

**SESTON – PHYTOPLANCTON ET MICROPHYTOBENTHOS**  
**EN RIVIERE D'AURAY**  
**LEUR ROLE DANS LE CYCLE BIOLOGIQUE DES HUITRES**  
*(OSTREA EDULIS L.)*

par Gérard PAULMIER



**Seston - phytoplancton et microphytobenthos  
en rivière d'Auray  
leur rôle dans le cycle biologique des huîtres  
(*Ostrea edulis* L.)**

SOMMAIRE

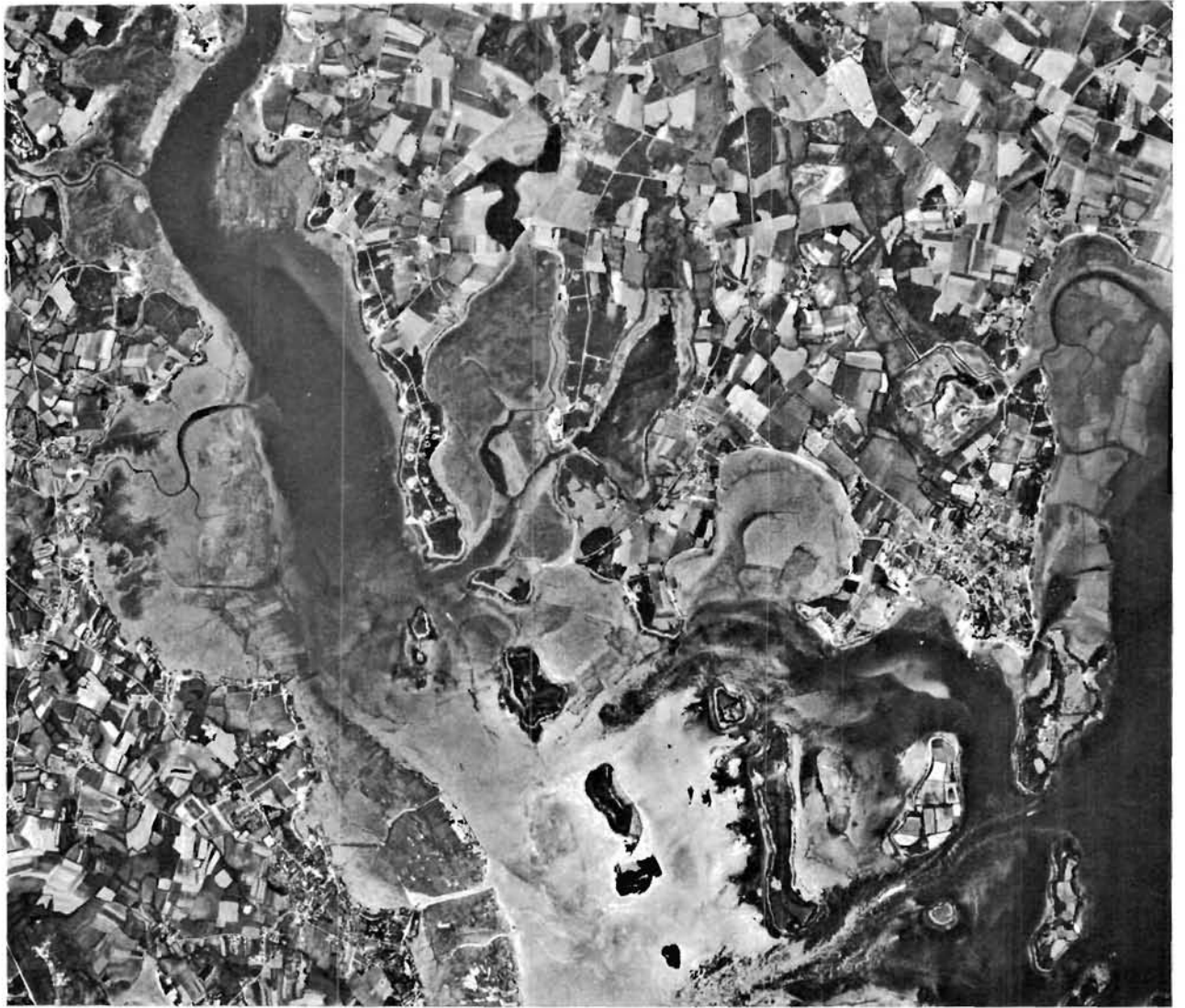
INTRODUCTION .....	375
PREMIERE PARTIE. — LA RIVIERE D'AURAY .....	378
<b>I. - Situation géographique, topographie et bathymétrie</b> .....	378
<b>II. - Climatologie</b> .....	379
1° <i>Température de l'air</i> .....	379
2° <i>Pluviométrie</i> .....	381
3° <i>Ensoleillement et évaporation</i> .....	381
4° <i>Vents</i> .....	381
<b>III. - Conditions de milieu</b> .....	382
1° <i>Les courants</i> .....	382
2° <i>La température</i> .....	382
3° <i>Les salinités</i> .....	384
4° <i>Le pH</i> .....	386
5° <i>L'alcalinité</i> .....	388
6° <i>Les sels biogènes</i> .....	389
7° <i>Influence générale de la marée</i> .....	397
<b>Résumé et conclusions</b> .....	398
DEUXIEME PARTIE. — LE SESTON ET LE PLANCTON .....	401
<b>I. - Méthodes d'échantillonnage et d'étude</b> .....	401
1° <i>Prélèvement des échantillons</i> .....	401
2° <i>Fixation et numération des organismes</i> .....	403
<b>II. - Etude quantitative</b> .....	405
1° <i>Le seston</i> .....	405
2° <i>Le plancton</i> .....	412
<b>III. - Etude qualitative</b> .....	426
1° <i>Inventaire des organismes phytoplanctoniques</i> .....	426
2° <i>Influence des facteurs ambiants dans la distribution saisonnière des espèces</i> ....	427
3° <i>Communautés phytoplanctoniques, diversité spécifique et successions de populations</i>	437
<b>Comparaisons entre les deux stations</b> .....	453

---

TROISIEME PARTIE. — LA NUTRITION DES HUITRES EN RELATION AVEC LES SOURCES TROPHIQUES .....	456
<b>I. - Mécanismes d'alimentation chez les mollusques microphages</b> .....	456
<b>II. - Evolution physiologique des huîtres</b> .....	457
1 <sup>o</sup> <i>Croissance</i> .....	457
2 <sup>o</sup> <i>Maturité sexuelle</i> .....	459
3 <sup>o</sup> <i>Engraissement</i> .....	460
4 <sup>o</sup> <i>Importance relative de chacun de ces facteurs et causes de leurs variations</i> .....	461
<b>III. - Sources de nourriture</b> .....	462
1 <sup>o</sup> <i>Les matières organiques dissoutes</i> .....	462
2 <sup>o</sup> <i>Le microphytobenthos</i> .....	464
3 <sup>o</sup> <i>L'alimentation des huîtres</i> .....	471
4 <sup>o</sup> <i>Apports comparés des diverses sources trophiques</i> .....	478
5 <sup>o</sup> <i>La nourriture des larves d'huîtres</i> .....	485
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE</b> .....	486
BIBLIOGRAPHIE .....	489
ANNEXE .....	499



*La Rivière d'Auray (photo I.G.N.).*



*La Rivière d'Auray (photo I.G.N.).*



*La Rivière d'Auray (photo I.G.N.).*





## INTRODUCTION

Le captage du naissain d'huîtres et l'élevage de ces mollusques sont, davantage que la pêche, à la base de l'économie de l'estuaire d'Auray (fig. 1). L'ostréculture occupe pratiquement l'ensemble de celui-ci, depuis l'embouchure jusqu'au niveau du Plessis et du Bono en amont. Toutefois, si l'élevage se pratique surtout en aval, le captage des larves se fait essentiellement dans les parties moyenne et amont. Cette industrie, qui emploie la plupart des riverains et fait de cette région un centre important de production de jeunes huîtres, a subi ces dernières années des vicissitudes diverses, allant d'une production pléthorique (1961) à une récolte presque négligeable, comme en 1963. Depuis cette dernière année, le captage est resté irrégulier et assez faible entraînant, pour ce centre, une défection marquée de la part des professionnels.



FIG. 1. — Site de Locmariaquer en rivière d'Auray : bassins ostréicoles et parcs à huîtres.

Le captage du naissain est fondé en grande partie sur la prospérité des huîtres naturelles. Parmi les gisements, dont une liste a été dressée par JOUBIN (1907-1908), beaucoup ont disparu (MARTEIL, 1960), bien que des essais de reconstitution aient été très rapidement entrepris (DALIDO, 1948). Ce n'est qu'à partir de 1946 que des efforts constants, visant non seulement à la reconstitution, mais aussi à la conservation et à l'entretien, voire à une exploitation rationnelle, devaient aboutir à des résultats positifs (MARTEIL, 1955). A l'heure actuelle, quelques-uns de ces gisements huîtrières, presque tous situés entre l'anse de Bascatique et le Plessis pour la rivière d'Auray, et Saint-Avoye pour la rivière du Bono, sont relativement prospères.

Ce sont ces diverses considérations, le problème de la sauvegarde des gisements naturels et celui du captage de naissain d'huîtres auxquels s'ajoutent les problèmes afférant à leur élevage jusqu'aux stades avancés, qui nous ont amené à entreprendre une étude aussi complète que possible de certains facteurs, influençant d'une façon directe ou indirecte et dans des proportions plus ou moins importantes, le comportement des huîtres de tous âges de ce secteur. Ces recherches couvrent la période de 1964 à 1970 ; elles concernent l'étude physico-chimique du milieu, celle du plancton, notamment le phytoplancton, et l'incidence de ces éléments sur le déroulement du cycle

vital des huîtres. Bien que traitant de problèmes différents, ces travaux sont, dans leur ensemble, complémentaires de l'étude plus vaste effectuée par MARTEIL (1960) sur l'écologie des huîtres du Morbihan.

Avant d'aborder le sujet, nous croyons utile de faire une description sommaire des multiples phases de l'ostréiculture telle qu'elle est pratiquée couramment sur le pourtour du golfe du Morbihan et de la baie de Quiberon.

La technique de captage du naissain, qui nécessite, nous l'avons dit, la proximité de géniteurs, est en fait assez simple et repose en grande partie sur d'habiles (et souvent pénibles) manipulations. L'outil indispensable en est le collecteur artificiel. Divers moyens ont été employés à cet usage (BOURY, 1929) ; cependant, la tuile semi-cylindrique dite « faïtière » a le plus de faveur. Les tuiles, après avoir été apprêtées, sont assemblées en « bouquets » pour l'opération du chaulage. Cette application d'un enduit calcaire facilitera le décollage ultérieur des jeunes huîtres fixées. S'il est certain que la tuile en argile, qui a fait ses preuves, reste et restera encore longtemps le collecteur le plus répandu, d'autres types de collecteurs artificiels prennent de plus en plus d'extension, en particulier les formes en plastique. Dans bien des cas, parce que plus souples à travailler, ils ont tendance à se substituer aux collecteurs traditionnels, lourds et nécessitant un décollage laborieux du naissain.

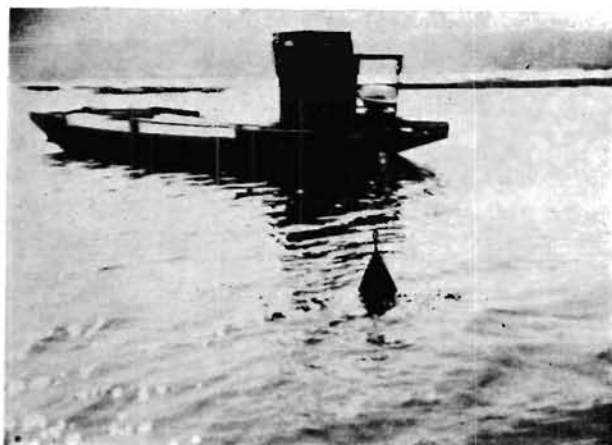


FIG. 2. — Ponton ostréicole mécanisé.

Les bouquets de tuiles sont ensuite amenés à l'aide de « pontons » (fig. 2), sorte de chalands pontés, sur les aires de mise en place. La pose commence dès que la situation devient favorable aux émissions de larves par les géniteurs. Des prévisions de fixation, établies par le laboratoire de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, d'après les températures de l'eau des mois précédant la maturité sexuelle et des examens d'huîtres pour les prévisions à long terme, et d'après les conditions de milieu entourant le moment de la ponte et de la vie pélagique des larves pour celles à court terme, sont portées à la connaissance des professionnels par voie de presse ou tout autre moyen. C'est en fonction de ces consultations et d'autres impératifs, par exemple le coefficient de marée ou l'importance de l'exploitation, que les bouquets de tuiles sont mis en place pour le captage. MARTEIL (1956-1960) a montré que la période optimale pour la ponte, l'évolution des larves et leur fixation, se situait de la mi-juin à la mi-juillet ; c'est donc pendant les marées de la seconde quinzaine de juin et de la première quinzaine de juillet que les tuiles sont immergées. Il est essentiel pour les ostréiculteurs de ne placer leurs collecteurs ni trop tard (fixation passée), ni trop tôt, surtout dans les parties amont des rivières, où les tuiles se couvrent rapidement d'un dépôt les rendant impropres au captage (POTTIER, 1902).

Les parcs de captage sont implantés sur des terrains émergents, jusqu'au bord des chenaux des basses mers de vive-eau. Les bouquets y sont disposés sur des gabarits aménagés sur le sol,

ou soutenus par des pieux dont le rôle est d'obvier à l'inconsistance de certains terrains (POTTIER, 1902). Les collecteurs restent dans l'eau six à huit mois, pendant lesquels le naissain se développe jusqu'à atteindre une taille suffisamment grande pour être décollé. L'opération du décollage ou « détroquage », facilitée par la chaux, s'effectue manuellement à l'aide d'un couteau spécial. Le détroquage oblige à une grande attention, car les jeunes huîtres, encore fragiles, peuvent être facilement blessées. Actuellement, on tend vers la standardisation des tuiles afin de mécaniser, autant que possible, l'opération du détroquage. Les jeunes huîtres séparées de leur support, sont entreposées en caisses ostréicoles dans des bassins, en attendant l'époque des semis sur parcs.

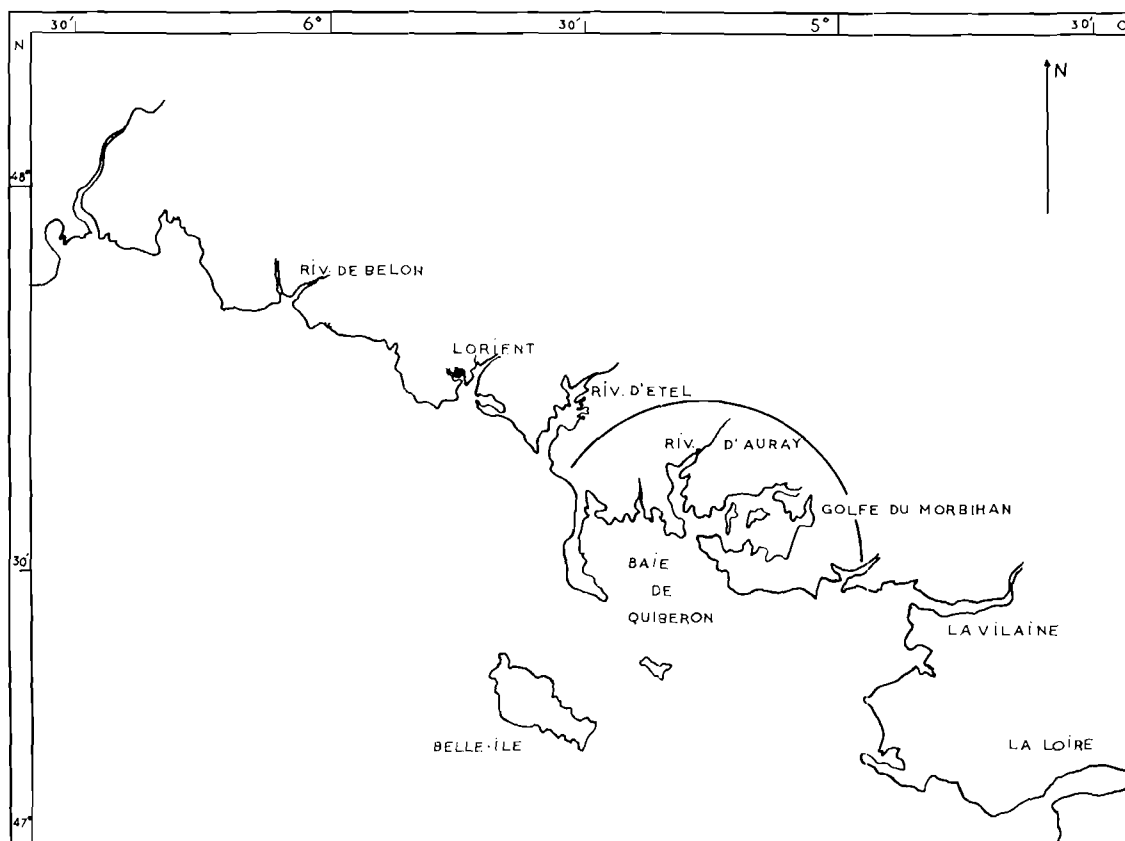


Fig. 3. — Situation géographique du secteur morbihannais.

Avec les semis, on entre dans la phase d'élevage. Les parcs recevant les jeunes huîtres sont soigneusement travaillés (hersage, nettoyage, apports de sable et de graviers) et entourés d'une clôture grillagée appelée « barrage ». Le but du barrage est d'en empêcher la dispersion par les courants et le mauvais temps et d'en assurer la protection contre les prédateurs. Ce premier stade amène les huîtres à l'âge de dix-huit mois. Elles sont alors relevées et semées de nouveau sur d'autres parcs, situés au niveau inférieur des terrains émergeant ou en eau plus profonde. Après avoir subi les opérations du « hersage » (1), et du « riboulage » (2), ces parcs

(1) Le but principal du hersage est l'oxygénation du sol au moyen d'une herse.

(2) Riboulage : l'outil employé pour cette opération est une barre de métal munie de chaînes et trainée par un bateau à pleine-mer. Son rôle consiste à aplanir le sol et à mettre en suspension les dépôts et la vase accumulés sur les parcs, pour leur évacuation par les courants de marée.

sont parfois amendés. Ils nécessitent fréquemment l'emploi de bateaux bien équipés. Les jeunes huîtres peuvent également être mises en caisses ou en poches de plastique maintenues entre deux eaux, ce qui leur assurerait une croissance plus rapide.

L'exploitation des gisements naturels peut, elle aussi, entrer dans la catégorie des travaux concernant l'élevage. Les ostréiculteurs recherchent principalement les huîtres âgées de dix-huit mois à deux ans ; celles-ci, très souvent en paquets, sont séparées (« desatroquage », LABRID 1969), triées, revendues aux parqueurs, qui les mettent dans les meilleures conditions d'élevage.

En rivière d'Auray, les parcs de captage occupent tous les endroits adéquats sur les deux rives, du Plessis à Locmariaquer avec toutefois une densité plus grande entre le Plessis et l'anse de Bascatique (fig. 3). Les parcs d'élevage couvrent de grandes surfaces, de la hauteur du Fort Espagnol jusqu'à l'entrée de la rivière. La zone aval est presque entièrement vouée à l'élevage. Les gisements naturels sont répartis, en rivière d'Auray et du Bono, en bordure des chenaux, là où ils rencontrent une conjonction de conditions physiques, édaphiques et biologiques favorables à leur formation (MARTEIL 1960).

## PREMIERE PARTIE

### LA RIVIERE D'AURAY

#### I. - Situation géographique, topographique et bathymétrie.

D'après FRANCIS-BŒUF (1947), le terme d'estuaire s'applique au cours inférieur des fleuves remontés sur une certaine distance par le flot périodique de la marée, dont la propagation est fonction de la pente du lit du cours d'eau.

L'estuaire d'Auray, que l'on appelle à tort « rivière » car, en fait, c'est une ria (LE LANNOU, 1950), correspond à ces normes. Il est situé sur la côte méridionale du Morbihan et ses eaux fusionnent avec celles du Golfe du Morbihan dans sa partie aval. Cet ensemble hydrographique communique avec la baie de Quiberon par l'étroit goulet de Port-Navalo. La petite rivière d'eau douce alimentant l'estuaire, le Loch, reçoit sur sa rive gauche un affluent, le Sal ou rivière du Bono. Le débit des eaux douces est très faible, surtout en période d'étiage et, pendant une partie de l'année, leur influence est insignifiante sur la zone qui nous intéresse, soumise au régime des eaux marines. Par ailleurs, la marée se fait sentir jusqu'à Treauray, localité située bien en amont de notre dernière station (fig. 3, 4).

La bathymétrie de la rivière d'Auray, grossièrement esquissée, relevée d'après les cotes de la carte marine du Service Hydrographique, s'apparente à celle d'estuaires déjà étudiés sur ce plan. La rivière d'Auray, dont on peut suivre le prolongement en baie de Quiberon, est caractérisée par des fonds relativement importants de part et d'autre du goulet de Port-Navalo, séparés par un seuil bien marqué. Les sondes, exprimées en mètres, réduites au niveau des plus grandes basses mers, c'est-à-dire à 0,51 m en dessous du zéro de l'échelle des marées d'Auray, donnent, pour le chenal, respectivement 29 m, 15 m et 25 m. A la hauteur du Vezy, les fonds se relèvent jusqu'à 19 m, puis retombent à 21 m au Harnic. Ensuite, le rehaussement du fond est régulier jusqu'en amont. Au confluent du Loch et du Sal, dans l'axe de la rivière d'Auray, les sondes tombent à 10 et 11 m (Trou du rocher), alors qu'elles étaient montées à 4 m en aval de ce point et à 0,3 et 0,9 m en amont.

## II. - Climatologie.

Les données utilisées dans ce travail nous ont été fournies par la Station Météorologique de Lann-Bihoué et concernent les années 1965 à 1970.

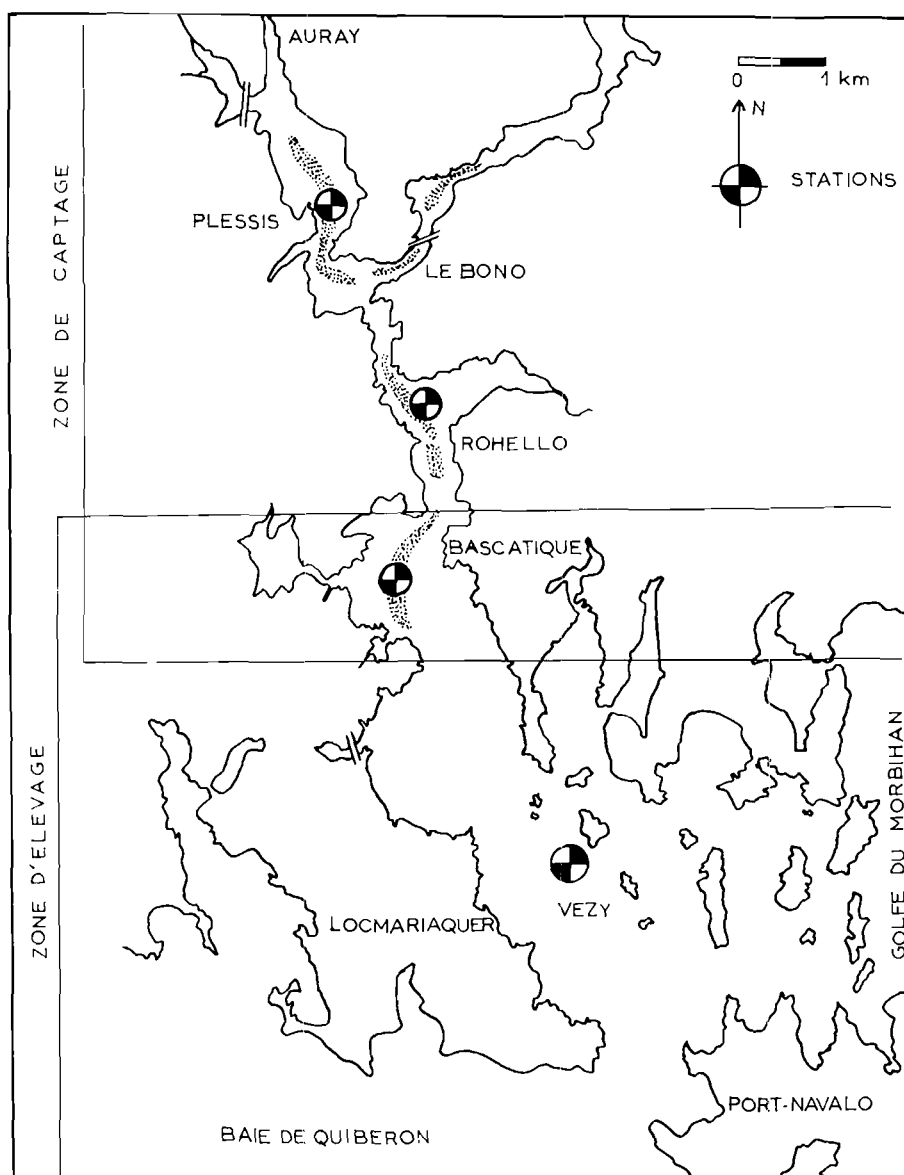


FIG. 4. — Carte de la rivière d'Auray. Emplacement des stations d'observations et des huîtres naturelles (grisé).

### 1° Température de l'air.

L'action de la mer sur le climat est capitale, particulièrement pendant la saison froide ; son pouvoir calorifique élevé lui confère un rôle de tampon sur les variations de température. Inversement, les températures de l'air subordonnent celles des eaux côtières et ont un effet prépondérant sur les variations thermiques de la province littorale.

La courbe des moyennes de températures montre que le mois le plus froid est février, le plus chaud étant août (fig. 5). Les valeurs moyennes minimales et maximales pour la période considérée, sont respectivement 6°64 et 16°91, ce qui donne une amplitude de variations thermiques de 10°27.

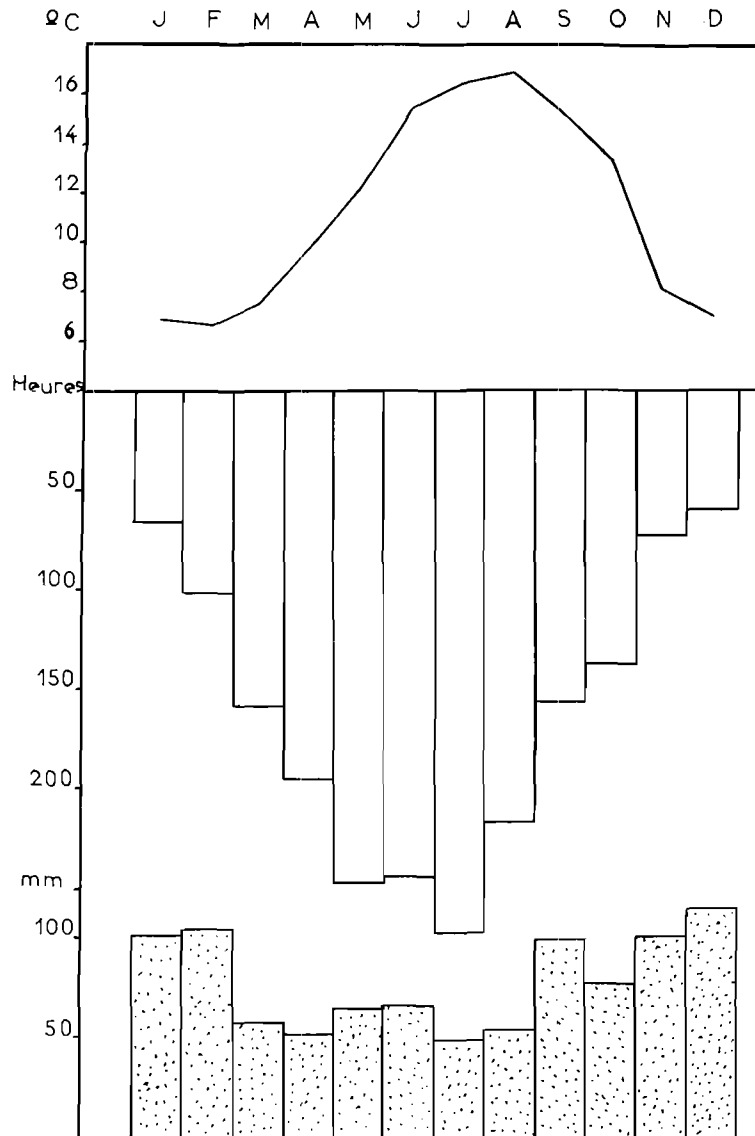


FIG. 5. — Températures de l'air, ensoleillement et pluviométrie en Morbihan (moyennes mensuelles).

Ces chiffres sont comparables aux données de MARTEIL (1960), qui note, pour une période antérieure, des températures comprises entre + 5° et + 6° en hiver et aux environs de 17° en été. La température moyenne mensuelle la plus basse a été enregistrée en février 1969 avec 4°5, et la plus élevée en juillet de la même année : 18°2. Pour la région morbihannaise, les moyennes annuelles se répartissent aux alentours de 11° à 12°. LE DANTEC (1968) trouve une moyenne annuelle de 13°52 à Arcachon, autre centre ostréicole plus méridional, soulignant ainsi le caractère plus froid de la côte bretonne. Toutefois, par ses hivers relativement doux, ses étés tempérés

et la faible amplitude des variations thermiques, ce milieu semble devoir convenir parfaitement à l'activité biologique. Ce fait trouve sa confirmation dans les dégâts causés, certaines années, par des conditions climatiques exceptionnelles, comme en 1963 notamment, où de nombreux cas de mortalité d'huîtres, de divers autres coquillages et de poissons ont été signalés à la suite d'un rigoureux hiver (DRINKWAARD, 1963 ; MARTEIL et TROCHON, 1963).

## 2° Pluviométrie.

La période pluvieuse se situe surtout de novembre à février, mais elle commence fréquemment en septembre. Elle correspond en gros à la saison hivernale. La hauteur moyenne annuelle en Morbihan est de 710 mm, valeur inférieure à celle d'Arcachon, 806 mm (LE DANTEC, 1968). Cependant, le degré hygrométrique reste constamment élevé (MARTEIL, 1960). Les précipitations importantes ont pour conséquence directe le grossissement des rivières, amenant une dilution des eaux marines de l'estuaire.

La fréquence et l'abondance des pluies varient selon les années et les mois. Entre avril 1965 et août 1970, la quantité maximale absolue est tombée en décembre 1965 avec 192,9 mm, et la quantité minimale en octobre 1969 avec 2,5 mm. En mai 1967, les précipitations ont atteint 103,6 mm et seulement 5,7 mm en 1970 pour le même mois. Les moyennes générales mensuelles s'établissent entre 49,8 mm pour juillet et 115,3 mm pour décembre (fig. 5).

## 3° Ensoleillement et évaporation.

L'ensoleillement, minimal en hiver, croît progressivement jusqu'en mai. Après une légère diminution en juin, il augmente à nouveau en juillet où l'insolation est maximale avec une durée moyenne de 271,6 heures (fig. 5). La durée moyenne annuelle d'ensoleillement, enregistrée pendant cinq années, a été de 1925,5 heures ; à titre de comparaison, et pour une période égale, rappelez qu'AUDOUIN (1962) a noté une durée d'insolation de 2760 heures pour l'étang de Thau.

L'évaporation est une des conséquences de l'insolation ; elle se produit au moment où la différence entre les températures de l'air et de l'eau s'accroît ; elle est d'autant plus forte que l'air est plus froid que l'eau (JACQUES, 1964). Sur la côte méridionale du Morbihan, elle a lieu d'avril à octobre avec une plus grande intensité en juin. Elle entraîne un refroidissement et une augmentation de la salinité des eaux superficielles et fait naître des courants de densité.

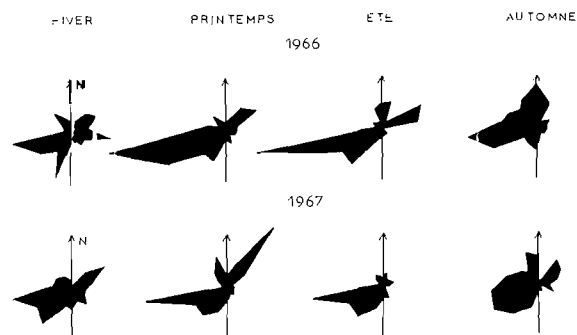


FIG. 6. — Directions saisonnières des vents en 1966 et 1967 (données de Lann-Bihoué).

a observé une nette prédominance des vents du secteur Ouest, en particulier du quart O-SC (fig. 6). Ensuite, les vents importants soufflent des directions N-NE et Est. Au printemps 1966, et aussi pendant l'été, les vents d'ouest ont largement dominé ; en 1967, pendant les mêmes saisons, il y a toujours eu prédominance de ces vents avec, en plus, au printemps, des vents de NE. Ces derniers sont plus fréquents en automne et en hiver, de même ceux qui soufflent des secteurs nord et sud.

L'influence des vents sur la propagation de la marée dans les estuaires est très importante. Suivant leur direction, ils accélèrent ou ralentissent les courants de marée. Les vents persistants, généralement du secteur N-NE (vents de terre), peuvent favoriser la création de courants de convection en activant le processus d'évaporation ; ils peuvent même, en raison de la situation géographique de la rivière d'Auray, provoquer des courants d'ascendance en repoussant les eaux de surface vers le large, lesquelles sont remplacées par des eaux de couches profondes.

## 4° Vents.

Les vents dominants en Bretagne soufflent du secteur Ouest ; c'est d'ailleurs le cas pour toute la côte atlantique (MARTEIL, 1960 ; LE DANTEC, 1968). Durant la période qui nous occupe, on

dont les effets rappellent ceux des « upwelling ». Toutefois, ces mouvements de masses d'eau sont irréguliers et très localisés dans le temps. Les vents peuvent donc être, pour les organismes épiplanctoniques, un facteur de répartition horizontale non négligeable.

### III. - Conditions de milieu.

L'hydrologie de la rivière d'Auray a déjà fait l'objet de divers travaux, d'inégale importance. Le plus complet a été réalisé par MARTEIL (1960), qui a surtout étudié les courants et les deux variables principales : température et salinité. Nous avons repris ces trois éléments et suivi le cycle des deux derniers durant la période allant de 1964 à 1970. Des observations complémentaires sont par ailleurs venues apporter des précisions nouvelles sur ce milieu. Ce sont : mesure de pH, d'alcalinité, des dosages de sels nutritifs, ainsi que du calcium et du magnésium, qui ont pu être effectués avec une assez bonne régularité. Nos observations ont été faites au Vezy en aval, au Plessis en amont, et dans la partie moyenne, à Bascatique et à Kerdréan.

Le choix de ces stations, échelonnées de l'aval vers l'amont, est circonstanciel. Nous avons en effet tenu compte des caractéristiques particulières de l'estuaire pour leur établissement. Les stations hydrologiques et planctonologiques se superposent pratiquement et sont centrées dans le chenal de façon à éviter les remous des rivages. La première d'entre elles, le Vezy, est située à proximité du goulet de Port-Navalo et en face des passes d'entrée ou de sortie des eaux du Golfe du Morbihan. Elle est dans une zone de grande turbulence pendant les périodes de flux et de reflux, au-dessus des fonds importants et fortement influencée par les eaux océaniques de la baie de Quiberon. Celles de Bascatique et de Kerdréan ont été choisies pour leur position intermédiaire et leur situation par rapport aux huîtres naturelles. Enfin, en amont, le Plessis, en eaux peu profondes et influencées par les apports fluviaux, se trouve fréquemment à la frontière d'une zone saumâtre. Après expérience, les pêches planctoniques ont été réduites aux seules stations du Vezy et du Plessis (fig. 4).

#### 1° *Les courants.*

En estuaire, comme le long du littoral, la propagation de la marée se manifeste par des courants. En période de flot, la vitesse du courant de marée est souvent freinée par l'opposition du courant fluvial, dont l'écoulement est continu ; celui-ci s'ajoute au courant de marée pendant le jusan, accélérant ainsi sa vitesse.

MARTEIL (1956) a réalisé une étude assez complète sur les courants de la rivière d'Auray, destinée à apporter des informations sur la dispersion des larves d'huîtres. Il a montré que l'amplitude des déplacements des masses d'eau de la rivière entre le Plessis et l'embouchure, était fonction des courants de marée, donc des coefficients de marée. Ces déplacements vont de 3 kms en morte-eau à 7 kms en vive-eau. Selon les Instructions Nautiques du Service Hydrographique, la vitesse des courants serait de 3 à 4 nœuds dans la rivière pour un coefficient de 100, et de 8 nœuds dans le goulet de Port-Navalo. D'autre part, les flotteurs sortis de la rivière d'Auray ont, dans l'ensemble, pris une direction générale E-SE ; ceci est en accord avec des résultats de lancers antérieurs effectués dans le Golfe de Gascogne (HAUTREUX, 1910 et KURC, 1956). Le premier auteur nommé met l'accent sur la prédominance des vents et note un parallélisme entre leur direction et celle des courants généraux. Nous avons vu que les vents dominants de notre secteur soufflaient du secteur ouest ; ils ont donc tendance à pousser les eaux superficielles vers l'est.

#### 2° *La température.*

De nombreux auteurs ont remarqué l'étroite corrélation entre les températures des eaux littorales peu profondes et celles de l'air (MARTEIL, 1960 ; AUDOUIN, 1962 ; JACQUES, 1964). La figure 7 illustre ces liens étroits d'après les moyennes au Vezy et au Plessis pour la période 1964-1970. Cependant, certaines divergences peuvent être perçues en hiver. Cela s'explique par le fait que dans nos régions tempérées, la saison pluvieuse correspond à la saison froide ; or, les eaux fluviales sont généralement plus froides que les eaux marines ; nous rejoignons ici l'opinion de FRANCIS-BŒUF (1947) qui attribue, pour un lieu donné, plus d'importance au rapport eau flu-



viale/eau de mer qu'à la hauteur du soleil. Si, en aval au Vézay, l'influence des eaux fluviales est minime, voire nulle, il n'en est pas de même au Plessis où, toutes choses égales, leur arrivée contribue à refroidir plus intensément les couches superficielles. De même, à la suite de cet auteur, nous observons une stratification thermique très faible, mais qui s'accroît sensiblement de l'aval vers l'amont (fig. 7).

