

OBSERVATIONS SUR LES HERBIERS A ZOSTÈRES DE LA RÉGION DE ROSCOFF

par

J.-C. Blois, J.-M. Francaz, M. et S. Gaudichon et L. Le Bris

Laboratoire d'Anatomie et Histologie comparées de la Faculté des Sciences de Paris,
et Station Biologique de Roscoff

Résumé

Les auteurs précisent l'état actuel des herbiers de Zostères dans la région de Roscoff, après leur régression à peu près totale de 1932 et leur reconstitution ultérieure. Ils étudient dans les herbiers les aspects évolutifs de la morphologie topographique, ainsi que les variations diurnes et saisonnières de divers facteurs écologiques (température, teneur en oxygène, pH, chlorinité, teneur en eau) en surface et en profondeur. Ils donnent des indications sur la teneur du sol en carbonates et en matières organiques, et apportent quelques notes sur la microfaune, généralement plus pauvre dans l'herbier que dans le sédiment nu du voisinage, et toujours bien plus réduite en profondeur qu'en surface.

INTRODUCTION

Le genre *Zostera* appartient aux Monocotylédones de l'ordre des Fluviiales. Il compte en France trois espèces : *Z. marina* L., *Z. nana* Roth, et *Z. hornemanniana* Tutin, autrefois considérée comme variété de *Z. marina* L.

Les critères spécifiques reposent sur :

- a) la largeur des feuilles : 4 à 10 mm chez *Z. marina*, 1 à 2 mm chez *Z. hornemanniana*, moins de 1 mm chez *Z. nana* ;
- b) les longueurs relatives du style et du stigmate ;
- c) certaines dispositions anatomiques du rhizome.

La distinction des deux espèces à feuilles étroites est cependant difficile, car l'observation des caractères du rhizome est malaisée, et les critères tirés des feuilles sont sujets à caution ; quant aux caractères floraux, *Z. nana* ne fleurit pas à Roscoff, et la floraison de *Z. hornemanniana* n'a été observée qu'en un seul endroit (Penpoull) et rarement (Feldmann, 1954).

Z. marina, par contre, peut être déterminée avec certitude, grâce à ses larges feuilles et ses fleurs très visibles. Ses rhizomes, de 4 à 6 mm de diamètre, sont fixés dans le sable par des bouquets de racines adventives ; ils rampent horizontalement en émettant de place en place des pousses de 5 feuilles. Chaque feuille mesure 14 à 120 cm de long, et 4 à 10 mm de large. La floraison commence à la fin d'avril. Des tiges dressées, fortement branchedes, portent des épis constitués de fleurs mâles et de fleurs femelles. Les fruits sont mûrs en août-septembre et germent en automne (Addy, 1947).

La distribution actuelle de *Z. marina* ne peut être interprétée que si l'on tient compte de sa raréfaction, puis de sa disparition presque totale en 1931-1932. Ce phénomène a été observé par de nombreux auteurs : au début de l'été 1931 sur la côte atlantique des Etats-Unis (Cotton, 1933 ; Lewis et Taylor, 1933) ; en 1932, sur le littoral britannique (Renouf, 1934) ; à Saint-Malo et Roscoff (Lami, 1933), et dans la baie de Quiberon (Prenant, 1934) ; enfin, en 1933, au Danemark (Blegvad, 1935).

La disparition des Zostères a été attribuée à diverses causes, adjuvantes ou principales. Comme facteurs adjuvants on a invoqué : le déficit d'ensoleillement des années 1931-1932 (Tutin, 1938) ; la souillure par le mazout (Butcher, 1934) ; ou encore à la fois (Heim et Lami, 1933 ; Taborda de Morais, 1937), la pollution par le sulfate de cuivre, les lésions mécaniques dues aux engins de pêche, et les récoltes excessives de Zostères.

Mais ces causes ont paru insuffisantes pour expliquer un phénomène qui s'est étendu très rapidement au monde entier, et beaucoup d'auteurs ont fait intervenir un agent pathogène, à l'origine des taches brunes envahissant le limbe des feuilles. Fischer-Piette, Heim et Lami (1932) ont cultivé une bactérie à partir des tissus nécrosés. Petersen (1934), Mounce et Diehl (1934) en ont isolé un mycélium qu'ils ont identifié comme *Ophiobolus* et qui a été retrouvé aussi par Tutin (1934), Renn (1934), puis Young (1938 et 1943) ont observé un Mycétozoaire du genre *Labyrinthula*, que Tutin (1938) a vu aussi, en même temps qu'*Ophiobolus*. Il se peut donc que deux parasites, au moins, soient intervenus dans la régression des Zostères, mais la rapidité de celle-ci pose le problème non résolu du transport de ces parasites.

La disparition de *Z. marina*, qui n'a pas atteint les autres espèces, a entraîné bien des modifications d'ordre sédimentologique, floristique et faunistique : ablation des éléments fins du sédiment avec mise à nu de cailloux et envahissement par *Z. nana* de vastes espaces sur l'emplacement d'anciens herbiers à *Z. marina* (Prenant, 1934) ; raréfaction considérable de la faune épiphyte, épigée et hypogée (Prenant, 1934 ; Dexter, 1944 ; Cottam, 1945).

La réinstallation des herbiers a été suivie aussi, notamment en France dans la région de Saint-Malo. En 1933 et 1934, Lami, puis Fischer-Piette, observent une lente reconstitution (due probablement à des germinations) des herbiers les plus élevés, situés dans des cuvettes. Cette reconstitution ne se fait pas au voisinage du laboratoire de Saint-Servan, dans une zone où les dépôts meubles ont été arasés. La reconstitution cesse complètement en 1935 (Fischer-Piette, 1936) : les herbiers élevés ne progressent plus et il n'y a eu aucune reconstitution des herbiers de cote inférieure à 1 m. En 1937, se fait même une régression partielle : *Z. nana* s'étend sur des surfaces jadis peuplées de *Z. marina* ; les seuls herbiers à plantes vigoureuses se trouvent dans des cuvettes aux niveaux élevés (Lami, 1938). Aucune observation n'a, malheureusement, été faite à Saint-Malo après 1937.

En Grande-Bretagne, Renouf (1934) avait observé dès 1933 une reprise très vigoureuse. A Guernesey, au contraire, de 1932 à 1938, dix pour cent seulement des herbiers qui avaient survécu jusque-là se sont maintenus ; la reconstitution des herbiers détruits ne s'est faite qu'ensuite. A Salcombe, Wilson (1949), comparant l'état de la plage aux indications d'anciennes photographies, montre que la disparition des Zostères a entraîné un abaissement de 60 cm pour le niveau du sol ; un sédiment sans Zostères, non vaseux, remplace par endroits d'épaisses couches de sable vaseux qui portaient autrefois des Zostères.

Sur la côte atlantique des Etats-Unis, Cottam (1935) a constaté en 1934 une lente reconstitution des herbiers, tandis que Renn (1937) observait une légère régression au cours de 1936. Il semble que la réinstallation ait été plus complète après 1938 (Steinmetz et Gashwiler, 1940), et que les années 1940 à 1944 aient été marquées par une grande progression : à partir de là, les Zostères réoccupent, en des points de plus en plus nombreux, l'étendue qu'elles couvraient en 1930 (Dexter, 1944 ; Addy et David, 1944 ; Cottam, 1945 ; Dexter, 1946 ; Cottam et Addy, 1947 ; Dexter, 1950 ; Cottam et Munro, 1954).

A Roscoff, la comparaison (fig. 1) de la carte dressée en 1909 par Joubin et de celle dressée par nous en 1957 montre que les herbiers sont maintenant un peu moins étendus sur la côte entre Santec et Roscoff, ainsi

que dans le chenal de l'île de Batz et celui de l'île Verte. Mais dans l'estuaire de la rivière de Saint-Pol-de-Léon (fig. 2), d'immenses surfaces de sable vaseux à *Z. marina* ont été profondément changées, sauf en quel-

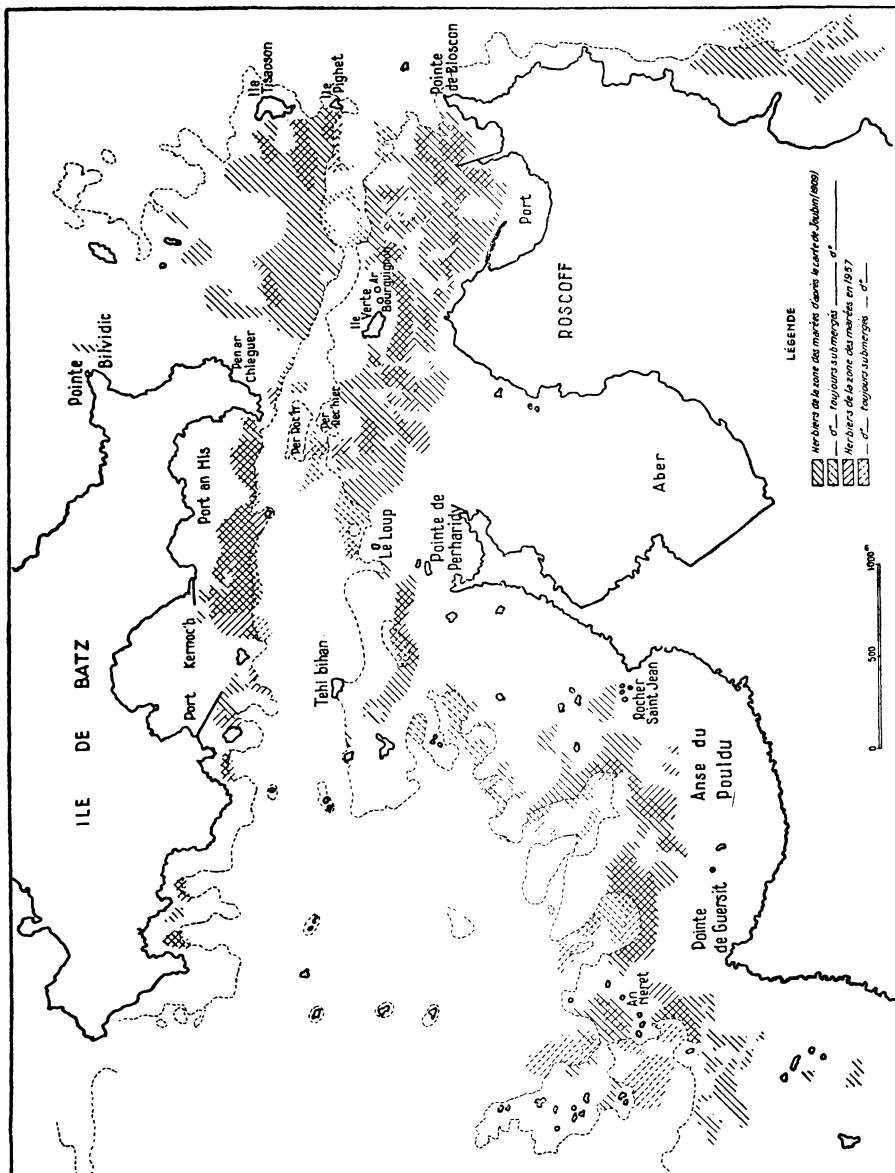


FIG. 1. — Extension comparée des herbiers aux abords de Roscoff, en 1957, et d'après la carte de Joubin (1909).

ques points : les *Zostères* ont disparu, et la teneur du sédiment en vase a baissé énormément, au point d'être parfois presque nulle.

Les recherches qui suivent ont été effectuées en 1957 et 1958, principalement dans les saisons d'été, mais aussi au cours de séjours d'hiver et de printemps.

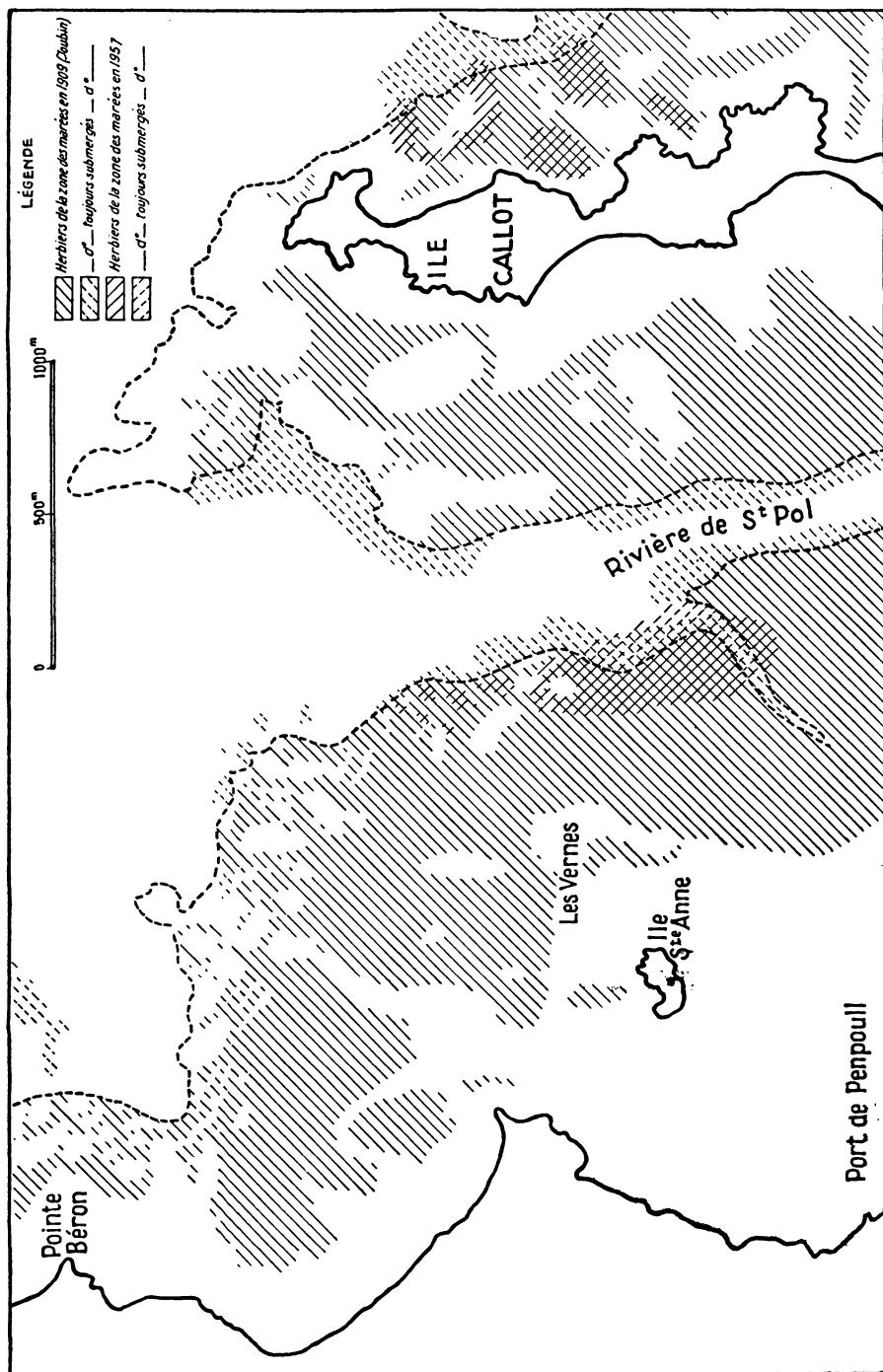


FIG. 2. — Extension des herbiers à l'entrée de la rivière de Saint-Pol, en 1957, et d'après la carte de Joubin (1909).

I. ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES HERBIERS INTERCOTIDAUX.

I. L'herbier du Pouldu.

Cet herbier est situé à un niveau bas (1,5 m au plus, au-dessus du niveau des plus basses mers) dans l'anse du Pouldu, plage de sable fin et homogène, battue par les vagues quand le vent souffle du Nord et du Nord-Ouest. Il présente, à des niveaux distincts et de plus en plus bas, trois aspects typiques :

a) *Herbier réduit à des touffes espacées.*

Les pousses, à feuilles petites (12 cm de long, par exemple), sont groupées par 4 à 6 en touffes allongées, et portées par des rhizomes parallèles aux petites ripple-marks. Les ripple-marks, hautes de quelques centimètres, étant orientées perpendiculairement au sens des courants, il semble que les rhizomes croissent perpendiculairement à ceux-ci.

b) *Plaques d'herbier non surélevées.*

A un niveau un peu plus bas (1,2 m environ), les pousses de Zostères, à feuilles petites, forment des taches de 1 à 4 m, allongées parallèlement au rivage. En avril 1958, nombre de ces plaques sont réduites à des rhizomes entrelacés, morts et noirâtres ; leur destruction semble causée par de fortes gelées lors des basses mers de vive eau.

c) *Herbier à banquettes et cuvettes.*

A un niveau plus bas encore (1 m au-dessus du zéro), les plaques couvertes de Zostères sont en saillie de 20 à 30 cm, et forment des banquettes à surface légèrement convexe, séparées par des cuvettes circulaires et par des chenaux d'écoulement. Souligné par des racines et des rhizomes déchaussés, le bord de la banquette surplombe fréquemment chenaux et cuvettes.

