phénomène en ce qui concerne ces deux facteurs.

Le mouvement de l'eau par courants ou par vagues peut exercer des effets très variés sur les algues benthiques (Schwenke 1971), soit bénéfiques, soit destructeur. Les effets bénéfiques se manifestent surtout par l'absorption plus facile des sels nutritifs, favorisant ainsi la croissance des plantes (Whitford et Schumacher 1964; Conover 1968; Wheeler 1980). Les effets destructeur des vagues dans les stations battues conduisent à l'intensification de l'érosion des algues et à l'arrachage de celles-ci du substrat, diminuant ainsi la biomasse (Lüning 1969; Santelices 1977). L'effet de l'agitation de l'eau peut aussi être indirect, par l'augmentation de l'abrasion due au sable mis en mouvement par les vagues (Jónsson *et al.* 1987).

La production, à faible profondeur, par unité de surface de *L. hyperborea* est plus élevée à Langey, localité abritée, qu'à Oddbjarnarsker, localité battue. En revanche, dans les stations plus profondes, la production devient supérieure à Oddbjarnarsker. De plus, il existe une production mesurable jusqu'à 19 m dans cette dernière localité tandis que dans la localité abritée, à Langey, la production s'annule entre 12 et 13 m de profondeur. Ce résultat est la conséquence du jeu entre la lumière et le mouvement de l'eau. L'effet de ce dernier facteur sur la production à faible profondeur a déjà été décrit; en effet vers les profondeurs plus élevées, la lumière diminue plus vite à Langey qu'à Oddbjarnarsker.

Pour *L. digitata*, la situation semble être

plus complexe. A Skarð, l'exposition aux vagues est plus prononcée qu'à Fagurey; par contre, les mouvements de l'eau sont plus forts à Fagurey, dus à des courants de marée très forts. Pendant l'hiver ces courants charrient des glaces de mer qui sont formées dans les estuaires à l'intérieur de Gilsfjörður (cf. chap. 2). Cette glace flottante est nuisible aux algues de faible profondeur par son action abrasive; elle peut arracher les Laminaires à marée basse produisant ainsi le même effet que le ressac. A Fagurey, comme à Oddbjarnarsker, il y a donc une limitation de la production à faible profondeur. Toutefois à Fagurey, cette limitation est due à l'abrasion par la glace tandis qu'à Oddbjarnarsker c'est le ressac qui en est responsable.

Dans la littérature on dispose de renseignements contradictoires sur l'effet du mouvement de l'eau sur la production des Laminaires dans la nature. Dans les îles Britanniques, Kain (1977) a trouvé que la production de *L. hyperborea* est, en général, plus élevée dans des endroits battus que dans ceux qui sont abrités. Il en est de même en Espagne pour *Saccorhiza polyschides*, une espèce annuelle (John 1971). Par contre, la production chez *L. ochroleuca* est la plus élevée dans les localités abritées (John 1971) de cette même région.

Gerard et Mann (1979) ont étudié l'effet du mouvement de l'eau sur la production chez *L. longicurvis* de la côte est du Canada. Pour cette espèce, la production a été plus importante en station abritée qu'en station battue, rappelant la situation de *L. ochroleuca*. La période de croissance est aussi nettement plus longue dans la station abritée. Ces résultats semblent être en contradiction avec ceux de Wheeler (1980) et de Gerard (1982), qui ont démontré que la production de *Macrocystis* était stimulée par l'augmentation du mouvement de l'eau. Mais Gerard et Mann (1979) ont interprété leurs résultats par la différence de morphologie de la lame dans les deux stations, la lame étant en effet plus mince et plus large dans la station abritée que dans la station battue; en outre, par son rapport surface/poids plus élevé, elle est plus efficace en ce qui

concerne l'absorption des sels nutritifs. La lame est capable d'absorber les éléments nutritifs à des concentrations plus faibles et ainsi de maintenir sa croissance pendant une période plus longue.

La conclusion de cette discussion sur les effets du mouvement de l'eau sur la production n'est pas évidente. D'abord il est difficile d'exclure l'action de la variation de la lumière, le plus souvent concordante avec celle du mouvement de l'eau. Ensuite il existe une différence suivant les espèces étudiées; de plus, la même espèce peut s'adapter aux conditions du milieu en modifiant sa morphologie. Mais en excluant les effets de la lumière par la comparaison des populations à faible profondeur seulement, populations soumises à une agitation différente de l'eau, on peut admettre que le mouvement de l'eau est en général bénéfique jusqu'à un certain degré au-delà duquel il affecte la production en diminuant la biomasse.

La méthode que nous avons utilisée pour calculer la production ne donne qu'une valeur minimale; il existe en effet, au cours de l'année, une perte de plantes entières et de portions de lames, modifiant l'estimation de la production.

Ainsi que nous avons discuté à la page 73, *L. hyperborea* à Langey y présente l'allure d'une population stable, ce qui implique que la mortalité, au sein de chaque classe d'âge, est régulièrement compensée par un recrutement équivalent. D'autre part, la plus grande partie de la production y étant assurée par les plantes de 5 ans et plus (cf. ci-dessus, fig. 65), on peut se limiter à ces dernières. Et, à leur propos, la fig. 27 (p. 67) montre que, parmi les 6 à 7 plantes (au m^2) de ces classes d'âge, 1 à 2 sont âgées de 5 ans et représentent le recrutement qui compense la mortalité. Celle-ci peut donc être évaluée à environ 25 %, ce qui serait équivalent à la sous-estimation de la production qui en découle.

En appliquant le même raisonnement au cas de *L. digitata*, à faible profondeur à Faguréy, où se rencontre également une population d'allure stable, on arrive à une valeur de la sous-estimation de la production de l'ordre de

30 à 40 %. Dans toutes les autres localités, on rencontre des irrégularités dans la distribution d'âge, et pour cette raison, il est probable qu'il existe des variations dans la production d'une année sur l'autre.

Kain (1977) a évalué que la perte de plantes adultes (angl. "canopy plants") au cours d'une année dans une population stable, aux îles Britanniques, correspond à une sous-estimation de la production de l'ordre de 30 % et que l'usure apicale abaisse l'estimation de la production de 3 à 10 %.

La perte par broutage par les macroherbivores tels que les oursins ou les Gastéropodes est probablement insignifiante à Breiðifjörður (voir p. 53 et 73). Ces pertes par mortalité et par broutage ne peuvent toutefois être qu'estimées de façon très approximative; aussi, est-il préférable de ne pas en tenir compte dans une estimation de la production nette, pour laquelle on dispose au contraire de données pondérales.

Cette production nette, à Breiðifjörður, en ce qui concerne les populations de faible profondeur, et selon détermination à partir des échantillons récoltés, atteint les valeurs suivantes:

- pour *L. hyperborea*, environ $5 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en poids frais (cf. p. 123) correspondant à un poids sec (PS) d'environ $0,8 \text{ kg}$ (cf. p. 23);
- pour *L. digitata*, de $4,6$ à $10,5 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en poids frais (cf. p. 123) correspondant à un poids sec de $0,8$ à $1,7 \text{ kg}$ (cf. p. 23).

Ces valeurs sont reportées sur le tableau 10, qui comprend également les valeurs de la production annuelle de populations de Laminaires obtenues par différents auteurs, dans diverses régions du monde.

La valeur obtenue pour les populations de *L. hyperborea* à Breiðifjörður, soit $0,8 \text{ kg PS m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ est plus basse que les estimations obtenues à faible profondeur, plus au sud dans l'aire de répartition de cette espèce. Les valeurs de production les plus hautes ont été obtenues pour *L. hyperborea* dans les îles Britanniques, soit 3 à 5 fois supérieures à celles de Breiðifjörður. Ces valeurs ne sont pas strictement comparables car celles données pour les îles Britanniques sont calculées à

TABLEAU 10

Production des Laminaires dans différents régions du monde. Les valeurs sont exprimées en kg et en poids sec (PS) $m^{-2} \text{ an}^{-1}$; les valeurs entre parenthèses ont été transformées soit à partir de matière organique (MO) en poids sec en utilisant le rapport $MO/PS = 0,774$ (Jupp et Drew 1974) soit à partir de carbone (C) en poids sec utilisant le rapport $C/PS = 0,3$ (Mann 1972b; Anderson et al. 1981; Brady-Campbell et al. 1984).

Production of Laminarians from different parts of the world. The values are in kg dry weight (PS) $m^{-2} \text{ yr}^{-1}$; the figures between brackets have been transformed either from organic matter (MO) to dry weight using the ratio $MO/PS = 0.774$ (Jupp and Drew 1974) or from carbon (C) to dry weight using the ratio $C/PS = 0,3$ (Mann 1972b, Anderson et al. 1981, Brady-Campbell et al. 1984).

a. Production des Laminaires dans l'Atlantique Nord			
Espèce	Production kg PS $m^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$	Région	Auteur
<i>Laminaria hyperborea</i>	(3,9)	Angleterre SO	Bellamy et al. 1968
<i>L. hyperborea</i>	1,4	Héligoland	Lüning 1969
<i>L. hyperborea</i>	(2,7)	Ecosse SE	John 1971
<i>L. hyperborea</i>	2,1	Ecosse SO	Jupp et Drew 1974
<i>L. hyperborea</i>	1,1	Ecosse (Outer Hebrid)	Kain 1977
<i>L. hyperborea</i>	2,5	Ile de Man	Kain 1977
<i>L. hyperborea</i>	(1,9)	Iles Anglo-Normandes	Sheppard et al. 1978
<i>L. hyperborea</i>	0,8	Breiðafjörður	études présentes
<i>L. digitata</i>	0,8 - 1,7	Breiðafjörður	études présentes
<i>L. digitata</i>	0,2 - 1,4	Canada E	Smith 1988
<i>L. ochroleuca</i>	(2,1)	Espagne NO	John 1971
<i>L. longicurvis</i>	(0,5 - 1,2)	Canada E	Hatcher et al. 1977
<i>L. longicurvis</i>	(0,13)	Canada E	Anderson et al. 1981
<i>L. longicurvis</i>	(1,1 - 2,3)	Canada E	Gerard et Mann 1979
<i>L. longicurvis</i>	(1,2)	Canada E	Smith 1988
<i>L. saccharina</i>	(3,2 - 10,9)	Etats-Unis E	Brady-Campbell et al. 1984
<i>L. saccharina</i>	(0,4)	Ecosse	Johnston et al. 1977
<i>L. solidungula</i>	(0,07)	Canada arctique	Chapman et Lindley 1981
<i>Saccorhiza polyschides</i>	(5,0)	Espagne NO	John 1971
b. Production des Laminaires non nord-Atlantiques			
<i>L. solidungula</i>	(0,03)	Alaska N	Dunton 1984
<i>L. pallida</i>	4,5	Afrique du Sud	Field et al. 1977
<i>Ecklonia radiata</i>	(3,5)	Australie O	Kirkmann 1984
<i>Macrocystis integrifolia</i>	(4,3)	Canada O	Wheeler et Druehl 1986
<i>M. pyrifera</i>	(2,1 - 2,8)	Etats-Unis O	Clendenning 1971

partir d'un effectif très réduit récolté sur substrat sélectionné, dans une population à densité maximale (Bellamy et al. 1968; John 1971; Sheppard et al. 1978), ce qui conduit à une surestimation de la production (cf. chap. 7, p 61).

