# Etagement des algues et des invertébrés sessiles dans l'Archipel de Glénan

Définition biologique des horizons bathymétriques

A. Castric-Fey<sup>1</sup>, A. Girard-Descatoire<sup>1</sup>, F. Lafargue<sup>2</sup> & M.-T. L'Hardy-Halos<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire Maritime; Concarneau, France, <sup>2</sup> Laboratoire Arago; Banyuls-sur-Mer, France, <sup>3</sup> Laboratoire de Biologie de la Faculté des Sciences du Mans; Le Mans, et Laboratoire de Biologie Végétale marine; Paris, France

ABSTRACT: Zonation of algae and sessile invertebrates in the Glénan Archipelago. Biologic definition of bathymetric zones. The Glénan Archipelago was investigated, from the surface to a depth of 60 m, by Scuba diving. Four distinct communities ("peuplements") have been determined that fit into the system of zonation defined by the Genoa Symposium (1957). The results are compared with observations made in the English Channel (Cabioch 1968) and in the Atlantic Ocean (GLEMAREC 1971). Since illumination depends upon the angle of the rocky face, photophilic species exhibit a maximum range when the rock surfaces are horizontal. The sublittoral zone is dominated by laminarians. They form two distinct communities with the animal and vegetal species they overshadow. The upper community is characterized by Laminaria digitata (LINNÉ) LAMOUROUX (horizontal rocky face from 0 to 6 m; vertical rocky face from +0.5 to -3 m). The lower cummunity, characterized by L. hyperborea (Gunner) FOSLIE has a greater vertical extension (horizontal:  $-6 \,\mathrm{m}$  to  $-26 \,\mathrm{m}$ ; vertical:  $-3 \,\mathrm{to} -30 \,\mathrm{m}$ ). The circulittoral zone is colonized by several animal species growing in a ramified manner: the upper community is characterized by Axinellidae (-30 m), the lower by Dendrophyllia cornigera (LAMARCK) (-55 to -60 m). Upright algae disappear somewhere between -40 and —47 m.

#### INTRODUCTION

En 1969, nous avons présenté les caractéristiques de l'Archipel de Glénan, situé sur la côte Sud Armoricaine, et défini un travail d'équipe sur les peuplements sessiles des fonds rocheux (LAFARGUE 1967–1970, CASTRIC-FEY 1970–1971, DESCATOIRE 1967, 1969a, b, DESCATOIRE et al. 1967a, b, 1969).

Ces travaux ont été effectués sur la base d'observations et de récoltes réalisées en scaphandre autonome. En 1968, 1969 et 1970 nous avons établi l'inventaire des Anthozoaires, Ascidies, Bryozoaires, Hydraires et Spongiaires de cet Archipel.

Nous envisageons ici la distribution verticale des espèces les plus représentatives ainsi que les principaux facteurs de répartition (Tableau 2). L'étude plus détaillée de la distribution de la flore et de la faune fixée fera l'objet de publications ultérieures.

Nous donnons ensuite, une vue d'ensemble des peuplements dans les soixante premiers mètres de profondeur. Quatre horizons bathymétriques ont pu y être définis: les deux premiers par la flore, les deux derniers par la faune.

Toutes les profondeurs mentionnées sont comptées à partir du zéro des cartes marines françaises (Basses mers des Grandes Vives Eaux: B.M.G.V.E.\*). La différence de niveau théorique entre la Basse Mer et la Haute Mer est de 5,5 mètres pour un coefficient de 120 (marée extraordinaire de vive eau d'équinoxe).

#### RESULTATS ET DISCUSSIONS

# Etagement des algues dans l'étage mediolittoral

Nos observations sur les Algues mediolittorales confirment celles, plus détaillées, de Bouxin et Dizerbo (1971). Nous nous bornerons à mettre en évidence quelques points importants.

## En mode moyennement battu

Sur les plateaux horizontaux qui s'étendent du côté abrité des îles (Est du Penfret, Nord de St Nicolas, Nord Est du Run), l'étagement présente tous les horizons classiques, indicateurs d'un mode moyennement battu. Ils sont parfois imbriqués les uns dans les autres (BOUXIN 1957). On ne peut parler de mode abrité pour ces localités, car l'horizon à Pelvetia canaliculata montre de nombreuses taches de Lichina pygmaea, disposition liée à un mode battu. D'autre part, les pieds de Fucus vesiculosus maigres et dispersés, sont souvent remplacés, aux pointes par la variété evesiculosus, ou même disparaissent.

Sur les îlots du Huic, du Gluet, et à la pointe de Pen a Men, la zonation est sensiblement analogue.

#### En mode battu

Sur les sommets des rochers des Bluiniers, de Laon Egenn Hir et de Prunenou Bras, nous observons, après Guerin-Ganivet (1909) l'absence de certaines ceintures d'Algues le développement des moulières et de *Pollicipes cornucopiae*.

#### Le cas des algues photophiles

Au niveau des horizons à Fucus serratus et Himanthalia elongata il existe une zone où sont rassemblées des Algues qui n'ont pas été recontrées aux niveaux plus

<sup>\*</sup> Ou niveau des plus basses mers possibles. Dans le texte les profondeurs dépourvues de signe désignent habituellement la partie située au-dessous du zéro des cartes (ex.: 30 m = -30 m). Un signe + ou - précédera le chiffre quand la confusion est possible.

inférieurs. Dans les stations «abritées» ce sont: Cladophora rupestris, Corallina mediterranea, Enteromorpha prolifera, Leathesia difformis, Padina pavonia, Scytosiphon lomentaria.

Dans les stations battues, ce sont: Cladophora hutchinsiae, Corallina squamata, Gelidium latifolium, Gigartina stellata.

Enfin certaines espèces bien représentées dans les stations battues au niveau des Fucus serratus existent également dans l'étage infralittoral mais en moindre quantité. Tel est le cas de Borgeseniella thuyoïdes (partie supérieure de l'horizon à L. hyperborea) et Calliblepharis jubata (partie supérieure et inférieure de l'horizon à L. hyperborea).

Par ailleurs, il faut noter que l'amplitude verticale de certaines espèces dépend de l'hydrodynamisme. Cantonnées dans les hauts niveaux en mode abrité (bas de l'étage médiolittoral et partie supérieure de l'étage infralittoral), elles peuvent «descendre» dans l'étage infralittoral en mode battu. Tel est le cas de: Ceramium rubrum, Laurencia pinnatifida, Gastroclonium ovatum et Gymnogongrus norvegicus. Cette dernière espèce ne semble pas dépasser les premiers mètres à Penfret, tandis quelle peut atteindre 14 m à Laon Egenn Hir.

# Remarques concernant la limite entre l'Etage médiolittoral et l'Etage infralittoral. La notion de frange infralittorale

La limite entre l'étage médiolittoral exondable et l'étage infralittoral est difficile à définir pour diverses raisons. D'une part, les espèces indicatrices de ce niveau varient selon la zone géographique considérée, d'autre part la distribution verticale de ces espèces varie selon le mode d'exposition et selon la topographie. Il est parfois possible de constater, à quelques mètres de distance horizontale, la présence de deux ceintures d'une même espèce, décalées de niveau en raison de l'inclinaison différente de la surface rocheuse support (horizontale ou verticale). En outre, dans certaines conditions écologiques extrêmes, les espèces indicatrices peuvent manquer (Lewis 1955, p. 271: «there is in these very exposed situations no feature to indicate the upper limit of the infralittoral fringe»).