Les cuvettes ont un fond de sable fin, sans rochers ni galets. Elles forment des encoches en bordure des chenaux. A marée basse, l'eau qui coule dans le chenal vient en frapper le bord et repart en tourbillonnant. Des tourbillons de courte durée, mais de grande action érosive, se produisent aussi quand, à marée basse, le courant de flot rencontre le courant d'écoulement du chenal, et quand le sens de ce dernier s'inverse ; mais l'action érosive essentielle est celle du courant d'écoulement à basse mer, car elle dure deux ou trois heures lors d'une vive eau. Par contre, lors du flot, l'action dans le chenal ne dure pas plus de cinq à dix minutes, car la marée envahit très vite toute la surface de l'herbier.

A un niveau bien plus bas encore (0,30 m), les Zostères colonisent de grandes ripple-marks, longues de 10 m environ, hautes de 20 cm,

séparées par des intervalles de 1 m. Au voisinage d'un herbier, les Zostères envahissent progressivement la crête de la ride, les rhizomes croissant parallèlement à celle-ci (pl. I, fig. 1). Ultérieurement, la crête est couverte d'une bande de Zostères étroite, mais dense (pl. I, fig. 2). Certaines bandes se réunissent, isolant des cuvettes au milieu d'un herbier dense (pl. I, fig. 3).

Les Zostères semblent donc envahir ici, de préférence, la crête des ripple-marks et leur présence tend à stabiliser le sable. Entre les rides se dépose un sédiment que les Zostères envahissent ensuite. Ainsi semblent se former, par réunion de ripple-marks, des banquettes parsemées de cuvettes fermées, que les courants modèlent ultérieurement.

Près des îlots d'An Neret existe un herbier peu différent de celui du Pouldu, formé uniquement de banquettes et cuvettes, sans grandes ripple-marks.

2. L'herbier de Penpoull.

Situé dans l'embouchure de la rivière de Saint-Pol-de-Léon, au large de l'île Sainte-Anne, et entièrement au-dessous du niveau de 1,6 m, cet herbier est formé de plusieurs plaques, dont la plus importante entoure la balise de Trébunne. Il est caractérisé par le mélange de deux espèces de Zostères : *Z. marina*, et une Zostère à feuilles étroites, qui semble être *Z. hornemanniana*.

Le sol est fait de sable fin, mais très peu vaseux, ce qui est assez étonnant pour une plaque d'estuaire ; la proportion d'éléments de diamètre inférieur à 50 microns n'atteint pas 5 pour 100. Ceci est une conséquence lointaine de la disparition des Zostères en 1931-32, qui a entraîné l'ablation d'épais bancs de vase.

L'herbier présente quelques banquettes, peu surélevées, où domine *Z. hornemanniana*, tandis que des *Z. marina* croissent au fond des cuvettes. Pendant l'hiver 1957-1958, il a subi une régression locale, avec destruction des Zostères et mise à nu des rhizomes, ceci pouvant être dû à l'action du gel lors d'une basse mer.

3. Conclusions de l'étude morphologique.

De Beauchamp et Lami (1921) avaient distingué deux types morphologiques d'herbiers à *Z. marina* : les herbiers vaseux, à surface convexe et les herbiers sableux, à surface concave, retenant de l'eau à mer basse.

Le premier type ne semble pas exister à Roscoff depuis l'épidémie de 1931-1932, la disparition des Zostères ayant entraîné (à Penpoull, par exemple), l'ablation des bancs de vase molle qui les portaient. Ce fait a été observé aussi en Grande-Bretagne par Wilson (1949).

Le deuxième type, par contre, reste très fréquent : par exemple, dans le chenal de l'île de Batz, à Carantec, à l'île Callot et à Térénez (en dehors de la baie). A Penpoull, il a même remplacé le précédent.

Un troisième type, enfin, non distingué par de Beauchamp et Lami, existe au Pouldu et autour des îlots d'An Neret, à l'est des Bour-

guignons et sur le banc d'Ar Poloss treas à Roscoff : il s'agit d'herbiers à surface convexe sur sable non vaseux.

Il semble y avoir une corrélation entre le niveau de l'herbier et la forme de sa surface. Les herbiers à surface convexe sont situés à de bas niveaux, inférieurs à 1,5 m au-dessus du zéro. Les herbiers de *Z. marina*, qui montent jusqu'à 3 m ou même 3,2 m ont une surface concave, grâce à quoi les Zostères restent immergées à mer basse. Lami (1933) et Fischer-Piette (1934) ont observé que ces herbiers se sont reconstitués les premiers.

La coexistence fréquente de deux Zostères, *Z. marina* d'une part, *Z. nana* ou *Z. hornemanniana* d'autre part, pourrait être due à la disparition passagère de *Z. marina*. Celle-ci a certainement laissé libres de vastes espaces qu'ont occupés les autres espèces, et notamment *Z. nana*. Les rhizomes et racines de ces dernières ont ensuite offert un abri qui a pu permettre la germination de graines de *Z. marina* et la réinstallation de cette plante (Prenant, 1934 ; Lami, 1938).

Remarquons enfin qu'on ne peut homologuer les banquettes à Zostères aux mattes à Posidonies souvent décrites en Méditerranée, notamment par Molinier et Picard (1952), par Dieuzeide (1951) et, d'un point de vue sédimentologique, par Blanc (1958). En effet, l'élévation du niveau des herbiers à Posidonies est considérable et due à la croissance verticale de certains rameaux de rhizomes. Dans les herbiers de Zostères, au contraire, l'élévation du niveau, bien plus faible, n'est pas due à la croissance des rhizomes, qui sont toujours horizontaux et relativement grêles, mais à la sédimentation modifiée et à la réduction de l'ablation ; cette élévation reste toujours limitée, car si la sédimentation est excessive les Zostères meurent et l'érosion reprend.

II. LES HERBIERS AUX ABORDS IMMÉDIATS DE ROSCOFF.

Pruvot, Joubin, de Beauchamp ont décrit l'état des herbiers, respectivement en 1898, 1909 et 1914. Ils ont donné, pour les mêmes dates, des cartes, qui toutes sont donc antérieures à l'épidémie de 1931. Nous avons nous-mêmes établi pendant l'été 1957 une carte (fig. 3) que l'on peut comparer utilement à celle de Joubin (1909), reproduite ici (fig. 4). A l'ouest de l'Île Verte on note une importante régression. Entre le Laboratoire et l'Île Verte, il y a finalement peu de changements, mais en allant de là vers le port et vers Bloscon les herbiers sont bien moins étendus et ne forment que de petites plaques isolées. On n'en trouve aucun dans l'espace compris entre l'ancienne et la nouvelle jetée : la construction de celle-ci, on le sait, est postérieure à toutes les cartes précédentes.

Dans le chenal de l'Île Verte, les herbiers commencent au bas de la zone de sable grossier avec pierailles à *Fucus* qui s'étend devant le Laboratoire. Ils occupent notamment la vaste cuvette située dans la partie la plus déclive du chenal, cuvette dont le déversoir assez rapide, riche aussi en Zostères, passe à l'ouest de l'Île Verte. Plus à l'ouest encore, ils s'étendent jusqu'à Per Rec'hier, Roc'h Gaurec et même

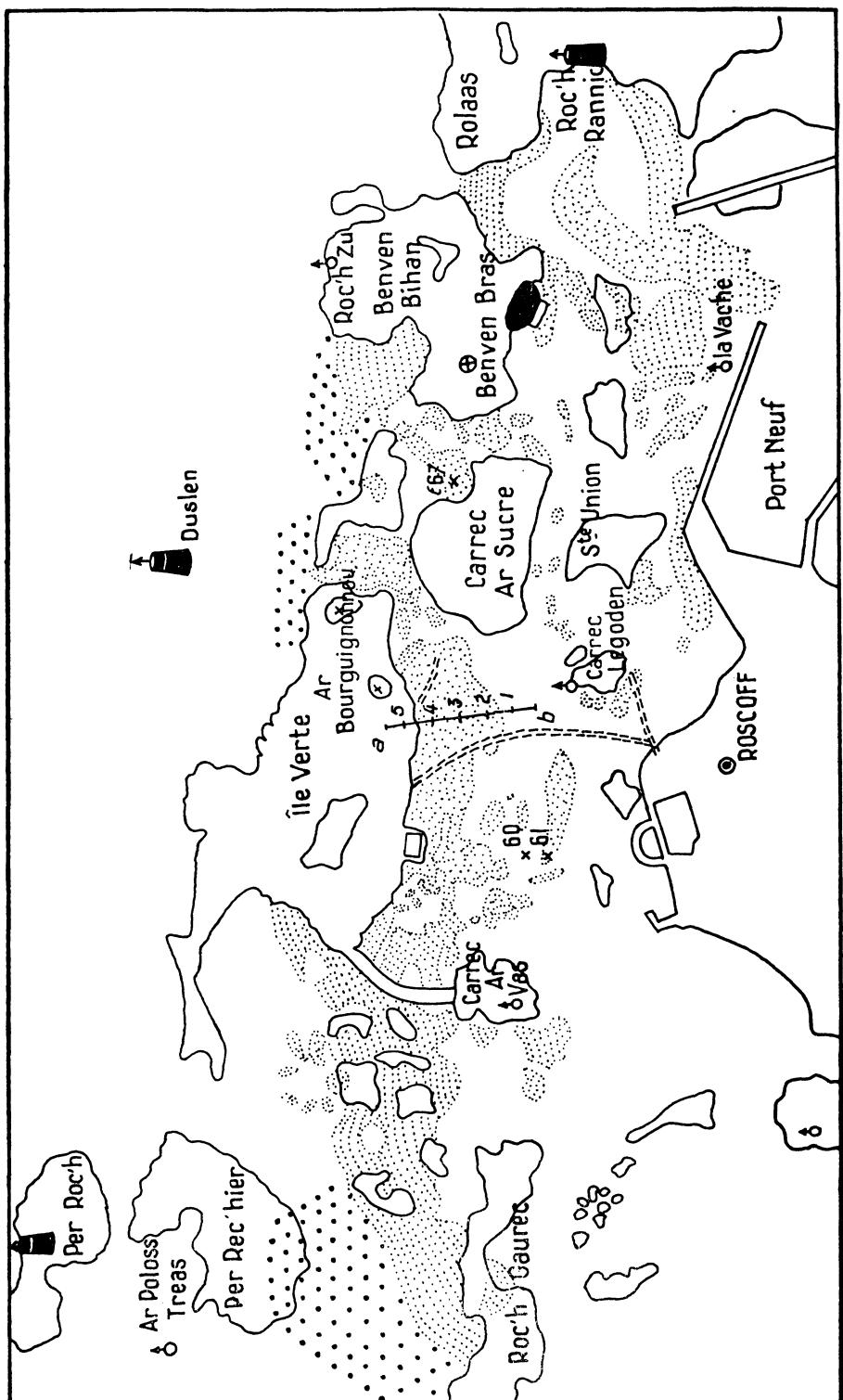


FIG. 3. — Extension des herbiers devant Roscoff, entre Rannic et Per Rec'hier, en 1957. En noir, le petit herbier à *Z. nana*. En pointillé fin, les herbiers de la zone des marées à *Z. marina*. En gros pointillé, les herbiers toujours submergés.

jusqu'au Loup. A l'est, il se retrouve des herbiers jusqu'à Roc'h Rannic et à Bloscon, tandis qu'au nord-est des herbiers s'étendent encore largement et s'enfoncent sous les plus basses mers entre Ar Bourguignonnou et Benven Bihan.

Le faciès ainsi colonisé est dans l'ensemble sablo-vaseux, en modes abrités et moyennement battus. Les herbiers ne dépassent pas un niveau de 3 m environ au-dessus de zéro, ce qui correspond à peu près à la moyenne des basses mers de morte eau, comme l'ont indiqué Pruvot et de Beauchamp. D'ailleurs, pour l'écologie, cette valeur absolue de niveau importe moins que la morphologie locale, qui détermine largement la durée d'émersion, les herbiers concaves conservant à marée basse une couche d'eau protectrice. Nous sommes donc menés à examiner quelques détails de cette morphologie.

A. — Il existe au pied de Benven Bras une plaque à *Z. marina* (indiquée en noir sur la fig. 3). C'est un herbier ovale de 60 m. sur

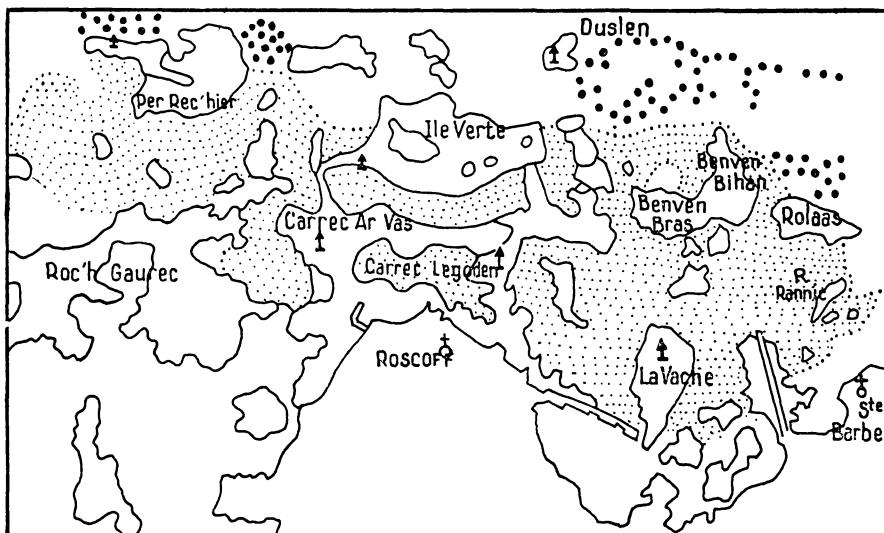


FIG. 4. — Extension des herbiers devant Roscoff, entre Rannic et Per Rec'hier, d'après la carte de Joubin (1909), pour comparaison avec la fig. 3.

40 m., faiblement incliné vers le port et possédant de nombreuses petites cuvettes peu profondes (10 cm. environ) au fond garni de graviers et de coquilles vides. On y trouve à la fois *Z. nana* et *Z. marina* et nous y avons fait des mesures de densité relative des deux espèces dans des carrés de 20 cm. de côté. Les rapports qui suivent ont pour numérateur le nombre de pousses de *Z. nana*, pour dénominateur celui de *Z. marina*.

Les *Z. nana* sont plus abondantes ou même exclusives au niveau supérieur de la plaque (rapports 84/0, 93/0), tandis que dans la portion inférieure *Z. marina* prédomine (rapports 0/39, 0/36). Dans la partie moyenne les régions en relief donnent des rapports voisins de 2 (33/15, 27/18), tandis que les cuvettes voisines donnent des rapports sensiblement inverses : 12/30, 18/32.

B. — Les autres herbiers de ces parages sont faits de *Z. marina* seule. Entre Carrec Ar Vas et Roc'h Rannic, les Zostères sont peu denses, assez courtes, souvent chargées d'épiphytes, et paraissent souvent rabougries ; les conditions écologiques défavorables peuvent être le niveau élevé et les produits toxiques venant de la ville et du port. Entre Ar Bourguignonnou et Carrec Logoden, de tels herbiers élevés sont parsemés de blocs rocheux souvent retournés, ce qui contribue à bouleverser et appauvrir flore et faune.

Entre Carrec ar Vas et l'Ile Verte s'étend la vaste cuvette d'herbier déjà citée et que de Beauchamp a longuement décrite dans les *Grèves de Roscoff*, à une époque où sa faune était bien plus riche que maintenant. Elle ne se vide jamais complètement : c'est pourquoi les Zostères et la flore algale y restent luxuriantes. Mais, quand le niveau de l'eau descend au-dessous de 1,80 m., un déversoir se trouve bien délimité sur son seuil ouest, et l'écoulement s'y poursuit pendant tout le reste de la marée basse, en attendant la remontée du flot.

Dans les herbiers situés à l'ouest de ce déversoir et de Carrec ar Vas, les Zostères sont denses et vigoureuses, et l'on observe de belles banquettes : les unes sensiblement horizontales, sur substrat purement sableux ; d'autres inclinées, sur substrat sablo-vaseux. Les parties basses, qui restent en général couvertes de quelques centimètres d'eau, ont des Zostères luxuriantes. Les parties hautes sont parfois ensablées (y compris les bases de rares Zostères), ou dénudées, avec parfois quelques touffes ou même quelques rhizomes morts sur du sable grossier à nombreuses coquilles vides.

Remaniement des herbiers.

Dans ces herbiers du chenal, plus accessibles que d'autres à notre observation, nous avons pu suivre des phénomènes divers de remaniement.

a) *Ensablement*. — L'ensablement d'une portion d'herbier peut être très rapide : le 24 septembre 1957, vers Per Rec'hier, nous observons une banquette de Zostères peu denses ; le 25 septembre, les Zostères sont à demi-enterrées sous 3 à 4 cm. de sable (pl. II, fig. 1). Il est vrai que cette région est parmi les moins abritées du chenal.