Pour la période considérée, les variations mensuelles au fond et en surface, bien qu'évoluant dans des limites sensiblement différentes, sont analogues pour chaque station. On peut distinguer

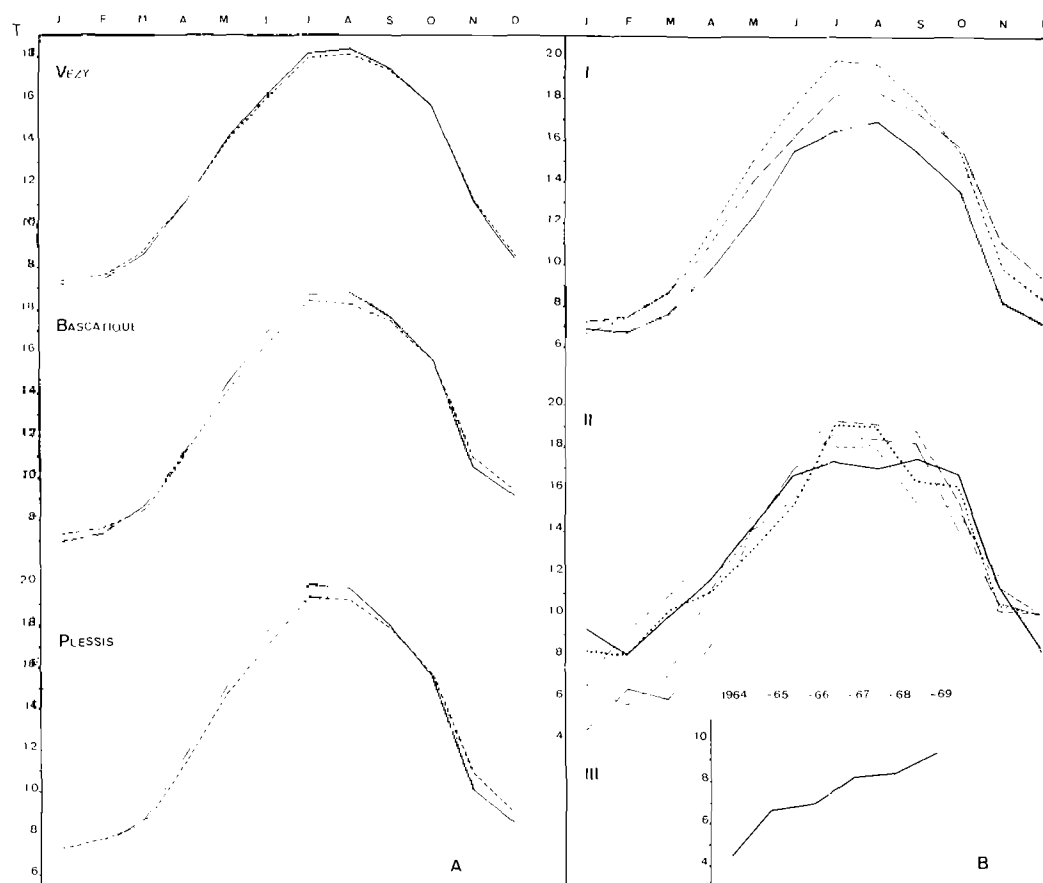


FIG. 7. — Températures. A — Variations moyennes annuelles des T. de l'eau (surface : trait plein ; fond : tireté). B — (I) Variations annuelles des T. de l'air (trait plein), de l'eau au Vézay (point-tiret) et au Plessis (tireté) ; (II) Températures des eaux profondes à Bascatiou, en 1964 (trait plein), en 1965 (tireté), en 1966 (point-tiret), en 1967 (croix), en 1968 (pointillé), et en 1969 (trait plein gras) ; (III) Evolution de la température des eaux de fond au mois de janvier, au Vézay, de 1964 à 1969.

trois phases principales entrecoupées par deux périodes, en mars-avril et en septembre-octobre, durant lesquelles s'établit un équilibre thermique sur toute la hauteur d'eau. En hiver et en automne, les eaux superficielles sont plus froides que celles du fond pour les raisons précédemment énoncées, à savoir, refroidissement plus marqué à l'interface et apport d'eaux fluviales. Au printemps et en été, le phénomène inverse se produit pour des raisons opposées, les eaux superficielles, soumises directement à l'ensoleillement, se réchauffent d'autant plus que le débit des eaux fluviales se réduit et que l'insolation devient plus intense. Les variations des températures des couches profondes dépendent en grande partie de leur accessibilité par les agents externes qui en sont responsables dans un sens ou dans l'autre, c'est-à-dire qu'elles sont fonction de la topogra-

phie des fonds. Ainsi, au Plessis, le décalage des températures des couches sous-jacentes est moins grand qu'en aval, bien que l'écart entre le fond et la surface puisse être supérieur ; nous attribuons cette particularité à la position géographique de la station. Au Plessis, cet écart est en moyenne inférieur à 1°, un écart maximum de 0,55° ayant été enregistré en juillet (fig. 7). Les variations des températures peuvent présenter une grande dissemblance d'une année à l'autre. La moyenne annuelle la plus basse a été observée en 1964 : 12°08 ; la plus haute en 1966 avec 13°77. D'autre part, nous avons constaté une augmentation régulière des températures en janvier de 1964 à 1969, à Bascatique, au fond (1964 : 4°4 ; 1965 : 6°65 ; 1966 : 6°95 ; 1967 : 8°28 ; 1968 : 8°40 ; 1969 : 9°30). En 1970, la température de ce mois est de 7°5. La température la plus basse fut enregistrée en janvier 1964 à Bascatique en surface : 4°2 ; la plus élevée au Plessis en juillet 1966 : 21°15. En 1963, des températures voisines de 0° ont pu être mesurées en janvier (MARTEIL, 1963 ; PAULMIER, 1965). Pour d'autres régions ostréicoles, les températures minimales relevées sont de 6°7 à Morlaix (PAULMIER, 1969) ; 7°58 à Arcachon (LE DANTEC, 1968) ; 4°30 à Thau (AUDOUIN, 1962). Les températures maximales sont, comme on peut s'y attendre, inférieures à celles d'Arcachon (21°60), de Salses-Leucate (23°) (ARNAUD et RAIMBAULT, 1969), de Thau (22°60) mais supérieures à celles de la côte nord de Bretagne, 17° à Morlaix et en Penzé. Pour cinq années d'observations, l'amplitude thermique dans les couches superficielles passe de 11°05 en aval à 11°76 à Bascatique et 13°22 au Plessis. Elle est moins forte au fond où les écarts sont compris entre 10°70 et 11°99.

Des particularités hydrologiques de caractère océanique peuvent avoir, dans certains cas, des répercussions importantes sur le régime thermique local. De même que MUNOZ, HERRERA et MARGALEF (1956), ont noté une corrélation entre le refroidissement des eaux superficielles et l'intensité d'un « upwelling » sur les côtes d'Espagne, il semble que l'on puisse imputer à l'influence d'une masse d'eau froide, mise en évidence au large de la côte méridionale de Bretagne par VINCENT et KURC (1969), la température du mois de juillet 1970 (16°4) la plus basse depuis 1964. Il a été constaté que cette masse d'eau froide était sujette à des mouvements oscillatoires plus ou moins prononcés, comme en juillet 1970, où les zones littorales envahies se caractérisaient par un refroidissement subit et anormal des eaux (MARIN, 1971).

### 3° Les salinités.

En estuaire, deux facteurs de variation conditionnent les salinités : le coefficient de marée et surtout le débit fluvial (FRANCIS-BŒUF, 1947). Dans nos régions, la période humide correspondant à la saison froide, cela limite donc, en principe, l'influence du débit fluvial ; cependant, un écoulement d'eaux douces, bien que réduit, existe toujours en été et l'excédent de l'hiver ne se résorbe que graduellement ; aussi, d'une façon générale, les salinités décroissent-elles de l'aval vers l'amont (LE DANTEC, 1968 ; PAULMIER, 1969). MARTEIL (1960) a étudié les variations des salinités en rivière d'Auray, en période de crue et d'étiage ; il a pu mettre en évidence le décalage entre la marée mécanique et la marée de salinité ; il a également remarqué que le phénomène était moins accusé en morte-eau qu'en vive-eau.

La mise en courbe des valeurs obtenues montre un gradient de plus en plus élevé de l'aval vers l'amont. La stratification haline est particulièrement accusée en amont, en hiver et au printemps ; elle est en relation directe avec les apports fluviaux. Bien que la profondeur soit faible, l'écart entre la surface et le fond est souvent considérable et peut atteindre en pleine mer, 11,70 gr. Cet écart va décroissant de l'amont vers l'aval ; à Bascatique il n'est plus que de 5,82 gr et au Vezy de 1,06 gr. L'analyse des courbes (fig. 8), montre que c'est en février que l'influence du débit fluvial se manifeste avec le plus d'intensité. C'est d'ailleurs pendant ce mois qu'ont été trouvées les valeurs les plus faibles : 22,58 ‰ au Vezy en 1966 ; 15,6 ‰ à Bascatique en 1969 ; 7,05 ‰ au Plessis en 1968, en surface. Dans le même temps, les salinités enregistrées près du fond sont les suivantes : 23,20 ‰ au Vezy ; 31,30 ‰ à Bascatique ; 25,75 ‰ au Plessis. La différence entre le fond et la surface est donc très importante dans les parties moyennes et en amont de la rivière : 15,70 gr et 18,70 gr, alors qu'elle n'est que de 0,62 gr en aval. On peut constater, d'après ces données, que les variations ne sont pas synchrones ; l'explication n'est pas aisée, toutefois, le coefficient de marée semble devoir jouer un rôle important.

Du printemps à l'été, l'écart entre les salinités de fond et de surface s'amenuise et, de juin à septembre, la stratification est pratiquement nulle en aval. Les valeurs maximales sont relevées en août au fond comme en surface avec respectivement : 35,4‰ et 35,3‰ au Vezy en 1966 ; 35,3‰ et 35,20‰ à Bascatique en 1966 et 1969 ; 35,0‰ et 34,8‰ au Plessis en 1969. De janvier à mars, les salinités sont fréquemment inférieures à 30‰, particulièrement en amont où, en surface, les premières salinités égales ou supérieures à 30‰ n'apparaissent qu'au mois de mai.

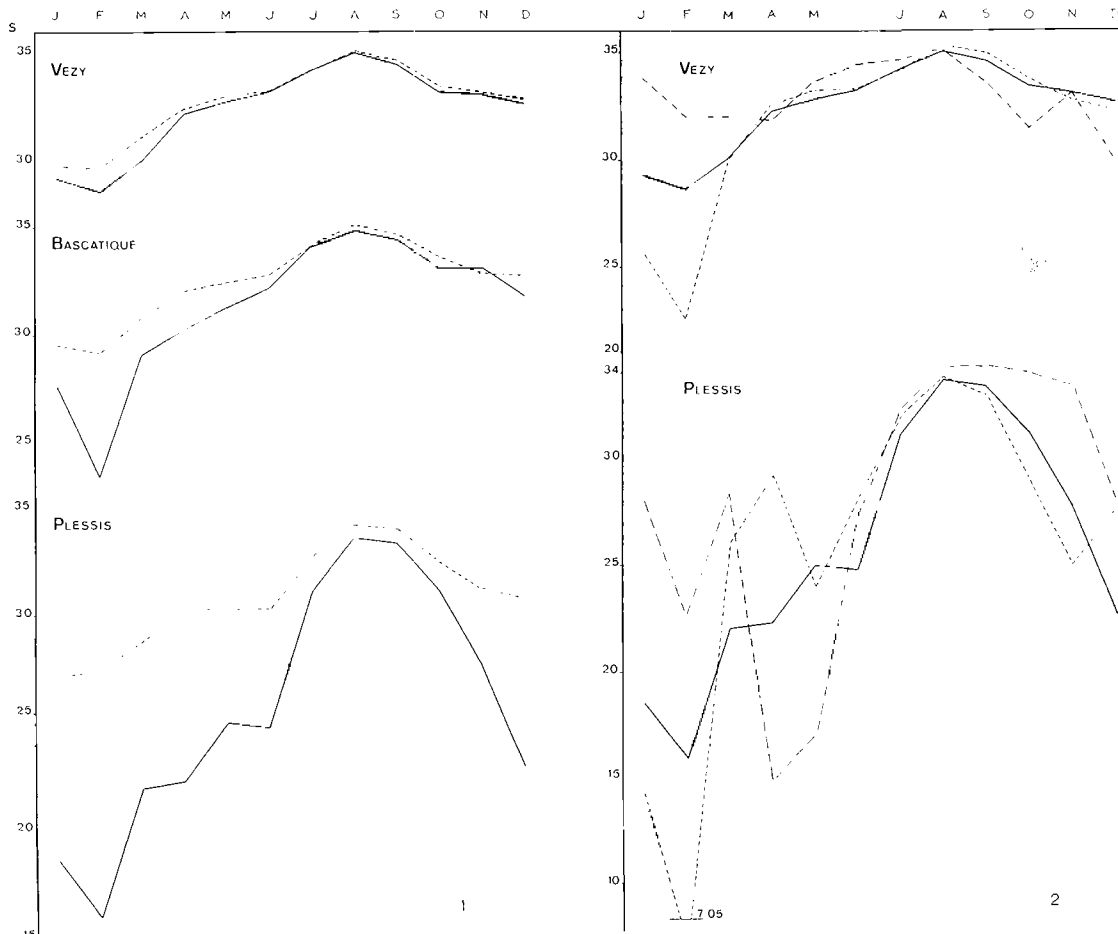


FIG. 8. — 1 - Variations des salinités, en surface (trait plein) et au fond (tireté) ; 2 - distribution des salinités de surface autour de la moyenne, au Vézy, en 1965 (point-tiret) et 1966 (tireté), et au Plessis, en 1964 (point-tiret) et en 1968 (tireté).

revanche, les salinités les plus élevées, égales ou supérieures à 34‰, ne se rencontrent qu'en juillet, août et septembre ; pendant ces deux derniers mois, elles dépassent souvent 35‰. Les salinités de la rivière d'Auray sont en moyenne inférieures à celles des rivières de Morlaix et de la Penzé de la région de Roscoff (JACQUES, 1964) et surtout des zones conchylicoles méditerranéennes (AUDOUIN, 1962 ; DESGUILLE, 1968).

Des salinités sont sujettes à d'importantes fluctuations d'une année à l'autre (fig. 8). En 1965, les minimums sont supérieurs à la moyenne générale ; en aval, par contre, ils sont beaucoup plus faibles en 1966, de même pour les années 1964 et 1968. La cause essentielle de ces variations réside dans l'abondance des précipitations, variables d'une année à l'autre. Dès le mois de mai, les salinités tendent à se rapprocher de la moyenne générale dans tous les cas. A partir de septembre, des différences annuelles s'observent de nouveau, toujours en fonction des précipitations.

D'une manière générale, on peut admettre que les salinités sont caractérisées par des variations importantes d'une année à l'autre, d'un endroit à l'autre et de la surface au fond. Les causes principales en sont les apports d'eaux fluviales en amont, qui diluent, parfois dans de grandes proportions, les eaux marines des couches superficielles et profondes, et peut-être les apports d'eaux océaniques en août et septembre. Les salinités les plus basses sont rencontrées en hiver; elles sont généralement inférieures à 30 ‰, voire à 20 ‰; les plus élevées, observées en août, sont voisines de 35 ‰.

#### Diagrammes température/salinité.

Il est reconnu que les salinités sont fonction dans une certaine mesure des températures. Les diagrammes température/salinité pour la rivière d'Auray, ont été construits d'après les données moyennes de salinités et températures obtenues sur cinq années d'observation. Ils illustrent d'une façon remarquable l'opposition existant entre l'aval et l'amont, le fond et la surface (fig. 9) et montrent que, dans cet estuaire, les salinités ne varient pas toujours en fonction des tempé-

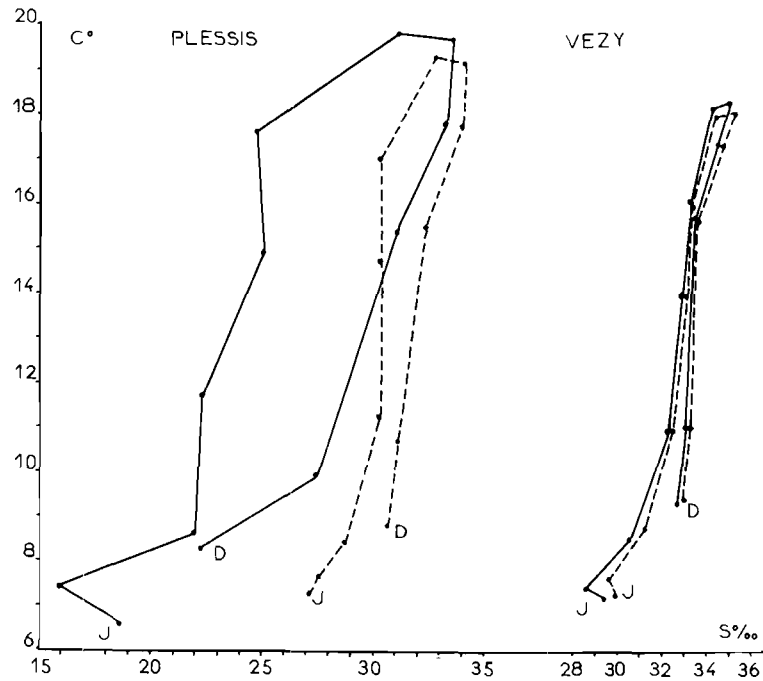


FIG. 9. — Diagrammes mensuels, température/salinité, des eaux superficielles (trait plein) et des eaux profondes (tireté).

tures. C'est particulièrement vrai en février et en automne, pour des raisons opposées. L'allongement des courbes le long de l'axe des ordonnées, au Vezy et au Plessis, seulement en profondeur, fait apparaître des variations de température proportionnellement plus importantes que celles des salinités.

#### 4° Le pH.

Les concentrations en ions hydrogène ont été mesurées suivant une méthode colorimétrique. Les pH sont généralement alcalins et varient en fonction de différents facteurs: coefficient de marée, stratification densimétrique, emplacement, température, salinité, activité photosynthétique (FRANCIS-BŒUF, 1947; MARTEIL, 1960).

Dans la partie aval, en surface, les valeurs extrêmes mesurées ont été respectivement, en janvier et en avril-mai, 7,9 et 8,4. De 1964 à 1968 inclus, les moyennes s'établissent entre 8,08 et 8,32. En profondeur, l'intervalle des variations est sensiblement le même avec des valeurs plus

fortes : 7,93 en janvier et 8,50 en juin, pour les valeurs extrêmes, 8,20 et 8,38, respectivement en janvier et mai, pour les moyennes générales. En amont, la gamme est plus étendue puisqu'elle va de 7,00 à 8,40 en surface et de 7,60 à 8,40 au fond. Les moyennes générales s'établissent entre 7,70 et 8,27 en surface et 8,03 et 8,33 au fond ; HARVEY (1949) et DESGUILLE (1968) ont fait des constatations identiques. Il existe une relation entre les variations de salinités et de pH, dont les valeurs les plus basses peuvent être attribuées à la dessalure. Les pH inférieurs à 8,0, indiqueraient une nature d'eau différente (MAZIERES, 1963) ; pendant certaines périodes, effectivement, en amont, la qualité des eaux change, et, de marines, elles tendent à devenir saumâtres (LAFON, DURCHON et SAUDRAY, 1955).

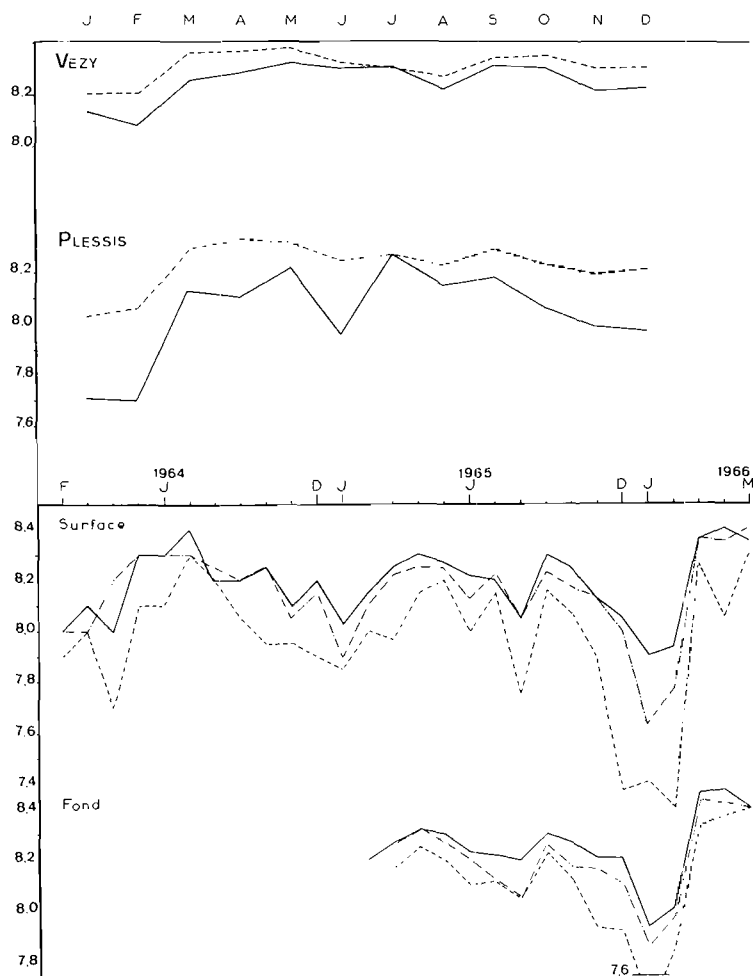


FIG. 10. — Variations saisonnières du pH, au Vézay et au Plessis, en surface (trait plein) et au fond (trait tireté). En bas, variations du pH, de janvier 1964 à mai 1966, en surface et au fond, au Vézay (trait plein), à Bascatique (point-tiré) et au Plessis (trait tireté).

Les pH élevés de mars à mai ont pour origine probable, à la fois, l'utilisation du  $\text{CO}_2$  dissous par les végétaux et une température relativement froide. A partir de mai, il s'amorce une baisse du pH, maximale en août (fig. 10). Cette diminution est concomitante de l'augmentation de la température qui devient le facteur dominant (HARVEY, 1949 ; PERES et DEVEZE, 1963) d'autant plus que l'activité photosynthétique est en régression et que l'équilibre halin s'est pratiquement établi dans toute la rivière. Les pH, à nouveau relativement forts de l'automne, sont la conséquence d'une saison favorable au développement des végétaux planctoniques.

Pour résumer, nous dirons que les pH, en rivière d'Auray, sont influencés par la dessalure, particulièrement pendant les mois d'hiver qui voient fréquemment des valeurs inférieures à 8,0 ; les pH élevés du printemps sont probablement dus à une activité photosynthétique accrue et ceux, plus bas, de l'été, en rapport avec les températures croissantes.

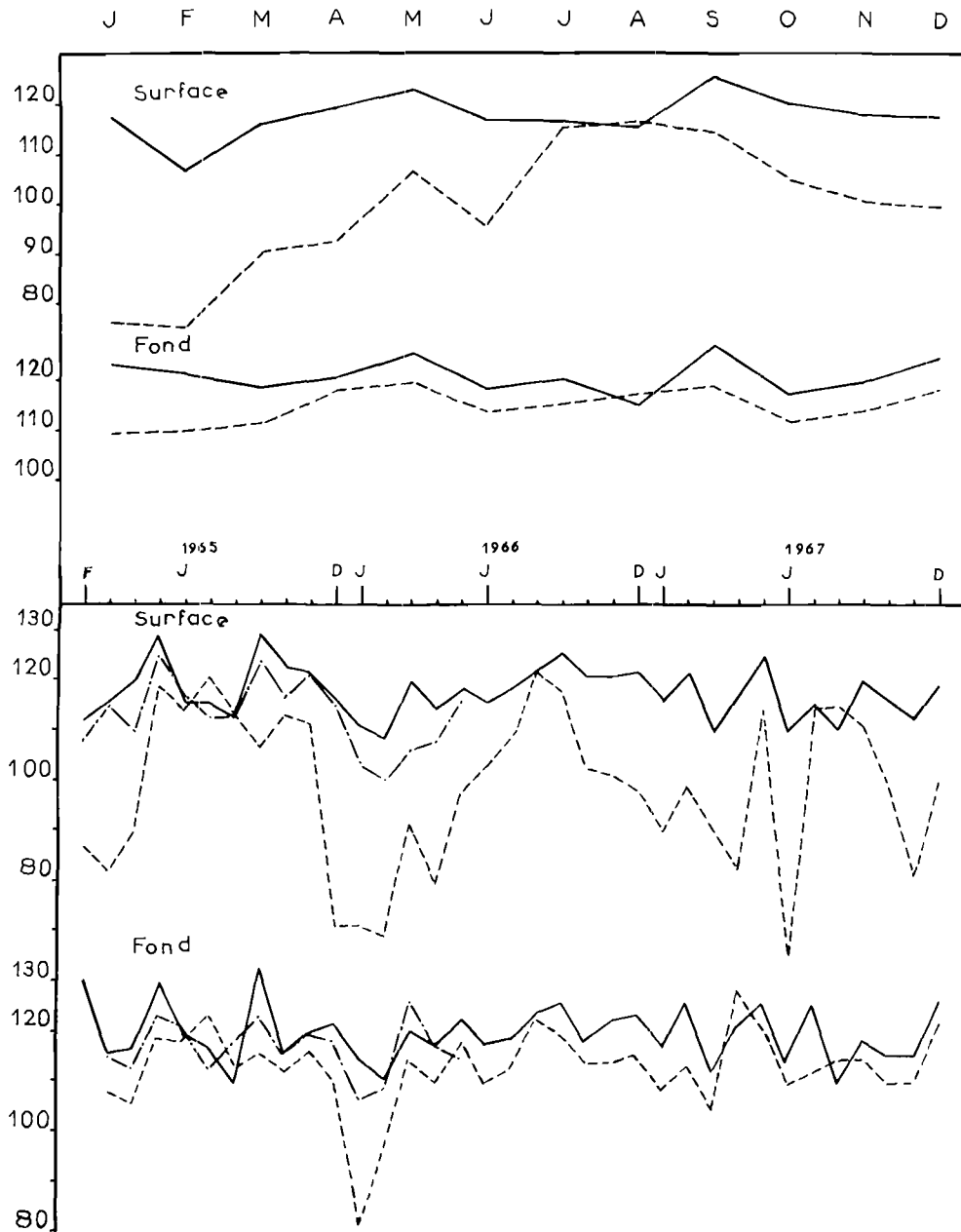


FIG. 11. — Variations saisonnières de l'alkalinité au Vézère (trait plein), à Bascatique (point-tiret) et au Plessis (tireté); Valeurs moyennes et valeurs brutes de 1965 à 1967.

### 5° L'alkalinité.

Elle a été mesurée selon une méthode mise au point pour les eaux d'alimentation, puis adaptée à l'eau de mer (communication interne ISTPM). L'échantillon d'eau de mer est acidifié

par une solution déci-normale d'acide sulfurique en présence d'un indicateur, l'héliantine. Après virage du jaune au rouge-rosé, l'alcalinité est exprimée en milligrammes de  $\text{CO}^3\text{Ca}$  après correction sur un témoin à l'eau distillée.

Le moindre changement dans la valeur du pH détermine un changement dans la solubilité du calcium (Mc CLENDON, 1916 ; LABBE, 1923) et les facteurs déterminant les variations de l'un, déterminent également les variations de l'autre, c'est-à-dire, teneur en gaz carbonique dissous, en carbonates, etc. Suivant HARVEY (1949), il existerait une relation linéaire entre la réserve alcaline et la teneur totale des sels dans l'eau.

Comme pour le pH (coefficient  $r = + 0,947$ ), les valeurs varient essentiellement en fonction de la saison, de l'emplacement, de la profondeur. D'après HERMAN (1938), en rivière de Crach, voisine de la rivière d'Auray, pendant les mois de juin et juillet, l'alcalinité se situe entre 105 et 120 mg de  $\text{CO}^3\text{Ca}$ . Selon nos dosages, les valeurs minimales et maximales absolues sont, pour le Vezy, en surface, 84 et 130 mg de  $\text{CO}^3\text{Ca}$ , au Plessis 47,5 et 130 mg.

En profondeur, la gamme des variations est presque aussi étendue ; cependant, les minimums sont moins bas et les maximums plus élevés. Au Vezy, ces valeurs sont comprises entre 110 et 137,5 et au Plessis, entre 81,6 et 137,5. Les minimums sont observés en janvier-février, les maximums au printemps et, surtout, de septembre à décembre.

D'une manière générale, l'alcalinité en rivière d'Auray décroît de l'aval vers l'amont (BOURY, 1929) et de la surface au fond (fig. 11). D'abord faible, au début de l'hiver, la réserve alcaline augmente en avril pour atteindre un premier maximum en mai. Dans le courant de l'été, on note, à la suite de VAN MEEL (1965), une diminution de l'alcalinité dont le point le plus bas se situe en août. Le redressement rapide se poursuit jusqu'en septembre ; puis l'alcalinité décline à nouveau (fig. 11). On constate un gradient plus ou moins accentué en automne et en hiver et une tendance vers l'état d'équilibre durant la période estivale.

### 6° Les sels biogènes.

#### a) Les silicates.

Les silicates ont été dosés par la méthode au molybdate d'ammonium (THOMPSON et ROBINSON, 1948 ; BARNES, 1959).

On constate des variations importantes dans les teneurs des eaux de la rivière d'Auray. L'amplitude de ces fluctuations est plus étendue en amont qu'en aval et en surface qu'au fond.

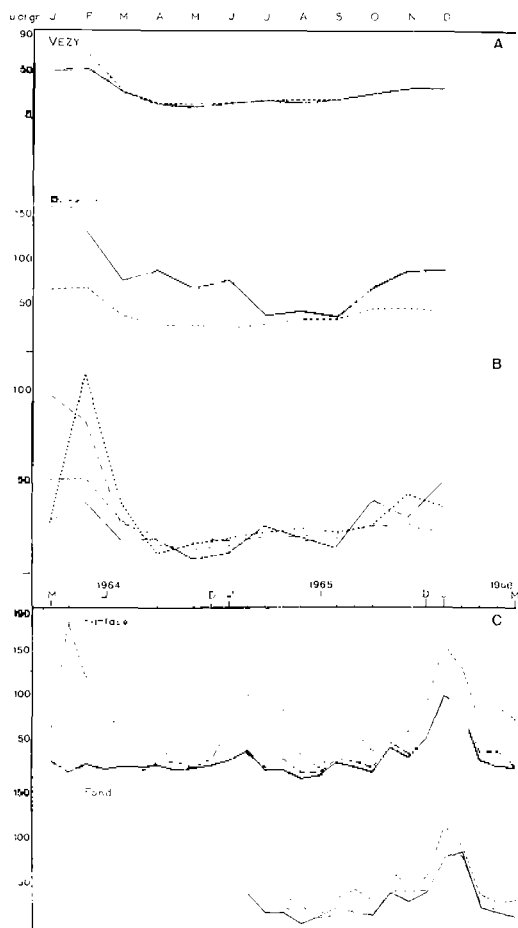


FIG. 12. — Variations saisonnières de la silice dissoute. A — moy. générales, surface (trait plein), fond (tireté) ; B — en surface au Vezy, en 1965 (trait plein), 1966 (point-tireté), 1967 (tireté), 1968 (croix) ; C — en surface, de janvier 1964 à mai 1966, au Vezy (trait plein), Bascatique (point-tireté), Plessis (tireté).

Les valeurs maximales et minimales sont les suivantes :

	Vézy		Plessis	
	max.	min.	max.	min.
Surface	111	8,73	185	20,82
Fond	85,5	6,48	116,20	17,75

En hiver, les concentrations en silicates sont très fortes, spécialement en amont. Elles diminuent assez brusquement, d'une façon générale, à partir de mars jusqu'en mai-juin, où les valeurs sont minimales. La légère augmentation constatée en juillet, est suivie d'une nouvelle déplétion en août. En automne, les silicates augmentent progressivement jusqu'en hiver. Ce schéma est sensiblement le même à toutes les stations, avec un gradient croissant de l'aval vers l'amont (fig. 12).

Dans l'ensemble, ces données (fortes concentrations en silicates en hiver et en automne, faibles au printemps et en été) corroborent les observations de nombreux auteurs : VAN MEEL (1965), HARVEY (1949), COOPER (1933).

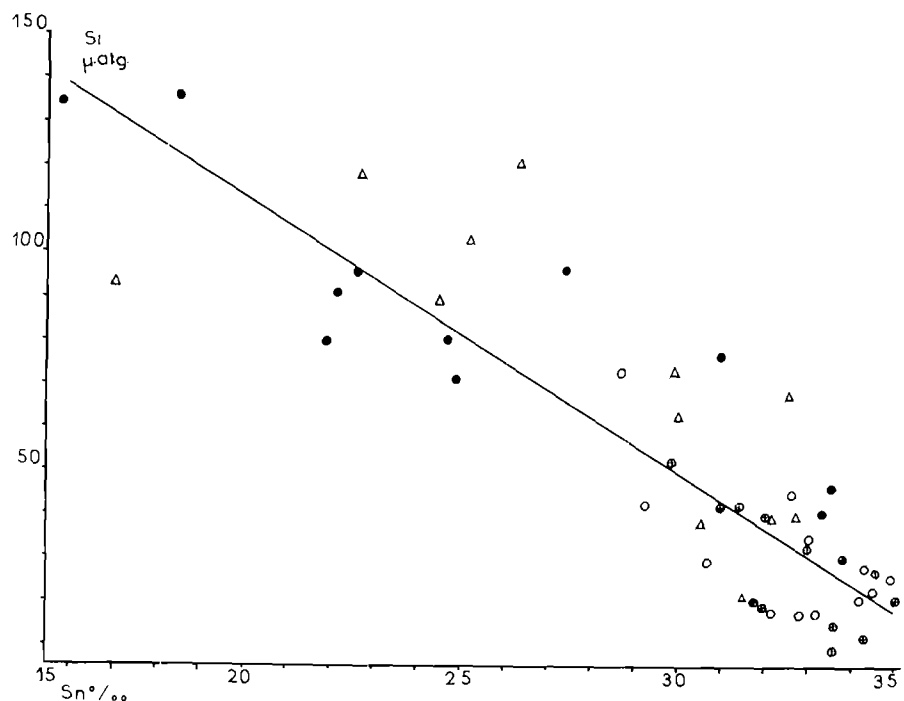


FIG. 13. — Corrélation entre la teneur en silice dissoute et la salinité ; eaux de fond au Vézère (cercles), eaux superficielles (croix encerclées), au Plessis, au fond (points noirs) et en surface (triangles).

D'autre part, les concentrations en silicates croissantes de l'aval vers l'amont, du fond à la surface et plus fortes en hiver, qui est aussi la saison pluvieuse, font penser à un enrichissement en silicates de l'estuaire, par les apports fluviaux. ATKINS (1926) avait déjà remarqué que les eaux douces étaient plus riches en silicates que les eaux marines et que leur concentration diminuait de l'amont vers le large. Selon lui, la dissolution des silicates serait favorisée par les pluies et les températures élevées. Quoi qu'il en soit, la relation entre les apports fluviaux et les concentrations en silicates ont été remarquées à diverses reprises. BANOUB et BURTON (1968) étudiant ces facteurs dans les eaux de Southampton en hiver, montrent que les concentrations les plus faibles se rencontrent à l'embouchure et les plus fortes dans des eaux fortement dessalées et trouvent une relation inverse significative  $r = -0,945$  ; cette valeur est proche de celle que nous avons calculée pour la rivière d'Auray :  $r = -0,937$  (fig. 13). D'autres travaux confirment cette corrélation négative étroite entre les salinités et les silicates :  $r = -1,00$  et  $-0,97$  (BURTON, LISS, VENUGOPALAN, 1970),  $r = -0,99$  (BURTON, 1970).

Il semble que, d'après ces considérations, l'on puisse affirmer sans réserve qu'une grande partie des silicates, dosés dans la rivière d'Auray, est d'origine terrestre et drainée jusqu'à elle par l'intermédiaire des eaux de ruissellement et le Loch.



**b) Les phosphates.**

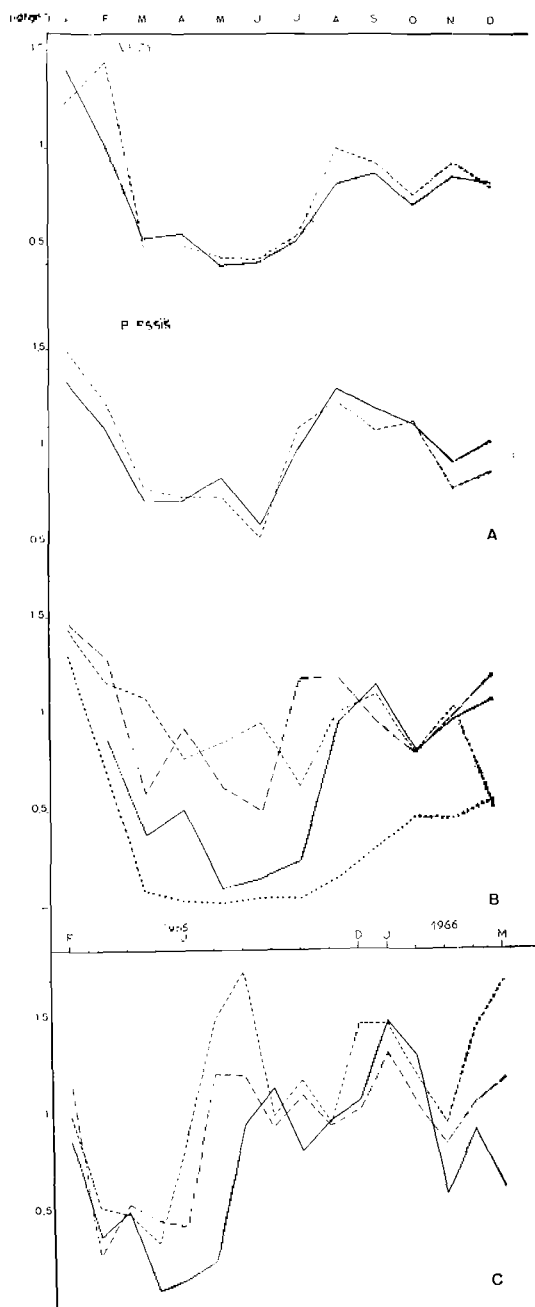


FIG. 14. — Variations saisonnières des teneurs en phosphates. A — teneurs moyennes en surface (trait plein), au fond (tireté) ; B — variations des teneurs en 1965 (trait plein), 1966 (point-tireté), 1967 (tireté), 1968 (croix) ; C — variations des teneurs superficielles de février 1965 à mai 1966, au Vézy (trait plein), à Bascatique (point-tireté), au Plessis (tireté).

L'importance des sels nutritifs dans le cycle biologique de la mer n'est plus à démontrer ; de nombreux travaux ont mis en évidence les relations étroites entre le cycle des phosphates et la production phytoplanctonique, notamment dans les zones d'estuaire (ATKINS, 1926 ; GILL, 1927 ; GOLDBERG, WALKER et WHISENAND, 1951 ; JACQUES, 1964 ; VAN MEEL, 1965).

Pour le dosage des phosphates nous avons opéré suivant la méthode de MURPHY et RILEY (1962), en tenant compte des observations pratiques de MARGALEF, HERRERA, STEYAERT M. et J. (1966). Un complexe phosphomolybdique réduit par l'acide ascorbique développe une teinte bleue sur un échantillon d'eau de mer ; la mesure est effectuée au spectrophotomètre et, après les corrections d'usage, se fait sur une courbe de calibration.

L'analyse des courbes des moyennes générales (fig. 14) montre que la teneur en phosphates est maximale en hiver et minimale du printemps jusqu'au début de l'automne où elle accuse une nouvelle baisse dans le courant de cette saison, suivie d'une nouvelle augmentation jusqu'à l'hiver. L'évolution du cycle des phosphates en rivière d'Auray est en accord avec les conclusions de travaux antérieurs, en particulier sur les côtes de la Manche (ATKINS, 1926 ; MARSHALL, 1926 ; HARVEY, 1949 ; JACQUES, 1964 ; PERES et DEVEZE, 1963). Toutefois, nous avons noté une légère différence entre les stations amont et aval. Au Vézy, la situation se présente comme celle décrite plus haut. Au Plessis, les teneurs en phosphates, maximales en hiver, diminuent plus lentement qu'en aval, et un premier minimum atteint en mars est immédiatement suivi d'un accroissement de peu d'ampleur au mois de mai. Les plus faibles concentrations sont trouvées en juin et, de ce mois jusqu'à la fin de l'année, l'évolution se fait dans le même sens qu'en aval avec des teneurs en phosphates plus fortes et une déplétion automnale moins marquée.

