



HAL
open science

Effet de l'hydrodynamisme sur la structure des communautés macroalgales et sur les interactions macroflore / macrofaune en zone intertidale

Thomas Burel

► To cite this version:

Thomas Burel. Effet de l'hydrodynamisme sur la structure des communautés macroalgales et sur les interactions macroflore / macrofaune en zone intertidale. Ecologie, Environnement. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2020. Français. NNT : 2020BRES0019 . tel-03169460

HAL Id: tel-03169460

<https://theses.hal.science/tel-03169460>

Submitted on 15 Mar 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE
DE BRETAGNE OCCIDENTALE

ECOLE DOCTORALE N° 598
Sciences de la Mer et du littoral
Spécialité : Écologie Marine

Par

Thomas BUREL

Effet de l'hydrodynamisme sur la structure des communautés macroalgales et sur les interactions macroflore / macrofaune en zone intertidale

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 17 Mars 2020
Unité de recherche : Laboratoire des sciences de l'environnement marin

Rapporteurs avant soutenance :

Line LE GALL
Dominique DAVOULT

MC HDR – MNHN
Pr. – Paris-Sorbonne

Composition du Jury :

Président du Jury
Eric DESLANDES

Pr. Emérite – UBO

Line LE GALL
Dominique DAVOULT
Nathalie BOURGOUGNON
Thibaut DE BETTIGNIES

MC HDR – MNHN
Pr. – Paris-Sorbonne
Pr. – UBS
IR – MNHN

Directeur de thèse
Erwan AR GALL

MC HDR – UBO

Invités :

Marie-Noelle DE CASAMAJOR

IR – Ifremer

Co-directeurs de thèse
Jacques GRALL
Gauthier SCHAAL

IR – UBO
MC – UBO

Remerciements

J'adresse ma plus profonde reconnaissance aux membres du jury, pour l'intérêt porté à ce projet, à Line Le Gall et au Professeur Dominique Davoult d'avoir accepté de participer au rapportage de ce travail, aux Professeurs Nathalie Bourgougnon et Éric Deslandes, à Thibaut de Bettignies et Marie-Noëlle de Casamajor.

Mes remerciements vont également aux directeurs·trices du laboratoire Luis Tito de Morais, et de l'institut, successivement Anne-Marie Tréguier et Fred Jean.

Merci à Anne-Marie Rusig et Régis Gallon d'avoir accepté de faire partie de mon comité de suivi et de m'avoir conseillé et orienté pour les différentes études réalisées dans cette thèse.

Je remercie à présent mes Maîtres sur qui j'ai pu compter durant cette thèse.

Tout d'abord Erwan Ar Gall, merci de m'avoir tout appris sur les algues, depuis mon stage de master 1, de m'avoir aidé et encouragé du début à la fin de ce travail. Merci de m'avoir accompagné sur le terrain entre Leon et Kerne peu importe le temps, d'avoir accepté de t'aventurer dans les contrées sauvages du Bro Vigoudenn et de m'avoir permis de découvrir la richesse et la complexité des estrans rocheux bretons mais également européens. Merci d'avoir partagé ton optimisme à toute épreuve, et de m'avoir appris à être flexible vis-à-vis des nombreux imprévus du terrain, qui en font son charme. Merci de m'avoir appris l'exercice de la rédaction scientifique et surtout de revenir à l'essentiel. Enfin merci de m'avoir laissé les clefs de l'algothèque, de m'avoir aidé à identifier tous les trognons qui ne ressemblaient plus à des algues depuis longtemps. Trugarez.

Merci à Jacques Grall, de m'avoir initié dès le master 2 aux bêtes des estrans rocheux mais aussi aux outils statistiques utilisés en écologie, qui me paraissent étrangement familiers désormais. Merci d'avoir partagé avec moi ta vision de la biodiversité. Merci d'avoir développé mon esprit critique par rapport aux méthodes utilisées, et aux éventuels biais de manipulation, en espérant avoir décelé à temps la majorité de ceux qui pourraient exister dans ce manuscrit. Merci de m'avoir sorti de nombreuses galères à propos de figures bien trop compliquées (même s'il en reste toujours). Merci pour ta bienveillance et ta disponibilité.

Merci à Gauthier Schaal, pour ton soutien infailible, la justesse de tes remarques sur l'écologie intertidale et ta formidable capacité à me faire cogiter et poser les questions afin de revenir à la substantifique moelle de toutes les études menées. Merci de m'avoir rappelé que j'étudiais non

seulement les macroalgues mais également tout ce qui bouge autour. Merci pour ta bonne humeur qui m'a permis de sortir la tête du guidon et de souffler en de nombreux moments.

Merci à Michel Le Duff, encadrant officieux de cette thèse. Merci pour ton soutien quotidien et d'avoir consacré de ton temps pour relire les différents manuscrits. Merci de m'avoir refilé le virus des vieux bouquins et de m'avoir aidé à identifier de nombreuses espèces qu'elles soient animales ou végétales.

Merci à toutes les personnes en stage qui m'ont accompagnées sur le terrain, Maxence Gemin, Blondie Schmitt, Alexandre Berthelot, Sarah Beauvais, Valentin Lagarde, Jean-Baptiste Valerdi, Wendy Diruit et Rémi Brosse. Merci à mes proches qui se sont rendus disponibles pour aller sur l'estran les week-ends ou la nuit, Simon, Franck, Maman, Papa et Aude.

Merci aux collègues du Cerema (LGCE-Cerema Eau, mer et fleuves) et particulièrement à Georges Chapalain d'avoir accepté de travailler sur le proxy hauteur de vagues, et à Nicolas Guillou de nous avoir donné accès aux données du modèle SWAN pour la mer d'Iroise. Merci à vous deux pour les discussions enrichissantes à propos des estimateurs de l'hydrodynamisme. Merci également à Olivier Boucher et Antoine Douchin.

Merci à Eric Duvieilbourg d'avoir accepté de traiter les données des ADCP. Merci à Anne Royer du pôle instrumentation de l'IUEM. Merci à Nicolas Le Dantec pour le prêt des deux ADCP.

Merci aux différents collaborateurs en Europe qui ont pris de leur temps, pour nous recevoir et faire découvrir les estrans rocheux sous d'autres latitudes. Merci à Dagmar Stengel pour l'accueil en Irlande en 2018. Merci de nous avoir accompagnés et fait découvrir la ville de Galway, sa baie et ses estrans. Merci également à Tom Rossiter pour l'aide accomplie. Thank you for everything. Merci à Ignacio Bárbara pour son accueil en Galice en 2019. Merci de nous avoir présenté les richesses de la ria de Ferrol et des alentours de la Corogne. Merci d'avoir partagé de précieuses connaissances sur la diversité des algues du Nord-Est Atlantique. Merci aussi à Pilar Díaz. Gracias por todo. Merci à Céline Rebours de nous avoir accueilli en Norvège en 2019. Merci d'avoir pris du temps pour repérer les sites, nous accompagner et retrouver les sondes. Merci pour ta bonne humeur et ton dynamisme. Merci également à Pierrick Stévant. Takk !

Merci à Valérie Stiger-Pouvreau et à Solène Connan de m'avoir accompagné et conseillé dans mes débuts dans l'enseignement et pour les nombreuses discussions passionnantes à propos des algues. Merci beaucoup Solène pour la relecture de dernière minute !

Merci à Marc Verlaque et Auguste Le Roux pour les discussions enrichissantes sur la diversité des macroalgues qui m'ont permis de sortir la tête du guidon en fin de thèse.

Merci à mes différentes voisines de bureau, Klervi, Gwladys, Wida, Élodie, Fanny, Sirine, Céline, Nolwenn, Camberra pour leur compagnie. Merci à Marie-Aude.

Merci au super duo de jeunes chercheuses en phycologie Fanny/Leslie, avec qui j'ai partagé des supers moments et souvenirs en Bretagne et en Corée. Merci pour l'entraide quotidienne qui a permis, je pense, de créer un groupe soudé et contribué à la bonne humeur générale du labo. Les phycologues forment clairement une espèce à part entière dans le monde de la biologie marine !

Merci à l'ensemble des stagiaires, thésards, ingénieurs et post-doctorants, avec qui on peut décompresser le midi et/ou le soir. Merci à Guillaume, Pierre P. et Pierre C., Jordan, Mariana, Amandine, Valentin, Youenn, Gaëtan, Kévin, Justine, Vincent, Gabin, Aurélien, Julien, William, Jean-François, Alexandra, Nicolas, Luana, Romina, Elyne, Chloé et tous ceux que j'oublie.

Merci à mes copains que j'ai moins vus pendant ces 3 années, et qui se reconnaîtront. Je serai davantage disponible maintenant.

Parce que la famille est le plus important, je remercie tous mes proches de m'avoir épaulé. Merci à mes parents pour tout leur amour et les encouragements depuis tout ce temps. Maman je vais pouvoir t'aider à rédiger ta « thèse » sur le cadastre de Plovan maintenant. Papa, on va aussi le sortir ce bouquin sur le chien des Baskerville (ou un des quatre autres que j'ai oublié) ! Merci à ma mémé, ma sœur, mon frère et leurs petites familles respectives, mes tantes et mon cousin. Merci à Aude de m'avoir soutenu de façon ininterrompue et inconditionnelle depuis le début.

Table des matières

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. Les algues, une composante essentielle des écosystèmes côtiers	1
2. La Bretagne, zone d'intérêt pour l'étude des estrans tempérés	7
3 Caractéristiques environnementales de la zone intertidale	9
3.1 Facteurs environnementaux liés à l'alternance immersion / émerision	10
3.2 Facteurs indépendants de l'alternance immersion / émerision	13
3.3 Zonation verticale	14
4. L'hydrodynamisme et ses effets sur les communautés	19
4.1 Définition de l'hydrodynamisme	19
4.2 Mesurer l'hydrodynamisme	23
4.2.1 Quantifications visuelles	24
4.2.2 Mesures physiques <i>in situ</i>	26
4.2.3 Mesures par télédétection	28
4.2.4 Mesures topographiques/géographiques	29
4.2.5 Modélisation	29
4.2.6 Mesure du vent	29
4.3 Influence de l'hydrodynamisme sur les organismes	30
5. Thématique et approche méthodologique	33
MATÉRIEL ET MÉTHODES	36
1. Choix des sites	36
2. Échantillonnage biologique	36
3 Évaluation des proxies de l'hydrodynamisme	40
4 Description de la topographie par système d'information géographique	47
5 Traitement des données et statistiques	48
CHAPITRE 1 : EFFETS DE L'HYDRODYNAMISME EN ZONE INTERTIDALE À DOMINANCE MACROALGALE : VARIATIONS INTRA- ET INTER- COMMUNAUTAIRES	56
Ch. 1.1 Effets de l'hydrodynamisme à petite échelle sur la structure des communautés de macroalgues intertidales : une nouvelle approche	57

Ch. 1.2 Effet de la hauteur des vagues vs. élévation sur les estrans dominés par les macroalgues: une étude intercommunautaire	76
CHAPITRE 2 : INFLUENCE DE L'HYDRODYNAMISME SUR LES ASSEMBLAGES MACROFLORE – MACROFAUNE	95
Ch. 2.1 Transition d'une dominance macroalgale à macrofaunale le long d'un gradient d'exposition aux vagues	96
Ch. 2.2 Effet de l'exposition aux vagues sur la structure des assemblages intertidaux dominés par les macroalgues	114
CHAPITRE 3 : L'HYDRODYNAMISME À GRANDE ÉCHELLE ET SON EFFET SUR LES COMMUNAUTÉS MACROALGALES	134
Ch. 3.1 Comparer la pertinence de différents proxys pour l'évaluation des effets de l'hydrodynamisme sur la structure des communautés de macroalgues	135
DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	154
1. Résumé	154
2. De nouveaux outils pour l'écologie intertidale	155
3. Les communautés macroalgales : une diversité d'organismes et d'habitats à mieux connaître	164
3. Conclusion	165
BIBLIOGRAPHIE	167

ANNEXES

Annexe A : Présentation des sondes Mini-Diver

Annexe B : Présentation des sites

Annexe C : Liste des espèces identifiées

Annexe D : Présentation des sites

Annexe E : Liste des espèces identifiées

Introduction générale

1. Les algues, une composante essentielle des écosystèmes côtiers

Les macroalgues jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers (profondeur inférieure à 200 m), où elles constituent les principaux producteurs primaires (Mann, 1973; Gattuso et al., 2006). On estime la production de ces végétaux à 30% de la production océanique globale, bien que la surface des zones côtières ne corresponde qu'à 7% de celle de l'océan mondial (Wollast, 1991). La productivité des champs d'algues va de 400 à 1900 g C m⁻² an⁻¹, contre 300 à 1000 g C m⁻² an⁻¹ pour les herbiers (Mann, 1982). Ces macrophytes servent de réservoir de carbone et approvisionnent ainsi les écosystèmes marins voisins par une forte exportation de leur production sous forme de carbone organique particulaire et dissous (Krause-Jensen and Duarte, 2016). Les macroalgues constituent également une source de nourriture pour de nombreux représentants de la faune vagile, en se positionnant à la base des réseaux trophiques côtiers (Chapman, 1995).

Par ailleurs, les grandes algues jouent un rôle d'espèces ingénieures en procurant des habitats en 3 dimensions pour de nombreux invertébrés benthiques ou pour des juvéniles de poissons, dont certains sont d'importance économique majeure (Little and Kitching, 1996). Les macroalgues peuvent notamment constituer un support privilégié pour la fixation de larves d'invertébrés et offrir une protection contre la prédation à divers types d'organismes pendant les stades cruciaux de leur développement (Hawkins and Hartnoll, 1983; Parker et al., 2001). Il en résulte couramment de fortes abondances d'invertébrés et une biodiversité accrue (Gee and Warwick, 1994). A plus grande échelle, les oiseaux, certains mammifères marins ou des poissons sont directement inféodés aux champs d'algues dans lesquels ils trouvent directement leur nourriture (Simenstad et al., 1978; Feare and Summers, 1985). Les algues peuvent localement atténuer la puissance de la houle arrivant sur les côtes, participant ainsi à la limitation de leur érosion et donc à leur protection (Morris et al., 2019). Les macroalgues brunes sont les macrophytes marins les plus importants en termes de biomasse sur le littoral des zones tempérées (Golléty, 2008; Golléty et al., 2011). Elles jouent un rôle écologique prépondérant dans les zones littorales en constituant des forêts de laminaires (Schaal, 2009; Leclerc, 2013) ou des champs de Fucales (Le Hir, 2002; Connan, 2004). Ces algues dominent généralement les communautés macroalgales, qu'elles vont structurer en habitats complexes et diversifiés au sein des écosystèmes et ainsi abriter des biocénoses variées (Raffaelli and Hawkins, 1999;

Mann and Lazier, 2006). Les communautés macroalgales ont de fait d'importantes fonctions écologiques pour la reproduction, l'alimentation et la protection des nombreuses espèces animales qui leur sont associées (Knox, 2000; Hawkins et al., 2019a).

Les algues regroupent différents organismes eucaryotes ou procaryotes photosynthétiques appartenant à des Phyla variés et colonisant généralement des habitats aquatiques temporaires ou permanents (Lee, 2008). Ces végétaux ont en commun un appareil végétatif simple appelé thalle, c'est-à-dire sans organe spécialisé dans l'absorption des sels nutritifs (racine), dans le transport de solutés (tige), ni dans la photosynthèse (feuille). Ils possèdent un appareil pigmentaire leur permettant d'effectuer la photosynthèse oxygénique grâce à la chlorophylle *a*. La majorité des algues de grande taille, ou macroalgues, vivent en milieu marin et appartiennent à des clades phylogénétiquement différents : les macroalgues brunes, vertes et rouges (De Reviere, 2002).

Les algues vertes et rouges font partie de la « lignée verte » (Archéplastides) et appartiennent aux Phyla des Chlorophyta et des Rhodophyta respectivement (Figure 1). Ces macroalgues auraient acquis la capacité à réaliser la photosynthèse via l'endosymbiose primaire, phénomène au cours duquel une cyanobactérie (proche de *Gloeomargarita lithophora* Moreira et al.) aurait été endocytée (Ponce-Toledo et al., 2017). Cette lignée contient par ailleurs les plantes terrestres.

Les macroalgues brunes font partie d'une autre lignée, et forment la Classe des Phaeophyceae (Silberfeld et al., 2014). *Nota bene*, les macroalgues brunes sont au sein de l'Embranchement (Phylum) des Straménopiles, parmi lesquels on retrouve entre autres les diatomées et les oomycètes. Par rapport aux algues vertes et rouges, la capacité à réaliser la photosynthèse aurait été rendue possible par une endosymbiose secondaire (McFadden, 2001).

Les pigments surnuméraires permettent de différencier visuellement les algues par la couleur. Ainsi, les algues brunes ont des teneurs élevées en caroténoïdes de couleur brun-jaune, les algues rouges contiennent des pigments spécifiques, les phycocyanines de couleur bleue et surtout les phycoérythrine de couleur rouge et enfin les algues vertes ont de la chlorophylle *b* qui renforce la couleur verte due à la chlorophylle *a*. Ces organismes se caractérisent également par des morphologies très variées (Braune and Guiry, 2011) et représentent une richesse spécifique importante avec 12 161 espèces recensées mondialement (Guiry and Guiry, 2020). Les macroalgues rouges (Rhodophyta) sont les plus nombreuses, avec 7 291 espèces, suivies

par les macroalgues vertes (Ulvophyceae et Trebouxiophyceae) avec 2 819 espèces et enfin les macroalgues brunes (Phaeophyceae), avec 2 051 espèces.

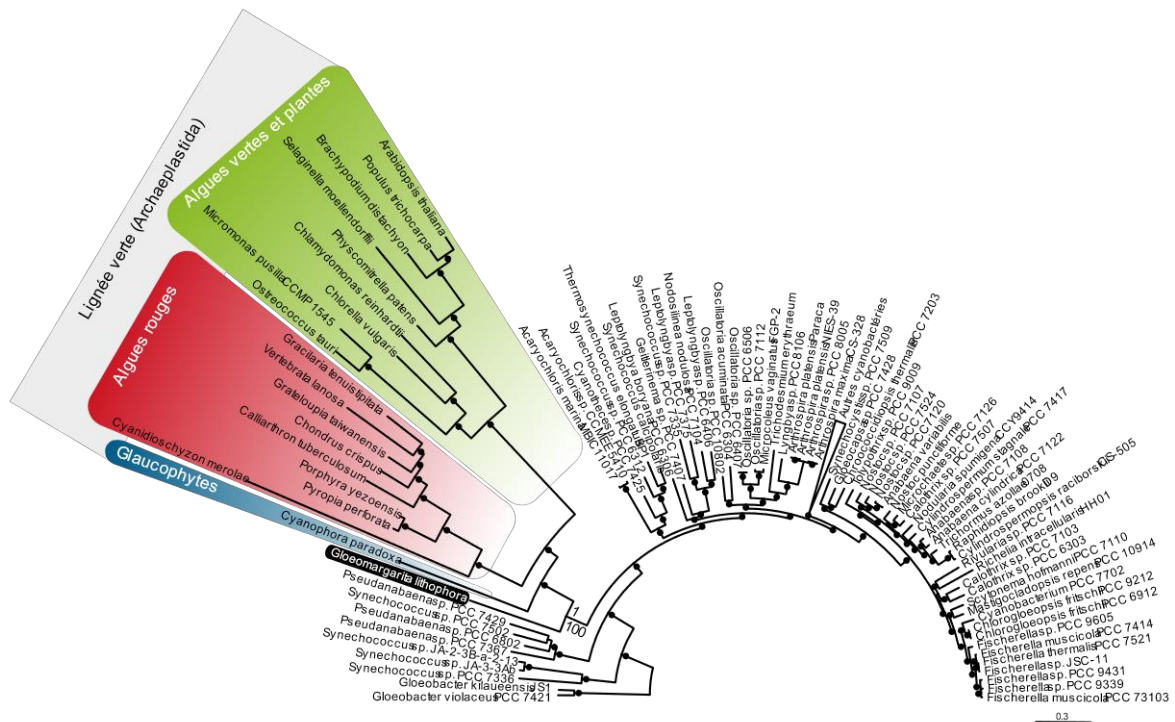


Figure 1 : Arbre phylogénétique de différentes espèces d'algues (lignée verte et cyanobactéries uniquement) basé sur la concaténation de 97 protéines codées par les plastes et par leurs homologues cyanobactériens (adapté de Ponce-Toledo et al., 2017).

Les espèces de macroalgues présentent des morphologies très différentes, qui vont être considérées comme plus ou moins organisées (Steneck and Dethier, 1994, voir également les groupes structurels et fonctionnels ou SFG (Ar Gall & Le Duff, 2014) en annexe C).

Les macroalgues vertes de l'Atlantique Nord-Est sont principalement connues pour les évènements de « marées vertes », dues aux proliférations d'ulves, créant des nuisances importantes et parfois des problèmes sanitaires et ce phénomène donne une image négative des macroalgues (Léraud and Van Hove, 2019). Pourtant, les macroalgues vertes ne sont pas nécessairement proliférantes, voire nuisibles, et leur morphologie est plus diversifiée qu'on ne le pense souvent (Figure 2). Outre les formes classiques en lame et en tube (*Ulva*, *Prasiola*), on observe également des filaments ramifiés (*Cladophora*, *Acrosiphonia*) ou non (*Chaetomorpha*), et parfois des siphons qui s'agglutinent pour former des algues spongieuses comme les espèces du genre *Codium* (Brodie et al., 2007).

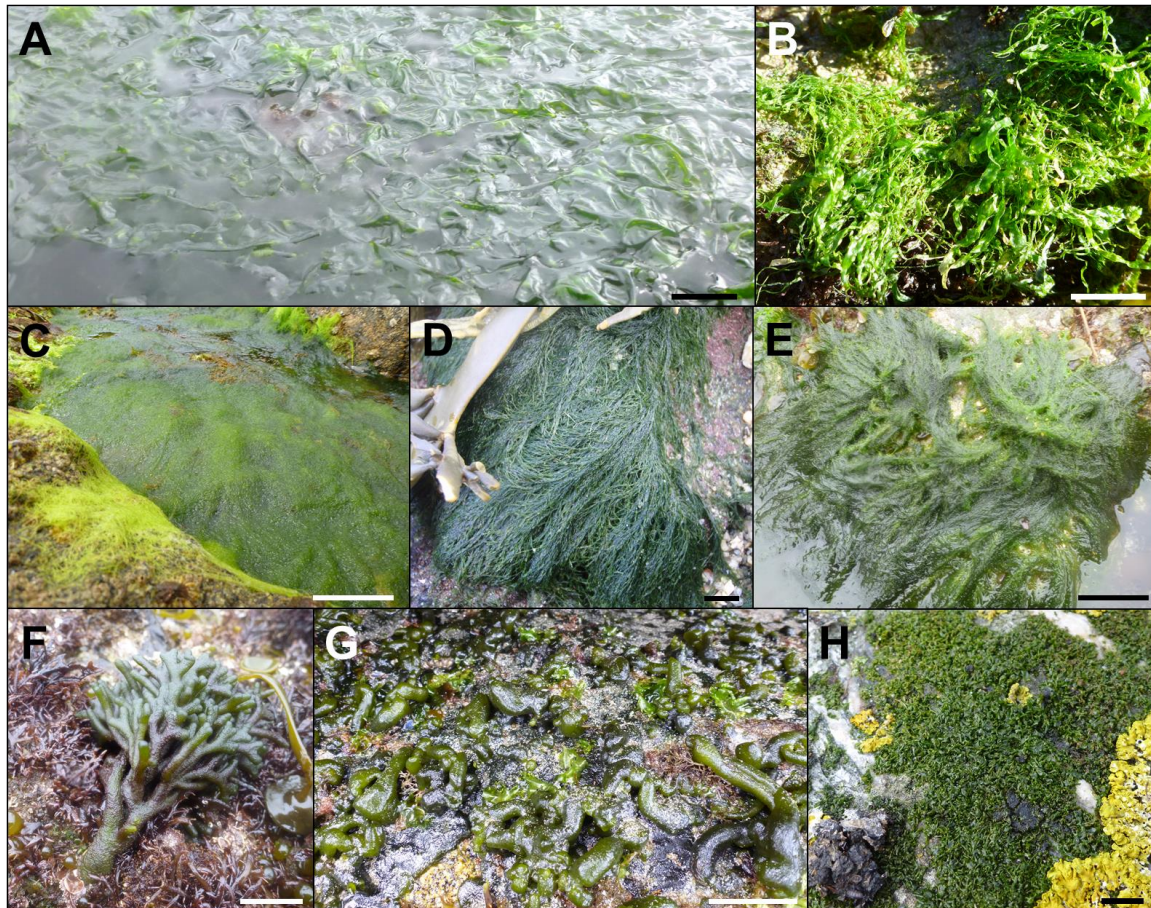


Figure 2 : Diversité des algues vertes en Atlantique Nord-Est, avec différentes formes, teintes, organisations dans divers habitats. **A :** *Ulva* sp. en forme libre. **B :** *Ulva compressa* Linnaeus sur roche ensablée. **C :** *Chaetomorpha ligustica* (Kützing) Kützing couvrant une mare de haut d'estran. **D :** *Cladophora rupestris* (Linnaeus) Kützing retrouvée sous les canopées de Fucales. **E :** *Acrosiphonia spinescens* (Kützing) Kjellman annuelle se développant sur les blocs. **F :** forme dressée de *Codium tomentosum* Stackhouse **G :** tapis de *Codium* sp. sous forme encroûtante et quelques *Ulva* sp. fixées **H :** *Prasiola* spp. parmi les lichens oranges dans le supralittoral. Échelles. A = 5 cm, B, D, E, H = 1 cm, C = 10 cm, F, G = 2 cm

Les macroalgues rouges présentent des morphologies encore plus variées (Figure 3), allant de formes simples comme des lames monostromatiques (*Porphyra*, *Pyropia*) ou des filaments (*Rhodothamniella*), à des thalles beaucoup plus complexes (*Chondracanthus*, *Asparagopsis*), avec certaines espèces formant des thalles calcaires (*Corallina*, *Lithophyllum*). Les algues rouges sont par ailleurs utilisées dans l'industrie agro-alimentaire, directement consommées comme le Nori (*Porphyra*, *Pyropia*), sous forme de composés extraits des thalles comme les carraghénanes (*Chondrus*) ou l'agar-agar (*Gelidium*) en tant qu'agents texturants (Buschmann et al., 2017). Les algues calcaires constituant le maërl (espèces des genres

Lithothamnion spp., *Phymatolithon spp.*) servaient également pour l'amendement des sols, la purification des liquides ou en cosmétologie. Le maërl forme un habitat ayant un rôle essentiel pour les écosystèmes côtiers, abritant une biodiversité maximale pour les habitats benthiques (dont de très nombreuses algues rouges) et en assurant un rôle de nurserie et de nourricerie pour de nombreuses espèces d'invertébrés et de poissons (Grall, 2002).

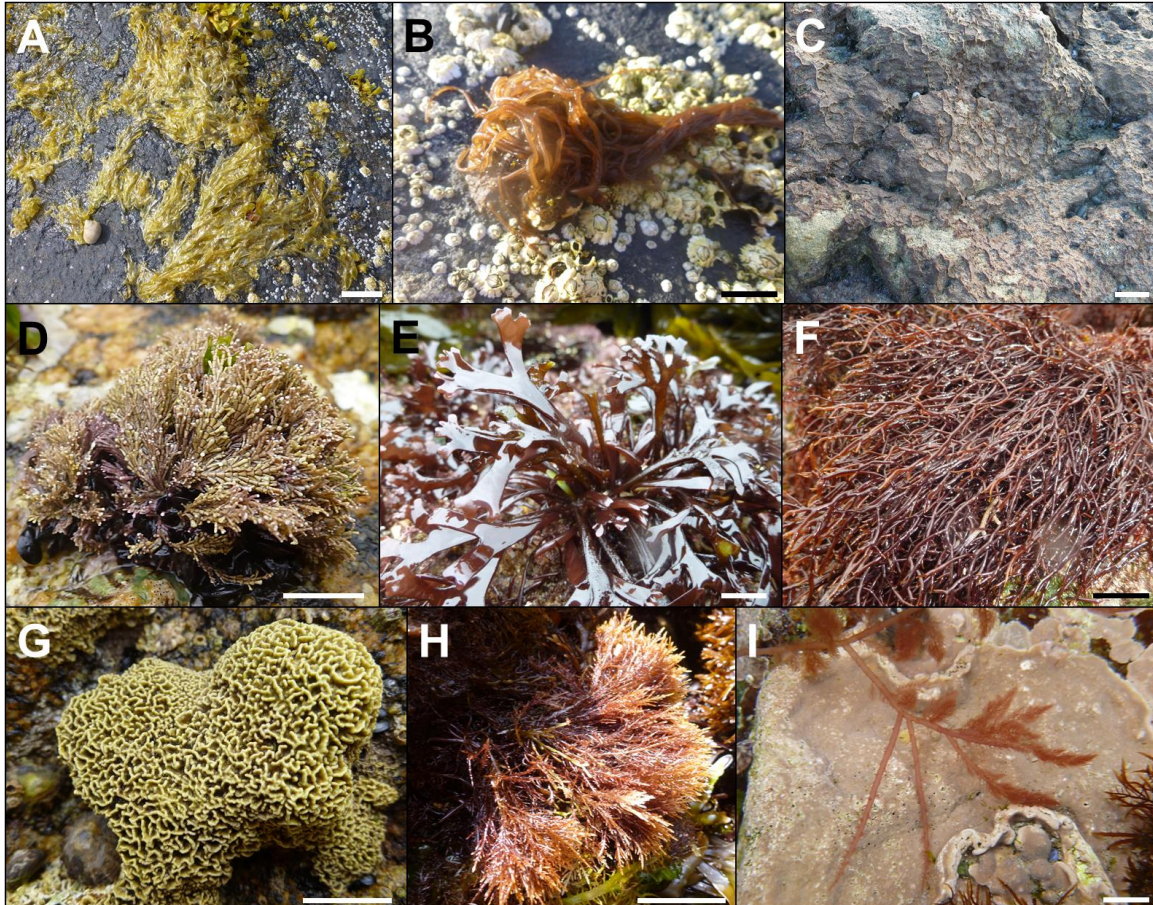


Figure 3 : Diversité des algues rouges de l'Atlantique Nord-Est avec différentes formes, teintes, organisations dans divers habitats. **A :** *Porphyra umbilicalis* Kützting, lame foliacée parmi les lichens noirs. **B :** *Nemalion elminthoides* (Velley) Batters, algue estivale de mode « battu ». **C :** *Rhodothamniella floridula* (Dillwyn) Feldmann forme des tapis et agglomère le sable. **D :** *Corallina ferreyrae* E. Y. Dawson, Acleto & Foldvik est une algue calcaire intertidale. **E :** *Chondrus crispus* Stackhouse et **F :** *Chondracanthus acicularis* (Roth) Fredericq font partie des algues rouges dominant la partie basse de l'intertidal. **G :** *Lithophyllum byssoides* (Lamarck) Foslie. **H :** *Gelidium attenuatum* (Turner) Thuret ex Bornet. **I :** Dans une cuvette : *Asparagopsis armata* Harvey et *Lithophyllum incrustans* Philippi, algue encroûtante calcaire. Échelles. A, C, E, F = 2 cm, B, D, G, I = 1 cm, H = 5 cm.

Bien que les Phaeophyceae les plus connues possèdent des morphologies complexes avec la présence d'un crampon, d'un stipe et d'une lame (*Fucus*, *Laminaria*), de nombreuses autres formes plus simples existent comme des files de cellules (*Elachista*) des filaments ramifiés (*Halopteris*) ou des sphères (*Leathesia*) (Figure 4). Les Laminariales font l'objet d'une cueillette et d'une culture développée dans le monde, pour des utilisations dans diverses industries agro-alimentaire, pharmaceutique ou cosmétique, soit comme algues légumes (*Saccharina*, *Undaria*), soit sous forme d'alginate (Mouritsen and Mouritsen, 2013).

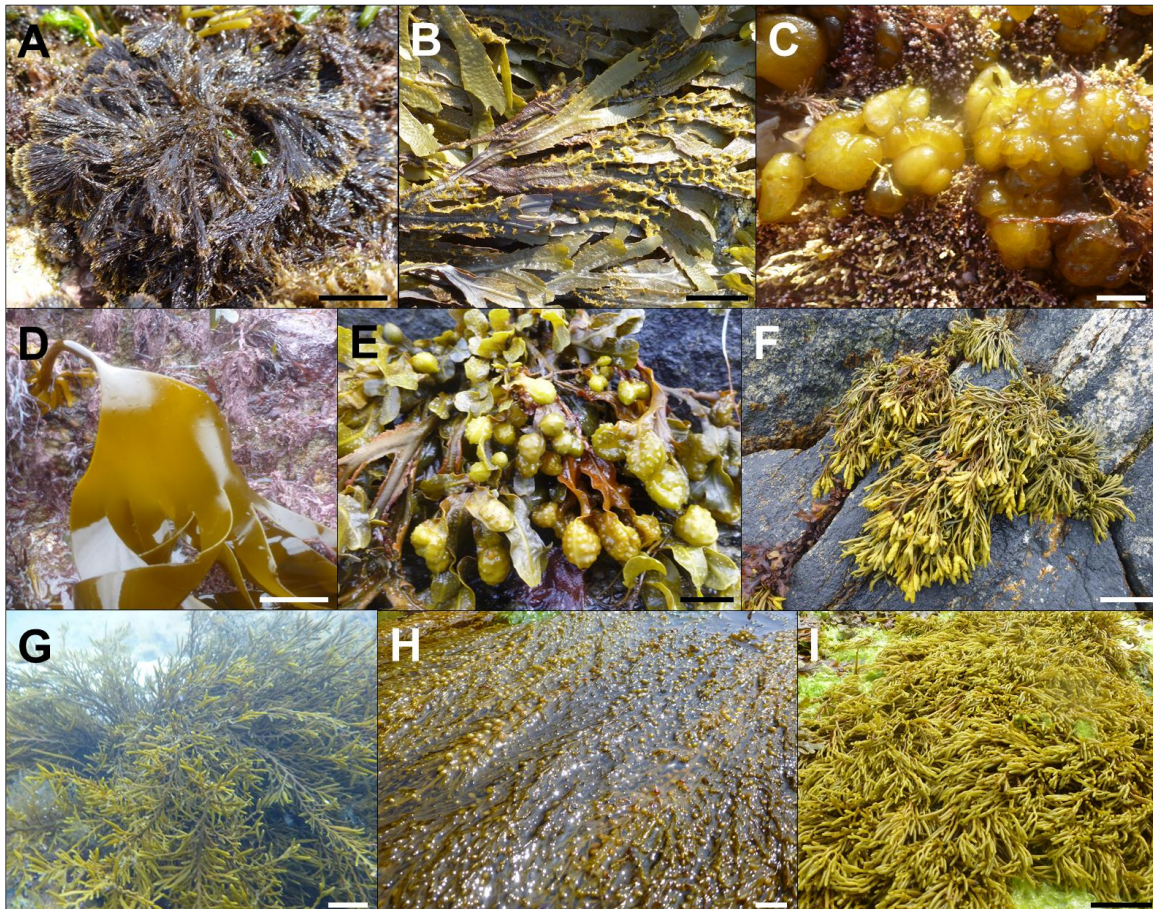


Figure 4 : Diversité des algues brunes de l'Atlantique Nord-Est, avec différentes formes, teintes, organisations dans divers habitats. **A :** Algue filamenteuse *Halopteris scoparia* (Linnaeus) Sauvageau. **B :** filaments uniséries d'*Elachista fucicola* (Vellay) Areschoug épiphyte sur *Fucus serratus* Linnaeus. **C :** *Leathesia marina* (Lyngbye) Decaisne de forme plus ou moins sphérique. **D :** *Laminaria digitata* (Hudson) J. V. Lamouroux présentant un crampon, un stipe et une lame au niveau de la frange infralittorale. **E :** touffe de *Fucus spiralis* Linnaeus **F :** *Pelvetia canaliculata* (Linnaeus) Decaisne & Thuret en haut d'estran parmi les lichens noirs. **G :** *Halydris siliquosa* (Linnaeus) Lyngbye espèce constamment immergée. **H :** l'algue introduite *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt recouvrant entièrement une cuvette de milieu d'estran. **I :** tapis de *Bifurcaria bifurcata* R. Ross agglomérant le sédiment. Échelles. A, B, E, H = 2 cm, C = 1 cm, D, G, I = 10 cm, F = 5 cm.

2. La Bretagne, zone d'intérêt pour l'étude des estrans tempérés

La Bretagne est située à l'extrême Ouest de l'Europe et fait face à l'océan Atlantique. Les estrans bretons ont été largement étudiés lors de cette thèse, et plus particulièrement la pointe occidentale de la Bretagne. Cette zone présente de nombreuses caractéristiques qui en font un modèle d'étude privilégié.

Le littoral breton se caractérise par des côtes très découpées, générant des habitats et paysages très diversifiés : estrans rocheux, plages, falaises et estuaires envahis par la mer, les abers. Ce découpage contribue à accroître la longueur des côtes, estimée à 2 000 – 3 000 km selon l'échelle utilisée, pour une péninsule mesurant moins de 300 km de long. Ces habitats variés sont autant d'opportunité de généralisation, de modélisation ou d'extrapolation des données obtenues.

Une des caractéristiques emblématiques des côtes bretonnes est le marnage important, qui varie toutefois fortement selon la portion de littoral considérée (Figure 5). Les amplitudes maximales atteignent jusqu'à 15 m en fond de baie du Mont-Saint-Michel (Tessier, 2012), alors que les plus faibles sont retrouvées près de Vannes, dans le golfe du Morbihan, avec 3.30 m (data.shom.fr). Le régime de marée évolue globalement de mégatidal en Nord Bretagne (marnage supérieur à 8 m) à macrotidal, au sud de l'Aber Ildut (marnage entre 4 et 8 m).

La pointe bretonne est à la jonction entre deux zones biogéographiques, une relativement froide au nord (boréo-lusitanienne) et l'autre plus chaude au sud (lusitanienne chaude) (Dinter, 2001; Spalding et al., 2007), situation qui affecte la répartition des organismes côtiers et particulièrement celle des macroalgues (Ramos et al., 2014). On y retrouve donc aussi bien des espèces de faune et de flore d'affinité froide en limite de répartition sud, *e.g.* la macroalgue brune *Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville (Castric-Fey et al., 2001) ou l'anémone *Cataphellia brodricii* Gosse (Den Hartog, 1976), que d'affinité chaude, comme la macroalgue rouge *Phyllophora herediae* (Clemente) J. Agardh (Dizerbo and Herpe, 2007) ou les gastéropodes *Curveulima dautzenbergi* Pallery (DeLongueville and Scaillet, 2013) et *Spurilla neapolitana* Delle Chiaje (Grall et al., 2015). La Bretagne apparaît donc comme un endroit privilégié en tant que vigie de potentielles modifications de répartition d'espèces qui pourraient être causées par le changement climatique global (Gallon et al., 2014).

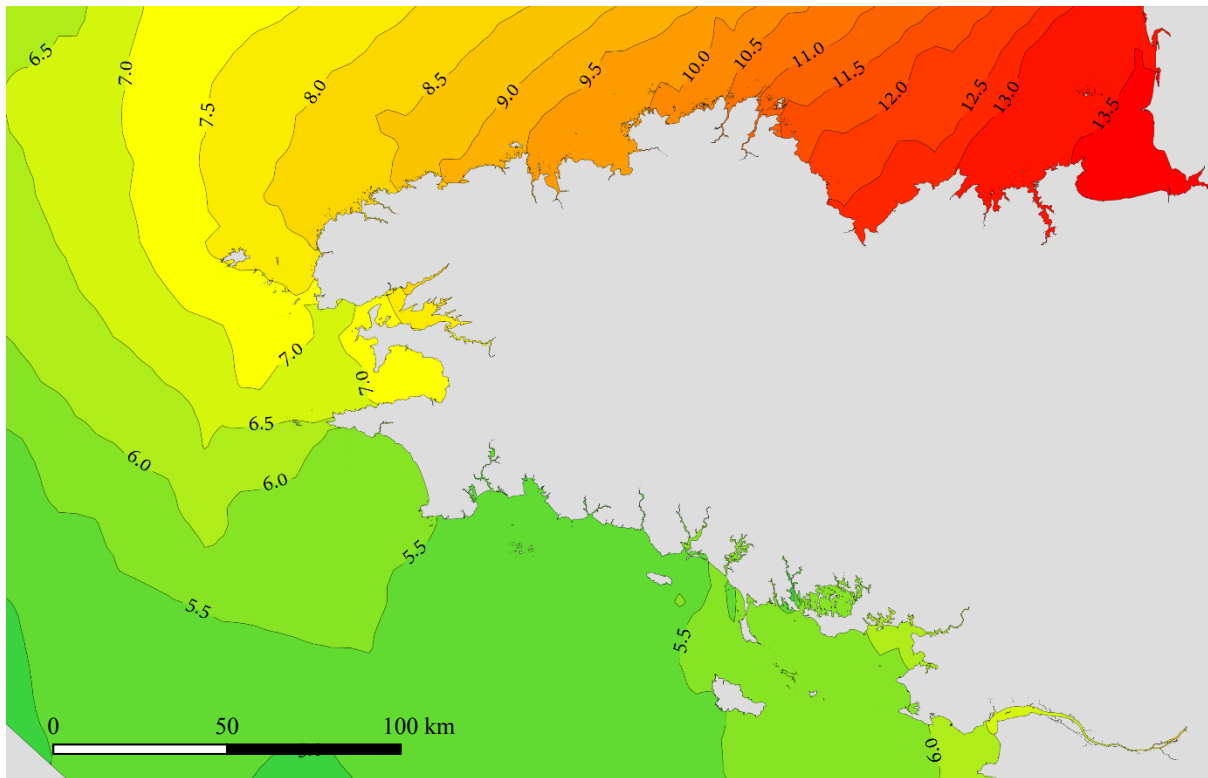


Figure 5 : Amplitude de marée (en m) lors de vives-eaux exceptionnelles le long des côtes bretonnes (source : Marnage coefficient 120 - SHOM WMS raster).

Plus récemment, la Bretagne est apparue parmi les points chauds d'introduction d'espèces exotiques, avec de nombreuses premières observations pour le Nord-Est Atlantique ou pour les côtes françaises (Le Duff et al., 2009; Mineur et al., 2012; Droual et al., 2017; Le Roux, 2018). Ces introductions sont liées plus ou moins directement à la présence d'une aquaculture intense et aux déplacements des naissains de l'huître japonaise *Magallana (Crassostrea) gigas* Thunberg (Naylor et al., 2001).

La récolte des algues est une activité ancestrale en Bretagne (Arzel, 1987; Nicolas and Tréhin, 2018). Les algues brunes et plus particulièrement les laminaires ont d'abord été exploitées pour la production de « soude » principalement au XVIII^{ème} siècle, puis pour la production d'iode au XIX^{ème} siècle. Les laminaires étaient directement récoltées fraîches ou échouées puis incinérées dans des fours à goémons, desquels on extrayait les pains de soudes. A partir du XX^{ème} siècle, les biomasses importantes des côtes bretonnes deviennent une manne pour l'industrie des additifs qui développe l'extraction des alginates. La récolte des laminaires se fait aujourd'hui presque exclusivement par bateau, avec l'utilisation d'outils spécialisés comme le scoubidou pour *Laminaria digitata* (Hudson) J. V. Lamouroux ou le peigne norvégien pour *L. hyperborea* (Gunnerus) Foslie. À l'heure actuelle, le port de Lanildut est le

premier port goémonier d'Europe avec des quantités de laminaires débarquées estimées à 70 000 – 75 000 tonnes (masse fraîche) par an. La récolte d'algues de rives comprenant principalement des macroalgues brunes et rouges, représente des tonnages moindres, avec une production annuelle comprise entre 4 500 et 10 000 tonnes. Enfin, l'aquaculture est considérée comme une solution partielle à la demande agro-alimentaire globale croissante (Bird and Benson, 1987), et en particulier la culture des macroalgues avec des pays producteurs situé essentiellement en Asie. Cependant, si la phycoculture s'est implantée en Bretagne depuis les années 1980, celle-ci reste confidentielle, limitée à quelques dizaines de tonnes en frais par an (*cf.* programme régional Breizh'Alg et le Projet d'Avenir Idéalg).

La richesse spécifique macroalgale des côtes atlantiques françaises est estimée à 707 espèces, répertoriées en Annexe D (Burel et al., 2019b), dont plus de 650 pour les côtes bretonnes (Dizerbo and Herpe, 2007). Cette grande richesse spécifique rencontrée en Bretagne, ramenée à une longueur de côte réduite, est un record au niveau mondial qui n'est battu que par l'île de Jeju en Corée, avec 707 espèces de macroalgues retrouvées sur 333 km de côte (Boo, 2019). Le Nord-Est de l'océan Atlantique révèle une biodiversité macroalgale importante (Keith et al., 2014) et est une zone qui a été régulièrement inventoriée par de nombreux phycologues (Dixon and Irvine, 1977; Guiry in Costello, 2001). En Bretagne, cette diversité d'habitats et d'espèces a attiré depuis le début du XIX^{ème} siècle l'attention de nombreux botanistes, écologues et naturalistes (Dizerbo, 1982). Les plus emblématiques restent sans doute les frères Pierre-Louis et Hippolyte-Marie Crouan auteurs de l'algulier des Algues marines du Finistère (1852) et de la Florule du Finistère (1867), et Jean Feldman auteur de l'Inventaire de la flore marine de Roscoff (Feldmann, 1954; Feldmann and Magne, 1961), ouvrages qui sont toujours des références pour la phycologie européenne. Un certain nombre de particularités font de la Bretagne une zone d'intérêt majeure pour l'étude des estrans et de leurs biocénoses. L'ouverture en 2007 du parc naturel marin d'Iroise a été l'aboutissement de cet intérêt, augurant d'une meilleure préservation et gestion de la faune et de la flore de ce patrimoine naturel.

3 Caractéristiques environnementales de la zone intertidale

La zone intertidale, également appelée zone de balancement des marées ou estran, est la zone située entre les limites des marées hautes et basse de vives-eaux extrêmes (coefficient 120). Cette zone, considérée comme marine, marque la transition entre les écosystèmes terrestres et strictement marins et est donc influencée par des pressions environnementales inhérentes à ces deux types de milieu.

Les organismes des estrans rocheux sont exposés à un large éventail de facteurs abiotiques (physiques, chimiques) et biotique. Ceux-ci se répartissent classiquement en deux groupes : d'une part les facteurs liés à l'alternance immersion / émergence, comme la dessiccation, la température, la lumière et la salinité, et d'autre part les facteurs indépendants de la marée, principalement l'exposition aux vagues. Les zones intertidales sont d'ailleurs classées selon trois groupes en fonction de l'influence prépondérante de la marée ou de l'exposition aux vagues (Bird et al., 2013) : les estrans déterminés par la marée, les estrans déterminés par les vagues et enfin les estrans déterminés à la fois par la marée et par les vagues.

3.1 Facteurs environnementaux liés à l'alternance immersion / émergence

Dessiccation

La résistance à la dessiccation est considérée comme l'un des facteurs principaux conditionnant l'existence d'une zonation verticale sur les estrans rocheux (Contreras-Porcia et al., 2017). Plus la position de l'organisme sera haute sur l'estran, plus la pression de dessiccation sera importante. Cet effet sera plus fort en période estivale et il peut être intensifié par des vents violents et des températures élevées (Bertness et al., 2006). De nombreux gastéropodes ont développé des adaptations pour résister à la dessiccation comme la présence d'opercules limitant les pertes d'eau, ou des comportements de fuite vers des endroits plus humides. Chez les grandes algues brunes, la tolérance à la dessiccation est plus élevée chez les espèces situées en haut d'estran que chez celles du bas d'estran (Dring and Brown, 1982). Cette tolérance s'explique en partie par l'épaisseur des parois, mais également par les propriétés chimiques de ces parois (Kloareg and Quatrano, 1988). La réduction de la taille des organismes est aussi une adaptation à la dessiccation (Schagerl and Möstl, 2011)

Température

En zone intertidale, les variations de température sont à considérer aussi bien dans l'eau que dans l'air. La température de l'eau dans les zones intertidales dominées par les macroalgues varie assez peu au sein d'une même saison. Ainsi, dans la zone étudiée dans ce travail de thèse, *i.e.* entre Trégunc au Sud et Sibiril au Nord, la température a oscillé entre 13,9 et 15,5 °C en automne 2017, entre 9,9 et 10,9 °C en hiver 2017, entre 10,0 et 11,1 °C au printemps 2018 et entre 16,1 et 21,1 °C en été 2018 (données obtenues par sondes Mini-Diver, *cf.* ci-après).

Les températures de l'air vont, au contraire, présenter de plus grandes variations quotidiennes et saisonnières : pour l'année 2018, les valeurs extrêmes de température pour la station Brest-Guipavas ont varié entre -6,7 °C le 28 Février et 30,3 °C le 5 Août 2018 (infoclimat.fr). Par ailleurs, des changements thermiques vont exister à différentes échelles temporelles. À l'échelle d'une journée, en été, les organismes soumis à la marée peuvent subir des variations de température brutales sur de courtes périodes : par exemple, pour le 5 Août 2018, les organismes sont passés d'une eau à 16,1 °C à marée haute (11h30) à une température de l'air de 30,3 °C au plus chaud de la journée (15h), soit un bond de 14,2 °C en 3h30. A micro échelle, les températures peuvent atteindre des niveaux bien plus élevés sur l'estran au cours de l'été. Ainsi des enregistrements réalisés à proximité immédiate du substrat dans le goulet de Brest ont montré des températures dépassant les 43°C (Chapperon et al., 2016).

Pour résister aux variations de température, la plupart des organismes vagiles vont se réfugier lors des marées basses dans les anfractuosités ou vivre sous les algues brunes afin de profiter du couvert végétal (Hawkins and Hartnoll, 1983). Malgré une bonne capacité de résistance des Fucales, des températures aériennes extrêmes semblent affecter leur survie. En effet, certaines espèces du haut de l'estran accumulent des composés phénoliques en réponse à une augmentation de la température aérienne (Connan et al., 2007). De plus, des périodes estivales présentant des températures aériennes anormalement élevées semblent endommager les thalles et réduire la couverture d'un certain nombre de Fucales sur les îles britanniques (Hawkins and Hartnoll, 1985; Mieszkowska et al., 2020). De telles anomalies auraient pu entraîner la disparition de population de *Fucus serratus* Linnaeus en Galice (Bárbara I., Universidade da Coruña, *comm. pers.*) ou le déclin de *Fucus spiralis* Linnaeus sur l'estran de Porspoder (*cf.* Chapitre 1 partie 1).

Lumière

La qualité et l'intensité lumineuse présentent des variations journalières et saisonnières. La lumière solaire, bien qu'essentielle à la croissance des macroalgues du fait de la photosynthèse, peut avoir des effets néfastes sur celles-ci en cas de trop forte intensité et quand l'exposition aux UVs est trop importante (Bischof et al., 2006). Ce problème apparaît lors de l'émersion, lorsque ces organismes, au départ aquatiques, ne sont plus protégés par la filtration des radiations dans la colonne d'eau. Pour se protéger, les macroalgues synthétisent différents métabolites photo-protecteurs comme les phlorotannins ou les xanthophylles chez les algues

brunes (Pavia et al., 1997; Creis et al., 2018) ou les acides aminés de type mycosporine chez les algues rouges (Karsten et al., 1998; Lalegerie et al., 2019).

Salinité

Sur l'estran, il y a peu de variations de la salinité en raison du brassage régulier (voir ci-après). Les variations de salinité y sont donc liées pour l'essentiel aux conditions d'émersion. D'une part, l'évaporation de l'eau de mer qui aboutit à une dessiccation tend à augmenter graduellement la concentration en sel de l'eau de mer autour des algues. Celles-ci résistent relativement bien à l'hypersalinité même si localement leur activité biologique peut être temporairement perturbée. À l'inverse, des dessalures peuvent être dues à la pluie et à des écoulements d'eau douces. Les espèces adaptées à une exposition directe à la dessalure peuvent y résister par une morphologie particulière par exemple la gouttière des thalles de *Pelvetia canaliculata* (Linnaeus) Decaisne & Thuret, grâce à des parois cellulaires jouant le rôle de barrières hydriques et ioniques, ou par leur capacité à ajuster leur contenu cellulaire en composés osmorégulateurs (Lüning, 1990). Ce sont des espèces ayant une organisation plus simple et considérée comme ubiquiste *Porphyra*, *Ulva*, *Cladophora* (Zaneveld, 1969) ou *Grateloupia turuturu* Yamada (Simon et al., 1999) qui vont tolérer les plus fortes variations de salinité.

Hydrodynamisme

Un hydrodynamisme important peut augmenter l'aire de répartition des organismes vers le haut de l'estran grâce aux embruns (Lewis, 1964). Ses effets plus généraux seront explicités dans la section 4 qui lui est entièrement dédiée.

Facteurs biotiques

L'extension d'une espèce à un niveau donné de l'estran est limitée vers le haut, par les facteurs physiques cités ci-dessus, et vers le bas, par la compétition avec d'autres espèces (Schonbeck and Norton, 1978). La limitation de l'aire de répartition vers le haut de la zone intertidale est également due à la compétition pour l'espace et la lumière, en particulier pour les espèces remontant des bas niveaux (Hawkins and Hartnoll, 1985). La pression de broutage module également l'expansion verticale de nombreuses espèces (Underwood and Jernakoff, 1984).

3.2 Facteurs indépendants de l'alternance immersion / émerision

Substrat

Différents types de substrat peuvent être retrouvés en zone intertidale, allant des substrats meubles aux substrats durs. Ce sont ces derniers qui permettent le développement des macroalgues et qui nous intéressent dans cette étude. Deux grands types d'estrans à substrat dur peuvent être distingués dans l'Atlantique Nord-Est: les estrans avec de la roche en place, encore appelée roche-mère affleurante (Connan, 2004), et les champs de blocs (Le Hir, 2002; Bernard, 2012). Ces deux types d'estrans sont globalement dominés par des Fucaceae mais ils présentent des biocénoses associées très différentes. Souvent négligé ou oublié, un troisième type d'estran, les estrans rocheux ensablés permettent le développement de communautés particulières, a fait l'objet de quelques études récentes (Díaz-Tapia et al., 2013; Lemesle, 2015). Des mouvements de sable réguliers y conditionnent la disponibilité en substrat pour les algues (Stagnol et al., 2013) mais également l'identité des espèces présentes. Ainsi, les communautés peuvent être caractérisées par de nombreuses algues rouges, par des espèces annuelles et des Sargassaceae, toutes relativement adaptées à un enfouissement partiel dans les substrats meubles.

Paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau

Ces paramètres sont déterminés en priorité par le climat (qualité et quantité de lumière, température notamment) et l'appartenance des masses d'eau côtières à des provinces biogéographiques déterminées (pour la Bretagne, voir ci-dessus). Le pH et la salinité restent stables dans la colonne d'eau au cours de l'année, à 8.3 – 8.4 et 34, respectivement, sauf en cas d'apports estuariens ou à proximité de la phase d'émerision (Lüning, 1990). On observe de faibles variations de la température dans la colonne d'eau à une échelle temporelle courte (jour – mois), sauf, là aussi, lorsque la hauteur d'eau est réduite en cours de marée. Les concentrations en sels nutritifs nécessaires à la croissance des macroalgues (substances azotées et phosphorées) varient de façon lente et saisonnière, sauf en cas d'apports telluriques et d'eutrophisation d'origine anthropique (Lemesle, 2015). La pénétration de la lumière, déjà évoquée ci-dessus, et la turbidité vont également conditionner le développement des communautés intertidales et subtidales en modulant la disponibilité en énergie lumineuse des macroalgues. Signalons que plusieurs de ces paramètres sont susceptibles d'être affectés par le changement climatique global, notamment la température, quoique de façon atténuée par rapport aux variations des facteurs environnementaux à l'émerision (Mieszkowska et al., 2020).

3.3 Zonation verticale

Définition des étages

Le littoral est organisé verticalement en plusieurs zones bathymétriques, aussi appelées étages (Michez et al., 2019), qui sont définies par des caractéristiques écologiques particulières, et où se développe un cortège d'espèces adaptées formant des zones biologiques ou « bio-bands » (Figure 6).

Les limites des différents étages sont toujours sujets à discussion. Elles sont globalement définies, soit par la distribution de taxa caractéristiques soit par la localisation des différents niveaux de vives-eaux ou de mortes-eaux (Floc'h, 1964). Ces niveaux varient toutefois en fonction du site et des phénomènes de surcote et de décote de marée. On définira donc dans cette étude :

- l'étage supralittoral (ou supratidal) n'est recouvert qu'exceptionnellement lors des plus hautes mers astronomiques (coefficient 120), les organismes qui y vivent supportent ou exigent une émergence quasi-continue.
- l'étage médiolittoral (ou intertidal) est la zone qui est caractérisée par l'alternance des marées, où se développent des organismes qui supportent ou exigent une succession fréquente de périodes d'émergence et d'immersion.
- l'étage infralittoral (ou subtidal) présente comme limite supérieure la zone qui n'est découverte que de façon exceptionnelle lors des plus hautes mers astronomiques (coefficient 120), et comme limite inférieure, la zone où les grandes Laminariales et les Zosteraceae peuvent survivre. Les organismes qui y vivent supportent ou exigent une immersion quasi-continue.

Par ailleurs, au-delà, l'étage circalittoral peut être défini en profondeur par la zone à partir de laquelle les laminaires sont absentes et où seules quelques macroalgues sciaphiles se développent (Derrien-Courtel, 2008; Bajjouk et al., 2011).

En milieu rocheux, la zone supratidale se situe au-dessus des populations de lichens noirs encroûtant *Verrucaria* / *Hydropunctaria*. Les organismes situés à ce niveau subissent l'effet des embruns et, des chocs thermiques, lumineux et salins. Les producteurs primaires y sont principalement des lichens. Quelques genres de macroalgues aériennes et des végétaux supérieurs halophiles y sont également présents. La zone intertidale rocheuse est caractérisée

principalement par des organismes sessiles adaptés aux successions de période d’immersion et d’émersion et dont la distribution horizontale dépend partiellement de l’exposition à l’hydrodynamisme (voir détails dans la section dédié). Globalement, dans les zones abritées, des biomasses importantes de Fucales sont présentes, plutôt représentées par la famille des Fucaceae en Atlantique (Neiva et al., 2016). Les zones plus exposées aux vagues vont, au contraire, être colonisées principalement par de la faune sessile telle que les balanes ou les moules. Une faune vagile diversifiée s’y développe, comme des Gastéropodes, des Chitons, des Crustacés, des Poissons ou des Echinodermes. La zone subtidale montre quant à elle une forte abondance en algues brunes de grande taille dans les zones tempérées, surtout représentées par les Laminaires en Atlantique Nord-Est (Araújo et al., 2016). S’y associe une large gamme d’espèces d’algues rouges. En profondeur, la disponibilité en lumière y devient rapidement le facteur limitant principal pour les macroalgues.

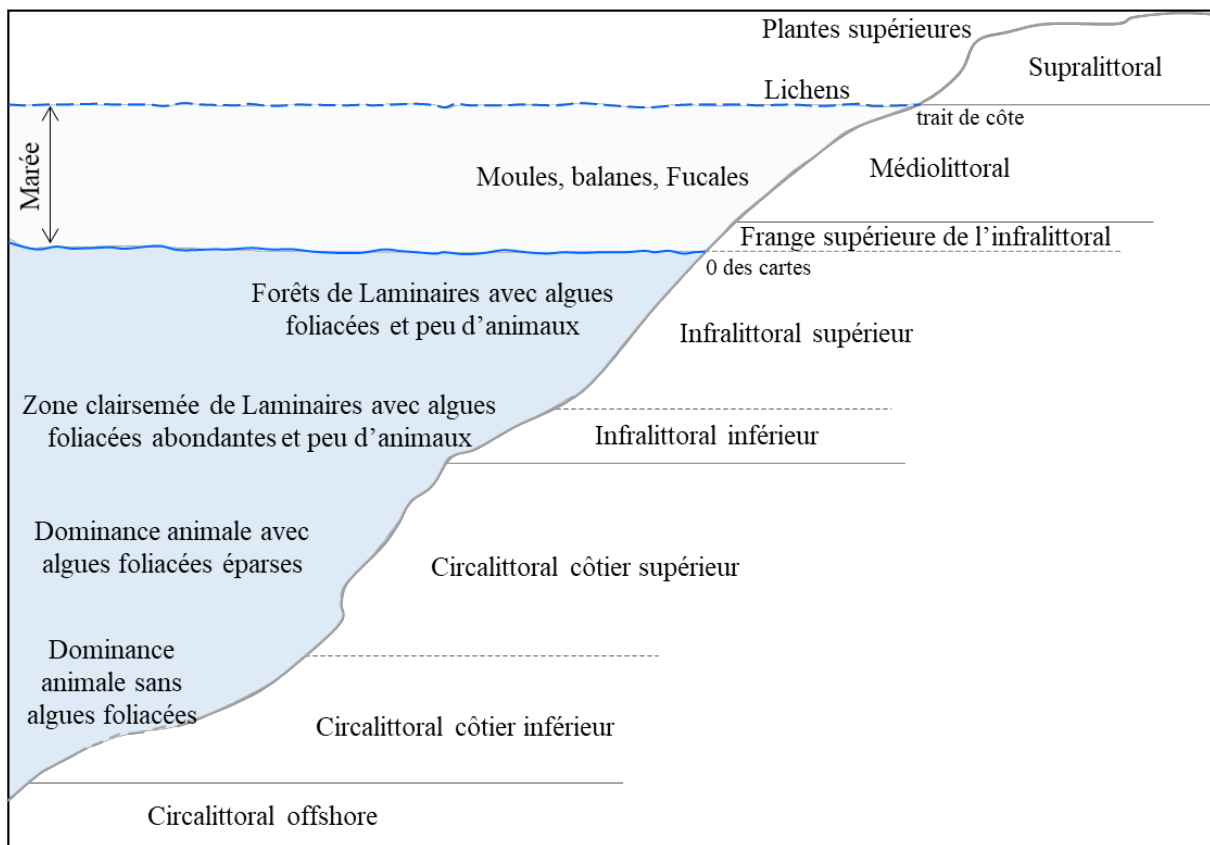


Figure 6 : Profil d’un estran rocheux et d’un fond marin montrant l’étagement des zones biologiques (modifié de Hiscock, 1996).

Estrans rocheux dominés par les macroalgues

En conséquence des différents facteurs liés à l'alternance émergence / immersion, la zone intertidale s'est organisée selon une succession de différentes communautés macroalgales. Une particularité des estrans bretons est l'étagement des communautés de macroalgues qui peuvent être couramment au nombre de six (Figure 7), là où on considère souvent moins de 6 communautés ailleurs dans le monde (Mathieson and Nienhuis, 1991). Cet étagement a été représenté graphiquement par Floc'h (1964), qui en a défini également les limites altitudinales (Floc'h, 1970). On reprendra ces limites altitudinales, correspondant assez précisément à la zone géographique considérée dans cette thèse, dans la description faite ci-dessous,

En Bretagne, la communauté la plus haute de l'estran peut se développer entre 5,5 et 8,4 m au-dessus du zéro des cartes, et est dominée par la Fucaceae de petite taille *Pelvetia canaliculata*. Cette communauté est caractérisée par une très faible diversité, se limitant couramment à la Fucale dominante, souvent associée au lichen noir *Hydropunctaria maura* (Wahlenberg) Gueidan & Thüs. Des tapis de *Catenella caespitosa* (Withering) L. M. Irvine inféodés à la présence d'anfractuosités ou de thalles de *P. canaliculata*, ainsi que l'algue rouge encroûtante *Hildenbrandia rubra* (Sommerfelt) Meneghini, sont également retrouvés.

La deuxième communauté en descendant s'étend entre 5,0 et 7,2 m et est co-dominée par *Fucus spiralis* et *Fucus guiryi* Zardi, Nicastro, E. S. Serrão & G. A. Pearson¹. Ces Fucaceae de taille encore modeste (une trentaine de cm contre une quinzaine pour *P. canaliculata*) abritent les mêmes espèces de macroalgues que dans la communauté précédente, plus quelques algues rouges qui peuvent remonter de leurs niveaux habituels et qui présentent également des tailles réduites (*Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis, *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry).

¹ Cette espèce décrite en 2011 par Zardi et al. se différencie de *F. spiralis* par la présence d'une marge stérile sur les réceptacles et par une ramification monopodiale (dichotome chez *F. spiralis*). Aux vues des difficultés à différencier les espèces, variétés et formes de *Fucus* spp. de petites tailles ou sans réceptacles, les individus non typiques se développant à ce niveau ont été regroupés dans cette étude sous le nom de *F. spiralis*.

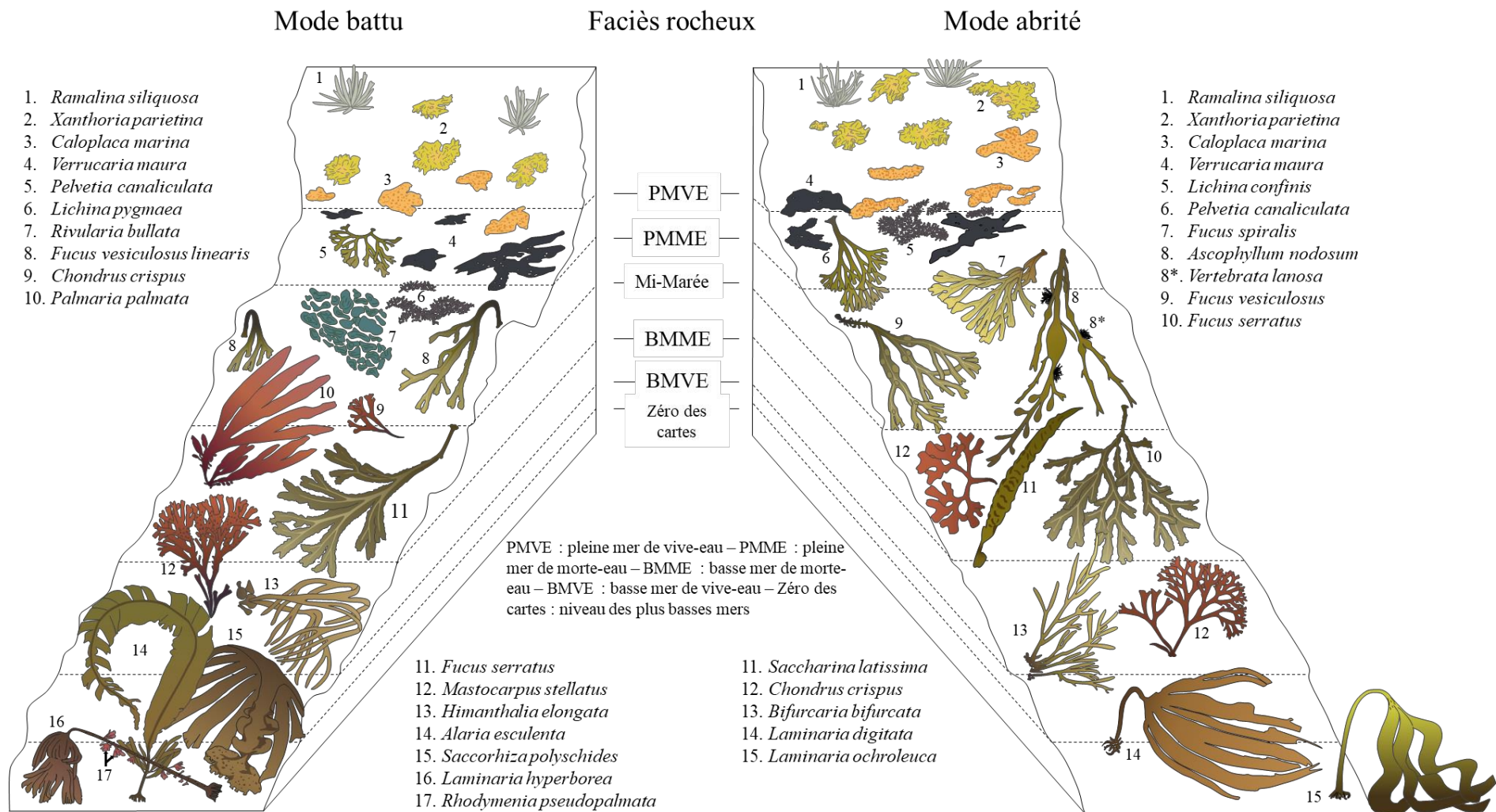


Figure 7 : Etagement d'un estran rocheux breton selon le mode d'exposition aux vagues (adapté de Flocc'h, 1964; modifié de Cabioc'h et al., 2014).

La troisième communauté s'étend entre 2,2 et 7,0 m et présente une co-dominance de deux espèces de Fucaceae, *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis et *Fucus vesiculosus* Linnaeus. C'est la communauté typique du milieu de la zone intertidale. Les deux algues brunes structurantes sont régulièrement opposées en fonction de leurs capacités à résister à l'hydrodynamisme, avec des champs d'*Ascophyllum* typiques des estrans abrités et des pieds de *Fucus vesiculosus* var. *linearis* (Hudson) Kützinger (ex- var. *evesiculosus* Cotton) associés aux *Rivularia bullata* Berkeley ex Bornet & Flahault saisonniers qui se développent sur des roches très exposées aux vagues. De nombreuses espèces de macroalgues profitent de l'abri fourni par les lanières d'*A. nodosum* ou sous les frondes de *F. vesiculosus* comme *Cladophora rupestris rupestris* (Linnaeus) Kützinger, *Lomentaria articulata* (Hudson) Lyngbye, *Phymatolithon lenormandii* (Areschoug) W. H. Adey.

La quatrième communauté se situe entre 1,7 et 5,1 m et est dominée par *Fucus serratus*. Contrairement à la communauté précédente, *F. serratus* est adaptée à différents modes d'exposition, l'hydrodynamisme étant toutefois relativement atténuée dans ces bas niveaux. Dans les milieux abrités, notamment les zones d'écoulement, la laminaire *Saccharina latissima* (Linnaeus) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl & G. W. Saunders peut co-dominer avec *F. serratus*, surtout lorsque le substrat est plus ou moins ensablé. La communauté est également caractérisée par une grande diversité d'algues rouges qui peuvent présenter de fortes abondances et plus particulièrement par les deux carraghénophytes *Chondrus crispus* Stackhouse et *Mastocarpus stellatus*. Ces Rhodophyta peuvent éventuellement remplacer *F. serratus* en tant qu'espèces dominantes.

La cinquième communauté s'étale entre 0 et 3,8 m et est caractérisée par les deux Fucales *Himantalia elongata* (Linnaeus) S. F. Gray et *Bifurcaria bifurcata* R. Ross. *H. elongata* qui préfère les zones battues, est une algue présentant une base pérenne de quelques centimètres en forme de cupule stipitée sur laquelle se développent à partir de la fin de l'hiver des réceptacles sous forme de lanières ramifiées de façon dichotome qui peuvent dépasser plus de 4 m en été. *B. bifurcata* quant à elle, croît davantage dans les zones plus abritées en formant des tapis d'une trentaine de centimètres de hauteur, pouvant être très denses et agglomérer le sédiment. Cette communauté est reconnue pour la grande diversité macroalgale qu'elle va héberger (Connan, 2004), qui comprend des espèces subtidales qui remontent et des espèces typiquement intertidales qui vont s'étendre vers le bas de l'estran.

Enfin, la communauté située le plus bas sur l'estran, à un niveau dénommé frange infralittorale par quelques auteurs, est dominée par les laminaires notamment *Laminaria digitata*. Cette communauté peut exister jusqu'à 1,8 m au-dessus du zéro hydrographique et s'étend jusqu'à plus de 10 m de profondeur (Piriou et al., 1987; Derrien-Courtel, 2008). Les laminaires *in extenso* présentent un gradient selon l'exposition aux vagues, avec les sites les plus battus dominés par *Alaria esculenta*, puis par l'espèce annuelle *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batters. Dans les zones les plus abritées, *Laminaria ochroleuca* Bachelot de la Pylaie et *S. latissima* apparaissent comme les espèces les mieux adaptées, en compétition toutefois avec *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar introduite dans les années 1980, et qui s'accommode également de biotopes abrités. *Laminaria hyperborea* est ponctuellement retrouvée dans la communauté à *L. digitata*, mais elle a une affinité très clairement subtidale. La partie haute de cette communauté accessible seulement aux grandes marées présente, comme la précédente, une grande diversité macroalgale.

4. L'hydrodynamisme et ses effets sur les communautés

4.1 Définition de l'hydrodynamisme

L'hydrodynamisme ou l'hydrodynamique est un terme général décrivant l'étude des fluides en mouvement et qui intègre plusieurs mécanismes physiques. Au sein des écosystèmes côtiers, l'hydrodynamisme se manifeste principalement par les vagues et la houle, les marées et les courants. Ces phénomènes relativement complexes sont ici présentés de façon simplifiée d'où certaines approximations volontaires. Des informations plus complètes sur la physique de la houle et des vagues sont disponibles dans les ouvrages suivants (Wright et al., 1999; Svendsen, 2006; Holthuijsen, 2010; Denny, 2014).

Les oscillations de surface

Les vagues et les marées sont des phénomènes hydrodynamiques naturels communs dans les mers et océans autour du monde. Bien que de nombreux types d'ondes existent à la surface des océans (Figure 8), les vagues et les marées sont les plus étudiées et les mieux décrites aujourd'hui. Ces ondes mécaniques provoquent des perturbations à la surface de l'eau et répondent à des équations physiques similaires. Cependant leur genèse est différente : les vagues et la houle sont formées principalement par l'agitation de la surface de l'océan par le vent, alors que les marées ont une origine astronomique.

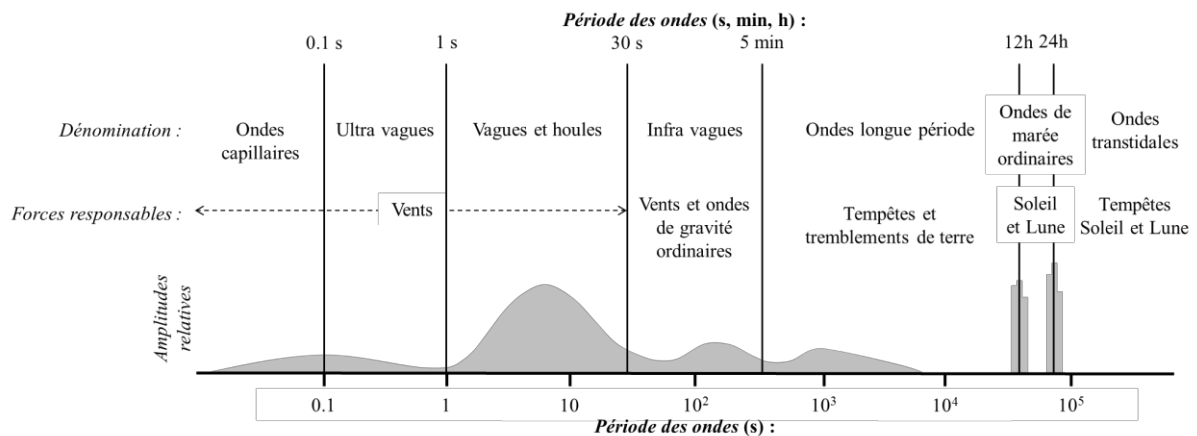


Figure 8 : Classification et dénomination des ondes selon leur période incluant les forces responsables de leur génération. L’amplitude relative est indiquée par la courbe (adapté de Munk (1951))

Les vagues

Les vagues constituent un des phénomènes naturels parmi les plus communs de la planète, dont 71% de la surface sont occupés par les océans (Schwartz, 2005). Bien qu’étant parfois éphémères, elles peuvent se déplacer sur d’énormes distances sous forme de houle. Elles libèrent $2,5 \cdot 10^9$ kW d’énergie chaque année sur les littoraux du monde, ce qui représente plus de la moitié de l’énergie totale délivrée en zone côtière (Inman and Brush, 1973).

Le vent est le facteur principal de génération des vagues. Au large, les frottements du vent vont créer des agitations à la surface de l’eau, que l’on nomme « mer du vent » (wind waves). Cet état défini comme chaotique est caractérisé par de nombreuses oscillations désordonnées, créant une surface du fluide irrégulière et donc difficile à décrire de façon physique.

La houle (swell) est directement issue de la mer du vent. Elle résulte de l’organisation de ces déplacements désordonnés une fois que le vent cesse d’interagir. La houle va se déplacer dans le sens initial du vent. Houle et vague sont pratiquement synonymes, on parlera davantage de « houle » pour définir les ondes au large, alors que le terme « vague » détermine les ondes proches de la côte, voire en cours de déferlement.

La houle est caractérisée par divers paramètres (Figure 9), tels que la hauteur H (distance de la crête à un creux), la profondeur D (distance entre le fond et le niveau moyen), la longueur d’onde λ (distance entre deux crêtes). La hauteur de la houle dépend de l’intensité du vent et de la durée durant laquelle il a soufflé ainsi que de la distance disponible sans obstacle (fetch).

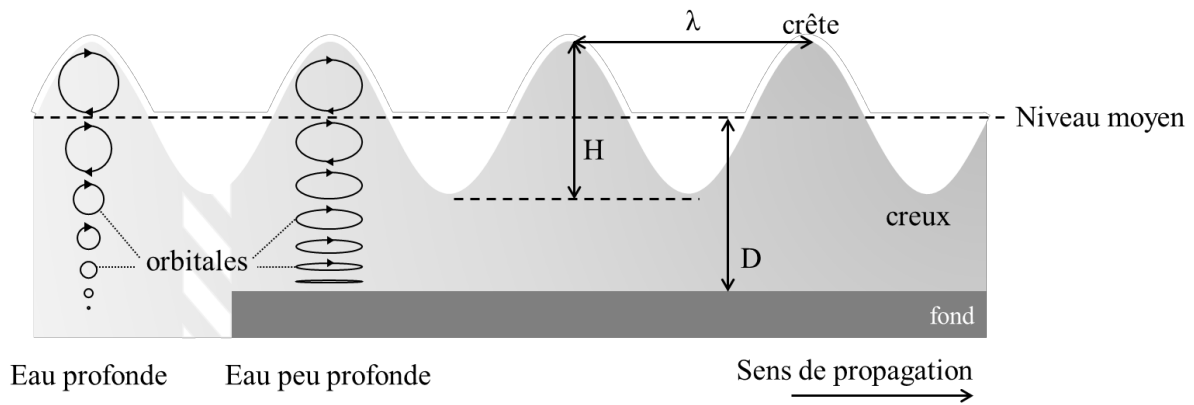


Figure 9 : Représentation schématique de la houle. λ = longueur d’onde, H = hauteur, D = profondeur. Les orbitales sont représentée selon des conditions d’eau profonde, et d’eau peu profonde.

On définit la période T comme étant la durée entre deux crêtes et la célérité C , ou vitesse de propagation de l’onde, suivant l’équation :

$$C = \lambda / T$$

La cambrure de la vague g se définit selon l’équation :

$$g = H / \lambda$$

En se rapprochant de la côte, la profondeur (D) diminue, ce qui réduit la célérité de la vague (C) alors qu’elle va conserver une période similaire (T). On observe donc une longueur d’onde (λ) plus faible. Plus trivialement, les vagues vont « gonfler » dans une zone appelée zone de levée. Cette réduction de la longueur d’onde va induire une cambrure (g) plus importante. Lorsque la cambrure est trop importante, la vague est instable et déferle. Le déferlement met en œuvre des forces de pression dans le sens de propagation de la vague.

La hauteur de vague significative (H_s ou $H_{1/3}$) est définie comme la moyenne des hauteurs de vagues les plus importantes. Ces hauteurs sont d’abord classées dans un ordre croissant, et le tiers supérieur est sélectionné pour calculer H_s . Cette valeur est reconnue en ingénierie maritime comme étant très largement représentative des impacts sur les ouvrages. H_s est également une des valeurs principalement utilisées pour définir l’intensité d’exposition aux vagues en zone côtière (Bird et al., 2013).

Les vagues impliquent un mouvement orbital aux particules d’eau, mouvement qui sera circulaire en eau profonde et elliptique en eau peu profonde (Figure 9). Les vitesses orbitales

correspondantes sont à l'origine de forces comme les contraintes de cisaillement (shear stress), dépendant de la rugosité du fond, et les forces de trainée (drag), dépendant des caractéristiques des organismes vivant sur le fond comme les macroalgues (taille, morphologie, flexibilité) (Chapalain and Boucher, 2020).

La marée

Les marées sont des mouvements d'eaux liés, d'une part au positionnement des corps célestes, en particulier la Lune et le Soleil et, d'autre part aux forces générées par la rotation de la Terre. La Lune en particulier va exercer une force d'attraction plus ou moins importante sur les masses d'eau selon la distance à laquelle elle se situe de la Terre. Cela va induire des ondes de marées plus ou moins importantes (Figure 10).

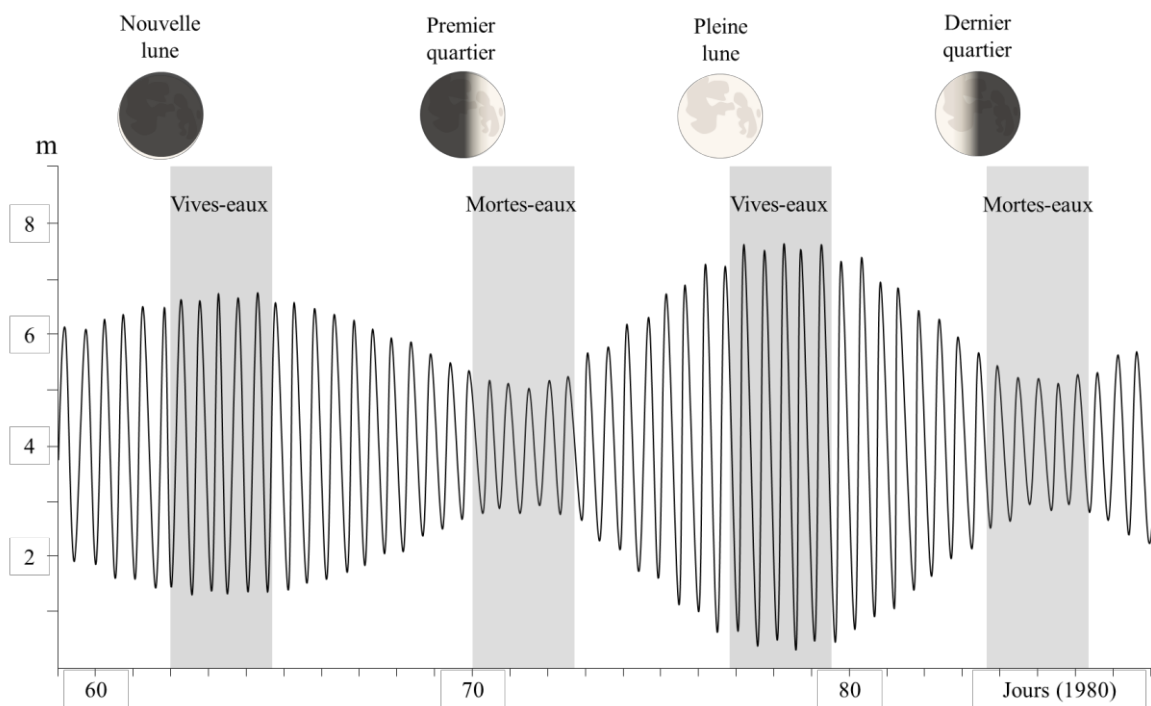


Figure 10 : Exemple de succession de marées semi-diurnes durant un cycle lunaire : variation de la hauteur d'eau observée à Brest lors du mois de mars 1980 (adapté des données SHOM).

Ainsi, les marées de vives-eaux correspondant aux amplitudes les plus importantes et surviennent lors des nouvelles lunes et des pleines lunes, *i.e.* quand les trois astres sont alignés sur le même axe (phénomène de syzygie) (Figure 11). Les mortes-eaux quant à elles surviennent lors des premiers et derniers quartiers lunaires, quand l'axe Terre – Lune forme un angle droit

avec l'axe Terre – Soleil (phénomène de quadrature). En Atlantique, les marées sont dites semi-diurnes, c'est-à-dire que deux marées hautes et deux marées basses se manifestent par jour.

Les courants

Les courants sont des mouvements d'eau cycliques que l'on distingue en deux catégories, les courants côtiers et les courants globaux (océaniques). Les courants côtiers sont modifiés par la topographie du fond et ils peuvent impacter fortement les écosystèmes (Barry and Dayton, 1991). Dans la zone d'étude considérée, ils sont principalement liés à la marée et atteignent des vitesses maximales vers la mi-marée (3 heures avant ou après l'étale), vitesses qui sont accentuées par de forts coefficients. Cependant, la plupart des données concernant les vitesses de courant à petite échelle proviennent des fonds côtiers proches, mais pas des estrans rocheux eux-mêmes (*e.g.* Guillou and Thiébot, 2016). Les grandeurs classiques rencontrées en Bretagne oscillent entre 1 et 4 nœuds et peuvent atteindre localement 9 nœuds.

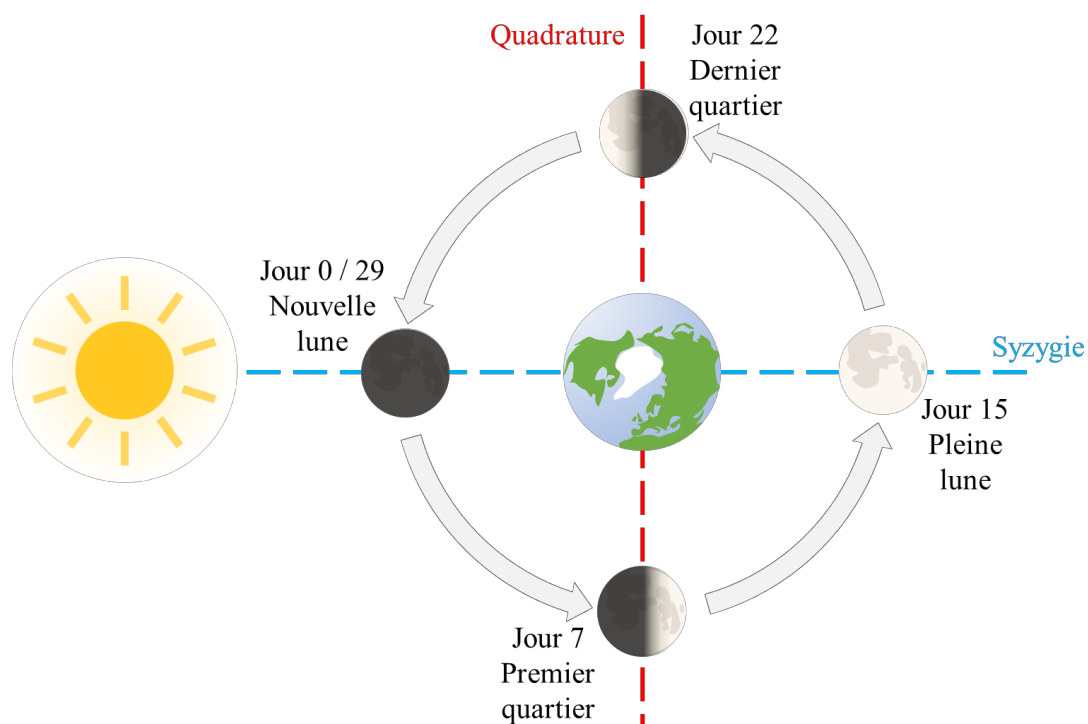


Figure 11 : Cycle lunaire, les marées de vives-eaux sont observées lors des syzygies (axe bleu) et les marées de mortes-eaux lors des quadratures entre la Lune et le Soleil (axe rouge).

4.2 Mesurer l'hydrodynamisme

Étant un facteur environnemental à plusieurs composantes, l'hydrodynamisme est difficile à appréhender dans sa totalité et nécessite plusieurs types de mesure complémentaires.

C'est la raison pour laquelle des estimateurs (proxies) plus ou moins intégratifs ont été développés (Denny, 2014).

Les différentes techniques présentées dans cette section sont destinées à donner une évaluation quantitative et / ou qualitative de différents paramètres de l'hydrodynamisme sur le terrain. Il ne sera pas question de décrire ici les méthodes développées pour tester les effets de l'hydrodynamisme en conditions contrôlées (bassins, cuves).

4.2.1 Quantifications visuelles

a) L'observation visuelle directe

Originellement, la mesure de l'hydrodynamisme a probablement été basée sur l'observation directe de la mer. Cette méthode de quantification relative de la hauteur des vagues est simple, directe, universelle et gratuite. De nombreux biais de mesure sont toutefois à considérer, qu'ils soient liés à l'observateur et à son expérience ou à des éléments naturels comme les variations de lumière ou la période de l'année (Holthuijsen, 2010). Néanmoins, cette méthode permet de qualifier l'exposition de sites lors de prospections et d'obtenir des données initiales.

b) Les échelles biologiques

Les échelles biologiques sont des outils empiriques utilisés pour qualifier le mode d'exposition d'un site aux vagues en fonction de la présence ou de l'absence de certains organismes caractéristiques. En effet certains taxa, espèces ou variétés sont réputés typiques d'environnements abrités ou battus. Plus largement, à la dominance de la faune sessile est couramment associée le caractère exposé d'un site alors que des densités importantes de macroalgues sont plus caractéristiques d'un mode abrité.

La première échelle biologique a été proposée par Ballantine (1961) pour les estrans à proximité de Dale dans le Sud-Ouest du Pays de Galles (Figure 12). Cette échelle décrit 8 niveaux d'exposition aux vagues selon l'abondance de 8 taxa (faune et flore). Depuis, de nombreuses autres échelles ont été créées autour du monde (Lüning, 1990; Knox, 2000), intégrant entre 2 et 10 niveaux d'exposition (e.g. Floc'h, 1964; Lewis, 1964; Dalby et al., 1978; Munda, 1978). Ces échelles, de par leur aspect pratique, sont toujours largement utilisées pour qualifier le mode d'exposition dans de nombreuses études (exemple dans la Figure 13, issue de Coppejans, 1995).