A première vue il semble que la production basse de *L. hyperborea* en Islande comparativement aux régions plus méridionales sont en contradiction avec le fait que la croissance est plus forte et la densité plus élevée en Islande. Néanmoins quand on regarde la struc-

ture d'âge des population des Iles Britanniques (Kain 1963, Jupp et Drew 1974) on s'aperçoit que le nombre relatif des jeunes Laminaires à production faible est moins important et que la densité des plantes à l'âge de production maximale est plus élevée qu'en Islande.

Les valeurs obtenues pour la production chez *L. digitata* à Breiðifjörður de 0,8 à 1,7 kg PS m⁻² an⁻¹ sont similaires à celles obtenues au Canada (Smith 1988).

La production chez les Laminaires de l'Atlantique Nord, toutes espèces confondues se situe le plus souvent entre 0,5 et 2,5 kg PS m⁻² an⁻¹. Les valeurs à Breiðifjörður se placent bien entre ces deux limites.

Brady-Campbell *et al.*, (1984) ont obtenu des valeurs exceptionnellement hautes pour la production de *Laminaria saccharina* au nord-est des États-Unis. Ils ont évalué la production annuelle en multipliant la production moyenne par plante adulte, établie selon la méthode de Mann (1972b), par la densité de tous les groupes d'âge réunis. Comme la production des jeunes Laminaires, le plus souvent dominantes en nombre, est bien inférieure à celle des plantes adultes, cette méthode surestime fortement la production de la population et les chiffres proposés ne peuvent être considérés comme fiables.

Les estimations les plus basses de 20 g C m⁻² an⁻¹ et 40 g C m⁻² an⁻¹ (correspondant approximativement à 67 et 135 g PS m⁻² an⁻¹) ont été obtenues au Canada, respectivement pour des populations de *Laminaria solidungula* des régions arctiques (Chapman et Lindley 1981) et de *L. longicurvis* des stations caractérisées par une présence prolongée de glace de mer (Anderson *et al.* 1981). Dunton (1984) a de même estimé la production chez *L. solidungula* au nord de l'Alaska, à environ 10 g C m⁻² an⁻¹.

Des valeurs de production beaucoup plus élevées que celles connues chez *Laminaria* ont été obtenues dans des populations d'autres genres de Laminariales (tabl. 10). Kirkman (1984) a ainsi estimé la production de la Lamine *Ecklonia radiata*, en Australie, à environ 3,5 kg PS m⁻² an⁻¹. La production chez *Saccorhiza polyschides*, une espèce annuelle,

en Espagne NO a été évaluée à environ 5,0 kg PS m⁻² an⁻¹ (John 1971).

Une valeur élevée de la production des algues macrobenthiques, soit 1750 g C m⁻² an⁻¹ (correspondant à environ 6 kg PS m⁻² an⁻¹) a été obtenue par Mann (1972b) pour la totalité des macrophytes, toutes espèces confondues, dans la Baie St-Margaret's, en Nouvelle Écosse, au Canada, à partir du niveau de *Fucus spiralis* jusqu'à la limite inférieure de la végétation algale à 30 m de profondeur (Mann 1972a). Cette valeur correspond donc à la production moyenne de l'ensemble de la zone des macrophytes.

La valeur de Mann (1972b) a été appliquée ultérieurement par plusieurs auteurs, de façon abusive, aux seules Laminaires de la Baie de St-Margaret's (Mann 1973; Mann et Chapman 1975; Mann et Mann 1981; Kremer 1981; Smith 1988). D'ailleurs en se référant aux données sur la biomasse des Laminaires et le taux de renouvellement de celle-ci, fournies par Mann lui-même (1972a et b), il apparaît que la production des Laminaires seules y est beaucoup plus élevée.

Depuis, il a été montré que cette production a été largement surestimée pour des raisons méthodologiques (Gendron 1985; Gagné et Mann 1987; Smith 1988). Des études ultérieures sur la production chez les Laminaires de la même région ont en effet abouti à des évaluations beaucoup plus basses, soit 193 g C m⁻² an⁻¹ (Hatcher *et al.* 1977), 408 g C m⁻² an⁻¹ (Smith 1988) et 645 g C m⁻² an⁻¹ (Gerard et Mann 1979), ce qui montre les aléas des résultats obtenus par la méthode de Mann (1972b).

Il ressort de cette analyse que les estimations de la production annuelle des populations des Laminaires à Breiðifjörður ne sont peut-être pas aussi basses qu'elles apparaissent par rapport à d'autres populations étudiées dans des localités plus méridionales. Les meilleures conditions pour la production à Breiðifjörður semblent régner à faible profondeur dans des localités de forts mouvements d'eau, mouvements dus soit à la houle comme à Oddbjarnarsker, soit aux courants comme à Fagurey.

12. Conclusions générales

L'Islande, suspendue au cercle polaire arctique, avec ses grandes baies sur la côte ouest telle que la baie de Breiðifjörður, est connue depuis longtemps pour sa richesse algologique et notamment pour ses populations des Laminaires. Cette situation particulière nous a incité à entreprendre dans cette région une étude des populations composées essentiellement de *Laminaria digitata* et *Laminaria hyperborea*, tant sur les variations morphologiques de ces espèces que sur leur répartition, leur distribution d'âge, leur croissance et leur production. Ces recherches, effectuées en grande partie en plongée, ont conduit à des résultats qui souvent diffèrent de ceux obtenus à des latitudes plus méridionales dans l'Atlantique Nord. On peut les résumer comme suit:

1. Il n'existe qu'une forme de *Laminaria hyperborea* dans la région étudiée, alors que *L. digitata* est représentée par deux formes distinctes qui semblent varier avec le degré d'hydrodynamisme des eaux et qui représentent donc des „écophènes“ (voir p. 39). La première est cantonnée dans la partie la plus haute de l'étage infralittoral, dans les endroits très exposés; dans les endroits à forts courants de la partie intérieure de la baie, elle occupe la majorité de l'étage infralittoral. La seconde forme fréquente au contraire les endroits abrités en profondeur, du fond de la baie. Quant à *L. hyperborea*, elle vit exclusivement dans la partie extérieure de la baie. Le critère de distinction de deux espèces est la présence ou non des canaux mucifères dans le stipe (tabl. 2, p. 38). Elle diffèrent aussi du point de vue histochimique, *L. hyperborea* se colorant en rouge à la benzidine diazotée, tandis que les deux formes de *L. digitata* restent insensibles à cette réaction.

2. Nos études montrent que l'étendue des Laminaires en profondeur est généralement plus importante dans les localités battues; toutefois les facteurs limitant vers le bas l'extension bathymétrique des populations sont la quantité de lumière reçue (70 à 108 $E\ m^{-2}\ s^{-1}$ au niveau de la limite inférieure) et le changement de nature du substrat. Dans les localités battues l'extension des populations vers le haut est limitée par l'effet destructif des vagues (*L. hyperborea*), alors que la glace en dérive en est responsable dans les localités abritées (*L. digitata*); le rôle des herbivores paraît insignifiant.

3. L'évaluation de la biomasse a fait l'objet d'études dans quatre sites choisis selon leur degré d'exposition. *Laminaria hyperborea* offre un maximum de biomasse ($9\ kg\ m^{-2}$) dans les localités semi-battues (Langey cf. fig. 2) tandis que le maximum ($14,6\ kg\ m^{-2}$) chez *L. digitata* est atteint dans les localités semi-abritées (Skarð, voir fig. 2). Un effet répressif (vagues et glace) sur la biomasse s'observe dans tous les cas au niveau de la basse mer, et peut descendre plus ou moins profondément suivant le mode battu ou calme. Le taux de la biomasse de *L. hyperborea* reste sensiblement inchangé jusqu'à $9\ m$ de profondeur ou plus dans les sites les plus battus (Oddbjarnarskær). Dans les localités semi-battues (Langey) à des profondeurs faibles, nous avons montré que *L. hyperborea* est partiellement remplacée par celle de *L. digitata* plus flexible et donc plus résistante à la force des vagues. Il apparaît que la baisse de la biomasse à des profondeurs modérées est due à la grande houle du large dans les stations battues alors que la glace flottante en est responsable dans les stations abritées. Au-delà, à des profondeurs plus grandes, on peut attribuer la

diminution de la biomasse à l'atténuation de la lumière.

4. Nous avons également étudié la densité des populations. Elle est très forte dans la partie supérieure de l'étage infralittoral: 80 à 160 individus par m^2 en moyenne avec 80 - 90 % d'individus âgés de 1 à 2 ans. Cette situation s'explique par le fait que les plantes adultes sont fréquemment arrachées de leur substrat, laissant un espace libre pour la colonisation. A des profondeurs plus grandes le nombre des jeunes plantes est réduit alors que les sujets adultes sont relativement nombreux, ce qui permet de penser que le recrutement des jeunes est faible à ce niveau, de même que la mortalité. Il en résulte un faible effectif dans chaque classe d'âge qui change très peu au cours du vieillissement des plantes.

5. L'étude de la longévité montre que *L. hyperborea* vit deux fois plus longtemps que *L. digitata* soit 20 et 10 ans respectivement, ce qui représente un record de longévité chez ces espèces dans l'Atlantique Nord. On constate d'ailleurs que cette longévité augmente du sud au nord.

