

Évolution à moyen terme du méiobenthos et des pigments chlorophylliens sur quelques plages polluées par la marée noire de l'« Amoco Cadiz »

« Amoco Cadiz »
Pollution
Microphytobenthos
Méiofaune
Harpacticoïdes
“Amoco Cadiz”
Oil-pollution
Microphytobenthos
Meiofauna
Harpacticoids

Ph. Bodin, D. Boucher

Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie Biologique, 6 avenue
Le Gorgeu, 29283 Brest Cedex.

Reçu le 3/1/83, révisé le 18/3/83, accepté le 21/3/83.

RÉSUMÉ

Le suivi mensuel entrepris à la suite de la catastrophe de l'« Amoco Cadiz » (16 mars 1978), sur les plages de Brouennou et Corn ar Gazel, à l'entrée de l'Aber Benoît et de Kersaint près de Portsall, a été poursuivi jusqu'en novembre 1980. Alors que les pigments chlorophylliens ne semblent pas avoir souffert de l'action directe de la pollution, l'étude des variations temporelles de la densité de la méiofaune révèle une perturbation des cycles saisonniers. D'autres facteurs, tels que l'hydrodynamisme et la prédation par la macrofaune, peuvent intervenir en tant que mécanismes régulateurs. Les effets de la pollution sont surtout sensibles au niveau de certains déséquilibres faunistiques, comme le montre l'étude des copépodes harpacticoïdes. Cependant, une certaine évolution des groupes écologiques permet de penser qu'un processus de retour à l'état initial est en cours d'achèvement, du moins sur les plages de mode battu.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 3, 321-332.

ABSTRACT

Medium-term evolution of meiobenthos and chlorophyll pigments on some beaches polluted by the “Amoco-Cadiz” oil spill.

The ecological monitoring undertaken after the “Amoco Cadiz” oil spill (16 March 1978), on the beaches Brouennou and Corn ar Gazel (mouth of Aber Benoît) and Kersaint (near Portsall), was continued monthly until November 1980. Chlorophyll pigments were found to have suffered little, quantitatively, from the direct effect of pollution, but the study of temporal variations in meiofaunal densities revealed disturbances in seasonal cycles. Other factors, e. g. hydrodynamic fluctuations and macrofaunal predation, may have acted as regulating mechanisms on the evolution of the populations.

The effects of pollution are particularly evident in certain faunistic imbalances, as the study of harpacticoid copepods showed. However, particular evolutionary trends between and within ecological groups of species implied that recovery was nearly complete, at least on exposed beaches.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 3, 321-332.

INTRODUCTION

La méiofaune et les pigments chlorophylliens des sédiments intertidaux font l'objet de cette étude entreprise à la suite du naufrage de l'« Amoco Cadiz », survenu le 16 mars 1978, sur la côte nord-Finistère.

Une première publication (Bodin, Boucher, 1981) a fait état des résultats acquis jusqu'en juillet 1979; la présente note les complète par les données obtenues jusqu'en novembre 1980, et tente une réflexion sur l'ensemble de ce suivi écologique.

Les plages retenues pour cette étude sont situées à l'entrée de l'Aber Benoît, sur sa rive droite (Brouennou) et sa rive gauche (Corn ar Gazel), et au fond de l'anse de Portsall (Kersaint).

Ce sont des plages de sable fin, de médiane granulométrique égale à 130 μm à Brouennou et Corn ar Gazel et à 190 μm à Kersaint. La contamination pétrolière est nulle (Kersaint et Corn ar Gazel) ou faible (0,4 à 2,4% à Brouennou). L'indice de triage de Trask, respectivement égal à 1,1-1,2 et 1,3 à Kersaint, Corn ar Gazel et Brouennou, révèle l'existence entre ces trois sites d'un gradient hydrodynamique.

Les conditions climatiques ont peu varié pendant les deux années de l'étude: les températures minimales atteignent 5°C en janvier et les maximales 18°C en août. Les vents ont une vitesse moyenne de 7 m/s pendant la période de novembre à mars.

La teneur en hydrocarbures du sédiment, mesurée par spectroscopie infrarouge (Causse, Mestres, 1975) a nettement diminué en 1980 sur la plage de Brouennou (fig. 1a) où, après une recontamination estivale passagère, elle rejoint les valeurs de 1979 sur la plage de Corn ar Gazel (fig. 1b). En fait, la teneur en hydrocarbures du sédiment est liée à l'hydrodynamisme: en période de mode calme, les hydrocarbures en suspension dans l'eau ont tendance à se déposer, et ils sont remis en suspension en période de mer agitée.

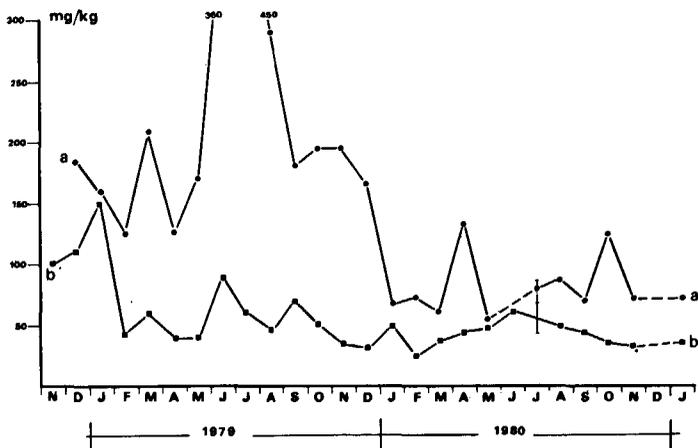


Figure 1
Teneurs en hydrocarbures du sédiment de Brouennou (a) et Corn ar Gazel (b).
Hydrocarbon contents of the sediment in Brouennou (a) and in Corn ar Gazel (b).

Sur chaque plage, des prélèvements mensuels sont effectués en une station située dans l'étage médiolittoral moyen (à Corn ar Gazel) et inférieur (à Brouennou et Kersaint). Six ou huit carottes de sédiment, de 6,5 cm^2 de surface, sont prélevées pour l'étude des pigments chlorophylliens, et trois carottes de sédiment, de 10 cm^2 de surface et 10 cm de hauteur, pour l'étude de la méiofaune. Chlorophylle *a* et phéopigments sont dosés, par spectrophotométrie, après extraction acétonique sur sédiment humide; la conversion utilise les équations de Lorenzen (1967). La méiofaune est triée et comptée, et les copépodes harpacticoïdes sont déterminés au niveau spécifique.

RÉSULTATS

Pigments chlorophylliens

Un dépouillement additionnel d'échantillons pour les prélèvements antérieurs à septembre 1979 modifie légèrement les chiffres précédemment obtenus et publiés (Bodin, Boucher, 1981).

Des tests statistiques non paramétriques sont utilisés pour le traitement des résultats, leurs formulations sont celles de Conover (1981).

La stratification verticale des teneurs pigmentaires mesurées dans chacune des tranches successivement découpées dans les carottes d'un prélèvement permet d'isoler l'effet de la stabilité sédimentaire, elle est testée par la méthode de Friedman.

Les différences observées entre les teneurs moyennes mensuelles sont testées par la méthode de Kruskal-Wallis. Lorsque la comparaison multiple ne met pas en évidence de différence significative entre elles, pour une série de prélèvements successifs, une teneur moyenne est calculée pour la période ainsi déterminée.

Brouennou

Il existe une rapide décroissance des teneurs en chlorophylle *a* et en phéopigment au sein des premiers centimètres de sédiment. Cette stratification verticale est très marquée entre couches successives pour la chlorophylle *a*. Pour ce pigment, l'isolement des 2 mm superficiels est justifié dans 85% des échantillons par une teneur plus forte que celle de la couche sous-jacente, bien que l'hétérogénéité spatiale puisse masquer ce caractère au sein d'un prélèvement (mars, avril et juillet 1979; mars et mai 1980). La stratification est moins fréquente pour les phéopigments (absence en janvier, février 1979; avril et août 1980) et toujours moins prononcée.

