

Structure d'un peuplement estuarien de diatomées épipéliques du Nord-Finistère

Diatomées épipéliques
Structure du peuplement
Estuaire
Nord-Finistère
Epipellic diatoms
Community structure
Estuary
North Brittany

C. Riaux
CEOBM, Station Biologique, 29211 Roscoff.

Reçu le 3/6/82, révisé le 3/11/82, accepté le 10/12/82.

RÉSUMÉ

Les variations intervenant dans la structure d'un peuplement de diatomées épipéliques, l'évolution des teneurs en pigment $\S$ chlorophylliens du sédiment et les densités cellulaires ont été suivies pendant 3 années sur un site estuarien pollué par deux marées noires, celles-ci provoquées par l'échouage de l'« Amoco Cadiz » en mars 1978, puis du « Tanio » en mars 1980. Nous avons considéré comme appartenant au microphytobenthos les diatomées de taille supérieure à 20-30 μm , et au nannophytobenthos celles de taille inférieure. On observe des variations saisonnières marquées. Les périodes printanières et automnales sont caractérisées par une augmentation de la « biomasse microphytique » (évaluée par le dosage de la chlorophylle *a*), ainsi que de la densité numérique du nannophytobenthos; par opposition, pendant les périodes hivernales, la « biomasse » diminue fortement ainsi que le nombre global de cellules. L'indice de diversité spécifique de Fisher-Corbet-Williams présente également un cycle annuel marqué avec des valeurs plus élevées en hiver. En utilisant une méthode simple de représentation graphique des distributions d'abondance, en « $i, \log q_i$ », deux « blocs » conformes au modèle log-linéaire de Motomura s'individualisent en période estivale. Ces deux sous-ensembles, ou nomocénoses, correspondent aux deux classes de taille (micro et nannophytobenthos). Par contre, en hiver, le nannophytobenthos est peu abondant, tandis que la diversité spécifique du microphytobenthos augmente; la distribution des abondances s'apparente alors, et plus spécialement durant l'hiver 1978-1979, au modèle log-normal de Preston. A ces variations saisonnières se superpose une évolution annuelle, en ce qui concerne la « biomasse » microphytobenthique et les densités cellulaires: après une floraison en 1978 et 1979, on assiste à une forte diminution en 1980, parallèlement à une accumulation de produits dégradés (phéopigments). Les résultats concernant l'année 1981 amorcent un retour à un certain équilibre. La pollution par les hydrocarbures semble avoir affecté la « biomasse » du microphytobenthos sans en avoir altéré, à long terme, les successions structurales.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 2, 173-183.

ABSTRACT

Structure of an estuarine epipellic diatom community from the North Brittany coast.

The variations observed in the structure of an epipellic diatom community, together with changes in the sediment chlorophyll concentration and cell density, were studied for three years at an estuarine station twice polluted by oil spills, in March 1978 by the "Amoco Cadiz" spill and in March 1980 by the "Tanio" spill. Diatoms larger than 20-30 μm were considered as microphytobenthos, and those smaller than this size, as nannophytobenthos. Important seasonal variations were observed during the study period. The spring and autumn months were characterized by an increase in microphytobenthos biomass (in terms of chl. *a* content), as well as by a numerical

increase in nannophytobenthos. By contrast, in winter there was a sharp decrease both in biomass and in total cell numbers. The "Fisher-Corbet-Williams" species diversity index also showed a well-marked seasonal cycle, with high values in winter. By using a simple method of representing graphically the distribution of abundance, in " $i, \log q_i$ ", two "blocks", conforming to the log-linear model of Motomura, can be distinguished in summer. These two sub-groups, or "nomocoenoses" correspond to two size classes (micro- and nannophytobenthos). By contrast, in winter the nannophytobenthos is relatively rare, whereas the species diversity of microphytobenthos increases, with a consequent shift in the distribution of abundance to a log-normal model of Preston. Long-term changes, particularly those of microphytobenthos biomass and numerical abundance, are superimposed on these annual variations. After the flowerings in 1978 and 1979, there was a sharp decrease in biomass in 1980, together with a pronounced increase in chlorophyll degradation product (phaeopigments). The results for 1981 indicate a return to a certain equilibrium. Hydrocarbon pollution appears to have affected the changes in microphytobenthos biomass, without altering the structural successions.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 2, 173-183.

INTRODUCTION

Les variations intervenant dans la structure des peuplements, qu'il s'agisse de peuplements pélagiques ou benthiques, algaux ou animaux, sont le reflet des fluctuations des facteurs physico-chimiques et climatiques auxquels sont soumis les biotopes concernés, ou des variations de facteurs biologiques ou encore de facteurs, plus ou moins imprévisibles, tels que les diverses pollutions d'origine humaine (déversements intempestifs de matières organiques, métaux lourds, hydrocarbures, etc.).

Les diatomées épipéliques offrent un matériel propice à l'étude de la structure d'un peuplement et de son évolution au cours du temps. Ces organismes forment une taxocénose et les effectifs des différentes espèces, dont le mode de vie est semblable, peuvent donc être comparés. De plus l'étude d'un tel peuplement est rendue plus aisée car sa diversité spécifique est relativement faible face à une biomasse très élevée, ceci étant caractéristique de peuplements intertidaux envasés eutrophes par rapport à celui d'un sable subtidal par exemple. Le but de cette étude est de décrire la structure d'un tel peuplement (vase estuarienne du Nord-Finistère) et d'en suivre l'évolution saisonnière et annuelle.

Dans le domaine pélagique, Frontier (1976) a proposé pour le zooplancton des modèles démographiques « rang-fréquence », dérivés des modèles de Mandelbrot. Ces modèles ont été appliqués par Castel et Lasserre (1979) à des peuplements de copépodes et par Devaux (1976) aux peuplements phytoplanctoniques des lacs du Massif Central. Margalef (1968), pour ce qui est du phytoplancton marin, a décrit des « successions » caractéristiques du développement d'un peuplement. Les théories développées par cet auteur ont été largement reprises et appliquées dans le domaine pélagique marin et continental. Plus récemment, Daget (1976) a décrit et appliqué à différents peuplements les modèles démographiques proposés par Motomura (1947), Preston (1948) et MacArthur (1960). Ces

derniers modèles ont été repris dans le domaine marin par plusieurs auteurs dont Castel (1980), Boucher (1980) et Dinet et Vivier (1981).

Pour ce qui est des microphytes benthiques, peu de travaux abordent, à ma connaissance, cet aspect de la dynamique des populations. Seules les successions d'espèces, le suivi de la diversité spécifique ou encore les variations de coefficients de similitude, sont généralement abordés (Sullivan, 1978; Colijn, Dijkema, 1981). Il est pourtant d'un certain intérêt de pouvoir prévoir, sinon contrôler, l'établissement et le développement temporel d'un peuplement et d'en distinguer les phases de vieillissement. Le microphytobenthos des vasières participe, par remise en suspension à chaque cycle de marée (Baillie, Welsh, 1980), à l'enrichissement des masses d'eau sus-jacentes, qui alimentent, en particulier en baie de Morlaix, les parcs ostréicoles situés en aval. D'autre part, les microphytes benthiques présentent également l'intérêt d'absorber massivement les sels nutritifs d'origine terrigène, là où les macrophytes benthiques ne peuvent se développer.