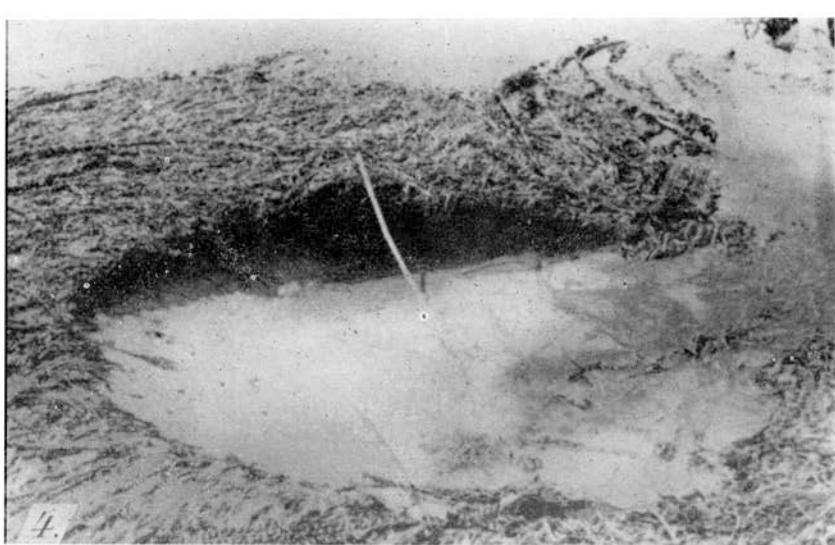
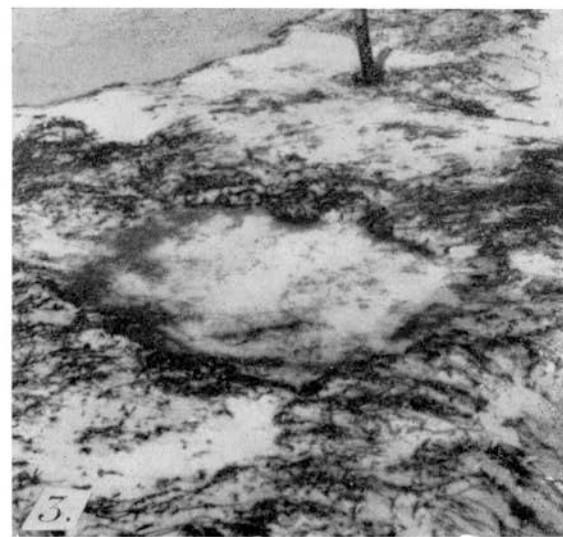
b) *Erosion*. — Nous donnerons ici deux exemples pris dans la même région, en les appuyant de schémas (fig. 5).

Le 24 septembre 1957, entre les cuvettes notées 1 et 2, s'étend une avancée triangulaire d'herbier. Le 25, s'est creusée une cuvette AB, plus profonde de 20 cm environ. Le 26, elle a pour contour le trait pointillé A₁ B₁. Nous plaçons alors le piquet repère P, qui nous permet

PLANCHE I

- 1, 2, 3. — Trois stades successifs de l'établissement des banquettes à Zostères et des cuvettes dans l'herbier du Pouldu (été 1957).
4. — Remaniement de la topographie avec creusement de cuvettes autour de grosses pierres, dans l'herbier de Roscoff (été 1957).





d'observer en avril 1958 que la cuvette A₁ B₁ s'est largement ouverte en A₂ B₂ et A'₂ B'₂ et qu'il s'est formé une nouvelle petite cuvette CD.

Nous avons observé aussi en quelques jours l'érosion de bords de banquettes, schématisée dans la figure. En 5 a, la banquette est normale, sur sable en pente douce. En 5 b, le tapis de Zostères commence à se trouver en surplomb par suite d'un affouillement du sable, dû à des courants locaux. En 5 c, le creusement s'accentue, provoquant la chute du tapis de Zostères et les racines dénudées se refixent au sable, à un niveau inférieur.

c) *Divers stades de formation de cuvettes.* — La fig. 2 de la planche II montre un stade très primitif de cette formation : une zone érodée circulaire de 80 cm. de diamètre environ, où les rhizomes sans feuilles sont mis à nu. Sur la fig. 3 de la planche II, la cuvette est plus grande et plus profonde. Un stade ultérieur est celui de la fig. 4 de la planche II : bien formée, la cuvette a 3 m. environ de diamètre pour 80 cm. de profondeur ; elle est ouverte à droite par un passage où les courants s'établissent, provoquant à la fois une érosion (vers le fond) et un alluvionnement (à gauche et au premier plan).

Aucune observation ne nous permet d'expliquer à coup sûr la première origine des cuvettes de ce type : il y intervient peut-être des phénomènes tourbillonnaires de grande ampleur, se faisant à marée haute seulement. Mais, en d'autres cas (pl. I, fig. 4), l'origine de la cuvette s'explique facilement : autour d'un bloc situé en son centre se font des tourbillons localisés qui arrachent les feuilles, mettent les rhizomes à nu, finissent par les arracher et creusent alors très vite le sédiment sous-jacent.

On a vu (pl. II, fig. 4) que, l'érosion se poursuivant, des cuvettes voisines peuvent fusionner. Il peut se former ainsi de vastes chenaux où circulent à mer basse des courants rapides.

d) *Disparition des cuvettes.* — Nous avons pu observer aussi la disparition de certaines cuvettes qui sont envahies par les Zostères et peuvent se combler.

e) *Sols superposés.* — Il n'est pas rare d'observer dans le sol, au bord des banquettes, des traînées horizontales sombres, continues, de 4 à 6 cm. d'épaisseur, à peu près parallèles entre elles et au sommet de la banquette. La pl. II, fig. 5 en montre quatre, séparées par des

PLANCHE II

Phénomènes de remaniement de la topographie dans l'herbier de Roscoff
(été 1957)

- Ensablement récent de l'herbier le 25 septembre 1957, près de Per Rec'hier. Le trou creusé à la bêche donne l'épaisseur de l'ensablement.
- Premier stade de création d'une cuvette par érosion. Formation d'une zone érodée circulaire où les rhizomes sont mis à nu.
- Second stade de formation d'une cuvette par érosion. La cuvette s'est creusée et arrondie.
- Troisième stade de la formation d'une cuvette par érosion. Encore élargie et approfondie, la cuvette s'est ouverte à droite de la photographie.
- Sols superposés à Zostères dans l'herbier de Roscoff : quatre sols morts sous le sol actuel vivant, sur le bord d'un chenal encore couvert d'eau à mer basse.

couches de sable de 10 cm. environ ; mais, en d'autres cas, nous en avons compté jusqu'à sept. Il s'agit d'anciens sols de *Zostères*, marqués par des rhizomes morts avec racines adventives et fragments de feuilles, montrant par leur orientation qu'ils sont restés en place.

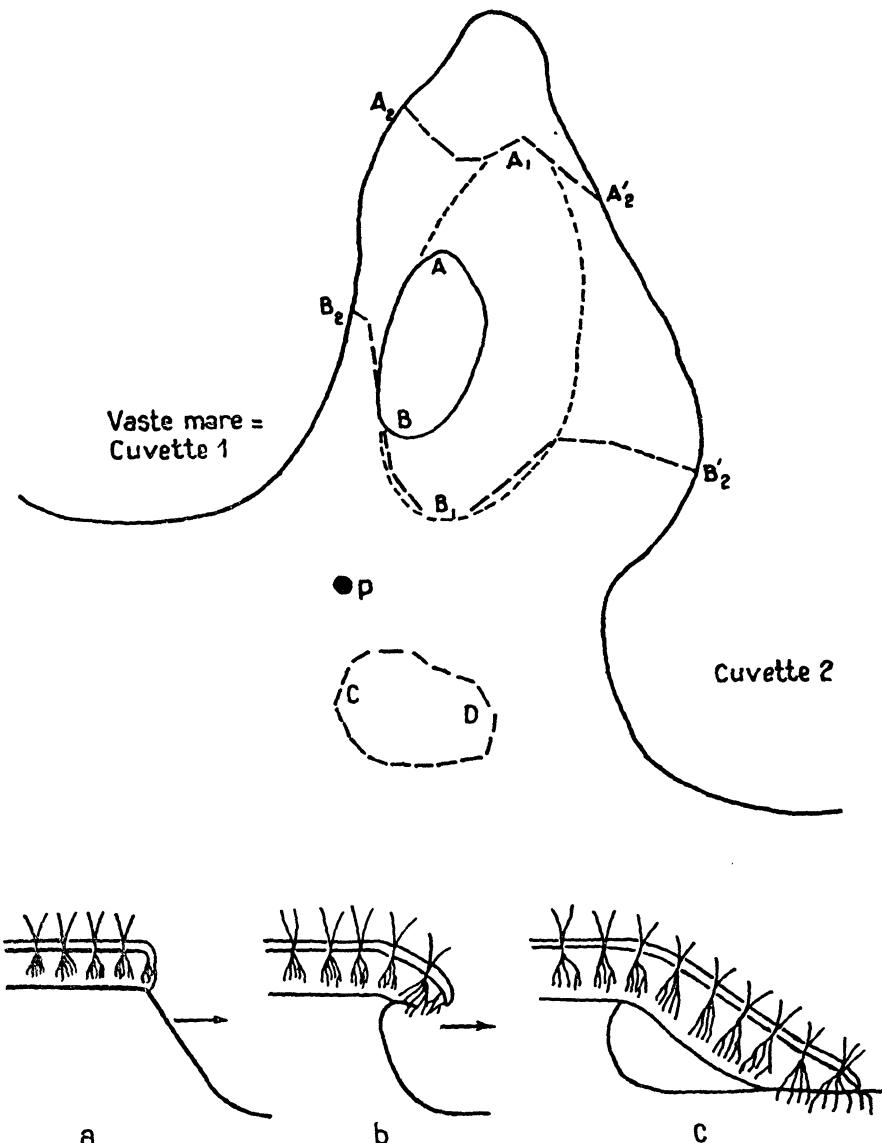


FIG. 5. — Erosion d'un herbier. Croquis des divers stades, en plan (explication, p. 232), accompagné de schémas (a, b, c) montrant les étapes successives de l'érosion sur les bords de banquettes.

Le mécanisme de leur formation semble être le suivant (fig. 6). Au stade de banquette dense, normale (a) succéderait une phase d'ensablement (b) qui amènerait la mort des *Zostères* (c). Sur des ensablements à ce stade, nous avons observé l'installation d'Algues et

notamment d'Entéromorphes. Un régime temporaire de courants violents pourrait ensuite enlever le sable et les feuilles mortes (d). Un nouvel ensablement (e) serait le support d'un envahissement par les Zostères encore vivantes au bord (f), ce qui serait l'origine du sol n° 2 de la série. Dans ce processus interviendraient donc surtout l'ensablement et au contraire l'ablation par des courants ; mais le gel ou l'insolation à mer basse ne seraient pas sans effet non plus.

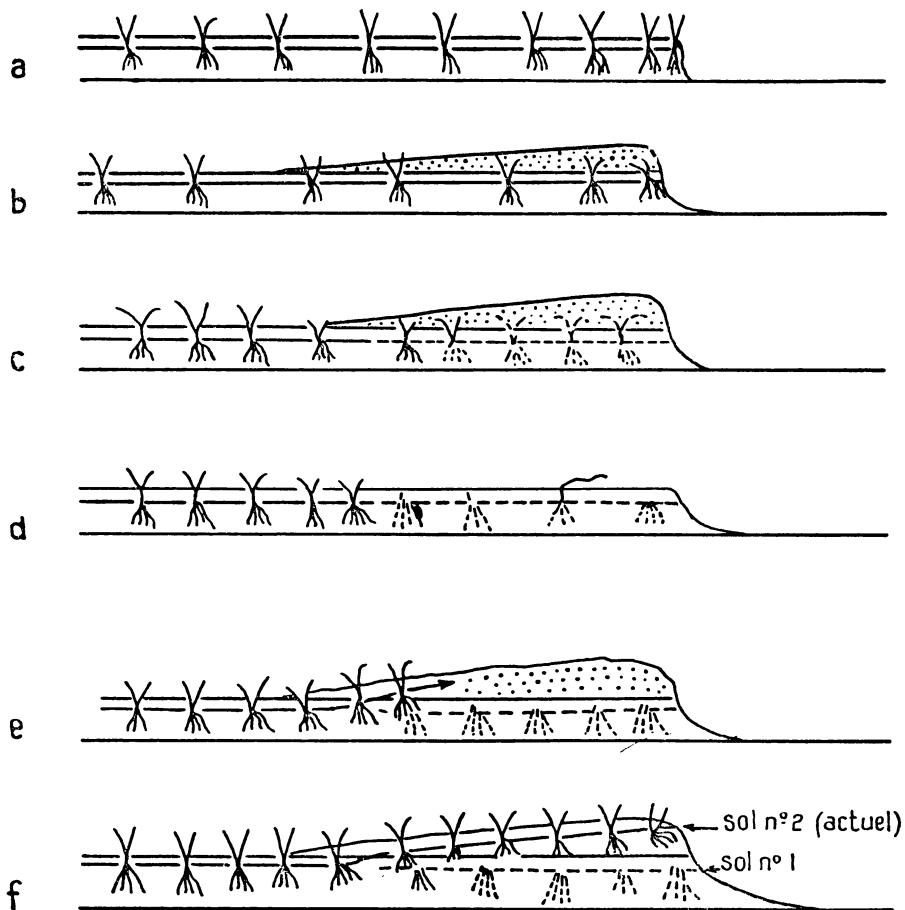


FIG. 6. — Stades successifs, schématisés, de la formation de sols sur les herbiers de Zostères.

En conclusion, les banquettes installées évoluent sans cesse, sont ensablées, érodées, creusées de cuvettes qui fusionnent et sont en fin de compte envahies à nouveau par les Zostères. Cet incessant remaniement est dû surtout à des actions hydrodynamiques localisées : tourbillons autour des rochers, dans les chenaux ou dans les cuvettes, provoquant parfois la chute du tapis de Zostères, qui s'enracine alors à un niveau inférieur et peut regagner du terrain. Le contour des herbiers est donc irrégulier et assez variable, reculant ici, avançant là, ce qui est facilement mis en évidence par une observation précise

portant sur quelques mois. Mais recul et avancée se compensent à peu près, en général, et cet équilibre dynamique donne au paysage d'herbiers une apparence de stabilité.

III. ÉTUDE MÉCANIQUE DES SÉDIMENTS DANS LES HERBIERS INTERCOTIDAUX.

L'installation des *Zostères* sur un sédiment y détermine très vite une modification décelable au premier examen, mais que nous avons tenté de définir mieux, par les techniques granulométriques surtout (criblage mécanique sur série de tamis AFNOR).

L'échantillon de sédiment est prélevé dans des conditions très précises de localisation. Il est généralement trop riche en particules fines pour être tamisé directement à sec, car il se formerait des boulettes sur les tamis de maille supérieure à 700 μ ou 800 μ . Nous commençons donc par cibler au mouillé sur tamis de 50 μ . Le sédiment est alors séparé en deux fractions.

a) Les particules de 50 μ au plus seront ici considérées dans leur ensemble, car les tentatives faites pour les séparer à la balance n'ont donné que des résultats peu caractéristiques.

Nous désignons cet ensemble sous le nom de « vase », le terme n'ayant ici qu'un sens provisoire et pratique.

b) L'ensemble des particules supérieures à 50 μ est lavé sur filtre à l'eau douce, puis séché et tamisé, et les fractions sont pesées. La représentation graphique est obtenue en portant en abscisses les logarithmes des ouvertures de mailles et en ordonnées :

les masses (en pourcentage) retenues par les tamis (histogramme classique, en coordonnées semi-logarithmiques) ;

les masses (en pourcentage) cumulées (courbe cumulative classique, en coordonnées semi-logarithmiques) ;

les logarithmes des nombres de grains, calculés de façon approchée (représentation bilogarithmique proposée par Prenant (1958 et 1960)).

Nous ne donnons ici que quelques graphiques typiques et un résumé des résultats. Quand aucune indication contraire n'est donnée, il s'agit de sédiments du chenal de l'île Verte.

a) *Sédiment voisin de l'herbier* (échantillon n° 44). — La courbe cumulative (fig. 7) est sensiblement rectiligne ou légèrement concave vers les ordonnées positives ; l'histogramme a un faible maximum vers 300 μ (fig. 8). Ce sédiment, mal trié et assez grossier, représente un échantillon moyen pour le sédiment voisin de l'herbier dans cette région. Nous y avons observé cependant aussi des cas particuliers très différents : ainsi un sable vaseux dans le chenal de sortie du port et un sable bien trié près de Ar Poloss Treas.

β) *Sédiment de l'herbier, voisin du précédent* (échantillon n° 50). — La courbe cumulative prend ici une forme en S (fig. 7). Son point d'infexion correspond naturellement au maximum de l'histogramme (fig. 8) qui s'accentue par rapport au cas précédent et se trouve déplacé vers des éléments plus fins, de 150 à 250 μ . Le sédiment est mieux trié que le précédent, et sa teneur en vase est de plus accrue. En certains cas elle peut passer de 1 à 28 pour 100 à quelques mètres

de distance. La comparaison des courbes bilogarithmiques (fig. 7) des nombres de grains confirme que le sable 50 est mieux trié que le sable 44, puisque le maximum est plus élevé et la pente dans la portion de courbe de droite plus forte. Mais elle montre, en outre, que le maximum correspond à la même abscisse, et que les accidents de la courbe, à son voisinage, se répondent exactement.