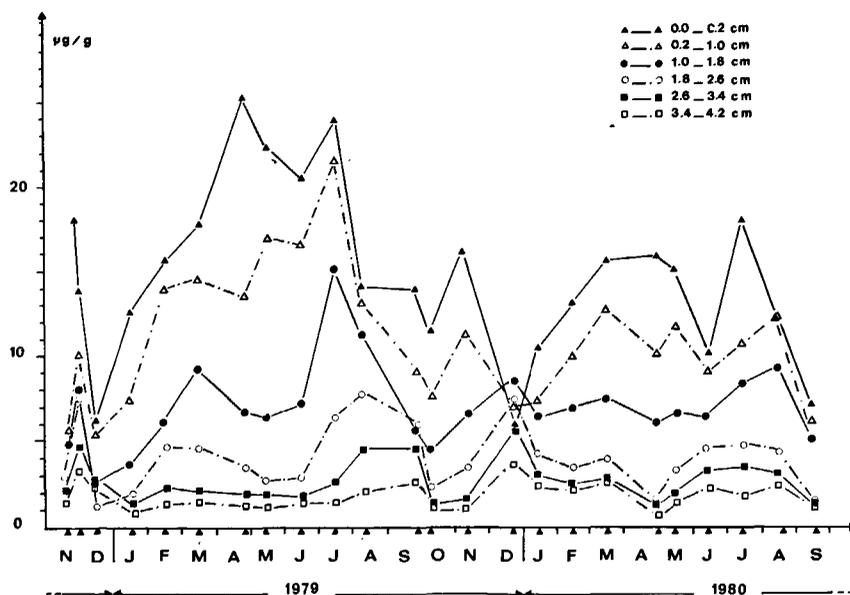
Les moyennes des teneurs mensuelles en chlorophylle *a* et en phéopigment du sédiment présentent une fluctuation temporelle dont l'amplitude, forte au niveau de la couche superficielle, s'atténue rapidement dans l'épaisseur de celui-ci.

Pour la chlorophylle *a*, on observe au cours d'une année, au sein de chacune des deux premières couches, une variation de type saisonnier (fig. 2). On reconnaît

Figure 2

Variation dans le temps de la moyenne mensuelle des teneurs en chlorophylle *a* mesurées dans les différentes couches de sédiment à Brouennou.

Temporal fluctuations of the monthly mean contents of chlorophyll a in the different layers of the sediment in Brouennou.



successivement un minimum en décembre, suivi par un fort accroissement pendant les mois d'hiver, un plateau printanier de février ou de mars à juillet, une nette décroissance entre juillet et août, suivie par un plateau automnal. Au cours des deux cycles, il faut noter le minimum estival, esquissé en juin 1979, prononcé en juin 1980, phénomène déjà observé en zone intertidale pour la chlorophylle *a* (Colijn, Dijkema, 1981), mais aussi pour la production primaire (Cadée, 1980); ce dernier auteur explique ce minimum par une forte élévation de la pression des brouteurs.

Dans les couches sous-jacentes, la variation temporelle s'estompe rapidement. On observe notamment l'atténuation des minimums d'hiver et d'été. Les teneurs sont au cours des périodes d'automne-hiver du même ordre de grandeur (égales à 14 µg/g de novembre 1978 à février 1979 et de août à novembre 1979, et égales à 15,6 µg/g de février à juillet 1980 dans la couche superficielle). Les valeurs mesurées lors du printemps 1979 (teneur moyenne égale à 20,3 µg/g de mars à juillet) doivent être considérées, d'après ces résultats, comme anormalement élevées. De la même façon dans la couche sous-jacente, la teneur moyenne de la période printemps-été 1979, égale à 15,9 µg/g entre février et août, est significativement plus élevée que celle de 1980,

égale à 11 µg/g. Cet enrichissement est encore sensible dans la couche 1 à 1,8 cm au niveau des teneurs moyennes des maximums d'été (juillet et août), égales à 13,2 µg/g en 1979 et 9 µg/g en 1980.

Un cycle de type saisonnier est également observé (fig. 3) au niveau des deux cycles annuels de phéopigment. Ce cycle se caractérise par un minimum hivernal et un minimum estival surtout accusé en 1980. Les teneurs observées lors des minimums (hiver 1979 et 1980, été 1980), respectivement égales à 2,9-4,1-3,4 µg/g, sont du même ordre de grandeur, de même que les teneurs observées lors des plateaux printemps-été des deux années consécutives (8,8 et 8,5 µg/g).

La chlorophylle *a* est le pigment dominant surtout au sein des trois premières couches. Les variations des teneurs en chlorophylle *a* et en phéopigment ne sont pas simultanées, sauf au moment des fortes diminutions dans la couche superficielle, provoquant la disparition du gradient dans l'épaisseur du sédiment. Ces diminutions peuvent être dues à un lessivage de la surface et à un brassage des premières couches du sédiment (ce qui apparaît nettement en décembre 1979) sous l'action des forces hydrodynamiques. Il apparaît difficile dans un tel cas de parler en terme de cycle saisonnier, qui

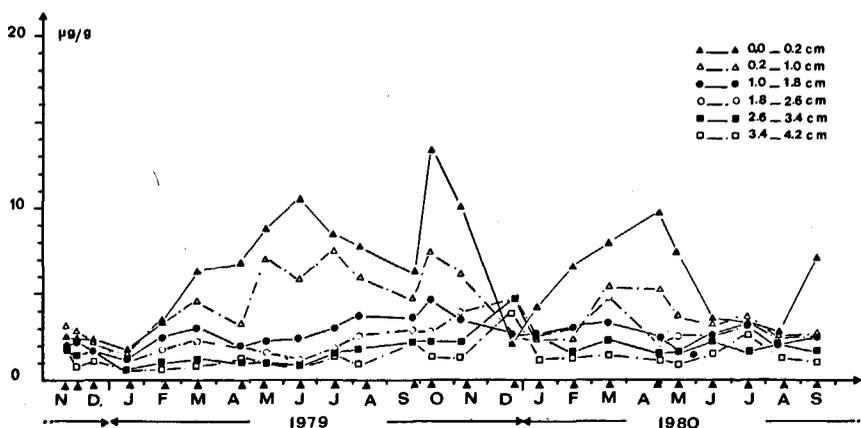


Figure 3

Variation dans le temps de la moyenne mensuelle des teneurs en phéopigment mesurées dans les différentes couches de sédiment à Brouennou.

Temporal fluctuations of the monthly mean contents of pheopigment in the different layers of the sediment in Brouennou.

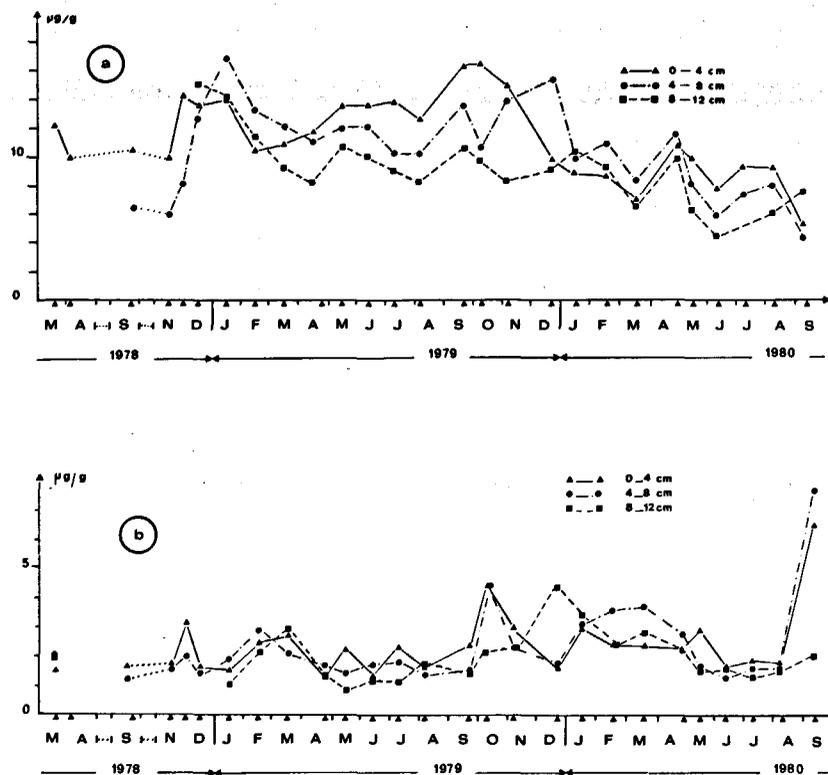


Figure 4
Variation dans le temps de la moyenne mensuelle des teneurs en chlorophylle a (a) et en phéopigment (b) mesurées dans les différentes couches de sédiment à Corn ar Gazel.
Temporal fluctuations of the monthly mean contents of chlorophyll a (a) and pheopigment (b) in the different layers of the sediment in Corn ar Gazel.

doit normalement être lié aux variations des facteurs climatiques au cours d'une année. Sur la plage de Brouennou, en effet, les plus forts accroissements mensuels, donc les plus fortes productions, apparaissent en hiver, alors que les facteurs climatiques, tels que température et éclaircissement, sont près de leurs valeurs minimales. On a vu également que les biomasses exprimées en terme de chlorophylle a sont du même ordre de grandeur lors des plateaux d'automne 1979 et printemps 1980.