L'adaptation du microphytobenthos aux apports en matière organique a été démontrée par Admiraal et Peletier (1980); certaines espèces de diatomées tolèrent de fortes concentrations en hydrogène sulfuré. Des adaptations aux gradients de salinité ou à la granulométrie du sédiment ont également été largement décrites (McIntire, 1978; Amspoker, McIntire, 1978; Colijn, Dijkema, 1981). Lacaze (1978) a abordé l'étude expérimentale de pollution d'écosystèmes par des hydrocarbures; pour le microphytobenthos, comme pour le phytoplancton, les organismes de petite taille semblent mieux résister que les organismes plus grands; d'une manière générale la physiologie des microalgues est d'autant plus perturbée que le pétrole est sous forme plus fractionnée, les composés légers étant, par ailleurs, les plus toxiques (Villedon de Naïde, 1979). Selon Lacaze (1980), « l'étude de l'évolution de la composition taxonomique de la biocénose, après une pollution est beaucoup plus utile que la plupart des autres paramètres communément utilisés ».

Les estuaires du Nord-Finistère ont été touchés successivement par les pollutions pétrolières provoquées par les échouages de l'« Amoco Cadiz » (mars 1978) puis du « Tanio » (mars 1980). Lors d'un travail pluridisciplinaire (Boucher *et al.*, 1981) plusieurs paramètres ont été suivis au sein d'une slikke (vasière intertidale) au débouché du Dourduff en baie de Morlaix.

Le suivi des concentrations en pigments chlorophylliens du sédiment de cette vasière (Riaux, sous presse) révèle une évolution interannuelle importante, se surimposant à un cycle annuel marqué. Il m'a donc semblé opportun de poursuivre l'identification et les dénombrements cellulaires, abordés lors d'une étude préliminaire (Riaux, Germain, 1980), afin de connaître l'évolution fine de la structure du peuplement, mois par mois, de juin 1978 à juillet 1981. Le nombre de prélèvements étant important, je me suis appuyée sur des méthodes simples et rapides d'approche des modèles démographiques; les modèles décrits par Daget (1976) ont été utilisés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site et prélèvements

La vasière étudiée se situe en baie de Morlaix, au débouché d'une rivière de faible débit, le Dourduff (fig. 1); les prélèvements ont été effectués mensuellement de juin 1978 à juillet 1981, à un niveau médian de la slikke. Deux stratégies de prélèvements ont été utilisées conjointement : l'« écrémage » des premiers millimètres en vue de l'étude taxinomique du peuplement, et le carottage manuel du sédiment (tubes de plexiglas de 5,4 cm de diamètre), suivi de la récolte par coulissage et section, au laboratoire, des 5 premiers millimètres en vue de l'étude quantitative. Deux carottages ont été effectués à chaque prélèvement. Ces prélèvements de vase ont toujours eu lieu à l'étape de basse mer et en majorité lors des marées de vives-eaux.

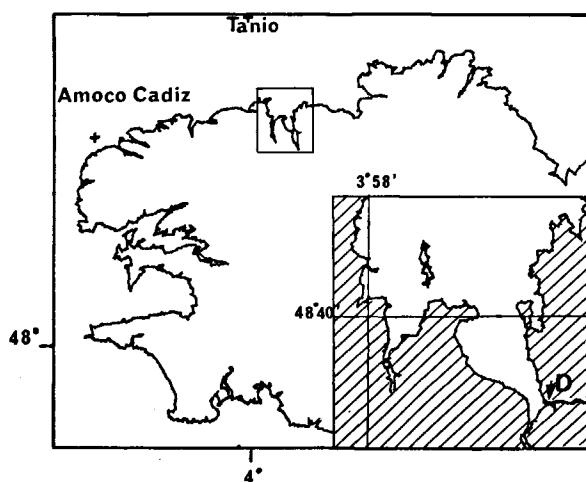


Figure 1
Station de prélèvement (D), et position géographique des lieux d'échouages de l'« Amoco Cadiz » et du « Tanio ».

Position of the sampling station (D) and sites of the « Amoco Cadiz » and « Tanio » wrecks.

Pigments chlorophylliens

Le dosage fluorimétrique (Yentsch, Menzel, 1963) de la chlorophylle *a*, s'est effectué sur extraits acétoniques de sédiment. Les résultats sont exprimés en $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment sec. La description plus détaillée de cette méthode ainsi qu'une étude de la microdistribution spatiale et temporelle des pigments chlorophylliens ont été présentées dans une précédente étude (Riaux, sous presse).

Numérations cellulaires

Le terme « épipélique » est réservé, dans ce travail, aux microphytes et en particulier aux diatomées (quelle que soit leur taille), ayant comme habitat les vases (ici des vases estuariennes intertidales) et étant capables de migrer activement (Round, 1971); le terme épipélique s'oppose à celui d'épipsammique, définissant les diatomées qui évoluent lentement à la surface des grains de sable et qui ont un système raphéen particulier (*Monoraphidineae*). Il n'est pas exclu de rencontrer des diatomées épipsammiques de petite taille, sur les grains de quartz d'une centaine de microns, qui constituent la partie la plus grossière des slikkes du Dourduff. Cependant, les diatomées épipsammiques ne migrent pas, ou très lentement. C'est pourquoi nous n'avons pas tenu compte des rares *Monoraphidineae* vivantes, rencontrées au cours de cette étude.

Reconstitution du sédiment et méthode de migration

La récolte des microphytes épipéliques s'est effectuée suivant les méthodes préconisées par Eaton et Moss (1966). Les prélèvements (« écrémage » ou fraction de carotte) sont reconstitués dans des coupelles de surface connue; on place à leur surface des disques de papier optique de dénomination « Lens Tissue 105 Whatman », de surface connue également. Les coupelles, recouvertes d'une plaque de verre afin d'éviter au maximum l'évaporation, sont placées à température et éclairage naturels durant 24 heures. On retire les disques de papier, au travers desquels les microphytes épipéliques ont migré, à l'heure de la marée basse diurne qui se situe dans l'après-midi lors des marées de vives-eaux, donc au maximum d'intensité lumineuse; on récolte ainsi, plus particulièrement, les organismes au phototactisme positif.

Traitement aux acides

Nous avons suivi la méthode de Eaton et Moss (1966), avec montage dans de l'« Hyrax » et observation et dénombrement des frustules au microscope Wild « M 20 », à l'objectif 100 à immersion. Deux lames sont réalisées par prélèvement; 100 à 500 frustules sont identifiés et dénombrés, champ après champ, pour chaque lame.

Traitement au Lugol acide

Les pastilles de papier optique sont conservées, après leur prélèvement, dans 3 cm^3 de lugol acide non dilué. Juste avant le comptage, on opère une dilution dans 50 cm^3 d'eau distillée. On dilacère le papier optique par

agitation manuelle brusque pendant quelques secondes, puis on homogénéise l'échantillon par 50 agitations « ménagées ». Une fraction, dont le volume dépend de la richesse du prélèvement, est mise à décanter pendant 12 heures, dans une chambre à sédimentation (couramment utilisée dans l'étude du phytoplancton). Observations et dénombrements s'effectuent au microscope à inversion Leitz « Diavert » à l'objectif 40 (quatre sous-échantillons par prélèvement et deux dénombrements par sous-échantillon). Cette méthode a l'avantage de préserver la totalité des microphytes benthiques. Une critique de la méthode d'isolation des microphytes par migration et des différentes méthodes de préparation, est abordée dans la seconde partie de cet article (« Représentativité des méthodes de numération »).

Indices de diversité

La diversité spécifique du peuplement a été calculée pour chaque prélèvement en appliquant plusieurs indices. Chacun d'entre eux tient plus ou moins compte des espèces rares, du nombre total d'individus ou des espèces dominantes :

$$H' = - \sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right),$$

indice de Shannon et Weaver (1963).

$$E = \frac{H'}{\log_2 S},$$

« équitabilité » ou régularité de Pielou (1966).

$$S = \alpha \log_e \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right),$$

α = indice de diversité de Fisher, Corbet et Williams (1943),

où S = nombre total d'espèces; N = nombre total d'individus; n_i = nombre d'individus de l'espèce de rang i ($i = 1$ à S).