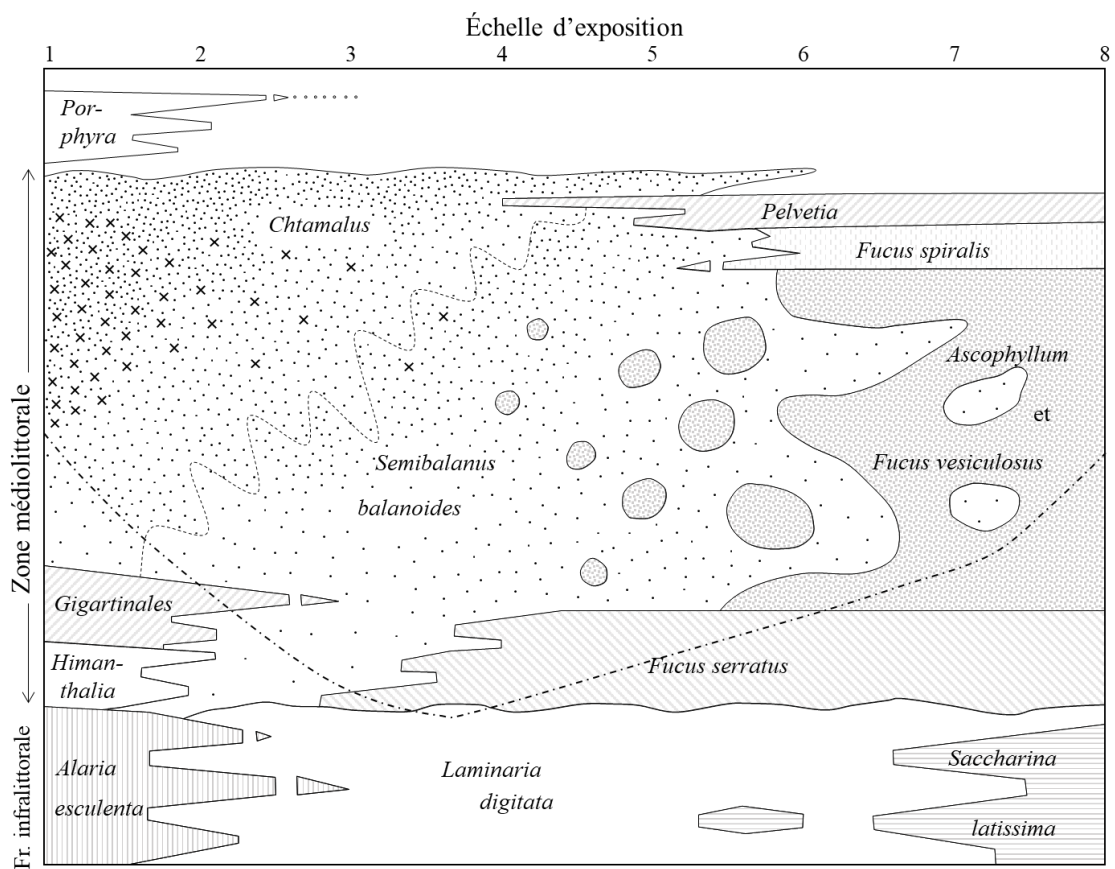


Figure 12 : Échelle de Ballantine présentant les changements de distribution et de zonation des balanes et des algues selon l'exposition. L'échelle est basée sur les estrans de la région de Dale, dans le Pembrokeshire, à l'exception de la portion de côte extrêmement abritée. Échelle verticale selon le schéma universel de Stephenson (Stephenson and Stephenson, 1949). A l'horizontale, échelle d'exposition (régime abrité à droite) avec les aires approximatives correspondant aux taxa indicateurs. — · = *Fucus vesiculosus* f. *linearis*. × = limite supérieure des « Corallines » (adapté de Ballantine (1961)).

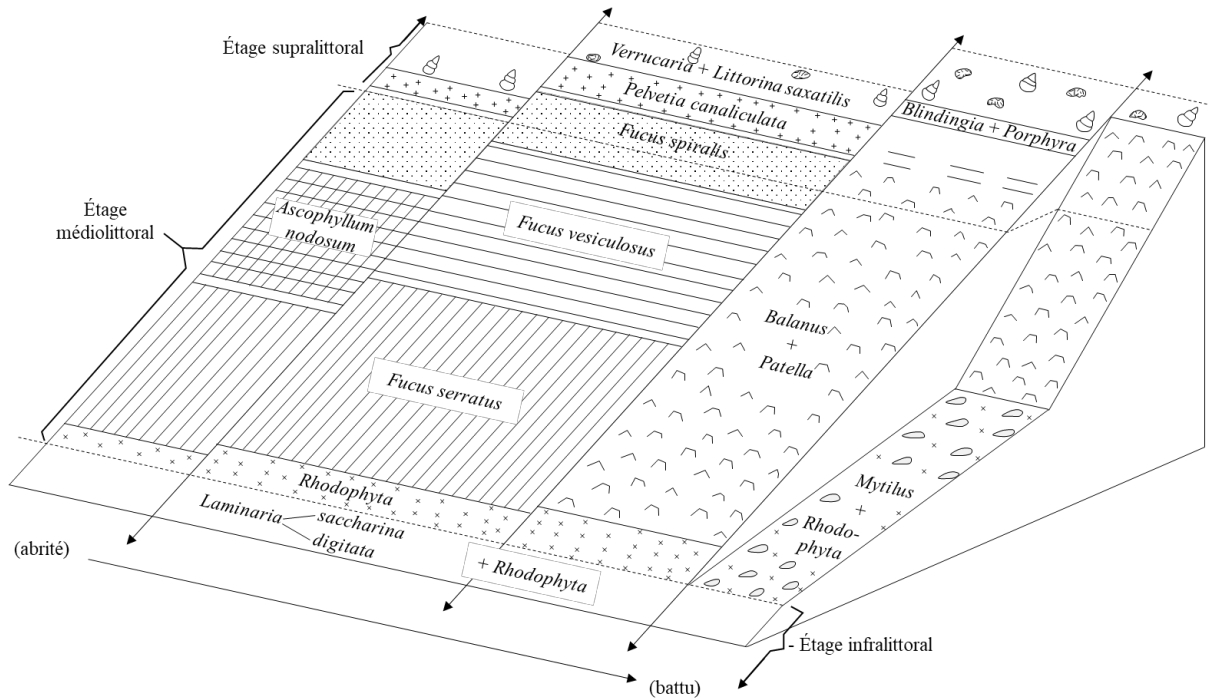


Figure 13 : Exemple d'échelle biologique présentant 4 niveaux d'exposition pour les estrans du Nord de la France / Belgique adaptée de Coppejans (1995)

4.2.2 Mesures physiques *in situ*

a) Dynamomètres

Les premières mesures *in situ* ont été effectuées grâce à des dynamomètres fabriqués de façon artisanale, qui estimaient la force des vagues par le déplacement de poids (Jones and Demetropoulos, 1968), de colliers de serrage (Palumbi, 1984), voire des colliers et de ressorts associés (Fuji, 1988). Ces dispositifs ont permis de quantifier de façon assez précise la force maximale de l'hydrodynamisme en zone intertidale et ainsi d'affiner les observations réalisées par les échelles biologiques. Ces dynamomètres ont depuis été simplifiés et améliorés par M. W. Denny et ses collègues, et sont toujours utilisés dans les études des estrans rocheux (Bell and Denny, 1994; Denny and Wethey, 2001; O'Donnell and Denny, 2008; Jensen and Denny, 2016). Toutes les explications pour créer soi-même son propre dynamomètre sont par ailleurs fournies sur le site dennylab.stanford.edu.

b) Blocs de plâtre

Les blocs de plâtre (clod cards) sont utilisés pour caractériser l'hydrodynamisme à coût réduit (Doty, 1971; Bertness et al., 2002; Hart et al., 2002). Ils sont en effet fabriqués par

moulages de cubes / sphères en plâtre. Une fois sec, le bloc est pesé et déployé sur la zone à étudier. Dès l'expérience achevée, le bloc est retiré et est de nouveau pesé pour estimer la masse de plâtre dissout. Cette masse perdue permet d'estimer l'hydrodynamisme subi en un point précis. Les clod cards ont l'avantage d'être intégratifs et prennent aussi bien en compte les effets de l'action des vagues que ceux des courants. Les valeurs obtenues ne permettent malgré tout qu'une analyse globale et somme toute relative entre les différents blocs disposés sur le site ou entre différents sites.

c) Bouées

Les bouées sont généralement situées en pleine eau et possèdent habituellement tout un panel d'instrumentation permettant d'enregistrer diverses informations sur l'environnement côtier (e.g. houlographe des Pierres Noires, bouée SOMLIT, bouée MAREL-Iroise). Des mesures de hauteur de vagues obtenues par des bouées sont utilisées depuis de nombreuses années pour caractériser l'hydrodynamisme (Thomas, 1983; Holthuijsen and Herbers, 1986). Ces données ont ensuite été utilisées pour caractériser l'exposition d'estrans rocheux aux vagues (Underwood and Jernakoff, 1984). Aujourd'hui, les houlographes permettent de calculer la hauteur de vague significative, et ces données sont exploitées dans les études d'écologie intertidale. Le problème majeur de ces bouées est qu'elles sont déployées plutôt au large. C'est pourquoi la distance plus ou moins grande par rapport à la côte et, par conséquent, la représentativité de la donnée est directement fonction de cette distance. Si certaines études utilisent des bouées relativement rapprochées des estrans (0.6 km) et croisent leurs données avec d'autres estimateurs de l'hydrodynamisme (Jensen and Denny, 2016), on trouve plus souvent dans la littérature des hauteurs de vagues significatives acquises par des bouées situées à plus de 100 km du site d'étude (Harley and Helmuth, 2003; Nishihara and Terada, 2010; Shanks et al., 2010).

d) Accéléromètres

Les accéléromètres permettent d'évaluer des vitesses de déplacement d'eau dans 3 directions et ainsi de déterminer des vitesses orbitales (Figurski et al., 2011; de Bettignies et al., 2015; Focht and Shima, 2019). Les prix restent relativement bas (moins de 100€) pour ces systèmes développés récemment et rendent l'utilisation de ces estimateurs de l'hydrodynamisme relativement prometteuse.

e) Vélocimètres acoustiques à effet doppler (Acoustic Doppler Velocimeter) et profileur de courant acoustiques à effet doppler (Acoustic Doppler Current Profiler)

Les vélocimètres acoustiques à effet doppler (ADV) et les profileurs de courant acoustiques à effet doppler (ADCP) sont des instruments permettant de mesurer la vitesse du courant à très haute fréquence. Selon la cellule d'enregistrement utilisée, les ADCP peuvent donner des résultats très complets permettant d'enregistrer en plus de la vitesse, la direction du courant et également la pression de l'eau dans des couches d'eau successives. Les ADCP permettent donc la détermination de hauteurs de vagues significatives à partir de données acquises directement en zone intertidale, ce qui évite l'extrapolation de valeurs obtenues à distance comme dans le cas des bouées. Cependant, ces instruments sont pour l'instant très coûteux (prix dépassant 15 000 €) et encombrants (plus de 30 cm), ce qui limite singulièrement leur utilisation (Chang et al., 2011; Autret et al., 2016).

4.2.3 Mesures par télédétection

Les mesures faites au-dessus de la surface de l'eau sont qualifiées de télédétection (remote-sensing). Contrairement aux mesures *in situ*, celles-ci peuvent être faites en simultané à large échelle.

a) Caractérisation des vagues

Actuellement, l'accès facilité et le coût relativement réduit des drones, couplé au traitement par système d'information géographique (SIG) des images acquises, permettent d'envisager une description précise de la surface de l'océan et des vagues près de la côte (Hamyton, 2011). Divers projets de recherche commencent à émerger visant à mesurer diverses composantes des vagues et en particulier leur hauteur (Ammann J., Géosciences Océan, IUEM, *comm. pers.*).

b) Largeur de la zone de déferlement

L'utilisation de l'imagerie satellitaire issue de Google Earth a permis à Shanks et ses collègues de déterminer la largeur de la zone de déferlement (surf zone), en mesurant la distance entre l'endroit où se brise la vague et la zone de jet de rive (swash). Cet estimateur récent et relativement simple à acquérir semble donner des résultats probants pour la région où il a été développé (Shanks et al., 2017a; Shanks et al., 2017b; Conser and Shanks, 2019).

4.2.4 Mesures topographiques/géographiques

a) Fetch

Le fetch peut être considéré comme le coefficient d'ouverture d'un site et est défini comme la distance maximale que peut parcourir le vent ou la vague sans rencontrer d'obstacle (trait de côte). La mesure se fait en calculant la distance entre le point d'échantillonnage et la terre la plus proche, pour un certain nombre de rayons (entre 16 et 32 classiquement) et en moyennant ces différentes valeurs. D'autres méthodes de calcul du fetch sont également utilisées (effective fetch, Howes et al., 1994). Ce calcul peut être effectué *via* un SIG (Burrows et al., 2008), et son calcul est aujourd'hui automatisé via un package disponible sous R (Seers, 2018).

b) Pente de l'estran

Comme on l'a vu précédemment, la pente joue un rôle dans le déferlement des vagues, et peut intervenir dans de nombreux phénomènes hydrodynamiques à petite échelle (microtopographie, chenaux) (Le Hir and Hily, 2005). En fonction de la pente, l'impact de la vague va être plus ou moins important, ainsi cet estimateur est utilisé dans des nombreuses études et est mesuré de façon diverse, soit par SIG (Chappuis et al., 2014) soit directement sur le terrain (Benedetti-Cecchi et al., 2000; Boaventura, 2000).

4.2.5 Modélisation

Plusieurs modèles existent aujourd'hui pour calculer divers paramètres de la houle et des vagues comme le modèle SWAN (Guillou and Chapalain, 2015), Wavewatch (Bajjouk et al., 2015) ou WAM (Hill et al., 2010), chacun ayant des avantages et inconvénients spécifiques, *i.e.* zone géographique traitée relativement limitée pour SWAN, résolution faible pour Wavewatch ou encore, difficulté à quantifier les processus en eau peu profonde pour le WAM. Les modèles sont de plus en plus utilisés pour évaluer l'impact de l'hydrodynamisme, car ils permettent de réaliser des études plus intégratives à plus large échelle et ne nécessitent plus de travail de terrain une fois développés.

4.2.6 Mesure du vent

En tant que facteur initial de la formation des vagues, des mesures de direction et de vitesse du vent ont été utilisées comme estimateur de l'hydrodynamisme à la côte (Thomas, 1986). Ces mesures sont effectuées par l'intermédiaire de données fournies par des stations

météorologiques. Elles sont donc dépendantes du nombre de stations disponibles et de leur distance par rapport au site d'étude. Certaines stations peuvent être distantes de plus de 100 km ce qui implique une interpolation des mesures de vents (Burrows et al., 2008).

4.3 Influence de l'hydrodynamisme sur les organismes

L'hydrodynamisme agit sur de nombreuses facettes de la zone intertidale. L'effet des embruns et des projections des vagues peut modifier le conditionnement vertical des communautés. Ainsi l'action des embruns et des projections dus aux vagues vont limiter les stress dus à la dessiccation. Les organismes sont davantage "trempés" et leur aire de répartition se trouve le plus souvent étendue, apparaissant plus large et positionnée plus haut (Figure 14).

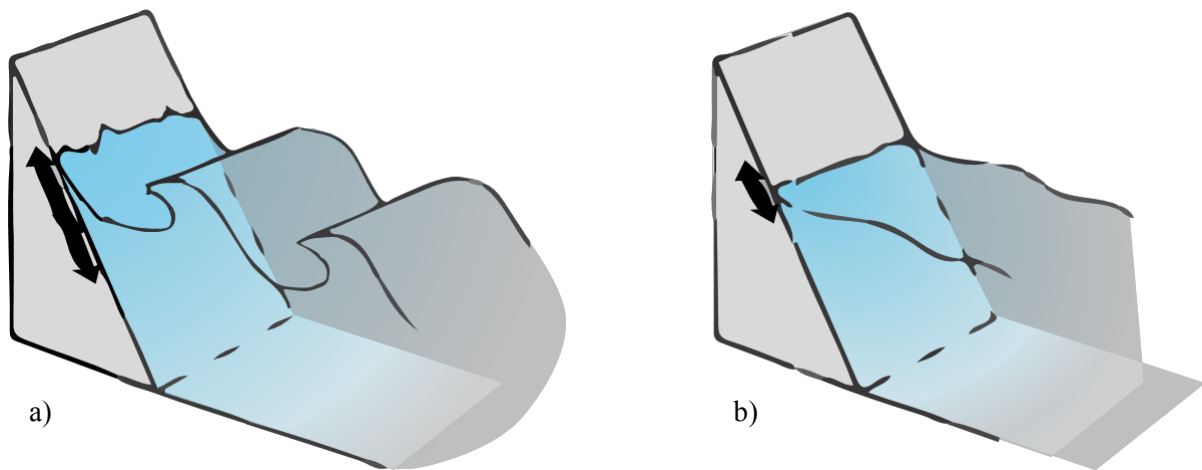


Figure 14 : la zone humidifiée (double flèche noire) est plus étendue dans des zones exposées de par l'action des vagues et les embruns (a) que dans des zones abrités (b). Les zones exposées subissent moins les effets de la dessiccation (adapté de Raffaelli et Hawkins, 1999).

D'après Lewis (1964), les étagements peuvent largement être modifiés par ce phénomène (Figure 15). La zone à *Verrucaria / Littorina* est la plus influencée : elle est très agrandie et positionnée haut sur l'estran dû à une extension de l'action des embruns. Dans une moindre mesure, une observation similaire est faite pour les communautés de balanes, de moules et de Fucales de l'étage médiolittoral : de la même façon leurs aires de répartition sont plus larges et plus hautes, ceci étant dû à une extension des projections des vagues. Les Laminariales enfin remontent légèrement car elles parviennent à être plus compétitives que les espèces du bas de l'estran.

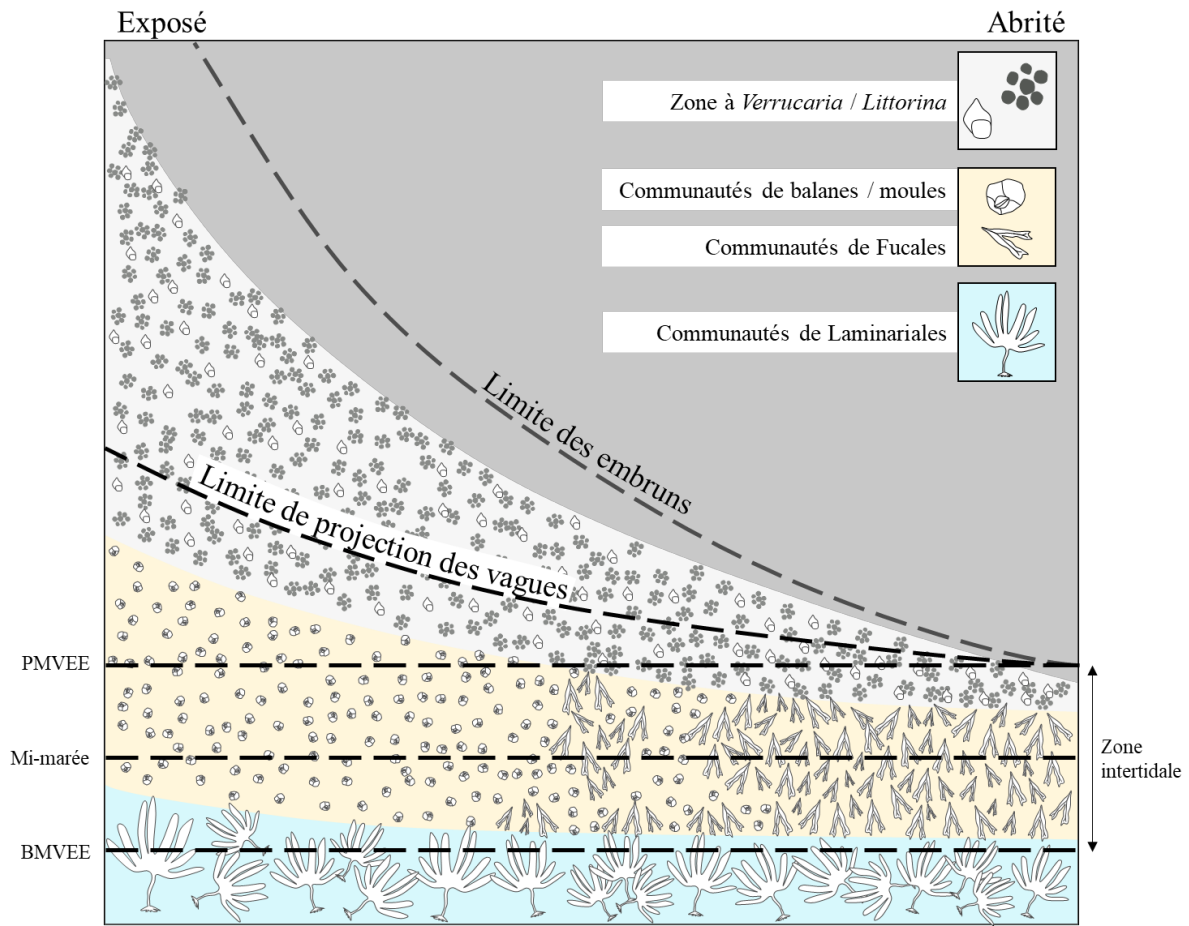


Figure 15 : Variation de l'extension verticale des organismes en relation à la hauteur sur l'estran et à l'action des vagues et des embruns (adapté de Lewis, 1964). PMVEE = pleine mer de vive-eau exceptionnelle, BMVEE = basse mer de vive-eau exceptionnelle.

L'hydrodynamisme est le phénomène environnemental principal conditionnant horizontalement les communautés intertidales en zone tempérée (Figure 16). Il va induire de nombreuses modifications comme l'absence et la présence de certaines espèces et a abouti à la description d'échelle biologique (voir ci-dessus).

Dès les premiers stades de vie des macroalgues, l'hydrodynamisme va conditionner le développement des sporulations, des germination et des propagules en augmentant les risques d'arrachement (Taylor and Schiel, 2003; Stevens et al., 2008). Pour les stades adultes, l'exposition à un fort hydrodynamisme peut modifier la morphologie la taille et la distribution des organismes (Harley, 2003). Elle peut ainsi favoriser l'apparition de formes de nanisme chez de nombreuses Fuciales (de Paula and de Oliveira, 1982; Blanchette, 1997; Stiger and Payri, 1999), qui permettent de limiter les chocs sur le substrat et de réduire l'effet des courants et des forces de cisaillement développées par les vagues (Gaylord et al., 1994). Certaines formes

d'algues comme les Corallines, très rigides voire cassantes au toucher, ont développé des articulations souples appelés genicula entre les articles calcifiés leur permettant de résister à ces forces (Martone and Denny, 2008)

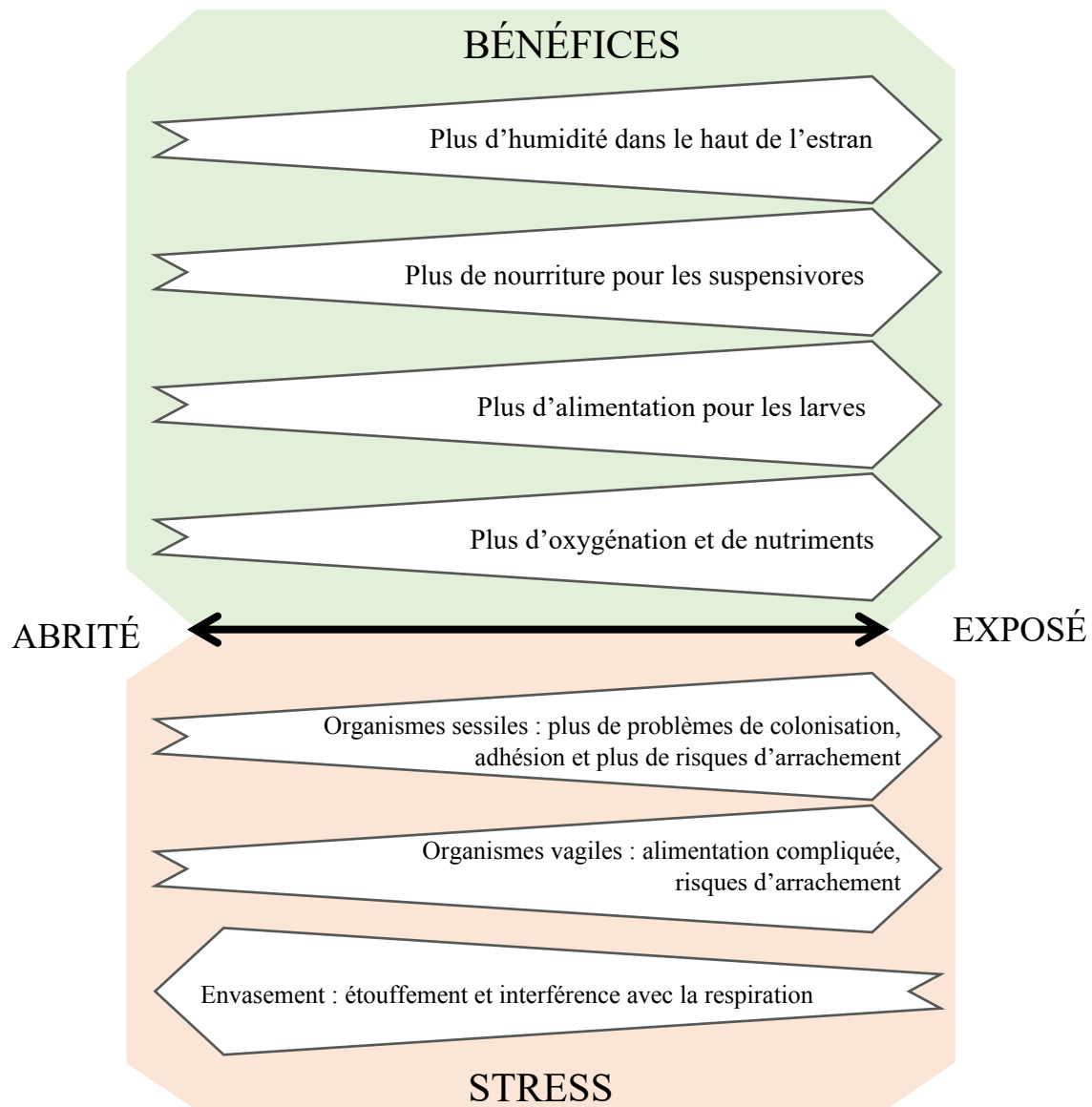


Figure 16 : variations des bénéfices et des stress le long d'un gradient horizontal d'hydrodynamisme (adapté de Raffaelli and Hawkins (1999))

En zone subtidale, il existe une stratégie opposée, qui consiste plutôt à « suivre le courant ». En effet, grâce à leur plasticité phénotypique (Fowler-Walker et al., 2006) certaines espèces peuvent développer des thalles souvent plus longs et plus étroits (Gerard, 1987; Augyte et al., 2018), ce qui a pour effet de limiter les forces de trainée (Utter and Denny, 1996; Jones

et al., 2015). Lorsque de telles espèces atteignent des densités importantes, elles peuvent atténuer localement l'intensité de l'hydrodynamisme (Morris et al., 2019).

5. Thématique et objectifs de l'étude

Cette thèse s'intègre dans un contexte global de crise de la biodiversité (Barnosky et al., 2011) et de changement global (IPCC, 2018). En effet, depuis des années, des modifications de la biodiversité intertidale, comme l'introduction d'espèces exotiques (Mineur et al., 2015), et des déclin des populations de Fucales sont observés sur les estrans rocheux en Europe (Davies et al., 2007) (Figure 17). Ces changements sont à mettre en relation avec l'environnement et plus particulièrement avec l'augmentation des températures de l'eau et de l'air (IPCC, 2018) et le changement des régimes hydrodynamiques globaux (Reguero et al., 2019). Même si on sait que l'hydrodynamisme influence la répartition des espèces et modifie les habitats, il n'existe que peu de données chiffrées sur l'hydrodynamisme *in situ* et son effet sur les biocénoses. Cette thèse vise donc à quantifier et à expliciter les effets de l'hydrodynamisme sur les biocénoses des estrans rocheux du Nord-Est Atlantique.

Ce travail de thèse s'inscrit d'une part dans la continuité des suivis écologiques sur les macroalgues intertidales menés à l'IUEM (LEBHAM, puis LEMAR et UMS 3113) depuis le début des années 2000 (Thèse de S. Connan, Suivi Erika, REBENT, surveillance DCE et DCSMM) et, d'autre part, il correspond à la mise en œuvre du projet de recherche initié en 2015 au LEMAR pour expliciter le rôle de l'hydrodynamisme sur la structure des habitats dominés par les macroalgues.

Il a pour principal objectif l'étude des effets de l'hydrodynamisme sur les communautés de macroalgues et sur la macrofaune associée. Un des caractères innovants de cette thèse repose sur la simultanéité entre échantillonnage de la flore et enregistrement de données physiques *in situ*, permettant de travailler sur un gradient précis d'hydrodynamisme, à la fois horizontal et vertical. Une autre originalité réside également dans l'approche en parallèle des assemblages faune – flore en zone rocheuse intertidale, qui devrait permettre de franchir de nouvelles étapes dans la compréhension du fonctionnement des biocénoses côtières.

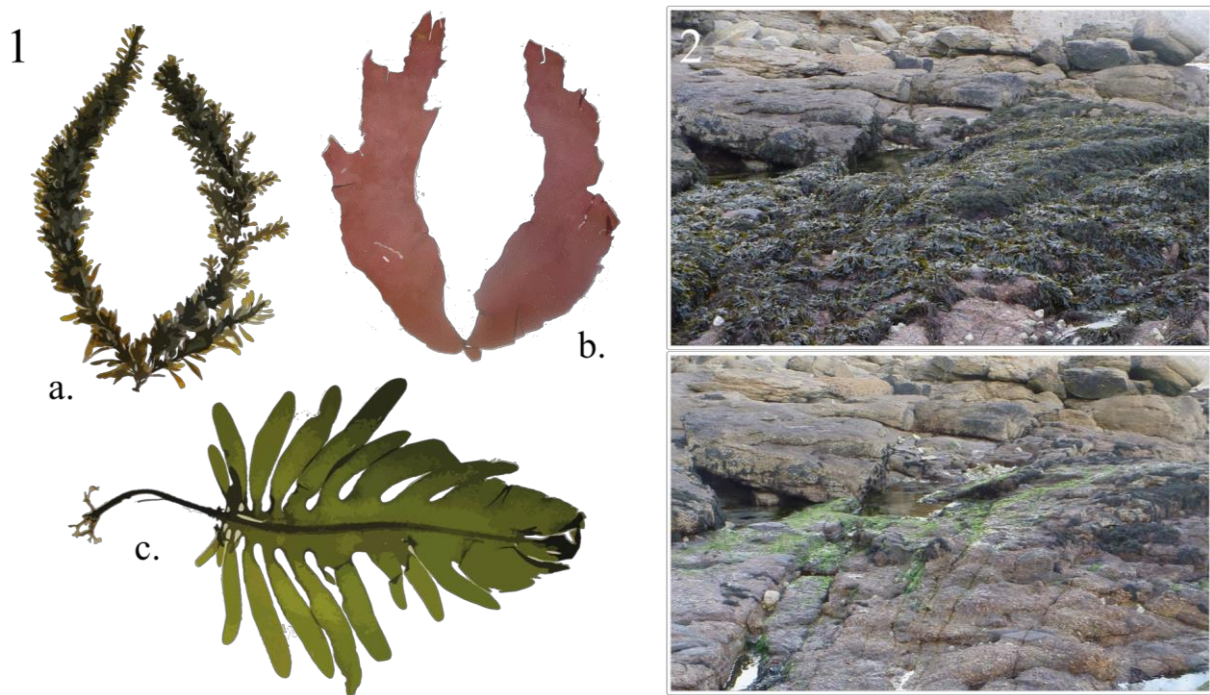


Figure 17 : Modifications sur les estrans rocheux, **1.** quelques espèces de macroalgues introduites lors de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, a. *Sargassum muticum* (≈ 40 cm), b. *Grateloupia turuturu* (≈ 20 cm), c. *Undaria pinnatifida* (≈ 60 cm). Ces trois espèces sont invasives et retrouvées en abondance sur de nombreuses côtes européennes. **2.** Déclin du recouvrement des *Fucus spiralis* entre le 18/01/2016, photographie du haut, et le 25/01/2017, photographie du bas, sur le site de Porspoder ; le pourcentage de recouvrement a diminué de 69% en une année

Pour ce faire, plusieurs points de blocage théoriques et méthodologiques ont dû être dépassés. La majorité des études prennent en compte une communauté particulière ou au contraire l'estran entier sans tenir compte de la diversité d'habitats retrouvés sur des distances de quelques centaines de mètres. Il n'existe d'ailleurs dans la littérature que peu d'outils *in situ* permettant l'analyse de l'hydrodynamisme à des échelles de cet ordre. Ainsi, le chapitre 1 traite de l'influence de l'hydrodynamisme à petite échelle sur les communautés intertidales de macroalgues. Il y est décrit un nouvel estimateur de l'hydrodynamisme permettant cette analyse à petite échelle. Son utilisation au sein de six communautés de l'estran sera étudiée. Le chapitre est divisé en deux parties, dont la première porte sur l'effet de la hauteur de vagues sur la structure intra-communauté, alors que la deuxième vise à formuler la part relative de la hauteur de vague par rapport à l'altitude dans la différenciation des communautés macroalgales étagées sur l'estran. Les hypothèses développées au cours de ce chapitre visent à montrer que 1) l'hydrodynamisme conditionne l'extension et la structure interne des communautés

macroalgales, et que 2) l'hydrodynamisme module la différenciation des communautés macroalgales étagées sur l'estran et l'adaptation à l'émersion des espèces constitutives

Jusqu'à présent, la typologie des estrans et / ou la dominance biologique (macroflore et macrofaune fixée) des sites permettaient de caractériser de façon approximative l'impact de l'hydrodynamisme sur les habitats rocheux intertidaux et sur les biocénoses correspondantes. Le chapitre 2 de cette thèse s'intéresse aux effets de l'hydrodynamisme sur la structure des assemblages faune – flore et donc à son influence sur les interactions biotiques régissant ces assemblages. Il présente les assemblages décrits comme « abrités » ou « battus » et vise à établir pour la première fois des hauteurs de vagues précises correspondant à un basculement d'un mode à un autre. Ce chapitre est également divisé en deux parties, la première décrivant l'évolution des assemblages d'une dominance par la macrofaune sessile à une dominance par les macroalgues le long d'un gradient de hauteur de vague, et la deuxième essaie de déterminer l'influence relative des hauteurs de vague et de la pente de l'estran sur la structure des assemblages étagés sur la zone intertidale. Les hypothèses développées au cours de ce chapitre sont 1) l'hydrodynamisme agit sur la transition entre dominance macroalgale et dominance par la faune sessile sur les estrans rocheux et que 2) l'hydrodynamisme conditionne les équilibres macroflore / macrofaune au sein des assemblages dominés par les macroalgues.

Les estimateurs de l'hydrodynamisme apparaissent nombreux et sont calculés de manières variées dans la littérature sans pour autant jamais les confronter les uns avec les autres. Le troisième chapitre aborde les effets de l'hydrodynamisme à une plus grande échelle spatiale, au sein de la communauté macroalgale de milieu d'estran dominée par *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus*. Ce chapitre est composé d'une seule partie visant à comparer différents estimateurs de l'hydrodynamisme entre eux, ainsi que leurs influences sur la structure de la communauté considérée. L'hypothèse est que 1) le proxy hauteur de vague basé sur des mesures *in situ* est cohérent avec les valeurs obtenues par d'autres techniques et / ou sur d'autres composantes de l'hydrodynamisme.

L'exposé du travail de thèse se termine par une conclusion générale aboutissant à la proposition de nouvelles pistes de recherche, dans la perspective de modéliser les modalités d'action de l'hydrodynamisme sur les communautés macroalgales et ouvre la discussion à une application de l'approche développée à l'échelle de la communauté ou de l'assemblage à plus grande échelle (site, zone géographique, région biogéographique / continent).

Matériel et méthodes

1 Choix des sites

Les sites ont été sélectionnés selon différents critères, à petite et à méso-échelle.

1.1 Petite échelle

Pour les chapitres 1 et 2, les sites sélectionnés sont situés dans une zone géographique restreinte, correspondant à un rayon de moins de 30 km de distance. Ils ont également été choisis pour leurs similitudes au niveau biologique, afin de les considérer comme des répliqués statistiques : présence des 6 communautés macroalgales retrouvées en Bretagne étagées de haut en bas de l'estran, substrat rocheux dur granitique ou métamorphique, amplitude de marée comparable (voir Figure 5, les différents sites sont présentés et illustrés plus en détail en annexe B) et développement d'une canopée étendue, permettant un échantillonnage conséquent.

1.2 Méso-échelle

Pour le chapitre 3, les douze sites sont localisés dans un rayon de 100 km. Ces sites ont été sélectionnés d'une part selon la présence d'une couverture abondante de la communauté de milieu d'estran, dominée ou co-dominée par *Ascophyllum nodosum* et/ou *Fucus vesiculosus*, et, d'autre part, en choisissant des sites espacés systématiquement de 10 à 30 km, de manière à caractériser au mieux l'ensemble des côtes de la pointe bretonne.

2 Échantillonnage biologique

Une structure mobile quadrillée a été utilisée pour délimiter les points d'échantillonnage. Cette structure est constituée de deux tubes en PVC de 1,65 m représentant deux côtés parallèles du point d'échantillonnage, et d'un quadrillage de cordelettes formant 25 quadrats de 33 par 33 cm (Figure 18).

Chaque point d'échantillonnage a été identifié par une série de photographie et par localisation GPS. Sont ainsi disponibles (1) un état du point d'échantillonnage et de la communauté aux alentours à un moment précis mais également (2) une position à quelques centimètres près pour effectuer des suivis biologiques, comme dans les chapitres 1.2 et 3. Cette méthode permet de mettre en évidence d'éventuels changements au cours du temps. Un nom

standardisé a été attribué à chaque point d'échantillonnage. Il est composé du nom du site en minuscule suivi du code la communauté en majuscule², puis des trois premières décimales des coordonnées de la latitude et des trois premières coordonnées de la longitude. Par exemple, le point segalFSER215289 est situé sur le site de l'île Segal dans la communauté à *Fucus serratus* aux coordonnées 48°26.215' Nord et 4°47.289' Ouest.

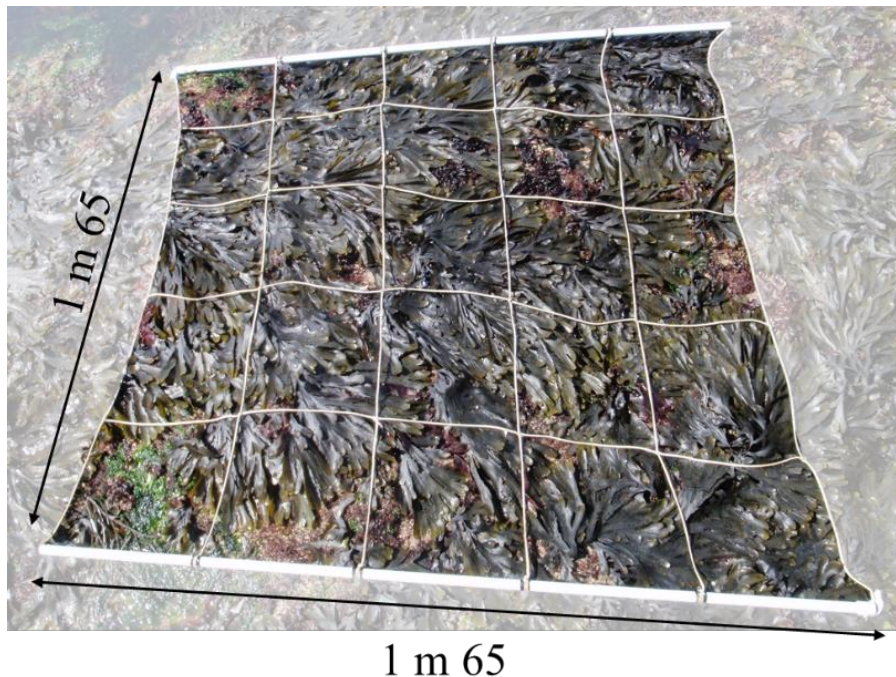


Figure 18 : Structure quadrillée mobile utilisée comme unité de base de l'échantillonnage au cours de cette thèse. La structure quadrillée délimite un point d'échantillonnage dans la communauté à *Fucus serratus* sur le site de Segal. Chacun des 25 quadrats mesure 33 cm de côté.

Cette structure quadrillée possède de nombreux avantages, comme une mobilité facilitée sur le terrain par la légèreté des matériaux utilisés, une bonne résistance, mais également un encombrement limité lors du transport de la structure. La surface totale de 2,72 m² permet de se placer sur des zones relativement homogènes et ainsi d'éviter le plus possible la présence de micro-habitats. Enfin, cette structure correspond à deux unités d'échantillonnage, une grande unité équivalente à l'intégralité de la structure et définissant une zone de 1,65 par 1,65 m, et une sous-unité représentée par les quadrats de 0,33 par 0,33 m qui a permis le développement de différentes méthodes d'échantillonnage.

² PC pour *Pelvetia canaliculata*, FSPI pour *Fucus spiralis*, ANFVES pour *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus*, FSER pour *Fucus serratus*, HEBB pour *Himantalia elongata* – *Bifurcaria bifurcata*, LD pour *Laminaria digitata*.

Pour évaluer la structure et la composition de chaque communauté macroalgale, deux méthodes d'échantillonnages ont été développées au cours de la thèse.

2.1 Échantillonnage à plat

L'échantillonnage à plat ou « undisturbed sampling » vise à décrire les principaux taxa recouvrant le substrat à marée basse. Il permet ainsi de comprendre comment s'organise la communauté à marée basse et d'identifier les taxa les plus représentatifs. Cet échantillonnage est la première évaluation visuelle réalisée une fois le point d'échantillonnage choisi. Sans déplacer les thalles, le pourcentage de recouvrement est estimé sur les 2, 72m² du point d'échantillonnage pour les principales espèces de Fucales et de Laminariales (*e.g. Pelvetia canaliculata*, *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Laminaria digitata*), pour les grands groupes de végétation (*e.g.* Rhodophyta dressées, Rhodophyta encroûtantes, Chlorophyta, Cyanobacteria, lichens), pour la faune sessile (*e.g.* balanes, hermelles, éponges, spirorbes, moules) et les patelles ; le pourcentage de roche nue est également évalué.

Le recouvrement des organismes et le pourcentage de roche nue sont donc estimés visuellement sur le terrain, en utilisant des intervalles de recouvrement]0–5[, [5–25[, [25–50[, [50–75[, [75–100]. Ces intervalles sont valables pour l'intégralité des études, sauf pour le chapitre 2.1 où le recouvrement a été estimé à 5 % près. La somme des pourcentages obtenus doit être égale à 100% dans le cas de l'échantillonnage à plat. L'estimation des recouvrements peut éventuellement être réalisé *a posteriori* en traitant les photographies des points d'échantillonnage par un logiciel de traitement de l'image.

2.2 Échantillonnage dressé

L'échantillonnage dressé ou « upright profile sampling » vise à évaluer l'importance respective des espèces structurantes (ingénieures) formant la canopée et celle des taxons constituant les strates inférieures. Cette méthode permet ainsi de reproduire l'aspect de la communauté lors de l'immersion et de décrire sa structure interne. Parmi les 25 quadrats constituant le point, 3 sont sélectionnés aléatoirement. Un échantillonnage de tous les organismes mesurant plus de 5 mm est réalisé à l'intérieur de chaque quadrat, au besoin après avoir déplacé les thalles les plus grands. Pour ces derniers, le recouvrement correspond à la projection verticale de la fronde sur le substrat.

Autant que possible, les espèces sont identifiées sur place et leur pourcentage de recouvrement est estimé visuellement en utilisant les mêmes intervalles de recouvrement que précédemment :]0–5[, [5–25[, [25–50[, [50–75[, [75–100]. Les taxa qui n'ont pas pu être déterminés sur le terrain sont prélevés, ramenés en sacs étiquetés par quadrat, éventuellement conservés au congélateur, et identifiés sous microscope au laboratoire. La densité des macrogastéropodes brouteurs associés aux communautés est évaluée, pour prendre en compte certaines des interactions entre macrofaune et macroflore. Pour chaque espèce de macroalgue, le recouvrement par strate de végétation – strate encroûtante, strate micromébiotique (thalles de moins de 30cm), strate macrobiotique (thalles entre 30cm et 1m), et strate mégabiotique (thalles de plus de 1m) – est estimé visuellement sur le terrain. La somme des recouvrements des différentes espèces dépasse régulièrement 100%, puisque chacune des 4 strates peut théoriquement représenter 100% de couverture.

Voir également le chapitre 2.2 du chapitre 1.1 pour plus de précisions sur l'échantillonnage biologique et une illustration originale (Figure 32).

2.3 Effort et stratégie d'échantillonnage

Différentes campagnes d'échantillonnage ont été réalisées au cours de cette thèse :

- Janvier 2017 à mai 2017 pour l'étude réalisée dans le chapitre 1.1
- Juin 2017 à août 2017 pour la première saison puis novembre 2017 à décembre 2017 pour la seconde saison pour l'étude réalisée dans le chapitre 1.2.
- Janvier 2018 à Avril 2018 pour l'étude réalisée dans le chapitre 2.1.
- Le chapitre 2.2 reprend les données des campagnes du chapitre 1 ainsi que des données obtenues entre janvier et avril 2016.
- Octobre 2017 pour la saison automne, janvier 2018 pour la saison hiver, avril 2018 pour la saison printemps et juillet 2018 pour la saison été pour l'étude réalisée dans le chapitre 3.
- Août 2018 pour l'échantillonnage en Irlande, Juillet 2019 pour l'échantillonnage en Galice et Août 2019 pour l'échantillonnage en Norvège, étude qui sera évoquée dans la discussion générale de cette thèse.

Jusqu'à 72 points ont été échantillonnés par campagne et par site (Figure 19). Au cours de la thèse, ce sont près de 1000 points, soit environ 3000 quadrats qui ont été échantillonnés, en

utilisant les deux types d'échantillonnage présenté auparavant. 209 espèces ont été identifiées en Bretagne (Annexe C).

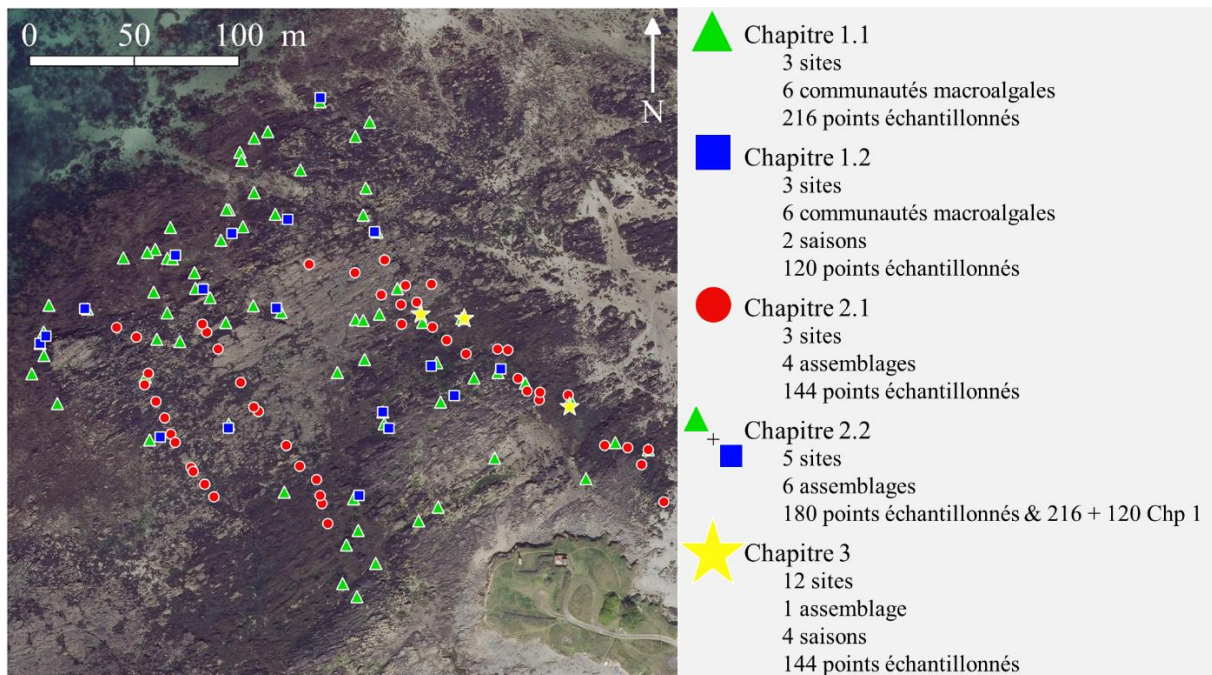


Figure 19 : Effort et stratégie d'échantillonnage réalisés au cours de la thèse. Exemple pour le site de Porsal.

3 Évaluation des proxys de l'hydrodynamisme

Pour évaluer au mieux l'hydrodynamisme selon ses différentes composantes, plusieurs proxys de l'hydrodynamisme ont été utilisés dans le chapitre 3. Leur calcul est expliqué dans les sections suivantes.

3.1 Échelle de Ballantine

Cette échelle biologique semi-quantitative comprenant 8 niveaux d'exposition (*cf.* 4.2.1.b de l'introduction) est basée sur la présence et l'abondance de taxa caractéristiques, tels que balanes, patelles, gibbules, littorines, moules, lichens, Fucales et laminaires. Un transect est réalisé sur chaque site afin de décrire la densité ou le recouvrement des taxa et ainsi attribuer un niveau d'exposition au site. Les sites échantillonnés lors de cette thèse présentent des niveaux d'exposition allant de 4, semi-exposé à 7, très abrité.

3.2 Distance de déferlement

La distance de déferlement a été calculée par QGIS ou par Google Earth via les outils « mesurer une longueur » et « règle » respectivement (Figure 20). La distance a été mesurée sur un axe comprenant les points échantillonnés puis moyennées selon le nombre d'images disponible, soit entre 7 et 11 par site.



Figure 20 : Méthode de mesure de la distance de déferlement sur le site de Moguériec (Sibiril), les traits pointillés délimitent la zone de déferlement, la mesure de la distance de déferlement, ici 140m, est effectuée à l'endroit où les points ont été échantillonnés. Source : Mégalis Bretagne et collectivités territoriales bretonnes – 2012.

3.3 Fetch

Le fetch est calculé à l'aide du logiciel R en utilisant le package « fetchR ». Quarante rayons sont tracés partant du point GPS étudié sur une distance maximale de 200 km, correspondant à la distance où le fetch est assez important pour considérer que les vagues sont

entièrement formées (Figure 21). Chaque ligne tracée rencontrant un obstacle, *i.e.* une terre émergée, est raccourcie. La moyenne de ces valeurs donne une valeur de fetch donnée en km.



Figure 21 : Calcul du fetch sur trois sites de la pointe bretonne. NB : certains rayons particulièrement longs ont été tronqués par souci de représentation.

3.4 Indice de Baardseth

Pour calculer l'indice de Baardseth, un cercle de 7.5 km de rayon, est tracé avec comme centre le point étudié symbolisé par un carré de 463 m de côté et découpé en quarante portions. En utilisant QGIS, chaque portion contenant une terre émergée est considérée comme secteur fermé et est retirée du calcul (Figure 22). La somme des portions ne contenant aucune terre émergée, *i.e.* nombre de secteurs ouverts, correspond à l'indice de Baardseth.

□

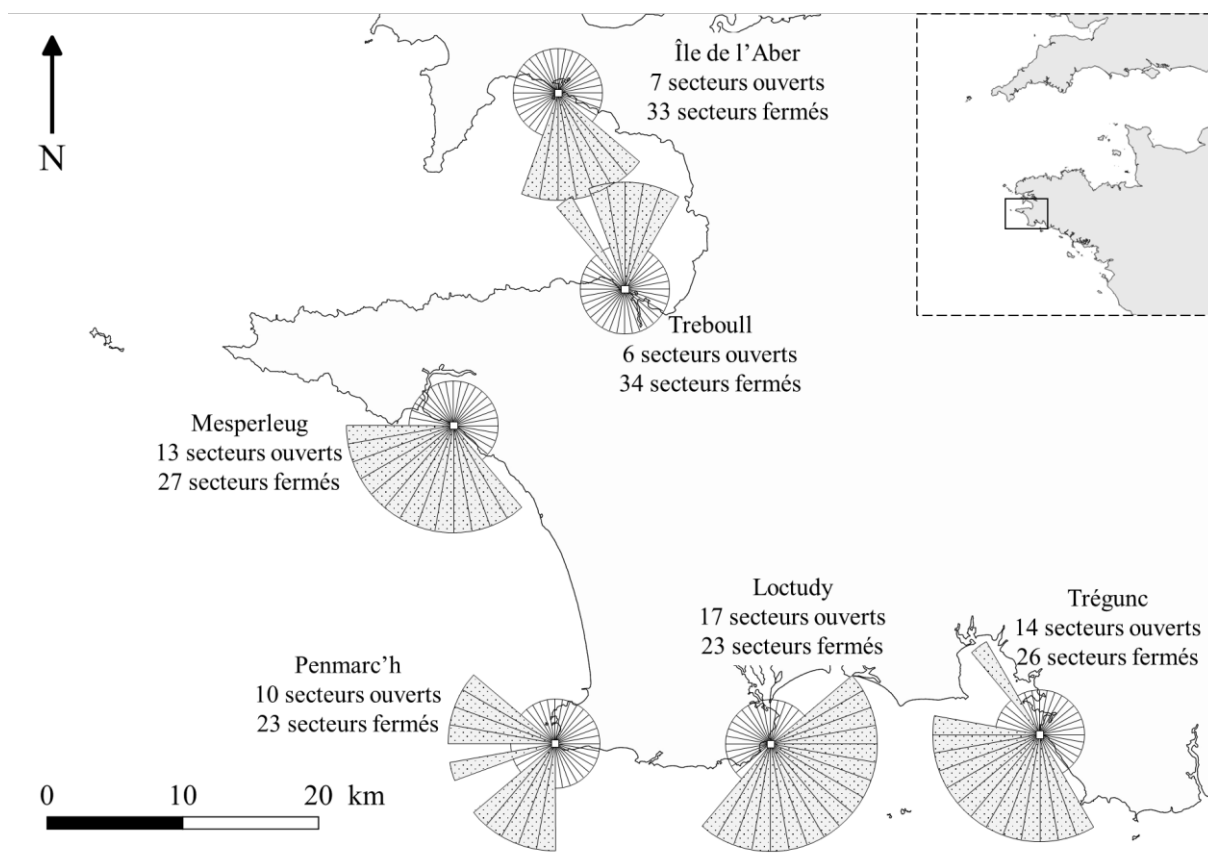


Figure 22 : Calcul de l'indice de Baardseth sur six sites de la pointe bretonne, les secteurs ouverts sont figurés en grisé et pointillé, les secteurs fermés ne sont pas colorés et apparaissent réduits.

3.5 Modèle SWAN

Les hauteurs de vagues prédites par le modèle SWAN ont été déterminées pour la zone « mer d'Iroise » (Guillou and Chapalain, 2015), couvrant 10 des 12 sites échantillonnés pour le chapitre 3 (Figure 23 a). Ce modèle prédictif utilise les données de hauteur de vagues acquises entre 2004 et 2011 par houlographe ou courantomètre. Les séries de données sont continues et permettent donc d'observer la hauteur de vague annuelle moyenne, annuelle maximale (Figure 23 b) ainsi que les variations mensuelles de la hauteur de vague.

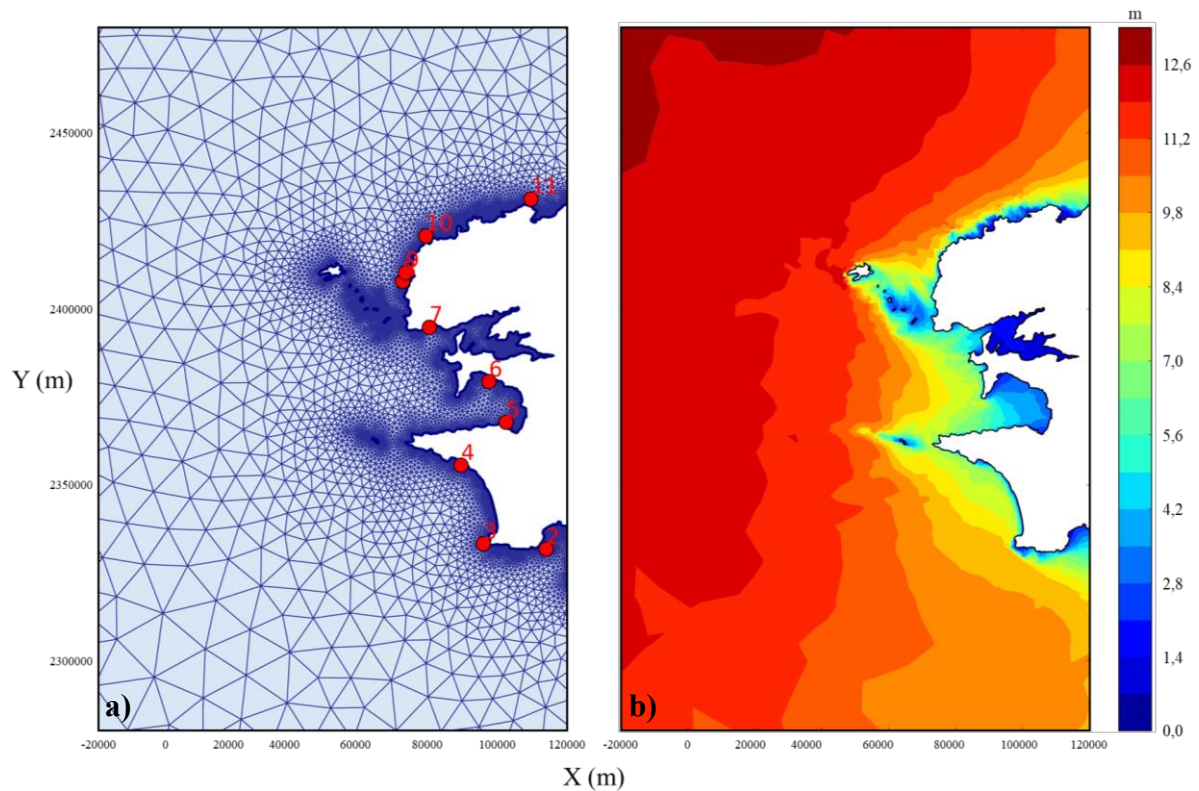


Figure 23 : a) maillage non structuré pour le modèle SWAN prenant en compte 10 sites échantillonnés pendant la thèse b) hauteur de vague maximale annuelle en mètres prédite par le modèle SWAN sur la période 2004 – 2011 en mer d'Iroise.

3.6 Hauteur de vagues *in situ*

Au cours de cette thèse un nouvel estimateur de l'hydrodynamisme appelé auteur de vague *in situ* a été développé et utilisé tout au long de l'étude. En parallèle à l'échantillonnage biologique, des sondes de pression Mini Diver® (Schlumberger Water Services) mesurant 9 cm ont été fixées directement au substrat dans chacun des points échantillonnés (Figure 24). Elles ont été programmées pour enregistrer la pression pendant environ 7 jours, soit entre 12 et 14 cycles de marée. La fréquence d'acquisition est relativement élevée, avec une mesure toute les 25s.



Figure 24 : Exemple de sonde de pression Mini-Diver® (SWS) fixée sur le substrat rocheux à marée basse.

Les sondes enregistrant la pression absolue – somme de la pression atmosphérique et de la pression hydrostatique –, il est nécessaire de corriger les données brutes en soustrayant les valeurs de pression atmosphérique relevées par la sonde témoin afin d’obtenir la pression hydrostatique seule (Figure 25). Les enregistrements sont ensuite fractionnés pour ne garder que les ondes de marée (périodes d’immersion). En réalisant une régression polynômiale sur chaque onde de marée, la hauteur des vagues au-dessus des sondes a pu être dégagée (Figure 26 a.). Les vingt valeurs les plus hautes et les vingt valeurs les plus basses ont été sélectionnées et moyennées pour chacune des ondes de marée afin d’obtenir la hauteur de vague *in situ* (Figure 26 b.). Une présentation plus technique de la programmation, du déploiement et de la récupération des données des Mini-Diver® est proposée en Annexe A.

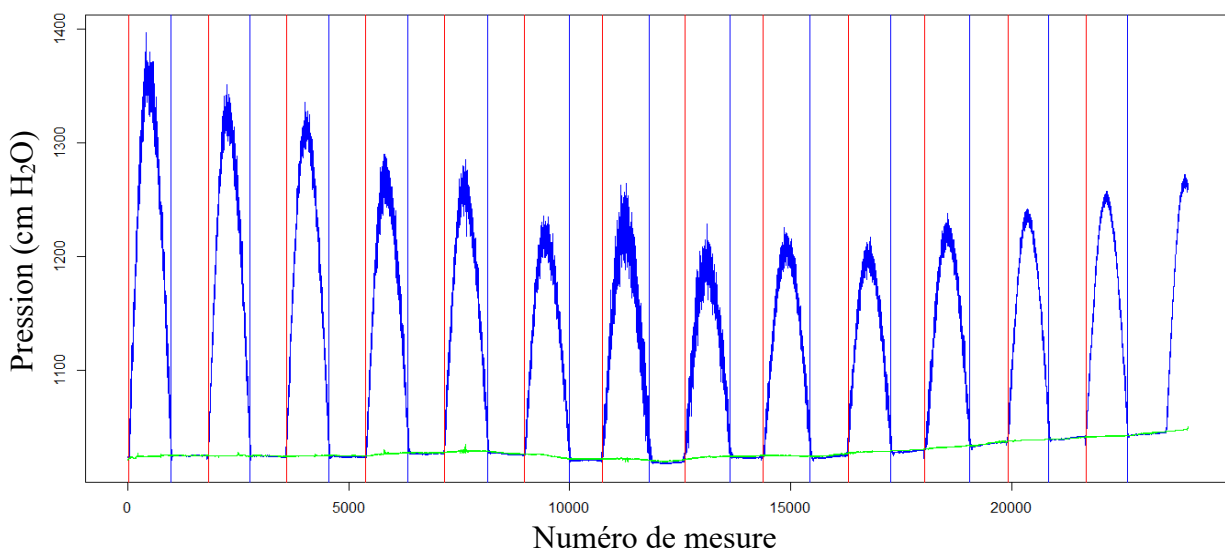
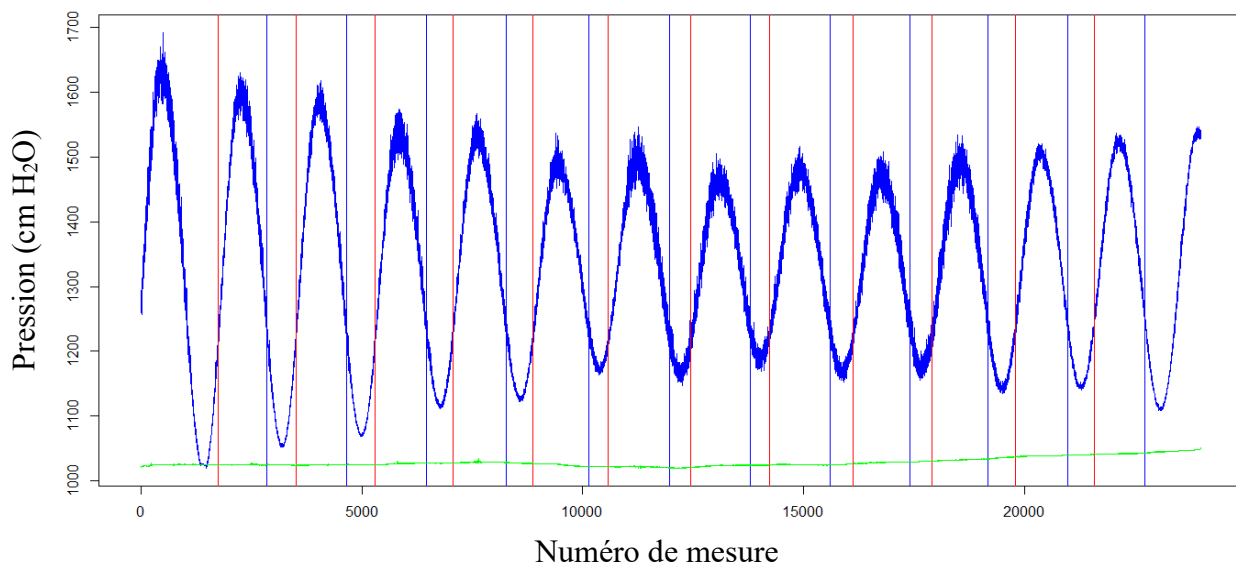
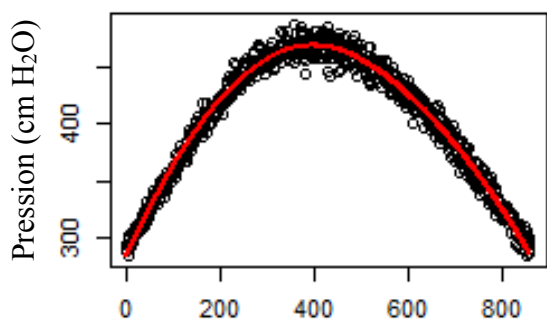
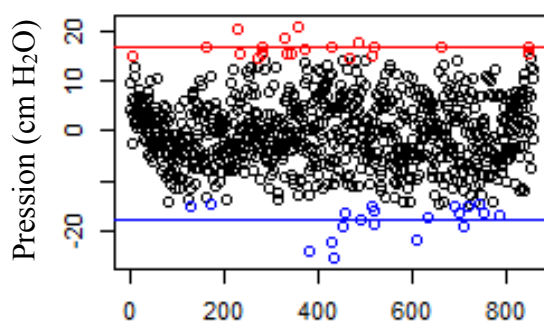


Figure 25 : Enregistrements montrant la découpe des ondes de marée (début d'immersion en rouge, fin en bleu) et la correction par le baromètre (vert) au niveau des communautés à *L. digitata* en mode abrité (au-dessus) et au niveau de celles à *A. nodosum* - *F. vesiculosus* en mode battu (en-dessous) à l'île Segal du 11 Avril au 18 Avril 2016



a. Numéro de mesure



b. Numéro de mesure

Figure 26 : a. Exemple de régression linéaire (rouge) appliquée à une onde de marée
b. Exemple de sélection des 20 points maxima (rouge) et minima (bleu) avec leur moyenne associée (ligne)

4 Description de la topographie par système d'information géographique

L'étude de la topographie des sites a été rendue possible par l'utilisation du modèle numérique de terrain (MNT) Litto3D. Ce modèle déterminé par LiDAR (pour « light detection and ranging », dans le cas présent télédétection par laser aéroporté) et réalisé en 2014, possède une très haute résolution avec chaque pixel correspondant à une emprise au sol d'un carré d'un mètre de côté. Cette résolution permet de déterminer précisément l'altimétrie et la pente de chaque point d'échantillonnage.

4.1 Hauteur sur l'estran - Altitude

L'altitude a été déterminée en utilisant le logiciel QGIS. Pour les sites étudiés une dalle du modèle numérique de terrain Litto3D a été définie en tant que couche raster. Les points d'échantillonnage identifiés par position GPS ont ensuite été ajoutés dans une couche vectorielle. L'outil « Point sampling tool » permet enfin d'intégrer les valeurs d'altitude pour tous les points de la couche vectorielle (Figure 27).

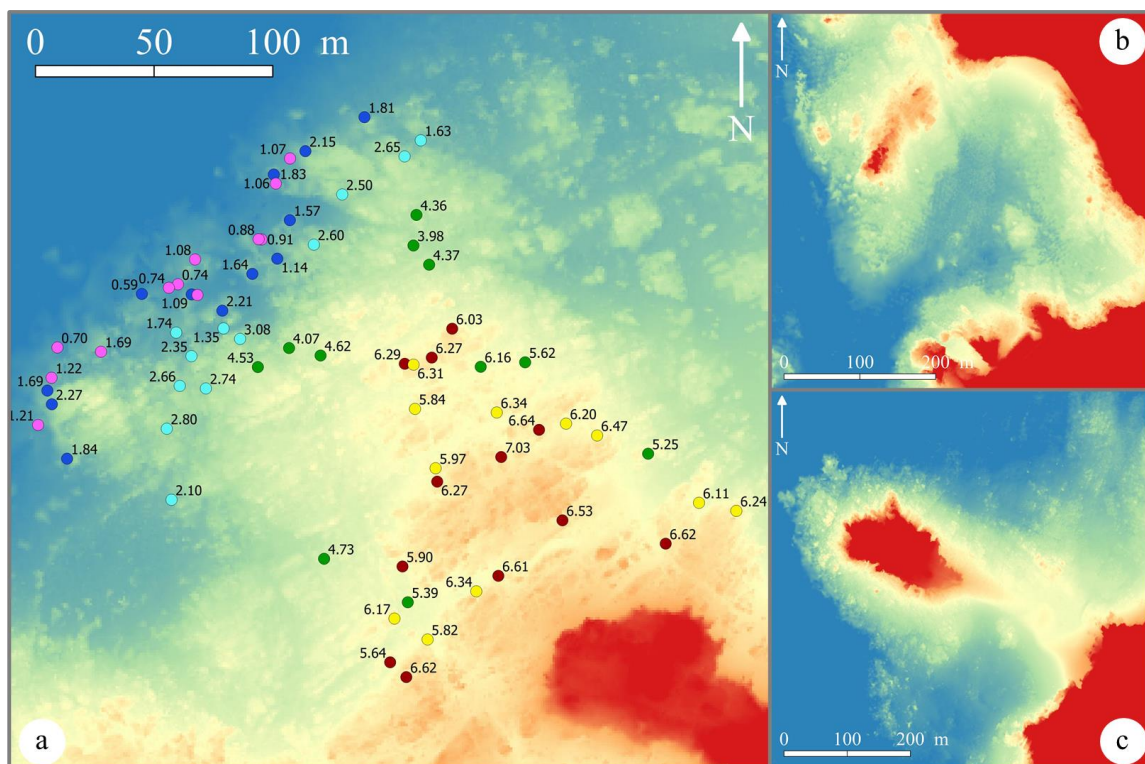


Figure 27 : Altitude en mètres déterminée par SIG sur les trois sites échantillonnés pour le chapitre 1.
a : Porsal, b : Porspoder, c : île Ségéal

■ = 0 des cartes et moins ■ = 0 – 3 m ■ = 3 – 6 m ■ = 6 – 9 m ■ = 9 m et plus
 Communauté dominée par : ● *Pelvetia canaliculata* ● *Fucus spiralis* ● *Ascophyllum nodosum* –
Fucus vesiculosus ● *Fucus serratus* ● *Himanthalia elongata* – *Bifurcaria bifurcata*
● *Laminaria digitata*

4.2 Pente

La pente a également été déterminée en utilisant le logiciel QGIS. L'outil « pente » de l'extension « analyse du terrain » permet de calculer l'angle de la pente selon la différence d'altitude entre les pixels adjacents. De la même manière, l'outil « Point sampling tool » permet enfin d'intégrer les valeurs de pente pour tous les points de la couche vectorielle (Figure 28).

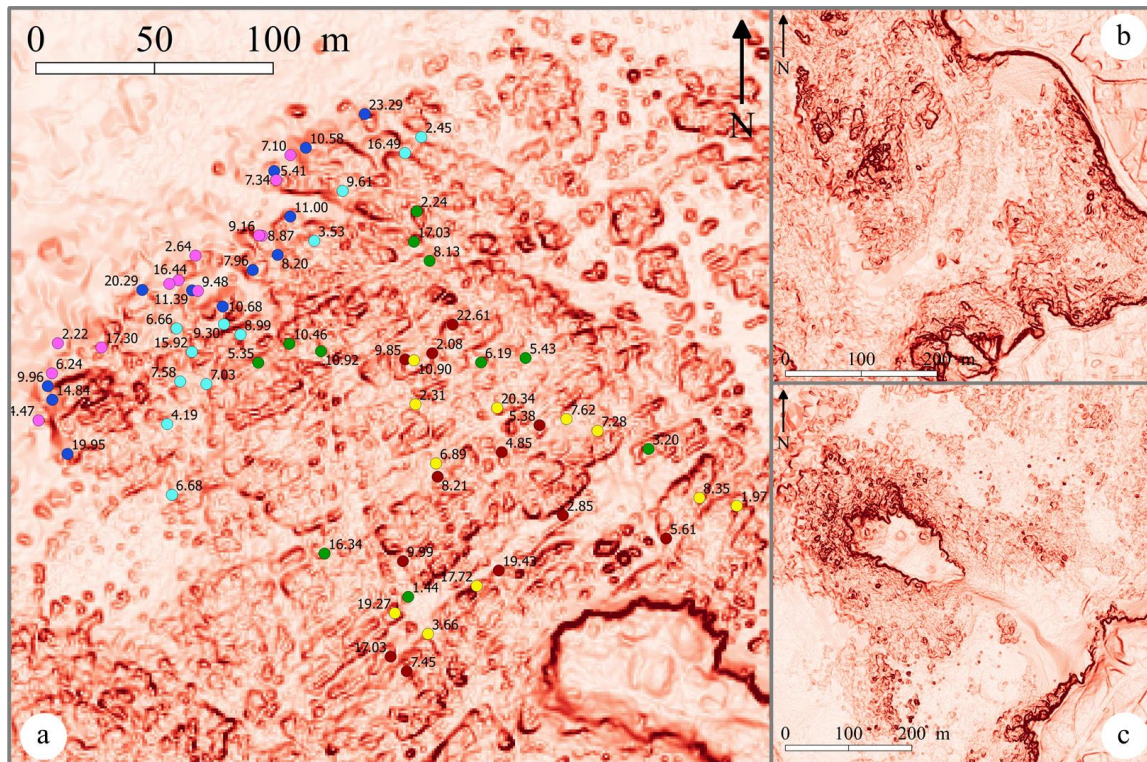


Figure 28 : Pente en degrés déterminée par SIG sur les trois sites échantillonnés pour le chapitre 1. a : Porsal, b : Porspoder, c : île Ségall

■ = pente nulle ■ = pente égale à 15° ■ = pente égale à 30°
Communauté dominée par : ● *Pelvetia canaliculata* ● *Fucus spiralis* ● *Ascophyllum nodosum* –
Fucus vesiculosus ● *Fucus serratus* ● *Himanthalia elongata* – *Bifurcaria bifurcata*
● *Laminaria digitata*

5 Traitement des données et statistiques

5.1 Présentation des jeux de données

L'intégralité des informations obtenues lors des échantillonnages biologiques et physiques sont compilées dans un ou plusieurs fichiers Excel qui sert ensuite de base de donnée intégrée dans l'environnement R (Figure 29).

Date écha site	Assemblaj	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude	Pente	HV	Catenella	Caloplaca	Cyanobaci	Enteromor	Fucus spicr	Hildenbrai	Lecanora	Lichina py	Pelvetia ci	Porphyra f	Sporulatio	Verrucaria	Phorcus	II Littorina c	Littorina o	Littorina s	Patella (ni	Patella (ni	% Bai						
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'860	4°42'219	6.779	1.44988	34.4212815	0.83333	0	0	0	10	17.5	0	0	55	0.18333	12.5	0	0.30692	0	0	0	0	0.0692	0	0.081				
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'869	4°42'229	6.669	7.91485	44.358081	0.83333	0	0	0	5.83333	15	0	0	46.667	0.10833	1.6667	0	9.2076	0	0	0	0	0.82868	0	0.081				
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'873	4°42'235	6.409	16.82405	46.26567	0.83333	5	0	0	0	1.6667	22.5	0	0	79.167	0	15	0.83333	9.2076	0	0	0	0.39.9	0	0.081				
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'883	4°42'271	6.829	18.32782	57.471506	0.83333	5	0	0	0	0.83333	0.83333	0	0	18.333	0.16667	38.333	0	0	0	0	0	0.76.73	0	0.081				
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'885	4°42'271	5.909	11.07173	54.463845	0.83333	0	0	0	0	10.8333	54.167	0	0	70.833	0.66667	0	0	6.1384	0.30692	21.484	0	0	0.1.64	0.081				
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'885	4°42'276	5.999	7.72094	65.863371	0.83333	0	0	0	0	2.5	22.5	0	0	45.833	0.66667	6.6667	0	0	0	0	0	0.24.554	0	0.164				
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'895	4°42'285	6.879	11.9739	72.724165	0.83333	0	0	0	0	0.83333	6.6667	0	0	22.5	0.66667	10.8333	0	12.277	0	0	0	0.6.1384	0	0.164				
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'895	4°42'289	6.329	15.909	72.680338	0.83333	5	0	0.83333	0	5	15	0	0	30.833	0.2.5	15	0	18.415	0	0	0	0.27.623	3.0692	0.83333	1.64			
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'905	4°42'322	6.349	12.23372	77.189495	0.83333	0	0	0	0	0	15	0	0	5.8333	0.2.5	6.6667	0	24.554	0	0	0	0.21.484	6.1384	0.83333	1.64			
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'910	4°42'317	6.019	15.32774	82.383711	0.83333	0	0	1.6667	0	0	0	0	0	2.5	0.66667	0	0	0	0.2.5	0.8333	0.30.692	0	0.24.554	3.0692	0.83333	0.81		
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'909	4°42'327	5.789	6.85526	90.646444	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.6667	0	0	33.761	0	0	0	0.6.1384	18.415	1.66667	5.81			
31.01.201	Porsal	Pc	48°33'915	4°42'336	5.999	14.79542	88.969996	0.83333	0	0	0	0	0	2.5	0	0	0	0	0	0	3.0692	6.1384	0	0	0.33.761	5.83333	17.5	0.081			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'943	4°46'256	6.039	16.85657	50.390411	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	5.83333	10.8333	0	0	38.333	0.6.6667	5	0	0	0.9.2076	0	0	0.081		
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'938	4°46'255	6.209	11.78315	50.305496	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	79.167	0.13.333	1.66667	0	0	0.3.0692	0	0.081			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'935	4°46'250	5.779	17.45466	58.287864	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35	0.2.5	0	0	0.26.088	0	0.3.0692	0.081			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'928	4°46'253	6.439	3.70938	54.790952	0.83333	0	0	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38.333	0.6.6667	6.6667	0	0	0.18.415	0	0.1.64			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'926	4°46'254	6.149	8.12911	52.946521	0.83333	0	0	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26.6667	0.83333	0.3.0692	15.346	0	0.6.1384	0	0.2.5			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'917	4°46'259	7.019	16.95552	90.511922	0.83333	0	0.58.3333	0.83333	14.167	0	0	0	5	0	5	5	0	0	9.2076	0	0	0	0.21.484	0	0.1.64			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'887	4°46'290	6.199	4.71083	63.540922	0.83333	0	0.87.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.5	0.83333	0	0	0	0	0	0.2.5			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'881	4°46'293	6.469	20.87458	87.985775	0.83333	0	0.62.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.1667	0.8333	1.6667	10	0	0.3.0692	0.83333	2.5			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'880	4°46'298	6.379	5.3667	106.55064	0.83333	0	0.70.8333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.83333	0	0	0	0	0.6.1384	0.83333	6.64			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'877	4°46'298	5.999	15.73354	89.041301	0.83333	0	0.42.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.83333	0.83333	0	0	0.3.0692	0	0.30.692	5.8333	6.64		
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'875	4°46'306	6.129	17.13463	116.39734	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.83333	0	0	0	0.9.2076	0.83333	22.1			
30.01.201	Porspoder	Pc	48°28'874	4°46'312	6.849	17.01237	149.50664	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3.0692	0.8333				
31.01.201	Segal	Pc	48°26'290	4°47'239	6.369	4.2474	60.743881	1.66667	0.6.66667	2.5	5.83333	1.6667	0	0	0	0	22.5	0.2.5	0	0	0.30.692	0	0	0	0	0.9.2076	0	0.081			
31.01.201	Segal	Pc	48°26'294	4°47'251	6.499	9.43673	58.106264	1.66667	0	15	0.5.83333	13.3333	0	0	0	34.167	0.83333	1.66667	2.5	3.0692	6.1384	0	0	0	0.3.0692	3.0692	0	0			
31.01.201	Segal	Pc	48°26'296	4°47'249	6.379	1.66997	59.108961	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.5	0	0	0	0	0	0	0			
31.01.201	Segal	Pc	48°26'297	4°47'253	6.519	6.01598	59.679551	0.83333	10	0	0	0	0	0	0	0	30.2.5	2.5	0	0	0	0	0	0	0.12.277	6.1384	1.6667	1.64			
31.01.201	Segal	Pc	48°26'301	4°47'257	6.449	15.64817	74.838924	0.83333	0	0.54.167	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.83333	1.66667	2.5	0	0.20.833	0.83333	0.81			
31.01.201	Segal	Pc	48°26'306	4°47'264	6.349	7.83419	77.169116	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.83333	2.5	0	0.12.277	0	0.9.2076	0.83333	2.5		
31.01.201	Segal	Pc	48°26'307	4°47'269	6.209	12.04837	71.327454	0.83333	0	0.54.167	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.83333	10.8333	2.5	0	0	0	0.2.5			
31.01.201	Segal	Pc	48°26'310	4°47'272	5.959	21.03279	92.978821	0.83333	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6.66667	15	1.66667	0.83333	0.9.2076	0	0.3.0692	3.0692	0.83333	2.5
31.01.201	Segal	Pc	48°26'311	4°47'273	5.709	9.61215	92.204191	0.83333	0	0	1.66667	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.83333	0.83333	0	0	0	0	0.3.0692	0.83333	6.64	
31.01.201	Segal	Pc	48°26'314	4°47'272	5.669	30.42177	78.565522	0.83333	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.83333	1.66667	0	0	0.21.484	0	0.49.107	1.6667	0.081	

Figure 29 : exemple d'une partie d'une grille Excel regroupant des données échantillonnées dans l'assemblage dominé par *Pelvetia canaliculata* pour la réalisation du chapitre 2.1.

5.2 Indices utilisés

Pour chaque point d'échantillonnage, différents descripteurs de la communauté ont été calculés.

Descripteurs statistiques

La richesse spécifique (S) représente le nombre total d'espèces de macroalgues identifiées par point.

L'abondance (A) représente soit le pourcentage de recouvrement de chaque espèce animale et végétale, soit la densité en m² des macrogastéropodes brouteurs. Le recouvrement est estimé visuellement à l'aide d'intervalles ([0-5], [5-25], [25-50], [50-75], et [75-100]). Ce sont les médianes (2.5, 15, 37.5, 62.5, 87.5) de ces intervalles qui sont ensuite utilisées pour faire les calculs de moyenne et d'indice.

Indices de diversité

Ces différents indices ont été calculés pour les macroalgues.

Le rapport de richesse spécifique Rhodophyta/Phaeophyceae (R/P ratio) a été utilisé à grande échelle pour présenter des variations latitudinales dans la composition des flores marines, mais également à l'échelle plus locale essentiellement pour identifier des changements de la flore de haut en bas d'un site, ou entre des sites. Il est calculé selon cette équation :

$$R/P_{ratio} = S_R/S_P \quad (5)$$

Avec :

S_R nombre total d'espèces d'algues rouges dans le point d'échantillonnage

S_P nombre total d'espèces d'algues brunes dans le point d'échantillonnage

L'indice de Shannon (H') est un indice dépendant de la richesse spécifique du point d'échantillonnage et de l'abondance de ces espèces. Il sera plus faible lorsqu'il y aura moins d'espèces et/ou une espèce nettement prédominante. Il sera au contraire plus fort lorsque les espèces seront nombreuses et/ou si ces espèces ont toutes des abondances similaires. H' a été calculé par la fonction « diversity » du package 'vegan' selon l'équation suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Avec :

p_i pourcentage relatif de l'espèce $p_i = n_i/N$

S nombre total d'espèces dans le point d'échantillonnage

n_i pourcentage de recouvrement de l'espèce dans le point d'échantillonnage

N recouvrement total de toutes les espèces dans le point d'échantillonnage

L'équitabilité de Pielou (J) au contraire de H' ne dépend pas du nombre total d'espèces identifiées mais uniquement de l'abondance des différentes espèces et indique donc la répartition des espèces dans le point d'échantillonnage. J donne un résultat entre 0, correspondant à la dominance d'une seule espèce, et 1, correspondant à une répartition équitable de chaque espèce. Elle est calculée selon l'équation suivante :

$$J = \frac{H'}{H'_{max}}$$

Avec :

H' indice de Shannon

$H'_{max} = \log_2 S$ (S nombre total d'espèces dans le point d'échantillonnage)

L'indice de Simpson (D), donne la probabilité de tirer 2 individus de la même espèce en réalisant un tirage aléatoire. D a été calculé par la fonction « diversity » du package 'vegan' et est égal à l'équation suivante :

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

p_i pourcentage relatif de l'espèce $p_i = n_i/N$

S nombre total d'espèces dans le point d'échantillonnage

n_i pourcentage de recouvrement de l'espèce dans le point d'échantillonnage

N recouvrement total de toutes les espèces dans le point d'échantillonnage

On privilégie l'utilisation de l'indice de diversité de Simpson qui est égal à $1 - D$.

L'indice de diversité de Hill (*Hill*) permet de combiner les indices de Shannon et de Simpson et donne donc un résultat plus synthétique. Il est calculé selon l'équation :

$$Hill = \frac{1/D}{e^{H'}}$$

Indice de structure des communautés

L'indice de Structure des Communautés (ou Ics) a été utilisé pour rendre compte du développement et de la structuration des communautés macroalgales (Ar Gall & Le Duff, 2014). Cet indice est composé de trois sous-indices : l'indice de stratification de la communauté (Is), l'indice d'organisation fonctionnelle (Io) et l'indice taxonomique (It). L'Ics est calculé selon l'équation suivante et est compris le plus souvent entre 0.3 et 1.8, avec un maximum théorique de 2.1.

$$Ics = It + Io + Is$$

L'indice de stratification de la communauté (Is), est basé sur la taille des thalles des algues formant la communauté. En effet, cela permet de se rendre compte de l'état de développement de la canopée et de la protection que celle-ci peut apporter aux différents organismes de la biocénose associée. La stratification peut être séparée en quatre groupes liés à la taille des individus (cf. ci-dessus). A chaque strate est attribué un indice Is_i (respectivement dans l'ordre 1, 2, 3, et 4). L'Is est calculé selon l'équation (2).

$$Is = \sum (Is_i \times C_i) / \sum (Is_i \times C_{max})$$

avec $\sum (Is_i \times C_{max}) = 50$ $C_{max} = 5$.

Soit :

$$Is = \sum (Is_i \times C_i) / 50$$

L'indice d'organisation fonctionnelle (Io), repose sur une classification selon le degré de complexification des macroalgues : l'indice SFG (Structural and Functional Groups). L'Io part du principe que chaque algue ne présente pas un même niveau d'organisation de son thalle. Une algue peu organisée et moins pérenne aura une chance moindre de développer une communauté variée et durable. Elle aura donc un plus faible impact sur l'organisation des communautés qu'une algue bien différenciée et son indice SFG sera plus petit (Annexe 1). L'équation 3 montre le calcul de l'indice Io.

$$Io = \sum (Io_i \times C_i) / \sum (Io_i \times C_{max})$$

avec Io_i l'indice SFG de l'espèce, et $\sum (Io_i \times C_{max}) = 105$ puisque $C_{max} = 5$.

soit :

$$Io = \sum (Io_i \times C_i) / 105$$

L'indice taxonomique (It), regroupe les différents pourcentages de recouvrement des algues appartenant au même phylum. Ainsi, le calcul est réalisé en poolant toutes les espèces d'algues rouges (Rhodophyta), d'algues brunes (Phaeophyceae) et d'algues vertes (Chlorophyta). Les cyanobactéries ou les lichens ne sont pas pris en compte dans l'It, comme dans les autres sous-indices. Les algues brunes sont considérées comme étant les plus performantes pour établir une canopée structurante et pérennante (Fucales en haut d'estran et des Laminaires en bas d'estran) (Lüning, 1990 ; Cabioc'h et al, 2014 ; Ar Gall & Le Duff 2014), tandis que les algues rouges sont structurantes seulement vers les bas niveaux de l'estran et que les algues vertes sont que très peu structurantes et souvent opportunistes. C'est pourquoi, dans le calcul du sous-indice It, ces différences d'apport structurant à la formation de la canopée sont prises en compte par le biais de coefficients. Les algues brunes se voient appliquer un coefficient de 2 tandis que les algues rouges ont un coefficient de 1 et les algues vertes un coefficient de 0.5. L'équation (4) de l'It est la suivante :

$$It = \frac{2C_p + C_r + 0,5C_c}{2C_{p_{max}} + C_{r_{max}} + 0.5C_{c_{max}}}$$

avec C_p , C_r , C_c , respectivement les indices de recouvrements des Phaeophyceae strates à, Rhodophyta et Chlorophyta. $2C_{p_{\max}}$, $C_{r_{\max}}$ et $0.5C_{c_{\max}}$ correspondent aux recouvrements maximums de chaque phylum, avec les quatre strates présentes et pour chacune l'indice de couverture le plus élevé, soit $2C_{p_{\max}} + C_{r_{\max}} + 0.5C_{c_{\max}} = 70$.

soit :

$$I_t = \frac{2C_p + C_r + 0,5C_c}{70}$$

5.3 Analyses statistiques

Tests préliminaires

Toutes les analyses ont été réalisées grâce au logiciel R (R Development Core Team, 2018). La normalité et l'homoscédasticité ont d'abord été testées sur chacune des variables biologiques et physiques par des tests de Shapiro-Wilk et de Bartlett / Levene, respectivement. Ces tests préliminaires permettent de déterminer le type d'analyses, *i.e.* paramétrique ou non, à réaliser sur les variables.

Corrélation

Selon les conditions d'application, deux coefficients de corrélation ont pu être calculés : le r de Pearson pour les données paramétriques et le τ de Kendall dans le cas de données non paramétriques. Aux vues du grand nombre de données des matrices de corrélation ont été créées grâce au package 'corrplot' afin d'obtenir une vue d'ensemble des corrélations qui peuvent exister entre les variables (Figure 30).