Il semble donc que ces teneurs en pigments soient très liées à la stabilité sédimentaire plutôt qu'aux facteurs climatiques qui ne semblent pas ici être limitants, la stabilité sédimentaire étant régie par l'hydrodynamisme et éventuellement une bioturbation d'importance variable au cours de l'année (Cadée, 1976; 1979).

Corn ar Gazel

La distribution des pigments au sein des 12 premiers centimètres de sédiment s'étant révélée très homogène, trois couches successives de 4 cm d'épaisseur ont été étudiées.

Les teneurs en chlorophylle a ne présentent pas régulièrement une stratification verticale. Lorsque celle-ci est présente, deux schémas de distribution sont observés : le premier correspond à une décroissance régulière des teneurs dans l'épaisseur du sédiment; il s'observe pour les prélèvements d'été et d'automne (prélèvements de septembre à novembre 1979 et de juin et juillet 1980). Le deuxième schéma rencontré est caractérisé par un enrichissement de la couche moyenne par rapport à la couche superficielle, il s'observe pour les prélèvements d'hiver et de printemps (prélèvements

de mars 1978, janvier, février, décembre 1979 et avril 1980).

La répartition verticale des teneurs en phéopigments ne présente que rarement une structure particulière (prélèvements de janvier, mai, septembre, octobre 1979 et mars, juillet, août 1980), celle-ci étant alors semblable à celle observée simultanément pour la chlorophylle a.

Au cours du temps, la variation des teneurs mensuelles en chlorophylle a comme en phéopigment est de faible amplitude (fig. 4a et b). Elle ne présente pas de caractère cyclique très apparent en dehors de l'alternance de localisation du maximum en chlorophylle a qui, au cours de l'année 1979 est observé de février à mars dans la couche superficielle, puis de septembre à décembre dans la couche moyenne, avec des teneurs moyennes respectivement égales à 14,4 µg/g et à 13,3 µg/g.

L'amplitude des fluctuations temporelles de la chlorophylle a est comparable au sein des deux premières couches. Le fait le plus marquant est la nette individualisation des années successives au niveau de la couche superficielle, avec un net enrichissement relatif au cours de l'année 1979 caractérisée, en dehors des maximums, par une teneur moyenne égale à 10,8 µg/g contre des teneurs moyennes respectivement égales à 9,5 et 8,5 µg/g en 1978 et 1980. On retrouve ce fait dans la couche sous-jacente, mais avec un décalage dans le temps; la forte teneur moyenne de l'année 1979 (11,3 µg/g) se prolonge jusqu'en avril 1980.

Les variations au sein de ces deux couches ne sont pas simultanées, mais plutôt antagonistes, et dues à l'alternance des schémas de distribution verticale des pigments. On peut supposer que ce cycle traduit le phénomène d'engraissement et d'amaigrissement périodique de la plage.

Pour les phéopigments, on remarque une élévation des teneurs au sein des deux premières couches se produisant en automne.

Discussion

Entre les deux plages, dans les couches superficielles, les teneurs pigmentaires, au moment du minimum hivernal, sont peu différentes (8-10 µg/g). Chaque valeur minimale peut être assimilée à la biomasse intrinsèque (Hartwig, 1978), propre au sédiment; leur identité témoigne de celles des médianes granulométriques. De la même façon, la faible différence existant au niveau des valeurs moyennes du taux de chlorophylle *a* (81 et 71%) et de l'indice de diversité pigmentaire (voisin de 2,2) peut être reliée à l'identité des taux de pélites.

La fréquence et l'intensité des actions hydrodynamiques agissant sur la stabilité et l'oxygénation du sédiment sont mises en évidence par la distribution des pigments dans l'épaisseur du sédiment ainsi que l'ont constaté de nombreux auteurs depuis Steele et Braird (1968). Sur la plage de Corn ar Gazel, la distribution homogène des différentes caractéristiques pigmentaires reflète leur mise en place par un brassage sous l'action des vagues, et leur maintien dans ce milieu interstitiel présentant de bonnes conditions d'oxygénation (Gargas, 1970; McIntyre *et al.*, 1970; Hunding, 1971) assurées par la houle et les courants de marée. Dans ces milieux instables où les microphytes sont passivement distribués, l'essentiel de la flore est généralement constitué par de petites diatomées liées aux grains (Amspoker, 1977).

Sur la plage de Brouennou, la stabilité de la surface sédimentaire permet le développement dans la zone photique d'un film superficiel, tandis que sous les deux premiers centimètres, en milieu réduit, on observe un enrichissement relatif en pigments de dégradation, ceci pouvant être dû à la combinaison entre la migration des formes mobiles vers la couche superficielle et la mort des cellules en milieu fortement réduit (Gargas, 1970).

La teneur en pigments chlorophylliens du sédiment est deux fois plus élevée à Brouennou qu'à Corn ar Gazel lorsque sont considérées les pellicules superficielles; elle est au contraire deux fois plus faible lorsque les dix premiers centimètres sont pris en compte. Il est donc important de préciser l'épaisseur utilisée lors de l'évaluation de la biomasse.

L'étude des variations saisonnières, à Corn ar Gazel, montre qu'un cycle quantitatif n'est pas apparent sur une année. L'instabilité sédimentaire limite ici la biomasse des microphytes, la production dans la zone photique devant être essentiellement exportée après érosion et remise en suspension. Lorsque la surface sédimentaire est stable, comme cela est le cas à Brouennou, il apparaît au contraire un cycle quantitatif reproductible. Des études menées en zone intertidale montrent ce type de cycle annuel dès que le sédiment présente une fraction fine importante (signe de sédiment stable) (Cadée, Hegeman, 1977; Admiraal, Peletier, 1980; Colijn, Dijkema, 1981). Il se rencontre également en milieu infralittoral (Boucher, 1977). A Brouennou, il n'y a pas de relation apparente entre les facteurs climatiques (éclairage, température) et la biomasse

exprimée en chlorophylle *a*, ce qui laisse présumer l'existence soit d'une relation inverse entre les facteurs climatiques et la productivité du sédiment, soit de l'existence d'une biomasse seuil, ce seuil étant régi par les conditions moyennes de stabilité sédimentaire et d'activité de nutrition du maillon secondaire. La première hypothèse n'est pas confirmée par les différentes études menées en milieu intertidal. On ne peut l'étayer, en effet, ni par une photo-inhibition (Cadée, Hegeman, 1974; Colijn, Van Buurt, 1975), ni par un effet limitant des concentrations en sels nutritifs (Admiraal, 1977). Une saturation de la zone photique (Admiraal, Peletier, 1980), due à la constitution de denses colonies de microphytes, n'est pas suggérée par les teneurs observées (lors de la formation de croûtes de microphytes, des teneurs supérieures à 100 µg sont mesurées; Plante-Cuny *et al.*, 1981). La deuxième hypothèse est en accord avec l'observation du recrutement méiofaunique printanier et du recrutement macrofaunique estival.

Sur les deux plages, se manifeste, au cours de la deuxième année, une diminution des teneurs en chlorophylle *a* qui s'oppose à la constance ou à l'augmentation de celles des phéopigments.

Cette variation résulte soit d'un effet secondaire de la pollution due aux hydrocarbures de l'« Amoco Cadiz », soit de la variation naturelle pluriannuelle (Cadée, Hegeman, 1974). Les conditions météorologiques (facteurs climatiques et hydrodynamiques) ne peuvent être retenues comme facteurs déterminants de cette variation, n'ayant pas été plus particulièrement défavorables au cours de la deuxième année, si ce n'est en automne, alors que les deux plages, pourtant d'exposition différente, ont réagi similairement et ceci dès le mois d'avril. La reprise des activités de grazing, un des facteurs biologiques intervenant au niveau de l'évolution saisonnière, peut expliquer cette différence observée entre les deux années. Il est possible en effet de rapporter ces variations de la biomasse pigmentaire à l'évolution de la macrofaune au sein du processus de décontamination (Le Moal, 1981). Ainsi, la réapparition de l'amphipode *Bathyporeia* sur la plage de Corn ar Gazel peut être pour partie responsable de la diminution de la teneur en chlorophylle *a*, son activité de « brouteur » étant reconnue (Sundbäck, Persson, 1981).