Modèles démographiques

Les diagrammes en « $i, \log q_i$ » ont été construits en portant en ordonnées le log du pourcentage des effectifs q_i des espèces [$\log (q_i \times 100)/Q$ où q_i = effectif de l'espèce de rang i et Q = nombre total d'individus] et en abscisses le rang i des espèces, par ordre décroissant; deux ajustements, ayant une signification écologique, ont été envisagés :

- 1) l'ajustement à une droite, modèle « log-linéaire » de Motomura, caractérisée par l'indice m ($a = \log m$) où a = pente de la droite et m = constante du milieu). Le degré d'ajustement à une droite, significatif de l'existence d'une nomocénose (Daget *et al.*, 1972), est apprécié de manière simple suivant la méthode préconisée par Inagaki (1967, tab. 1), qui n'a, malgré « l'avantage de la simplicité... aucune valeur statistique » (Daget, 1976).
- 2) l'ajustement à une sigmoïde, modèle « log-normal » de Preston (1948); cet ajustement, vers lequel tendrait

toute communauté, est le signe, selon Daget (1979), d'un équilibre interspécifique et d'une certaine maturité du peuplement; cependant cette dernière interprétation n'est pas admise par d'autres auteurs (Vieira da Silva, 1979). Ce modèle est très proche de « stade 3 » décrit par Frontier (1976). L'ajustement à une sigmoïde n'a pas été testé ici, mais simplement suggéré pour certains prélèvements.

Gray (1979) a proposé l'éloignement par rapport à la courbe sigmoïde du modèle de Preston comme étant la réponse des peuplements macrobenthiques à un « stress » (pollution organique). Cependant, cette application ne semble pas aisément généralisable (Dauvin, 1982). Par ailleurs, certains auteurs utilisent, lors de telles études, les données pondérales cumulées pour chaque espèce en remplacement des densités numériques. Diné et Vivier (1981) démontrent ainsi le bien-fondé de cette stratégie pour une nématocénose abyssale à forte diversité spécifique.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Valeurs des méthodes de numération

Avant d'aborder l'étude de la structure du peuplement et de son évolution temporelle, il était nécessaire de comparer plusieurs méthodes de dénombrement et de choisir la plus représentative. La récolte des organismes par migrations sur support organique (Eaton, Moss, 1966), utilisée par de nombreux auteurs dont Hickman (1978), Sullivan (1975 et 1978) ou plus récemment Colijn et Dijkema (1981), a cependant été critiquée quant à son efficacité (de Jonge, 1979; Romagoux, 1979). Cette méthode, sélectionnant en majeure partie les organismes épipéliques, est cependant reproductible pour la vase échantillonnée sur le site du Dourduff (moins de 20% d'écart entre duplicata). Par contre, cette méthode est peu fiable dans le cas d'un sédiment hétérogène au sein duquel les organismes épipéliques ne sont pas dominants.

La méthode par migration devrait théoriquement ne sélectionner que les organismes vivants, mobiles et héliotropes; cependant, certains microphytes épipsammiques vivants, ou même des organismes morts (épipéliques, épipsammiques et épiphytiques), sont entraînés dans les fibres du papier optique par simple capillarité. Il est donc aussi important de reconnaître l'état physiologique des cellules que de pouvoir les identifier. Les méthodes par épifluorescence n'ont pas été utilisées car, si elles permettent une réelle numération des organismes vivants et détritiques, elles écartent, par ailleurs, toute possibilité d'identification. Divers traitements sont cités dans la littérature : conservation au formol puis montage après déshydratation dans du xylène-dioxane (Wilson, Holmes, 1981); fixation au formol neutralisé puis emploi du fixateur de Helly ou du Rose Bengale (Plante-Cuny, 1969 et Grøntved, 1960, in Colocoloff, 1971). Pour ma part, j'ai retenu deux traitements appliqués aux prélèvements par migration, en parallèle : passage aux acides et conservation au lugol-acide (méthode utilisée en phytoplanctologie). Ces deux traitements sont, l'un et l'autre, sélectifs :

Tableau 1

Ajustement des points des diagrammes en « $i, \log q_i$ », à des droites (Modèle de Motomura), apprécié par utilisation de coefficients de corrélation linéaire (Bravais-Pearson).

Appréciation de l'ajustement : ++ = très bon; + = bon; - = mauvais; -- = très mauvais.

Adjustment of the points of « $i, \log q_i$ » diagram to the Motomura regression, and significance of the linear correlation coefficients (Bravais-Pearson).

Estimation of the adjustment: ++ = very good; + = good; - = poor; -- = very poor.

Droite d'ajustement	Date prélèvement	Pente (a)	Coefficient (r)	Ajustement	Droite d'ajustement	Date prélèvement	Pente (a)	Coefficient (r)	Ajustement
1	15/6/78	- 2,43	0,84	+	14-1	2/8/79	- 0,90	0,97	- -
2	7/7/78	- 2,61	0,96	+ +	14-2		- 7,62	0,98	+ +
3-1	30/8/78	- 2,36	0,99	+ +	15	20/9/79	- 3,17	0,94	+ +
3-2		-12,35	0,95	+ . +	16-2	23/10/79	- 8,97	0,99	+ +
4-1	11/10/78	- 2,38	0,94	- -	17-2	20/11/79	-11,27	0,96	+ +
4-2		- 8,36	0,95	+ +	18-1	19/12/79	- 1,37	0,95	- -
5-1	13/11/78	- 3,73	0,98	+	18-2		-13,29	0,75	- -
5-2		- 8,09	0,98	+ +	19-1	21/1/80	- 2,65	0,93	+ +
6-1	12/12/78	- 2,63	0,96	+ +	19-2		- 9,12	0,87	+
6-2		-10,79	0,94	+ +	20	18/2/80	- 2,58	0,97	+ +
7	15/1/79	-15,34	0,96	+ +	21-2	17/3/80	- 7,16	0,98	+ +
8	19/2/79	-10,14	0,97	+ +	22-1	16/4/80	-12,70	0,99	-
9-1	19/3/79	- 1,66	0,98	+	22-2		- 4,38	0,98	+ +
9-2		-22,45	0,96	+ +	23-1	12/5/80	- 3,84	0,99	+ +
10-1	19/4/79	- 2,0	0,99	+ +	23-2		-15,48	0,93	+ +
11-1	14/5/79	- 2,72	0,98	+ +	24-1	12/6/80	- 2,0	0,91	-
12-1	12/6/79	- 4,25	0,98	- -	24-2		-10,23	0,91	+ +
12-2		-10,90	0,94	+ +	25-1	29/7/80	- 2,01	0,99	+ +
13-1	6/7/79	- 1,97	0,95	- -	25-2		-10,89	0,98	+ +
13-2		-15,09	0,95	+ +	26-1	25/8/80	- 3,55	0,98	+ +
					26-2		- 6,08	0,88	+ +
Droite d'ajustement	Date prélèvement	Pente (a)	Coefficient (r)	Ajustement					
27-1	25/9/80	- 2,57	0,98	+					
27-2		-13,88	0,95	+ +					
28-1	17/10/80	- 2,07	0,90	-					
28-2		-15,20	0,94	+ +					
29-1	24/11/80	- 2,01	0,91	-					
29-2		-11,56	0,98	+ +					
30-1	18/12/80	- 2,32	0,93	-					
30-2		-14,79	0,97	+ +					
31-2	21/1/81	-17,34	0,96	+ +					
32	24/2/81	- 4,35	0,96	+ +					
33-1	23/3/81	- 3,64	0,94	+ +					
33-2		-15,55	0,95	+ +					
34-1	16/4/81	- 1,70	0,94	-					
34-2		- 6,43	0,92	+ +					
35	5/5/81	- 3,49	0,94	+ +					
36	3/6/81	- 8,60	0,98	+ +					
37-1	20/7/81	- 2,13	0,98	+ +					
37-2		- 5,73	0,98	+ +					
38-1	31/7/81	- 2,24	0,94	+					
38-2		- 7,21	0,97	+ +					

biais dans les dénombrements. Cette méthode ne permet donc pas une réelle étude quantitative.

