

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société botanique de Genève  
**Herausgeber:** Société botanique de Genève  
**Band:** 33 (1941)

**Artikel:** Les associations sous-marines de la côte adriatique au dessous de Velebit  
**Autor:** Zalokar, Marko  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1099468>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 17.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Les associations sous-marines de la côte adriatique au dessous de Velebit

PAR

**Marko ZALOKAR**

---

Dans la recherche de la végétation sous-marine la méthode dont on se sert pour se procurer du matériel est de la plus grande importance. Pour des examens qualitatifs, tels que la composition floristique et faunistique d'une région, il suffit de se servir de divers filets, dragues, etc., qui nous amènent tout le matériel rencontré sur leur parcours. Mais ce matériel ne peut pas nous renseigner sur la distribution des diverses espèces dans l'espace et sur la composition quantitative de l'association. Un seul moyen nous le permet, c'est de voir de nos propres yeux le lieu d'habitation des algues et des animaux. Ce n'est pas difficile dans l'étage littoral, mais dès que nous voulons descendre plus bas, il faut nous servir du scaphandre. Peu de sociologues marins s'en sont servis, seul TORSTEN GISLEN (1930) l'a fait d'une manière systématique. J'ai eu l'occasion d'étudier la végétation sous-marine avec le scaphandre et je veux apporter ici quelques résultats de mes observations. C'est mon collègue Ivan KUSCER qui a fabriqué le scaphandre et c'est lui également qui m'accompagnait dans mes descentes. Je me suis familiarisé avec les méthodes d'océanographie à l'Institut Océanographique de Split, où j'ai pu déterminer une partie du matériel recueilli. Je dois mes remerciements au directeur de l'institut M. Dr A. ERCEGOVIC pour l'accueil aimable qu'il m'a réservé à cet institut.

Je dois justifier cet article, peut-être pas assez documenté, faute d'observations encore nécessaires, par le fait qu'il paraît impossible de continuer les recherches dans le proche avenir à cause des événements mondiaux. C'est ainsi que je veux

donner aux fruits de mes observations de trois étés une forme pouvant servir à des recherches ultérieures et à une discussion constructive.

#### RÉFLEXIONS GÉNÉRALES SUR LA SOCIOLOGIE MARINE

Bien qu'il y ait beaucoup de travaux traitant les groupements d'organismes sous la mer (voir la riche bibliographie dans le travail de GISLEN 1930), la sociologie marine ne possède pas encore une méthode de travail précisée. Comme telle, elle peut prendre pour modèle une sociologie déjà suffisamment élaborée, à savoir la phytosociologie. Il existe quelques essais d'application de cette dernière dans les recherches océanographiques (BERNER, 1931, se rattachant à l'école BRAUN-BLANQUET ; GISLEN, 1930, se rattachant à l'école SERNANDER) avec plus ou moins de succès. J'avais l'occasion de faire mon apprentissage en matière de phytosociologie sous la conduite du Prof. HORVATIC avant d'entreprendre mes recherches marines. Tel est le point de départ de quelques réflexions qui suivent sur la sociologie marine.

En essayant de faire une application de la phytosociologie de BRAUN-BLANQUET sur l'océanographie, nous devons connaître les différences entre la végétation terrestre et la végétation marine. Une analogie peut être établie seulement entre la végétation terrestre et le benthos, le milieu pélagique étant tout à fait différent. Dans le benthos comme sur la terre nous rencontrons des êtres fixés sur place. Mais sur la terre, ce sont des plantes seulement, la faune peut être négligée et considérée comme facteur externe. Sous la mer au contraire, nous avons des communautés de plantes et animaux si étroitement liées que nous ne pouvons pas étudier l'association sans tenir compte des deux. Une telle étude exige naturellement une connaissance aussi valable de la botanique que de la zoologie et elle ne peut être effectuée que dans une collaboration étroite entre les alguologues et les zoologues.

Les algues dépendent surtout des facteurs externes, comme la lumière par exemple ; mais les animaux qui s'en nourris-

sent et qui leur prennent la place sur les rochers ou les couvrent comme épifaune ont une grande influence sur leur végétabilité. D'autre part les plantes servent aux animaux comme nourriture et comme abri ou support. On ne saurait examiner des rapports aussi étroits entre les plantes et les animaux en prenant les premières pour le facteur interne de l'association et les secondes pour des conditions externes. Une sociologie marine tenant compte des plantes ou des animaux seulement est par ce fait trop artificielle.

### **Ecologie.**

Le milieu marin est bien différent du milieu terrestre. Les plantes sur la terre ont besoin du sol non seulement comme base de fixation, mais aussi comme source de nourriture ; dans la mer cette deuxième fonction de la base n'existe plus. Le milieu nutritif est l'eau de mer et les changements dans sa composition chimique peuvent apporter des changements de la végétation, tandis que les conditions chimiques du support n'ont pas une grande importance. Ainsi nous ne trouvons pas de différence appréciable entre la végétation des rochers granitiques ou des rochers calcaires dans la mer, pourvu que les conditions physiques soient les mêmes. Seuls les organismes endolithiques dépendent du chimisme du rocher, celui-là s'opposant à la formation des cavernes ou la facilitant.

L'eau de mer est l'élément qui joue le rôle du sol dans la formation des associations « édaphiques ». La végétation nitrophile rudérale trouve sa contrepartie dans la végétation des ports, qui abondent en matières organiques. Toutefois ici la végétation n'est pas riche, parce qu'à l'abondance de substances nitriques (provenant de matières organiques) s'associent une pénurie en oxygène et la présence de substances nuisibles ( $H_2S$ ). A la végétation halophile correspond la végétation marine des eaux saumâtres ou plutôt elle en est le complément.

Aux influences externes dans les associations terrestres nous pouvons comparer diverses conditions sous la mer. La

question des précipités et de l'approvisionnement de l'eau ne se présente pas dans les régions profondes, mais elle devient actuelle dès que nous montons au-dessus du niveau de la marée basse (étage littoral et supralittoral). La température varie beaucoup suivant les endroits et la profondeur. De même la lumière, qui influence surtout les algues, mais dont l'influence sur certains animaux n'est pas nulle. Aux vents sur la terre nous pouvons comparer l'action des vagues, la houle et le ressac, qui jouent un très grand rôle dans la formation des associations littorales et infralittorales. On peut aussi considérer comme condition externe l'abondance en nourriture vivante planctonique que consomment beaucoup d'habitants sessiles du benthos.