En Méditerranée, Cystoseira mediterranea (AGARDH) SAUVAGEAU constitue une bonne indicatrice de zone infralittorale car elle exige une immersion constante. La moindre émersion d'une certaine durée entraîne la mort de l'espèce. Aussi est-il habituel de placer la limite supérieure de l'étage médiolittoral juste au-dessous de la ceinture à C. mediterranea (FELDMANN, communication orale).

PICARD (1957) observe la présence de Lithophyllum tortuosum (ESPER) FOSLIE sur la côte atlantique du Portugal et place la limite inférieure de l'étage médiolittoral entre cette espèce et les Corallina + Bifurcaria, ce qui conduit à placer Fucus serratus dans l'étage infralittoral.

En Manche et en Atlantique nord-oriental, la plupart des auteurs placent la limite inférieure de l'étage médiolittoral juste au-dessus des peuplements de Laminaria digitata (au-dessous des Fucus serratus). Nos observations semblent confirmer le bien fondé de ce choix puisque dans l'Archipel (nous l'avons vu plus haut), un certain nombre

d'espèces d'algues photophiles restent cantonnées au niveau de l'horizon à F. serratus et Himanthalia elongata. D'autre part, les nombreuses expèces animales infralittorales rencontrées au niveau des Himanthalia, F. serratus, F. spiralis semblent n'être «remontées» qu'à la faveur de conditions particulières (fissures, surplombs abrités par les frondes, faces inférieurs de pierres). Ces espèces présentent souvent un aspect souffreteux. Toutefois, il faut bien reconnaître qu'au niveau supérieur de l'horizon à L. digitata on trouve côte à côte des espèces caractéristiques de chacun des deux étages. Il existe, en outre, dans la partie immergée, une unité floristique, faunistique et écologique. C'est pourquoi il apparaît nécessaire d'introduire la notion de «frange infralittorale» pour caractériser cette zone de transition. Parmi les trois espèces animales les plus caractéristiques de cette «frange», deux sont d'affinité infralittorale: Esperiopsis fucorum (Spongiaire) et Trididemnum cereum (Tunicier) tandis que la troisième est d'affinité médiolittorale: Umbonula littoralis (Bryozoaire). Dans l'Archipel, cette limite supérieure de l'horizon à L. digitata se situe vers 1 m au-dessus du zéro, en mode moyennement battu comme en mode très battu, quelle que soit l'inclinaison du substrat. Elle correspond à la limite supérieure de la «splash-zone» de Kitching et al. (1934) et à celle de la «sublittoral fringe» de Morgans (1959). Ce terme de «frange infralittorale» exprime bien les caractéristiques de cette zone: étendue restreinte, proximité de la surface, présence d'espèces ayant leur maximum d'abondance juste audessous du zéro.

La notion de frange infralittorale varie selon les auteurs KITCHING (1941), STEPHENSON & STEPHENSON (1949), MORGANS (1959), DRACH (1959), KITCHING et al. (1960). Aux Glénan, nous appelerons frange infralittorale, l'horizon supérieur de l'étage infralittoral comprenant la partie la plus basse de l'estran et une faible tranche de hauteur variable, ne découvrant jamais. La frange infralittorale correspond approximativement à l'horizon à Laminaria digitata. C'est également la zone de déferlement où les mouvements de l'eau sont multidirectionnels (Peres 1967). Sa présence est en effet liée à turbulence\* provoquée par le choc des vagues, tandis que dans l'étage médiolittoral, le facteur principal d'étagement est l'émersion et dans l'étage infralittoral, la lumière.

# Etagement des algues et de quelques invertébrés sessiles dans l'étage infralittoral

#### Méthode d'étude

Dans l'étage infralittoral, la flore a été étudiée en même temps que la faune, par l'observation directe en plongée de surfaces rocheuses homologues, à la fois par l'inclinaison et par la modalité de répartition des organismes qu'elles portent. Suivant la méthode générale préconisée par DRACH (1959), nous avons distingué dans nos relevés les types de surfaces suivants: (a) Surfaces horizontales ou faiblement inclinées: 0 à 30°. (b) Surfaces d'inclinaison moyenne: 30 à 75°. (c) Surfaces verticales, subverticales, ou

<sup>\*</sup> Celle-ci provoque, en outre, une turbidité par inclusion de bulles d'air dans l'eau, formant un écran opaque.

légèrement surplombantes: 75 à 100°. (d) Surfaces surplombantes: 100 à 135°. (e) Surfaces fortement surplombantes = plafonds: 135 à 180°. (f) Surfaces ombragées, inclinées de 0 à 30° = planchers. (g) Parois de fentes. (h) Dessous de blocs. (i) Surfaces horizontales recouvertes en partie par le sable. (j) Surfaces horizontales recouvertes par un fin dépôt vaseux. (k) Surfaces animales ou algales.

Hormis les cas particuliers (grottes, fissures, dessous de pierres), ces différentes inclinaisons de la surface rocheuse peuvent être ramenées à deux catégories principales: surfaces horizontales, surfaces verticales, caractérisées chacune par un ensemble floristique et faunistique différent.

Cette observation a été complétée par des grattages totaux de la surface rocheuse effectués à l'intérieur d'un cadre de 50 cm × 50 cm\* et par quelques décalquages du peuplement sur une plaque de plexiglass de même taille, appliquée sur la surface rocheuse préalablement débarrassée des parties gênantes: frondes de Laminaires par exemple. Nous avon étudié les Algues de l'étage infralittoral et de l'étage circalittoral, strate par strate dans le sens défini par Braun-Blanquet (1964).

Nous utilisons le terme de peuplement de préférence à celui de biocoenose, car il ne sous-entend pas de liens d'interdépendance entre les espèces. Chaque espèce nous paraît, au contraire, avoir ses exigences écologiques propres, donc une distribution verticale indépendante des autres espèces animales ou végétales.

### Caractéristiques de l'étagement

#### Etagement des Laminariales: strate arborescente

L'étagement des Laminariales a fait l'objet d'une littérature abondante: Kitching (1941), Drach (1949, 1952), Kain (1962, 1967), Ernst (1966), Lüning (1970).

Lorsque nous étudions dans l'Archipel de Glénan l'abondance des Laminariales en fonction du gradient bathymétrique (Fig. 1), nous constatons que d'une manière générale, ces algues sont moins abondantes sur les surfaces verticales où elles atteignent d'ailleurs une profondeur plus faible que sur les surfaces horizontales. Trois maxima se succèdent: celui des Laminaria digitata au voisinage du zéro, celui des Saccorhiza polyschides à 2 m sur les surfaces verticales et 4 m sur les surfaces horizontales, celui des L. hyperborea à 6 m sur les surfaces verticales et 12 m sur les surfaces horizontales. Ce décalage entre les profondeurs met en évidence l'influence de l'inclinaison. La répartition bathymétrique des individus de très petite taille dont la détermination est en cours est figurée séparément. La limite inférieure de l'extension verticale des L. digitata reste donc à préciser. Les chiffres cités dans cet article correspondent uniquement aux individus de grande taille, caractéristiques. Les premiers résultats du dépouillement montrent que, sur une surface horizontale à 6 m de profondeur, on compte 2 thalles de L. digitata pour 4 thalles de L. hyperborea. Vraisemblablement, à ce niveau, ces spécimens de L. digitata doivent comprendre un mélange de formes juvéniles et de

<sup>\*</sup> Ce quart de mètre carré correspond à la surface maximale de grattage total, réalisable sous l'eau. Cette surface est insuffisante pour les espèces de grande taille (ex.: Laminaires) ou dispersées (ex.: Ascidies Polyclinidae) dont «l'aire minimale» est de plusieurs mètres carrés.

formes naines; les conditions écologiques doivent correspondre aux limites de tolérance de l'espèce.