De plus, si le traitement aux acides est indispensable à la reconnaissance spécifique des organismes silicifiés (bacillariophycées, silicoflagellés...) il ne permet pas de connaître l'état physiologique des cellules au moment de leur prélèvement. Ainsi, les *Cocconeis* récoltées sur les slikkes estuariennes du Dourduff possèdent-elles rarement des chloroplastes intacts quand on les observe après conservation au Lugol; l'origine de ces organismes semble en grande partie détritique. Nous leur avons ainsi donné trop d'importance lors d'une précédente étude (Riaux, Germain, 1980). Cependant, nous avons observé pour ces *Cocconeis* des variations saisonnières cohérentes qui rejoignent les observations de Jacobs et Noten (1980) concernant la flore épiphyte de *Zostera marina*, sur des sites proches. Ceci prouve, *a posteriori*, que les récoltes de diatomées, par migration sur papier optique reflètent également les transferts détritiques récents. Ceci justifie également l'intérêt de ne prendre en compte que les organismes vivants.

1) Le traitement « aux acides » entraîne la disparition de certaines espèces fragiles et, par opposition, une surestimation d'espèces résistantes. Ainsi constate-t-on la disparition d'*Amphiprora alata*, *A. paludosa*, de *Nitzschia closterium*, *N. cf. gracilis*, ou des valves à raphé de *Cocconeis*, donc d'organismes peu silicifiés. Les centrifugations successives entraînent le bris des frustules les plus ténus. Ceci conduit à une mauvaise représentation du peuplement d'origine. De plus, le dédoublement fréquent des frustules peut apporter un

2) La conservation des prélèvements au Lugol acide permet, quant à elle, d'observer la totalité des organismes constituant le peuplement (cyanophycées, euglènes, bacillariophycées...). De plus, les diatomées fragiles sont préservées, et la distinction entre cellules mortes ou fossiles et cellules vivantes, est alors possible. Cette méthode permet également des dénombrements quantitatifs qui peuvent déboucher sur une véritable évaluation de la biomasse, s'ils sont couplés à la mesure du volume moyen de chaque espèce rencontrée.

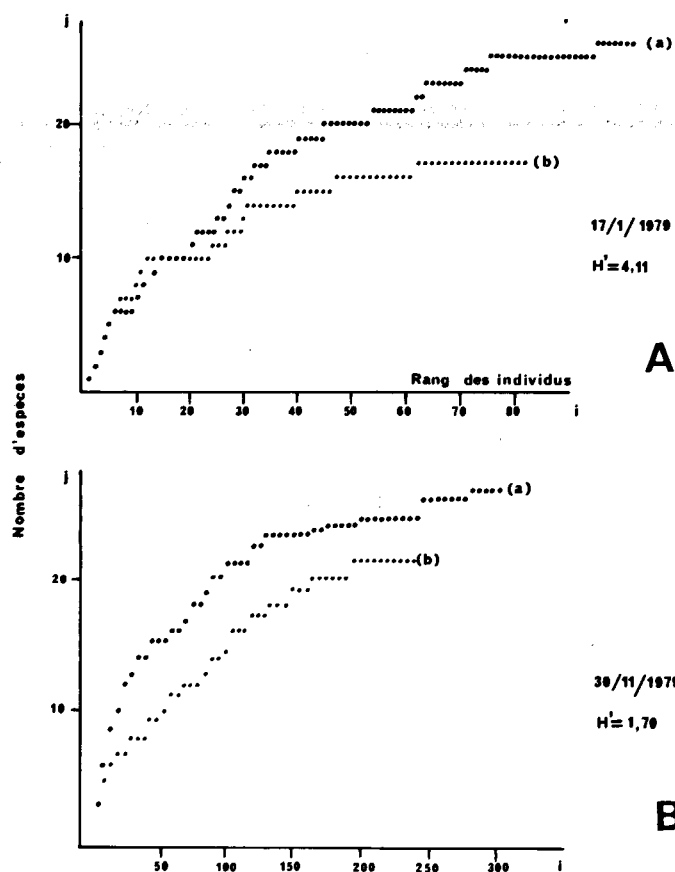


Figure 2A et 2B

Diagramme « rang des individus », « nombre cumulé des espèces », (a)=traitement aux acides; (b)=conservation au « Lugol acide »; H' =indice de Shannon; 2A : diversité élevée; 2B : diversité faible.

“Rank of individuals” and “cumulative species number” diagrams. a) acid-treated cells; b) “Lugol acid” preserved cells. H' =Shannon diversity index. 2A: high diversity; 2B: low diversity.

Les figures 2a et 2b récapitulent l'efficacité de chacune des deux méthodes. Le dénombrement « aux acides » surestime les espèces rares et sous-estime les espèces nombreuses qui sont généralement de petites navicules à frustule délicat; c'est pourquoi le palier, lors du dénombrement « au Lugol », est plus rapidement atteint que lors du dénombrement « aux acides » et cette différence est d'autant plus nette que la diversité du prélèvement est plus grande (fig. 2a). J'ai donc choisi, pour cette étude, d'examiner les résultats provenant des dénombrements « au Lugol acide » qui m'ont semblé être plus fiables. Seules les diatomées épipéliques vivantes ont été prises en compte. Les déterminations ont été appuyées par l'examen des frustules passés aux acides.

Afin d'obtenir une bonne représentation du peuplement à chaque prélèvement, il est nécessaire de vérifier la validité des dénombrements, puisque le nombre de cellules à dénombrer évolue au cours des saisons. Il est donc dangereux d'établir une règle généralisable à tout prélèvement. La construction du diagramme « rang des individus » (ou nombre des spécimens observés) et « nombre cumulé des espèces » apparaissant au cours du dénombrement (fig. 2), permet d'établir le nombre minimal d'organismes à dénombrer. Cette méthode indispensable est cependant particulièrement fastidieuse,

en ce qui concerne le microphytobenthos, surtout en période de floraison paucispécifique.

Pigments chlorophylliens et densités cellulaires

L'évolution saisonnière et annuelle de la chlorophylle *a* est comparée (fig. 3) au suivi temporel des densités cellulaires (diatomées épipéliques uniquement). Après 2 mois d'été 1978 relativement pauvres en pigments ($X \approx 10 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$), il s'est produit une floraison en automne de cette même année ($X \approx 35 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) et en été 1979 ($X \approx 25 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$); puis, après une diminution spectaculaire en 1980 (accompagnée d'une hausse des phéopigments), on a observé le retour à des valeurs élevées en été 1981. Une variation annuelle importante se superpose donc aux variations saisonnières (Riaux, sous presse). Les numérations cellulaires semblent suivre globalement les tendances évolutives des pigments chlorophylliens. On peut souligner que les bacillariophycées ne sont pas les seuls représentants photosynthétiques de la flore microphytote de cette vasière; la concordance ne saurait donc être parfaite. On notera la représentation logarithmique des densités cellulaires; ce sont, en effet, des diatomées de très petit volume, *Navicula phyllepta* et *N. gregaria* en majorité (tab. 2), qui pullulent lors des floraisons; la transformation logarithmique permet ainsi une meilleure comparaison avec les concentrations globales en pigments chlorophylliens.