De plus, une association marine est beaucoup plus liée à son ambiance qu'une association terrestre. Une phase seule de la vie des individus se déroule dans l'association, d'autres se déroulent ailleurs, surtout dans le plancton (p. ex. les larves, les gamètes, des stades jeunes de quelques algues). Comme la reproduction de beaucoup d'organismes est bornée à un temps très court les modalités de la propagation dépendent des conditions du moment. Il en peut suivre un banc de larves qui, emportées par le courant, vont coloniser un endroit et feront défaut ailleurs.

En examinant une association, nous devons en avoir l'ensemble devant nos yeux.

### **Méthodes sociologiques.**

En tenant compte de tous les facteurs dont j'ai tenté l'énumération, nous pouvons procéder à l'application des méthodes phytosociologiques aux recherches de la végétation marine. Il faut premièrement établir la réalité des associations. Un examen superficiel nous montre les différences dans la composition de la végétation. Nous cherchons, comme sur la terre, des individus sociologiques, que nous croyons être de la même composition. Il s'en suit une comparaison qualitative et quantitative. La première n'est pas difficile, pourvu que nous possédions assez de connaissances systè-

matiques et de moyens de déterminer toutes les espèces présentes.

L'examen quantitatif nous offre plus de difficultés. Après avoir établi une liste des espèces présentes, nous devons définir leur contribution quantitative à l'association. Le moyen le plus précis est de peser toutes les espèces se trouvant sur une certaine surface (et d'en établir le pourcentage). C'est la méthode (appelée Bonitierung) dont se servent la plupart des sociologues marins (PETERSEN, GISLEN). L'inconvénient de cette méthode est sa durée. Il faut ramener du fond de la mer toutes les plantes et tous les animaux quantitativement (ce qui est quelquefois difficile), les séparer par espèces et les peser. Le poids n'est pas toujours exact, suivant qu'on a bien enlevé l'eau adhérente ou non. De plus, chez les algues et les animaux calcifiés, le poids ne peut pas correspondre au rôle de ces organismes dans l'association. Une algue calcifiée insignifiante, un mollusque, peuvent donner des poids supérieurs à ceux d'une algue gélatineuse ou d'une actinie, quoique ces dernières puissent jouer un rôle beaucoup plus important. Après la décalcification le poids tend, dans des cas pareils à devenir trop petit. Les poids de substance organique sèche peuvent donner des renseignements très précieux sur le rendement de la matière organique par l'association et ses membres, mais ils ne permettent pas une comparaison entre les associations. Du point de vue pratique il vaudrait sans doute mieux de recourir à une méthode moins exacte peut-être, mais plus expéditive et, si elle est bien élaborée, répondant mieux aux exigences de comparaison, que la méthode de la pesée.

On peut procéder par appréciation, comme le fait la phytosociologie de BRAUN-BLANQUET. Naturellement nous ne pouvons pas exprimer la dominance et la sociabilité avec le même succès que dans les associations terrestres.

Examinons d'abord la dominance. Ce chiffre devrait exprimer les résultats fournis par la pesée. Sur la terre, il montre le pourcentage de la surface que couvrent les individus d'une espèce dans l'association. C'est-à-dire que nous

examinons les associations terrestres sur un plan de deux dimensions, en y faisant des projections de plantes. S'il s'agit d'une association de plusieurs couches (forêt), nous envisageons chaque couche séparément. Il en va différemment sous la mer. Dans un *Cystosiretum* par exemple, nous ne pouvons pas apprécier la surface couverte par une algue ou une autre dans telle ou telle couche, puisque nous trouvons des épiphytes qui sont pour la physiologie et pour l'aspect de l'association de la même importance que leur support. Une *Cystosire*, une *Corallina rubens* et un Bryozoaire peuvent couvrir en projection la surface du rocher entièrement chacun pour soi, parce qu'ils s'étendent dans l'espace. Même s'il y a des couches distinctes, il n'est pas possible de se servir de la projection sur la surface, les organismes étant trop entremêlés ; mais on ne doit pas omettre de noter les espèces des différentes couches.

Du fait de cette croissance dans l'espace, nous devons procéder à une appréciation selon le *volume* qu'assument les espèces dans l'association. Le volume total est le volume entre le support (rocher) et la surface qui limite les sommets des organismes (sans tenir compte des espaces intersticiales). Le volume de chaque espèce est le volume arrondi, limité par une surface imaginaire de l'organisme. Ce volume est pour les algues et animaux avec des rameaux très lâches beaucoup plus grand que leur volume réel ; il serait recommandable en ce cas de prendre deux tiers du volume seulement ou un volume double pour des algues et animaux massifs. Nous exprimons les volumes, pris par chaque espèce en pourcents du volume général de l'association en donnant à :

66,6 % (2/3)	à	100 % (1)	le chiffre	5
44,4 % (4/9)	à	66,6 % (6/9)	»	4
22,2 % (2/9)	à	44,4 % (4/9)	»	3
5,5 % (1/18)	à	22,2 % (2/9)	»	2
moins de 5,5 % (1/18)			»	1

Comme la grandeur des organismes est très différente, un chiffre pour volume n'indique pas le nombre des individus. C'est pourquoi nous devons introduire aussi cette notion,

qu'utilisent d'ailleurs tous les sociologues marins. Il faut aussi réduire le nombre à des chiffres de 1 à 5, par exemple :

5	très abondant	au-dessus de 10.000	sur m <sup>2</sup>
4	abondant	1000 à 10.000	sur m <sup>2</sup>
3	peu abondant	100 à 1000	»
2	rare	10 à 100	»
1	très rare	1 à 10	»

Une plante qui remplit un grand volume dans l'association, y joue certainement un rôle important. Mais des plantes ou animaux de petite taille peuvent être présents dans un nombre énorme, ce qui prouve leur bonne prospérité dans l'association, mais ils ne remplissent qu'un volume très petit. Dans ce cas le nombre des individus montre mieux la position de l'espèce dans l'association. Comme les grands organismes ne sont jamais présents dans un nombre très grand (parce qu'un seul individu prend déjà trop de place), il serait peut-être bon d'établir un rapport entre le nombre et le volume, qui indiquerait l'importance de l'espèce pour l'association.