Méiofaune : résultats quantitatifs

La figure 5 montre l'évolution temporelle de la densité (nombre d'individus/10 cm² de surface) des copépodes harpacticoïdes (échelle × 100), des nématodes et de la méiofaune totale (*sensu stricto*) dans les différents prélèvements recueillis aux trois stations prospectées. Le tableau 1 indique l'évolution temporelle (en pourcentage de la méiofaune totale) des autres groupes du méiobenthos vrai et de la méiofaune temporaire. Il est évident que cette évolution est différente d'une station à l'autre.

Brouennou

La densité moyenne (8033 individus/10 cm²) y est extrêmement élevée en comparaison des données de la

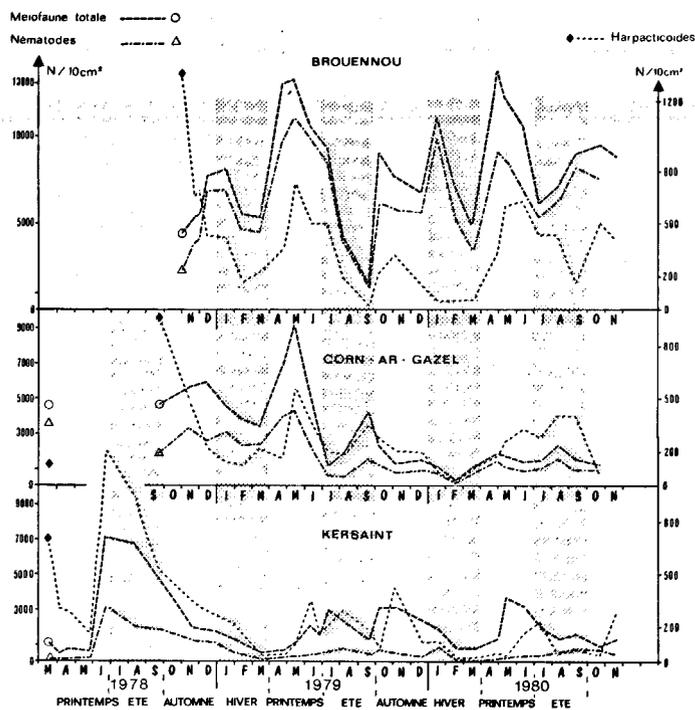


Figure 5
Évolution temporelle des densités de la méiofaune aux trois stations.
Temporal evolution of meiofaunal densities in the three stations.

littérature pour la zone intertidale (Hicks, 1977), et la méiofaune est composée essentiellement de nématodes. Les variations saisonnières sont assez nettes et à peu près conservées d'une année à l'autre, avec des minima en hiver et en fin d'été. Cependant, la densité moyenne des harpacticoides est nettement plus faible depuis août 1979 : 282 individus/10 cm² (contre 593 précédemment).

Entre août 1979 et novembre 1980, le rapport nématodes/copépodes oscille entre 11 (juin 1980) et 172 (janvier 1980).

Les autres groupes du méiobenthos vrai représentent un pourcentage relativement modeste de la méiofaune (maximum : 26,7% en octobre 1979). De plus, ce pourcentage est en régression : il ne dépasse pas 3,5% depuis juillet 1980.

Les annélides constituent l'essentiel du méiobenthos temporaire, ce qui correspond aux données de la macrofaune (Le Moal, Quillien-Monot, 1981).

Corn ar Gazel

La densité moyenne de la méiofaune (3013 individus/10 cm²) y est beaucoup plus faible qu'à Brouennou. De plus, c'est à cette station que la différence avec la période étudiée précédemment (septembre 1978 à juillet 1979) est la plus nette du point de vue quantitatif : la densité moyenne passe de 4 697 à 1 666 individus/10 cm². Cette régression n'est pas le fait des copépodes harpacticoides, mais celui des nématodes et des autres groupes : de 53,8% en août 1979, ces derniers ne

constituent plus que 11,5% du méiobenthos vrai en août 1980.

Les variations saisonnières sont encore plus ou moins marquées durant la période d'août 1979 à octobre 1980, avec un minimum classique en février, mais aussi un maximum en septembre 1979 et deux légers pics en avril et août 1980. Dans ce biotope mieux oxygéné, le rapport nématodes/copépodes varie dans des limites plus étroites : 2,3 (septembre 1980) à 15 (octobre 1980).

Parmi la méiofaune temporaire, les amphipodes constituent un groupe particulièrement intéressant à cette station où ils avaient subi de lourdes pertes dès le début de la marée noire : ils ont été absents durant tout l'hiver 1979-1980, mais ont été régulièrement présents de mai à octobre 1980, confirmant la réinstallation de ce groupe très important au niveau de la macrofaune de Corn ar Gazel (Le Moal, Quillien-Monot, 1981). Les cumacés ont à peu près le même comportement que les amphipodes : presque toujours présents entre mai et octobre 1980, ils atteignent 3,9% de la population totale en septembre.

Kersaint

Suivie mensuellement depuis le 17 mars 1978, la méiofaune de cette station présentait une véritable explosion démographique en juin, juillet et août 1978. Ce phénomène ne s'est pas reproduit par la suite, et l'on est revenu à des variations saisonnières faiblement accentuées, avec un minimum en février-mars (comme aux deux autres stations) et un maximum en octobre-novembre 1979 (comme à Brouennou) et en mai-juin 1980. La densité moyenne (2063 individus/10 cm²) est la plus faible des trois, ce que laissent prévoir les caractéristiques du sédiment. L'évolution temporelle de la méiofaune de cette station a été marquée par une inversion du rapport nématodes/copépodes à partir de mai 1978, date depuis laquelle les nématodes sont devenus prépondérants et le sont restés : depuis le mois de juillet 1979, ce rapport oscille entre 1,1 (décembre 1979) et 16,9 (novembre 1980). La densité moyenne des harpacticoides est d'ailleurs passée de 366 individus/10 cm², entre mars 1978 et juin 1979, à 157 entre juillet 1979 et novembre 1980, en raison principalement du pic « anormal » de juin 1978.

C'est à Kersaint que les autres groupes du méiobenthos vrai (tabl. 1) sont proportionnellement les plus importants : ils constituent près de 87% de la population en mai 1980, et les valeurs dépassant 70% ne sont pas rares. Les ostracodes (tous à des stades très jeunes) constituent 39,3% de la population en juillet 1980, et la proportion des gastrotriches s'élève à 16,4% en août de la même année; mais le groupe le plus important et le plus régulièrement présent est celui des turbellariés.

Parmi le méiobenthos temporaire (tabl. 1), les tanaïdés sont toujours présents (2,7% au maximum en février 1980), les annélides deviennent de plus en plus rares à partir de février 1980, alors qu'au contraire les gastéropodes réapparaissent depuis juillet 1980 (3,8% de la méiofaune totale en octobre).

Tableau 1

Évolution temporelle des groupes de la méiofaune autres que les nématodes et les harpacticoïdes et des nauplii (en pourcentages de la méiofaune totale). En 1979, les turbellariés sont comptés avec les « divers ».

Temporal evolution of groups of meiofauna other than nematods and harpacticoids and of nauplii (in percents of total meiofauna). In 1979, turbellarians are mixed with "divers".