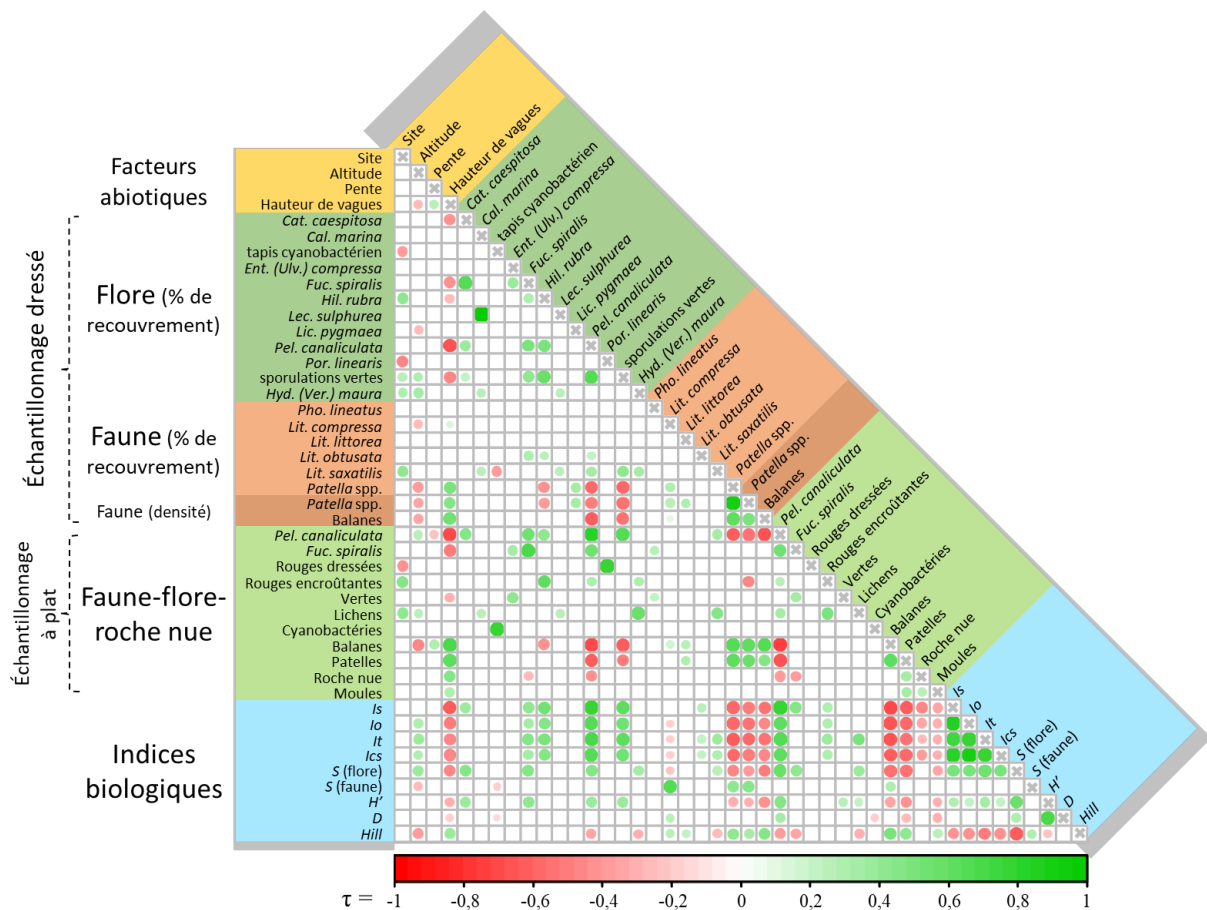


Figure 30 : Exemple de matrice de corrélation créée à partir des données échantillonnées pour la réalisation du chapitre 2.1. Cette matrice révèle les corrélations (τ de Kendall) retrouvées pour l'assemblage dominé par *Pelvetia canaliculata*. Plus les points de couleurs sont foncés, plus le coefficient de corrélation est important, rouge pour les corrélations négatives, verte pour les positives.

Comparaison de groupes

Des tests de Student ou tests t (paramétriques) ainsi que des tests Wilcoxon-Mann-Whitney ou tests U (non paramétriques) ont été utilisés pour comparer les variables de deux groupes, par exemple la comparaison des recouvrements d'une espèce entre deux saisons (cf. chapitre 1.2). De la même façon, des ANOVA (paramétriques) ou des tests de Kruskal-Wallis (non paramétriques) ont été réalisées pour comparer plus de deux groupes. Des tests post-hoc de Tukey HSD ou de Nemenyi sont appliqués aux données présentant des différences significatives respectivement après ANOVA ou Kruskal-Wallis pour identifier les variables statistiquement supérieures ou inférieures.

Analyses multivariées

Les analyses multivariées permettent de traiter plus de deux variables en même temps et d'étudier un jeu de données dans sa globalité. Une transformation de Hellinger est appliquée aux jeux de données afin de limiter l'impact statistique des taxa rares et de standardiser les unités. Les analyses en composantes principales (ACP ou PCA en anglais) sont des représentations graphiques servant à apprécier la variabilité des communautés intertidales étudiées. Elles sont utilisées seules en approche préliminaire pour décrire les communautés et les sites et mettre en avant d'éventuels point d'échantillonnages présentant des valeurs aberrantes ou des cas particuliers (outliers). Elles peuvent également être combinées à des analyses hiérarchiques de redondance (HCPC) pour identifier des points d'échantillonnages développant des cortèges d'espèces similaires, statistiquement différenciés en « clusters » (par exemple chapitre 1.2).

Les analyses de redondance (RDA en anglais) sont construites selon le même principe que les ACP mais, contrairement à ces dernières, les RDA sont contraintes par des variables explicatives. Cette analyse permet dans le cas de cette étude de mettre en évidence les effets significatifs des facteurs abiotiques (hydrodynamisme, altitude, site) sur les jeux de données. En y appliquant ensuite une ordination contrainte, on peut déterminer quelle variable explicative (facteur abiotique) est la plus impliquée dans la différenciation des communautés. Les pourcentages expliqués par ces variables sont ensuite résumés dans des diagrammes de Venn (chapitre 1.1 par exemple).

Chapitre 1 : Effets de l'hydrodynamisme en zone intertidale à dominance macroalgale : variations intra- et inter-communautaires

Dans ce chapitre, la hauteur de vagues *in situ* est utilisée comme estimateur (proxy) pour évaluer les effets de l'hydrodynamisme au sein des communautés macroalgales. Seules les espèces végétales sont prises en compte.

Six communautés macroalgales, correspondant à six niveaux bathymétriques / altitudinaux sur l'estran ont été échantillonnées suivant deux protocoles, l'un avec les algues à plat comme à l'émersion (undisturbed sampling), l'autre avec les algues dressées comme à l'immersion (upright profile). En parallèle, des sondes de pression Mini-Diver ont été fixées directement dans chaque point d'échantillonnage et les valeurs enregistrées pendant une semaine ont servi à calculer les hauteurs moyennes de vague (cf. annexe A). Au total, 216 points ont été échantillonnés dans le chapitre 1.1 et 120 points dans le chapitre 1.2, sur trois sites de la côte nord-ouest de la Bretagne. Les sondes Mini-Diver et leur fixation sont par ailleurs présentées en Annexe A.

Dans la première partie de ce chapitre, les différentes méthodes d'échantillonnage biologique et physique qui seront utilisées tout le long de la thèse sont décrites. C'est une étude intra-communautaire ayant pour but d'estimer les effets de la hauteur de vague *in situ* sur chacune des six communautés macroalgales, prise indépendamment.

La seconde partie est une étude inter-communautaire qui décrit les effets de la hauteur de vagues sur la différenciation verticale des communautés, en tenant compte d'un autre facteur abiotique très important dans la zone intertidale, l'altitude.

1.1 Effets de l'hydrodynamisme à petite échelle sur la structure des communautés de macroalgues intertidales : une nouvelle approche

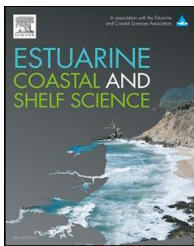
Small-scale effects of hydrodynamics on the structure of intertidal macroalgal communities: A novel approach

Thomas Burel ^{a,*}, Gauthier Schaal ^a, Jacques Grall ^b, Michel Le Duff ^b, Georges Chapalain ^c, Blondie Schmitt ^a, Maxence Gemin ^a, Olivier Boucher ^c, Erwan Ar Gall ^a

^a Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, 29280 Plouzane, Brittany, France

^b UMS 3113, Observatoire Marin, Université de Brest, Plouzane, Brittany, France

^c Laboratoire de Génie Côtier et Environnement (LGCE), Cerema, 155 rue Pierre Bouguer, Technopôle Brest-Iroise BP 5, 29280, Plouzane, Brittany, France



Citation : Burel, T., Schaal, G., Grall, J., Le Duff, M., Chapalain, G., Schmitt, B., Gemin, M., Boucher, O., Ar Gall, E., 2019. Small-scale effects of hydrodynamics on the structure of intertidal macroalgal communities: A novel approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 226, 106290. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106290>

1. Introduction

On rocky shores, the main factors influencing biocenoses distribution are tide and waves (Menge and Branch, 2001; Bird et al., 2013). Tidal conditions generate various abiotic and biotic pressures in the intertidal zone (Paine, 1966; Dahlhoff, 2004), inducing vertical zonation of organisms, which is observed globally (Stephenson and Stephenson, 1949). Rocky shores in the Northern Atlantic are commonly dominated by extensive canopies of seaweeds, which largely structure the habitat and the associated diversity (Little and Kitching, 1996). Fucooids typically dominate the higher and mid-intertidal zone, while Laminariales dominate the lower intertidal and high subtidal environments (Lüning, 1990). These intertidal macroalgae are distributed vertically according to their physiological preferendum, structuring six successive communities, commonly observed on the coasts of Brittany (Ar Gall and Le Duff, 2014). The composition and the extent of these communities vary according to several abiotic factors, including substratum composition, nutrient concentration and hydrodynamics (Boaventura, 2000; Mieszkowska et al., 2013). However, communities do not necessarily respond in the same way to similar environmental pressures highlighting the interest of a study based on several well-structured canopies. In that way, the highly diversified megatidal zone of Brittany constitutes a convenient model for such a study compared to rocky shores of less extent that are therefore less differentiated (Ar Gall et al., 2016).

Hydrodynamics is known to be a major driver of intertidal biocenoses composition (Denny and Wetthey, 2001; Gilman et al., 2006). In the North-East Atlantic, sheltered shores, where macroalgal canopies are well developed, may be distinguished from exposed shores, where the presence of these canopies is largely reduced, and where sessile animals (*e.g.* barnacles, mussels) and limpets dominate the substratum (Raffaelli and Hawkins, 1999). As underlined by O'Connor et al. (2011), competition for the substratum on rocky shores occurs mostly between seaweeds and the benthic fauna in wave-exposed sites, whereas sheltered areas are more influenced by grazing. Some seaweed species are nevertheless well-adapted to wave exposed rocks, such as *Pelvetiopsis limitata* in the North-East Pacific (Abbott and Hollenberg, 1976) or the variety *linearis* of *Fucus vesiculosus* in the North-East Atlantic (Want et al., 2014). The effects of hydrodynamics on intertidal organisms is well documented at the species level, including the decrease of drag coefficient in macroalgae (Gaylord et al., 1994) and the modification of either their size (Wolcott, 2007) or their morphology (Denny, 2006). Hydrodynamics results from the combined effect of swell and wave action, caused by wind-induced forces far at sea and driven by tide and currents (Holthuijsen, 2010).

Hydrodynamics in the intertidal zone has first been investigated indirectly through the presence of characteristic taxa (Ballantine, 1961; Floc'h, 1964; Munda, 1978), which allows a rapid and costless overview of the shore exposure to waves. However, such approaches, although still in use because of their simplicity, are limited by local specificities. Alternative methods based on fetch measurements (*i.e.* the maximum distance swell and waves may travel without obstacle) have been developed, providing convincing results on the effects of hydrodynamics on intertidal community structure (Baardseth, 1970; Burrows et al., 2008). Approaches based on wind measurements depend on the local availability of reliable weather data (Thomas, 1986). Predictive models have also been developed to integrate wave energy and/or wave height at a regional scale (*e.g.* Holthuijsen, 2010; Reguero et al., 2012; Camus et al., 2013; Guillou and Chapalain, 2015; Rattray et al., 2015). Such models give a framework for local studies and open up new prospects to determine the effect of waves on the shores (Cefali et al., 2016; Puente et al., 2016). Although aforementioned approaches have provided valuable insights into the relationship between hydrodynamics and intertidal communities, they are of little use at local scale, where small-scale topography (*i.e.* outcrops, rock orientation, crevices) can induce a variability in hydrodynamic forces actually affecting benthic habitats (Paine and Levin, 1981; Helmuth and Denny, 2003; Le Hir and Hily, 2005). Therefore, in order to characterize the extent of hydrodynamics variability at the metric scale and associated effects on intertidal biota, direct measurements are necessary. However, such measurements are still very rare for intertidal environments (Jones and Demetropoulos, 1968; Bell and Denny, 1994; O'Donnell and Denny, 2008). *In situ* hydrodynamical measurements are generally carried out using large (> 30 cm) pressure transducers in the intertidal zone, including wave height assessment (Autret et al., 2016; Suanez et al., 2019). Small-size (*ca.* 10 cm) pressure sensors are currently used to assess water levels and less often tidal variations (Balliston et al., 2018; Van Putte et al., 2019). In this study, small-size pressure sensors have been used as wave height recorders on intertidal rocky shores. The relatively low price of these instruments with regards to the quality of their measurements together with the fact that they can be easily displayed in the field as a constellation, makes it possible to conduct a detailed study of small-scale hydrodynamics. Combined to a concomitant accurate evaluation of the structure of macroalgal communities, this small-scale (*ca.* 10 m) monitoring could provide data to specify the impact of hydrodynamics at the community level.

The working hypothesis of this study is that hydrodynamics would explain most of the inner variability observed in both the extent and the structure of macroalgal communities. Based

on this hypothesis, three questions may be addressed: (1) in the context macroalgae dominated rocky shores, is wave height an adequate descriptor/proxy of hydrodynamics? (2) is the small-scale approach proposed in this study efficient when trying to characterize hydrodynamics at the community level? (3) do every studied macroalgal community respond in the same way to hydrodynamics variations? Thus, the effect of hydrodynamics on both the extent and the structure of macroalgal communities has been investigated, using *in situ* wave height measurements, in parallel to the ecological evaluation of six vertically distributed seaweed assemblages on three rocky shores of Western Brittany.

2. Material and methods

2.1. Sites and communities

Three sites were studied at the western end of Brittany, open to the Atlantic Ocean (Figure 31). Porsal ($48^{\circ}33.848'N/4^{\circ}42.309'W$), Porspoder ($48^{\circ}28.876'N/4^{\circ}46.293'W$) and the Isle of Segal ($48^{\circ}26.330'N/4^{\circ}47.376'W$) are about 15 km from each other.

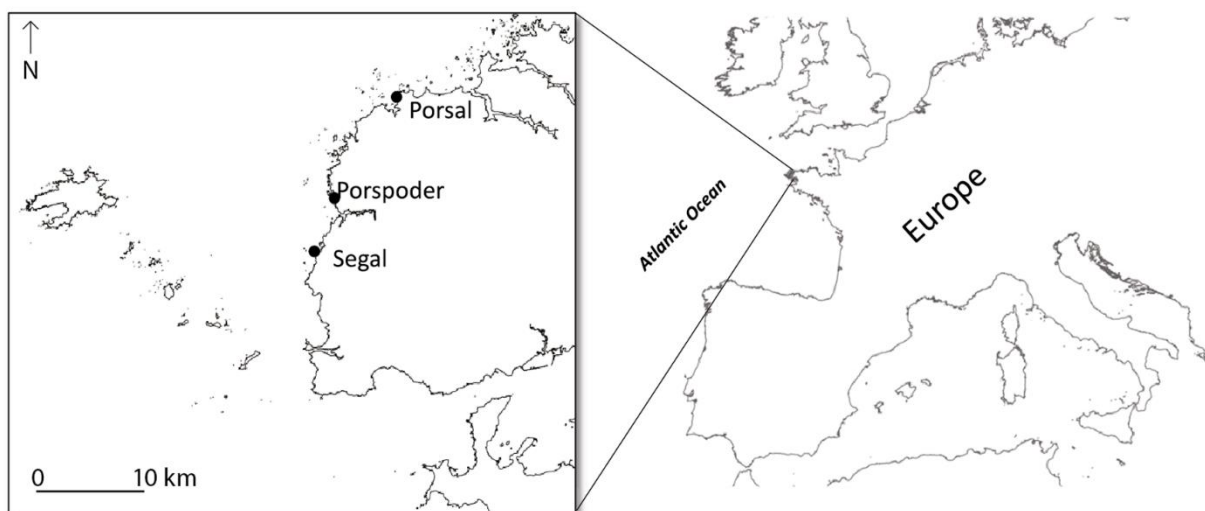


Figure 31 : Location of the three sites on the North-West coast of Brittany.

Tidal ranges are around 8m at Spring tides and the sampling sites are 150–500m long and 50–200m wide. These sites were first selected in order to embrace natural variability from a single coast and waterbody (in the sense of the European Water Framework Directory). They are relatively sheltered locations with a similar extensive intertidal vegetation, presenting the six macroalgal communities usually found in the North-East Atlantic Ocean (Cabioc'h et al., 2014). Macroalgal communities are defined as assemblages dominated by either one or two structuring Fucales or Laminariales (Ar Gall and Le Duff, 2014). Communities of the intertidal zone are dominated from top to bottom by: (1) *Pelvetia canaliculata* (called *Pc* in the text), then (2)

Fucus spiralis (*Fspi*), both structuring low (< 30 cm) canopies characterized by a reduced diversity. In the mid intertidal zone, two species are co-dominating (3), *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* (*An – Fves*), forming canopies up to 2m high and more than 50 cm high, respectively. Then, in the low intertidal zone, (4) *Fucus serratus* (*Fser*) structures a canopy up to 50 cm. (5) *Bifurcaria bifurcata* and *Himanthalia elongata* (*He – Bb*), up to 30 cm for the first one and up to 4m high for the second one, are the Fucales co-dominating the lowest level of the intertidal zone. In the subtidal fringe, (6) the kelp *Laminaria digitata* (*Ld*) forms canopies reaching 3m high. Two other kelp species, *Saccharina latissima* and *Saccorhiza polyschides* may be found in association in this community. The altitude (average tidal height) of these communities was determined by GIS monitoring and post-treatment with Litto3D® data from the SHOM (Service Hydrographique et Oceanographique de la Marine; diffusion.shom.fr): *P. canaliculata* ($6.44 \pm 0.39\text{m}$), *F. spiralis* ($5.71 \pm 0.50\text{m}$), *A. nodosum* – *F. vesiculosus* ($4.29 \pm 0.72\text{m}$), *F. serratus* ($2.54 \pm 0.46\text{m}$), *H. elongata* – *B. bifurcata* ($1.94 \pm 0.48\text{m}$), *L. digitata* ($1.32 \pm 0.47\text{m}$).

2.2. Field sampling

Field sampling was conducted from late Winter to mid Spring (January to May 2017). Each macroalgal community was sampled at low tide, during a one-week period (Table 1). For each community, thirty-six sampling surfaces or spots (twelve per site), evenly spaced, were determined by both photographs and GPS positioning. The substratum was mainly bedrock avoiding microhabitats (*i.e.* crevices, pools, boulders, sediments). For the sampling, a mobile 1.65×1.65 m plastic grid structure consisting of 25 quadrats of 33×33 cm was laid on the spot. Cover was visually determined and classified within five percentage intervals:]0–5[, [5–25[, [25–50[, [50–75[and [75–100]. Two complementary methods were used to estimate the respective abundances of different algal species (Figure 32).

“Undisturbed” sampling aims at describing the distribution of macroalgal groups during emersion, when thalli are lying on the substratum, giving a characterization of the canopy-forming species. Only dominating species of Phaeophyceae and large groups of flora (other Phaeophyceae, erect and crustose Rhodophyta, Chlorophyta) were considered in this method. Macroalgal undisturbed covers were measured on the area defined by the whole mobile structure (approximately 2.72 m² per spot).

“Upright profile” sampling aims at describing both the horizontal and vertical structures of the macroalgal canopy during immersion. The cover of all seaweed species was estimated based on the vertical projection of their thalli on the substratum, to mimic their habit at immersion. Only individuals or patches larger than 5 mm were taken into consideration and classified within the following four strata: crustose, micro-meioibiotic (< 30 cm), macrobiotic (30–100 cm) and mega-megalobiotic (> 100 cm). Where necessary, species identification was undertaken in the laboratory. In this method, the sampled area was defined by the cumulated surface of three 33 cm * 33 cm quadrats randomly chosen within the structure (*i.e.* about 0.33 m² per spot).

2.3. Acquisition and treatment of hydrodynamic data

In this study, wave heights were used as a proxy of hydrodynamics and estimated by pressure sensors. Mini-Diver® sensors (Schlumberger Water Services or SWS) were used to measure the absolute pressure (Pabs), equal to the sum of atmospheric pressure (Patm) and water pressure (Phydro). A plastic base was screwed to the rock and sensors were additionally fastened with cable ties; this method proved secure and allowed easy removal after measurements. They were programmed to record local pressures during seven consecutive days to include about 12–14 tidal cycles, to span various tidal amplitudes, with a relatively high acquisition frequency (0.04 Hz for a 25 s period, providing a total of 24000 values). For a given community, recording was performed by 36 sensors (12 for each site, one per spot), simultaneously to the sampling of macroalgae.

Once recording was achieved, data were downloaded using Diver- Office® (SWS). Phydro values were obtained from Pabs data by subtracting local Patm, acquired by a control probe. Each tide period was treated remotely and a polynomial regression was applied to it in order to remove the tide oscillation itself and to leave secondary pressure oscillations generated by waves and globally representative of wave heights. The twenty highest and the twenty lowest pressure values were then selected to determine the average wave height per tide. This estimator was proven to be similar to the Significant Wave Height, defined as the mean of third of the highest waves in the classical wave-by wave analysis (*e.g.* Holthuijsen, 2010) of an ancillary, synchronous and co-located signal sampled at a rate in excess of 2 Hz. Since altitude variations between the sensors within a given community were negligible, average wave heights were not corrected.

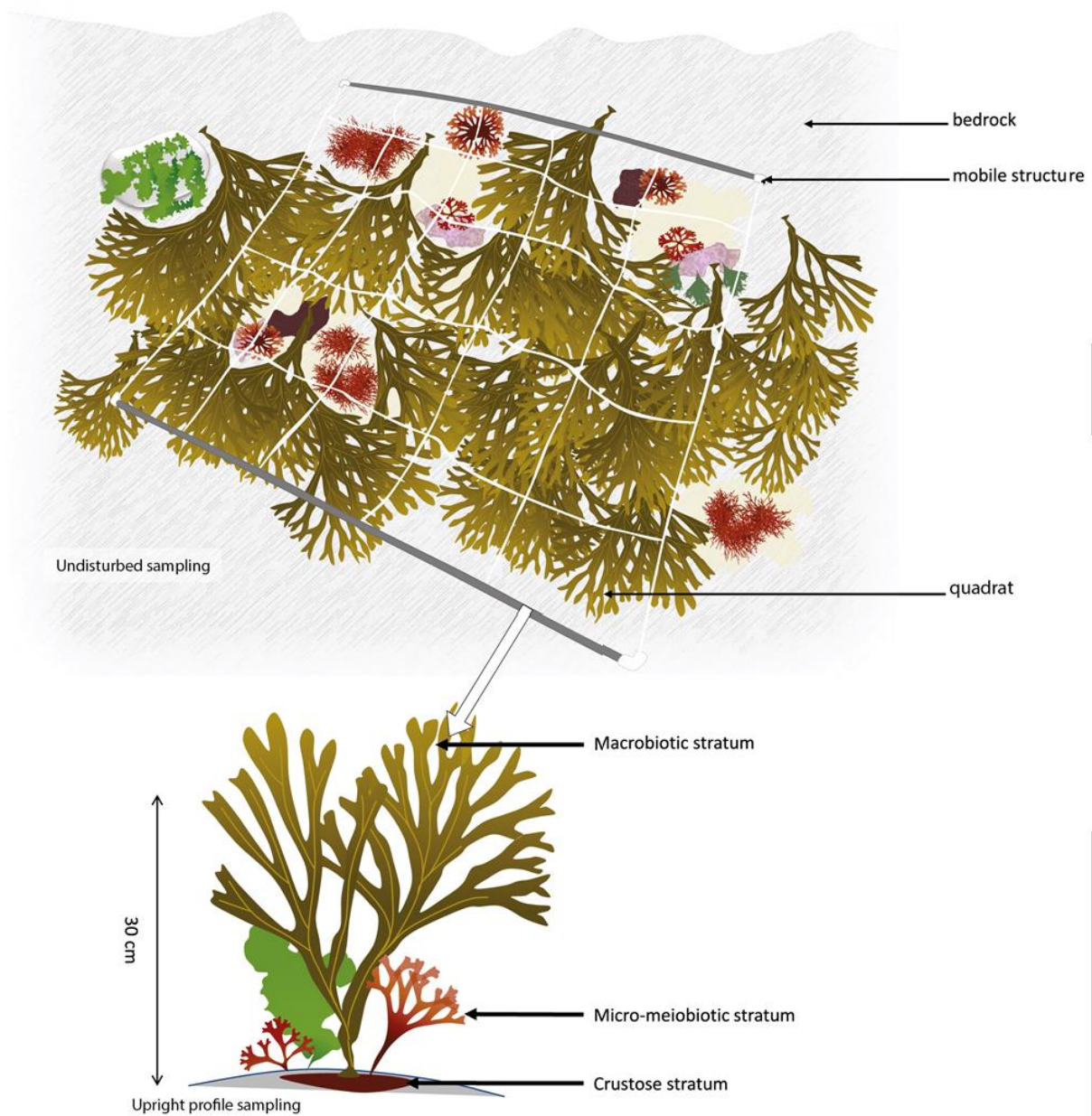


Figure 32: Description of the two methods of sampling used in the study. Undisturbed sampling takes into account the major groups of macrophytes on the whole structure. Upright profile sampling is based on a finer description of the macrophyte species and their canopy, and is applied in three quadrats of the structure.

2.4. Data treatment and statistics

For both types of community sampling (undisturbed and upright profile), medians of percentage intervals were used to calculate the average cover of taxa or groups of taxa per community. Data from upright profile sampling were used for the calculation of diversity indices. The mean species richness was defined as the total number of species/taxa determined per sampled spot and averaged per community. Furthermore, the Shannon-Wiener index and the Rhodophyta/Phaeophyceae specific richness ratio (R/P ratio) were calculated for each sampled spot. The development and structural state of each macroalgal community was evaluated by the index of community structure (Ics) (Ar Gall and Le Duff, 2014), which takes into account the cover of taxonomic, stratum and structural/functional groups of seaweeds. Wave height values were treated after standardization of the variable.

All analyses were conducted within the R environment (R Development Core Team, 2014). Both normality and variance homogeneity were first assessed on all biological and physical data sets with Shapiro–Wilk and Bartlett/Levene tests, respectively. Macroalgal community parameters (diversity, indices) were compared between the three sites using Kruskal-Wallis (KW) tests. To establish potential correlations between species and variables, Pearson's r coefficients were calculated, using the “corrplot” package (Wei and Simko, 2017). Redundancy analysis (RDA) was carried out with “vegan” (Oksanen et al., 2013) to determine how environmental factors influence the development and the structure of macroalgal communities. Undisturbed sampling or upright profile sampling data were used as response variables, and the latitude, for site position, and average wave heights, for hydrodynamics, as explanatory variables. Then, an ANOVA and a constrained ordination were applied to variables of the RDA to determine if the reduced model is significant and, if so, which explanatory variable is mostly involved. Variation of communities was then partitioned with respect to both explanatory variables, *i.e.* site and wave height. The relative importance of each explanatory variable and their degree of interaction were summarized in Venn diagrams.

3. Results

3.1. Community structure

Within the sampling period in the three sites, 125 macroalgal species were determined including 15 Chlorophyta, 83 Rhodophyta and 27 Phaeophyceae. Cover of dominating Phaeophyceae, mean species richness and Ics values are given by community and site in Table

1. Cover values of dominating Phaeophyceae ranged between *ca.* 45% in *Pc* and 70% in *An – Fves*, with large intra-community and inter-site variations corresponding to the heterogeneity of the intertidal canopies. It is the highest at Porsal for the high and middle intertidal levels and at Porspoder for low intertidal levels (Table 1). Nevertheless, no significant difference was found between sites. Maximum values of macroalgal mean species richness for a spot (≈ 0.33 m²), *i.e.* 37 species in *Ld* and 34 species in *He – Bb*, were obtained in Segal. The mean species richness did not differ significantly between sites for a given community, except for *Fspi* and *He – Bb* with higher values at Segal (KW, *p*-value < 0.05). It increased from the high intertidal zone to the *He – Bb* community, with a plateau for *Ld*. Values of the Shannon-Wiener index ranged between 0.2 and 3.0 and those of the R/P ratio varied between 0.5 and 20.0, suggesting large discrepancies in macroalgal diversity between communities (significant differences, KW, *p*-value < 0.05). However, values did not differ significantly between successive tidal heights (KW, *p*-value < 0.05). The Shannon-Wiener index showed higher values in Segal for the *He – Bb* community (KW, *p*-value < 0.05), corresponding to a higher mean species richness (see above). KW tests did not reveal any significant intra-community difference for *Ics*. Three groups of communities differing significantly (KW, *p*-value < 0.05) may be observed (*Pc* and *Fspi* | *An – Fves*, *Fser* and *He – Bb* | *Ld* alone), with increasing values of *Ics* between these groups.

3.2. Wave heights

Wave heights were calculated for each spot and then averaged per community and per site (Table 1), according to the procedure and to the periods defined above. Given that recording periods were different, wave heights were smaller in high level communities than in lower levels and showed a reduced variability between sites. Thus, wave heights ranged from 15 to 25 cm between sites, with an average of 18.90 ± 6.66 cm in *Pc*, and from 23 to 28 cm, with an average of 24.28 ± 6.83 cm, in *Fspi*. In *An – Fves*, wave heights were greater but show little fluctuation between sites, ranging from 52 cm to 65 cm, with an average of 58.93 ± 15.40 cm. For the three lowest communities of the shore, a larger variability occurred in wave heights between sites, *i.e.* from 94 to 125 cm in *Fser*, from 59 to 135 cm in *He – Bb* and from 45 to 89 cm in *Ld*, with average values per community of 107.16 ± 21.72 cm, 93.04 ± 35.96 cm and 72.30 ± 21.77 cm, respectively. The least exposed site was Porsal, for all communities of the shore, while Segal was the most exposed site for high level communities and Porspoder for mid and low intertidal communities. Including all recording periods, the maximum value of wave height obtained in one spot was 158.30 cm, in *He – Bb* at Porspoder, and the minimum was

5.91 cm in *Pc* at Porsal. Considering the spatial distribution of wave heights inside each community on shorelines up to 250m long, their values may be either randomly distributed or vary significantly with the distance between sampling spots. The most drastic variation observed was a doubling of height values between two neighboring spots in *Pc* at Segal separated only by 8 m, rising from 19 cm to 37 cm. At the opposite, wave heights may only differ slightly between two spots, like a 12% discrepancy in *He – Bb* at Porsal, from *ca.* 51 cm to 57 cm, *i.e.* 6 cm over a 190 m distance. Wave heights increase towards the open sea in communities with sampling spots placed on an axis perpendicular to the coastline. On the contrary, when the axis parallels the coastline, wave height values were distributed randomly.

Table 1: Average values and standard deviations of Ics, mean species richness, covering of dominating Phaeophyceae, average wave heights corresponding recording periods per community and site. Communities dominated by: *Pc* = *Pelvetia canaliculata*, *Fspi* = *Fucus spiralis*, *An – Fves* = *Ascophyllum nodosum – Fucus vesiculosus*, *Fser* = *Fucus serratus*, *He – Bb* = *Himanthalia elongata – Bifurcaria bifurcata*, *Ld* = *Laminaria digitata*.

Intertidal level	Community	Site	Ics	Mean species richness	% cover of dominating Phaeophycean	Average wave height (cm)	Wave height / seaweed sampling period	
High	<i>Pc</i>	Segal	0.56 ± 0.23	5.08 ± 1.24	38.13 ± 21.75	24.96 ± 4.91		
		Porspoder	0.57 ± 0.15	4.17 ± 1.03	39.38 ± 24.52	16.16 ± 3.41	08/05/17 to 14/05/17	
		Porsal	0.56 ± 0.16	4.58 ± 1.16	54.17 ± 33.63	15.56 ± 6.72		
	<i>Fspi</i>	Segal	0.86 ± 0.24	13.17 ± 5.10	60.21 ± 30.22	27.61 ± 5.21		
		Porspoder	0.73 ± 0.25	7.83 ± 4.45	41.45 ± 27.02	23.82 ± 4.88	15/02/17 to 22/02/17	
		Porsal	0.87 ± 0.18	7.92 ± 2.02	60.83 ± 31.34	23.54 ± 9.11		
	Medium	<i>An – Fves</i>	Segal	1.12 ± 0.30	13.75 ± 6.73	61.04 ± 34.70	59.91 ± 8.52	
			Porspoder	1.07 ± 0.28	13.17 ± 3.93	75.00 ± 33.51	64.23 ± 20.96	12/01/17 to 19/01/17
			Porsal	1.03 ± 0.52	12.17 ± 3.90	76.04 ± 26.23	52.64 ± 12.95	
<i>Fser</i>		Segal	1.13 ± 0.23	19.25 ± 4.67	45.42 ± 27.11	102.04 ± 9.63		
		Porspoder	0.95 ± 0.29	14.42 ± 5.99	45.00 ± 34.79	124.66 ± 29.38	01/02/17 to 08/02/17	
		Porsal	0.96 ± 0.25	15.75 ± 3.96	55.21 ± 25.88	94.77 ± 3.81		
Low	<i>He – Bb</i>	Segal	1.15 ± 0.27	30.17 ± 3.71	41.46 ± 32.64	84.93 ± 24.61		
		Porspoder	1.32 ± 0.16	22.83 ± 3.66	57.08 ± 21.50	134.7 ± 17.45	15/03/17 to 22/03/17	
		Porsal	1.07 ± 0.14	23.25 ± 3.28	52.71 ± 29.30	59.50 ± 3.61		
	<i>Ld</i>	Segal	1.42 ± 0.19	25.58 ± 6.24	57.82 ± 21.02	84.10 ± 13.29		
		Porspoder	1.52 ± 0.17	21.82 ± 7.39	78.18 ± 16.92	88.72 ± 8.96	31/03/17 to 07/04/17	
		Porsal	1.42 ± 0.19	24.17 ± 4.41	69.79 ± 20.79	45.44 ± 2.78		

3.3. Effects of hydrodynamics on seaweed communities based on undisturbed sampling

In order to point out significant factors affecting the structure of seaweed canopies, a redundancy analysis (RDA) was performed for each community. The constrained ordination (p -value < 0.05) on RDA revealed that wave heights influence five out of six macroalgal communities, and that the site had an impact on the highest and the lowest macroalgal communities on the shore (Figure 33).

Wave height variation explained between 9.0 and 15.8% of the variance for four communities (*Pc*, *An – Fves*, *Fser*, *He – Bb*). By contrast, site effects never explained more than 2% of the variance and may be considered as negligible. The interaction between wave height and site had also a small impact for most of the communities, except *Pc* and *Ld*. For *Ld*, the contribution of each physical variable was difficult to determine. No significant result was evidenced for the *Fspi* community, suggesting no effect of site nor wave height on the community structure.

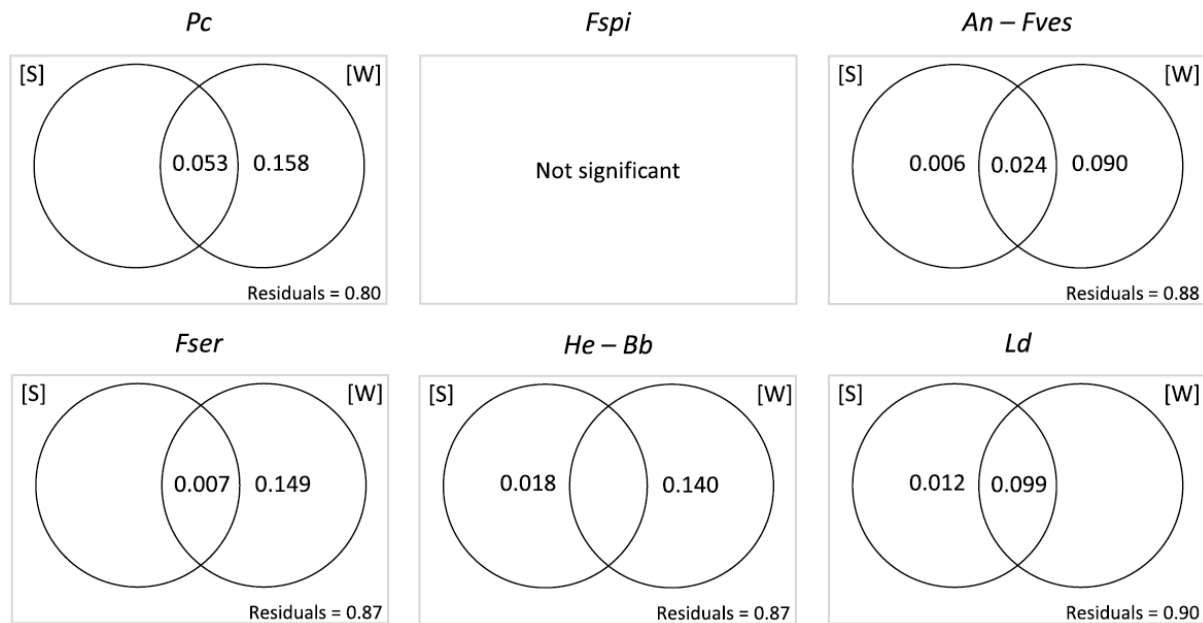


Figure 33: Venn diagrams illustrating the result of variance partitioning for the undisturbed sampling, taking into account the undisturbed sampling data (cover of dominating species of Phaeophyceae and of groups of seaweeds), per community with contribution of physical variables. Contribution of each variable is expressed as a fraction of 1, corresponding to a percentage. [S]: site, [W]: wave height. Residuals: unexplained variation. Communities dominated by: *Pc* = *Pelvetia canaliculata*, *Fspi* = *Fucus spiralis*, *An – Fves* = *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus*, *Fser* = *Fucus serratus*, *He – Bb* = *Himanthalia elongata* – *Bifurcaria bifurcata*, *Ld* = *Laminaria digitata*.

To assess the effect of hydrodynamics in community structure, correlation tests were applied between wave heights and undisturbed cover data (results shown in Figure 34). Cover of several dominating Fucales was negatively correlated with wave heights. The highest correlation ($r = -0.54$) was observed for the *Pc* community, whereas correlation coefficients were between -0.39 and -0.48 for mid-to-low intertidal communities. Cover of other Fucales did not show any significant correlation, like *F. spiralis* with a p -value of 0.84 in its own community, *F. vesiculosus* with p -value = 0.39 in *An – Fves* and *H. elongata* with a p -value of

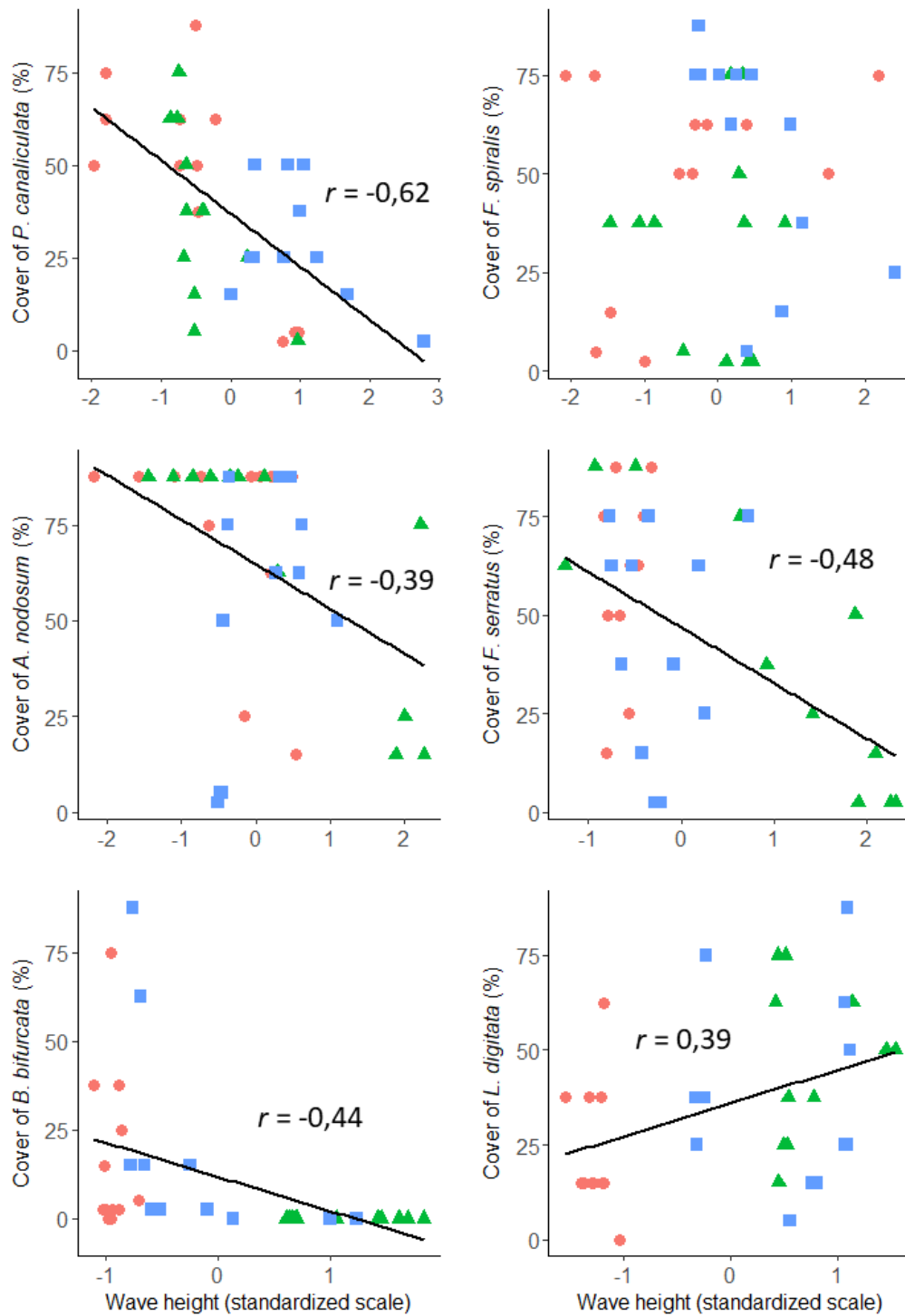


Figure 34: Cover of dominating brown seaweeds in the six studied communities related to normalized wave heights in the case of the undisturbed sampling method. $p\text{-value} < 0.05$ and $r = \text{coefficient of regression}$. Sites: Porsal, Segal, Porspoder

0.05 in *He – Bb*. Two opposite cases were observed with Laminariales structuring the lowest levels (*Ld* community), a positive correlation with wave heights for *L. digitata* ($r = 0.39$), but a negative one with *S. latissima* ($r = -0.36$). A positive correlation was also observed between wave heights and the total cover of erect Rhodophyta in the *An – Fves* community ($r = 0.37$) and in *He – Bb* ($r = 0.39$), and a negative correlation with the cover of *H. elongata* in the *Ld* community ($r = -0.44$).

3.4. Effects of hydrodynamics on seaweed communities based on upright profile sampling

Following the same method used for undisturbed sampling, a RDA was conducted on the covering of all seaweed species. Wave height had an impact on four communities, while the site factor affects significantly five communities (Figure 35). The variation of the two explanatory variables partly diverged from the results obtained in the case of the undisturbed sampling. The range of variation due to wave heights was larger, between 3.6 and 19.1%. The site effect was globally higher and varies between 4.1 and 17.4%. Unlike the undisturbed sampling, the *Fspi* community showed a significant response, whereas *An – Fves* did not.

Correlation coefficients were calculated for all seaweed species and for various biological indices relative to wave heights. Results are summarized in Table 1. The same tendencies were found in both upright profile and undisturbed samplings for the cover of *P. canaliculata* in *Pc*, *B. bifurcata* in *He – Bb*, *L. digitata* and *H. elongata* in *Ld*, with similar correlation values (Figure 36). In contrast, no correlation was found with any Fucales in *An – Fves* and in *Fser*.

Considering Chlorophyceae, a negative was evidenced in *An – Fves* and in *Fser* between the cover of *Cladophora rupestris* and wave heights, with coefficients of -0.46 and -0.36 , respectively.

The cover of several erect Rhodophyta appeared to be dependent on wave heights. At intermediate intertidal levels, *Chondracanthus acicularis* and *Gelidium spinosum* were positively correlated with hydrodynamics, with Pearson's r of 0.44 and 0.35, respectively. A similar result was obtained in *He – Bb* for *G. spinosum* ($r = 0.62$), *Ellisolandia (Corallina) elongata* ($r = 0.40$), *Chondrus crispus* ($r = 0.39$), *Gelidium corneum* ($r = 0.35$) and *Ceramium virgatum* ($r = 0.33$).

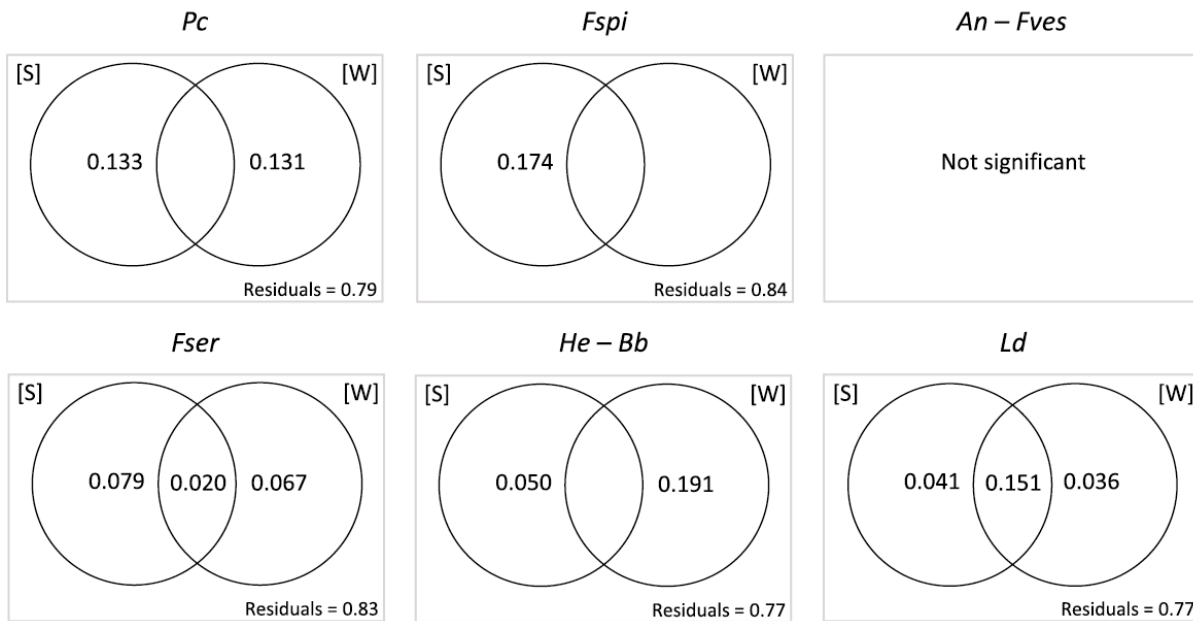


Figure 35: Venn diagrams illustrating the result of variance partitioning for the upright profile sampling, taking into account the cover of every conspicuous seaweed species found in quadrats per community with contribution of physical variables. Contribution of each variable is expressed as a fraction of 1, corresponding to a percentage. [S]: site, [W]: wave height. Residuals: unexplained variation. Communities dominated by: *Pc* = *Pelvetia canaliculata*, *Fspi* = *Fucus spiralis*, *An – Fves* = *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus*, *Fser* = *Fucus serratus*, *He – Bb* = *Himanthalia elongata* – *Bifurcaria bifurcata*, *Ld* = *Laminaria digitata*.

Mean species richness and Shannon index did not correlate with wave heights. However, the Ics index showed negative correlations at the community level in *Pc* ($r = -0.42$) and *Fser* ($r = -0.39$). In low levels of the shore, correlations were evidenced for the R/P ratio, positive in *He – Bb* ($r = 0.41$) and negative in *Ld* ($r = -0.38$).

4. Discussion

Although the existence of a relationship between wave exposure and rocky intertidal assemblages has been described for a long time (Little and Kitching, 1996), few studies have addressed this issue beyond the clear contrast opposing sheltered, seaweed-covered shores, to exposed, less-vegetated ones (e.g. Cabioc'h et al., 2014). The variability of wave exposure occurring within a shore and its potential impact on inducing small-scale (at the metric scale) variability in intertidal habitats (e.g. O'Donnell and Denny, 2008) are often overlooked in the literature. Our study addressed this paradigm on six different macroalgal communities distributed vertically on rocky shores of the Western Brittany coastline, using *in situ* high-

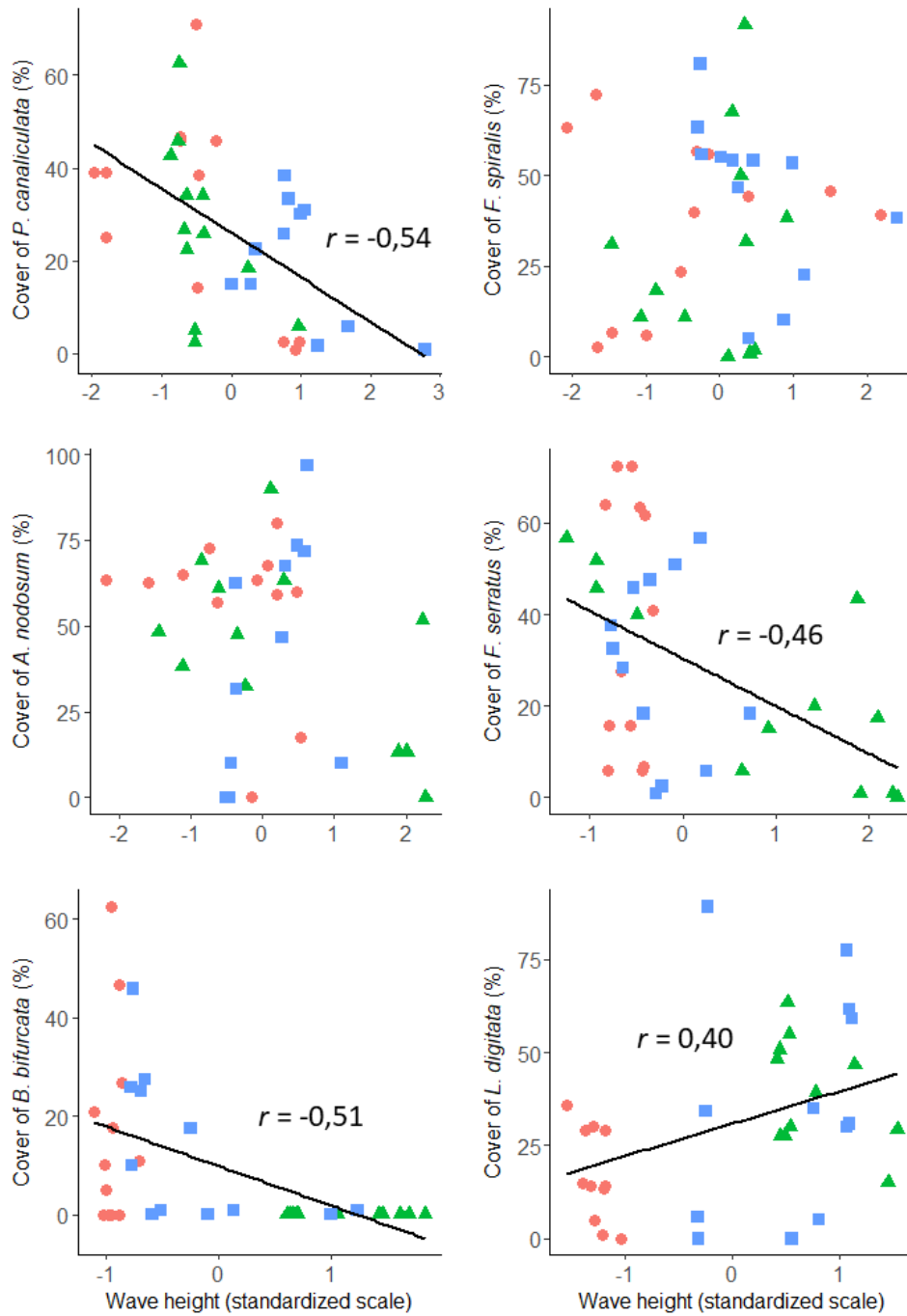


Figure 36: Cover of dominating brown seaweeds in the six studied communities related to normalized wave heights in the case of the undisturbed sampling method. p -value <0.05 and r =coefficient of regression. Sites: Porsal, Segal, Porspoder

frequency direct monitoring of wave exposure. Therefore, this work provides insights about this important aspect of intertidal ecology.

Correlations between dominating Phaeophyceae and wave height nearly show the same patterns for undisturbed and upright profile samplings, suggesting that both approaches are pertinent to evaluate the effects of hydrodynamics on macroalgal communities. Thus, negative correlations occur between the cover of several dominating Fucales and wave height following both procedures. This result is in agreement with the statement that tearing off macroalgae by strong hydrodynamics makes canopies regress drastically (Ballantine, 1961; Lewis, 1964; Burrows et al., 2008). As shown in other works (Grenager and Baardseth, 1965), cover regression affects particularly dominating Phaeophyceae, except for *L. digitata* which is favored by an increase of wave exposure. In sheltered locations, important sediment deposit may occur (Ballantine, 1961), limiting the development of large, perennial macroalgae to the benefit of short-lived opportunistic macroalgae (Daly and Mathieson, 1977). *L. digitata*, for instance, does not withstand a long burying of its large holdfast under sediments (Ar Gall et al., 2016). In that way, in low wave exposure, *L. digitata* may be replaced relatively quickly by *S. latissima* which is more efficient in colonizing unstable substrata (Bunker et al., 2017). Furthermore, *L. digitata* shows higher growth rates in relatively agitated water (Kregting et al., 2016). Consequently, the fact that the *Ld* community exhibits a positive correlation between wave heights and cover of *L. digitata* is not surprising and in agreement with studies on hydrodynamic tolerant kelps (Starko and Martone, 2016). The lack of correlation between wave height and the cover of dominating species in *Fspi* might be related to a heatwave in Summer 2016, which resulted in a decrease of *F. spiralis* cover by nearly 70% at Porspoder (*pers. obs.*). The size of *H. elongata* follows high seasonal variations, with the elongation of receptacles up to 4m in Spring and their falling down in Autumn (Cabioch et al., 2014). Such a high seasonality might account for the lack of correlation observed between the cover of that co-dominating species and wave heights in *He – Bb*.

The mean species richness may be a good tool to evaluate the ecological state of a seaweed community (Wells et al., 2007) and was occasionally related to hydrodynamics (Nishihara and Terada, 2010). Although they did not reveal any correlation between macroalgal diversity and hydrodynamics, our results remain consistent with those of Connan (2004) and Ar Gall and Le Duff (2014). Ics values found in this study are similar to those reported by Ar Gall and Le Duff (2014) in all communities. However, in the low shore of Porspoder, Ics scores

other monitoring results from the Rebent (Benthic Network in Brittany) has already shown values exceeding 1.32 for *He – Bb* in seven sites and 1.52 for *Ld* in three sites (Ar Gall and Le Duff, *pers. comm.*). This descriptive index is negatively correlated to hydrodynamics in *Pc* and *Fser* with no significant relationship in other communities, pointing out an irregular effect of waves and swell on both the extension and the structure of macroalgal communities. The absence of a correlation between hydrodynamics and Shannon-Wiener index is probably related to the large dispersion of values. At the opposite, the R/P ratio is positively correlated to wave height in *He – Bb* and negatively in *Ld*, showing that hydrodynamics promotes the predominance of Rhodophyta in *He – Bb*, while it favors Phaeophyceae species in *Ld*.

The variance partitioning shows that hydrodynamics has an effect on most of the studied communities, explaining up to 15.8% of the total variance in undisturbed sampling and 19.1% in upright profile sampling. These values are high when considering a single explanatory variable in variance partitioning (*e.g.* Quillien et al., 2015). They tend to confirm the major role of hydrodynamics on intertidal assemblages at local scale (Cefali et al., 2016). Differences were evidenced between the two sampling approaches when comparing Venn diagrams. Undisturbed sampling is mainly influenced by wave heights, whereas upright profile sampling is also affected by the site explanatory variable. This discrepancy is stronger in the low intertidal zone, with more contrasted positive and negative correlations with hydrodynamics. canopy forming Phaeophyceae, upright profile sampling gives also information on the effect of wave exposure on understory species. For instance, positive correlations between wave height and epilithic turf-forming species like *Chondrus crispus*, *Gelidium spinosum* and *G. corneum* reflect the fact that Rhodophytes better withstand hydrodynamics, thanks to an overall smaller size than large Phaeophyta in the intertidal zone (Puente et al., 2016). Increasing cover of red seaweeds may also explain partially the concomitant regression of large Fucales such as *F. serratus* and *A. nodosum*, suggesting a competition between these two functional groups. Increasing covers due to stronger hydrodynamics is documented so far in the genus *Gelidium* (Prathep et al., 2009). In the same way, a positive correlation with hydrodynamics is observed for *Ellisolandia (Corallina) elongata*, a finding already reported from the North of Spain where *Corallina* spp. dominate intertidal communities (Ramos et al., 2016a). Indeed, the thallus organization of articulate coralline seaweeds is considered as well adapted to exposed biotopes (Martone and Denny, 2008). In the case of *Ceramium virgatum*, mostly growing as epiphyte on other species (Maggs and Hommersand, 1993), the positive correlation may be associated to the physical damages caused by hydrodynamics to host species, either directly by wave action, or indirectly

by grazing, which both favor the development of epiphytes (Gaylord, 1999). An indirect relationship between *Cladophora rupestris* and hydrodynamics may be suspected, since this species grows preferentially under the canopies of *Fucus* spp. and *A. nodosum* (Brodie et al., 2007), as underlined in our study by a strong correlation with the cover of Fucales ($r = 0.68$ in *Fser* and $r = 0.61$ in *An - Fves*).

Wave heights inside a community may vary randomly or follow a coastline – open sea gradient, depending on the distribution of the sampling spots. Wave heights averaged on three sites vary between *ca.* 19 cm in *Pc* and *ca.* 108 cm in *Fser* with maximal values reaching around 160 cm. The data presented in our study are consistent with those from previous studies for assemblages dominated by sessile animals and limpets obtained by *in situ* wave height recording (O'Donnell and Denny, 2008) or by buoy sensors (Gilman et al., 2006). However, values are rather low compared to those reported from previous works (*e.g.* Jones and Demetropoulos, 1968; Bell and Denny, 1994), probably because these recordings are one-off measurements. Wave heights differ between communities and so between corresponding altitudes on the shore, but no statement can be inferred from these data, given that recording periods are different. To carry out an inter-community study of hydrodynamics, it would be necessary to monitor pressures simultaneously on a single site. Discrepancies in wave heights occur also between sites for a single community, a result which may be linked to surrounding topography and site openness. For example, Porsal is the least exposed site, probably due to the occurrence of numerous reefs off the coast (more than 30 islets permanently emerged in all directions within a radius of 4 km from the site).

Even though all wave oscillations (usual periods between 6 s and 12 s, versus 25 s in our study) could not be taken into account in our *in situ* monitoring of hydrodynamics, data obtained by Mini-Diver® sensors at a frequency of 0.04 Hz ($T = 25$ s) are coherent with significant wave heights calculated from values obtained at a frequency of 1 Hz ($T = 1$ s) (unpublished personal data), measured by the same sensors within shorter durations (*e.g.* 6 h versus *ca.* 7 days) and by Wave Gauge OSSI-010-003C-03 sensors (Ocean Sensor Systems Inc., Coral Springs, USA). Considering the one-week period used to evaluate wave height exposure, structural differences observed in a given macroalgal community depend on the hydrodynamic forces conditioning it all year long (Levin and Paine, 1974; Ramos et al., 2016b). Thus, the spatial study of community structure, relatively to a condensed set of wave exposure data (here wave heights), may be informative enough about the long-term effect of hydrodynamics. The coherence of the following results suggests the temporal

representativeness of our wave height data: (1) when sampling spots are distributed along a coastline –open sea transect, wave height values follow a corresponding increasing gradient (2) sampling spots are numerous enough to consider the micro-topography of the shore at the intra-community level (3) the average wave height follows site patterns per community. Considering the above assertions, wave height may be considered as an adequate descriptor/proxy of local hydrodynamics. In the same way, the small-scale monitoring performed in this study is efficient to characterize the hydrodynamics at the community level. However, further experiments should be scheduled to assess the accuracy of our experimental approach with longer time hydrodynamic regimes (*cf.* Guillou and Chapalain, 2015). Finally, it would be interesting to compare the trends delineated at the assemblage level by our local scale wave height proxy to larger scale approaches at the site level, such as fetch measurements or Baardseth index (Baardseth, 1970; Burrows et al., 2008).

The originality of the ecological evaluation of seaweed assemblages carried out in this study lies in (1) the community approach (Ar Gall et al., 2016) (2) the fine space scale used to assess hydrodynamics (3) the double (undisturbed and upright profile) sampling analysis. Although the zonation of communities is well described in the world (Lüning, 1990; Barnes and Hughes, 1999; Witman and Roy, 2009), and the contribution of hydrodynamics to the differentiation of seaweed canopies has been partially investigated, an inter-community study of wave exposure at the site level has still to be achieved. In this prospect, the intra-community procedure developed in this work may constitute an efficient approach.

1.2 Effet de la hauteur des vagues vs. élévation sur les estrans dominés par les macroalgues: une étude intercommunautaire

Wave height vs. elevation effect on macroalgal dominated shores: an intercommunity study

Thomas Burel ¹, Jacques Grall ^{1,2}, Gauthier Schaal ¹, Michel Le Duff ², Erwan Ar Gall ¹

¹ Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, 29280 Plouzane, Brittany, France

² UMS 3113, Observatoire Marin, Université de Brest, Plouzane, Brittany, France



Citation : Burel, T., Grall, J., Schaal, G., Le Duff, M., Ar Gall, E., (2019). Wave height vs. elevation effect on macroalgal dominated shores: an intercommunity study. Journal of Applied Phycology. <https://doi.org/10.1007/s10811-019-01989-1>

1. Introduction

The vertical zonation of organisms is a major structuring pattern in a large variety of environments worldwide and particularly in marine ecosystems (Little and Kitching, 1996). Sessile engineer species living on rocky shores can shape horizontal populations, also known as “belts,” which vertical extension depends on several physical pressures modulated by tidal conditions (Raffaelli and Hawkins, 1999; Dahlhoff, 2004). In the case of seaweeds, up to six different macroalgal belts may develop on sheltered rocky shores in the Northeast Atlantic (Cabioc'h et al., 2014). Their expansion is controlled by abiotic pressures related to tide oscillations such as desiccation, UV radiations, temperature, and salinity (Chappuis et al., 2014). These pressures are considered as the major limiting factors for the development of sessile ecosystem engineers and rather determine the upper level of the intertidal zone (Schonbeck and Norton, 1978; Helmuth and Hofmann, 2001; Somero, 2002). Biological interactions, such as competition for substratum or predation, also play a major role in conditioning the vertical limits of sessile organisms (Paine, 1966; Schonbeck and Norton, 1980; Underwood, 1981; Hawkins and Hartnoll, 1985). Grazers and particularly limpets also affect the distribution boundary of macroalgae by reducing their extension in the upper shore (Underwood and Jernakoff, 1984). However, the resulting vertical extension also varies according to the local tide range as well as the potential occurrence of spray (Druehl and Green, 1982; Mettam, 1994; Hobday, 1995; Harley and Helmuth, 2003; Gilman et al., 2006).

Upper intertidal macroalgal communities are characterized by a low diversity including dominating Fucales that are morphologically (Chapman, 1987) and physiologically (Schonbeck and Norton, 1978; Connan et al., 2004) adapted to long periods of emersion, living together with a few Rhodophyta species (Ar Gall and Le Duff, 2014). In contrast, the lower-shore levels generally show larger numbers of macroalgal species, corresponding to highly structured communities (Connan, 2004; Scrosati and Heaven, 2007; Ar Gall and Le Duff, 2014).

Besides shore elevation, hydrodynamics is often considered as the second main abiotic factor conditioning the distribution of seaweeds in the intertidal zone (Menge and Branch, 2001; Bird et al., 2013). Proxies are usually used to assess the effects of hydrodynamics, mostly based on *in situ* monitoring or remote-sensing methods (Jones and Demetropoulos, 1968; Palumbi, 1984; Fuji, 1988; Helmuth and Denny, 2003), coastal topography-derived estimates (Burrows et al., 2008), as well as exposure models (Sundblad et al., 2014; Varing et al., 2017). Hydrodynamics is known to affect both the attachment and the development of macroalgae on

rocky shores (Denny and Wethey, 2001; Pratt and Johnson, 2002). It may also condition the extension and the structure of intertidal seaweed communities and associated assemblages horizontally, by promoting/disturbing the development of organisms both at local scale (Burel et al., 2019c) and at regional scale (Zacharias and Roff, 2001; Gaspar et al., 2017).

Vertical zonation is the main factor influencing assemblages at a regional/local scale at least in temperate regions (Petraitis et al., 2008; Chappuis et al., 2014). Hydrodynamics is known to modulate the vertical structure of rocky shores (Lindegarth and Gamfeldt, 2005; Gilman et al., 2006). Moreover, increasing water velocities occur with decreasing bathymetric levels (Denny and Gaylord, 2002), suggesting that wave action could have a greater impact on the reduction of macroalgal covers in the upper intertidal zone (Cabioc'h et al., 2014). However, most of these studies considered populations/communities either singly or as a whole on the entire intertidal zone, whereas the pluri-community approach of the intertidal zone has often been understudied (Ar Gall et al., 2016). Therefore, to better understand structure variations between communities distributed on the shore, it is essential to determine how elevation vs. hydrodynamic conditions modulate the development of their constitutive species.

This study aimed at (1) determining how the wave height and elevation are related on the shore, (2) assessing how and how much the period of the year may influence wave heights and their effect on the structure of macroalgal communities, and (3) identifying the respective roles of elevation and wave height on both the extension and the structure of seaweed communities. To address these questions, average wave heights were deduced from in situ pressure monitoring and elevation from a digital terrain model (DTM) over six vertically distributed macroalgal communities on the coasts of Western Brittany (Northeast Atlantic). The study was conducted at two different periods of the year to test the intraannual variability of the structure of macroalgal communities and of hydrodynamics.

2. Material and methods

2.1. Sites and communities

This study was carried out at small scale on three sites of the coast of Northwest Brittany about 15 km from each other: Porsal ($48^{\circ} 33.848' N/4^{\circ} 42.309' W$), Porspoder ($48^{\circ} 28.876' N/4^{\circ} 46.293' W$), and the Isle of Segal ($48^{\circ} 26.330' N/4^{\circ} 47.376' W$). The size of sampled shores range between 150 and 500 m horizontally and 50–200 m cross-shore, and maximal tidal ranges are around 8 m. The three sites are seaweed dominated and highly similar intertidal zones, with

shore slopes ranging from 3 to 6% and the six successive macroalgal communities typically found in the Northeast Atlantic vertically distributed on the shore. These macroalgal communities were dominated, from the higher intertidal zone to the subtidal fringe, by the Fucales (1) *Pelvetia canaliculata*, (2) *Fucus spiralis*, (3) *Ascophyllum nodosum*/*Fucus vesiculosus*, (4) *Fucus serratus*, (5) *Himanthalia elongata*/*Bifurcaria bifurcata*, and (6) by the kelp *Laminaria digitata*. They are referred to, respectively, as *Pc*, *Fspi*, *An – Fves*, *Fser*, *He – Bb*, and *Ld* hereafter. The aforementioned communities cover large areas of the rocky substratum and develop canopies sheltering smaller macroalgal species.

2.2. Sampling methods

2.2.1. Sampling of macroalgal communities

Field sampling was carried out at two periods of the year, early summer (July 2017) and late autumn (mid-November to mid-December 2017) which is stormier and wavier. For each period, the three sites were sampled during a 1-week period. At low tide, macroalgal sampling was performed using a 1.65×1.65 m mobile grid structure divided into 25 quadrats (0.33×0.33 m). Each sampling area or spot was evenly spaced and delimited by this mobile grid of *ca.* 2.72 m². Sampling spots were located using GPS positioning (Garmin GPS-73) and pictures, to find them from one period to the other. Macroalgal cover was visually determined and classified within five percentage intervals:]0–5[, [5–25[, [25–50[, [50–75[and [75–100]. At each site, three sampling spots were positioned within each of the six communities.

Two methods were used to describe macroalgal community composition and structure: undisturbed sampling and upright profile sampling (Burel et al., 2019c). Undisturbed sampling describes the distribution of canopy-forming species and main structural groups when thalli are lying on the substratum at low tide. Therefore, only dominating species of Phaeophyceae and large groups of seaweeds (other Phaeophyceae, erect and crustose Rhodophyta, Chlorophyta) are considered in this sampling method. Macroalgal undisturbed cover was estimated on the area defined by the 1.65×1.65 m mobile grid structure. Upright profile sampling aims at describing the spatial structure of macroalgal communities during immersion. In this method, the sampled area was defined by the cumulated surface of three $33 \text{ cm} \times 33 \text{ cm}$ quadrats randomly chosen within the mobile grid structure (*i.e.*, about 0.33 m² per spot). In this case, the cover of all seaweed species was obtained from the vertical projection of their thallus onto the substratum. Only individuals or patches larger than 5 mm were considered and ranked

among four macroalgal strata, defined as crustose, micromeiobiotic (< 30 cm), macrobiotic (30–100 cm), and mega-megalobiotic (> 100 cm). If needed, samples were taken, and species were identified in the laboratory.

For both undisturbed and upright profile samplings, medians of percentage intervals were used to calculate the average cover of taxa or groups of taxa per community. Using upright profile sampling data, the mean species richness (S) was defined as the total number of species/taxa determined per sampled spot and averaged per community. The ecological state of communities was evaluated using diversity indices such as Shannon–Wiener (or H') and Simpson (or D) and structural indices like the index of community structure (Ics, Ar Gall and Le Duff, 2014) and the R/P (Rhodophyta/Phaeophyceae) ratio.

2.2.2. Environmental parameters

Mini-Diver recorders were used to monitor in situ pressure every 25 s during 1 week. The 9-cm-long probes were attached onto the substratum in each sampling spot using two fixing points. Pressure measurements were extracted from Mini-Diver recorders using Diver Office 2017. The absolute pressure (Pabs) was recorded per spot in the field without taking into account the effects of turbulence, whereas a control recorder was used to subtract the atmospheric pressure (Patm) from Pabs to obtain the water pressure (Phydro). Data for each high tide were then isolated, and a polynomial regression was applied to the tide signal. Thereby, the signal was flattened, and the 40 extreme values (highest and lowest values) were selected to estimate wave heights.

The vertical elevation of sampled macroalgal communities was determined by Geographic Information System (GIS). Each sampling spot was located by GPS coordinates, allowing a post-treatment by GIS. QGIS was used to integrate the sampling spots as vector layers. Then, a high-resolution digital terrain model, Litto3D (Louvar and Grateau, 2005), allowed attributing a vertical elevation at each sampling spot (20-cm vertical accuracy) using the “Point sampling tool” plugin. This method does not take into account the slope effect.

2.3. Data analysis

Data analyses were conducted using R environment (R Development Core Team 2017). The normality was assessed on all biological and physical data sets with Shapiro–Wilk tests. Homoscedasticity was then tested by Bartlett/Levene tests. Macroalgal community diversity

and indices were compared between sites or communities using Kruskal–Wallis (KW) tests. A two-way ANOVA was performed on wave height values, with community and season as factors, and pairwise differences were analyzed using Tukey HSD post hoc test. To identify correlations between species and physical variables, Pearson's r coefficients were calculated. Principal component analyses (PCA) were created with the FactoMineR package (Lê et al., 2008) using macroalgal covers from undisturbed and upright profile sampling methods. A hierarchical clustering on principal components (HCPC) and an ordination were then applied to the PCA to identify similar groups of vegetation using HCPC function from the FactoMineR package (Lê et al., 2008). Euclidean distances were used to group the sampling spots into clusters. The clusters defined by this method were then delimited on the PCA matrix.

To determine how physical factors are interacting with the development and structure of macroalgal communities, redundancy analysis (RDA) was performed out with vegan package (Oksanen et al., 2013). Macroalgal cover from undisturbed or upright profile sampling was used as response variable, whereas the latitude, wave height, and elevation were the explanatory variables. An ANOVA was then applied to variables of the RDA to determine if the reduced model was significant, and if so, a constrained ordination was conducted to determine which explanatory variable was mostly involved in differentiating the vegetation. Variation of communities was then partitioned with respect to explanatory variables. The relative importance of explanatory variables and their degree of interaction were summarized in Venn diagrams.

3. Results

3.1. Hydrodynamical features of the studied shores

In the three selected sites, the sampled area extended vertically from *ca.* 0.7 to 6.8 m above chart datum. For each community, the lowest, median, and highest values of elevation are given in Table 2. Three groups differed significantly according to their elevation (KW, p -value < 0.001). The first group included the communities from upper to middle intertidal levels (*Pc*, *Fspi*, and *An – Fves*), the second one from middle to low intertidal levels (*An – Fves*, *Fser*, and *He – Bb*), and the last one from low intertidal levels to the subtidal fringe (*Fser*, *He – Bb*, and *Ld*). These groups were not differentiated and showed at least one community overlapping in each case.

Wave heights ranged from 15 to 72 cm in early summer and from 17 to 100 cm in late autumn. When wave heights were compared considering all communities and both seasons, significant differences were revealed (two-way ANOVA, $F = 6.19$ for the community factor and $F = 23.42$ for the period factor, p -value < 0.001) (Figure 37). Wave heights were negatively correlated with elevation ($r = -0.40$), with lowest values recorded in the upper intertidal levels and highest values recorded in the low intertidal zone. This correlation was stronger in late autumn ($r = -0.52$) than in early summer ($r = -0.34$) (Figure 38). Two ranges of wave heights occur in the intertidal zone: homogeneous values, never exceeding 50 cm on lower levels of the shore.

Table 2: Results obtained for six seaweed communities in three sites for two periods, i.e., period 1 = early summer and period 2 = late autumn. Elevation is attributed via GIS process with [minimal-] average and [-maximal] values of elevation in meters. Wave heights determined by Mini-Diver 7-day recordings with [minimal-] average and [-maximal] values of wave heights in centimeters. S: mean species richness (\pm standard deviation). H': values of the Shannon-Wiener index (\pm standard deviation). D: values of the Simpson index (\pm standard deviation). R/P: proportion of Rhodophyta versus Phaeophyceae seaweed species (\pm standard deviation). Ics: values of the index of community structure (\pm standard deviation) (Ar Gall and Le Duff 2014)

Community	Pc	Fspi	An – Fves	Fser	He – Bb	Ld
Elevation (both periods)	[5.8-] 6.3 [-6.8]	[4.9-] 5.6 [-6.2]	[3.0-] 3.9 [-4.4]	[1.5-] 2.4 [-2.9]	[1.4-] 1.9 [-2.8]	[0.7-] 1.3 [-1.9]
Wave heights (both periods)	[16.49-] 31.37 [-46.90]	[15.64-] 31.25 [-45.03]	[21.67-] 39.28 [-61.92]	[23.01-] 45.10 [-97.53]	[22.06-] 49.20 [-99.70]	[21.37-] 49.66 [-80.95]
Wave heights (Period 1)	28.83 \pm 10.03	28.89 \pm 10.25	31.74 \pm 9.02	35.18 \pm 8.70	39.74 \pm 15.23	41.64 \pm 19.11
Wave heights (Period 2)	33.92 \pm 9.19	33.61 \pm 6.60	46.82 \pm 9.22	55.03 \pm 25.37	58.65 \pm 24.46	57.68 \pm 17.19
S (Period 1)	6.0 \pm 1.2	11.0 \pm 4.0	21.8 \pm 5.0	25.8 \pm 5.3	31.8 \pm 5.7	26.5 \pm 6.4
S (Period 2)	6.75 \pm 1.4	11.25 \pm 3.6	21.75 \pm 2.4	21.75 \pm 4.8	24.75 \pm 3.1	24.50 \pm 5.6
H' (Period 1)	1.30 \pm 0.27	1.60 \pm 0.35	2.28 \pm 0.30	2.40 \pm 0.23	2.59 \pm 0.42	2.28 \pm 0.39
H' (Period 2)	1.27 \pm 0.25	1.58 \pm 0.36	2.46 \pm 0.15	2.22 \pm 0.33	2.57 \pm 0.22	2.33 \pm 0.27
D (Period 1)	0.65 \pm 0.11	0.73 \pm 0.08	0.84 \pm 0.06	0.86 \pm 0.03	0.87 \pm 0.06	0.84 \pm 0.06
D (Period 2)	0.66 \pm 0.08	0.74 \pm 0.08	0.88 \pm 0.03	0.84 \pm 0.05	0.89 \pm 0.04	0.85 \pm 0.05
R/P (Period 1)	0.85 \pm 0.47	1.62 \pm 0.73	4.67 \pm 1.75	4.17 \pm 1.54	8.88 \pm 4.82	3.92 \pm 1.47
R/P (Period 2)	0.97 \pm 0.42	2.40 \pm 2.34	4.54 \pm 1.00	5.34 \pm 3.48	7.86 \pm 3.56	5.25 \pm 2.12
Ics (Period 1)	0.65 \pm 0.10	0.85 \pm 0.21	1.36 \pm 0.15	1.22 \pm 0.15	1.21 \pm 0.16	1.48 \pm 0.17
Ics (Period 2)	0.66 \pm 0.16	0.91 \pm 0.18	1.34 \pm 0.17	1.18 \pm 0.20	1.12 \pm 0.22	1.28 \pm 0.22

Globally, wave heights were significantly higher in late autumn (47.6 ± 19.5 cm) (t -test, p -value < 0.001). However, when focusing on the early summer period, no significant difference in wave height values was evident between communities, revealing relatively homogeneous hydrodynamical conditions (34.3 ± 10.1 cm). On the contrary, in late autumn,

three groups of wave heights were differentiated: a first group including *Pc* and *Fspi* with values significantly lower than in *He – Bb* and *Ld*; a second group corresponding to *An – Fves* and *Fser*, showing no significant difference with any of the other groups; and a third one, pooling *He – Bb* and *Ld*.

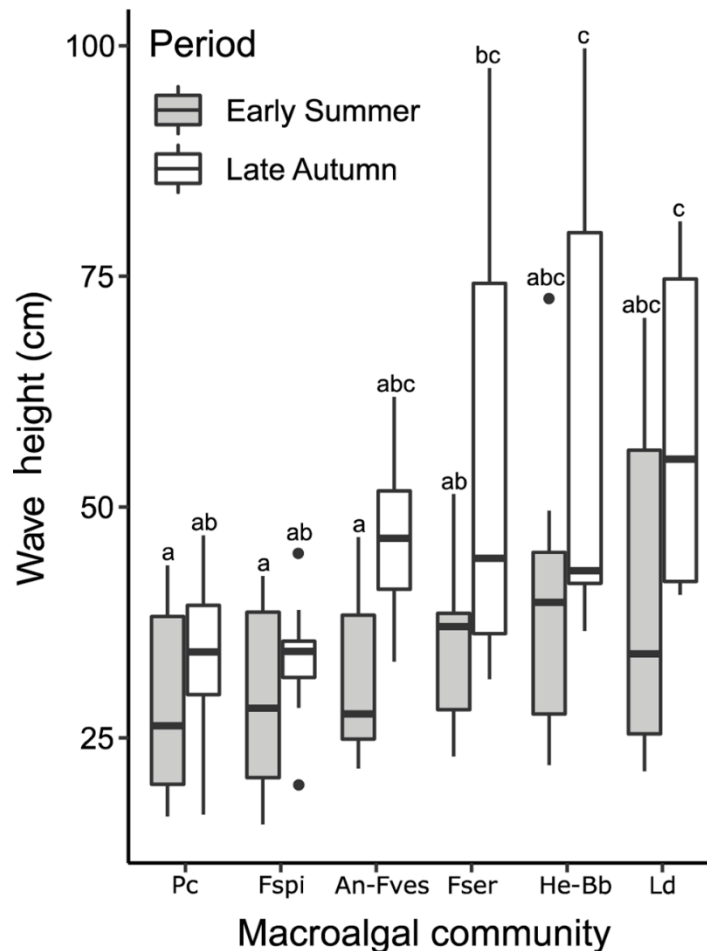


Figure 37: Wave height measured for the six intertidal macroalgal communities found in Brittany according to two periods of recording (in grey early summer and in white late autumn). Boxes represent values of the interquartile range and the thick band in each box the median value. Whiskers represent values within 1.5 of the quartiles and dots outliers. Letters refer to statistical differences (two-way ANOVA). Macroalgal communities are Pc = *Pelvetia canaliculata*, Fspi = *Fucus spiralis*, An – Fves = *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus*, Fser = *Fucus serratus*, He – Bb = *Himanthalia elongata* – *Bifurcaria bifurcata*, Ld = *Laminaria digitata*

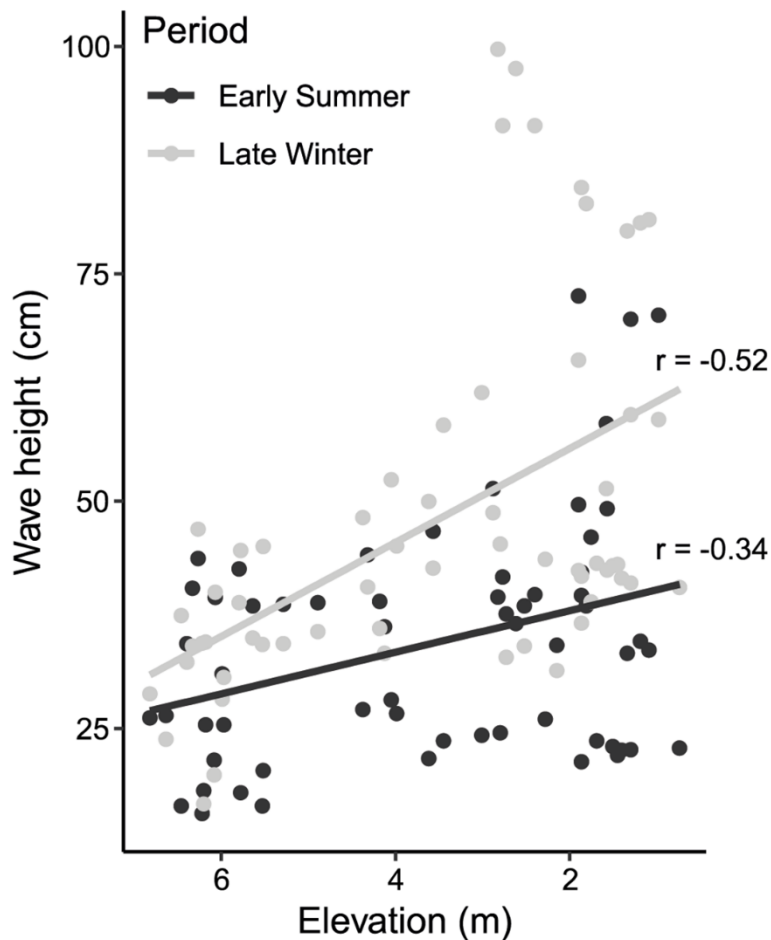


Figure 38: Relationship between elevation and wave heights in the intertidal zone of three sites of Brittany. Elevation above chart datum (in m) is deduced using a DTM by GIS treatment. Wave heights (in cm) are measured during a 1-week period according two periods of recording: early summer shown in black dots and late autumn in grey dots. Lines correspond to linear trendline with the Pearson correlation coefficient given for two periods; black line corresponds to early summer and grey to late autumn

3.2. Variations of macroalgal communities structure between sampling periods

Ecological and diversity indices, mean specific richness, and index of community structure are summarized in Table 2. During both periods of sampling, a total of 114 macroalgal taxa were identified (13 Chlorophyta, 78 Rhodophyta, 23 Phaeophyceae). The number of species showed no significant difference between periods, with 103 taxa in summer (13 Chlorophyta, 71 Rhodophyta, 19 Phaeophyceae) and 90 taxa in autumn (10 Chlorophyta, 62 Rhodophyta, 18 Phaeophyceae) (Mann – Whitney U test, p -value = 0.37). Also, no significant differences were found between periods for the diversity indices H' , D as well as for R/P ratio.

Concerning the Ics, a significant difference was observed for the *Ld* community, with higher values observed in summer (1.48 ± 0.17 in summer and 1.28 ± 0.22 for autumn).

When considering macroalgal cover variations between periods, no differences were observed for either the dominant Phaeophyceae cover (53.4% in summer to 50.6% in autumn) or the non-dominant Phaeophyceae cover (1.5% for both periods). The same conclusion was observed for the cover of erect Rhodophyta with the absence of significant differences between summer and autumn (16.4 and 20.8%, respectively). A greater occurrence of the foliose *Rhodophyllis divaricata* and the filamentous *Ceramium echionotum* was nevertheless observed in summer and most particularly in *Fser* and *He – Bb* communities (a rise from 0.33 to 3.4% for the first and from total absence to 5.4% for the second). Even though no significant difference was evidenced, the increasing abundance of another *Ceramium* species, namely *Ceramium virgatum*, was noticed ranging from 0.33% in autumn to 3.42% in summer in *He – Bb*. When considering the crustose Rhodophyta, a significant difference was observed with greater occurrences in autumn, (14.6%) compared with summer (7.1%) (Mann–Whitney *U* test, *p*-value < 0.001). Differences were also observed for the total cover of green macroalgae that may reach great abundances on the shore during the warm period (3.9% in autumn, 6.5% in summer, *t*-test, *p*-value < 0.05) and particularly for the filamentous *Acrosiphonia spinescens* in *Fser* and *He – Bb* (from the absence in autumn to 1.6% in summer and from 0.01% in autumn to 4.8% in summer respectively, *t*-test, *p*-value < 0.05) and for the tubular *Ulva compressa* in *An – Fves* (1.4 in autumn, 8.2% in summer, *t*-test, *p*-value < 0.05).

3.3. Macroalgal communities, effects of waves, and elevation

The following analysis includes datasets from both sampling periods.

3.3.1. Upright profile structure

Ecological indices and mean specific richness showed lower values in the high-level communities (*Pc* and *Fspi*), significantly different from the other communities (KW, *p*-value < 0.001). Thus, elevation was negatively correlated with the mean specific richness ($r = -0.80$), the Shannon–Wiener index ($r = -0.74$), and the Ics ($r = -0.69$). Increasing wave heights showed positive correlations with the cover of erect Rhodophyta ($r = 0.41$), mainly for *Gelidium pulchellum* ($r = 0.47$) and *Ellisolandia (Corallina) elongata* ($r = 0.55$) but also for the crustose *Mesophyllum lichenoides* ($r = 0.50$).

A PCA was conducted using the cover of every macroalgal species (*i.e.*, upright profile) for each replicate and is presented in Figure 39. Percentages showing relatively low values are obtained with the first dimension explaining 8.5% and the second one 6.6% of the total variance. Several canopy forming or understory species contribute to the first axis of the PCA such as *Chondrus crispus*, *Ulva* sp., or *Himanthalia elongata*. Axis 2 is defined by epiphytic filamentous species such as *Ceramium virgatum* or *Monosporus pedicellatus*. Four clusters are identified by HCPC, showing different species composition and including between 50 sampling spots (cluster 3) and 5 spots (cluster 4). Cluster 1 was well defined by the presence of both the erect Rhodophyta *Catenella caespitosa* and the crustose *Hildenbrandia rubra*, and it included 100% of *Pc* and *Fspi* sampling spots. Cluster 2 was characterized by the presence of both the erect *Lomentaria articulata* and the crustose *Phymatolithon lenormandii*, with 100% of

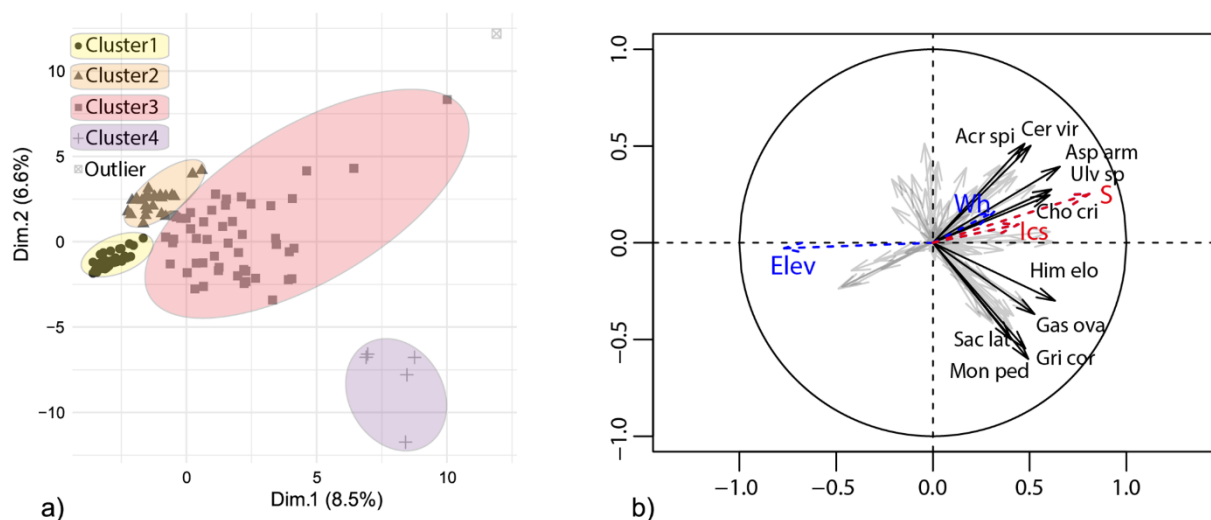


Figure 39: Principal component analysis (PCA) of composition and upright structure of intertidal macroalgal communities for three sites from Brittany. a) The clusters defined here results from a hierarchical clustering on the PCA data revealing five clusters well defined by their understory structure. Cluster 1 dominated by *Catenella caespitosa* and *Hildenbrandia rubra*. Cluster 2 dominated by *Lomentaria articulata* and *Phymatolithon lenormandi*. Cluster 3 dominated by *Lithophyllum incrustans*, *Mesophyllum lichenoides*, *Chondrus crispus*, and *Chondracanthus acicularis*. Cluster 4 dominated by Rhodymeniales and *Saccharina latissima*, and Cluster 5 dominated by *Codium tomentosum* (one sampled spot in early summer). b) Vector map showing the 10 species contributing the most to the PCA construction (black continuous lines). Illustrative environmental (blue dashed lines) and ecological state indices (red dashed lines) not contributing to the PCA are shown. Acr spi *Acrosiphonia spinescens*, Asp arm *Asparagopsis armata*, Cer vir *Ceramium virgatum*, Cho cri *Chondrus crispus*, Elev elevation, Gas ova *Gastroclonium ovatum*, Gri cor *Griffithsia corallinoides*, Him elo *Himanthalia elongata*, Ics index of community structure, Mon ped *Monosporus pedicellatus*, S mean species richness, Sac lat *Saccharina latissima*, Ulv sp *Ulva* sp., Wh wave height

sampling spots of *An - Fves* and 20% of *Fser*. Cluster 3 included various crustose (*Lithophyllum incrustans* + *Mesophyllum lichenoides*) and erect Rhodophyta (*Chondrus crispus* + *Chondracanthus acicularis*). It constituted the largest cluster grouping 80% of *Fser*, 85% of *He – Bb*, and 85% of *Ld*. Cluster 4 was characterized by the occurrence of the kelp *Saccharina lattissima* and several Rhodymeniales species with only 10% of *He – Bb* and 15% of *Ld*. A fifth cluster was characterized only by the summer development of the green *Codium tomentosum* on a single spot and might be considered as an outlier, so it will not be treated further in the text. Since low percentages of variance are obtained with both dimensions of the PCA, no further multivariate analysis has been conducted on the upright profile structure. Therefore, the clustering presented in Figure 39 is based only on intrinsic characteristics of the vegetation.