Quel que soit le type de sédiment initial, le sédiment d'herbier voisin en diffère de façon analogue : il est mieux trié et contient plus

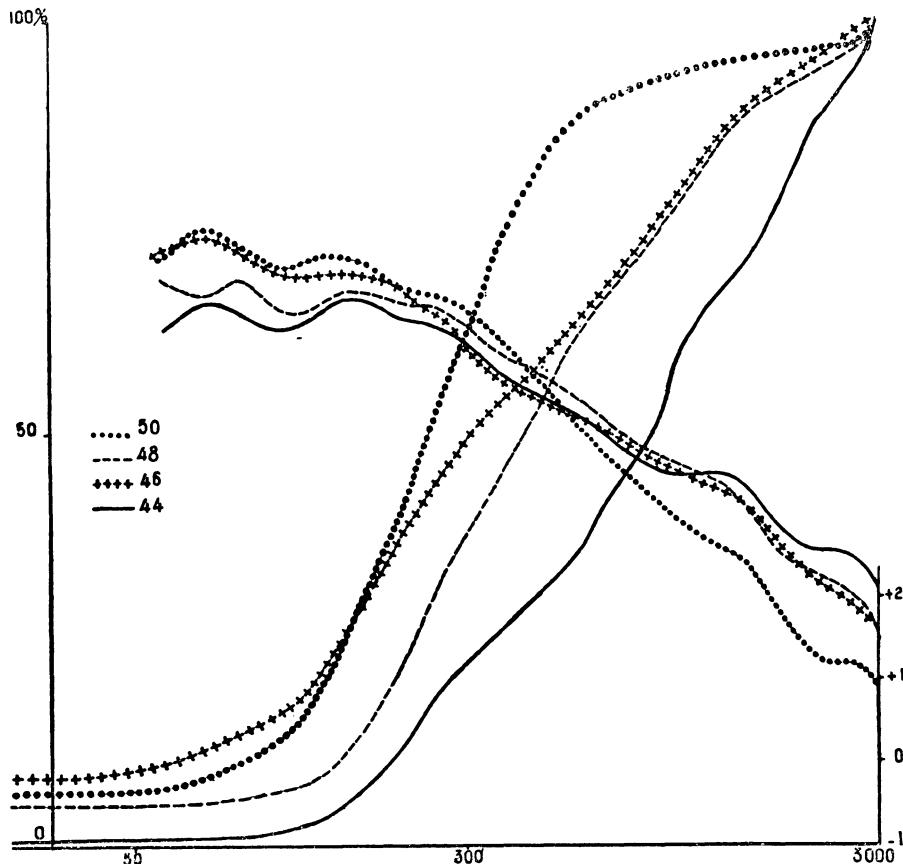


FIG. 7. — Graphiques granulométriques (courbes cumulatives et courbes bilogarithmiques en nombres de grains) de quatre sédiments pris dans l'herbier ou à son voisinage (chenal de l'île Verte). Le figuré est le même pour les deux courbes correspondant à chaque sédiment. Pour l'explication, voir pp. 236 à 238.

d'éléments fins, mais l'abscisse du maximum n'est pas modifiée dans la courbe bilogarithmique en nombre de grains.

γ) *Evolution du sédiment des banquettes et plaques d'herbier.*

Le sédiment pris en bordure d'une plaque peu dense, non en banquette (échantillon n° 48) est moins bien classé que celui du milieu d'une plaque ou d'une banquette. La forme en S de la courbe cumulative (fig. 7) est à peine marquée ; le maximum de l'histogramme (fig. 8) est peu accentué. La proportion de vase reste faible. Ceci

s'explique aisément par l'instabilité d'un tel bord d'herbier. La bordure peu dense est soumise aux fluctuations saisonnières, comme nous l'avons observé après les tempêtes d'hiver. De plus, elle ne forme pas encore une banquette. L'évolution du sédiment, par rapport au sédiment nu voisin, est d'autant plus accentuée que l'herbier a des limites stables (ce qui dépend pour une part du mode plus ou moins abrité) et qu'il est plus dense.

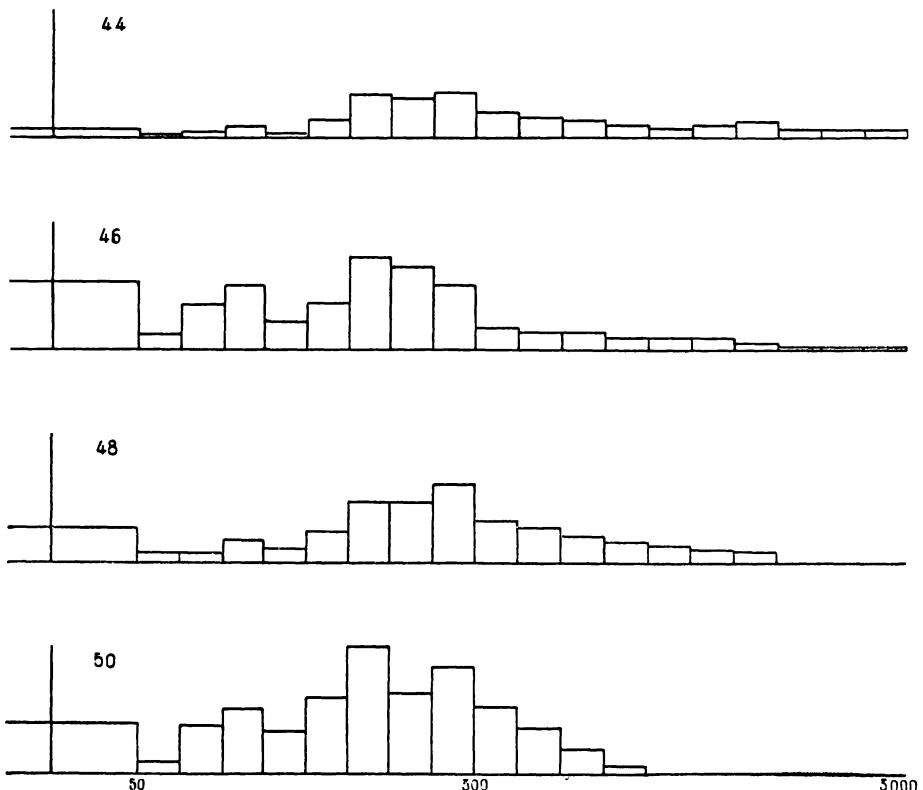


FIG. 8. — Graphiques granulométriques (histogrammes pondéraux) de quatre sédiments pris dans l'herbier ou à son voisinage (chenal de l'île Verte). Les sédiments sont les mêmes que pour la fig. 7. Pour l'explication, voir pp. 236 à 238.

Les variations granulométriques du sédiment dans l'herbier, en fonction de la profondeur, sont faibles par rapport aux précédentes et irrégulières ; elles peuvent même s'inverser en deux lieux voisins. Par contre, on peut trouver dans l'herbier dense des granulométries nettement aberrantes, en des points soumis à d'assez violents courants de marée : c'est ainsi que l'échantillon n° 46 représente un sédiment très mal trié, où l'effet du courant a perturbé l'évolution normale du sédiment d'herbier.

8) *Les sédiments des cuvettes.* On prendra ici un exemple dans l'herbier de Penpoull (fig. 9). L'échantillon Pe 1 (sédiment d'herbier), comparé à Pe 6 (sédiment nu voisin) montre des caractéristiques d'évolution semblables à celles mises en évidence plus haut pour les sédiments, différents en leur ensemble, du chenal de l'île Verte.

L'échantillon Pe 4, prélevé dans une cuvette, ne diffère pas sensiblement de Pe 1 quant aux éléments fins, la formation de la cuvette étant postérieure à l'installation de l'herbier et à son évolution. Mais il s'y ajoute en plus grande quantité des éléments grossiers qui, une fois tombés dans la cuvette, n'en ressortent que difficilement et pour qui elle joue donc le rôle d'un piège. Cette différence entre la cuvette et la banquette attenante est un fait général, en d'autres localités comme à Penpoull.

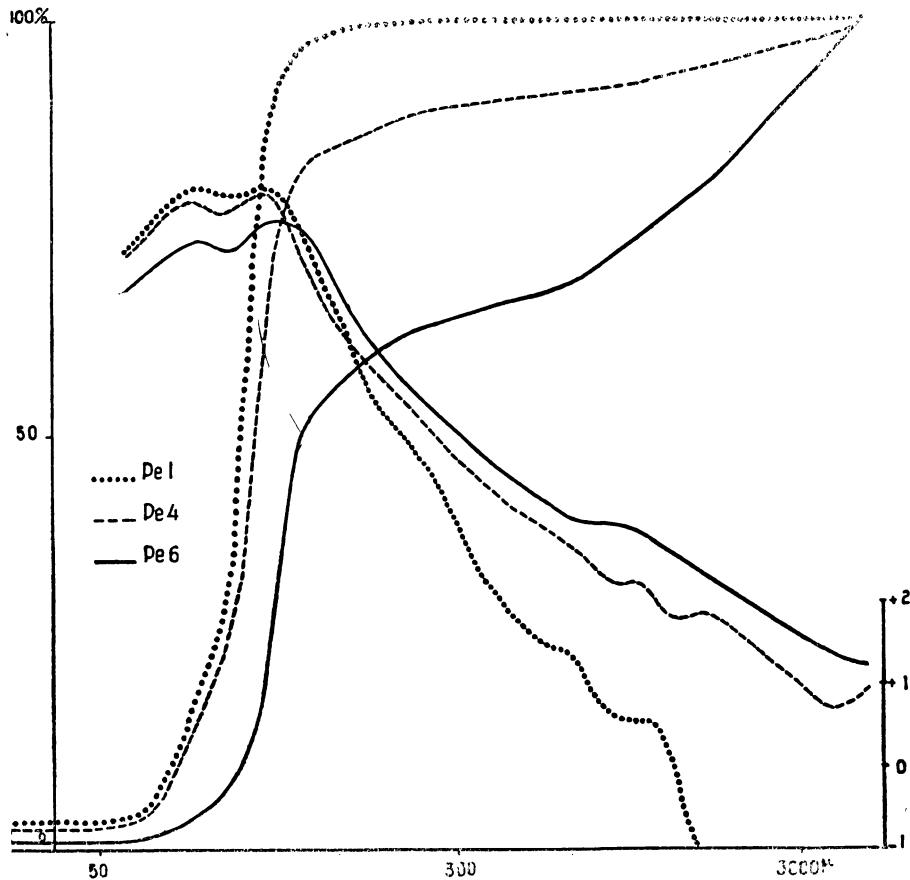


FIG. 9. — Graphiques granulométriques (courbes cumulatives et courbes bilogarithmiques en nombres de grains) de trois sédiments pris dans l'herbier ou à son voisinage (Penpoull). Le figuré est le même pour les deux courbes correspondant à chaque sédiment. Pour l'explication, voir p. 238.

ε) *Herbiers et teneur en vase.* — Les herbiers peuvent s'installer sur des sédiments très variés quant à leur teneur en éléments de diamètre inférieur à 50 μ . On peut ainsi distinguer :

des herbiers sableux (moins de 3 pour 100 de ces éléments) : tels les herbiers situés à Penpoull au nord de la balise de Trebunnec, ou ceux qui s'étendent au nord de la pointe de Térénez ;

des herbiers sablo-vaseux (de 3 à 15 pour 100 d'éléments très fins) : tels les herbiers du chenal de l'île Verte, et certains herbiers de l'île Callot ;

des herbiers vaso-sableux (de 15 à 50 pour 100 d'éléments très fins, qui pour la plupart représentent de la vase vraie) : tels les herbiers de l'anse de Penpoull elle-même, et beaucoup d'herbiers de l'île Callot et de Carantec ;

des herbiers à *Zostera nana* seule (plus de 50 pour 100 de vase), comme les herbiers intérieurs de la baie de Térénez.

Conclusion

Les herbiers peuvent s'installer sur des sédiments très divers. Dans les cas d'herbiers à *Z. marina* tout au moins l'évolution du substrat, déterminée par l'établissement de l'herbier, est toujours analogue :

classement meilleur, avec réduction du pourcentage des éléments grossiers ;

maximum de la courbe de fréquence pour des diamètres divers compris entre 100 et 250 μ ;

maximum de la courbe des nombres de grains pour une abscisse inchangée par rapport au sédiment nu voisin ;

augmentation parfois considérable des éléments très fins et de la vase ; on verra plus loin qu'il semble y avoir un rapport entre cette augmentation et celle de la matière organique.

Le degré d'évolution du sédiment dépend de la densité des Zostères et de la stabilité de leur installation, c'est-à-dire de la fixité de la limite des plaques. Il dépend aussi des conditions hydrodynamiques locales (courants, tourbillons, etc.). L'évolution est déterminée par le freinage des vagues et des courants de marée, perturbés par les feuilles de Zostères. L'incorporation des particules fines au sédiment se fait quand il est recouvert d'une mince couche d'eau, retenue sur les plaques de Zostères par leur forme souvent concave, ou par leur localisation fréquente dans de légères dépressions, ou simplement parce que sa circulation est très ralentie par le tapis végétal. Il résulte de tout cela la différenciation d'une sorte de sol à Zostères.

IV. ÉTUDE DE QUELQUES FACTEURS ÉCOLOGIQUES.

Parmi les mesures faites, les unes concernent le sédiment proprement dit, les autres concernent l'eau : eau superficielle, et eau interstitielle ou de gravitation.

I. La température.

Les résultats, donnés à $\pm 0,1$ degré centigrade près, correspondent, sauf exceptions signalées, à des mesures faites sur des banquettes d'herbier.

1°) *Températures moyennes*. — 300 mesures environ ont été faites au total. Résultats :

- a) Couche d'eau superficielle (2 à 10 cm. d'épaisseur) :
en août - septembre 1957, température moyenne 19°4 ;
en avril 1958, température moyenne 13°.

b) Sol, en avril 1958, à deux profondeurs différentes : 2 cm. et 10 cm., le zéro étant pris à la limite supérieure du tapis végétal d'Algues entre les Zostères :

à — 2 cm., dans le tapis végétal, température moyenne 12° ;
à — 10 cm., en dessous du tapis végétal, température moyenne 10°.

En conclusion :

l'été la température moyenne de l'eau est plus élevée de 6°,5 qu'en avril ;

à la profondeur de — 2 cm., en avril, la température moyenne n'est inférieure que de 1° à celle de l'eau superficielle, mais à — 10 cm., elle est inférieure de 3°.

Le tapis végétal a donc un rôle d'isolant thermique. Ceci est corroboré par d'autres observations telles que celle-ci, faite en été : dans une cuvette sans Zostères, à — 10 cm., la température du sol montait à 16°,5 alors que tout près de là, dans un emplacement couvert de Zostères, elle n'était que de 13°,6.

2°) *Variations simultanées de la température de l'eau et du sol au cours d'une basse mer.* — Parmi les nombreuses mesures faites en avril 1958, nous rapportons ici celles du samedi 19, choisi parce que la température de l'eau est montée jusqu'à 20° ce qui donne des courbes plus lisibles. Ce jour-là, l'heure de basse mer était 12 h. 37 ; la hauteur de la marée, 1,60 m. ; le temps était clair, sans nuages ni vent. Résultats :

TABLEAU I

Voir fig. 10. - Banquette de Zostères denses devant l'île Verte

HEURE DE PRISE	10 h. 36	11 h. 12	11 h. 48	12 h. 24	13 h. 00	13 h. 36	14 h. 12	14 h. 20	14 h. 25
Température de l'eau superficielle (courbe 1)	10°	11°,6	14°,2	14°,9	16°,7	17°,9	19°	14°,5	13°
Température du tapis végétal à — 2 cm (courbe 2)	9°,8	11°,4	13°	13°,6	15°	16°	17°,8	15°,2	»
Température du sol à — 10 cm (courbe 3).....	9°	9°,9	10°,4	11°,3	11°,6	12°,5	13°,4	13°,7	»

TABLEAU II

Voir fig. 11. - Cuvette de sable nu, avec quelques Algues, près de la banquette précédente

HEURE DE PRISE	10 h. 36	11 h. 24	12 h. 00	12 h. 36	13 h. 12	13 h. 48	14 h. 12	14 h. 22
Température de l'eau superficielle (courbe 1).....	10°	14°,7	15°,2	16°,1	17°,4	20°	19°,7	14°,7
Température du tapis végétal à — 2 cm (courbe 2)	9°,8	13°,5	14°	14°,9	16°,5	18°	18°,5	»
Température du sol à — 10 cm (courbe 3).....	9°	10°,9	12°,4	14°	14°,3	15°,4	16°,5	»

Interprétation

a) Sur la figure 10, les courbes 1 et 2 ont une pente peu différente, nettement supérieure à celle de la courbe 3. La variation de température dans l'eau et dans le tapis est donc sensiblement la

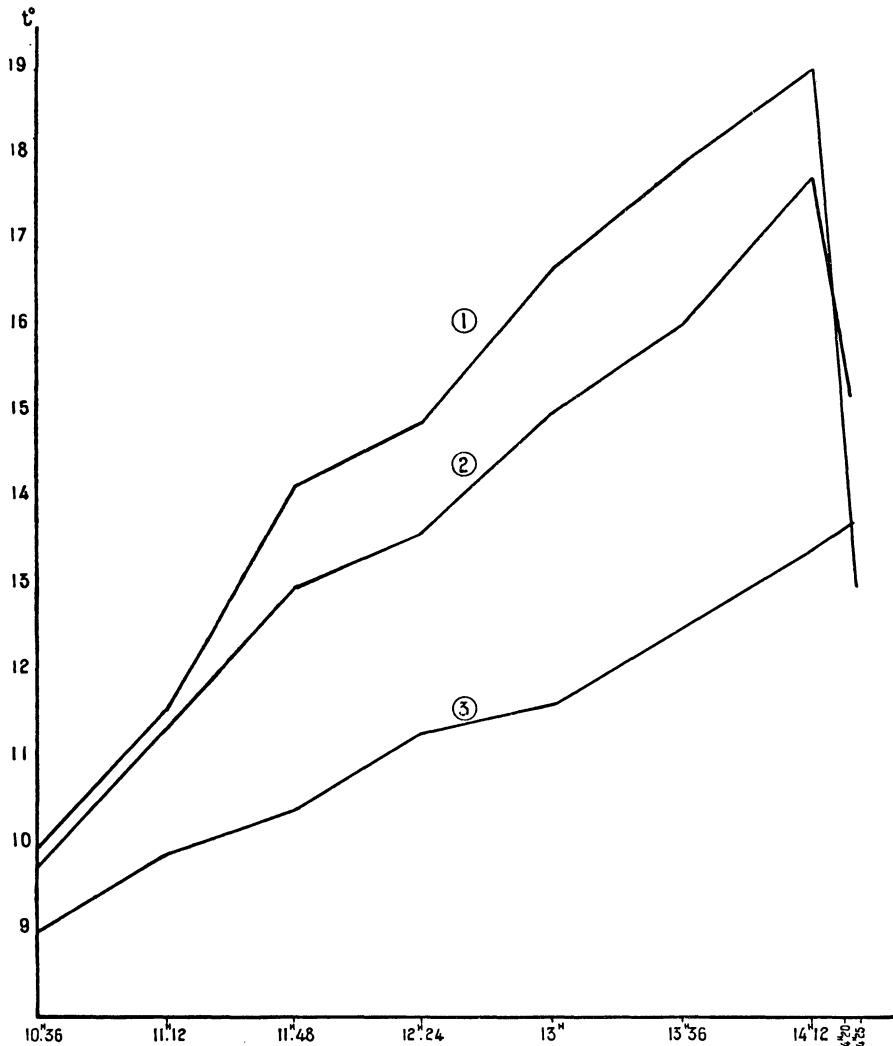


FIG. 10. — Variations de la température, observées au cours d'une basse mer dans une banquette de *Zostères* devant l'île Verte (tableau I). 1, eau superficielle ; 2, tapis végétal à — 2 cm ; 3, sol à — 10 cm.

même. Dans le sol la température, plus basse au départ, d'ailleurs, s'élève bien moins vite.

b) Sur la figure 10, les courbes 1 et 2 montrent la chute brutale de température quand arrive la marée montante : baisse de 6° en 13 minutes dans l'eau superficielle. Au contraire dans le sol, la tem-

pérature continue à monter pendant quelques minutes, parce qu'il est à peu près imperméable et que la température de l'eau et du tapis végétal, au-dessus de lui, reste encore supérieure à la sienne. L'eau plus froide y arrive donc par la surface.