Les concentrations sont généralement plus élevées au fond, en aval ; ce n'est pas toujours le cas en amont, particulièrement de la mi-été jusqu'au début de l'automne. Les conditions se rapprochent de celles du large au Vézy, c'est-à-dire, régénération naturelle de la surface au fond (ATKINS, 1926 ; PERES et DEVEZE, 1963). Comme l'a montré MOREAU (1967), l'enrichissement du milieu par des phosphates en provenance du large, peut être répercuté jusque dans les parties hautes de la rivière, surtout en période de grande marée. D'ailleurs, au Plessis, plusieurs cas

semblent interférer, outre les phosphates d'origine océanique, apportés par le jeu des courants de marée, les eaux fluviales servent aussi d'élément vectoriel aux phosphates d'origine terrestre, bien qu'il n'ait pas été observé de relation durable entre les concentrations de ces sels et les salinités; cependant, ce fait a déjà été noté par VAN MEEL (1965), BLANC, LEVEAU et SZEKIELDA (1969). Enfin il ne faut pas négliger les phosphates issus du sol, car, si les dépôts d'estuaire peuvent en absorber (JITTS, 1959), ils peuvent en restituer au milieu par le processus des échanges entre les eaux surnageantes et les eaux d'imbibition, permettant la diffusion des sels du sédiment dans les eaux susjacentes. CALLAME (1960, 1961) a pu déterminer que, dans le cas d'un sédiment perméable, imbibé d'eau douce, puis recouvert par l'eau de mer, les échanges des sels étaient rendus plus intenses que dans le cas inverse. Ce phénomène peut se produire fréquemment dans la zone amont en période de crue, où, à basse mer, les eaux douces ou fortement dessalées envahissent ce milieu, adoucissant les eaux interstitielles, avant d'être remplacées par des eaux marines plus salées à pleine mer. Toujours d'après cet auteur, l'enrichissement en sels nutritifs se ferait aux dépens des produits de la décomposition des matières organiques du sédiment.

En rivière d'Auray, les concentrations maximales et minimales absolues de phosphates sont légèrement supérieures en amont, aussi bien au fond qu'en surface, en  $\mu$  at. gr/l,

	max.		min.		$\bar{x}$	
	surf.	fond	surf.	fond	surf.	fond
Plessis	1,775	2,160	0,039	0,057	0,984	0,969
Vezy	1,476	2,185	0,020	0,039	0,826	0,797

ce qui tendrait à démontrer que les apports d'origine fluviale ou sédimentaire seraient supérieurs à ceux d'origine océanique ou dus à la régénération naturelle. La répartition est, dans l'ensemble, décroissante de l'amont vers l'aval (fig. 14). JACQUES (1964), STEFANSSON et THORDARDOTTIR (1965) ont fait des observations analogues en comparant des eaux littorales et des eaux océaniques.

Les concentrations en phosphates varient mensuellement à un endroit donné; elles varient aussi d'une année à l'autre, souvent dans des proportions considérables, comme l'ont montré ATKINS (1926-1930) et COOPER (1933). En 1967, l'utilisation des phosphates a été plus tardive que les deux années précédentes ou la suivante, et les teneurs ont constamment été supérieures à la moyenne générale (fig. 14 B). C'est aussi le cas en 1966; par contre, 1965 et surtout 1968 sont déficitaires par rapport à cette même moyenne. Ces variations peuvent s'expliquer par des conditions hydrodynamiques différentes d'une année à l'autre, surtout pour ce qui est des apports du large, et par des conditions climatiques différentes: pluviosité, luminosité, déterminant l'importance des apports phosphatés de l'amont et l'époque du développement intense du phytoplancton.

### c) Les nitrates.

Les nitrates, comme les nitrites et les sels ammoniacaux, peuvent être utilisés directement par le phytoplancton. Les nitrates sont issus de l'ammoniaque après une oxydation secondaire, ou bien élaborés par les micro-organismes de la nitrification (AUBERT M., AUBERT J. et AUJALEU, 1969). DEVEZE (1959) note que les végétaux marins utilisent préférentiellement les composés azotés sous forme de nitrates, mais plus récemment, THOMAS et OWEN (1971) ont montré que l'ammonium pouvait être utilisé comme source principale d'azote pour la production phytoplantonique des eaux du Pacifique tropical oriental. Le rôle des nitrates, comme celui des phosphates, étant primordial pour la productivité, nous avons tenté d'en suivre le cycle annuel dans l'estuaire d'Auray.

Pour le dosage des nitrates, nous avons employé la méthode de MULLIN et RILEY (1955). La réduction des nitrates d'un échantillon d'eau de mer se fait au moyen d'une solution alcaline d'hydrazine en présence d'ions cuivre agissant comme catalyseur. La réaction est complète en 24 heures. Nous avons suivi le mode opératoire indiqué par BARNES (1959). Au terme de celui-ci, on ajoute à la solution obtenue du chlorhydrate d' $\alpha$ -naphtylamine qui, en présence des nitrates, provoque une teinte rose plus ou moins soutenue suivant leur concentration. L'analyse est effectuée au spectrophotomètre à 524  $\mu$ . Les résultats ne concernent que l'année 1970.

Au Vézy, les concentrations des couches superficielles sont élevées en hiver : entre 9,02 et 19  $\mu$  at. g. N/l. Elles diminuent au printemps et sont minimales en juin-juillet : 0,260 à 0,217  $\mu$  at. g/l. Elles augmentent de nouveau en août, mais très légèrement. De ce mois jusqu'à novembre, les valeurs sont stables à un niveau assez bas : entre 0,540 et 0,780  $\mu$  at. g/l. En décembre, le taux de nitrate remonte rapidement (5,52  $\mu$  at. g/l) pour tendre vers son maximum hivernal. En profondeur, l'évolution est la même qu'en surface de janvier à mai, quoique les valeurs soient généralement plus faibles : 0,180 à 7,38  $\mu$  at. g/l. Le mois de juin se caractérise par une très forte concentration en nitrates : 7,38  $\mu$  at. g/l, laquelle a pratiquement disparu le mois suivant. Ensuite l'évolution est identique à celle des couches superficielles (fig. 15).

Au Plessis, leur cycle offre les mêmes particularités qu'en aval, avec un décalage et des portions différentes dans les concentrations. Le maximum de surface est observé en février et non en janvier, et les concentrations restent très fortes jusqu'en juin : entre 24,64 et 10,0  $\mu$  at. g/l. De juillet, où se rencontrent les teneurs les plus faibles : 0,56  $\mu$  at. g/l, les valeurs ne cessent de croître jusqu'en décembre (fig. 15). Pendant tout l'hiver et le début du printemps, la stratification verticale est très importante. Dans les eaux du fond, on remarque également la pointe de juin, plus forte qu'en aval : 8,90  $\mu$  at. g/l, précédant le minimum de juillet. L'évolution divergente des nitrates au fond et en surface de septembre à décembre est en rapport avec un enrichissement plus rapide des eaux superficielles.

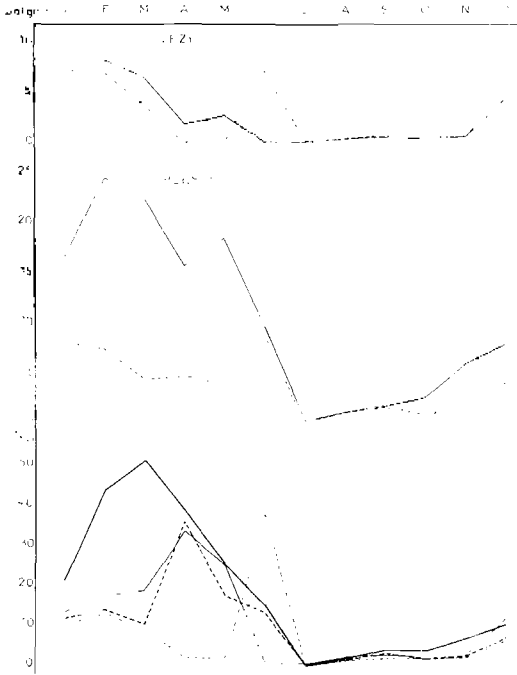


FIG. 15. — Variations saisonnières des nitrates en 1970, en surface (trait plein), au fond (tireté) et du rapport N/P, au Vézy, en surface (trait plein maigre), au fond (tireté maigre) et au Plessis, surface (trait plein gras), fond (tireté gras).

D'une manière générale, on peut dire que le cycle des nitrates de l'estuaire d'Auray, en 1970, est conforme aux nombreuses observations antérieures faites en divers endroits, celles de HARVEY (1926-1949), de COOPER (1933) qui remarque que les nitrates varient dans le même sens que les phosphates, observation que nous avons faite également, de DAKIN et COLEFAX (1935-1940), de CHOW et ROBINSON (1953), de VAN MEEL (1965). Nous pensons que les fortes concentrations de juin dans les couches profondes, aussi bien en aval qu'en amont, n'ont qu'une portée locale. Il s'agit peut-être d'une régénération rapide de ces sels par des micro-organismes, parmi lesquels les infusoires marins sont un maillon de la chaîne, aux dépens des cadavres de végétaux ou d'animaux (stades larvaires), accélérée par des températures relativement fortes. Les hautes

teneurs en nitrates des eaux de surface au Plessis, en hiver et en automne, sont probablement dues aux apports fluviaux. D'après BLANC et ses collaborateurs (1969), les concentrations en nitrates de l'ordre de 38,3  $\mu$  at. g/l à l'embouchure du Rhône, tombent à 0,59  $\mu$  at. g/l dans les eaux néritiques. Ils estiment que cette diminution de l'embouchure vers le large est due non seulement à la consommation par les cellules autotrophes, mais aussi à la dilution des eaux fluviales dans la mer. Quant à HARVEY (1928), il pense que les nitrates d'origine terrigène sont entièrement utilisés par les plantes marines des rivières et des estuaires, ce qui expliquerait peut-être la forte productivité de notre secteur.

#### Rapport nitrate/phosphate.

Le fait qu'il y ait un parallélisme d'ensemble dans l'évolution des nitrates et des phosphates, indique que leur utilisation par les plantes est proportionnelle. D'après COOPER (1937), les diatomées contiendraient 6,8 à 9,2 fois plus d'azote que de phosphore. Pour HARVEY (1949), la

concentration des nitrates dans l'eau serait 4 à 13 fois plus forte que celle des phosphates quand elle n'a pas été affaiblie par le phytoplancton. Différentes valeurs ont été obtenues pour le rapport de ces deux constituants : 6, 7, 9, pour l'Atlantique (REDFIELD, 1934), 10 pour la partie orientale de la Méditerranée et 16 pour sa partie occidentale (HARVEY, 1949). Les variations de ce rapport dans les eaux superficielles de la baie de Marseille sont comprises entre 0,89 et 14,3, d'après DEVEZE (1959). Nous donnons ci-dessous les valeurs extrêmes pour les deux stations du Vezy et du Plessis, en surface et au fond :

	Vezy	Plessis
surface	0,5 - 34	0,3 - 51,2
fond	0,8 - 38,2	0,2 - 35,9

On voit que la gamme des variations de ce rapport est assez étendue en rivière d'Auray. Il augmente jusqu'en mars-avril, démontrant une utilisation proportionnellement plus rapide des phosphates pendant cette première période ou un enrichissement plus important en nitrates par les eaux fluviales ; par contre, de mars-avril jusqu'en juillet, la diminution de ce rapport indique une utilisation plus grande des nitrates. De juillet à novembre des valeurs restent relativement stables (fig. 15).

#### d) Le fer.

Le fer entre dans les oligo-éléments indispensables à une bonne croissance du phytoplancton. D'ailleurs de nombreux travaux ont démontré l'importance biochimique de ce métal dans la mer. D'une façon générale, les aires littorales sont riches en fer (PERES et DEVEZE, 1963), où des variations de la concentration ont été souvent constatées (THOMPSON et BRENNER, 1935 ; LEWIS et GOLDBERG, 1954) et, selon HARVEY (1949), le phytoplancton serait l'agent responsable de ces variations. Il l'utiliserait comme source énergétique pour la synthèse organique des cellules (AUBERT et coll., 1969). COOPER (1948) a classé les nombreuses formes sous lesquelles se rencontre le fer dans l'eau de mer et HARVEY (1938) estime que les diatomées absorberaient fortement de l'hydroxyde ferrique. Pour GOLDBERG (1952), la diatomée marine *Asterionella japonica* n'utilise que le fer particulaire ou colloïdal comme élément de croissance et non certains complexes d'ions ferriques (citrate, ascorbate ou humate). En conclusions de diverses études, dont celles de HOPKINS (1930), de HARVEY (1938) et de AUBERT, GAMBAROTTA et LAUMOND (1966), le fer apparaît comme un facteur essentiel dont la carence limite le développement des diatomées, ou induit au contraire une forte croissance de ces organismes quand sa teneur est élevée.

Nous avons dosé le fer par la méthode au sulfo-cyanure de potassium, en appliquant une technique basée sur celle décrite par BRAJNIKOV, FRANCIS-BŒUF et ROMANOVSKY (1943). Les mesures ont été faites au spectrophotomètre à 4720 Å et la lecture des résultats sur une courbe établie d'après une gamme étalon. MATHERON (1966) a fait ressortir les différentes caractéristiques de cette méthode qui facilite des mesures rapides ; en revanche, elle présente quelques difficultés pratiques : en particulier, l'intensité de la coloration dépend du pH et est soumise à l'influence de la salinité et d'ions interférants. D'autre part, la stabilité de la couleur ne dure que quelques minutes, ce qui oblige à opérer le plus vite possible.

Les mesures effectuées en rivière d'Auray de 1965 à 1967, montrent que les valeurs ont varié dans de larges proportions aussi bien au fond qu'en surface :

au Vezy, en surface,	0,036 et 0,933 mg Fe/l
au fond,	0,041 et 0,527 mg Fe/l
au Plessis, en surface,	0,047 et 0,948 mg Fe/l
au fond,	0,031 et 0,846 mg Fe/l

Les écarts sont sensiblement plus grands en amont et les valeurs relativement plus fortes.

Les variations saisonnières des concentrations en fer, prises sur les moyennes mensuelles des trois années étudiées, nous permettent de distinguer trois phases principales (fig. 16). En hiver, les teneurs sont très élevées dans toute la rivière, les concentrations moyennes avoisinent 0,400 mg Fe/l en surface et 0,350 au fond. En 1965, elles dépassèrent 0,900 mg dans les couches superficielles, alors que l'hiver suivant elles sont restées bien en deçà de ces valeurs (fig. 16). De mai à septembre, les teneurs en fer sont relativement faibles et stables, bien que de

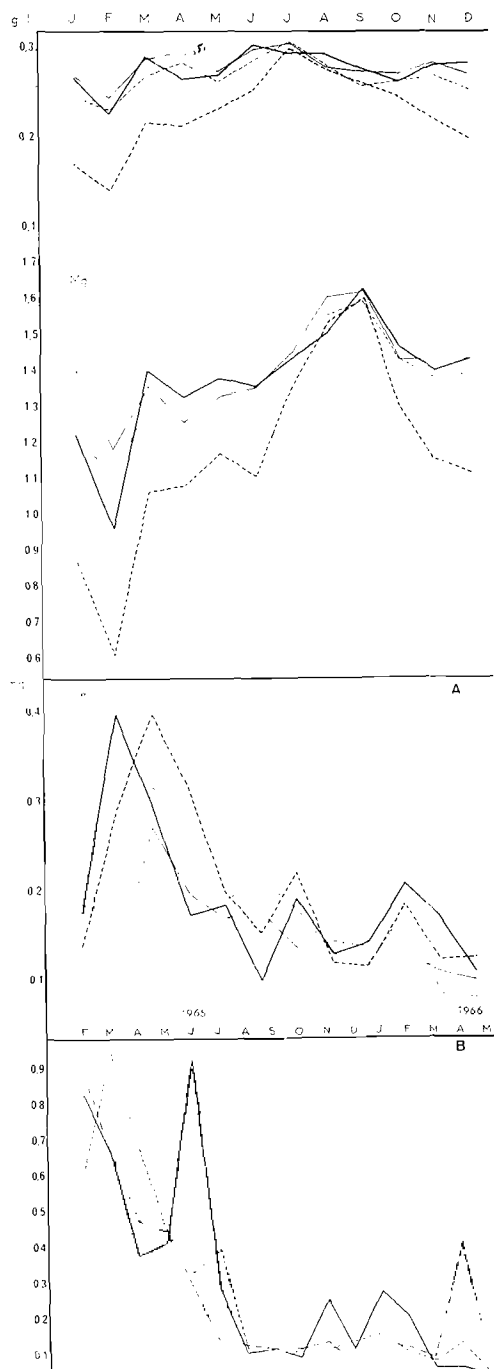


FIG. 16. — A — Fluctuations saisonnières du calcium, du magnésium et du fer, au Vézzy, en surface (trait plein gras) au fond (t. p. maigre) ; au Plessis, en surface (tireté gras) au fond (tir. maigre). B — Variations des teneurs en fer, de février 1965 à mai 1966, en surface, au Vézzy (trait plein), à Bascatique (point-tiret) au Plessis (tireté).

petites modifications puissent être perçues périodiquement ; elles se maintiennent la plupart du temps entre 0,100 et 0,200 mg Fe/l. En octobre, une augmentation de peu d'amplitude est observée, puisque les valeurs moyennes ont à peine dépassé 0,200 mg.

Par rapport aux eaux des océans : 1 mg à 50-60 mg de Fe/m<sup>3</sup>, (HARVEY, 1949), les eaux de l'estuaire d'Auray sont riches en fer. Les apports terrigènes sont en partie responsables de ces hautes teneurs et le drainage hivernal et printanier du bassin versant par les eaux de ruissellement, ainsi que l'érosion éolienne amènent des quantités notables de ce métal qui s'accumule principalement dans les eaux d'amont. Ce phénomène est mis en évidence par les observations résultant de nos analyses. En hiver, les couches d'eau superficielles, souvent dessalées, sont nettement plus riches en fer que les couches profondes et on remarque une décroissance sensible de l'amont vers l'aval pendant cette même période. GRAN (1933) suggère que les combinaisons organiques du fer venant de terre et introduites dans les eaux côtières sont responsables de l'abondance du phytoplancton ; COOPER (1948) note, dans sa classification des différentes formes de fer rencontrées dans l'eau de mer, que le fer terrigène provient des matières minérales de la terre, en suspension ; de leur côté, AUBERT, GAMBAROTTA et LAUMOND (1966), font également état de l'enrichissement des zones côtières en fer par les eaux de ruissellement grossies par les pluies.

D'ailleurs, la diminution estivale de ce métal dans l'estuaire d'Auray, coïncide non seulement avec le développement phytoplanctonique mais aussi avec le ralentissement du débit fluvial du Loch, si bien que la déplétion estivale, toute relative, est la conséquence de ces deux facteurs. Les valeurs moyennes minimales rarement inférieures à 0,100 mg Fe/l (à 0,050 mg en valeur absolue) laissent une marge suffisamment grande pour permettre un développement éventuel d'organismes végétaux planctoniques, d'autant plus que les diatomées utilisent pour leurs besoins une quantité de fer infinitésimale (GOLDBERG, 1952 ; AUBERT, GAMBAROTTA et LAUMOND, 1966) et que celui-ci, quand il est très assimilable, serait suffisant à l'état de traces pour induire d'importants rendements. Ainsi, à la suite de HARVEY (1938), et à la lumière de nos résultats, nous pensons que, dans le cas de la rivière d'Auray, le fer n'est jamais un facteur limitant. Nous attribuons l'augmentation automnale à la régénération du fer issu du phytoplancton, après son broutage par le zooplancton, et la dégradation des fèces et autres débris d'origine organique par les bactéries et protistes marins.

e) **Le calcium et le magnésium.**

Ces deux éléments ont été titrés par la méthode complexométrique, adaptée à l'eau de mer par DE SOUZA (1954). On emploie le complexon 111, encore dénommé versénate de sodium, et deux indicateurs colorés : l'un, le murexide pour le calcium, l'autre, l'ériochrome noir pour la somme calcium-magnésium. La solution de versénate était titrée au moyen de deux solutions étalon contenant 0,5 mg de Ca par cm<sup>3</sup> et 0,5 mg de Ca/cm<sup>3</sup> plus 1 mg de Mg/cm<sup>3</sup>. Les dosages se faisant à des pH élevés (13 pour le Ca, 10 pour le Mg), les échantillons doivent être tamponnés à l'aide de solutions adéquates (une solution de soude pour le calcium, une solution d'ammoniaque et de chlorure d'ammonium pour le magnésium). Bien entendu, au terme de l'analyse, le magnésium s'obtient en retranchant la valeur trouvée pour le calcium de celle de la somme calcium-magnésium.

La connaissance des concentrations de ces deux métaux dans le milieu qui nous occupe ne manque pas d'intérêt. En ce qui concerne le calcium, d'abord parce qu'il forme, en grande partie, les tests de nombreux invertébrés marins dont les huîtres, et que ces animaux sont susceptibles d'en prélever des quantités énormes (KURC, 1961). WILBUR et JODREY (1952), BEVELANDER (1952) puis JODREY (1953) ont d'ailleurs démontré que le calcium pénètre, depuis l'eau ambiante, directement dans le manteau des mollusques qui le concentraient à sa périphérie et l'incorporaient sous forme de cristaux de CO<sup>3</sup> Ca dans une nouvelle formation de coquille. Ensuite, parce que, d'après RICHTER et KARSTEN (in TREGOUBOFF, 1957), il serait nécessaire à beaucoup d'organismes planctoniques animaux ou végétaux, non seulement pour la formation de leur test, mais aussi pour leur croissance. Enfin, le magnésium est un des constituants des chlorophylles et, à ce titre, indispensable à leur synthèse. Selon JAVILLIER et ses collaborateurs (1959), il entrerait de 1 à 26 % de magnésium dans les chlorophylles.

Nous traiterons assez succinctement du cycle des ions Ca ++ et Mg ++ et n'utiliserons que les moyennes générales obtenues sur quatre années d'observations.

**Le calcium.** Les teneurs en ions Ca ++ ont varié au Vézy dans les eaux superficielles de 229,98 à 305,12 mg avec une moyenne générale de 278,25 mg. Au Plessis, ces valeurs sont inférieures : 143,48 à 301,67 mg, avec une moyenne de 231,15 mg. Naturellement, des concentrations beaucoup plus basses ou, au contraire, plus fortes peuvent être dosées, notamment au Vezy où nous avons trouvé 194,36 mg en 1966 et 382,39 mg en 1965 et au Plessis, en 1968 : 96,6 mg et en 1965 : 377,19 mg. L'amplitude des variations est moins étendue au fond où les moyennes sont plus élevées : 280,66 mg au Vezy et 268,68 mg au Plessis. Dans l'ensemble, les taux de calcium de la rivière d'Auray sont nettement inférieurs à ceux des eaux océaniques comprises entre 400 et 420 mg (MURRAY et HJORT, 1912 ; SVERDRUP, 1954), à ceux de l'étang de Thau : 420 à 480 mg (KURC, 1961) ou de l'étang de Berre, suivant l'époque (NISBET et SCHACHTER, 1961).

Les variations saisonnières peu accusées en aval et dans les couches profondes de la station amont sont caractérisées par trois périodes durant lesquelles une baisse du taux de calcium est observée : en février, en avril-mai et en septembre-octobre. La diminution hivernale est consécutive à l'arrivée des eaux douces dans l'estuaire diluant les sels de calcium. Cela est particulièrement net en surface à la station amont où les teneurs normales pour ce secteur ne se retrouvent qu'en juillet (fig. 16). Par ailleurs, les valeurs décroissantes de l'aval vers l'amont et du fond vers la surface, permettent de vérifier facilement cette hypothèse. Par contre, les diminutions du printemps et de l'automne sont vraisemblablement liées à l'activité biologique du milieu (croissance des microorganismes et des invertébrés). Dans l'étang de Salses-Leucate, ARNAUD (1966) a pu déterminer une relation entre la croissance des moules et les taux de calcium. De nouveau, l'influence des eaux douces se fait sentir à la fin de l'automne et provoque un abaissement assez rapide des concentrations en calcium, d'abord sensible dans les eaux superficielles de l'amont.

On sait que si l'alcalinisation du milieu conduit à la précipitation du Ca, toute acidification du milieu a un effet inverse et tend à accroître la teneur en Ca, en repoussant les limites de solubilité du carbonate de calcium. C'est ce qui explique en partie, à notre avis, le relèvement rapide des teneurs en Ca en mars. En effet, s'il est incontestable que le ralentissement du débit fluvial a entraîné une hausse des concentrations en calcium, les apports d'eaux douces, en provo-

quant une baisse générale des pH, ont permis une solubilisation du carbonate de calcium présent sous forme de dépôts coquilliers ou autres, contribuant ainsi à faire augmenter le taux de Ca dissous.

Les variations du rapport Ca/Cl, montrent que celui-ci reste en général inférieur aux valeurs trouvées pour l'océan : 0,0209 à 0,0217 (HARVEY, 1949 ; PERES et DEVEZE, 1963), pour l'étang de Thau où il est voisin de celui de la mer (KURC, 1961), ou pour les claires charentaises : 0,0200-0,0195 (MOREAU, 1970). Ce rapport est constant et ses variations parallèles à toutes les stations, ce qui indique, pour l'amont, des apports fluviaux exempts de calcium ; cela paraît logique étant donné le substrat granitique traversé par les eaux de ruissellement.

**Le magnésium.** Si les teneurs en calcium des eaux de la rivière d'Auray sont souvent inférieures à la moyenne générale des mers, en revanche les teneurs en magnésium sont fréquemment supérieures. Au Vezy, elles ont varié dans des limites relativement importantes : de 891,34 mg à 1749,76 mg de Mg<sup>++</sup> en surface et de 880,14 à 1788,65 mg de Mg<sup>++</sup> au fond. Les valeurs les plus faibles sont enregistrées en hiver et au printemps, et les plus fortes, généralement supérieures à 1400 mg, en été et en automne. Les mêmes observations s'appliquent à la station du Plessis où elles sont toutefois, en moyenne, les plus faibles (fig. 16). L'évolution du cycle du magnésium en rivière d'Auray est différente de celle du calcium. Une baisse très sensible des teneurs est observée à tous les niveaux et dans toute l'étendue de la rivière au mois de février. Comme pour le calcium, cette diminution hivernale des concentrations du magnésium de l'eau de mer doit être attribuée aux arrivées fluviales qui diluent les eaux marines. La figure 16 illustre bien ce phénomène en montrant une diminution plus accusée dans les eaux superficielles au Vezy et au Plessis et l'évolution particulière de cet élément à cette dernière station. A partir de mars, les valeurs ne cessent de croître, dans l'ensemble, jusqu'en septembre où a lieu l'unique maximum annuel. Il convient de noter deux légères baisses en avril et en juin, que l'on suppose être dues à l'action des plantes marines. Par la suite, l'utilisation minimale du magnésium par ces organismes est masquée par les apports des eaux océaniques à un moment où le ralentissement du régime fluvial enlève toute influence à celui-ci, et aussi, peut-être, par la régénération d'une partie des composés magnésiens, ce qui pourrait expliquer ces fortes concentrations automnales.

Corrélativement, le rapport Mg/Cl est plus élevé que celui de la mer qui, selon de nombreuses données, se situe aux alentours de 0,067 (HARVEY, 1949 ; PERES et DEVEZE, 1963). Il varie suivant la saison, l'endroit ou le niveau ; il se rapproche des valeurs trouvées dans les claires charentaises : 0,074 (MOREAU, 1970). Ce rapport est généralement plus élevé au Plessis, ce qui laisse présumer une relation avec la chlorinité, moins étroite qu'il ne paraît. On remarque aussi que ce rapport, minimal en février dans les eaux de surface à cette station (0,076), reste à des valeurs supérieures ou égales à 0,085 de mars à mai, puis tombe à 0,079 en juillet. Cette diminution, amorcée depuis mai, serait peut-être l'indice de l'utilisation du magnésium par le phytoplancton ou par les autres végétaux marins.

### 7° Influence générale de la marée.

Dans un paragraphe précédent, nous avons parlé de la marée et des courants qu'elle engendre, ainsi que leurs effets dynamiques, sur la dispersion des larves d'huîtres notamment. Ces courants ne sont pas que de simples facteurs vectoriels pour les diverses particules en suspension ; ils sont aussi des facteurs de perturbations au sein même des masses d'eau, modifiant constamment la composition en halogènes de celles-ci.

Afin de suivre l'évolution des constituants chimiques de l'eau de mer, à différentes marées, des prélèvements ont été effectués en 1965 pendant les deux phases mensuelles de vives-eaux et celles de mortes-eaux. Au premier examen, on s'aperçoit que l'allure générale des variations est en dents de scie. Ceci est particulièrement vrai au Plessis où l'arrivée des eaux fluviales a une importance primordiale et où les valeurs les plus fortes sont trouvées en période de grandes marées. En aval, les différences sont plus nuancées en raison de la proximité des eaux de la baie de Quiberon plus salées, et aussi du décalage entre le Plessis et le Vezy pour l'écoulement des apports fluviaux. Quand ces derniers arrivent abondamment, nous avons pu observer à

maintes reprises que leur mélange avec les eaux salées était favorisé par les marées de vives-eaux ; notamment durant la dernière semaine de mars et la première quinzaine d'avril et aussi dans le courant du mois de novembre. Ainsi, pendant les périodes de crue, on constate fréquemment, dans toute la rivière, une baisse générale des salinités, plus accentuée pendant la période de vives-eaux qui suit. En temps normal, les grandes marées favorisent le renouvellement des eaux de la rivière, substituant à celles-ci et pour un temps, des eaux de type océanique. Le régime estuarien reparaît pendant la morte-eau consécutive, mais s'amorce dès la période de déchet de la vive-eau. La dessalure relative qui la caractérise est occasionnée par l'arrivée continue des eaux douces qui, de proche en proche, gagne une grande partie de la rivière. Nous obtenons

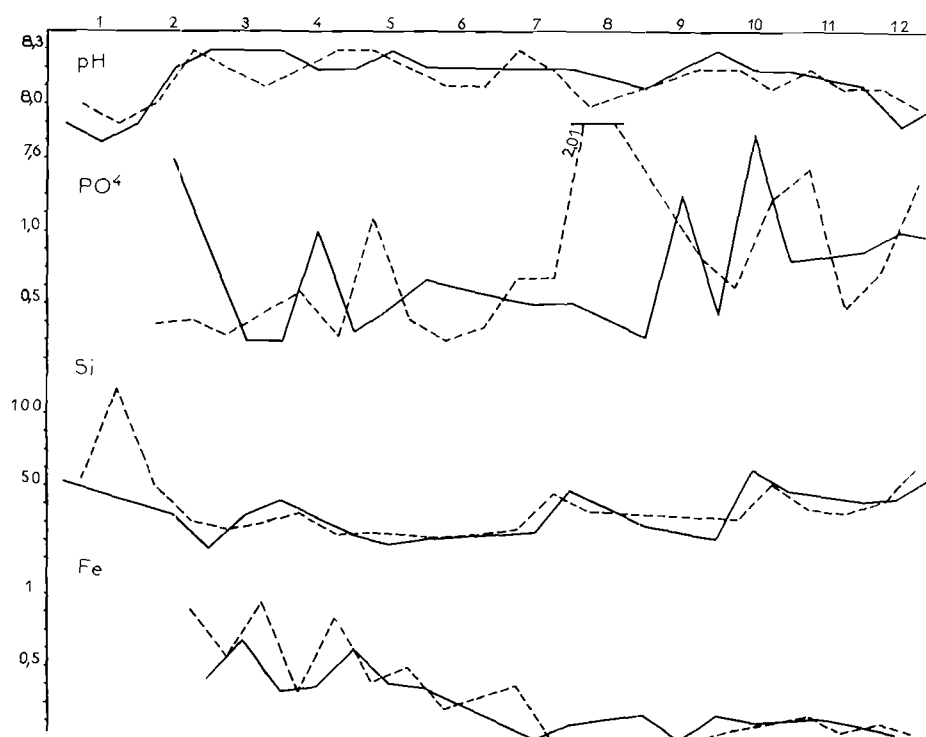


FIG. 17. — Variations de quelques éléments du milieu en fonction de la marée à Bascatique, vives-eaux (trait plein), mortes-eaux (tireté).

des résultats identiques pour les autres éléments étudiés : le calcium, le magnésium, pour les concentrations en phosphates, silice et fer, pour les mesures de pH. Un déphasage est souvent observé entre les valeurs de mortes-eaux et celles de vives-eaux, indice de conditions hydrodynamiques différentes (fig. 17).

### Résumé et conclusion.

Ce premier chapitre a eu pour objet la connaissance approfondie du milieu de l'estuaire d'Auray. Dans ce but, de nombreuses mesures et dosages d'éléments tels que la température, le pH, la salinité, l'alcalinité, les phosphates et nitrates, la silice, le fer, le calcium et le magnésium ont été effectués ; enfin, nous avons donné un aperçu des courants et de la climatologie de l'endroit.

Deux faits saillants se dégagent de l'ensemble de ces observations : d'abord, l'importance des apports d'eaux douces entraînant une dualité d'influence avec les apports océaniques ; ensuite, le rôle des courants de marée ; ces deux facteurs conduisent à diviser le cycle annuel en trois périodes principales.



a) *Une phase hivernale, correspondant à la période des crues* (décembre à mars).

Le débit fluvial abondant provoque une chute des températures des couches superficielles, les eaux douces étant plus froides que les eaux estuariennes et moins denses, ce qui facilite leur persistance en surface quand le milieu n'est pas agité par les courants de marée ou le vent, par exemple. Une baisse des pH et de l'alcalinité est également constatée, ainsi qu'une dilution du calcium et du magnésium dissous. Les substrats des terrains parcourus par les eaux de ruissellement ou les cours d'eau étant de nature silicieuse, les eaux fluviales s'enrichissent en silice qu'elles entraînent jusqu'à l'estuaire. Elles contribuent également à l'enrichissement du milieu en fer terrigène, en phosphates et en nitrates, ces deux derniers sels étant issus d'une part des engrais déversés sur les sols du bassin versant et d'autre part des produits de dégradation en provenance des égouts des agglomérations.

b) *Une phase printanière-estivale* (avril-juillet).

Pendant cette période, le débit d'eaux douces diminue et celles-ci se résorbent progressivement dans l'estuaire où on remarque alors une augmentation de la salinité, du pH et de l'alcalinité, du calcium et du magnésium, tandis que l'augmentation de la température est liée au réchauffement de l'air, et la diminution des éléments biotiques au développement des plantes marines.

c) *Une phase estivale-automnale* (août-novembre).

Outre que le débit fluvial est insignifiant et n'intervient pratiquement plus sur le rythme biologique de l'estuaire, cette période est largement influencée par les eaux océaniques. La salinité, le pH, l'alcalinité, le calcium et le magnésium sont à leurs valeurs ou à leurs concentrations les plus fortes. Des phénomènes de régénération des éléments biotiques sont perceptibles et le milieu dans son ensemble acquiert une certaine homogénéité. Les conditions physico-chimiques et hydrodynamiques semblent être éminemment favorables à l'activité biologique en général.

L'action mécanique des courants de marée se traduit d'une part, par l'augmentation de la vitesse de ces courants en vives-eaux et, en conséquence, par une plus grande turbulence du milieu qui active le mélange des eaux et en modifie la composition chimique ; c'est évidemment en hiver, et principalement en amont, que l'action de la marée est la plus marquante.

D'autre part, par une stagnation relative du milieu en périodes de mortes-eaux où les changements s'accomplissent plus lentement, déterminant des variations contraires à l'évolution normale du cycle des divers éléments étudiés dans l'estuaire d'Auray.

Ces circonstances ne sont pas toujours favorables sur le plan biologique et font passer les hôtes de ce milieu par des alternances de conditions différentes, espacées d'environ huit jours. Ici se trouve posé le problème de la classification des eaux de l'estuaire d'Auray. Comme ARNAUD et RAIMBAULT (1969) l'ont fait pour tenter de caractériser l'étang de Salses-Leucate en zone méditerranéenne, on peut, pour le résoudre, s'adresser au système de classification d'AGUESSE (1957). Pour cet auteur, les termes de « polysaumâtre » et de « saumâtre » indiquent que la moyenne des salinités des eaux considérées se situe, soit entre 16 et 40 gr/l, soit entre 5 et 16 gr/l. Les eaux dont les salinités se trouvent toutes dans la même catégorie sont dites « oligopoïkilohalines » ; les eaux dont les salinités se répartissent sur deux catégories sont dites « mésopoïkilohalines » ; pour signaler que c'est le minimum des salinités qui sort de la catégorie où se localise la moyenne, on adjoint le qualificatif de « négatif ».

Les eaux profondes de l'estuaire d'Auray, aussi bien en aval qu'en amont, où les salinités sont comprises entre 20,9 et 34,7 ‰ (1964 à 1970), se classent d'après la terminologie d'AGUESSE et compte tenu de certaines réserves déjà émises par ARNAUD et RAIMBAULT (1969), dans les eaux polysaumâtres oligopoïkilohalines, du moins au moment de la pleine mer. Dans les couches superficielles, où les écarts entre les salinités maximales et minimales augmentent d'aval en amont, les eaux peuvent appartenir à des catégories différentes (fig. 18). Au Vezy, toutes les années, les eaux se classent dans la catégorie « polysaumâtre oligopoïkilohaline ». A Bascatique, toutes les années, elles appartiennent à la même catégorie, sauf en 1969 où la salinité est descendue à 15,6 ‰, soit bien près de la limite dévolue à cette catégorie, et les fait classer dans les eaux « polysaumâtres mésopoïkilohalines négatives ». Au Plessis par contre, excepté l'année 1965,

toutes les autres entrent dans cette dernière catégorie. Ces données, nous l'avons déjà dit, ne concernent que les eaux au moment de la pleine mer ; aussi est-il possible qu'au Plessis, à l'heure de la basse mer, les niveaux profonds entrent eux-mêmes dans cette catégorie, alors que les couches superficielles, surtout en période de crue, pourraient se situer entièrement dans la catégorie « saumâtre ». Étant donné les faibles quantités de magnésium et l'absence totale de

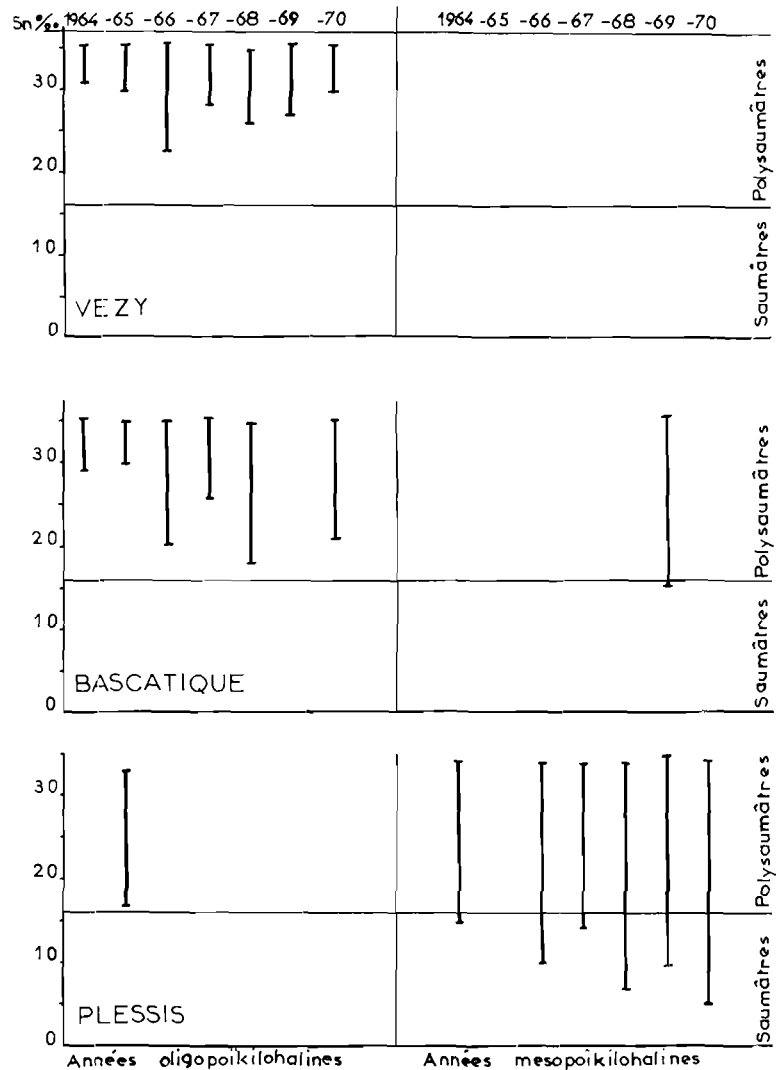


FIG. 18. — Classification des masses d'eau de la rivière d'Auray.

calcium dans les apports d'eaux douces, les rapports Ca/Cl et Mg/Cl, liés aux salinités, n'amènent aucun complément d'information sur ce sujet ; aussi, nous basant uniquement sur les salinités, pouvons-nous affirmer que les qualités des eaux d'amont et d'aval sont profondément différentes ; celles d'aval restent marines toute l'année, celles d'amont sont toujours à la limite du milieu saumâtre.