3.3.2. Undisturbed community structure

As achieved with the upright profile, another PCA was conducted on the undisturbed structure taking into account the cover of canopy-forming species (Figure 40). Percentages of variance were higher compared with those of the upright profile: the first dimension explaining 17.3% and the second 11.5% of the variance. The cover of upper intertidal taxa *Pelvetia canaliculata* and lichen species are contributing the most to axis 1 construction, while low intertidal species such as *Laminaria digitata* and *Himanthalia elongata* are mostly involved in the axis 2 construction. Again, a HCPC was applied to the PCA and resulted in three clusters showing similar sizes: between 47 and 33 sampling spots considered. Cluster 1 included communities from the upper intertidal zone and was characterized by the dominance of the Fucales *P. canaliculata* and *F. spiralis*, and it included 100% of sampling spots of the *Pc* and *Fspi* communities. It was well separated from the two other clusters by the first dimension of the PCA. Cluster 2 included communities from the mid intertidal zone and is the largest one. It was characterized by the dominance of the Fucales *F. serratus* and *A. nodosum* including 100% of sampling spots of *An - Fves*, 95% of *Fser*, and 40% of *He – Bb*. Cluster 3 grouped the low shore communities and was characterized by the dominance of the Fucales *H. elongata* and the kelp *L. digitata*, containing 100% of sampling spots of *Ld*, 60% of *He – Bb*, and 5% of *Fser*. Thus, these clusters distinguished the macroalgal communities better than the upright profile clustering, and so we used them for the further intercommunity analysis.

A RDA was then conducted on all of the six macroalgal communities, including undisturbed sampling values as response variables and using elevation, site (latitude), and average wave heights as explanatory variables. A total of 17.4% of the variance was explained

by the explanatory variables. A constrained ordination revealed that two explanatory variables affect significantly the variance of macroalgal communities within the intertidal zone: mostly elevation (13.7%), then wave height (0.8%), and their combination (2.9%) (Figure 41a). Another RDA has then been achieved on each cluster defined by the HCPC and based on the undisturbed structure (Figure 40). For the upper-shore cluster *Pc/Fspi*, 45% of the variance was explained by abiotic factors, elevation, or wave height (ANOVA, $F = 10.17$, p -value < 0.001). The constrained ordination revealed that the entire variance due to abiotic factors was explained by the elevation (*i.e.*, no effect of wave height). For the mid-shore cluster, *An - Fves/Fser* and *He - Bb pro parte*, 46.2% of the variance was explained by the elevation and/or wave heights (ANOVA, $F = 13.97$, p -value < 0.001). Elevation was also the factor influencing mostly macroalgal communities with 41.7% explained, then wave height (2.5%) and their combination (2%). In the lower-shore cluster, *He - Bb/Ld*, 34% of the variance was explained by the studied environmental factors (ANOVA, $F = 5.53$, p -value < 0.001), elevation for 13.9%, wave height for 3.4%, site for 4.2%, and wave height plus site for 12.5% (Figure 41b).

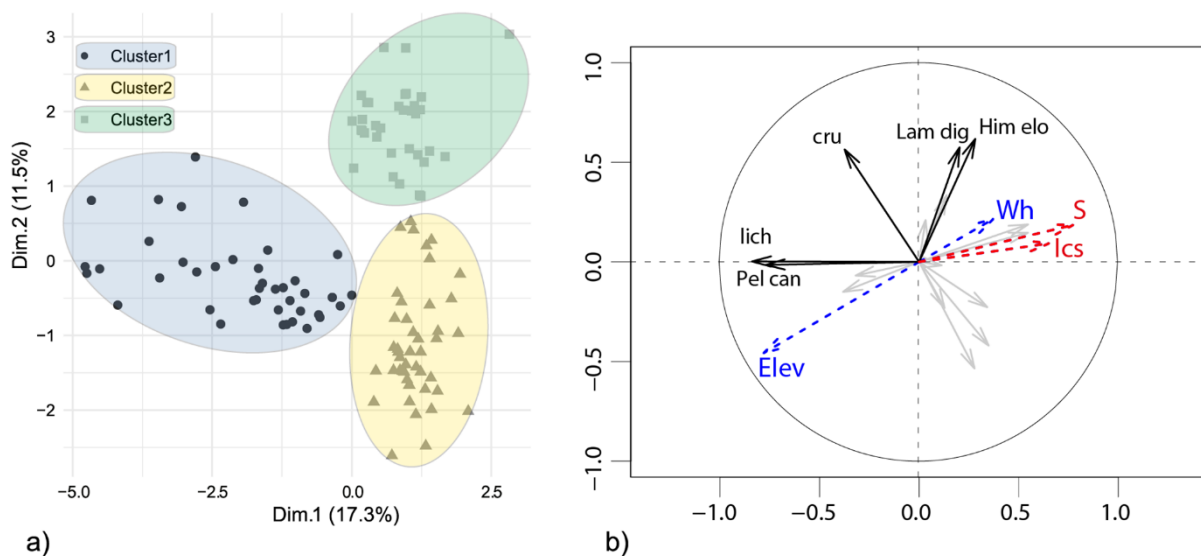


Figure 40: Venn diagrams obtained by a constrained ordination, describing the abiotic factors (elevation, wave heights, and site effect) influencing the most the extension and composition of canopy-forming rockweed in three sites of Brittany when considering a the whole intertidal zone (from ca. 0.7 to 6.8 m above chart datum) and b three clusters of characteristics canopy-forming rockweeds: cluster 1 dominated by *Pelvetia canaliculata* and *Fucus spiralis*, cluster 2 dominated by *Ascophyllum nodosum* and *Fucus serratus*, and cluster 3 dominated by *Himanthalia elongata* and *Laminaria digitata*

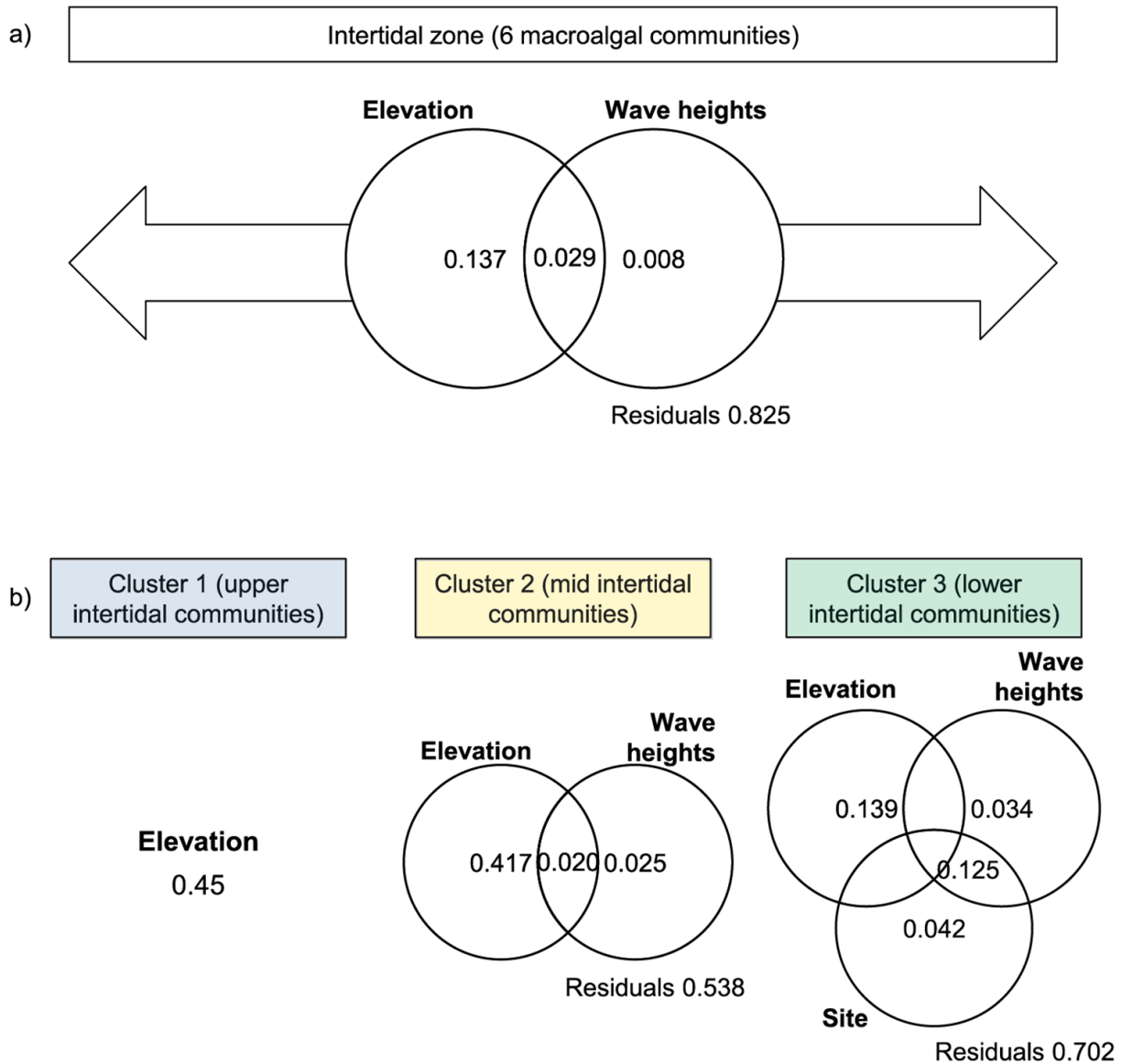


Figure 41: Principal component analysis (PCA) of the undisturbed canopy structure for three sites from Brittany. a) The clusters defined here result from a hierarchical clustering on the PCA data revealing three clusters well defined by their canopy-forming seaweeds. Cluster 1 dominated by *Pelvetia canaliculata* and *Fucus spiralis*, cluster 2 dominated by *Ascophyllum nodosum* and *Fucus serratus*, and cluster 3 dominated by *Himanthalia elongata* and *Laminaria digitata*. b) Vector map showing the five variables contributing the most to the PCA construction (black continuous lines). Illustrative environmental (blue dashed lines) and ecological state indices (red dashed lines) not contributing to the PCA are shown. Elev elevation, cru crustose Rhodophyta, Him elo *Himanthalia elongata*, Ics index of community structure, Lam dig *Laminaria digitata*, lich lichens, Pel can *Pelvetia canaliculata*, S mean species richness, Wh wave height

4. Discussion

This study aimed at investigating the role of both wave height and elevation in the development and structuring of intertidal macroalgal communities. Given that reliable proxies are essential to consider dynamics and changes in marine communities (Snickars et al., 2014), the procedure developed by Burel et al. (2019c) to test the ecological status of macroalgal intertidal communities as a function of hydrodynamics has been followed. To disentangle the effect of elevation vs. the effect of wave height on seaweed communities, their vertical position has been assessed using GIS treatment. Although wave heights measured in this study are relatively low compared with fauna dominated shores (Bell and Denny, 1994; Shanks et al., 2017a), they are consistent with results from previous studies on seaweed-dominated environments using either the same approach (Burel et al., 2019c) or buoy recording (Gilman et al., 2006). This statement tends to confirm the relevance of our proxy. Besides, the use of digital terrain model to describe both the elevation and the complexity of topography in coastal regions is a relatively recent way to predict biological patterns and model habitats (Bekby and Isæus, 2008; Meager et al., 2011). Indeed, GIS techniques used to deduce the elevation from GPS coordinates give consistent results to describe stable environments, such as rocky shores. Moreover, they are time-saving procedure, when compared, with cumbersome approaches that imply much more field work, like differential global positioning system.

A negative correlation was found between wave heights and elevation with increasing values of wave heights in lower levels of the shore, *i.e.*, with decreasing elevation. Thus, low shore communities bear rougher wave height conditions (Gaylord, 1999). Such an outcome may be explained by the dissipation of wave energy when entering shallow waters due to the seabed topography, which induces wave breaking and/or top breaking (Rattray et al., 2015). In particular, the present study reveals that wave height follows two trends depending on the intertidal level: for elevations higher than 4 m above chart datum, wave heights range between 15 and 50 cm, while at a lower elevation, they encompass a greater range, varying from 20 to 100 cm. Wave heights are higher at lower shore (*i.e.*, waves reaching the shore with a deeper water column underneath), an opposite trend to the water velocities which tend to be larger with decreasing water depth (see the velocity model for unbroken waves in Denny and Gaylord (2002)). Such differences could find their origin in the fact that the velocity model used in Denny and Gaylord (2002) is based on unbroken waves, whereas breaking wave velocities are higher but are also more difficult to predict (Holthuijsen, 2010). Furthermore, model data frequently show a gap when confronting predicted values to in situ measurements (Gaylord,

2000). Therefore, the development of concurrent in situ measurements of hydrodynamical parameters such as velocity and orbital speeds together with wave heights might constitute a helpful way to clarify the structuring role of each hydrodynamical parameter at different levels of the shore.

Considering the sampling periods tested in this study, results reveal that wave heights are 30% higher in late autumn compared with those recorded in early summer. This may clearly be related to rougher sea conditions when getting closer to winter (Gonçalves et al., 2014; Guillou and Chapalain, 2015). Our results suggest therefore that late autumn (and probably winter) tends to condition more strongly the ecological state of macroalgal communities. For instance, the lower shore community dominated by the kelp *L. digitata* undergoes larger waves and shows lower Ics (index of community structure) values in late autumn. However, the use of complementary ecological indices did not reveal any significant difference between the two sampling periods at the other intertidal levels. Nevertheless, the cover of several species varied between the two periods, a result which could as well be related to season-dependent environmental variations but not necessarily to hydrodynamics. Indeed, some taxa mostly considered as opportunistic, such like *Acrosiphonia spinescens*, *Rhodophyllis* spp., *Ulva* spp., or most of the *Ceramium* spp., mainly develop in early summer and remain cryptic almost completely at the end of autumn (Orfanidis et al., 2011; Guinda et al., 2014; Malavenda et al., 2017). However, these changes in taxa composition do not necessarily deeply impact the global community structure neither the overall diversity of the studied rocky shores.

Effects of wave height and elevation explain more than 17% of the variance when considering the whole intertidal zone (*i.e.*, the six communities together). It appears that the major part of variance is explained by the elevation ($\approx 14\%$), whereas hydrodynamics plays a minor role ($< 1\%$). Therefore, the results presented here tend to confirm on one hand the major role of the vertical zonation in differentiating the communities (Heaven and Scrosati, 2008; Chappuis et al., 2014) but also, on the other hand that elevation alone does not allow a clear and complete differentiation of the communities (Druehl and Green, 1982; Harley and Helmuth, 2003; Scrosati and Heaven, 2007). More specifically, strong relationships are found between elevation and the cover of the characteristic taxa found at the boundary of the intertidal zone, *i.e.*, *P. canaliculata*, *F. spiralis*, and lichens in the upper levels of the shore and *H. elongata*, *L. digitata*, and several Rhodophyta in the lower levels. An enhancement of macroalgal diversity, mean species richness, and community structure may also account for lower abiotic pressures occurring in lower levels (Choi and Kim, 2004; Scrosati et al., 2011; Ar Gall and Le Duff,

2014). Nevertheless, residuals of the RDA remain high (82%) and include the effects of biotic interactions that are known to be a strong structuring factor of macroalgal communities, together with abiotic factors that would need to be evaluated in further studies, *e.g.*, temperature, irradiance, substratum composition, wave velocity, *etc.* (Watt and Scrosati, 2013; Pocklington et al., 2017).

The impact of elevation and wave height varies according to the clusters defined by the statistical analysis of the undisturbed structure. In the upper-shore cluster *Pc/Fspi*, the RDA reveals that 45% of the total variance is explained by elevation. The high similarity of *Pc* and *Fspi* communities has been already reported in previous studies (Connan, 2004; Ar Gall et al., 2016). The structure of these two assemblages is comparable, with small canopy-forming species hosting few understory species. They also exhibit significantly lower values of ecological indices when compared with the communities of the lower shore. In the mid-shore cluster *An – Fves/Fser*, elevation also explains more than 40% of the variance. In this case, canopy species are larger in size and are associated with higher number of understory species when compared with those from the upper-shore cluster. It has to be noticed that in both clusters, seaweed species are genetically adapted and so selected to withstand long periods of emersion (Zardi et al., 2011). Since wave height has little effect on the structure of these communities, the difference in size between canopy forming species might be explained by the effect of other components of hydrodynamics such as shear stresses and/or velocity). In the lower-level cluster, *He – Bb/Ld*, 14% of variance is explained by elevation, 3% by wave heights, 4% by the site characteristics, and 13% by the interaction of wave height and site. This larger distribution of variance reveals a more complex organization than at higher levels of the shore, with a reduced level of adaptation to emersion conditions allowing the expression of other factors in the structuring of communities.

The clusters obtained by the PCA of the upright profile structure of communities are similar in the upper level of the shore but differ in mid and lower levels. This discrepancy is first due to the fact that clustering is only based on the upright profile structure and does not take into account the effect of environmental factors. In addition, the undisturbed structure relies mainly on canopy species which directly withstand emersion conditions while the upright profile structure is more related to the development of understory strata (microhabitat level). Thus, understory species are only vicariously impacted by wave heights and elevation. They may also grow under the cover of several different canopy species, resulting to their extent through two to three communities (Bertolini, 2018). However, understory species may play the

role of engineer species when forming turfs in habitats at low shore (Schaal et al., 2016). In particular, turf-forming species such as *Chondrus crispus*, *Gelidium pulchellum*, and *E. elongata* together with crustose species like *Mesophyllum lichenoides* (Burel et al., 2019c, this study) withstand the stressful hydrodynamic conditions and may replace the dominant rockweed Phaeophyceae (Burrows et al., 2008; Puente et al., 2016).

This study revealed that wave heights show higher values in the low intertidal zone, and thus, communities developing at this level bear rougher hydrodynamical conditions. As expected, wave heights were higher during the late autumn period, although such difference does not seem to have an impact on the macroalgal community structures. As reported in Burel et al. (2019c), wave heights are the main abiotic factor influencing the inner structure of macroalgal communities at local scale. In comparison, in the present study adopting an intercommunity approach, a more balanced contribution of hydrodynamics to the differentiation of intertidal macroalgal communities has been evidenced, with a more significant impact of elevation. To develop a more comprehensive approach of the impact of these environmental factors on intertidal macroalgal communities, and, beyond on corresponding assemblages, further studies integrating the associated fauna and biotic interactions should be undertaken (see Jonsson et al., 2006; Golléty et al., 2011; Scrosati, 2017).

Conclusion du chapitre 1

Ce chapitre met en évidence dans un premier temps le rôle primordial de l'hydrodynamisme, évalué par la hauteur moyenne des vagues, dans la structuration interne des communautés de macroalgues. Son effet se traduit en particulier par la modulation du pourcentage de recouvrement des Fucales dominantes, et également par un développement accru d'espèces d'algues rouges quand l'intensité de l'exposition augmente. Dans un second temps, l'étude inter-communautaire a mis en évidence le rôle essentiel de l'élévation sur l'estran pour expliquer les différences structurelles des communautés. L'hydrodynamisme est un facteur de structuration non significatif au milieu et en haut de l'estran. Il intervient toutefois dans la partie basse de l'estran en équilibrant l'influence de l'élévation, dans des environnements moins impactés par les contraintes liées à l'émersion.

Chapitre 2 : Influence de l'hydrodynamisme sur les assemblages macroflore – macrofaune

Ce chapitre décrit le rôle de l'hydrodynamisme dans la structuration des assemblages macroflore – macroflore. Par conséquent, l'échantillonnage biologique appliqué aux macroalgues a été étendu à la faune sessile et aux principales espèces de brouteurs associées aux habitats intertidaux de substrat rocheux.

La première partie du chapitre analyse l'influence de l'hydrodynamisme dans la transition entre une dominance macroalgale et une dominance de la macrofaune sessile le long d'un transect de hauteurs de vague.

La seconde partie concerne l'influence de l'hydrodynamisme sur les interactions entre macroflore et macrofaune au sein de six assemblages à dominance macroalgale échantillonnés sur cinq estrans de la pointe bretonne. L'hydrodynamisme est ici évalué selon deux proxys, la hauteur de vagues *in situ* et l'angle de la pente au niveau des points d'échantillonnage.

2.1 Transition d'une dominance macroalgale à macrofaunale le long d'un gradient d'exposition aux vagues

Characterizing thresholds in the transition from macroalgal to macrofaunal dominance along a rocky shore wave exposure gradient.

Thomas Burel ¹, Jacques Grall ^{1,2}, Gauthier Schaal ¹, Michel Le Duff ², Erwan Ar Gall ¹

¹ Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, 29280 Plouzane, Brittany, France

² UMS 3113, Observatoire Marin, Université de Brest, Plouzane, Brittany, France

1. Introduction

Hydrodynamics is considered as a major horizontal environmental gradient in temperate rocky shores (Bird et al., 2013), inducing the occurrence of highly contrasted algal and animal assemblages depending on the severity of hydrodynamical conditions (Ballantine, 1961; Raffaelli and Hawkins, 1999; Christofolletti et al., 2010). Organisms have adapted their morphology, their physiology and their behavior to these gradients (Stiger and Payri, 1999; Denny and Blanchette, 2000; Le Penneec et al., 2017; Lalegerie et al., *in press*). However, beyond a certain level of turbulence, environmental conditions can be too harsh for a species to occur (Schiel and Lilley, 2007). This is especially true for canopy forming furoids, which are dominant on sheltered to semi-exposed rocky shores of North Atlantic rocky shores, and host numerous understory organisms for which they provide shelter against biotic and abiotic stresses (Eriksson et al., 2007). The structure of the whole associated community may be affected by canopy loss, often leading to a decrease of habitat complexity and a drop in local diversity (Seed, 1996; Jenkins et al., 1999a).

Increasing wave exposure is known to dislodge macroalgae (Bell, 1999) and to reduce the cover of structuring species (Burel et al., 2019c), while barnacles and other sessile fauna (mussels, limpets) are better adapted to wave action (Marchinko and Palmer, 2003; Neufeld and Palmer, 2008). In addition, to other environmental factors, intermediate wave exposures may also contribute to increase biodiversity (Bruno et al., 2003), keeping up competition between organisms under reduced canopies (Scrosati et al., 2011; Gemelli et al., 2019). Hydrodynamics can modulate the intensity of grazing (Jenkins et al., 1999a; Jonsson et al., 2006; Korpinen and Jormalainen, 2008), but also stimulate chemical (Van Alstyne, 1988; Yates and Peckol, 1993) and morphological defenses of seaweeds against herbivory (Himmelman and Nédélec, 1990).

In the northeast Atlantic, upper and mid intertidal levels of the rocky shores are dominated by either perennial species of Fucales forming dense canopies or by sessile fauna, according to wave exposure (Ballantine, 1961; Lüning, 1990; Coppejans, 1995). Species of dominating Fucales are vertically distributed in that zone and develop into linear populations or belts with from top to bottom, *Pelvetia canaliculata*, *Fucus spiralis*, *Ascophyllum nodosum* and *Fucus serratus* (Johnson et al., 1998). A similar vertical zonation has been described for understory macroalgae (Lewis, 1964), vagile fauna (Boaventura et al., 2002b; Tagliarolo et al., 2013) and sessile animals (Foster, 1971). Whatever the usual distinction between typically

exposed versus sheltered facies based on the relative abundance of vegetation versus sessile fauna and bare bedrock, few is known about the way hydrodynamics determines exactly that apparent duality. Results about the effect of *in situ* wave height on macroalgal communities supported the idea of a progressive impact of hydrodynamics on their structure, modulated by other factors like the site and the elevation (Burel et al., 2019a,b). A recent work pointed out a similar tendency for inner variations of macroalgal – macrofauna assemblages tempered by both shore slope and site (Burel *et al.*, *in prep*). However, no evidence has been reported so far about a gradual transition between macroalgal- and macrofauna-dominated biocenoses from well sheltered to highly exposed rocky shores.

In this study, we focused on the effect of progressive horizontal gradients of hydrodynamics on the inner structure of four intertidal macroalgal – macrofaunal assemblages. Using *in situ* wave height as an exposure proxy, we aimed at determining whether the transition from sheltered macroalgae dominated assemblages to exposed sessile fauna dominated assemblages was gradual or not.

2. Material and methods

2.1 Sampling sites and levels

The study area was located in the western Brittany, on three sites about 15 km from each other: Porsal (48°33.848'N/4°42.309'W), Porspoder (48°28.876'N/4°46.293'W) and the Isle of Segal (48°26.330'N/4°47.376'W). On each site, four bathymetric levels were taken into account, corresponding to Fucales-dominated communities in sheltered zones (hereafter named after the initials of the dominating macroalgae) : (1) the uppermost level (6.26 m ± 0.43) corresponding to *Pelvetia canaliculata* (*Pc*), (2) the second one (5.77 m ± 0.43 above chart datum) to *Fucus spiralis* (*Fspi*), (3) the third one around mid-tide level (3.83 m ± 0.72) to *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus* (*An* – *Fves*) and (4) the last one (2.67 m ± 0.37) to *Fucus serratus* (*Fser*). The lower intertidal zone was not taken into account in this study since changes from macroflora to macrofauna dominance are uncommon at this level (see Ballantine, 1961).

2.2 Assemblage sampling

Along shore transects consisting of 12 sampling spots were positioned by GPS and images at each level of each site (Figure 42). Sampling was carried out once for each level at

four different periods the year: from 30th January to 6th February 2018 for *Pc*, from 15th to 22nd February 2018 for *Fspi*, from 6th to 13th March 2018 for *An – Fves* and from 23rd to 30th April 2018 for *Fser*. The sampling of assemblages was performed at low tide, using a mobile plastic grid structure of 1.65 * 1.65 m consisting of 25 quadrats of 33 * 33 cm was placed on each sampling spot. We used two upright profile methods of sampling defined in (Burel et al., 2019c). The cover of all seaweed and sessile fauna taxa was estimated visually and in three randomly chosen quadrats of the structure. The different taxa were then classified within four strata crustose, micro-meiobiotic (< 30 cm), macrobiotic (30–100 cm) and mega-megalobiotic (> 100 cm). In parallel, the number of grazers was counted in the same quadrats. Where necessary, species identification was undertaken in the laboratory. This method of sampling allowed the calculation of numerous indices such as the mean species richness (S) the Shannon-Wiener index (H') or the index of structure of community (Ics).

2.3 Wave height monitoring

Wave heights were used as a proxy of hydrodynamics. In each sampling spot, a Mini-Diver recorder was attached to the substratum and measured the pressure every 25s during a one-week period. Once recording was achieved, Mini-Divers were removed from the sampling spots and carried in the laboratory. Pressure data were downloaded from each recorder, using Diver-Office software. A polynomial regression was applied on each tide period in order to remove the tide oscillation and giving raw pressure variations generated by waves. Then the twenty highest and the twenty lowest pressure values were selected to determine the *in situ* wave height. Wave height values were treated after standardization of the variable to remove site effect.

2.4 Treatment and statistics

All data were analyzed using the R environment (R Development Core Team, 2018). Pearson's *r* coefficients were calculated, using the “corrplot” package (Wei and Simko, 2017), to test correlations between *in situ* wave height and biological data (covers of intertidal species and ecological indices).

3. Results

3.1 Wave heights

Waves heights showed large variations, with values ranging from 34.4 to 149.5 cm in *Pc*, from 42.3 to 106.8 cm in *Fspi*, from 24.5 to 108.7 cm in *An – Fves* and from 30.9 to 83.1 cm in *Fser*. Figure 42 summarizes the evolution of wave heights along the transect axis. Globally, the transect corresponded to an exposure gradient. To track differences between assemblages along the exposure gradients, sampling spots were pooled four by four depending on wave height. Average wave heights for each group are given in Table 3. While no significant difference in wave height was observed between sites for *Pc* and *Fspi* levels (KW = 0.27 and 0.07 respectively), sites differed significantly for both *An – Fves* and *Fser* levels (KW < 0.05), with lower wave heights found in Porsal. Since absolute height values differed from a site to another, they were standardized allowing a global comparison of biological characteristics per level.

Table 3: wave height values according to the community and the wave regime considered.

Community	Small waves	Intermediate waves	Large waves	Recording period
<i>Pc</i>	52.8 ± 8.0	73.1 ± 12.9	98.1 ± 20.3	30/01 to 06/02/18
<i>Fspi</i>	55.9 ± 11.0	66.9 ± 10.7	86.1 ± 14.8	15/02 to 22/02/18
<i>An – Fves</i>	50.3 ± 18.5	56.0 ± 11.38	67.1 ± 17.8	06/03 to 13/03/18
<i>Fser</i>	37.5 ± 4.6	49.0 ± 14.2	53.4 ± 19.2	23/04 to 30/04/18

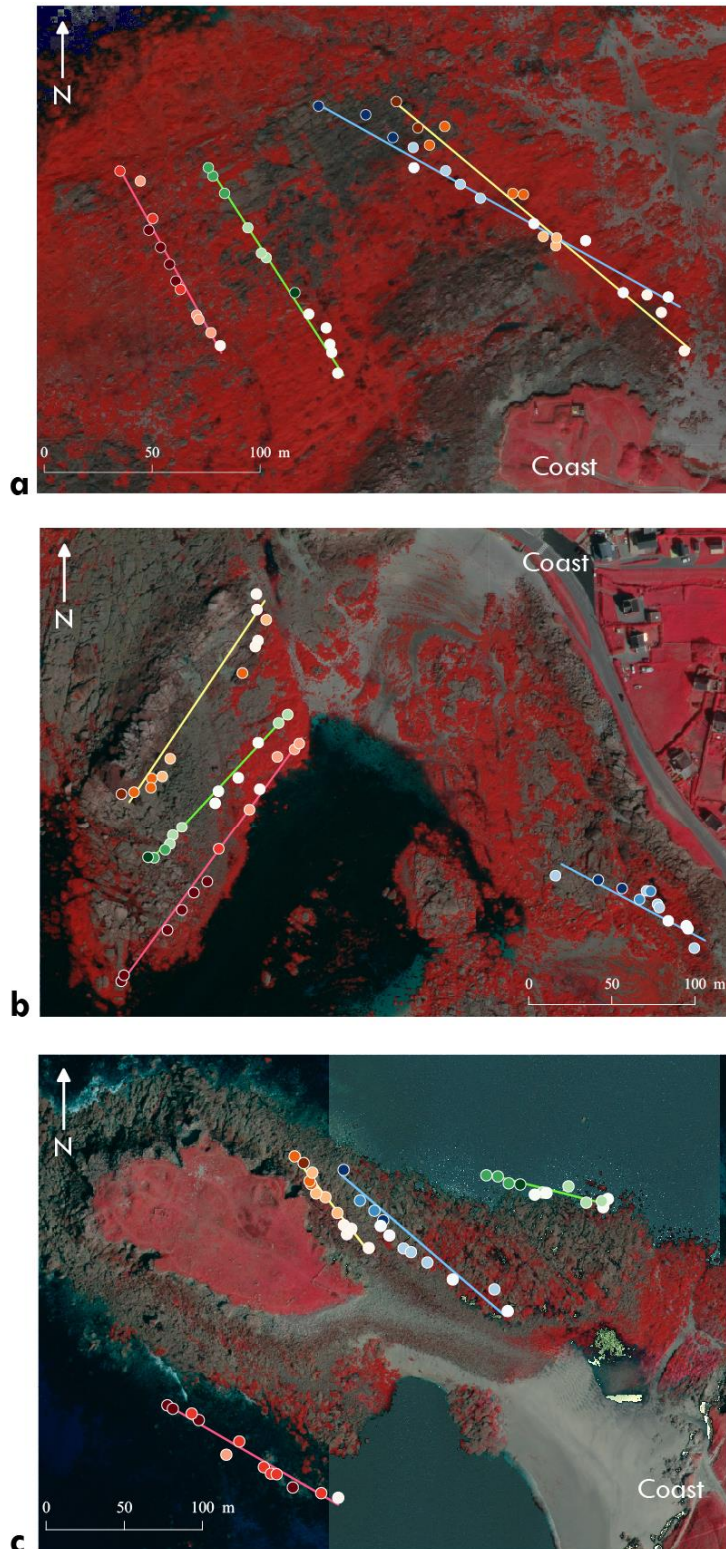


Figure 42: Images of the three studied sites showing the location of the transects (lines) and the sampling spots (dots). Transects range from area with small wave, represented with light colored dots to large waves with dark colored dots. Sites, **a:** Porsal, **b:** Porspoder, **c:** Segal. Transect color: orange, *Pelvetia canaliculata*; blue, *Fucus spiralis*; green, *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculocus*; red, *Fucus serratus*. Background: infrared orthoimage from Finistère - Mégalis Bretagne with vegetation dominated area figured in red and macrofaunal dominated area or bare rock figured in grey.

3.2 Structure of the assemblages in three hydrodynamics regimes

Assemblages differed strongly in their composition according to the wave regime as defined above by three zones on the shore (Figure 43). Assemblages submitted to small wave heights were mostly characterized by large covers of Phaeophyceae (between 62.7 % for *Pc* and 79.2 % for *Fser*) and/or Rhodophyta (between 6.0 % for *Fspi* and 10,8 % for *Fser*). Bare rock was scarce and reached a maximum of 13.8 % of the total surface in *Pc*, while the sessile fauna covered always less than 10 %, and was mostly composed of spirorbid worms, sponges and/or anemones.

In contrast, large wave heights conditioned assemblages with sessile fauna extensive covers mainly in the form of barnacles, with cover values ranging from 33.5 % in *Fser* to 45.1 % in *Fspi*. Bare rocks accounted for 31.3 % in *Fspi* to 49.9 % in *Pc*. In these exposed assemblages, the vegetation remaining was mainly composed of cyanobacteria in the upper intertidal communities (4.8 to 11.0 %) and by Rhodophyta in the mid-intertidal (6.0 to 6.3%).

The intermediate wave exposure was characterized by large covers of vegetation, still occupying most of the substratum surface between *ca.* 45% in *An – Fves* and more than 75 % in *Pc*. It was mainly formed by Phaeophyceae with covers ranging from 29.6 % in *Pc* to 41.0 % in *Fspi*, *i.e.* values clearly lower to those from small wave height assemblages. Interestingly, a high proportion of lichens occurred in *Pc*, reaching 35.6 % in average. Unlike Phaeophyceae, covers of Rhodophyta were similar to those observed with small wave exposure. They could even be higher, reaching 20.0 % in *Fser*. Bare bedrock was an important component of the shore in these semi-exposed zones, with values from 19.1 % in *Pc* to 31.0 % in *An – Fves*. Comparatively to strongly exposed assemblages, the part of the sessile fauna (mainly barnacles) was largely reduced, with cover values around 4% up to 14.3 % in *An – Fves*.

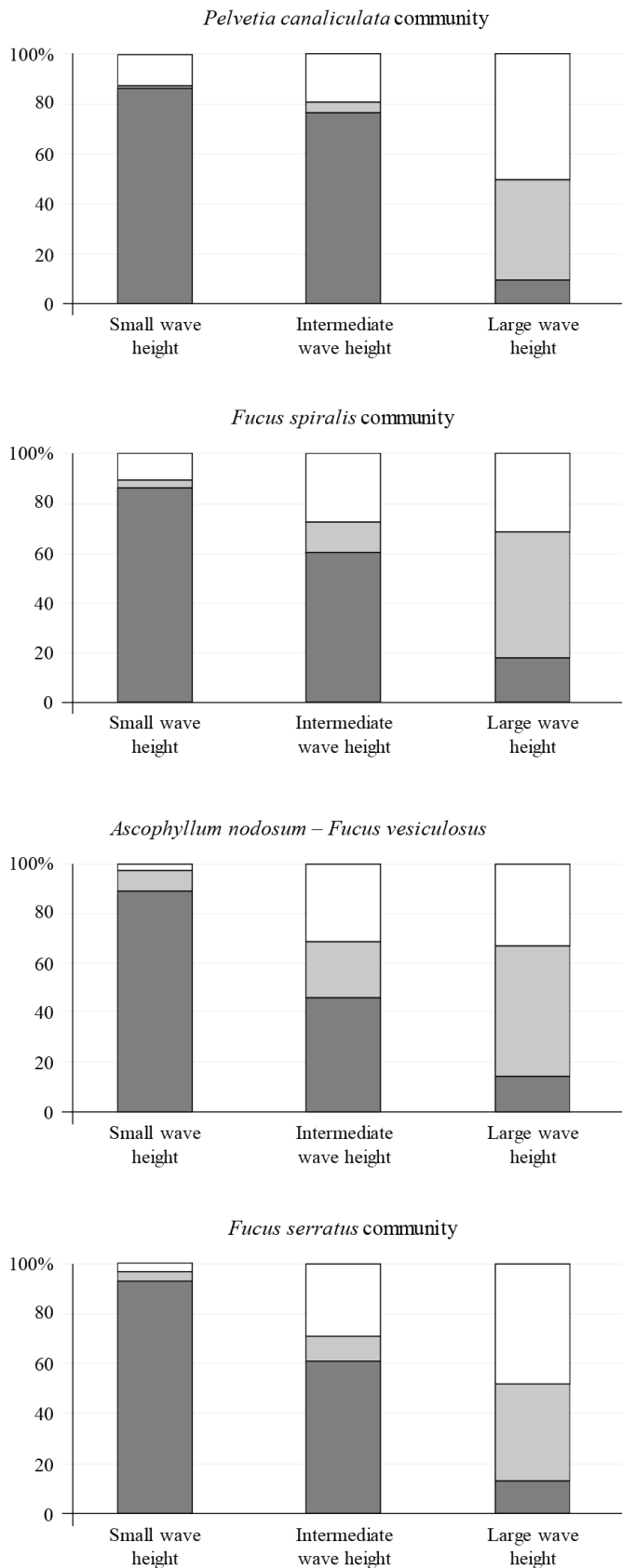


Figure 43: percentages of cover of vegetation (dark grey) and sessile fauna (light grey) and percentage of bare rock (white) in 4 macroalgal dominated assemblages from three shores in Brittany using the undisturbed sampling method. *P. canaliculata* correspond to the highest assemblage in the intertidal zone whilst *F. serratus* stands for the low-middle intertidal level. Vegetation regroups percentages of cover of macroalgae, lichens and cyanobacteria. Sessile fauna regroups mostly barnacles and sponges, anemones, spirorbids when visible.

Macrograzers abundance varied in function of both the community and wave height, with maximal values up to *ca.* 135 ind.m⁻² for *Patella* spp. in *Fser* (Table 4). Among Trochidae, the species showing the highest densities all along the wave gradient was *Steromphala umbilicalis*, with larger densities in the intermediate states. Other *Steromphala* species, *S. pennanti* and *S. cineraria*, occurred only at low densities in *Fser*. The gastropod *Phorcus lineatus* was found in the upper levels of the intertidal zone, but was never dominant in the faunal assemblage. Littorinidae species also showed a gradient from the upper intertidal zone to the lowest levels. In *Pc*, *Littorina saxatilis* was the main grazer, mostly in small wave impacted assemblages. *L. compressa*, scored larger densities in *Fspi*, rather in wave impacted assemblages contrary to *L. saxatilis* that were fewer in these habitats. *L. obtusata* was mostly found in environments presenting small wave heights from *Fspi* to *Fser*, while *L. littorea* was observed all along the shore but at low densities.

Limpets were also found all over the shore, on rocks dominated by both the vegetation and the sessile fauna. Densities of *Patella* spp. were however particularly high at mid shore levels, with maximum values in assemblages submitted to intermediate and strong wave exposure.

3.3 Linear gradient between wave height and species

Numerous correlations were found between wave heights and intertidal organisms (Table 5). Globally, the cover of vegetation was negatively correlated with wave height while the abundance of faunal taxa was positively correlated with wave exposure.

The cover of dominating Fucales was negatively correlated to increasing wave heights. Significant correlations were found in communities where the Fucales species itself was dominating, with large values of Pearson's *r* (up to $r = -0.82$ for *P. canaliculata*), as well as in communities characterized by a different dominating species (for example $r = -0.5$ for *F. spiralis* in *Pc*). The only case with a positive correlation with increasing wave heights is *F. vesiculosus* in *Fser* with $r = 0.49$.

Table 4: densities and repartition of the macrograzers found in the three sites according to the assemblage and the wave height regime. “Small waves” = assemblages presenting small wave heights, “Int. waves” = assemblages presenting intermediate wave heights, “Large waves” = assemblages presenting large wave heights. Densities are given in ind.m⁻² ± standard error.

	<i>Pc</i>			<i>Fspi</i>			<i>An-Fves</i>			<i>Fser</i>		
	Small waves	Int. waves	Large waves	Small waves	Int. waves	Large waves	Small waves	Int. waves	Large waves	Small waves	Int. waves	Large waves
<i>Phorcus lineatus</i>	0.26 ± 0.07	0.26 ± 0.07	0	1.28 ± 0.22	1.79 ± 0.29	3.07 ± 0.38	0.26 ± 0.07	1.28 ± 0.22	0.26 ± 0.07	0	0	0
<i>Steromphala umbilicalis</i>	0	0	0	2.30 ± 0.43	0.51 ± 0.10	2.05 ± 0.57	20.41 ± 1.27	33.67 ± 2.22	15.05 ± 1.51	3.83 ± 0.44	28.57 ± 1.76	10.71 ± 1.34
<i>Steromphala pennanti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.59 ± 0.41	1.28 ± 0.13	0
<i>Steromphala cineraria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.57 ± 0.54	0.26 ± 0.07	0
<i>Littorina saxatilis</i>	23.27 ± 2.30	9.21 ± 0.89	6.65 ± 0.74	1.79 ± 0.30	6.39 ± 0.84	2.30 ± 0.26	0.26 ± 0.07	0	0	0	0	0
<i>Littorina compressa</i>	8.06 ± 0.65	6.91 ± 0.54	17.75 ± 1.48	2.81 ± 0.32	15.86 ± 0.94	20.97 ± 1.88	0.26 ± 0.07	0.51 ± 0.14	0.77 ± 0.15	0	0	0
<i>Littorina obtusata</i>	0	0.26 ± 0.07	0	16.11 ± 1.14	7.16 ± 0.65	0.77 ± 0.21	17.35 ± 0.87	11.48 ± 1.43	0.77 ± 0.15	4.85 ± 0.35	2.81 ± 0.22	0.26 ± 0.07
<i>Littorina littorea</i>	0	0	0.51 ± 0.14	0	0	0	0.51 ± 0.1	0.26 ± 0.07	0	0	0.26 ± 0.07	0
<i>Patella spp.</i>	0.77 ± 0.15	1.53 ± 0.22	24.3 ± 1.95	3.11 ± 0.26	18.16 ± 1.14	36.32 ± 1.55	40.81 ± 2.00	79.58 ± 2.58	94.38 ± 1.86	6.63 ± 0.96	60.45 ± 3.21	134.68 ± 6.13

Among Rhodophyta and Chlorophyta, most species were negatively correlated with wave heights such as the crustose coralline *Phymatolithon lenormandii*, the filamentous *Cladophora rupestris*, the turf-forming *Catenella caespitosa* or the cartilaginous tufts of *Mastocarpus stellatus*. In the lowest community considered in this study (*Fser*), positive correlation with wave height were noticed, such as for the thin foliose *Porphyra dioica* and the tubular *Ulva compressa*, as well as the filamentous *Erythrotrichia welwitschii*. The crustose *Hildenbrandia rubra* revealed opposite trends in function of wave height although depending on the community taken into account, with a negative correlation with wave heights in the upper intertidal zone, and a positive correlation in the mid intertidal.

The sessile fauna was globally positively correlated to wave height mainly in connection with the predominance of barnacles in the assemblages. However, several taxa from various phyla were negatively influenced by wave heights in the mid intertidal level, such as sponges (*Hymeniacidon perlevis*), anemones (*Actinia equina*) as well as polychaetes (spirorbids). Unlike the sessile fauna, the density of vagile animals was globally negatively correlated with wave heights mostly in connection with large abundances of limpets in *Fspi*, *An – Fves* and *Fser*. *Littorina compressa* and *Steromphala umbilicalis* were positively correlated with increasing wave heights or showed no significant correlations, depending on the level of the shore, while *Littorina obtusata* and *Steromphala pennanti* were negatively impacted by wave heights or showed no significant correlation, depending also on the level.

Concerning the structure of macroalgal communities, similar trends were observed for Ics in the four assemblages, with less structured communities with increasing wave heights. In the same way, the mean species richness of seaweeds decreased in the three highest communities of the intertidal zone with stronger wave exposures, while no significant effect was detected in *Fser*. The mean species richness of macrofauna did not change significantly with larger wave heights in both upper intertidal communities, *Pc* and *Fspi*, while it decreased in *An – Fves* and *Fser*.

Table 5: main significant correlations obtained between *in situ* wave heights and several intertidal organisms, ecological indices and bare rocks (p -value < 0.05). Communities dominated by *Pelvetia canaliculata* and *Fucus spiralis* were situated in the upper shore, those dominated by *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus*, and by *Fucus serratus* were situated in the middle shore. “n.s.” indicates a non-significative result while “-” indicates an absence of the taxon in the community considered.

Community	Upper shore		Middle shore	
	<i>P. canaliculata</i>	<i>F. spiralis</i>	<i>A. nodosum</i> – <i>F. vesiculosus</i>	<i>F. serratus</i>
Phaeophyceae				
<i>Pelvetia canaliculata</i>	-0.82	-0.37	-	-
<i>Fucus spiralis</i>	-0.5	-0.69	-	-
<i>Ascophyllum nodosum</i>	-	n.s.	-0.63	-
<i>Fucus vesiculosus</i>	-	-	n.s.	0.49
<i>Fucus serratus</i>	-	-	-0.44	-0.66
Rhodophyta				
<i>Catenella caespitosa</i>	-0.35	-0.46	-	-
<i>Hildenbrandia rubra</i>	-0.52	-0.48	0.42	-
<i>Phymatolithon lenormandii</i>	-	n.s.	-0.48	n.s.
<i>Mastocarpus stellatus</i>	-	n.s.	n.s.	-0.52
<i>Porphyra dioica</i>	-	-	n.s.	0.48
<i>Erythrotrichia welwitschii</i>	-	-	n.s.	0.53
Chlorophyta				
<i>Cladophora rupestris</i>	-	n.s.	n.s.	-0.55
<i>Ulva compressa</i>	-	n.s.	n.s.	0.59
Total Flora	-0.76	-0.66	-0.65	-0.65
Sessile Fauna				
Barnacles	0.49	0.62	0.65	0.38
<i>Hymeniacidon perlevis</i>	-	-	-0.49	-0.49
<i>Actinia equina</i>	-	n.s.	-0.36	n.s.
Spirorbids	-	-	-0.49	-0.42
Total Sessile Fauna	0.49	0.62	0.50	n.s.
Vagile Fauna				
Limpets	0.51	0.58	0.61	0.60
<i>Littorina compressa</i>	n.s.	0.51	n.s.	n.s.
<i>Littorina obtusata</i>	n.s.	-0.44	-0.36	n.s.
<i>Steromphala umbilicalis</i>	-	n.s.	n.s.	0.35
<i>Steromphala pennanti</i>	-	-	-	-0.38
Total Vagile Fauna	n.s.	0.49	0.35	0.64
Bare rock	0.61	n.s.	0.35	0.49
Ecological indices				
Ics	-0.70	-0.76	-0.68	-0.70
S (Flora)	-0.64	-0.42	-0.49	n.s.
S (Fauna)	n.s.	n.s.	-0.60	-0.38

3.4 Evidence of a wave height threshold in the dominance

The cover of three species of Fucales decreased with increasing *in situ* wave heights, revealing the occurrence of a clear threshold when considering the relationship between algal cover and wave height (see Figure 44). Threshold values corresponds approximated standardized wave heights of 0.4 for *P. canaliculata*, 0 for *F. spiralis* and 0.3 for *A. nodosum*. Corresponding non-standardized wave heights records, were *ca.* 73.4 cm in *Pc* during the period 30/01–06/02/2018. For *Fspi* during the period 15 – 22/02/2018, non-standardized wave height was 78.6 cm in average. For *An – Fves* during the period 06 – 13/03/2018, the non-standardized wave height beyond which *A. nodosum* lacked amounted 68.9 cm. Even if a decrease of the cover of *F. serratus* was observed with increasing wave heights in *Fser*, no such threshold was noticed at this level.

These thresholds linked to the cover of the dominant Fucales corresponded to similar thresholds for the abundance of organisms associated with the Fucales (see below). This was globally the case for the total cover of the vegetation in the three relevant levels (data not shown). The presence of the periwinkle *L. obtusata* or of the filamentous green *C. ruspestris* were completely dependent on the presence of both *F. spiralis* and *A. nodosum* in the corresponding community / assemblage, *i.e.* these taxa were not found without the Fucales. It was the same for the crustose *H. rubra* and the small erect *C. caespitosa* with *F. spiralis*, or in the mid intertidal in *An – Fves*, for the sponges *H. perlevis*, and *Grantia compressa*, or for the Rhodophyta *Membranoptera alata*, *Plumaria plumosa*, *Gelidium pusillum* and *Vertebrata lanosa* with *A. nodosum*. This dependence of organisms to the associated dominant Fucales was not observed in the level dominated by *F. serratus*.

The wave height thresholds observed for the disappearance of Fucales logically coincided with the emergence of barnacles in *Pc* and *Fspi* (Figure 44). Therefore, concomitant and opposite thresholds co-occurred at approximately the same standardized / non standardized wave heights for the dominance of macroalgae and of the sessile fauna. Consequently, thresholds of organisms associated to seaweeds tended to give a mirror configuration with the sessile fauna and mainly with the cover of barnacles. Apart from a few exceptions, we found no quadrats where fucoids and barnacles co-occured, illustrating the absence of a gradual relationship between facies dominance and exposure.

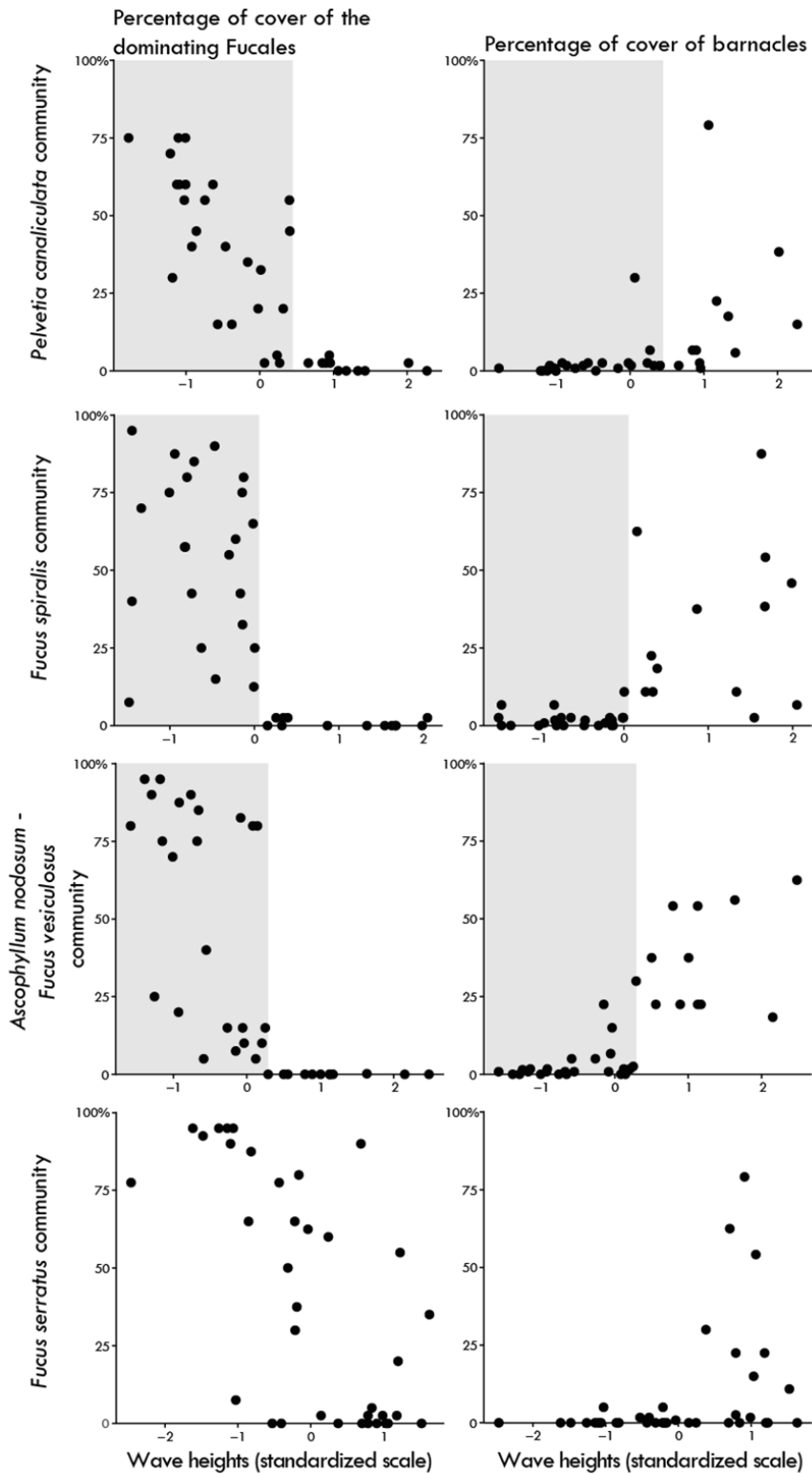


Figure 44: Cover of dominating Fucales (left column), and barnacles (right column) using the upright profile structure in the 4 studied communities correlated to normalized wave heights. Shaded rectangles delimit thresholds of dominance, when existing. They corresponded to values beyond which the cover of Fucales remained below 10%.

4. Discussion

In this study, we highlighted a strong link between hydrodynamics and intertidal community structure, which has long been described in the literature (Raffaelli and Hawkins, 1999). Beyond this classical relationship, we found that the different intertidal species are characterized by varying relationship to wave height, and highlighted the existence of exposure thresholds (characterized by wave height), where marked dominance shifts were observed between seaweed dominated and sessile fauna dominated facies.

We found that increasing wave exposure reduced the cover of large seaweeds which tended to be replaced by sessile filter-feeding animals (Jonsson et al., 2006; Christofolletti et al., 2010). The density of the vagile fauna, here herbivorous gastropods, varied also along the gradient and particularly the limpets, which benefited from increased available space (bare rock) in wave-swept shores (Jonsson et al., 2006). This dominance switch coincided with a downgraded structure of macroalgal community, a result which was found within macroalgal dominated assemblages (Schiel and Lilley, 2007). Fucales are structuring intertidal canopies, sheltering understory species against irradiance and desiccation during emersion and also against wave agitation and currents at immersion (Hawkins and Hartnoll, 1983). So, by reducing Fucales cover, waves alter the buffer capacity of the community against wave exposure but also against desiccation and extreme temperatures which accentuates the disturbance (Bertocci et al., 2010). Therefore, waves act indirectly on the diversity associated to Fucales, noticeably in canopies dominated by *A. nodosum*, which are known to host a large biodiversity on rocky shores of the north Atlantic (Johnson and Scheibling, 1987; Golléty et al., 2011). The reduction of this canopy resulted in our study in a loss of numerous associated species, like the sponges *H. perlevis* and *G. compressa*, and the red macroalgae *M. alata*, *P. plumosa*, *G. pusillum* and *V. lanosa*. This result is consistent with the ecological facilitation already mentioned in the intertidal zone by Stachowicz (2001). Thus, the structuring species *P. canaliculata*, *F. spiralis* and *A. nodosum* would act as facilitators sheltering their own early stages (Andrew and Viejo, 1998), but also other species forming assemblages underneath by protecting these from wave exposure induced stress (Bertness and Leonard, 1997). On the contrary, such a pattern was not observed for *F. serratus*, as understory species were not significantly impacted by the loss of the canopy. Indeed in this zone, desiccation is considerably reduced because of an emersion time comprised between 25 % – 40 % of the total (Ar Gall and Le Duff, 2014), thus the species might not be as shelter-dependent as in the upper part of the intertidal and may even, locally cope with canopy loss (Bertolini, 2018).

Intertidal organisms develop diverse responses to increasing disturbance (Schiel and Lilley, 2007). Two responses are classically taken into consideration for organisms facing wave exposure, either increasing or decreasing of the abundance (McQuaid and Branch, 1984). From our results, we propose four types of relationship between species and hydrodynamics (Figure 45) : a) The absence of relation existing for species withstanding hydrodynamics and being competitive enough below macroalgal canopies, b) bell curved relation either for faunal species independent from macroalgae for feeding but that may not withstand large hydrodynamical conditions or macroalgal species requiring average hydrodynamics, c) linear regression for species with an affinity for either sheltered or exposed areas, and depending on their ecological limits, d) they may not develop on the entire gradient, and present thresholds for variable wave height values.

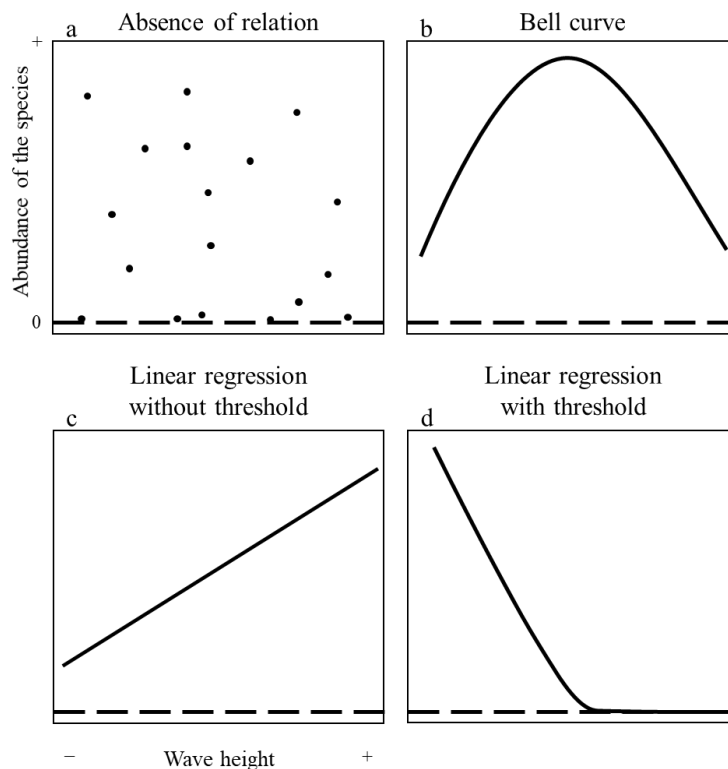


Figure 45: Various types of relationship between the abundance of species and wave height. Species or groups of species below are given for all communities in which they occur, unless specified, **a** *Palmaria palmata*, *Osmundea pinnatifida* in *Fser* and *Lomentaria articulata* in *Fser*. **b** *Steromphala umbilicalis* in *An - Fves* **c** positive: limpets, *Littorina compressa* ; negative: *Fucus serratus* **d** positive: barnacles ; negative: *Pelvetia canaliculata*, *Fucus spiralis*, *Ascophyllum nodosum*

The most neutral relationship is the lack of apparent reaction of the species, as illustrated in this study by several species inhabiting in *Fser*. This is typically found for turf-forming species such as *O. pinnatifida* or *L. articulata* which can survive well as independent patches. The second type of relationship is a bell curved response, with higher densities found at intermediate wave exposure, such as observed for the Trochidae *S. umbilicalis* in *Fser*. However, responses to disturbance may be opposite for the same species at different levels of the shore (*cf.* Table 5). A striking example is the crustose species *H. rubra* which was negatively impacted by wave heights in both *Pc* and *Fspi*, and was then positively correlated to them in *An – Fves*. Thus, it looks necessary to adopt a level / community – dependent approach for the study of intertidal species. The third type of relationship is linear response, which is illustrated by limpets, which were present all along the wave exposure gradient but increased with increasing wave heights. This positive response was also evidenced for simply organized seaweeds such as the uniseriate filamentous *E. welwitschii* or the monostromatic *P. dioica*. More complex seaweeds tended to be rather negatively impacted by wave heights, such as *M. stellatus* which is known to break under severe hydrodynamical conditions (Dudgeon and Johnson, 1992).

Among the four canopy-forming Fucales studied here, *P. canaliculata*, *F. spiralis* and *A. nodosum* displayed a different pattern along the exposure gradient from *F. serratus*. The first three species, which dominate the mid to upper shore, were virtually absent from areas characterized by wave height higher than 70-80 cm, and displayed high cover variability below these values. Our wave height values were recorded at one period only, and are therefore not necessarily representative of hydrodynamic conditions encountered all along the year. Hence, they were considered here as a within-site relative proxy of hydrodynamics, and standardized for among-sites comparisons (Burel et al., 2019c). Consequently, although these value cannot be considered as absolute thresholds, their consistency among the three shore levels and across the three study sites suggests that similar mechanical, *i.e.* propagule or adult plants dislodgement, scouring (Littler et al., 1983; Bell, 1999; Taylor et al., 2010) or biological processes, *i.e.* grazing by limpets, competition for space with fauna (Jenkins et al., 1999a; Korpinen and Jormalainen, 2008), limit the expansion of these species in high hydrodynamics conditions. More interestingly, below these exposure thresholds, we did not find a gradual decrease of Fucales with wave height increase, which would have revealed an increasing environmental stress. Consequently, it seems that these species respond to hydrodynamic gradients on a on/off mode, being either flourishing or totally absent, which contradicts several

previous reports (e.g. Dalby et al., 1978). Besides, we found several species displaying the same pattern within each of these three shore levels (e.g. *C. caespitosa* in *Pc*, *C. rupestris* in *Fspi*, *P. plumosa* in *An – Fves*), supporting the hypothesis that these species rely almost exclusively on their canopy forming alga for providing shelter against hydrodynamics.

On the contrary, although *F. serratus* displayed a significant negative relationship with wave height, no clear limit was detected to its expansion in the most exposed areas. The absence of a threshold at this level may be either due to a reduced emersion stress at this level of the shore (Burel et al., 2019a) and / or to a better competitiveness of *F. serratus* for variable hydrodynamical conditions (Lindegarth and Gamfeldt, 2005). The second hypothesis being more likely as threshold of abundance in Fucales was also detected in these levels in another Fucales, *Bifurcaria bifurcata* in a previous study (Burel et al., 2019c). Alternatively, other components of hydrodynamics may be lower at lower shore levels (Littler et al., 1983). Indeed, in this study we only measured wave height as a proxy of hydrodynamics, although current pressure, orbital and shear forces due to breaking waves are also likely to affect macroalgal survival on the shore (Hurd, 2000).

Overall, our results evidenced that numerous intertidal species extent following a binary pattern, either present or absent. We found the existence of hydrodynamics thresholds at three levels of the shore for the covers of both seaweeds and the sessile fauna. These thresholds also highlight that the species grows in wave swept environments probably show a limited competitiveness for space in macroalgal dominated habitats. That statement opens new perspectives to study the dominance shifts on rocky shores beyond classical paradigms based on biological data. The precise evaluation of wave height by the *in situ* monitoring of the hydrostatic pressure made possible that step forward to understand the functioning of intertidal macroalgal - macrofauna assemblages under the pressure of wave exposure.

2.2 Effet de l'exposition aux vagues sur la structure des assemblages intertidaux dominés par les macroalgues

Effect of wave exposure on the structure of intertidal seaweed-dominated assemblages

Thomas Burel ¹, Jacques Grall ^{1,2}, Gauthier Schaal ¹, Michel Le Duff ², Erwan Ar Gall ¹

¹ Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, 29280 Plouzane, Brittany, France

² UMS 3113, Observatoire Marin, Université de Brest, Plouzane, Brittany, France

1. Introduction

In temperate regions, rocky shores are highly diverse environments which have been massively studied during the past century (e.g. McGuinness and Underwood, 1986; Hawkins et al., 2019b). Such variable environments lead to a variety of habitats as a consequence of biotic and abiotic pressures (Raffaelli and Hawkins, 1999). Emersion gradient may be considered as the most important physical driver in the intertidal zone, leading to a vertical succession of organisms and assemblages (Chappuis et al., 2014; Burel et al., 2019a). Average emersion times are particularly conspicuous with macroalgal belts (Cabioc'h et al., 2014) but they also strongly condition the distribution of animal species (Boaventura et al., 2002b; Tagliarolo et al., 2013; Pandey and Thiruchitrambalam, 2019).

Hydrodynamics deeply influences the structure of intertidal assemblages as well as their species composition (Boller and Carrington, 2006; Denny, 2006). Thus, rocky shore-associated assemblages vary along an exposure gradient from exposed shores where mussels, limpets and barnacles dominate the substratum to sheltered shores where large macroalgal canopies prevail (O'Connor et al., 2011). The relative dominance of seaweeds *versus* animals has been used as an empirical biological scale to assess the level of exposure (Ballantine, 1961; Lewis, 1964). Several *in situ* proxies have been developed to measure wave action. Some estimate the global effect of hydrodynamics (Muus, 1968; Doty, 1971; Hart et al., 2002). Others however focus on a single component measuring wave power using dynamometers (Jones and Demetropoulos, 1968; Palumbi, 1984; Fuji, 1988; Bell and Denny, 1994), velocity using accelerometers (Evans and Abdo, 2010; Chang et al., 2011) or estimating wave height by pressure monitoring (Burel et al., 2019c). The use of these proxies helps explaining biological and ecological variations in communities (Denny and Blanchette, 2000; de Bettignies et al., 2015). Apart from these *in situ* approaches, geographical data such as site openness (Burrows et al., 2008) or topography / shore slope (Chust et al., 2008) are often used to predict effects of hydrodynamics. More recently, the development of numerical models for swell and wave exposure models could lead to interesting advances in near-shore environmental studies (Sundblad et al., 2014; Puente et al., 2016).

In the North-East Atlantic, the fauna associated to seaweed-dominated shores is characterized by high species richness and densities (Davidson et al., 2004; Christie et al., 2009; Schaal et al., 2016). Biotic interactions between fauna and flora are known to structure these assemblages (Lubchenco and Gaines, 1981). In temperate coastal ecosystems, seaweeds are

essential to the primary production and are so submitted to an intense grazing (Lüning, 1990; Golléty et al., 2008; Bordeyne et al., 2015). Among the main intertidal herbivores of the northeast Atlantic, limpets (*Patella* spp.) are known to control the extension of fucoids seaweeds through their grazing activity (Boaventura et al., 2002a; Le Roux, 2005; Schaal and Grall, 2015). In addition, limpets may have a negative effect on canopies through competition for space (Underwood and Denley, 1984). Other herbivores, such as periwinkles (Littorinidae) and topshells (Trochidae) are also well represented within rocky intertidal habitats but are mostly considered as biofilm or even short-lived algae feeders (Lubchenco, 1983; Hawkins et al., 1989; Mieszkowska et al., 2007). Macroalgal communities may shelter animal species against predators and they provide for a large variety of benthic fauna, an habitat for breeding and feeding (Hawkins and Hartnoll, 1983; Parker et al., 2001; Moore et al., 2007).

Competition for space between fauna and flora, typically between mussels/barnacles and seaweed is also an important driver of the structure of intertidal assemblages (Lubchenco and Menge, 1978; Petraitis et al., 2003). However, beyond the classical dichotomy between wave-exposed and sheltered assemblages, a large variability may exist within a shelter shore between and inside communities (Heaven and Scrosati, 2008; Valdivia et al., 2011; Burel et al., 2019a). Competition for space between fauna and flora do exist within seaweed-dominated environments, mostly with understory animal species such as sponges (Bell and Barnes, 2000) or anemones (Dayton, 1971). Despite the existence of a large bibliography depicting the relations of macrograzers, mostly limpets, and macroalgal covers (Davies et al., 2007; Golléty et al., 2011) or the competition for space between seaweeds and sessile fauna (Beermann et al., 2013), the inner structure of seaweed-dominated associated community has been relatively overlooked in the literature.

Our study is aimed at delineating the way hydrodynamics condition seaweed – macrofauna assemblages on the rocky shores. Given that the structure of intertidal macroalgal communities is differentially influenced by wave height (Burel et al., 2019a; Burel et al., 2019c), we hypothesize that hydrodynamics could have a significant effect on the distribution of both seaweeds and animals at the assemblage level, leading to potential modifications of the balance between them. To address this question, the structure of assemblages was characterized using data obtained by field sampling algal diversity and covers, sessile fauna covers and macrograzer densities. In parallel, two proxies of small-scale hydrodynamics, *i.e.* wave height

and shore slope, were assessed by *in situ* pressure monitoring and a Digital Terrain Model, respectively.

2. Material and Methods

2.1 Sampling sites

Five seaweed-dominated shores distant 15 – 25 km from each other and facing the northeast Atlantic were selected in Brittany. Sampling was performed in Porsal (48°33.85'N/ 4°42.30'W), Landunvez (48°31.70'N/ 4°46.00'W), Porspoder (48°28.80'N/ 4°46.30'W), Isle of Segal (48°26.30'N/ 4°47.30'W) and Delleg (48°21.07'N/ 4°34.15'W). The semidiurnal shows a maximal amplitude comprised between 7.90 m for the southernmost site and 8.40 m for the northernmost one. The sites are rocky shores ranging from 100 to 600 m along the coastline and 50 to 200 m cross from bottom up. The selected shores are entirely seaweed-covered but with small areas with patches of barnacles and / or limpets, bare rock or sediment / sand covered substratum. The study was conducted over a two-year period to test assemblage time variations. Sites were sampled at four occasions, winter 2016, winter 2017, summer 2017 and autumn 2017. Between 36 (Landunvez and Delleg) and 72 sampling spots (Porsal, Porspoder and Segal) were surveyed in order to encompass spatial variability. Every sampling spot was GPS-positioned and several pictures were taken in order to identify their precise localization.

2.2 Assemblage sampling

Six assemblages dominated by Phaeophyceae were considered in this study, five dominated by Fucales and one by Laminariales. From top to bottom, the uppermost assemblage is dominated by (1) *Pelvetia canaliculata* followed by (2) *F. spiralis* in the high intertidal, by (3) *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus* and (4) *Fucus serratus* in the mid intertidal and finally, by (5) *Bifurcaria bifurcata* – *Himanthalia elongata* and (6) *L. digitata*, in the lower intertidal / subtidal fringe.

Macroalgae were sampled using the method of the upright profile structure as defined in Burel et al. (2019c). Each sampling spot was delimited by a 1.65 × 1.65 m mobile grid structure composed by 25 quadrats of 0.33 × 0.33 m. Three quadrats were randomly selected per spot at each sampling occasion. Within the selected quadrats, seaweed individuals larger than 5 mm were identified in the field. When species could not be determined *in situ*, specimens were collected, frozen and then identified under a microscope in the laboratory. Macroalgae

cover was visually estimated using the following percentage intervals:]0-5[, [5-25[, [25-50[, [50-75[and [75-100], derived from the Braun-Blanquet cover-abundance scale (L'Hardy-Halos et al., 1973). Finally, each seaweed size was visually assessed and assigned into one of the following strata: crustose, micro-meioibiotic (size < 30 cm), macrobiotic (30 cm < size < 1m) or megabiotic (size > 1m). This comprehensive sampling allows the assessment of several variables such as mean species richness (S), diversity as calculated by the Shannon-Wiener index (H'), as well as the organization and the degree of complexity of the communities evaluated by the index of community structure (Ics, Ar Gall and Le Duff, 2014).

Fauna sampling took into account only individuals or crusts larger than 5 mm, and was performed in the same quadrats used for the upright profile sampling of seaweeds, in order to allow direct comparison between flora and fauna assemblages. Thus, mobile grazers (Gastropods) were counted while the cover of the sessile fauna was estimated visually using the same five cover percentages intervals use for macroalgae. Because we adopted a non-destructive sampling method, the different species of large limpets, *i.e.* *Patella vulgata*, *P. ulyssiponensis* and *P. depressa* were pooled under the name “limpets”, while the different species *Chthamalus stellatus*, *C. montagui*, *Semibalanus balanoides*, *Austrominius modestus*, and the less frequent *Perforatus perforatus* were also pooled under the name “barnacles”.

2.3 Measurements of abiotic factors

The effect of hydrodynamics on assemblages was assessed by monitoring two proxies: wave height and shore slope. *In situ* wave height was recorded using 9 cm long Mini-Diver pressure recorders. One recorder was attached onto the substratum in each sampling spot and deployed during a one-week period with an acquisition frequency of one measurement every 25s. Recorders were then removed from the substratum and pressure values were extracted using the Diver-Office software. Values obtained appear as a succession of tide cycles (between 12 and 14 cycles). Each high tide was then isolated and a polynomial regression was applied to the curve to remove the tide amplitude and flatten the signal. The wave height proxy used for analysis was finally calculated as an average of the 20 highest and the 20 lowest pressure values together (Burel et al., 2019c).

The slope was obtained using QGIS integration of each GPS-positioned sampling spot as a vector layer. The 20 cm resolution Digital Terrain Model Litto3D was integrated as a raster in the same geographical system. A new raster was then created from Litto3D using the slope

tool in the Terrain Analysis function set, integrated in QGIS. This new raster allows describing slope angles. Finally, the Point sampling tool attributed a slope value for each sampling spot. The height on the shore (elevation) was calculated for each sampling spot using the same Point sampling tool plugin.

2.4 Data analysis

All data analyses were performed using R environment (R Development Core Team, 2018). Differences of wave exposure between sites or assemblages were tested by Kruskal-Wallis tests (KW) since they are robust and data were not following a normal distribution (Shapiro–Wilk test). To test correlations between two variables, Pearson's r was used. Multivariate analyses were then performed to appraise the organization and structure of macroalgal assemblages and to evaluate the effect of abiotic factors. Datasets were firstly modified by Hellinger-transformation in order to reduce the weight of rare taxa (Legendre and Gallagher, 2001). Using the vegan package (Oksanen et al., 2013), a redundancy analysis (RDA) was achieved on each assemblage to test how the abiotic factors may drive their inner structure. Within the RDA, the response variables were the abundance matrix of both faunal and macroalgal species, while explanatory variables were *in situ* wave height, slope and latitude as site effect. An ANOVA was then applied to the result of the RDA to check the significance of the analysis prior to a partitioning of variance performed on the results of the RDA in order to quantify the percentage of the variance due to each explanatory variable. In order to represent the extension and distribution of species inside the assemblage, a Principal Component Analysis (PCA) was made using the ade4 package (Dray and Dufour, 2007). For each assemblage, the analysis was performed on 66 sampling spots, presenting various numbers of species (between 21 and 134, see Table 6). In order to assess how far abiotic factors are related to each assemblage, we added wave height, slope and site effect as supplementary variables. Finally, we integrated also H', S and Ics to the analysis as supplementary variables to check whether some taxa are related to these indices and to evidence putative relationships between abiotic factors and community descriptors. The supplementary variables were not contributing to the construction of the PCA.

Table 6: Distribution and number of taxa of the main macroscopic organisms found during the study according the assemblage considered. Cyano. = Cyanobacteria, Gastro. = Gastropods

Assemblage dominance	Seaweeds			Lichens	Cyano.	Gastro.	Sessile fauna	Total
	Reds	Browns	Greens					
<i>P. canaliculata</i>	3	3	4	3	1	6	1	21
<i>F. spiralis</i>	27	10	7	1	1	8	7	61
<i>A. nodosum</i> – <i>F. vesiculosus</i>	40	7	9	0	1	9	10	76
<i>F. serratus</i>	52	15	10	0	1	8	13	99
<i>H. elongata</i> – <i>B. bifurcata</i>	76	21	14	0	1	7	15	134
<i>L. digitata</i>	68	22	14	0	0	7	13	124

3. Results

3.1 Field data

3.1.1 Hydrodynamics

Wave height values ranged from 0.05 m and to 1.70 m, with lower values found in the high intertidal zone and higher values found in the lower level of the shore. Significantly lower wave heights were recorded at Porsal (44.6 ± 24.8 cm) and Delleg (42.9 ± 16.7 cm), comparatively to the highest values at Porspoder and Landunvez (67.8 ± 44.7 cm and 66.57 ± 20.69 cm, respectively) and an intermediate exposure at Segal (57.0 ± 27.5 cm). Slopes ranged from 0 to 20.8° , with an average at $4.9 \pm 3.3^\circ$, and no significant difference neither between sites (KW p -value = 0.22) nor between assemblages (KW p -value = 0.06). Values obtained for the two proxies of hydrodynamics were therefore not correlated (p -value = 0.68).

3.1.2 Composition of assemblages

A total of 187 taxa was identified during the study. Within photosynthetic organisms, the richest group was Rhodophyta (101 taxa), followed by Ocrophyta (Phaeophyceae, 33 taxa), Chlorophyta (Ulvophyceae, 18 taxa), lichens (3 taxa) and Cyanobacteria (2 taxa). Within fauna, 30 taxa were recorded, including 11 Gastropoda, 7 Porifera, 6 Cnidaria, 2 Polychaeta (spirorbids and honey-comb worms) and Bivalvia, Ascidiacea, Bryozoa and Cirripedia (1 taxon each). The distribution of these taxa according to the assemblages is presented in Table 7.

Table 7: Results of variance partitioning on the 3 abiotic factors recorded in the six assemblages considered. The percentages of explanation of each variable is indicated by assemblage. - indicate a non-significant effect of the abiotic factor.

<i>Assemblage dominance</i>	<i>Percentage of explanation of the abiotic factors</i>		
	Slope	Wave height	Site
<i>P. canaliculata</i>	3.8	6.6	6.1
<i>F. spiralis</i>	3.7	2.6	8.6
<i>A. nodosum</i> – <i>F. vesiculosus</i>	-	10.3	5.4
<i>F. serratus</i>	-	3.1	5.0
<i>H. elongata</i> – <i>B. bifurcata</i>	-	3.1	2.8
<i>L. digitata</i>	-	5.7	4.6

Not surprisingly, the mean species richness was low for both flora and fauna in upper intertidal levels. The *P. canaliculata* assemblage was characterized by the lowest mean species richness in vegetation with 10 macroalgal species together with 1 Cyanobacteria and 3 lichens. Few animal species were also identified with 6 Gastropoda, mostly Littorinids, and barnacles. The *F. spiralis* assemblage displayed a higher diversity of seaweeds with 44 taxa, 1 species of lichens, 1 Cyanobacteria and, for animal species 8 Gastropoda and 7 taxa of sessile fauna.

Middle intertidal assemblages showed an intermediate mean species richness. In the *A. nodosum* – *F. vesiculosus*, it was characterized by 56 species of macroalgae, 1 species of Cyanobacteria, and concerning animals, 9 species of Gastropoda (*Littorina* spp., *Sterromphala* spp., *Patella* spp. and *Phorcus lineatus*) and 10 species of sessile fauna (including 3 species of sponges and 3 of Anemones). The following *F. serratus* assemblage showed a higher number of species, with a total of 77 macroalgae, 1 Cyanobacteria, plus 8 species of Gastropoda and 13 taxa of sessile fauna.

The highest macroalgal mean species richness was evidenced in the *H. elongata* – *B. bifurcata* community (111 species). One species of Cyanobacteria, 7 species of Gastropoda and 15 taxa of sessile fauna were also identified in this low-level assemblage. Downwards, the *L. digitata* community was characterized by a slightly lower mean species richness in seaweeds (104 species) but with comparable number of animal species (7 Gastropoda and 15 taxa of sessile fauna).

The abundance of organisms varied among the different assemblages (Figure 46). The total macroalgal cover was high (over 75%) for all studied assemblages. While the cover of

green seaweeds from the upper to lower intertidal assemblages (8 – 15 %), brown seaweeds showed significant higher covers in the middle – lower shore, within the assemblages dominated by *A. nodosum* – *F. vesiculosus* and by *L. digitata*. The cover of red macroalgae was negatively correlated with the height on the shore (Pearson's $r = -0.73$), with higher covers when moving down the intertidal zone. Some faunal groups remained relatively stable on the shore such as the Trochidae (generally 10 – 25 ind.m⁻²), were present in all assemblages excepted in the highest one. Many taxa reached their maximal abundances either in the mid-shore assemblages, such as most gastropods and sessile animals, or in low-shore assemblages, such as ascidians (cover *ca.* 3 – 4 %).

3.2 Effects of abiotic factors on the diversity and the structure of assemblages

The constrained analysis (see RDA results in Table 7) revealed a significant effect of abiotic factors for each of the studied assemblages. Both wave heights and site had a significant effect on each of the six assemblages, while the slope only have a significant effect on the upper intertidal assemblages. Waves explain between 2.6 and 10.3% of the total variance of the different assemblages, site effect between 2.8 and 8.6% of the total variance and slope shows lower values varying between 3.7 and 3.8%. A description of the assemblages by PCA in Figure 47.

The sum of the first and second axis of the PCA accounted for 26.7% of the global variance in *Pelvetia canaliculata*, 23.6% in *Fucus spiralis*, 21.0% in *Ascophyllum nodosum* – *F. vesiculosus*, 16.8% in *Fucus serratus*, 13.1% in *Himantalia elongata* – *Bifurcaria bifurcata* and 13.8% in *Laminaria digitata* dominated assemblages.

The 10 variables contributing the most to the PCA construction were mainly vegetation components, with an increasing proportion of macroalgal taxa downwards, from 5 in *P. canaliculata*, plus 1 Cyanobacteria, to 7 in *F. spiralis* and *A. nodosum* – *F. vesiculosus*, 8 in *F. serratus* and 10 in the lowest levels of the shore. Concomitantly, the part of animal species decreased from 4 to 0.

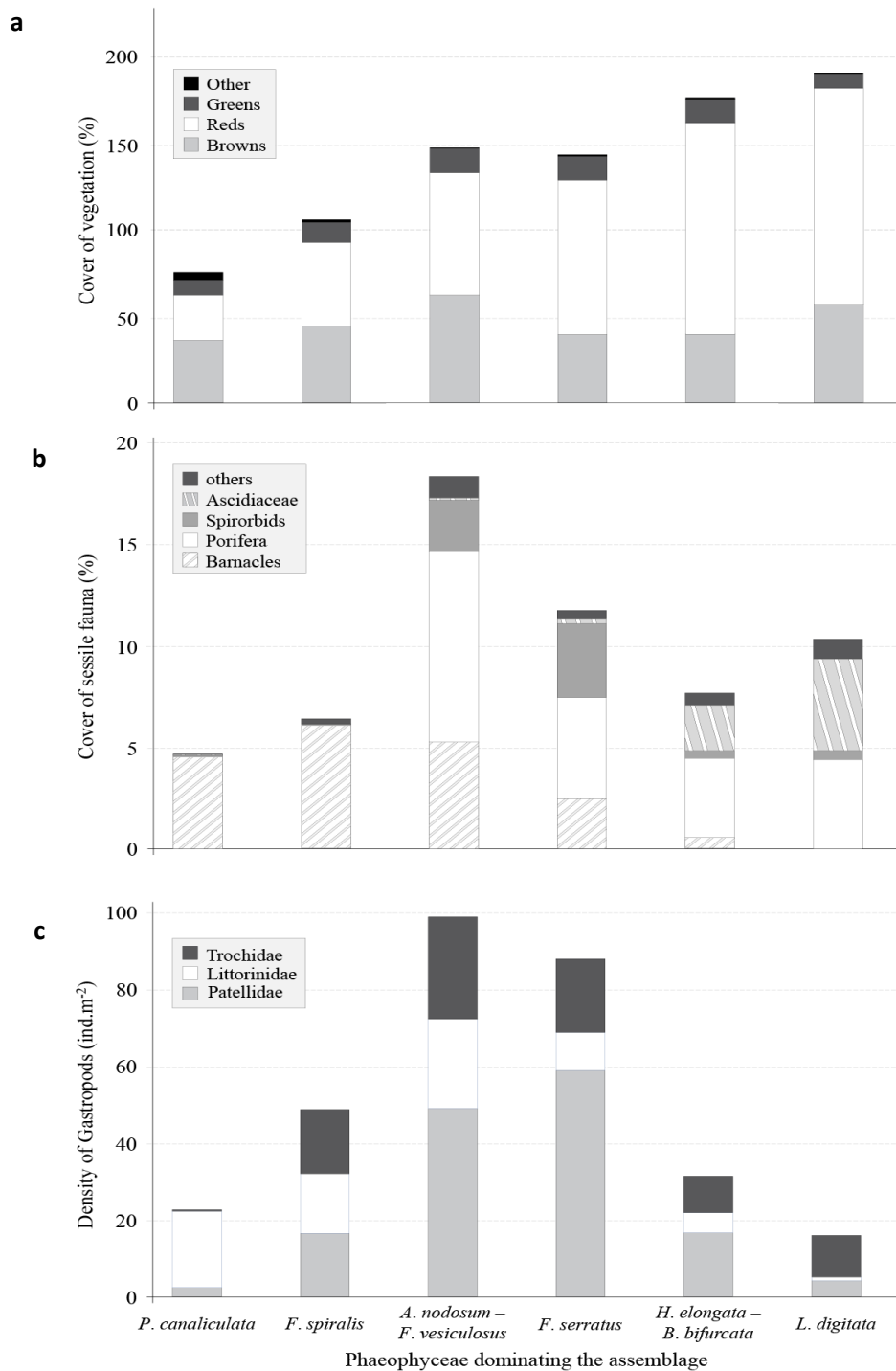


Figure 46: Abundance of the main taxonomic groups in 6 macroalgal dominated assemblages on five shores of Brittany. **a** The abundances of main groups of macroalgae are given in percentages of cover of brown (Phaeophyceae), red (Rhodophyta) and green (Chlorophyta) macroalgae. The category “others” aggregates both Lichens and Cyanobacteria. Total percentages of cover may exceed 100% 4 different strata (crustose, micro-meio-biotic, macrobiotic and megabiotic) co-occur. **b** Abundances of main groups of sessile fauna are given in percentages of cover. The category “others” aggregates Anemones, Bivalves, Bryozoans and the honeycomb worm (*Sabellaria alveolata*). **c** Abundances of Gastropods are given in individuals per m².

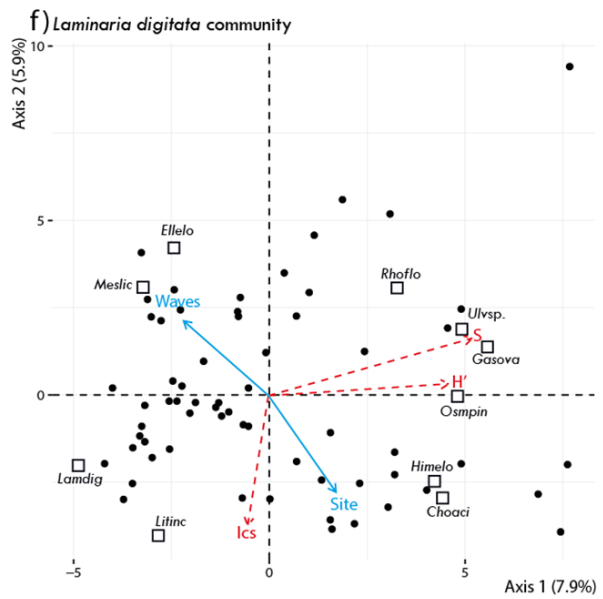
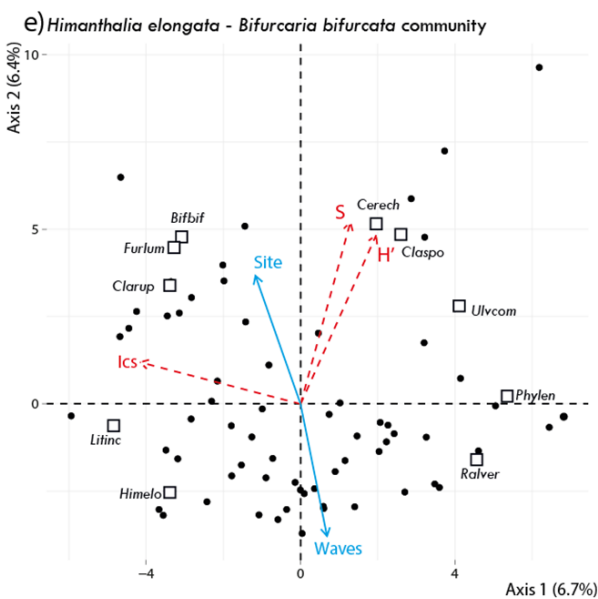
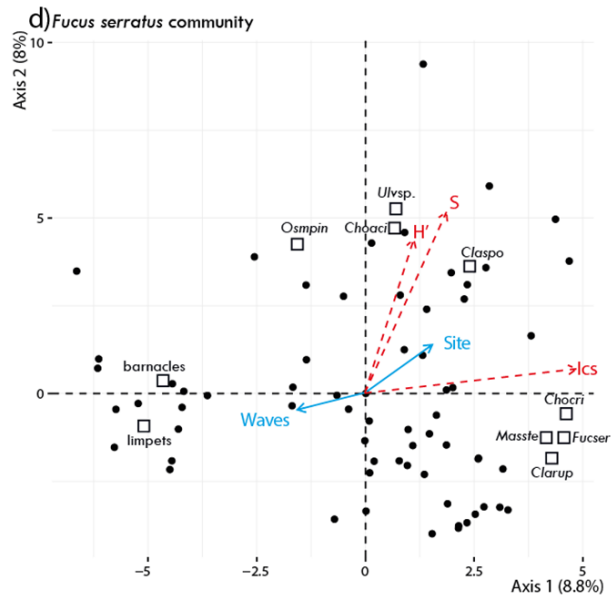
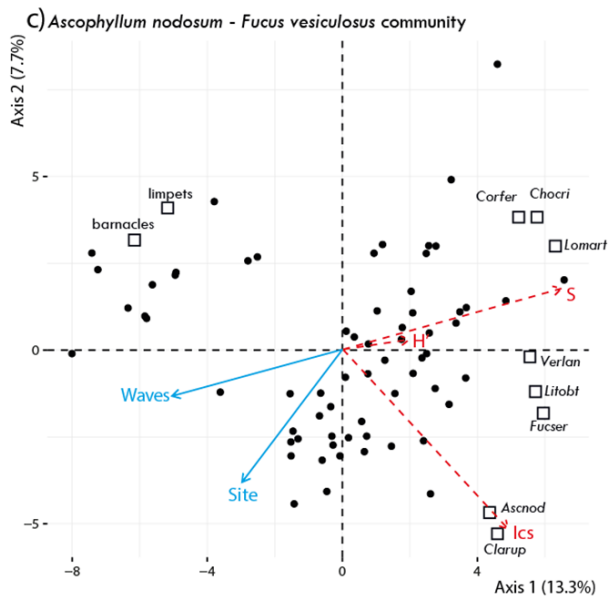
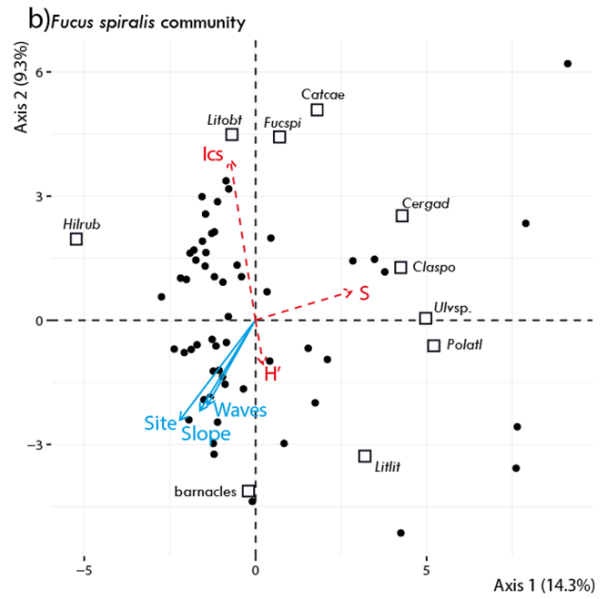
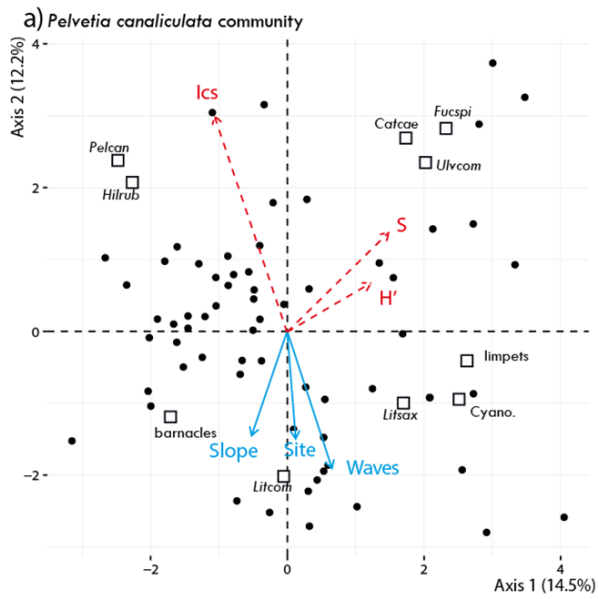


Figure 47: Principal component analysis (PCA) describing the composition of 6 intertidal assemblages dominated by seaweeds for five sites from Brittany (North-East Atlantic). The biplot presents both the individual map with sampled spots (black dots) and the vector map with up to 6 arrows representing supplementary variables which do not contribute to the construction of the map. a) *P. canaliculata* dominated assemblage, b) *F. spiralis* dominated assemblage, c) *A. nodosum* - *F. vesiculosus* dominated assemblage, d) *F. serratus* dominated assemblage, e) *H. elongata* - *B. bifurcata* dominated assemblage, f) *L. digitata* dominated assemblage. *Ascnod*: *Ascophyllum nodosum*, *Bifbif*: *Bifurcaria bifurcata*, *Catcae*: *Catenella caespitosa*, *Cerech*: *Ceramium echionotum*, *Cergad*: *Ceramium gaditanum*, *Choaci*: *Chondracanthus acicularis*, *Chocri*: *Chondrus crispus*, *Clarup*: *Cladophora rupestris*, *Claspo*: *Cladostephus spongiosus*, *Corfer*: *Corallina ferreyrae*, *Cyano.*: benthic cyanobacterial mats, *Ellelo*: *Ellisolandia elongata*, *Fucser*: *Fucus serratus*, *Fucspi*: *Fucus spiralis*, *Furlum*: *Furcellaria lumbicalis*, *Gasova*: *Gastroclonium ovatum*, *Hilrub*: *Hildenbrandia rubra*, *Himelo*: *Himanthalia elongata*, *Lamdig*: *Laminaria digitata*, *Litinc*: *Lithophyllum incrustans*, *Litcom*: *Littorina compressa*, *Litlit*: *Littorina littorea*, *Litobt*: *Littorina obtusata*, *Litsax*: *Littorina saxatilis*, *Lomart*: *Lomentaria articulata*, *Masste*: *Mastocarpus stellatus*, *Meslic*: *Mesophyllum lichenoides*, *Osmpin*: *Osmundea pinnatifida*, *Pelcan*: *Pelvetia canaliculata*, *Phylen*: *Phymatolithon lenormandii*, *Polstr*: *Polysiphonia stricta*, *Ralver*: *Ralfsia verrucosa*, *Rhoflo*: *Rhodothamniella floridula*, *Ulvcom*: *Ulva compressa*, *Ulvsp.*: foliose *Ulva* sp., *Verlan*: *Vertebrata lanosa*. The continuous blue arrows represent the abiotic factors which have a significant effect on the assemblage (RDA results presented in Table 7) whereas the 3 red dashed arrows are ecological indicators (S: mean species richness, H': Shannon-Wiener index, Ics: index of community structure). The longer the vectors are the stronger the relation is.