Cependant, deux horizons seulement sont distincts: celui à Laminaria digitata et celui à L. hyperborea, car les Saccorhizes sont toujours mêlées à l'une ou l'autre espèce et ne sont présentes que sporadiquement, quoique en grande abondance. C'est ainsi qu'aux stations abritées dont les fonds rocheux se terminent par de gros blocs posés

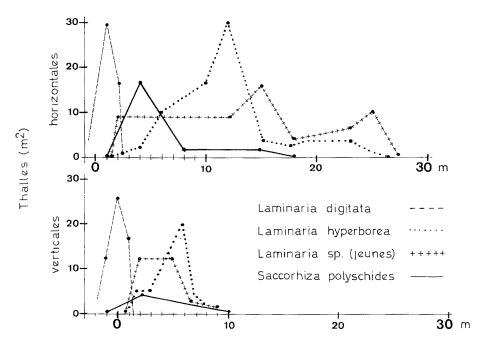


Fig. 1: Les Laminariales. Courbes d'abondance en fonction de la profondeur, sur les roches verticales et horizontales. Valeurs moyennes pour l'ensemble des stations de l'Archipel

sur le sable, S. polyschides est prépondérante. L. saccharina est inféodée aux petits blocs reposant sur le sable et recouverts par lui. L. ochroleuca a été observée au Gluet (face Ouest) entre 8 et 13 m de profondeur\*.

(a) L'horizon à Laminaria digitata n'est typique qu'aux stations battues. Il est localisé entre l'horizon à Fucus serratus + Himanthalia elongata et l'horizon à L. hyperborea. La Figure 2 représente le décalquage du peuplement animal et végétal recouvrant une surface rocheuse verticale située à 3 mètres de profondeur à Prunenou Bras (station battue s'étendant depuis la surface jusqu'à 22 m de profondeur et entourée de fonds de sable propre). Notons que le peuplement typique de la frange infralittorale (Esperiopsis fucorum, Umbonula littoralis et Trididemnum cereum) renferme déjà deux pieds de L. hyperborea. En effet, si le début de l'horizon à L. hyperborea se situe vers 6 m sur les surfaces horizontales et vers 3 m sur les surfaces verti-

<sup>\*</sup> Une dizaine de thalles disséminés au sein d'un champ de L. hyperborea.

cales, cette Laminaire est déjà présente plus haut, au voisinage du zéro. Les L. digitata se trouvent ainsi normalement mêlées aux premières L. hyperborea.

Dans l'horizon à Laminaria digitata la couverture de la roche est totale. La colonisation du substrat se fait par «taches», c'est-à-dire que les espèces se répartissent irrégulièrement, par groupes monospécifiques denses. Dans le cas de la strate crustacée, il peut arriver qu'une seule espèce recouvre la roche à  $100^{-9}/_{0}$  ( $50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$ , ex.: Trididemnum cereum ou Mélobésiées).

Dans la Figure 2, le peuplement est assez varié, car les surfaces verticales offrent un indice de tolérance (défini par FEY 1967) plus élevé que les surfaces horizontales.

Dans les stations abritées, le peuplement à Esperiopsis fucorum, Trididemnum cereum et Umbonula littoralis n'est pas observé; parfois la présence d'U. littoralis parmi quelques taches du Tunicier Distomus variolosus indique que ce peuplement tend néanmoins à s'établir.

En ce qui concerne l'amplitude verticale des peuplements (animaux et végétaux) il faut se rappeler que chaque espèce a sa propre amplitude. C'est ainsi qui l'extension d'un horizon ne coïncide pas exactement avec celle de l'espèce qui le caractérise.

L'amplitude de l'horizon à Laminaria digitata, avec son peuplement caractéristique, ne dépasse pas quelques mètres: 6 m sur les surfaces horizontales (de 0 à -6 m), 3,50 m sur les surfaces verticales (+ 0,5 à -3 m). L'extension de la ceinture algale ellemême (toujours en ce qui concerne les individus de grande taille, rappelons-le) est encore plus réduite: elle apparaît vers un mètre au-dessus du zéro quelle que soit l'inclinaison du substrat et disparaît vers 2,50 m en horizontale et vers 1,50 m en verticale (au-dessous du zéro, évidemment).

(b) L'amplitude de l'horizon suivant à Laminaria hyperborea est beaucoup plus grande: ces Laminaires «descendent» jusqu'à 26 mètres de profondeur sur les surfaces horizontales (rappelons à titre de comparaison qu'en Mer du Nord à Helgoland, où les eaux sont moins claires, elles ne dépassent pas 8 m de profondeur). La distribution verticale des L. hyperborea est également rétrécie sur les surfaces verticales où le décalage bathymétrique entre l'extension de l'horizon et celle de l'algue qui le caractérise apparaît encore plus nettement. C'est ainsi que sur les surfaces verticales les dernières L. hyperborea se rencontrent vers 10 m sous la forme de spécimens de petite taille, très dispersés, tandis que le peuplement caractéristique de cet horizon s'observe jusqu'à 30 mètres de profondeur.

Sur les surfaces horizontales, vers 18 m, nous avons constaté une diminution de densité des *Laminaria hyperborea*, ainsi qu'une réduction du nombre d'espèces d'Algues et d'Animaux vivants en sous-strate. Cette limite permet de diviser cet horizon en deux parties: une partie supérieure et une partie inférieure.

# Les Algues de la sous-strate: strate arbustive et strate herbacée

(a) Les Algues de la sous-strate des Laminaria digitata: Les Algues typiques de la frange selon Kitching (1941), Kitching et al. (1960) sont: Gigartina stellata et Chondrus crispus. En réalité aux Glénan, C. crispus forme une large bande chevauchant l'horizon à Himanthalia elongata et celui à L. digitata. La sous-strate des Himanthalies est formée d'espèces médiolittorales, par exemple G. stellata et Corallina squamata

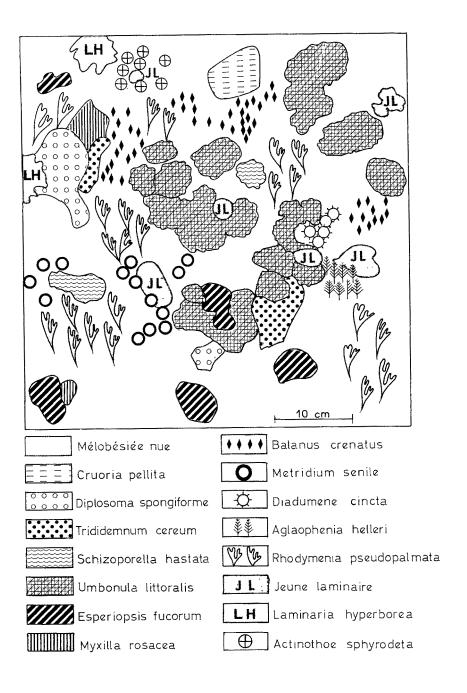


Fig. 2: Décalquage d'une portion de surface rocheuse ( $50 \times 50$  cm). Verticale, 3 m, Prunenou Bras

en tapis dense. Nos observations rejoignent à ce sujet celles de KITCHING et al. (1934). La sous-strate de L. digitata comporte les Invertébrés encroûtants typiques de la frange, le C. crispus assez clairsemé et des Algues infralittorales, telles que Rhodymenia pseudopalmata et Corallina officinalis. Il n'y a donc pas d'Algues typiques de la frange infralittorale; quelques espèces médiolittorales y subsistent mais la majorité des espèces appartient à l'étage infralittoral.