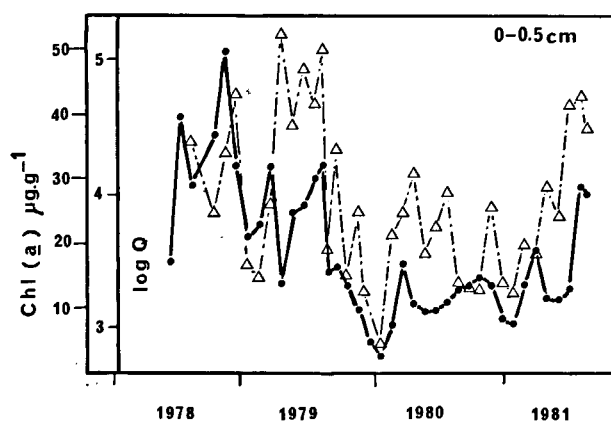


Figure 3

Concentration en chlorophylle *a* du sédiment (●) et densité numérique des diatomées épipéliques (△).

Sediment chlorophyll concentration (●) and abundance of epipellic diatoms (△).

Indices de diversité

L'examen des variations temporelles des indices de diversité spécifique est une première approche dans la compréhension de la structure évolutive d'un peuplement.

L'indice de Shannon (H'), couramment utilisé, varie au cours du temps dans des proportions importantes

Tableau 2

Estimation des volumes cellulaires de quelques espèces (μm^3). $V = (\text{surface projetée}) \times (\text{épaisseur cellulaire})$. Effectué à l'intégrateur « Zilog ». (*) nannophytobenthos.

Estimation of cell volume of certain species (μm^3) using Zilog digitalizer. $V = (\text{surface area}) \times (\text{thickness of the cell})$. (*) nannophytobenthos.

Espèce	Volume moyen approché (μm^3)	Longueur frustule (μm)
<i>Navicula phyllepta</i>	$\approx 6.10^2$	15-25 (*)
<i>Navicula gregaria</i>	$\approx 1,5.10^3$	20-35 (*)
<i>Navicula</i> sp.	$\approx 1,4.10^2$	10-20 (*)
<i>Nitzschia</i> cf. <i>gracilis</i>	$\approx 9.10^2$	80-100
<i>Nitzschia sigma</i>	$\approx 8.10^3$	150-200
<i>Nitzschia acuminata</i>	$\approx 9.10^3$	70-100
<i>Nitzschia closterium</i>	$\approx 1,5.10^2$	25-40 (*)
<i>Cyrosigma wansbeckii</i>	$\approx 3.10^4$	110-140
<i>Gyrosigma</i> sp.	$\approx 2.10^4$	100-125
<i>Gyrosigma fasciola</i>	$\approx 4.10^3$	70-80
<i>Scoliotropis latestriata</i>	$\approx 24.10^4$	90-160
<i>Pleurosigma angulatum</i> Var. <i>ondulatum</i>	$\approx 5.10^4$	120-140
<i>Navicula pygmaea</i>	$\approx 6.10^3$	30-70
<i>Tropidoneis lepidoptera</i>	$\approx 8.10^3$	45-50

(fig. 4). On retrouve en 1978-1979 une évolution semblable à celle déjà décrite sur les mêmes prélèvements, traités aux acides (Riaux, Germain, 1980). La diversité augmente en période hivernale. Par contre, en 1980, année pendant laquelle les densités numériques sont très faibles, les variations sont assez aléatoires; en 1981, l'indice diminue en période estivale comme en 1978 et 1979. La régularité de Pielou (E), est corrélée positivement à l'indice de Shannon; ceci est dû au fait que les échantillons ont des dimensions très comparables. En revanche, l'indice de Fisher, Corbet et Williams (F.C.W.), tient beaucoup plus compte des espèces rares, et un cycle annuel se dégage plus clairement pour cet indice. Chaque hiver, cet indice dépasse 30, alors qu'en été il dépasse rarement 10 (fig. 4), et ceci illustre l'apparition en période hivernale, d'espèces en faible densité numérique et appartenant au microphytobenthos.

Les variations des indices de diversité ne reflètent pas clairement l'évolution de ce peuplement, mise à part une certaine augmentation de la diversité en période hivernale; c'est pourquoi j'ai cherché à représenter graphiquement la hiérarchisation des espèces entre elles, en fonction de leur abondance.

Distributions d'abondance

Les organismes dénombrés sont des diatomées épipéliques, par opposition aux diatomées épipsammiques dont il n'a pas été tenu compte dans cette étude; on a donc affaire à une taxocénose, au sein de laquelle on peut comparer les effectifs respectifs de chaque espèce. On peut noter de grandes différences de taille et de volume cellulaire au sein du peuplement (tab. 2); ainsi, *Scoliotropis latestriata* peut atteindre plus de $2.10^5 \mu\text{m}^3$ et une longueur avoisinant 250 μm , tandis que la taille de *Navicula phyllepta* peut être inférieure à 10 μm et son

volume inférieur à $5.10^2 \mu\text{m}^3$. C'est pourquoi nous avons regroupé sous le terme de nannophytobenthos les diatomées de taille inférieure à 20-30 μm (longueur du frustule); par opposition, le terme de microphytobenthos a été réservé aux organismes de taille supérieure (Riaux, Germain, 1980).

On remarque dans un premier temps les variations saisonnières importantes. Ceci justifie *a posteriori* le nombre et la fréquence des prélèvements. Un prélèvement en été et un autre en hiver ne suffiraient pas à rendre compte de l'évolution temporelle du peuplement. Plusieurs phases apparaissent: durant l'été 1978, les petites espèces (nannophytobenthiques) dominent et forment, à elles seules, une nomocénose (fig. 5); les espèces de grande taille, appartenant au microphytobenthos, forment la partie inférieure de chaque diagramme et s'agencent également suivant une droite (tab. 1). En automne, la pente de la droite inférieure, c'est-à-dire de la nomocénose microphytobenthique, diminue, les effectifs relatifs des petites espèces diminuent et cette évolution aboutit, en janvier et