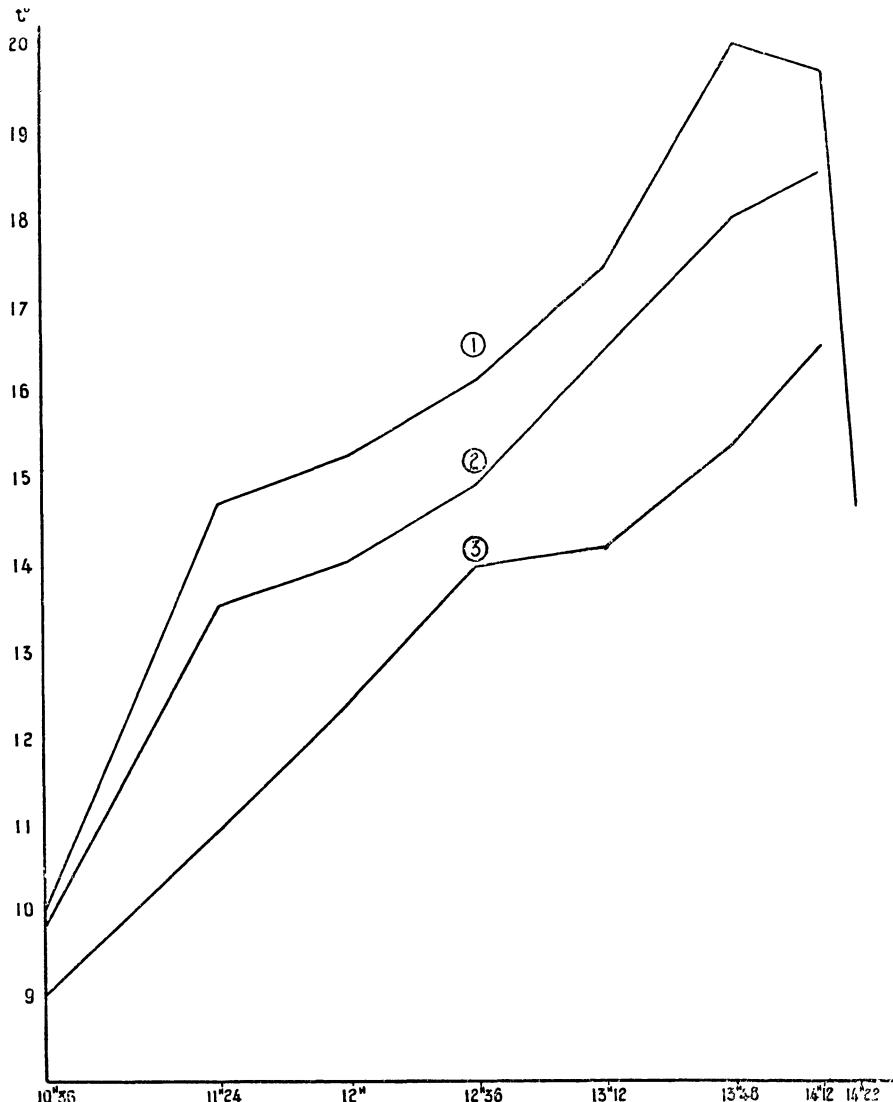


FIG. 11. — Variations de la température, observées au cours d'une basse mer dans une cuvette de sable nu (tableau II), au voisinage de la banquette de la fig. 12. - 1, eau superficielle ; 2, tapis végétal à — 2 cm ; 3, sol à — 10 cm.

c) Sur la figure 11 (cuvette nue sans Zostères), la température de l'eau monte plus haut que dans l'emplacement couvert de Zostères. La température du sol aussi monte plus vite, et plus haut de 3°. On constate, ici encore, que les Zostères forment un revêtement isolant efficace.

Conclusion

On sait de façon banale que les êtres de la zone des marées sont eurythermes. Ils ont à subir d'importantes variations de température saisonnières et diurnes, mais aussi, à mer basse, des variations suivant l'heure de marée. Ces dernières peuvent être amples et brutales : 6° en quelques minutes à mer montante dans notre exemple. Il y a des différences de température importantes entre le sol et l'eau superficielle. Mais le revêtement de *Zostères*, ainsi que le tapis d'Algues sous-jacent, procurent à la faune endogée et épigée des herbiers une protection qui n'est pas négligeable.

2. La teneur en oxygène dissous.

Comme méthode de dosage, nous avons employé, sur place, celle de Nicloux. Les résultats sont donnés à $\pm 0,5 \text{ cm}^3$, en cm^3 par litre.

a) *Eau de gravitation*. — Dans une banquette émergée à mer basse on creuse un trou de 10 à 15 cm. de profondeur ; il se remplit partiellement d'eau de gravitation que l'on peut recueillir et dont on dose l'oxygène. Sur 15 mesures, faites ça et là dans les herbiers de Roscoff, 12 n'ont pas montré de quantité appréciable d'oxygène. Les trois autres ont donné 0,2 à 0,3 cm^3 d'oxygène par litre, mais dans les trois cas un peu d'eau superficielle avait manifestement souillé l'eau de gravitation. On doit donc conclure qu'il n'y a pas d'oxygène dans l'eau de gravitation des herbiers.

b) *Eau superficielle*. — D'après de nombreuses mesures, la quantité d'oxygène dissous était plus grande en avril 1958 qu'en août-septembre 1957. Quant à la variation au cours d'une marée, nous choisissons les exemples suivants.

TABLEAU III

Banquette de *Zostères* denses, immédiatement à l'est de Ar Bourguignonnou ; 18 avril 1958 ; basse mer à 12 h. 05 ; hauteur, 1 m 70 ; temps très couvert ; pas de vent ; pluie fine. - Résultats traduits sur la fig. 12.

HEURE DE PRISE	9 h. 48	10 h. 12	10 h. 36	11 h. 24	12 h. 12	13 h. 00	13 h. 36
Température de l'eau.....	9°,3	9°,6	9°,6	10°,8	11°,6	12°,6	10°,1
Teneur en oxygène	6,7	6,9	7,4	10,2	10,9	14,0	9,3

TABLEAU IV

Cuvette sans *Zostères*, mais avec quelques Algues ; même lieu et même jour. Résultats traduits sur la fig. 13.

HEURE DE PRISE	9 h. 48	10 h. 24	11 h. 12	12 h. 00	12 h. 48	13 h. 36	13 h. 48
Température de l'eau.....	9°,3	9°,6	9°,7	10°,6	11°,9	12°,9	10°,1
Teneur en oxygène	6,7	6,9	8,5	9,4	9,8	9,1	9,3

TABLEAU V

Banquette de Zostères denses, immédiatement au sud de Ar Bourguignonnou ; 19 avril 1958 ; basse mer à 12 h. 37 ; hauteur 1 m 60 ; pas de vent ; soleil brillant. Résultats traduits sur la fig. 14.

HEURE DE LA PRISE	10 h. 24	10 h. 36	11 h. 00	11 h. 36	12 h. 12	12 h. 48	13 h. 24	14 h. 00	14 h. 20
Température de l'eau	10°	10°	11°,6	14°,2	14°,9	16°,7	17°,9	19°	14°,5
Teneur en oxygène	7,0	7,3	9,9	12,8	13,6	14,4	14,0	14,1	12,0

TABLEAU VI

Cuvette de sable avec quelques Ulves ; même jour et même lieu.
Résultats traduits sur la fig. 15.

HEURE DE LA PRISE	10 h. 24	10 h. 36	10 h. 48	11 h. 24	12 h. 00	12 h. 36	13 h. 12	13 h. 48	14 h. 12	14 h. 20
Température de l'eau	10°	10°	11°,3	14°,7	15°,2	16°,1	17°,4	20°	19°,7	14°,5
Teneur en oxygène	7,0	7,3	9,6	6,0	6,4	7,4	8,3	10,2	10,0	12,0

Interprétation

1°) Les variations au cours d'une marée basse de jour peuvent être très importantes : elles atteignent 7,3 cm³ d'oxygène par litre le 18 avril entre 9 h. 48 et 13 heures, soit en 3 h. 12.

2°) Ces variations sont évidemment dominées par la photosynthèse et, celle-ci est due aux Zostères surtout, comme le fait ressortir la comparaison des tableaux III et IV (figures 12 et 13). La comparaison des tableaux III et V montre aussi nettement l'effet d'un ensoleillement différent sur l'accroissement (sinon sur le maximum) de la teneur en oxygène.

3°) Une autre condition importante, à côté de la photosynthèse, est l'élévation de la température de l'eau qui entraîne la diminution du coefficient de solubilité de l'oxygène dans l'eau. On peut rappeler à ce sujet les valeurs de ce coefficient, calculées par Fox pour une eau de mer de chlorinité voisine de celle de l'eau dans les herbiers de Roscoff : 6,97 à 8° ; 5,96 à 16° ; 5,20 à 24°. L'examen des tableaux III, IV, V montre qu'avant l'émersion des banquettes, l'eau est sensiblement saturée en oxygène pour sa température (9° à 10°) ; mais après l'émersion des banquettes et l'isolement des cuvettes, la température et la teneur en oxygène augmentent à la fois, de sorte qu'il y a une rapide sursaturation en oxygène. Sur la banquette à Zostères, la teneur en oxygène semble se limiter à 14 ou 14,5 cm³ par litre, ce qui correspond au voisinage de 20° à une sursaturation très importante : d'après les données de Fox, la saturation serait atteinte à 20° pour 5,5 cm³ environ. Dans les cuvettes le fait est moins marqué, mais existe

aussi : on note 10 cm^3 par litre, environ, à 20° , ce qui est presque deux fois la teneur de saturation.

Ce phénomène de sursaturation en oxygène, dans ces conditions, est bien connu, et Legendre (1909) a proposé à son sujet trois hypothèses : suspension de bulles microscopiques de gaz dans l'eau sur-saturée ; ou bien combinaison facilement dissociable de l'oxygène avec des éléments de l'eau de mer ; ou bien formation par les plantes d'une forme d'oxygène particulièrement soluble. Entre ces hypothèses, nous croyons pouvoir choisir la première, car nous avons observé par très beau temps que les feuilles de *Zostères* laissent échapper un grand nombre de bulles minuscules.

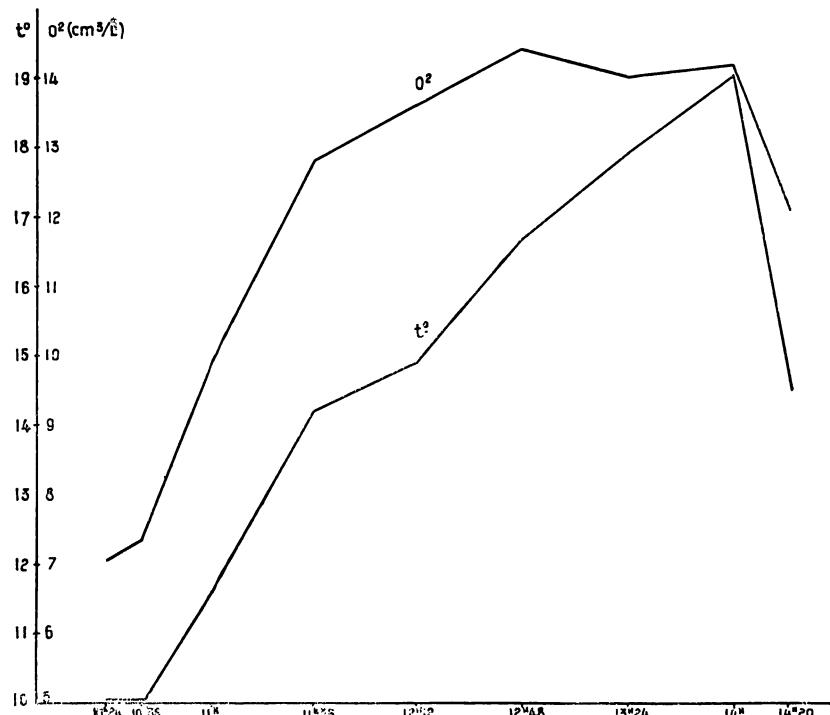


FIG. 12. — Variations de la température et de la teneur en oxygène, observées au cours d'une basse mer dans l'eau superficielle d'une banquette à *Zostères* à l'est de Ar Bourguignonou, le 18 avril 1958 (tableau III).

4°) Dans le détail du phénomène, les conditions topographiques jouent un grand rôle. La teneur en oxygène d'une cuvette à peu près nue ne commence à évoluer pour son compte qu'après son isolement au jusant ; mais le plus souvent, elle continue à recevoir de l'eau des banquettes voisines, et l'accroissement mesuré de la teneur en oxygène dépend pour une part des *Zostères* de ces banquettes. De même, il y a une différence entre les cuvettes des tableaux IV et VI, en ce qui concerne l'évolution de la teneur en oxygène à la marée montante : alors que, dans le tableau IV, cette teneur baisse dès l'arrivée du flot, elle s'élève au contraire dans le cas du tableau VI ; cela tient à ce que l'eau qui arrive à la cuvette du tableau IV provient d'un chenal voi-

sin, profond et peu peuplé de végétaux, tandis que celle qui parvient à la cuvette du tableau VI est passée auparavant sur une vaste étendue d'herbiers en pente douce, où elle a encore bénéficié de la photosynthèse.

On remarquera encore dans le tableau VI que, vers 11 heures, la cuvette considérée s'isole, que sa température monte rapidement et que la photosynthèse est tout d'abord insuffisante pour compenser la diminution du coefficient de solubilité et maintenir la sursaturation ; à ce moment, la teneur en oxygène baisse jusqu'au niveau correspondant à la saturation à 14°7, puis la photosynthèse impose à nouveau son allure, et la teneur en oxygène remonte lentement.

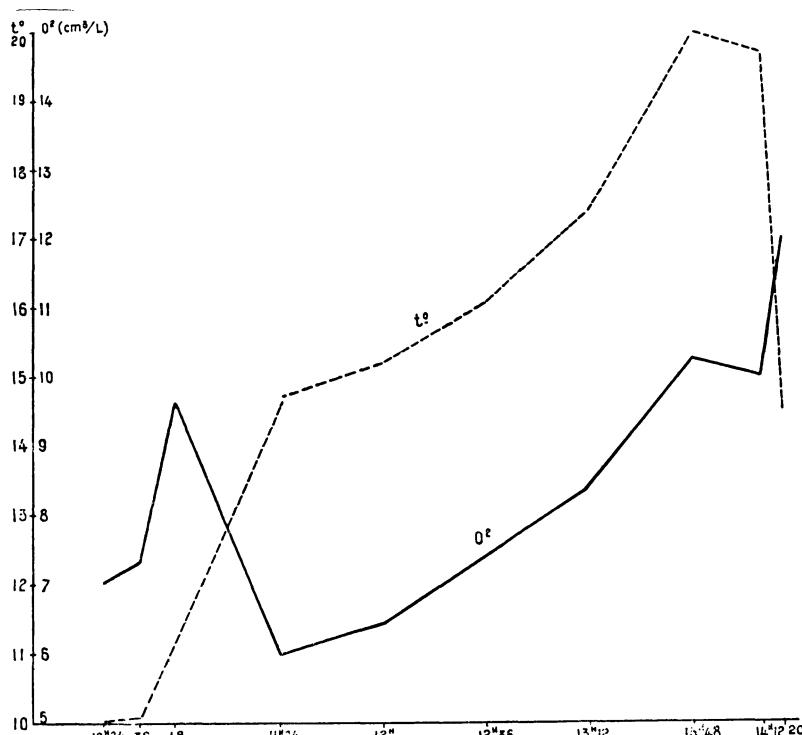


FIG. 13. — Variations de la température et de la teneur en oxygène (tableau IV) observées au cours d'une basse mer dans l'eau d'une cuvette sans Zostères (même lieu et même jour que pour la fig. 14).