6. Nos recherches indiquent que la structure des populations est caractérisée par deux types de distribution d'âge, tous les deux dominés par des algues de 1 à 2 ans: un premier type, cantonné dans des localités moyennement battues et celles où le courant des marées est assez fort, présente une diminution progressive de l'effectif avec l'âge. Le second type, localisé dans un milieu variable (par ex. Oddbjarnarsker), est caractérisé par un nombre relativement élevé d'individus d'une ou plusieurs classes de plantes adultes. Il est possible que le recrutement des jeunes Laminaires soit limité, dans ce second cas, par le recouvrement des lames des plantes adultes ou/et le recouvrement de la sous-végétation.

7. Les variations saisonnières de la croissance de *L. digitata* et de *L. hyperborea*, envisagées par la suite, sont marquées par une croissance élevée en été et très lente, voire nulle, en hiver. Ces variations conduisent à la formation de zones concentriques dans le stipe, permettant chez *L. hyperborea* comme chez *L. digitata*, le comptage d'anneaux et la

détermination de l'âge de la plante ce qui n'est pas toujours réalisable dans les populations des mers plus méridionales. De plus, une étude comparative a établi que chez *L. digitata* la vitesse de croissance chez les jeunes plantes de 2 à 4 ans est plus grande que chez *L. hyperborea* au même âge et, que leur croissance dure plus longtemps, ce qui a pour résultat la formation de plantes bien plus grandes à âge égal. Quant à la lame, chez les deux espèces, sa croissance commence en janvier-février et continue jusqu'en août. Le mode de croissance des deux espèces ne semble pas être en relation directe avec la teneur de l'eau de mer en nitrates car la vitesse maximale de croissance s'observe en juin-juillet, soit deux mois après la chute de la concentration de nitrates dans l'eau de mer. L'utilisation par la plante de nitrate stocké dans les tissus ou d'azote sous forme d'ammonium ou d'urée n'est pas à écarter.

8. La croissance pluriannuelle de *L. digitata* et de *L. hyperborea* a été étudiée chez des plantes prélevées sur le fond, puis déterminées quant à l'âge par la méthode du comptage des cernes concentriques des stipes. Ceci a permis de constater que, de façon générale, la phase de croissance rapide dure 4 à 5 ans chez *L. digitata*, depuis l'âge de 2 à 3 ans jusqu'à 7 ans, alors que chez *L. hyperborea* cette durée est de 7 à 8 ans, commençant à 3 ou 4 ans et se prolongeant jusqu'à 10 ou 11 ans. Il est démontré que la croissance pluriannuelle des Laminaires suit une courbe plus ou moins sigmoïde. Même si la phase de croissance rapide est plus courte chez *L. digitata* que chez *L. hyperborea*, cela est largement compensé par une croissance annuelle plus forte pendant cette phase. La vitesse de croissance des stipes chez *L. digitata* pendant la phase rapide est de 40 cm par an tandis qu'elle est de 25 cm par an chez *L. hyperborea* dans les conditions les meilleures. Le stipe des plantes adultes de *L. digitata* atteint en moyenne 2 m de longueur, pesant 1,5 kg, contre 1,5 m environ chez *L. hyperborea* et pesant 1,0 kg. Quant à la lame, son poids moyen est respectivement de 2 kg et 1,3 kg. En comparant nos résultats avec ceux qui ont été obte-

nus pour les deux espèces dans les différentes parties de leurs aires de répartition, on peut constater que la période de croissance est plus étendue et la croissance plus élevée dans les populations septentriionales que méridionales.

Nos études suggèrent que le mouvement des eaux affecte davantage les dimensions des stipes que celles des lames. Cette hypothèse est basée sur le fait que les stipes, qui sont pluriannuels, sont exposés à l'agitation des eaux au cours des tempêtes d'hiver, alors que les lames, qui sont renouvelées tous les ans, n'atteignent leur développement maximum qu'au printemps, au retour de la belle saison et d'une mer plus calme. Cela explique aussi que la taille des stipes est plus réduite dans des localités exposées que dans les stations abritées et que la longueur des stipes des plantes adultes augmente avec la profondeur, et donc avec un milieu plus calme, quel que soit le mode d'exposition.

9. Il s'avère que la production de matière organique des individus suit, de manière générale, la croissance pluriannuelle. La contribution de la lame dépasse de loin celle du stipe et des haptères. La production des populations (production par unité de surface du fond) est affectée par le mouvement des eaux qui dans les localités très battues réduit la biomasse, mais peut, dans les sites modérément battus, la favoriser par une meilleure absorption de l'azote, bénéfique pour la production. La glace flottante entraînée par les courants des marées dans la partie intérieure de la baie semble avoir le même effet sur la production, en réduisant la biomasse. Les variations de la lumière ont elles aussi une influence sur la production. En comparant différentes localités de même profondeur on voit que la production par biomasse est nettement plus élevée dans les localités où l'atténuation de la lumière est moins importante. Dans les meilleures conditions, la production annuelle des populations de *L. hyperborea* est de 5 kg m^{-2} de matière fraîche tandis que celle des populations de *L. digitata* dépasse $10 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Ces valeurs sont inférieures à celles obtenues pour la plupart des populations des Laminaires plus méridionales, mais plus élevées

que celles obtenues dans des stations plus arctiques.

Nos recherches ont ainsi apporté quelques précisions aux problèmes évoqués dans l'introduction de ce travail. Nos connaissances des diverses populations de Laminaires des côtes d'Islande sont cependant encore loin d'être complètes. Mais nos études soulèvent des questions qui pourraient servir de base à de nouvelles recherches. Les principales sont les suivantes:

1. Les deux formes très différentes de *L. digitata*, que l'on rencontre à Breiðfjörður dans des populations distinctes, seraient dues, d'après nos études, à des conditions différentes d'hydrodynamisme.

Pour tester cette hypothèse on pourrait envisager des transplantations de plantes des différents types de *L. digitata*, du mode agité au mode calme et vice versa. Des hybridations entre ces deux formes sont également concevables ainsi qu'entre les deux espèces.

2. La limite inférieure de la croissance des Laminaires est de 12 à 20 m de profondeur suivant le mode. A cette limite la quantité de lumière peut varier selon nos estimations de 70 à $108 \text{ E m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Mais on peut se demander si c'est bien la lumière qui limite l'étendue verticale des populations des Laminaires ou si ce sont des facteurs biotiques tels que la compétition entre les Laminaires et les Rhodophycées ainsi que la broutage par des herbivores sur les très jeunes individus.

Pour résoudre ce problème il serait souhaitable de faire des mesures continues de la quantité de lumière, simultanément au-dessus de la surface de la mer et à différentes profondeurs afin de pouvoir calculer précisément l'atténuation de la lumière dans ces eaux. En même temps il faudrait mettre en oeuvre des expériences d'exclusion répétitive des Rhodophycées au-dessous de la limite inférieure des Laminaires et procéder à des transplantations de Laminaires au-delà de cette limite, puis comparer la croissance de ces populations avec celle des populations vivant plus haut.

3. Au cours de nos études nous avons trouvé deux types de populations quant à la distribution d'âge. Le problème se pose de sa-

voir si ces structures sont stables, c'est-à-dire si le taux de mortalité et de fécondité se conservent d'une année à l'autre ou si elles représentent seulement une image instantanée de structures constamment modifiées. Pour préciser ce point il faudrait étudier la structure d'âge de ces différentes populations pendant plusieurs années consécutives.

4. On peut se demander également quels sont les effets du recouvrement des lames et de la forte diminution de la lumière qui en résulte sur le recrutement des jeunes plantes dans les champs des Laminaires en Islande.

Pour apporter des précisions les plantes adultes pourraient être enlevées sur une aire limitée pour observer le nombre des jeunes qui s'installeraient dans la clairière ainsi créée. Il serait particulièrement intéressant de faire cette expérience dans des populations à structure d'âge irrégulière telles que celles que l'on trouve à Oddbjarnarsker par exemple.

5. Les variations saisonnières de la croissance des Laminaires en Islande ne semblent pas être en relation directe avec la concentration des sels nutritifs de l'eau de mer tels que les nitrates. Les explications que nous avons avancées à ce sujet sont: d'une part, que les sels nutritifs pourraient être stockés dans les tissus de l'algue pendant la période d'abondance de l'azote, puis utilisés pour prolonger la période de croissance des algues après que la teneur en azote de l'eau de mer soit devenue minime; d'autre part que les Laminaires pourraient profiter d'autres sources d'azote comme l'ammoniaque ou l'urée qui sont constamment renouvelés dans l'eau de mer par l'excrétion des animaux.

Ces hypothèses peuvent être testées par la mesure des variations des différentes formes

d'azote dans l'eau de mer au cours de l'année et l'étude du cycle de stockage et d'utilisation de l'azote dans les tissus des Laminaires. Les expériences physiologiques au laboratoire sont nécessaires pour apprécier la préférence des Laminaires pour telle et telle forme d'azote, ce qui à notre connaissance n'a pas été fait.

6. Les marquages des plantes et les mesures de leur croissance *in situ* ont donné des résultats encourageants sur la survie des individus dans les populations et la variation saisonnière de la croissance des deux espèces. Mais l'effectif étudié a été très réduit surtout au cours de la deuxième année des observations par disparition d'une partie des plantes. Une étude s'impose avec un effectif plus important.

Nous n'avons dégagé que quelques-uns des problèmes nouveaux soulevés par nos études. La solution de certains d'entre eux, surtout ceux concernant l'action des facteurs abiotiques sur la croissance et le développement des plantes, nécessite des expériences au laboratoire. Mais l'interprétation de telles études doit toujours être étayée par la connaissance des phénomènes réels dans le milieu naturel.

Nos recherches constituent la première étude consacrée à la biologie des populations de *Laminaria hyperborea* et *Laminaria digitata* dans une région sub-arctique. En dépit des difficultés imposées par une nature hostile, en particulier au cours des plongées hivernales, nous pensons avoir contribué à la connaissance de la biologie des populations de ces espèces et ouvert ainsi un champ de recherche à exploiter dans l'avenir.