(b) Les Algues en sous-strate des Laminaria hyperborea, niveau supérieur: La flore infralittorale est relativement mieux connue que la faune d'Invertébrés sessiles. Les observations de Rees (1935), Ernst (1955), Jones (1956), Burrows (1958), Kain (1960), Lüning (1970), fournissent un élément important de comparaison. Nous pouvons définir aux Glénan, un peuplement de surfaces horizontales et un peuplement de surfaces verticales.

Roches horizontales: pas d'espèces caractéristiques. Le peuplement algal atteint sa plus grande diversité entre 10 et 15 mètres. Nos listes spécifiques sont analogues à celles de Ernst (1955), Kain (1960). Ce biotope est le plus favorable à la croissance des Algues qui ne sont pas gênées par une concurrence animale et reçoivent l'illumination optimale.

Roches verticales: la tolérance des Algues à l'égard de ce biotope est moins grande. Cela se traduit par une diminution du nombre d'espèces et une diminution du nombre d'individus. Ce phénomène est progressif et suit le gradient lumineux. Il faut noter que si les Algues sont absentes des surplombs, elles peuplent encore les surfaces inclinées à 135° sur l'horizontale.

R e m a r q u e : Les Algues vivant en sous-strate des Laminaires ont besoin des conditions écologiques créées par celles-ci pour coloniser les surfaces horizontales peu profondes et pour y subsister. Cependant on ne peut guère parler d'une «communauté des Laminaires» car un grand nombre de ces espèces de la sous-strate peuvent vivre ailleurs, par exemple sur les surfaces verticales en dehors de la forêt de Laminaires. Elles ne sont donc pas inféodées à celle-ci mais à des conditions écologiques qui peuvent se présenter dans des biotopes divers.

(c) Algues en sous-strate des Laminaria hyperborea, niveau inférieur: Le changement observé vers 18 m permet de distinguer en première approximation dans l'étage infralittoral, un horizon à Algues «photophiles» et un horizon à Algues «sciaphiles». En fait, lorsque nous suivons le gradient bathymétrique, nous voyons que les espèces se remplacent selon leur bilan photique. Quelques espèces ayant une large tolérance, se partagent, à partir de 20 m, tout l'espace rendu disponible par l'absence de concurrence (disparition des Algues photophiles). Il en résulte une grande uniformité dans l'aspect du peuplement. Tel est le cas, par exemple, de Bonnemaisonia asparagoïdes, de Delesseria sanguinea et de Dictyopteris membranacea. Cette sous-strate se prolonge jusque vers 27–28 m en taches clairsemées, tandis que les dernières Laminaria hyperborea disparaissent vers 26 m de profondeur.

Forster (1958) observe un phénomène analogue à Eddystone où les dernières Laminaires sont remplacées à 27 m par *Dictyopteris membranacea*. En 1954, cet auteur observe à Stoke Point que les Laminaires sont éparses à 16 m tandis que *Delesseria sanguinea* devient abondante jusqu'à 18 m puis est remplacée par un tapis de *Halopteris filicina* et *D. membranacea*.

# Etagement des animaux dans l'étage circalittoral

La limite entre l'étage infralittoral et l'étage circalittoral a été précisée lors du Colloque de Gênes (Peres & Molinier 1957). Elle se situe au niveau de la disparition des algues photophiles (ou des Zostéracées pour la Méditerranée).

Dans l'Archipel de Glénan, les *Laminaria hyperborea* disparaissent vers 26 mètres sur les surfaces horizontales où l'éclairement est voisin de 1 % de la radiation incidente. (A 25 m il reste 1 % de la lumière incidente comme nous l'avons montré en 1967.)

Il est intéressant de constater que les valeurs de l'éclairement résiduel paraissent analogues en Méditerranée à ce même niveau limite entre l'étage infralittoral et l'étage circalittoral. Peres (1967) écrit p. 68: «d'après Riedl (1964), ce que je désigne par circalittoral correspondrait aussi bien pour les végétaux que pour les animaux, à un éclairement compris entre 1 % et 0,01 % de la radiation incidente». A Gênes, Ercegovic mettait l'accent sur l'importance de ce facteur: «la luminosité paraît être le facteur primordial en ce qui concerne la discrimination des étages». Cette suggestion mériterait d'être vérifiée en multipliant les mesures d'éclairement qui sont trop rares actuellement.

Les Algues photophiles sont remplacées, à ce niveau, par de nouvelles espèces plus sciaphiles telles que Carpomitra costata\* et Halopteris filicina, cette dernière pouvant former des tapis particulièrement denses.

A 40 m, les Algues macroscopiques sont encore présentes. Elles ne forment cependant pas de prairies, mais des taches isolées, dans les endroits «ouverts» (horizontales éloignées des tombants verticaux). Nous n'avons pu situer la disparition des Algues macroscopiques, les stations habituellement visitées n'offrant pas de profondeur supérieure à 40 m.

Suivant nos observations, les animaux peuvent également servir à situer la limite entre les deux étages. En effet, dans tous les groupes d'Invertébrés sessiles, les espèces des horizons supérieurs se raréfient et deviennent chétives à ce niveau. Elles sont remplacées par des espèces non rencontrées plus haut. La coupure générale ainsi observée correspond à l'établissement d'un nouvel ensemble de conditions écologiques: pénombre, calme (absence de l'agitation superficielle), dépôt de sédiment fin, température ne présentant pas de grands écarts annuels. Ces conditions s'établissent progressivement, et une fois établies, restent uniformes sur une tranche importante de profondeur.

L'horizon supérieur de cet étage circalittoral comprend, outre les Algues sciaphiles, de grandes formes animales dressées caractéristiques, comme: Axinella dissimilis, Tragosia infundibuliformis (Spongiaires) Paralcyonium elegans (Anthozoaire) Sertularella gayi (Hydraire) ainsi que d'autres formes, moins spectaculaires mais tout aussi caractéristiques, telles que le Bryozoaire Parasmittina trispinosa et les Brachiopodes Terebratulina caputserpentis et Muhlfeldtia truncata.

L'horizon inférieur, moins prospecté (3 plongées profondes, à 47, 55 et 60 mètres) se caractérise par la disparition des Algues dressées, et l'apparition d'un nouveau stock d'espèces s'adjoignant au précédent. Citons: les Anthozoaires Dendrophyllia cornigera, Swiflia rosea, Hormathia coronata, l'Hydraire Thecocarpus myriophyllum, le Bryo-

<sup>\*</sup> Toutefois cette espèce peut apparaître à une profondeur moindre sur les surfaces verticales et surplombantes (23 m à Leoneguettaer).

zoaire Porella compressa, les Spongiaires Axinella egregia, Phakellia ventilabrum, Guitarra fimbriata, Ute gladiata. L'obscurité presque totale, la distribution en mosaïque régulière des grandes formes dressées, la présence de microfalaises tapissées de Brachiopodes enfin l'absence d'Algues dressées composent un paysage tout à fait nouveau. (A cette profondeur, il a été impossible de voir si le substrat – roche en place recouverte d'une fine pellicule de vase – portait ou non des Lithothamniées.) Il est fort probable que ce paysage ne soit que le début d'un vaste ensemble, puisque ces formes ont été retrouvées dans les fonds durs circalittoraux, jusqu'au rebord de la Grande Vasière par Glemarec (communication orale). L'anémone Hormathia coronata est même considérée comme une espèce caractéristique de la biocoenose des vases bathyales par Peres & Picard (1963, p. 103) tandis que Paralcyonium elegans (Alcyonaire), Dendrophyllia cornigera et Terebratulina caputserpentis sont classées dans la biocoenose de la roche du large (Peres & Picard 1963, p. 83) de l'étage circalittoral.