5°) D'après ce qui précède, il est à prévoir que la nuit la teneur en oxygène doit baisser fortement, en raison de l'absence de photosynthèse, et de la respiration animale et végétale. Effectivement, au cours de trois marées basses nocturnes, nous avons observé pour cette teneur des valeurs de 4,3 cm³ par litre environ.

Conclusion

a) Dans les sédiments d'herbiers étudiés, l'eau de gravitation ne contient pas d'oxygène en quantité appréciable, ce qui pose un pro-

blème quant à la respiration de la macrofaune. Quant à la microfaune, on verra plus loin que, sauf dans une pellicule superficielle, elle est peu abondante, peu variée, et soumise à des conditions anaérobies.

b) Dans l'eau superficielle, la photosynthèse est le facteur dominant. Pour une lumière sensiblement constante, la teneur en oxygène augmente au cours de la marée basse ; à plus forte raison, le fait-elle quand l'éclairement augmente. La nuit, au contraire, elle baisse fortement.

c) Les variations de température dues à l'insolation modifient le phénomène en agissant sur la solubilité de l'oxygène dans l'eau. C'est peut-être pourquoi la teneur en oxygène nous a semblé plus forte en avril qu'en août-septembre. Mais il est fréquent que l'eau soit apparemment sursaturée en oxygène, ce qui peut être dû au dégagement de bulles microscopiques d'oxygène par les *Zostères* et les *Algues*.

d) Le jour, la marée montante amène généralement une chute de la teneur en oxygène, mais ce résultat peut dépendre de facteurs topographiques locaux.

e) Au total, la teneur en oxygène peut varier beaucoup dans les herbiers : du simple au triple au cours d'une journée. La sursaturation peut être largement dépassée de jour, à la fin de la basse mer. Les êtres vivants des herbiers doivent donc être très résistants à de telles variations.

3. Le pH.

Les mesures ont été faites par voie électrométrique, avec un pHmètre donnant le pH à 0,05 unité près.

1. L'eau superficielle. — Il est classique (voir notamment Legendre, 1922, et Edouard Fischer, 1929, sur les eaux de la côte bretonne) de dire que la principale cause de variation du pH dans l'eau de mer littorale est la photosynthèse. Le jour, et surtout à mer basse, l'eau s'appauvrit en gaz carbonique et s'alcalinise, en s'enrichissant en oxygène. Le pH et le taux d'oxygène s'élèvent donc parallèlement. Nos mesures confirment ces résultats.

Nous prendrons pour exemple des observations faites à la fois sur le pH et le taux d'oxygène, au cours de la marée du 18 avril 1958 (caractéristiques données p. 244). Les lieux observés sont : d'une part, une banquette à *Zostères* et à proximité une cuvette peuplée d'*Algues* diverses (fig. 14) ; d'autre part, une banquette à *Zostères* et à proximité une cuvette à peu près nue, avec quelques *Algues* seulement (fig. 15).

On observe dans tous les cas une élévation concomitante du pH et du taux d'oxygène. Forte et sensiblement de même ampleur sur les banquettes et sur la cuvette à *Algues*, elle est bien plus discrète dans la cuvette nue. Le pH le plus élevé ce jour-là fut 9,05 ; mais nous avons noté par ailleurs des pH atteignant 9,5, dans des stations riches en végétaux. Dans ces conditions d'alcalinité, il n'y a plus de gaz carbonique libre dans l'eau de mer.

En fin de marée, dans l'exemple choisi, l'eau du large arrive brusquement, et amène une chute rapide du pH, de la teneur en oxygène

et de la température. Mais à mesure que l'eau avance, elle passe sur des Zostères où elle s'alcalinise et s'enrichit en oxygène : quand elle arrive à la haute plage son pH peut donc atteindre 9,1, alors que celui de l'eau de mer à marée haute est 8,15.

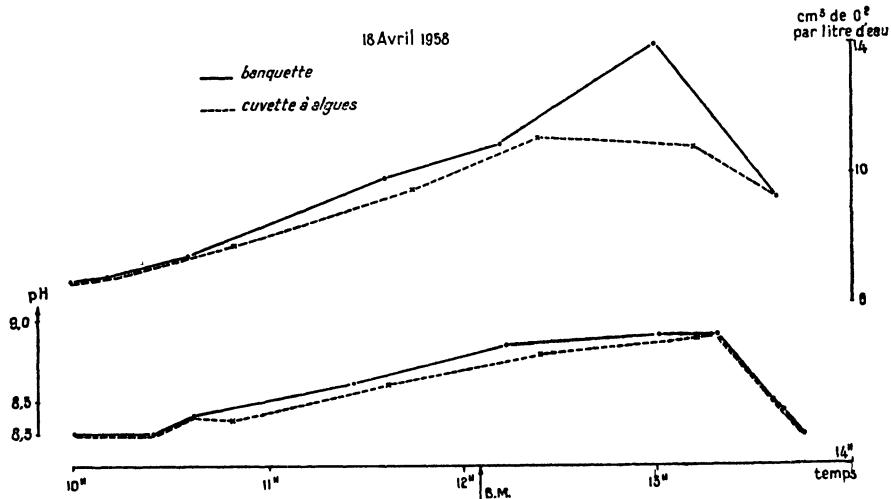


FIG. 14. — Variations de la teneur en oxygène et du pH, observées au cours d'une basse mer dans l'eau superficielle d'une banquette à Zostères, au sud de Ar Bourguignonnou, le 19 avril 1958 (tableau V).

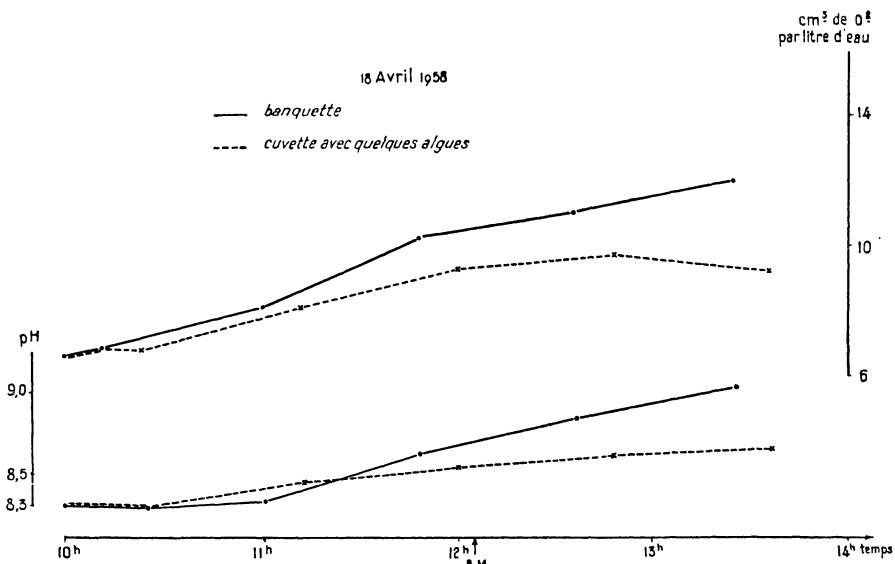


FIG. 15. — Variations de la teneur en oxygène et du pH, observées au cours d'une basse mer dans l'eau d'une cuvette de sable au sud de Ar Bourguignonnou, le 19 avril 1958 (tableau VI).

En conclusion, les Algues, et plus encore les Zostères, causent à basse mer, de jour, une forte alcalinisation de l'eau de mer littorale dont le pH peut monter jusqu'à 9,5.

2. *L'eau interstitielle.* — On sait que, par la production de gaz carbonique et d'acides organiques, les microorganismes sont responsables d'un abaissement de pH dans le sédiment. C'est ainsi que J. Debryser (1952) a montré, pour des vases fluvio-marines de La Rochelle, que le pH décroît rapidement dans le sédiment, et passe par un minimum de 6,35 à 6,80 à une profondeur de 4 à 10 cm.

Nous avons trouvé le pH de l'eau interstitielle inférieur presque toujours d'une unité au moins à celui de l'eau de la cuvette la plus voisine. En certains cas, il peut descendre à 6,3. Le tableau suivant donne les résultats de cinq stations :

	1	2	3	4	5
pH de l'eau interstitielle	6,3	6,3	7,8	7,5	7,8
pH dans la cuvette la plus voisine	8,3	7,3	8,5	8,9	9,1

4. La chlorinité.

La chlorinité, exprimée en grammes de chlore pour mille, a été dosée par la méthode de Knudsen, dont la précision est de l'ordre du centigramme.

1. *L'eau interstitielle.* — On note qu'au cours d'une basse mer, la chlorinité s'élève dans l'eau interstitielle du sédiment. Mais elle s'élève moins dans le sédiment d'herbier que dans le sable nu voisin, et la différence atteint 3 dg dans l'exemple choisi. C'est que la protection par les Zostères atténue l'évaporation d'eau.

2. *L'eau superficielle.* — Au cours d'une basse mer, l'insolation et l'action du vent provoquent une évaporation et une sursalure, qui semblent atténuées sous les feuilles de Zostères.

Par contre, une forte pluie provoque une dessalure passagère, mais importante : nous avons observé une chlorinité de 16,3 pour 1.000, alors que la chlorinité normale est ici 19,35. Cette dessalure tue de nombreuses Algues, mais reste sans effet sur les Zostères, dont on sait bien qu'elles sont assez euryhalines pour se rencontrer en Baltique dans des eaux dont la chlorinité descend jusqu'à 12 pour 1.000.

Dans l'ensemble, la présence des Zostères rend le milieu plus stable quant à la teneur en sels des eaux qui les baignent.

5. La teneur du sédiment en eau.

Cette teneur a été déterminée par perte de poids d'un échantillon frais, après passage à l'étuve à 110° jusqu'à poids constant. Le poids d'eau trouvé est ramené à 100 g d'échantillon frais. Les quantités de sédiment prélevées étant faibles (de l'ordre de 10 g), l'erreur relative est importante. Nous l'avons limitée en prenant la moyenne de trois échantillons au moins prélevés au même endroit et au même moment.

Dans le chenal de l'île Verte, le sédiment d'herbier est plus humide que le sédiment nu. Dans l'herbier, la teneur en eau, qui peut s'élever

à 30 pour 100, ne descend pas au-dessous de 19 pour 100, tandis que dans le sable nu elle peut tomber à 11 pour 100. Ceci peut s'expliquer par la structure granulométrique : on sait en effet (voir p. 240) que dans l'herbier il y a sélection des parties fines (vers 150 à 250 μ) et accroissement de la proportion de vase, d'où adsorption et capillarité plus importantes et rétention accrue de l'eau. En fait, au cours de la mer basse, la teneur en eau reste sensiblement constante dans les Zostères, mais tombe assez brusquement dans le sable nu tout voisin, quand la plage découvre. Un exemple est donné dans le tableau suivant (marée du 6 avril 1958 ; basse mer à 13 h. 48 ; marée de 0,4 m).

HEURES	HERBIER niveau 3,20 m	SABLE NU voisin
12 h. 15 - 12 h. 30	22 pour 100	20 pour 100
12 h. 50 - 13 h. 00	20 —	16 —
13 h. 15 - 13 h. 20	20 —	17 —
13 h. 45 - 13 h. 50	20 —	17 —
14 h. 20 - 14 h. 30	21 —	15 —
14 h. 45 - 15 h. 00	20 —	16 —
15 h. 25 - 15 h. 40	21 —	16 —
15 h. 50 - 15 h. 55	20 —	15 —

6. La matière organique du sédiment.

Travaillant vers 1914 sur les côtes danoises, Boysen-Jensen montra que des sédiments peuplés de Zostères étaient très enrichis en matière organique. D'autres recherches, postérieures, ont donné des résultats de même sens. Pour préciser la question dans les herbiers de la région de Roscoff, nous avons utilisé trois méthodes de dosage : dosage du carbone organique, de l'azote et de l'humus.

1. *Le carbone organique.* — On oxyde le carbone par le bichromate de potassium titré, en milieu sulfurique. L'excès de bichromate est dosé en retour par l'hyposulfite. La teneur en carbone est exprimée en mg pour 100 g de sédiment sec. Tout le carbone n'est probablement pas oxydé, de sorte que la méthode ne donne que des résultats relatifs, lesquels suffisent d'ailleurs, selon Boysen-Jensen. La précision de la méthode est limitée par l'erreur d'échantillonnage due à l'hétérogénéité du sédiment. Par de nombreuses mesures sur deux échantillons déterminés, nous avons évalué l'ordre de grandeur de cette erreur, et trouvé qu'une différence de 75 mg entre deux mesures est significative.

Si l'on examinait les résultats d'ensemble, on pourrait croire que la présence de Zostères a peu d'influence sur la matière organique. Dans le chenal de l'île Verte, en effet, les teneurs en carbone varient de 100 à 500 mg, alors que Boysen-Jensen, par la même méthode, trouvait dans les herbiers danois des valeurs oscillant entre 2.100 et 5.500 mg. De plus, dans le chenal lui-même, la présence de Zostères n'entraîne pas nécessairement une teneur plus forte en matière organique : cela tient à ce que les conditions hydrodynamiques y sont très variables d'un point à l'autre, d'où un lessivage ou une sédi-

mentation variables qui peuvent masquer une variation due aux Zostères elles-mêmes. Dans ces conditions, on ne peut comparer utilement que des portions de terrain très limitées, telles qu'une plaque de Zostères et le sédiment nu le plus voisin. Toutes les mesures ainsi faites, dans le chenal et hors de lui, montrent que, *dans un cadre très local*, la présence de Zostères est concomitante d'une élévation de la teneur en carbone organique. C'est ce qu'indiquent les exemples suivants :

	HERBIER	HORS DE L'HERBIER
Île Callot.....	289 mg	136 mg
Île Callot.....	248 mg	105 mg
Près du Loup (Ouest de Roscoff)	230 mg	166 mg
Carantec	Plaque souffreteuse 576 mg Plaque dense 653 mg	497 mg

Parmi les herbiers que nous avons examinés, le plus pauvre en carbone organique est celui du Pouldu, avec 80 à 110 mg parmi les Zostères. On trouve jusqu'à 650 mg dans l'herbier sablo-vaseux de Carantec, à *Z. marina*. A Térénez, enfin, certaines plaques à *Z. nana* sont installées sur des vases qui dépassent 1.900 mg de carbone, mais nous n'avons jamais trouvé *Z. marina* sur de tels milieux.

2. *L'azote organique*. — Nous avons dosé l'azote organique par la méthode de Kieldahl, c'est-à-dire en transformant l'azote en ammoniac et dosant celui-ci par l'acide sulfurique titré. Les résultats, exprimés en mg d'azote pour 100 g de sédiment sec, sont bien moins probants que ceux concernant le carbone. En effet, les quantités d'azote mesurées sont très faibles, et si l'on tient compte de l'hétérogénéité du sédiment l'erreur relative peut dépasser 1/2. Pour pouvoir comparer utilement deux échantillons, il faudrait faire de nombreuses mesures sur chacun d'eux et prendre la moyenne, qui deviendrait significative. Cette méthode est trop lente pour avoir pu être appliquée à tous les cas. Elle l'a été pourtant à deux échantillons provenant de l'île Callot, et a montré que le sédiment d'herbier est sensiblement plus riche en azote organique (11 mg) que le sédiment nu immédiatement voisin (3,1 mg). Les teneurs en azote organique sont presque toujours très faibles, de l'ordre de 10 mg, alors que pour Boysen-Jensen elles pouvaient atteindre 370 mg. Ici encore, c'est dans l'herbier du Pouldu que nous avons trouvé les plus faibles teneurs, de l'ordre de 2 mg. Par contre, dans les herbiers très vaseux à *Z. nana* de la baie de Térénez elles sont relativement élevées, et leurs variations suivent celles de la teneur en carbone organique :

	1	2	3
Carbone.....	1911 mg	1224 mg	234 mg
Azote	24 mg,5	18 mg,2	4 mg,2

Boysen-Jensen avait utilisé le rapport C/N pour tenter, sans grand succès, de montrer que la plus grande part de la matière organique des sédiments littoraux avait pour origine les débris de Zostères. Dans notre cas, la faible quantité de matière organique rend énorme (de l'ordre de 7/10) l'erreur relative sur C/N, et il serait illusoire de tirer de là des conclusions.

3. *L'humus.* — 99 pour 100 de la matière organique, à peu près, subit une minéralisation complète. La fraction restante, très résistante à la décomposition, a été désignée par Waksman (1933) sous le nom d'humus. Elle est formée de résidus de plantes, d'animaux et de bactéries. Zobell (1946) estime que, près de la côte, Zostères et Algues sessiles peuvent fournir une part importante de l'humus.