	1979					1980											
	6/8	21/9	8/10	5/11	20/12	17/1	19/2	18/3	30/4	14/5	12/6	10/7	11/8	11/9	23/10	20/11	
Brouennou																	
Rotifères	+	+	12,1	2,9	7,2	+	0,5	+	0,9	3,4	0,5	+	+	+	+		
Tardigrades	0,8	+	+	+	+	0,6	0,7	1,3	3,5	3,1	0,5	+	+	+	+	0,6	
Gastrotriches		+	+		+			+	+				0,5	+	+	+	
Ostracodes	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Turbellariés	5,9	10,4	14,6	9,2	5,4	1,5	1,5	1,8	2,9	1,8	1,6	1,0	0,8	0,6	+		
Divers						5,3	20,0	15,1	16,2	7,9	20,5	0,7	0,7	2,9	1,2	0,5	
TOTAL	6,7	10,4	26,7	12,1	12,6	7,4	22,7	18,2	23,5	16,2	23,1	1,7	2,0	3,5	1,2	1,1	
Nauplii	0,8	0,7	0,9	4,0		0,7	2,5	8,5	6,4	5,4	3,3	1,6	0,7	0,8	12,6	4,4	
Annélides	0,8	2,8	1,5	3,3	1,8	0,8	0,7	0,7	0,7	2,2	2,6	3,1	1,4	0,6	+		
Gastéropodes						+					+			+			
Corn ar Gazel																	
Rotifères	2,3	0,9	+	+	+	+	+		+	1,3	+	+	0,8	0,8	+		
Tardigrades	1,2	1,0	+	0,7	2,0	1,5	6,6	3,1	+	+			+				
Gastrotriches		6,9	10,9	4,8	14,1	12,3	4,3	12,5	4,1	4,9	4,5	3,6	9,3	4,7	2,6		
Ostracodes	2,4	2,7	1,2	0,7	+	+	4,3	2,0	1,1	1,7	0,6	+	+	+	0,8		
Turbellariés	47,9	39,0	21,9	4,4	3,1	1,4	3,0	1,3	1,0	1,7	1,8	1,9	1,4	1,4	7,4		
Divers						3,3	2,3	2,0	0,7	1,0	0,6	0,6	+	+	+		
TOTAL	53,8	50,5	34,0	10,6	19,2	18,5	20,5	20,9	6,9	10,6	7,5	6,1	11,5	6,9	10,8		
Nauplii	2,9	2,1	0,7	0,6	+		+	0,6	1,5	3,2	+	+	+	+	+		
Annélides	3,8	+	+	1,3		+				3,8	3,5	+	+	+			
Tanaïdacs	+	+	+	3,3	1,3		+	+		2,3	+	0,8	+	+	+		
Cumacés	+	+								+	1,4		0,5	3,9	+		
Kersaint																	
Rotifères	0,9	1,1	1,6	1,0	2,0	4,5	1,3	+	11,9	+	+	2,7	+	1,0	1,4	1,4	4,6
Tardigrades	7,4	5,7	8,1	8,6	2,6	1,3	7,6	+	5,4	2,9	1,3	2,0	5,1	2,3	8,9	1,8	7,4
Gastrotriches	14,3	1,6	+	7,2	+	1,0	11,9	2,3	2,7	3,1	5,9	3,2	3,1	16,4	4,2	6,1	5,4
Ostracodes	13,8	13,8	8,0	2,4	0,9	1,4	2,6	23,4	13,9	18,7	4,2	18,7	39,3	20,3	3,0	2,0	3,9
Turbellariés	34,8	31,9	30,3	56,0	64,5	71,0	20,4	46,2	43,7	18,8	30,9	18,1	5,4	0,9	11,5	1,4	1,1
Divers							3,5	5,8	3,4	25,5	44,6	27,7	2,8	3,5	8,5	2,4	3,2
TOTAL	71,2	54,1	48,0	72,2	70,0	79,2	47,3	77,7	81,0	69,0	86,9	72,4	55,7	44,4	37,5	15,1	25,6
Nauplii	0,8	+	1,6	1,1	+	0,5		+	4,2	9,6	2,1	11,2	10,2	3,8	3,2		13,9
Annélides	+	0,9	+	0,8	+	1,7	1,7	+	+	+	+	+	+	+	+		+
Tanaïdacs	0,5	1,3	2,2	0,9	0,6	0,8	0,6	2,7	2,0	1,0	+	1,4	1,5	+	1,0	+	+
Gastéropodes													1,8	1,3	2,9	3,8	1,7
Cumacés	+		+		+					+	+		+	+			

Discussion

En l'absence de données antérieures au 17 mars 1978, il est bien difficile de dire quelle est la situation la plus proche de la « normale » du point de vue quantitatif. Les fortes densités observées avant juillet 1979 à Corn ar Gazel et Kersaint pourraient correspondre à une phase d'eutrophisation « anormale » consécutive à l'accumulation de matière organique dans le sédiment, accumulation résultant elle-même de la pollution par les hydrocarbures. Dans ces biotopes à « haute énergie », l'hydrodynamisme intense a pu provoquer ensuite un retour à l'oligotrophie, alors qu'à Brouennou la stabilité du milieu maintenait une certaine eutrophisation. Malheureusement, nous ne disposons pas de données sur la teneur en matière organique des sédiments pour étayer cette hypothèse.

On peut aussi expliquer, du moins en partie, les chutes de densités de la seconde période par la réinstallation

dans le biotope de prédateurs provisoirement éliminés par l'arrivée des hydrocarbures; en tout cas, cette réinstallation est évidente au niveau des amphipodes et correspond à une réduction de la teneur en hydrocarbures en 1980.

Quoi qu'il en soit, comme l'ont montré certains auteurs (Frithsen, Elmgren, 1979; Giere, 1979), les copépodes harpacticoïdes se montrent particulièrement sensibles à la pollution par les hydrocarbures et à ses conséquences directes ou indirectes.

Évolution comparée de la méiofaune et du microphyto-benthos

La comparaison des résultats obtenus, aux deux stations de Brouennou et Corn ar Gazel, pour les pigments chlorophylliens de la couche superficielle (0-1 cm) et la méiofaune, montre que l'amplitude des variations et les

valeurs maximales de la densité et de la teneur pigmentaire sont plus élevées à Brouennou, biotope le plus stable. A cette station, des relations de type trophique entre microphytes et méiofaune sont fortement suggérées. On observe en effet un relais entre la phase d'accroissement des pigments chlorophylliens (décembre à mars) et celle de la méiofaune (avril-mai), relais suivi d'une phase d'équilibre relatif. L'accroissement des pigments chlorophylliens apparaît donc en hiver, alors que l'activité des méiobenthontes est ralentie et leur densité en diminution. Les facteurs climatiques n'étant pas ici limitants pour les microphytes, on est en droit de penser que c'est une diminution du « grazing » qui favorise leur accroissement.

A Corn ar Gazel, l'amplitude des variations saisonnières des pigments chlorophylliens et de la méiofaune, surtout depuis juin 1979, est fortement limitée par l'action de l'hydrodynamisme. Il est possible d'établir une coïncidence entre la distribution verticale des pigments et la valeur du rapport nématodes/copépodes. Ce rapport présente ses plus fortes valeurs en hiver, période pendant laquelle les copépodes, vivant en surface au contraire des nématodes, sont moins nombreux et où il y a aussi moins de pigments. L'instabilité de la couche superficielle semble donc être le facteur limitant de la biomasse primaire et secondaire à cette station et, de ce fait, une possible relation trophique est masquée.

Les copépodes harpacticoïdes

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le montrer (Bodin, Boucher, 1981), une étude qualitative (au niveau spécifique) est souvent plus révélatrice des perturbations d'un peuplement qu'une simple étude quantitative globale.

Variations temporelles des différents groupes écologiques

Après détermination, les espèces d'harpacticoïdes ont été regroupées par affinités écologiques (tab. 2) d'après nos observations personnelles et les données de la littérature, opération toujours délicate en raison des incertitudes qui pèsent sur l'écologie de certaines espèces. La comparaison de deux années consécutives : novembre 1978 à octobre 1979 et novembre 1979 à octobre 1980, met en évidence une certaine évolution des groupes

écologiques au niveau de chaque station. Pour chacune des deux années et pour chaque groupe, la dominance générale moyenne (D.g.m. de Bodin, 1977) a été calculée à partir de la somme des densités des groupes concernés.

A Brouennou, les prélèvements des 21 novembre et 15 décembre 1978 ont été éliminés : le premier en raison de sa position trop élevée sur la plage, et le second pour avoir été effectué le lendemain d'une tempête. Ainsi, la comparaison porte sur le même nombre de prélèvements (12) pour chaque période. D'autre part, il est tenu compte des harpacticoïdes inderminés pour le calcul des D.g.m.

Quatre groupes écologiques peuvent être distingués : les sabulicoles, les vasicoles, les phytophiles et les eurytopes.