Cabioch (1961) décrit en Manche «la communauté de la roche du large, à Axinella dissimilis – Phakellia ventilabrum» où nous retrouvons, mélangés, tous les éléments de nos deux horizons, sauf Dendrophyllia cornigera et Swiftia rosea, qui ne semblent pas pénétrer en Manche.

CABIOCH (1968) introduit une modification: il passe, par l'adjonction de nouvelles espèces, quand la profondeur croît, à un «faciès circalittoral du large de la biocoenose à Axinella dissimilis», le «facies» décrit précédemment devenant le «circalittoral côtier». Bien que les espèces adjointes ne soient pas les mêmes dans les deux cas, Manche et Atlantique, il y a un parallélisme évident – déjà noté par cet auteur avec nos observations – dans les deux cas, il y a un lot d'espèces identiques, auquel s'adjoint, en profondeur, un nouveau contingent d'espèces.

Le peuplement à Axinellidae et le peuplement à Dendrophyllia cornigera correspondent donc à deux aspects différents de l'étage profond: circalittoral côtier d'une part, circalittoral du large d'autre part. Peres (1967) observe une coupure analogue en Méditerranée en définissant la «biocoenose coralligène» et la «biocoenose de la roche du large». Etant donné le petit nombre de plongées effectuées à cette profondeur (limite d'utilisation du scaphandre autonome) et l'absence de données sur la flore unicellulaire, il est difficile de dire s'il s'agit là de deux horizons d'un même étage ou de deux étages différents comme le pense GLEMAREC (1971).

# Facteurs de répartition

Nos observations confirment et précisent les notions générales courantes concernant l'influence de la lumière et l'existence de la compétition animale et végétale. Malheureusement il est difficile (sinon impossible dans l'état actuel de nos connaissances) de faire la part de chaque facteur, l'augmentation de la compétition animale allant de pair avec la diminution de l'éclairement.

Dans le cas des Glénan, où la transparence de l'eau est en général homogène, deux facteurs principaux conditionnent l'éclairement: la profondeur d'immersion et l'inclinaison des substrats.

L'influence de la profondeur se traduit par des variations quantitatives et quali-

tatives du peuplement sessile, permettant de distinguer les horizons bathymétriques décrits précédemment. Sur les surfaces horizontales, au fur et à mesure que la profondeur augmente la flore s'appauvrit au bénéfice de la faune dont les peuplements s'enrichissent. Dans les trente premiers mètres deux horizons sont définis par chacune des grandes Laminariales suivantes: Laminaria digitata et L. hyperborea; au-delà de trente mètres, deux autres horizons sont définis grâce à de grandes formes animales dressées (cf. Tableau 1). L'existence de ces horizons peut éventuellement permettre d'évaluer la profondeur en l'absence de bathymètre (dans l'aire restreinte de l'Archipel de Glénan, évidemment).

L'influence de l'inclinaison du substrat est mise en évidence par le décalage net existant dans l'étagement des peuplements entre les surfaces horizontales et les surfaces verticales. Par exemple, dans la frange infralittorale, le peuplement à Esperiopsis fucorum, Umbonula littoralis et Trididemnum cereum, déjà mentionné, couvre les surfaces horizontales entre 0 et 8 m de profondeur, tandis que sur les surfaces verticales il est observé depuis 50 cm au-dessus de zéro jusqu'à 5 mètres de profondeur.

La compétition animale joue un rôle complémentaire, se superposant à celui du gradient photique, dans la colonisation des substrats durs. On assiste au remplacement progressif des espèces végétales par des espèces animales sur les parois subverticales et les surplombs. Ce phénomène est d'autant plus sensible que le peuplement considéré se trouve plus près de la surface une très légère variation d'inclinaison vers 2–3 m de profondeur suffit à modifier totalement l'aspect de la paroi. Ainsi, au peuplement de la frange infralittorale précité, succède un peuplement dense à Corallina officinalis si la paroi est inclinée à 75° sur l'horizontale; un peuplement à Algues rouges (Rhodymenia pseudopalmata, Cryptopleura ramosa) et Hydraires Aglaophenidae (Aglaophenia pluma helleri, A. dichotoma) si la paroi est verticale; un peuplement à Bryozoaires Crisidae et Scrupocellariidae si la paroi est subverticale (100°).

De même il est fréquent d'observer une remontée des espèces infralittorales dans l'étage médiolittoral, à l'abri des surplombs et des fissures ou encore sur les parois latérales des pierres protégées par les frondes denses de Fucus serratus. En ce qui concerne les animaux, citons les Spongiaires Ophlitaspongia seriata et Leuconia gossei, les Anthozoaires Anthopleura ballii, Bunodactis verrucosa, les Tuniciers Polyclinum aurantium et Diplosoma listerianum. En ce qui concerne les Algues, les surplombs abritent des espèces médiolittorales sciaphiles supportant l'immersion (Plumaria elegans, Callithamnion tetricum, Phyllophora palmettoïdes) et des espèces infralittorales sciaphiles supportant l'émersion (Compsothamnion thuyoïdes, Pterosiphonia parasitica, Pleonosporium berreri, Kallymenia reniformis, Delesseria sanguinea).

Un autre facteur, qui n'est pas à négliger, intervient au niveau de la frange infralittorale d'une part, et au passage de l'étage infralittoral à l'étage circalittoral d'autre part: il s'agit de l'hydrodynamisme. Dans la frange infralittorale, il règne une forte turbulence, entraînant la sélection d'espèces particulièrement résistantes. Par contre, vers 30 m les mouvements de l'eau sont sensiblement atténués. Cette condition, jointe à la réduction de l'éclairement, favorise l'apparition de grandes formes animales dressées.

# Définition biologique des horizons bathymétriques observés dans l'Archipel de Glénan

La définition des étages observés sur les fonds durs est d'ordre biologique mais s'appuie sur des facteurs écologiques, tels que la lumière (tout au moins dans le système phytal) tandis que pour l'endofaune on pourra faire appel à un facteur climatique tel que la température.

GLEMAREC (1971) met l'accent sur l'importance du facteur thermique permettant de distinguer trois étages dans les fonds meubles du plateau continental Nord Gascogne. Lorsque les peuplements sessiles seront mieux connus sur les fonds durs, il se peut que le rôle de la température apparaisse aussi clairement.