Après avoir extrait les matières humiques par l'acide chlorhydrique, nous avons redissous par la soude le précipité obtenu, et dosé la solution humique par voie photométrique. On n'obtient pas ainsi des valeurs absolues, mais on peut comparer les divers sédiments. Les variations de la teneur en humus suivent de façon très satisfaisante celles de la teneur en carbone organique, comme le montre le tableau suivant.

	TÉRÉNEZ			CARANTEC			
	Stat. 1	Stat. 2	Stat. 3	Stat. 1	Stat. 2	Stat. 3	Stat. 4
Carbone organique	1911 mg	1224 mg	234 mg	196 mg	307 mg	653 mg	576 mg
Humus	77,5 unités	66 unités	47 unités	40 unités	55,5 unités	75 unités	75 unités

Conclusion

a) Dans un cadre très local, on constate que la présence de Zostères est liée à un enrichissement du sédiment en matière organique. Cet enrichissement lui-même va de pair souvent avec une couleur plus foncée et une augmentation du taux de vase, la matière organique formant sans doute dans la vase le complexe liant, en voie d'évolution, que J. Bourcart et C. Francis-Bœuf (1939) ont appelé algon.

b) Dès que l'on considère de grandes étendues d'herbiers, et surtout des herbiers différents, les corrélations précédentes s'estompent et sont masquées par des conditions hydrodynamiques très complexes. En certains cas, les apports de débris de Zostères peuvent être moins importants que des apports organiques extérieurs ; par exemple, apports planctoniques, égouts de la ville de Roscoff, apports d'estuaires, etc. Ailleurs, les débris de Zostères peuvent être entraînés au hasard des courants et des vagues, et enrichissent le sédiment là où se fait leur dépôt ; les quantités de matière organique en jeu restant toujours faibles, il est difficile de mettre en évidence cet enrichissement régional.

TABLEAU VII

		FRACTION	MASSE de la fraction	% calcaire	POIDS de calcaire	NATURE DU CALCAIRE
Echantillon 44	Hors de l'herbier	Fr. 1 > 1 mm..	136 g	7,6 %	10,3 g	Morceaux de coquilles.
		Fr. 2 Entre 1 mm et 0,5 mm	23,1	6,6	1	Morceaux de coquilles,
		Fr. 3 Entre 0,5 mm et 0,1 mm	43,6	3,7	1,6	Foraminifères ; microgastéropodes.
		Fr. 4 Entre 0,1 mm et 0,05 mm	1,5	25	0,4	Foraminifères, spicules d'Eponges, fragments indéterminés.
		Fr. 5 < 0,05 mm	2	39,5	0,8	Quelques spicules, poudre calcaire.
Echantillon 47	Herbier	1	35	14,4	5	Morceaux de coquilles.
		2	20	13,2	2	Morceaux de coquilles. quelques Foraminifères.
		3	100,5	9,7	9,8	Foraminifères, Ostracodes, fragments indéterminés.
		4	13,8	38,9	5,3	Spicules, fragments indéterminés.
		5	22,8	16,2	3,7	Spicules, poudre calcaire.
Echantillon 50	Herbier	1	12,7	8,5	1,1	Morceaux de coquilles, coquilles entières de Bittium.
		2	19,3	7,9	1,5	Morceaux de coquilles. Milioles, microgastéropodes, fragments indéterminés.
		3	101	6,2	6,3	Foraminifères.
		4	8	4,2	0,3	Spicules, fragments indéterminés.
		5	8,5	18,1	1,5	Poudre calcaire.

4. *Les carbonates.* — Nous avons dosé les carbonates par perte de poids de l'échantillon sec après traitement à l'acide chlorhydrique. Les résultats sont exprimés en grammes de carbonates pour 100 g d'échantillon sec. On peut ainsi apprécier les carbonates à 0,150 mg près, ce qui est très suffisant, compte tenu des fortes teneurs en calcaire et de leurs larges variations d'un point à un autre.

Si, en effet, la teneur en carbonates varie de 1 à 35 % dans le chenal de l'île Verte, elle atteint 76 % à Saint-Efflam. Il n'y a aucune relation entre cette teneur et la présence ou l'absence de Zostères.

Sur certains sédiments, nous avons dosé les carbonates dans les

cinq fractions obtenues par tamisage sur quatre tamis (1 mm, 0,5 mm, 0,1 mm, 0,05 mm). Nous faisions en même temps une étude microscopique de chaque fraction (voir tableau VII).

On peut distinguer ainsi trois parties principales :

a) une partie grossière, retenue sur les tamis de 1 mm et 0,5 mm, formée de fragments de coquilles de Lamellibranches et de Gastéropodes, et qui, dans l'échantillon 44, arrive à constituer 70 % de la masse calcaire totale ;

b) une partie fine, très importante dans les sédiments d'herbiers, où le diamètre des grains varie de 0,5 mm à 0,05 mm, et qui est composée surtout de Foraminifères, avec, suivant les cas, de très petits Gastéropodes, des spicules d'Eponges, et des fragments trop petits pour être identifiés ;

c) une portion pulvérulente, passant au tamis 0,05 mm, qui comprend parfois des spicules d'Eponges, mais semble pour la plus grande part d'origine non biologique ; cette poudre calcaire forme une partie très importante de la vase, mais sa masse totale est faible par rapport à la masse du sédiment et même de sa partie calcaire.

V. NOTES SUR LA FAUNE DES HERBIERS DE ROSCOFF.

Les difficultés inhérentes à un travail faunistique de ce genre ont rendu celui-ci très fragmentaire. Il a porté principalement sur les herbiers du chenal de Roscoff, et accessoirement sur ceux du Pouldu. En ce qui concerne la faune épigée et la macrofaune hypogée, il ne fournit, par rapport aux travaux antérieurs de Joyeux-Laffuic (1890), de Beauchamp (1914), M. Prenant et G. Teissier (1924), M. Prenant (1927), qu'une notion nouvelle très nette : celle de l'appauvrissement considérable subi par ces faunes et dû sans doute à la fois à la disparition temporaire des Zostères vers 1932 et à la dévastation croissante des grèves par les chercheurs d'animaux plus ou moins comestibles. Peu de faits sont aussi caractéristiques que l'impossibilité de retrouver, entre les rhizomes dans le chenal de l'île Verte, les *Cephalothrix* qui y pullulaient vers 1925.

Pour la microfaune hypogée (1), nous pouvons choisir quelques exemples pour comparer les espèces de l'herbier et celles de sables nus voisins.

Ainsi, dans l'alignement 1 à 5 (fig. 3), les stations 2, 3, 4 s'échelonnent dans l'herbier ; les stations 1 et 5 lui sont extérieures. En chaque station, les prises ont été faites au moyen d'une centaine de rigoles creusées sur 8 cm de long et 3 mm de large, et les résultats numériques résultent de la moyenne de ces prises. Dans les trois stations de l'herbier ont été trouvés uniquement des Nématodes indéterminés, ne comprenant pas de Desmoscolécidés, tandis que

(1) Nous exprimons à Mme J. Renaud-Debyser notre reconnaissance pour l'appui très précieux qu'elle nous a donné dans cette étude.

dans les stations 1 et 5, on trouvait une microfaune nettement plus riche, comprenant :

- des Nématodes environ cinq fois plus nombreux, y compris quelques Desmoscolécidés ;
- de rares Turbellariés, parmi lesquels quelques Otoplanides ;
- de rares Archiannélides (*Protodrilus* sp.) et Oligochètes ;
- quelques Polychètes (*Syllis cornuta* Soulier), *Streptosyllis websteri* Southern, *Parapionosyllis minuta* Pierantoni, formes post-larvaires de *Hesionides* sp.) ;
- de rares Gastrotriches ;
- de rares Halacariens (*Copidognathus* sp.) ;
- des Harpacticides plus abondants (*Paraphyllumopodopsyllus intermedius* Noodt, *Rhynchlagena lagenirostris* Sars, *Leptastacus macronyx* Scott, *Paramesochra intermedia* Scott, *Leptopsyllus* sp.).

Dans chacune des stations 60, 61, 67, on a examiné séparément la microfaune hors de l'herbier et dans les couches profonde (couleur foncée) et superficielle (couleur claire) de celui-ci. En 67, la couche profonde de l'herbier semble azoïque. Sa couche superficielle est à peine plus riche, avec des Oligochètes peu abondants, de rares Ostracodes et de rares *Syllis cornuta* Soulier. Les mêmes formes se retrouvent en plus grande quantité hors de l'herbier, avec des Archiannélides (*Protodrilus symbioticus* Giard), de rares Halacariens (*Rhombognathus magnirostris*, var. *lyonix* Trouessart), d'abondants Turbellariés et d'abondants Harpacticides (*Leptastacus macronyx* Scott, *Paramesochra intermedia* Scott, *Paramesochra herdmani* Thompson, *Pseudobradya scabriuscula* Sars, *Ameira tenella* Sars, *Cyclopina* sp.).

Dans les stations 60 et 61, les différences sont moins nettes entre les microfaunes des trois origines. La partie profonde de l'herbier reste cependant pauvre, avec quelques Nématodes et de rares Turbellariés, Oligochètes et Ostracodes. Les mêmes groupes sont bien mieux représentés dans la couche superficielle claire, ainsi que hors de l'herbier ; ces deux biotopes montrent aussi des Halacariens (*Rhombognathus magnirostris*, var. *lyonix* Trouessart, *Rhombognathus seahami* Hodge, *Copidognathus* sp.), ainsi que des stades postlarvaires de Syllidiens. On peut remarquer que les Turbellariés sont bien plus nombreux ici dans la couche superficielle de l'herbier que dans le sédiment nu avoisinant.

Les exemples précédents étaient tous pris dans le chenal de Roscoff. Au Pouldu, les faits sont un peu différents. Si la couche profonde d'un herbier dense ne nous a offert que de rares Nématodes et Oligochètes, le sable de cuvettes nues près de l'herbier était à peine plus riche. En revanche, la couche superficielle de l'herbier montrait d'abondants Nématodes (parmi lesquels *Richtersia collaris* Steiner et *Richtersia demani*, que nous n'avons jamais trouvés dans le chenal de Roscoff), d'abondants Ostracodes, des Oligochètes, et de rares *Parapionosyllis minuta* Pierantoni (1). Elle semble donc représenter ici le biotope optimum, ce qui peut s'expliquer par la très faible charge vaseuse du sédiment nu.

(1) Ce *Parapionosyllis*, que nous avons rencontré aussi dans le chenal de Roscoff (voir plus haut) n'était connu jusqu'ici que dans le golfe de Naples. Nous devons sa détermination à M. François Rullier.

CONCLUSIONS

En 1931-32, une maladie d'origine mal connue a détruit les Zostères sur les côtes européennes et américaines de l'Atlantique : en particulier dans la région de Roscoff. Les herbiers se sont reconstitués lentement par la suite, mais ceux de Roscoff, étudiés ici, couvrent actuellement une surface très inférieure à celle qu'ils occupaient vers 1910 et jusqu'en 1930.

Ils s'installent sur des faciès sédimentaires très divers, sableux, sablo-vaseux ou vaso-sableux, en mode abrité ou semi-battu. Sur faciès vaseux pourtant, *Zostera marina* ne peut s'établir et laisse la place à *Z. nana*. Quant au niveau, on trouve *Z. marina* jusqu'à la cote 3,20 m, et *Z. nana* plus haut encore. *Z. marina* descend largement au-dessous de zéro.

L'installation d'herbiers à *Z. marina* se fait d'abord par des plaques non surélevées, puis se différencient deux sortes d'unités morphologiques : des banquettes en saillies, dues à ce que racines et rhizomes retiennent le sédiment et limitent l'érosion, contre laquelle protègent aussi les feuilles de Zostères ; d'autre part, des cuvettes, pour lesquelles nous avons décrit des origines diverses. Ces unités morphologiques sont soumises à un continual remaniement qui peut être assez considérable, mais pourtant local, car dans les conditions normales actuelles, il ne modifie pas l'herbier en son ensemble.

L'herbier constitue un milieu biologique auquel la présence de Zostères confère des caractères particuliers. Leurs feuilles, et le tapis d'Algues sous-jacent, lié à leur existence, jouent le rôle d'un écran protecteur et atténuent les variations de certains facteurs, à marée basse en particulier ; si bien que les êtres des herbiers peuvent être un peu moins eurythermes, un peu moins euryhalins, etc., que ceux qui vivent en terrain plus nu. D'autre part, le freinage exercé par les Zostères sur les actions hydrodynamiques modifie la sédimentation : le sédiment est en général mieux trié, plus fin et plus vaseux que les sédiments nus du voisinage, tout en gardant des caractéristiques qui montrent bien qu'il en provient. La différenciation des banquettes et des cuvettes nuance ce schéma général, en retenant dans les cuvettes un surplus d'éléments grossiers.

A propos de la faune épigée, nous retenons seulement son appauvrissement manifeste, qualitatif et quantitatif, depuis cinquante ans. Il est dû pour une part à la disparition des Zostères en 1932, mais plus encore à l'intervention humaine, surtout en ce qui concerne les espèces comestibles. C'est pourquoi, bien que les herbiers soient en voie de reconstitution, il nous semble douteux que la faune puisse retrouver sa richesse ancienne.

Les herbiers offrent des conditions de vie relativement favorables à certains éléments de la faune épigée. Les animaux y trouvent un abri contre la lumière et contre quelques prédateurs, et les herbivores une source de nourriture, ce qui se répercute en chaîne sur les carnivores. Les herbiers retiennent de plus, à marée basse, une couche

d'eau qui favorise certaines espèces, comme E. Fischer l'a montré pour *Anemonia sulcata* Pennant, pour *Halichondria panicea* (Pallas) et pour les Nasses. Cette couche d'eau, jointe à l'abri des feuilles, atténue aussi les variations de température.

Les Zostères, par contre, du fait de l'assimilation chlorophyllienne, sont la cause de variations diverses importantes pour le pH et le taux d'oxygène. Celui-ci atteint souvent des valeurs qui correspondent à une sursaturation de l'eau de mer : il se peut que ce facteur favorise la pullulation des Littorines et des Gibbules que l'on sait sensibles au manque d'oxygène.

On doit rappeler enfin que E. Fischer a trouvé dans des herbiers une teneur constante et assez élevée de substances réductrices dissoutes, teneur qui pourrait être mise en rapport avec la luxuriance d'espèces d'Eponges, telles que *Halichondria panicea* (Pallas), *Hymeniacidon sanguinea* Grant ou certaines *Mycale*.

La macrofaune hypogée s'est appauvrie aussi depuis la fondation du Laboratoire de Roscoff (1872) et même depuis le début du siècle. C'est ainsi que Chétoptères et *Cephalothrix* ont totalement disparu du chenal. Pour ces derniers, la cause est certainement la grande crise des herbiers de 1931-32. Pour les Chétoptères, la disparition était antérieure, et liée à l'activité humaine sans cesse accrue. Une telle comparaison historique n'est pas possible pour la microfaune inters-titelle, faute de documents anciens suffisants. Quant aux comparaisons actuelles, elles ont montré qu'en général (chenal de Roscoff, en tous cas), la microfaune de l'herbier est plus pauvre que celle du sable nu voisin. Il y a pourtant des exemples inverses, comme celui de l'herbier du Pouldu. De plus, la microfaune est contenue essentiellement dans la pellicule superficielle claire du sédiment, à l'exception de quelques Nématodes qui vivent dans les portions profondes, sombres et privées d'oxygène.

On peut expliquer ces faits par les considérations suivantes. L'étude granulométrique a montré que l'installation des herbiers sur un sédiment s'accompagnait toujours d'une sélection des éléments fins, vers 150 à 250 μ , et d'une augmentation de la proportion de vase, ainsi que de matière organique. De là résulte une réduction des inters-tices, qui sont plus ou moins colmatés. L'eau circule plus difficilement et l'oxydation se fait mal. Les microorganismes entretiennent un milieu très réducteur, et seuls peuvent vivre en profondeur des animaux adaptés à l'anaérobiose, comme les Nématodes ci-dessus mentionnés. Font exception des herbiers comme ceux du Pouldu, qui sont en voie d'installation actuelle, et où l'évolution du sol est relativement lente, du fait que les apports de vase sont faibles. Ils sont apparemment à un stade jeune d'une évolution qui est générale à l'ensemble des herbiers étudiés.