La sociabilité des plantes et des animaux ne peut non plus être résolue aussi simplement que pour les plantes terrestres. On peut même se demander si cette notion a une grande importance dans la description des associations sous-marines. Des amas d'individus indiquent quelquefois vraiment leur prospérité dans l'association mais d'autres fois ils sont le résultat d'un hasard seulement, comme de l'arrivée d'un banc de larves sur un endroit. Nous n'excluons pas la sociabilité de la description sociologique et la pratique montrera sa justification. En étudiant la sociabilité, il est souvent difficile de tracer une limite entre elle et le mode de croissance. Les animaux sociables ne seraient pas ceux qui forment des cormes, comme les *Bryozoaires*, les *Madréporaires*. Le mode de croissance est chez eux une propriété organique, génotypique de l'espèce et nous ne pouvons pas parler des associations d'individus. On trouve un cas pareil chez de différentes plantes formant des coussinets, comme *Silene acaulis*. Les algues montrent mieux la sociabilité, par exemple une colonie

des *Cystosires*, une paroi tapissée de *Lithophyllum expansum*. Parmi les animaux, la sociabilité est grande entre *Mytilus sp.*, *Ostrea sp.* Dans les tableaux, nous leur attribuons des chiffres :

- 1 solitaire
- 2 petit groupe de 3 à 5, plus grand groupe lâche (*Nemalion lubricum*, groupes de *Trochus sp.*)
- 3 groupe de 10 et plus et grand groupe lâche (*Dasycladus clavaeformis*, *Melobesia* sur feuilles de *Posidonia*)
- 4 grands groupes ou amas, vastes étendues lâches (*Cystosira amentacea*, *Mytilus galloprovincialis*)
- 5 vastes étendues serrées (*Catenella opuntia*, *Chthamalus stellatus*).

On peut aussi établir une échelle de sociabilité (indiquant plutôt la vitalité) pour les animaux vivant en cormes en tenant compte du degré du développement du corne :

- 1 cormes à peine développés, composés de peu d'individus seulement
- 2 cormes qui laissent deviner leur forme régulière
- 3 cormes bien développés, normaux
- 4 cormes excessivement grands et remarquables
- 5 cormes qui couvrent de grandes étendues.

Dans les tableaux on verra par le nom de l'espèce s'il s'agit de la sociabilité des individus ou des cormes.

La difficulté de l'appréciation de la sociabilité peut être atténuée en tenant compte des types biologiques des espèces. FELDMANN (1938) essaye d'appliquer un système analogue à celui de RAUNKIER pour les algues marines, on pourrait l'adopter pour notre tâche. Il faudrait établir un système pareil pour les animaux.

Dans l'élaboration de ce plan d'études des associations marines, nous avons considéré les habitants du benthos comme êtres sessiles. Il en est ainsi pour la plupart. Mais une grande quantité d'animaux à étudier sont plus ou moins mobiles. Ceux, qui se déplacent lentement sont à l'ordinaire si étroitement liés à leur lieu de domicile, qu'on peut les traiter comme sessiles et nous les décrivons comme faisant partie de l'association où nous les trouvons. Les animaux

liés à une association se promènent toujours dans celle-là, tandis que les animaux vaguement liés se rencontrent aussi dans d'autres associations.

Les « fidels » pourraient même servir comme indicateur de leur association. Nous les plaçons dedans : s'ils y restent, l'association est homologue à l'autre, s'ils partent, les conditions doivent être différentes. Parmi ces animaux nous comptons toutes les espèces sessiles et peu mobiles par exemple *Echinodermes*, *Gasteropodes*, une partie des *Crustacés*, etc. Il reste des animaux benthoniques très mobiles, comme les *Céphalopodes*, les *Décapodes* p. p., les *Poissons*. Il serait intéressant de savoir dans la proximité de quelle association ils se tiennent et s'il dépend des individus ou de l'espèce qu'ils préfèrent telle ou telle association. Il semble que ces animaux sont moins liés à une association particulière qu'à un étage, par exemple *Pachygrapsus*, *Blennius*, *Leander* à l'étage littoral et en partie au-dessous, sur des côtes rocheuses peu inclinées.

Ayant établi des tableaux des associations il faut procéder à leur comparaison. Les notions de BRAUN-BLANQUET sur la fidélité des espèces sont parfaitement applicables ici. Une espèce très développée dans une association et presque absente dans d'autres est certainement caractéristique pour cette association. Mais des espèces rares, qui se trouvent exclusivement dans une association ou dans un ordre d'association sont aussi caractéristiques pour leur association ou leur ordre. La plupart des auteurs ne se servent pas de la notion de la fidélité, mais de celle de dominance ou constance, surtout les auteurs scandinaves. Une espèce dominante peut caractériser la physionomie de l'association, mais pas toujours sa spécificité. De même les espèces constantes ne sont pas toujours spécifiques. La dominance peut déterminer la modification (au sens de GISLEN), ou facies (au sens de BRAUN-BLANQUET) de l'association. La comparaison est alors analogue à celle de la phytosociologie. Une association doit avoir des espèces fidèles et une certaine constance dans sa composition.

Après avoir délimité les associations nous étudierons les conditions œcologiques qui se présentent sous un aspect aussi varié que sur la terre. Nous étudierons les changements de l'association pendant les saisons (aspect saisonnier) qui peuvent être très importants. Une succession d'associations peut être aussi présente sous la mer que sur la terre, quoique souvent en raison de facteurs d'un autre genre, et nous pouvons étudier la colonisation d'un rocher vide depuis les premiers pionniers jusqu'à une association « climatique ».

### LES ASSOCIATIONS OBSERVÉES

Le secteur de la côte où j'ai fait mes observations se trouve dans le Golfe de Quarnero, sous la montagne de Velebit entre Senj et Lukovo. LORENZ (1863) a fait une description excellente des conditions physiques dans ce golfe et je répète seulement quelques-uns des traits les plus importants. Les associations de LORENZ (il les appelle formations) ne correspondent pas toujours aux miennes, en partie parce que je n'ai pas fait autant d'observations que cet auteur, en partie parce que je les observais en scaphandre d'en face, et que j'avais ainsi une image plus parfaite d'elles.