Les observations effectuées sur l'étagement des peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan sont résumées dans le Tableau 1 et dans la Figure 3. Ils montrent que la répartition verticale des grandes formes dressées algales et animales permet de définir quatre horizons bathymétriques. Les deux premiers appartenant à l'étage infralittoral, les deux derniers à l'étage circalittoral. Ce sont successivement:

- (a) l'horizon à Laminaria digitata ou frange infralittorale qui renferme quelques espèces caractéristiques de l'étage médiolittoral.
- (b) l'horizon à Laminaria hyperborea subdivisé en deux parties: la partie supérieure caractérisée par un peuplement dense de Laminaires s'étend jusque vers 18 m de profondeur. Cette zone est la plus richement peuplée, les espèces animales et végétales sont nombreuses et les populations importantes. Au-delà de 18 m, les Laminaires se raréfient pour disparaître vers 26 m. C'est la partie inférieure de l'horizon à L. hyperborea caractérisée par un peuplement monotone. Les espèces sont peu nombreuses et les populations réduites sauf pour quelques Algues telles que Delesseria sanguinea, Bonnemaisonia asparagoïdes et Dictyopteris membranacea.
- (c) l'horizon à Axinellidae et Brachiopodes situé dans la partie supérieure de l'étage circalittoral.
- (d) l'horizon à *Dendrophyllia cornigera* et *Swiftia rosea* (Anthozoaires) qui fait suite à l'horizon précédent. Il est situé à 55–60 m, limite d'utilisation du scaphandre autonome.

Nous avons dû arrêter l'exploration à ce niveau bathymétrique mais il est bien évident qu'il peut exister d'autres peuplements au-delà de cette profondeur dans l'étage circalittoral.

#### CONCLUSION

L'observation de l'étagement biologique dans l'Archipel de Glénan conduit à dégager quelques faits essentiels.

Les espèces végétales sont pour la plupart les mêmes que dans la Manche, mais la pénétration des Laminaires en profondeur est sensiblement plus grande qu'en Manche\* et trois fois plus qu'en Mer du Nord (Helgoland).

<sup>\*</sup> Hormis quelques points privilégiés tels que l'île de Batz (ERNST 1966).

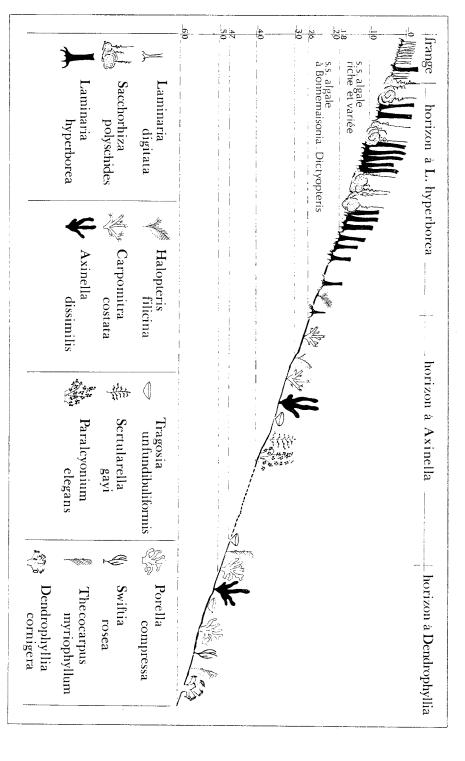


Fig. 3: Profil schématique des peuplements observés en surface horizontale dans l'Archipel de Glénan

Etagement dans l'Archipel de Glénan. Peuplements observés en fonction de la profondeur. Au-dessous du zéro, les Algues ne forment plus des ceintures nettes comme dans l'étage médiolittoral. Leur apparition et leur disparition sont progressives, et ceci d'autant plus que la profondeur augmente. Les chiffres cités sont donc des valeurs moyennes pour l'ensemble des stations de l'Archipel. (s/s = sous-strate)

Etage circa- littoral			Etage infra- littoral		
Horizon à  Dendrophyllia  = circalittoral  du large	Horizon à Axinellidac = circalittoral côtier	Disparition des Laminaires	Horizon super- ieur  L. hyper- borea infér- ieur	Horizon à Laminaria digitata Frange infralittorale	magning and a second se
tion des Algues dressées Absence d'Algues dressées Thecocarpus myriophyllum Swiftia rosea Porella compressa Dendrophyllia cornigera Hormathia coronata	Carpomitra costata Halopteris filicina Grands Hydraires Axinellidae Paralcyonium elegans	Laminaires	s/s algale et animale riches et variées  L. hyperborea raréfiées  L. hyperborea raréfiées s/s algale monotone Bonnemaisonia – Dictyopteris s/s animale réduite ou nulle	Peuplement à Esperiopsis fucorum, Umbonula littoralis et Trididemnum cereum entre 0 et — 6 m (exceptionnellement — 8 m)	Daroi horizontala
L. digitata  Saccorhiza polyschides  L. hyperborea					
— 47 — 55 — 60	—30 —40	26	— 10 — 18 — 20	profondeur (m) + 1 0 -3	Echelle de
L. digitata S. polyschides L. hyperborea					
Ressauts verticaux tapissés de Brachiopodes	Parois à Brachiopodes Mühlfeldtia truncata Terebratulina caputserpentis Crisidae ras	Erythroglossum sandrianum	Algues très diversifées Algues très diversifées Disparition des Scrupocella- ridae en peuplements denses Parois à Crisidae ras Rhodymenia pseudopalmata var, elisiae Polyvithomia sp.	Peuplement à E. fucorum,  U. littoralis et T. cereum  cntre + 0,5 m et - 3 m  (exceptionellement - 5 m)  Parois à s/s Crisidae et	

Tableau 1

Tableau 2 Liste des espèces citées dans le texte

#### Algues et lichens

Bonnemaisonia asparagoïdes (WOODWARD)

C. AGARDH

Borgeseniella thuyoïdes (Harven) Kylin Calliblepharis jubata (Goodenough & Woodward) Kützing

Callithamnion tetricum (DILLWYN)

C. Agardh

Carpomitra costata (STACKHOUSE) BATTERS Ceramium rubrum (HUDSON) C. AGARDH Chondrus crispus (LINNÉ) LYNGBYE Cladophora hutchinsiae (DILLWYN) KÜTZING Cladophora rupestris (LINNÉ) KÜTZING Compsothamnion thuyoïdes (SMITH)

Corallina mediterranea Areschoug Corallina officinalis Linné Corallina squamata Ellis & Solander Cruoria pellita (Lyngbye) Fries Cryptopleura ramosa (Hudson) Kylin ex Newton

Delesseria sanguinea (Hudson) Lamouroux Dictyopteris membranacea (Stackhouse) Batters

Enteromorpha prolifera (O. F. Müller) J. Agardh

Erythroglossum sandrianum (Zanardini) Kylin

KYLIN
Fucus serratus Linné
Fucus spiralis Linné
Fucus spiralis Linné
Fucus vesiculosus Linné forme typique et
var. evesiculosus Cotton
Gastroclonium ovatum (Hudson)

PAPENFUSS

Gelidium latifolium (GREVILLE) BORNET & THURET

Gigartina stellata (STACKHOUSE) BATTERS
Gymnogongrus norvegicus (GUNNER)

J. AGARDH
Halopteris filicina (GRATELOUP) KÜTZING
Himanthalia elongata (LINNÉ) S. F. GRAY
Kallymenia reniformis (TURNER) J. AGARDH
Laminaria digitata (HUDSON) LAMOUROUX
Laminaria hyperborea (GUNNER) FOSLIE
Laminaria ochroleuca DE LA PYLAIE
Laminaria saccharina (LINNÉ) LAMOUROUX
Laurencia pinnatifida (HUDSON) LAMOUROI

Leathesia difformis (LINNÉ) ARESCHOUG Lichina pygmaea (LIGHTFOOT) C. AGARDH Melobesia sp.