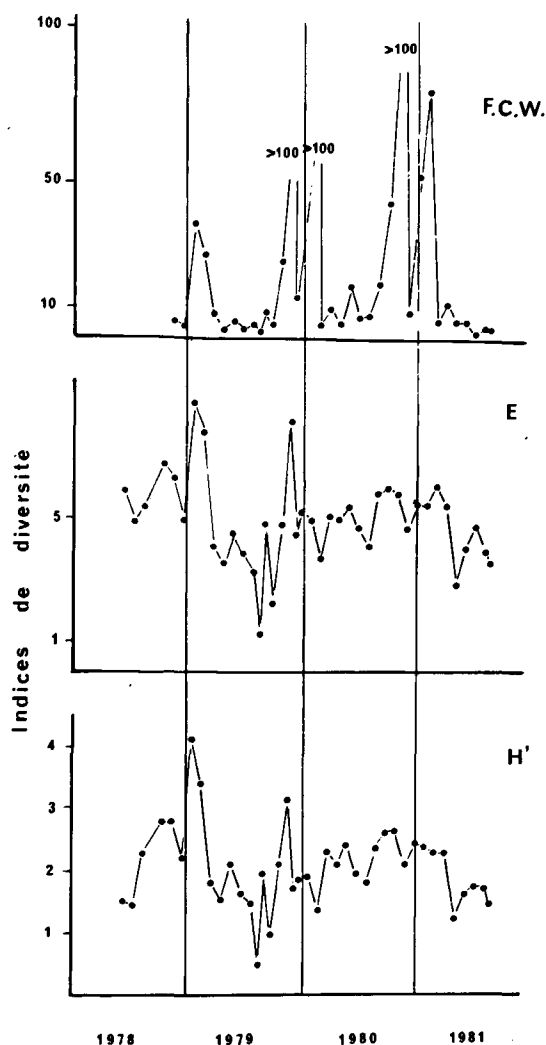


Figure 4

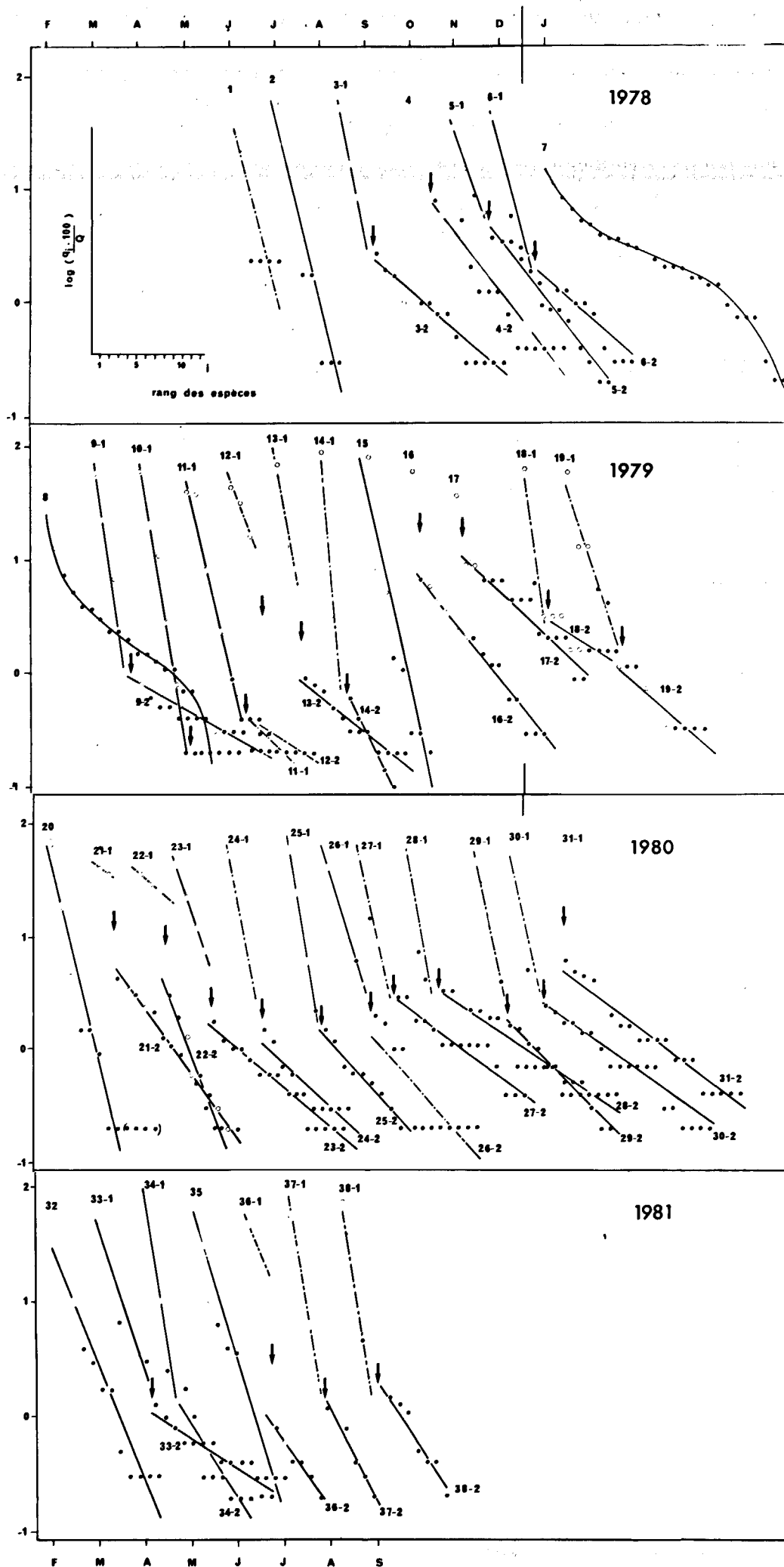
Indices de diversité spécifiques. FCW=indice de Fisher-Corbet-Williams; E=« équitabilité » ou régularité de Pielou; H'=indice de Shannon.

Specific diversity indices. FCW=Fisher Corbet Williams; E=Pielou equitability; H'=Shannon diversity.

Figure 5

Diagrammes en « i , $\log((q_i \times 100)/Q)$ ». Nanophytobenthos (○); microphytobenthos (●). Les flèches indiquent la rupture de pente dans la droite d'ajustement. Voir tableau 1 pour la validité des ajustements.

“ i , $\log((q_i \times 100)/Q)$ ” diagrams. (○) Nanophytobenthos; (●) microphytobenthos. The arrows indicate a break in the slope of the regression line. See Table 1 for the significance of the correlations.



février 1979, à un ajustement des points suivant une sigmoïde, proche du modèle log-normal de Preston. Le peuplement arrive donc, à cette époque de l'année, à un degré de maturité élevé. Dès le mois de mars, le peuplement hivernal équilibré est destabilisé et il fait place à la brusque installation du nannophytobenthos. Ceci se reproduit, plus ou moins clairement, durant les trois printemps étudiés. Ce phénomène est particulièrement bien illustré au printemps 1980 : de mars à juin, les petites espèces conquièrent progressivement la majorité numérique relative au sein du peuplement; la pente de la droite caractérisant l'agencement de ces organismes dans le diagramme « $i, \log q_i$ » s'accroît peu à peu, tandis que celle représentative du microphytobenthos diminue.

On peut conclure à l'existence de deux nomocénoses dont les importances relatives se relayent au cours du temps, avec dominance marquée des petites espèces (*Navicula phyllepta* et *N. gregaria* en particulier) en été et meilleure représentation des grandes formes en période hivernale, qui s'agencent alors — et plus particulièrement en 1978 — suivant une sigmoïde.

Le déclenchement de la floraison des petites espèces semble lié à l'augmentation de l'éclairement qui prend place en mars. Ce stimulus aurait pour effet d'induire une compétition interspécifique active qui aboutit à la dominance du nannophytobenthos dont le rapport « surface/volume » est important et dont le taux de renouvellement doit être plus important que celui des espèces de plus grande taille (Williams, 1964).

L'existence de ces deux sous-populations, correspondant assez bien aux différences de taille des cellules, et apparaissant avec le rythme des saisons, peut étayer l'hypothèse de l'existence de deux microbiotopes dans cette vase estuarienne. Les plus petites espèces (< à 20-30 μm) peuvent évoluer entre les grains du sédiment à la faveur de l'eau interstitielle. Ces espèces semblent opportunistes, liées à des facteurs du milieu (éclairage, température, photopériode...) et capables d'un développement actif. Les espèces de plus grande taille (jusqu'à 250 μm) ont tendance à se regrouper à la surface du sédiment : elles colonisent en permanence le substrat sans jamais pulluler; elles présentent des successions d'espèces et rarement des floraisons paucispécifiques (cf. fig. 7).

Le tableau 2 donne des approximations de volumes cellulaires, calculés à partir d'agrandissements de dessins en chambre claire, par l'intermédiaire d'un intégrateur « Zilog ». Les différences de volume, entre les cellules du nanno- et du microphytobenthos, sont considérables, puisqu'elles atteignent une proportion de 1 à 1 000. Ces dissemblances, accompagnées de fortes différences d'effectifs, sont caractéristiques du comportement de chacun des deux sous-ensembles. L'existence de ces deux « blocs » à évolution saisonnière concurrentielle démontre l'intérêt de la prise en compte des effectifs. Le biovolume ou la biomasse sont utiles à considérer lorsque l'on a affaire à des peuplements dont la diversité est forte et le nombre d'individus par espèce peu élevé, ce qui permet alors d'en révéler la structure (cf. Dinét, Vivier, 1981 pour la faune benthique).