In the *P. canaliculata* assemblage (Figure 47a), the Fucales *P. canaliculata* dominated in association with the crustose red *H. rubra* in both the negative part of axis 1 and the positive part of axis 2, giving well-structured communities showing Ics values higher than the reference established in Brittany. Still in the *P. canaliculata* assemblage, the second axis of PCA pointed out macroalgal species which correspond to higher values of ecological indicators (H', S, Ics), whereas at the opposite, animal taxa and cyanobacteria were rather related to wave height, slope and site effects. On the negative part of the axis 2, a gradient was observed between barnacle dominated rocks linked to the slope and limpets / cyanobacteria profiles rather influenced by wave height.

In the *F. spiralis* assemblage (Figure 47b), axis 1 tended to discriminate assemblages exhibiting higher levels of structure of the vegetation (high Ics), with the dominating *F. spiralis* and the associated turf-forming *C. caespitosa* and *L. obtusata*. A higher specific richness tended

to segregate the typical sand-covered species *Polysiphonia stricta* and *Cladostephus spongiosus* together with the ubiquitous species of *Ulva*. The positive part of axis 2 was overall characterized by macroalgal species and *Littorina obtusata*, with higher values of Ics and specific richness. The negative part of axis 2 showed higher abundances of barnacles and *L. littorea* largely influenced by abiotic factors. Not surprisingly, high covers of barnacles are strongly influenced in this high-level belt by the location, steep slopes and strong waves height.

Around mid-tide level, two groups were delineated in the *A. nodosum* – *F. vesiculosus* assemblage by axis 1 of PCA (Figure 47c). Limpets and barnacles dominated the negative part of the axis with moderate influence of wave height and site whereas macroalgae dominated the positive part. Among seaweeds, a gradient was observed along axis 2 between well-structured macroalgal communities with high Ics values, including the large canopy-forming *A. nodosum* associated with the green understory species *C. rupestris*. Then, medium structured canopies with *F. serratus*, the typical epiphyte of *A. nodosum*, *Vertebrata lanosa*, and the periwinkle *L. obtusata*. Finally, communities characterized by a higher diversity and the red turf-forming species *C. ferreyrae*, *C. crispus* and *L. articulata*.

In the PCA analysis of the *F. serratus* assemblage (Figure 47d), the negative part of axis 1 was characterized by the pair barnacles / limpets, strongly associated to wave height, and well differentiated from the 7 macroalgal species in the positive part of Axis 1. The structuring species *F. serratus* and the understory species *C. crispus*, *M. stellatus* and *C. rupestris* were clearly related to high Ics values. On the contrary, both H' and S were associated with turf-forming species like *C. spongiosus*, *C. acicularis* and the ubiquitous foliose *Ulva*.

In the lower intertidal assemblages, fauna components did not appear among most contributing variables, suggesting a complete supremacy of vegetation components. The *H. elongata* – *B. bifurcata* assemblage was divided into 4 clusters (Figure 47e). The negative part of both axes was dominated by *H. elongata* and the crustose Rhodophyta *L. incrustans*, with rather high values of Ics suggesting well-structured communities. On the positive part of axis 1 and the negative part of axis 2, *B. bifurcata* was dominating together with the Rhodophyta *F. lumbricalis* and the filamentous green *C. rupestris*, conditioned by both higher Ics values and a site effect. On the combined positive parts of both axes, high S and H' values (high diversity) were linked to the brown turfs of *C. spongiosus* and to the epiphyte *C. echionotum*. Finally, two crustose seaweed *R. verrucosa* and *P. lenormandii* show close location on the positive part of

axis 1, with few impacts of environmental factors. High wave height values are globally characterizing clusters from the negative part of the axis 2.

In the *L. digitata* dominated assemblage (Figure 47f), variables are radiating all around the PCA as observed in the *H. elongata* – *B. bifurcata* assemblage. Covers of the kelp *L. digitata* and of the crustose *L. incrustans* depended mainly on high values of Ics and partially on large wave heights, while the Fucales *H. elongata* associated to the Rhodophyta *C. acicularis* rather depended on the site. On the positive parts of both axis the sand stabilizing *R. floridula*, the Rhodophyta *G. ovatum* and *Osmundea pinnatifida*, and the foliose *Ulva* spp. appeared to be linked to high H' and S. The occurrence of two Corallinaceae, the crustose *M. lichenoides* and the erect *E. elongata*, was clearly related to a stronger hydrodynamics with larger wave heights.

4. Discussion

Our study was aimed at studying the effects of hydrodynamics and site on seaweed-dominated assemblages distributed from top to bottom of temperate, rocky shores, integrating macroflora and macrofauna components. Hydrodynamics was assessed using two proxies, *in situ* wave height measurement and DTM determination of the slope per sampling spot. Up to date, the structure of macroalgal – macrofauna assemblages was few documented, with reports in the North-Atlantic only on portions of the shore, like the *A. nodosum* level (Golléty, 2008) or two belts, *P. canaliculata* and *F. vesiculosus* / *A. nodosum* (Grall et al., 2014) or again *F. vesiculosus* and *F. serratus* (Bordeyne, 2016). Our study is therefore the first one dealing with assemblages on whole rocky shores.

A total of 152 macroalgal taxa and of 30 animal taxa was identified during the study, with an increasing species richness from the upper to the lower intertidal levels of the shore, in which more than 100 species of macroalgae and 22 taxa of fauna occur. The wave exposure affected both upper and mid intertidal assemblages similarly. Within upper intertidal assemblages (*P. canaliculata* and *F. spiralis*), a classical wave exposure gradient was found. Low exposure conditions showed well-structured assemblages, with small-sized canopy-forming Fucales associated with understory species, either crustose or turf-forming, while more exposed conditions favored barnacle-dominated environments and were characterized by the presence of periwinkles (*Littorina saxatilis* and *L. compressa*). A similar observation was found in mid-intertidal assemblages (*A. nodosum* – *F. vesiculosus* and *F. serratus*), in which higher wave heights were associated with higher abundances of barnacles and limpets, whereas

a weaker exposure to waves was linked to the development of macroalgae. This observation is in concordance with the classical exposure paradigm opposing sheltered seaweed-dominated shores and exposed animal-dominated shores (Ballantine, 1961). Slope is considered as a primary driver of the hydrodynamics in the surf zone and has an effect on barnacles population (Shanks et al., 2017a). Even if the slope ranges measured here are considered as gentle (Benedetti-Cecchi, 2001) a significant effect is highlighted in the high intertidal zone, where water height is reduced. The positive relation between slope and the cover of barnacles is possibly due to stronger shear stresses occurring with lower water height (Le Hir et al., 2000). That may be the reason why no significant effects were observed on middle and low shore assemblages where water height is higher.

Limpets were more abundant in wave-impacted environments, due to powerful adhesion allowing a more efficient competitiveness for space than macroalgae (Denny and Blanchette, 2000). In these environments, the intraspecific competition for space is considered as a limiting factor (Paine, 1994). On the contrary, a decreasing wave action reduces the abundance of *P. vulgata* even if total absence is infrequent (Jenkins and Hartnoll, 2001). The occurrence of well-structured assemblages seems benefic for both large Fucales and understory species, because large canopy-species protect the understory species which in turn prevent limpets from grazing the base or the propagules of furoids (Jenkins et al., 1999a; Jenkins et al., 1999b). Limpets have a long known structuring role on exposed habitats by regulating the development of young seaweed plants and therefore accentuating the seaweed losses due to wave exposure (Notman et al., 2016). However, no correlation was found between increasing wave heights and the abundance of limpets, whereas high wave heights showed a negative impact on the cover of numerous Furoids (Burel et al., 2019c). Thus, the initial presence of limpets is probably an indirect effect of the loss of furoids due to wave exposure (Jenkins et al., 1999a), giving more free space for other organisms to develop. Other smaller snails appear wave-tolerant like *Littorina saxatilis* with a shell morphology adapted to hydrodynamics (Le Pennec et al., 2017) or its sister species *Littorina compressa* found in exposed locations in high intertidal levels (Hayward and Ryland, 2014).

While the number of animal taxa increased from 7 in the uppermost assemblage to 22 in the low intertidal, their contribution to the construction of the assemblages diminished downwards. As underlined in (Ar Gall and Le Duff, 2014), that apparent contradiction between diversity and structure has been reported so far for macroalgal communities. Considering faunal groups, Trochidae shared similar densities with Littorinidae, and even higher than them in the

lower intertidal assemblages. Trochidae may be considered as ubiquitous, since they were found among understory macroalgal species as well as in crevices in exposed areas. On the contrary, the Littorinidae seemed to be closely related to particular species such as *L. obtusata* on *Ascophyllum nodosum* fronds as suggested by Golléty et al. (2011). Apart from barnacles, no other sessile fauna taxon showed a significant contribution to the assemblage structure. Both sponges and bryozoans exhibited modest covers (Palumbi, 1986; Okamura and Partridge, 1999) even reduced under high wave exposure. Considering that sponges are often less competitive for space than macroalgae (Wulff, 2006) the fact that they were not significantly discriminant for assemblage structure was not surprising. Ascidians, bryozoans or anemones were not significant either since they develop better in to shaded places like crevices, the underside of rocks or at the base of large seaweeds and they could be overall less competitive than turf-forming macroalgae in such habitats.

Despite a weaker representativeness of low shore assemblages (*H. elongata* – *B. bifurcata* and *L. digitata*) by the PCA (two axes < 14 %) probably due to a higher mean species richness encountered in these communities (> 120 species.), the analysis revealed a complex distribution pattern beyond the dichotomy between exposed and sheltered clusters. The influence of wave heights on these lower intertidal assemblages was not reflected by the development of sessile animal species (Silva et al., 2010), but rather by the extension of both erect and crustose Corallinaceae. Erect Corallinaceae have flexible and robust thalli with the presence of genicula allowing them to withstand wave-swept environments (Martone and Denny, 2008), while the encrusted forms are few impacted by waves dislodgment as they are tightly attached to the substratum.

The ecological indicators used in this study showed diverging trends in the PCA analysis. While diversity indices (Shannon-Wiener H' and mean species richness S) tended to point in a similar direction, the Index of community structure Ics more often headed for another one. The Ics was designed to evaluate both the development and the structure of macroalgal communities and scores higher values when seaweed thalli fully occupy canopy volume (Ar Gall and Le Duff, 2014). In the *P. canaliculata* dominated assemblages, H' and S were more or less related with the occurrence of *F. spiralis* and *C. caespitosa*, while the best Ics scores were obtained with a significant contribution of the belt structuring species, *i.e.* *P. canaliculata*, and a large covering by the crustose *Hildenbrandia*. In fact, the Ics vector was always close enough to the contributing structuring species of the belt in all assemblages, while H' and S

were linked to macroalgal contributors suggesting a more equal repartition of seaweed species possibly due to more variable physical conditions.

For example, from the *F. spiralis* dominated assemblages to the bottom of the intertidal zone, some species associated with higher H' and S are characteristic of sand-covered rocks, such as *R. floridula*, *C. acicularis*, *C. spongiosus*, *P. stricta* (see Díaz Tapia, 2013 and references therein). The accumulation of sediment may result in a loss of macroalgal diversity in subtidal communities (Balata et al., 2007), but it could have easier the development of turf-forming species (Bertness et al., 1999) and / or preventing the vegetation from grazing (Airoldi and Hawkins, 2007). Instead of linking the increase of mean species richness to higher wave exposure (Nishihara and Terada, 2010) via the classical dichotomy between sheltered and exposed shores, a more cyclical pattern variation including sediment deposit could be considered by incorporating four sections (Figure 48). This scheme also questions the difference between a good ecological state as well as a large specific richness and the relevance of ecological state indicators based exclusively on specific richness (Wells et al., 2007).

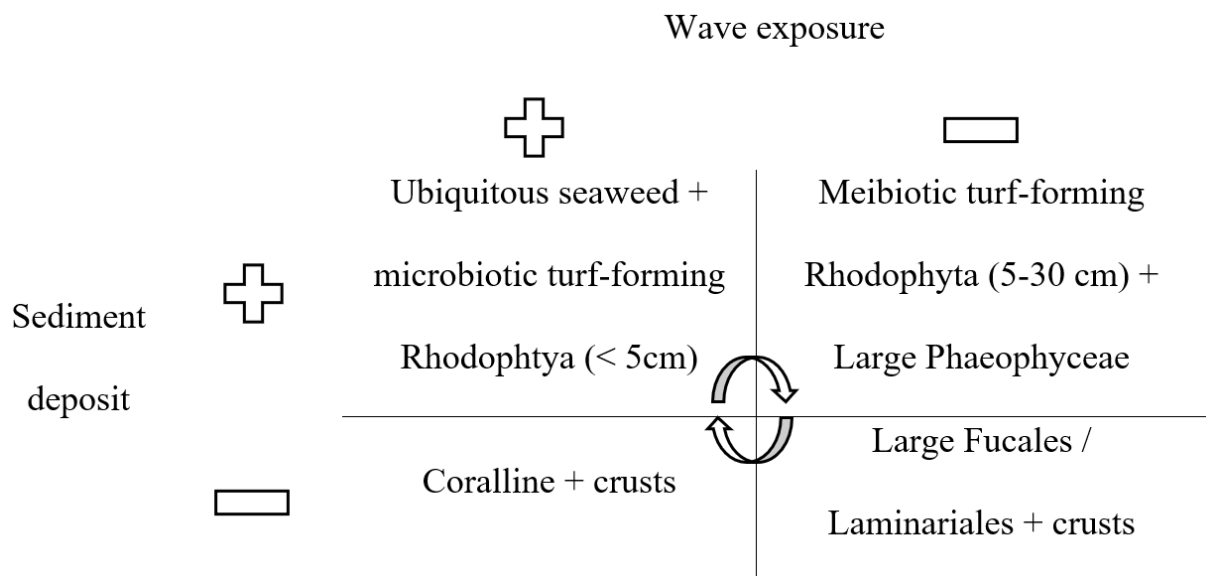


Figure 48: Seaweed groups characterizing pattern of assemblages in the lower intertidal zone according to both exposure gradient to wave and to sediment.

Overall, although the abundance of the macrofauna in seaweed-dominated habitats could be considered as secondary, our results point out the importance of taking it into account to fully understand the structure of the corresponding assemblages. This was particularly the case in high and middle intertidal levels and the main role of both limpets and barnacles in

structuring the temperate rocky shores was confirmed. Concerning the low intertidal zone, our results suggest a new approach associating assemblages of sand covered rocks and of bare rocks in a sole substratum / hydrodynamics gradient. New insights were given on the effects of hydrodynamics on intertidal seaweed-dominated habitats, taking into account both *in situ* wave height and shore slope.

Conclusion du chapitre 2

Ce chapitre a permis de préciser le rôle de l'hydrodynamisme dans les interactions entre la macroflore et la macrofaune au sein de six assemblages à dominance macroalgale. L'étude de la transition entre une dominance macroalgale et une dominance par la macrofaune sessile a montré l'existence de quatre types de réponse des organismes à l'intensité de l'hydrodynamisme. Des seuils de hauteur de vague ont ainsi été mis en évidence pour la couverture des Fucales dominantes et des balanes.

Un exemple de transition entre une dominance par la Fucale *A. nodosum* et une dominance par la macrofaune sessile est illustré par la figure 49.

Dans les assemblages dominés par les macroalgues, l'hydrodynamisme joue un rôle essentiel dans leur structuration interne. L'abondance des patelles agit sur l'extension des macroalgues et tend à amplifier les effets de l'hydrodynamisme.

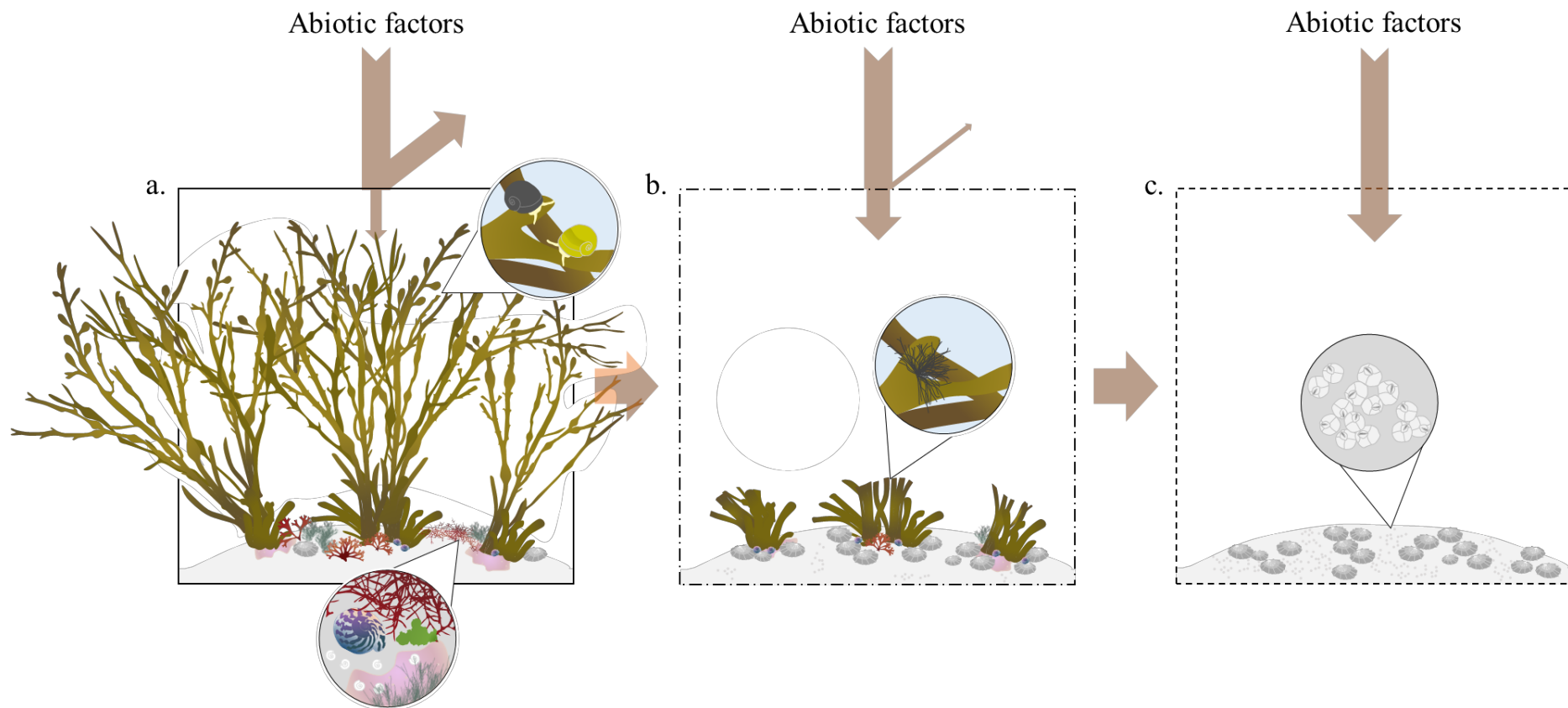


Figure 49 : Passage d'une dominance de macroflore à une dominance de macrofaune en fonction de l'hydrodynamisme : exemple de l'assemblage à *Ascophyllum nodosum*. Le carré noir symbolise la canopée et la flèche orange l'impact des facteurs abiotiques (hydrodynamisme, lumière, dessiccation) et ce qui peut être atténué par la canopée de Fucales. **a.** communauté bien structurée peu soumise à l'hydrodynamisme présentant une canopée importante jouant son rôle protecteur. Une faune et une flore diverses y co-existent (voir zooms) avec la présence de nombreux Gastéropodes brouteurs sur les frondes et sur le substrat, avec des spirorbes et de nombreuses espèces de macroalgues. **b.** communauté moyennement structurée, avec un hydrodynamisme intermédiaire, présentant une canopée clairsemée limitant son effet protecteur. Les littorines sont moins présentes, mais les autres gastéropodes brouteurs prolifèrent, on observe des « fronts de patelles » au pied des Fucales. Les épiphytes se développent davantage (voir zoom). **c.** Assemblage dominé par la faune, subissant directement les effets abiotiques et présentant une richesse faible surtout représentée par les patelles et les balanes (voir zoom).

Chapitre 3 : l'hydrodynamisme à grande échelle et son effet sur les communautés macroalgales

Ce chapitre s'intéresse aux effets de l'hydrodynamisme à l'échelle d'un secteur géographique d'une centaine de kilomètres de longueur. Sept estimateurs (proxys) sont utilisés pour apprécier l'impact de l'hydrodynamisme sur la communauté de milieu d'estran dominée par *A. nodosum* et *F. vesiculosus*, dans douze sites de la pointe bretonne et au cours de plusieurs saisons.

3.1 Comparer la pertinence de différents proxys pour l'évaluation des effets de l'hydrodynamisme sur la structure des communautés de macroalgues

Comparing the relevance of different proxies to assess the effects of hydrodynamics on the structure of seaweed communities

Thomas Burel ^{a*}, Jacques Grall ^b, Gauthier Schaal ^a, Michel Le Duff ^b, Georges Chapalain ^c, Nicolas Guillou ^c, Wendy Diruit ^a, Rémi Brosse ^a, Erwan Ar Gall ^a

^a Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, 29280 Plouzane, Brittany, France

^b UMS 3113, Observatoire Marin, Université de Brest, Plouzane, Brittany, France

^c Laboratoire de Génie Côtier et Environnement (LGCE), Cerema, 155 rue Pierre Bouguer, Technopôle Brest-Iroise BP 5, 29280, Plouzane, Brittany, France

1. Introduction

Exposure to wave action is considered as one of the most structuring factors in rocky shores habitats (Raffaelli and Hawkins, 1999). Hydrodynamics is known to modify the morphology, the size and distribution of organisms (Harley and Helmuth, 2003). Seaweeds in particular have adapted their size and morphology (Gaylord et al., 1994; Ruuskanen and Bäck, 1999; Fowler-Walker et al., 2006; D'Amours and Scheibling, 2007) as well as their reproduction and early-life stages (Taylor and Schiel, 2003; Stevens et al., 2008) to wave impact.

The effects of hydrodynamics on the intertidal zone have long been documented, first by differentiating exposed shores, dominated by sessile fauna, from sheltered shores where luxuriant seaweed canopies occur (Little and Kitching, 1996). Empirical biological scales based on the predominance of characteristic taxa, helped to refine the classic exposed shores *vs.* sheltered shores dichotomy by integrating geographical variations and led to the description of up to ten exposure levels (Ballantine, 1961; Floc'h, 1964; Lewis, 1964; Dalby et al., 1978; Munda, 1978). However, direct physical assessment of hydrodynamics appeared rapidly necessary to evaluate precisely effects on organisms (Jones and Demetropoulos, 1968). Since hydrodynamics includes several components (Gaylord, 1999), various monitoring systems were designed to apprehend them.

Proxies based on *in situ* direct measurements using dynamometers (Bell and Denny, 1994), accelerometers (Focht and Shima, 2019) or pressure recorders (Burel et al., 2019c) were developed and implemented on the intertidal zone. Through direct local measurements, these approaches allowed the characterization of small-scale variability patterns in hydrodynamics. At larger scales, other approaches have been used, based either on direct measurements from offshore buoys data (Harley and Helmuth, 2003), or on numerical models such as Simulating WAves Nearshore (SWAN) or WaveWatch III models (Gorman et al., 2013; Guillou and Chapalain, 2015; Jones et al., 2015) Although these approaches do not allow taking into account for small scale topography and its effects on intertidal assemblages, they provide medium to large scale integrated estimates of average exposure for a stretch of the coastline. Alternatively, indirect estimates of exposure have been provided by fetch characterization (Zacharias and Roff, 2001; Ekebom et al., 2003; Burrows, 2012), wind measurements (Thomas, 1986), or surf zone width (Shanks et al., 2017a) all of them being potentially associated with one of the facets

of hydrodynamics. Most of the cited literature consider only one hydrodynamics proxy, giving necessarily a partial appraisal of the role played by that physical factor in coastal environments.

The two Fucaeeae *Fucus vesiculosus* and *Ascophyllum nodosum* develop large canopies in the mid-intertidal zone of the North-East Atlantic (Golléty, 2008; Bordeyne, 2016). These two engineer, habitat forming species distribute along a gradient of wave exposure, with *A. nodosum* confined to sheltered shores while *F. vesiculosus* is more ubiquitous and may acclimate in wave impacted environments (Cabioch et al., 2014). *F. vesiculosus* may even differentiate as the morphotype (variety) *linearis* (Hudson) Kützing in highly exposed shores (Want et al., 2014). In extreme exposed situations however, the middle of the intertidal zone is generally dominated by barnacles and / or mussels (Jenkins et al., 2008). Up to date, few studies used wave exposure proxies to examine the effect of hydrodynamics on the populations of Fucales (Grenager and Baardseth, 1965; Topinka et al., 1981) and even fewer on the structure of their associated macroalgal communities (Burel et al., 2019c). Since canopies dominated by *A. nodosum* and other mid-intertidal fucoids tend to regress all around Europe (Le Roux, 2005; Davies et al., 2007; Martins et al., 2019), a better understanding of how the corresponding communities are structured is needed.

In the present study we calculated seven different wave exposure proxies over 12 sites representative of Brittany in order to assess their differences and similarities. Following Sundblad et al. (2014) who showed no significant differences in the ecological impact (expressed as biological exposure index) among four wave exposure models, we expected highly similar response in the 7 different proxies used. We then investigate the role of hydrodynamics estimated by these different approaches, on the structure of an intertidal seaweed community at medium scale (100km). Using data from 4 seasons as variations of *in situ* wave heights, we here aim at 1) assessing the effect of hydrodynamics on the structure of a mid-intertidal macroalgal community taken as representative of a whole rocky shore 2) evaluating the representativeness of several proxies of wave exposure at the site scale.

2. Material and Methods

2.1 Sites

Both *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* occur around mid-tide level and so withstand intermediate emersion times, *ca.* 5 – 7 hours per 12 hours tide cycle. Therefore, they undergo daily effects of hydrodynamics, including a regular pressure of currents, orbital and

shear forces due to breaking waves. Secondly, their co-dominance on rocky shores is at least partially modulated by hydrodynamics, giving the opportunity to test a gradual influence of waves and swell on their distribution. In addition, mid-tide level may be reached and sampled at each low tide.

The study was performed on 12 sites along the coast of western Brittany (Figure 50 and Table 8). Sites were selected to best represent the variability of the *A. nodosum* – *F. vesiculosus* community from the authors expertise. Site 1 (Trégunc) is the southernmost sampled shore in a sheltered fault facing southwest, with a dominance of *A. nodosum* growing on large boulders. Westward, site 2 (Loctudy) is the widest intertidal zone (1 km) open to the southeast, with *F. vesiculosus* developing on small pebbles. Site 3 (Penmarc'h) is facing west / southwest and shows a long intertidal zone (more than 500 m), with a dense population of *A. nodosum* growing on a large rocky plateau. Site 4 (Mesperleug) is a southwest-orientated site in the bay of Audierne and it is characterized by sand-covered rocks covered by *F. vesiculosus*. Two sites are located in the Bay of Douarnenez: site 5 (Treboull), a small artificial shore (120 m long) with large boulders covered by *F. vesiculosus* and site 6 (Aber) in the north of the bay which is also dominated by *F. vesiculosus*. Site 7 (Traezh Hir) is located in the bay of the Bertheaume and is dominated by *A. nodosum* with sandy channels. Site 8 (Segal) is an isle accessible at low tide, presenting a well-developed *A. nodosum* dominated community in the north. Site 9 (Porspoder) is open to the southwest with large canopies of *A. nodosum* on the fringe of a sheltered cove. Site 10 (Porsal) is a large site (ca. 250 m wide from top to bottom) facing northwest and dominated by high densities of *A. nodosum* at mid-tide level. It is surrounded offshore by more than 30 protecting islets. Site 11 (Brignogan-Plages) is a northeast orientated site with a dominance of *A. nodosum* between large boulders. The northernmost site of this study, site 12 (Mogerieg), is open to the north west with sand-covered rocks covered by *F. vesiculosus*.

2.2 Assemblage sampling and biological indices

The recording/sampling of assemblages was performed during four periods, in autumn (21 – 28 October 2017), winter (18 – 25 January 2018), spring (5 – 12 April 2018) and summer (18 – 25 July 2018). In each site, three sampling spots distributed within a maximum radius of 20 m were GPS positioned in the middle of the intertidal zone. At low tide, the description of assemblages was performed combining both macroalgal sampling and faunal sampling.

Table 8 : Site numbers used in Figure 50, site names, Fucales species dominating the middle intertidal community, and geographic locations in degrees and minutes determined *in situ* via Garmin GPS 73

Site	Site name	Fucales dominating the middle intertidal	Latitude, north	Longitude, west
1	Trégunc	<i>A. nodosum</i>	47°50.02'	3°54.06'
2	Loctudy	<i>F. vesiculosus</i>	47°48.81'	4°09.85'
3	Penmarc'h	<i>A. nodosum</i>	47°47.94'	4°22.52'
4	Mesperleug	<i>F. vesiculosus</i>	48°00.13'	4°30.26'
5	Treboul	<i>F. vesiculosus</i>	48°06.16'	4°20.92'
6	Aber	<i>F. vesiculosus</i>	48°13.68'	4°25.97'
7	Traezh Hir	<i>A. nodosum</i>	48°20.78'	4°42.06'
8	Segal	<i>A. nodosum</i>	48°26.29'	4°47.07'
9	Porspoder	<i>A. nodosum</i>	48°28.88'	4°46.26'
10	Porsal	<i>A. nodosum</i>	48°33.90'	4°42.29'
11	Brignogan	<i>A. nodosum</i>	48°40.58'	4°19.53'
12	Mogueriec	<i>F. vesiculosus</i>	48°41.57'	4°05.12'

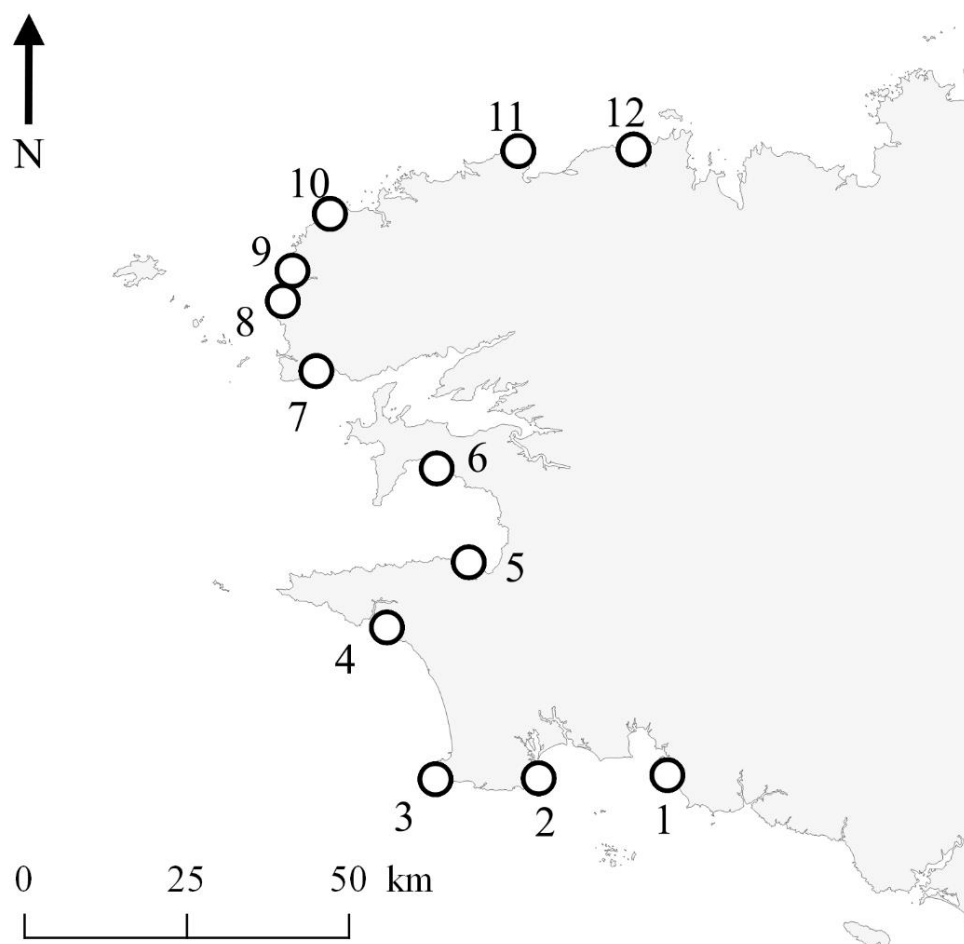


Figure 50: Recording of wave exposure and sampling of the *A. nodosum* – *F. vesiculosus* community were performed in 12 sites at the tip of Brittany open to the northeast Atlantic Ocean. Latitudes and longitudes of the site are presented in Table 8.

Each sampling spot was defined by the surface of a 1.65×1.65 m mobile grid structure including 25 quadrats of 0.33×0.33 m. Once the structure was placed on the spot, a first sampling procedure taking into account both fauna and flora was performed, following the undisturbed sampling described by Burel et al. (2019c). It consists in estimating the abundance of the species lying on the substratum at low tide, on the entire spot. The cover of structuring species of Phaeophyceae (Fucales and Laminariales), large groups of vegetation (not structuring Phaeophyceae, erect and crustose Rhodophyta, Chlorophyta, Cyanobacteria, Lichens), sessile animals (barnacles, mussels, *etc.*) and the bare rock were estimated.

Then macroalgae were sampled using the method of upright profile as defined by Burel et al. (2019c). In that procedure, 3 quadrats were randomly selected among the 25 defining the mobile grid structure. In each selected quadrat, macroalgal species larger than 5 mm were identified in the field and, when not possible, some specimens were collected and identified under a microscope in the laboratory. Macroalgae cover was visually estimated using the following intervals:]0-5[, [5-25[, [25-50[, [50-75[and [75-100], derived from the Braun-Blanquet cover-abundance scale. The size of specimens was visually assessed and assigned into one of the following strata: crustose, micro-meio-biotic (size < 30 cm), macrobiotic (30 cm < size < 1m) or megabiota (size > 1m). This comprehensive sampling allows the assessment of several variables such as the mean species richness (S), the diversity as calculated by the Shannon-Wiener index (H'), and the index of community structure (Ics, Ar Gall and Le Duff, 2014) which describes the structure and the degree of complexity of macroalgal communities.

Fauna sampling took into account individuals larger than 5 mm, and was performed directly within the quadrats used for the upright profile sampling of seaweeds, in order to allow a direct comparison between flora and fauna in assemblages. Thus, the mobile macrofauna (grazing gastropods) was while the cover of the sessile fauna was estimated visually using the same intervals of cover percentages used for macroalgae. Since *Patella* species and barnacles were not identified *in situ*, they were pooled under the names “limpets” and “barnacles”, respectively.

2.3 Exposure proxies and biological exposure index

Ballantine scale

The Ballantine scale (Ballantine, 1961) is a semi-quantitative biological wave exposure scale based on the occurrence of characteristic taxa for either sheltered or exposed locations.

The scale ranges from 1 to 8 with increasing values corresponding to more sheltered shores. This estimator was chosen for this study since it was developed in the same geographical area (northeast Atlantic) and because it is relatively gradual and so allows a more accurate description of the exposure level.

Shore slope

Each sampling spot was GPS-localized in the field, and the slope determined in post-treatment by GIS. QGIS was used to integrate the sampling spots as vector layers. The 20 cm resolution of the Digital Terrain Model “Litto3D” was integrated as a raster in the same geographical system. A new raster was then created from “Litto3D”, using the “slope” tool in the “Terrain Analysis” function set, integrated the software. This function triangulates each pixel to evaluate the difference of height. This new raster allows describing slope angles. Finally, the “Point sampling tool” attributed a slope value for each sampling spot.

Width of the surf zone

The average surf zone width was calculated following a concept developed by Shanks et al. (2017b), using satellite images from summer 2012 and 2015 (Megalix Bretagne) and between autumn 2002 and autumn 2018 (Google Earth). The width was measured directly in QGIS (Measure tool) or in Google Earth (Ruler tool). The surf zone width is defined as the distance between the offshore zone where the waves are breaking and the swash line. This process was performed between 7 and 11 times by site depending on the number of available satellite images.

Fetch

Wind fetch is defined as the maximum distance wind may travel over sea without obstruction (land area). The fetch was calculated using FetchR package (Seers, 2018). Parameters used were a maximum fetch of 200 km radiating in 16 directions (see Burrows et al., 2008 and references herein). The shapefiles used in R to determine obstacles were the Finistère coastlines (available online at <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/>) and/or the European coastlines (available online at <https://www.eea.europa.eu/>) for the sites facing the southern coast of England.

Baardseth index

The Baardseth index (Baardseth, 1970) is a semi quantitative exposure index giving an appraisal of the exposure of the site by measuring its openness. It was first developed in Norway and linked to an estimation of the biomass of seaweeds, including both *F. vesiculosus* and *A. nodosum* (Grenager and Baardseth, 1965). A circle divided into 40 equal sectors, each measuring 7.5 km long with an angle of 9° , is placed over the map for each site. The number of open sectors, *i.e.* not containing an obstruction, is then counted. Originally, the authors determined three classes of wave exposure including protected (no open sector), semi-exposed (1 to 7 open sectors) and exposed areas (8 to 40 open sectors).

In situ wave height

In situ wave height allows a small-scale analysis of hydrodynamics (see Burel et al., 2019c). In each sampling spot, a Mini-Diver® pressure recorder was attached to the rocky substratum and measured the pressure every 25 s during a one-week period (between 12 and 14 tides). Once the recording achieved, the recorder was removed from the substratum and taken back to the laboratory. Pressures were then extracted from the recorders via the software Diver-Office. Raw data correspond to the absolute pressure which takes into account both water and atmospheric pressures. During the recording period, another Mini-Diver® was let in the laboratory in order to measure the local atmospheric pressure which was then subtracted from the absolute pressure to obtain the water pressure. Water pressure values obtained at each high tide were isolated and a polynomial regression was applied to remove the oscillation due to tide amplitude. The 40 extreme values (20 highest and 20 lowest) of the resulting flattened signal were then selected and averaged in order to design the *in situ* wave heights.

SWAN model

The SWAN model (Simulating WAVes Nearshore) is a high-resolution wave model used to predict the significant wave height (H_s) in nearshore areas. It was developed in the Sea of Iroise for the period 2004-2011 by Guillou and Chapalain (2015). Note that two sites (1 and 12) were located outside the calculation area of the model and were not treated. H_s values were evaluated offshore at a minimal depth of 15m corresponding to a distance comprised between 800 and 2000 m from the coastline.

2.4 Data analysis

All data were analyzed using the R environment (R Development Core Team, 2018). Pearson's r coefficients were calculated, using the “corrplot” package (Wei and Simko, 2017), to test correlations first between wave exposure proxies, then between the proxies and biological data (covers of intertidal species and ecological indices). To identify seasonal variations or differences between sites, Kruskal-Wallis tests (KW) were done on wave exposure proxies. Further analyses were applied to Hellinger-transformed datasets, in order to reduce the statistical weight of rare taxa (Legendre and Gallagher, 2001). To evaluate the variability of the macroalgal community, a principal component analysis (PCA) was performed on the undisturbed structure. Then a hierarchical clustering on principal components (HCPC) was applied to this PCA to identify similar groups within the community using FactomineR package (Lê et al., 2008). Finally, in order to determine the effect of each exposure proxy on the structure of the community, a redundancy analysis (RDA) was performed on the upright profile structure dataset for each season, testing the different wave exposure proxies as constraining variables. The RDA was performed using the vegan package (Oksanen et al., 2013).

3. Results

3.1 Diversity and structure of the *Ascophyllum nodosum* – *Fucus vesiculosus* community

A total of 116 taxa were identified for all sites, including 58 taxa of Rhodophyta 18 Phaeophyceae, 14 Chlorophyta, 11 Gastropoda, 5 Cnidaria, 3 Polychaete, 3 Porifera and one taxon each for Cirripedia, Bivalvia, Bryozoa and Ascidiaceae. All sites presented large covers of dominating Phaeophyceae in the *A. nodosum* – *F. vesiculosus* community, with averages of 73 % and 87 % when dominated by *F. vesiculosus* and *A. nodosum* respectively. The clustering performed on the undisturbed structure of the community revealed the occurrence of two groups, separating clearly according to the axis 1 (Figure 51), with a positive characterized by the dominance of *F. vesiculosus*, barnacles, mussels and bare rocks, and a negative part characterized by the presence of *A. nodosum*, spirorbids, sponges and *F. serratus*. Rhodophyta and Chlorophyta were not considered as discriminant in this analysis. Considering the 12 sites, there was no significant difference between the seasons (KW p -value > 0.05) for either Ics (1.17 in spring – 1.28 in autumn), H' (1.64 in spring – 1.90 in autumn), or R / P (2.42 in summer – 2.89 in winter). However, although the biological indices of the 12 sites remained relatively stable over seasons, several significant differences occurred between sites. Globally, communities dominated by *F. vesiculosus* had a lower specific richness (*ca.* 10.72), lower H' (*ca.* 1.49) and were less structured (*ca.* 0.97). On the contrary, *A. nodosum* dominated

communities developed a higher S (*ca.* 16.56) with a more balanced H' (*ca.* 1.98) and a larger Ics (*ca.* 1.38).

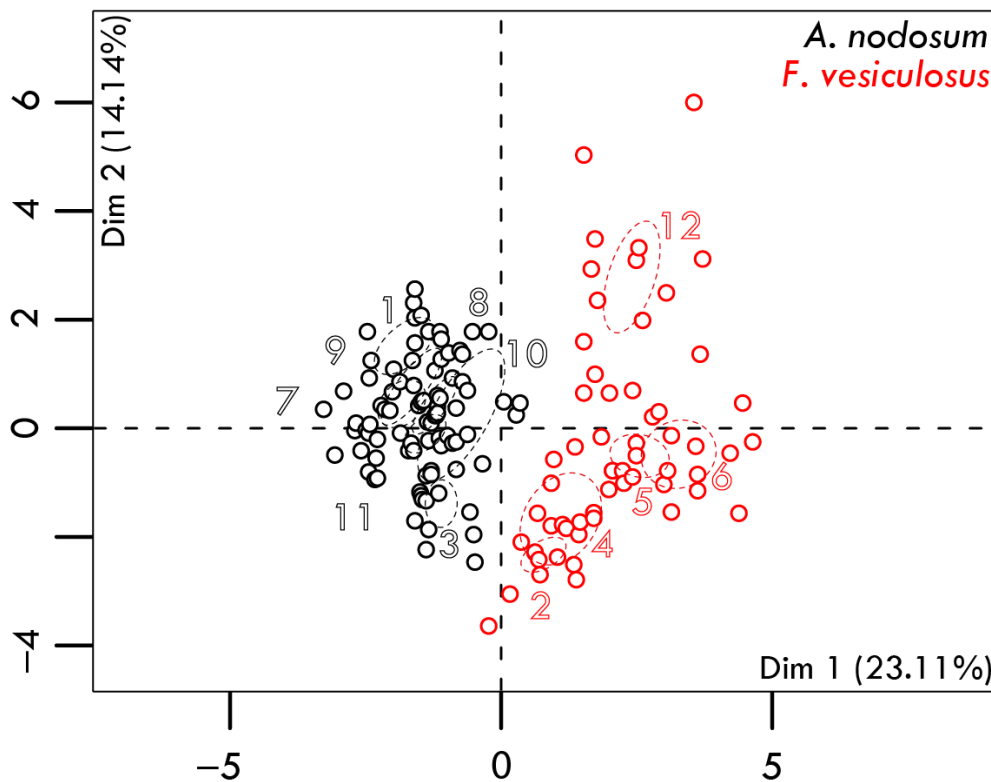


Figure 51 : PCA individual map describing the canopies of the sampling spots in 12 sites in Brittany. A clustering on PCA revealed the presence of two groups dominated either by *Ascophyllum nodosum* (black dots) or by *Fucus vesiculosus* (red dots). Ellipses of confidence delimit the sites.

3.2 Characterization of hydrodynamics

Values for hydrodynamics proxies are shown in Table 9.

3.2.1 Single-value proxies

Since slope, fetch and Beardseth index give single values per site, they could not be taken into account for a seasonal analysis. Moreover, the width of the surf zone could not be used for seasonal variations either, since sets of images lacked for two seasons (no spring image for sites 4 and 5, no autumn image for site 1).

Table 9: Average values of proxies obtained for the twelve sites considered (for localization of the sites, see Figure 1). In situ wave heights determined by Mini-Diver during a 7 days recording, Slope is attributed via GIS process, Beardseth index and surf zone width determined by image analyzing. Fetch determined by R software.

	Site	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>in situ</i> wave height (cm)	Autumn	20,82	33,09	19,7	73,68	52,99	52,38	39,31	66,05	62,79	39,28	72,78	112,47
	Winter	44,8	45,95	30,17	94,2	67,08	68,35	48,23	95,53	81,75	48,17	106,86	162,97
	Spring	34,1	43,02	18,53	78,19	47,42	50,35	41,2	53,12	50,6	30,4	52,38	93,93
	Summer	9,29	6,41	4,53	16,49	12,52	11,19	9,68	21,23	17,44	8,31	14,05	46,07
SWAN Hs (cm)	Autumn	-	107,6	184,9	121,92	67,79	56,17	86,33	153,01	161,57	128,68	152,62	-
	Winter	-	147,85	251,84	166,9	85,27	74,02	114,2	193,88	211,89	155,76	202,26	-
	Spring	-	100,46	175,3	114,03	65,02	51,68	79,64	142,9	149,17	124,01	145,47	-
	Summer	-	73,23	130,62	84,96	55,01	39,06	62,4	112,59	114,5	100,28	109,8	-
Slope (°)	10,8	2,04	6,23	2,61	15,87	2,32	10,02	4,77	5,18	8,01	10,36	5,85	
Beardseth index	14	17	10	13	6	7	6	8	6	2	14	8	
Fetch (km)	52,3	54,6	58,3	64,1	4,2	4,1	3,4	66,8	40,8	48,6	78,9	54,8	
Surf zone width (m)	0	4	0	17	1,14	6,67	0,44	2,5	6,82	0,29	2,4	43,13	
Ballantine scale	6	5	7	4	5	5	6	6	6	7	6	4	

Slope values (angles) ranged from 1.0° to 18.3° , with a significant difference only between sites 5 ($15.9 \pm 2.4^\circ$) and 2 ($2.0 \pm 0.2^\circ$). Steeper slopes (above 10°) tend to be associated to either narrower or uneven shores. On the contrary, larger intertidal zones correspond to gentle slopes, not exceeding 3° , particularly on rocky shores locally covered by pebble and even locally sand.

To determine the surf zone width, a total of 101 satellite images were analyzed, corresponding to 6 – 11 images per site. Among them the majority of images (37 %) were taken during summer. Seven sites showed an average surf zone width not exceeding 4 m. Only 2 sites (12 and 4), had a mean surf zone width larger than 10 m and were sand covered. The largest average width was 43.1 m in site 12, whereas sites 1 and 3 did not give any surf zone, despite 15 available images.

Fetch values gave large variations with a minimum of 3.4 km for site 7 while a highest fetch of 78.9 km was obtained for site 11. Two groups of sites were well differentiated: three sites (5 to 7) located in bays with low values (around 4 km) and all other sites open to the ocean with high values exceeding 40 km and comparable to the highest fetches measured on the outer coastline of northern Scotland (Burrows et al., 2008).

Finally, the Baardseth index ranged from 2 to 17 open sectors. Five sites were considered as semi-exposed as they presented values comprised between 2 and 7. They were found in bays and / or were partially sheltered by offshore islets. Seven sites, showing values higher than 7, were considered as exposed sites. These sites were more or less widely open to the ocean. None of our sites were called protected since none scored zero.

3.2.2 Seasonal variations of wave height proxies

Seasonal variations of wave heights determined *in situ* or using the SWAN model (H_s) are presented: average *in situ* wave heights for all sites ranged from 10.5 to 112.8 cm in autumn, from 27.9 to 163.3 cm in winter, from 16.1 to 97.1 cm in spring and from 4.1 to 46.3 cm in summer. The site by site comparison, revealed that *in situ* wave heights were significantly higher in winter than in summer ($KW < 0.05$). Overall, intermediate values were obtained in spring and autumn. A similar trend was obtained for wave heights determined by the SWAN model, which were significantly higher in winter than in summer ($KW < 0.001$) with average values of 133.6 cm and of 73.5 cm respectively.

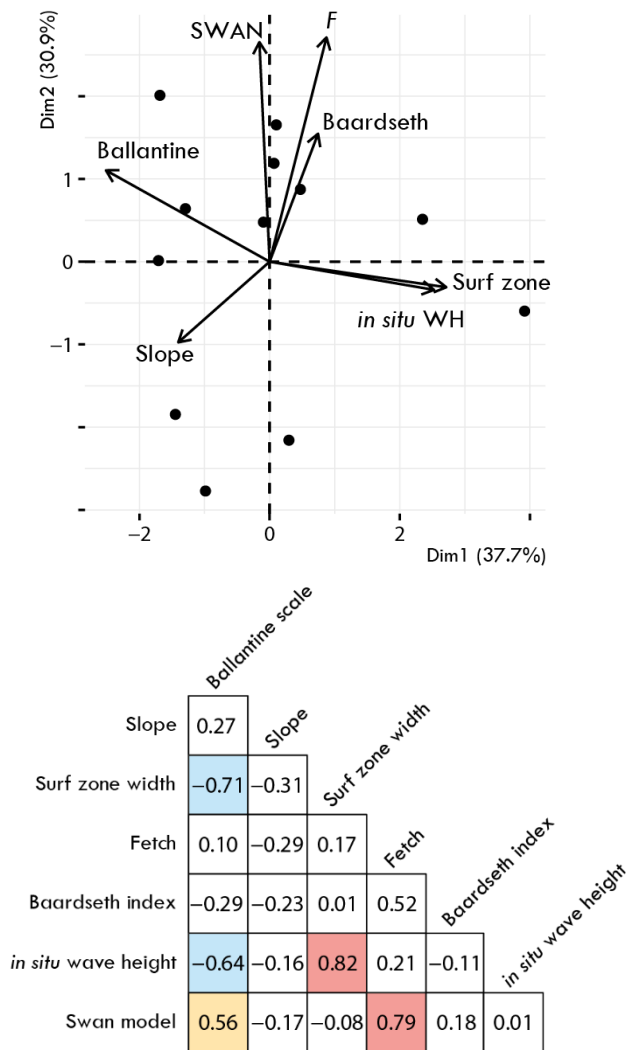


Figure 52: a PCA biplot describing the relations between wave exposure proxies for 12 shores of Brittany. Slope = angle of slope determined by GIS treatment, Ballantine = Ballantine scale determined visually in each site, SWAN = significant wave height calculated by SWAN model between 2011 and 2014, *F* = fetch calculated using R software, Beardseth = Beardseth index determined image processing, Surf zone = surf zone width determined by satellite images processing, *in situ* WH = *in situ* wave height measured by Mini-Diver® recorders attached in the intertidal zone of each site. **b** correlation matrix presenting Pearson’s *r* between the different wave exposure proxies. Colored parts indicate significant correlation, *p*-value < 0.05.

Large coefficients of determination were obtained for *in situ* wave height between seasons, with R^2 values comprised between 0.67 (spring – summer) and 0.95 (autumn – winter). In the same way, large coefficients of determination were also found for H_s between seasons, with R^2 always higher than 0.94. These results indicate that wave height vary in the same way over the year, *i.e.* sites with large wave heights at a given season will have large values all year-long.

3.2.3 Linking wave exposure proxies

Hydrodynamics proxies were used as explanatory variables in the PCA analysis shown in Figure 52. Two groups of proxies were highlighted, one comprising *in situ* wave height and the surf zone width and the other one comprising the SWAN calculated Hs and the fetch. *In situ* wave height and average surf zone width appear on the positive part of axis 1, and a correlation was found between them, with R^2 comprised between 0.67 and 0.82, depending on the season considered for *in situ* wave heights. Moreover, these proxies correlate well with the Ballantine scale, but negatively ($r = -0.64$ and -0.71 , respectively), as pointed out by their opposite vectors on Figure 52. The Ballantine scale also correlated positively with the SWAN calculated Hs (0.56). Fetch and Hs (SWAN) appear in the positive part of axis 2, with an orthogonal relationship between Hs on one side, *in situ* wave height and the surf zone width on the other side. They showed a correlation with R^2 ranging from 0.61 and 0.64 according to the season.

In the PCA, slope and Baardseth had a lower statistical significance as showed by reduced vectors, and did not correlate with other proxies. Whereas slope appears alone on the negative part of both axes, Baardseth was closer to the Fetch vector on the positive part of both axes.

3.3 Effect of wave exposure proxies on the community

Significant correlations between exposure proxies and the macroalgal community were mostly found with the cover of dominating species. It was the case for the cover of *Ascophyllum nodosum*, which was negatively correlated with *in situ* wave height with r comprised between -0.34 and -0.48 , depending on the season. More significant negative correlations were also found with the surf zone width, with r values ranging from -0.47 to -0.54 . On the contrary, positive correlations were found with the SWAN calculated Hs with r ranging from 0.38 to 0.43 . Concerning the cover of *Fucus vesiculosus*, positive correlations were evidenced only with the surf zone width in summer and autumn, with $r = 0.45$ and 0.46 respectively and with *in situ* wave height in spring, with $r = 0.39$. Few significant correlations were found between exposure proxies and ecological estimators. The largest correlations were between the surf zone width and the Ics with $r = -0.51$ and between the *in situ* wave height and the Ics with $r = -0.37$, both during the winter period.

Sites selected for this study presented values of Ballantine scale ranging from 4 (semi-exposed) to 7 (very sheltered). The best correlation between the Ballantine scale and ecological descriptor of the vegetation was found with the Ics with r values comprised between 0.50 –

0.66, depending on the season. Correlations with other descriptors (*i.e.* H', S, R / P) gave *r* lower than 0.43.

The RDA gave a more precise description of the seasonal effects of hydrodynamics proxies at the community scale. When taking into account *p*-value < 0.01, *i.e.* very significant responses of the proxies on the cover of organisms from the community were obtained for *in situ* wave height and SWAN calculated Hs, while fetch and the width of the surf zone were less determining.

In autumn, the total variance was explained by the SWAN calculated Hs (7.5 %), the fetch (10.0 %) and the *in situ* wave heights (11.9 %). During winter, 21.7 % of the total variance was explained by the surf zone width and the *in situ* wave height, while the SWAN calculated Hs explained 4.7%. In spring, 26.4 % of the variance was explained by both the surf zone width and the *in situ* wave height, while the SWAN calculated Hs explained 10.1%. In summer, 18.6% of the total variance was explained by the surf zone width plus the *in situ* wave height, while the SWAN calculated Hs accounted for 7.8%. The percentage of residuals was explained by the complementary proxies, such as the SWAN calculated Hs in autumn (*p*-value = 0.045), the fetch in winter, spring and summer (*p*-value = 0.015 – 0.045) and the slope, which is little significant in each season (*p*-value = 0.020 – 0.035).

Thus, the association between the *in situ* wave height and the surf surf zone width explained between 11.9 and 26.4 % of the total variance along the year, whereas the pair SWAN calculated Hs – fetch explained at most 17.5 % of variance.

4. Discussion

Our study pointed out the occurrence of two groups of sites depending on the dominance of mid-tide communities either by *A. nodosum* or by *F. vesiculosus*. Communities dominated by *A. nodosum* tended to be more diverse and better structured than those dominated by *F. vesiculosus*. Large covers of Fucales and a plentiful understory associated fauna were characteristic of sheltered habitats structured by *Ascophyllum*, whereas numerous barnacles and mussels and extended bare bedrocks rather corresponded to more exposed shores dominated by *Fucus* (Raffaelli and Hawkins, 1999). Considering all sampled sites, no significant difference was evidenced between seasons. Such a result was obtained so far for the same intertidal community (Burel et al., 2019a).

Results revealed several significant correlations among the different hydrodynamics proxies, although weaker than in previous studies (Sundblad et al., 2014). Five proxies over six separated into two groups, one with the SWAN calculated Hs and the Fetch and the other one pooling the width of the surf zone and the *in situ* wave height. This lack of correspondence between wave heights obtained by the Swan model and by *in situ* pressure recording was unexpected. Hs values were always higher than those obtained directly on the shore. While they were relatively close in sites 5 and 6 in the Bay of Douarnenez, *i.e.* plus 7% for Hs in site 6 (56.2 cm against 52.4 cm) and plus 28% in site 5 (67.8 cm against 53.0 cm), huge variations occurred in all other sites and particularly in site 3, with an increase of more than 800% (184.9 cm *versus* 19.7 cm). These discrepancies could be explained by the distance between the SWAN grid and the intertidal zone, comprised between 800 and 2000 m. In addition, several sites are submitted to shoaling between the coastline and deep sea, which is known to heavily reduce the height of large waves (Jones and Demetropoulos, 1968). Sundblad et al. (2014) reported on the effect of friction on the bottom, still difficult to include in models. It would be therefore interesting to test models taking shoaling into account to estimate wave height, like STWAVE (Smith et al., 2001). Moreover, constantly emerged obstacles may constitute a barrier which stops the swell / wave propagation towards shallow waters and the shores, like in Penmarc'h (site 3) or Porsal (site 10), explaining partially the lack of concordance between SWAN and *in situ* wave heights. At the opposite, a good correlation was found between fetch and Hs values. Not surprisingly either, the width of the surf zone and the *in situ* wave heights appeared to be closely related. This result is consistent with the fact that wider surf zones produce larger wave heights (Woodroffe, 2002)

Two proxies of hydrodynamics did not correlate in any way with the characteristics of the macroalgal community. Developed in Norway, the Baardseth index was first designed to fit with particular coasts, deeply shaped by fjords and it appears so less adapted for mid-intertidal zones of Brittany. However, it has been derived since then as a BioEx model developed by Rinde et al. (2004), which could fit better with more linear coastal systems. The other proxy which did not impact significantly the ecological state of the seaweed community is the slope. In this study, only sites 4 and 12 seemed to be affected by that proxy, with rather gentle slopes and corresponding to sand-covered rocky shores. In the literature, the slope may be calculated using various techniques, the easiest being a visual qualitative evaluation of the inclination from horizontal to vertical (Benedetti-Cecchi et al., 2000; Vaselli et al., 2008). However, more accurate results may be obtained using a GIS approach by digital elevation / terrain model by

the calculation of a transect slope including the entire intertidal zone (Chappuis et al., 2014) or by a quadratic computing (Chust et al., 2008). Although the latter method revealed poor correlations with biological data in this study, it gave interesting results when studying small scale effects of slope (Burel et al. *in preparation*). At an area scale, the calculation of a transect slope by a GIS approach could give valuable information (Cefali et al., 2016).

As observed in Burel et al. (2019c), a negative correlation was found between *A. nodosum* covers and increasing wave heights evaluated *in situ*. On the contrary, correlations were not significant with covers of *F. vesiculosus*, suggesting a better ability to withstand large gradients of wave exposure (Jenkins et al., 1999a). The covers of the dominant species decreased with increasing surf zone width, as reported by Conser and Shanks (2019) for mid-intertidal zones. Nevertheless, a significant decrease of the complexity of the communities (Ics) was observed with increasing surf zone width.

Contrary to both *in situ* wave height and surf zone width, a positive correlation was found between SWAN determined Hs and the Ballantine scale with the cover of *A. nodosum*. This counter-intuitive result could be explained by the fact that hydrodynamics modulate the intensity of other abiotic factors such as temperature, light or nutrient (Cousens, 1982). Thus, a strong offshore hydrodynamics could have indirect beneficial effects in the intertidal zone. In that way, a high wave exposure may increase nutrient contents in seaweed thalli (Hepburn et al., 2007). Therefore, to develop well-structured communities, seaweeds could need the combination of 1) moderate direct exposure on the shore as well as 2) high nutrient concentrations increased by offshore hydrodynamics and 3) minor temperature variations in the water column due to a reduced stratification offshore. These statements must also integrate the gap between offshore and *in situ* measurements as underlined above.

The *in situ* pressure monitoring used in this study was developed at a reduced spatial scale to study the effects of hydrodynamics on both the extension and the structure of macroalgal communities (Burel et al., 2019a; Burel et al., 2019c). Our results showed the relevance of that methodological approach at larger spatial scale, in the prospect of modeling the impact of wave exposure on habitats dominated by seaweeds. The values obtained using the *in situ* wave height proxy were compared to those obtained by other proxies of hydrodynamics. It appears that, in addition of providing a seasonal perspective to the study the effects of hydrodynamics on intertidal communities, combining the *in situ* wave height evaluation with the SWAN Hs calculation could be beneficial to analyze the structure of macroalgal

communities since they were both very significant factors explaining the largest part of the variance. Even though, the combination of these two proxies seems to provide the most accurate estimate of hydrodynamics, they request time expensive field work as well as access to a prediction model which has been adapted to the area of interest. Alternatively to these two proxies, our results suggest that the combination of surf zone width and fetch characterization could be a convenient solution yielding satisfying results, since they are both available without field work using free softwares such as R, QGIS or Google Earth.

The access to predictive models is getting easier worldwide, *e.g.* WaveWatch III (National Oceanic and Atmospheric Administration / National Centers for Environmental Prediction, USA), and their accuracy is increasing with time (Roland and Ardhuin, 2014). However, it seems crucial to improve our understanding of hydrodynamic processes occurring in the last hundreds of meters between applicability boundaries of the offshore models and *in situ* monitoring. Climate change is expected to modify both the power (Reguero et al., 2019) and the orientation (Janjić et al., 2017) of swell and waves. Global predictive models generally encompass large spatial scales, hence downscaling their prediction at the shore scale is required to predict the evolution of intertidal assemblages (Jueterbock et al., 2013).

Conclusion du chapitre 3

Ce chapitre a mis en évidence et tente d'expliquer les effets parfois contradictoires de deux groupes d'estimateurs de l'hydrodynamisme. Il souligne l'intérêt d'utiliser plus d'un estimateur pour prendre en compte la complexité de ce facteur physique et son rôle dans la structuration d'une communauté macroalgale intertidale. Ainsi, les résultats montrent la complémentarité entre la hauteur de vague significative mesurée *in situ* et celle calculée à partir du modèle SWAN développé au large.

Discussion générale et perspectives

1. Résumé

Cette thèse a permis de préciser l'effet de l'hydrodynamisme sur les biocénoses des estrans rocheux de la pointe bretonne et plus particulièrement sur les communautés de macroalgues et la macrofaune associée.

L'étude s'est tout d'abord concentrée sur la description de la structure interne de six communautés macroalgales sur plusieurs sites de la côte bretonne. En parallèle, l'hydrodynamisme environnant a été caractérisé par le déploiement *in situ* de sondes de pression. La hauteur de vagues est apparue comme étant le principal facteur abiotique horizontal qui conditionne la structure et l'extension des communautés macroalgales, en favorisant ou en limitant la croissance de certaines espèces, d'une part, et, d'autre part, en modulant le développement des canopées par un effet notable sur le développement des grandes algues brunes.

Dans un deuxième temps, les effets combinés de l'altitude et de la hauteur de vague ont été testés sur les communautés macroalgales étagées au sein des mêmes estrans. L'altitude est apparue comme le facteur principal expliquant la différenciation des communautés intertidales, avec un impact cependant amoindri sur les communautés de bas d'estran, où la hauteur de vague est un facteur de contrôle significatif de la structure de la macroflore.

L'effet de l'hydrodynamisme a ensuite été étudié sur les assemblages macroflore - macrofaune, en y incluant la faune sessile et les gastéropodes brouteurs associés. La transition entre dominance macroalgale et dominance par la macrofaune sessile a été testée le long d'un gradient d'hydrodynamisme. La hauteur de vague est de nouveau apparue comme le principal vecteur de cette transition, avec des réponses variables en fonction des organismes. La mise en évidence d'un seuil de hauteur de vague pour la couverture des grandes algues brunes dans les parties moyenne et supérieure de l'estran constitue un résultat original particulièrement intéressant.

L'influence conjointe de la hauteur de vague et de la pente de l'estran sur les interactions entre la faune et flore a alors été analysée au sein des assemblages à dominance macroalgale. Ainsi, l'abondance des patelles a un effet indirect sur l'extension des Fucales, principalement dans le haut et le milieu d'estran via l'accentuation des effets négatifs de l'hydrodynamisme.

Enfin, l'effet de l'hydrodynamisme sur la communauté macroalgale de milieu d'estran dominée par *A. nodosum* – *F. vesiculosus* a été évalué par différents estimateurs (proxys). L'étude a révélé l'existence de deux groupes d'estimateurs, l'un permettant de caractériser la houle générée au large et pénétrant en zone côtière et l'autre de préciser la nature de l'hydrodynamisme au sein même des estrans.

Au cours de ce travail de thèse, le suivi biologique a permis d'identifier un total de 163 espèces de macroalgues, 7 autres producteurs primaires et 39 taxa de faune dans les différents habitats échantillonnés sur les côtes bretonnes (Annexe C). Pour les macroalgues, ce chiffre représente un quart de la diversité macroalgale totale en Bretagne (environ 650 espèces), ce qui est important, compte tenu du nombre réduit de sites étudiés et de l'absence de prise en compte de l'infralittoral et des cuvettes. Pour la macrofaune, le chiffre apparaît très inférieur à ce qui a pu être retrouvé lors d'autres études prenant place sur des estrans comparables (Golléty, 2008). Cet écart résulte en grande partie du fait que seuls les individus ayant une taille supérieure à 5 mm ont été pris en considération, et l'absence d'identification à l'espèce de la faune sessile est à prendre en considération. Ce choix se justifie notamment par un souci de temps, l'identification des taxa de plus petite taille rallongeant significativement le temps passé sur chaque point, ce qui aurait fortement amputé l'effort d'échantillonnage (1000 points soit environ 3000 quadrats). Il serait néanmoins intéressant d'intégrer ces taxa à une étude complémentaire afin d'évaluer les effets de l'hydrodynamisme sur les communautés d'invertébrés à l'échelle du centimètre (Schaal et al., 2011). Néanmoins, les espèces prises en compte dans le cadre de cette thèse sont celles qui jouent potentiellement les rôles les plus importants dans la structuration des communautés associées aux macroalgues, en particulier via la consommation directe des macroalgues structurantes, et la compétition pour l'espace (Jenkins et al., 2008). Si certains crustacés amphipodes peuvent également jouer un rôle non négligeable, notamment en limitant l'abondance des algues épiphytes, il semble toutefois que leur effet ne s'étende pas de manière significative à l'ensemble de la canopée (Karez et al., 2000).

2. De nouveaux outils pour l'écologie intertidale

Les travaux réalisés lors de cette thèse ont permis le développement et / ou la validation de plusieurs outils permettant d'étudier avec précision la structure des assemblages macroflore – macrofaune en zone intertidale et plus particulièrement les habitats des estrans rocheux à dominance macroalgale.

Échantillonnage et traitement des données physiques

Outils cartographiques et numériques

L'utilisation d'outils SIG a été systématisée pour mesurer différents paramètres. Tout d'abord, la détermination de la hauteur des points d'échantillonnage sur l'estran a permis de discriminer les effets dus à l'altitude d'une part et à la hauteur de vague d'autre part sur la différenciation verticale des communautés macroalgales (chapitre 1.2). Un autre paramètre topographique, la pente, a également été évalué au niveau de chaque point d'échantillonnage par SIG (chapitre 2.2). Les jeux de données utilisés pour calculer directement l'altitude et indirectement la pente sont issus du modèle numérique de terrain Litto3D (SHOM, IGN). Ces données sont désormais disponibles en libre accès pour toute la Bretagne et une bonne partie de la façade Manche-Atlantique française, ce qui ouvre de nombreuses perspectives dans l'analyse des communautés, dans la caractérisation des habitats, et également dans le suivi de la répartition des espèces.

D'autres données ont été utilisées de manière ponctuelle au cours de cette thèse, comme les orthophotographies classiques (Annexe B) et infra-rouges (chapitre 2.1). Ces dernières permettent de révéler la présence de végétaux et peuvent être utilisées en combinaison avec l'altitude dans la zone intertidale pour déterminer la couverture des Fucales dominantes. Des études utilisant l'imagerie hyperspectrale et multispectrale acquise par drone ou par satellite se développent actuellement et pourraient permettre à l'avenir de distinguer les différents groupes d'algues, voire les espèces dominantes et / ou exploitées (Uhl et al., 2016; programme Biomasse Algues de Rive en Bretagne, Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Bretagne; Le Bris et al., 2019)

Mesurer l'hydrodynamisme, quelles perspectives ?

Les sondes Mini-Diver

Les mesures hydrodynamiques réalisées lors des différentes études ont permis de donner des gammes de hauteurs de vagues précises afin de caractériser de façon détaillée l'environnement physique communauté par communauté. Par exemple, on n'observe que rarement des hauteurs de vagues supérieures à 50 cm pour les communautés dominées par *P. canaliculata* ou *F. spiralis*, ce qui suggère une adaptation de ces organismes à cette intensité d'hydrodynamisme. Ces mesures ont également permis de mettre en évidence une hauteur de vague limite marquant le passage d'une dominance de macroflore à de la macrofaune. L'ensemble des données participe à la définition de seuils en écologie (Andersen et al., 2009) et rappelle le besoin d'un échantillonnage de terrain important. Cela permettra d'utiliser ces

mesures comme matériau de base dans l'élaboration de modèles théoriques. Il serait intéressant de multiplier le déploiement de ces sondes en particulier lors des événements extrêmes (tempêtes, coups de vent) pour préciser ces seuils.

Les enregistrements obtenus par les sondes de pression Mini-Diver ont permis de caractériser l'hydrodynamisme des sites à l'échelle de quelques mètres. Un nouvel estimateur de l'hydrodynamisme, *i.e.* la hauteur de vagues *in situ*, a été créé au cours de cette thèse. Basé sur la hauteur moyenne des vagues, il a été développé à partir d'enregistrements de pression limités à une semaine en utilisant des calculs relativement simples. Le proxy, bien que basé sur une période d'enregistrement supérieure à la période moyenne des vagues atteignant les estrans (25 s contre 5-15 s), peut être considéré comme représentatif de la hauteur de vague significative calculée à plus haute fréquence et avec d'autres enregistreurs déployés par le CEREMA (Chapalain and Boucher, 2020). Par ailleurs, les sondes Mini-Diver ont depuis été testées de nouveau en parallèle avec un enregistreur haute fréquence (Wave Gauge OSSI-010-003C-03 sensors), et un nouvel estimateur se rapprochant de la hauteur de vague significative à 95% est actuellement en développement (Figure 53).

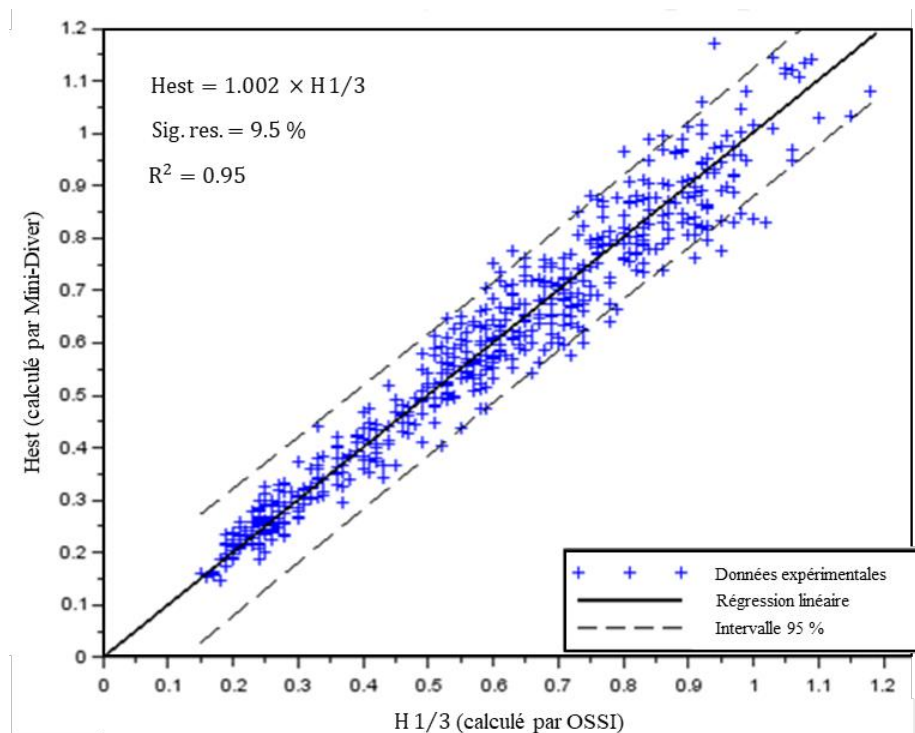


Figure 53 : Corrélation entre la hauteur de vagues estimée Hest et la hauteur de vagues significative H 1/3. Les droites en pointillé déterminent l'intervalle de confiance à 95 % de l'ajustement linéaire.

Deux types de composantes de l'hydrodynamisme identifiées

Le chapitre 3.1 a mis en évidence l'intérêt de l'estimateur hauteur de vague *in situ* par rapport à six autres estimateurs de l'hydrodynamisme, mais aussi les différences de champ d'application de ces estimateurs. Bien qu'aucune corrélation n'ait pu être mise en évidence entre la mesure de la hauteur de vague *in situ* et le calcul de la houle significative issu du modèle SWAN développé au large, la complémentarité entre ces deux estimateurs a été soulignée. On a ainsi pu remarquer deux types de composantes de l'hydrodynamisme, une composante du large et une composante sur la zone intertidale proprement dite. Il reste que l'intégration de données topographiques entre la zone intertidale et la limite bathymétrique du modèle SWAN est envisageable, ce qui pourrait permettre d'améliorer cette complémentarité et de mieux agréger les deux types de données. A l'instar de ce qui a été fait dans d'autres pays européens, il serait intéressant de modéliser les données du fetch (Burrows, 2012) ou celles de l'ouverture du site (BioEx) pour l'intégralité du littoral, et de les rendre accessible au plus grand nombre, suivant la philosophie de Litto3D.

Il est important de noter que l'ensemble des mesures de l'hydrodynamisme présentées dans le cadre de cette thèse provient d'enregistrements réalisés sur des périodes relativement courtes (1 à 2 semaines), et à ce titre ne peuvent en aucun cas prétendre à l'identification de valeurs absolues de hauteur de vagues auxquelles les changements écologiques surviennent. En revanche, les enregistrements étant réalisés de manière simultanée pour l'ensemble des communautés algales d'un même site, ces données ont une valeur relative, et permettent la mise en évidence des différences d'hydrodynamisme associées à la hauteur sur l'estran, que les autres estimateurs utilisés dans cette thèse et d'autres travaux ne permettent pas d'aborder.

La courantologie

D'autres composantes de l'hydrodynamisme (et donc d'autres estimateurs) n'ont pu être intégrées dans cette étude. C'est le cas pour la courantologie environnant les points d'échantillonnage, qui dépend des ondes de marées et des oscillations liées aux vagues. Des manipulations prospectives ont été réalisées entre le 06/12/2018 et le 20/03/2019 afin de caractériser la courantologie de l'estran de Porspoder. Deux vélocimètres ADCP (modèle Aquadopp© Profiler de Nortek) ont été fixés en simultané sur l'estran à plusieurs reprises, l'un au milieu, servant de référence, et l'autre à un autre niveau, avec en parallèle plusieurs sondes de pression Mini-Diver (Figure 54). Cette étude préliminaire a permis de relier les vitesses et les directions des courants à la hauteur de vague d'une part, à la structure des assemblages échantillonnés à proximité d'autre part. Un traitement de la courantométrie générée dans la

colonne d'eau au-dessus des communautés est en cours par niveau bathymétrique (E. Duvieilbourg, LEMAR).

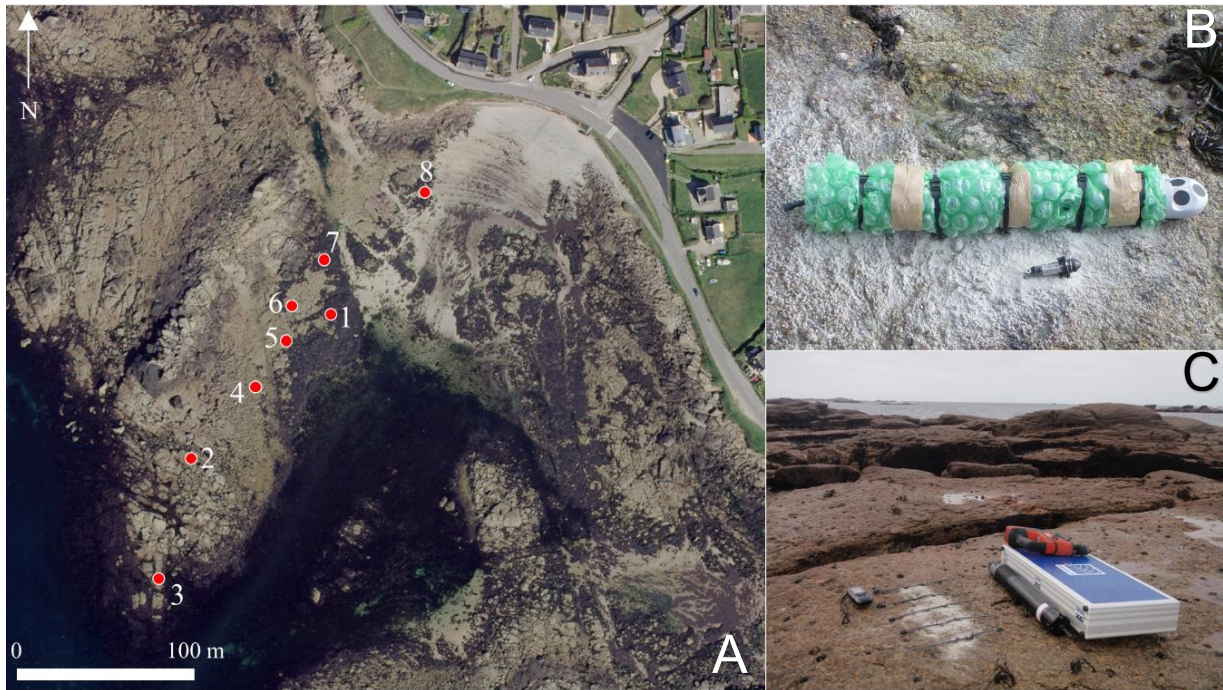


Figure 54 : A : position des ADCP lors des expérimentations effectuées sur l'estran Porspoder. La position 1 est conservée en permanence et un enregistrement simultané est effectué sur l'un des sept points restant. B : ADCP (Aquadopp Profiler, Nortek AS ©) fixé sur la roche, en haut, avec une sonde Mini-Diver en bas. C : matériel utilisé et environnement autour du point 2.

Développement d'un modèle prédictif de la structure des communautés macroalgales en fonction de l'hydrodynamisme à l'échelle européenne.

L'interpolation des données obtenues à partir des sondes de pression a permis de modéliser les régimes de hauteur de vagues au sein des sites de référence (site de Porspoder présenté en Figure 55). Ces modélisations permettent de clarifier l'effet des observations faites de façon ponctuelle sur le terrain. Par exemple, pour le site de Porspoder, on remarque l'existence d'un gradient d'hydrodynamisme, avec des hauteurs de vague plus importantes vers le large et plus faibles vers la côte. Ce gradient se superpose à la zonation verticale, comme déjà exposé par ailleurs, pour expliquer le développement de communautés différentes. Ainsi, on a la présence d'un champ d'*Ascophyllum nodosum* dans la zone correspondant en moyenne à de faibles hauteurs de vague et, par ailleurs, un mélange entre des surfaces rocheuses dépourvues de végétation et des canopées à *Himantalia elongata* ou à *Laminaria digitata* dans la zone correspondant en moyenne à des hauteurs de vague importantes. La transition entre ces deux

zones est caractérisée sur le terrain par un champ de blocs bien développé avec des hauteurs de vague intermédiaires. Des représentations graphiques similaires ont été obtenues pour Segal et Porsal et pourraient être réalisées pour d'autres sites en Bretagne et au-delà. Dans la perspective de la DCE et de la DCSMM, on pourrait ainsi réaliser dans chacun des sites de suivi une campagne de déploiement de sondes sur une semaine permettant une représentation graphique du régime hydrodynamique du site. Grâce à cet outil, on pourrait ainsi faire la distinction entre l'effet d'une pression anthropique et l'effet de l'hydrodynamisme en cas de dégradation de l'état de santé écologique d'un site.

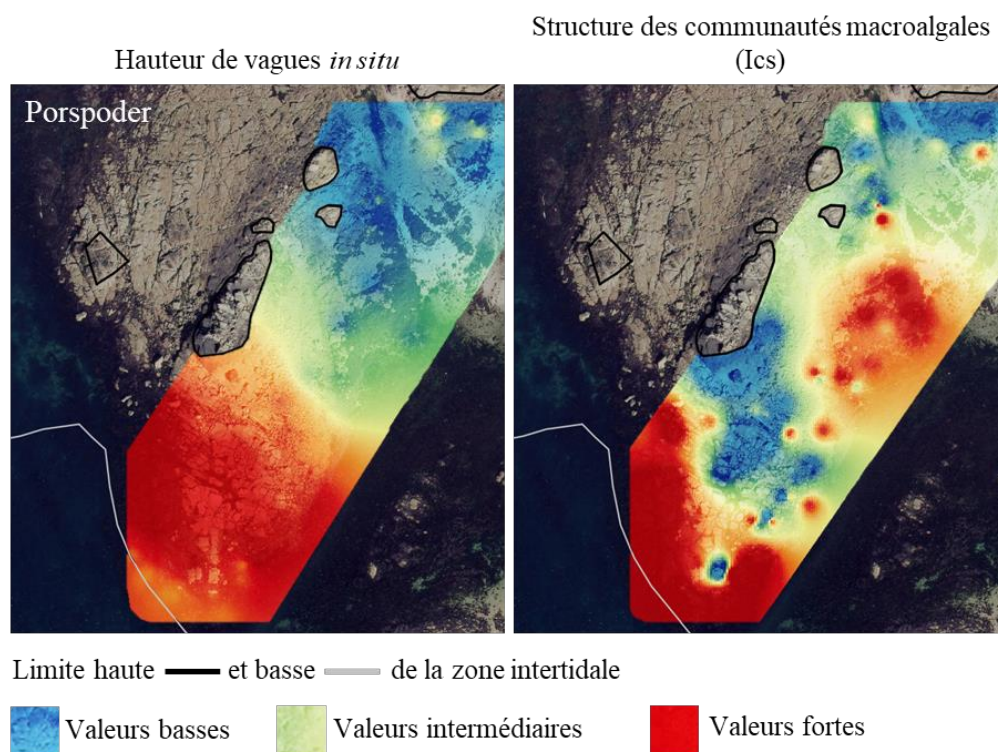


Figure 55 : parallèle entre le régime hydrodynamique (hauteurs de vagues) à gauche et structure des communautés macroalgales (Ics) à droite sur le site de Porspoder.

Implémentation des méthodes développées au cours de la thèse

A terme, les résultats obtenus au cours de ce travail de thèse permettront de développer un modèle prédictif de l'extension et de la structure des communautés de macroalgues sous l'influence de l'hydrodynamisme. L'applicabilité du modèle devra être testée au-delà des côtes bretonnes, d'où la volonté de valider l'approche méthodologique de la thèse le long d'un gradient latitudinal Nord - Sud sur le littoral atlantique de l'Europe. Dans ce contexte, des suivis ont été réalisés sur des estrans proches de Galway (Irlande) l'été 2018, en Galice (Espagne) et en Norvège au cours de l'été 2019 (Figure 56), au niveau de trois communautés macroalgales

(*Fucus serratus*, *Ascophyllum – F. vesiculosus* et *F. spiralis*). Les données de terrain ont été traitées, mais leur analyse n'a pas été intégrée dans ce manuscrit et les résultats finalisés de ces trois missions feront l'objet d'une présentation ultérieure. On peut s'attendre à retrouver des similitudes dans l'effet de l'hydrodynamisme sur les communautés le long des côtes européennes. Néanmoins, des communautés moins étendues et moins bien structurées/développées ont été observées lors de ces campagnes, notamment en Galice. Les effets combinés d'un fort hydrodynamisme et d'une hausse des températures de l'eau et de l'air pourraient expliquer ce phénomène (Martins et al., 2019)

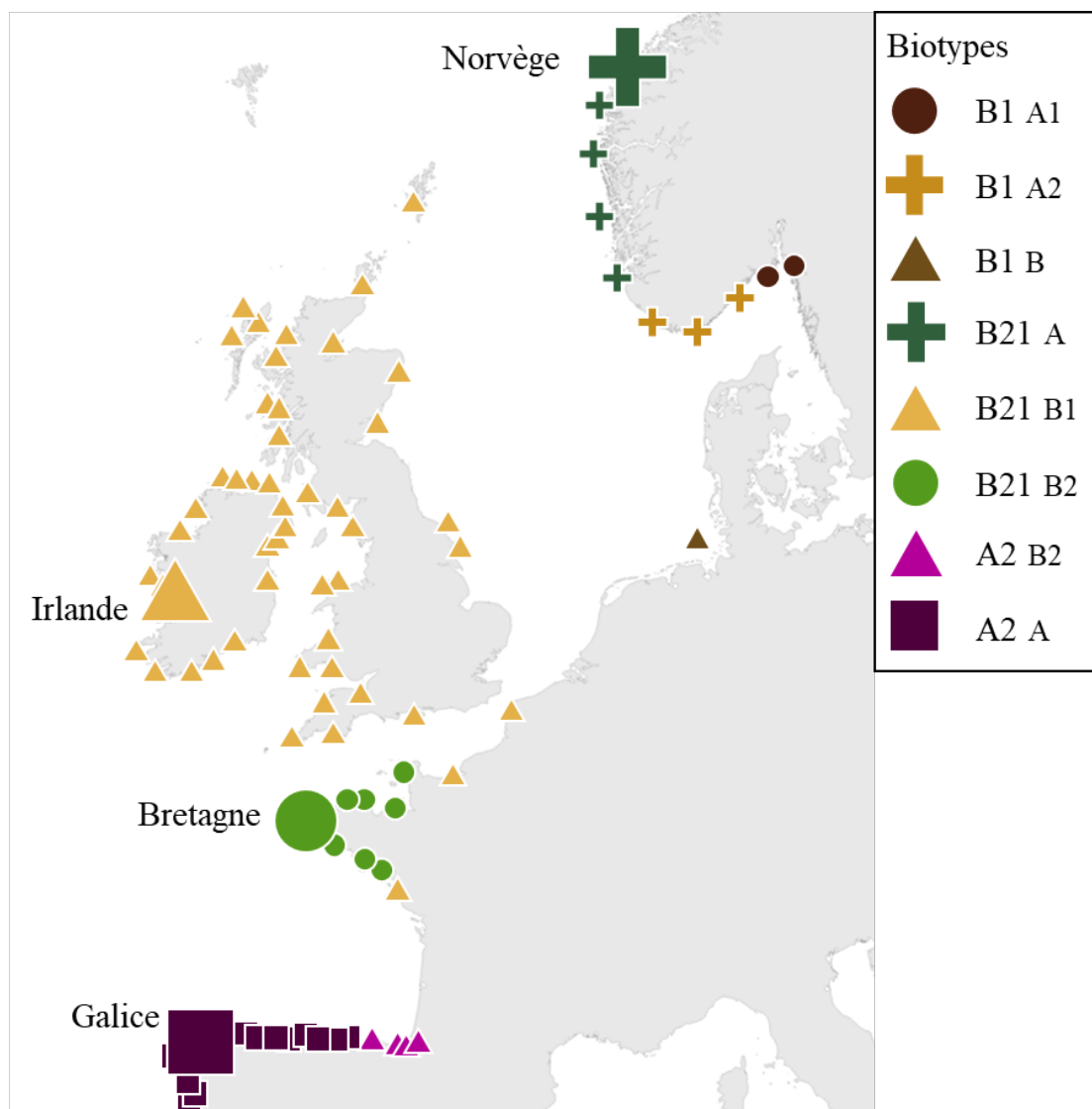


Figure 56 : Classification biologique le long des côtes européennes (biotype), basée sur les données physiques et sur la répartition des espèces de macroalgues d'après Ramos et al. (2014). Les formes colorées agrandies sont situées aux lieux échantillonnés au cours de la thèse (La Galice en 2019, représentée par le biotype A2.A, la Bretagne en 2017, par le biotype B21.B2, l'Irlande en 2018, par le biotype B21.B1, la Norvège en 2019, par le biotype B21.A)

Échantillonnage des données biologiques

Deux types d'échantillonnage de la flore ont été définis dans le chapitre 1.1 et ils ont été étendus à la faune dans le chapitre 2 (2.1 et 2.2). Un premier type d'échantillonnage, utilisé depuis 2005 dans le cadre des suivis Rebut, puis DCE et DCSMM, a été validé (Ar Gall and Le Duff, 2014; Ar Gall et al., 2016) et utilisé ici sous le nom d'« échantillonnage dressé » (upright profile). Cet échantillonnage permet une description fidèle des biocénoses, strate par strate, et prend en compte l'intégralité de la richesse spécifique visible, permettant ainsi le calcul d'indices de diversité (richesse spécifique, H') ou de structure des communautés (Ics). Il donne une idée de la structure de la communauté à l'immersion, avec sa stratification et son occupation volumétrique. Les résultats obtenus sur des estrans complets permettent aussi d'établir des diagrammes de distribution verticale des espèces végétales et animales (Figure 57). On peut également envisager des modèles de distribution des populations de macroalgues en combinant la hauteur sur l'estran à l'hydrodynamisme pour ainsi identifier les préférences physiologiques pour des espèces particulières.