13. Bibliographie

- Agardh, J.G. 1868. Bidrag till kännendomen af Spetsbergen's alger. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. Bd. 7, no. 8: 1-14.
- Anderson, M.R., A. Cardinal et J. Larochelle 1981. An alternate growth pattern for *Laminaria longicurvis*. J. Phycol. 17: 405-411.
- Anonymous 1987. Sjávarföll við Ísland (Annuaire des marées). Sjómælingar Íslands, Reykjavík, 16 pp.
- Ástþórsson, Ó. S. 1990. Ecology of the euphausiids *Thysanoessa raschi*, *T. inermis* and *Meganyctiphanes norvegica* in Isafjord-deep, north-west Iceland. Mar. Biol. 107: 147-157.
- Baardseth, E. 1954. Kvantitative tare-undersøkelser i Lofoten og Salten, sommeren 1952. Rep. Norw. Inst. Seaweed Res. no 6, 47 pp.
- 1956. The growth rings in *Alaria-stipes*. In T. Braarud et N.A. Sørensen (éds.), 2nd Intern. Seaweed Symp. Trondheim, Proc., Pergamon Press, London, pp. 153-157.
- Barbault, R. 1984. Écologie des populations et des peuplements. Masson, Paris, 200 pp.
- Bellamy, D.J., D.M. John et A. Whittick 1968. The "kelp forest ecosystem" as a "phytometer" in the study of pollution of the inshore environment. Underwater Association Report 1968: 79-82.
- A. Whittick, D.M. John et D.J. Jones 1973. A method for the determination of seaweed production based on biomass estimates. In A guide to the measurement of primary production under some special conditions. Monographs on Oceanographic Methodology, 3, UNESCO, Paris, pp: 27-33.
- Benjamínsson, J. 1988. Jarðhiti í sjó og flæðarmáli við Ísland. Náttúrufræðingurinn 58: 153-169.
- Bernstein, B.B., S.C. Schroeter et K.H. Mann 1983. Sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) aggregating behavior investigated by a subtidal multi-factorial experiment. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1975-1986.
- Black, R. 1974. Some biological interactions affecting intertidal populations of the kelp *Egregia laevigata*. Mar. Biol. 28: 189-198.
- Bolton, J.J. et K. Lüning 1982. Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture. Mar. Biol. 66: 89-94.
- Boudouresque, C.F. et H.B. Luck 1972. Recherche de bionomie structurale au niveau d'un peuplement benthique sciaphile. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 8: 133-144.
- Bougis, P. 1974. Écologie du plancton marin: I Le phytoplancton. Masson et Cie, Paris, 196 pp.
- Bourlière, F. et M. Lamotte 1978. La notion d'écosystème. In M. Lamotte et F. Bourlière (eds.) Problèmes d'écologie: Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres, Masson, Paris, pp: 1-16.
- Boutler, J., L. Cabioch et J.-R. Grall 1974. Quelques observations sur la pénétration de la lumière dans les eaux marines au voisinage de Roscoff et ses conséquences écologiques. Bull. Soc. Phycol. de France 19: 129-140.
- Brady-Campbell, M.M., D.B. Campbell et M.M. Harlin 1984. Productivity of kelp (*Laminaria* spp.) near the southern limit in the Northwestern Atlantic Ocean. Mar. Ecol. Progr. Ser. 18: 79-88.
- Braud, J.P. 1974. Études de quelques paramètres écologiques et biochimiques chez une phéophycée des côtes bretonnes, *Laminaria ochroleuca*. Rev. Trav. Instit. Pêch. Marit. 33: 115-204.
- Burrows, E.M. 1964. An experimental assessment of some of the characters used for specific delimitation in the genus *Laminaria*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 44: 137-143.
- Börgesen, F. 1905. The algae-vegetation of the Færöe coast. In E. Warming (éd.), The botany of the Faeröes, part III, Copenhague, pp: 683-834.
- et H. Jónsson 1905. The distribution of the marine algae of the Arctic Sea and of the northernmost part of the Atlantic. In E. Warming (éd.) The botany of the Faeröes, part III, Copenhague, Appendix, 1-28.
- Caram, B. et S. Jónsson 1972. Nouvel inventaire des algues marines de l'Islande. Acta Bot. Isl. 1: 5-31.
- Castric-Fay, A., A. Girard-Descatoire, F. Lafargue et M.-T. L'Hardy-Halos 1973. Étagement des algues et des invertébrés sessiles dans l'Archipel de Glénan. Définition biologique des horizons bathymétriques. Helgol. Wiss. Meeresunters. 24: 490-509.
- Champagnat, P. 1969. Croissance, morphogenèse et développement. In P.P. Grasse (éd.) Biologie Végétale III. Croissance, Morphogenèse, Reroduction. Masson et Cie., Paris pp: 1-265.
- Chapman, A.R.O. 1973. Phenetic variability of stipe morphology in relation to season, exposure, and

- depth in the non-digitate complex of *Laminaria* Lamour. (Phaeophyta, Laminariales) in Nova Scotia. *Phycologia* 12: 53-57.
- Chapman, A.R.O. 1974. The genetic basis of morphological differentiation in some *Laminaria* populations. *Mar. Biol.* 24: 85-91.
- 1975. Inheritance of mucilage canals in *Laminaria* (section *Simplices*) in eastern Canada. *Br. phycol. J.* 10: 219-233.
- 1984. Reproduction, recruitment and mortality in two species of *Laminaria* in southwest Nova Scotia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 78: 99-109.
- et J.S. Craigie 1977. Seasonal growth in *Laminaria longicurvis*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserve of nitrogen. *Mar. Biol.* 40: 197-205.
- et J.E. Lindley 1980. Seasonal growth of *Laminaria solidungula* in the Canadian high arctic in relation to irradiance and dissolved nutrient concentrations. *Mar. Biol.* 57: 1-5.
- et J.E. Lindley 1981. Productivity of *Laminaria solidungula* J. Ag. in the Canadian high arctic: A year around study. In: T. Levring (éd.), Xth. Intern. Seaweed Symp. Göteborg, Sweden, August 1980, Proc., W. de Gruyter Co., Berlin. pp: 247-252.
- Clendinning, K.A. 1971. Photosynthesis and general development in *Macrocystis*. In W.J. North (éd.) The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California. *Beih. Nova Hedwigia* 32: 169-195.
- Connell, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In M.L. Cott et J.M. Dimond (éds.) Ecology and evolution of communities, Harward Univ. Press., pp: 480-490.
- Conolly, N.J. et E.A. Drew 1985a. Physiology of *Laminaria*, III. Effect of coastal eutrophication gradient on seasonal pattern of growth and tissue composition in *L. digitata* and *L. saccharina*. *P.S.Z.N. I. Mar. Ecol.* 6: 181-195.
- et E.A. Drew 1985b. Physiology of *Laminaria*, IV. Nutrient supply and daylength, major factors affecting growth of *L. digitata* and *L. saccharina*. *P.S.Z.N. I. Mar. Ecol.* 6: 299-320.
- Conover, J.T. 1968. The importance of natural diffusion gradients and transport of substances related to benthic plant metabolism. *Bot. Mar.* 11: 1-9.
- Cosson, J. 1967. Étude d'une population de *Laminaria digitata*, Lam. (biométrie, croissance, régénération). *Bull. Soc. Linn. Normandie* 8: 246-281.
- 1972. Action de la température et de la lumière sur l'émission des spores de la *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux (Phéophycée, Laminariale). *C.R. Acad. Sci. Paris* 275: 2501-2504.
- 1976. Évolution de la fertilité des populations de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux (Phéophycée, Laminariales, au cours de l'année. *Soc. Phycol. de France, Bull.* 21: 28-34.
- Cosson, J. 1977. Action de la durée d'éclairage sur la morphogenèse des gamétophytes de *Laminaria digitata* (Phéophycée, Laminariale). *Soc. Phycol. de France, Bull.* 22: 19-26.
- 1987. Croissance des sporophytes résultant d'hybridations interspécifiques et intergénériques chez les Laminariales. *Cryptogamie, Algologie* 8: 61-72.
- et P. Gayral 1977. Optimal conditions for growth and fertility of *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) gametophytes. *Proc. 9th Int. Seaweed Symp.*, Santa Barbara, août 1977, pp: 59-65.
- P. Gayral, et R. Jacques 1978. Action de la composition spectrale de la lumière sur la croissance et la reproduction des gamétophytes de la *Laminaria digitata* (L.) Lam. (Phéophycée, Laminariale). *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D* 283: 1293-1296.
- et R. Olivari 1982. Premiers résultats concernant les possibilités d'hybridations interspécifiques et intergénériques chez les Laminariales des côtes de la Manche. *C. R. Acad. Sc. Paris* 295: 381-384.
- Daget, P. et M. Godron 1979. *Vocabulaire d'écologie*. Hachette, Paris 300 pp.
- Dajoz, R. 1974. *Dynamique des populations. Collection d'écologie* 6, Masson et Cie., Paris, 301 pp.
- Daubenmire, R. 1958. *Plants and environment*. Wiley N.Y. 424 pp.
- Dayton, P.K. 1985. The ecology of kelp communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 215-245.
- V. Currie, T. Gerrodette, B.D. Keller, R. Rosenthal et D.V. Tresca 1984. Patch dynamics and stability of some California kelp communities. *Ecol. Monogr.* 54: 253-289.
- De Weede, R.E. 1984. Growth and age classe distribution of *Pterygophora californica* (Phaeophyta). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 19: 93-100.
- 1986. Demographic characteristics of *Pterygophora californica* (Laminariales, Phaeophyta). *Phycologia* 25: 11-17.
- Dieckmann, G.S. 1980. Aspects of the ecology of *Laminaria pallida* (Grev.) J.Ag. off Cape Peninsula (South Africa). I Seasonal growth. *Bot. Mar.* 23: 579-585.
- Drach, P. 1950. Les peuplements de fonds rocheux en zone littorale profonde. (Recherches en scaphandre autonome). *Ann. Biol.* 27: 271-279.
- Drew, E.A. 1972. Growth of a kelp forest at 60 m in the strait of Messina. *Mém. Biol. Mar. Inst. Océanogr.* 2: 135-157.
- 1983a. Physiology of *Laminaria*, I. Use of excised lamina discs in short and long term experiments. *P.S.Z.N. I. Mar. Ecol.* 4: 211-226.
- 1983b. Physiology of *Laminaria*, II. Seasonal variation of photosynthesis in *Laminaria digitata* (L.) Lamour. and a model for calculation of annual carbon budgets. *P.S.Z.N. I. Mar. Ecol.* 4: 227-250.
- Druehl, L.D. 1978. The distribution of *Macrocystis in-*