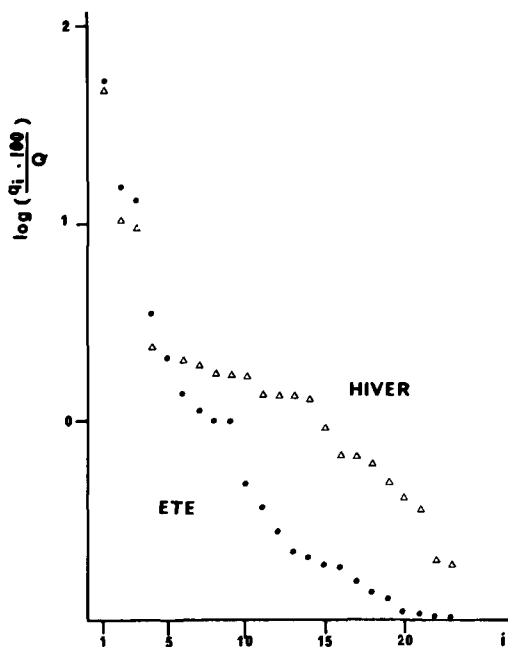


Figure 6

Diagrammes en « $i, \log((q_i \times 100)/Q)$ ». Δ , période hivernale; $\bullet$, période estivale.

“ $i, \log((q_i \times 100)/Q)$ ” diagrams. Δ , winter; $\bullet$, summer.

La figure 6 regroupe pour les 4 années, les données, en pourcentages, des périodes hivernales (octobre à février) et estivales (mars à septembre). Ceci confirme la meilleure représentation des espèces rares en hiver et la dominance d'un nombre limité d'espèces en été, qui s'avèrent appartenir en majorité au nannophytobenthos.

Variations saisonnières et annuelles

La structure du peuplement de diatomées épipéliques du Dourduff a évolué de manière significative au cours du temps. Les variations saisonnières se retrouvent assez régulièrement d'une année à l'autre. Ainsi, les espèces de petite taille, appartenant essentiellement au genre *Navicula* (*N. phyllepta*, *N. gregaria*, *N. sp.*) qui prennent place dès le mois de mars, atteignent-elles des densités impressionnantes (10^5 cellules au centimètre carré au printemps 1979), ce qui représente en volume environ $100 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-2}$. Par contre, le nombre total de cellules diminue en hiver, tandis que la densité relative du microphytobenthos augmente.

Les variations annuelles sont beaucoup plus difficiles à interpréter. Les indices de diversité de Shannon et la régularité de Pielou montrent une certaine dissemblance entre les 4 années. Le cycle marqué, en 1978-1979, l'est beaucoup moins en 1979-1980, année pendant laquelle les indices restent élevés en raison de l'absence de « bloom » marqué. L'examen de la structure du peuplement ne révèle pas, non plus, de très grandes variations interannuelles. Par contre, il se peut que la structure ait beaucoup changé dans les premiers mois suivant l'échouage de l'« Amoco Cadiz » (je n'ai malheureusement pas pu appliquer les méthodes de migration sur support organique avant le mois de juin 1978).

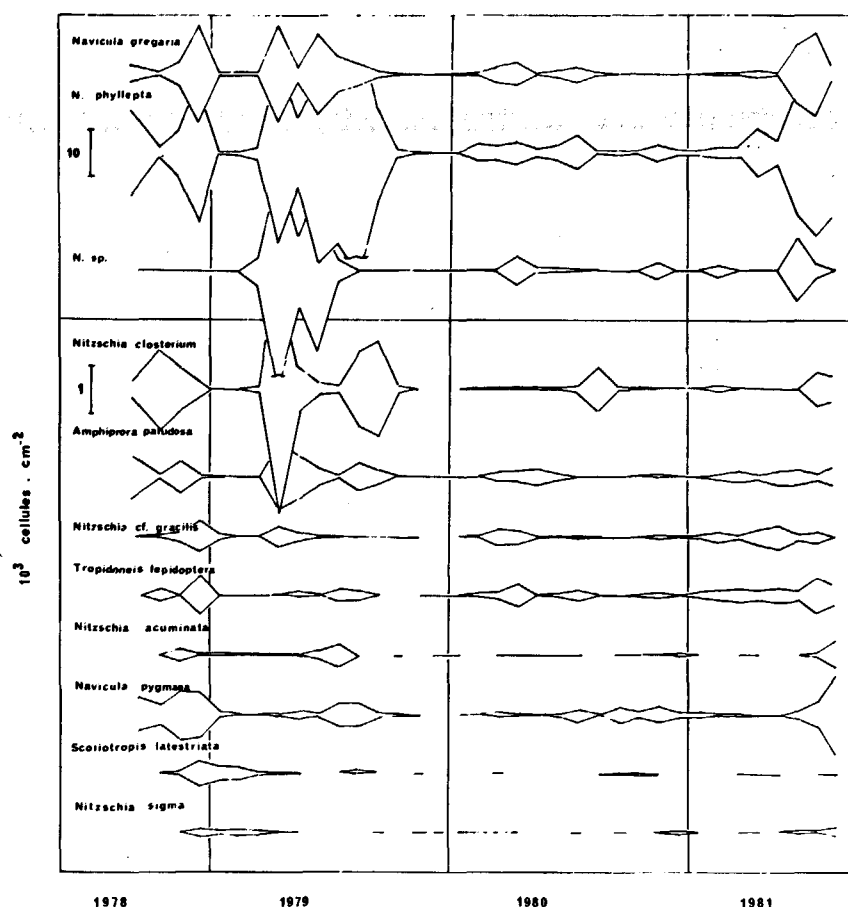


Figure 7
Successions d'espèces de diatomées épipéliales.
Succession of epipellic diatom species.

Tableau 3

Teneur des 5 premiers millimètres du sédiment en hydrocarbures aliphatiques (ppm).
Concentration of aliphatic hydrocarbons in the first 5 mm of the sediment column.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
1978	—	—	60 (*)	922	—	116	656	730	1217	312	116	328
1979	186	80	148	212	90	74	110	94	108	104	160	60
1980	28	36	270 (**)	172	265	148	180	148	116	—	—	—

(*) « Amoco Cadiz »; (**) « Tanio »; — : non effectués.

L'influence possible des marées noires successives sur l'écosystème se traduit par contre de manière assez claire dans les fluctuations quantitatives, que ce soit des concentrations pigmentaires, ou des numérations cellulaires et des successions d'espèces (fig. 7). Après les floraisons de 1978-1979, on assiste à une dégradation du biotope en 1980 (anoxie, accumulation de sels nutritifs et de phéopigments, accompagnant une raréfaction de la faune et de la flore). Les teneurs en hydrocarbures ont augmenté à nouveau après l'échouage du « Tanio » (tab. 3) et ce nouvel apport de polluant, couplé à un état d'anoxie du biotope, a entretenu la pauvreté floristique et faunistique du site. Par contre, les résultats concernant l'année 1981, tant pour les pigments que la densité cellulaire, semblent annoncer le retour à un équilibre (fig. 3 et 7).

Malgré le peu de données antérieures à l'échouage de l'« Amoco Cadiz », la pollution semble avoir affecté la biomasse du microphytobenthos, directement ou non, sans en avoir altéré à long terme les successions structurales.

Remerciements

Je remercie A. Sournia pour son soutien au cours de cette étude et sa lecture critique du manuscrit et J.-C. Dauvin pour ses remarques. Je remercie également les arbitres anonymes qui ont apporté de très nombreuses critiques constructives, ainsi que C. Le Roux et J.-L. Douvillé pour leur aide dans le traitement des données.