La première année, les phytophiles dominent, avec 31,8% des harpacticoïdes ; viennent ensuite les eurytopes (29,9%), puis les sabulicoles (18,4%) et, enfin, les vasicoles (9,2%). La seconde année, les eurytopes deviennent largement prépondérants, avec 44,4%, et les phytophiles passent en seconde position, avec 28,5%.

L'ensemble phytophiles + eurytopes progresse donc de plus de 11%. Les sabulicoles et les vasicoles évoluent en sens inverse les uns des autres, c'est-à-dire que les sabulicoles progressent de près de 7% alors que les vasicoles sont réduits d'autant (fig. 6).

A Corn ar Gazel, ces quatre mêmes groupes écologiques sont représentés la première année, alors que les vasicoles et les eurytopes disparaissent la seconde année.

Mais, à cette station, les sabulicoles rassemblent toujours environ 99% de la population. Il n'est donc plus question de variations entre les groupes, mais il est intéressant de noter ici une variation à l'intérieur du groupe des sabulicoles. Celui-ci est composé essentiellement de deux espèces : *Asellopsis intermedia* et *Canuella perplexa*. La première année, *A. intermedia* est prépondérante, avec une D.g.m. de 71,5% contre 18,2% à *C. perplexa*. L'année suivante, c'est *C. perplexa* qui redevient largement dominante (comme c'était le cas en mars 1978) avec 88,7% de la population, contre seulement 9% à *A. intermedia* (fig. 7).

A Kersaint, station de sable pratiquement pur, les espèces vasicoles sont évidemment absentes. Avec une médiane de près de 200 µm, ce sable est propice à l'installation des formes typiquement interstitielles ; il devient alors possible de distinguer, parmi les harpac-

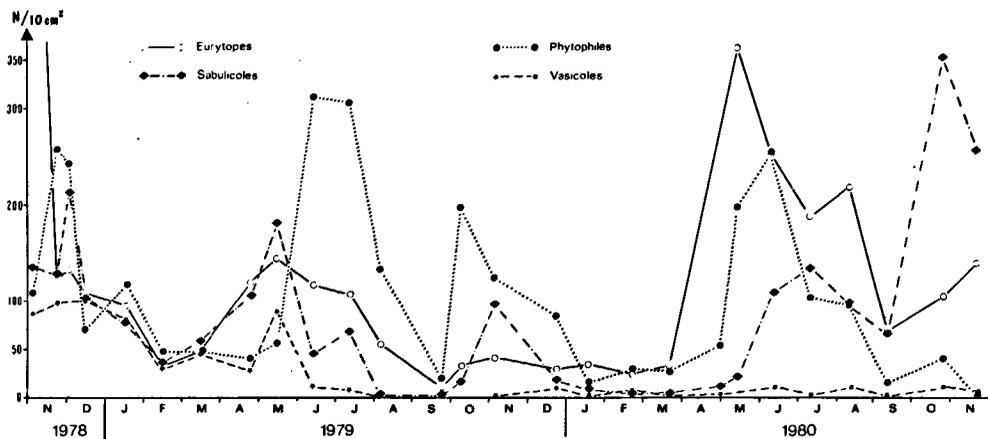
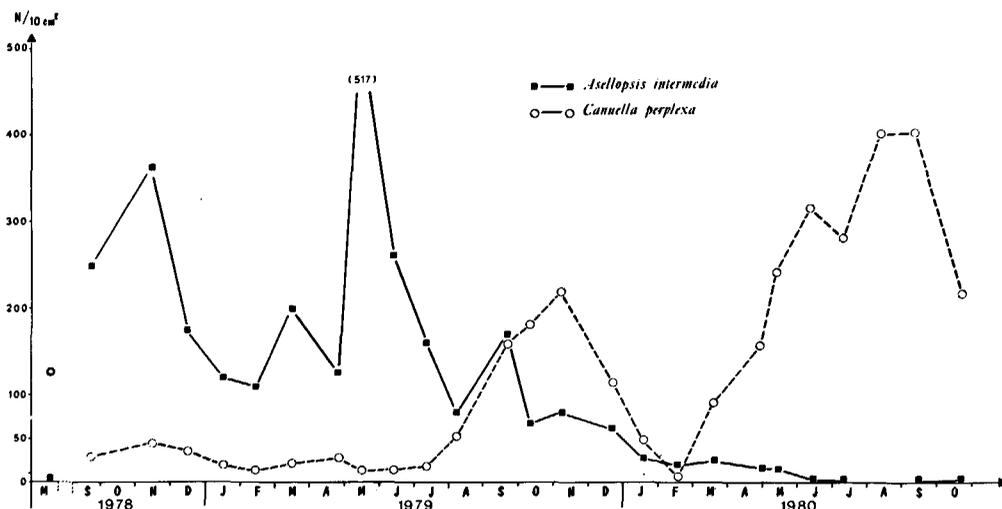


Figure 6
Brouennou : évolution temporelle de la densité des harpacticoïdes regroupés par affinités écologiques.
Brouennou: temporal evolution of the density of harpacticoid copepods regrouped by ecological affinities.

Figure 7

Corn ar Gazel : évolution temporelle de la densité des espèces principales d'harpacticoïdes.

Corn ar Gazel: temporal evolution of the density of the main harpacticoid species.



ticoïdes, un groupe d'espèces sabulicoles mésopsammiques et un groupe de sabulicoles épi- et endopsammiques. Par ailleurs, comme elles sont peu nombreuses et peu abondantes, les espèces phytophiles et les espèces eurytopes sont regroupées dans un seul et même groupe dont la D.g.m. ne varie que de 0,8 à 1%. Durant la première année, les formes épi- et endopsammiques dominent avec 53,3% de la population alors que, l'année suivante, les formes mésopsammiques reprennent largement la prédominance avec 81,2%, ne laissant que 17,8% au groupe des épi + endopsammiques (fig. 8).

Diversité

D'une période à l'autre, on observe une chute importante de la richesse spécifique : 51 espèces avaient été recensées dans les trois stations jusqu'en juillet 1979, on n'en compte plus que 36 entre août 1979 et novembre 1980 (tabl. 2).

De plus, le nombre d'espèces dominantes (D.g.m. 1%) diminue aux trois stations : au total, on passe de 28 espèces dominantes durant la première période à 15 durant la seconde. Parallèlement, les espèces principales voient leur dominance générale moyenne augmenter. A Brouennou, la D.g.m. de *Amphiascoides debilis* s. str.

passé de 23 à 40%. A Corn ar Gazel, la D.g.m. de *Asellopsis intermedia* était de 63% durant la première période étudiée, celle de *C. perplexa* est de 80% durant la seconde période. A Kersaint, durant la première période, la D.g.m. de *A. intermedia* était de 26%, celle de *Kliopsyllus constrictus* s. str. de 25%, celle de *Paraleptastacus spinicauda* de 22%; durant la seconde période, la D.g.m. de *P. spinicauda* passe à plus de 55%.

Enfin, le cas de *K. constrictus* est intéressant à considérer : cette espèce avait une position tout à fait prépondérante jusqu'en juin 1978; elle est restée fréquente par la suite, mais sa D.g.m. est tombée de 24,7 à 5,5%. Cependant, on observe une recrudescence de cette forme mésopsammique en novembre 1980, où sa dominance partielle est de 48,2%, ce qui nous rapproche de la situation initiale de mars 1978.

Discussion

Dans l'ensemble, on assiste donc à une progression des espèces sabulicoles et à une régression des vasicoles. A Corn ar Gazel et à Kersaint, l'évolution aboutit même à une situation proche de celle qui prévalait en mars

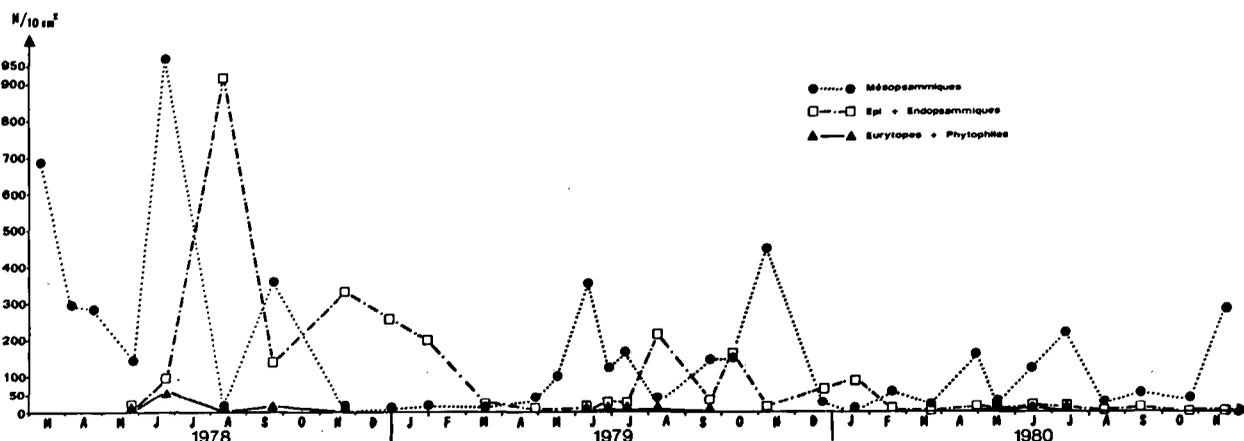


Figure 8

Kersaint : évolution temporelle de la densité des harpacticoïdes regroupés par affinités écologiques.