- tegrifolia* in British Columbia as related to environmental parameters. Can. J. Bot., 56: 69-79.
- Druehl, L.D. 1984. The intergrated productivity of a *Macrocystis integrifolia* plant. Can. J. Bot. 62: 230-235.
- E.L. Capot et K.E. Lloyd 1987. Seasonal growth of *Laminaria groenlandica* as a function of plant age. Can. J. Bot. 65: 1599-1604.
- Duggins, D.O. 1980. Kelp beds and sea otters: An experimental approach. Ecology 61: 447-453.
- Dunton, K.H. 1984. An annual carbon budget for an arctic kelp community. In The Alaskan Beaufort Sea: Ecosystems and environments. pp: 311-325.
- Egan, B. et C. Yarish 1988. The distribution of the genus *Laminaria* (Phaeophyta) at its southern limit in the Western Atlantic Ocean. Bot. Mar. 31: 155-161.
- Einarsson, M. 1969. Global radiation in Iceland. The Icelandic meteorological office, Reykjavík, 1969, 27 pp.
- Eyþórsson, J. et H. Sigtryggsson 1971. The climate and weather of Iceland. The zoology of Iceland, I(3), Copenhagen, 62 pp.
- Field, J.G., N.G. Jarman, G.S. Dieckmann, C.L. Griffiths, B. Velimirov et P. Zoutendyk 1977. Sun, waves, seaweed and lobsters: The dynamics of a west coast kelp bed. South Afr. J. Sci. 73: 7-10.
- Foslie, M. 1884. Bidrag til kundskaben om de til gruppen Digitata hørende Laminarier. Forh. Vidensk. Selsk. Christ. 2: 1-32.
- Gagné, J.A. et K.H. Mann 1987. Evaluation of four models used to estimate kelp productivity from growth measurements. Mar. Ecol. Progr. Ser. 37: 35-44.
- K.H. Mann et A.R.O. Chapman 1982. Seasonal patterns and storage in *Laminaria longicurvis* in relation to differing pattern of availability of nitrogen in water. Mar. Biol. 69: 91-101.
- Gaillard, J. 1962. Sur l'emploi de la benzidine diazotée pour la coloration microchimique des physodes. Soc. Phycol. de France. Bull. 8: 13-15.
- Gayral, P. et J. Cosson 1973. Exposé synoptique des données biologiques sur la Lamine digitée *Laminaria digitata*. Synopsis F A O sur les pêches, no 89, 62 pp.
- Gendron, L. 1985. Conversion of blade length increments into biomass production estimates in *Laminaria longicurvis*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42: 33-37.
- Gerard, V. 1982. *In situ* water motion and nutrient uptake by giant kelp *Macrocystis pyrifera*. Mar. Biol. 69: 51-54.
- et K.H. Mann 1979. Growth and production of *Laminaria longicurvis* (Phaeophyta) populations exposed to different intensities of water movement. J. Phycol. 15: 33-41.
- Grenager, B. 1951. Kvantitative undersökelse av tang- og tareforkomstene på Hustadfellet 1951. Norwegian Inst. Seaweed Res. Rep. no. 1, 33 pp.
- 1953. Kvantitative undersökelse av tang- og tare. Blyttia 11: 121-129.
- 1954. Kvantitative undersökelse av tareforekomster på Tusna 1952 og 1953. Norwegian Inst. Seaweed Res. Rep. No. 5, 33 pp.
- 1955. Kvantitative undersökelse av tareforekomster i Sør-Helgeland 1952 og 1953. Norwegian Inst. Seaweed Res. Rep. No. 7, 70 pp.
- 1956. Kvantitative undersökelse av tareforekomster i Øst-Finnmark 1953. Norwegian Inst. Seaweed Res. Rep. No. 13, 37 pp.
- Gunnarsson, K. 1979. Botnþörungar í innanverðum Eyjafirði. Náttúrugripasafnið á Akureyri, fjörlit nr. 8, 39 pp.
- Haines, K.C. et P.A. Wheeler 1978. Ammonium and nitrate uptake by marine macrophytes, *Hypnea musciformis* (Rhodophyta) and *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta). J. Phycol. 14: 319-324.
- Hallsson, S.V. 1975. A survey of the *Laminaria digitata* beds in Breiðafjörður W-Iceland, 26.7. - 27.8. 1975. Hercofood Europe, Lille Skensved. (rapport non publié). 30 pp (+ 21).
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Acad. Press., London, v-xxiv + 892 pp.
- Hatcher, B.G. 1977. An apparatus for measuring photosynthesis and respiration of intact large marine algae and comparison of results with those from experiments with tissue segments. Mar. Biol. 43: 381-385.
- A.R.O. Chapman et K.H. Mann 1977. An annual carbon budget for the kelp *Laminaria longicurvis*. Mar. Biol. 44: 85-96.
- Hawkins, S.J. et E. Harkin 1985. Preliminary canopy removal experiments in algal dominated communities low on the shore and in the shallow subtidal on the Isle of Man. Bot. Mar. 28: 223-230.
- Hayashida, F. 1977. On age and growth of a brown alga *Ecklonia cava* Kjellman forming aquatic forest. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 43: 1043-1052.
- Hermann, F. et H. Tomsen 1946. Drift bottle experiments in the northern North Atlantic. Medd. komm. Danm. Fisk.- og Havunders., ser Hydrogr. III (4): 1-87 + 4pl.
- Hoek, C. Van Den 1982. The distribution of marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. Biol. J. Linn. Soc. 18: 81-144.
- Hooker, W.J. 1811. Journal of a tour in Iceland in the summer of 1809. 2 vol. Londres, 1811.
- Hopkin, R. et J.M. Kain 1978. The effect of some pollutants on the survival, growth and respiration of *Laminaria hyperborea*. Estuar. Coast. Mar. Sci. 7: 531-553.
- Jackson, G.A. 1977. Nutrients and production of giant kelp *Macrocystis pyrifera* off southern California. Limnol. Oceanogr. 22: 979-995.

- Jensen, A. et A. Haug 1952. Fargereaksjon til adskillelse av stortare (*Laminaria Cloustoni*) og fingertare (*Laminaria digitata*). Tidsskr. Kemi Bergv. Metalurgi 8: 138-139.
- John, D.M. 1969. An ecological study on *Laminaria ochroleuca*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 49: 175-187.
- 1970. Differences in the growth of three species of *Laminaria* along a depth gradient. Nova Hedw. 19: 789-798.
- 1971. The distribution and net productivity of sublittoral population of attached macrophytic algae in an estuary on the Atlantic coast of Spain. Mar. Biol. 11: 90-97.
- Johnson, C.R. et K.H. Mann 1986. The importance of plant defence abilities to the structure of subtidal seaweed communities: the kelp *Laminaria longicurvis* de la Pylaie survives grazing by the snail *Lacuna vincta* (Montagu) at high population densities. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 97: 231-267.
- Johnston, C.S., A.G. Jones et R.D. Hunt 1977. A seasonal carbon budget for a Laminarian population in a scottish sea-loch. Helgol. wiss. Meeresunter. 30: 527-545.
- Jones, N.S. et J.M. Kain 1967. Subtidal algal colonisation following removal of *Echinus*. Helgol. Wiss. Meeresunters. 15: 460-466.
- Jónsson, H. 1901. The marine algae of Iceland. 1: Rhodophyceae. Bot. Tidsskr. 24: 127-155.
- 1903a. The marine algae of Iceland. 2: Phaeophyceae. Bot. Tidsskr. 25: 141-195.
- 1903b. The marine algae of Iceland. 3: Chlorophyceae, 4: Cyanophyceae. Bot. Tidsskr. 25: 337-385.
- 1912. The marine algal vegetation of Iceland. In L.K. Rosenvinge et E. Warming (éds.), The Botany of Iceland, vol. I, J. Frimodt, Copenhague, pp. 1-186.
- Jónsson, S. et K. Gunnarsson 1978. Botnpörungar í sjó við Ísland: Greiningalykill. Hafrannsóknir 15: 5-89.
- et K. Gunnarsson 1982. Marine algal colonization at Surtsey. Surtsey Res. Progr. Rep. 9: 33-45.
- K. Gunnarsson et J.-P. Briane 1987. Évolution de la nouvelle flore marine de l'île volcanique de Surtsey, Islande. J. Mar. Res. Inst. Reykjavík 10: 1-30.
- Jorde, I. et N. Klavestad 1961. On *Laminaria cuculata* Foslie and *L. intermedia* Foslie. Sarsia 1: 27-30.
- Jupp, B.P. et E.A. Drew 1974. Studies on the growth of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. I. Biomass and productivity. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 15: 185-196.
- Kain, J.M. 1962. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. I. Vertical distribution. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 42: 377-385.
- 1963. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. II. Age, weight and length. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 43: 129-151.
- 1964. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. III. Survival and growth of gametophytes. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 44: 415-433.
- Kain, J.M. 1965. Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. IV. Growth of early sporophytes. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 45: 129-143.
- 1967. Populations of *Laminaria hyperborea* from various latitudes. Helgol. Wissensh. Meeresunters. 15: 489-499.
- 1969. The biology of *Laminaria hyperborea*. V. Comparison with early stages of competitors. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 49: 455-473.
- 1971a. Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*. F A O Fisheries Synopsis no. 87, 68 pp.
- 1971b. The biology of *Laminaria hyperborea*. VI. Some Norwegian populations. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 51: 387-408.
- 1971c. Continuous recording of underwater light in relation to *Laminaria* distribution. In D.J. Crisp (éd.), Proc. 4th Europ. Mar. Biol. Symp., Univ. Press, Cambridge, pp: 335-346.
- 1975. The biology of *Laminaria hyperborea*. VII. Reproduction of the sporophyte. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 55: 567-582.
- 1976a. The biology of *Laminaria hyperborea*. VIII. Growth on cleared areas. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 56: 267-290.
- 1976b. The biology of *Laminaria hyperborea*. IX. Growth pattern of fronds. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 56: 603-628.
- 1976c. New and interesting marine algae from the Shetland Isles II: Hollow and solid stiped *Laminaria (simplices)*. Br. phycol. J. 11: 1-11.
- 1977. The biology of *Laminaria hyperborea*. X. The effect of depth on some populations. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 57: 587-607.
- 1979. A view of the genus *Laminaria*. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 17: 101-161.
- E.A. Drew et B.P. Jupp 1976. Light and the ecology of *Laminaria hyperborea* II. In G.E. Evans, R. Bainbridge et O. Rackham (éds.), Light as an ecological factor II, Blackwell, Oxford, pp: 63-92.
- Kenelly, S.J. 1987. Inhibition of kelp recruitment by turfing algae and consequences for an Australian kelp community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 112: 49-60.
- King, R.J. et W. Schramm 1976. Determination of photosynthetic rates for the marine algae *Fucus vesiculosus* and *Laminaria digitata*. Mar. Biol. 37: 209-213.
- Kirjeva, M.S. et T.F. Stchapova 1938. Rates of growth, age and spore-bearing of *Laminaria saccharina* and *L. digitata* in Kola Fjord. Trans. Inst. Mar. Fish. Oceanogr. U.S.S.R., Moscow 7: 29-58.
- Kirk, J.T.O. 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, 401 pp.
- Kirkman, H. 1981. First year in the life history and the