## DEUXIEME PARTIE

### SESTON ET PLANCTON

Pendant longtemps, le plancton ne fut étudié, en rivière d'Auray, que pendant la phase estivale, correspondant à la période de reproduction des huîtres. Les premières observations, réalisées par VOISIN (1931-1932), furent exprimées sous forme de mesures volumétriques par centrifugation et sédimentation. Mais c'est à HERMAN (1938) et surtout à BORDE (1938) que l'on doit les premières notions qualitatives sur le plancton de la rivière d'Auray et du Golfe du Morbihan. MARTEIL (1960) confirmait en partie les travaux de BORDE. En 1965, nous avons nous-mêmes complété la liste des phytoplanctontes ébauchée par cet auteur, et suivi leurs variations saisonnières de 1961 à 1963. Par cette étude, nous assurons donc la continuité des travaux de planctonologie déjà accomplis dans la région, en perfectionnant les méthodes et en élargissant les thèmes de recherche.

#### I. - Méthodes d'échantillonnage et d'étude.

##### 1° *Prélèvement des échantillons.*

Pour suivre l'évolution du plancton, nous avons essayé de maintenir un rythme de prélèvements aussi rapprochés que possible. Ce programme a été exécuté en partie, au Vezy, où, de 1964 à 1966, nous avons pu effectuer au mieux quatre sorties mensuelles. Cependant, pour diverses raisons, des questions de temps en particulier (durée de l'analyse) nous avons dû nous contenter, dans la plupart des cas, d'une sortie mensuelle. Ce délai d'un mois entre deux prélèvements a le désavantage de ne pas rendre compte d'une façon parfaite de l'évolution du plancton; notamment, certaines séquences des successions planctoniques peuvent échapper en partie ou totalement à l'observation, si elles sont brèves, faussant aussi la représentation réelle du cycle planctonique.

Les difficultés de prélever un échantillon représentatif des populations planctoniques présentes dans un milieu considéré, conduit généralement les chercheurs à l'utilisation simultanée de deux méthodes de collecte (TRAVERS, 1962; GRALL, 1964; DESGUILLE, 1968).

##### a) *Prise d'eau ponctuelle.*

La méthode la plus simple est la prise d'eau ponctuelle. Considérée comme la plus valable, elle consiste à isoler du milieu marin, à l'aide d'une bouteille à prélèvement (fig. 19), un volume-échantillon déterminé pour analyse (BOURDILLON, 1964). Elle n'est pas sans présenter de nombreux inconvénients, dont le plus important est le faible volume d'eau recueilli, ne permettant pas le recensement des espèces planctoniques plus ou moins rares et de grande taille. Les particularités de l'hétérogénéité de la répartition spatiale des organismes planctoniques sont un autre inconvénient majeur quand le volume à analyser est insuffisant (BOURDILLON, 1964; GRALL, 1964). Episodiquement, nous avons prélevé une quantité au moins égale à un litre pour

les numérations de plancton, et une quantité généralement supérieure pour les dosages des chlorophylles. Nous exposerons plus loin les problèmes soulevés par l'emploi de cette méthode et les résultats obtenus que nous comparerons avec ceux que donne la méthode suivante.

### b) Pêches au filet.

Ce mode de prélèvement que nous avons employé plus communément que le précédent, offre de multiples avantages d'ordre pratique et, en particulier, permet la filtration d'un important volume d'eau. Ce faisant, la récolte des espèces rares est rendue plus facile. Cependant, on fait divers reproches à ce procédé d'échantillonnage. Selon LAFON et ses collaborateurs (1955), il ne donnerait qu'une image incomplète du plancton et ne refléterait qu'imparfaitement les caractéristiques des populations, en particulier leur densité, objectif principal des recherches quantitatives (BOURDILLON, 1964). D'après KORRINGA (1941), cette technique ne serait du reste pas quantitative, le volume d'eau filtré n'étant jamais exactement connu, malgré l'emploi éventuel de volu-compteur.



FIG. 19 (à gauche). — Bouteille à prélèvement d'eau.

FIG. 20 (à droite). — Filet à plancton.

La répartition hétérogène des organismes (formation d'essaim), peut conduire à une variabilité relativement grande dans l'évaluation de la densité de populations planctoniques d'un même secteur; selon CUSHING (1962), elle serait d'environ 300%. Enfin, il faut noter la sélection qualitative en fonction de la toile filtrante employée (LE DANTEC, 1968). Afin de remédier en partie aux défauts de l'une ou l'autre méthode, le pompage d'un volume d'eau connu et important a été préconisé (BOURDILLON, 1964).

Les caractéristiques des différents filets employés ont fait l'objet de nombreuses mises au point (notamment: JOHNSTONE, SCOTT et CHADWICK, 1934; TREGOUBOFF et ROSE, 1957; BOURDILLON, 1964) et de communications au Conseil International pour l'Exploration de la Mer. Pour notre part, nous avons employé deux filets simultanément, l'un de 130 mailles au pouce (vide de maille 130  $\mu$ ), l'autre de 200 mailles au pouce (vide de maille 60-75  $\mu$ ). Ces filets de 14 cm de diamètre et de 45 à 50 cm de long, ont été conçus pour la récolte des larves d'huîtres (fig. 20). Leur efficacité comparée montre des possibilités de pêche différentes (LE DANTEC, 1961); le standard 130 sélectionne principalement le zooplancton et une partie des organismes micro-planctoniques, le standard 200 est mieux adapté à la récolte du phytoplancton et a été, pour cette raison, largement employé: BRUNEL (1964), GRALL (1964), ESCANDE-LABROUCHE (1964), PAULMIER (1965-1969).

## 2° Fixation et numération des organismes.

### a) Fixation.

Les organismes planctoniques sont fixés au formol neutre à 5 %. La conservation des échantillons est généralement correcte. Certains organismes, très labiles, ont cependant tendance à disparaître à la longue, ou même, sont détruits dès leur contact avec le fixateur et n'apparaissent pas dans l'analyse ; c'est le cas pour certains dinoflagellés nus, cependant particulièrement intéressants. Pour tenter de résoudre en partie ce problème, les échantillons de plancton ont subi une fixation préalable par une solution de Lugol établie d'après les données de LUND (1951), UTERMÖHL (1958) et LOVEGROVE (1960). Afin d'augmenter la durée et l'efficacité de la conservation, quelques gouttes de formol neutre sont ensuite ajoutées. Si l'analyse de l'échantillon ne tarde pas trop, tous les organismes récoltés pourront être observés.

### b) Numération des organismes.

Les premières techniques de numération furent souvent uniquement basées sur l'emploi d'une cotation arbitraire (CEPEDE, 1906). En étudiant le plancton de la rivière d'Auray, BORDE (1938), avait employé une cotation de 1 à 6, déjà adoptée par HOPKINS (1931), dont la raison entre chaque terme est équivalente au carré du terme précédent. Cette méthode subjective donne des résultats très approximatifs. D'autres méthodes ont été mises au point et utilisées par différents chercheurs : Mc NABB (1960), BRUNEL (1962), LEGENDRE (1969). La méthode d'UTERMÖHL (1931), adaptée au phytoplancton par STEEMAN NIELSEN (1933), basée sur la sédimentation, préférée à tout autre mode, telle que la centrifugation (LOHMANN, 1908 ; BALLANTINE, 1953) ou la filtration (GOLDBERG, BAKER et FOX, 1952) se généralise de plus en plus, semble-t-il : BERNARD et FAGE (1936), HOLMES et WIDRIG (1956), TRAVERS (1962), GRALL (1964), DESGUILLE (1968), BLANC, LEVEAU et SZEKIELDA (1969). Pour des considérations diverses, matérielles en particulier, nous n'avons pu suivre la technique d'UTERMÖHL et avons utilisé celle mise au point par BOURY (1928), adaptée de la méthode hématimétrique de HENSEN (1887), reprise par JOHNSTONE, SCOTT et CHADWICK (1934). L'échantillon de plancton pêché au filet, est introduit dans une fiole graduée et dilué dans un volume d'eau déterminé. Après homogénéisation, une petite quantité est prélevée et déposée dans une chambre ou cellule quadrillée (type hématimétrique), préalablement étalonnée. Cette manipulation doit être rapide pour éviter toute sédimentation. La cellule est recouverte d'une lamelle à laquelle adhère la goutte, puis le comptage des organismes est effectué. L'opération est répétée plusieurs fois afin d'obtenir une moyenne qui donnera le résultat définitif. On emploie la formule suivante :

$$N = k. n. d. 15/t$$

où  $k$ . est la constante représentant le nombre de prismes élémentaires nécessaire pour obtenir un volume de 1 cm<sup>3</sup> ;

$n$ . nombre d'éléments dénombrés par prisme unitaire ;

$d$ . dilution en ml ;

$t$ . durée de la pêche ;

$N$ . nombre total d'éléments.

Pour l'analyse du plancton contenu dans un volume d'eau connu, prélevé ponctuellement, le processus opératoire est à peu près le même. L'échantillon d'eau est filtré sur une membrane millipore qui retient les organismes planctoniques, lesquels sont ensuite versés dans une fiole graduée et dilués dans un volume déterminé. L'opération suivante est la même que celle décrite ci-dessus ; on fait abstraction du temps pour le calcul du nombre total d'organismes. Cette méthode est assez largement employée pour les numérations de larves d'huîtres (TROCHON, 1955 ; MARTEIL, 1960 ; LE DANTEC, 1968).

### Valeur de la méthode.

Il faut d'abord considérer l'erreur éventuelle, due à la méthode de numération, qui peut naître au niveau de l'homogénéisation ou pendant le transport de la goutte de la fiole graduée à la cellule, une décantation partielle étant toujours à craindre, puis celle due au système de collecte.

Nous avons essayé de tester la valeur du dénombrement lui-même et, en particulier, de définir les limites de l'erreur éventuelle due aux manipulations. Nous donnons les résultats pour quelques échantillons.

S 2 t	S 2 f	S 2 r	Uf/Ur	F (95 %)
756,10	0,04	732,06	0,0007	4,70
108,90	0,1	108,8	0,007	5,32
12.656,30	0,05	12.656,25	0,0001	4,05
63.300,18	4,68	63.295,5	0,003	4,00
91.239,54	3,20	91.236,12	0,001	4,03

S2t, est la dispersion totale des résultats autour de la moyenne générale M des numérations. Elle est due aux fluctuations diverses de l'échantillonnage et une différence de manipulation entre deux opérations identiques. Elle est ainsi la somme de la dispersion factorielle S2f et de la

Dates (année 1970)	Stations	Nbre d'espèces		Nbre de cellules (milliers)		Espèces dominantes (ou groupes d'espèces)	
		(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)
16 fév.	Vezy	11	46	33	359	Diatomées benthiques	<i>Biddulphia aurita</i>
« «	Plessis	6	65	19	891	« «	<i>Bacillaria paradoxa</i>
16 mars	Vezy	21	50	70	525	<i>Thalassiosira nana</i>	<i>Biddulphia aurita</i>
« «	Plessis	21	30	22	322	Diatomées benthiques	Diatomées benthiques
13 avril	Vezy	21	67	142	5092	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	<i>Chaetoceros curvisetus</i>
« «	Plessis	20	66	70	6061	« «	« «
11 mai	Vezy	20	71	123	4922	<i>Skeletonema costatum</i>	« «
« «	Plessis	13	60	229	2479	<i>Thalassiosira gravida</i>	<i>Thalassiosira gravida</i>
15 juin	Vezy	22	44	83	6906	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	<i>Rhizosolenia shrubsolei</i>
« «	Plessis	15	51	330	2425	<i>Nitzschia closterium</i>	<i>Chaetoceros curvisetus</i>
18 juil.	Vezy	19	43	142	3173	<i>Nitzschia delicatissima</i>	<i>Nitzschia delicatissima</i>
« «	Plessis	16	39	8466	5400	« «	« «
24 août	Vezy	23	52	171	1695	« «	<i>Nitzschia seriata</i>
« «	Plessis	19	38	1403	557	« «	<i>Nitzschia delicatissima</i>
23 sept.	Vezy	9	59	26	1202	<i>Thalassiosira sp.</i>	<i>Coscinodiscus excentricus</i>
« «	Plessis	18	47	379	874	<i>Thalassiosira gravida</i>	<i>Lithodesmium undulatum</i>
12 oct.	Vezy	13	73	31	1885	<i>Thalassiosira nana</i>	<i>Coscinodiscus excentricus</i>
« «	Plessis	19	65	41	1440	« «	<i>Lithodesmium undulatum</i>
19 nov.	Vezy	13	55	12	641	Divers	<i>Coscinodiscus asteromphalus</i>
« «	Plessis	4	48	5	550	Diatomées benthiques	<i>Bacillaria paradoxa</i>
21 déc.	Vezy	16	75	12	920	<i>Thalassiosira gravida</i>	<i>Rhizosolenia setigera</i>
« «	Plessis	10	40	7	399	<i>Nitzschia sp.</i>	Diatomées benthiques

TABL. 1. — Comparaisons qualitatives et quantitatives des échantillons de plancton prélevés à la bouteille (a) et pêchés au filet (b).

dispersion résiduelle S2r. Uf et Ur sont les deux façons d'estimer la variance de l'échantillon et le rapport Uf/Ur permet de tester l'homogénéité des comptages pour la comparaison avec les valeurs limites de F donnée par la table de Snedecor (LAMOTTE, 1967). On voit que pour un coefficient de sécurité de 95 %, toutes les valeurs sont nettement inférieures à celles de la table ; en conséquence l'erreur éventuelle due aux manipulations est insignifiante et on peut estimer que les séries de numération par échantillon sont parfaitement homogènes ; la méthode est donc très

valable. Aussi pouvons-nous faire abstraction de cette erreur et ne considérer que celle qui résulte du procédé de collection.

Les chercheurs qui ont travaillé avec les deux engins simultanément, n'ont pas été sans remarquer que la composition spécifique du plancton d'un même endroit, au même moment, était variable, suivant que l'on avait affaire à l'échantillon récolté au filet ou à celui recueilli à la bouteille (BOURDILLON, 1964 ; GRALL, 1964). Nous avons porté dans le tableau 1, le nombre d'espèces dénombrées pour chaque mode de prélèvement, le nombre total d'individus, l'espèce dominante et son pourcentage par rapport à la population totale. On voit immédiatement que les échantillons pêchés au filet sont incontestablement plus riches en espèces, de 17,6 à 75 %, avec un pourcentage moyen de 54,9 %. Les résultats des numérations donnent des valeurs supérieures pour les pêches au filet ; cependant si, après calcul théorique du volume d'eau filtré par le filet, on ramène les résultats au litre, il est évident qu'ils apparaissent nettement moins élevés qu'avec la bouteille à renversement. Le dosage des pigments chlorophylliens, extraits d'un volume d'eau connu, atténue quelque peu l'erreur due aux numérations. De plus, et pour compléter les données obtenues à partir des pêches planctoniques, les échantillons ont été mesurés volumétriquement et pondéralement. Bien que le doute subsiste quant au volume d'eau filtré, les indications fournies par ces dernières mesures sont de bons paramètres pour tester la valeur organique d'un échantillon, ainsi que la part des éléments planctoniques.

## II. - Etude quantitative.

Les particules en suspension dans l'eau de mer se présentent sous trois formes : les organismes vivants, les matières organiques détritiques et les éléments inorganiques. Le matériel non vivant, c'est-à-dire les matières organiques détritiques, encore appelées tripton, et les éléments inorganiques, est souvent désigné sous le nom de seston, la fraction vivante constituant le plancton. Cependant, il semble se dessiner actuellement une évolution dans la terminologie et l'on tend à désigner sous le terme de seston, l'ensemble des particules, vivantes ou non, présentes dans l'eau de mer (PERES et DEVEZE, 1963 ; RAIMBAULT, 1966), et susceptibles d'être collectées par les organismes filtreurs. C'est sous cette définition que devra être entendu le terme de seston dans ce travail, en précisant toutefois qu'il concernera l'ensemble des particules récoltées au filet ou à la bouteille.

### 1° *Le seston.*

Plusieurs auteurs ont insisté sur l'importance du seston dans le cycle biologique des eaux et sur le rôle tenu par chacune des fractions qui le compose. KREY (1961), étudiant en détail la répartition des détritiques, estime qu'ils représentent de 40 à 90 % du seston ainsi conçu, même au moment des poussées phytoplanctoniques. Dans les eaux côtières de la mer du Nord et en baie de Kiel, la proportion de détritiques ne tomberait jamais en dessous de 90 % du seston, en raison des courants de marée et des upwellings. Pour BOJE (1965), qui a évalué en pourcentage de poids sec les trois fractions en suspension dans ces mêmes eaux, la fraction inorganique trouvée au printemps et en été-automne, demeure toujours la plus élevée et représente environ 58 à 80 % du total. Suivant certains travaux (RAIMBAULT, 1966), le plancton serait supérieur au tripton en automne : 16 à 38 % contre environ 4 %, et, au printemps, le tripton serait plus abondant, 12 à 22 % contre 10 et 11 %. Différents modes d'appréciation quantitative du seston ou des fractions le constituant ont été mises au point (KREY, 1950-1964). KREY, BANSE et HAGMEIER (1957), puis HAGMEIER (1961), arrivent à des résultats par la méthode de dosage de l'albumine des fractions organiques, et MARGALEF et ses collaborateurs (1966) par l'emploi d'un compteur dimensionnel de particules. Nous avons combiné deux méthodes pour évaluer quantitativement les phases organique et inorganique du seston de l'estuaire d'Auray. D'une part, les mesures volumétriques de chaque échantillon donnent une appréciation générale du seston. La sédimentation naturelle en éprouvette graduée, jusqu'à l'obtention d'un niveau constant (environ 36 heures), a été préférée à la centrifugation qui altère certains organismes, rendant leur examen ultérieur difficile comme l'ont démontré les essais effectués par VOISIN (1931-1932). Les phases organique et inorganique ont été, d'autre part, évaluées pondéralement. L'échantillon est desséché

à 100°, soumis à une première pesée, puis calciné au rouge sombre suivant une technique de base employée pour les sédiments (BRAJNIKOV, FRANCIS-BŒUF et ROMANOVSKY, 1943); après refroidissement à l'abri de l'humidité, il est pesé à nouveau. Le matériel organique figuré de l'échantillon est donné par la différence entre ces deux pesées. Cette technique, insuffisamment restrictive, permet d'évaluer la totalité de la matière organique morte ou vivante en suspension dans l'eau et apporte de précieux renseignements sur la productivité des eaux (LAGARDE, 1968).

La marge d'erreur peut être augmentée quand les particules inorganiques sont abondantes; en effet, certaines pertes de poids peuvent être dues à la décomposition des carbonates et des sulfures pendant la calcination (BRAJNIKOV, FRANCIS-BŒUF et ROMANOVSKY, 1943); cependant, nous pensons que cette erreur est négligeable pour les échantillons de seston, en raison même du poids total insignifiant des particules minérales, si l'on considère les quantités traitées dans la technique des auteurs précités.

#### a) Estimation volumétrique du seston.

Les volumes de seston varient dans des limites assez larges en aval; les valeurs extrêmes pour sept années d'observations sont de 0,6 et 40 ml. alors qu'en amont elles ne sont que de 0,3 et 25,1 ml. Nous avons également constaté une grande variabilité mensuelle dans les résultats: ainsi, pour janvier, les volumes vont de 1,9 à 4,4 cm<sup>3</sup> en aval et de 0,5 à 1,4 cm<sup>3</sup> en amont; en juin, de 2,1 à 40 cm<sup>3</sup> en aval et de 2,0 à 8 cm<sup>3</sup> en amont. Les variations du seston peuvent aussi différer beaucoup d'une année à l'autre (fig. 21); aussi, pour pallier en partie les difficultés d'interprétation de résultats assez hétérogènes, nous traitons l'ensemble sur les moyennes générales de sept années.

La figure 21 met en évidence l'évolution annuelle du seston et la différence entre l'amont et l'aval. Les volumes inférieurs à 3 ml en hiver, au Vezy, augmentent progressivement jusqu'au mois de juin où a lieu un premier maximum qui culmine à 10,4 ml. En juillet-août, les valeurs, voisines de 4 ml, sont relativement faibles et précèdent un second pic en septembre, moins fort que celui de juin: 7 ml. A partir d'octobre, la diminution est constante jusqu'à l'hiver. Au Plessis, bien qu'une première pointe soit observée en mai, le maximum principal se situe en juillet. De là, les valeurs régressent jusqu'en octobre, le palier observé à ce moment correspond vrai-

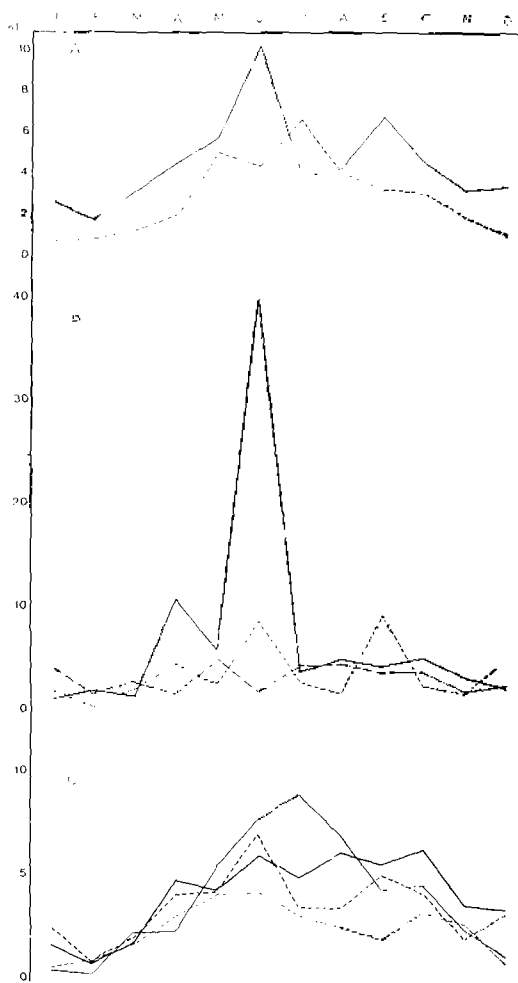


FIG. 21. — A — Variations moyennes des volumes de seston au Vezy (trait plein), au Plessis (tireté). B — Variations des volumes de seston au Vezy, en 1966 (trait plein), 1967 (point-tiret), 1968 (tireté). C — Variations des volumes de plancton pêché au filet n° 130 (trait plein), au filet n° 200 (tireté), au Vezy (trait gras), au Plessis (trait maigre).

semblablement au second cycle maximum de l'aval (fig. 21). Le cycle des variations n'est pas le même entre l'amont et l'aval: la courbe, nettement bimodale en aval, est unimodale en amont; le pic de mai étant considéré comme peu significatif, les différences sont quantitatives et temporelles. Les valeurs, constamment plus faibles au Plessis, accusent un retard d'environ un mois sur l'aval.



Chaque fraction du seston a une composition assez hétérogène. La fraction vivante ou plancton reçoit fréquemment des apports d'origines diverses, notamment marine, comprenant une foule d'organismes benthiques tels que diatomées, phytoflagellés, copépodes foraminifères, jeunes pélecypodes et gastéropodes. La microflore de diatomées benthiques, que nous appellerons le « phytobenthos », est si permanente dans les couches d'eaux superficielles que nous la considérons, dans le cas présent, comme partie intégrante du phytoplancton. Par contre, la présence des animaux : copépodes, foraminifères et autres formes, nous semble purement accidentelle. Des apports d'origine terrestre et fluviale peuvent s'introduire dans le milieu marin par l'action de différents éléments vectoriels : vents, cours d'eau. Cependant, la plupart dépérissent rapidement et viennent s'ajouter à la fraction détritique. Toutefois, certains micro-organismes, dont des diatomées, des eugléniens et des flagellés, peuvent subsister quelque temps, quand les conditions sont réunies pour rendre le milieu saumâtre, surtout en amont. Toujours dans cet ordre d'idée, on peut noter le cas de quelques insectes qui pondent leurs œufs dans l'eau, dans les baies et anses bien abritées et dont le développement larvaire se fait aux dépens des micro-organismes marins.

Les algues épaves ou débris d'algues, sont les éléments les plus importants et les plus spectaculaires de la fraction organique non vivante ; dans certains secteurs, des zostères peuvent être récoltées en abondance ; ailleurs, ce sont des débris de végétaux terrestres. Les détritiques d'origine animale sont remarquables, par exemple sous forme de cadavres d'insectes ou de déchets planctoniques. Cette partie, encore appelée tripton, n'est pas sans intérêt pour l'alimentation des mollusques, en particulier des espèces comestibles : huîtres, moules (BOJE, 1964).

La fraction inorganique qui revêt de l'importance dans certaines circonstances bien particulières est, comme les précédentes, composée d'éléments divers. Ceux-ci comprennent, d'abord le matériel particulaire issu du milieu marin lui-même : vase, sable (grains de quartz, micas), ensuite, les particules biogènes : spicules, tests de diatomées et de foraminifères, loricas ; les poussières terrigènes dues à l'action éolienne et, enfin, les minéraux et argiles drainés par le ruissellement.

#### **Facteurs de variation du volume sestonique.**

Parmi les très nombreux facteurs qui ont une influence sur le volume sestonique, les plus importants sont la production phytoplanctonique et les courants de marée.

Des examens répétés ont montré que les forts volumes de mai-juin et de septembre-octobre étaient principalement le fait de la production phytoplanctonique au Vezy. Le zooplancton contribue lui aussi à maintenir des volumes élevés, surtout en automne dans l'ensemble de l'estuaire et, durant l'été, au Plessis (fig. 21). Une bonne corrélation positive entre le volume du seston et la production phytoplanctonique a été trouvée pour différentes séries d'échantillons. D'après ces données, les coefficients de corrélation mesurés sont restés entre + 0,67 et + 0,99, selon les cas. Les paramètres des séries d'échantillons extrêmes sont les suivants, respectivement pour les séries I (au milieu) et II (à droite) :

$\bar{x}$	6,66	7,16
$\sigma x$	7,63	4,80
$\bar{y}$	20,327	19,387
$\sigma y$	29.386,61	22.709,90
P	222.065,86	73.307,47
r	+ 0,99	+ 0,67

Les courants de marée, qui semblent régir en partie la distribution du plancton dans l'estuaire, influent fortement sur la composition générale du seston.

Nous avons déjà remarqué qu'ils étaient souvent la cause d'accumulation d'organismes planctoniques et de particules diverses en certains points de la rivière et que ces concentrations d'éléments en suspension dans l'eau se propageaient de l'aval vers l'amont (PAULMIER, 1965-1971). Ces mêmes études ont également permis de mettre en évidence le rôle joué par ces courants dans la remise en suspension des éléments de fond, organiques ou inorganiques ; il a été observé que l'abondance de ceux-ci était directement proportionnelle à la force du courant. Dans le même ordre d'idée, les volumes moyens, mesurés aux stations du Vezy, de Bascatique et du Plessis,

sont supérieurs pendant les périodes de vives-eaux. En effet, au Vezy, à Bascatique et au Plessis, on relève les volumes suivants : pour la période de mortes-eaux, respectivement 4,72, 2,62 et 3,28 ; pour la période de vives-eaux 6,96, 3,94 et 5,33.

Les mesures effectuées à un moment statique de la marée, c'est-à-dire à l'étale de pleine mer, montrent que les volumes de seston sont décroissants de l'aval vers l'amont, la moyenne établie sur 3 années (1964-1965-1966) donne un volume en  $\text{cm}^3$  de 5,20 au Vezy, 3,51 à Bascatique et 2,72 au Plessis. Ce fait s'explique, d'une part, par la position géographique des stations, d'autre part, par les qualités physico-chimiques de l'eau sur chacune d'entre elles. La nature même du matériel particulaire en suspension n'est pas à négliger. La station du Vezy, située à proximité du goulet de Port-Navalo et près de l'entrée du golfe du Morbihan, est dans une zone éminemment exposée aux turbulences dues aux courants. Les eaux, en s'engouffrant dans les différentes passes, arrachent au substrat qu'elles balaient de nombreux débris organiques et minéraux qui se diluent dans la masse d'eau, ou des algues épaves, entières ou morcelées, qui flottent en amas compacts. En conséquence, le stock de matières en suspension peut être très dense et composé d'éléments de grandes dimensions. Les stations de Bascatique et surtout du Plessis, sont moins soumises à la force des courants et, comme elles ne sont situées ni dans les zones trop étroites, ni dans le voisinage de chenaux d'échange entre deux bassins, l'écoulement de leurs eaux, dans un sens ou dans l'autre, se fait plus calmement. Toutefois, une augmentation notable du seston peut être observée en amont quand, en hiver et au printemps, l'opposition des eaux douces au courant remontant, se fait sentir et provoque une turbulence sur toute l'épaisseur d'eau.

Les masses d'eau beaucoup plus importantes et aussi de densité généralement plus élevée au Vezy qu'à Bascatique et surtout qu'au Plessis, sont des facteurs qui retardent la décantation des particules et contribuent à maintenir plus longtemps en suspension les divers éléments sestoniques. Dans ces conditions, à un moment donné, ici l'étale de pleine mer, les volumes de seston sont plus grands en aval et diminuent graduellement vers l'amont. La nature des divers éléments du seston est un facteur important des variations du volume. Bien que la sédimentation soit retardée en aval, les composants sestoniques sont souvent de dimensions assez grandes et ont tendance à décanter rapidement dès que l'agitation cesse. Cependant, des débris d'algues, des exuvies, certains minéraux, tels les micas, peuvent persister quelque temps dans les couches superficielles. Par contre, en amont, la turbidité est principalement causée par les limons et argiles apportés par les eaux douces. Ces substances minérales, qui se présentent sous forme de particules très ténues ou de micelles colloïdales, demeurent très longtemps en suspension. Bien que très nombreuses, elles n'influent que très faiblement sur le volume de seston pour les prélèvements effectués au filet, une grande partie de ce matériel micro-particulaire s'échappant par les mailles et n'étant, de ce fait, pas comptabilisé. Pour remédier à cet inconvénient, ces prélèvements ont été doublés par des prises ponctuelles à la bouteille dont les résultats seront discutés plus loin.

D'autres facteurs interviennent épisodiquement et localement. Les vents peuvent modifier momentanément la composition du seston, particulièrement dans les secteurs exposés à leur action (clapot) et où la hauteur d'eau n'est pas trop élevée. Dans ces endroits, les eaux peuvent être très riches en éléments benthiques et des diatomées filamenteuses, habituellement fixées au substrat, sont alors trouvées en très grande quantité : *Navicula (Schizonema) ramosissima*, *Melosira borreii*.

La dégradation des algues pluricellulaires n'est pas non plus sans jouer un rôle dans l'augmentation du volume sestonique. Ce dépérissement des algues (entéromorphes, ulves) survient pendant les mois chauds, et leurs frondes, partiellement ou totalement dépigmentées, flottent, parfois en quantité énorme, au gré des courants dans lesquels elles se rassemblent.

Enfin les travaux ostréicoles peuvent avoir des répercussions sur le seston, mais ils sont toujours très limités dans le temps et l'espace. C'est le cas lorsque, au printemps, les ostréiculteurs travaillent leurs parcs (hersage, riboulage), tous ces travaux se faisant à pleine mer.

Pour conclure, différentes causes, en particulier la production planctonique, les vents et, surtout, les courants de marée, dont l'intervention dans la distribution des larves d'huîtres en rivière d'Auray (MARTEIL, 1960) et des bactéries (MAZIÈRES, 1963) a déjà fait l'objet d'études, sont les facteurs essentiels des variations volumétriques du seston. Ces variations se traduisent par une augmentation de volume due, soit aux poussées, phyto ou zooplanctoniques, soit à l'agitation du milieu par les vents ou les courants de marée, qui entretiennent un matériel particulaire en suspension

plus important au moment des vives-eaux que des mortes-eaux (VOISIN, 1932), en aval qu'en amont, et aux périodes de vitesse maximale des courants de flot et de jusant.

#### **b) Evaluation pondérale du seston.**

Ces analyses apportent un complément d'information à l'évaluation volumétrique et permettent de séparer les fractions organiques et minérales, au moins approximativement, car les organismes planctoniques (végétaux et animaux), laissent après calcination un poids de cendres relativement important (tests de diatomées notamment) qui ne peuvent être dissociés, par cette méthode, des minéraux d'origine non planctonique. D'autre part, d'après les poids secs, on peut estimer la biomasse et en suivre les variations (DEVEZE, 1959). L'échantillonnage a été pratiqué à l'aide de la bouteille à prélèvements et des filets standards n° 200 et n° 130. Ces deux filets sont plus ou moins sélectifs, le n° 200 collectant principalement le phytoplancton et le n° 130 le zooplancton ; de cette façon, on peut espérer suivre l'évolution des deux types de planctons l'un par rapport à l'autre et dégager l'importance du broutage par le zooplancton.

Les mesures effectuées de janvier 1967 à décembre 1970 sur des échantillons recueillis au filet n° 200, nous donnent la possibilité de différencier plusieurs types d'évolution. Naturellement, les mêmes facteurs qui agissent sur les variations volumétriques, interviennent sur le poids du seston. Mais, dans le cas présent, les données correspondent toutes à un même moment de marée : l'étalement de pleine mer. Aussi, peut-on faire abstraction de certaines modifications dues au courants de marée. Dans ce contexte, deux faits constants se produisent par cycles annuels : un maximum en été et un autre à la fin de l'automne, généralement moins accusé. En 1967, ce schéma est parfaitement réalisé en aval, bien qu'une petite pointe soit observée aussi en mai. L'année suivante se caractérise par une courbe en dents de scie avec quatre pics, en mars, juin, septembre et décembre. Les deux maximums estival et automnal sont nettement individualisés. La situation est encore différente en 1969 avec un été marqué par deux pointes et un maximum automnal faible ; en revanche, celui-ci est très accentué en 1970, alors que le pic estival, décelable en juin, est assez peu prononcé.

L'évolution des poids secs de matières organiques ou de perte au feu offre des caractéristiques à peu près similaires ; toutefois, certaines pointes sont atténuées, d'autres disparaissent totalement. Dans ces cas, il s'agissait probablement d'augmentation causée plus par des débris inorganiques que par le tripton ou le plancton. En janvier 1967, le pourcentage des matières organiques n'est que de 33,5 % ; en mai de la même année, de 30,8 % ; en mars 1968 de 27,3 % ; en juin 1968, de 35,6 % ; en août 1969, de 33,9 % et en octobre 1970, de 25,7 %. Cela confirme les données de BOJE (1965) qui trouve, pour la fraction inorganique du seston, des pourcentages toujours plus élevés au printemps-été et en automne (fig. 22).

L'évolution des poids secs totaux obtenus à partir des échantillons récoltés au filet n° 130 présente une certaine homologie avec la précédente, à savoir : observation des deux pics estival et automnal pour chaque année, courbe plus irrégulière en 1968, maximum automnal faible en 1969 et élevé l'année suivante. Cependant, la constatation essentielle est le décalage observé entre les deux courbes, remarquable en 1967, 1968 et 1970. Ce décalage est approximativement d'un mois. L'évolution des deux courbes est parallèle. Les poids des matières organiques corroborent ces observations (fig. 22). Nous avons là l'illustration du broutage des végétaux, vivants ou détritiques, par le zooplancton et l'on voit que les productions végétale et animale sont liées par une relation inverse. Cela résume trois types de cycles saisonniers des communautés planctoniques : un cycle où la biomasse phytoplanctonique et la biomasse zooplanctonique ne sont pas équilibrées, le maximum phytoplanctonique précédant le maximum zooplanctonique, comme en 1967 et 1968 ; un cycle où l'équilibre n'est pas réalisé mais où les maximums des deux biomasses sont simultanés, comme en 1969 ; enfin, un cycle où la production phytoplanctonique et le broutage sont en état d'équilibre, comme en 1970. La biomasse phytoplanctonique est inférieure à la biomasse zooplanctonique et ses fluctuations sont faibles, signe d'une meilleure utilisation du phytoplancton par les animaux (HEINRICH, 1960-1961 ; PERES et DEVEZE, 1963).

En amont, on retrouve le même type d'évolution qu'en aval. Classique dans sa forme, il ne l'est pas dans ses proportions. Si l'on admet, logiquement, que les poids obtenus à partir des pêches planctoniques au filet n° 200, sont représentatifs de la production phytoplanctonique, il

apparaît que celle-ci est plus forte en aval qu'en amont. La comparaison entre les courbes des poids de plancton recueillis au filet n° 130 montre, au contraire, une biomasse animale supérieure en amont. Le rapport phytoplancton-zooplancton indique donc un état d'équilibre d'après l'un des cycles décrits précédemment, où l'utilisation du phytoplancton par les animaux est meilleure. A l'examen, les organismes zooplanctoniques se sont révélés être des jeunes stades d'organismes

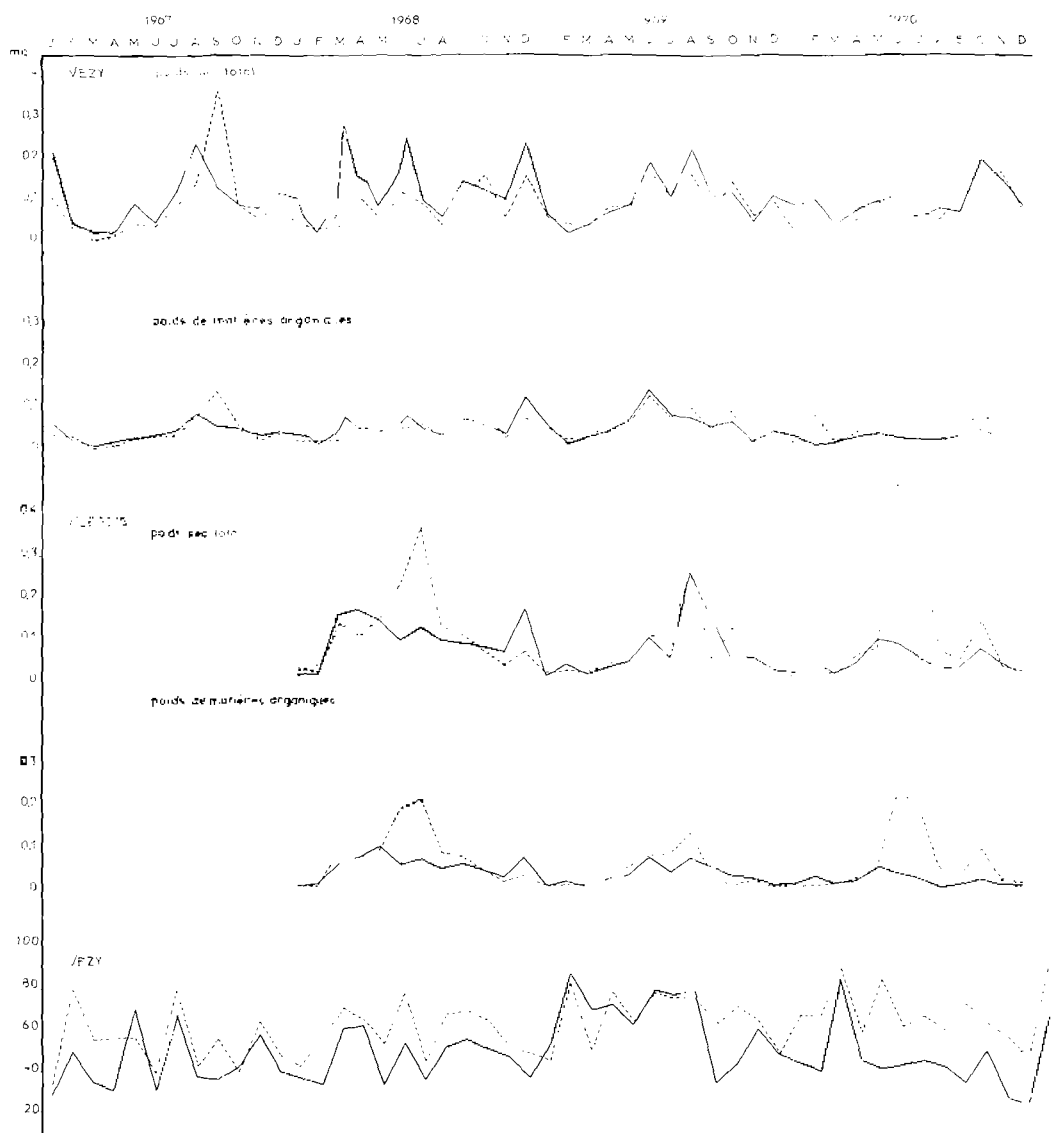


FIG. 22. — Variations du poids sec total et du poids de matières organiques des échantillons de plancton pêchés au filet n° 200 (trait plein) et au filet n° 130 (tireté). Variations du pourcentage de matières organiques au Vézy, filet n° 200 (trait plein), filet n° 130 (tireté).

méroplanctoniques et holoplanctoniques ; les fortes poussées estivales, en particulier, sont généralement provoquées par l'apparition massive de copépodites, de nauplii de copépodes et de cirripèdes, de véligères, de gastéropodes et d'huîtres. La raison de cette arrivée soudaine et importante de stades larvaires herbivores, entraînant une forte consommation du phytoplancton, peut être recherchée à la fois dans l'augmentation plus précoce de la température en amont et dans la densité de la macrofaune benthique en regard du volume d'eau plus restreint dans

cette partie de l'estuaire. La meilleure production phytoplanctonique de l'aval ne serait donc qu'apparente.