RÉFÉRENCES

- Admiraal W., Peletier H., 1980. Distribution of diatom species on an estuarine mud flat and experimental analysis of the selective effect of stress, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **46**, 157-175.
- Amspoker M. C., McIntire C. D., 1978. Distribution of intertidal diatoms associated with sediments in Yaquina estuary, Oregon, *J. Phycol.*, **14**, 387-395.
- Baillie P. W., Welsh B. L., 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipellic algae in an estuary, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **10**, 164-180.
- Boucher G., 1980. Facteurs d'équilibre d'un peuplement de nématodes des sables sublittoraux, *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., Sér. A, Zool.*, **114**, 3-81.
- Boucher G., Chamroux S., Riaux C., 1981. Étude d'impact écologique de la pollution pétrolière de l'« Amoco Cadiz » dans la région de Roscoff et de la baie de Morlaix. Effets à long terme sur la structure des écosystèmes sédimentaires, *Rapp. Sci., Contrat CNEOX/Univ. Paris-VI*, 79/5973.
- Castel J., 1980. Description des peuplements de copépodes méiobenthiques dans un système lagunaire du bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distributions d'abondance, *Cah. Biol. Mar.*, **21**, 73-89.
- Castel J., Lasserre P., 1979. Modification de l'équilibre démographique de la méiofaune dans les lagunes aménagées de Certes, *Publ. Sci. Tech. CNEOX, Actes Colloq.*, **7**, 575-590.
- Colijn F., Dijkema S., 1981. Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll *a* on an intertidal flat in the Dutch Wadden Sea, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **4**, 9-21.
- Colocoloff C., 1971. Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. I. Écologie quantitative et qualitative des diatomées, *Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille*, 129 p. et annexe.
- Daget J., 1976. *Les modèles mathématiques en écologie*, Masson, Paris, 172 p.
- Daget J., Lecordier C., Lévêque C., 1972. Notion de nomocénose : ses applications en écologie, *Bull. Soc. Ecol.*, **3**, 448-462.
- Dauvin J.-C., 1982. Impact of "Amoco Cadiz" oil spill on the Muddy fine sand *Abra alba* and *Melinna palmata* community from the Bay of Morlaix, *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, **14**, 517-531.
- Devaux J., 1976. Intérêt de l'utilisation des diagrammes de Frontier pour délimiter les stades des successions phytoplanctoniques, *C. R. Acad. Sci. Paris*, **282**, 1499-1501.
- Dinet A., Vivier M.-H., 1981. Ajustement de la loi de Motomura aux peuplements nématologiques abyssaux du Golfe de Gascogne, *Tethys*, **10**, 141-148.
- Eaton J. W., Moss B., 1966. The estimation of numbers and pigment content in epipellic algal populations, *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 584-595.
- Fisher R. A., Corbet A. S., Williams C. B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, *J. Anim. Ecol.*, **12**, 42-58.
- Frontier S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes, *J. Rech. Océanogr.*, **1**, 35-48.
- Gray J. S., 1979. Pollution-induced changes in populations, *Philos. Trans. R. Soc. London, Biol. Sci.*, **286**, 545-561.
- Hickman M., 1978. Ecological studies on the epipellic algal community in five prairie-parkland lakes in central Alberta, *Can. J. Bot.*, **56**, 991-1009.
- Inagaki H., 1967. Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive, *Vie Milieu*, **18**, 153-166.
- Jacobs R. P. W. M., Noten T. M. P. A., 1980. The annual pattern of the diatoms in the epiphyton of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Roscoff, France, *Aquat. Bot.*, **8**, 355-370.
- Jonge V. N. de, 1979. Quantitative separation of benthic diatoms from sediments using density gradient centrifugation in the colloidal silica Ludox-TM, *Mar. Biol. (NY)*, **51**, 267-278.
- Lacaze J. C., 1978. Étude expérimentale de l'influence des produits pétroliers sur la production primaire de l'environnement marin, *Thèse Doc. Sci. Nat., Univ. Paris*, 496 p.
- Lacaze J. C., 1980. *La pollution pétrolière en milieu marin. De la toxicologie à l'écologie*, Masson, 118 p.
- Mac Arthur R. H., 1960. On the relative abundance of species, *Am. Nat.*, **94**, 25-36.
- Margalef R., 1968. *Perspectives in ecological theory*, University Chicago Press, 111 p.
- McIntire C. D., 1978. The distribution of estuarine diatoms along environmental gradients : a canonical correlation, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **6**, 447-457.
- Motomura I., 1947. Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association (en japonais), *Seiryu Seitai*, **1**, 55-60.
- Pielou E. C., 1966. Shannon's formula as a measure of species diversity : its use and misuse, *Am. Nat.*, **100**, 463-465.
- Preston F. W., 1948. The commonness and rarity of species, *Ecology*, **29**, 254-283.
- Riaux C., 1983. La chlorophylle *a* dans un sédiment estuarien de Bretagne Nord, *Ann. Inst. Océanogr.* (sous presse).
- Riaux C., Germain H., 1980. Peuplement de diatomées épipéliques d'une slikke de Bretagne Nord. Importance relative du genre *Cocconeis* Ehr. *Cryptogam. Algol.*, **1**, 265-279.
- Romagoux J. C., 1979. Caractéristiques du microphytobenthos d'un lac méromictique (Lac Pavin, France). I. Biomasse chlorophyllienne et déterminisme du cycle annuel, *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **64**, 303-343.
- Round F. E., 1971. Benthic marine diatoms, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **9**, 83-139.
- Shannon C. E., Weaver W., 1963. *The mathematical theory of communication*, Univ. Illinois Press, 117 p.
- Sullivan M. J., 1975. Diatom communities from a Delaware salt marsh, *J. Phycol.*, **11**, 384-390.
- Sullivan M. J., 1978. Diatom community structure : taxonomic and statistical analyses of a Mississippi salt marsh, *J. Phycol.*, **14**, 468-475.
- Vieira da Silva J., 1979. *Introduction à la théorie écologique*, Masson, Paris.
- Villedon de Naïde O., 1979. Recherches sur la phytotoxicité de produits pétroliers et de dispersants en milieu marin par mesure de l'activité photosynthétique d'un organisme test, *Mém. CNAM Biochimie industrielle*, Paris.
- Williams R. B., 1964. Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size, *Ecology*, **45**, 877-880.
- Wilson C. J., Holmes R. W., 1981. The ecological importance of distinguishing between living and dead diatoms in estuarine sediments, *Br. Phycol. J.*, **16**, 345-349.
- Yentsch C. S., Menzel D. W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence, *Deep-Sea Res.*, **19**, 1221-1231.

**LAW OF THE SEA INSTITUTE UNIVERSITY OF HAWAII
HONOLULU, HAWAII**

THE SEVENTEENTH ANNUAL CONFERENCE

The 1982 Convention on the Law of the Sea

13.-16. July, 1983, Oslo, Norway

**Co-sponsor
The Fridtjof Nansen Institute, Fridtjof Nansen vei 17,
1324 Lysaker, Norway**

The third United Nations Law of the Sea Conference is perhaps the most important event that has taken place within the area of marine affairs. The completion in 1982 of the Convention on the Law of the Sea is also a watershed in the longest, largest and most ambitious collective effort ever undertaken to promote peace and prevent conflict by agreeing on the precise distribution and effective limitation of power among all the nations of the world.

The 17th Law of the Sea Institute conference in Oslo has chosen as its theme an evaluation of the outcome of this conference, the 1982 Convention on the Law of the Sea. The Oslo Conference will assemble leading participants in the negotiations as well as environmental, fishing, legal, maritime, mining and oceanographic experts from around the world. The Oslo Conference thus represents a unique occasion for an authoritative assessment of the Convention's significance and its impact at sea and on land, its shortcomings and what remains to be done, the prospects for the future.

For further information please contact:

**Scott Allen
Associate Director
Law of the Sea Institute
University of Hawaii
Honolulu, HI 96822
Tel.: (808) 948-6750**

**Willy Østreng
Director**

**Jan Magne Markussen
Research Associate**

**The Fridtjof Nansen Institute at Polhøgda
Fridtjof Nansensvei 17
N-1324 Lysaker, Norway
Tel.: (47-2) 53 89 12**