- survival of juvenile marine macrophyte *Ecklonia radiata* (Turn.) J. Agardh. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 55: 243-254.
- Kirkman, H. 1984. Standing stock and production of *Ecklonia radiata* (C.Ag.) J. Agardh. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 76: 119-130.
- Kitching, J.A. 1941. Studies in sublittoral ecology, III. *Laminaria* forest on the west coast of Scotland; A study of zonation in relation to wave action and illumination. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 80: 324-337.
- T.T. Macan et H.C. Gilson 1934. Studies in sublittoral ecology. I. A submarine gully in Wembury Bay, South Devon. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 19: 677-705.
- Kjellman, F.-R. 1877. Über die Algenvegetationen des Murmanchen Meeres an der Westküste von Novaja-Semlja und Wajgatsch. *Nova Acta Reg. Soc. Ups. Ser. III.*
- Klinger, T. et R.E. De Wreede 1988. Stipe rings and size in populations of *Laminaria setchellii* Silva (Laminariales, Phaeophyta) in British Columbia, Canada. *Phycologia* 27: 234-240.
- Kremer, B. 1981. Carbon metabolism. In C.S. Lobban et M.J. Wynne, (éds.) *The Biology of Seaweeds*, Botanical Monographs, Vol. 17. Blackwell Scientific publications, Oxford, pp. 493-533.
- Kristmannsson, S.S. 1989. Sjávarhitamælingar við strendur Íslands 1987-1988. *Hafrannsóknastofnunin* fjlörlit nr. 17, 101 pp.
- Lamouroux 1813. Essai sur les genres de la famille des Thallassiophytes non articulées. *Ann. Mus. Hist. Nat.* 20(1): 21-47.
- Le Jolis, A. 1855. Examen des espèces confondues sous le nom de *Laminaria digitata*, suivi de quelques observations sur le genre *Laminaria*. *Mém. Soc. Imp. Nat. Cherbourg* 3: 241-312.
- Lüning, K. 1969. Standing crop and leaf area index of the sublittoral *Laminaria* species near Helgoland. *Mar. Biol.* 3: 282-286.
- 1971. Seasonal growth of *Laminaria hyperborea* under recorded underwater light conditions near Helgoland. In D.J. Crisp (éd.), 4th European Marine Biology Symposium, Cambridge 1971, pp. 347-361.
- 1979. Growth strategies of three *Laminaria* species (Phaeophyceae) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1: 195-207.
- 1980. Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* species (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 16: 1-15.
- 1981. Light. In C.S. Lobban et M.J. Wynne (éds.), *The Biology of Seaweeds*, Botanical Monographs, Vol. 17. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 326-355.
- 1985. Meeresbotanik. Verbreitung, Ökophysiol. und Nutzung der marinen Makroalgen. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 375 pp.
- Lüning, K. 1986. New frond formation in *Laminaria hyperborea* (Phaeophyta) a photoperiodic response. *Br. Phycol. J.* 21: 269-273.
- A.R.O. Chapman et K.H. Mann 1978. Crossing experiments in the non-digitate complex of *Laminaria* from both sides of the Atlantic. *Phycologia* 17: 293-298.
- et M.J. Dring 1972. Reproduction induced by blue light in female gametophytes of *Laminaria saccharina*. *Planta* 104: 252-256.
- et M.J. Dring 1979. Continuous underwater light measurement near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 32: 403-424.
- Mann, K.H. 1971. Relationship between length, environment, and taxonomic characters of *Laminaria*. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 28: 778-780.
- 1972a. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds. *Mar. Biol.* 12: 1-10.
- 1972b. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Mar. Biol.* 14: 199-209.
- 1973. Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science* 182: 975-981.
- 1977. Destruction of kelp-beds by sea-urchins: A cyclical phenomenon or irreversible degradation? *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 30: 455-467.
- et A.R.O. Chapman 1975. Primary production of marine macrophytes. In *Photosynthesis and productivity in different environments*, International Biological Programme, vol. 3. Cambridge Univ. Press, U.K. pp. 207-223.
- N. Jarman et G. Dieckmann 1979. Development of a method for measuring the productivity of the Kelp *Ecklonia maxima*. *Trans. R. Soc. S. Afr.* 44: 27-41.
- et H. Kirkman 1981. A biomass method for measuring productivity of *Ecklonia radiata* with the potential for adaptation to other large brown algae. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.* 32: 297-304.
- et C. Mann 1981. Problems of converting linear growth increments of kelps to estimates of biomass production. In T. Levring (éd.), *Proc. Xth. Intern. Seaweed Symp.* Göteborg, Sweden, August, 1980, Walter Gruyter, Berlin, pp. 699-704.
- Mohr, N. 1786. *Forsök til islandsk naturhistorie*. Copenhagen, 1786.
- Munda, I.M. 1965. On *Laminaria* species from the Foslie herbarium with special regard to *Laminaria intermedia* Foslie. *Nova Hedwigia* 9: 285-290, tab. 52-62.

- Norton, T., K. Hiscock et J.A. Kitching 1977. The ecology of Lough Ine. XX. The *Laminaria* forest at Carrigathorna. *J. Ecol.* 65: 919-941.
- Novaczek, I. 1981. Stipe growth rings in *Ecklonia radiata* (C.Ag.) J.Ag. *Laminariales*. *Br. Phycol. J.* 16: 363-371.
- Ólafsson, E. et B. Pálsson 1772. Reise igennem Island. Soroe 1772.
- Parke, M. 1948. Studies on the British Laminariaceae. I. Growth in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 27: 651-709.
- Pearse, J.S. et A.H. Haines 1979. Expansion of a central California kelp forest following mass mortality of sea urchins. *Mar. Biol.* 51: 83-89.
- Pérez, R., 1969a. Étude biométrique d'une population de *Laminaria digitata* Lamouroux de l'étage infralittoral profond 1. Résultats relatifs aux dimensions des thalles. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 33: 117-135.
- 1969b. Croissance de *Laminaria digitata* (L) Lamour. étudiée sur trois années consécutives. *Proc. 6th. Intern. Seaweed Symp.* pp. 329-344.
- 1970. Longévité du sporophyte de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 34: 363-374.
- 1971a. Écologie, croissance et régénération, teneur en acide alginique de *Laminaria digitata* sur les côtes françaises de la Manche. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 35: 286-346.
- 1971b. Influence de quelques facteurs physiques sur le développement de *Laminaria digitata* (L.) Lamour. *Soc. Phycol. de France, Bull. No. 16:* 89-105.
- Printz, H. 1926. Die Algenvegetationen des Trondhjemsfjordes. *Skr. Norske Vidensk. Akad. Mat.-Nat. Kl.*, No. 5: 1-273.
- Ramus, J. 1981. The capture and transduction of light energy. In C.S. Lobban et M.J. Wynne (éds.), *The Biology of Seaweeds, Botanical Monographs*, Vol. 17. Blackwell Scientific publications, Oxford, pp: 458-492.
- Rosenthal, R.J., W.D. Clarke et P.K. Dayton 1974. Ecology and natural history of a stand of giant kelp *Macrocystis pyrifera* off Del Mar, California. *Fish. Bull. NOAA* 72: 670-684.
- Rosenvinge, L.K. 1892. Deuxième mémoire sur les algues marines du Groenland. *Medd. Grönl.* 20: 1-125 + 1 pl.
- Sakai, Y. 1977. Vegetation structure and standing crop of the marine algae in the *Laminaria* bed of Otaru city Hokkaido, Japan. *Jap. J. Ecol.* 27: 45-51.
- Santelices, B. 1977. Water movement and seasonal algal growth in Hawaii. *Mar. Biol.* 43: 225-235.
- J. Castilla, J. Cancino et P. Schmiede 1980. Comparative ecology of *Lessonia nigrescens* et *Durvillaea antarctica* (Phaeophyta) in central Chile. *Mar. Biol.* 59: 119-132.
- et F.P. Ojenda 1984. Effects of canopy removal on the understory algal community structure of coastal forests of *Macrocystis pyrifera* from southern South America. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 14: 165-173.
- Sauvageau, C. 1918. Recherches sur les Laminaires des côtes de France. *Mémoires de l'Acad. de Sci. Paris* 56: 1-240.
- Schreiber, E. 1930. Untersuchungen über Parthenogenesis, Geschlechtsbestimmung und Bastardierungsvermögen bei Laminarien. *Planta* 12: 331-353.
- Schwenke, H. 1971. Water movement. *Plants. In O. Kinne (éd.), Marine Ecology, 1*, Wiley-Interscience, Londres, p. 1091-1121.
- Sears J.R. et R.T. Wilce 1975. Sublittoral, benthic marine algae of southern Cape Cod and adjacent islands: Seasonal periodicity, association, diversity, and floristic composition. *Ecol. Monogr.* 45: 337-365.
- Sheppard, C.R.C., B.P. Jupp, A.L.S. Sheppard et D.J. Bellamy 1978. Studies on the growth of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. and *Laminaria ochroleuca* De la Pylaie on the French Channel coast. *Bot. Mar.* 21: 109-116.
- Sigtryggsson, H. 1969. Yfirlit um hafis í grennd við Ísland. In M.Á. Einarsson (éd.), *Hafisinn. Almenna Bókafélagið, Reykjavík*, pp. 80-94.
- Smith, B.D. 1985. Recovery following experimental harvesting of *Laminaria longicurvis* and *L. digitata* in southwestern Nova Scotia. *Helgol. Meeresunters.* 39: 83-101.
- 1986. Implication of population dynamics and interspecific competition for harvest management of the seaweed *Laminaria*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 33: 7-18.
- 1988. Comparison of productivity estimates for *Laminaria* in Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 557-562.
- Smith, R. G., W.N. Wheeler et L.M. Srivastava 1983. Seasonal photosynthetic performance of *Macrocystis integrifolia* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 19: 352-359.
- Sokal, R.R. et F.J. Rolf 1980. *Biometry*, 2e éd., Freeman, San Francisco, 859 pp.
- South, G.R. et R.G. Hooper 1980. Catalogue and atlas of the benthic marine algae of the island of Newfoundland. *Mem. Univ. Nfld. Occas. Pap. Biol.* 3: 1-136.
- et I. Tittley 1987. A checklist and distributional index of benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. Huntsman Marine Laboratory et British museum (Natural History). St. Andrews et Londre, 76 pp.
- Stefánsson, U. 1962. North Icelandic waters. *Rit Fiskideildar* 3: 1-269.
- 1981. Sjórinn við Ísland. In *Náttúra Íslands*, 2e éd., Almenna Bókafélagið, Reykjavík, p. 397-438.
- et G. Guðmundsson 1978. The freshwater regime of Faxaflói, Southwest Iceland, and its relationship