Pour compléter ces résultats, nous avons exécuté les mêmes opérations sur des quantités d'eau connues (1 à 2 l), filtrées sur membrane millipore de 0,45  $\mu$  de diamètre de pores et qui, du fait de la turbidité très grande de certains secteurs, se réduisaient le plus souvent à un litre ou un demi-litre. L'ensemble des analyses effectuées sur ces échantillons : poids sec total, poids de matières organiques et pourcentage de matières organiques, apporte peu d'informations nouvelles en raison des interruptions de juillet-août (fig. 23). Les valeurs pour la perte au feu sont comprises entre 16,15 mg et 3,27 mg/litre. On notera que les maximums du printemps et de l'automne sont assez bien marqués et que les pourcentages de particules inorganiques, fréquemment plus élevés en amont sont dus aux apports fluviaux (BLANC, LEVEAU et SZEKIELDA, 1969).

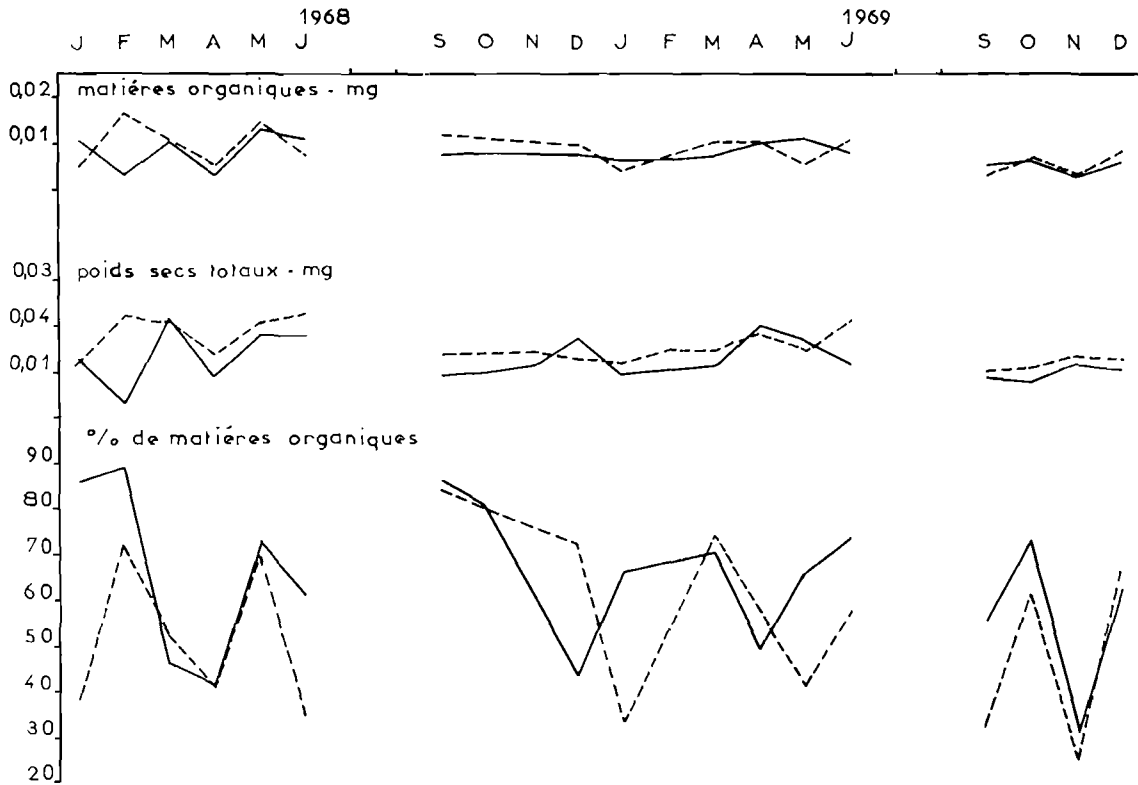


FIG. 23. — Variations saisonnières des matières organiques du seston, des poids secs totaux et des pourcentages de matières organiques dans 1 litre d'eau de mer, au Vézy (trait plein), au Plessis (tireté).

En conclusion, on peut considérer que les volumes et les poids de seston, ainsi que les teneurs en matières organiques, donnent une image assez fidèle de la quantité et de la qualité des particules présentes à un moment donné dans l'eau de mer. De nombreux facteurs, qui dépendent souvent de plusieurs éléments, interviennent sur la composition et la distribution du seston : courants de marée, apports fluviaux, hauteur d'eau (HAGMEIER, 1964), les vents et, naturellement, le plancton. Une bonne corrélation a été trouvée entre les volumes et la production phytoplanctonique ; les poids secs totaux, les poids de matières organiques d'une part, la production phytoplanctonique et la production zooplanctonique d'autre part, sont en corrélation positive, puisque nous avons pu établir pour les relations poids sec total-phytoplancton et poids de matières organiques-phytoplancton, des coefficients de corrélation respectivement de  $r = + 0,92$  et  $+ 0,86$ , et, pour les relations poids sec total-zooplancton et poids de matières organiques-

zooplancton, des coefficients de corrélation  $r = + 0,89$  et  $+ 0,78$ . Ces paramètres, les volumes de plancton des récoltes aux filets n° 200 et n° 130, et les poids secs de matières organiques peuvent être aisément utilisés pour définir la biomasse phytoplanctonique saisonnière et la biomasse zooplanctonique d'un secteur donné.

## 2° *Le plancton.*

### a) *Numération des cellules.*

Nous avons montré que la corrélation était très bonne entre le volume, le poids sec total, le poids de matières organiques du seston et l'abondance du phytoplancton. Aussi, est-il logique de penser que le cycle du phytoplancton se calque sur celui du volume ou des poids. En fait, nous allons voir que la correspondance entre ces différents paramètres ne se vérifie pas toujours. De nombreux facteurs, en influençant la composition du seston, ont des répercussions sur les volumes

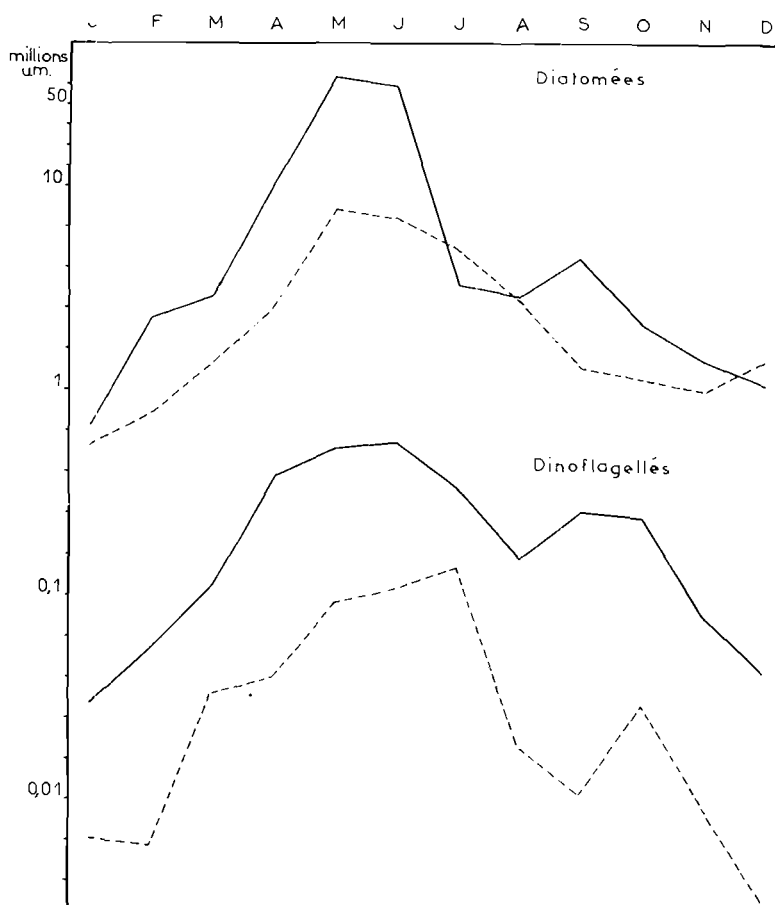


FIG. 24. — Variations saisonnières des nombres moyens de diatomées (unités morphologiques) et de dinoflagellés (unités biologiques) au Vézzy (trait plein), au Plessis (tireté) ; coordonnées semi-logarithmiques.

et le poids. D'autres facteurs viennent s'ajouter à ces derniers pour accentuer parfois les divergences entre les cycles du seston et du phytoplancton, bien que celui-ci reste dans l'ensemble l'élément principal de variation du seston. Par exemple, certaines diatomées de petite taille peuvent se trouver en très grande quantité sans pour cela occuper un volume plus important que des diatomées de grande taille trouvées en nombre plus restreint. Néanmoins, comme pour

les volumes ou les poids, deux périodes productives principales sont observées, au printemps et en automne, et se répètent pratiquement chaque année.

Les fluctuations numériques des cellules phytoplanctoniques présentent de nombreuses particularités qui ne semblent obéir à aucune loi bien déterminée, mais sont plutôt le fait de conditions hydrodynamiques différentes d'une année à l'autre. Nous avons pu construire une courbe-type générale de production phytoplanctonique totale, d'après les dénombrements effectués sur les échantillons de plancton de 1964 à 1970 (fig. 24). Les comparaisons entre les deux courbes de distribution du phytoplancton au Vezy et au Plessis, mettent en évidence une différence fondamentale entre ces deux stations. En aval, la courbe est du type bimodal, les deux maxima se situant l'un en mai, l'autre en septembre. Cette représentation est conforme à la distribution classique du phytoplancton dans les mers tempérées. En amont, la courbe est unimodale avec un maximum en mai-juin. Plusieurs autres constatations s'imposent ; on vérifie, d'une part, que l'abondance des végétaux unicellulaires est apparemment plus grande en aval ; d'autre part, en comparant les deux courbes-types de distribution des diatomées et des dinoflagellés, on voit que la production de ces derniers demeure toujours nettement inférieure à celle des diatomées (fig. 24), dont le cycle présente une certaine identité avec la courbe-type générale.

*Les diatomées.* Il convient de dire que, dans le détail, la distribution phytoplanctonique apparaît rarement aussi régulière.

Ainsi, considérant la production de diatomées, on remarque que si, en 1964 et 1970, voire 1966, les deux phases principales, printanière et automnale, sont bien individualisées, il n'en est pas de même en 1967, 1969 et surtout 1965 où le cycle des diatomées est fait d'alternances de périodes riches et pauvres assez rapprochées les unes des autres (fig. 25).

La poussée printanière généralement la plus importante, est fréquemment précédée d'une floraison hivernale en février, ou pré-printanière en avril. En 1965, la première efflorescence, qui a lieu en février, est beaucoup plus accentuée en aval où le 26 février on dénombre 23.171.000 cellules, que dans le reste de l'estuaire, à Bascatique et au Plessis. Une première floraison se déclenche également en février 1967, au Vezy seulement. Une poussée pré-printanière d'avril, se produit en 1965-1966-1968 et 1969. Il s'agit parfois de la floraison principale comme en 1966 et 1969. Au Plessis, cette poussée pré-printanière n'est observée qu'en 1968 et en 1970. Nous avons ainsi :

	Vezy	Bascatique	Plessis
février 1965	23 171 000	3 169 000	5 869 000
avril 1966	42 114 000		1 552 000
février 1967	4 318 000		629 000
avril 1968	6 793 000		5 709 000
avril 1969	3 248 000		355 000
avril 1970			6 061 000

La floraison printanière, qui n'est parfois que le prolongement de la poussée pré-printanière et qui, au mois de mai, est en plein essor, est l'un des événements majeurs du cycle des diatomées. Elle est provoquée par le développement prodigieux de quelques espèces (paucispécifique), parfois d'une seule (monospécifique). Son importance est assez inégale d'une année à l'autre, cependant elle a été très forte jusqu'en 1968. Elle est sujette aussi à de grandes variations à l'intérieur même de la rivière. Les résultats des numérations sont respectivement :

au Vezy, pour les années 1964 à 1970 inclus : 29 794 000, 107 247 000, 58 918 000, 51 828 000, 130 262 000, 3 248 000 et 4 922 000 ;

à Bascatique : 75 386 000 en 1964 et 47 950 000 en 1966 ;

au Plessis : 10 354 000 en 1964, 12 465 000 en 1966, 24 457 000 en 1967, 32 489 000 en 1968, 2 497 000 en 1969 et 6 061 000 en 1970.

Une période de déplétion succède généralement au maximum printanier. Cette phase est plus ou moins longue et peut être entrecoupée de petites floraisons de faible portée, visibles en 1964 et 1965 dans toute la rivière, et en 1967 et 1969 au Vezy seulement. L'évolution des bacillariales pendant cette période estivale n'est pas la même en aval et en amont. La diminution

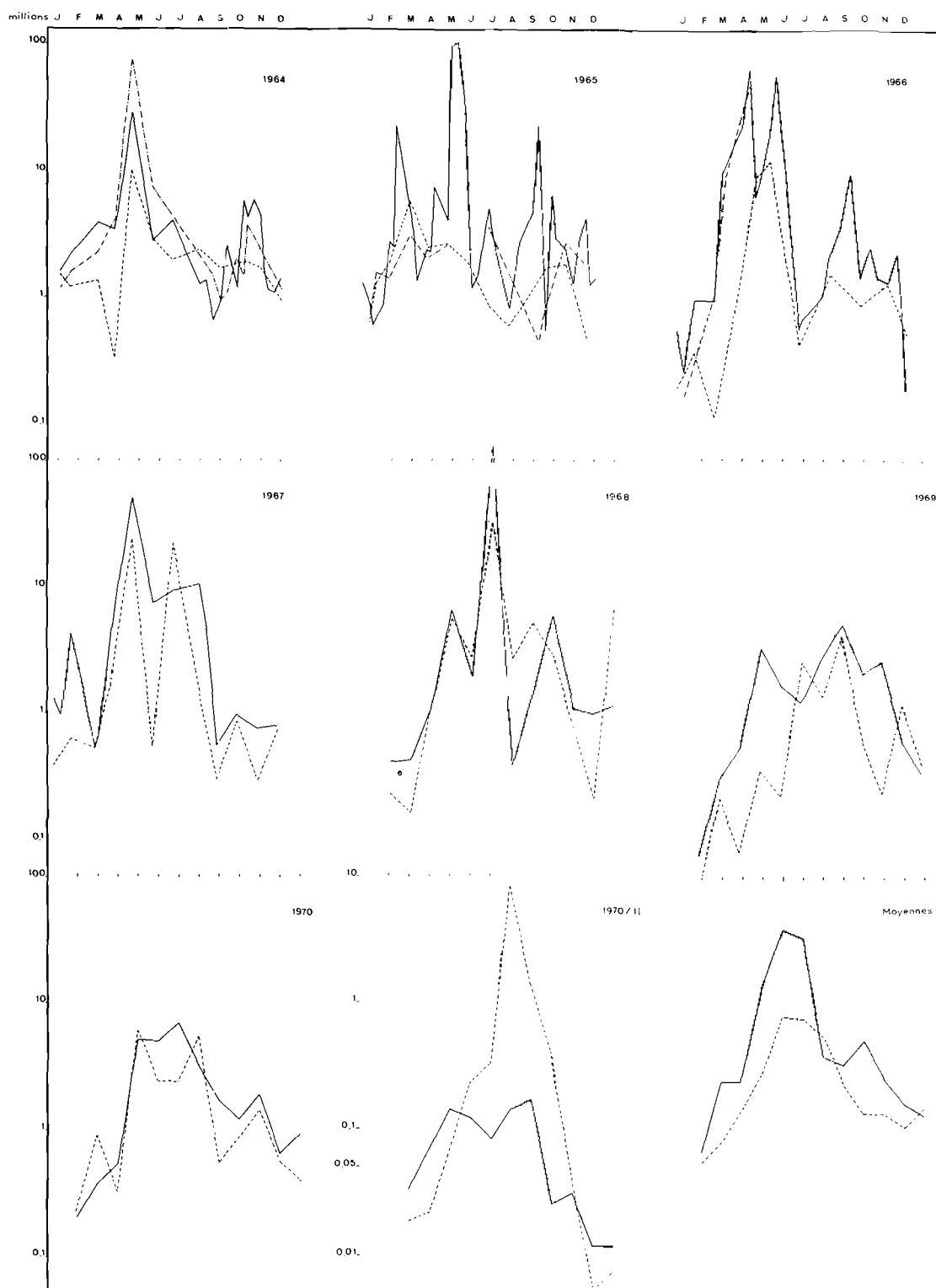


Fig. 25. — Production phytoplanktonique, nombre d'unités morphologiques par mois et par trait de pêche (plus prises ponctuelles en 1970) au Vézzy (trait plein), à Bascatique (point-tiré), au Plessis (tireté); coordonnées semi-logarithmiques.



de leur nombre est relativement moins rapide et plus tardive au Plessis. D'importantes efflorescences, qui conditionnent la phase suivante, peuvent se développer en juillet ou en août

L'intense développement automnal (septembre-octobre) des diatomées est le second événement marquant de leur cycle. Sans toutefois approcher quantitativement celui du printemps ; il n'en est pas moins caractéristique. Il se détache avec netteté de 1964 à 1966, en 1968 et en 1970, plus particulièrement au Vezy où il apparaît très bien sur la courbe-type (fig. 24). Il est souvent effacé au Plessis, et cela est peut-être dû au prolongement végétatif des diatomées dans le courant de l'été.

Le maximum automnal est suivi d'une nouvelle phase de pauvreté en diatomées qui se poursuit durant l'hiver.

*Les dinoflagellés.* La distribution des dinoflagellés présente deux maxima aussi bien en amont qu'en aval. Ces maxima sont légèrement décalés par rapport à ceux des diatomées. Un décalage spatial existe également entre le Vezy et le Plessis, où leur développement optimal survient plus tardivement : juillet contre juin, et octobre au lieu de septembre (fig. 24). Le cycle des dinoflagellés est donc plus estival que celui des diatomées, bien que de fortes diminutions puissent être observées en août et en juillet. Le nombre des dinoflagellés est constamment inférieur à celui des diatomées au Plessis et à Bascatique. Il lui est rarement supérieur en aval puisque l'on a dans ce cas :

le 3-9-1964 :	1.127.000	dinoflagellés,	673.000	diatomées.
le 6-8-1965 :	1.260.000	»	839.000	»
le 4-10-1965 :	627.000	»	555.000	»

Ces données se vérifient par le simple rapport du nombre de cellules de diatomées et de dinoflagellés dans un échantillon de plancton. Si les limites extrêmes vont de 0,5 à l'infini, la plupart des valeurs se situent entre 12,4 et 259,1, ce qui laisse une importante marge de variabilité. De fortes poussées de dinoflagellés, très localisées dans le temps et l'espace, peuvent se développer, notamment en juin et en septembre. Dans ses grandes lignes, le cycle évolutif du phytoplancton total, des diatomées et des dinoflagellés, concorde avec les observations relatives par différents chercheurs (1) ; notamment les deux maxima printanier et automnal des diatomées, le maximum estival des dinoflagellés peuvent être considérés comme le déroulement normal et classique du cycle phytoplanctonique dans nos régions tempérées. Le cycle a un seul maximum du Plessis, de même que les poussées hivernales et pré-printanières, voire estivales, d'aval ou d'amont, sont des caractéristiques assez particulières qui dénotent probablement des conditions hydrologiques différentes ou nouvelles suivant les cas. Ces situations ne sont pas sans rappeler celles décrites sur la côte nord de Bretagne (PAULMIER, 1969), du Finistère sud (PAULMIER, 1971) ou en Méditerranée par DEVEZE (1959), TRAVERS (1962) et PUCHER-PETKOVIC (1966).

Comme nous l'avons déjà dit, cette méthode de numération a l'inconvénient de n'être point quantitative et les résultats obtenus n'ont aucune signification en valeur absolue. L'appréciation, même approchée, de la productivité d'une masse d'eau quelconque, basée sur l'abondance et la constance du plancton récolté au filet est rendue très délicate. A la suite de LEFEVRE (1960), nous considérons les variations quantitatives du plancton comme l'indication d'un phénomène biologique en relation avec les variations physico-chimiques du milieu.

Les analyses quantitatives effectuées sur des échantillons d'eau de volume bien déterminé, pallient en partie à cet inconvénient. En 1970, nous avons employé la technique de numération, à la fois sur les prélèvements faits au filet et ceux résultant de la filtration d'un volume d'eau connu (1 à 2 litres), en ramenant, pour cette dernière méthode, les résultats au litre. On constate immédiatement qu'il n'existe aucun parallèle ni aucune proportion entre les résultats de ces deux méthodes (fig. 25). L'image de l'évolution du phytoplancton aux deux stations, est différente. On remarque que le phytoplancton croît jusqu'en avril au Vezy, phénomène mis en évidence par les deux techniques, qui font également apparaître deux poussées principales. Mais, alors que, pour les pêches au filet, l'un des maximums se situe en juin et l'autre en octobre, beaucoup moins fort, pour les échantillons filtrés, le premier maximum se voit en avril et le second, légèrement plus

(1) JOHNSTONE, SCOTT et CHADWICK (1934), GRAN et BRAARUD (1935), HARVEY, COOPER, LEBOUR et RUSSEL (1935), CORLETT (1953), LUBET (1955), HOLMES (1956), PERES et DEVEZE (1963).

fort, en août, avec respectivement 142.000 et 142.200 cellules/litre. La discordance est encore plus accusée au Plessis, où les résultats sur échantillons filtrés nous donnent un maximum unique, très important, en août, avec 8.466.000 cell./l, tandis que pour les pêches au filet nous avons deux maximums en avril et en juillet, le plus haut ne dépassant qu'à peine 6.000 000 de cellules (fig. 25). Pour ces raisons, et pour celles exposées dans un paragraphe précédent, on voit l'intérêt qu'il peut y avoir à employer simultanément ces deux méthodes d'analyse.

**b) Dosage des pigments planctoniques.**

Comme l'a souligné TRAVERS (1962), l'estimation numérique des cellules du phytoplancton, du fait de la grande variabilité de leur taille, ne peut suffire à le caractériser quantitativement,

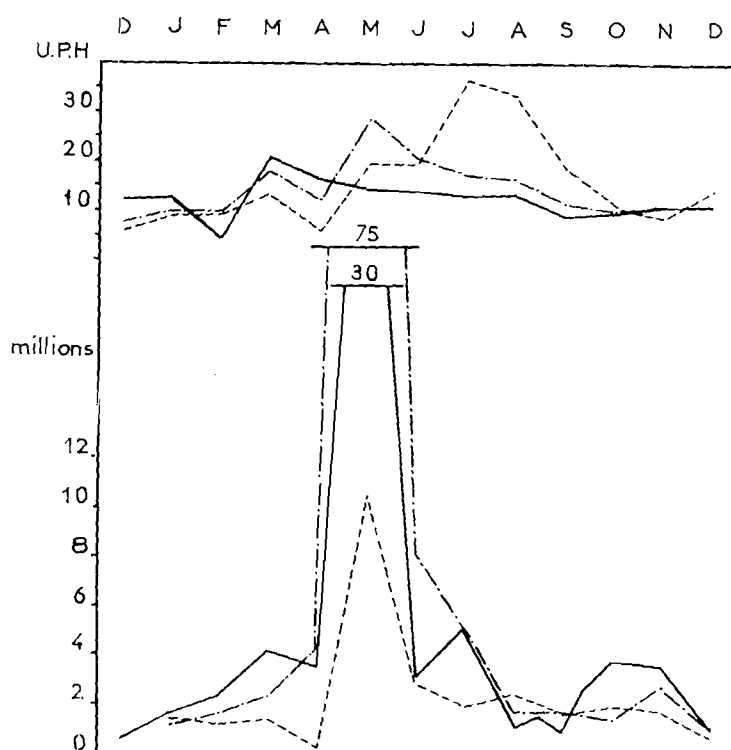


FIG. 26. — Distribution simultanée des pigments (en U.P.H.) et du phytoplancton total (en milliers d'unités morphologiques), de décembre 1963 à décembre 1964 au Vézzy (trait plein), à Bascatique (point-tiret), au Plessis (tireté).

pas plus que les mesures de volume ou de poids secs ne peuvent le faire. Aussi, l'utilisation simultanée de plusieurs méthodes est-elle nécessaire pour approcher autant que possible de l'évaluation quantitative réelle d'un échantillon. C'est pour cette raison que nous avons complété nos données numériques par des dosages du contenu pigmentaire des particules planctoniques. Pour ce faire, plusieurs techniques ont été élaborées et proposées aux chercheurs.

**Essai avec la méthode de Harvey.**

Au préalable une étude sur les pigments planctoniques a été menée par la méthode de HARVEY (1934). Rappelons brièvement cette méthode :

la teneur en phytoplancton d'un volume d'eau déterminé, peut être estimée par le pigment jaune-vert des plantes, résultant de la filtration de l'eau sur membrane filtrante (Coli 5 ou millipore) et extrait dans l'acétone à 80 %. La solution est ensuite comparée à une gamme d'unités arbitraires (unités HARVEY : U.P.H.), pouvant être de la chlorophylline (VAN MEEL.

1960-65) ou une solution à base de sulfate de nickel et de chromate de potassium (HARVEY, 1934) ;  $1 \text{ cm}^3 = 10 \text{ U.P.H.}$  Par les équivalences, les U.P.H. peuvent se convertir en  $\mu\text{gr}$  de chlorophylle :  $1 \text{ U.P.H.} = 0,88 \pm 0,01 \mu\text{gr chlor.}$

La figure 26 met en rapport l'évolution numérique des cellules phytoplanctoniques et l'évolution des pigments en U.P.H. aux trois stations du Vezy, de Bascatique et du Plessis. La constatation qui s'impose aussitôt, est que les deux maxima principaux (pigments et phytoplancton) ne concordent pas. Au Vezy, les valeurs des pigments en hiver sont voisines de  $10 \text{ U.P.H.}$  ( $8,8 \mu\text{gr}$ ) par litre. Au mois de mars, elles passent à  $21 \text{ U.P.H.}$  ( $12,5 \mu\text{gr C/l}$ ). Cette augmentation des pigments est concomitante d'une augmentation du nombre des cellules. Le taux des pigments diminue en avril et reste constant de ce mois jusqu'en août. Dans le même temps, les cellules phytoplanctoniques ne cessent d'augmenter pour atteindre un maximum très important en mai, qui n'est traduit par aucune variation notable des pigments. Par contre, à Bascatique et au Plessis, les courbes offrent un parallélisme en relation avec le développement du phytoplancton. Au Plessis, les pigments ne cessent de croître jusqu'en juillet-août, où des concentrations supérieures à  $35 \text{ U.P.H.}$  ( $30,8 \mu\text{gr}$ ) et  $33 \text{ U.P.H.}$  ( $29,0 \mu\text{gr}$ ) sont mesurées. De même, la poussée automnale du phytoplancton ne paraît avoir aucune incidence sur l'évolution des pigments. Il serait hâtif d'en déduire que la plus ou moins grande densité des végétaux planctoniques n'a aucun rôle sur les variations des pigments. Une interférence des substances pigmentaires d'origine fluviale ou détritique peut, dans un cas d'abondance exceptionnelle, masquer les fluctuations dues aux seuls organismes du phytoplancton.

Pour toutes ces raisons, et aussi pour certaines incertitudes dans son application, nous avons abandonné cette technique qui laissait planer un doute sur la validité des résultats et nous avons opté pour la méthode de RICHARDS et THOMPSON (1952). Elle permet d'interpréter plus complètement les informations fournies par l'analyse et, aussi, de suivre l'évolution des populations phytoplanctoniques ; elle donne avec une précision relativement bonne les concentrations de certains pigments. En outre, elle a l'avantage d'être couramment employée à l'heure actuelle : MARGALEF dans de nombreuses études, DUXBURY et YENTSH (1956), DEVEZE (1959), TRAVERS (1962), GRALL et JACQUES (1964), JACQUES (1968), MOREAU (1971).

### **Méthode de Richards et Thompson.**

#### *Description de la méthode.*

Les prélèvements ont été exécutés à la bouteille à renversement (Nansen) ou à l'aide d'une bouteille obstruée par deux bouchons de caoutchouc joints par un élastique, après leur libération au moyen d'un curseur. Ce système emprisonne un cylindre d'eau qui ne subit aucune modification telle que peuvent en provoquer des tourbillons de remplissage (fig. 19).

L'eau ainsi recueillie est filtrée sur membrane du type millipore de  $47 \text{ mm}$  de diamètre et de  $1,2 \mu$  d'ouverture de pore. La quantité d'eau filtrée n'excède presque jamais deux litres et peut être réduite à  $0,5$  litre en raison de la turbidité souvent importante, qui allonge singulièrement le temps de la filtration. Si celle-ci n'est pas immédiate, les échantillons peuvent être conservés quelque temps à l'obscurité et au froid sans qu'il se produise de changement significatif (HUMPHREY, 1960 ; TRAVERS, 1962). Les filtres millipores retiendraient une partie des pigments (SPENCER, 1964 ; MOREAU, 1970) et l'emploi de filtres différents (du type GELMAN A par exemple) est préconisé. Cependant, afin d'avoir des résultats comparables entre eux, nous avons poursuivi cette étude avec les filtres millipores.

L'extraction des pigments se fait pendant 20 heures, dans l'obscurité à une température voisine de  $0^\circ$ , dans  $10 \text{ cm}^3$  d'acétone à  $90 \%$ . Les  $10 \%$  d'eau distillée permettraient de dissocier les liaisons protéiniques avec les chlorophylles (SCOR-UNESCO, 1964 ; MOREAU, 1970). On ajoute  $1 \text{ cm}^3$  de carbonate de magnésium pour empêcher la dégradation des chlorophylles.

L'extrait est ensuite centrifugé une première fois pendant  $15 \text{ mn}$  à  $2\,500$  tours/mn, une seconde fois pendant  $5 \text{ mn}$  à  $3\,500$  tours/mn. Puis il est refroidi de nouveau à cause de la volatilité du solvant.

Les extraits de chaque échantillon sont passés au spectrophotomètre Beckman Du dans des cuves de  $1 \text{ cm}$  de largeur. Les mesures trichromatiques simultanées des chlorophylles *a*, *b*, *c* ont

été faites aux longueurs d'onde de 6 650, 6 450 et 6 300 Å et, après lecture des résultats, les quantités de chaque chlorophylle ont été obtenues par l'emploi des formules de STRICKLAND et PARSONS (1965). D'autre part, les mesures à 5 100, 4 800 et 4 300 Å permettent d'utiliser divers rapports intéressants pour suivre l'évolution biologique des pigments des populations planctoniques, et de doser les caroténoïdes non astaciens. Une lecture à 7 500 Å permet de mesurer la turbidité de l'extrait (MARGALEF, 1960; HUMPHREY, 1960; ANGOT, 1961). Après les corrections d'usage, les quantités de chlorophylles sont connues en µgr/l après application des formules suivantes :

$$\begin{aligned} \text{Chlorophylle } a &= 11,6 D_{6650} - 1,31 D_{6450} - 0,14 D_{6300} \\ \text{Chlorophylle } b &= 20,7 D_{6450} - 4,34 D_{6650} - 4,42 D_{6300} \\ \text{Chlorophylle } c &= 55 D_{6300} - 4,64 D_{6650} - 16,3 D_{6450} \end{aligned}$$

Pour les caroténoïdes non astaciens, après avoir employé la formule de RICHARDS (1952), qui exprime les résultats en S.P.U. (specified pigment unites) (1), nous avons, à la suite de GRALL et JACQUES (1964) et MOREAU (1970), opté pour la nouvelle formule de PARSONS et STRICKLAND (1963) :

caroténoïdes non astaciens en µgr/l =  $10 (D_{4800} - 3 D_{7500}) v/l.V$  où  $l$  est le champ optique des cuves utilisées,  $v$  le volume de l'extrait dans l'acétone à 90 % en ml,  $V$  le volume d'eau de mer filtré en litres.

#### Précision de la méthode.

L'erreur instrumentale est d'autant plus importante que l'absorption est faible. L'emploi de cuves plus longues ou la filtration d'une quantité d'eau plus grande compenseraient en partie cette erreur. RICHARDS et THOMPSON (1952) comparant leurs propres formules avec celles qu'ils ont établies d'après les travaux de STRAIN et MANNING (1942), trouvent des différences de 2 % pour la chlorophylle *a*, 26 % pour la chlorophylle *b* et 18 % pour la chlorophylle *c*. Ces auteurs admettent jusqu'à 14 % d'erreur pour la chlorophylle *a*, 43 % pour la chlorophylle *c*, 20 % pour les caroténoïdes astaciens et 6 % pour les caroténoïdes non astaciens. De leur côté, GRALL et JACQUES (1964) l'estiment à 18 % pour la chlorophylle *a*, 44 % pour la chlorophylle *c* et 40 % pour les caroténoïdes.

La chlorophylle *a* est le pigment photosynthétique essentiel des organismes autotrophes du plancton ; en conséquence la mesure de cette chlorophylle est susceptible de conduire à apporter une appréciation sur le développement du phytoplancton. Selon MARGALEF (1961), la chlorophylle *a* donnerait une idée de la répartition de la biomasse. Elle serait plus rapidement synthétisée et, aussi, décomposée que les autres pigments (YENTSH et SCAGEL, 1958; BALLESTER, 1966) ; elle répondrait également plus rapidement que les autres pigments aux changements externes (MARGALEF, 1967). Cette chlorophylle est largement répandue chez les végétaux marins ; c'est en particulier, un des constituants principaux des diatomées (HENDEY, 1964). Chez deux diatomées des claires : *Pleurosigma* sp. et *Navicula ostrearia* non pigmentée, MOREAU (1968) donne respectivement des pourcentages de 62 % et 73 % du contenu chlorophyllien. Nous-mêmes avons trouvé dans une culture de *Phaeodactylum tricorutum* en phase de multiplication stationnaire, des pourcentages de chlorophylle *a* entre 61,3 et 68,7 %. Dans un échantillon de plancton, composé à plus de 97 % par un dinoflagellé (*Gonyaulax orientalis*), le pourcentage de chlorophylle *a* par rapport aux chlorophylles totales est de 49,1 %. Cependant, les concentrations de cette chlorophylle ne peuvent, dans tous les cas, être attribuées exclusivement aux végétaux planctoniques. La participation des algues multicellulaires en suspension dans l'eau, sous quelque forme que ce soit, est fonction de leur abondance et de leur état de dégradation. Chez trois algues communes des fonds de la rivière d'Auray, dont les frondes peuvent se détacher périodiquement, les pigments ont été dosés et le pourcentage de chlorophylle *a* évalué. Pour *Ulva lactuca*, *Enteromorpha compressa* et une floridée, ils furent respectivement de 32,1 %, 57,9 % et 45,5 %. MOREAU (1968) donne 48 % pour *Ulva latissima* et 68 % pour *Polysiphonia elongata*.

La chlorophylle *b* n'existe pas chez les diatomées. La présence de cette chlorophylle dans l'eau, dont la réalité biochimique serait douteuse (JACQUES, 1968), trouverait essentiellement son

(1) Car. non astac. =  $7,6 (D_{4800} - 1,49 D_{5100})$ .

origine dans les algues pluricellulaires dont les éléments se disséminent dans l'eau, entraînant une teneur détritique constante (MOREAU, 1968). Elle proviendrait aussi de la prolifération d'unicellulaires comme les euglèniens (MOREAU, 1967). D'après cet auteur, les pourcentages de chlorophylle *b* chez *Ulva latissima* et *Polysiphonia elongata* seraient respectivement de 31 % et 49 %. De notre côté, nous avons trouvé des pourcentages variant de 11,9 % à 48 % selon les algues ; la chlorophylle *b* semble d'ailleurs plus abondante chez les algues vertes que chez les Rhodophycées.

La chlorophylle *c* paraît également très répandue. Présente chez les Bacillariophycées et les Dinophycées (STRAIN, 1951), avec une importance secondaire, elle existerait par ailleurs chez les Phaeophycées benthiques, les Chlorophycées, toujours en proportion restreinte, aussi chez les Rhodophycées, mais avec des taux relativement élevés : 42,4 %.

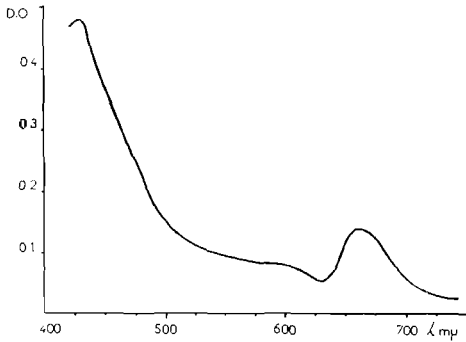


FIG. 27. — Courbe d'absorption moyenne des pigments planctoniques à différentes longueurs d'onde au Vézy.

A l'instar des chlorophylles, les carotènes sont largement distribués dans la plupart des plantes marines, en particulier chez les dinoflagellés et les Rhodophycées.

Nous nous sommes servi, dans ce travail, de différents rapports, dont l'un des plus intéressants est le rapport des densités optiques à 4300 Å et 6650 Å, ou indice de diversité pigmentaire, qui, d'après MARGALEF (1963), est d'une grande utilité pour l'étude du plancton. Les mesures à 4300 Å correspondent au sommet d'absorption des pigments dans l'acétone à 90 % (fig. 27). A cette longueur d'onde, les chlorophylles dominent souvent (RABINOWITCH, 1945), mais aussi les pigments détritiques, qui ont une forte absorption et correspondent, notamment pour les chlorophylles,

à l'élaboration de phéo-pigments (RICHARDS et THOMPSON, 1952 ; STRICKLAND, 1960 ; MOREAU, 1970). Ces phénomènes de dégradation, ou phéo-phytisation, aboutissent à diverses substances pigmentaires : phéo-phytine, phéo-phorbide (MOREAU, 1970). Selon KREY (1968), la dégradation naturelle des chlorophylles est plus importante dans les eaux côtières à grande turbulence, ce qui est souvent le cas dans l'estuaire d'Auray.