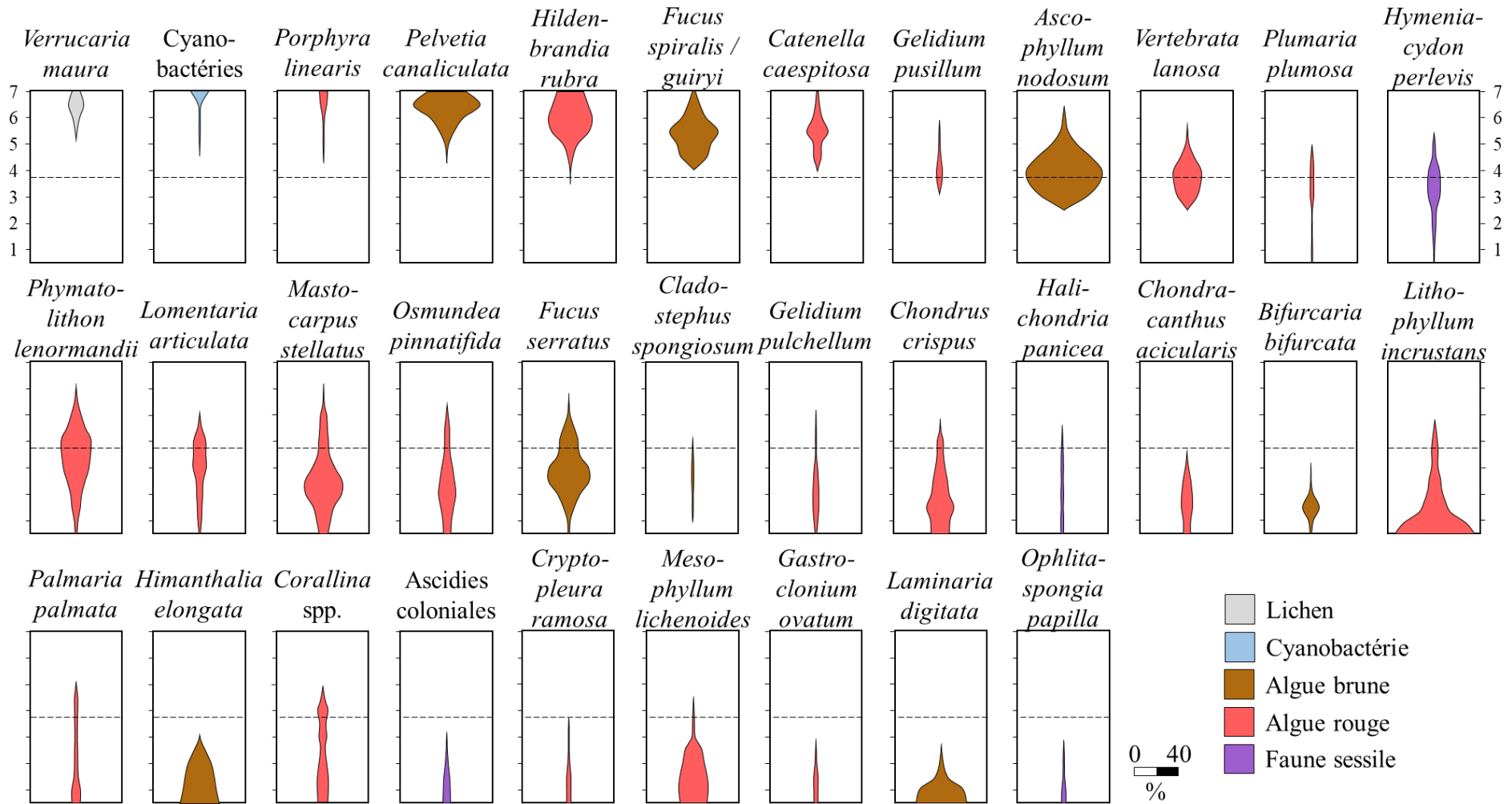


Figure 57 : recouvrement et répartition verticale des 33 taxa sessiles les plus fréquemment retrouvés entre 2017 et 2018 sur les estrans rocheux de trois sites de la pointe bretonne (*i.e.* Porsal, Porspoder et Segal). En abscisse : recouvrement moyen (en %) ; en ordonnée : la hauteur sur l'estran par rapport au zéro hydrographique (en m). Gris : lichen. Bleu : cyanobactérie. Marron : algues brunes. Rouge : algues rouges. Violet : faune sessile.

Un second type d'échantillonnage, développé en parallèle à l'échantillonnage dressé, été validé dans ce travail et publié sous le nom d'« échantillonnage à plat » (undisturbed sampling ; Burel et al., 2019a). Cet échantillonnage est effectué avant l'échantillonnage dressé et correspond à l'état de la communauté à marée basse, lorsque les thalles de grande taille sont prostrés. Il permet de décrire en termes de couverture les composantes principales de la canopée.

Ces deux types d'échantillonnage sont complémentaires dans la mesure où ils permettent d'apprécier les deux états des communautés intertidales soumises à l'alternance des périodes d'émersion et d'immersion. Ils offrent également la possibilité d'appréhender la double fonctionnalité de la canopée, en dehors de la production primaire : protection contre l'hydrodynamisme à marée haute et protection contre les conditions d'émersion à marée basse. Cette approche stationnelle novatrice a été validée au cours de la thèse et publiée (Burel et al., 2019a; Burel et al., 2019c). Elle devrait permettre d'assurer plus facilement la transition avec les suivis sectoriels des communautés de macroalgues, qui sont basés le plus souvent sur des échantillonnages à deux dimensions (mais voir Benedetti-Cecchi et al., 2000; Bulleri et al., 2002).

Les communautés macroalgales : une diversité d'organismes et d'habitats à mieux connaître

Les résultats de cette thèse ont permis de mieux comprendre certains aspects de la structure et de la diversité des communautés de macroalgues intertidales en lien avec plusieurs facteurs environnementaux, notamment l'hydrodynamisme. En ce qui concerne la richesse spécifique de ces habitats emblématiques des côtes rocheuses tempérées, la thèse n'avait pas pour objectif d'établir une liste exhaustive des macroalgues présentes dans les différents sites échantillonnés. Toutefois, l'effort d'identification taxonomique fourni a été conséquent et a permis de se faire une idée assez précise des cortèges d'espèces correspondant aux diverses communautés. La démarche adoptée ici est en adéquation avec les approches méthodologiques et avec les objectifs de plusieurs dispositifs et réseaux d'observation, de suivi et d'évaluation des macroalgues intertidales : Reben Bretagne (structure et diversité des communautés), DCE (les communautés macroalgales comme bio-indicateurs de la qualité écologique des masses d'eau), DCSMM (état écologique des habitats à dominance macroalgale) et DHFF (diversité des habitats). L'étude des interactions entre macroflore et macrofaune fixée et vagile abordée en cours de thèse a inspiré le développement d'un nouvel indicateur écologique pour la

DCSMM (habitats intertidaux rocheux à dominance macroalgale ; Ar Gall et al., en préparation).

Par ailleurs, des travaux connexes à la thèse (données non présentées) ont été réalisés sur la diversité macroalgale et une liste des espèces présentes sur les côtes Manche Atlantique française a été actualisée (Burel et al., 2019c). Ces travaux s'inscrivent dans un contexte général de manque de connaissance sur la diversité et la structure des communautés macroalgales, que l'on a pu constater dans l'évaluation des conséquences de pollutions massives ayant touché le littoral, notamment en Bretagne (Amoco Cadiz, Erika). D'autres menaces, liées aux activités anthropiques et au changement global, pèsent sur les écosystèmes côtiers et sur les habitats dominés par les algues : eutrophisation et prolifération d'espèces opportunistes (marées vertes, brunes et rouges), introduction d'espèces allochtones (dont *Sargassum muticum* et *Caulacanthus okamurae*), exploitation commerciale, montée du niveau de la mer, variations thermiques et, comme évoqué précédemment, les changements de l'hydrodynamisme.

Dans ce contexte et à une échelle mondiale, il existe aujourd'hui un certain désintérêt pour les études de biogéographie et de phylogéographie des macroalgues (De Clerck O., *pers. comm.*). Toutefois, outre les réseaux de surveillance cités plus haut, des dispositifs de suivi écologique et de protection ont été mis en place, surtout en Europe. Ils concernent des habitats dominés par des macrophytes en zone côtière, *i.e.* les herbiers de zostères, les bancs de maërl et les forêts de laminaires désormais listées en tant qu'habitats menacés (Convention OSPAR). Par ailleurs, des initiatives publiques et associatives développent le suivi des communautés macroalgales, à l'échelle régionale, comme l'observatoire des changements de l'estran (OBCE – Bretagne Vivante SEPNE) créé fin 2017, ou nationale, comme le programme national de sciences participatives sur la biodiversité du littoral (BioLit - Inventaire National du Patrimoine Naturel). Malgré la présence de nombreuses espèces inféodées aux communautés macroalgales et les réductions de populations de Fucales observées tout autour de l'Europe (Fernández, 2016; Martins et al., 2019; Mieszkowska et al., 2020), de tels dispositifs concernent cependant très peu les habitats rocheux intertidaux à dominance macroalgale. Ceux-ci font malgré tout l'objet de mesures protectrices partielles au sein des Aires Marines Protégées (ZNIEFF, zones Natura 2000, Parcs Marins).

4. Conclusion

Les résultats obtenus en cours de thèse ont permis de mieux cerner les effets de l'hydrodynamisme sur les communautés macroalgales intertidales et sur la macrofaune associée

grâce à une approche méthodologique incluant : 1) un double échantillonnage de la macroflore et de la macrofaune sessile et le dénombrement des gastéropodes brouteurs, 2) le développement et la validation d'un proxy hauteur de vague *in situ* basé sur l'utilisation de sondes de pression fixées au niveau des communautés, 3) l'utilisation de gradients horizontaux et verticaux intégrant l'hydrodynamisme et d'autres facteurs environnementaux. Ils ont abouti à la mise en évidence, 1) du rôle prépondérant de la hauteur de vague dans la structure à petite échelle des communautés macroalgales et des assemblages macroflore – macrofaune correspondants, 2) du rôle secondaire de la hauteur de vague par rapport à l'altitude dans la différenciation verticale de communautés, 3) de l'existence de seuils d'hydrodynamisme dans la transition entre dominance macroalgale et dominance par la macrofaune fixée, 4) de la coexistence de 2 composantes de l'hydrodynamisme (une liée à la houle en provenance du large, une liée à des processus plus locaux à proximité immédiate de l'estran) indépendantes et pertinentes pour expliquer la structure des écosystèmes intertidaux rocheux.

Les résultats de cette thèse constituent une première étape dans le développement d'un modèle prédictif de l'effet de l'hydrodynamisme sur les communautés macroalgales, ainsi que sur les biocénoses associées. Un tel modèle pourrait être un outil précieux pour analyser les évolutions des écosystèmes intertidaux face au changement climatique global et aux perturbations anthropiques affectant les écosystèmes côtiers.

Bibliographie

Abbott, I.A., Hollenberg, G.J., 1976. Marine algae of California. Stanford University Press, Stanford, CA, USA, pp. 827.

Airoidi, L., Hawkins, S., 2007. Negative effects of sediment deposition on grazing activity and survival of the limpet *Patella vulgata*. Marine Ecology Progress Series 332, 235-240.

Andersen, T., Carstensen, J., Hernandez-Garcia, E., Duarte, C.M., 2009. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. Trends in Ecology & Evolution 24, 49-57.

Andrew, N.L., Viejo, R.M., 1998. Effects of wave exposure and intraspecific density on the growth and survivorship of *Sargassum muticum* (Sargassaceae: Phaeophyta). European Journal of Phycology 33, 251-258.

Ar Gall, E., Le Duff, M., 2014. Development of a quality index to evaluate the structure of macroalgal communities. Estuarine, Coastal and Shelf Science 139, 99-109.

Ar Gall, E., Le Duff, M., Sauriau, P.G., de Casamajor, M.N., Gevaert, F., Poisson, E., Hacquebart, P., Joncourt, Y., Barillé, A.L., Buchet, R., Bréret, M., Miossec, L., 2016. Implementation of a new index to assess intertidal seaweed communities as bioindicators for the European Water Framework Directory. Ecological Indicators 60, 162-173.

Araújo, R.M., Assis, J., Aguillar, R., Airoidi, L., Bárbara, I., Bartsch, I., Bekkby, T., Christie, H., Davoult, D., Derrien-Courtel, S., Fernandez, C., Fredriksen, S., Gevaert, F., Gundersen, H., Le Gal, A., Lévêque, L., Mieszkowska, N., Norderhaug, K.M., Oliveira, P., Puente, A., Rico, J.M., Rinde, E., Schubert, H., Strain, E.M., Valero, M., Viard, F., Sousa-Pinto, I., 2016. Status, trends and drivers of kelp forests in Europe: an expert assessment. Biodiversity and Conservation 25, 1319-1348.

Arzel, P., 1987. Les Goémoniers. Le Chasse-Marée, Editions de l'Estran, Douarnenez, pp. 305.

Augyte, S., Lewis, L., Lin, S., Neefus, C.D., Yarish, C., 2018. Speciation in the exposed intertidal zone: the case of *Saccharina angustissima* comb. nov. & stat. nov. (Laminariales, Phaeophyceae). Phycologia 57, 100-112.

Autret, R., Dodet, G., Fichaut, B., Suanez, S., David, L., Leckler, F., Arduin, F., Ammann, J., Grandjean, P., Allemand, P., Filipot, J.-F., 2016. A comprehensive hydro-geomorphic study of cliff-top storm deposits on Banneg Island during winter 2013–2014. Marine Geology 382, 37-55.

Baardseth, E., 1970. A square scanning, two stage sampling method of estimating seaweed quantities. Norwegian Institute of Seaweed Research Reports 33, 1-41.

Bajjouk, T., Derrien-Courtel, S., Gentil, F., Hily, C., Grall, J., 2011. Typologie d'habitats marins benthiques: Analyse de l'existant et propositions pour la cartographie. Habitats côtiers de la région Bretagne-Note de synthèse n° 2-Habitats du circalittoral. Projets REBENT-Bretagne et Natura 2000-Bretagne. RST/IFREMER/DYNECO/AG/11-03/TB, 24 pp. + annexes.

- Bajjouk, T., Rochette, S., Laurans, M., Ehrhold, A., Hamdi, A., Le Niliot, P., 2015. Multi-approach mapping to help spatial planning and management of the kelp species *L. digitata* and *L. hyperborea*: Case study of the Molène Archipelago, Brittany. *Journal of Sea Research* 100, 2-21.
- Balata, D., Piazzzi, L., Benedetti-Cecchi, L., 2007. Sediment disturbance and loss of beta diversity on subtidal rocky reefs. *Ecology* 88, 2455-2461.
- Ballantine, W.J., 1961. A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. *Field Studies Journal* 1, 1-19.
- Balliston, N.E., McCarter, C.P.R., Price, J.S., 2018. Microtopographical and hydrophysical controls on subsurface flow and solute transport: A continuous solute release experiment in a subarctic bog. *Hydrological Processes* 32, 2963-2975.
- Barnes, R.S.K., Hughes, R.N., 1999. An introduction to marine ecology. John Wiley & Sons, pp. 296.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51-57.
- Barry, J.P., Dayton, P.K., 1991. Physical heterogeneity and the organization of marine communities, in: Kolasa, J., Pickett, S.T.A. (Eds.), *Ecological heterogeneity*. Springer New York, New York, NY, pp. 270-320.
- Beermann, A.J., Ellrich, J.A., Molis, M., Scrosati, R.A., 2013. Effects of seaweed canopies and adult barnacles on barnacle recruitment: The interplay of positive and negative influences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 448, 162-170.
- Bekkby, T., Isæus, M., 2008. Mapping large, shallow inlets and bays: modelling a Natura 2000 habitat with digital terrain and wave-exposure models. *ICES Journal of Marine Science* 65, 238-241.
- Bell, E.C., 1999. Applying flow tank measurements to the surf zone: Predicting dislodgment of the Gigartinaeae. *Phycological Research* 47, 159-166.
- Bell, E.C., Denny, M.W., 1994. Quantifying "wave exposure": a simple device for recording maximum velocity and results of its use at several field sites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181, 9-29.
- Bell, J.J., Barnes, D.K.A., 2000. The distribution and prevalence of sponges in relation to environmental gradients within a temperate sea lough: vertical cliff surfaces. *Diversity and Distributions* 6, 283-303.
- Benedetti-Cecchi, L., 2001. Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Marine Ecology Progress Series* 215, 79-92.
- Benedetti-Cecchi, L., Bulleri, F., Cinelli, F., 2000. The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. *Oecologia* 123, 406-417.

- Bernard, M., 2012. Les habitats rocheux intertidaux sous l'influence d'activités anthropiques: structure, dynamique et enjeux de conservation. Brest, 378 pp.
- Bertness, M.D., Crain, C.M., Silliman, B.R., Bazterrica, M.C., Reyna, M.V., Hildago, F., Farina, J.K., 2006. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs* 76, 439-460.
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., 1997. The role of positive interactions in communities : lessons from intertidal habitats. *Ecology* 78, 1976-1989.
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., Levine, J.M., Schmidt, P.R., Ingraham, A.O., 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80, 2711-2726.
- Bertness, M.D., Trussell, G.C., Ewanchuk, P.J., Silliman, B.R., 2002. Do alternate stable community states exist in the Gulf of Maine rocky intertidal zone? *Ecology* 83, 3434-3448.
- Bertocci, I., Arenas, F., Matias, M., Vaselli, S., Araújo, R., Abreu, H., Pereira, R., Vieira, R., Sousa-Pinto, I., 2010. Canopy-forming species mediate the effects of disturbance on macroalgal assemblages on Portuguese rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 414, 107-116.
- Bertolini, C., 2018. Can secondary species maintain a primary role? Consistent inter-regional effects of understory algae on diversity. *Marine Biodiversity* 49, 841–849.
- Bird, C.E., Franklin, E.C., Smith, C.M., Toonen, R.J., 2013. Between tide and wave marks: a unifying model of physical zonation on littoral shores. *PeerJ* 1, e154.
- Bird, K.T., Benson, P.H., 1987. Seaweed cultivation for renewable resources, Elsevier Amsterdam; New York: Elsevier, pp. 381.
- Bischof, K., Gómez, I., Molis, M., Hanelt, D., Karsten, U., Lüder, U., Roleda, M.Y., Zacher, K., Wiencke, C., 2006. Ultraviolet radiation shapes seaweed communities. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology* 5, 141-166.
- Blanchette, C.A., 1997. Size and survival of intertidal plants in response to wave action: A case study with *Fucus gardneri*. *Ecology* 78, 1563-1578.
- Boaventura, D., Alexander, M., Della Santina, P., Smith, N.D., Ré, P., da Fonseca, L.s.C., Hawkins, S.J., 2002a. The effects of grazing on the distribution and composition of low-shore algal communities on the central coast of Portugal and on the southern coast of Britain. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267, 185-206.
- Boaventura, D., Ré, P., Cancela da Fonseca, L., Hawkins, S.J., 2002b. Intertidal rocky shore communities of the continental Portuguese coast: analysis of distribution patterns. *Marine Ecology* 23, 69-90.
- Boaventura, D.M., 2000. Patterns of distribution in intertidal rocky shores: the role of grazing and competition in structuring communities. University of Faro, 149 pp.
- Boller, M.L., Carrington, E., 2006. The hydrodynamic effects of shape and size change during reconfiguration of a flexible macroalga. *Journal of Experimental Biology* 209, 1894.

- Boo, S.M., 2019. Beautiful and familiar seaweeds in Jeju Islands; diversity and distribution, Plenary lecture, 23rd International Seaweed Symposium, Jeju, Korea.
- Bordeyne, F., 2016. Production primaire et fonctionnement de communautés intertidales à canopée de *Fucus*. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 199 pp.
- Bordeyne, F., Migné, A., Davoult, D., 2015. Metabolic activity of intertidal *Fucus* spp. communities: evidence for high aerial carbon fluxes displaying seasonal variability. *Marine Biology* 162, 2119-2129.
- Braune, W., Guiry, M.D., 2011. Seaweeds: A colour guide to common benthic green, brown and red algae of the world's oceans. ARG Gantner Verlag KG, pp. 601.
- Brodie, J., Maggs, C.A., John, D.M., Blomster, J., 2007. Green seaweeds of Britain and Ireland. British Phycological Society, pp. 250 .
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 119-125.
- Bulleri, F., Benedetti-Cecchi, L., Acunto, S., Cinelli, F., Hawkins, S.J., 2002. The influence of canopy algae on vertical patterns of distribution of low-shore assemblages on rocky coasts in the northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267, 89-106.
- Bunker, F., Brodie, J., Maggs, C., Bunker, A., 2017. Seaweeds of Britain and Ireland. Wild Nature Press Plymouth, UK, pp. 312.
- Burel, T., Grall, J., Schaal, G., Le Duff, M., Ar Gall, E., 2019a. Wave height vs. elevation effect on macroalgal dominated shores: an intercommunity study. *Journal of Applied Phycology*, 10.1007/s10811-10019-01989-10811.
- Burel, T., Le Duff, M., Ar Gall, E., 2019b. Updated check-list of the seaweeds of the French coasts, Channel and Atlantic Ocean. An aod - les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin VII(1), 1-38.
- Burel, T., Schaal, G., Grall, J., Le Duff, M., Chapalain, G., Schmitt, B., Gemin, M., Boucher, O., Ar Gall, E., 2019c. Small-scale effects of hydrodynamics on the structure of intertidal macroalgal communities: A novel approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 226, 106290.
- Burrows, M.T., 2012. Influences of wave fetch, tidal flow and ocean colour on subtidal rocky communities. *Marine Ecology Progress Series* 445, 193-207.
- Burrows, M.T., Harvey, R., Robb, L., 2008. Wave exposure indices from digital coastlines and the prediction of rocky shore community structure. *Marine Ecology Progress Series* 353, 1-12.
- Buschmann, A.H., Camus, C., Infante, J., Neori, A., Israel, Á., Hernández-González, M.C., Pereda, S.V., Gomez-Pinchetti, J.L., Golberg, A., Tadmor-Shalev, N., 2017. Seaweed production: overview of the global state of exploitation, farming and emerging research activity. *European Journal of Phycology* 52, 391-406.
- Cabioc'h, J., Floc'h, J.-Y., Le Toquin, A., Boudouresque, C.F., Meinesz, A., Verlaque, M., 2014. Algues des mers d'Europe. Delachaux et Niestlé, pp. 272.

- Camus, P., Mendez, F.J., Medina, R., Tomas, A., Izaguirre, C., 2013. High resolution downscaled ocean waves (DOW) reanalysis in coastal areas. *Coastal Engineering* 72, 56-68.
- Castric-Fey, A., Girard-Descatoire, A., L'Hardy-Halos, M.-T., Derrien-Courtel, S., 2001. La vie sous-marine en Bretagne: découverte des fonds rocheux. Biotope Editions, pp. 177.
- Cefali, M.E., Cebrian, E., Chappuis, E., Pinedo, S., Terradas, M., Mariani, S., Ballesteros, E., 2016. Life on the boundary: Environmental factors as drivers of habitat distribution in the littoral zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 172, 81-92.
- Chang, M.-H., Lien, R.-C., Yang, Y.J., Tang, T.Y., 2011. Nonlinear internal wave properties estimated with moored ADCP measurements. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 28, 802-815.
- Chapalain, G., Boucher, O., 2020. Caractérisation des vagues et des paramètres hydrodynamiques associés susceptibles de contrôler leur impact sur les algues à partir de mesures de pression sur l'estran de l'île Segal à la pointe Bretagne. Rapport du 6 janvier 2020. Laboratoire de Génie Côtier et Environnement (LGCE) Département Environnement et Risques Cerema Eau, Mer et Fleuves, pp. 21.
- Chapman, A.R.O., 1987. Population and community ecology of seaweeds, in: Blaxter, J.H.S., Southward, A.J. (Eds.), *Advances in marine biology*. Academic Press, pp. 1-161.
- Chapman, A.R.O., 1995. Functional ecology of furoid algae: twenty-three years of progress. *Phycologia* 34, 1-32.
- Chapperon, C., Volkenborn, N., Clavier, J., Séité, S., Seabra, R., Lima, F.P., 2016. Exposure to solar radiation drives organismal vulnerability to climate: Evidence from an intertidal limpet. *Journal of Thermal Biology* 57, 92-100.
- Chappuis, E., Terradas, M., Cefali, M.E., Mariani, S., Ballesteros, E., 2014. Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 147, 113-122.
- Choi, T.S., Kim, K.Y., 2004. Spatial pattern of intertidal macroalgal assemblages associated with tidal levels, in: Ang, P.O. (Ed.), *Asian Pacific Phycology in the 21st Century: Prospects and Challenges*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 49-56.
- Christie, H., Norderhaug, K.M., Fredriksen, S., 2009. Macrophytes as habitat for fauna. *Marine Ecology Progress Series* 396, 221-233.
- Christofoletti, R.A., Takahashi, C.K., Oliveira, D.N., Flores, A.A.V., 2010. Abundance of sedentary consumers and sessile organisms along the wave exposure gradient of subtropical rocky shores of the south-west Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91, 961-967.
- Chust, G., Galparsoro, I., Borja, Á., Franco, J., Uriarte, A., 2008. Coastal and estuarine habitat mapping, using LIDAR height and intensity and multi-spectral imagery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 633-643.
- Connan, S., 2004. Etude de la diversité spécifique des macroalgues de la Pointe de Bretagne et analyse des composés phénoliques des Phéophycées dominantes. University of Brest, 280 pp.

- Connan, S., Deslandes, E., Ar Gall, E., 2007. Influence of day–night and tidal cycles on phenol content and antioxidant capacity in three temperate intertidal brown seaweeds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 349, 359-369.
- Connan, S., Goulard, F., Stiger, V., Deslandes, E., Ar Gall, E., 2004. Interspecific and temporal variation in phlorotannin levels in an assemblage of brown algae, *Botanica Marina*, pp. 410-416.
- Conser, E., Shanks, A.L., 2019. Density of benthic macroalgae in the intertidal zone varies with surf zone hydrodynamics. *Phycologia* 58, 254-259.
- Contreras-Porcia, L., López-Cristoffanini, C., Meynard, A., Kumar, M., 2017. Tolerance pathways to desiccation stress in seaweeds, in: Kumar, M., Ralph, P. (Eds.), *Systems Biology of Marine Ecosystems*. Springer International Publishing, Cham, pp. 13-33.
- Coppejans, E., 1995. Flore algologique des côtes du Nord de la France et de la Belgique. *Jardin botanique national de Belgique, Meise*, pp. 453.
- Costello, M., 2001. European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. Paris: Muséum national d'histoire naturelle. pp. 463.
- Cousens, R., 1982. The Effect of Exposure to Wave Action on the Morphology and Pigmentation of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis in South-Eastern Canada, *Botanica Marina*, p. 191.
- Creis, E., Ar Gall, E., Potin, P., 2018. Ubiquitous phlorotannins prospects and perspectives, in: La Barre, S., Bates, S.S. (Eds.), *Blue Biotechnology: Production and Use of Marine Molecules*. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, pp. 67-116.
- Crouan, P.-L., Crouan, H.-M., 1867. Florule du Finistère. J. B. et A. Lefournier, Brest, pp. 262.
- D'Amours, O., Scheibling, R.E., 2007. Effect of wave exposure on morphology, attachment strength and survival of the invasive green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351, 129-142.
- Dahlhoff, E.P., 2004. Biochemical indicators of stress and metabolism: applications for marine ecological studies. *Annual Review of Physiology* 66, 183-207.
- Dalby, D.H., Cowell, E.B., Syrratt, W.J., Crothers, J.H., 1978. An exposure scale for marine shores in western Norway. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 58, 975-996.
- Daly, M., Mathieson, A., 1977. The effects of sand movement on intertidal seaweeds and selected invertebrates at Bound Rock, New Hampshire, USA. *Marine Biology* 43, 45-55.
- Davidson, I.C., Crook, A.C., Barnes, D.K.A., 2004. Quantifying spatial patterns of intertidal biodiversity: is movement important? *Marine Ecology* 25, 15-34.
- Davies, A.J., Johnson, M.P., Maggs, C.A., 2007. Limpet grazing and loss of *Ascophyllum nodosum* canopies on decadal time scales. *Marine Ecology Progress Series* 339, 131-141.

- Dayton, P.K., 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41, 351-389.
- De Bettignies, T., Wernberg, T., Lavery, P.S., Vanderklift, M.A., Gunson, J.R., Symonds, G., Collier, N., 2015. Phenological decoupling of mortality from wave forcing in kelp beds. *Ecology* 96, 850-861.
- De Paula, E.J., de Oliveira, E.C., 1982. Wave exposure and ecotypical differentiation in *Sargassum cymosum* (Phaeophyta—Fucales). *Phycologia* 21, 145-153.
- De Reviere, B., 2002. *Biologie et phylogénie des algues*. Belin, Paris, pp. 352.
- Delongueville, C., Scaillet, R., 2013. *Curveulima dautzenbergi* (Pallary, 1900) en Bretagne (France) Extension de l'aire de distribution. *Xenophora* 142, 22-26.
- Den Hartog, J., 1976. Notes on the little known sea anemone *Cataphellia brodricii* and on the closely allied *Hormathia coronata* and *Paraphellia expansa* (Actiniaria, Hormathiidae). *Netherlands Journal of Zoology* 27, 237-244a.
- Denny, M., 2014. *Biology and the mechanics of the wave-swept environment*. Princeton University Press, pp. 329.
- Denny, M., Gaylord, B., 2002. The mechanics of wave-swept algae. *Journal of Experimental Biology* 205, 1355-1362.
- Denny, M.W., 2006. Ocean waves, nearshore ecology, and natural selection. *Aquatic Ecology* 40, 439-461.
- Denny, M.W., Blanchette, C.A., 2000. Hydrodynamics, shell shape, behavior and survivorship in the owl limpet *Lottia gigantea*. *Journal of Experimental Biology* 203, 2623.
- Denny, M.W., Wethey, D.S., 2001. Physical processes that generate patterns in marine communities, in: Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E. (Eds.), *Marine Community Ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, pp. 3-37.
- Derrien-Courtél, S., 2008. L'étude des peuplements subtidaux rocheux (flore et faune) du littoral breton permet-elle de contribuer à l'évaluation de la qualité écologique du littoral et d'en mesurer les changements dans le temps ? *Museum National d'Histoire Naturelle*, 252 pp.
- Díaz-Tapia, P., Bárbara, I., Díez, I., 2013. Multi-scale spatial variability in intertidal benthic assemblages: Differences between sand-free and sand-covered rocky habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 133, 97-108.
- Díaz Tapia, P., 2013. *Estudio ficológico de los hábitats rocoso-arenosos del Atlántico peninsular*. Universidade da Coruña, 605 pp.
- Dinter, W.P., 2001. *Biogeography of the OSPAR maritime area*. Bonn, Germany: Federal Agency for Nature Conservation, 167.
- Dixon, P.S., Irvine, L.M., 1977. *Seaweeds of the British Isles: Rhodophyta*, pt. 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. British Museum (Natural History), London, pp. 252.

- Dizerbo, A.-H., 1982. Algologues de Bretagne. Penn ar Bed 108/109, 3-5.
- Dizerbo, A.H., Herpe, E., 2007. Liste et répartition des algues marines des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, Iles Anglo-Normandes incluses. Editions Scientifiques Anaximandre, pp. 315.
- Doty, M., S., 1971. Measurement of water movement in reference to benthic algal growth, *Botanica Marina*, 32-35.
- Dray, S., Dufour, A.-B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* 22, 1-20.
- Dring, M.J., Brown, F.A., 1982. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: A renewed search for physiological causes of zonation. *Marine Ecology Progress Series* 8, 301-308.
- Droual, G., Le Garrec, V., Cabelguen, J., Gélinaud, G., Grall, J., 2017. The spread goes on: the non-indigenous species *Grandidierella japonica* Stephensen, 1938 (Amphipoda: Aoridae) has reached Brittany (Gulf of Morbihan). *An aod - les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin* V, 21-29.
- Druehl, L.D., Green, J.M., 1982. Vertical distribution of intertidal seaweeds as related to patterns of submersion and emersion. *Marine ecology progress series*. Oldendorf 9, 163-170.
- Dudgeon, S.R., Johnson, A.S., 1992. Thick vs. thin: thallus morphology and tissue mechanics influence differential drag and dislodgement of two co-dominant seaweeds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 165, 23-43.
- Ekeboom, J., Laihonen, P., Suominen, T., 2003. A GIS-based step-wise procedure for assessing physical exposure in fragmented archipelagos. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 887-898.
- Eriksson, B.K., Rubach, A., Hillebrand, H., 2007. Dominance by a canopy forming seaweed modifies resource and consumer control of bloom-forming macroalgae. *Oikos* 116, 1211-1219.
- Evans, S.N., Abdo, D.A., 2010. A cost-effective technique for measuring relative water movement for studies of benthic organisms. *Marine and Freshwater Research* 61, 1327-1335.
- Feare, C.J., Summers, R.W., 1985. Birds as predators on rocky shores, in: Moore, P.G., Seed, R. (Eds.), *The ecology of Rocky Coasts*. Hodder & Stoughton, London, pp. 149-164.
- Feldmann, J., 1954. Inventaire de la flore marine de Roscoff. Algues, champignons, lichens et spermatophytes. *Travaux Station Biologique Roscoff Serie 2, Roscoff supplément 6*, pp. 152.
- Feldmann, J., Magne, F., 1961. Additions à l'inventaire de la flore marine de Roscoff: algues, champignons, lichens. *Editions Station Biologique de Roscoff*, pp. 28.
- Fernández, C., 2016. Current status and multidecadal biogeographical changes in rocky intertidal algal assemblages: The northern Spanish coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 171, 35-40.

- Figurski, J.D., Malone, D., Lacy, J.R., Denny, M., 2011. An inexpensive instrument for measuring wave exposure and water velocity. *Limnology and Oceanography: Methods* 9, 204-214.
- Floc'h, J.-Y., 1970. Cartographie de la végétation marine dans l'archipel de Molène (Finistère). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 34, 89-120.
- Floc'h, J.-Y., Diouris, M., 1980. Initial effects of Amoco Cadiz oil on intertidal algae. *Ambio* 9, 284-286.
- Floc'h, J.-Y., 1964. Distribution verticale et écologie des algues marines sur les côtes bretonnes. *Penn Ar Bed* 4, 182-190.
- Focht, R.C., Shima, J.S., 2019. Acceleration loggers reveal fine-scale heterogeneity in wave exposure along an open coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 106507.
- Foster, B.A., 1971. Desiccation as a factor in the intertidal zonation of barnacles. *Marine Biology* 8, 12-29.
- Fowler-Walker, M.J., Wernberg, T., Connell, S.D., 2006. Differences in kelp morphology between wave sheltered and exposed localities: morphologically plastic or fixed traits? *Marine Biology* 148, 755-767.
- Fuji, A., 1988. Measuring wave force on a rocky intertidal shore. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University* 39, 257-264.
- Gallon, R.K., Robuchon, M., Leroy, B., Le Gall, L., Valero, M., Feunteun, E., 2014. Twenty years of observed and predicted changes in subtidal red seaweed assemblages along a biogeographical transition zone: inferring potential causes from environmental data. *Journal of Biogeography* 41, 2293-2306.
- Gaspar, R., Pereira, L., Neto, J.M., 2017. Intertidal zonation and latitudinal gradients on macroalgal assemblages: Species, functional groups and thallus morphology approaches. *Ecological Indicators* 81, 90-103.
- Gattuso, J.-P., Gentili, B., Duarte, C.M., Kleypas, J., Middelburg, J.J., Antoine, D., 2006. Light availability in the coastal ocean: impact on the distribution of benthic photosynthetic organisms and their contribution to primary production. *Biogeosciences* 3, 489–513.
- Gaylord, B., 1999. Detailing agents of physical disturbance: wave-induced velocities and accelerations on a rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 239, 85-124.
- Gaylord, B., 2000. Biological implications of surf-zone flow complexity. *Limnology and Oceanography* 45, 174-188.
- Gaylord, B., Blanchette, C.A., Denny, M.W., 1994. Mechanical consequences of size in wave-swept algae. *Ecological Monographs* 64, 287-313.
- Gee, J., Warwick, R., 1994. Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 141-150.

- Gemelli, F., Johnson, C.R., Wright, J.T., 2019. Gastropod communities associated with different morphologies of the intertidal seaweed *Hormosira banksii*. *Marine and Freshwater Research* 70, 280-291.
- Gerard, V.A., 1987. Hydrodynamic streamlining of *Laminaria saccharina* Lamour. in response to mechanical stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 107, 237-244.
- Gilman, S.E., Harley, C.D.G., Strickland, D.C., Vanderstraeten, O., O'Donnell, M.J., Helmuth, B., 2006. Evaluation of effective shore level as a method of characterizing intertidal wave exposure regimes. *Limnology and Oceanography: Methods* 4, 448-457.
- Golléty, C., 2008. Fonctionnement (métabolisme et réseau trophique) d'un système intertidal rocheux abrité, la zone à *Ascophyllum nodosum*, relation avec la biodiversité algale et animale. Paris 6, 170 pp.
- Golléty, C., Migné, A., Davoult, D., 2008. Benthic metabolism on a sheltered rocky shore: role of the canopy in the carbon budget. *Journal of Phycology* 44, 1146-1153.
- Golléty, C., Thiebaut, E., Davoult, D., 2011. Characteristics of the *Ascophyllum nodosum* stands and their associated diversity along the coast of Brittany, France. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91, 569-577.
- Gonçalves, M., Martinho, P., Guedes Soares, C., 2014. Wave energy conditions in the western French coast. *Renewable Energy* 62, 155-163.
- Gorman, D., Bajjouk, T., Populus, J., Vasquez, M., Ehrhold, A., 2013. Modeling kelp forest distribution and biomass along temperate rocky coastlines. *Marine Biology* 160, 309-325.
- Grall, J., 2002. Biodiversité spécifique et fonctionnelle du maërl : réponses à la variabilité de l'environnement côtier. University of Brest, 302 pp.
- Grall, J., Maguer, M., Le Duff, M., Le Garrec, V., 2014. Résultats suivi stationnel, Contrat UBO – Ifremer 2013 5210103. Rapport final 2013, pp. 99.
- Grall, J., Serre-Arnoldy, D., Serre, S., Quillien, N., 2015. Première signalisation du nudibranche aeolien *Spurilla neapolitana* en mer d'Iroise (Bretagne ouest). *An aod - les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin IV*, 29-33.
- Grenager, B., Baardseth, E., 1965. A two-stage sampling method of estimating seaweed quantities, *Proceedings of the 5th International Seaweed Symposium*, pp. 129-135.
- Guillou, N., Chapalain, G., 2015. Numerical modelling of nearshore wave energy resource in the Sea of Iroise. *Renewable Energy* 83, 942-953.
- Guillou, N., Thiébot, J., 2016. The impact of seabed rock roughness on tidal stream power extraction. *Energy* 112, 762-773.
- Guinda, X., Juanes, J.A., Puente, A., 2014. The Quality of Rocky Bottoms index (CFR): A validated method for the assessment of macroalgae according to the European Water Framework Directive. *Marine Environmental Research* 102, 3-10.

- Guiry, M.D., Guiry, G.M., 2020. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 23 January 2020.
- Hamylton, S., 2011. The use of remote sensing and linear wave theory to model local wave energy around Alphonse Atoll, Seychelles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 95, 349-358.
- Harley, C.D.G., 2003. Abiotic Stress and Herbivory Interact to Set Range Limits across a Two-Dimensional Stress Gradient. *Ecology* 84, 1477-1488.
- Harley, C.D.G., Helmuth, B.S.T., 2003. Local- and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. *Limnology and Oceanography* 48, 1498-1508.
- Hart, A.M., Lasi, F.E., Glenn, E.P., 2002. SLODS™: slow dissolving standards for water flow measurements. *Aquacultural Engineering* 25, 239-252.
- Hawkins, S., Watson, D., Hill, A., Harding, S., Kyriakides, M., Hutchinson, S., Norton, T., 1989. A comparison of feeding mechanisms in microphagous, herbivorous, intertidal, prosobranchs in relation to resource partitioning. *Journal of Molluscan Studies* 55, 151-165.
- Hawkins, S.J., Bohn, K., Firth, L.B., Williams, G.A., 2019a. Interactions in the marine benthos. Cambridge University Press, pp. 520.
- Hawkins, S.J., Hartnoll, R.G., 1983. Changes in a rocky shore community: An evaluation of monitoring. *Marine Environmental Research* 9, 131-181.
- Hawkins, S.J., Hartnoll, R.G., 1985. Factors determining the upper limits of intertidal canopy-forming algae. *Marine Ecology Progress Series* 20, 265-271.
- Hawkins, S.J., Pack, K.E., Firth, L.B., Mieszkowska, N., Evans, A.J., Martins, G.M., Åberg, P., Adams, L.C., Arenas, F., Boaventura, D.M., Bohn, K., Borges, C.D.G., Castro, J.J., Coleman, R.A., Crowe, T.P., Cruz, T., Davies, M.S., Epstein, G., Faria, J., Ferreira, J.G., Frost, N.J., Griffin, J.N., Hanley, M.E., Herbert, R.J.H., Hyder, K., Johnson, M.P., Lima, F.P., Masterson-Algar, P., Moore, P.J., Moschella, P.S., Notman, G.M., Pannacciulli, F.G., Ribeiro, P.A., Santos, A.M., Silva, A.C.F., Skov, M.W., Sugden, H., Vale, M., Wangkulangkul, K., Wort, E.J.G., Thompson, R.C., Hartnoll, R.G., Burrows, M.T., Jenkins, S.R., 2019b. The Intertidal Zone of the North-East Atlantic Region: Pattern and Process, in: Williams, G.A., Bohn, K., Firth, L.B., Hawkins, S.J. (Eds.), *Interactions in the Marine Benthos: Global Patterns and Processes*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 7-46.
- Hayward, P.J., Ryland, J.S., 2014. *Handbook of the marine fauna of North-West Europe*, 1 ed. Oxford University Press, pp. 800.
- Heaven, C.S., Scrosati, R.A., 2008. Benthic community composition across gradients of intertidal elevation, wave exposure, and ice scour in Atlantic Canada. *Marine Ecology Progress Series* 369, 13-23.
- Helmuth, B., Denny, M.W., 2003. Predicting wave exposure in the rocky intertidal zone: Do bigger waves always lead to larger forces? *Limnology and Oceanography* 48, 1338-1345.
- Helmuth, B.S.T., Hofmann, G.E., 2001. Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *The Biological Bulletin* 201, 374-384.

- Hepburn, C., D., Holborow, J., D., Wing, S., R., Frew, R., D., Hurd, C., L., 2007. Exposure to waves enhances the growth rate and nitrogen status of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. Marine Ecology Progress Series 339, 99-108.
- Hill, N.A., Pepper, A.R., Puotinen, M.L., Hughes, M.G., Edgar, G.J., Barrett, N.S., Stuart-Smith, R.D., Leaper, R., 2010. Quantifying wave exposure in shallow temperate reef systems applicability of fetch models for predicting algal biodiversity. Marine Ecology Progress Series 417, 83-95.
- Himmelman, J.H., Nédélec, H., 1990. Urchin foraging and algal survival strategies in intensely grazed communities in eastern Canada. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47, 1011-1026.
- Hiscock, K., 1996. Marine nature conservation review: rationale and methods. Joint Nature Conservation Committee, pp. 167.
- Hobday, A., 1995. Body-size variation exhibited by an intertidal limpet: Influence of wave exposure, tidal height and migratory behavior. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 189, 29-45.
- Holthuijsen, L.H., 2010. Waves in oceanic and coastal waters. Cambridge University Press, pp. 387.
- Holthuijsen, L.H., Herbers, T.H.C., 1986. Statistics of breaking waves observed as whitecaps in the open sea. Journal of Physical Oceanography 16, 290-297.
- Howes, D., Harper, J., Owens, E., 1994. Physical shore-zone mapping system for British Columbia. Report prepared by Environmental Emergency Services, Ministry of Environment (Victoria, BC), Coastal and Ocean Resources Inc.(Sidney, BC), and Owens Coastal Consultants (Bainbridge, WA), 97 pp.
- Hurd, C.L., 2000. Water motion, marine macroalgal physiology, and production. Journal of Phycology 36, 453-472.
- Inman, D.L., Brush, B.M., 1973. The Coastal Challenge. Science 181, 20-32.
- IPCC, I.P.O.C.C., 2018. Special Report on Global Warming of 1.5 °C (SR15).
- Janjić, J., Gallagher, S., Dias, F., 2017. The future northeast atlantic wave energy potential under climate change, The Twenty-seventh (2017) International Ocean and Polar Engineering Conference, San Francisco, California, 25-30 June. International Society of Offshore and Polar Engineers, pp. 1-8.
- Jégou, C., 2011. Étude du genre *Cystoseira* des côtes bretonnes : taxinomie, écologie et caractérisation de substances naturelles, 327 pp.
- Jenkins, S.R., Hartnoll, R.G., 2001. Food supply, grazing activity and growth rate in the limpet *Patella vulgata* L.: a comparison between exposed and sheltered shores. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 258, 123-139.

- Jenkins, S.R., Hawkins, S., J., Norton, T., A., 1999a. Direct and indirect effects of a macroalgal canopy and limpet grazing in structuring a sheltered inter-tidal community. *Marine Ecology Progress Series* 188, 81-92.
- Jenkins, S.R., Hawkins, S.J., Norton, T.A., 1999b. Interaction between a fucoid canopy and limpet grazing in structuring a low shore intertidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 233, 41-63.
- Jenkins, S.R., Moore, P., Burrows, M.T., Garbary, D.J., Hawkins, S.J., Ingólfsson, A., Sebens, K.P., Snelgrove, P.V.R., Wethey, D.S., Woodin, S.A., 2008. Comparative ecology of North Atlantic shores: do differences in players matter for process? *Ecology* 89, S3-S23.
- Jensen, M.M., Denny, M.W., 2016. Life in an extreme environment: Characterizing wave-imposed forces in the rocky intertidal zone using high temporal resolution hydrodynamic measurements. *Limnology and Oceanography* 61, 1750-1761.
- Johnson, M.P., Hawkins, S.J., Hartnoll, R.G., Norton, T.A., 1998. The establishment of fucoid zonation on algal dominated rocky shores: Hypotheses derived from a simulation model. *Functional Ecology* 12, 259-269.
- Johnson, S.C., Scheibling, R.E., 1987. Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 37, 209-227.
- Jones, T., Gardner, J.P.A., Bell, J.J., 2015. Modelling the effect of wave forces on subtidal macroalgae: A spatial evaluation of predicted disturbance for two habitat-forming species. *Ecological Modelling* 313, 149-161.
- Jones, W.E., Demetropoulos, A., 1968. Exposure to wave action: Measurements of an important ecological parameter on rocky shores on Anglesey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 2, 46-63.
- Jonsson, P.R., Granhag, L., Moschella, P.S., Åberg, P., Hawkins, S.J., Thompson, R.C., 2006. Interactions between wave action and grazing control the distribution of intertidal macroalgae. *Ecology* 87, 1169-1178.
- Jueterbock, A., Tyberghein, L., Verbruggen, H., Coyer, J.A., Olsen, J.L., Hoarau, G., 2013. Climate change impact on seaweed meadow distribution in the North Atlantic rocky intertidal. *Ecology and Evolution* 3, 1356-1373.
- Karez, R., Engelbert, S., Sommer, U., 2000. Co-consumption and protective coating: two new proposed effects of epiphytes on their macroalgal hosts in mesograzers-epiphyte-host interactions. *Marine Ecology Progress Series* 205, 85-93.
- Karsten, U., Franklin, L.A., Lüning, K., Wiencke, C., 1998. Natural ultraviolet radiation and photosynthetically active radiation induce formation of mycosporine-like amino acids in the marine macroalga *Chondrus crispus* (Rhodophyta). *Planta* 205, 257-262.
- Keith, S.A., Kerswell, A.P., Connolly, S.R., 2014. Global diversity of marine macroalgae: environmental conditions explain less variation in the tropics. *Global ecology and biogeography* 23, 517-529.

- Kloareg, B., Quatrano, R., 1988. Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 26, 259-315.
- Knox, G.A., 2000. The ecology of seashores. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 567.
- Korpinen, S., Jormalainen, V., 2008. Grazing and nutrients reduce recruitment success of *Fucus vesiculosus* L. (Fucales: Phaeophyceae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 437-444.
- Krause-Jensen, D., Duarte, C.M., 2016. Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. *Nature Geoscience* 9, 737-742.
- Kregting, L., Blight, A.J., Elsäßer, B., Savidge, G., 2016. The influence of water motion on the growth rate of the kelp *Laminaria digitata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 478, 86-95.
- L'Hardy-Halos, M.-T., Castric-Fey, A., Girard-Descatoire, A., Lafargue, F., 1973. Recherches en scaphandre autonome sur le peuplement végétal du substrat rocheux: l'Archipel de Glénan. *Bulletin de la Société scientifique de Bretagne* 48, 103-128.
- Lalegerie, F., Gager, L., Stiger-Pouvreau, V., Connan, S., (*in press*). The stressful life of red and brown seaweeds on the temperate intertidal zone: effect of abiotic and biotic parameters on the physiology of macroalgae and content variability of particular metabolites, *Advances in Botanical Research*. Academic Press.
- Lalegerie, F., Lajili, S., Bedoux, G., Taupin, L., Stiger-Pouvreau, V., Connan, S., 2019. Photo-protective compounds in red macroalgae from Brittany: Considerable diversity in mycosporine-like amino acids (MAAs). *Marine Environmental Research* 147, 37-48.
- Le Bris, A., Perrot, T., Liabot, P.O., Daniel, C., Richier, S., 2019. Macroalgues intertidales : Approche sectorielle par télédétection. EQB macroalgues intertidales : apport de la télédétection pour la DCE/DCSMM pour un suivi sectoriel, Rapport final du CEVA à l'AFB. , pp. 79.
- Le Duff, M., Grall, J., Quiniou, L., 2009. First record of the gastropod *Fusinus rostratus* (Mollusca: Fasciolaridae) on the northern coast of Brittany (Western Channel, France). *Marine Biodiversity Records* 2.
- Le Hir, M., 2002. Les champs de blocs intertidaux à la pointe de Bretagne (France) : biodiversité, structure et dynamique de la macrofaune. University of Brest, 226 pp.
- Le Hir, M., Hily, C., 2005. Macrofaunal diversity and habitat structure in intertidal boulder fields. *Biodiversity & Conservation* 14, 233.
- Le Hir, P., Roberts, W., Cazaillet, O., Christie, M., Bassoullet, P., Bacher, C., 2000. Characterization of intertidal flat hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 20, 1433-1459.
- Le Penneec, G., Butlin, R.K., Jonsson, P.R., Larsson, A.I., Lindborg, J., Bergström, E., Westram, A.M., Johannesson, K., 2017. Adaptation to dislodgement risk on wave-swept rocky shores in the snail *Littorina saxatilis*. *PLOS One* 12, e0186901.

- Le Roux, A., 2005. Les patelles et la régression des algues brunes dans le Morbihan. *Penn ar Bed* 192, 1-22.
- Le Roux, A., 2018. Additions à la liste des espèces marines introduites dans le golfe du Morbihan. *Penn ar Bed* 230, 37-60.
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of statistical software* 25, 1-18.
- Leclerc, J.-C., 2013. Biodiversity, Trophic Structure and Functioning in *Laminaria hyperborea* forests and associated communities, among pristine and harvested areas in Brittany. *Paris 6*, 248 pp.
- Lee, R.E., 2008. *Phycology*, 4 ed. Cambridge University Press, pp. 547.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271-280.
- Lemesle, S., 2015. Bioindicateurs du milieu marin : utilisation des macroalgues comme outil d'évaluation de la qualité biologique des eaux marines : réponse à une problématique d'échouages d'algues. University of Caen, 377 pp.
- Léraud, I., Van Hove, P., 2019. Algues vertes, l'histoire interdite. *Delcourt*, pp. 160
- Levin, S.A., Paine, R.T., 1974. Disturbance, Patch Formation, and Community Structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71, 2744-2747.
- Lewis, J.R., 1964. *The Ecology of Rocky Shores*. English University Press, London, pp. 323.
- Lindgarth, M., Gamfeldt, L., 2005. Comparing categorical and continuous ecological analyses: effects of "wave exposure" on rocky shores. *Ecology* 86, 1346-1357.
- Little, C., Kitching, J.A., 1996. *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, USA, pp. 240.
- Littler, M.M., Martz, D.R., Littler, D.S., 1983. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. *Marine Ecology Progress Series* 11, 129-139.
- Louvard, L., Grateau, C., 2005. The Litto3D project, *Europe Oceans 2005*, pp. 1244-1251 Vol. 1242.
- Lubchenco, J., 1983. *Littorina* and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. *Ecology* 64, 1116-1123.
- Lubchenco, J., Gaines, S.D., 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 405-437.
- Lubchenco, J., Menge, B.A., 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecological Monographs* 48, 67-94.

- Lüning, K., 1990. *Seaweeds: their environment, biogeography, and ecophysiology*. John Wiley & Sons, pp. 527.
- Maggs, C., Hommersand, M.H., 1993. *Seaweeds of the British Isles. Volume 1 Rhodophyta, Part 3A Ceramiales*, pp. 444.
- Malavenda, S.V., Mitayev, M.V., Malavenda, S.S., Gerasimova, M.V., 2017. Fouling of coarse-clastic sediments with macrophytes depending on the rate of abrasion, Murmansk coast. *Doklady Earth Sciences* 474, 557-560.
- Mann, K., Lazier, J., 2006. *Dynamics of marine ecosystems*. Blackwell Publishing, pp. 496.
- Mann, K.H., 1973. Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science* 182, 975-981.
- Mann, K.H., 1982. *Ecology of coastal waters: a systems approach*. Univ. California Press, Berkeley, pp. 322.
- Marchinko, K.B., Palmer, A.R., 2003. Feeding in flow extremes: dependence of cirrus form on wave-exposure in four barnacle species. *Zoology* 106, 127-141.
- Martins, G.M., Harley, C.D.G., Faria, J., Vale, M., Hawkins, S.J., Neto, A.I., Arenas, F., 2019. Direct and indirect effects of climate change squeeze the local distribution of a habitat-forming seaweed. *Marine Ecology Progress Series* 626, 43-52.
- Martone, P.T., Denny, M.W., 2008. To break a coralline: mechanical constraints on the size and survival of a wave-swept seaweed. *Journal of Experimental Biology* 211, 3433-3441.
- Mathieson, A.C., Nienhuis, P.H., 1991. *Intertidal and littoral ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 564.
- McFadden, G.I., 2001. Primary and secondary endosymbiosis and the origin of plastids. *Journal of Phycology* 37, 951-959.
- McGuinness, K.A., Underwood, A.J., 1986. Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 104, 97-123.
- McQuaid, C.D., Branch, G.M., 1984. Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of faunal and floral biomass. *Marine Ecology Progress Series* 19, 145-151.
- Meager, J.J., Schlacher, T.A., Green, M., 2011. Topographic complexity and landscape temperature patterns create a dynamic habitat structure on a rocky intertidal shore. *Marine Ecology Progress Series* 428, 1-12.
- Menge, B.A., Branch, G.M., 2001. Rocky Intertidal Communities, in: Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E. (Eds.), *Marine Community Ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, pp. 221-251.
- Mettam, C., 1994. Intertidal zonation of animals and plants on rocky shores in the Bristol Channel and Severn Estuary—the northern shores. *Biological Journal of the Linnean Society* 51, 123-147.

- Michez, N., Thiébaud, É., Dubois, S., Le Gall, L., Dauvin, J.-C., Andersen, A., Baffreau, A., Bajjouk, T., Blanchet, H., Houbin, C., 2019. Typologie des habitats marins benthiques de la Manche, de la Mer du Nord et de l'Atlantique. [Rapport de recherche] UMS PatriNat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, pp. 52.
- Mieszowska, N., Burrows, M., Sugden, H., 2020. Impacts of climate change on intertidal habitats relevant to the coastal and marine environment around the UK. *MCCIP Science Review* 2020, 256-271.
- Mieszowska, N., Hawkins, S.J., Burrows, M.T., Kendall, M.A., 2007. Long-term changes in the geographic distribution and population structures of *Osilinus lineatus* (Gastropoda: Trochidae) in Britain and Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87, 537-545.
- Mieszowska, N., Milligan, G., Burrows, M.T., Freckleton, R., Spencer, M., 2013. Dynamic species distribution models from categorical survey data. *Journal of Animal Ecology* 82, 1215-1226.
- Mineur, F., Arenas, F., Assis, J., Davies, A.J., Engelen, A.H., Fernandes, F., Malta, E.-j., Thibaut, T., Van Nguyen, T., Vaz-Pinto, F., Vranken, S., Serrão, E.A., De Clerck, O., 2015. European seaweeds under pressure: Consequences for communities and ecosystem functioning. *Journal of Sea Research* 98, 91-108.
- Mineur, F., Le Roux, A., Stegenga, H., Verlaque, M., Maggs, C.A., 2012. Four new exotic red seaweeds on European shores. *Biological Invasions* 14, 1635-1641.
- Moore, P., Hawkins, S.J., Thompson, R.C., 2007. Role of biological habitat amelioration in altering the relative responses of congeneric species to climate change. *Marine Ecology Progress Series* 334, 11-19.
- Morris, R.L., Graham, T.D.J., Kelvin, J., Ghisalberti, M., Swearer, S.E., 2019. Kelp beds as coastal protection: wave attenuation of *Ecklonia radiata* in a shallow coastal bay. *Annals of Botany* 125, 235–246.
- Mouritsen, O.G., Mouritsen, J.D., 2013. Seaweeds: edible, available, and sustainable. University of Chicago Press, pp. 287.
- Munda, I.M., 1978. Survey of the benthic algal vegetation of the Dýrafjörður, Northwest Iceland. *Nova Hedwigia* 29, pp. 281-403.
- Munk, W.H., 1951. Origin and generation of waves, *Proceedings of the First Conference on Coastal Engineering*. Long Beach, California, pp. 1-4.
- Muus, B.J., 1968. A field method for measuring “exposure” by means of plaster balls. *Sarsia* 34, 61-68.
- Naylor, R.L., Williams, S.L., Strong, D.R., 2001. Aquaculture - A gateway for exotic species. *Science* 294, 1655-1656.
- Neiva, J., Serrão, E.A., Assis, J., Pearson, G.A., Coyer, J.A., Olsen, J.L., Hoarau, G., Valero, M., 2016. Climate Oscillations, Range Shifts and Phylogeographic Patterns of North Atlantic

- Fucaceae, in: Hu, Z.-M., Fraser, C. (Eds.), *Seaweed Phylogeography: Adaptation and Evolution of Seaweeds under Environmental Change*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 279-308.
- Neufeld, C.J., Palmer, A.R., 2008. Precisely proportioned: intertidal barnacles alter penis form to suit coastal wave action. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 1081-1087.
- Nicolas, J.P., Tréhin, L., 2018. *Algues des côtes bretonnes*. Yoran Embanner, Fouenant, pp. 214.
- Nishihara, G.N., Terada, R., 2010. Species richness of marine macrophytes is correlated to a wave exposure gradient. *Phycological Research* 58, 280-292.
- Notman, G.M., McGill, R.A., Hawkins, S.J., Burrows, M.T., 2016. Macroalgae contribute to the diet of *Patella vulgata* from contrasting conditions of latitude and wave exposure in the UK. *Marine Ecology Progress Series* 549, 113-123.
- O'Connor, N.E., Donohue, I., Crowe, T.P., Emmerson, M.C., 2011. Importance of consumers on exposed and sheltered rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 443, 65-75.
- O'Donnell, M.J., Denny, M.W., 2008. Hydrodynamic forces and surface topography: Centimeter-scale spatial variation in wave forces. *Limnology and Oceanography* 53, 579-588.
- Okamura, B., Partridge, J.C., 1999. Suspension feeding adaptations to extreme flow environments in a marine bryozoan. *The Biological Bulletin* 196, 205-215.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. Package 'vegan'. *Community ecology package*, version 2.
- Orfanidis, S., Panayotidis, P., Uglund, K., 2011. Ecological Evaluation Index continuous formula (EEI-c) application: a step forward for functional groups, the formula and reference condition values. 2011 12, 34.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100, 65-75.
- Paine, R.T., 1994. *Marine rocky shores and community ecology: an experimentalist's perspective*. International Ecology Institute, pp. 152.
- Paine, R.T., Levin, S.A., 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs* 51, 145-178.
- Palumbi, S.R., 1984. Measuring intertidal wave forces. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 81, 171-179.
- Palumbi, S.R., 1986. How body plans limit acclimation: responses of a demosponge to wave force. *Ecology* 67, 208-214.
- Pandey, V., Thiruchitrabalam, G., 2019. Spatial and temporal variability in the vertical distribution of gastropods on the rocky shores along the east coast of South Andaman Island, India. *Marine Biodiversity* 49, 633-645.

- Parker, J., D., Duffy, J.E., Orth, R., J., 2001. Plant species diversity and composition: experimental effects on marine epifaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 224, 55-67.
- Pavia, H., Cervin, G., Lindgren, A., Åberg, P., 1997. Effects of UV-B radiation and simulated herbivory on phlorotannins in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series* 157, 139-146.
- Petraitis, P.S., Fisher, J.A.D., Dudgeon, S., 2008. Rocky Intertidal Zone, in: Jørgensen, S.E., Fath, B.D. (Eds.), *Encyclopedia of Ecology*. Academic Press, Oxford, pp. 3107-3113.
- Petraitis, P.S., Rhile, E.C., Dudgeon, S., 2003. Survivorship of juvenile barnacles and mussels: spatial dependence and the origin of alternative communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 293, 217-236.
- Piriou, J.-Y., Youenou, G., Dreves, L., Chapron, V., 1987. Cartographie de la végétation marine côtière sur le littoral Bas-Léonard (Finistère Nord), Direction de l'environnement et des recherches océaniques, pp. 48.
- Pocklington, J.B., Jenkins, S.R., Bellgrove, A., Keough, M.J., O'Hara, T.D., Masterson-Algar, P.E., Hawkins, S.J., 2017. Disturbance alters ecosystem engineering by a canopy-forming alga. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98, 687-698.
- Ponce-Toledo, R.I., Deschamps, P., López-García, P., Zivanovic, Y., Benzerara, K., Moreira, D., 2017. An Early-Branching Freshwater Cyanobacterium at the Origin of Plastids. *Current Biology* 27, 386-391.
- Prathep, A., Lewmanomont, K., Buapet, P., 2009. Effects of wave exposure on population and reproductive phenology of an algal turf, *Gelidium pusillum* (Gelidales, Rhodophyta), Songkhla, Thailand. *Aquatic Botany* 90, 179-183.
- Pratt, M.C., Johnson, A.S., 2002. Strength, drag, and dislodgment of two competing intertidal algae from two wave exposures and four seasons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272, 71-101.
- Puente, A., Guinda, X., Juanes, J.A., Ramos, E., Echavarri-Erasun, B., De La Hoz, C.F., Degraer, S., Kerckhof, F., Bojanić, N., Rousou, M., Orav-Kotta, H., Kotta, J., Jourde, J., Pedrotti, M.L., Leclerc, J.-C., Simon, N., Bachelet, G., Lavesque, N., Arvanitidis, C., Pavloudi, C., Faulwetter, S., Crowe, T.P., Coughlan, J., Cecchi, L.B., Dal Bello, M., Magni, P., Como, S., Coppa, S., De Lucia, G.A., Rugins, T., Jankowska, E., Weslawski, J.M., Warzocha, J., Silva, T., Ribeiro, P., De Matos, V., Sousa-Pinto, I., Troncoso, J., Peleg, O., Rilov, G., Espinosa, F., Ruzafa, A.P., Frost, M., Hummel, H., Van Avesaath, P., 2016. The role of physical variables in biodiversity patterns of intertidal macroalgae along European coasts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 97, 549-560.
- Quillien, N., Nordström, M.C., Gauthier, O., Bonsdorff, E., Paulet, Y.-M., Grall, J., 2015. Effects of macroalgal accumulations on the variability in zoobenthos of high-energy macrotidal sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series* 522, 97-114.
- R Development Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, Available at : www.R-project.org.

- Raffaelli, D.G., Hawkins, S.J., 1999. Intertidal ecology, 2 ed, Dordrecht, pp. 356.
- Ramos, E., Díaz de Terán, J.R., Puente, A., Juanes, J.A., 2016a. The role of geomorphology in the distribution of intertidal rocky macroalgae in the NE Atlantic region. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 179, 90-98.
- Ramos, E., Puente, A., Juanes, J.A., 2016b. An ecological classification of rocky shores at a regional scale: a predictive tool for management of conservation values. *Marine Ecology* 37, 311-328.
- Ramos, E., Puente, A., Juanes, J.A., Neto, J.M., Pedersen, A., Bartsch, I., Scanlan, C., Wilkes, R., Van den Bergh, E., Ar Gall, E., Melo, R., 2014. Biological validation of physical coastal waters classification along the NE Atlantic region based on rocky macroalgae distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 147, 103-112.
- Rattray, A., Ierodiaconou, D., Womersley, T., 2015. Wave exposure as a predictor of benthic habitat distribution on high energy temperate reefs. *Frontiers in Marine Science* 2, 1-14.
- Reguero, B.G., Losada, I.J., Méndez, F.J., 2019. A recent increase in global wave power as a consequence of oceanic warming. *Nature communications* 10, 205-205.
- Reguero, B.G., Menéndez, M., Méndez, F.J., Mínguez, R., Losada, I.J., 2012. A Global Ocean Wave (GOW) calibrated reanalysis from 1948 onwards. *Coastal Engineering* 65, 38-55.
- Rinde, E., Storeid, S.-E., Bakkestuen, V., Bekkby, T., Erikstad, L., Longva, O., 2004. Modelling of some selected marine nature types and EUNIS classes. Two projects within the national programme for mapping and monitoring of biological diversity. NINA Oppdragsmelding 807, 1 - 33
- Roland, A., Ardhuin, F., 2014. On the developments of spectral wave models: numerics and parameterizations for the coastal ocean. *Ocean Dynamics* 64, 833-846.
- Ruuskanen, A., Bäck, S., 1999. Morphological variation of northern Baltic Sea *Fucus vesiculosus* L. *Ophelia* 50, 43-59.
- Schaal, G., 2009. Structure and functioning of food webs associated to littoral rocky ecosystems in contrasted ecological conditions : combined isotopic and biochemical approaches. Paris 6, 179.
- Schaal, G., Grall, J., 2015. Microscale aspects in the diet of the limpet *Patella vulgata* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 95, 1-8.
- Schaal, G., Leclerc, J.-C., Droual, G., Leroux, C., Riera, P., 2016. Biodiversity and trophic structure of invertebrate assemblages associated with understory red algae in a *Laminaria digitata* bed. *Marine Biology Research* 12, 513-523.
- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., 2011. Microscale variations of food web functioning within a rocky shore invertebrate community. *Marine biology* 158, 623-630.
- Schagerl, M., Möstl, M., 2011. Drought stress, rain and recovery of the intertidal seaweed *Fucus spiralis*. *Marine Biology* 158, 2471-2479.

- Schiel, D., R. , Lilley, S., A. , 2007. Gradients of disturbance to an algal canopy and the modification of an intertidal community. *Marine Ecology Progress Series* 339, 1-11.
- Schonbeck, M., Norton, T.A., 1978. Factors controlling the upper limits of furoid algae on the shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31, 303-313.
- Schonbeck, M.W., Norton, T.A., 1980. Factors controlling the lower limits of furoid algae on the shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 43, 131-150.
- Schwartz, M.L., 2005. *Encyclopedia of Coastal Science*. Springer, Dordrecht, the Netherlands, pp. 1213.
- Scrosati, R., Heaven, C., 2007. Spatial trends in community richness, diversity, and evenness across rocky intertidal environmental stress gradients in eastern Canada. *Marine Ecology Progress Series* 342, 1-14.
- Scrosati, R.A., 2017. Community-level facilitation by macroalgal foundation species peaks at an intermediate level of environmental stress. *Algae* 32, 41-46.
- Scrosati, R.A., van Genne, B., Heaven, C.S., Watt, C.A., 2011. Species richness and diversity in different functional groups across environmental stress gradients: a model for marine rocky shores. *Ecography* 34, 151-161.
- Seed, R., 1996. Patterns Of Biodiversity In The Macro-Invertebrate Fauna Associated With Mussel Patches On Rocky Shores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76, 203-210.
- Seers, B., 2018. fetchR: Calculate Wind Fetch. R package version 2.1-1.
- Shanks, A.L., Morgan, S.G., MacMahan, J., Reniers, A.J.H.M., 2010. Surf zone physical and morphological regime as determinants of temporal and spatial variation in larval recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392, 140-150.
- Shanks, A.L., Morgan, S.G., MacMahan, J., Reniers, A.J.H.M., 2017a. Alongshore variation in barnacle populations is determined by surf zone hydrodynamics. *Ecological Monographs* 87, 508-532.
- Shanks, A.L., Sheesley, P., Johnson, L., 2017b. Phytoplankton subsidies to the inter-tidal zone are strongly affected by surf-zone hydrodynamics. *Marine Ecology* 38, e12441.
- Silberfeld, T., Rousseau, F., de Reviers, B., 2014. An updated classification of brown algae (Ochrophyta, Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie* 35, 117-156.
- Silva, A.C., Silva, I.C., Hawkins, S.J., Boaventura, D.M., Thompson, R.C., 2010. Cheliped morphological variation of the intertidal crab *Eriphia verrucosa* across shores of differing exposure to wave action. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 391, 84-91.
- Simenstad, C.A., Estes, J.A., Kenyon, K.W., 1978. Aleuts, Sea Otters, and Alternate Stable-State Communities. *Science* 200, 403.

- Simon, C., Ar Gall, E., Levavasseur, G., Deslandes, E., 1999. Effects of Short-Term Variations of Salinity and Temperature on the Photosynthetic Response of the Red Alga *Grateloupia doryphora* from Brittany (France), *Botanica Marina*, pp. 437.
- Smith, J., Sherlock, A., Resio, D., 2001. STWAVE: Steady-State Spectral Wave Model, User's Guide for STWAVE Version 3.0, ERDC. CHL SR-01-01: US Army Engineer Research and Development Center, Vicksburg.
- Snickars, M., Gullström, M., Sundblad, G., Bergström, U., Downie, A.L., Lindegarth, M., Mattila, J., 2014. Species–environment relationships and potential for distribution modelling in coastal waters. *Journal of Sea Research* 85, 116-125.
- Somero, G.N., 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integrative and Comparative Biology* 42, 780-789.
- Soo, R.M., Hemp, J., Parks, D.H., Fischer, W.W., Hugenholtz, P., 2017. On the origins of oxygenic photosynthesis and aerobic respiration in Cyanobacteria. *Science* 355, 1436-1440.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57, 573-583.
- Stachowicz, J.J., 2001. Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities: Positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *BioScience* 51, 235-246.
- Stagnol, D., Renaud, M., Davoult, D., 2013. Effects of commercial harvesting of intertidal macroalgae on ecosystem biodiversity and functioning. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 130, 99-110.
- Starko, S., Martone, P.T., 2016. Evidence of an evolutionary-developmental trade-off between drag avoidance and tolerance strategies in wave-swept intertidal kelps (Laminariales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 52, 54-63.
- Steneck, R.S., Dethier, M.N., 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69, 476-498.
- Stephenson, T., Stephenson, A., 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal of Ecology*, 289-305.
- Stevens, C.L., Taylor, D.I., Delaux, S., Smith, M.J., Schiel, D.R., 2008. Characterisation of wave-influenced macroalgal propagule settlement. *Journal of Marine Systems* 74, 96-107.
- Stiger, V., Payri, C.E., 1999. Spatial and Seasonal Variations in the Biological Characteristics of Two Invasive Brown Algae, *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh and *Sargassum mangarevense* (Grunow) Setchell (Sargassaceae, Fucales) Spreading on the Reefs of Tahiti (French Polynesia), *Botanica Marina*, pp. 295.
- Suanez, S., Stéphan, P., Floc'h, F., Autret, R., Fichaut, B., Blaise, E., Houron, J., Ammann, J., Grandjean, P., Accensi, M., 2019. Fifteen years of hydrodynamic forcing and morphological

changes leading to breaching of a gravel spit, Sillon de Talbert (Brittany). *Géomorphologie: relief, processus, environnement* 24, 403-428.

Sundblad, G., Bekkby, T., Isæus, M., Nikolopoulos, A., Norderhaug, K.M., Rinde, E., 2014. Comparing the ecological relevance of four wave exposure models. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 140, 7-13.

Svendsen, I.A., 2006. Introduction to nearshore hydrodynamics. *Advanced Series on Ocean Engineering*, 24, World Scientific. pp. 722.

Tagliarolo, M., Clavier, J., Chauvaud, L., Grall, J., 2013. Carbon emission associated with respiration and calcification of nine gastropod species from the intertidal rocky shore of Western Europe. *Marine Biology* 160, 2891-2901.

Taylor, D., Delaux, S., Stevens, C., Nokes, R., Schiel, D., 2010. Settlement rates of macroalgal algal propagules: Cross-species comparisons in a turbulent environment. *Limnology and Oceanography* 55, 66-76.

Taylor, D.I., Schiel, D.R., 2003. Wave-related mortality in zygotes of habitat-forming algae from different exposures in southern New Zealand: the importance of 'stickability'. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 290, 229-245.

Tessier, B., 2012. Stratigraphy of tide-dominated estuaries, in: Davis Jr, R.A., Dalrymple, R.W. (Eds.), *Principles of Tidal Sedimentology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 109-128.

Thomas, M.L.H., 1983. Marine and coastal systems of the Quoddy Region, New Brunswick. *Dept. of Fisheries and Oceans*, pp. 306.

Thomas, M.L.H., 1986. A physically derived exposure index for marine shorelines. *Ophelia* 25, 1-13.

Topinka, J., Tucker, L., Korjeff, W., 1981. The Distribution of Furoid Macroalgal Biomass Along Central Coastal Maine, *Botanica Marina*, pp. 311.

Uhl, F., Bartsch, I., Oppelt, N., 2016. Submerged kelp detection with hyperspectral data. *Remote Sensing* 8, 487.

Underwood, A.J., 1981. Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: Patterns of vertical distribution and seasonal changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 51, 57-85.

Underwood, A.J., Denley, E.J., 1984. Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shore, in: Strong Jr, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., A.B., T. (Eds.), *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, pp. 151-180.

Underwood, A.J., Jernakoff, P., 1984. The effects of tidal height, wave-exposure, seasonality and rock-pools on grazing and the distribution of intertidal macroalgae in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 75, 71-96.

Utter, B., Denny, M., 1996. Wave-induced forces on the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Agardh): field test of a computational model. *The Journal of Experimental Biology* 199, 2645.

- Valdivia, N., Scrosati, R.A., Molis, M., Knox, A.S., 2011. Variation in Community Structure across Vertical Intertidal Stress Gradients: How Does It Compare with Horizontal Variation at Different Scales? PLOS One 6, e24062.
- Van Alstyne, K.L., 1988. Herbivore Grazing Increases Polyphenolic Defenses in the Intertidal Brown Alga *Fucus distichus*. Ecology 69, 655-663.
- Van Putte, N., Temmerman, S., Verreydt, G., Seuntjens, P., Maris, T., Heyndrickx, M., Boone, M., Joris, I., Meire, P., 2019. Groundwater dynamics in a restored tidal marsh are limited by historical soil compaction. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 10.1016/j.ecss.2019.1002.1006.
- Varing, A., Filipot, J.-F., Roeber, V., Leckler, F., Duarte, R., Michard, B., Delpey, M., 2017. Phase-resolving wave modeling for the wave characterization of coastal and nearshore Marine Renewable Energy sites. Proceedings of the 12th European Wave and Tidal Energy Conference 911, 1-8.
- Vaselli, S., Bertocci, I., Maggi, E., Benedetti-Cecchi, L., 2008. Assessing the consequences of sea level rise: effects of changes in the slope of the substratum on sessile assemblages of rocky seashores. Marine Ecology Progress Series 368, 9-22.
- Want, A., Beharie, R.A., Bell, M.C., Side, J.C., 2014. Baselines and monitoring methods for detecting impacts of hydrodynamic energy extraction on intertidal communities of rocky shores, in: Shields, M.A., Payne, A.I.L. (Eds.), Marine renewable energy technology and environmental interactions. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 21-38.
- Watt, C.A., Scrosati, R.A., 2013. Bioengineer effects on understory species richness, diversity, and composition change along an environmental stress gradient: Experimental and mensurative evidence. Estuarine, Coastal and Shelf Science 123, 10-18.
- Wei, T., Simko, V., 2017. R package "corrplot": Visualization of a Correlation Matrix.
- Wells, E., Wilkinson, M., Wood, P., Scanlan, C., 2007. The use of macroalgal species richness and composition on intertidal rocky seashores in the assessment of ecological quality under the European Water Framework Directive. Marine Pollution Bulletin 55, 151-161.
- Witman, J.D., Roy, K., 2009. Marine macroecology. University of Chicago Press, pp. 417.
- Wolcott, B.D., 2007. Mechanical size limitation and life-history strategy of an intertidal seaweed. Marine Ecology Progress Series 338, 1-10.
- Wollast, R., 1991. The coastal organic carbon cycle; fluxes, sources, and sinks, in: Mantoura, R., Martin, J.-M., Wollast, R. (Eds.), Ocean Margin Processes in Global Change. Wiley & Sons, Chichester, UK, pp. 365-381.
- Woodroffe, C.D., 2002. Coasts: form, process and evolution. Cambridge University Press, pp. 640.
- Wright, J., Colling, A., Park, D., 1999. Waves, tides, and shallow-water processes. Gulf Professional Publishing, pp. 227.

Wulff, J.L., 2006. Ecological interactions of marine sponges. *Canadian Journal of Zoology* 84, 146-166.

Yates, J.L., Peckol, P., 1993. Effects of nutrient availability and herbivory on polyphenolics in the seaweed *Fucus vesiculosus*. *Ecology* 74, 1757-1766.

Zacharias, M.A., Roff, J.C., 2001. Explanations of patterns of intertidal diversity at regional scales. *Journal of Biogeography* 28, 471-483.

Zaneveld, J.S., 1969. Factors controlling the delimitation of littoral benthic marine algal zonation. *American Zoologist* 9, 367-391.

Zardi, G.I., Nicastro, K.R., Canovas, F., Ferreira Costa, J., Serrão, E.A., Pearson, G.A., 2011. Adaptive traits are maintained on steep selective gradients despite gene flow and hybridization in the intertidal zone. *PLOS One* 6, e19402.

Exsiccata

Crouan, P.L., Crouan, H.M., 1852. *Algues marines du Finistère*.

Annexe A Présentation des sondes Mini-Diver

Caractéristiques des sondes Mini-Diver

Les sondes Mini-Diver sont à l'origine utilisées pour surveiller le niveau dans des réserves d'eau, puits et nappes souterraines. Nous détournons ici leur usage pour qu'elles nous donnent la hauteur de vagues sur la zone intertidale (proxy de l'hydrodynamisme). Ces sondes ont été choisies pour des études sur les estrans rocheux à dominance macroalgale car elles présentent de nombreuses qualités autorisant un déploiement dans ces milieux extrêmes. Elles montrent une bonne résistance aux chocs, tout en restant discrètes et faciles à attacher sur le substrat. La capacité de mesure est de 24000 mesures (24000 mesures de température et 24000 de pression). Deux types de sondes Mini-Diver sont utilisés lors de l'échantillonnage physique : les DI502 et DI505. Leurs caractéristiques sont résumées dans le Tableau 1.

Les sondes mesurent l'horodatage, la pression et la température. Ces sondes sont en acier inoxydable et ont pour format 90 mm de long, 22 mm de large pour un poids de 55 g.



Tableau 1 : Caractéristiques des deux modèles de Mini-Diver. Profondeur maximale, intervalle de température, précision et résolution de la pression (P) et de la température (T°)

Model	DI502	DI505	Unit
P Range	20	50	meter
P Accuracy	±1.0	±2.5	cmH2O
P Resolution	0.4	1.0	cmH2O
T° Range	-20 → +80		°C
T° Accuracy	±0.1		°C
T° Resolution	0.01		°C

Plusieurs informations sont gravées sur la sonde :




Il est important de noter le numéro de série de la sonde lors du déploiement sur le terrain.



Bien débuter

- 1) Télécharger le logiciel Diver-Office sur <https://diver-water-level-logger.com/software/diver-office.html> et l'installer.
- 2) Connecter le lecteur USB pour l'installation des drivers.
- 3) Démarrer le logiciel Diver-Office et créer un projet pour débuter.
- 4) Dévisser la base de la sonde pour l'insérer sur le lecteur.



- 5) Cliquer sur **Diver**  pour ouvrir une fenêtre résumant les caractéristiques de la sonde connectée :
 - le statut (ARRÊTÉ, DÉMARRAGE DIFFÉRÉ, DÉMARRÉ),
 - le numéro de série,
 - les dates de démarrage et d'arrêt de la sonde,
 - le nombre de données prises,
 - la batterie restante.

Programmation des sondes Mini-Diver

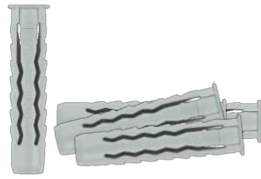
- 1) Connecter la sonde au lecteur USB et lancer Diver-Office.
- 2) Cliquer sur **Diver**  pour ouvrir une fenêtre résumant les caractéristiques de la sonde connectée.
- 3) Modifier l'intervalle d'enregistrement : 25 s pour enregistrer pendant environ une semaine, 1 s pour enregistrer pendant une marée, etc.
- 4) Cliquer sur Programmer 

Déploiement des sondes

Matériel nécessaire :



Vis 5 × 50 mm



Chevilles plastique
ø 6 × 30 mm



Embase plastique
largeur 9 mm



Colson 9 × 80 mm



Perceuse et
foret ø 6 mm



Visseuse



Marteau



Pince Colson



Tenaille (éventuellement)

- 1) Deux trous distants de 5 – 6 cm sont percés dans le substrat (de préférence camouflé parmi les algues).
- 2) Deux chevilles plastiques y sont placées.
- 3) Une embase pour collier Colson est vissée sur l'une des chevilles.
- 4) La base de la sonde est vissée sur l'autre cheville.
- 5) La tête de la sonde est attachée à l'embase avec un collier de serrage plastique (Colson), serré grâce à une pince Colson.

NB : il est important de noter le numéro de série de la sonde et à quel endroit chaque sonde est placée (point GPS + photographies de repérage) pour faciliter la récupération et le traitement des données.

Récupération des sondes

Matériel nécessaire :



Visseuse





Tenaille

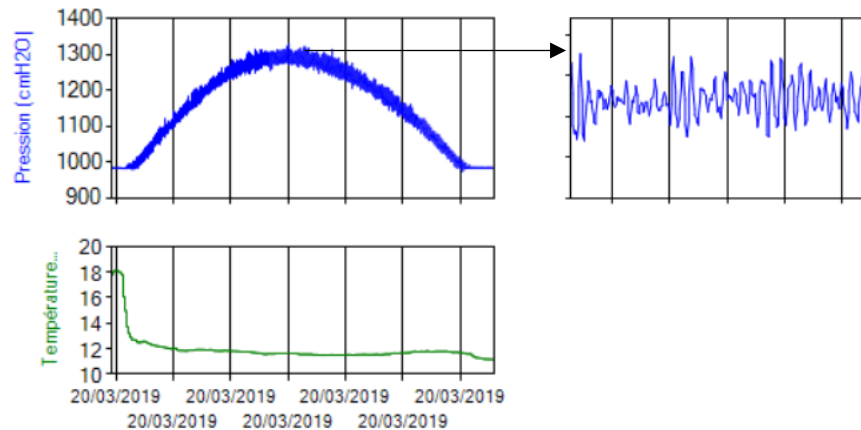


Cutter

- 1) Glisser la lame de cutter entre la sonde et le collier pour sectionner ce dernier.
- 2) Dévisser la vis à la base.
- 3) Dévisser pour retirer l'embase et extraire la cheville du substrat en tirant à l'aide d'une tenaille sur une vis légèrement vissée à la cheville.

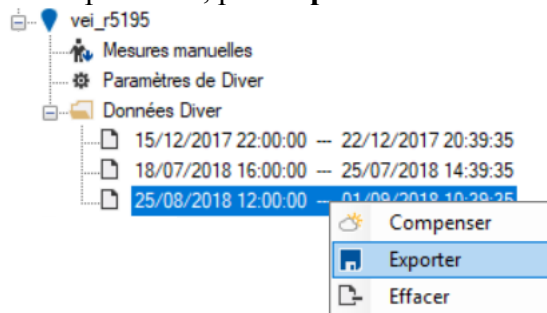
Récupération des données Mini-Diver

- 1) Connecter la sonde au lecteur USB et lancer Diver-Office
- 2) Cliquer sur **Diver**  pour ouvrir une fenêtre résumant les caractéristiques de la sonde connectée.
- 3) Cliquer sur **Données**  pour commencer le téléchargement des données du Mini-Diver qui peut durer quelques minutes.
- 4) Une fois terminé le téléchargement, les données de pression et de température sont affichées avec possibilité de zoomer sur des périodes spécifiques en encadrant la



zone : ■ Pression ■ Température

- 5) Pour récupérer les données en .DAT (données brutes) ou .CSV (données tableau), il faut cliquer sur **données Diver** qui a été utilisé dans l'arborescence du projet (explorateur sur la partie gauche du logiciel), cliquer droit sur la série temporelle correspondante, puis **exporter**.



- 6) Définir le dossier d'enregistrement et cliquer sur **modifier** pour sélectionner les différents formats d'exportation. **Afficher les fichiers** permet d'accéder au dossier directement.

Annexe B Présentation des sites

Un total de 14 sites situés à la pointe de la Bretagne a été échantillonné au cours de la thèse, pour réaliser différentes études (Figure B1).

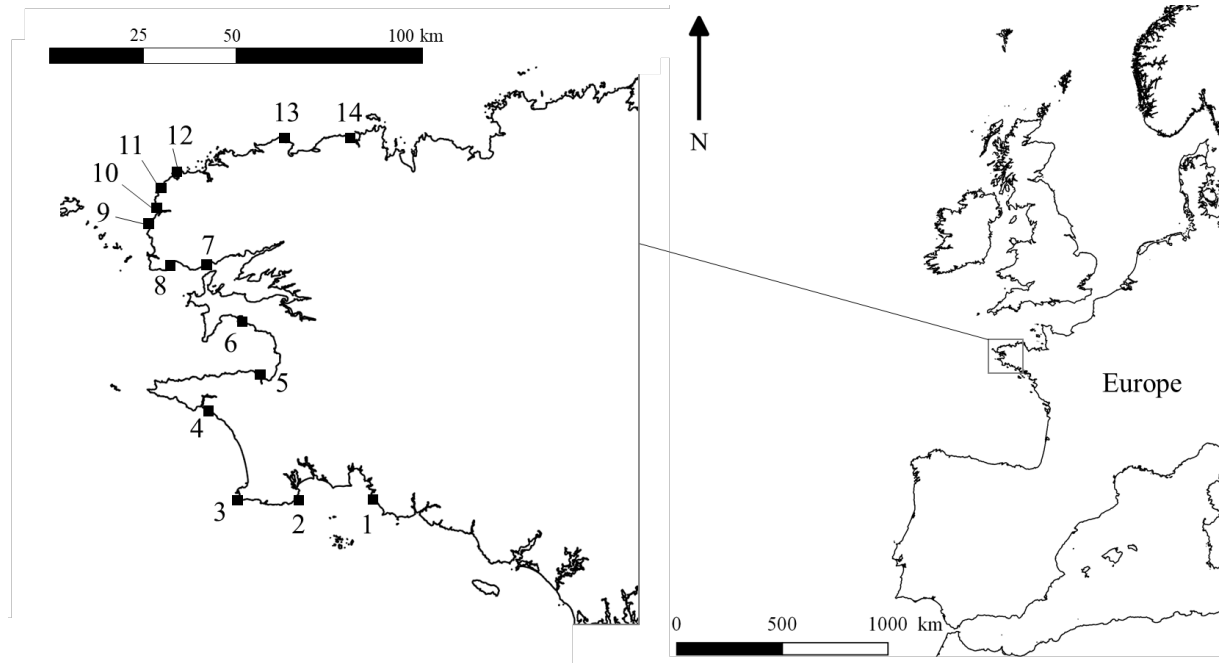


Figure B1 : les 14 sites d'échantillonnage étudiés lors de la thèse.