- to meteorological variables. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 6: 535-551.
- Stefánsson, U. et P. Þorsteinsson 1980. Hvammsfjörður — endurnýjun sjávar og vatnsbúskapur. Náttúrufræðingurinn, 50: 87-98.
- Th. Thórdardóttir et J. Ólafsson 1987. Comparison of seasonal oxygen cycles and primary production in the Faxaflói region, southwest Iceland. *Deep-Sea Research* 34: 725-739.
- Steinbiss, H.-H. et K. Schmitz 1974. Zur Entwicklung und funktionellen Anatomie des Phylloids von *Laminaria hyperborea*. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 26: 134-152.
- Stephenson, T.A., A. Stephenson et G.A. Du Toit 1937. The South African intertidal zone and its relation to oceanic currents, I. A temperate Indian Ocean shore. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 24: 341-382.
- Strömfelt, H.F.G. 1887. Om algevegetationen ved Islands kyster. *Götab. Kgl. Vetensk. och vittenh. Samhalls Handl.* Göteborg 1887.
- Sundene, O. 1958. Interfertility between forms of *Laminaria digitata*. *Nytt Mag. Bot.* 6: 121-129.
- 1962. Growth in the sea of *Laminaria digitata* sporophytes from culture. *Nytt Mag. Bot.* 9: 5-24.
- 1964. The ecology of *Laminaria digitata* in Norway in view of transplant experiments. *Nytt Mag. Bot.* 11: 83-107.
- Svendsen, P. 1972. Noen observasjoner over taretråling og gjenvekst av stortare *Laminaria hyperborea*. *Fiskets Gang* 22: 448-460.
- et J.M. Kain 1971. The taxonomic status, distribution, and morphology of *Laminaria cucullata* sensu. *Jorde and Klavestad. Sarsia* 46: 1-21.
- Walker, F.T. et W.D. Richardson 1955. An ecological investigation of *Laminaria cloustoni* Edm. (*L. hyperborea* Fosl.) around Scotland. *J. Ecol.* 43: 26-38.
- Westlake, D.F. 1965. Some problems in the measurement of radiation under water: a review. *Photochem. Photobiol.* 4: 849-868.
- Wheeler, W.N. 1980. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Mar. Biol.* 56: 103-110.
- et L.D. Druehl 1986. Seasonal growth and productivity of *Macrocystis integrifolia* in British Columbia, Canada. *Mar. Biol.* 90: 181-186.
- R.G. Smith et L.M. Srivastava 1984. Seasonal photosynthetic performance of *Nereocystis leutkeana*. *Can. J. Bot.* 62: 664-670.
- Whitford, L.A. et G.J. Schumacher 1964. Effect of current on respiration and mineral uptake in *Spirogyra* and *Oedogonium*. *Ecology* 45: 168-170.
- Wilce, R.T. 1959. Studies in the genus *Laminaria*. I. *Laminaria cuneifolia* J.G. Agardh: A review. *Bot. Not.* 112: 158-174.
- 1965. Studies in the genus *Laminaria*. III. A revision of the North Atlantic species of the Simplices section of *Laminaria*. *Botanica Gothoburgensis*, 3: 247-256.
- Willenbrink, J., M. Rangoni-Kubber et B. Tersky 1975. Frond development and CO₂-fixation in *Laminaria hyperborea*. *Planta* 125: 161-170.
- Yendo, K. 1919. A monograph of the genus *Alaria*. *J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo* 43: 1-145.

ANNEXE

Tableaux des comparaisons statistiques

t; d.d.l.
p

*Dans les tableaux qui suivent les chiffres dans les carrés représentent le "t" de Student-Fisher (t), les degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p), disposés comme dans le carré ci-dessus. *: $0,05 \geq p > 0,01$; **: $0,01 \geq p > 0,001$; ***: $0,001 \geq p$.*

*In the following tables the figures in the squares represent "Student-Fisher-t" (t) degrees of freedom (d.d.l.), and the probability (p) as disposed in the square above; * : $0.05 \geq p > 0.01$; ** : $0.01 \geq p > 0.001$; *** : $0.001 \geq p$.*

TABLEAU I

Comparaison de la longueur des stipes de *Laminaria hyperborea* à différentes profondeurs à Langey (a) et à Oddbjarnarsker (b) par le test statistique "t de Student-Fisher"; les moyennes des plantes adultes (> 10 ans) sont comparées; en bas, tableau comparatif entre les deux localités (c). Les chiffres dans les carrés représentent le "t", degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p) voir p. 143.

Comparison of the length of the stipes of *Laminaria hyperborea* at different depths at Langey (a) and at Oddbjarnarsker (b) with the statistic "Student-Fisher-t". The averages for adult plants (> 10 years) are compared. Below, a comparison between the two station (c). See page 143 for explanation of figures.

a.

	3 m	6 m
0 m	1,42; 80 0,16	2,34; 47 0,02*
3 m	0,60; 36 0,55	

b.

	3 m	6 m	9 m	12 m	16 m
0 m	1,73; 22 0,10	3,34; 28 0,002**	4,09; 30 0,0003***	0,81; 19 0,43	4,58; 23 0,0001***
3 m	0,30; 24 0,77	1,11; 26 0,28	0,75; 15 0,45	1,16; 19 0,12	
6 m		1,37; 32 0,18	1,76; 21 0,09	2,42; 25 0,02*	
9 m			2,31; 23 0,03*	0,99; 27 0,33	
12 m				2,84; 16 0,01**	

c.

	3 m	6 m	9 m	12 m	16 m
0 m	5,80; 53 4 10 ⁻⁷ ***	1,94; 49 0,06	2,37; 55 0,02*	0,65; 57 0,52	3,37; 46 0,002**
3 m	2,40; 53 0,02*	0,47; 49 0,64	0,33; 55 0,74	0,60; 57 0,55	1,17; 46 0,25
6 m	1,83; 20 0,08	0,15; 16 0,88	0,67; 22 0,51	1,49; 24 0,15	0,77; 13 0,46

TABLEAU II

Comparaison de la longueur des stipes de *Laminaria digitata* à différentes profondeurs à Fagurey (a) et à Skarð (b) par le test statistique "t de Student-Fisher"; les moyennes des plantes adultes (> 6 ans) sont comparées; en bas, tableau comparatif entre les deux localités (c). Les chiffres dans les carrés représentent le "t", degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p) voir p. 143.

Comparison of the length of the stipes of *Laminaria digitata* at different depths at Fagurey (a) and Skarð (b) with the statistic "Student-Fisher-t". The averages for adult plants (> 6 years) are compared. Below, a comparison between the two station (c). See page 143 for explanation of figures.

a.

	6 m	9 m
3 m	0,63; 34 0,53	2,27; 40 0,03*
6 m		1,63; 38 0,11

b.

	6 m	9 m	12 m
3 m	4,27; 78 5 10 ⁻⁵ ***	2,49; 73 0,02*	2,25; 76 0,03*
6 m	0,49; 11 0,63	1,63; 14 0,12	
9 m		0,93; 9 0,38	

c.

	3 m	6 m	9 m	12 m
3 m	0,61; 88 0,54	3,59; 26 0,0014**	2,18; 21 0,04*	2,05; 24 0,05*
6 m	0,12; 86 0,9	2,75; 24 0,01**	2,14; 19 0,05*	1,92; 22 0,07
9 m	2,36; 92 0,02*	1,87; 30 0,07	0,97; 25 0,34	0,51; 28 0,61

TABLEAU III

Comparaison du diamètre des stipes de *Laminaria hyperborea* à différentes profondeurs à Langey (a) et à Oddbjarnarsker (b) par le test statistique "t de Student-Fisher"; les moyennes des plantes adultes (> 10 ans) sont comparées; en bas, tableau comparatif entre les deux localités (c). Les chiffres dans les carrés représentent le "t", degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p) voir p. 143.

Comparison of the diameter of the stipes of *Laminaria hyperborea* at different depths at Langey (a) and at Oddbjarnarsker (b) with the statistic "Student-Fisher-t". The averages for adult plants (> 10 years) are compared. Below, a comparison between the two station (c). See page 143 for explanation of figures.

a.

	3 m	6 m
0 m	2,48; 118 0,01**	0,83; 55 0,41
3 m	1,58; 77 0,12	

b.

	3 m	6 m	9 m	12 m	16 m
0 m	2,02; 22 0,06	1,94; 28 0,06	2,79; 30 0,01**	1,44; 19 0,17	4,06; 23 0,0005***
3 m	0,19; 24 0,85	0,46; 26 0,65	0,15; 15 0,88	1,98; 19 0,06	
6 m		0,71; 32 0,48	0,004; 21 1,0	2,23; 25 0,03*	
9 m			0,53; 23 0,60	0,73; 27 0,10	
				1,69; 16 0,11	

c.