Kersaint: temporal evolution of the density of harpacticoid copepods regrouped by ecological affinities.

Tableau 2

Liste des espèces récoltées aux trois stations entre août 1979 et novembre 1980. Groupe écologique : s = sabulicole, v = vasicole, p = phytophile, e = eurytipe, m = mésopsammique. D.g.m. = dominance générale moyenne (%). Fréquence, d'après le pourcentage de prélèvements où l'espèce est présente : R = rare, F = fréquente, FF = très fréquente, C = constante.

List of species collected in the three stations from August 1979 to November 1980. Ecological group: s = sand species, v = mud species, p = phytophilous, e = eurytous, m = mesopsammic. D.g.m. = mean general dominance (%). Frequency, from the percentage of samples where the species occurs: R = rare, F = frequent, FF = very frequent, C = constant.

Groupe écologique	Brouennou (6/8/79 au 20/11/80)			Corn ar Gazel (7/8/79 au 22/10/10/80)			Kersaint (11/7/79 au 20/11/80)		
	D.g.m.	Fréquence %		D.g.m.	Fréquence %		D.g.m.	Fréquence %	
<i>Canuella furcigera</i>	v	+	6	R					
<i>Canuella perplexa</i>	s	12,0	100	C	80,3	100	C	0,4	35
<i>Halectinosoma herdmani</i>	s	+	12	R	+	7	R	+	12
<i>Pseudobradya beduina</i>	s				+	7	R		
<i>Arenosetella</i> sp.	m							0,9	18
<i>Tachidius discipes</i>	e	0,6	19	R	+	7	R	0,8	29
<i>Microarthridion reductum</i>	v	+	12	R					
<i>Thompsonula hyaenae</i>	s				1,1	20	R		
<i>Harpacticus flexus</i>	s	13,7	100	C	0,2	7	R	6,7	18
<i>Tisbe</i> sp.	p				+	13	R		
<i>Parathalestris dovi</i>	p	+	6	R	+	7	R		
<i>Dactylopodia</i> sp.	p							+	6
<i>Parastenhelia spinosa bulbosa</i>	p	0,1	6	R				+	6
<i>Stenhelia</i> (Del.) <i>palustris bispinosa</i>	v	0,5	25	F					
<i>Robertsonia celtica</i>	p	24,9	100	C				+	6
<i>Bulbamphiascus imus</i>	e	0,7	37	F					
<i>Amphiascus varians</i>	p				+	7	R		
<i>Amphiascus longarticulatus</i>	s				+	7	R		
<i>Amphiascoïdes subdebilis</i>	p	+	6	R					
<i>Amphiascoïdes debilis</i> s. str.	e	39,9	100	C					
<i>Amphiascoïdes debilis limicolus</i>	v	0,6	69	FF					
<i>Schizopera</i> sp.	p							+	6
<i>Apodopsyllus arenicolus</i>	m	+	6	R				10,9	100
<i>Kliopsyllus constrictus</i> s. str.	m							5,5	47
<i>Intermedopsyllus intermedius</i>	m							+	12
<i>Paraleptastacus spinicauda</i>	m	0,2	12	R	0,1	20	R	55,4	100
<i>Mesochra pygmaea</i>	e				+	7	R		
<i>Enhydrosoma propinquum</i>	v	+	19	R					
<i>Rhizothrix minuta</i>	s	+	6	R	2,2	80	C	1,9	71
<i>Huntemannia jadensis</i>	v	0,3	37	F					
<i>Heterolaophonte strömi</i> s. str.	p	5,9	81	C	+	7	R		
<i>Heterolaophonte littoralis</i>	p							+	6
<i>Paralaophonte brevisrostris</i> s. str.	p	+	6	R	+	7	R		
<i>Paronychocampus curticaudatus</i>	s							+	6
<i>Asellopsis hispida</i>	s	+	6	R					
<i>Asellopsis intermedia</i>	s	0,4	44	F	15,8	100	C	16,9	88

1978; la diminution de *A. intermedia* et l'augmentation du stock des mésopsammiques laissent supposer une dépollution du milieu, dépollution facilitée par un hydrodynamisme plus intense à ces stations. Mais, à Brouennou, la progression des eurytopes est encore plus nette que celle des sabulicoles, grâce à certaines espèces telles que *A. debilis* s. str. qui occupent encore largement le biotope.

Doit-on considérer ces espèces (*A. intermedia* et *A. debilis*) comme des « opportunistes » au sens où l'entendent Bellan (1967) et Glémarec et Hily (1981) pour la macrofaune? Il est sans doute encore trop tôt pour l'affirmer, car nous manquons d'états de références de ce type en méiofaune.

Du point de vue de la richesse spécifique, c'est la station de Kersaint qui a perdu le plus d'espèces (7) par rapport à la première période étudiée (en juin 1978, 18 espèces étaient présentes à Kersaint; en juin 1980, il n'y en avait plus que 6); Brouennou en a perdu 5 et Corn ar Gazel en a gagné 2. Mais le phénomène le plus significatif, à notre avis, est la réduction du nombre des espèces

dominantes de chaque station et la tendance à la concentration de la faune harpacticoïdienne sur quelques espèces particulièrement bien adaptées au biotope. A Corn ar Gazel, cette tendance est poussée à l'extrême, c'est-à-dire qu'on a un peuplement presque monospécifique, correspondant à un biotope très sélectif d'où les espèces qui avaient envahi le milieu à la suite de la pollution disparaissent peu à peu.

CONCLUSION

Le microphytobenthos est très vite apparu, sur ces deux plages, peu sensible à l'action directe de la pollution (dosages de pigments et observations microscopiques *in vivo* réalisés en avril 1978) mais, partie intégrante de l'écosystème, il réagit au déséquilibre provoqué dans celui-ci. Il est un révélateur des caractères édaphiques du biotope et représente un maillon du réseau trophique benthique sous sa forme active (chlorophylle *a*) ou détritique (phéophytine). Son étude apporte des éléments

dans la distinction entre des fluctuations naturelles provoquées par l'hydrodynamisme et une réaction à la pollution des peuplements animaux interstitiels, ce qui expliquerait la différence constatée entre les deux années.

Le méiobenthos, en tant que niveau trophique essentiellement lié au substrat, est particulièrement sensible aux fluctuations des paramètres écologiques, comme l'ont montré de nombreux auteurs (Gray, 1971; Arlt, 1975; Renaud-Mornant, Gourbault, 1980; Boucher *et al.*, 1981). Le méiobenthos est également précieux dans le cas des biotopes pauvres en macrofaune (Kersaint).

Du point de vue quantitatif, on peut constater qu'il n'y a pas eu d'« hécatombe » dans la méiofaune, comme ce fut le cas en d'autres circonstances (Wormald, 1976). Mais on observe des perturbations au niveau des cycles saisonniers. A Kersaint, par exemple, il semble que la présence d'hydrocarbures ait provoqué une régression des peuplements (en particulier des copépodes harpacticoïdes) jusqu'en mai 1978, ce qui a eu pour effet de retarder de deux mois le pic de printemps. Ce décalage n'est plus que d'un mois l'année suivante, et il est complètement résorbé en 1980. L'élévation temporaire des densités observée au bout de quelques mois peut être une autre conséquence de la pollution liée à une eutrophisation inhabituelle du milieu provoquée par un éventuel apport de matières organiques. Dans les milieux de mode battu, l'hydrodynamisme a agit rapidement pour, au bout de 12 à 16 mois, opérer un retour à l'oligotrophie habituelle de ces biotopes. D'une certaine manière, on retrouve ici le schéma des mécanismes régulateurs des écosystèmes étudiés en baie

de Morlaix par Boucher *et al.* (1981). Mais, en l'absence d'états de références antérieurs à la marée noire pour ces stations, nous resterons prudents dans l'interprétation des chutes de densités observées à Corn ar Gazel et Kersaint depuis juillet 1979, où intervient probablement aussi la réapparition des prédateurs de la macrofaune.