Trois sites, l'île Segal (site n°9), Porspoder (10) et Porsal (12), ont été considérés comme sites de référence, et ont servi à l'intégralité des études présentées dans cette thèse. Deux sites, Delleg (7) et Landunvez (11) ont été utilisés dans le chapitre 2.2. Des photographies de chaque communauté sont présentées ci-après pour ces cinq sites.

Enfin, 9 sites, Trégunc (1), Loctudy (2), Penmarc'h (3), Mesperleug (4), Treboull (5), Aber (6), Traezh Hir (8), Brignogan (13) et Mogerieg (14), ont été utilisés dans le chapitre 3. Ces 9 derniers sites seront présentés succinctement.

1. Sites de référence

Porsal (12)

Orientation : Nord-Ouest



Figure B2 : Image satellite du site de Porsal (Pointe de Penvir)

Historiquement, le site de Beg Penn Vir en Porsal (Ploudalmézeau) a été étudié afin de suivre le repeuplement de la zone intertidale après la marée noire de l'Amoco Cadiz en 1978 (Floc'h and Diouris, 1980). Ce site également suivi depuis 2005 dans le cadre du Rebet et de la surveillance DCE / DCSMM est un platier granitique présentant un vaste champ d'*Ascophyllum nodosum* et une forêt de *Laminaria ochroleuca* en bas d'estran. Il est considéré comme un site de référence en Bretagne.

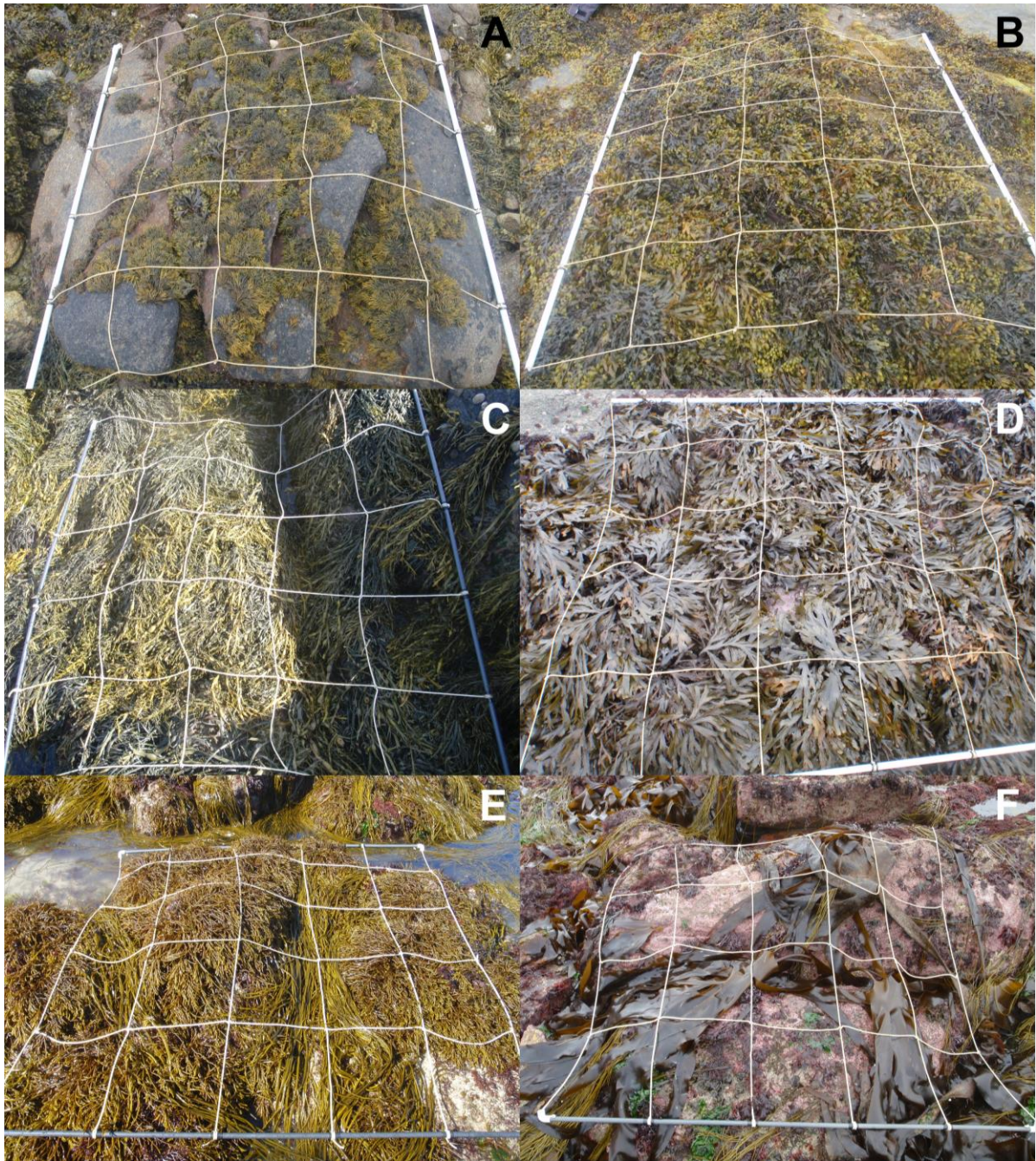


Figure B3 : exemples de points d'échantillonnage à Porsal. A : Communauté à *P. canaliculata*. B : Communauté à *F. spiralis*. C : Communauté à *A. nodosum* – *F. vesiculosus*. D : Communauté à *F. serratus*. E : Communauté à *H. elongata* – *B. bifurcata*. F : Communauté à *L. digitata*.

Porspoder (10)

Orientation : Sud-Ouest



Figure B4 : Image satellite du site de Porspoder

Le site de Porzh Meur en Porspoder est localisé autour d'une crique abritée centrale, avec les communautés de milieu et de haut d'estran abritées par la presqu'île à l'ouest et réparties sur l'est de la presqu'île et sur la grève rocheuse à l'est. La communauté à *Ascophyllum* sur la partie est de la presqu'île au niveau d'un platier rocheux disparaît pour laisser place à un champ de blocs puis une zone de roche en place battue au bas de laquelle se développent les communautés à *H. elongata* – *B. bifurcata* et à *L. digitata*.

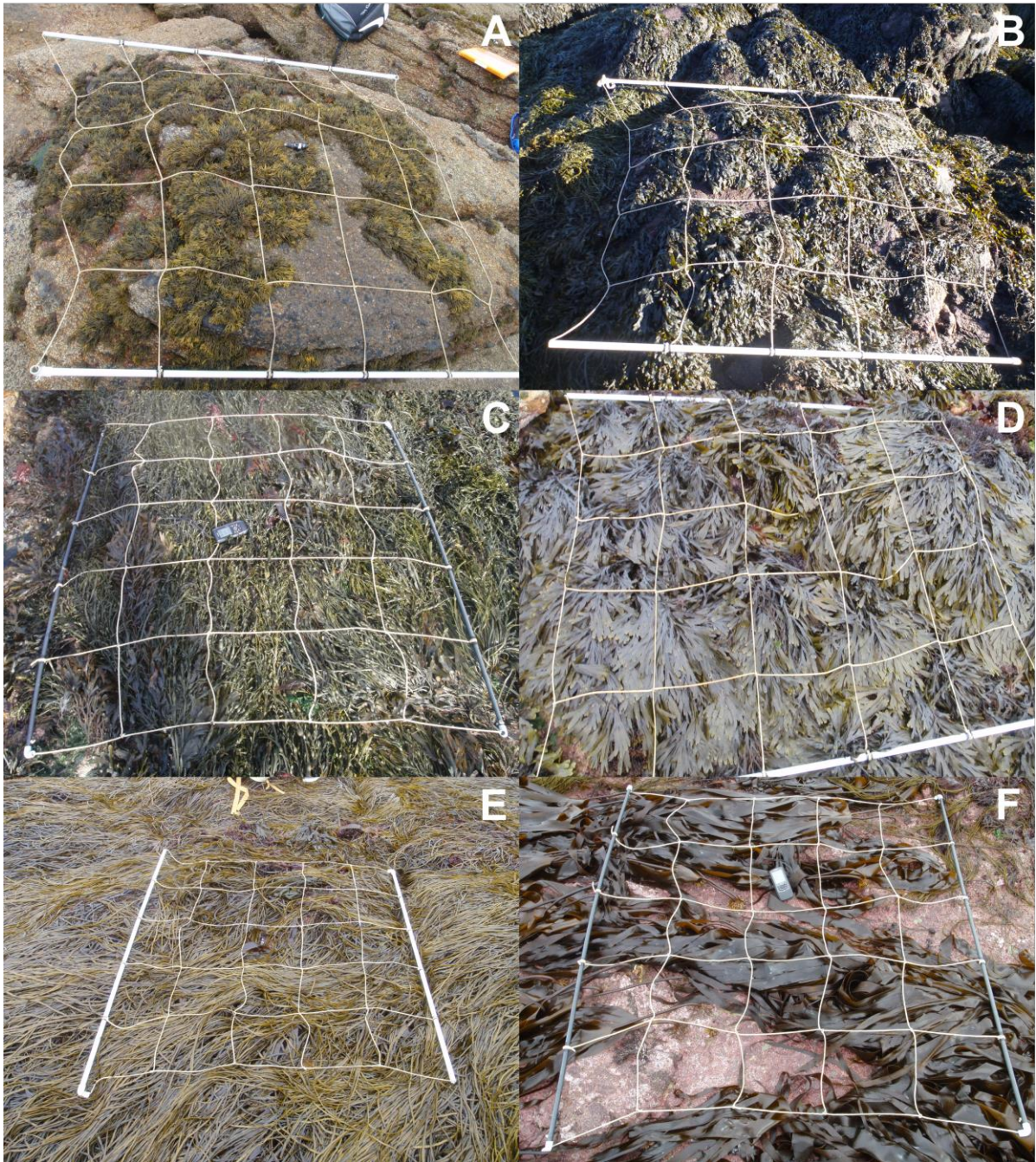


Figure B5 : exemples de points d'échantillonnage à Porspoder. A : Communauté à *P. canaliculata*. B : Communauté à *F. spiralis*. C : Communauté à *A. nodosum* – *F. vesiculosus*. D : Communauté à *F. serratus*. E : Communauté à *H. elongata* – *B. bifurcata*. F : Communauté à *L. digitata*.

Segal (9)

Orientation : Ouest



Figure B6 : Image satellite du site de l'île Segal en Plouarzel

L'île Segal est en réalité une presqu'île reliée au continent par un cordon de blocs de petite taille et de sable. Les communautés du haut et du milieu d'estran jusqu'à *F. serratus* se répartissent entre l'est de l'îlot et la grève attenante et le sud-ouest de l'îlot. Les communautés de bas niveau sont situées à l'extrémité nord-ouest de l'îlot, exposée à marée haute.



Figure B7 : exemples de points d'échantillonnage à Segal. A : Communauté à *P. canaliculata*. B : Communauté à *F. spiralis*. C : Communauté à *A. nodosum* – *F. vesiculosus*. D : Communauté à *F. serratus*. E : Communauté à *H. elongata* – *B. bifurcata*. F : Communauté à *L. digitata*.

Sites du chapitre 2.2

Landunvez (11)

orientation : ouest - sud-ouest



Figure B8 : Image satellite du site de Beg an Ti Gard en Landunvez.

Le site est situé sur une pointe rocheuse relativement exposée, mais partiellement protégé par Enez Tidiog (Ile d'Yock) au Sud-Ouest. Le substrat granitique se présente essentiellement sous forme de roche-mère en place et une zone de blocs autour d'une grande mare au Sud.

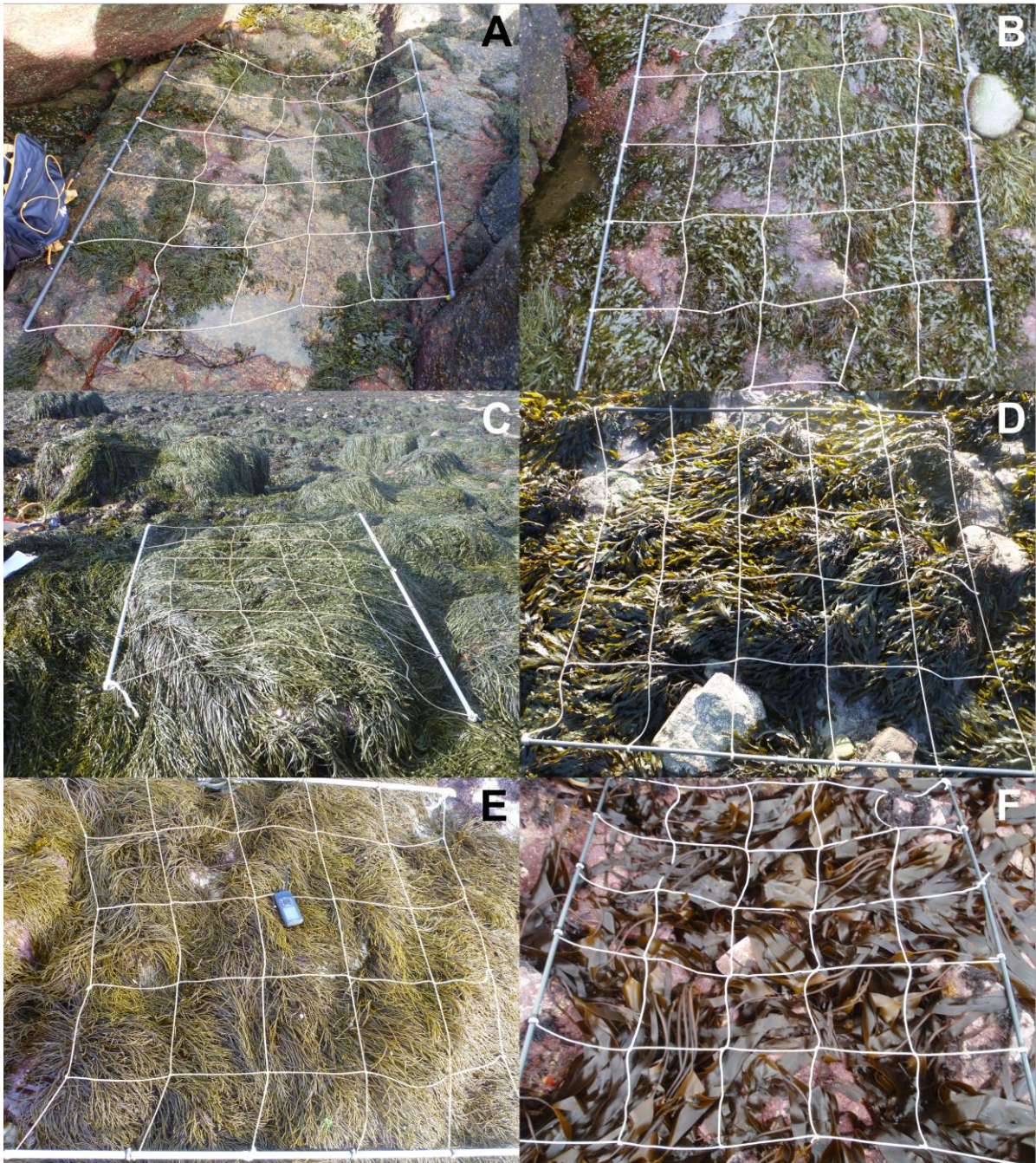


Figure B9 : exemples de points d'échantillonnage à Landunvez. A : Communauté à *P. canaliculata*. B : Communauté à *F. spiralis*. C : Communauté à *A. nodosum* – *F. vesiculosus*. D : Communauté à *F. serratus*. E : Communauté à *H. elongata* – *B. bifurcata*. F : Communauté à *L. digitata*.

Delleg (7)

Orientation : Sud-Est



Figure B10 : Image satellite du site de Delleg Bras en Plouzané.

Le site est suivi depuis 2005 dans le cadre du Rebet Bretagne, puis de la DCE et désormais de la DCSMM. A l'entrée de la Rade de Brest (Goulet), il est relativement exposé, en particulier le milieu d'estran qui présente une couverture réduite d'*Ascophyllum nodosum*.

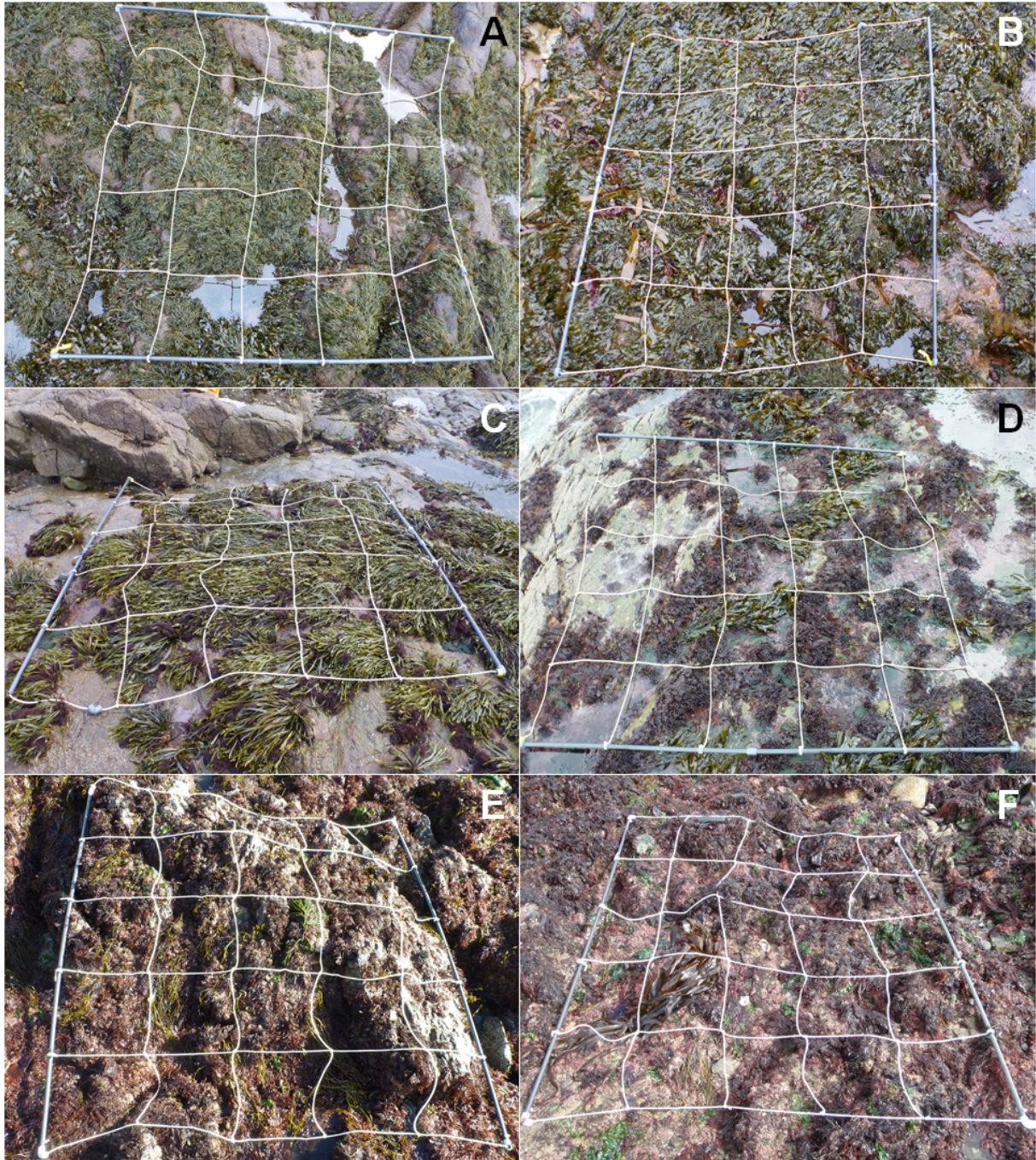


Figure B11 : exemples de points d'échantillonnage au Delleg. A : Communauté à *P. canaliculata*. B : Communauté à *F. spiralis*. C : Communauté à *A. nodosum* – *F. vesiculosus*. D : Communauté à *F. serratus*. E : Communauté à *H. elongata* – *B. bifurcata*. F : Communauté à *L. digitata*.

Sites du chapitre 3

Mogerieg (Moguériec) (14)

Orientation : Nord-Ouest Fetch : 54.8 km Indice de Baardseth : 8

Fucales dominante en milieu d'estran : *F. vesiculosus*

Espèces de macroalgues dans la communauté : 28 spp.

Substrat : Formation plutonique : Complexe monzogranitique de Briognogan-Plouescat :
Monzogranite de Mogerieg



Figure B12 : A : Image satellite du site de Mogerieg; B : Milieu de la zone intertidale avec cuvettes de faible profondeur C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *F. vesiculosus* et *R. floridula*.

Description : le site est situé sur la plage de la « mauvaise grève » à Mogerieg (Sibiril). Il présente de nombreux blocs en haut d'estran avec des écoulements. Le milieu d'estran est caractérisé par la présence de roches ensablées où se développent des tapis de *Rhodothamniella floridula* et des *Fucus vesiculosus*. De nombreuses mares sableuses de faible profondeur sont également à signaler. Lors de la période estivale, des algues annuelles se développent abondamment, en particulier *Bangia fuscopurpurea*, *Porphyra linearis* et *P. dioica*. Des mouvements de sable de plusieurs dizaines de centimètres de hauteur ont été observés après les périodes de tempête, phénomène remarquable sur ce site (Stagnol et al., 2013). Ce site est un spot de surf réputé suggérant un hydrodynamisme important, et de grandes hauteurs de vagues.

Brignogan (13)

Orientation : Nord-Est Fetch : 78.9 km Indice de Baardseth : 14

Fucales dominante en milieu d'estran : *A. nodosum*

Espèces de macroalgues identifiées dans la communauté : 40 spp.

Substrat : Formations plutoniques. Complexe monzonitique de Brignogan. Monzogranite porphyroïde (faciès de Brignogan)



Figure B13 : A : Image satellite du site de Brignogan ; B : Milieu de la zone intertidale avec des rochers massifs C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *A. nodosum*.

Description : le site est localisé au nord de la plage des crapauds (commune de Brignogan-Plage). C'est un estran très accidenté caractérisé par de nombreux blocs de roches mesurant plusieurs mètres de hauteur. La présence de ces roches combinée à de nombreuses anfractuosités et cuvettes sableuses façonne des habitats très variés distants de quelques mètres seulement. On observe également un étagement complet de Fucales de haut en bas de l'estran. Les canopées d'*A. nodosum* sont développées et protègent de nombreuses espèces de macroalgues (minimum 27 spp. par m² lors de l'échantillonnage d'hiver). Le fetch de 78.9 km et l'indice de Baardseth de 14 sont forts et illustrent l'ouverture importante de ce site.

Trez Hir (8)

Orientation : Sud-Est Fetch : 3.4 km Indice de Baardseth : 6

Fucales dominante en milieu d'estran : *A. nodosum*

Espèces de macroalgues identifiées dans la communauté : 38 spp.

Substrat : Granodiorite de Tregana

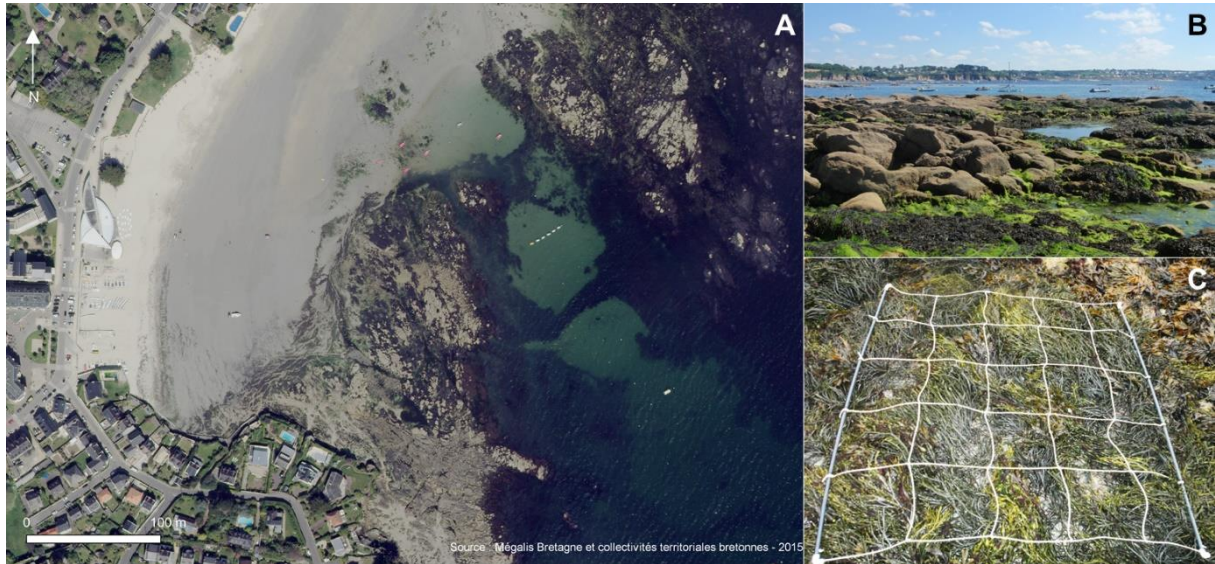


Figure B14 : A : Image satellite du site de Trez Hir ; B : Milieu de la zone intertidale avec des *Ulva* spp. estivales C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *A. nodosum*.

Description : le site retenu est situé au sud de la Plage du Trez Hir (Plougonvelin) localisé au fond de l'anse de Bertheaume. Des cuvettes profondes sont retrouvées en haut d'estran, le milieu d'estran présente une alternance de chenaux couvert de gravier/galets et des roches aplaties où se développent les macroalgues. En été les *Ulva* spp. prolifèrent et recouvrent les roches et autres macroalgues (plus de 50% de recouvrement sur les points échantillonnés). Le fetch de ce site est le plus bas de ceux sélectionnés, la presqu'île de Crozon étant juste en face du Trez Hir. C'est un hotspot de la biodiversité des macroalgues en Bretagne visité par d'illustres phycologues tels J. Cabioch, Y. Berget-Perrot, F. Magne ou les frères Couan (Dizerbo and Herpe, 2007).

Aber (6)

Orientation : Sud-Est Fetch : 4.1 km Indice de Baardseth : 7

Fucales dominante en milieu d'estran : *F. vesiculosus*

Espèces de macroalgues identifiées dans la communauté : 45 spp.

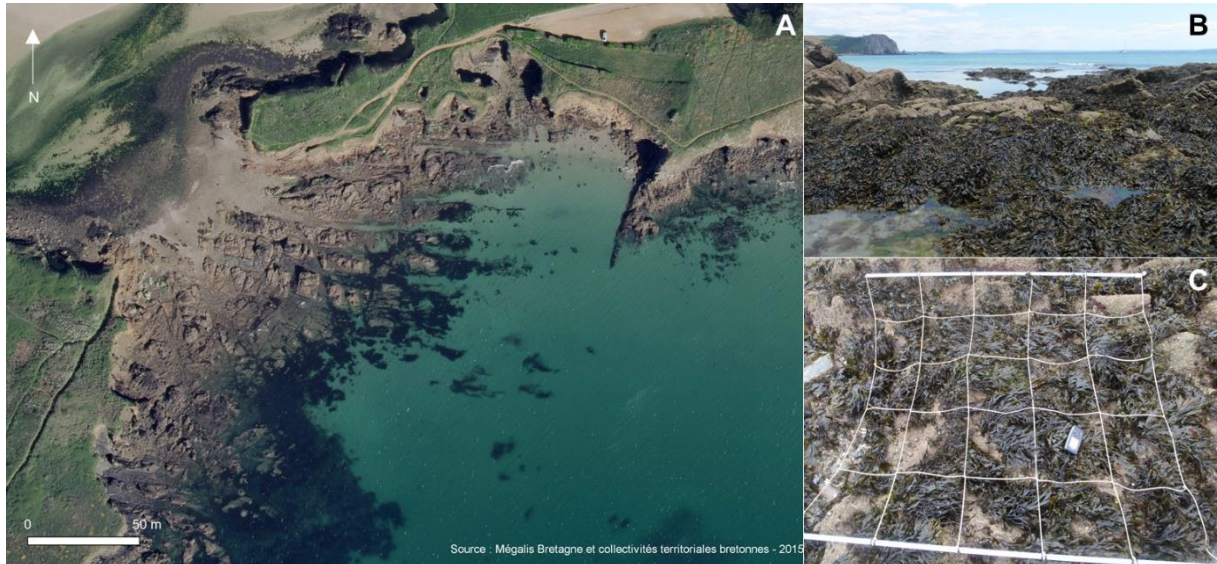


Figure B15 : A : Image satellite du site de l'Aber; B : Milieu de la zone intertidale avec des *F. vesiculosus* et des cuvettes. C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *F. vesiculosus*.

Description : Le site est à l'Est de l'île de l'Aber au Nord de la Baie de Douarnenez. La zone intertidale est étroite (100m) et est remarquable de par ses nombreuses anfractuosités et cuvettes de faible profondeur. Cet estran a été étudié en 2001 (Connan, 2004), puis dans le cadre du Reben. Le site a été déplacé de la presqu'île (Ragenez) où il était exposé vers le rivage et il fait désormais partie du suivi DCE macroalgues intertidales en Bretagne.

Treboull (5)

Orientation : Nord Fetch : 4.2 km Indice de Baardseth : 6

Fucales dominante en milieu d'estran : *F. vesiculosus*

Espèces de macroalgues identifiées dans la communauté : 37 spp.

Substrat : Complexe trondhjémite du Cap Sizun (Trondhjémite de Douarnenez et tonalites subordonnées)



Figure B16 : A : Image satellite du site de Tréboull ; B : Milieu de la zone intertidale avec enrochement artificiel et des couverts de *F. vesiculosus*. C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *F. vesiculosus*.

Description : Le site est un enrochement présentant des blocs imposants et est situé au Sud de la baie de Douarnenez. Le site est entouré de sable, avec la plage des Sables blancs à l'Ouest et la plage Sant Yann (Saint-Jean) à l'Est. Les *F. vesiculosus* sont dominants, même si quelques *A. nodosum* sont retrouvés.

Mesperleuc (4)

Orientation : Sud-Ouest Fetch : 64.1km Indice de Beardseth : 13

Fucales dominante en milieu d'estran : *F. vesiculosus*

Espèces de macroalgues identifiées dans la communauté : 18 spp.

Substrat : Zone broyée Sud Armoricaire (Leucogranite à muscovite et biotite de la Pointe du Raz-Quimper)



Figure B17 : Image satellite du site de Tréboul ; B : Milieu de la zone intertidale avec enrochement artificiel et des couverts de *F. vesiculosus*. C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *F. vesiculosus*.

Description : Le site est dans la baie d'Audierne. C'est un estran très ouvert avec des roches ensablées qui a été recouvert par le sédiment de nombreuses fois pendant la période d'étude (entre Automne 2017 et été 2018). Les thalles de *F. vesiculosus* sont malgré tout bien développés.

Penmarc'h (3)

Orientation : Ouest Fetch : 58.3km Indice de Baardseth : 10

Fucales dominante en milieu d'estran : *A. nodosum*

Espèces de macroalgues identifiées dans la communauté : 22 spp.

Substrat : Granite de Pont-l'Abbé, faciès fin leucocrate (Domaine Méridional)

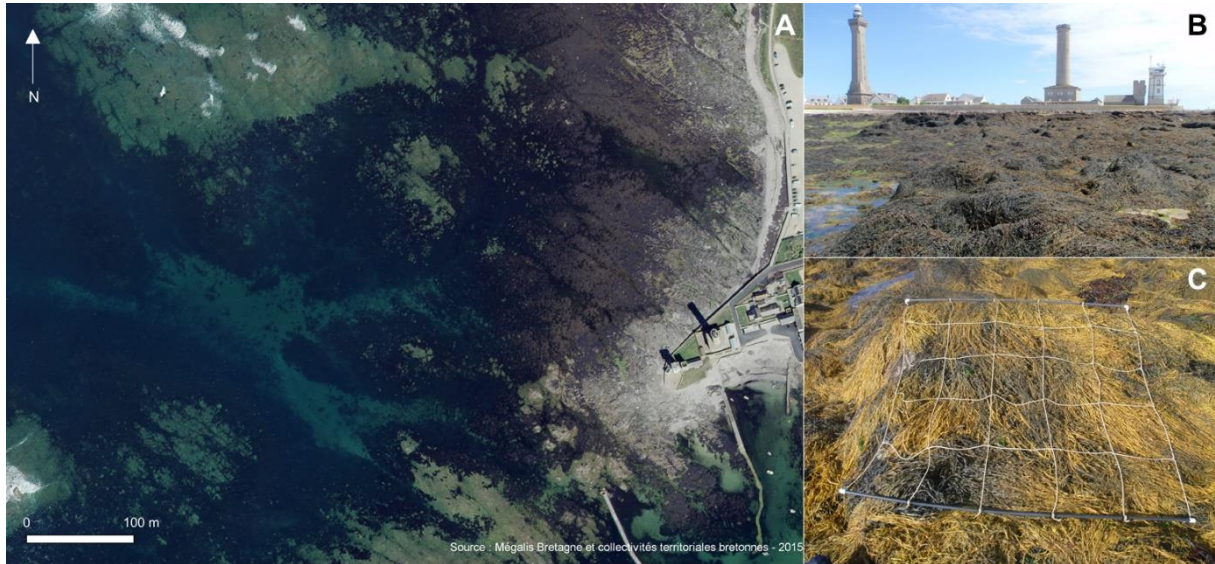


Figure B18 : Image satellite du site de Penmarc'h ; B : champ d'*A. nodosum*. C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *A. nodosum*.

Description : Le site est à l'extrémité Ouest de Penmarc'h en face du phare d'Eckmühl, ouvert sur l'océan Atlantique et il a été l'objet de quelques études concernant les macroalgues (Golléty, 2008; Jégou, 2011). Bien que sur une portion de côte exposée, le site proprement dit est abrité en arrière d'une barre rocheuse qui casse la houle du large. Il est par conséquent plutôt abrité et permet le développement d'une importante canopée macroalgale, en particulier au niveau d'*Ascophyllum nodosum*.

Loctudy (2)

Orientation : Sud-Est Fetch : 54.6km Indice de Baardseth : 17

Fucales dominante en milieu d'estran : *F. vesiculosus*

Espèces de macroalgues identifiées dans la communauté : 24 spp.

Substrat : Granite de Pont-l'Abbé, faciès fin leucocrate (Domaine Méridional)

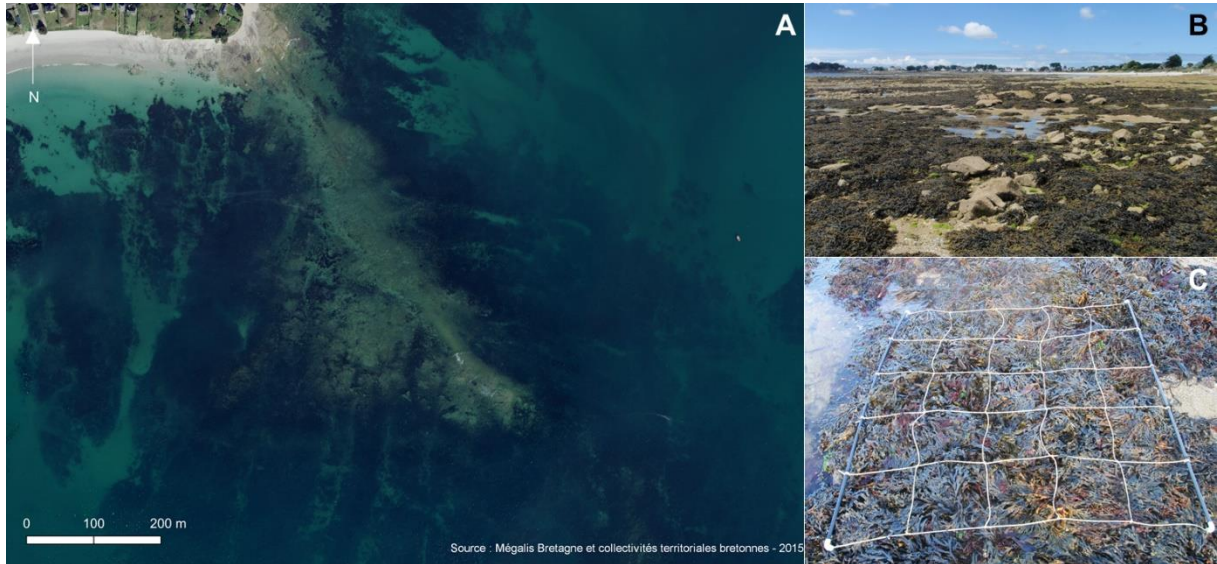


Figure B19 : Image satellite du site de Loctudy ; B : Milieu de la zone intertidale avec enrochement artificiel et des couverts de *F. vesiculosus*. C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *F. vesiculosus*.

Description : Le site est à au Sud-Est du Pays Bigouden et est faiblement pentu. Il se présente comme un champ de blocs partiellement ensablés et relativement exposé

Trégunc (1)

Orientation : Sud-Ouest Fetch : 52.3 km Indice de Beardseth : 14

Fucales dominante en milieu d'estran : *A. nodosum*

Espèces de macroalgues identifiées dans la communauté : 40 spp.

Substrat : Unités granitiques varisques : Granite à grain grossier, à biotite (muscovite) de Trégunc

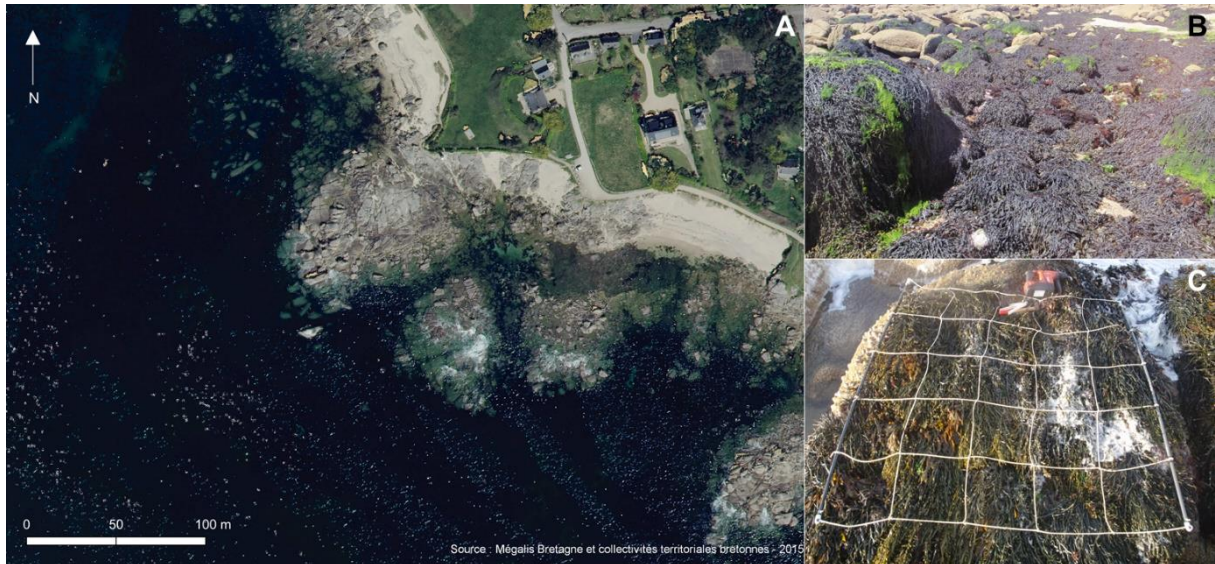


Figure B20 : Image satellite du site de Trégunc ; B : Milieu de la zone intertidale. C : exemple de point d'échantillonnage dominé par *A. nodosum*.

Description : Le site sélectionné est localisé à Beg ar Gazeg, pointe rocheuse battue mais qui présente une dépression relativement abritée d'environ une centaine de mètres de long, dans laquelle se développent plusieurs communautés macroalgales intertidales. Les ceintures de haut d'estran (*P. canaliculata* et *F. spiralis*) sont réduites du fait de la présence de sable et du passage d'une partie de la houle au-dessus de la barrière rocheuse à marée haute.

Annexe C Liste des espèces identifiées

Les algues ont été classées par groupe structurel / fonctionnel (SFG), selon l'organisation de leur appareil végétatif et leur stratégie de développement.

Groupe structurel / fonctionnel (SFG)

- 1** : algues unicellulaires, sporulations
- 2** : filaments unisériés et endophytes
- 2,5** : filaments polysériés, macroalgues présentant un cortex simple et / ou une médula lacunaire
- 3** : macroalgues en lame fine (mono- ou distromatique) et macroalgues en tube fin
- 3,5** : lames, tubes ou sphères présentant plus de deux couches de cellules ou des nervures
- 4** : médula et cortex bien développé *ou* macroalgues calcaires *ou* macroalgues encroûtantes
- 5** : macroalgues complexes hautement différenciées

Lichens (5)

Caloplaca marina Weddell, H.-A.
Glaucomaria sulphurea (Hoffmann) S. Y. Kondratyuk, L. Lökös & Farkas
Hydropunctaria maura (Wahlenberg) C. Keller, Gueidan & Thüs
Lichina pygmaea (Lightfoot) C. Agardh
Wahlenbergiella mucosa (Wahlenberg) Gueidan & Thüs

Cyanobacteria (2)

Rivularia atra Roth ex Bornet & Flahault
Rivularia bullata Berkeley ex Bornet & Flahault
Cyanobacteria indéterminée

Rhodophyta (110)

SFG

Erythropeltales

Erythrotrichia welwitschii (Ruprecht) Batters 2

Bangiales

Porphyra dioica J. Brodie & L. M. Irvine 3

Porphyra linearis Greville 3

Porphyra umbilicalis Kützing 3

Pyropia leucosticta (Thuret) Neefus & J. Brodie 3

Ahnfeltiales

Ahnfeltia plicata (Hudson) E. M. Fries 4

Acrochaetiales

Acrochaetium sp. Nägeli 2

Rhodochorton purpureum (Lightfoot) Rosenvinge 2

Palmariales

Palmaria palmata (Linnaeus) F. Weber & D. Mohr 3,5

Rhodothamniella floridula (Dillwyn) Feldmann 2

Nemaliales

Nemalion elminthoides (Vellay) Batters 2,5

Gelidiales

Gelidium corneum (Hudson) J. V. Lamouroux 4

Gelidium pulchellum (Turner) Kützing 4

Gelidium pusillum (Stackhouse) Le Jolis 4

Gelidium spinosum (S. G. Gmelin) P. C. Silva 4

Gracilariales

Gracilaria gracilis (Stackhouse) Steentoft, L. M. Irvine & Farnham 4

Gracilaria multipartita (Clemente) Harvey 4

Bonnemaisoniales

Asparagopsis armata Harvey 2,5

Bonnemaisonia hamifera Hariot³ 2,5 (2)

Halymeniales

Grateloupia turuturu Yamada 4

Hildenbrandiales

Hildenbrandia rubra (Sommerfelt) Meneghini 4

Hildenbrandia sp. Nardo 4

Hapalidiales

Mesophyllum lichenoides (J. Ellis) Me.Lemoine 4

Melobesia membranacea (Esper) J. V. Lamouroux 4

Corallinales

Corallina ferreyrae E. Y. Dawson, Acleto & Foldvik 4

Ellisolandia elongata (J. Ellis & Solander) K.R.Hind & G.W.Saunders 4

Jania squamata (Linnaeus) J. H. Kim, Guiry & H-G. Choi 4

Lithophyllum incrutans Philippi 4

Phymatolithon lenormandii (Areschoug) W. H. Adey 4

Phymatolithon purpureum (P. Crouan & H. Crouan) Woelkerling & L. M. Irvine 4

Peyssonneliales

Peyssonnelia atropurpurea P. Crouan & H. Crouan 4

Gigartinales

Catenella caespitosa (Withering) L. M. Irvine 4

³ SFG de 2 pour la forme sporophyte *Trailiella intricata*

<i>Caulacanthus okamurae</i> Yamada	4
<i>Calliblepharis jubata</i> (Goodenough & Woodward) Kützing	4
<i>Cystoclonium purpureum</i> (Hudson) Batters	4
<i>Dumontia contorta</i> (S. G. Gmelin) Ruprecht	2,5
<i>Furcellaria lumbricalis</i> (Hudson) J. V. Lamouroux	4
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq	4
<i>Chondrus crispus</i> Stackhouse	4
<i>Gigartina pistillata</i> (S. G. Gmelin) Stackhouse	4
<i>Meredithia microphylla</i> (J. Agardh) J. Agardh	3,5
<i>Metacallophyllis laciniata</i> (Hudson) A. Vergés & L. Le Gall	3,5
<i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh	4
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i> (Turner) C. Martius	4
<i>Mastocarpus stellatus</i> (Stackhouse) Guiry	4
<i>Phyllophora crispa</i> (Hudson) P. S. Dixon	4
<i>Phyllophora pseudoceranoïdes</i> (S. G. Gmelin) Newroth & A. R. A. Taylor ex P. S. Dixon & L. M. Irvine	4
<i>Polyides rotunda</i> (Hudson) Gaillon	4
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i> Stackhouse	4
Plocamiales	
<i>Plocamium maggsiae</i> G. W. Saunders & Lehmkuhl	4
<i>Plocamium</i> sp. J. V. Lamouroux	4
Rhodymeniales	
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	2,5
<i>Chylocladia verticillata</i> (Lightfoot) Bliding	2,5
<i>Gastroclonium ovatum</i> (Hudson) Papenfuss	2,5
<i>Gastroclonium reflexum</i> (Chauvin) Kützing	2,5
<i>Lomentaria articulata</i> (Hudson) Lyngbye	2,5
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightfoot ex Turner) Gaillon	2,5
<i>Lomentaria hakodatensis</i> Yendo	2,5
Ceramiales	
<i>Acrosorium ciliolatum</i> (Harvey) Kylin	3,5
<i>Aglaothamnion byssoides</i> (Arnott ex Harvey) C. F. Boudouresque & M. M. Perret-Boudouresque	2
<i>Aglaothamnion gallicum</i> (Nägeli) Halos ex Ardré	2
<i>Aglaothamnion hookeri</i> (Dillwyn) Maggs & Hommersand	2
<i>Aglaothamnion sepositum</i> (Gunnerus) Maggs & Hommersand	2
<i>Antithamnionella ternifolia</i> (J. D. Hooker & Harvey) Lyle	2
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh	3,5
<i>Bornetia secundiflora</i> (J. Agardh) Thuret	2,5
<i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) S. F. Gray	2
<i>Callithamnion tetricum</i> (Dillwyn) S. F. Gray	2
<i>Ceramium ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluzeau	2,5
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth	2,5
<i>Ceramium echionotum</i> J. Agardh	2,5
<i>Ceramium gaditanum</i> (Clemente) Cremades	2,5
<i>Ceramium pallidum</i> (Kützing) Maggs & Hommersand	2,5
<i>Ceramium secundatum</i> Lyngbye	2,5
<i>Ceramium</i> sp. Roth	2,5
<i>Ceramium virgatum</i> Roth	2,5
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	2,5
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) L. Newton	3,5
<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey	2,5
<i>Gayliella flaccida</i> (Harvey ex Kützing) T. O. Cho & L. J. McIvor	2,5
<i>Griffithsia corallinoides</i> (Linnaeus) Trevisan	2,5
<i>Griffithsia devoniensis</i> Harvey	2,5
<i>Halurus equisetifolius</i> (Lightfoot) Kützing	2,5
<i>Halurus flosculus</i> (J. Ellis) Maggs & Hommersand	2,5
<i>Heterosiphonia plumosa</i> (J. Ellis) Batters	2,5
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) Collins & Hervey	3,5
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) J. V. Lamouroux	4
<i>Melanothamnus harveyi</i> (Bailey) Diaz-Tapia & Maggs	2,5
<i>Membranoptera alata</i> (Hudson) Stackhouse	3,5

<i>Monosporus pedicellatus</i> (Smith) Solier	2
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville	3,5
<i>Osmundea hybrida</i> (A. P. de Candolle) K. W. Nam	4
<i>Osmundea osmunda</i> (S. G. Gmelin) K. W. Nam & Maggs	4
<i>Osmundea pinnatifida</i> (Hudson) Stackhouse	4
<i>Phycodrys rubens</i> (Linnaeus) Batters	3,5
<i>Plumaria plumosa</i> (Hudson) Kuntze	2,5
<i>Polyneura bonnemaisonii</i> (C. Agardh) Maggs & Hommersand	3,5
<i>Polysiphonia fibrata</i> (Dillwyn) Harvey	2,5
<i>Polysiphonia</i> sp. Greville	2,5
<i>Polysiphonia stricta</i> (Mertens ex Dillwyn) Greville	2,5
<i>Pterothamnion plumula</i> (J. Ellis) Nägeli	2
<i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss	3,5
<i>Spyridia griffithsiana</i> (J. E. Smith) G. C. Zuccarello, Prud'homme & H. Stegenga	2,5
<i>Vertebrata fruticulosa</i> (Wulfen) Kuntze	2,5
<i>Vertebrata fucoides</i> (Hudson) Kuntze	2,5
<i>Vertebrata lanosa</i> (Linnaeus) T. A. Christensen	2,5
<i>Vertebrata nigra</i> (Hudson) Díaz-Tapia & Maggs	2,5
<i>Vertebrata reptabunda</i> (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs	2,5
<i>Vertebrata thuyoides</i> (Harvey) Kuntze	2,5
<i>Xiphosiphonia pinnulata</i> (Kützing) Savoie & G. W. Saunders	2,5

Phacophyceae (36)

Sphacelariales

<i>Cladostephus spongiosum</i> (Hudson) C. Agardh	4
<i>Halopteris filicina</i> (Grateloup) Kützing	2,5
<i>Halopteris scoparia</i> (Linnaeus) Sauvageau	2,5
<i>Sphacelaria fusca</i> (Hudson) S. F. Gray	2,5
<i>Sphacelaria</i> sp. Lyngbye	2,5

Dictyotales

<i>Dictyopteris polypodioides</i> (A. P. De Candolle) J. V. Lamouroux	3,5
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J. V. Lamouroux	3,5

Ectocarpales

<i>Colpomenia peregrina</i> Sauvageau	3,5
<i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harvey	2
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	2
<i>Ectocarpus</i> sp. Lyngbye	2
<i>Elachista fucicola</i> (Vellay) Areschoug	2
<i>Elachista scutulata</i> (Smith) Areschoug	2
<i>Herponema velutinum</i> (Greville) J. Agardh	2
<i>Hincksia granulosa</i> (Smith) P. C. Silva	2
<i>Hincksia hincksiae</i> (Harvey) P. C. Silva	2
<i>Leathesia difformis</i> Areschoug	3,5
<i>Petalonia fascia</i> (O. F. Müller) Kuntze	3,5
<i>Pylaiella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellman	2
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link	3,5
<i>Spongonema tomentosum</i> (Hudson) Kützing	2

Ralfsiales

<i>Ralfsia verrucosa</i> (Areschoug) Areschoug	4
--	---

Tilopteridales

<i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightfoot) Batters	5
---	---

Laminariales

<i>Laminaria digitata</i> (Hudson) J. V. Lamouroux	5
<i>Laminaria hyperborea</i> (Gunnerus) Foslie	5
<i>Laminaria ochroleuca</i> Bachelot Pylae	5
<i>Saccharina latissima</i> (Linnaeus) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl & G. W. Saunders	5

Fucales

<i>Ascophyllum nodosum</i> (Linnaeus) Le Jolis	5
<i>Bifurcaria bifurcata</i> R. Ross	5
<i>Fucus guiryi</i> Zardi, Nicastro, E. S. Serrão & G. A. Pearson	5
<i>Fucus serratus</i> Linnaeus	5

<i>Fucus spiralis</i> Linnaeus	5
<i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus	5
<i>Himantalia elongata</i> (Linnaeus) S. F. Gray	5
<i>Pelvetia canaliculata</i> (Linnaeus) Decaisne & Thuret	5
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt	5

Chorophyta (17)

Cladophorales

<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing	2
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützing	2
<i>Cladophora dalmatica</i> Kützing	2
<i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillwyn) Kützing	2
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing	2
<i>Cladophora lemhaniana</i> (Dillwyn) Kützing	2
<i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützing	2
<i>Cladophora</i> sp. Kützing	2
<i>Lychaete pellucida</i> (Hudson) M. J. Wynne	2

Bryopsidales

<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	2
<i>Codium tomentosum</i> Stackhouse	2,5
<i>Derbesia marina</i> (Lyngbye) Solier	2

Ulotrichales

<i>Acrosiphonia spinescens</i> (Kützing) Kjellman	2
---	---

Ulvales

<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	3
<i>Ulva compressa</i> Linnaeus	3
<i>Ulva</i> sp. Linnaeus	3
<i>Umbraulva dangeardii</i> M. J. Wynne & G. Furnari	3

Porifera (7)

<i>Grantia compressa</i> Fabricius
<i>Dysidea fragilis</i> Montagu
<i>Halichondria panicea</i> Pallas
<i>Hymeniacidon perlevis</i> Montagu
<i>Ophlitaspongia papilla</i> Bowerbank
<i>Tethya citrina</i> Sarà & Melone
Porifera indéterminé

Cnidaria (6)

<i>Actinia equina</i> Linnaeus
<i>Actinia fragacea</i> Tugwell
<i>Aulactinia verrucosa</i> Pennant
<i>Hydrozoa</i> sp. Owen
<i>Urticina felina</i> Linnaeus
Cnidaria indéterminé

Annelida (3)

<i>Sabellaria alveolata</i> Linnaeus
<i>Serpula</i> sp. Linnaeus
<i>Spirorbis</i> sp. Daudin

Mollusca (14)

<i>Littorina compressa</i> Jeffreys
<i>Littorina fabalis</i> Turton
<i>Littorina littorea</i> Linnaeus
<i>Littorina obtusata</i> Linnaeus
<i>Littorina saxatilis</i> Olivi
<i>Mytilus</i> sp. Linnaeus
<i>Patella depressa</i> Pennant
<i>Patella pellucida</i> Linnaeus
<i>Patella ulyssiponensis</i> Gmelin
<i>Patella vulgata</i> Linnaeus
<i>Phorcus lineatus</i> da Costa
<i>Steromphala cineraria</i> Linnaeus

Steromphala pennanti Philippi
Steromphala umbilicalis da Costa

Austrominius modestus Darwin
Chthamalus montagui Southward
Chthamalus stellatus Poli
Perforatus perforatus Bruguière
Semibalanus balanoides Linnaeus

Watersipora subatra Ortmann
Bryozoaires indéterminés

Botryllus schlosseri Pallas
Ascidies coloniales indéterminées

Arthropoda (5)

Bryozoa (2)

Chordata (2)

Annexe D Liste réactualisée des macroalgues marines
des côtes françaises, de la Manche et de l'océan
Atlantique

Updated check-list of the seaweeds of the French coasts, Channel and Atlantic Ocean

Thomas Burel¹, Michel Le Duff² & Erwan Ar Gall¹

¹ Université de Brest, CNRS, UMR 6539, Laboratoire des sciences de l'environnement marin (LEMAR),
Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

² Université de Brest, CNRS, UMS 3113, Observatoire marin, Suivis habitats benthiques,
OSU-IUEM, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France

Abstract

The present study gives an updated list of macroalgal species from the Channel and Atlantic coasts of France. It includes a total of 707 macroalgal species with their taxonomic treatment.

Keywords: biodiversity; check-list; French Channel-Atlantic coasts; macroalgae

Liste réactualisée des macroalgues marines des côtes françaises, de la Manche et de l'océan Atlantique

Résumé

Cette étude est une mise à jour de la liste des espèces de macroalgues des côtes françaises de la Manche et de l'océan Atlantique. Elle inclut 707 espèces de macroalgues et leur traitement taxonomique.

Mots-clés : biodiversité; côtes françaises Manche-Atlantique; liste; macroalgues

Roll nevesaet makrobezhin mor aodoù Bro-Frañs, Mor-Breizh ha Meurvor Atlantel

Diverrañ

Un nevesadur eus roll ar spesadoù bezhin war aodoù Bro-frañs ar Meurvor Atlantel ha Mor Breizh eo ar studiadenenn-mañ. Enni e vo kavet 707 spesad makrobezhin hag o zielfennadur taxonomek.

Gerioù-alc'hwez : aodoù Mor Breizh-Atlantel Bro-Frañs; bioliesseurter; makrobezhin; roll

Corresponding author:

Thomas Burel (e-mail: Thomas.Burel@univ-brest.fr)

Reçu le 6 juillet 2018; accepté après révision le 14 janvier 2019; en ligne le 18 janvier 2019.

Received 6th July 2018; accepted in revised form 14th January 2019; online 18th January 2019.

Introduction

Numbers of phycologists have studied macroalgae from the coasts of France, leading to the publication of several local check-lists: Bay of Biscay (Lancelot, 1961), Finistère (P. L. Crouan & H. M. Crouan, 1867), Roscoff (Feldmann, 1954; Feldmann & Magne, 1964), Cherbourg harbour (Le Jolis, 1864), French North Sea and Belgium (Coppejans & Kling, 1995). Published in 2007 (although based on a work achieved in 1994), the “Liste et répartition des algues marines des côtes françaises de la Manche et de l’Atlantique, Îles Anglo-Normandes incluses” (Check-list and repartition of seaweeds on the French coasts of the Channel and of the Atlantic Ocean, including the British Channel Islands), results from field and bibliographic work performed by A. H. Dizerbo, botany teacher at the University of Brest together with E. Herpe, pharmacist and botanist. This was the first attempt to assess the considerable diversity of macroalgal taxa occurring in the area.

Recent progress in molecular biology has led to redefine taxonomic nomenclatures, grouping different taxa into a single species, or conversely to the recognition of new species (i.e. previously considered as cryptic species) to the list (Bárbara & Díaz Tapia, 2012). Moreover, the ongoing ecological globalisation leads to the introduction of non-native species to the coasts of Europe (Le Roux, 2008; Verlaque *et al.*, 2008; Mineur, De Clerck, *et al.*, 2010; Mineur, Le Roux, *et al.*, 2012; Stiger-Pouvreau & Thouzeau, 2015). Despite recent updates of the check-lists from European neighboring countries (United Kingdom (Brodie *et al.*, 2015), Spain (Gallardo *et al.*, 2016) and Ireland (M. D. Guiry, 2012)) together with the need for a macroalgal regional species richness database that would help to assess environmental quality (Ar Gall & Le Duff, 2014), no exhaustive inventory has been published using post-1994 data (Dizerbo & Herpe, 2007) for the Atlantic-Channel coastline of France. This inventory aims at contributing to the understanding of the changes in macroalgal diversity under the influence of climate change and/or the introduction of non native taxa. In addition, check-lists may also help cataloging characteristic macroalgal species as metrics in the evaluation of the ecological quality of either water bodies (Water Framework Directive) or coastal biocenoses (Marine Strategy Framework Directive, Habitats Directive, Natura 2000). In this work, we therefore try to fill up this need by giving an up to date check-list of the macroalgal species of the Channel and Atlantic coasts of France.

Materials and methods

The check-list drawn up by Dizerbo & Herpe (2007) was used as the starting point for this study. Species are listed and have been checked for their currently accepted name. The previously used authorities given in Dizerbo & Herpe (2007) have been added to the accepted authority. However, subspecies, varieties or formae are here ignored because of their large numbers and often poor description. Taxonomic classement is inferred using treatment from M. D. Guiry & G. M. Guiry (2018). Some species were excluded when recorded only once or by a single author, when the up-to-date distribution area did not match to the bibliographic data as well as when the taxon is invalid or doubtful (see Discussion). Records presented here come from new taxa recently described as well as introduced species originate from various accepted publications as well as from personal observations from the authors.

The studied area appears in Figure 1. It shows the same limits as in Dizerbo & Herpe (2007), including the southern end of the North Sea, the Channel coasts and the Atlantic Ocean coasts of France (covering approximately 4 200 km). It has to be noticed that it excludes the

Channel Islands for which macroalgae records appear in Irish and British studies (see Hardy & M. D. Guiry, 2003).

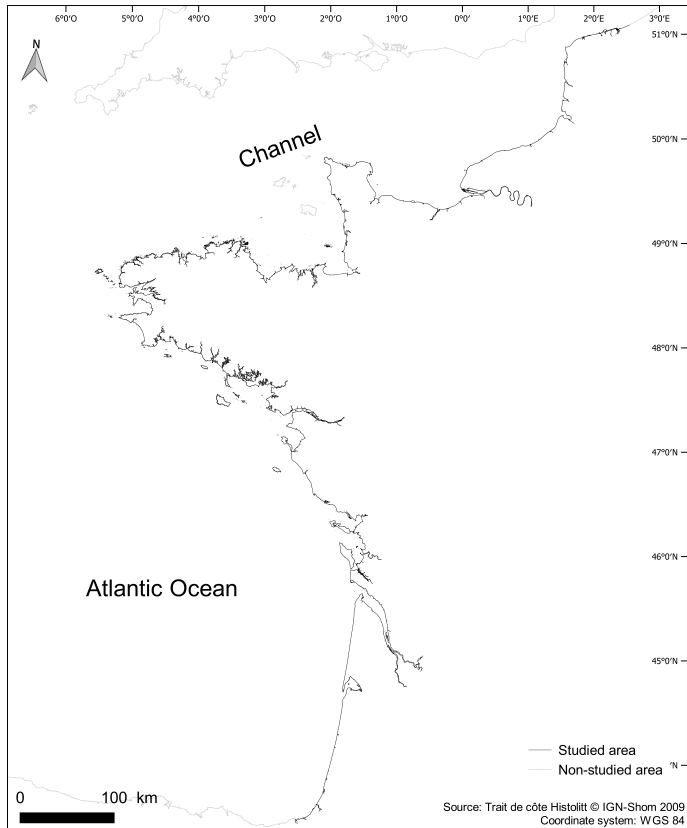


Figure 1: Map of studied area. Coastlines in black define the studied area. Coastlines in grey are not studied.

Results

Results highlight a number of 333 Genera (186 for red, 102 for brown and 45 for green seaweeds), 100 Families (57 for red, 23 for brown and 20 for green seaweeds) covering 41 Orders (25 for red, 10 for brown and 6 for green seaweeds).

This census amounts to 707 the number of macroalgal species recorded (i.e. 403 red seaweeds (Rhodophyta), 183 brown seaweeds (Phaeophyceae) and 121 green seaweeds (Chlorophyta)). In Dizerbo & Herpe (2007), the number of taxa was 423 for red, 226 for brown and 153 for green seaweeds.

Seaweed check-list:

* corresponds to an addition to the list of Dizerbo & Herpe (2007).

RHODOPHYTA Wettstein, 1901

Class Porphyridiophyceae M. Shameel, 2001

Order Porphyridiales Kylin, 1937

Family Porphyridiaceae Kylin, 1937

Porphyridium Nägeli, 1849

Porphyridium purpureum (Bory de Saint-Vincent) K. M. Drew & R. Ross

Class Rhodellophyceae Cavalier-Smith, 1998

Order Rhodospaerales E. C. Yang, J. L. Scott, H. S. Yoon & J. A. West, 2011

Family Glaucosphaeraceae Skuja, 1954

Rhodella L. V. Evans, 1970

Rhodella violacea (Kornmann) Wehrmeyer
[= *Rhodella maculata* L. V. Evans, 1970]

Class Stylonematophyceae H. S. Yoon, K. M. Müller, R. G. Sheath, F. D. Ott & D. Bhattacharya, 2006

Order Stylonematales K. M. Drew, 1956

Family Stylonemataceae K. M. Drew, 1956

Chroodactylon A. Hansgirg, 1885

Chroodactylon ornatum (C. Agardh) Basson

Colacodictyon Feldmann, 1955

Colacodictyon reticulatum (Batters) Feldmann

Neevea Batters, 1900

Neevea repens Batters

Stylonema Reinsch, 1875

Stylonema alsidii (Zanardini) K. M. Drew
Stylonema cornu-cervi Reinsch

Class Compsopogonophyceae G. W. Saunders & Hommersand, 2004

Order Erythropeltales Garbary, G. I. Hansen & Scagel, 1980

Family Erythrotrichiaceae G. M. Smith, 1933

Erythrocladia Rosenvinge, 1909

Erythrocladia polystromatica
P. J. L. Dangeard

Erythropeltis F. Schmitz, 1896

Erythropeltis discigera (Berthold) F. Schmitz

Erythrotrichia Areschoug, 1850

Erythrotrichia carnea (Dillwyn) J. Agardh
Erythrotrichia reflexa (P. Crouan & H. Crouan)

Thuret ex De Toni

Erythrotrichia welwitschii (Ruprecht) Batters

Porphyropsis Rosenvinge, 1909

Porphyropsis coccinea (J. Agardh ex Areschoug) Rosenvinge

Porphyrostromium Trevisan, 1848

Porphyrostromium boryanum (Montagne)
P. C. Silva

Porphyrostromium ciliare (Carmichael)
M. J. Wynne

[= *Erythrotrichia ciliaris* (Carmichael)
Thuret, 1863,

Erythrotrichia nigrescens P. J. L. Dangeard,

Erythrotrichia obscura Berthold, 1882,

Erythrotrichia pseudopulvinata

P. J. L. Dangeard, 1968 and *Erythrocladia grisea* P. J. L. Dangeard, 1968]

Sahlingia Trevisan, 1848

Sahlingia subintegra (Rosenvinge) Kornmann

[= *Erythrotrichia subintegra* Rosenvinge,
1909 and *Erythrocladia gibbera*
P. J. L. Dangeard, 1968]

Class Bangiophyceae Wettstein, 1901

Order Bangiales Nägeli, 1847

Family Bangiaceae Duby, 1830

Bangia Lyngbye, 1819

Bangia fuscopurpurea (Dillwyn) Lyngbye

Porphyra C. Agardh, 1824

* *Porphyra dioica* J. Brodie & L. M. Irvine

Porphyra linearis Greville

Porphyra purpurea (Roth) C. Agardh

Porphyra umbilicalis Kützing

Pyropia J. Agardh, 1899

Pyropia drachii (Feldmann) J. Brodie

[= *Porphyra drachii* Feldmann, 1981]

Pyropia leucosticta (Thuret) Neefus & J. Brodie

[= *Porphyra leucosticta* Thuret, 1863]

Wildemanina De Toni, 1890

Wildemanina miniata (C. Agardh) Foslie

[= *Porphyra miniata* (C. Agardh)
C. Agardh, 1824]

Class Florideophyceae Cronquist, 1960

Subclass Ahnfeltiophycidae G. W. Saunders & Hommersand, 2004

Order Ahnfeltiales Maggs & Pueschel, 1989

Family Ahnfeltiaceae Maggs & Pueschel, 1989

Ahnfeltia E. M. Fries, 1836

Ahnfeltia plicata (Hudson) Fries

Subclass Nemaliophycidae T. Christensen, 1978

Order Acrochaetiales Feldmann, 1953

Family Acrochaetiaceae Fritsch ex W. R. Taylor, 1957

Acrochaetium Nägeli, 1858

Acrochaetium alariae (Jónsson) Bornet

[= *Audouinella alariae* (Jónsson) Woelkerling, 1973]

Acrochaetium endozoicum (Darbishire) Batters

[= *Audouinella endozoica* (Darbishire) P. S. Dixon, 1976]

Acrochaetium lorrain-smithiae (Lyle)

L. Newton

[= *Audouinella lorrain-smithiae* (Lyle) P. S. Dixon, 1976]

Acrochaetium maluinum Hamel

[= *Audouinella maluina* (Hamel) G. R. South & Tittley, 1986]

Acrochaetium microscopicum (Nägeli ex Kützing) Nägeli

[= *Audouinella microscopica* (Nägeli ex Kützing) Woelkerling, 1971]

Acrochaetium moniliforme (Rosenvinge) Børgesen

[= *Audouinella moniliformis* (Rosenvinge) Garbary, 1979]

Acrochaetium parvulum (Kylin) Hoyt

[= *Audouinella parvula* (Kylin) P. S. Dixon, 1976]

Acrochaetium secundatum (Lyngbye) Nägeli

[= *Audouinella secundata* (Lyngbye) P. S. Dixon, 1976 and *Audouinella virgatula* (Harvey) P. S. Dixon, 1976]

Acrochaetium sparsum (Harvey) Nägeli

[= *Audouinella velutina* (Hauck) G. R. South & Tittley, 1986]

Acrochaetium subpinnatum Bornet ex Hamel

[= *Audouinella subpinnata* (Bornet ex Hamel) Garbary, 1979]

Grania (Rosenvinge) Kylin, 1944

Grania pectinata (Kylin) Athanasiadis

[= *Audouinella pectinata* (Kylin) Papenfuss, 1945]

Kylinia Rosenvinge, 1909

Kylinia endophytica (Batters) Athanasiadis

[= *Audouinella endophytica* (Batters) P. S. Dixon, 1976]

Rhodochorton Nägeli, 1862

Rhodochorton purpureum (Lightfoot)

Rosenvinge

[= *Audouinella purpurea* (Lightfoot) Woelkerling, 1973]

Order Palmariales Guiry & D. E. G. Irvine, 1978

Family Palmariaceae Guiry, 1974

Palmaria Stackhouse, 1802

Palmaria palmata (Linnaeus) F. Weber & D. Mohr

Family Rhodophysemataceae G. W. Saunders & J. L. McLachlan, 1990

Rhodophysema Batters, 1900

Rhodophysema elegans (P. Crouan & H. Crouan ex J. Agardh) P. S. Dixon

[incl. *Rhodophysema minus* Hollenberg & I. A. Abbott, 1965]

Rhodophysema feldmannii Cabioch

Rhodophysema georgei Batters

Rhodophysema kjellmanii G. W. Saunders & Clayden

[= *Halosacciocolax kjellmanii* S. Lund, 1959]

Family Meiodiscaceae S. L. Clayden & G. W. Saunders, 2010

Meiodiscus G. W. Saunders & McLachlan, 1991

Meiodiscus concrescens (K. M. Drew) P. W. Gabrielson

[= *Audouinella concrescens* (K. M. Drew) P. S. Dixon, 1976]

Rubrointrusa S. L. Clayden & G. W. Saunders, 2010

Rubrointrusa membranacea (Magnus)

S. L. Clayden & G. W. Saunders

[= *Audouinella membranacea* (Magnus) Papenfuss, 1945]

Family Rhodothamniellaceae G. W. Saunders, 1995

Rhodothamniella Feldmann, 1978

Rhodothamniella floridula (Dillwyn) Feldmann

[= *Audouinella floridula* (Dillwyn)
Woelkerling, 1971]

Order Colaconematales J. T. Harper &
G. W. Saunders, 2002

Family Colaconemataceae J. T. Harper &
G. W. Saunders, 2002

Colaconema Batters, 1896

Colaconema asparagopsisidis Chemin
[= *Audouinella asparagopsis* (Chemin)
P. S. Dixon, 1976]

Colaconema bonnemaisoniae Batters
[= *Audouinella bonnemaisoniae* (Batters)
P. S. Dixon, 1976]

Colaconema caespitosum (J. Agardh)
Jackelman, Stegenga & J. J. Bolton
[= *Audouinella caespitosa* (J. Agardh)
P. S. Dixon, 1976]

Colaconema chylocladiae Batters
[= *Audouinella chylocladiae* (Batters)
P. S. Dixon, 1976 and *Audouinella chemi-*
nii Feldmann, 1954]

Colaconema codicola (Børgesen) Stegenga,
J. J. Bolton & R. J. Anderson
[= *Audouinella codii* (Hamel) G. Furnari,
2000]

Colaconema corymbiferum (Thuret) Alongi,
Cormaci & G. Furnari
[= *Audouinella corymbifera* (Thuret)
P. S. Dixon, 1976]

Colaconema daviesii (Dillwyn) Stegenga
[= *Audouinella daviesii* (Dillwyn)
Woelkerling, 1971]

Colaconema gynandrum (Rosenvinge)
R. Nielsen
[= *Audouinella gynandra* (Rosenvinge)
Garbary, 1979]

Colaconema hallandicum (Kylin) Afonso-
Carillo, Sanson, Sangil & Diaz-Villa
[= *Audouinella polyblasta* (Rosenvinge)
J. H. Price, Lawson & D. M. John, 1986]

Colaconema infestans (M. Howe & Hoyt)
Woelkerling
[= *Audouinella infestans* (M. Howe &
Hoyt) P. S. Dixon, 1976]

Colaconema leptonema (Rosenvinge) Alongi,
Cormaci & G. Furnari
[= *Audouinella leptonema* (Rosenvinge)
Garbary, 1979]

Colaconema nemalii (De Notaris ex L. Dufour)
Stegenga
[= *Audouinella nemalionis* (De Notaris ex

L. Dufour) P. S. Dixon, 1976]

Colaconema savianum (Meneghini) R. Nielsen
[= *Audouinella saviora* (Meneghini)
Woelkerling, 1973]

Colaconema subtilissimum (Kützing) Alongi,
Cormaci & G. Furnari

[= *Audouinella subtilissima* (Kützing)
Garbary, 1979]

Order Nemaliales F. Schmitz, 1892

Family Scinaiceae Huisman, J. T. Harper &
G. W. Saunders, 2004

Scinaia Bivona-Bernardi, 1822

Scinaia furcellata (Turner) J. Agardh
Scinaia interrupta (A. P. De Candolle)
M. J. Wynne
[= *Scinaia turgida* Chemin, 1926]

Family Liagoraceae Kützing, 1843

Helminthocladia J. Agardh, 1851

Helminthocladia calvadosii (J. V. Lamouroux
ex Duby) Setchell

Helminthora J. Agardh, 1851

Helminthora divaricata (C. Agardh) J. Agardh

Liagora J. V. Lamouroux, 1812

Liagora viscida (Forsskål) C. Agardh

Nemalion Duby, 1830

Nemalion elminthoides (Velley) Batters

* *Nemalion multifidum* (Lyngbye) Chauvin

Subclass Rhodymeniophycidae G. W. Saunders
& Hommersand, 2004

Order Gelidiales Kylin, 1923

Family Gelidiaceae Kützing, 1843

Gelidium J. V. Lamouroux, 1813

* *Gelidium attenuatum* (Turner) Thuret

Gelidium corneum (Hudson) J. V. Lamouroux
[= *Gelidium sesquipedale* (Clemente)
Thuret, 1876]

* *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon

* *Gelidium maggsiae* Rico & Guiry

* *Gelidium pulchellum* (Turner) Kützing

Gelidium pusillum (Stackhouse) Le Jolis

* *Gelidium spathulatum* (Kützing) Bornet

Gelidium spinosum (S. G. Gmelin) P. C. Silva
[= *Gelidium latifolium* Bornet ex Hauck,
1883]

Family Pterocladaceae G. P. Felicini & Perrone, 2006

- Pterocladia* B. Santelices & Hommersand, 1997
Pterocladia capillacea (S. G. Gmelin) Santelices & Hommersand
[= *Pterocladia capillacea* (S. G. Gmelin) Bornet, 1876]
* *Pterocladia melanoidea* (Schousboe ex Bornet) Santelices & Hommersand

Family Gelidiellaceae K.-C. Fan, 2006

- Millerella* G. H. Boo & S. M. Boo, 2016
Millerella pannosa (Feldmann) G. H. Boo & L. Le Gall
[= *Gelidiella tenuissima* Feldmann & Hamel, 1936]
Gelidiella Feldmann & G. Hamel, 1934
Gelidiella calcicola Maggs & Guiry

Order Gracilariales Fredericq & Hommersand, 1989

Family Gracilariaceae Nägeli, 1847

- Gracilaria* Greville, 1830
Gracilaria bursa-pastoris (S. G. Gmelin) P. C. Silva
[incl. *Gracilaria conferta* (Schousboe ex Montagne) Montagne, 1846]
* *Gracilaria dura* (C. Agardh) J. Agardh
* *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) M. Steentoft, L. M. Irvine & W. F. Farnham
Gracilaria multipartita (Clemente) Harvey
* *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss

Gracilariopsis E. Y. Dawson, 1949

- * *Gracilariopsis chorda* (Holmes) Ohmi
Gracilariopsis longissima (S. G. Gmelin) Steentoft, L. M. Irvine & Farnham
[= *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss, 1950]

Family Pterocladophilaceae K.-C. Fan & Papenfuss, 1959

- Gelidiocolax* N. L. Gardner, 1927
Gelidiocolax margaritoides (M. T. Martin & M. A. Pocock) K.-C. Fan & Papenfuss

Holmsella Sturch, 1926

Holmsella pachyderma (Reinsch) Sturch

Order Atractophorales Maggs, L. Le Gall, Filloramo & G. W. Saunders, 2016

Family Atractophoraceae Maggs, L. Le Gall & G. W. Saunders, 2016

Atractophora P. Crouan & H. Crouan, 1848

- Atractophora hypnoides* P. Crouan & H. Crouan
[incl. sporophyte phase *Rhododiscus pulcherrimus* P. Crouan & H. Crouan, 1859]

Order Bonnemaisoniales Feldmann & G. Feldmann, 1952

Family Bonnemaisoniaceae F. Schmitz, 1892

Asparagopsis Montagne, 1841

- Asparagopsis armata* Harvey
[incl. sporophyte phase *Falkenbergia rufolanosa* (Harvey) F. Schmitz, 1897]

Bonnemaisonia C. Agardh, 1822

- Bonnemaisonia asparagoides* (Woodward) C. Agardh
[incl. sporophyte phase *Hymenoclonium serpens* (P. Crouan & H. Crouan) Batters, 1895]
Bonnemaisonia clavata Hamel
Bonnemaisonia hamifera Hariot
[incl. sporophyte phase *Trailliella intricata* Batters, 1896]

Family Naccariaceae Kylin, 1928

Naccaria Endlicher, 1836

- Naccaria wiggii* (Turner) Endlicher ex J. Agardh

Order Acrosymphytales R. D. Withall & G. W. Saunders, 2007

Family Schimmelmanniaceae G. W. Saunders & Kraft, 2016

Schimmelmannia Schousboe ex Kützing, 1849

- Schimmelmannia schousboei* (J. Agardh) J. Agardh
[= *Schimmelmannia ornata* Schousboe ex Kützing, 1849]

Order Halymeniales G. W. Saunders & Kraft, 1996

Family Halymeniaceae Bory de Saint-Vincent, 1828

Cryptonemia J. Agardh, 1842

Cryptonemia seminervis (C. Agardh) J. Agardh

Dermocorynus P. Crouan & H. Crouan, 1858

Dermocorynus dichotomus (J. Agardh) Gargiulo, M. Morabito & Manghisi
[= *Grateloupia dichotoma* J. Agardh, 1842]

Dermocorynus montagnei P. Crouan & H. Crouan

Grateloupia C. Agardh, 1822

Grateloupia filicina (J. V. Lamouroux) C. Agardh

* *Grateloupia minima* P. Crouan & H. Crouan

* *Grateloupia subpectinata* Holmes

* *Grateloupia turuturu* Yamada

Halymenia C. Agardh, 1817

Halymenia latifolia P. Crouan & H. Crouan ex Kützing

Pachymeniopsis Yamada ex Kawabata, 1954

* *Pachymeniopsis lanceolata* (K. Okamura) Y. Yamada ex S. Kawabata

Polyopes J. Agardh, 1849

* *Polyopes lancifolius* (Harvey) Kawaguchi & Wang

Subclass Hildenbrandiophycidae G. W. Saunders & Hommersand, 2004

Order Hildenbrandiales Pueschel & K. M. Cole, 1982

Family Hildenbrandiaceae Rabenhorst, 1868

Hildenbrandia Nardo, 1834

Hildenbrandia crouaniorum J. Agardh
[previously 'crouanii' and incl. *Hildenbrandia canariensis* Børgesen, 1929]

* *Hildenbrandia occidentalis* Setchell

Hildenbrandia rubra (Sommerfelt) Meneghini

Subclass Corallinophycidae Le Gall & G. W. Saunders, 2007

Order Hapalidiales W. A. Nelson, J. E. Sutherland, T. J. Farr & H. S. Yoon, 2015

Family Hapalidiaceae J. E. Gray, 1865

Subfamily Austrolithoideae A. S. Harvey &

Woelkerling, 1995

Boreolithon A. S. Harvey & Woelkerling, 1995

Boreolithon vanheurckii (Heydrich) A. S. Harvey & Woelkerling
[= *Melobesia vanheurckii* (Heydrich) De Toni, 1924]

Subfamily Choreonematoideae Woelkerling, 1987

Choreonema F. Schmitz, 1889

Choreonema thuretii (Bornet) F. Schmitz

Subfamily Melobesioideae Bizzozero, 1885

Melobesia J. V. Lamouroux, 1812

Melobesia membranacea (Esper) J. V. Lamouroux

Family Mesophyllaceae Athanasiadis, 2017

Leptophytum W. H. Adey, 1966

Leptophytum bisporum (Foslie) W. H. Adey
[= *Phymatolithon bisporum* (Foslie) Afonso-Carrillo, 1984]

Leptophytum bornetii (Foslie) W. H. Adey

Mesophyllum Me. Lemoine, 1928

* *Mesophyllum alternans* (Foslie) Cabioch & M. L. Mendoza
Mesophyllum lichenoides (J. Ellis) Me. Lemoine

Order Corallinales P. C. Silva & H. W. Johansen, 1986

Family Corallinaceae J. V. Lamouroux, 1812

Subfamily Corallinoideae (Areschoug) Foslie, 1908

Tribe Corallineae Areschoug, 1852

Corallina Linnaeus, 1758

* *Corallina caespitosa* R. H. Walker, J. Brodie & L. M. Irvine
Corallina officinalis Linnaeus

Ellisolandia K. R. Hind & G. W. Saunders, 2013

Ellisolandia elongata (J. Ellis & Solander) K. R. Hind & G. W. Saunders
[= *Corallina elongata* J. Ellis & Solander, 1786]

Tribe Janieae H. W. Johansen & P. C. Silva, 1978

Jania J. V. Lamouroux, 1812

Jania longifurca Zanardini

Jania rubens (Linnaeus) J. V. Lamouroux

Jania squamata (Linnaeus) J. H. Kim, Guiry & H.-G. Choi

[= *Haliptilon squamatum* (Linnaeus)

H. W. Johansen, L. M. Irvine & A. Webster, 1973]

Jania virgata (Zanardini) Montagne

[= *Haliptilon virgatum* (Zanardini) Garbary & H. W. Johansen, 1982]

Subfamily Lithophylloideae Setchell, 1943

Tribe Dermatolitheae Cabioch, 1972

Titanoderma Nägeli, 1858

Titanoderma laminariae (P. Crouan & H. Crouan) Y. M. Chamberlain

Titanoderma pustulatum (J. V. Lamouroux) Nägeli

[= *Titanoderma pustulatum* var. *confine* (P. Crouan & H. Crouan)

Y. M. Chamberlain, 1991]

Tribe Lithophylleae Zanardini, 1844

Lithophyllum Philippi, 1837

* *Lithophyllum bathyporum* Athanasiadis & D. L. Ballantine

Lithophyllum byssoides (Lamarck) Foslie

[= *Lithophyllum lichenoides* Philippi, 1837]

Lithophyllum corallinae (P. Crouan & H. Crouan) Heydrich

Lithophyllum crouaniorum Foslie

[= *Lithophyllum crouanii* Chamberlain, Irvine & Walker]

Lithophyllum cystoseirae (Hauck) Heydrich

* *Lithophyllum hibernicum* Foslie

Lithophyllum incrustans Philippi

Lithophyllum nitorum W. H. Adey & P. J. Adey

Lithophyllum orbiculatum (Foslie) Foslie

[= *Lithothamnion subtenellum* (Foslie) Me. Lemoine, 1915]

Lithophyllum vickersiae Me. Lemoine

[= *Pseudolithophyllum vickersiae* (Me. Lemoine) Afonso-Carillo]

Subfamily Hydrolithoideae A. Kato & M. Baba, 2011

Hydrolithon (Foslie) Foslie, 1909

Hydrolithon boreale (Foslie) Y. M. Chamberlain

Hydrolithon cruciatum (Bressan)

Y. M. Chamberlain

Hydrolithon farinosum (J. V. Lamouroux)

Penrose & Y. M. Chamberlain

Hydrolithon sargassi (Foslie) Y. M. Chamberlain

Pneophyllum Kützing, 1843

Pneophyllum confervicola (Kützing)

Y. M. Chamberlain

Pneophyllum coronatum (Rosanoff) Penrose

[= *Pneophyllum caulerpae* (Foslie) P. L. Jones & Woelkerling, 1984]

Pneophyllum fragile Kützing

[= *Pneophyllum lejolisii* (Rosanoff) Y. M. Chamberlain, 1983]

Pneophyllum limitatum (Foslie)

Y. M. Chamberlain

Pneophyllum lobescens Y. M. Chamberlain

Pneophyllum myriocarpum (P. Crouan & H. Crouan) Y. M. Chamberlain

* *Pneophyllum zonale* (P. Crouan & H. Crouan) Y. M. Chamberlain

Subfamily Metagoniolithoideae H. W. Johansen, 1969

Harveyolithon A. Rösler, Perfectti, V. Peña & J. C. Braga, 2016

Harveyolithon samoëense (Foslie) A. Rösler, Perfectti, V. Peña & J. C. Braga

[= *Hydrolithon samoëense* (Foslie) Keats & Y. M. Chamberlain, 1994]

Subfamily Neogonolitoideae A. Kato & M. Baba, 2011

Neogonolithon Setchell & L. R. Mason, 1943

Neogonolithon brassica-florida (Harvey) Setchell & L. R. Mason

Subfamily Porolithoideae A. Kato & M. Baba, 2011

Spongites Kützing, 1841

Spongites absimilis (Foslie & M. Howe) Afonso-Carrillo

[= *Neogonolithon absimile* (Foslie & M. Howe) Cabioch, 1972]

Family Lithothamniaceae H. J. Haas, 1886

Tribe Lithothamniaceae Foslie, 1908

Lithothamnion Heydrich, 1897

Lithothamnion corallioides (P. Crouan & H. Crouan) P. Crouan & H. Crouan
Lithothamnion glaciale Kjellman
Lithothamnion sonderi Hauck

Tribe Phymatolitheae Adey & H. W. Johansen, 1972

Phymatolithon Foslie, 1898

Phymatolithon brunneum Y. M. Chamberlain
Phymatolithon calcareum (Pallas) W. H. Adey & D. L. McKibbin ex Woelkerling & L. M. Irvine

[incl. *Lithothamnion hamelii* Me. Lemoine, 1931]

Phymatolithon laevigatum (Foslie) Foslie
Phymatolithon lamii (Me. Lemoine) Y. M. Chamberlain

Phymatolithon lenormandii (Areschoug) Adey

* *Phymatolithon lusitanicum* V. Peña
Phymatolithon purpureum (P. Crouan & H. Crouan) Woelkerling & L. M. Irvine

Order Peyssonneliales Krayesky, Fredericq & J. N. Norris, 2009

Family Peyssonneliaceae Denizot, 1968

Cruoriopsis Dufour, 1865

* *Cruoriopsis hauckii* Batters

Peyssonnelia Decaisne, 1841

Peyssonnelia armorica (P. Crouan & H. Crouan) Weber-van Bosse
Peyssonnelia atropurpurea P. Crouan & H. Crouan

Peyssonnelia coriacea Feldmann

Peyssonnelia dubyi P. Crouan & H. Crouan
Peyssonnelia harveyana P. Crouan & H. Crouan ex J. Agardh

Peyssonnelia immersa Maggs & L. M. Irvine
Peyssonnelia squamaria (S. G. Gmelin) Decaisne ex J. Agardh

Order Gigartinales F. Schmitz, 1892

Family Calosiphoniaceae Kylin, 1932

Calosiphonia P. Crouan & H. Crouan, 1852

Calosiphonia vermicularis (J. Agardh) F. Schmitz

Schmitzia P. C. Silva, 1950

Schmitzia neapolitana (Berthold) P. C. Silva

Family Caulacanthaceae Kützing, 1843

Catenella Greville, 1839

Catenella caespitosa (Withering) L. M. Irvine

Caulacanthus Kützing, 1843

* *Caulacanthus okamurae* Yamada
Caulacanthus ustulatus (Mertens ex Turner) Kützing

Family Cruoriaceae Kylin, 1928

Cruoria Fries, 1835

Cruoria cruoriiformis (P. Crouan & H. Crouan) Denizot

[previously '*cruoriaeformis*', incl. *Cruoria purpurea* P. Crouan & H. Crouan, 1867]

Cruoria pellita (Lyngbye) Fries

Family Cystocloniaceae Kützing, 1843

Calliblepharis Kützing, 1843

Calliblepharis ciliata (Hudson) Kützing

* *Calliblepharis hypneoides* P. Díaz-Tapia, I. Bárbara & M. H. Hommersand
Calliblepharis jubata (Goodenough & Woodward) Kützing