### c) Variations saisonnières des pigments.

#### Les chlorophylles.

Les dosages des chlorophylles au Vezy et au Plessis de 1967 à 1970, montrent que leurs concentrations furent beaucoup plus fortes durant les deux premières années, aussi bien en amont qu'en aval (fig. 28). En 1967 et 1968, les chlorophylles fluctuent au Vezy, d'une façon irrégulière, semble-t-il. Deux sommets sont remarqués aux mois d'août et d'octobre en 1967, avec des teneurs en chlorophylles totales de 23,42 et 17,39 µgr ; par ailleurs, de fortes concentrations sont fréquemment observées. L'année suivante, on note un premier maximum en février-mars, un second en juillet, le plus fort, avec 40,56 µgr et enfin un troisième en octobre. Au Plessis, un pic très accentué culmine au mois de février avec 56,27 µgr. Ensuite les concentrations diminuent graduellement, tout en restant relativement élevées jusqu'à l'été où l'on constate une nouvelle augmentation. Il ne semble pas y avoir de corrélation entre les teneurs en chlorophylles totales et la production phytoplanctonique exprimée en nombre de cellules par pêche pour ces deux années. Nous retrouvons donc, en partie, les conditions de 1964 au Vezy, où les variations des pigments ne paraissent pas liées à celles du phytoplancton. Si les pics de février et d'août 1967 sont bien marqués, en revanche, le pic du mois de mai, le plus important, correspond à une diminution notable des chlorophylles (fig. 28). On peut admettre qu'il y a une relation entre cette baisse de productivité et la multiplication cellulaire amorcée dès le mois d'avril et en plein essor le mois suivant (MARGALEF, 1967). Les teneurs en chlorophylles les plus fortes de 1968 ne correspondent absolument pas aux maximums phytoplanctoniques. Cette année-là, trois poussées principales se sont succédé en avril, juin et septembre ; or, aux mêmes moments, les chloro-

phylls furent à un niveau assez bas, moins de 1 µg/l. et, en tout cas, inférieures aux teneurs de l'hiver, de juillet et d'octobre ne présentant aucun développement particulier du phytoplancton (fig. 28). Nous pouvons aussi invoquer une diminution chlorophyllienne consécutive à la division cellulaire; cependant, comme dans l'exemple précédant, cette cause n'explique pas tout. La prédominance des chlorophylles secondaires, en particulier de la chlorophylle c, caractérise les cas de concentrations chlorophylliennes élevées.

Il y a une assez grande dissemblance entre ces deux années et les deux suivantes: 1969 et 1970. Les chlorophylles notamment sont moins abondantes pendant ces deux dernières années, mais leur cycle évolutif semble plus régulier. Les deux maximums printanier et automnal des pigments et du phytoplancton sont en corrélation en aval. La situation différente en amont est toujours en rapport avec le cycle phytoplanctonique.

Les variations saisonnières des pigments sont portées dans les tableaux 2 et 3, ainsi que les valeurs extrêmes et les moyennes annuelles, pour le Vézy et le Plessis.

	Max.	Min.	Moy.	Hiver	Printemps	Eté	Automne
1967							
Ca	6,36	0,69	2,73	2,896	3,066	2,423	2,803
Cb	4,84	0,09	1,63	0,863	0,690	2,393	2,578
Cc	14,50	1,98	5,67	3,646	3,192	7,209	8,634
C.T.	23,42	2,91	10,03	7,405	6,948	12,025	13,749
carot.	4,32	0,13	1,48	1,941	1,654	0,706	1,621
1968							
Ca	3,59	0,13	1,43	2,434	0,623	1,390	1,264
Cb	7,30	0,06	1,98	3,464	0,219	2,533	1,721
Cc	29,66	t	6,72	11,240	0,743	10,266	4,612
C.T.	40,56	0,35	10,13	17,138	1,585	14,189	7,597
carot.	2,41	0,09	0,87	1,374	0,670	0,149	1,290
1969							
Ca	1,36	0,32	0,73	0,592	1,076	0,564	0,695
Cb	0,71	0,18	0,47	0,595	0,577	0,357	0,361
Cc	0,63	t	0,21	0,200	0,259	0,209	0,182
C.T.	2,43	0,71	1,42	1,387	1,912	1,130	1,238
carot.	1,97	0,56	1,11	1,287	1,432	0,823	0,882
1970							
Ca	1,43	0,24	0,64	0,552	0,845	0,391	0,776
Cb	1,14	0,15	0,43	0,386	0,404	0,290	0,630
Cc	0,49	t	0,10	0,006	0,291	0,039	0,049
C.T.	2,50	0,43	1,16	0,944	1,540	0,720	1,455
carot.	2,05	0,42	0,90	0,746	1,031	0,565	1,047

TABL. 2. — Moyennes générales, trimestrielles et valeurs extrêmes des teneurs en pigments au Vézy (en µgr/l).

La chlorophylle a montre généralement un maximum au printemps et un minimum en été en aval. Toutefois, en 1968, c'est l'hiver qui est riche en chlorophylle a. Si le maximum printanier concorde avec le développement intense du phytoplancton pendant cette saison, les fortes concentrations hivernales sont plutôt le fait des algues benthiques dont de nombreux fragments détritiques peuvent se disséminer dans l'eau par suite du mauvais temps fréquent en cette saison.

Pour les chlorophylles secondaires, presque toujours moins abondantes que la chlorophylle *a*, le minimum se situe généralement au printemps ; par contre, l'été ou l'hiver, les eaux en sont très riches. La répartition des chlorophylles *b* et *c* pour les quatre années considérées a été très irrégulière et il existe un contraste très marqué entre les années 1967-1968 d'une part, 1969-1970 d'autre part (fig. 28). Les causes de cette anomalie sont probablement les mêmes qui affectent la distribution de la chlorophylle *a*.

L'étude des rapports chlorophylle *a*/chlorophylle *c* ( $Ca/Cc$ ) et chlorophylle *b*/chlorophylle *a* + *b* ( $Cb/Ca + Cb$ ) fait ressortir les remarques précédentes. Pour le premier de ces rapports, les valeurs élevées constatées au printemps indiquent une prépondérance de la chlorophylle *a*, signe d'une photosynthèse très active. Ce rapport diminue ensuite en été où il atteint son niveau le plus bas et reste à des valeurs proches de la moyenne en automne et en hiver. Il est inférieur à l'unité en 1967-1968 et constamment supérieur en 1969-1970. Bien que nous n'ayons pas adopté la même disposition des termes, il confirme durant ces deux dernières années les données de CURRIE (1598), qui trouve un rapport  $Cc/Ca$  inférieur à l'unité dans les eaux côtières, mais les infirme en 1967-1968.

	Max.	Min.	Moy.	Hiver	Printemps	Eté	Automne
1968							
Ca	6,29	0,06	1,53	3,389	1,962	0,219	0,531
Cb	10,43	0	1,68	5,580	0,808	0,096	0,229
Cc	39,55	t	6,67	18,338	7,539	0,822	t
C.T.	56,27	0,08	9,88	27,307	10,309	1,137	0,760
carot.	4,79	t	1,35	2,466	2,010	0,111	0,822
1969							
Ca	5,10	0,38	1,53	0,562	2,474	2,345	0,754
Cb	2,04	0,02	0,85	0,644	1,201	0,978	0,577
Cc	2,43	t	0,86	0,326	0,781	1,678	0,664
C.T.	8,40	1,08	3,25	1,532	4,456	5,001	1,995
carot.	7,59	0,58	2,59	1,204	3,663	4,011	1,477
1970							
Ca	3,60	0,25	1,23	0,496	1,402	2,420	0,594
Cb	1,66	0,31	0,74	0,523	0,853	0,891	0,684
Cc	1,08	t	0,26	t	0,197	0,833	t
C.T.	6,34	0,57	2,22	1,019	2,452	4,144	1,278
carot.	4,06	0,22	1,30	0,810	1,413	2,531	0,431

TABLE. 3. — Moyennes générales, trimestrielles et valeurs extrêmes des pigments au Plessis (en  $\mu\text{gr/l}$ ).

Le rapport  $Cb/Ca + Cb$  suit une évolution inverse ; valeurs minimales au printemps et maximales en été et en automne. Les résultats obtenus par ces deux rapports permettent de mieux situer la phase active ou de croissance des végétaux planctoniques au printemps.

La dissemblance dans la répartition des chlorophylles et l'évolution des rapports  $Ca/Cc$  et  $Cb/Ca + Cb$  entre les années 1967-1968 d'une part et 1969-1970 d'autre part, se remarque aussi bien au Plessis qu'au Vezy. D'ailleurs, pendant ces deux dernières années, la prédominance de la chlorophylle *a* a été plus nette, la chlorophylle *c* étant souvent réduite à l'état de traces et la chlorophylle *b* restant en proportions relativement constantes. Le cycle de ces pigments se dessine mieux et ses liens avec le cycle phytoplanctonique sont très étroits : deux maximums en aval, un en avril et l'autre en octobre-novembre, un maximum estival au Plessis (fig. 28). Les concen-

trations chlorophylliennes généralement plus grandes au Plessis, devraient être l'indice d'une productivité supérieure.

Les causes réelles d'une telle disparité dans la distribution des chlorophylles durant ces quatre années, ne sont pas bien déterminées. plusieurs hypothèses, qui peuvent d'ailleurs se combiner, sont admissibles.

a) Le rôle des herbivores en 1967-1968 et la mauvaise utilisation du phytoplancton par ces derniers. Nous avons dit précédemment que la biomasse végétale et la biomasse animale n'étaient pas en état d'équilibre pendant ces deux années, alors qu'elles tendent à l'être en 1969-1970. Il s'ensuit une augmentation de la biomasse végétale provoquée en partie par la persistance des cellules phytoplanctoniques dans le milieu.

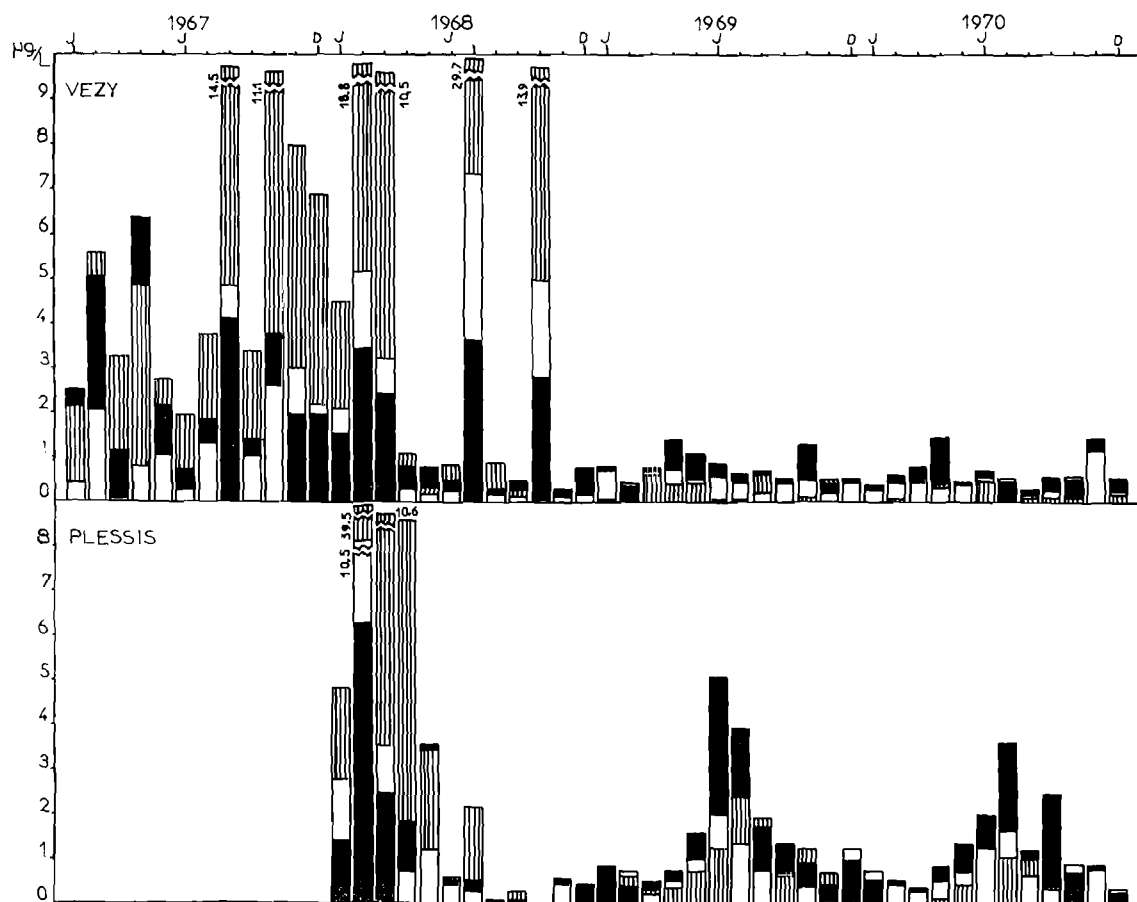


FIG. 28. — Variations saisonnières des chlorophylles a (noir), b (blanc) et c (hachures), en rivières d'Auray.

b) Les fortes concentrations des pigments détritiques, qui s'ajoutent aux pigments assimilateurs, sont peut-être causées par la mortalité naturelle des organismes végétaux planctoniques ou par la présence de débris d'algues multicellulaires en plus grande quantité jusqu'en 1968. Les pigments photosynthétiques ne se détruisent que lentement et peuvent subsister assez longtemps dans le plancton mort ou dans le milieu. La chlorophylle *b* serait le pigment le plus résistant (TRAVERS, 1962), ce qui expliquerait peut-être les teneurs élevées trouvées en automne et en hiver (fig. 28), consécutives à son accumulation dans le milieu.

c) La productivité plus grande en amont est vraisemblablement provoquée par l'action fertilisante des apports fluviaux (SKOLKA, 1968). C'est un facteur d'importance pour l'enrichisse-



ment en pigments des eaux de l'estuaire. Des investigations effectuées le 14 octobre 1969 dans la rivière du Loch et à l'extrême limite de la zone d'influence des eaux marines ont donné des teneurs en pigments considérables :

	Ca	Cb	Cc
en eaux douces	15,69	6,15	1,33
en eaux saumâtres	13,88	4,54	2,79
au Plessis	0,90	0,45	1,23

or les années 1967 et 1968 ont reçu plus d'eaux douces que les deux années suivantes, semble-t-il ; les salinités moyennes annuelles ont été au Vezy, en surface :

en	1967	1968	1969	1970
S ‰	32,84	31,96	33,21	33,40

D'après ces données, on peut déduire que les pigments, sous quelque forme que ce soit, transportés par les eaux douces jusqu'à l'estuaire, furent plus abondants en 1967-1968, permettant l'entretien d'un stock de pigments détritiques plus dense.

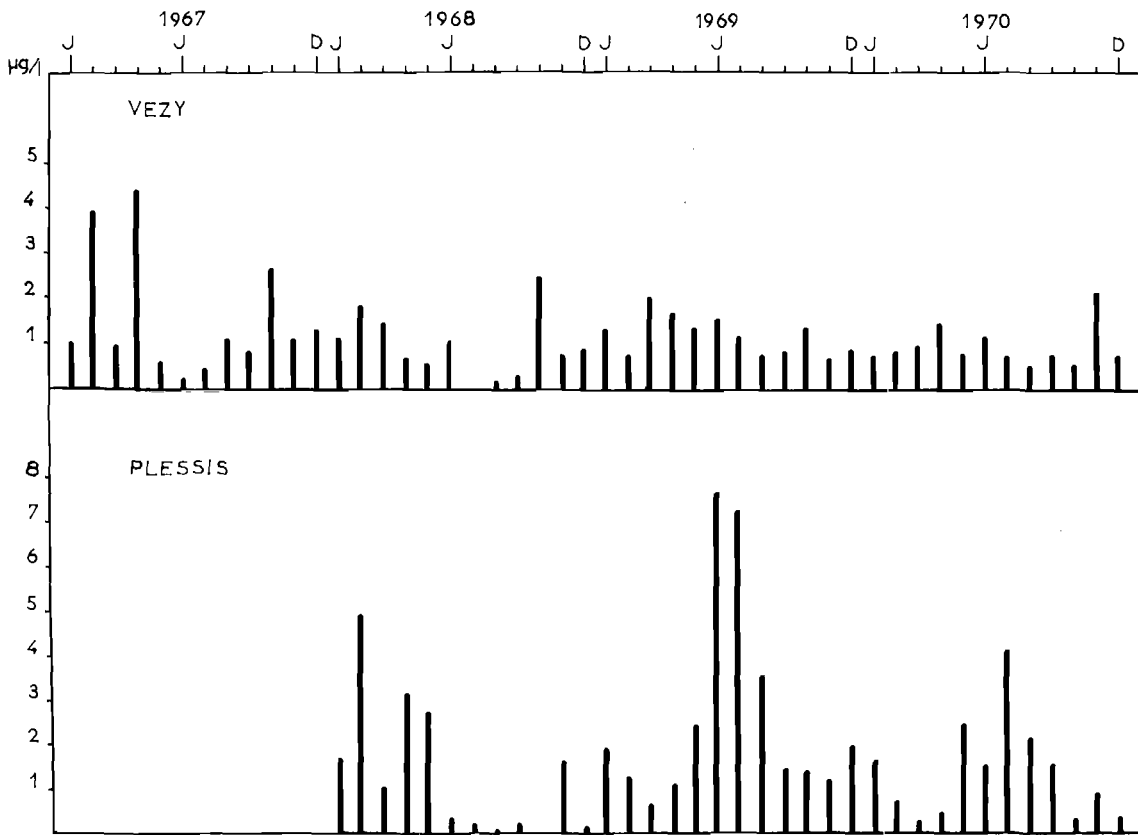


FIG. 29. — Variations des caroténoïdes planctoniques.

d) L'action prolongée des grands froids de l'hiver 1962-1963, sur la situation pendant les années 1967-1968, n'est pas exclue. Ce phénomène a eu pour conséquence l'amélioration du potentiel nutritif du milieu pour les organismes autotrophes alors que, parallèlement, il provoquait la destruction d'une grande partie des phytophages (DRINKWAARD, 1963 ; MARTEIL et TROCHON, 1963 ; GRALL et JACQUES, 1964 ; PAULMIER, 1965). Depuis, l'équilibre hydrologique et biologique n'a cessé de tendre vers la situation normale qui existait auparavant, et les populations animales décimées se sont pratiquement reconstituées.

**Les caroténoïdes et le contenu pigmentaire des cellules.**

La distribution de ces pigments est assez semblable à celle des chlorophylles a en particulier, sauf en 1967 et 1968. De ces résultats, deux maximums annuels se dégagent au Vezy, l'un en mars-avril, l'autre en octobre-novembre. Au Plessis, un maximum estival très accusé avec des teneurs dépassant parfois 7  $\mu\text{gr}$  comme en 1969, correspond, de la même manière qu'au Vezy, au maximum chlorophyllien (fig. 29).

Le contenu pigmentaire des cellules phytoplanctoniques change suivant les espèces. Les concentrations en chlorophylles varient même au cours du développement de la cellule (SOROKIN, 1958). Les pigments intracellulaires auraient aussi tendance à croître avec l'âge (TRAVERS, 1962). Des valeurs de la capacité cellulaire en chlorophylles sont données pour quelques espèces en culture par ATKINS et PARKE (1951). Ainsi, ces auteurs ont estimé à  $74 \cdot 10^3$  le nombre de *Coscinodiscus centralis* nécessaire pour fournir 1 mg de chlorophylles en U.P.H., à  $123 \cdot 10^6$  celui de *Thalassiosira gravida* et à  $743 \cdot 10^6$  celui de *Phaeodactylum tricorutum*, alors qu'il suffit de  $58 \cdot 10^6$  *Gymnodinium* sp.

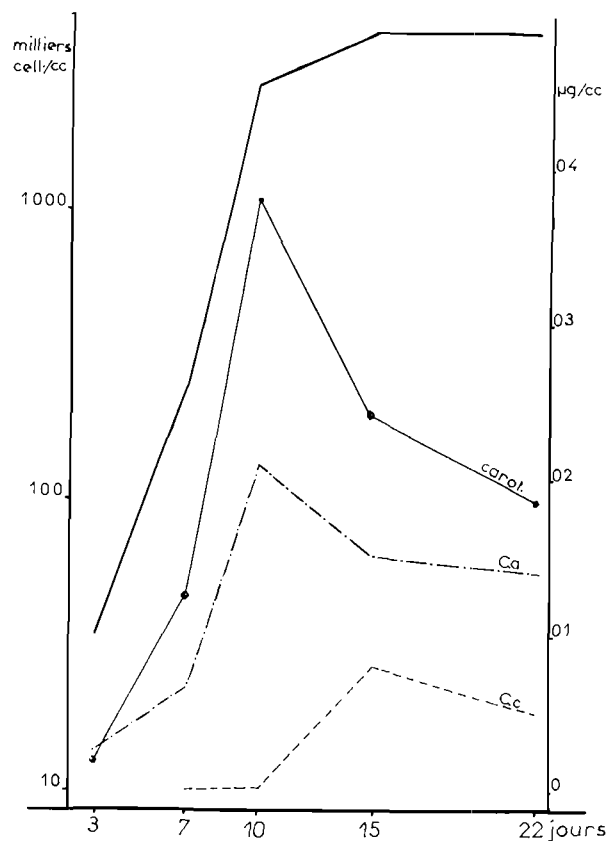


FIG. 30. — Evolution du nombre des cellules et des différents pigments dans une culture de *Phaeodactylum tricorutum*.

De notre côté, nous avons suivi l'évolution du contenu pigmentaire des cellules d'une culture de *Phaeodactylum tricorutum* jusqu'à la phase de multiplication stationnaire (fig. 30). On voit que l'augmentation de la chlorophylle a et des carotènes est parallèle à celle des diatomées pendant la phase exponentielle. Ces pigments diminuent dès que la culture entre dans sa phase stationnaire, alors que, dans le même temps, la chlorophylle c, jusque là à l'état de traces, s'accroît dans des proportions notables. La culture en expérience n'a pas vieilli suffisamment pour

permettre de constater une accumulation des caroténoïdes dans les cellules. Dans celle-ci, l'élaboration de 1 mg de chlorophylle a a exigé, en phase exponentielle,  $1.343.10^6$  cellules et, en phase stationnaire, environ  $2.752.10^6$  cellules. Dans le même ordre d'idée, pour un échantillon de plancton constitué presque exclusivement par *Gonyaulax orientalis*, la production de 1 mg de chlorophylle a, nécessitait environ  $81.10^6$  organismes.

Il apparaît que le maximum des caroténoïdes coïncide avec celui de la chlorophylle a, aussi bien dans le milieu naturel qu'en culture. Il apparaît également que l'évolution de ces deux pigments est simultanée. Ceci n'est pas tout à fait en accord avec l'opinion généralement admise, selon laquelle les populations planctoniques vieillissantes accumuleraient des caroténoïdes (MEIER, 1929 ; MARGALEF, 1960 ; TRAVERS, 1962). Cependant, l'étude des variations du rapport caroténoïdes/chlorophylle a montre que celui-ci peut augmenter en été et en hiver, c'est-à-dire pendant les périodes de vieillissement des populations ou de déficience en sels nutritifs (MARGALEF, 1967) ; d'autre part si, dans une culture, la chlorophylle a et les caroténoïdes diminuent simultanément, ces derniers restent proportionnellement plus abondants ; aussi, et en transposant au milieu naturel, est-il possible d'envisager que, dans une cellule vieillissante ou moribonde, les caroténoïdes ou des produits de transmutation, tels les lipides (WASSINK, 1954), soient les dernières substances organiques présentes.

### Evolution de l'indice de la diversité pigmentaire.

Le rapport  $D_{430}/D_{665}$  ou indice de la diversité pigmentaire, fluctue à une large échelle dans le plancton ; d'après MARGALEF (1967), il évolue dans les limites de 2 à 8 et parfois en deçà ou au-delà. Il peut renseigner sur la qualité du plancton puisque, toujours d'après MARGALEF (1960), un quotient de l'ordre 3-3, 5 indiquerait un plancton à diatomées, et de 4, 5-6 un plancton à dinoflagellés. Mais, plus généralement, ce rapport est faible pendant les périodes de richesse phytoplanctonique et plus élevé pendant les périodes de pauvreté. Il augmente avec le vieillissement des populations et permet de suspecter la présence, dans l'eau, de matériel détritique, en augmentation par rapport au matériel photo-synthétisant (MARGALEF, 1961-1967 ; JACQUES, 1968 ; MOREAU, 1970).

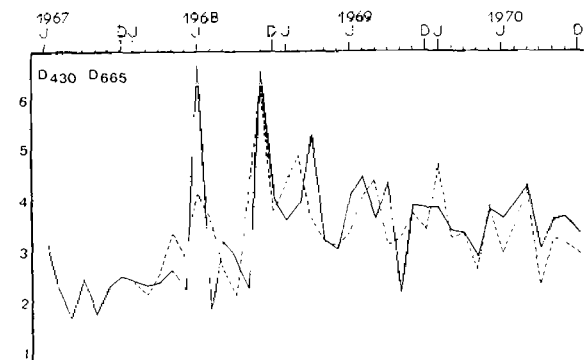


FIG. 31. — Variations de l'indice de diversité pigmentaire au Vézy (trait plein), au Plessis (tireté).

Dans l'évolution de ce rapport en rivière, nous voyons encore une disparité entre les deux périodes, 1967-1968 d'une part, 1969-1970 d'autre part (fig. 31).

Pour les deux dernières, où les quotients sont rarement descendus en dessous de 3 et peu souvent montés au-dessus de 4, les périodes de production phytoplanctonique printanière et automnale sont nettement marquées par un abaissement des quotients en avril-mai et septembre-octobre au Vézy, avec des valeurs de 2,97 à 3,29 et 2,28 à 3,10 ; avril-juin et septembre au Plessis avec des quotients de 2,72-3,17 et 2,42-3,20. Les valeurs s'accroissent en juillet-août et en hiver pour atteindre des quotients voisins de 4-4,5. Ces augmentations estivales et hivernales semblent

indiscutablement liées au vieillissement des populations et aussi à la présence de pigments détritiques, résultant de la digestion des plantes par les animaux (MARGALEF, 1967) ou de la mortalité naturelle de certaines algues pluricellulaires pendant les mois chauds, telles que les entéromorphes et les ulves.

Le rapport de la diversité pigmentaire se caractérise en 1967 et 1968 par de très faibles valeurs, puisque de juillet 1967 jusqu'à mai 1968, il est demeuré presque constamment inférieur à 3, descendant parfois en-dessous de 2. De juillet à octobre 1968, les quotients sont encore relativement bas, mais ils sont encadrés, en juin et novembre 1968, par deux fortes pointes : 6,72 et 6,62. Si les faibles valeurs enregistrées de juillet 1967 à mai 1968 sont en relation avec l'abon-

dance assez exceptionnelle de la chlorophylle *a*, masquant le vieillissement du phytoplancton pendant toute cette période, les forts quotients de novembre et surtout de juin 1968, date d'une très forte poussée phytoplanctonique, ne trouvent leur justification que dans la présence d'un matériel détritique important et non déterminé, peut-être d'origine extérieure à l'estuaire. Les rapports  $\beta$  carotènes/Ca sont élevés, puisque les valeurs trouvées au Vezy et au Plessis, dans l'ensemble supérieures aux moyennes sont respectivement en juin et en novembre : 2,31-0,57 et 2,25-2,85. Les caroténoïdes sont largement prédominants à deux époques où la production chlorophyllienne est faible, ce qui confirme les observations précédentes concernant le vieillissement des populations et l'accumulation de substances dégradables. Voici le résumé de ces données :

	Vézy				Plessis		
	1967	1968	1969	1970	1968	1969	1970
hiver	0,67	0,56	2,17	1,35	0,72	2,14	1,63
printemps	0,53	1,07	1,33	1,22	1,02	1,48	1,00
été	0,29	0,10	1,45	1,44	0,50	1,71	1,04
automne	0,57	1,02	1,26	1,34	1,54	1,95	0,72

### III. - Etude qualitative.

#### 1° *Inventaire des organismes phytoplanctoniques.*

Le phytoplancton de l'estuaire d'Auray est très riche, comme le suggère le dénombrement des espèces qui en a été fait. A ce jour, d'une part, 507 espèces, variétés et formes de bacillaires représentant 98 genres et, d'autre part, 177 espèces, variétés et formes de dinoflagellés représentant 36 genres ont pu être inventoriées (tabl. I, en annexe). Cette liste très fournie, mais non exhaustive, complète une étude antérieure menée dans ce sens (PAULMIER, 1965). Bon nombre d'espèces cependant n'ont pas été identifiées, notamment des formes tychopélagiques, épiphytes ou épizoïques.

Le relevé floristique de la rivière d'Auray est très varié et l'étude quantitative nous a montré que le phytoplancton était très abondant, la position géographique de cet estuaire en est la cause : il se situe au contact de deux zones d'influence à caractéristiques opposées, le milieu dulçaquicole et le milieu marin, mais il conserve des caractères propres. C'est un des traits marquants des estuaires et des secteurs littoraux de posséder, semble-t-il, une flore très riche en espèces comme en individus ; c'est le cas pour l'estuaire de la Rance (MANGUIN, 1956), la région de Roscoff (GRALL et JACQUES, 1964), les estuaires de Morlaix et de la Penzé sur la côte nord de Bretagne, de l'Aven et du Belon sur la côte sud (PAULMIER, 1969-1971), également pour les côtes de la Manche et de l'Atlantique : Pas-de-Calais (SCHODDUYN, 1926), littoral anglais (HARVEY et coll., 1935), estuaire de la Tamar (MOMMAERTS, 1969), côtes normandes (LAFON, DURCHON et SAUDRAY, 1955) et le bassin d'Arcachon (LUBET, 1955, ESCANDE-LABROUCHE, 1964).

Comme sur le plan quantitatif, les diatomées composent généralement la fraction taxonomique la plus importante de la population phytoplanctonique, par rapport aux dinoflagellés. Des algues de différents groupes entrent également dans la composition de ce plancton végétal. Dans ce large éventail d'espèces, un grand nombre ne sont pas exclusivement pélagiques et, leur présence étant souvent circonstancielle, n'appartiennent pas de façon continue au milieu étudié ; d'autres sont soit périodiques, soit accidentelles ; dans cette catégorie entrent les espèces d'eaux douces et beaucoup d'espèces benthiques, épiphytes et épizoïques.

Notre étude taxonomique a été faite d'après un ensemble d'ouvrages de base anciens et de travaux récents : pour les microalgues, dont beaucoup sont strictement dulçaquicoles, les ouvrages de LEMMERMANN (1908), de BUTCHER (1959-1961) et surtout ceux de BROOK (1955-1957-1958). Pour les diatomées, nous nous sommes servi des monographies de PERAGALLO (1897-1908), VAN HEURCK (1899), GRAN (1905), PAVILLARD (1925), LEFEBURE (1947), HUSTEDT (1956), BRUNEL (1962) et HENDEY (1964) ; de celles de PAULSEN (1908), LEBOUR (1925), DANGEARD (1927), SCHILLER (1933-1937), BRUNEL (1962), ABE (1967) et SOURNIA (1967), pour les dinoflagellés. Enfin, nous avons tenu compte des opinions émises par BRUNEL (1962), PARKE et DIXON (1964) ou HENDEY (1967) pour la classification en genres et la terminologie des espèces.

## 2° Influence des facteurs ambiants dans la distribution saisonnière des espèces.

Loin d'être anarchique, la distribution des espèces obéit à des règles bien déterminées. Les facteurs qui agissent sur la répartition du plancton sont à peu près connus actuellement ; mais le processus biologique dans un estuaire, tel que celui d'Auray, est extrêmement complexe et les causes de telle ou telle modification n'apparaissent pas toujours, en raison d'un système subtil d'interactions. Il est cependant possible, soit statistiquement, soit en employant des données comparatives, soit encore en procédant par recoupement, de définir la cause d'un changement intervenant dans une population phytoplanctonique.

### a) Les facteurs influents.

*L'éclairement.* Parmi les principaux facteurs de contrôle des populations planctoniques, l'éclairement tient une place importante (STEEMAN-NIELSEN, 1957 ; TRAVERS, 1962 ; PERES et DEVEZE, 1963). Il a été observé par VIVES (1960), sur la côte espagnole, toutes choses étant égales, qu'une période de forte insolation favorisait le développement des diatomées, et une période de haute nébulosité ou pluvieuse celui des dinoflagellés.

*La température.* C'est un des facteurs prédominants (RILEY, 1946 ; HARVEY, 1949 ; MUNOZ, HERRERA et MARGALEF, 1956 ; TRAVERS, 1962 ; HOPKINS, 1964). Son augmentation peut provoquer le développement de certaines espèces phytoplanctoniques (HARVEY, 1949) ; par ailleurs, la température optimale varie avec les espèces (BARKER, 1935).

*La salinité.* La salinité est également une variable d'importance puisqu'elle est le fondement même du milieu (BRAARUD, 1951), il en est de même des éléments qui agissent directement sur elle : apports d'eaux fluviales, précipitations, évaporation. Ainsi, les pluies semblent apporter des substances enrichissantes au milieu puisqu'une augmentation de la production végétale est constatée peu de temps après (BARON, 1938 ; PAULMIER, 1969).

*Les sels nutritifs.* Ils jouent aussi un grand rôle chez les espèces autotrophes, quand l'éclairement est favorable, en induisant de fortes poussées phytoplanctoniques : les phosphates (ATKINS, 1926-1930 ; MARSHALL, 1927 ; COOPER, 1933 ; PERES et DEVEZE, 1963), les nitrates (HARVEY, 1926-1928 ; CHOW et ROBINSON, 1953 ; DEVEZE, 1959 ; VAN MEEL, 1965) et la silice utilisée principalement par les diatomées (ATKINS, 1926 ; COOPER, 1933).

*L'agitation du milieu.* L'agitation du milieu, dont les éléments moteurs sont les vents et les courants de marée, doit être considérée comme un facteur essentiel de répartition horizontale et verticale des organismes végétaux du plancton (GRAN et BRAARUD, 1935 ; RILEY, 1942 ; SVERDRUP, 1953 ; DURAN, SAIZ, LOPEZ-BENITO et MARGALEF, 1956).

*Le broutage.* Enfin, le zooplancton herbivore, en se nourrissant des algues unicellulaires, limite leur pouvoir de multiplication (HARVEY et coll., 1935, RILEY et BUMPUS, 1946).

### b) Les variations saisonnières de distribution.

Le cycle du phytoplancton dans l'estuaire d'Auray peut se diviser en quatre phases principales, correspondant assez bien aux saisons normales, et individualisées par des formes caractéristiques.

#### *La phase hivernale.*

Considérée comme la période de pauvreté phytoplanctonique, elle peut être scindée en deux parties : une première, couvrant janvier et février, typiquement hivernale ; une seconde, en mars, qui correspond à la phase de transition ou équinoxiale et qui marque un progrès dans l'évolution quantitative du phytoplancton par rapport aux mois précédents. Durant cette saison, le refroidissement atmosphérique entraîne celui de l'eau et la forte pluviosité est à l'origine d'une dessalure souvent considérable et d'une acidification du milieu par les arrivées d'eaux douces. Ces mêmes apports fluviaux contribuent d'ailleurs à l'enrichissement du milieu en éléments biogènes qui sont alors à leurs concentrations maximales. Les facteurs énergétiques, en particulier l'ensoleillement, sont relativement faibles ; il n'y a, en effet, que 65 heures d'insolation en moyenne pour le mois de janvier, près de 100 en février et 157 en mars. Cela explique peut-être les

valeurs assez élevées de l'indice de diversité pigmentaire ; en effet, pour subsister, le plancton végétal doit être en mesure d'utiliser le maximum de la faible énergie dispensée et, pour cela, d'élargir son potentiel photosynthétisant. Nous avons là l'exemple de stades évolués parmi les phytoplanctontes, possédant un mélange de pigments qui donne un spectre d'absorption se rapprochant du spectre d'énergie incidente qui arrive dans l'eau et permettant une meilleure utilisation de la lumière (MARGALEF, 1960).

Outre quelques espèces, reliquats de la saison précédente et quantitativement peu importantes, les mois de janvier-février sont marqués par la présence de diatomées benthiques, des eaux saumâtres et douces, ainsi que de cyanophycées. La flore pélagique est plus ou moins cryophile et généralement néritique. Les principales formes phytoplanctoniques hivernales rencontrées durant cette saison sont données ci-dessous.

a) Contingent benthique et tycho-pélagique : *Bacillaria paradoxa*, *Biddulphia pulchella*, *Cocconeis sublittoralis*, *C. disculoïdes*, *Cylindrotheca gracilis*, diatomées diverses, *Epithemia musculus*, *Gyrosigma fasciola*, *G. littorale*, *Melosira borneri*, *M. nummuloides*, *Navicula* sp., *N. alpha*, *N. cuspidata*, *N. ramosissima*, *Nitzschia acuminata*, *N. closterium*, *N. levidensis*, *N. sigma* var. *intercedens*, *Raphoneis amphicerus*, *Exuviaella marina*, *Beggiatoa alba*.

b) Contingent néritique : *Biddulphia aurita*, *B. rhombus*, *B. mobiliensis*, *B. sinensis*, *Chaetoceros danicus*, *Coscinodiscus excentricus*, *Ditylum brightwellii*, *Melosira moniliformis*, *Rhizosolenia setigera*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira diciapiens*, *Ceratium furca*, *C. fusus*, *C. horridum*, *C. lineatum*, *Dinophysis rotundata*, *Gonyaulax orientalis*, *G. unicornis*, *Peridinium conicoïdes*, *P. ovatum*, *P. trochoïdeum*, *Dictyocha speculum*, *Trochischia brachiolata*.

c) Contingent pélagique : *Asteromphalus flabellatus*, *Corethron criophilum*, *Coscinodiscus centralis*, *Streptotheca tamesis*, *Thalassiosira hyalina*, *T. nordenskiöldii*, *Ceratium tripos*, *C. pentagonum*, *C. azoricum*, *Dinophysis caudata*, *Noctiluca scintillans*, *Peridinium depressum*, *P. divergens*, *P. obtusum*, *Halosphaera viridis*.

d) Contingent dulçaquicole et saumâtre : *Asterionella blackeyleyi*, *Attheya zacchariasi*, *Eunotia pectinalis* var. *undulata*, *Fragilaria construens*, *Gomphonema* sp., *Melosira crenulata*, *M. granulata*, *M. varians*, *Nitzschia acicularis*, *N. obtusa* var. *scalproïdes*, *Synedra ulna*, *S. ulna* var. *danica*, *Closterium* sp., *Dinobryon sertularia*, *Eutreptiella hirudoïdea*, *Staurastrum sebaldi* var. *ornatum*.

Malgré la variété relative des populations, les formes dominantes sont peu nombreuses : en janvier ce sont surtout *Coscinodiscus excentricus*, *Chaetoceros danicus* et *Biddulphia aurita* pour les diatomées, *Peridinium trochoïdeum*, *P. ovatum*, *Gonyaulax unicornis* et *Ceratium lineatum* pour les dinoflagellés. La prasinophycée *Halosphaera viridis*, sans être très abondante, est très commune. De janvier à février, la population phytoplanctonique évolue peu et l'on retrouve les mêmes espèces dominantes et accompagnatrices. Il arrive fréquemment que la dessalure du milieu soit à son maximum pendant ce mois et, en conséquence, de nombreuses formes dulçaquicoles et saumâtres font leur apparition dans le plancton de l'estuaire.

Bien que cette période corresponde à la phase de pauvreté phytoplanctonique, des poussées assez importantes ont lieu épisodiquement. Ce fut le cas en 1965 et 1967, mais, en février 1963, nous avons déjà noté un intense développement phytoplanctonique dû à la prolifération de *Biddulphia aurita* et, secondairement, de diverses espèces du genre *Thalassiosira* ainsi que de *Coscinodiscus polychorda* (PAULMIER, 1965). La poussée de février 1965 fut essentiellement due à *Skeletonema costatum*, apparue le 3 janvier, dominante dès le 3 février passant par un maximum le 26 février puis diminue, tout en restant dominante, jusqu'au 26 mars ; quelques dates et quelques chiffres permettent de condenser l'évolution de cette diatomée :

le 3 février, 137 500 chaînes, ce qui représente 15,3 % par rapport à la population totale, le 11 février 865 000 (30,6 %), le 18 février 1 412 300 (55,7 %), le 26 février 20 460 600 (88,3%), le 12 mars 3 537 300 (70,5 %), le 18 mars 1 990 200 (57,9 %), le 26 mars 536 400 (38,7 %).