La côte examinée est rocheuse dans sa plus grande partie, se composant de calcaires mésozoïques et tertiaires. La côte descend, dans sa plus grande partie, plus ou moins verticalement dans la mer jusqu'à une profondeur de 3 à 5 m. (il y a des secteurs où les falaises descendent jusqu'à 50 m. et plus). Au-dessus du niveau de la mer l'inclinaison est plus légère. Au fond même les rochers disparaissent, on y trouve souvent des glariers — accumulation de pierres tombées, détachées par l'érosion. Plus loin, le fond devient peu incliné ou presque horizontal, couvert de sable ou de vase. Par ci, par là il y a encore des rochers qui s'élèvent au-dessus de la plaine vaseuse. Les rochers eux-mêmes sont pourvus de grandes fissures, ils forment des surplombs, on y trouve des petites et des grandes cavernes. La côte étant très découpée, on y trouve toutes les possibilités d'exposition : mode battu,

abrité, rocher ombragé, ensoleillé. Par endroits, les rochers descendent lentement, offrant d'autres conditions à la végétation.

La salinité est assez forte comme partout dans la Méditerranée. Il est naturel qu'il y ait des variations locales. Il n'y a pas de vastes étendues d'eau saumâtre, mais nous trouvons toutes les transitions entre l'eau douce et l'eau de mer autour des sources et ruisseaux qui débouchent dans la mer. Très caractéristique pour la partie de la côte examinée est une abondance de fortes sources d'eau douce ou saumâtre tout près de la côte ou même sous la mer. Ce sont les débouchés de fleuves souterrains provenant du haut plateau carstique situé derrière la montagne Velebit.

Ces sources, étant très froides, ont une influence sur la température de l'eau de mer, surtout à la surface. Celle-là dépasse rarement en été 22° C. Ce peut être la raison pour laquelle on ne trouve pas ici l'association de *Tenarea tortuosa*, plus ou moins thermophile, signalée par LORENZ ailleurs dans le Quarnero et qui est fort développée dans la Dalmatie du sud. La riche teneur en calcaire des sources a certainement aussi une influence sur la population marine et on trouve près des sources sous-marines de grands champs de Bryozoaires. La transparence de l'eau de mer est grande, faute d'un riche plancton et de particules en suspension provenant de rivières. Dans la partie examinée (jusqu'à 10 m. de profondeur), les différences de la lumière se montrent surtout dans des lieux ensoleillés et ombragés.

Les marées et les vagues sont de la plus grande importance pour la formation des associations. La différence des marées, comme dans toute la Méditerranée, n'est pas grande, elle atteint ca 50 cm. et elle dépend beaucoup des conditions atmosphériques, surtout des vents. La bora (vent froid, qui descend avec force des montagnes) abaisse le niveau, tandis que le sirocco (vent humide venant de la mer) le relève. La petite différence des niveaux n'empêche pas la végétation de former un étage littoral distinct, qui longe toute la côte. Les vents et par suite les vagues peuvent être très forts sur-

tout en hiver ; en été, la bonasse n'est pas rare. L'étage supralittoral dépend de l'arrosement par le ressac et s'élève au-dessus du niveau suivant l'exposition aux vagues. La force du ressac conditionne en premier lieu la variabilité des associations littorales et infralittorales supérieures. La houle se fait sentir encore jusqu'à une profondeur de 5 mètres et elle délimite la partie supérieure et inférieure de l'étage infralittoral. Cette limite peut varier suivant l'exposition.

J'essaierai de montrer ici quelques groupements observés en indiquant les conditions externes de leur croissance. Ils peuvent servir à un examen quantitatif ultérieur.

### Facies rochers abrupts

#### Étage supralittoral :

1. *ass. de Cyanophycées*. Je ne m'en suis pas occupé et j'indique ici le travail d'ERCEGOVIC (1932).

2. *ass. Ligia brandtii* (Lorenz) coïncide partiellement avec les associations des *Cyanophycées*. Elle se trouve sur des rochers inclinés, dans le mode battu et abrité. Grande évaporation et réchauffement pendant le jour ; rarement mouillée par de grandes vagues et par les gouttes qui en tombent. Eau saline varie de la plus grande concentration jusqu'à l'eau douce pendant les pluies. Végétation très pauvre à cause des conditions difficiles. Transition entre la faune et la flore terrestre et marine. Les animaux se cachent surtout dans des fissures de rochers. *Cyanophycées* endolithiques.

3. *ass. Chthamalus stellatus* (= *Patellae* et *Balaneta* Lorenz ; *Brachytrichia Balani* — *Entophysalis granulosa* ass. Feldmann). Rochers verticaux et inclinés, mode battu, plus rarement abrité. Au-dessus du niveau de haute marée, descend jusqu'à niveau moyen entre les marées. FELDMANN la place dans l'étage littoral, mais l'ass. prospère bien au-dessus, s'il y a un approvisionnement fréquent d'eau par petites

vagues. Evaporation et réchauffement forts, mais la réserve d'eau dans les espaces entre les valves des *Chthamales* tient longtemps, ce qui permet à des plantes et animaux plus exigeants de résister.

Rivularia atra		Chthamalus stellatus
» mesenterica (endroits moins inclinés)		Patella sp.
		Mytilus minimus
		Trochus sp.

4. ass. *Catenella opuntia* (= *Catenelletum* Lorenz, *Hildebrantia prototypus* Feldm.). Au-dessus du niveau de la haute marée, rarement plus bas. Fentes et grottes dans les rochers, où elle prend la place de l'ass. précédente, mode abrité. Mouillée par des vagues perdant de leur force dans les grottes ; l'eau est longtemps conservée dans l'ombre, où le réchauffement est peu intense, par des touffes épaisses de *Catenella*.

<i>Catenella opuntia</i>	<i>Ligia brandtii</i> (s'y abrite souvent)
<i>Hildebrantia</i> sp.	

#### Etage littoral :

5. ass. *Fucus virsoides* (= *Fuceta*, *Mytileta* et *Actinia mesembryanthemum* p. p., *Littorina basteroti* ass. p. p. Lorenz ; *Rabsia verrucosa* ass. Feldm. ?). Entre la haute et basse marée. Rochers pas très inclinés, mode abrité ; de préférence à la proximité des sources d'eau douce (action de salinité ou température ?). La plante retient bien l'eau quand elle est émergée pendant la marée basse et offre l'abri à des épiphytes moins résistants et à des animaux. Les variations de la température sont toujours considérables. Ass. caractéristique de la côte dalmate.

*Fucus virsoides* (endémiste de la mer Adriatique, parent du *Fucus vesiculosus*).

Ectocarpus sp.	} épiphytes	<i>Mythilus galloprovincialis</i> <i>Actinia equina</i>
<i>Ceramium circinatum</i>		
<i>Enteromorpha</i> sp.		