	0 m	3 m	6 m	9 m	12 m
0 m	0,42; 61 0,68	2,67; 57 0,01**	2,89; 63 0,01**	3,96; 65 0,0002***	2,01; 54 0,05*
3 m	1,68; 83 0,10	2,82; 79 0,01**	3,34; 85 0,0013**	4,11; 76 9 10 ⁻⁵ ***	2,24; 76 0,03
6 m	1,46; 20 0,65	1,69; 16 0,11	1,37; 22 0,18	2,15; 24 0,04*	1,10; 13 0,15

TABLEAU IV

Comparaison de la diamètre des stipes de *Laminaria digitata* à différentes profondeurs à Fagurey (a) et à Skarð (b) par le test statistique "t de Student-Fisher"; les moyennes des plantes adultes (> 6 ans) sont comparées; en bas, tableau comparatif entre les deux localités (c). Les chiffres dans les carrés représentent le "t", degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p) voir p. 143.

Comparison of the diameter of the stipes of *Laminaria digitata* at different depths at Fagurey (a) and Skarð (b) with the statistic "Student-Fisher-t". The averages for adult plants (> 6 years) are compared. Below, a comparison between the two station (c). See page 143 for explanation of figures.

a.

	6 m	9 m
3 m	2,09; 34 0,04*	1,08; 40 0,21
6 m		3,03; 38 0,004**

b.

	6 m	9 m	12 m
3 m	3,64; 80 0,0005***	2,54; 75 0,01**	3,49; 78 0,0008***
6 m		0,04; 11 0,97	0,06; 14 0,95
9 m			0,18; 9 0,86

c.

	3 m	6 m	9 m	12 m
3 m	0,03; 90 0,98	3,59; 26 0,0014**	2,81; 21 0,01**	3,68; 24 0,0012**
6 m	2,40; 88 0,02*	4,88; 24 6 10 ⁻⁵ ****	3,72; 19 0,0015**	4,84; 22 8 10 ⁻⁵
9 m	1,77; 94 0,09	1,95; 30 0,06	1,42; 25 0,17	1,97; 28 0,06

TABLEAU V

Comparaison du poids des stipes de *Laminaria hyperborea* à différentes profondeurs à Langey (a) et à Oddbjarnarsker (b) par le test statistique "t de Student-Fisher"; les moyennes des plantes adultes (> 10 ans) sont comparées; en bas, tableau comparatif entre les deux localités (c). Les chiffres dans les carrés représentent le "t", degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p) voir p. 143.

Comparison of the weight of the stipes of *Laminaria hyperborea* at different depths at Langey (a) and at Oddbjarnarsker (b) with the statistic "Student-Fisher-t". The averages for adult plants (> 10 years) are compared. Below, a comparison between the two station (c). See page 143 for explanation of figures.

a.

		3 m
		0 m
		0,02; 114 0,098

b.

		3 m	6 m	9 m	12 m	16 m	
		0 m	2,26; 22 0,03*	3,65; 24 0,0013**	3,98; 28 0,0004***	0,49; 18 0,15	4,54; 23 0,0001***
		3 m	2,56; 20 0,02*	0,80; 24 0,43	0,55; 14 0,59	0,94; 19 0,36	
		6 m		0,52; 26 0,61	1,99; 16 0,06	0,78; 21 0,44	
		9 m			2,21; 20 0,04*	0,18; 25 0,86	
		12 m				2,59; 16 0,02*	

c.

		0 m	3 m	6 m	9 m	12 m	
		0 m	3,74; 61 0,0004***	0,26; 57 0,79	0,09; 59 0,93	0,94; 64 0,35	1,96; 53 0,06
		3 m	2,04; 79 0,04*	0,14; 75 0,89	0,16; 77 0,87	0,55; 81 0,58	1,06; 71 0,29

TABLEAU VI

Comparaison du poids des stipes de *Laminaria digitata* à différentes profondeurs à Fagurey (a) et à Skarð (b) par le test statistique "t de Student-Fisher"; les moyennes des plantes adultes (> 6 ans) sont comparées; en bas, tableau comparatif entre les deux localités (c). Les chiffres dans les carrés représentent le "t", degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p) voir p. 143.

Comparison of the weight of the stipes of *Laminaria digitata* at different depths at Fagurey (a) and at Skarð (b) with the statistic "Student-Fisher-t". The averages for adult plants (> 6 years) are compared. Below, a comparison between the two station (c). See page 143 for explanation of figures.

a.

		6 m	9 m	
		3 m	0,96; 34 0,34	1,95; 40 0,06
		6 m	2,75; 38 0,01**	

b.

		6 m	9 m	12 m	
		3 m	3,46; 79 0,0009***	2,58; 74 0,01**	2,94; 77 0,004**
		6 m	1,04; 11 0,34	0,27; 14 0,80	
		9 m		0,91; 9 0,38	

c.

		3 m	6 m	9 m	12 m	
		3 m	3,08; 89 0,0028**	3,41; 26 0,0021**	2,40; 21 0,03*	2,94; 24 0,01**
		6 m	4,18; 87 0,0007***	4,42; 24 0,0002***	3,09; 19 0,01**	3,81; 22 0,001***
		9 m	2,34; 93 0,02*	1,39; 30 0,17	1,14; 25 0,27	1,13; 28 0,27

TABLEAU VII

Comparaison du poids des lames de *Laminaria hyperborea* à différentes profondeurs à Langey (a) et à Oddbjarnarsker (b) par le test statistique "t de Student-Fisher"; les moyennes des plantes adultes (> 10 ans) sont comparées; en bas, tableau comparatif entre les deux localités (c). Les chiffres dans les carrés représentent le "t", degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p) voir p. 143.

Comparison of the weight of the fronds of *Laminaria hyperborea* at different depths at Langey (a) and at Oddbjarnarsker (b) with the statistic "Student-Fisher-t". The averages for adult plants (> 10 years) are compared. Below, a comparison between the two station (c). See page 143 for explanation of figures.

a.

		3 m
		0 m
		4,16; 114 0,0006***

b.

		3 m	6 m	9 m	12 m	16 m	
		0 m	2,76; 22 0,01**	0,88; 24 0,39	2,58; 28 0,02*	3,59; 18 0,002**	7,40; 23 1,6 10 ⁻⁷ ***
		3 m	3,35; 20 0,003**	4,89; 24 0,00005***	4,94; 14 0,0002***	9,62; 19 1,0 10 ⁻⁸ ***	
		6 m		1,87; 26 0,07	3,55; 16 0,003**	8,6; 21 3 10 ⁻⁸ ***	
		9 m			2,19; 20 0,04*	5,67; 25 7 10 ⁻⁷ ***	
		12 m				1,63; 15 0,12	

c.

		0 m	3 m	6 m	9 m	12 m	
		0 m	0,24; 61 0,81	2,59; 57 0,01**	0,62; 59 0,54	2,43; 65 0,02*	3,36; 53 0,002**
		3 m	2,62; 79 0,01**	3,85; 75 0,0002***	1,90; 77 0,06	0,99; 81 0,33	0,63; 71 0,53

TABLEAU VIII

Comparaison du poids des lames de *Laminaria digitata* à différentes profondeurs à Fagurey (a) et à Skarð (b) par le test statistique "t de Student-Fisher"; les moyennes des plantes adultes (> 6 ans) sont comparées; en bas, tableau comparatif entre les deux localités (c). Les chiffres dans les carrés représentent le "t", degrés de liberté (d.d.l.) et la probabilité (p) voir p. 143.

Comparison of the weight of the fronds of *Laminaria digitata* at different depths at Fagurey (a) and at Skarð (b) with the statistic "Student-Fisher-t". The averages for adult plants (> 6 years) are compared. Below, a comparison between the two station (c). See page 143 for explanation of figures.

a.

		6 m	9 m
		3 m	0,55; 34 0,59
		6 m	1,89; 32 0,07
		9 m	2,67; 30 0,01**

b.

		6 m	9 m	12 m	
		3 m	0,33; 79 0,74	0,98; 75 0,33	1,66; 78 0,10
		6 m	0,96; 10 0,36	1,71; 13 0,11	
		9 m		0,50; 9 0,63	

c.

		3 m	6 m	9 m	12 m	
		3 m	2,81; 90 0,01**	1,67; 25 0,11	1,71; 21 0,10	2,50; 24 0,02*
		6 m	3,72; 88 0,0004***	2,38; 23 0,03*	2,29; 19 0,03*	3,31; 22 0,003**
		9 m	0,08; 86 0,94*	0,26; 21 0,80	0,98; 17 0,34	1,67; 20 0,11

Resumé

Les études des populations de *Laminaria hyperborea* et *L. digitata* en Islande ont révélé une seule forme de *L. hyperborea* mais deux formes de *L. digitata* liées à l'exposition. L'étendue verticale des deux espèces est limitée en bas par la lumière à 19 m au maximum dans la partie la plus exposée de la baie étudiée; en haut la limite est conditionnée par le ressac chez *L. hyperborea* et par l'abrasion due à la glace chez *L. digitata*. Un effet répressif sur la biomasse se produit pour la même raison dans la partie supérieure de l'étage infralittoral. Le maximum de cette biomasse, 9,7 kg m⁻² pour *L. hyperborea* et 14,6 kg pour *L. digitata*, se trouve aux profondeurs modérées. La densité est maximum aux faibles profondeurs, avec un pourcentage élevé des jeunes plantes. La longévité est de plus de 20 ans pour *L. hyperborea* et de 11 ans pour *L. digitata*. La croissance saisonnière montre une activité estivale suivie de repos hivernal, créant des zones

concentriques annuelles dans le stipe de *L. hyperborea*, mais aussi chez *L. digitata*, contrairement à ce qui s'observe chez cette espèce dans des populations plus méridionales. Chez *L. digitata* la période de croissance est de 4 ans et de 7 ans chez *L. hyperborea*. La croissance de *L. digitata* est plus élevée que chez *L. hyperborea* et la taille des plantes adultes résultantes est nettement plus grande. La taille des plantes adultes et la croissance durant la phase active sont plus importante en Islande que dans des populations plus méridionales. La production, liée à la structure d'âge des populations, à leur densité et à leur vitesse de croissance, apparaît inférieure à celle des populations plus méridionales pour *L. hyperborea*, mais comparable pour *L. digitata*. Ces recherches soulignent la nécessité de comparer des populations géographiquement différentes pour saisir la diversité de leur comportement.