La longue période de végétation de cette espèce et son abondance par rapport à la population totale, montrent son rôle prépondérant dans le plancton hivernal de 1965. Cette floraison de *Skeletonema costatum* n'a pas été égale à toutes les stations. Le maximum a été beaucoup plus faible au Plessis (3 757 300) et plus encore à Bascatique (1 346 800). Nous n'avons pas de données

sur l'ensoleillement des deux mois de février et mars 1965 ; toutefois, on peut estimer qu'il fût le même pour l'ensemble de l'estuaire. En revanche les températures et les salinités de l'eau, d'aval en amont, nous sont connues, ce sont respectivement :

au Vezy : 5°77 C et 32,02 ‰ en février, 7°18 C et 32,00 ‰ en mars ;  
à Bascatique : 5°61 C et 30,32 ‰ en février, 7°18 C et 31,80 ‰ en mars ;  
au Plessis : 5°52 C et 25,25 ‰ en février, 7°57 C et 22,75 ‰ en mars.

Vu leur faible écart entre les stations, les températures n'ont sans doute joué qu'un rôle secondaire dans ce phénomène pour lequel, en revanche, les basses salinités d'amont peuvent avoir été déterminantes et avoir inhibé en partie le pouvoir de multiplication de cette diatomée.

La situation est différente en 1967, en ce sens que la poussée phytoplanctonique de février est due plus qu'aux espèces pélagiques, aux diatomées benthiques dont le contingent représente effectivement 72 % de l'ensemble de la population.

En 1963, nous avons pu établir d'une façon indubitable que la pullulation de *Biddulphia aurita* était consécutive à un refroidissement intense des eaux ; cela corrobore l'observation de SIMPSON (1953) qui, lors de l'hiver froid 1946-1947, a suivi le développement considérable de cette espèce au nord-ouest des côtes de Hollande. Une corrélation existe aussi entre les températures basses de février 1965 et le développement de *Skeletonema costatum* ; par contre, en février 1967, nous attribuons à l'agitation de l'eau causée par le mauvais temps, la mise en suspension des diatomées benthiques, vraisemblablement abondantes sur les fonds.

Durant cette période, les dinoflagellés, peu nombreux, sont aussi peu variés, sauf peut être en janvier où des formes océaniques de l'automne précédent subsistent encore : *Peridinium depressum*, *Dinophysis caudata*, *Ceratium tripos*, *C. pentagonum*, *C. azoricum*. Les espèces électives de cette saison sont généralement de petites formes : *Peridinium trochoïdeum*, *Gonyaulax unicornis*, *Glenodinium mucronatum*, *Ceratium lineatum*, *Peridinium ovatum*. D'autres dinophycées tels que *Ceratium fusus* et *C. horridum* sont parfois dominantes, ainsi que le silicoflagellé *Dictyocha speculum*.

Le refroidissement hivernal des eaux n'est pas seulement une incitation au développement de quelques diatomées, mais, au plus froid de l'hiver, des espèces totalement absentes ou très rares en temps ordinaire, peuvent prendre un certain essor. C'est ainsi qu'en 1963, nous avons noté les apparitions parfois assez prolongées d'espèces connues comme arctiques (GRAN et BRAARUD, 1935 ; HENDEY, 1964) : *Asterionella kariana*, *Thalassiosira hyalina* ou boréales : *Coscinosira polychorda*. Depuis, elles ont réapparu en janvier-février en plus ou moins grand nombre suivant la rigueur de l'hiver. Une autre diatomée, *Corethron criophilum*, peut être considérée également comme caractéristique de la saison froide, bien qu'alors toujours en petit nombre.

Le mois de mars marque par rapport aux deux précédents une évolution, conditionnée par un changement dans le milieu : tout d'abord par l'augmentation de la durée d'insolation et, secondairement, celle de la salinité et de la température de l'eau. Ces modifications du biotope permettent le développement de nouvelles espèces qui peuvent devenir dominantes. Toutefois, *Skeletonema costatum* et *Biddulphia aurita* peuvent demeurer les composants essentiels de la flore planctonique, mais *Thalassiosira gravida*, *T. nana*, *T. decipiens* et *T. nordenskioldii*, en 1969, ainsi que *Phaeocystis pouchetii*, sont caractéristiques de ce mois. A ces éléments doivent s'ajouter des formes printanières qui esquissent un début de croissance à la fin mars : *Rhizosolenia shrubsolei* et *Nitzschia seriata*. Il ne semble pas qu'il y ait de dinoflagellés spécifiques de cette phase ; on remarque tout au plus une régression des dinophycées franchement hivernales déjà citées, et le retour d'espèces printanières et estivales, appartenant principalement aux genres *Ceratium* et *Peridinium*, ainsi que *Noctiluca scintillans* et dont le plein développement ne s'effectuera que plus tard. Pour ces diverses raisons, le mois de mars apparaît comme une phase transitoire qui, outre sa propre population, voit régresser les espèces hivernales et s'ébaucher le développement de celles du printemps. Les espèces rencontrées correspondent principalement aux diatomées équinoxiales citées par LAFON, DURCHON et SAUDRAY (1955) pour la Manche et qui sont le plus souvent diacmiques, c'est-à-dire passant par deux maximums annuels, l'un en mars-avril et l'autre en septembre-octobre. GRALL et JACQUES (1964) font aussi état d'une période de transition entre l'hiver et l'été, dans la région de Roscoff.

### **La phase printanière.**

Cette phase qui couvre la période d'avril à juin, subit de profonds changements de milieu, qui en améliorent du reste les conditions. La durée d'insolation varie dans de grandes proportions : de 166 à 290 heures par mois, elle est très généralement plus forte que durant la période précédente : 194 à 246 heures en moyenne. Les salinités sont souvent supérieures à 30 ‰ en aval, voisines de ces valeurs à Bascatique, dans la partie médiane de l'estuaire et sont encore très souvent inférieures à cette limite en amont, du moins en ce qui concerne les données de surface. Le pH et l'alcalinité sont proches de la normale. Les sels nutritifs et les oligo-éléments : le fer, le calcium et dans une moindre mesure le magnésium, diminuent d'une façon très sensible, en fonction d'ailleurs de la forte productivité constatée pendant cette saison. La poussée phytoplanktonique vernale se déclenche communément en avril et atteint son maximum en mai ou en juin. Il arrive fréquemment que le phénomène ne présente pas cette régularité d'évolution schématisée par la figure 24 ; ainsi, en 1964, un seul pic est observé, en mai ; l'année suivante trois maximums sont mis en évidence ; deux en 1966, en avril et en juin.

Au printemps, le phytoplancton est dominé dans son ensemble par des formes néritiques, de caractère tempéré. Les diatomées benthiques peuvent être occasionnellement abondantes et des espèces d'eaux douces apportées par le Loch, au débit encore élevé en avril, sont facilement repérables en amont. Les principales espèces phytoplanktoniques printanières rencontrées sont les suivantes :

a) Contingent benthique et tychopélagique : *Bacillaria paradoxa*, *Cocconeis sublittoralis*, *Grammatophora marina*, *Gyrosigma balticum*, *Limnophora lyngbyei*, *Navicula cuspidata*, *Nitzschia closterium*, *N. lorenziana*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Surirella gemma*.

b) Contingent néritique : *Chaetoceros curvisetus*, *C. decipiens*, *C. didymus*, *C. pseudocrinitus*, *C. radicans*, *C. wighami*, *Ditylum brightwellii*, *Lauderia borealis*, *Nitzschia seriata*, *Rhizosolenia delicatula*, *R. setigera*, *R. shrubsolei*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira gravida*, *Ceratium furca*, *C. fusus*, *Dinophysis rotundata*, *Diplopeltopsis minor*, *Diplopsalis lenticula*, *Gonyaulax orientalis*, *G. spinifera*, *Minuscula bipes*, *Peridinium diabolus*, *P. ovatum*, *P. pellucidum*, *P. quinquecorne*, *P. thorianum*, *P. trochoideum*, *Prorocentrum micans*, *Warnovia rosea*, *Dictyocha speculum*, *Ebria tripartita*, *Hexasterias problematica*.

c) Contingent pélagique océanique : *Cerataulina bergonii*, *Chaetoceros contortus*, *C. constrictus*, *C. convolutus*, *C. densus*, *C. furcellatus*, *C. laciniosus*, *C. teres*, *Eucampia zodiacus*, *Guinardia flaccida*, *Leptocylindrus danicus*, *L. minimus*, *Rhizosolenia fragilissima*, *R. imbricata*, *R. pungens*, *Thalassiosira nordenskiöldii*, *T. rotula*, *Phaeocystis pouchetii*, *Ceratium macroceros*, *Cochlodinium helix*, *Dinophysis norvegica*, *Gonyaulax polyedra*, *Noctiluca scintillans*, *Peridiniopsis asymetrica*, *Peridinium achromaticum*, *P. breve*, *P. brevipes*, *P. conicoïdes*, *P. conicum*, *P. depressum*, *P. mite*, *Protoceratium reticulatum*, *Pyrocistis lunula*.

d) Contingent dulçaquicole : *Gomphonema parvulum*, *Gyrosigma scalproïdes*, *Melosira crenulata*, *Nitzschia acicularis*, *Synedra affinis*, *S. ulna* var. *danica*, *Eutreptiella hirudoïdea*, *Lyngbya aestuarii*.

Rappelons que la biomasse phytoplanktonique, exprimée en poids sec de matières organiques, est en augmentation constante, parallèlement au nombre des cellules. Elle se traduit aussi par un accroissement des pigments, en particulier de la chlorophylle *a*, le meilleur pigment photosynthétique des organismes autotrophes du plancton (TRAVERS, 1962), mais d'une efficacité médiocre dans l'utilisation de la lumière (MARGALEF, 1960). Cet inconvénient est compensé par un afflux de lumière plus grand.

Il arrive souvent que le mois d'avril soit bien individualisé, c'est-à-dire que les végétaux microplanctoniques dominants ne soient pas ceux qui produisent les véritables poussées vernales, bien que ces derniers puissent amorcer leur développement dès cette époque, comme en 1965, 1966 et 1970 où le déclenchement du maximum printanier s'opéra dès avril. C'est ainsi que l'on rencontre les espèces dominantes, pour avril 1964, *Skeletonema costatum* et *Nitzschia seriata* ; en avril 1967, *Ditylum brightwellii* et *Skeletonema costatum* ; avril 1968, *Asterionella japonica* et *Skeletonema costatum* ; avril 1969, des diatomées benthiques et *Chaetoceros decipiens*.



La poussée printanière, la plus forte de l'année, est normalement très accentuée, mais peut être relativement effacée comme en 1969 et 1970, (fig. 25). Elle revêt une importance capitale par la masse de matières organiques élaborées et par sa durée, qui peut s'étendre sur deux mois. Trois espèces jouent un rôle prépondérant durant cette phase ; ce sont, par ordre décroissant : *Rhizosolenia shrubsolei*, *Nitzschia seriata* et *Chaetoceros curvesitus*. Les espèces secondaires, douées d'un puissant pouvoir de multiplication, sont assez peu nombreuses, nous trouvons : *Rhizosolenia setigera*, *Cerataulina bergonii*, *Rhizosolenia delicatula*, *Chaetoceros*, *didymus* et *Leptocylin-drus danicus*.

Les diatomées responsables des maximums printaniers, par années, sont les suivantes :

- a) année 1964 : *Nitzschia seriata* et *Rhizosolenia shrubsolei* en mai, *R. shrubsolei* et *R. setigera* en juin ;
- b) année 1965 : *Rhizosolenia shrubsolei* et *R. setigera* en mai, *R. setigera* et *Leptocylin-drus danicus* en juin ;
- c) année 1966 : *Rhizosolenia shrubsolei* et *Chaetoceros curvesitus* en mai, *C. curvesitus* et *C. didymus* en juin ;
- d) année 1967 : *Rhizosolenia shrubsolei* et *R. delicatula* en mai, *R. shrubsolei* et *Chaetoceros curvesitus* en juin ;
- e) année 1968 : *Chaetoceros curvesitus* et *Rhizosolenia shrubsolei* en mai, *R. shrubsolei* et *Cerataulina bergonii* en juin ;
- f) année 1969 : *Rhizosolenia shrubsolei* et *R. setigera* en mai, *Chaetoceros curvesitus* et *Nitzschia seriata* en juin ;
- g) année 1970 : *Chaetoceros curvesitus* et *Skeletonema costatum* en mai, *Rhizosolenia shrubsolei* et *Nitzschia seriata* en juin.

Plusieurs facteurs influent sur le déclenchement et l'importance de la poussée printanière, mais l'agent déterminant semble bien être l'éclairement. En effet, au moment où cette pousse se produit, les écarts de température s'étendent sur une marge assez large : puisqu'elle va de 10° à 14°9 et même jusqu'à 16°6. Bien que les limites en soient plus rapprochées, les salinités à ce même moment se situent entre 31,2‰ et 34,2‰. Les températures et les salinités fluctuant de façon concomitante, il est souvent malaisé de distinguer le rôle respectif de l'un ou l'autre de ces facteurs dans le développement du phytoplancton. Des comparaisons avec d'autres secteurs où les proliférations des diatomées printanières sont dues aux mêmes espèces, s'avèrent souvent très utiles. Nous avons observé dans les rivières de Morlaix et de la Penzé, sur la côte nord de Bretagne que les diatomées dominantes des floraisons printanières étaient, à peu de chose près, les mêmes que celles de la rivière d'Auray, c'est-à-dire, *Rhizosolenia shrubsolei*, *R. delicatula*, *Nitzschia seriata* (PAULMIER, 1969). Or, dans ce secteur, le décalage des poussées vernales est d'environ un mois par rapport à l'estuaire d'Auray ; si les salinités sont supérieures ou au moins égales à celles de l'estuaire d'Auray, à l'époque où se fait le déclenchement de la poussée printanière, en revanche, les températures de 11° à 15°, sont en retard et décalées d'environ un mois sur la côte nord. On en déduit logiquement que les températures jouent un rôle dans le démarrage des fortes productions phytoplanctoniques. Toutefois, de nombreuses observations ont montré que le développement printanier avait lieu en mai-juin, dans beaucoup de cas, quelle que soit la latitude et donc la température de l'eau (HARVEY, 1949). D'après KREPS et VERJBINSKAYA (1930), la croissance printanière du phytoplancton commence au début de mai dans les eaux atlantiques à —1° (73° N) où elle est plus précoce que dans les eaux arctiques à —1°5 (70° - 71°5 N). Pour GRAN et BRAARUD (1935), la poussée printanière s'observe dans des eaux de 1 à 5° C. D'autres floraisons vernales ont lieu dans des eaux dont les températures varient entre 2 et 3° (Golfe du Maine), 4 à 5° (au large des côtes norvégiennes), 8° dans la Manche (HARVEY, 1949). De ces observations, on pourrait penser que la température est de peu d'importance, si l'on ne tenait compte d'un autre facteur, celui des « espèces en cause ». Or, à la lecture des travaux qui traitent de ce problème, on constate que les diatomées des maximums printaniers, aux hautes latitudes, sont différentes de celles de nos secteurs.

Voici, à titre d'exemple, quelques diatomées caractéristiques réparties par zone géographique de latitude décroissante :

- en mer du Labrador : *Fragillaria nana*, d'après HOLMES, 1956 ;
- dans le golfe du Maine : *Thalassiosira nordenskioldii*, d'après GRAN et BRAARUD, 1935 ;

en Atlantique nord : *Chaetoceros affinis*, *C. lacinosus*, *Thalassionema nitzschioides*, *Nitzschia seriata*, d'après CORLETT, 1953 ;

en mer d'Irlande : *Chaetoceros debilis*, *C. socialis*, *C. decipiens*, *C. teres*, d'après JOHNSTONE, SCOTT et CHADWICK, 1934 ;

dans divers secteurs de la mer du Nord, de la Manche et du littoral britannique : *Rhizosolenia faeroense*, *Guinardia flaccida* d'après JONES et SPENCER, 1970, *Phaeocystis pouchetii*, *Skeletonema costatum* d'après HARVEY, COOPER, LEBOUR et RUSSEL, 1935, *Rhizosolenia shrubsolei* ;

le long des côtes françaises de la Manche : *Rhizosolenia shrubsolei* d'après LAFON, DURCHON et SAUDRAY, 1955, *Rhizosolenia delicatula* d'après GRALL et JACQUES, 1964, *Rhizosolenia shrubsolei* d'après PAULMIER, 1969, *R. delicatula*, *Nitzschia seriata* ;

le long des côtes sud de Bretagne : *Rhizosolenia shrubsolei* d'après PAULMIER, 1971, *Nitzschia seriata*.

Donc certaines diatomées ne peuvent croître qu'à des températures appropriées et, en ce sens, sont inféodées à certaines limites thermiques. Il n'en demeure pas moins que l'éclairement est un des éléments essentiels ; il est à son point optimal d'avril à juin, en créant des circonstances qui favorisent la multiplication du microplancton. Nous le verrons plus loin, la salinité n'est pas, non plus, sans influence sur la végétation phytoplanctonique.

Parallèlement au cycle des diatomées, celui des dinoflagellés amorce, dès le mois de mars, une augmentation qui ne cesse de croître jusqu'en juin (fig. 24). Son allure générale est différente de celle des diatomées, en ce sens qu'aucune dinophycées, du moins pendant cette période, ne semble capable de se multiplier de façon aussi considérable que les diatomées printanières. Leur plus grand nombre est dû à l'apparition et à la reproduction d'une quantité notable de nouvelles formes. *Ceratium fusus*, bien que non caractéristique de cette saison, domine le plus souvent. Les autres dinoflagellés dont on a noté des proliférations, exceptionnelles pour eux, appartiennent à de nombreux genres. Ce sont : *Peridinium ovatum*, *P. trochoideum*, *P. mite*, *P. pellucidum*, *P. diabolus*, *P. conicum*, *Ceratium furca*, *Diplopsalis lenticula*, *Noctiluca scintillans*, *Gonyaulax* sp., *Gonyaulax spinifera*, *Diplopeltopsis minor* et *Gymnodinium* sp. On peut leur associer l'ébriédien *Ebria tripartita* et le silicoflagellé *Dictyocha speculum*. Comme pour les diatomées, l'éclairement et la salinité sont des facteurs importants, agissant sur le développement de ces organismes, mais nous attribuons le rôle essentiel à l'élévation de la température du milieu.

### **La phase estivale.**

Durant cette phase, les diatomées sont en régression ; celle des dinoflagellés commence plus tard, mais elle est déjà très nette en août. Cette baisse de la productivité semble générale sous nos latitudes. La durée moyenne d'insolation est élevée, puisqu'elle peut atteindre 271,6 heures pour le mois de juillet. Les autres variables du milieu, températures et salinités, sont à leurs valeurs maximales : plus de 17° et plus de 34 ‰. Si les salinités diminuent de l'aval vers l'amont, en revanche, les températures augmentent. Une régénération des sels nutritifs, presque entièrement épuisés à la phase précédente, est en cours, surtout pour la silice et les phosphates. D'autre part, la baisse du pH et de l'alcalinité qui survient durant ces deux mois chauds est probablement fonction des températures relativement élevées.

Il semble que la diminution quantitative du phytoplancton ne puisse être attribuée que partiellement au broutage par les herbivores. L'éclairement, trop intense, peut être mis en cause. En effet, si le phytoplancton tire l'énergie nécessaire à la synthèse cellulaire des radiations solaires, leur intensité ne doit cependant pas être trop forte ; STEEMANN-NIELSEN (1957) indique un taux maximal de productivité végétale à 24 mètres, quand les couches superficielles sont trop éclairées ; TRAVERS (1962), cependant, n'observe pas de corrélation nette entre l'intensité lumineuse et l'évolution du phytoplancton dans le golfe de Marseille. D'autres causes peuvent être invoquées pour expliquer ce ralentissement de la production phytoplanctonique : l'état physiologique d'espèces, dont la période végétative a été trop longue et qui sont en voie de régression (NATHANSON, 1909), le remplacement de formes prolifiques par d'autres qui le sont moins et, peut-être, l'accumulation dans le milieu, de métabolites néfastes à la croissance des diatomées et autres végétaux planctoniques. Quoi qu'il en soit, cette baisse de la productivité se traduit par une diminution de

la chlorophylle a et une augmentation relative des chlorophylles secondaires. La hausse générale du rapport caroténoïdes/Ca et surtout de l'indice de la diversité pigmentaire, indique un vieillissement des populations phytoplanctoniques et la présence de substances détritiques dans l'eau, définit ainsi l'état du plancton à ce moment. Pendant ces deux mois, la biomasse est variable suivant les années et dépend de nombreuses circonstances. La composition taxonomique du plancton est relativement peu riche, moins de 50 espèces, alors qu'on en trouve plus de 56 la saison suivante. Les populations phytoplanctoniques estivales sont ainsi composées :

a) Contingent benthique et tychopélagique : *Amphiprora hyalina*, *Bacillaria paradoxa*, *Biddulphia rhombus*, *Cocconeis* sp., *C. sublittoralis*, *Licmophora lynghbyei*, *Melosira borneri*, *Navicula* sp., *N. alpha*, *N. cuspidata*, *Nitzschia acuminata*, *N. closterium*, *N. lorenziana*, *N. sigma* var. *intercedens*, *Pleurosigma elongatum*, *Striatella unipunctata*, *Synedra* sp., *Triceratium favus*, *Exuviaella marina*, *Oscillatoria bonnemaisonii*, *Phormidium autumnale*.

b) Contingent néritique : *Chaetoceros curvisetus*, *C. decipiens*, *C. didymus*, *C. eibenii*, *C. pseudocrinitus*, *Lithodesmium undulatum*, *Nitzschia delicatissima*, *N. seriata*, *Rhizosolenia shrubsolei*, *R. setigera*, *Thalassionema nitzschioides*, *Ceratium furca*, *C. fusus*, *Dinophysis acuminata*, *D. rotundatum*, *Gonyaulax spinifera*, *Peridinium diabolus*, *P. ovatum*, *P. pellucidum*, *Dictyocha fidula*, *D. speculum*.

c) Contingent pélagique océanique : *Bacteriastrium delicatulum*, *B. hyalinum*, *Chaetoceros affinis*, *C. constrictus*, *C. costatus*, *C. densus*, *C. glandazii*, *C. lauderi*, *C. lorenzianus*, *C. peruvianus*, *C. socialis*, *Coscinodiscus centralis*, *Dactyliosolen mediterranea*, *Guinardia flaccida*, *Leptocylindrus danicus*, *Rhizosolenia alata*, *R. alata* f. *indica*, *R. pungens*, *R. stolterfothii*, *R. styliformis*, *Thalassiothrix frauenfeldii*, *T. longissima*, *Ceratium lineatum*, *C. macroceros*, *C. tripos*, *Cochlodinium helix*, *Dinophysis tripos*, *Diplopetopsis minor*, *Diplopsalopsis orbicularis*, *Gonyaulax diegensis*, *G. digitale*, *G. polyedra*, *G. polygramma*, *Minuscula bipes*, *Noctiluca scintillans*, *Oblea rotunda*, *Peridiniopsis asymetrica*, *Peridinium claudicans*, *P. conicoïdes*, *P. conicum*, *P. curtipes*, *P. depressum*, *P. divergens*, *P. leonis*, *P. nudum*, *P. oblongum*, *P. oceanicum*, *P. pentagonum*, *P. pyriformis*, *P. quinquecorne*.

d) Contingent dulçaquicole et saumâtre : *Eunotia lunaris*, *Pinnularia viridis*, *Surirella spiralis*, *Synedra ulna*, *Peridinium bipes*, *Staurostrum chaetoceras*.

Pendant le plein été, on peut considérer que les espèces qui dominent sont thermophiles, bien que le développement des formes printanières puisse se prolonger assez longtemps, comme en 1965 et 1967.

Voici, par année, la répartition des principales espèces pour les mois de juillet et août :

1964, *Rhizosolenia alata*, *Leptocylindrus danicus* et *Ceratium fusus* en juillet. *Striatella unipunctata*, *Synedra* sp. et *Ceratium macroceros* en août ;

1965, *Rhizosolenia shrubsolei*, *Chaetoceros lorenzianus*, *Ceratium fusus* en juillet, *Chaetoceros decipiens*, *Striatella unipunctata*, *Ceratium fusus* en août ;

1966, *Striatella unipunctata*, *Nitzschia seriata*, *Ceratium fusus* en juillet, *Nitzschia delicatissima*, *Striatella unipunctata*, *Ceratium fusus* en août ;

1967, *Chaetoceros curvisetus*, *Rhizosolenia shrubsolei*, *Ceratium fusus* en juillet, *Nitzschia delicatissima*, *Chaetoceros decipiens*, *Ceratium fusus* en août ;

1968, *Chaetoceros curvisetus*, *Leptocylindrus danicus*, *Peridiniopsis asymetrica* en juillet, *Nitzschia delicatissima*, *Chaetoceros curvisetus*, *Peridinium claudicans* en août ;

1969, *Licmophora* sp., *Rhizosolenia alata*, *Ceratium fusus* en juillet, *Chaetoceros curvisetus*, *Nitzschia delicatissima*, *Ceratium furca* en août ;

1970, *Nitzschia delicatissima*, *Chaetoceros curvisetus*, *Ceratium fusus* en juillet, *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros lorenzianus*, *Peridinium claudicans* en août.

Le recensement des formes dominantes fait ressortir l'importance que prennent certaines espèces tychopélagiques dans le plancton estival. *Licmophora* sp. et surtout *Striatella unipunctata* ont une place prépondérante. Ces diatomées généralement attachées par un pédoncule à un support, soit fixe, soit flottant, poussent en longues chaînes dont les extrémités, devenant de plus en plus lâches, facilitent la séparation des individus au moindre choc. Leur morphologie et la faible silicification du test sont deux caractères leur permettant une vie pélagique temporaire,

expliquant ainsi leur présence souvent abondante, dans le plancton estival. Chez les dinophycées où les grands *Ceratium* et les *Peridinium* dominant, de fortes concentrations peuvent être observées épisodiquement comme en juillet 1964 et 1967 et, surtout, en août 1965 où on a dénombré 1 123 400 cellules de *Ceratium fusus* dans un seul traict. Ces proliférations exceptionnelles obéissent probablement à des conditions de milieu apparentées à celles qui déterminent les phénomènes d'eaux rouges (PERES et DEVEZE, 1963).

Pendant la période estivale, la forte insolation et l'élévation de la température sont les deux principaux facteurs agissant sur la production végétale.

Années	septembre	octobre	novembre	décembre
1964	<i>Rhi. setigera</i> <i>Dit. brightwellii</i> <i>Gon. polyedra</i>	<i>Rhi. setigera</i> <i>Rhi. shrubsolei</i> <i>Cer. furca</i>	<i>Dit. brightwellii</i> <i>Cos. excentricus</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Cos. excentricus</i> Diatomées benthiques <i>Per. depressum</i>
1965	<i>Cha. curvisetus</i> <i>Nit. seriata</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Dit. brightwellii</i> <i>Bid. sinensis</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Cos. excentricus</i> <i>Cos. giganteus</i> <i>Per. depressum</i>	<i>Cos. excentricus</i> <i>Bid. sinensis</i> <i>Cer. furca</i>
1966	<i>Rhi. setigera</i> <i>Nit. seriata</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Cos. excentricus</i> <i>Cha. decipiens</i> <i>Din. tripos</i>	<i>Cos. excentricus</i> <i>Bid. sinensis</i> <i>Cer. furca</i>	<i>Cha. danicus</i> <i>Cos. excentricus</i> <i>Cer. furca</i>
1967	Diatomées benthiques <i>Nit. martianna</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Rhi. setigera</i> <i>Cos. grani</i> <i>Cer. furca</i>	<i>Cos. excentricus</i> <i>Bid. sinensis</i> <i>Per. obtusum</i>	<i>Cos. excentricus</i> Diatomées benthiques <i>Cer. fusus</i>
1968	<i>Cha. lauderi</i> <i>Nit. seriata</i> <i>Cer. furca</i>	<i>Cos. giganteus</i> <i>Cos. asteromphalus</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Cos. giganteus</i> <i>Cos. excentricus</i> <i>Cer. furca</i>	Diatomées benthiques <i>Bac. paradoxa</i> <i>Noc. scintillans</i>
1969	<i>Cha. decipiens</i> <i>Cha. socialis</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Bid. sinensis</i> <i>Cha. socialis</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Bid. sinensis</i> <i>Cos. asteromphalus</i> <i>Dic. speculum</i>	Diatomées benthiques <i>Rhi. setigera</i> <i>Cer. furca</i>
1970	<i>Cos. excentricus</i> <i>Cos. asteromphalus</i> <i>Cer. fusus</i>	<i>Cos. excentricus</i> Diatomées benthiques <i>Cer. lineatum</i>	Diatomées benthiques <i>Cos. asteromphalus</i> <i>War. parva</i>	<i>Rhi. setigera</i> <i>Cos. excentricus</i> <i>Per. divergens</i>

TABL. 4. — *Formes dominantes de l'automne (diatomées, dinoflagellés et silicoflagellés) par mois et par années (Rhi. Rhizosolenia, Dit. Ditylum, Gon. Gonyaulax, Cha. Chaetoceros, Nit. Nitzschia, Cer. Ceratium, Cos. Coscinodiscus, Bid. Biddulphia, Din. Dinophysis, Per. Peridinium, Dic. Dictyocha, War. Warnovia, Bac. Bacillaria, Noc. Noctiluca).*

#### **La phase automnale.**

La salinité reste assez élevée pendant toute cette période, tandis que la température accuse une baisse sensible en novembre. La durée d'ensoleillement diminue en même temps que la nébulosité augmente. D'autre part, le pH et l'alcalinité sont toujours élevés, mais sujets à des fluctuations plus importantes surtout à partir d'octobre, en fonction de la pluviosité et des apports des cours d'eaux dont le débit croît constamment dès novembre, mais reste encore plus ou moins irrégulier. Sur le plan biologique, cette période est marquée par deux phénomènes : d'abord une nouvelle poussée phytoplanctonique en septembre, moins importante que celle du printemps,

ensuite un broutage accru par les herbivores zooplanctoniques, contrôlant efficacement la production végétale. La floraison automnale a pour conséquences, en premier lieu, une diminution des sels nutritifs dont la régénération avait commencé durant la phase précédente, puis la multiplication des herbivores consommateurs du phytoplancton. La transformation de la masse végétale vivante par le zooplancton entraîne un nouveau processus de régénération des sels nutritifs dont les concentrations ne cesseront de s'accroître jusqu'à l'hiver.

Cette seconde poussée végétale de l'année est due beaucoup moins aux espèces diatomiques, qu'à l'apparition d'espèces nouvelles dont la prolifération provoque le pic automnal. Certes, des diatomées printanières comme *Rhizosolenia shrubsolei*, *Chaetoceros curvisetus* et surtout *Nitzschia seriata* sont susceptibles d'effectuer une seconde poussée importante, cependant, c'est à des formes généralement plus grandes et douées d'un taux de reproduction probablement plus faible, que l'on doit ce nouvel accroissement de la biomasse. Les analyses du phytoplancton montrent que celui-ci est extrêmement composite; toutefois, les genres *Coscinodiscus* et *Biddulphia* sont nettement prépondérants. Cette grande variété d'organismes est favorisée par le fait que les espèces dominantes sont moins prolifiques que celles du printemps, permettant une concurrence plus soutenue. D'autre part, il y a probablement une corrélation entre la modification de l'angle d'incidence des rayons lumineux et le nombre de microorganismes végétaux. En effet, la réduction de la durée d'insolation peut obliger les végétaux planctoniques à utiliser le rayonnement solaire sur une bande plus large et, pour cela, le complexe pigmentaire des cellules doit être plus étendu. Cela peut se faire par la diversification des espèces. Ainsi, il y a une meilleure répartition de l'utilisation de l'énergie solaire et un rendement supérieur, du moins au début de la phase automnale. L'étude des pigments confirme en partie ce point de vue; les chlorophylles et les caroténoïdes sont en augmentation ainsi que l'indice de la diversité pigmentaire (fig. 28, 29, 31) et si la chlorophylle *a*, pigment photosynthétique par excellence, demeure la plus importante, l'accroissement des rapports caroténoïdes/*Ca* et *Cb/Ca + Cb*, montre que les pigments secondaires sont proportionnellement mieux distribués.

A la fin de la période automnale, la disparition progressive des espèces planctoniques permet aux diatomées benthiques de prendre leur place, soit parce qu'elles entrent dans une phase pélagique, soit parce qu'elles sont remises en suspension, à la suite du mauvais temps plus fréquent en cette saison. L'inventaire des espèces automnales et les trois formes dominantes (diatomées et dinoflagellés) pour chaque mois, et par année, sont portées dans le tableau 4.

Les principales espèces phytoplanctoniques automnales sont ainsi inventoriées.

a) Contingent benthique et tycho-pélagique: *Bacillaria paradoxa*, *Biddulphia rhombus*, *Cocconeis* sp., *C. disculoïdes*, *C. sublittoralis*, *Coscinodiscus nitidus*, *Grammatophora marina*, *Gyrosigma balticum*, *G. fasciola*, *G. wansbeckii*, *Licmophora flabellata*, *Melosira borneri*, *M. nummeloides*, *Navicula* sp., *N. alpha*, *N. cuspidata*, *N. ramosissima*, *Nitzschia closterium*, *N. longissima*, *N. lorenziana*, *N. martiana*, *N. sigma* var. *intercedens*, *Pleurosigma aestuarii*, *P. angulatum*, *P. elongatum*, *Podocystis adriatica*, *Podosira stelliger*, *Striateila unipunctata*, *Surirella gemma*, *Synedra bacculus*, *S. undulatus*, *Triceratium flavus*, *Beggiatoa alba*, *Lyngbya aestuarii*.

b) Contingent néritique: *Biddulphia alternans*, *B. aurita*, *B. mobiliensis*, *B. sinensis*, *Chaetoceros curvisetus*, *C. danicus*, *C. decipiens*, *C. didymus*, *C. eibenii*, *Coscinodiscus excentricus*, *C. radiatus*, *Ditylum brightwellii*, *Lauderia borealis*, *Lithodesmium undulatum*, *Nitzschia seriata*, *Pleurosigma acutum*, *Rhizosolenia setigera*, *R. shrubsolei*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira gravida*, *Ceratium horridum*, *C. furca*, *C. fusus*, *Glenodinium cinctum*, *G. mucronatum*, *Gonyaulax apiculata*, *G. spinifera*, *G. unicornis*, *Peridinium diabolus*, *P. latum*, *P. ovatum*, *P. pellucidum*, *P. trochoïdeum*, *Prorocentrum micans*, *Warnovia parva*, *Dictyocha speculum*, *Hexasterias problematica*.

d) Contingent pélagique océanique: *Bacteriastrum hyalinum*, *Chaetoceros affinis*, *C. costatus*, *C. densus*, *C. diadema*, *C. lauderi*, *C. lorenzianus*, *C. peruvianus*, *C. pseudocurvisetus*, *C. socialis*, *Corethron criophilum*, *Coscinodiscus asteromphalus*, *C. centralis*, *C. concinnus*, *C. decipiens*, *C. giganteus*, *C. grani*, *C. janischii*, *C. kutzingii*, *C. nodulifer*, *C. oculus iridis*, *C. perforatus*, *Eucampia zodiacus*, *Guinardia flaccida*, *Hemiaulus sinensis*, *Rhizosolenia alata*, *R. alata* f. *indica*, *R. calcar avis*, *R. robusta*, *R. stolterfothii*, *R. styliiformis*, *Stephanopyxis palmeriana*, *Streptotheca tamesis*, *Thalassiosira rotula*, *T. subtilis*, *Ceratium arietinum*, *C. candelabrum*, *C.*

*falcatum*, *C. lineatum*, *C. longipes*, *C. macroceros*, *C. tripos*, *Dinophysis caudata*, *D. tripos*, *Diplopeltopsis minor*, *Diplopsalis orbiculare*, *Goniodoma polyedricum*, *Gonyaulax digitale*, *G. polyedra*, *Gymnodinium* sp., *Noctiluca scintillans*, *Peridiniopsis asymetrica*, *Peridinium achromaticum*, *P. claudicans*, *P. conicoïdes*, *P. conicum*, *P. crassipes*, *P. curtipes*, *P. curvipes*, *P. depressum*, *P. divergens*, *P. leonis*, *P. mite*, *P. oblongum*, *P. obtusum*, *P. oceanicum*, *P. pentagonum*, *P. punctulatum*, *Halosphaera viridis*.

e) Contingent dulçaquicole et saumâtre: *Asterionella blackeyleyi*, *Attheya zacchariasi*, *Gyrosigma parkeri*, *Melosira crenulata*; *M. granulata*, *Nitzschia acicularis*, *Synedra affinis*, *Closterium* sp., *Euglena* sp., *Eutreptia viridis*, *Staurastrum chaetoceras*, *S. cingulum*, *S. denticulatum*.

Les dinophycées sont également très prospères, principalement en septembre et en octobre, et comme les bacillariales, très diversifiées. Ce renouveau des dinophycées est peut-être favorisé par les conditions météorologiques qui s'installent. Selon VIVES (1960), les dinoflagellés sont

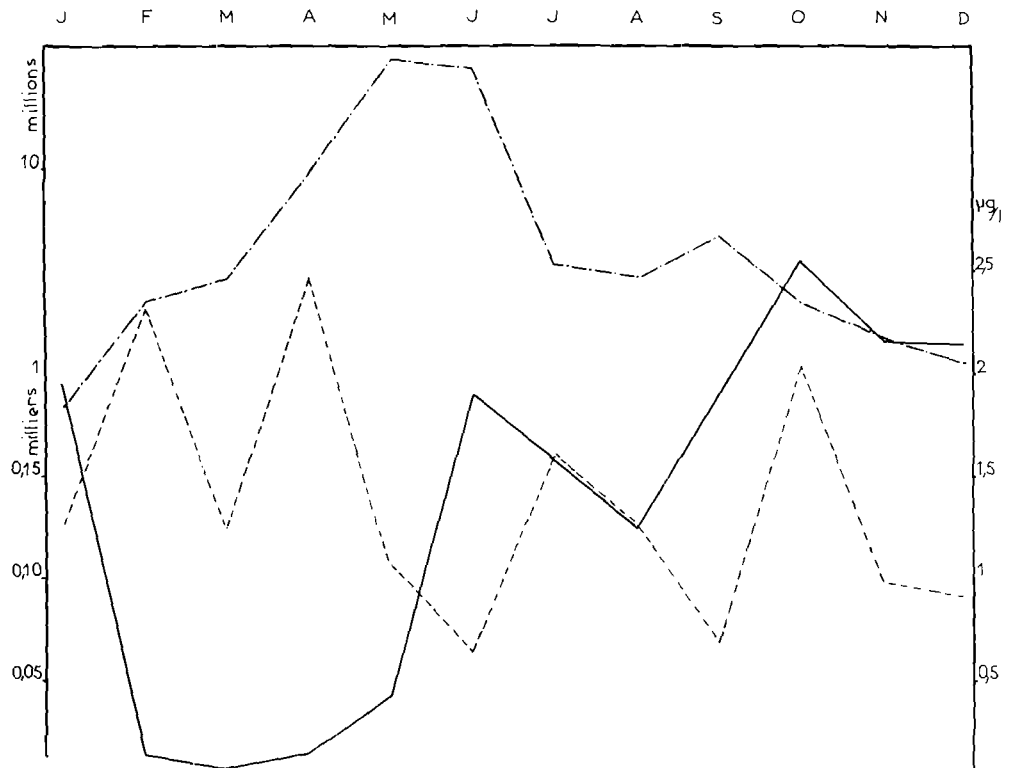


FIG. 32. — Cycles comparés des copépodes (trait plein), des diatomées (point-tiret) et de la chlorophylle a (tireté).

abondants pendant les périodes de haute nébulosité ou pluvieuses, ou encore en insolation décroissante avec des températures de l'eau supérieures à 16-17°; ces conditions sont remplies dans l'estuaire d'Auray au début de la phase automnale. Cette saison se distingue aussi par l'apparition de grandes espèces à tendance océanique. Leur passage dans l'estuaire peut être annuel; c'est le cas pour *Stephanopyxis palmeriana*, *Rhizosolenia alata* f. *indica*, *Rhizosolenia robusta*, *R. styliiformis*, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, *C. eibonii*, *Coccinodiscus concinnus*, *Thalassiosira subtilis*, *Ceratium longipes*, *C. tripos*, *C. candelabrum*, *C. falcatum*, *Peridinium oceanicum*, *P. pentagonum*, *P. crassipes*, *P. depressum*. D'autres organismes phytoplanctoniques ont une distribution irrégulière, notamment certaines dinophycées: *Goniodoma polyedricum*, *Gonyaulax polygramma*, *Ceratium hexacanthum*; pour certaines espèces, le passage dans l'estuaire peut être épisodique; pour d'autres, il est nettement périodique. C'est le cas pour *Rhizosolenia calcaravis* aperçu en 1964, *Corethron criophilum* en 1965 et 1966, puis 1968 et 1970, *Rhizosolenia acuminata*.

décelé en 1970 seulement peut être considéré comme très rare, *Hemiaulus sinensis* en 1964 et 1970, *Ceratium arietinum* en 1964, 1965 et 1966, *Ceratium pentagonum* en 1965 et 1970. Les causes de l'apparition de ces espèces, dans un secteur hors de leur aire de dispersion, ne sont pas bien définies. Nous pensons à des phénomènes hydrologiques, d'amplitude variable, tels des mouvements de masses d'eau dus au vents de terre persistants, ou encore des avancées d'eaux océaniques, affectant périodiquement notre région et assurant le transport de ces organismes qui en seraient les indicateurs (M.L. FURNESTIN, 1966).