6. ass. *Nemalion lubricum* (= *Heteractis mesenterica* ass., *Mythileta* et *Actinia mesembryanthemum* p. p., *Littorina basteroti* ass. p. p. Lorenz ; *Rissøella verruculosa* ass. Feldm. ?). Au même niveau que la précédente, rochers plus ou moins

inclinés, mode battu et très battu. Association peu peuplée. Limite avec *Chthamalus* ass. souvent peu nette.

*Nemalion lubricum*  
(*Laurencia obtusa*)

*Actinia equina*  
*Trochus* sp.

7. ass. *Corallina officinalis* (= *Littoral Callithamnieta*, *Littoral gelidietum*, *Corallinetum* Lorenz ; *Corallina mediterranea* ass. Feldm.) Autour du niveau de la marée basse, au-dessous de l'ass. précédente. On pourrait aussi la mettre dans l'étage infralittoral. Rochers verticaux ou fortement inclinés, mode battu ou peu battu. L'ass. est rarement émergée ; vu sa position, les moindres vagues peuvent la mouiller pendant la marée basse. Aussi est-elle beaucoup plus riche en espèces. La température est en général celle de la surface de l'eau. Il semble que l'association préfère les lieux pas trop ensoleillés.

*Corallina officinalis*  
*Gelidium latifolium*  
*Lomentaria clavata*  
*Valonia utricularis*

*Ceramium ciliatum*  
» *rubrum*  
*Laurentia* sp.

8. ass. *Enteromorpha intestinalis* Feldm. (= *Enteromorphetum* Lorenz). Au-dessus du niveau de la marée basse, peut remonter très haut suivant les cours des eaux saumâtres.

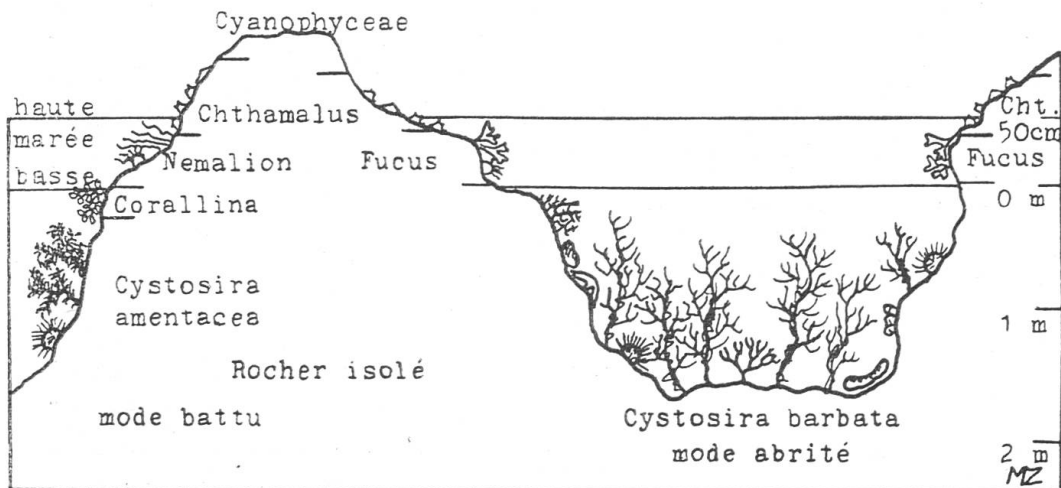


Fig. 1. — Sv. Juraj, 29. VII. 1938. La côte descend lentement, des rochers isolés protègent des petites baies et cuvettes. Schéma des associations.

Rochers peu inclinés, mode abrité ; eau saumâtre, près des sources d'eau douce ou saumâtre. L'association est toujours approvisionnée d'eau par la source et ne se dessèche pas pendant la marée basse. Elle supporte bien de grandes variations en salinité et peut exister fragmentairement encore dans l'eau douce. Les variations de température peuvent être aussi considérables. L'algue *Enteromorpha* peut subsister dans une cuvette littorale dans l'eau surchauffée par le soleil, de même que dans une source ayant une température de 8° C. à peine.

#### Étage infralittoral supérieur :

Caractéristique générale : végétation constamment submergée, grande influence des vagues et de la lumière.

9. *ass. Cystosira amentacea* (= *Littoral Cystosiretum* p.p. var. *Halerica amentacea* Lorenz ; *Cystosira mediterranea* ass. Feldm.). Rochers fortement inclinés, mode battu et très battu.

10. *ass. Cystosira abrotanifolia* (= *Littoral Cystosiretum* var. *C. abrotanifolia* p.p. Lorenz, *Pisa Gibsii-Mitra Savignyi* ass. p.p., *Buccinum ascanias* — *Lumbriconereis quadristriata* ass. p.p. Lorenz ; *Cystosira elegans* ass. ? Feldm.). Rochers fortement et moins inclinés, mode peu battu.

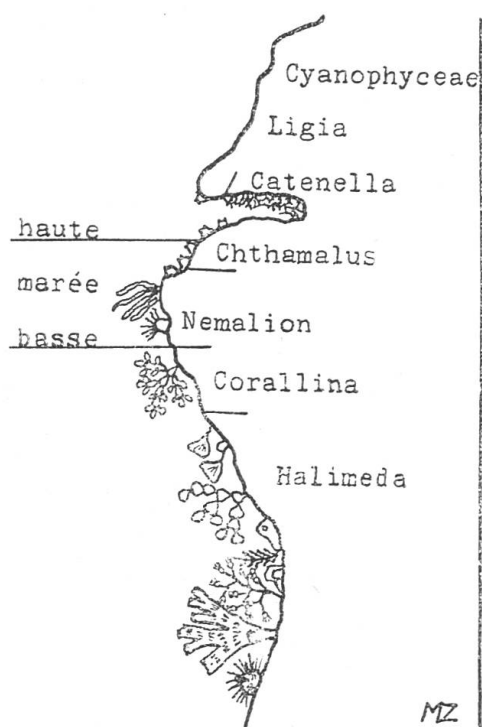
11. *ass. Cystosira barbata* (= *Littoral Cystosiretum* var. *C. discors*, *Echinus lividus* et *Actina viridis* ass. Lorenz ; *Cystosira discors* — *Cystosira barbata* ass. Feldm.). Rochers peu inclinés, fond rocheux plat sans sédiments ; mode abrité, surtout grandes cuvettes et baies profondes.