Padina pavonia (Linné) Gaillon Pelvetia canaliculata (Linné) Decaisne &

Phyllophora palmettoïdes J. Agardh Pleonosporium borreri (Smith) Nägeli ex Hanck

Plumaria elegans (Bonnemaison) Schmitz Polysiphonia sp. gr. «subuliferae» Pterosiphonia parasitica (Hudson)

Pterosiphonia parasitica (Hudson)
FALKENBERG
Rhodymenia pseudopalmata (LAM)

Rhodymenia pseudopalmata (LAMOUROUX) Silva forme typique et var. elisiae CHAUVIN

Saccorhiza polyschides (LIGHTFOOT) BATTE

Scytosiphon lomentaria (LYNGBYE) LINK

#### Invertébrés sessiles

Actinothoe sphyrodeta (Gosse)
Aglaophenia dichotoma (Sars)
Aglaophenia pluma (Linné)
helleri Marktanner
Anthopleura ballii (Cocks)
Axinella dissimilis (Bowerbank)
Axinella egregia Ridley
Balanus crenatus Bruguière
Bunodactis verrucosa (Pennant)
Dendrophyllia cornigera (Lamarck)
Diadumene cincta Stephenson
Diplosoma listerianum (Milne Edwari

Diplosoma spongiforme (GIARD)
Distomus variolosus GAETNER
Esperiopsis fucorum (Esper)
Guitarra fimbriata CARTER
Hormathia coronata (GOSSE)
Leuconia gossei (BOWERBANK)

Metridium senile (Linné) f. pallidum (Holdsworth) Mühlfeldtia truncata Linné Myxilla rosacea (Lieberkühn) Ophlitaspongia seriata (GRANT) Paralcyonium elegans MILNE EDWARDS Parasmittina trispinosa (Johnston) Phakellia ventilabrum (Johnston) Pollicipes cornucopiae LEACH Polyclinum aurantium MILNE EDWARDS Porella compressa (SOWERBY) Schizoporella hastata Hincks Sertularella gayi (Lamouroux) Swiftia rosea (GRIEG) Terebratulina caputserpentis Linné Thecocarpus myriophyllum (Linné) Tragosia infundibuliformis (FLEMING) Trididemnum cereum (GIARD) Umbonula littoralis HASTINGS Ute gladiata Borojevic

La nature de l'inclinaison du substrat modifie très nettement la répartition bathymétrique des peuplements. Un décalage net dans la distribution verticale des espèces se manifeste entre les surfaces verticales et les surfaces horizontales. Par exemple, ce décalage est de 16 m pour *Laminaria hyperborea* qui «descend» jusqu'à 10 m sur les surfaces verticales et jusqu'à 26 m sur les surfaces horizontales. Les espèces photophiles descendent donc plus profondément sur les surfaces horizontales tandis que les espèces sciaphiles remontent plus haut sur les surfaces verticales (cas de la plupart des espèces animales et végétales).

Chaque espèce animale ou végétale a des exigences écologiques propres donc une distribution verticale particulière. Si des liens d'interdépendance existent entre certaines espèces, ils ne sont pas évidents. Les quatre peuplements mentionnés représentent un groupement d'espèces ayant des exigences écologiques relativement voisines, mais non identiques. Ce groupement est susceptible de varier plus ou moins en fonction des variations du milieu (inclinaison du substrat en particulier) et de présenter des zones de transition avec les peuplements contigus. Il existe ainsi un décalage net entre l'extension verticale du peuplement et celle de l'algue qui le caractérise. Sur les surfaces horizontales Laminaria digitata disparaît dès 2,5 m alors que la plupart des espèces du peuplement de cet horizon subsistent jusqu'à 6-8 mètres de profondeur. De même sur les surfaces verticales, L. digitata s'étend jusqu'à 1,5 m et le peuplement de la sousstrate jusqu'à 3-5 m. L'horizon à L. hyperborea et cette algue présentent la même extension (6-26 m) sur les surfaces horizontales, l'étage circalittoral apparaissant par définition après les dernières L. hyperborea. Sur les surfaces verticales le décalage est encore plus net que dans la frange infralittorale puisque l'horizon à L. hyperborea s'étend de 3 m à 30 m tandis que l'algue ne dépasse pas 10 m.

L'influence des mouvements des eaux sur les peuplements ne semble apparaître clairement qu'au niveau de la frange infralittorale. Toutefois, il est certain qu'une des caractéristiques physiques essentielles de l'étage circalittoral (côtier, et à fortiori, du large) est une turbulence notablement atténuée, fait dont témoignent les grandes formes dressées et la présence d'une fine pellicule de vase sur la couverture de Mélobésiées. Probablement est-ce ce facteur beaucoup plus que le facteur lumière, qui est à l'origine du changement de faune à ce niveau. Tout ceci serait à confronter avec des mesures physiques, dans le but notamment de préciser, jusqu'à quelle profondeur intervient l'influence des courants de marée, ainsi que leurs conséquences mécaniques et thermiques.

Dans l'étage infralittoral il semble illusoire de rechercher l'influence de la houle sur les peuplements aux niveaux critiques selon les suggestions de RIEDL (1964) reprises par PERES (1967). En Atlantique la longueur d'onde de la houle est beaucoup plus grande qu'en Méditerranée (de l'ordre d'une centaine de mètres pour un vent de force 5–6 Beaufort). Les niveaux critiques correspondants doivent donc être situés dans l'étage circalittoral. Il serait intéressant de les préciser dans des recherches ultérieures (physiques et biologiques).

#### RESUME

1. Une prospection biologique de l'Archipel de Glénan a été réalisée en plongée par les auteurs jusqu'à 60 m de profondeur. Quatre peuplements distincts ont été mis en

- évidence et intégrés au système général d'étagement défini lors du Colloque de Gênes (Peres & Molinier 1957). La comparaison est faite avec les observations régionales effectuées en Manche (Cabioch 1968) et en Atlantique (Glemarec 1971).
- 2. Les deux premiers peuplements (3 et 4) constituent des horizons de l'étage infralittoral: ils sont caractérisés par des Algues, les Laminaires. Les deux derniers peuplements (5 et 7) constituent des horizons de l'étage circalittoral: ils sont caractérisés par un certain nombre d'espèces animales de forme arbusculaire.
- 3. L'inclinaison de la paroi rocheuse conditionnant l'éclairement, les espèces photophiles présentent une extension maximale sur les surfaces horizontales. Laminaria digitata (LINNÉ) LAMOUROUX s'étend de + 1 à 2,5 m sur les surfaces horizontales et de + 1 à 1,5 m sur les surfaces verticales; L. hyperborea (GUNNER) FOSLIE de 0 à 26 m sur les surfaces horizontales et de 0 à 10 m sur les surfaces verticales.
- 4. L'horizon à L. digitata s'étend de +1 à -6 m en horizontale (exceptionnellement -8 m) et de +1 à -3 m en verticale (exceptionnellement -5 m).
- 5. L'horizon à L. hyperborea s'étend de 6 m à 26 m en horizontale et de 3 m à 30 m en verticale. A partir de 18 m ce peuplement s'appauvrit.
- 6. L'horizon à Axinellidae apparaît vers 30 m. Il est caractérisé par la présence d'éponges dressées, en horizontale, et par la présence de Brachiopodes, en verticale.
- 7. Les Algues dressées disparaissent entre 40 et 47 m.
- 8. L'horizon à *Dendrophyllia cornigera* (LAMARCK) s'observe à -55 60 m sur les surfaces horizontales (limite d'utilisation du scaphandre autonome).