Cystoclonium Kützing, 1843

Cystoclonium purpureum (Hudson) Batters

Hypnea J. V. Lamouroux, 1813

Hypnea musciformis (Wulfen) J. V. Lamouroux

* *Hypnea valentiae* (Turner) Montagne

Rhodophyllis Kützing, 1847

Rhodophyllis divaricata (Stackhouse) Papenfuss

Family Dumontiaceae Bory de Saint-Vincent, 1828

Dilsea Stackhouse, 1809

Dilsea carnosa (Schmidel) Kuntze

Dudresnaya P. Crouan & H. Crouan, 1835

Dudresnaya verticillata (Withering) Le Jolis

Dumontia J. V. Lamouroux, 1813

Dumontia contorta (S. G. Gmelin) Ruprecht

Family Furcellariaceae Greville, 1830

- Furcellaria* J. V. Lamouroux, 1813
Furcellaria lumbricalis (Hudson)
 J. V. Lamouroux
 [= *Callophyllis laciniata* (Hudson)
 Kützing, 1843]
- Halarachnion* Kützing, 1843
Halarachnion ligulatum (Woodward) Kützing
 [incl. sporophyte phase *Cruoria rosea*
 (P. Crouan & H. Crouan) P. Crouan &
 H. Crouan, 1867]
- Family Gigartinaeae** Bory de Saint-Vincent,
 1828
- Chondracanthus* Kützing, 1843
Chondracanthus acicularis (Roth) Fredericq
 [= *Gigartina acicularis* (Roth)
 J. V. Lamouroux, 1813, incl. *Gigartina*
falcata J. Agardh, 1851]
 * *Chondracanthus chamissoi* (C. Agardh)
 Kützing
Chondracanthus teedei (Mertens ex Roth)
 Kützing
 [= *Gigartina teedei* (Mertens ex Roth)
 J. V. Lamouroux, 1813]
- Chondrus* Stackhouse, 1797
Chondrus crispus Stackhouse
- Gigartina* Stackhouse, 1809
Gigartina pistillata (S. G. Gmelin) Stackhouse
- Family Gloiosiphoniaceae** F. Schmitz, 1892
- Gloiosiphonia* Carmichael, 1833
Gloiosiphonia capillaris (Hudson) Carmichael
- Thuretella* F. Schmitz, 1889
Thuretella schousboei (Thuret) F. Schmitz
- Family Kallymeniaceae** Kylin, 1928
- Callocolax* F. Schmitz ex Batters, 1895
Callocolax neglectus F. Schmitz ex Batters
- Kallymenia* J. Agardh, 1842
Kallymenia reniformis (Turner) J. Agardh
- Meredithia* J. Agardh, 1892
Meredithia microphylla (J. Agardh) J. Agardh
- Metacallophyllis* A. Vergés & L. Le Gall, 2017
Metacallophyllis iniata (Hudson) A. Vergés &
 L. Le Gall
- Nothokallymenia* A. Vergés & L. Le Gall, 2017
 * *Nothokallymenia crouaniorum* (Vergés &
 Le Gall) Vergés & Le Gall
- Family Schmitziellaceae** Guiry, Garbary &
 G. W. Saunders, 2012
- Schmitziella* Bornet & Batters, 1892
Schmitziella endophloea Bornet & Batters
- Family Solieriaceae** J. Agardh, 1876
- Solieria* J. Agardh, 1842
Solieria chordalis (C. Agardh) J. Agardh
- Family Phylloporaceae** Willkomm, 1854
- Ahnfeltiopsis* P. C. Silva & DeCew, 1992
 * *Ahnfeltiopsis devoniensis* (Greville) P. C. Silva
 & DeCew
Ahnfeltiopsis pusilla (Montagne) P. C. Silva &
 DeCew
 [= *Gymnogongrus pusillus* (Montagne)
 Feldmann & Mayozer, 1938]
- Coccotylus* Kützing, 1843
Coccotylus truncatus (Pallas) M. J. Wynne &
 J. N. Heine
 [= *Phyllophora truncata* (Pallas)
 A. D. Zinova, 1970]
- Erythrodermis* Batters, 1900
Erythrodermis traillii (Holmes ex Batters)
 Guiry & Garbary
 [= *Phyllophora traillii* Holmes ex Batters,
 1890]
- Gymnogongrus* C. Martius, 1833
Gymnogongrus crenulatus (Turner) J. Agardh
Gymnogongrus griffithsiai (Turner) C. Martius
- Gymnothamnion* J. Agardh, 1892
Gymnothamnion elegans (Schousboe ex
 C. Agardh) J. Agardh
- Mastocarpus* Kützing, 1843
Mastocarpus stellatus (Stackhouse) Guiry
 [incl. sporophyte phase *Petrocelis cruenta*
 J. Agardh, 1851]

Phyllophora Greville, 1830

Phyllophora crispa (Hudson) P. S. Dixon

Phyllophora herediae (Clemente) J. Agardh
[previously 'heredia']

Phyllophora pseudoceranoïdes (S. G. Gmelin)
Newroth & A. R. A. Taylor ex P. S. Dixon &
L. M. Irvine

Phyllophora sicula (Kützing) Guiry &
L. M. Irvine

Schottera Guiry & Hollenberg, 1975

Schottera nicaeensis (J. V. Lamouroux ex
Duby) Guiry & Hollenberg

Stenogramma Harvey, 1840

Stenogramma interruptum (C. Agardh)
Montagne
[previously 'Stenogramme interrupta']

Family Polyidaceae Kylin, 1956

Polyides C. Agardh, 1822

Polyides rotunda (Hudson) Gaillon
[previously 'rotundus']

Family Sphaerococcaceae Dumortier, 1822

Sphaerococcus Stackhouse, 1797

Sphaerococcus coronopifolius Stackhouse
[incl. the sporophyte phase *Haematocelis*
fissurata P. Crouan & H. Crouan, 1867]

Order Nemastomatales Kylin, 1925

Family Nemastomataceae Ardissonne, 1869

Itonoa Masuda & Guiry, 1995

Itonoa marginifera (J. Agardh) Masuda &
Guiry
[= *Platoma marginiferum* (J. Agardh)
Batters, 1902]

Family Schizymeniaceae Masuda & Guiry, 1995

Schizymenia J. Agardh, 1851

Schizymenia dubyi (Chauvin ex Duby)
J. Agardh
[incl. the sporophyte phase *Haematocelis*
rubens J. Agardh, 1851]

Order Plocamiales G. W. Saunders & Kraft, 1994

Family Plocamiaceae Kützing, 1843

Plocanium J. V. Lamouroux, 1813

Plocanium cartilagineum (Linnaeus)

P. S. Dixon

* *Plocanium lyngbyanum* Kützing

* *Plocanium maggsiae* G. W. Saunders &
Lehmkuhl

* *Plocanium nanum* G. W. Saunders &
Lehmkuhl

Plocanium raphelisianum P. J. L. Dangeard

Order Rhodymeniales F. Schmitz, 1892

Family Champiaceae Kützing, 1843

Champia Desvaux, 1809

Champia parvula (C. Agardh) Harvey

Chylocladia Greville, 1833

Chylocladia verticillata (Lightfoot) Bliding

Gastroclonium Kützing, 1843

Gastroclonium ovatum (Hudson) Papenfuss

Gastroclonium reflexum (Chauvin) Kützing

Family Lomentariaceae Willkomm, 1854

Lomentaria Lyngbye, 1854

Lomentaria articulata (Hudson) Lyngbye

Lomentaria clavellosa (Lightfoot ex Turner)
Gaillon

Lomentaria hakodatensis Yendo

Lomentaria orcadensis (Harvey) Collins

Family Rhodymeniaceae Harvey, 1846

Chrysymenia J. Agardh, 1842

Chrysymenia ventricosa (J. V. Lamouroux)
J. Agardh

* *Chrysymenia wrightii* (Harvey) Yamada

Cordylecladia J. Agardh, 1852

Cordylecladia erecta (Greville) J. Agardh

Rhodymenia Greville, 1830

Rhodymenia ardissoni (Kuntze) Feldmann

Rhodymenia coespitosella L'Hardy-Halos

Rhodymenia delicatula P. J. L. Dangeard

Rhodymenia holmesii Ardissonne

Rhodymenia pseudopalmeta (J. V. Lamouroux)
P. C. Silva

Order Ceramiales Nägeli, 1847

Family Callithamniaceae Kützing, 1843

Subfamily Callithamnioideae De Toni, 1903

Tribe Callithamnieae F. Schmitz & P. Hauptfleisch, 1897

Aglaothamnion Feldmann-Mazoyer, 1941

Aglaothamnion bipinnatum (P. Crouan & H. Crouan) Feldmann & G. Feldmann

Aglaothamnion chadefaudii L'Hardy-Halos

Aglaothamnion cordatum (Børgesen) Feldmann-Mazoyer

Aglaothamnion diaphanum L'Hardy-Halos & Maggs

Aglaothamnion fasciculatum (Harvey) Maggs & L'Hardy-Halos

Aglaothamnion feldmanniae Halos

Aglaothamnion gaillonii (P. Crouan & H. Crouan) Halos

Aglaothamnion priceanum Maggs, Guiry & Ruess

Aglaothamnion pseudobyssoides (P. Crouan & H. Crouan) Halos

Aglaothamnion rabenhorstii (Kützing) L'Hardy-Halos

Aglaothamnion tenuissimum (Bonnemaison) Feldmann-Mazoyer

[= *Aglaothamnion byssoides* (Arnott ex Harvey) C. F. Boudouresque & M. M. Perret-Boudouresque, 1987]

Aglaothamnion tripinnatum (C. Agardh) Feldmann-Mazoyer

Callithamnion Lyngbye, 1819

Callithamnion corymbosum (Smith) Lyngbye

Callithamnion granulatum (Ducluzeau) C. Agardh

Callithamnion tetragonum (Withering) S. F. Gray

Callithamnion tetricum (Dillwyn) S. F. Gray

Gaillona Bonnemaison, 1828

Gaillona gallica (Nägeli) Athanasiadis

[= *Aglaothamnion gallicum* (Nägeli) Halos ex Ardré, 1970]

Gaillona hookeri (Dillwyn) Athanasiadis

[= *Aglaothamnion hookeri* (Dillwyn) Maggs & Hommersand, 1993, incl. *Aglaothamnion brodiei* (Harvey) Feldmann-Mazoyer, 1941]

Gaillona rosea (Roth) Athanasiadis

[= *Aglaothamnion roseum* (Roth) Maggs & L'Hardy-Halos, 1993]

Gaillona scopulorum (C. Agardh) Athanasiadis

[= *Aglaothamnion scopulorum* (C. Agardh) Feldmann-Mazoyer, 1941]

Gaillona seposita (Gunnerus) Athanasiadis

[= *Aglaothamnion sepositum* (Gunnerus) Maggs & Hommersand, 1993]

Seirospora Harvey, 1846

Seirospora interrupta (Smith) F. Schmitz

[= *Seirospora griffithsiana* Harvey, 1846]

Tribe Ptiloteae F. Schmitz & Hauptfleisch, 1897

Plumaria F. Schmitz, 1896

Plumaria plumosa (Hudson) Kuntze

Ptilota C. Agardh, 1817

* *Ptilota gunneri* P. C. Silva, Maggs & L. M. Irvine

Subfamily Crouanioideae De Toni, 1903

Tribe Crouanieae F. Schmitz & Hauptfleisch, 1897

Crouania J. Agardh, 1842

Crouania attenuata (C. Agardh) J. Agardh

Family Wrangeliaceae J. Agardh, 1851

Tribe Griffithsieae Schmitz & Hauptfleisch, 1897

Anotrichium Nägeli, 1862

Anotrichium barbatum (C. Agardh) Nägeli

Anotrichium furcellatum (J. Agardh) Baldock

Bornetia Thuret, 1855

Bornetia secundiflora (J. Agardh) Thuret

Griffithsia C. Agardh, 1817

Griffithsia corallinoides (Linnaeus) Trevisan

Griffithsia devoniensis Harvey

Griffithsia schousboei Montagne

Halurus Kützing, 1843

Halurus equisetifolius (Lightfoot) Kützing

Halurus flosculosus (J. Ellis) Maggs & Hommersand

[= *Griffithsia flosculosa* (J. Ellis) Batters, 1902]

Tribe Lejolisieae Feldmann-Mazoyer, 1941

Ptilothamnion Thuret, 1863

Ptilothamnion pluma (Dillwyn) Thuret

[incl. *Spermothamnion barbatum*

(C. Agardh) Nägeli, 1862 and

Spermothamnion mesocarpum (Carmichael)

Chemin]

Ptilothamnion sphaericum (P. Crouan & H. Crouan ex J. Agardh) Maggs & Hommersand

Tribe Monosporeae F. Schmitz & Hauptfleisch, 1897

Monosporus Solier, 1845

Monosporus pedicellatus (Smith) Solier

Tribe Spermiothamnieae F. Schmitz & Hauptfleisch, 1897

Spermiothamnion Areschoug, 1847

Spermiothamnion repens (Dillwyn) Magnus

Spermiothamnion strictum (C. Agardh) Ardissonne

Tribe Sphondylothamnieae Feldmann-Mazoyer, 1941

Sphondylothamnion Nägeli, 1862

Sphondylothamnion multifidum (Hudson) Nägeli

Family Ceramiaceae Dumortier, 1822

Subfamily Ceramioideae De Toni, 1903

Tribe Antithamnieae Hommersand, 1963

Antithamnion Nägeli, 1847

Antithamnion cruciatum (C. Agardh) Nägeli

Antithamnion densum (Suhr) M. Howe

* *Antithamnion hubbsii* E. Y. Dawson

Antithamnion villosum (Kützing) Athanasiadis

Tribe Ceramieae C. Agardh ex Greville, 1828

Centroceras Kützing, 1842

* *Centroceras clavulatum* (C. Agardh) Montagne

Ceramium Roth, 1797

Ceramium bertholdii Funk

Ceramium botryocarpum A. W. Griffiths ex Harvey

Ceramium callipterum Mazoyer

Ceramium ciliatum (J. Ellis) Ducluzeau

Ceramium cimbricum H. E. Petersen

[= *Ceramium fastigiatum* Harvey, 1834]

Ceramium circinatum (Kützing) J. Agardh

Ceramium codii (H. Richards) Mazoyer

Ceramium comptum Børgesen

Ceramium deslongchampsii Chauvin ex Duby

Ceramium diaphanum (Lightfoot) Roth

[incl. *Ceramium tenuissimum* (Roth) J. Agardh, 1851]

Ceramium echionotum J. Agardh

Ceramium gaditanum (Clemente) Cremades

[= *Ceramium flabelligerum* J. Agardh, 1844]

Ceramium pallidum (Kützing) Maggs & Hommersand

[= *Ceramium armoricum* P. S. Dixon & H. M. Parkes, 1968]

* *Ceramium secundatum* Lyngbye

Ceramium shuttleworthianum (Kützing) Rabenhorst

Ceramium siliquosum (Kützing) Maggs & Hommersand

Ceramium tenuicorne (Kützing) Waern

[= *Ceramium strictum* Harvey, 1846]

Ceramium virgatum Roth

[= *Ceramium rubrum* C. Agardh, 1811]

Gayliella T. O. Cho, L. J. McIvor & S. M. Boo, 2008

Gayliella flaccida (Harvey ex Kützing) T. O. Cho & L. J. McIvor

[= *Ceramium flaccidum* (Harvey ex Kützing) Ardissonne, 1871]

Microcladia Greville, 1830

Microcladia glandulosa (Solander ex Turner) Greville

Tribe Dohrnielleae Feldmann-Mazoyer, 1941

Antithamnionella Lyle, 1922

Antithamnionella floccosa (O. F. Müller) Whittick

Antithamnionella spirographidis (Schiffner)

E. M. Wollaston

Antithamnionella ternifolia (Hooker fil. & Harvey) Lyle

[= *Antithamnionella sarniensis* Lyle, 1922]

Tribe Pterothamnieae Athanasiadis, 1996

Pterothamnion Nägeli, 1855

Pterothamnion crispum (Ducluzeau) Nägeli

Pterothamnion plumula (J. Ellis) Nägeli

Subfamily Compsothamnioideae De Toni, 1903

Tribe Compsothamnieae F. Schmitz &

Hauptfleisch, 1897

Composothamnion (Nägeli) F. Schmitz, 1889
Composothamnion decompositum (J. Agardh)
 Maggs & L'Hardy-Halos
 [incl. *Mesothamnion distichum* Halos ex
 G. R. South & Tittley, 1986]
Composothamnion gracillimum De Toni
Composothamnion thuioides (Smith) Nägeli

Subfamily Spongoclonioideae De Toni, 1903

Tribe Spongoclonieae F. Schmitz & Hauptfleisch,
 1897

Pleonosporium Nägeli, 1862
Pleonosporium borrieri (Smith) Nägeli
Pleonosporium flexuosum (C. Agardh) Bornet

Spongoclonium Sonder, 1853
Spongoclonium caribaeum (Børgesen)
 M. J. Wynne
 [= *Pleonosporium caribaeum* (Børgesen)
 R. E. Norris, 1985]

Subfamily Spyridioideae De Toni, 1903

Tribe Spyridieae F. Schmitz & Hauptfleisch, 1897

Spyridia Harvey, 1833
Spyridia filamentosa (Wulfen) Harvey
 * *Spyridia griffithiana* (J. E. Smith)
 G. C. Zuccarello, Prud'homme van Reine &
 H. Stegenga

Family Choreocolacaceae Sturch, 1926

Tribe Choreocolaceae Svedelius, 1911

Choreocolax Reinsch, 1875
Choreocolax polysiphoniae Reinsch

Tribe Harveyelleae Svedelius, 1911

Harveyella F. Schmitz & Reinke, 1889
Harveyella mirabilis (Reinsch) F. Schmitz &
 Reinke

Family Dasyaceae Kützing, 1843

Subfamily Dasyoideae De Toni, 1903

Dasya C. Agardh, 1824
Dasya corymbifera J. Agardh
Dasya hutchinsiae Harvey
Dasya ocellata (Grateloup) Harvey
Dasya punicea (Zanardini) Meneghini
 * *Dasya sessilis* Yamada

Dasysiphonia I. K. Lee & J. A. West, 1980
 * *Dasysiphonia japonica* (Yendo) H.-S. Kim

Subfamily Heterosiphonioideae H.-G. Choi,
 Kraft, I. K. Lee & G. W. Saunders, 2002

Heterosiphonia Montagne, 1842
Heterosiphonia plumosa (J. Ellis) Batters

Family Delesseriaceae Bory de Saint-Vincent,
 1828

Subfamily Delesserioideae Stizenberger, 1860

Tribe Apoglosseae Showe M. Lin, S. Fredericq &
 M. H. Hommersand, 2012

Apoglossocolax Maggs & Hommersand, 1993
 * *Apoglossocolax pusillus* Maggs &
 Hommersand

Apoglossum (J. Agardh) J. Agardh, 1898
Apoglossum ruscifolium (Turner) J. Agardh

Tribe Delesserieae J. Agardh, 1841

Delesseria J. V. Lamouroux, 1813
Delesseria sanguinea (Hudson)
 J. V. Lamouroux

Tribe Hypoglosseae M. J. Wynne, 2001

Hypoglossum Kützing, 1843
Hypoglossum hypoglossoides (Stackhouse)
 Collins & Hervey

Tribe Membranoptereae M. J. Wynne, 2001

Membranoptera Stackhouse, 1809
Membranoptera alata (Hudson) Stackhouse

Subfamily Nitophylloideae Stizenberger, 1860

Tribe Cryptopleureae M. J. Wynne, 2001

Acrosorium Zanardini ex Kützing, 1869
 * *Acrosorium ciliolatum* (Harvey) Kylin

Cryptopleura Kützing, 1843
Cryptopleura ramosa (Hudson) L. Newton
 [incl. *Acrosorium uncinatum* (Turner)
 Kylin, 1924]

Gonimophyllum Batters, 1892
Gonimophyllum buffhamii Batters

Gonimocolax Kylin, 1924

Gonimocolax roscoffensis Feldmann & G. Feldmann

Tribe Myriogrammeae M. S. Hommersand & S. Fredericq, 1997

Haraldiophyllum A. D. Zinova, 1981

Haraldiophyllum bonnemaisonii (Kylin) A. D. Zinova
[= *Myriogramme bonnemaisonii* Kylin, 1924]

Myriogramme Kylin, 1924

Myriogramme alliacea (P. Crouan & H. Crouan) Athanasiadis
[previously '*alliaceum*']
Myriogramme minuta Kylin

Tribe Nitophylleae Willkomm, 1854

Drachiella J. Ernst & Feldmann, 1957

Drachiella heterocarpa (Chauvin ex Duby) Maggs & Hommersand
[= *Myriogramme heterocarpa* (Chauvin ex Duby) P. S. Dixon & L. M. Irvine, 1976]
Drachiella spectabilis J. Ernst & Feldmann

Nitophyllum Greville, 1830

Nitophyllum punctatum (Stackhouse) Greville

Tribe Phycodryeae M. J. Wynne, 2001

Asterocolax Feldmann & G. Feldmann, 1951

Asterocolax erythroglossi Feldmann & G. Feldmann

Erythroglossum J. Agardh, 1898

Erythroglossum laciniatum (Lightfoot) Maggs & Hommersand
[= *Polyneura laciniata* (Lightfoot) P. S. Dixon, 1983 and *Porphyra umbilicalis* f. *laciniata* (Lightfoot) Thuret, 1863]

* *Erythroglossum lusitanicum* Ardré

Erythroglossum sandrianum (Kützing) Kylin

Haraldia Feldmann, 1939

Haraldia lenormandii (Derbès & Solier) Feldmann

Phycodrys Kützing, 1843

Phycodrys rubens (Linnaeus) Batters

Polyneura (J. Agardh) Kylin, 1924

Polyneura bonnemaisonii (C. Agardh) Maggs & Hommersand
[= *Polyneura hilliae* (Greville) Kylin, 1924]

Tribe Valeriemayaeae M. J. Wynne & A. J. K. Millar, 2001

Radicilingua Papenfuss, 1956

Radicilingua thysanorhizans (Holmes) Papenfuss

Family Rhodomelaceae Horaninow, 1847

Tribe Amansieae Schmitz & Hauptfleisch, 1897

Halopithys Kützing, 1843

Halopithys incurva (Hudson) Batters
[previously '*incurvus*']

Rytiphlaea C. Agardh, 1817

Rytiphlaea tinctoria (Clemente) C. Agardh

Tribe Bostrychieae Falkenberg, 1901

Bostrychia Montagne, 1842

Bostrychia scorpioides (Hudson) Montagne

Tribe Chondrieae F. Schmitz & Falkenberg, 1897

Chondria C. Agardh, 1817

Chondria capillaris (Hudson) M. J. Wynne
[= *Chondria tenuissima* (Withering) C. Agardh, 1817]
Chondria coeruleascens (J. Agardh) Sauvageau
Chondria dasyphylla (Woodward) C. Agardh
Chondria scintillans G. Feldmann

Tribe Herposiphonieae F. Schmitz & Falkenberg, 1897

Herposiphonia Nägeli, 1846

* *Herposiphonia parca* Setchell
Herposiphonia secunda (C. Agardh) Ambronn

Tribe Laurencieae F. Schmitz, 1889

Laurencia J. V. Lamouroux, 1813

Laurencia obtusa (Hudson) J. V. Lamouroux
Laurencia pyramidalis Bory ex Kützing

Osmundea Stackhouse, 1809

Osmundea hybrida (A. P. De Candolle)

K. W. Nam
[= *Laurencia hybrida* (A. P. De Candolle)
T. Lestiboudois, 1827]

Osmundea oederi (Gunnerus) G. Furnari
[= *Laurencia platycephala* Kützing, 1865]

Osmundea osmunda (S. G. Gmelin) K. W. Nam
& Maggs

[= *Laurencia osmunda* (S. G. Gmelin)
Maggs & Hommersand, 1993]

Osmundea pinnatifida (Hudson) Stackhouse
[= *Laurencia pinnatifida* (Hudson)
J. V. Lamouroux, 1813]

* *Osmundea truncata* (Kützing) K. W. Nam &
Maggs

Tribe Lophosiphoniae Kylin, 1956

Lophosiphonia Falkenberg, 1897
Lophosiphonia obscura (C. Agardh)
Falkenberg
[= *Lophosiphonia subadunca* (Kützing)
Falkenberg, 1901]

Tribe Ophidocladaceae Díaz-Tapia & Maggs, 2017

Ophidocladus Falkenberg, 1897
Ophidocladus simpliciusculus (P. Crouan &
H. Crouan) Falkenberg
[= *Polysiphonia simpliciuscula* P. Crouan
& H. Crouan, 1852]

Tribe Polysiphoniae Ardissonne, 1883

Polysiphonia Greville, 1823
Polysiphonia atlantica Kapraun & J. N. Norris
[incl. *Polysiphonia macrocarpa* Harvey,
1836]
Polysiphonia brodiei (Dillwyn) Sprengel
[previously '*brodiaei*']
Polysiphonia ceramiiformis P. Crouan &
H. Crouan
[previously '*ceramiaeformis*']
Polysiphonia denudata (Dillwyn) Greville ex
Harvey
Polysiphonia elongata (Hudson) Sprengel
Polysiphonia elongella Harvey
Polysiphonia fibrata (Dillwyn) Harvey
Polysiphonia fibrillosa (Dillwyn) Sprengel
* *Polysiphonia morrowii* Harvey
Polysiphonia opaca (C. Agardh) Moris &
De Notaris
Polysiphonia polyspora (C. Agardh) Montagne
Polysiphonia rhumensis Thuret

Polysiphonia stricta (Mertens ex Dillwyn)
Greville

[= *Polysiphonia urceolata* (Lightfoot ex
Dillwyn) Greville, 1824]

Tribe Pterosiphoniae Falkenberg, 1901

Pterosiphonia Falkenberg, 1897
Pterosiphonia complanata (Clemente)
Falkenberg

Symphyocladia Falkenberg, 1897
Symphyocladia parasitica (Hudson) Savoie &
G. W. Saunders
[= *Pterosiphonia parasitica* (Hudson)
Falkenberg, 1901]

* *Symphyocladia tanakae* (Uwai & Masuda)
Savoie & G. W. Saunders

Xiphosiphonia Savoie & G. W. Saunders, 2016
Xiphosiphonia ardreaana (Maggs &
Hommersand) Savoie & G. W. Saunders
[= *Pterosiphonia ardreaana* Maggs &
Hommersand, 1993]

Xiphosiphonia pennata (C. Agardh) Savoie &
G. W. Saunders
[= *Pterosiphonia pennata* (C. Agardh)
Sauvageau, 1897]

* *Xiphosiphonia pinnulata* (Kützing) Savoie &
G. W. Saunders

Tribe Rhodomeleae Schmitz & Falkenberg, 1897

Odonthalia Lyngbye, 1819
Odonthalia dentata (Linnaeus) Lyngbye

Rhodomela C. Agardh, 1822
Rhodomela confervoides (Hudson) P. C. Silva
Rhodomela lycopodioides (Linnaeus)
C. Agardh

Tribe Streblocladiaceae Díaz-Tapia & Maggs, 2017

Leptosiphonia Kylin, 1956
Leptosiphonia schousboei (Thuret) Kylin

Melanothamnus Bornet & Falkenberg, 1901
Melanothamnus collabens (C. Agardh) Díaz-
Tapia & Maggs
[= *Streblocladia collabens* (C. Agardh)
Falkenberg, 1901]
Melanothamnus ferulaceus (Suhr ex J. Agardh)
Díaz-Tapia & Maggs

- [= *Polysiphonia ferulacea* Suhr ex J. Agardh, 1863]
Melanothamnus harveyi (Bailey) Díaz-Tapia & Maggs
 [= *Polysiphonia insidiosa* (J. Agardh) P. Crouan & H. Crouan, 1867]
- Vertebrata** S. F. Gray, 1821
Vertebrata byssoides (Goodenough & Woodward) Kuntze
 [= *Brongniartella byssoides* (Goodenough & Woodward) F. Schmitz, 1893]
Vertebrata foetidissima (Cocks ex Bornet) Díaz-Tapia & Maggs
 [= *Polysiphonia foetidissima* Cocks ex Bornet, 1892]
Vertebrata fruticulosa (Wulfen) Kuntze
 [= *Polysiphonia fruticulosa* (Wulfen) Sprengel, 1827]
Vertebrata fucoides (Hudson) Kuntze
 [= *Polysiphonia nigrescens* (Hudson) Greville ex Harvey, 1833]
Vertebrata furcellata (C. Agardh) Kuntze
 [= *Polysiphonia furcellata* (C. Agardh) Harvey, 1833]
Vertebrata hypnoides (Welwitsch) Kuntze
 [= *Ctenosiphonia hypnoides* (Welwitsch) Falkenberg, 1897]
Vertebrata lanosa (Linnaeus) T. A. Christensen
 [= *Polysiphonia lanosa* (Linnaeus) Tandy, 1931]
Vertebrata nigra (Hudson) Díaz-Tapia & Maggs
 [= *Polysiphonia nigra* (Hudson) Batters, 1902]
Vertebrata reptabunda (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs
 [= *Lophosiphonia reptabunda* (Suhr) Kylin, 1956]
Vertebrata simulans (Harvey) Kuntze
 [= *Polysiphonia simulans* Harvey, 1849]
Vertebrata subulifera (C. Agardh) Kuntze
 [= *Polysiphonia subulifera* (C. Agardh) Harvey, 1834]
Vertebrata thuyoides (Harvey) Kuntze
 [= *Pterosiphonia thuyoides* (Harvey) Batters, 1902]
- PHAEOPHYCEAE** Kjellman, 1891
- Order Sphacelariales** Migula, 1908
Family Cladostephaceae Oltmanns, 1922
- Cladostephus* C. Agardh, 1817
Cladostephus spongiosum (Hudson) C. Agardh [previously 'spongiosus']
Chaetopteris Kützing, 1843
Chaetopteris plumosa (Lyngbye) Kützing
 [= *Sphacelaria plumosa* Lyngbye, 1819]
- Herpodiscus* G. R. South, 1974
Herpodiscus sympodiocarpus (Sauvageau) S. G. A. Draisma, W. F. Prud'homme van Reine & H. Kawai
 [= *Sphacelaria sympodiocarpa* Sauvageau, 1900]
- Sphacelaria* Lyngbye, 1819
Sphacelaria cirrosa (Roth) C. Agardh
Sphacelaria fusca (Hudson) S. F. Gray
Sphacelaria plumula Zanardini
Sphacelaria rigidula Kützing
Sphacelaria tribuloides Meneghini
- Sphacelorbis* Draisma, Prud'homme & H. Kawai, 2010
Sphacelorbis nanus (Nägeli ex Kützing) Draisma, Prud'homme & H. Kawai
 [= *Sphacelaria nana* Nägeli ex Kützing, 1855, incl. *Sphacelaria britannica* Sauvageau, 1901]
- Family Sphacelodermaceae** Draisma, Prud'homme & H. Kawai, 2010
Sphaceloderma Kuckuck, 1894
Sphaceloderma caespitulum (Lyngbye) Draisma, Prud'homme & H. Kawai
 [= *Sphacelaria caespituula* Lyngbye, 1819]
- Family Stypocaulaceae** Oltmanns, 1922
- Halopteris* Kützing, 1843
Halopteris filicina (Grateloup) Kützing
Halopteris scoparia (Linnaeus) Sauvageau
- Protohalopteris* Draisma, Prud'homme & H. Kawai, 2010
Protohalopteris radicans (Dillwyn) Draisma, Prud'homme & H. Kawai
 [= *Sphacelaria radicans* (Dillwyn) C. Agardh, 1824]

Dumortier, 1822

Tribe Dictyoteae Greville, 1833

Dictyota J. V. Lamouroux, 1809

Dictyota dichotoma (Hudson) J. V. Lamouroux

Dictyota fasciola (Roth) J. V. Lamouroux

[= *Dilophus fasciola* (Roth) M. Howe, 1914]

Dictyota spiralis Montagne

[= *Dilophus spiralis* (Montagne) Hamel, 1939]

Tribe Zonarieae O. C. Schmidt, 1938

Dictyopteris J. V. Lamouroux, 1809

Dictyopteris polypodioides (A. P. De Candolle)

J. V. Lamouroux

[= *Dictyopteris membranacea* Batters, 1902]

Padina Adanson, 1763

Padina pavonica (Linnaeus) Thivy

Spatoglossum Kützing, 1843

Spatoglossum solieri (Chauvin ex Montagne)

Kützing

Taonia J. Agardh, 1848

Taonia atomaria (Woodward) J. Agardh

Order Scytothamnales A. F. Peters &

M. N. Clayton, 1998

Family Bachelotiaceae T. Silberfeld,

M.-F. Racault, R. L. Fletcher, F. Rousseau &

B. de Reviers, 2011

Bachelotia (Bornet) Kuckuck ex Hamel, 1939

Bachelotia antillarum (Grunow) Gerloff

Order Ectocarpales Bessey, 1907

Family Acinetosporaceae G. Hamel ex Feldmann, 1937

Acinetospora Bornet, 1892

Acinetospora crinita (Carmichael) Sauvageau

Feldmannia Hamel, 1939

Feldmannia globifera (Kützing) Hamel

Feldmannia irregularis (Kützing) Hamel

Feldmannia lebelii (Areschoug ex P. Crouan & H. Crouan) Hamel

[= *Feldmannia caespitula* (J. Agardh) Knoepffler-Péguy, 1970]

Feldmannia mitchelliae (Harvey) H.-S. Kim

[= *Hinckisia mitchelliae* (Harvey)

P. C. Silva, 1987]

Feldmannia padinae (Buffham) Hamel

Feldmannia paradoxa (Montagne) Hamel

Feldmannia simplex (P. Crouan & H. Crouan) Hamel

Herponema J. Agardh, 1882

Herponema desmarestiae (H. Gran) Cardinal

Herponema solitarium (Sauvageau) Hamel

Herponema valiantei (Bornet) Hamel

Herponema velutinum (Greville) J. Agardh

Hinckisia J. E. Gray, 1864

Hinckisia fenestrata (Berkeley ex Harvey)

P. C. Silva

Hinckisia granulosa (Smith) P. C. Silva

[incl. *Hinckisia recurvata* (Cardinal) Athanasiadis, 1996]

Hinckisia hincksiae (Harvey) P. C. Silva

Hinckisia ovata (Kjellman) P. C. Silva

[incl. *Hinckisia intermedia* (Rosenvinge) P. C. Silva, 1987]

Hinckisia sandriana (Zanardini) P. C. Silva

Hinckisia secunda (Kützing) P. C. Silva

Kuetzingiella Kornmann, 1956

Kuetzingiella battersii (Bornet ex Sauvageau)

Kornmann

Pogotrichum Reinke, 1892

Pogotrichum filiforme Reinke

Pylaiella Bory de Saint-Vincent, 1823

Pylaiella littoralis (Linnaeus) Kjellman

Family Petrospongiaceae Racault, Fletcher,

De Reviers, G. Y. Cho, S. M. Boo, Parente &

F. Rousseau, 2009

Petrospongium Nägeli ex Kützing, 1858

Petrospongium berkeleyi (Greville) Nägeli ex

Kützing

[= *Cylindrocarpus berkeleyi* (Greville) P. Crouan & H. Crouan]

Family Chordariaceae Greville, 1830

Asperococcus J. V. Lamouroux, 1813

Asperococcus bullosus J. V. Lamouroux

[= *Asperococcus turneri* (Dillwyn ex Smith) W. J. Hooker, 1833]

- Asperococcus ensiformis* (Delle Chiaje) M. J. Wynne
 [= *Asperococcus compressus* A. W. Griffiths ex W. J. Hooker, 1833]
Asperococcus fistulosus (Hudson) W. J. Hooker [incl. phase *Chilionema reptans* (P. Crouan & H. Crouan) Sauvageau, 1897]
 * *Asperococcus scaber* Kuckuck
- Chilionema* Sauvageau, 1898
Chilionema hispanicum (Sauvageau) R. L. Fletcher
Chilionema ocellatum (Kützing) Kornmann
- Chordaria* C. Agardh, 1817
Chordaria flagelliformis (O. F. Müller) C. Agardh
- Cladosiphon* Kützing, 1843
Cladosiphon contortus (Thuret) Kylin
Cladosiphon zosteræ (J. Agardh) Kylin
- Clathrodiscus* Hamel, 1935
Clathrodiscus mandoulii (Sauvageau) Hamel [incl. *Myrionema mandoulii* Sauvageau, 1933]
- Climacosorus* Sauvageau, 1933
Climacosorus mediterraneus Sauvageau
- Corynophlaea* Kützing, 1843
Corynophlaea crispa (Harvey) Kuckuck
- Cylindrocarpus* P. Crouan & H. Crouan, 1851
Cylindrocarpus microscopicus P. Crouan & H. Crouan
- Dictyosiphon* Greville, 1830
Dictyosiphon foeniculaceus (Hudson) Greville [= *Dictyosiphon foeniculaceus* f. *hippuroides* (Lyngbye) Levring, 1940]
- Elachista* Duby, 1830
Elachista flaccida (Dillwyn) Fries
Elachista fucicola (Vellej) Areschoug
Elachista intermedia P. Crouan & H. Crouan
Elachista scutulata (Smith) Areschoug
Elachista stellaris Areschoug
- Endodictyon* Gran, 1897
Endodictyon infestans Gran
- Eudesme* J. Agardh, 1882
- Eudesme virescens* (Carmichael ex Berkeley) J. Agardh
- Giraudya* Derbès & Solier, 1851
Giraudya sphaclarioides Derbès & Solier
- Halothrix* Reinke, 1888
Halothrix lumbricalis (Kützing) Reinke
- Hecatonema* Sauvageau, 1898
Hecatonema terminale (Kützing) Kylin [= *Hecatonema maculans* (Collins) Sauvageau, 1897], may refer to several species
- Isthmoplea* Kjellman, 1877
Isthmoplea sphaerophora (Carmichael) Gobi
- Laminariocolax* Kylin, 1947
Laminariocolax aecidioides (Rosenvinge) A. F. Peters [= *Gononema aecidioides* (Rosenvinge) P. M. Pedersen, 1981]
Laminariocolax tomentosoides (Farlow) Kylin
- Leathesia* S. F. Gray, 1821
Leathesia marina (Lyngbye) Decaisne [= *Leathesia difformis* Areschoug, 1847]
- Leblondiella* Hamel, 1939
Leblondiella densa (Batters) Hamel
- Leptonematella* P. C. Silva, 1959
Leptonematella fasciculata (Reinke) P. C. Silva
- Litosiphon* Harvey, 1849
Litosiphon laminariae (Lyngbye) Harvey [incl. *Litosiphon pusillus* (Carmichael) Harvey, 1849 and phase *Streblonema thuretii* Sauvageau, 1936]
- Mesogloia* C. Agardh, 1817
Mesogloia lanosa P. Crouan & H. Crouan
Mesogloia leveillei (J. Agardh) Meneghini [= *Liebmannia leveillei* J. Agardh, 1842]
Mesogloia vermiculata (Smith) S. F. Gray
- Microspongium* Reinke, 1888
Microspongium globosum Reinke
Microspongium stilophoræ (P. Crouan & H. Crouan) Cormaci & G. Furnari [= *Streblonema stilophoræ* (P. Crouan & H. Crouan) De Toni, 1897]

- Mikrosyphar* Kuckuck, 1895
Mikrosyphar polysiphoniae Kuckuck
Mikrosyphar porphyrae Kuckuck
- Myriactula* Kuntze, 1898
Myriactula areschougii (P. Crouan & H. Crouan) Hamel
Myriactula chordae (Areschoug) Levring
Myriactula clandestina (P. Crouan & H. Crouan) Feldmann
Myriactula rivulariae (Suhr ex Areschoug) Feldmann
Myriactula stellulata (Harvey) Levring
- Myriocladia* J. Agardh, 1841
Myriocladia lovenii J. Agardh
Myriocladia tomentosa P. Crouan & H. Crouan
- Myrionema* Greville, 1827
Myrionema corunnae Sauvageau
Myrionema feldmannii Loiseaux
Myrionema foecundum (Strömfelt) Sauvageau
 [= *Chilionema foecundum* (Strömfelt) R. L. Fletcher, 1987]
Myrionema magnusii (Sauvageau) Loiseaux
Myrionema papillosum Sauvageau
Myrionema strangulans Greville
- Myriotrichia* Harvey, 1834
Myriotrichia claviformis Harvey
 [previously '*clavaeformis*', incl. phase
Streblonema sphaericum (Derbès & Solier) Thuret, 1863]
- Pilocladus* Kornmann, 1954
Pilocladus volubilis (P. Crouan & H. Crouan) Kornmann
 [= *Streblonema volubile* (P. Crouan & H. Crouan) Pringshein, 1862]
- Protectocarpus* Kornmann, 1955
Protectocarpus speciosus (Børgesen) Kornmann
- Punctaria* Greville, 1830
Punctaria crispata (Kützing) Trevisan
Punctaria latifolia Greville
 [incl. *Punctaria crouanii* (Thuret) Borner and *Punctaria hiemalis* Kylin, 1907]
 * *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville
Punctaria tenuissima (C. Agardh) Greville
 [incl. *Desmotrichum undulatum* (J. Agardh) Reinke, 1889 and phase
- Streblonema effusum* Kylin, 1907]
- Sauvageaugloia* Hamel ex Kylin, 1940
Sauvageaugloia divaricata (Clemente) Cremades
 [= *Sauvageaugloia chordariiformis* (P. Crouan & H. Crouan) Kylin, 1940 and *Sauvageaugloia griffithsiana* (Greville) Hamel ex Kylin, 1940]
- Spermatocchnus* Kützing, 1843
Spermatocchnus paradoxus (Roth) Kützing
- Sphaerotrichia* Kylin, 1940
Sphaerotrichia divaricata (C. Agardh) Kylin
- Stictyosiphon* Kützing, 1843
Stictyosiphon griffithsianus (Le Jolis) Holmes & Batters
Stictyosiphon soriferus (Reinke) Rosenvinge
Stictyosiphon tortilis (Gobi) Reinke
- Stilophora* J. Agardh, 1841
Stilophora tenella (Esper) P. C. Silva
 [= *Stilophora rhizodes* (C. Agardh) J. Agardh, 1841]
- Stilopsis* Kuckuck, 1929
Stilopsis lejolisii (Thuret) Kuckuck & Nienburg ex Hamel
- Streblonema* Derbès & Solier, 1851
Streblonema breve (Sauvageau) De Toni
Streblonema fasciculatum Thuret
Streblonema maculans G. R. South & Tittley
Streblonema parasiticum (Sauvageau) De Toni
Streblonema zanardinii (P. Crouan & H. Crouan) De Toni
- Strepsithalia* Borner ex Sauvageau, 1896
Strepsithalia curvata Sauvageau
Strepsithalia liagorae Sauvageau
Strepsithalia liebmanniae Miranda
- Striaria* Greville, 1828
Striaria attenuata (Greville) Greville
- Ulonema* Foslie, 1893
Ulonema rhizophorum Foslie
- Family Ectocarpaceae** C. Agardh, 1828
Ectocarpus Lyngbye, 1819

- Ectocarpus crouaniorum* Thuret
[= *Ectocarpus confervoides* var. *crouanii*
A. Cardinal, 1964]
- Ectocarpus fasciculatus* Harvey
[= *Ectocarpus fasciculatus* var.
fasciculatus Harvey, 1841, *Ectocarpus*
draparnaldioides (P. Crouan & H. Crouan)
Kjellman and *Ectocarpus fasciculatus* var.
pyncocarpus Cardinal]
- Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye
[= *Ectocarpus confervoides* var.
siliculosus (Dillwyn) Farlow, 1881,
Ectocarpus confervoides var. *arctus*
(Kützing) L. Newton and *Ectocarpus*
confervoides var. *confervoides* (Roth)
Kjellmann]
- Kuckuckia* Hamel, 1939
Kuckuckia spinosa (Kützing) Kornmann
[incl. *Kuckuckia kyllinii* Cardinal, 1964]
- Phaeostroma* Kuckuck, 1893
Phaeostroma pustulosum Kuckuck
[incl. *Streblonema aequale* Oltmanns,
1894]
- Pilinia* Kützing, 1843
Pilinia rimosa Kützing
[= *Waermiella lucifuga* (Kuckuck) Kylin,
1947]
- Pleurocladia* A. Braun, 1855
Pleurocladia lacustris A. Braun
[= *Ectocarpus maritimus* (Kjellman)
Rosenvinge, 1910]
- Spongonema* Kützing, 1849
Spongonema tomentosum (Hudson) Kützing
- Family Scytosiphonaceae** Farlow, 1881
- Colpomenia* (Endlicher) Derbès & Solier, 1851
Colpomenia peregrina Sauvageau
Colpomenia sinuosa (Mertens ex Roth) Derbès
& Solier
- Petalonia* Derbès & Solier, 1850
Petalonia fascia (O. F. Müller) Kuntze
- Planosiphon* McDevit & G. W. Saunders, 2017
Planosiphon zosterifolius (Reinke) McDevit &
G. W. Saunders
[= *Petalonia zosterifolia* (Reinke)
Kuntze, 1898]
- Scytosiphon* C. Agardh, 1820
Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Link
[incl. prostrate phase *Microspongium*
gelatinosum Reinke, 1888]
- Sorapion* Kuckuck, 1894
Sorapion simulans Kuckuck
- Stragularia* Strömfelt, 1886
Stragularia clavata (Harvey) Hamel
[= *Ralfsia disciformis* P. Crouan &
H. Crouan, 1867]
Stragularia spongiocarpa (Batters) Hamel
- Symphycarpus* Rosenvinge, 1893
Symphycarpus strangulans Rosenvinge
- Order Ralfsiales** Nakamura ex P.-E. Lim &
H. Kawai, 2007
Family Ralfsiaceae W. G. Farlow, 1881
- Ralfsia* M. J. Berkeley, 1843
Ralfsia verrucosa (Areschoug) Areschoug
- Pseudolithoderma* Svedelius, 1911
Pseudolithoderma extensum (P. Crouan &
H. Crouan) S. Lund
Pseudolithoderma roscoffense Loiseaux
[previously '*roscoffensis*']
- Order Sporochnales** Nakamura ex P.-E. Lim &
H. Kawai, 2007
Family Sporochneaceae W. G. Farlow, 1881
- Carpomitra* Kützing, 1843
Carpomitra costata (Stackhouse) Batters
- Sporochnus* C. Agardh, 1817
Sporochnus pedunculatus (Hudson) C. Agardh
- Order Tilopteridales** Nakamura ex P.-E. Lim &
H. Kawai, 2007
Family Halosiphonaceae W. G. Farlow, 1881
- Halosiphon* Jaasund, 1957
Halosiphon tomentosus (Lyngbye) Jaasund
[= *Chorda tomentosa* Lyngbye, 1819]
- Family Phyllariaceae** Tilden, 1935
Phyllariopsis E. C. Henry & G. R. South, 1987

- Phyllariopsis brevipes* (C. Agardh) E. C. Henry & G. R. South
[previously '*Phyllaria*']
- Saccorhiza* Bachelot de la Pylaie, 1830
Saccorhiza polyschides (Lightfoot) Batters
- Haplospora* Kjellman, 1872
Haplospora globosa Kjellman
- Tilopteris* Kützing, 1849
Tilopteris mertensii (Turner) Kützing
- Family Cutleriaceae** J. W. Griffith & A. Henfrey, 1856
- Cutleria* Greville, 1830
Cutleria adspersa (Mertens ex Roth) De Notaris
[incl. prostrate phase *Aglaozonia melanoidea* Sauvageau, 1899]
Cutleria multifida (Turner) Greville
[incl. prostrate phase *Aglaozonia parvula* (Greville) Zanardini, 1843]
- Zanardinia* Nardo ex Zanardini, 1841
Zanardinia typus (Nardo) P. C. Silva
[previously '*prototypus*']
- Order Desmarestiales** Setchell & Gardner, 1925
Family Arthrocladiaceae Chauvin, 1842
- Arthrocladia* Duby, 1830
Arthrocladia villosa (Hudson) Duby
- Family Desmarestiaceae** (Thuret) Kjellman, 1880
- Desmarestia* J. V. Lamouroux, 1813
Desmarestia aculeata (Linnaeus)
J. V. Lamouroux
Desmarestia dudresnayi J. V. Lamouroux ex Léman
Desmarestia ligulata (Stackhouse)
J. V. Lamouroux
Desmarestia viridis (O. F. Müller)
J. V. Lamouroux
- Order Laminariales** Migula, 1909
Family Alariaceae Setchell & N. L. Gardner, 1925
- Alaria* Greville, 1830
Alaria esculenta (Linnaeus) Greville
- Undaria* Suringar, 1873
- Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar
- Family Chordaceae** Dumortier, 1822
- Chorda* Stackhouse, 1797
Chorda filum (Linnaeus) Stackhouse
- Family Laminariaceae** Bory de Saint-Vincent, 1820
- Laminaria* J. V. Lamouroux, 1813
Laminaria digitata (Hudson) J. V. Lamouroux
Laminaria hyperborea (Gunnerus) Foslie
Laminaria ochroleuca Bachelot de la Pylaie
- Saccharina* Stackhouse, 1809
Saccharina latissima (Linnaeus) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl & G. W. Saunders
[= *Laminaria saccharina* (Linnaeus) J. V. Lamouroux, 1813]
- Order Fucales** Migula, 1909
Family Sargassaceae Kützing, 1843
- Bifurcaria* Stackhouse, 1809
Bifurcaria bifurcata R. Ross
- Cystoseira* C. Agardh, 1820
Cystoseira baccata (S. G. Gmelin) P. C. Silva
Cystoseira foeniculacea (Linnaeus) Greville
Cystoseira humilis Schousboe ex Kützing
Cystoseira nodicaulis (Withering) M. Roberts
Cystoseira tamariscifolia (Hudson) Papenfuss
Cystoseira usneoides (Linnaeus) M. Roberts
- Halidrys* Lyngbye, 1819
Halidrys siliquosa (Linnaeus) Lyngbye
- Sargassum* C. Agardh, 1820
Sargassum flavifolium Kützing
Sargassum muticum (Yendo) Fensholt
Sargassum natans (Linnaeus) Gaillon
Sargassum vulgare C. Agardh
- Family Fucaeae** Adanson, 1763
- Ascophyllum* Stackhouse, 1809
Ascophyllum nodosum (Linnaeus) Le Jolis
- Fucus* Linnaeus, 1753
Fucus ceranoides Linnaeus
Fucus chalonii Feldmann
Fucus cottonii M. J. Wynne & Magne

- * *Fucus guiryi* Zardi, Nicastro, E. S. Serrão & G. A. Pearson
Fucus serratus Linnaeus
Fucus spiralis Linnaeus
Fucus vesiculosus Linnaeus
[incl. *Fucus balticus* C. Agardh, 1814]

Pelvetia Decaisne & Thuret, 1845
Pelvetia canaliculata (Linnaeus) Decaisne & Thuret

Family Himanthaliaceae (Kjellman) De Toni, 1891

Himantalia Lyngbye, 1819
Himantalia elongata (Linnaeus) S. F. Gray

CHLOROPHYTA Pascher, 1914

Class Trebouxiophyceae Friedl, 1995

Order Prasiolales J. H. Schaffner, 1922

Family Prasiolaceae F. F. Blackman & A. G. Tansley, 1902

Prasiola (C. Agardh) Meneghini, 1938

- * *Prasiola calophylla* (Carmichael ex Greville) Kützing
* *Prasiola furfuracea* (Mertens ex Hornemann) Trevisan
Prasiola stipitata Suhr ex Jessen

Rosenvingiella (C. Agardh) P. C. Silva, 1957
Rosenvingiella polyrhiza (Rosenvinge) P. C. Silva
* *Rosenvingiella radicans* (Carmichael ex Greville) (Kützing) Rindi, L. McIvor & Guiry

Class Ulvophyceae K. R. Mattox & K. D. Stewart, 1984

Order Cladophorales Haeckel, 1894

Family Cladophoraceae Wille, 1884

Chaetomorpha Kützing, 1845
Chaetomorpha aerea (Dillwyn) Kützing
Chaetomorpha ligustica (Kützing) Kützing
[= *Chaetomorpha capillaris* (Kützing) Børgesen, 1925, incl. *Rhizoclonium arenosum* (Carmichael) Kützing, 1849 and *Rhizoclonium lubricum* Setchell & N. L. Gardner, 1919]
Chaetomorpha linum (O. F. Müller) Kützing
Chaetomorpha melagonium (F. Weber & D. Mohr) Kützing

Cladophora Kützing, 1845
Cladophora albida (Nees) Kützing
Cladophora coelothrix Kützing
Cladophora dalmatica Kützing
* *Cladophora flexuosa* (O. F. Müller) Kützing
Cladophora fracta (O. F. Müller ex Vahl) Kützing
* *Cladophora globulina* (Kützing) Kützing
Cladophora glomerata (Linnaeus) Kützing
Cladophora hutchinsiae (Dillwyn) Kützing
Cladophora laetevirens (Dillwyn) Kützing
Cladophora lehmanniana (Lindenberg) Kützing
Cladophora liniformis Kützing
Cladophora prolifera (Roth) Kützing
Cladophora retroflexa (Bonnemaison ex P. Crouan & H. Crouan) Hamel
* *Cladophora ruchingeri* (C. Agardh) Kützing
Cladophora rupestris (Linnaeus) Kützing
Cladophora sericea (Hudson) Kützing
Cladophora vagabunda (Linnaeus) Hoek

Lychaete J. Agardh, 1846

- Lychaete battersii* (C. Hoek) M. J. Wynne
[= *Cladophora battersii* C. Hoek, 1963]
Lychaete pellucida (Hudson) M. J. Wynne
[= *Cladophora pellucida* (Hudson) Kützing, 1843]
Lychaete pygmaea (Reinke) M. J. Wynne
[= *Cladophora pygmaea* Reinke, 1888]
* *Lychaete rhodolithicola* (Leliaert) M. J. Wynne

Rhizoclonium Kützing, 1843

- Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey
[incl. *Rhizoclonium kernerii* Stockmayer, 1890 and *Pseudoclonium riparium* (Roth) Harvey]
Rhizoclonium tortuosum (Dillwyn) Kützing

Family Okellyaceae Leliaert & Rueness, 2009

Okellya Leliaert & Rueness, 2009
Okellya curvata (Printz) Leliaert & Rueness
[= *Uronema curvatum* Printz, 1926]

Family Pithophoraceae Wittrock, 1877

Aegagropila Kützing, 1843

- * *Aegagropila linnaei* Kützing

Wittrockiella Wille, 1909

- Wittrockiella amphibia* (Collins) C. Boedeker & G. I. Hansen

[= *Wittrockiella paradoxa* Wille, 1909]

Order Bryopsidales J. H. Schaffner, 1922

Family Chaetosiphonaceae F. F. Blackman & Tansley, 1902

Blastophysa Reinke, 1889

Blastophysa rhizopus Reinke

Family Bryopsidaceae Bory de Saint-Vincent, 1829

Bryopsis J. V. Lamouroux, 1809

Bryopsis hypnoides J. V. Lamouroux

Bryopsis plumosa (Hudson) C. Agardh

Family Codiaceae Kützing, 1843

Codium Stackhouse, 1797

Codium adhaerens C. Agardh

Codium bursa (Olivi) C. Agardh

Codium decorticans (Woodward) M. Howe

Codium fragile (Suringar) Hariot

Codium tomentosum Stackhouse

Codium vermilara (Olivi) Delle Chiaje

Family Derbesiaceae Hauck, 1884

Derbesia Solier, 1846

Derbesia marina (Lyngbye) Solier

[incl. the gametophyte phase *Halicystis*

ovalis (Lyngbye) Areschoug, 1850]

Derbesia tenuissima (Moris & De Notaris)

P. Crouan & H. Crouan

[incl. the gametophyte phase *Halicystis*

parvula F. Schmitz ex Murray, 1893]

Family Ostreobiaceae P. C. Silva ex Maggs & J. Brodie, 2007

Ostreobium Bornet & Flahault, 1889

Ostreobium quekettii Bornet & Flahault

Pedobesia MacRaid & Womersley, 1974

Pedobesia simplex (Meneghini ex Kützing)

M. J. Wynne & F. Leliaert

[= *Pedobesia lamourouxii* (J. Agardh)

Feldmann, Loreau, Codomier & Couté,

1975]

Chlorochytrium Cohn, 1872

Chlorochytrium cohnii E. P. Wright

Sykidion E. P. Wright, 1881

* *Sykidion droebakense* Wille

Order Oltmannsiellopsidales T. Nakayama, Shin Watanabe & I. Inouye, 1996

Family Oltmannsiellopsidaceae T. Nakayama, Shin Watanabe & I. Inouye, 1996

Halochlorococcum P. J. L. Dangeard ex Guiry, 2017

* *Halochlorococcum moorei* (N. L. Gardner) Kornmann & Sahling ex Guiry

Neodangemania M. J. Wynne, G. Furnari, A. Kryvenda & T. Friedl, 2014

Neodangemania microcystis M. J. Wynne, G. Furnari, Kryvenda & Friedl

[= *Planophila microcystis*

(P. J. L. Dangeard) Kornmann & Sahling, 1983]

Order Ulotrichales Borzi, 1895

Family Ulotrichaceae Kützing, 1843

Acrosiphonia J. Agardh, 1846

Acrosiphonia arcta (Dillwyn) Gain

[= *Acrosiphonia arctuscula* (Kützing)

Jónsson and *Acrosiphonia centralis*

(Lyngbye) Kjellman, 1893]

Acrosiphonia spinescens (Kützing) Kjellman

Chlorothrix Y. Berger-Perrot, 1982

Chlorothrix gracilis (Berger-Perrot)

Berger-Perrot & Thomas

Chlorothrix intermedia (Berger-Perrot)

G. R. South & Tittley

Chlorothrix kormmannii (Berger-Perrot)

Berger-Perrot & Thomas

Spongomorpha Kützing, 1843

Spongomorpha aeruginosa (Linnaeus) Hoek

Ulothrix Kützing, 1833

Ulothrix flacca (Dillwyn) Thuret

Ulothrix implexa (Kützing) Kützing

Ulothrix palusals Lokhorst

Ulothrix spectiosa (Carmichael) Kützing

Ulothrix subflaccida Wille

Urospora Areschoug, 1866

Urospora bangioides (Harvey) Holmes & Batters

Urospora neglecta (Kornmann) Lokhorst &

- Trask
Urospora penicilliformis (Roth) Areschoug
Urospora wormskioldii (Mertens) Rosenvinge
- Order Ulvales** Blackman & Tansley, 1902
Family Bolbocoleonaceae C. J. O'Kelly & B. Rinkel, 2007
- Bolbocoleon* Pringsheim, 1863
Bolbocoleon piliferum Pringsheim
- Family Capsosiphonaceae** V. J. Chapman, 1952
- Capsosiphon* Gobi, 1879
Capsosiphon fulvescens (C. Agardh) Setchell & N. L. Gardner
- Family Gayraliaceae** K. L. Vinogradova, 1969
- Gayralia* K. L. Vinogradova, 1969
Gayralia oxysperma (Kützing)
 K. L. Vinogradova ex Scagel *et al.*
 [= *Monostroma oxyspermum* (Kützing)
 Doty, 1947]
- Family Gomontiaceae** De Toni, 1889
- Eugomontia* Kornmann, 1960
Eugomontia sacculata Kornmann
- Gomontia* Bornet & Flahault, 1888
Gomontia polyrhiza (Lagerheim) Bornet & Flahault
 [incl. *Gomontia manxiana* Chodat, 1897]
- Monostroma* Thuret, 1854
Monostroma grevillei (Thuret) Wittrock
- Family Kornmanniaceae** L. Golden & K. M. Cole, 1986
- Blidingia* Kylin, 1947
Blidingia chadefaudii (Feldmann) Bliding
Blidingia marginata (J. Agardh)
 P. J. L. Dangeard ex Bliding
Blidingia minima (Nägeli ex Kützing) Kylin
- Kornmannia* Bliding, 1969
 * *Kornmannia leptoderma* (Kjellman) Bliding
- Pseudendoclonium* Wille, 1901
Pseudendoclonium dynamenae R. Nielsen
Pseudendoclonium submarinum Wille
- Tellamia* Batters, 1895
Tellamia contorta Batters
- Neostromatella* M. J. Wynne, G. Furnari & R. Nielsen, 2014
Neostromatella monostromatica M. J. Wynne, G. Furnari & R. Nielsen
 [= *Stromatella monostromatica* (P. J. L. Dangeard) Kornmann & Sahling, 1985]
- Family Phaeophilaceae** D. F. Chappell, C. J. O'Kelly, L. W. Wilcox, & G. L. Floyd, 1990
- Phaeophila* Hauck, 1876
Phaeophila dendroides (P. Crouan & H. Crouan) Batters
 [incl. *Phaeophila engleri* Reinke, 1889]
- Family Ulvaceae** J. V. Lamouroux ex Dumortier, 1822
- Ochlochaete* Thwaites, 1849
Ochlochaete hystrix Thwaites
 [= *Ochlochaete ferox* Huber, 1893]
- Percursaria* Bory de Saint-Vincent, 1823
Percursaria percursa (C. Agardh) Rosenvinge
- Ulva* Linnaeus, 1753
 * *Ulva ardreana* M. Cormaci, G. Furnari & G. Alongi
 * *Ulva australis* Areschoug
Ulva clathrata (Roth) C. Agardh
 [= *Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville, 1830, incl. *Enteromorpha musciformis* P. J. L. Dangeard, 1962 and *Enteromorpha ramulosa* (Smith) Carmichael, 1833]
Ulva compressa Linnaeus
 [= *Enteromorpha compressa* (Linnaeus) Nees, 1820, incl. *Enteromorpha usneoides* Bonnemaison ex J. Agardh, 1883]
Ulva curvata (Kützing) De Toni
Ulva fasciata Delile
Ulva flexuosa Wulfen
 [= *Enteromorpha flexuosa* (Wulfen) J. Agardh, 1883, incl. *Enteromorpha tubulosa* (Kützing) Kützing, 1856]
Ulva gigantea (Kützing) Bliding
Ulva intestinalis Linnaeus
 [= *Enteromorpha intestinalis* (Linné) Link, 1820]

Ulva kyllinii (Bliding) H. S. Hayden, Blomster, Maggs, P. C. Silva, M. J. Stanhope & J. R. Waaland

[= *Enteromorpha kyllinii* Bliding, 1948]

Ulva lactuca Linnaeus

Ulva linza Linnaeus

[= *Enteromorpha linza* (Linnaeus) J. Agardh, 1883, incl. *Enteromorpha ahneriana* Bliding, 1944 and *Ulva bertolonii* C. Agardh, 1823]

Ulva pilifera (Kützing) Škaloud & Leliaert

[= *Enteromorpha pilifera* Kützing, 1856]

Ulva prolifera O. F. Müller

[= *Enteromorpha prolifera* (O. F. Müller) J. Agardh, 1883]

Ulva pseudocurvata Koeman & Hoek

Ulva pseudorotundata Cormaci, G. Furnari & Alongi

[= *Ulva rotundata* Bliding, 1969]

Ulva radiata (J. Agardh) H. S. Hayden, Blomster, Maggs, P. C. Silva, M. J. Stanhope & J. R. Waaland

[= *Enteromorpha radiata* J. Agardh, 1883]

Ulva ralfsii (Harvey) Le Jolis

[= *Enteromorpha ralfsii* Harvey, 1851]

Ulva simplex (K. L. Vinogradova)

H. S. Hayden, Blomster, Maggs, P. C. Silva, M. J. Stanhope & J. R. Waaland

[= *Enteromorpha simplex* (K. L. Vinogradova) R. P. T. Koeman & Hoek, 1982]

Ulva rigida C. Agardh

[incl. *Ulva scandinavica* Bliding, 1969]

Ulva torta (Mertens) Trevisan

[= *Enteromorpha torta* (Mertens) Reinbold, 1893]

Ulvaria Ruprecht, 1850

Ulvaria obscura (Kützing) Gayral ex Bliding

[= *Monostroma obscurum* (Kützing) J. Agardh, 1883]

Ulvaria splendens (Ruprecht) K. L. Vinogradova

[= *Monostroma fuscum* (Postels & Ruprecht) Wittrock, 1866]

Umbraulva E. H. Bae & I. K. Lee, 2002

Umbraulva dangeardii M. J. Wynne & G. Furnari

[= *Ulva olivascens* P. J. L. Dangeard, 1961]

Family Ulvellaceae Schmidle, 1899

Epicladia Reinke, 1889

Epicladia flustrae Reinke

[= *Entocladia flustrae* (Reinke) W. R. Taylor, 1937]

Epicladia perforans (Huber) R. Nielsen

[= *Entocladia perforans* (Huber) Levring, 1937]

Pseudopringsheimia Wille, 1909

Pseudopringsheimia confluens (Rosenvinge) Wille

Ulvella P. Crouan & H. Crouan, 1859

Ulvella geniculata (N. L. Gardner) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor

[= *Pseudodictyon geniculatum* N. L. Gardner, 1909]

* *Ulvella inflata* (Ercegovic) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor

Ulvella lens P. Crouan & H. Crouan

Ulvella leptochaete (Huber) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor

[= *Entocladia leptochaete* (Huber) Burrows, 1991]

Ulvella repens (Pringsheim) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor

[= *Acrochaete repens* Pringsheim, 1862]

Ulvella scutata (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor

[= *Pringsheimiella scutata* (Reinke) Hoemel ex Marchewianka]

Ulvella setchellii P. J. L. Dangeard

Ulvella viridis (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor

[= *Entocladia viridis* Reinke, 1879]

Ulvella wittrockii (Wille) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor

[= *Entocladia wittrockii* Wille, 1880 and *Chlorofilum ephemereum* P. J. L. Dangeard, 1965]

Family Microsporaceae Bohlin, 1901

Microspora Thuret, 1850

Microspora ficulinae P. J. L. Dangeard

Discussion

The specific richness remains comparable to what has been reported from neighboring countries (Table 1). With a total of 707 species, this area represents 6.5 % of the world macroalgal species number (ranging between 10 000 and 11 000 species). Such diversity may be explained by the fact that the studied area crosses a transition from the warm to the cold temperate biogeographic region (Dinter, 2001), which particularly affects the distribution of macroalgae (Ramos *et al.*, 2014).

Table 1: Total number of macroalgal species per group for France (Channel and Atlantic Ocean) and for two neighboring countries.

	Britain (Brodie <i>et al.</i> , 2015)	Spain, North Atlantic (Gallardo <i>et al.</i> , 2016)	France, Channel and Atlantic Ocean (this study)
Red macroalgae	347	365	403
Brown macroalgae	183	155	183
Green macroalgae	109	94	121
Total	639	614	707

The bibliographic and database analysis performed here reveals a global decrease of the total macroalgal specific richness when compared to the list by Dizerbo & Herpe (2007): the number of red macroalgal species falls from 423 to 403, from 226 to 183 for brown macroalgae and that for green macroalgae from 153 to 121. The reasons for such decrease both come from the exclusion of 92 species (following the rules given in Materials and methods): 41 red (Table 2), 21 brown (Table 3) and 30 green macroalgae (Table 4) but also by a high proportion of former recognized species pooled under a single name (e.g. *Ectocarpus* spp. or *Porphyrostromium ciliare*).

Sixty eight new macroalgal species have been added to the list (51 red, 3 brown and 14 green macroalgae). Among these, 17 are non native species, pointing out the continuous spread of alien species and the potential competitive threats for the native ones (Gouletquer, 2016). Studying the pattern of colonization of these alien species has been strongly recommended (Katsanevakis *et al.*, 2014, a work still needed for France). Several species deserve a special interest: although there is no evidence of their presence in the studied area, their occurrence is highly suspected. It is the case for species difficult to identify, recently recorded in the United Kingdom (Brodie *et al.*, 2015) such as *Ulva californica* Wille, or that have been recorded both from United Kingdom and northern Spain (Gallardo *et al.*, 2016). These are:

- *Ruthnielsenia tenuis* (Kyllin) C. J. O’Kelly, B. Wynsor & W. K. Bellows.
- *Dictyota cyanoloma* Tronholm, De Clerck, A. Gómez-Garreta & Rull Lluçh.
- *Cryptonemia lomation* (Bertoloni) J. Agardh.
- *Polysiphonia devoniensis* Maggs & Hommersand.

Targetted sampling session may help to address these uncertainties.

Finally, doubtful taxa remain for which status need clarification (i.e. *Grateloupia* and *Solieria* (Le Roux, 2018), *Pylaiella* (Geoffroy, 2012), *Ectocarpus* (Montecinos *et al.*, 2017)

or the *Caulacanthus* species). This work is a mere first step for assessing macroalgal diversity at regional scale. Going further would imply creating an atlas based on the maps provided by Dizerbo & Herpe (2007) together with the improvement of identification keys including updated taxa. Genetic characterization of taxa might also be suitable in an attempt to clarify the taxonomic position of several macroalgal species (Mineur, Le Roux, *et al.*, 2012).

Table 2: Red macroalgal species (Rhodophyta) excluded from check-list since Dizerbo & Herpe (2007).

Red macroalgae species (Rhodophyta)	Notes
<i>Acrochaetium stilophorae</i>	Previously as <i>Audouinella stilophorae</i> Levring. Recorded once in the studied area.
<i>Acrochaetium unifilum</i>	Previously as <i>Audouinella unifila</i> (Jao) Woelkerling. Recorded once in the studied area.
<i>Acrochaetium immersum</i> (Rosenvinge) Hamel	Previously as <i>Audouinella immersa</i> (Rosenvinge) G. R. South & Tittley. Recorded once in the studied area.
<i>Acrochaetium irregulare</i> (Reinsch)	Previously as <i>Audouinella irregularis</i> (Reinsch) G. R. South & Tittley. Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Acrochaetium mahumetanum</i> Hamel	Previously as <i>Audouinella mahumetana</i> (Hamel) Dizerbo. Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Acrochaetium reductum</i> (Rosenvinge) Hamel	Previously as <i>Audouinella kylinioides</i> (Feldmann) Dizerbo. Recorded once in the studied area. Needs further investigations.
<i>Amphiroa cryptarthrodia</i> Zanardini	See <i>Amphiroa rigida</i> .
<i>Amphiroa rigida</i> J. V. Lamouroux	Both <i>Amphiroa cryptarthrodia</i> Zanardini and <i>Amphiroa rigida</i> J. V. Lamouroux are absent from the studied zone (see Lugilde <i>et al.</i> , 2016)
<i>Antithamniella elegans</i> (Berthold) J. H. Price & D. M. John	Only one record in the studied area. In Europe, this species seems restricted to the Mediterranean sea.
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan	In Europe, the northern limit is in Spain.
<i>Audouinella pusillum</i> Dizerbo	Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Audouinella spermatochni</i> Dizerbo	Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Audouinella armoricanum</i> Dizerbo	Doubtful taxon.
<i>Audouinella boryana</i> Abdel-Rahman & Magne	Only obtained in culture.
<i>Audouinella laminariae</i> Dizerbo	Doubtful taxon. May be related to <i>Acrochaetium sparsum</i> (Harvey) Nägeli.
<i>Botryocladia chiajeana</i> (Meneghini) Kylin	No recent record.
<i>Ceramium boergesenii</i> H. E. Petersen	Only cited in the Channel islands.
<i>Ceramium crouanianum</i> J. Agardh	Represents several species (<i>C. pallidum</i> and <i>C. virgatum</i>) (Maggs & Hommersand, 1993).
<i>Ceramium derbesii</i> Solier ex Kützing	Represents several species (<i>C. virgatum</i> and <i>C. ciliatum</i>) (Maggs & Hommersand, 1993).
<i>Ceramium tenerrimum</i> (G. Martens) Okamura	No recent record. In Europe, this species seems restricted to the Mediterranean sea.

... continued on the next page

Table 2: (Continued)

Red macroalgae species (Rhodophyta)	Notes
<i>Ceramium tenue</i> (J. Agardh) J. Agardh	Represent several species (<i>C. pallidum</i> , <i>C. virgatum</i> and <i>C. gaditanum</i>) (Maggs & Hommersand, 1993).
<i>Chylocladia torulosa</i> (Kützting) Dizerbo	Doubtful taxon.
<i>Colaconema conchicola</i> Lami	Previously as <i>Audouinella conchicola</i> Lami. Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Colaconema emergens</i> (Rosenvinge) R. Nielsen	Previously as <i>Audouinella emergens</i> (Rosenvinge) P. S. Dixon. Only one unsure record in the studied area.
<i>Erythrotrichia elongata</i> Lami	Only one record in the studied area. Needs further investigations.
<i>Gloiocladia furcata</i> (C. Agardh) J. Agardh	Northern limit in the Iberian Peninsula.
<i>Goniotrichopsis sublittoralis</i> G. M. Smith	Only one record in the studied area. Needs further investigations.
<i>Gracilaria armata</i> (C. Agardh) Greville	Only one record in the studied area. In Europe, this species seems to be restricted to the Mediterranean sea.
<i>Gymnogongrus patens</i> (Goodenough & Woodward) J. Agardh	Needs further investigations.
<i>Herposiphonia plumosa</i> (Agardh) Nägeli	Doubtful taxon.
<i>Hildenbrandia rivularis</i> (Liebmann) J. Agardh	Freshwater macroalgae.
<i>Laurencia brongniartii</i> J. Agardh	Recorded once in the studied area. Since then, recorded in Ireland (Stokes <i>et al.</i> , 2004).
<i>Lithophyllum dentatum</i> (Kützting) Foslie	See <i>Lithophyllum fasciculatum</i> .
<i>Lithophyllum fasciculatum</i> (Lamarck) Foslie	Specimens of both species <i>L. fasciculatum</i> and <i>L. dentatum</i> in the studied area may belong to <i>L. incrustans</i> Philippi. See Hernandez-Kantun <i>et al.</i> (2015).
<i>Peyssonnelia rubra</i> (Greville) J. Agardh	No recent record. In Europe, this species seems restricted to the Mediterranean sea.
<i>Polysiphonia isogona</i> Harvey	No recent record.
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey	Needs further investigations.
<i>Polysiphonia subulata</i> (Dillwyn) J. Agardh	Only one record in the studied area. Needs further investigations.
<i>Rhodymenia phylloides</i> L'Hardy-Halos	Needs further investigations. May be included in the species <i>R. delicatula</i> .
<i>Spermothamnion irregulare</i> (J. Agardh) Ardissonne	No recent record. In Europe, this species seems restricted to the Mediterranean sea.

... continued on the next page

Table 2: (Continued)

Red macroalgae species (Rhodophyta)	Notes
<i>Titanoderma mediterraneum</i> (Foslie) Woelkerling	Doubtful taxon, only one record in the study area. Absent from the studied zone (see Lugilde <i>et al.</i> , 2016)

Table 3: Brown macroalgal species (Phaeophyceae) excluded from check-list since Dizerbo & Herpe (2007).

Brown macroalgal species (Phaeophyceae)	Notes
<i>Actinema scutellum</i> Reinsch	Doubtful taxon.
<i>Battersia plumigera</i> (Holmes ex Hauck) Draisma, Prud'homme & H. Kawai	Previously as <i>Sphacelaria plumigera</i> Holmes ex Hauck. Only listed in the Channel islands.
<i>Cutleria chilosa</i> (Falkenberg) P. C. Silva.	Previously as <i>Cutleria monoica</i> Ollivier. Northern limit by the Portugal coasts.
<i>Cystoseira compressa</i> (Esper) Gerloff & Nizamuddin	Only one occurrence in the studied area. No recent record. In Europe, this species seems very related to the Mediterranean sea.
<i>Cystoseira platyclada</i> Sauvageau	Doubtful taxon.
<i>Dictyosiphon ekmanii</i> Areschoug	Needs further investigations.
<i>Elachista globulosa</i> (C. Agardh) J. Agardh	Seems restricted to the Canary Islands.
<i>Fucus dichotomus</i> Sauvageau	Probably a variety of the complex <i>Fucus spiralis/guiryi</i> .
<i>Hecatonema aggregatum</i> (P. J. L. Dangeard) P.-M. Pedersen	Only obtained in culture.
<i>Myriactula arabica</i> (Kützing) Feldmann	No recent record in the studied area. Probably a more southern species.
<i>Omphalophyllum ulvaceum</i> Rosenvinge	Recorded once in the studied area. Southern limit in Norway.
<i>Phaeostromatella elegans</i> P. J. L. Dangeard	Treated as an invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Pseudolithoderma adriaticum</i> (Hauck) Verlaque	Previously <i>Lithoderma adriaticum</i> Hauck. No recent records, this species seems very related to the Mediterranean sea.
<i>Pylaiella seriata</i> Kuckuck in Dizerbo & Herpe	Doubtful taxon.
<i>Ralfsia pusilla</i> (Strömfelt) Foslie	No recent records in the studied area. Needs further investigations.
<i>Sargassum natans</i> (Linnaeus) Gaillon	Pelagic species. No recent record.
<i>Sargassum acinarium</i> (Linnaeus) Setchell	Previously <i>Sargassum linifolium</i> C. Agardh. Only one occurrence in the studied area. In Europe this species seems very related to the Mediterranean sea.
<i>Stictyosiphon adriaticus</i> Kützing	No recent record in the studied area. Needs further investigations.
<i>Streblonema ambivalens</i> P. J. L. Dangeard	Only obtained in culture.
<i>Streblonema integratum</i> P. J. L. Dangeard	Only obtained in culture.
<i>Streblonema myriocladiae</i> (P. Crouan & H. Crouan) De Toni	No recent record in the studied area.

Table 4: Green macroalgal species (Chlorophyta) excluded from check-list since Dizerbo & Herpe (2007).

Green macroalgae species (Chlorophyta)	Notes
<i>Bryopsis balbisi</i> J. V. Lamouroux	Actually <i>B. duplex</i> De Notaris, with northern limit on the coasts of Portugal, unlikely to be present in the studied area.
<i>Bryopsis corymbosa</i> J. Agardh	Recorded once in the studied area. In Europe, <i>B. corymbosa</i> seems restricted to the Mediterranean sea.
<i>Bryopsis cupressoides</i> Feldmann	Recorded once in the studied area. Actually as <i>B. feldmannii</i> Gallardo & G. Furnari, which is restricted to the Mediterranean sea.
<i>Bryopsis pennata</i> J. V. Lamouroux	Recorded once in the studied area. Northern limit in Portugal.
<i>Chaetomorpha crassa</i> (C. Agardh) Kützing	Probably a variety of <i>C. linum</i> .
<i>Chlorormidium catenatum</i> (P. J. L. Dangeard) G. R. South & Tittley	Only obtained in cultures. Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014). (as <i>Hormidium catenatum</i> P. J. L. Dangeard).
<i>Cladophora nigrescens</i> Zanardini ex Frauenfeld	Recorded once in the studied area. In Europe, the species seems only found in the Mediterranean sea.
<i>Cladophora parriaudii</i> C. Hoek	Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Codium effusum</i> (Rafinesque) Delle Chiaje	Cited in N.-E. Atlantic by Cabioc'h <i>et al.</i> (2014) from the Channel to the Canaries but probably much more related to the Mediterranean sea.
<i>Elaterodiscus appendiculatus</i> P. J. L. Dangeard	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Enteromorpha bayonnensis</i> P. J. L. Dangeard	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Enteromorpha coziana</i> P. J. L. Dangeard	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Enteromorpha dangeardii</i> H. Parriaud	Doubtful taxon. Recorded twice by a single author in the studied area.
<i>Enteromorpha hendayensis</i> P. J. L. Dangeard & H. Parriaud	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Enteromorpha limosa</i> A. Parriaud	Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Enteromorpha robertii-lamii</i> H. Parriaud	Doubtful taxon. Needs further investigations.
<i>Enteromorpha sancti-joannis</i> P. J. L. Dangeard	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Geminella marina</i> Hamel in Dizerbo & Herpe	Doubtful taxon.
<i>Gongrosira malardii</i> (Wille) Printz	Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Gongrosirella vermiformis</i> P. J. L. Dangeard	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).

... continued on the next page

Table 4: (Continued)

Green macroalgae species (Chlorophyta)	Notes
<i>Halimeda tuna</i> (J. Ellis & Solander) J. V. Lamouroux	Recorded once in the studied area. In Europe, the species seems only found in the mediterranean sea.
<i>Pirula salina</i> (Dangeard) Printz	Unicellular to colonial taxon. Currently <i>Halofilum salinum</i> (P. A. Dangeard) Darienko & Pröschold (Xanthophyceae).
<i>Stromatella papillosa</i> (P. J. L. Dangeard) Kornmann & Sahling	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014) (as <i>Ulvella papillosa</i> P. J. L. Dangeard).
<i>Thamniochloris atroviridis</i> P. J. L. Dangeard	Only obtained in culture. Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Thamniochloris ochlochaetoides</i> P. J. L. Dangeard	Only obtained in culture. Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Thamniochloris variabilis</i> P. J. L. Dangeard	Only obtained in culture. Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Ulva schousboei</i> Bornet	Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.
<i>Ulvella protuberans</i> P. J. L. Dangeard	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Ulvella stellata</i> P. J. L. Dangeard	Treated as invalid taxon in Wynne & Furnari (2014).
<i>Zygomitus reticulatus</i> Bornet & Flahault	Doubtful taxon. Recorded once in the studied area.

References

- Ar Gall, E. & Le Duff, M., 2014. Development of a quality index to evaluate the structure of macroalgal communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **139**, pp. 99–109.
doi:10.1016/j.ecss.2013.12.028.
- Bárbara, I. & Díaz Tapia, P., 2012. New records and additions to the seaweeds of France. *Marine Biodiversity Records*, **5** (3), pp. 1–7.
doi:10.1017/S1755267212000589.
- Brodie, J., Wilbraham, J., Pottas, J. & Guiry, M. D., 2015. A revised check-list of the seaweeds of Britain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **96** (5), pp. 1005–1029.
doi:10.1017/S0025315415001484.
- Cabioc'h, J., Floc'h, J.-Y., Le Toquin, A., Boudouresque, C. F., Meinesz, A. & Verlaque, M., 2014. Algues des mers d'Europe. Delachaux et Niestlé, Paris. 272 p.
- Coppejans, E. & Kling, R., 1995. Flore algologique des côtes du Nord de la France et de la Belgique. 9. Jardin botanique national de Belgique, Meise. 454 p.
- Crouan, P. L. & Crouan, H. M., 1867. Florule du Finistère (éd. Lefournier, J. B. & Lefournier, A.) Klincksieck, F., Paris. 262 p.
- Dinter, W. P., 2001. Biogeography of the OSPAR maritime area. A synopsis and synthesis of biogeographical distribution patterns described for the North-East Atlantic. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn. 167 p.
- Dizerbo, A. H. & Herpe, E., 2007. Liste et répartition des algues marines des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, îles Anglo-Normandes incluses. Anaximandre, Landerneau. 315 p.
- Feldmann, J., 1954. Inventaire de la flore marine de Roscoff. Algues, champignons, lichens et spermatophytes. 6. Éditions de la Station biologique de Roscoff. 152 p.
- Feldmann, J. & Magne, F., 1964. Additions à l'inventaire de la flore marine de Roscoff : b algues, champignons, lichens. Éditions de la Station biologique de Roscoff. 28 p.
- Gallardo, T., Bárbara, I., Afonso-Carrillo, J., Bermejo, R., Altamirano, M., Gómez, A., Barceló, M. C., Rull, J., Ballesteros, E. & De la Rosa, J., 2016. Nueva lista crítica de las algas bentónicas marinas de España. *Algas, Boletín Informativo de la Sociedad Española de Ficología*, **51**, pp. 7-52.
- Geoffroy, A., 2012. Diversité génétique et délimitation d'espèces par des approches conjointes de barcoding et de génétique des populations : application à l'identification d'espèces d'algues marines nouvellement cultivées. Thèse de doctorat, Paris 6. 175 p.
- Gouletquer, P., 2016. Guide des organismes exotiques marins. Belin, Paris. 304 p.
- Guiry, M. D., 2012. A catalogue of Irish seaweeds. A. R. G. Gantner Verlag K.G., Ruggell. 250 p.
doi:978-3-90-599710-1.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M., 2018. AlgaeBase. Accessed on 2018-07-11. National University of Ireland, Galway. <<http://www.algaebase.org>>.
- Hardy, F. G. & Guiry, M. D., 2003. A check-list and atlas of the seaweeds of Britain and Ireland. British Phycological Society, London. 435 p.

- Hernandez-Kantun, J. J., Rindi, F., Adey, W. H., Heesch, S., Peña, V., Le Gall, L. & Gabrielson, P. W., 2015. Sequencing type material resolves the identity and distribution of the genotype *Lithophyllum incrustans*, and related European species *L. hibernicum* and *L. bathyporum* (Corallinales, Rhodophyta). *Journal of Phycology*, **51** (4), pp. 791–807. doi:10.1111/jpy.12319.
- Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çinar, M. E., Oztürk, B., Grabowski, M., Golani, D. & Cardoso, A. C., 2014. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquatic Invasions*, **9** (4), pp. 391–423. doi:10.3391/ai.2014.9.4.01.
- Lancelot, A., 1961. Recherches biologiques et océanographiques sur les végétaux marins des côtes françaises entre la Loire et la Gironde. *Revue algologique*, **Hors-Série 2**, pp. 1-210.
- Le Jolis, A., 1864. Liste des algues marines de Cherbourg. J. B. Baillière et Fils, Paris. 168 p.
- Le Roux, A., 2008. Les espèces marines introduites dans le Mor-Bihan. *Penn ar Bed*, (202), pp. 26-36.
- Le Roux, A., 2018. Additions à la liste des espèces marines introduites dans le golfe du Morbihan. *Penn ar Bed*, **230**, pp. 37-60.
- Lugilde, J., Peña, V. & Bárbara, I., 2016. El orden Corallinales sensu lato (Rhodophyta) en el Atlántico ibérico : estado actual de su conocimiento. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **73** (2), pp. 1-17. doi:10.3989/ajbm.2424.
- Maggs, C. A. & Hommersand, M. H., 1993. Seaweeds of the British Isles. Volume 1 Rhodophyta. Part 3A Ceramiales. (Ed. British Museum (Natural History)) HMSO, London. 444 p.
- Mineur, F., De Clerck, O., Le Roux, A., Maggs, C. A. & Verlaque, M., 2010. *Polyopes lancifolius* (Halymeniales, Rhodophyta), a new component of the Japanese marine flora introduced to Europe. *Phycologia*, **49** (1), pp. 86–96. doi:10.2216/09-45.1.
- Mineur, F., Le Roux, A., Stegenga, H., Verlaque, M. & Maggs, C. A., 2012. Four new exotic red seaweeds on European shores. *Biological Invasions*, **14** (8), pp. 1635–1641. doi:10.1007/s10530-012-0186-0.
- Montecinos, A. E., Couceiro, L., Peters, A. F., Desrut, A., Valero, M. & Guillemain, M.-L., 2017. Species delimitation and phylogeographic analyses in the *Ectocarpus* subgroup *siliculosi* (Ectocarpaceae, Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, **53** (1), pp. 17–31. doi:10.1111/jpy.12452.
- Ramos, E., Puente, A., Juanes, J. A., Neto, J. M., Pedersen, A., Bartsch, I., Scanlan, C., Wilkes, R., Van den Bergh, E., Ar Gall, E. & Melo, R., 2014. Biological validation of physical coastal waters classification along the NE Atlantic region based on rocky macroalgae distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **147**, pp. 103–112. doi:10.1016/j.ecss.2014.05.036.
- Stiger-Pouvreau, V. & Thouzeau, G., 2015. Marine species introduced on the French Channel-Atlantic coasts: a review of main biological invasions and impacts. *Open Journal of Ecology*, **5** (05), pp. 227–257. doi:10.4236/oje.2015.55019.

- Stokes, K., O'Neill, K. & McDonald, R., 2004. Invasive species in Ireland. Quercus project QU03-01 Unpublished report to Environment & Heritage Service and National Parks & Wildlife Service, Queens University Belfast. 151 p.
- Wynne, M. J. & Furnari, G., 2014. A census of J. P. L. Dangeard's invalid taxa with proposals to resolve the nomenclatural problems of some of them. *Nova Hedwigia*, **98 (3-4)**, pp. 515-527.
doi:10.1127/0029-5035/2014/0169.

Annexe E Contributions

L'introduction a été écrite par Thomas Burel et revue par Erwan Ar Gall, Jacques Grall et Gauthier Schaal.

Le design du plan expérimental des 5 études des chapitres 1 à 3 a été réalisé conjointement par Thomas Burel, Jacques Grall, Gauthier Schaal et Erwan Ar Gall. L'écriture, l'échantillonnage de terrain, l'identification des organismes, le traitement des données biologiques, physiques et SIG, et les analyses statistiques ont été réalisés par Thomas Burel.

Les autres co-auteurs ont participé à l'échantillonnage biologique et/ou physique ainsi qu'à la relecture les chapitres dans lesquels ils sont crédités.

La discussion générale a été écrite par Thomas Burel et revue par Erwan Ar Gall, Jacques Grall et Gauthier Schaal.

Les photos et dessins du manuscrit de thèse sont de Thomas Burel, certains dessins ont été retravaillés, les auteurs originaux sont, dans ce cas, cités en légende.

Titre : Effet de l'hydrodynamisme sur la structure des communautés macroalgales et sur les interactions macroflore / macrofaune en zone intertidale

Mots clés : Macroalgues, Communautés, Estrans rocheux, Assemblages faune-flore, Hydrodynamisme

Résumé : Cette thèse vise à quantifier et à expliciter les effets de l'hydrodynamisme sur les biocénoses des estrans rocheux du Nord-Est Atlantique. Dans cette optique, plusieurs études ont été menées sur 14 sites de la pointe bretonne, à différentes échelles spatiales, de quelques mètres à une centaine de kilomètres. Pour étudier les variations de la structure des communautés de macroalgues et des assemblages à dominance macroalgale, deux méthodes d'échantillonnage biologique ont été utilisées pour la macroflore et la macrofaune. Un nouveau proxy de l'hydrodynamisme à petite échelle a été développé, la hauteur de vague *in situ*.

La hauteur de vague *in situ* apparaît comme le facteur physique le plus important dans la structure interne des communautés macroalgales. En étudiant la différenciation de six communautés de macroalgues étagées sur l'estran, le rôle de l'hydrodynamisme semble mineur par rapport à l'élévation et à la durée moyenne d'émersion.

Le passage des assemblages intertidaux d'une dominance macroflore à une dominance macrofaune est essentiellement expliqué par la hauteur de vague *in situ*. Les organismes sessiles répondent de façon différente à l'hydrodynamisme. De plus, l'existence de seuils de tolérance à l'hydrodynamisme a été mise en évidence. Au sein des assemblages dominés par les macroalgues, la hauteur de vague *in situ* module de façon significative les interactions faune-flore, fortes en haut et au milieu d'estran, et flore-flore, plus importantes en bas de la zone intertidale.

L'étude de l'effet de l'hydrodynamisme sur une communauté macroalgale de milieu d'estran à l'aide de sept estimateurs (proxys) a révélé des réponses de la communauté différant selon l'estimateur. Les hauteurs de vague mesurées *in situ* et calculées selon le modèle SWAN semblent complémentaires pour évaluer le rôle de l'hydrodynamisme dans la structure des écosystèmes intertidaux rocheux à dominance macroalgale.

Title : Effect of hydrodynamics on the structure of macroalgal communities and on the interactions between macroflora / macrofauna in the intertidal zone

Keywords : Macroalgae, Communities, Rocky shores, Fauna-Flora Assemblages, Hydrodynamics

Abstract : This thesis aims at quantifying and explaining the effects of hydrodynamics on the communities of the North-East Atlantic rocky shores. In that prospect, several studies were carried out in 14 sites at the western head of Brittany, at different spatial scales, from a few metres to a hundred kilometres. Two biological sampling methods were used for macroflora and macrofauna to study variations in the structure of macroalgal communities and seaweed dominated assemblages. A new proxy for small-scale hydrodynamics has been developed, *in situ* wave height.

In situ wave height appears to be the most important physical factor in the internal structuring of macroalgal communities. By studying the differentiation of six macroalgal communities vertically distributed on the shore, the role of hydrodynamics seems to be minor compared to the elevation and the average duration of emersion.

The shift in intertidal dominance from macroflora to macrofauna is mainly explained by *in situ* wave height. Sessile organisms respond differently to hydrodynamics. Interestingly, the existence of tolerance thresholds for hydrodynamics was highlighted. Within the communities dominated by macroalgae, the *in situ* wave height significantly modulates both the fauna-flora interactions, strong at the top and middle of the shore, and the flora-flora interactions, more important at the bottom of the intertidal zone.

Studying the effect of hydrodynamics on a mid-intertidal macroalgal community using seven proxies revealed different community responses. The wave heights measured *in situ* and calculated using the SWAN model appear to be complementary in assessing the role of hydrodynamics in the structuring of macroalgal-dominated rocky intertidal ecosystems.