Les *Cystosires* sont très caractéristiques pour l'étage infralittoral supérieur et donnent à sa végétation un trait spécial. On peut presque comparer les *Cystosiréta* avec des forêts de la terre ferme. On y trouve plusieurs couches également, la médiane étant formée par des algues rouges, l'inférieure par des algues et animaux incrustants. Je me suis trop tard rendu compte des différences dans les *Cystosiréta* et c'est pourquoi je ne possède pas de liste des espèces pour chaque association. On y trouve :

Cystosira amentacea	Paracentrotus lividus	Grubea limbata
» abrotanifolia	Arbacia æquituberculata	Nereis dumerilli
» barbata	Echinaster sepositus	Autolytus rubropunctatus
» discors	Maja verrucosa	Euridice sp.
Dictyota dichotoma	Dromia vulgaris	Spirorbis sp.
Corallina rubens	Arca noae	Cypridina mediterranea
Wrangelia penicillata	Spirographis sp.	Apseudes latreilli
Codium bursa	Serpula sp.	Caprella sp.
Chætomorpha ærea		
Cladophora sp.		

Les deux oursins s'excluent ordinairement ; il faut savoir s'ils sont liés à deux différentes associations de *Cystosira*. Les animaux dans la troisième colonne se trouvent entre les tiges des algues ou rampent sur leur surface et on peut les avoir en lavant les algues dans un pot d'eau. Il y a peut-être lieu de les traiter comme une association spéciale.

12. ass. *Halimeda tuna* (= *Peyssonnelietum et Lithophylleta* p.p. Lorenz ; *Gymnogongrus nicaeensis* — *Phyllophora nervosa* ass. p.p., *Dictyopteris membranacea* — *Phyllaria reniformis* ass., *Peyssonnelia squamaria* ass. p.p. Feldm.). Rochers faisant surplomb, rochers verticaux ombragés, mode peu battu et calme. Association est très caractéristique, elle a beaucoup d'espèces intéressantes.



*Halimeda tuna*  
*Udotea desfontainii*  
*Peyssonnelia squamaria*  
*Sphaerococcus coronopifolius*  
*Chrysimenia uvaria*  
*Neurocaulon reniforme*  
*Dictyopteris polypodioides*  
*Taonia atomaria*  
*Dictyota dichotoma*  
*Eudendrion ramosum*  
*Aglaophenia pluma*  
*Plumularia* sp.  
*Caprella* sp.  
 Aeolidæ fam.  
*Leucandra aspera*  
*Chondrilla nucula*  
*Petrosia dura*  
*Euspongia officinalis*

Fig. 2. — Senj, 13. VII. 1940. Rocher vertical ombragé dans une baie, mode battu. Schema des associations.

13. *ass. Lithophyllum expansum* (= *Peyssonnelietum* et *Lithophyleta* p.p. Lorenz; *Peyssonnelia squamaria* ass. p.p. Feldm.). Grottes et fentes profondes dans les rochers. Cette association est des plus belles dans l'étage infralittoral, elle tapisse en toutes couleurs les parois des grottes, en leur donnant l'aspect de salles dans des châteaux de contes de fées. On y trouve une quantité d'animaux et plantes caractéristiques. Les conditions dans de telles grottes rappellent les profondeurs plus grandes. Les vagues sont amorties par des parois et n'atteignent pas efficacement l'intérieur de la grotte. La lumière est très indirecte et s'affaiblit dans le long parcours qu'elle doit faire pour arriver dans la grotte. La température varie peu. Il n'est pas étonnant qu'on trouve ici des animaux dont on estimait auparavant que l'habitat se trouvait à des profondeurs de 40 m., comme le *Parazoanthus axinellae*, joli *Madréporaire* jaune, se fixant sur des éponges.

<i>Lithophyllum expansum</i>	<i>Axinella polypoides</i>
<i>Peyssonnelia squamaria</i>	» <i>verrucosa</i>
» <i>polymorpha</i>	» <i>cinnamomea</i>
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i>	<i>Acanthella acuta</i>
<i>Dietyopteris polypodioides</i>	<i>Clathria oroides</i>
<i>Dietyota dichotoma</i>	<i>Reniera aquaeductus</i>
<i>Zanardinia collaris</i>	<i>Petrosia dura</i>
<i>Palmophyllum crassum</i>	<i>Halichondria panicea</i>
<i>Halimeda tuna</i>	<i>Hircinia hebes</i>
	<i>Parazoanthus axinellæ</i>
	<i>Alcyonium brioniense</i>
	<i>Eunicella verrucosa</i>
	<i>Aglaophenia</i> sp., <i>Plumularia</i> sp.

14. *ass. Ulva lactuca* Feldm. (= *Codium tomentosum* ass. p.p. Lorenz). Rochers peu inclinés et verticaux, édifices des ports; dans l'eau contenant des matières organiques. Une association « rudérale » des ports. La richesse de la végétation dépend de la pureté et de la teneur de l'eau en oxygène.

*Ulva lactuca*  
*Codium tomentosum*  
*Ectocarpus siliculosus*  
*Ceramium* sp.

#### Etage infralittoral inférieur.

15. *ass. Sargassum linifolium* (= *Declivial Cystosiretum*,

*Sargaseto* — *Cystosiretum der Seichtgründe, Inachus thoracicus, Pisa armata et Euphrosyne mediterranea* ass. Lorenz ; *Cystosira spinosa* — *C. opuntoides* ass. ? Feldm.). Eau profonde, où la houle n'agit plus de manière sensible. Rochers peu inclinés, souvent isolés et éloignés de la côte dans une profondeur de 5 à 10 m. La température devient de plus en plus constante ; la lumière est déjà très affaiblie. L'habitus du Sargassum ne permettrait pas à celui-là de pousser dans une eau moins profonde, les agitations de la houle l'arracheraient du fond et on voit souvent des *Sargasses* arrachés flotter à la surface. Les *Sargasses* donnent refuge à des épiphytes divers, dont quelques animaux intéressants.

*Sargassum linifolium*  
*Wrangelia penicillata*  
*Dasya elegans*  
*Halymenia dichotoma*  
*Valonia macrophysa*  
*Polysiphonia* sp.