Beaucoup plus révélatrices sont les perturbations au niveau spécifique observées chez les copépodes harpacticoïdes. Après l'afflux d'espèces qui a fait suite à la marée noire (juin 1978 à Kersaint), une diminution de la richesse spécifique jointe à une certaine évolution des groupes écologiques montrent qu'un processus de retour à l'état initial est sur le point d'aboutir, en novembre 1980, sur les plages de mode battu. Par contre, une plage de mode abrité telle que Brouennou semble à un stade de dépollution moins avancé, à moins que ce ne soit là son état normal... Encore une fois, l'absence de références ne nous permet pas de nous prononcer avec certitude.

En tout état de cause, l'évolution de la méiofaune en milieu pollué par les hydrocarbures est donc liée essentiellement à l'oxygénation du sédiment et, par conséquent, à l'intensité de l'hydrodynamisme.

Une « veille écologique » pluridisciplinaire devrait permettre de mieux apprécier l'impact de cette marée noire, de préciser les délais de retour à l'état d'équilibre initial au sein des biotopes pollués et, d'une manière générale, de mieux comprendre les perturbations des écosystèmes susceptibles d'être pollués dans le futur. La valeur d'une approche par une étude des écosystèmes dans leur ensemble n'est plus à démontrer pour l'étude des effets des pollutions sur l'environnement (Linden *et al.*, (1979).

RÉFÉRENCES

- Admiraal W., 1977. Experiments with mixed populations of benthic estuarine diatoms in laboratory microsystems, *Bot. Mar.*, **20**, 479-486.
- Admiraal W., Peletier H., 1980. Influence of seasonal variations of temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **2**, 35-43.
- Amspoker M. C., 1977. The distribution of intertidal epipsammic diatoms on Scripps Beach, La Jolla, California, USA, *Bot. Mar.*, **20**, 227-232.
- Arlt G., 1975. Remarks on indicator organisms (meiofauna) in the coastal waters of the GDR (Merentutkimuslait.), *Julk./Havsforskningsinst. Skr.*, **239**, 272-279.
- Bellan G., 1967. Pollution et peup'ements benthiques de substrats meubles dans la région de Marseille. 1^{re} partie : le secteur de Cortiou, *Rev. Int. Oceanogr. Méd.*, **6-7**, 53-87.
- Bodin P., 1977. Les peuplements de copépodes harpacticoïdes (*Crustacea*) des sédiments meubles de la zone intertidale des côtes charentaises (Atlantique), *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, sér. A, Zool.*, **104**, 1-120.
- Bodin P., Boucher D., 1981. Évolution temporelle du méiobenthos et du microphytobenthos sur quelques plages touchées par la marée noire de l'Amoco-Cadiz, in: *Amoco-Cadiz, conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures, Actes Colloque International, CNEXO, Brest 19-22 novembre 1979*, 327-345.
- Boucher D., 1977. Production primaire saisonnière du microphytobenthos des sables envasés en baie de Concarneau, in: *Biology of benthic organisms*, edited by B. F. Keegan, P. O. Ceidigh and P. J. S. Boaden, Pergamon Press, New York, 85-92.
- 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. Contrat CNEXO/Univ. Paris VI, n° 79/5973, 51 p.
- Cadée G. C., 1976. Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea. Res.*, **10**, 440-460.
- Cadée G. C., 1979. Sediment reworking by the polychaete *Heteromastus filiformis* on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea. Res.*, **13**, 441-456.
- Cadée G. C., 1980. Reappraisal of the production and import of organic carbon in the Western Wadden Sea, *Neth. J. Sea. Res.*, **14**, 305-322.
- Cadée G. C., Hegeman J., 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea. Res.*, **8**, 260-291.
- Cadée G. C., Hegeman J., 1977. Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea. Res.*, **11**, 24-41.
- Causse C., Mestres R., 1975. Dosage des résidus d'hydrocarbures par infrarouge dans l'eau de mer et les sédiments marins. Manuel des méthodes de prélèvement et d'analyse, 2, Ministère de la Qualité de la vie/CNEXO, 13-18.
- Colijn F., Van Buurt G., 1975. Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms, *Mar. Biol.*, **31**, 209-214.

- Colijn F., Dijkema K. S.**, 1981. Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll *a* on an intertidal flat in the Dutch Wadden Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **4**, 9-21.
- Conover W. J.**, 1981. *Practical non parametric statistics*, 2nd Edition, John Wiley & Sons, New York, 493 p.
- Frithsen J. B., Elmgren R.**, 1979. The response of benthic meiofauna in experimental microcosm to chronic levels of n° 2 fuel oil, *42^e Congrès annuel de l'« American Society of Limnology and Oceanography Inc. »*, 18-21 juin 1979, New York.
- Gargas E.**, 1970. Measurement of primary production dark fixation and vertical distribution of the microbenthic algae in the Øresund, *Ophelia*, **8**, 231-253.
- Giere O.**, 1979. The impact of oil pollution on intertidal meiofauna. Field studies after the La Coruna-spill, May 1976, *Cah. Biol. Mar.*, **20**, 231-253.
- Glémarec M., Hily C.**, 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires, *Acta Oecol., Oecol. Appl.*, **3**, 139-150.
- Gray J. S.**, 1971. The effects of pollution on sand meiofauna communities, *Thalassia Jugosl.*, **7**, 79-86.
- Hartwig E. O.**, 1978. Factors affecting respiration and photosynthesis by the benthic community of a subtidal siliceous sediment, *Mar. Biol.*, **46**, 283-294.
- Hicks G. R. F.**, 1977. Species composition and zoogeography of marine phytal harpacticoid copepods from Cook Strait, and their contribution of total phytal meiofauna, *N.Z.J. Mar. Fresh. Res.*, **11**, 441-469.
- Hunding C.**, 1971. Production of benthic microalgae in the littoral zone of a eutrophic lake, *Oikos*, **22**, 389-397.
- Le Moal Y., Quillien-Monot M.L.**, 1981. Étude des populations de la macrofaune et de leurs juvéniles sur les plages des Abers Benoît et Wrac'h, in: *Amoco Cadiz, conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures, Actes Colloque international, CNEOX, Brest, 19-22 novembre 1979*, 311-326.
- Linden O., Elmgren E. L., Boehm P.**, 1979. The Tsesis oil spil: its impact on the coastal ecosystem of the Baltic Sea, *Ambio*, **8**, 244-253.
- Lorenzen C. J.**, 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations, *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 343-346.
- Mac Intyre A. D., Munro A. S., Steele J. H.**, 1970. Energy flow in a sand ecosystem, in: *Marine foodchains*, edited by Oliver and Boyd, Edinburg, 19-31.
- Plante-Cuny M. R., Le Campion-Alsumard T., Vacelet E.**, 1981. Influence de la pollution due à l'« Amoco Cadiz » sur les peuplements bactériens et microphytiques des marais maritimes de l'Île Grande. 2. Peuplements microphytiques, in: *Amoco Cadiz, conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures, Actes Colloque International, CNEOX, Brest, 19-22 novembre 1979*, 429-442.
- Renaud-Mornant J., Gourbault N.**, 1980. Survie de la méiofaune après l'échouement de l'« Amoco Cadiz » (chenal de Morlaix, grève de Roscoff), *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, 4^e sér.*, **2**, 759-772.
- Steele J. H., Baird I. E.**, 1968. Production, ecology of a sandy beach, *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 14-25.
- Sundbäck K., Persson L. E.**, 1981. The effect of microbenthic grazing by an amphipod *Bathyporeia pilosa*, Lindström, *Kiel. Meeresforsch.*, **5**, 573-575.
- Wormald A. P.**, 1976. Effects of a spill of marine diesel oil on the meiofauna of a sandy beach at Picnic Bay, Hongkong, *Environ. Pollut.*, **11**, 117-130.