#### LITTERATURE CITEE

BOUXIN, H., 1957. Répartition de quelques Algues communes dans la région de Concarneau. Colloques int. Cent. natn. Rech. scient. 1957, 76–89.

-- & Dizerbo, A. H., 1971. Les Algues de l'Archipel de Glénan. Botanica Rhedonica (A) 10, 199-227.

Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensoziologie. Springer, Wien, 865 pp.

Burrows, E. M. 1958. Sublittoral algal population in the Port Erin Bay, Isle of Man. J. mar. biol. Ass. U.K. 37, 687-703.

Cabioch, L., 1961. Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. Cab. Biol. mar. (Suppl.) 5, 493-720.

— 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cah. Biol. mar. (Suppl.) 5, 493-720.

CASTRIC-FEY, A., 1970. Sur quelques Hydraires de l'Archipel de Glénan (Sud-Finistère). Vie Milieu (A) 21, 1-23.

— 1971. Les peuplements de l'Archipel de Glénan. I. Inventaire: Bryozoaires. Vie Milieu (B) 22 (sous-presse).

Descatoire, A., 1967. Les peuplements sessiles de l'infralittoral rocheux de l'Archipel de Glénan: Spongiaires. Thèse de 3ème cycle Paris.

- 1969a. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. II. Notes sytématiques à propos de l'Inventaire des Spongiaires. Vie Milieu (A) 20, 9-29.
- 1969b. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. I. Inventaire: Spongiaires. Vie Milieu (B) 20, 177-209.
- FEY, A. & LAFARGUE, F., 1967a. Les peuplements sessiles de l'infralittoral rocheux de l'Archipel de Glénan. Introduction Générale: 1-17. Thèse de 3ème cycle, Paris.
- — 1967b. Les peuplements sessiles de l'infralittoral rocheux de l'Archipel de Glénan. Discussion sur l'ensemble des peuplements étudiés. Thèse de 3ème cycle, Paris.

- — 1969. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. Introduction. Vie Milieu
   (B) 20, 171–176.
- Drach, P., 1949. Premières recherches en scaphandre autonome sur les formations de Laminaires en zone littorale profonde. C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr. 227, 46–49.
- 1952. Lacunes dans la connaissance du peuplement des mers et utilisation du scaphandre autonome. Revue Scient., Paris 90, 58–72.
- 1959. Méthodes et plan de travail pour l'exploration biologique en scaphandre autonome. Int. Congr. Zool. (London) 15, 254–257.
- Ernst, J., 1955. Sur la végétation sous-marine de la Manche d'après les observations en scaphandre autonome. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 241, 1066–1068.
- 1966. Données quantitatives au sujet de la répartition verticales des Laminaires sur les côtes Nord de la Bretagne. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 262, 2715–2717.
- Fey, A., 1967. Les peuplements sessiles de l'infralittoral rocheux de l'Archipel de Glénan. Hydraires et Bryozoaires. Thèse de 3ème cycle, Paris.
- -- 1969. Les peuplements de l'Archipel de Glénan. I. Inventaire: Hydraires. Vie Milieu (B) 20, 387-413.
- FORSTER, G. R., 1954. Preliminary note on a survey of Stoke Point rocks. J. mar. biol. Ass. U.K. 33, 341-344.
- 1958. Underwater observations on the fauna of shallow rocky areas in the neighbourhood of Plymouth. J. mar. biol. Ass. U.K. 37, 473-482.
- GLEMAREC, M., 1971. L'endofaune du plateau continental Nord Gascogne. Etude des facteurs écologiques. Vie Milieu (Suppl.) 22, 93-108.
- GUERIN-GANIVET, J., 1909. Sur la faune des rochers exposés au large de l'Archipel de Glénan. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris 15, 17–19.
- JONES, W. E., 1956. The littoral and sublittoral marine algae off Bardsey. Bardsey Obs. Rep. 1956, 40-51.
- KAIN, J. M., 1960. Direct observations on some Manx sublittoral algae. J. mar. biol. Ass. U.K. 39, 609-634.
- 1962. Aspects of the biology of Laminaria hyperborea. I. Vertical distribution. J. mar biol. Ass. U.K. 43, 129-151.
- 1967. Populations of Laminaria hyperborea at various latitudes. Helgoländer wiss. Meeresunters. 15, 489-499.
- Kitching, J. A., 1941. Studies in sublittoral ecology. III. Laminarians 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.
- MACAN, T. T. & GILSON, M. C., 1934. Studies in sublittoral ecology: a submarine gullery in Wenburry Bay (South Devon). J. mar. biol. Ass. U.K. 19, 677-705
- EBLING, F. J., LILLY, S. J. & SLOANE, J. A., 1960. The ecology of Lough Ine. VII. Distribution of some common plants and animals of the littoral and shallow sublittoral regions. J. Ecol. 48, 29–54.
- LAFARGUE, F., 1967. Les peuplements sessiles de l'infralittoral rocheux de l'Archipel de Glénan: Anthozoaires – Ascidies. Thèse de 3ème cycle, Paris.
- 1968. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. II. Les Didemnidae: Systématique Ecologie. Vie Milieu (A) 19, 353–446.
- -- 1969. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. I. Inventaire: Anthozoaires. Vie Milieu (B) 20, 415-436.
- -- 1970. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. I. Inventaire: Ascidies. Vie Milieu (B) 21, 729-742.
- Lewis, J. R., 1955. The mode of occurence of the universal intertidal zones in Great Britain. J. Ecol. 43, 270-286.
- LÜNING, K., 1970. Tauchuntersuchungen zur Vertikalverteilung der sublitoralen Helgoländer Algenvegetation. Helgoländer wiss. Meeresunters. 21, 271–291.
- MORGANS, J. F. C., 1959. The benthic ecology of False Bay. I. The Biology of infralittoral rocks observed by diving related to that of intertidal. Trans. R. Soc. S. Afr. 35, 387-477.

- Peres, J. M., 1967. Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. Recl. Trav. Stn mar. Endoume 42 (58) 3-113.
- & MOLINIER, R., 1957. Compte-rendu du Colloque tenu à Gênes par le Comité du benthos de la Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée. Recl. Trav. Stn mar. Endoume 13 (22), 5-15.
- & PICARD, J., 1963. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée. Recl. Trav. Stn mar. Endoume 31 (47), 5-137.
- PICARD, J., 1957. Note sommaire sur les équivalences entre la zonation marine de la côte atlantique du Portugal et des côtes de Méditerranée occidentale. Recl. Trav. Stn mar. Endoume 12 (21), 22–25.
- REES, T. K., 1935. The marine algae of Lough Inc. J. Anim. Ecol. 23, 70-133.
- Riedl, R., 1964. Lo studio del littorale marino in rapporto alla moderna biologica. Atti. Semin. Stud. Biol. 1, 1-30.
- STEPHENSON, T. A. & STEPHENSON, A., 1949. The universal features of zonation between tide marks on rocky coast. J. Anim. Ecol. 37, 289-305.

L'adresse du premier auteur: Annie Castric-Fey

Laboratoire Maritime

Concarneau France