*Clavelina lepadiformis*  
*Retepora cellulosa*  
*Cynthia papillosa*  
*Antedon mediterranea*  
*Inachus* sp.  
*Flustra* sp., *Eschara* sp.  
*Cladocora caespitosa*  
*Donatia lynceurium*

### Facies glariers

Sous ce nom je veux désigner les graviers des plages et les jonchées de pierres ou fragments de rochers plus ou moins grosses, qui se trouvent souvent dans des baies abritées et plus profondément au pied des rochers verticaux. Je leur associe aussi le fond rocheux très plat, entremêlé de cailloux. Leur végétation à la surface est partiellement égale à celle des rochers, mais à cause des mouvements d'eau qui remuent le support, moins riche. Dans les lieux abrités, le fond est couvert d'une couche de sédiments, ce qui rend les conditions de vie différentes. La différence principale est pourtant que les graviers laissent des espaces, qui offrent aux animaux un refuge recherché, entre et au-dessous des pierres.

L'étage littoral est presque dépourvu d'êtres vivants à cause du roulement des pierres par les vagues. Dans les baies abritées, on y trouve (de même sur la côte rocheuse plate) les

crustacés *Pachygrapsus marmoratus*, *Leander xyphias* et les poissons *Blennius sp. div.* Tous ces animaux descendent avec l'abaissement du niveau, se tenant près de la surface.

### Étage infralittoral supérieur.

16. ass. *Diatomeae* (= *Amphiprora liburnica* ass. Lorenz). Quelques décimètres sous le niveau inférieur de la mer, ainsi protégée des grands mouvements de vagues. Les diatomés couvrent toutes les pierres d'une couche muqueuse brunâtre. Je n'ai pas fait de déterminations des espèces ; il semble que l'espèce dominante soit *Striatella unipunctata*.

17. ass. *Hypnea musciformis* (= *Wrangelia penicillata* ass. p.p., *Ceramietta* et *Laurentieta* p.p. Lorenz). Je n'ai pas observé l'association, dans le terrain examiné, mais près de Split. Je la signale parce qu'il me paraît possible qu'elle soit aussi développée dans le Quarnero. L'association s'étend sur des fonds plats au-dessous du niveau de la mer, formée en grande partie par *Hypnea musciformis* et *Laurentia obtusa*.

18. ass. *Padina pavonia* (= *Zonarieta* et *Amphiroae*, *Conus mediterraneus* ass., *Pina squamosa* ass. p.p. Lorenz ; *Padina pavonia* — *Cladostephus verticillatus* ass. Feldm.). Stations calmes, avec légère sédimentation de matériel minéral et planctonique, recouvrant toutes les algues et animaux d'une couche vaseuse brune. L'association atteint dans des lieux calmes presque la surface de marée basse et descend à la limite de l'étage infralittoral inférieur. Température près de la surface très variable, lumière forte, adoucie par les sédiments. Végétation moins riche et plus monotone que celle des *Cystosireta*.

*Padina pavonia*  
*Cladostephus verticillatus*  
*Dasycladus claviformis*  
*Amphiroa rigida*  
*Liagora viscida*  
*Anadyomene stellata*  
*Cutleria multifida*  
*Cystosira sp.*  
*Dietyota dichotoma*

*Anemonia sulcata*  
*Aiptasia mutabilis*  
*Ancorina cerebrum*  
*Geodia cydonium*  
*Microcosmus sulcatus*  
*Ascidia mentula*  
*Leptoclinum fulgens*  
*Marchasterias glacialis*  
*Paracentrotus lividus*

19. *ass. Acetabularia mediterranea* (= *Zonarieta et Amphiroae* p.p. Lorenz). Endroits pareils à la précédente, mais sans sédiments ; souvent près des sources d'eau douce et froide, qui se répand dans une couche à la surface comme le remarque déjà LORENZ. Il est probable que cette association ne supporte pas un réchauffement si grand que la précédente.

<i>Acetabularia mediterranea</i>	<i>Aplysina ærophoba</i>
<i>Amphiroa rigida</i>	<i>Arbacia æquituberculata</i>

20. *ass. Ophioderma lacertosum* (= *Haliotis, Euniceae et Terebellae* ass. p.p., *Inachus thoracicus, Pisa armata et Euphrosyne mediterranea* ass. p.p. Lorenz). Sous les pierres des glariers s'abrite une foule d'animaux, qui forment une association très intéressante. Ce sont tous des êtres qui craignent la lumière du jour et la vie du vaste monde. Ils aiment être cachés dans la solitude pour sortir la nuit seulement pour satisfaire, souvent de manière rapace, ses besoins de nourriture. Il est difficile d'étudier cette étrange association, qui est mobile, qui se disperse chaque nuit de tous les côtés et qui se retrouve le jour en même composition sur place. Dès que nous soulevons une pierre, les animaux, s'y cachant, essaient de s'échapper sous les pierres voisines. Nous y trouvons avec une constance remarquable l'*Ophioderme*, tordant ses longs bras fragiles.

<i>Ophioderma lacertosum</i>	<i>Lineus geniculatus</i>
<i>Ophiotrix fragilis</i>	<i>Eunice torquata</i>
<i>Xantho hydrophylus</i>	<i>Nereis succinea</i>
<i>Porcellana longicornis</i>	<i>Amphitrite</i> sp.
» <i>platycheles</i>	

Le poisson *Scorpaena porcus* et le mollusque *Octopus macropus* préfèrent les environs et les refuges de cette association.

21. *ass. Membranipora* sp. (= *Haliotthis, Eunice et Terebellae* ass. p.p. Lorenz). C'est l'association sessile des mêmes endroits que la précédente. Elle couvre la surface inférieure des pierres appuyées sur d'autres pierres. Ses membres sont surtout les *Synascidiens* et *Bryozoaires* incrustants et quelques minces algues filamenteuses.

Polysiphonia sp.  
Cruoriella adriatica  
Griffithsia phyllamphora  
Sphacellaria tribuloides

Cariophyllia sp.  
Haliothis lamellosa  
Chiton olivaceus  
Serpula vermicularis  
Buvieria ocellata  
Coscinasterias tenuispina

22. *ass. Lithodomus lithophagus* comprend tous les organismes endolithiques qui trouvent de leurs propres forces le rocher calcaire et les animaux qui colonisent secondairement les cavernes formées.

Lithodomus lithophagus  
Pholas dactylus  
Clione sp. div.

Polychètes saxicoles  
Terebella sp.  
Physcosoma sp.