Abstract

The authors precise the present state of the Zosteras' herbariums in the region of Roscoff, after their almost complete decrease in 1932 and their posterior reconstitution. They study, on the surface and in depth, the evolutive aspects of the topographic morphology of the herbariums as well as the diurnal and seasonal changes of the ecological factors of them (temperature, percentage of

oxygen, pH, chlorinity, degree of humidity). They give indications about the amount of the carbonates and organic substances of the ground and bring some notes concerning the microfauna generally poorer in the herbarium than in the bare sediment of the surroundings and always much more reduced in depth than on the surface.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADDY, C.E., 1947. — Germination of eel-grass seed. *Journ. Wildlife Management*, 11 (3), p. 249.
- ADDY, C.E., et DAVID, A.A., 1944. — Status of Eelgrass in Massachusetts during 1943. *Journ. Wildlife Management*, 8 (4), pp. 269-275, 1 pl., 1 fig.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION, 1946. — Standard methods for the examination of water and sewage. *Amer. pub. health assoc. New York*.
- ATKINS, W.R.G., 1938. — Disappearance of *Zostera marina*. *Journ. mar. biol. Association*, 23 (1), pp. 207-210.
- ATKINS, W.R.G., 1947. — Disappearance of *Zostera marina*. *Nature*, 159, p. 477.
- BAGNOLD, R.A., 1954. — The physic of blown sand and desert dunes. *Methuen. London*.
- BARNES, H., 1953. — A double syringe-pipette for dissolved oxygen estimations. *The Analyst, Journal of the Society of public analysts and other analytical chemists*, August 1953. Vol. 78, n° 929, pp. 501-503.
- BARROIS, CH., 1893. — Sur les phénomènes littoraux actuels du Morbihan. *Annales Soc. géol. du Nord*, t. XXIV, p. 196.
- BEAUCHAMP, P. DE, 1914. — Les grèves de Roscoff. 1 vol, *Lhomme éd. Paris*.
- BEAUCHAMP, P. DE, et LAMI, R., 1921. — La bionomie intercotidale de l'Île de Bréhat. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 55, pp. 184-235.
- BEAUCHAMP, P. DE, et ZACHS, I., 1914. — Esquisse d'une monographie bionomique de la plage de Terrénès. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 26, pp. 197-237.
- BERTHOIS, L., 1939. — Contribution à l'étude des sédiments de la Méditerranée occidentale. *Ann. Inst. Océanographique*, t. XX, fasc. I, pp. 1 à 50.
- BERTHOIS, L., 1951. — Note sur la précision des tamisages mécaniques. — *Bull. Soc. Géol. de France*, 6^e série, t. I, pp. 87-92.
- BLEGVAD, H., 1935. — An epidemic disease of the eel-grass (*Zostera marina* L.). *Report Danish Biol. Station*, 39, pp. 3-8.
- BOISSEAU, J.-P., et RENAUD, J., 1955. — Répartition de la faune interstitielle sur un segment de la plage sablo-vaseuse du bassin d'Arcachon. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 241, n° 1 (1955), pp. 123-125.
- BOUGIS, P., 1950. — Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins. *Vie et milieu*, 1950, t. I, fasc. 1, pp. 23-36.
- BOURCART, J., et FRANCIS-BŒUF, C., 1939. — Sur la véritable signification des sables vaseux et des vases sableuses. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 209, pp. 568-570.
- BOURCART, J., et FRANCIS-BŒUF, C., 1942. — La vase. *Hermann éd. Paris. Act. Scient. et Industr.*
- BOYSEN-JENSEN, J., 1914. — Studies concerning the organic matter of the sea bottom. *Report of the Danish Biol. Station*, 22, pp. 3-39.
- BRAJNIKOV, B., FRANCIS-BŒUF, C., et ROMANOVSKY, V., 1943. — Techniques d'étude des sédiments et des eaux qui leur sont associées. *Hermann éd. Paris. Act. Scient. et Industr.*
- BRISON, J., 1955. — Microbiologie du milieu marin. *Flammarion éd. Paris*.
- BRUNEL, A., 1948. — Traité pratique de chimie végétale. *Georges Frères, éd., Tourcoing*.
- BUTCHER, R.W., 1934. — Report on the present condition of eel-grass on the coasts of England based on a survey during August to October 1933. *Cons. Perm. Int. Expl. Mer, Journ. Conseil*, 9 (11), pp. 49-65.
- CHAUCHARD, P., 1943. — La teneur en oxygène dissous des eaux de la Rance. *Bull. Labo. marit. Dinard*, fasc. 25, pp. 48-59.
- CLAPHAM, A.R., TUTIN, T.G., et WARBURG, E.T., 1957. — Flora of the British Isles. *University Press, Cambridge*.
- COTTAM, C., 1935. — The present situation regarding eel-grass (*Zostera marina*). *U.S. Dept. Agric. Surv., B.S. 3*, pp. 1-7.

- COTTAM, C., 1945. — Eelgrass conditions along the Atlantic seaboard of North America. *Plant Disease Reporter*, 29 (12), pp. 302-309.
- COTTAM, C., et ADDY, C.E., 1947. — Present eelgrass conditions and problems on the Atlantic Coast of North America. *Trans. North American Wildlife Confer.*, 12, pp. 387-397.
- COTTAM, C., et MUNRO, D., 1954. — Eelgrass status and environmental relations. *Journ. Wildlife Management*, 18 (4), pp. 449-460.
- COTTON, A.D., 1933. — Disappearance of *Zostera marina*. *Nature*, 277.
- CUSHMANN, J.A., 1950. — Foraminifera. *Harvard University Press*.
- DAVY DE VIRVILLE, A., 1934. — Sur les principaux types de flaques du littoral atlantique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 199, pp. 734-736.
- DEBYSER, J., 1952. — Variations du pH dans l'épaisseur d'une vase fluvio-marine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 234, p. 741.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, CL., 1953. — Recherches sur l'écologie et la répartition du Mystacocaride: *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis, en Méditerranée. *Vie et Milieu*, 1953, t. IV, fasc. 3, p. 321.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, CL., 1960. — Biologie des eaux souterraines, littorales et continentales. *Actualités Scient. et Indust.*, 1280, 1 vol., 740 pp., 254 fig., *Paris, Hermann*.
- DEMOLON, A., 1952. — Dynamique du sol. *Ed. Dunod, Paris*.
- DEXTER, R.W., 1944. — Ecological significance of the disappearance of eel-grass at Cape Ann, Massachusetts. *Journ. Wildlife Management*, 8 (3), pp. 173-176.
- DEXTER, R.W., 1946. — The eelgrass situation in the Annisquam (Massachusetts), and Mystic (Connecticut) tidewater rivers in the summer of 1946. *Plant disease Reporter*, 30 (11), pp. 424-425.
- DEXTER, R.W., 1950. — Restoration of the *Zostera* faciation at Cape Ann (Massachusetts). *Ecology*, 31 (2), pp. 286-288.
- DIEUZEIDE, R., et GOEAU-BRISONNIÈRE, W., 1951. — Les prairies de Zostères marines et de Cymodocées (« Mattes ») aux environs d'Alger. *Station d'aquiculture et de pêche de Castiglione*, 1951.
- DOEGLAS, P.S., 1951. — Interpretation of the result of mechanical analyses. *Journ. Sed. Petr.*, Vol. 16, p. 19.
- DOUVILLE, F., 1936. — Foraminifères de Roscoff. *Tra. St. Biol. Roscoff*, fasc. 14, pp. 49-57.
- FAUVEL, P., 1923-1927. — Faune de France : Polychètes errantes et sédentaires. *Paul Le Chevalier* éd., *Paris*.
- FISCHER, E., 1929. — Recherches de bionomie et d'océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche (Thèse). *E. Blondel La Rougery*, éditeur, *Paris*.
- FISCHER-PIETTE, E., 1934. — Faune et flore de Saint-Servan en 1934. *Bull. Labo. marit. Saint-Servan*, 13, pp. 22-30.
- FISCHER-PIETTE, E., 1936. — Faune et flore marine de la région malouine en 1935. *Bull. Labo. marit. Dinard*, 15, pp. 9-17.
- FISCHER-PIETTE, E., HEIM, R., et LAMI, R., 1932. — Note préliminaire sur une maladie bactérienne des Zostères. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 195, pp. 1420-1422.
- FRANCIS-BŒUF, C., 1941. — Observations sur les variations de quelques facteurs physico-chimiques des eaux de la Penzé maritime (Finistère). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 212, pp. 805-808.
- FRANCIS-BŒUF, C., 1942. — Mesures physico-chimiques des eaux de la Penzé maritime (Finistère). *Bull. Inst. Océanogr.*, 829.
- FRANCIS-BŒUF, C., 1946. — Les sables de l'Aber (Roscoff) et leur milieu intérieur. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 223, pp. 483-485.
- FRANCIS-BŒUF, C., 1947. — Sur la teneur en oxygène dissous du milieu intérieur des vases fluvio-marines. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 225, pp. 392-394.
- FRANCIS-BŒUF, C., 1947. — Données sur la consommation d'oxygène *in vitro* de quelques vases fluvio-marines. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 225, pp. 1083-1084.
- GRIMPE, G., et WAGLER, E., 1950. — Tierwelt der Nord- und Ostsee. Nematoda.
- HARVEY, H.W., 1928. — Biological chemistry and physics of sea-water. *Cambridge Univ. Press*.
- HARVEY, H.W., 1945. — Recent advances in the chemistry and biology of sea-water. *Cambridge Univ. Press*.
- HEIM, R., et LAMI, R., 1933. — La maladie bactérienne des Zostères : extension et causes favorisantes. *C.R. Acad. Agriculture*, 14 juin.
- JACQUET, J., 1949. — *Spartina townsendi*. Anatomie. Répartition. géographique. Ecologie. *Paul Le Chevalier*, éd. Thèse, *Paris*.

- JOUBIN, L., 1909. — Recherches sur la répartition océanographique des végétaux marins dans la région de Roscoff. *Ann. Inst. Océanogr.*, I, fasc. 1, pp. 1-17.
- JOYEUX-LAFFUIE, J., 1890. — Etude monographique d'un Chétoptère. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 2^e série, 18, 1890, pp. 245-360.
- LAMI, R., 1933. — Etat de la flore marine dans la région malouine en 1933. *Bull. Labo. marit. Saint-Servan*, 11, pp. 13-20.
- LAMI, R., 1938. — Sur l'état de quelques herbiers de la région malouine en 1937. *Bull. Labo. marit. Dinard*, 19, pp. 1-3.
- LANG, K., 1948. — Monographie der Harpacticiden. *Lund Karkan Ohlssons boktrycker*.
- LEGENDRE, R., 1908. — Recherches océanographiques faites dans la région littorale de Concarneau pendant l'été de 1907. *Bull. Inst. Océanogr.*, 111.
- LEGENDRE, R., 1909. — Recherches physico-chimiques sur l'eau de la côte à Concarneau. *Bull. Inst. Océanogr.*, 144.
- LEGENDRE, R., 1909. — Recherches sur les variations de température, de densité et de teneur en oxygène de l'eau de mer de la côte à Arcachon. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, XII, p. 95.
- LEGENDRE, R., 1922. — Variations diurnes de la concentration en ions hydrogène de l'eau de mer littorale. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 175, pp. 773-776.
- LEGENDRE, R., 1925. — La concentration en ions hydrogène de l'eau de mer ; le pH. *Presses Universitaires de France*.
- LEVY, A., et MARBOUTIN, F., 1897. — Sur le dosage de l'oxygène dissous dans l'eau. *Bull. Soc. Chim.*, XIX, pp. 149-151.
- LEWIS, J.F., et TAYLOR, W.R., 1933. — Note from the Woods Hole Laboratory. *Rhodora*, 35 (413), pp. 147-154.
- LUBET, P., 1957. — Considérations écologiques sur les herbiers du bassin d'Arcachon. *P.-V. Soc. Linn. Bordeaux*, 96.
- MARE, M., 1942. — A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms. *Journ. Mar. Biol. Ass.*, fasc. 16, pp. 853-878.
- MOLINIER, R., et PICARD, J., 1952. — Etudes biologiques sur les herbiers de phanérogames marines à l'ouest d'Alger. *St. d'Aquic. et pêches de Castiglione*, nouvelle série, n° 4.
- MOLINIER, R., et PICARD, J., 1952. — Recherches sur les herbiers de phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Ann. Inst. Océanogr.*, 17 (3).
- MOUNCE, I., et DIEHL, W.M.W., 1934. — Note on a new *Ophiobolus* on eelgrass. *Canadian Journal. Res.*, 11 (1), p. 31.
- NICLOUX, M., 1930. — Dosage de l'oxygène dissous dans l'eau. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 12, n° 10.
- OBATON, F., 1954. — Evolution de la prairie sous-marine à *Zostera marina* en un point de la côte normande : Saint-Rémy-des-Landes. *Mémoires Soc. Sc. Nat. Cherbourg*, 46.
- OSTENFELD, CH., 1908. — On the ecology and distribution of the Grass-wrack (*Zostera marina*) in Danish waters. *Report of the Danish biological Station to the board of Agriculture*, XVI, Copenhague.
- OXNER, M., 1920. — Manuel pratique de l'analyse de l'eau de mer ; I, Chloruration par la méthode de Knudsen. *Bull. Comm. Int. pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée*.
- PÉRÈS, J.-M., 1953. — Les formations détritiques infra-littorales issues des herbiers de Posidonies. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume* ; 1953, 9, n° 4.
- PÉRÈS, J.-M., et PICARD, J., 1955. — Biotopes et Biocoénoses de la Méditerranée occidentale. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 92, février 1955.
- PETERSEN, H.E., 1933. — Wasting disease of Eelgrass (*Zostera marina*). *Nature*, 132, pp. 1004-1005.
- PETERSEN, H.E., 1934. — Studies on a parasitic fungus in the eel-grass, *Zostera marina*. *Bot. Tidsskr.*, 43 (1), pp. 1-9.
- PETERSEN, H.E., 1935. — Preliminary report on the disease of the eelgrass (*Zostera marina* L.). *Rept. Danish Biol. Station*, 40, pp. 1-8.
- PETERSEN, H.E., et BOYSEN-JENSEN, J., 1911. — Animal life of the sea-bottom, its food and quantity. *Report Danish Biol. Station*, 20, pp. 4-76.
- PICARD, J., 1952. — Hydrozoaires des herbiers de Zostéracées des côtes françaises de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, suppl. 2, p. 217.
- PRENANT, M., 1927. — Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 6.
- PRENANT, M., 1932. — L'analyse mécanique des sables littoraux et leurs qualités écologiques. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 74, fasc. 29.
- PRENANT, M., 1932. — Etudes de bionomie intercotidale. La baie et la pointe de Quiberon. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 10, pp. 37-103.

- PRENANT, M., 1934. — Contribution à l'étude écologique des sables littoraux. *C.R. Soc. Biogéog.*, n° 89.
- PRENANT, M., 1934. — Modifications récentes de flore et de faune marines dans le Morbihan et la baie de Quiberon. *Bull. Inst. Océanogr.*, n° 648.
- PRENANT, M., 1955. — Maxima caractéristiques des graphiques granulométriques des sables de la zone des marées des côtes bretonnes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 241, n° 10, p. 1062.
- PRENANT, M., 1958. — Ecologie des sables intercotidaux et traduction approximative des données granulométriques en nombre de grains. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, n° 10, p. 1582.
- PRENANT, M., 1960. — Etudes écologiques sur les sables intercotidaux. I. Questions de méthode granulométrique. Application à trois anses de la baie de Quiberon. *Cah. Biol. Mar.* I, pp. 295-340, 10 fig.
- PRENANT, M., et DUVAL, M., 1926. — Documents sur les variations de la salure dans quelques estuaires de la région de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 4, pp. 77-91.
- PRENANT, M. et TESSIER, G., 1924. — Notes écologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 2.
- PRUVOT, G., 1897. — Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (côtes de Bretagne) comparés à ceux du golfe du Lion. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 3^e série, V, pp. 511-616.
- RENAUD, J., 1955. — Sur l'existence et les caractères généraux d'une faune interstitielle des sables coralliens tropicaux (Bahamas). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 241, n° 2, pp. 256-257.
- RENN, C.E., 1934. — Wasting disease of *Zostera* in American waters. *Nature*, 134, p. 416.
- RENN, C.E., 1937. — The eel-grass situation along the middle atlantic Coast. *Ecology*, 18 (2), pp. 323-325.
- RENOUF, L.P.W., 1934. — *Zostera* disease on the coast of the County Cork. *Nature*, 133, p. 912.
- RIVIÈRE, A., 1937. — Contribution à l'étude géologique des sédiments sableux. *Ann. Inst. Océanogr.*, 18, fasc. 4, pp. 213-240.
- RIVIÈRE, A., 1937. — Granulométrie des sédiments sableux. Compléments. *C.R. S. Soc. Géol. de France*, n° 6, p. 76.
- RIVIÈRE, A., 1952. — Sur la représentation graphique de la granulométrie des sédiments meubles. *Bull. Soc. Géol. France*, 6^e année, II.
- RIVIÈRE, A., 1955. — Recherches récentes en Océanographie littorale. *La Houille blanche*.
- RULLIER, F., 1957. — Teneur en air et en eau interstitielle des sables marins et son influence sur les conditions d'habitat. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 245, pp. 936-938.
- SWEDMARK, B., 1955. — Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de *Psammodrilus balanoglossoides*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 92, fasc. 3.
- TABORDA DE MORAIS, A., 1937. — Notice sur le déprérissement de *Zostera marina* L. au Portugal. *Boll. da Soc. Broteriana*, 12, 2^e série, pp. 221-223.
- TUTIN, T.G., 1934. — The fungus on *Zostera marina*. *Nature*, 134, p. 573.
- TUTIN, T.G., 1936. — New species of *Zostera* from Britain. *Journ. Bot.*, 74, pp. 227-230.
- TUTIN, T.G., 1938. — The autecology of *Zostera marina* in relation to its wasting disease. *New Phytologist*, 37 (1), pp. 50-71.
- WILSON, D.P., 1949. — The decline of *Zostera marina* L. at Salcombe and its effect on the shore. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, 28 (2), pp. 395-412.
- YOUNG, E.L., 1938. — *Labyrinthula* on Pacific Coast eel-grass. *Canadian Journ. Res.*, Sect. C, Botan. Scient. 16 (3), pp. 115-117.
- YOUNG, E.L., 1943. — Studies on *Labyrinthula*, the etiologic agent of the wasting disease of eel-grass. *Amer. Journ. Bot.*, 30 (8), pp. 586-593.
- ZOBELL, C., 1946. — Marine Microbiology. *Chronica Botanica Company U.S.A.*