23. *ass. de Geodia cydonium* (= *Littoral spongieta* Lorenz) comprend tous les habitants des cavernes de cette grande éponge siliceuse. Nous y trouvons partiellement des espèces de 20<sup>me</sup> et 22<sup>me</sup> associations.

Physcosoma sp.  
Nereis sp., Eunice sp.  
Eunice siciliensis  
Amphitrite (Terebella) sp.

Pholas dactylus  
Chlamys sp.  
Alpheus dentipes  
Pilumnus hirtellus

### Facies vaseux et sableux

C'est dans ce facies que travaillent tous les océanologues, se servant du dragueur de PETERSEN. Dans l'Adriatique nous devons à VATOVA (1935) des recherches efficaces de ce genre. La vase est un mauvais support pour les organismes, seules les plantes avec des racines rampantes peuvent s'y fixer. Les animaux creusent des galeries dans la vase, qu'ils fixent souvent avec le mucus. Il est difficile de procéder ici avec les méthodes que j'ai indiquées au commencement de ce travail, et il faut adopter la méthode courante de PETERSEN.

24. *ass. Upogebia littoralis* (= *Vaucheria et Oscillaria* ass. *Nereis diversicolor et Arenicola branchialis* ass. p.p., *Gebia littoralis* ass. Lorenz). La côte examinée ne possède pas des étendues vaseuses dans l'étage littoral et je les ai observées sur l'île de Rab dans la baie de St-Euphemia. La côte descend très lentement de manière que la marée basse découvre une

grande région de vase. Les *Salicornieta* s'approchent jusqu'à la limite de la mer et sont continués par l'association nommée. La caractéristique générale est les « puits » d'*Upogebia littoralis*, qui sont creusés jusqu'au niveau de l'eau, de manière que l'animal reste dans l'eau pendant la marée basse. Différents *Polychètes* creusent leurs galeries dans la vase. La surface est couverte de *Cyanophycées*.

25. ass. *Zostera marina* (= *Littoral Zosteretum*, *Venus decussata* ass., *Buccina* et *Asteriscus ciliatus* ass. Lorenz ; *Cymodocea nodosa* ass. Feldm.). Sol vaseux, peu incliné ou plat, dans l'étage infralittoral. Les plantes fortifient la vase avec leurs racines et offrent le support aux épiphytes, qui ne sont pas nombreux. Probablement une association collective, qu'on peut décomposer en plusieurs associations suivant la solidité du sol et le pourcentage de sable et de vase.

<i>Zostera marina</i>	<i>Cerianthus</i> sp.
<i>Melobesia</i> sp. (épiphyte)	<i>Eunicella verrucosa</i> (fixée sur des coquilles)
	<i>Pina squamosa</i>
	<i>Nassa reticulata</i>
	<i>Sphærechinus granularis</i>
	<i>Astropecten aurantiacus</i>

26. ass. *Posidonia oceanica* Feldm. (= *Posidonietum der Seichtgründe*, *Posidonietum der Tiefen* Lorenz). Fonds sableux. Plante plus vigoureuse, plus riche en épiphytes, la solidité du sol permet un peuplement de surface plus grand. L'association ne se trouvait pas dans la région examinée et je la signale de Split.

Pour compléter les observations de FELDMANN (1938) je peux signaler encore des associations de fonds profonds, dont j'ai eu une idée en faisant des draguages à l'Inst. Océanographique à Split. Une distinction des fonds coralligènes et de ceux avec graviers et galets et de leur végétation est nette, mais il semble que les deux associations, établies par FELDMANN, aient le caractère d'associations collectives, montrant beaucoup de modifications. Je signale quelques espèces rencontrées dans chaque association.

27. ass. *Pseudolithophyllum expansum* et *Lithophyllum Haucki* Feldm.

Peyssonnelia polymorpha	Lambrus angulifrons
Lithothamnion mamillosum	
Vidalia volubilis	
Valonia macrophysa	

28. ass. *Arthrocladia villosa* et *Sporochnus pedunculatus*  
Feldm.

Arthrocladia villosa	Chrysimenia ventricosa
Sporochnus pedunculatus	Gelidium latifolium
Stilophora rhizodes	Laurentia paniculata
Asperococcus bullosus	Fauschea repens
Spyridia filamentosa	Dasya elegans
Nereia filiformis	Polysiphonia elongata
Dictyota dichotoma	» subulifera
Cystosira discors	Valonia macrophysa

Je ne mentionne pas toute la faune, fort riche, qui est le facteur principal dans les associations des profondeurs plus grandes.

#### RÉSUMÉ

L'auteur a fait des descentes sous la mer en scaphandre pour étudier les associations sous-marines. Il propose l'adaptation de la phytosociologie de BRAUN-BLANQUET aux recherches sous-marines. On ne peut pas le faire avant d'examiner les différences entre les conditions de vie sur la terre et sous la mer. Ces conditions sont esquissées brièvement par l'auteur. L'étude des associations ne saurait être faite séparément pour les plantes et les animaux. L'appréciation de la dominance doit se faire par volume, compris dans des chiffres de 1 à 5. Les chiffres de 1 à 5 sont établis de même pour l'abondance et pour la sociabilité. Les animaux vivant en cormes présentent un cas spécial de la sociabilité. La comparaison des associations peut être faite avec l'aide des espèces caractéristiques dans le sens de BRAUN-BLANQUET.

L'auteur signale dans la deuxième partie les associations sous-marines qu'il a observées dans la proximité de Senj — Sv.Juraj. Ces associations sont en partie identiques à celles de LORENZ (1863) et à celles de FELDMANN (1938).

## BIBLIOGRAPHIE

- BERNER, L. — Contribution à l'étude sociologique des Algues marines dans le golfe de Marseille. 1931, Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille, 24, p. 1.
- ERCEGOVIC, A. — Ekoloske i socioloske studije o litofitskim Cijanoficijama sa jugoslavenske obale Jadrana. 1932, Rad jugosl. Akad. znan. i umj., 244, p. 129.
- FELDMANN, J. — Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. 1938, Revue algologique, 10, p. 1.
- GISLÉN, T. — Epibioses of the Gullmar Fjord II, 1930, Kristinebergs zoologiska Station 1877-1927, Uppsala, Nr. 4, p. 1.
- LORENZ, J. R. — Physicalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien 1863.
- VATOVA, A. — Ricerche preliminari sulle biocenosi del Golfo di Rovigno. 1935, Thalassia, 2.
-