Dès le mois d'octobre, la prolifération du zooplancton herbivore apparaît comme le facteur limitant la production végétale à cette époque. Divers groupes d'animaux planctoniques en sont responsables, présentant chacun une augmentation de diversité et de nombre. Les tintinnides appartenant aux familles des *Codonellidae* : *Tintinnopsis butschlii* DADAY, *T. campanula* EHRENBERG et *T. cylindrica* DADAY ; des *Codonellopsidae* : *Stenosemella ventricosa* CLAPAREDE et LACHMANN ; des *Coxiellidae* : *Coxiella annulata* DADAY et surtout des *Favelliadae* : *Favella ehrenbergii* CLAPAREDE et LACHMANN, *F. helgolandica* BRANDT, *F. panamensis* KOFOID et CAMPBELL et *F. serrata* MOBIUS, la plus commune, sont de grands consommateurs de petits dinoflagellés (LEBOUR, 1922). Les cladocères : *Podon leuckarti* SARS et *Penilia avirostris* DANA et généralement la plupart des copépodes épiplanctoniques sont aussi des herbivores très actifs. Ces derniers sont représentés par de nombreux genres riches en individus. Un premier recensement des copépodes de la rivière d'Auray a déjà été publié (PAULMIER, 1965). Pour cette saison, les mêmes espèces se rencontrent d'année en année ; citons entre autres : *Paracalanus parvus* CLAUS, *Pseudocalanus elongatus* BOECK, *Calanus helgolandicus* CLAUS, *Oncaea media* GIESBRECHT, *Oncaea subtilis* GIESBR., *Corycaeus anglicus* LUBBOCK, *Oithona nana* GIESBR., *Euterpina acutifrons* DANA, *Acartia clausi* GIESBR., *Centropages typicus* KROYER, etc... Une relation inverse lie étroitement le nombre de copépodes à celui des diatomées (fig. 32), et, moins nettement, au taux de chlorophylle *a*.

En résumé, la phase automnale qui marque la fin du cycle, est caractérisée par une seconde poussée floristique et une population végétale très diversifiée ; la biomasse est assez élevée et le broutage par les herbivores zooplanctoniques très intense. La présence de grandes formes pélagiques montre, particulièrement au début de la saison, l'influence manifeste des eaux océaniques.

### 3° Communautés phytoplanctoniques, diversité spécifique et successions de populations.

Les populations phytoplanctoniques se suivent chronologiquement dans un ordre bien défini que l'on appelle « successions écologiques ». Plusieurs successions peuvent caractériser un cycle planctonique ; elles sont généralement composées de trois stades. Chaque stade est individualisé par des types de planctons dont les unités systématiques varient en fonction des saisons. Ainsi prennent naissance, dans un milieu donné, des associations ou communautés phytoplanctoniques qui, chaque année, se retrouvent à peu près aux mêmes dates, indiquant la subordination des grandes successions aux conditions climatiques, hydrodynamiques et hydrologiques saisonnières. Les paragraphes précédents laissent déjà pressentir la nature de ces communautés que nous nous proposons maintenant de développer.

#### a) Communautés phytoplanctoniques.

Une terminologie spéciale a été employée pour désigner ces communautés phytoplanctoniques. CLEVE (1901) a utilisé les termes de « *Chaetoplankton* », « *Styliplankton* » et « *Desmoplankton* » pour définir respectivement un plancton à *Chaetoceros*, néritique, à *Rhizosolenia* subnéritique et à *Trichodesmium*, océanique. Des termes descriptifs similaires, ou plus précis, sont employés depuis et l'on parle de « communauté à *Skeletonema* », ou à « *Chaetoceros* », ou à « *Thalassiosira gravida* et *Phaeocystis pouchetii* », etc. (MARGALEF, 1967). En étudiant la répartition du phytoplancton dans diverses zones des mers du Japon, AIKAWA (1930) relève la présence d'associations phytoplanctoniques comparables à celles de CLEVE. Cependant, l'hétérogénéité de telles associations, rapportée par GRAN et BRAARUD dès 1935, a été confirmée par de nombreux auteurs (HOLMES, 1956 ; TRAVERS, 1962 ; ESCANDE-LABROUCHE, 1964 ; PUCHER-PETKOVIC, 1966). Dans bien des cas, des espèces d'appartenance écologique variée, composent les communautés. GRAN et BRAARUD ont observé que la végétation d'hiver, dans le golfe du Maine, était un assemblage de cinq types planctoniques : tychopélagique boréal, néritique et océanique boréal, néritique et

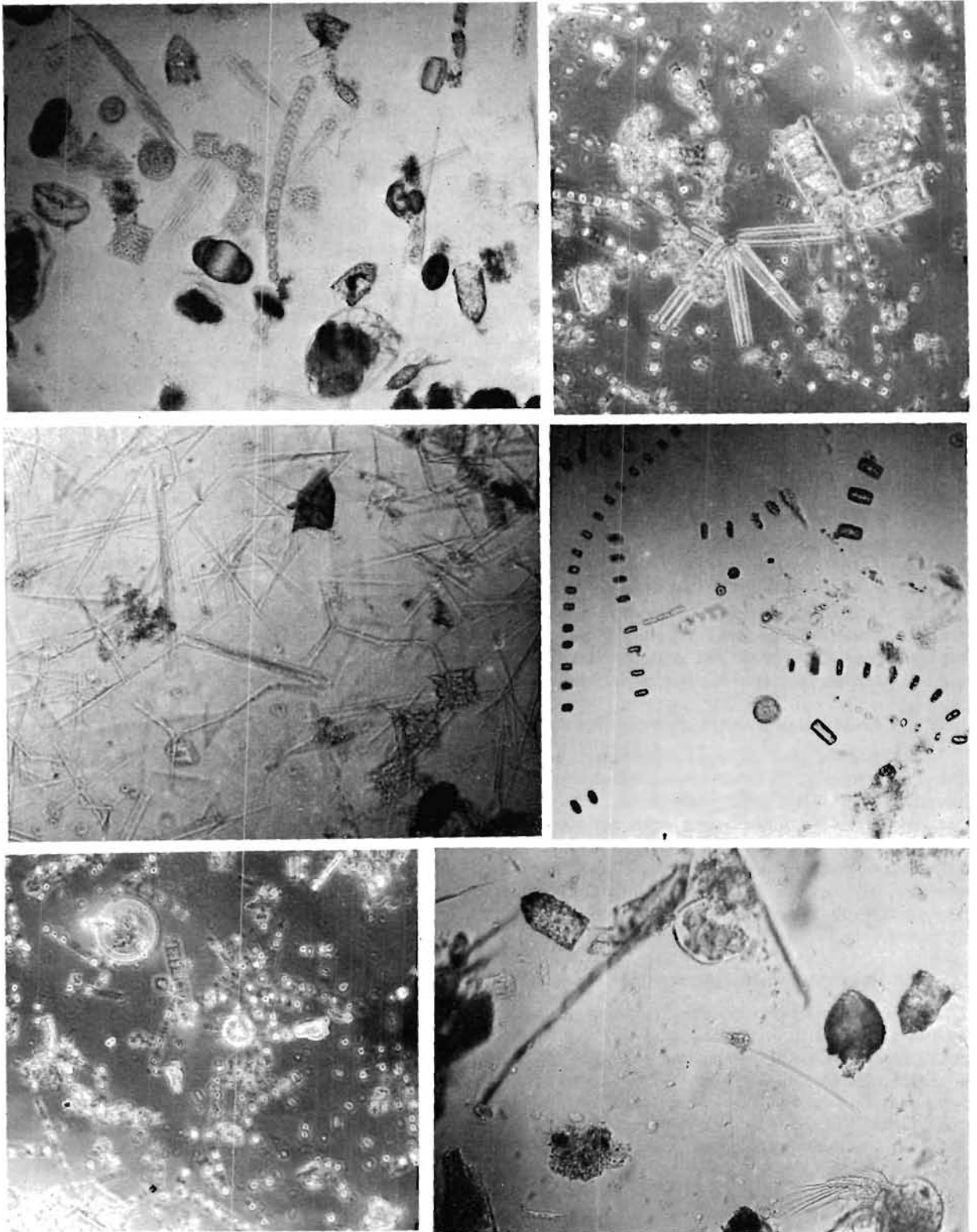


FIG. 33 à 38. — *Plancton hivernal*. En haut, à gauche : notons *Biddulphia aurita* et des formes benthiques ; à droite : trois formes communes durant cette saison, *Biddulphia aurita*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* ; au centre, à gauche : plancton des eaux saumâtres, en amont de la rivière, avec *Asterionella blackeyleyi* comme espèce dominante ; à droite : plancton de transition constitué principalement de *Thalassionema nitzschioides* ; en bas, à gauche : plancton à *Skeletonema costatum* ; à droite : plancton hivernal, pauvre en amont.



océanique tempéré, tandis qu'au printemps, elle est essentiellement néritique boréale. Par ailleurs, ils départagent les communautés en « végétation » ou « société », telles que : *Thalassiosira nordenskioldii*-végétation, *Chaetoceros*-végétation, *Triquetrum*-société, *Tripos*-société, à prépondérance de *Ceratium tripos*, *Tripos fusus*-société, à prépondérance de *C. tripos* et *C. fusus*.

Les espèces rencontrées à chaque saison ont été portées dans des tableaux récapitulatifs et par contingent au chapitre précédent. Mais tels quels, ces relevés ne donnent qu'une information imprécise sur la qualité des communautés phytoplanctoniques de la rivière d'Auray. Nous avons tenté de la préciser, par l'emploi de grilles de fréquences, en travaillant sur les cinq diatomées et les trois dinoflagellés les plus abondants pour chaque mois et, ceci, pour cinq années d'observations. Chacun des organismes considérés est doté d'un coefficient, correspondant à l'ordre d'importance de l'espèce, et qui va de 1 à 5 pour les diatomées et de 1 à 3 pour les dinoflagellés. Par un calcul simple, dérivé des calculs de probabilités, nous avons essayé de dégager la permanence, à des saisons données, de certains végétaux planctoniques, caractérisant la population des dites saisons et servant de fondement à la communauté phytoplanctonique. En théorie, la probabilité d'un événement est le rapport du nombre  $n$  des cas favorables à l'événement, au nombre total  $N$  des cas possibles, tous les cas étant supposés également possibles :

$$p = \frac{n}{N}$$

Dans le meilleur des cas,  $n = N$  d'où  $p = 1$ , c'est la certitude. A l'opposé se trouve l'impossibilité et  $p = 0$ . La probabilité est donc un nombre compris entre zéro et un. Dans le cas envisagé, les diatomées et les dinoflagellés sont des variables numériques avec des probabilités respectives de  $p_1, p_2, p_3, p_4$  et  $p_5$  pour les diatomées,  $p_1, p_2, p_3$  pour les dinoflagellés. Nous considérons arbitrairement que, sauf exception, les espèces dont les coefficients de probabilité sont inférieurs à 0,15 pour les diatomées et 0,10 pour les dinoflagellés, ne peuvent servir, généralement, à définir une communauté étant donné leur dispersion dans le temps et l'espace.

En nous basant sur ces données et en gardant le même découpage saisonnier, nous avons pu préciser la nature des associations phytoplanctoniques de l'estuaire d'Auray. Il est évident qu'en travaillant sur un nombre plus grand d'espèces, nous aurions gagné en exactitude, certaines formes quantitativement peu importantes pouvant caractériser mieux que d'autres une communauté, à cause de leur répartition homogène. Mais, d'une façon générale, les résultats obtenus sont représentatifs et multiplier les observations n'aurait rendu notre tâche que plus difficile.

#### Les communautés d'hiver.

En hiver, c'est-à-dire en janvier-février (le mois de mars étant traité à part) 8 espèces, ou groupes d'espèces, sont à la base des communautés phytoplanctoniques (fig. 33 à 38) :

Diatomées benthiques	= 0,60	<i>Ceratium furca</i>	= 0,27
<i>Biddulphia aurita</i>	= 0,36	<i>Coscinodiscus excentricus</i>	= 0,24
<i>Ceratium fusus</i>	= 0,33	<i>Gonyaulax unicornis</i>	= 0,17
<i>Chaetoceros danicus</i>	= 0,30	<i>Peridinium trochoideum</i>	= 0,16

Les diatomées benthiques, prises dans leur ensemble, ne peuvent suffire à définir les groupements végétaux de cette saison, en raison de la composition instable de leur peuplement et aussi, du fait que leur présence au sein des masses d'eau est souvent fortuite. Dans ce contexte, elles formeraient un élément plus important quantitativement que qualitativement. D'autre part les *Ceratium* et *Coscinodiscus excentricus* sont des espèces de la phase précédente en période végétative et leur abondance relative est déterminée par la pauvreté des autres organismes. Aussi, la communauté phytoplanctonique en janvier-février, nous paraît-elle caractérisée par *Biddulphia aurita*, *Chaetoceros danicus*, *Gonyaulax unicornis*, et *Peridinium trochoideum*, les autres formes n'ayant qu'une position secondaire, et caractérisant du reste, nous le verrons, d'autres associations.

En tenant compte des réserves émises plus haut et malgré la limite inférieure que nous nous sommes fixée, nous leur adjoindrons, en raison de l'aspect très saisonnier de leur passage en hiver : *Halosphaera viridis* (0,08), *Peridinium obtusum* (0,13), *Ditylum brightwellii* (0,05). Les espèces accompagnatrices, complétant la communauté hivernale sans lui appartenir réellement, sont, pour quelques-unes d'entre elles, des formes rélictées de l'automne précédent : *Thalassionema nitzschioides*,

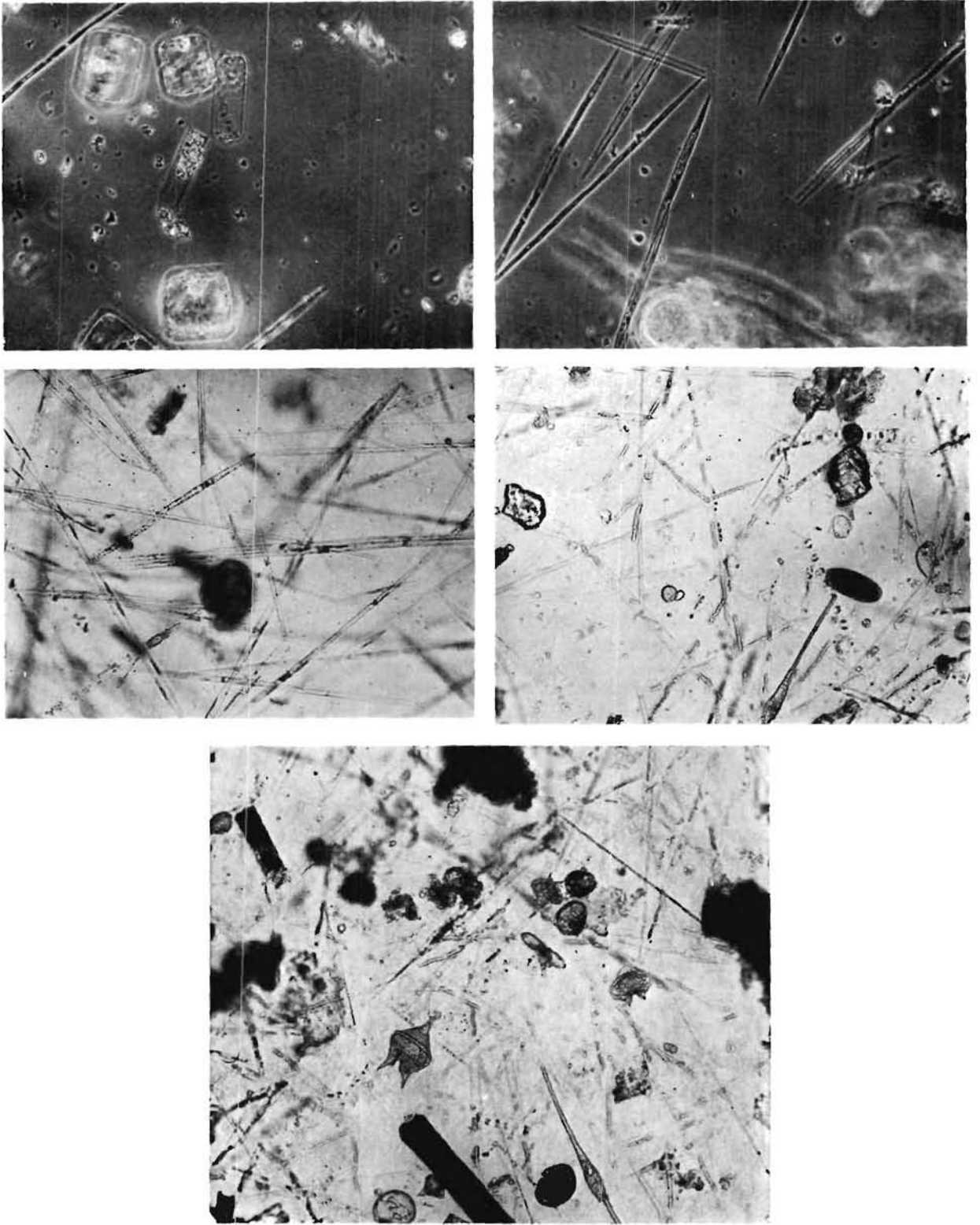


FIG. 39 à 43. — En haut, à gauche : plancton pré-printanier avec *Cerataulina bergonii* et *Nitzschia seriata* ; à droite : plancton printanier à base de *Nitzschia seriata* et *Chaetoceros curvisetus* ; au centre, à gauche : plancton printanier avec abondance de *Rhizosolenia shrubsolei* et *Nitzschia seriata* ; à droite : plancton à *Rhizosolenia shrubsolei* ; en bas : plancton printanier à un stade plus avancé (les dinophycées sont plus nombreuses).

*Rhizosolenia setigera*, *Biddulphia sinensis*, *Streptotheca tamesis*, *Skeletonema costatum*, *Ceratium horridum*, *C. lineatum*, *C. tripos*, *Dictyocha speculum*, *Peridinium conicoïdes*, *P. divergens*, *P. depressum*. Cette communauté peut être qualifiée de subnérétique à nérétique, boréale et tempérée, en raison de la prépondérance de *Biddulphia aurita* et de certaines espèces accompagnatrices comme *Rhizosolenia setigera* et *Skeletonema costatum*. Cependant l'hétérogénéité du plancton est assez grande puisque l'on rencontre à la fois des espèces nérétiques arctiques : *Thalassiosira hyalina*, *Asterionella kariana*, des espèces nérétiques tempérées : *Chaetoceros danicus*, *Coscinodiscus excentricus*, et *peridinium trochoïdeum*, des formes océaniques tempérées comme *Ceratium tripos* et de nombreuses espèces tycho-pélagiques des groupes boréal et tempéré.

L'aspect des associations planctoniques est sensiblement différent en mars. Certes, les diatomées benthiques sont toujours abondantes et *Biddulphia aurita* également, mais d'autres organismes pélagiques apparaissent, individualisant ainsi la végétation de ce mois pour lequel on note la répartition suivante :

Diatomées benthiques	= 0,76	<i>Skeletonema costatum</i>	= 0,20
<i>Biddulphia aurita</i>	= 0,52	<i>Ceratium fusus</i>	= 0,73
<i>Thalassiosira</i> sp.	= 0,48	<i>Ceratium furca</i>	= 0,46

Les trois diatomées du genre *Thalassiosira*, très communes, appartiennent à des catégories différentes : *T. gravida* est une forme boréale, *T. decipiens*, tempérée et *T. nordenskioldii*, boréo-arctique. Cet ensemble, qui forme une société à *Biddulphia aurita*, *Thalassiosira* sp., *Skeletonema costatum*, *Ceratium fusus* et *C. furca*, est essentiellement boréal. Les organismes végétaux accompagnateurs sont des dinophycées : *Glenodinium* sp., *Gonyaulax unicornis*, *Ceratium horridum*, *Peridinium trochoïdeum*, ou des bacillariales : *Rhizosolenia setigera*, *Coscinosira polychorda*, *Nitzschia seriata*. La comparaison entre les deux périodes : janvier-février d'une part, mars de l'autre, en justifie pleinement la séparation de la manière suivante et respectivement pour les mois de janvier et mars.

Diatomées benthiques (0,60 et 0,76), *Biddulphia aurita* (0,36 et 0,52), *Coscinodiscus excentricus* (0,24 et 0), *Chaetoceros danicus* (0,30 et 0,16), *Skeletonema costatum* (0,10 et 0,20), *Halosphaera viridis* (0,08 et 0), *Thalassiosira* sp., (0 et 0,48), *Ceratium fusus* (0,33 et 0,73), *C. furca* (0,27 et 0,46), *Gonyaulax unicornis* (0,17 et 0,07).

Il convient de signaler la présence dans cet habitat de certaines espèces visiteuses, issues de secteurs voisins et s'incorporant aux communautés en place. Par exemple *Raphoneis amphiceros*, *Biddulphia rhombus*, *Melosira crenulata*, *Synedra ulna* var. *danica*, semblent provenir de l'estuaire de la Vilaine ou du littoral attenant, situés à l'E-SE de la rivière d'Auray, comme nous l'ont indiqué quelques prospections dans ces parages. Toutefois, nous n'excluons pas totalement que ces espèces puissent être indigènes en rivière d'Auray et y demeurer.

### Les communautés de printemps.

Le printemps s'annonce par des populations nouvelles et les résultats obtenus pour les mois d'avril, mai et juin, mettent en exergue les principales espèces de ces communautés printanières (fig. 39 à 43). On remarquera une régression des organismes benthiques, qui restent cependant très communs :

<i>Rhizosolenia shrubsolei</i>	= 0,48	<i>Peridinium ovatum</i>	= 0,40
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	= 0,44	<i>Noctiluca scintillans</i>	= 0,38
Diatomées benthiques	= 0,37	<i>Diplopeltopsis minor</i>	= 0,13
<i>Nitzschia seriata</i>	= 0,34	<i>Peridinium trochoïdeum</i>	= 0,11
<i>Ceratium fusus</i>	= 0,42	<i>Peridinium pellucidum</i>	= 0,11

Les principales formes secondaires appartiennent aussi à diverses catégories systématiques et écologiques, ce sont :

<i>Cerataulina bergonii</i>	= 0,16	<i>Rhizosolenia delicatula</i>	= 0,07
<i>Rhizosolenia setigera</i>	= 0,16	<i>Dictyocha speculum</i>	= 0,07
<i>Chaetoceros didymus</i>	= 0,10	<i>Ceratium furca</i>	= 0,04

Avec *Rhizosolenia shrubsolei*, *Chaetoceros curvisetus*, *Nitzschia seriata*, *Cerataulina bergonii*, *Ceratium fusus*, *Peridinium ovatum* et *Noctiluca scintillans*, nous avons une communauté phyto-

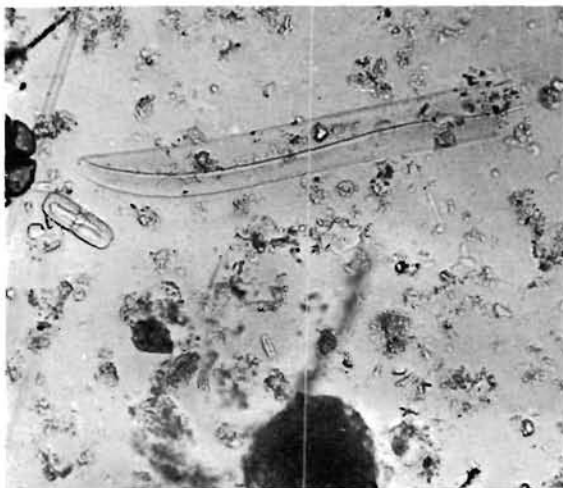
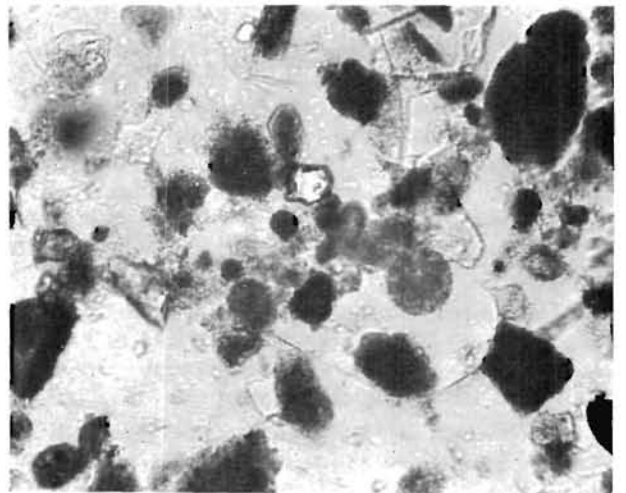
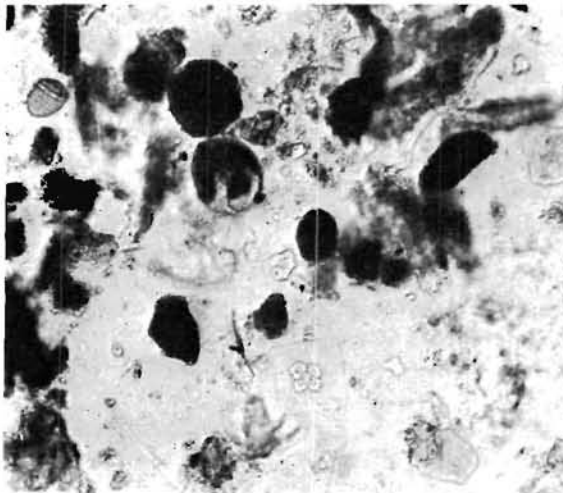
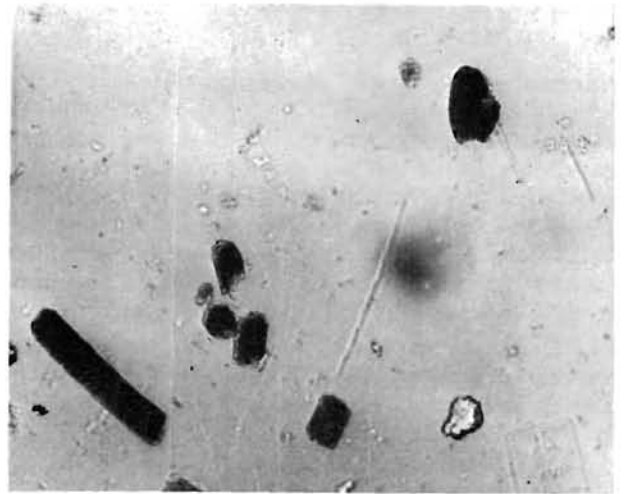
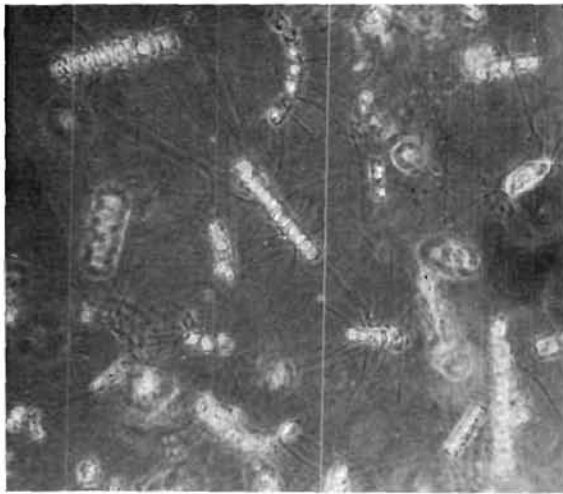


FIG. 44 à 49. — En haut, à gauche : plancton estival à *Chaetoceros* ; à droite : autre type de plancton estival à *Chaetoceros* ; au centre, à gauche : plancton estival au Vézy, nombreuses formes typhopélagiques et des détritits ; à droite : plancton estival au Plessis avec abondance de détritits ; en bas, à gauche : type de plancton d'été en amont, avec *Nitzschia delicatissima* et des diatomées benthiques ; à droite : plancton pauvre avec quelques dinofycées et des diatomées typhopélagiques.

planctonique parfaitement bien individualisée, de caractère néritique tempéré. Sur l'ensemble de l'échantillon de plancton nous trouvons un nombre d'espèces relativement grand de *Chaetoceros* et de *Rhizosolenia* : *Chaetoceros danicus*, *C. didymus*, *C. decipiens*, *C. lorenzianus*, *C. radicans*, *C. teres*, *Rhizosolenia setigera*, *R. delicatula*, *R. fragilissima*, qui nous donne l'association du « styliplankton » et du « Chaetoplankton » de CLEVE, soit un « Styli-Chaeto-plankton ».

Comme précédemment, des espèces caractéristiques d'autres secteurs s'observent en rivière d'Auray, notamment en avril. Il s'agit fréquemment de bacillariales de la Manche : *Chaetoceros-teres*, *Porosira glacialis* et *Biddulphia regia*.

Ces formes allochtones ne font que des incursions très restreintes dans le temps et sont peut-être indicatrices de certains mouvements de masses d'eau ; elles seraient apportées par des digitations de courants généraux. Cela se vérifie par l'irrégularité ou la périodicité de leur passage dans l'aire géographique qui nous occupe, où elles sont apparues avec un maximum d'intensité en 1964.

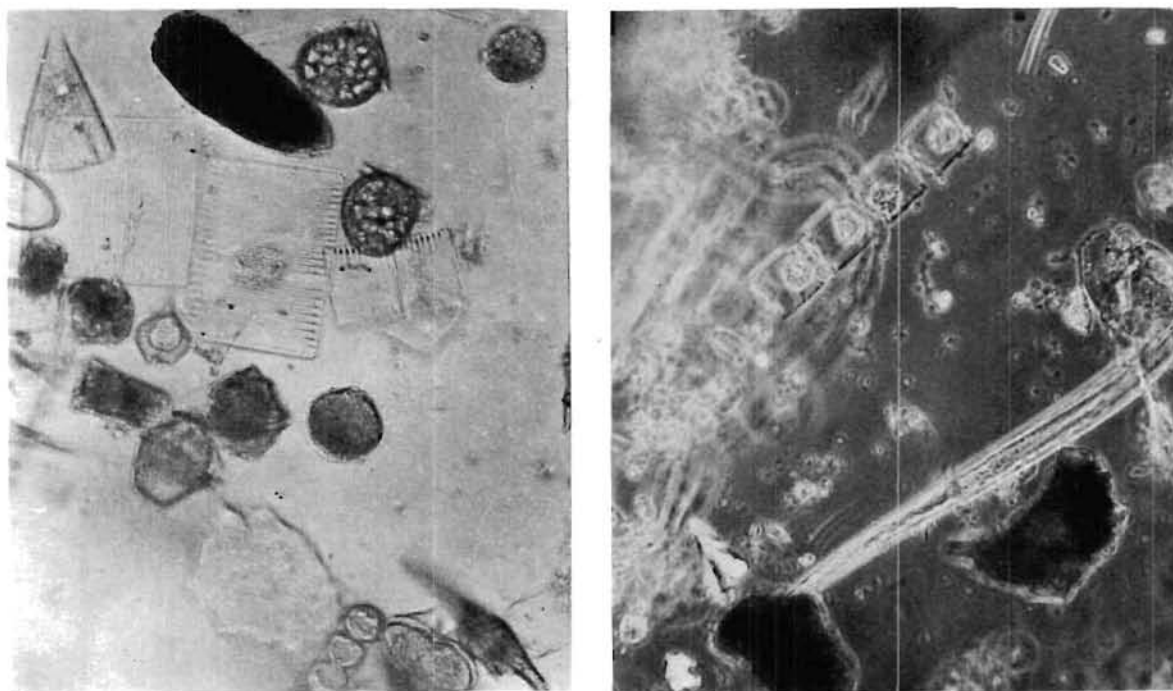


FIG. 50 et 51. — Plancton estival de transition vers l'automne, en aval, riche en formes tyhopélagiques et en dinophycées dont *Gonyaulax polyedra* (à gauche) ; même type de plancton en amont avec des diatomées benthiques et *Lithodesmium undulatum* (à droite).

### Les communautés d'été.

Le phytoplancton printanier disparaît peu à peu et, en juillet, il est remplacé par des populations mieux adaptées aux nouvelles conditions de milieu, telles que l'ensoleillement ou la température de l'eau. La communauté qui se crée alors (fig. 44 à 51), se caractérise beaucoup plus par des groupements de genres que par des groupements d'espèces, qui sont souvent très nombreuses, en voici la répartition :

<i>Chaetoceros curvisetus</i>	: 0,56	<i>Chaetoceros decipiens</i>	: 0,16
Diatomées benthiques	: 0,36	<i>Leptocylindrus danicus</i>	: 0,14
<i>Nitzschia delicatissima</i>	: 0,30	<i>Ceratium fusus</i>	: 0,63
<i>Rhizosolenia alata</i>	: 0,18	<i>Ceratium furca</i>	: 0,23
<i>Striatella unipunctata</i>	: 0,18	<i>Peridinium oblongum</i>	: 0,17

*Chaetoceros curvisetus*, *Nitzschia delicatissima*, *Rhizosolenia alata*, *Striatella unipunctata* et *Peridinium oblongum* sont des formes typiques des mois chauds, à la base des communautés estivales. D'autres espèces viennent renforcer la particularité du phytoplancton estival: outre quelques-unes déjà citées, nous rencontrons également *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiothrix frauenfeldii*, *Peridiniopsis asymetrica*, *Gonyaulax digitale*, *Dictyocha fibula*. Mais pour mieux définir ces associations de l'été, nous avons retenu les genres les plus représentatifs tels que : *Chaetoceros* : 0,32, *Ceratium* : 0,55, *Peridinium* : 0,20.

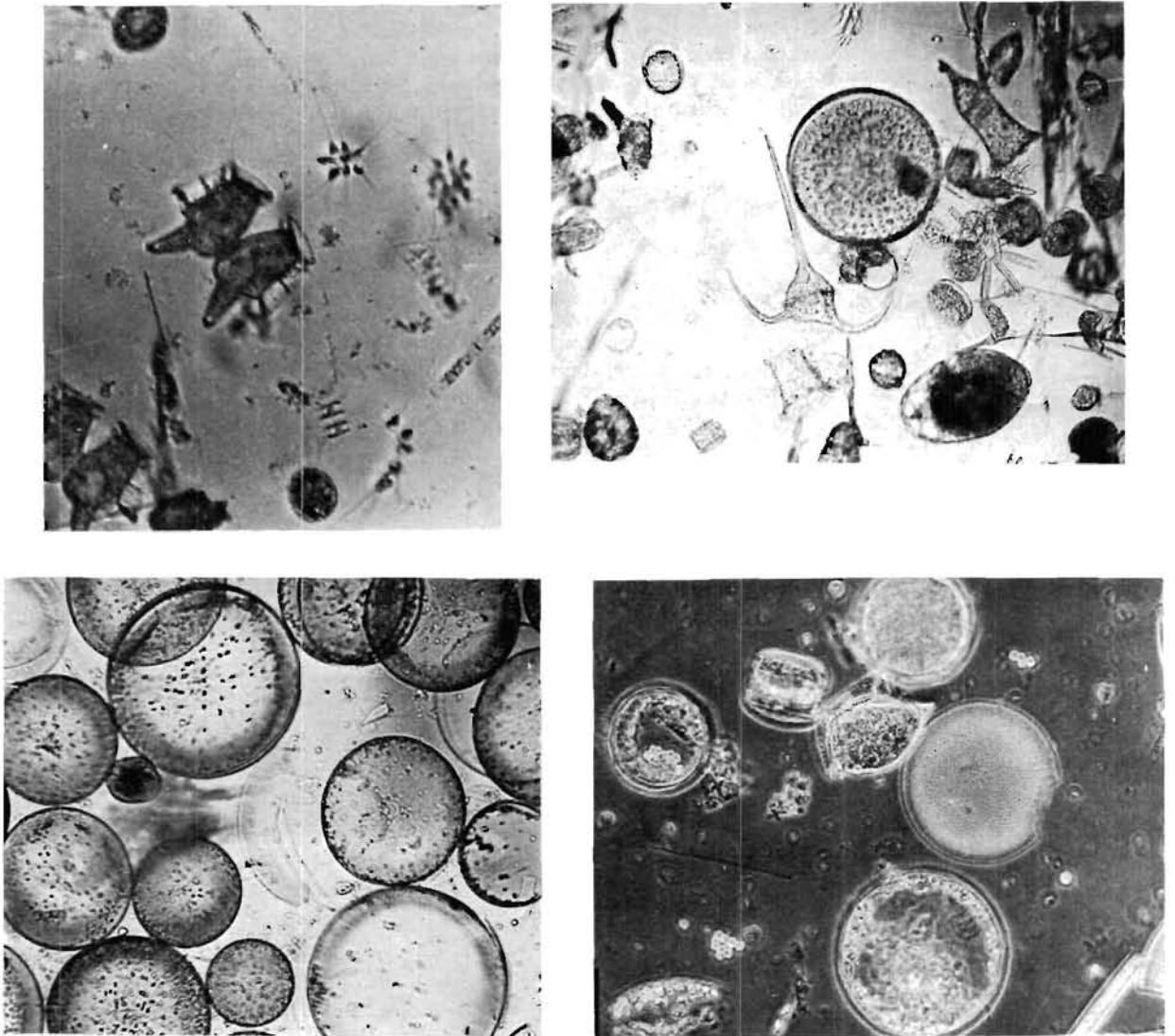


FIG. 52 à 55. — Plankton automnal. en haut, à gauche : avec des espèces équinoxiales ; à droite : plankton typique ; en bas, à gauche : fort développement de *Coscinodiscus* ; à droite : plankton de fin de saison.

Les populations de *Chaetoceros* sont constituées par *C. curvisetus*, *C. decipiens*, *C. costatus*, *C. didymus*, *C. lorenzianus*, *C. wighami*, *C. socialis* et d'autres espèces, moins intéressantes quantitativement ; les *Ceratium*, par *C. fusus*, *C. furca*, *C. macroceros*, *C. lineatum*, *C. tripos*, les *Peridinium* par *P. oblongum*, *P. divergens*, *P. trochoïdeum*, *P. claudicans*, *P. diabolus*, *P. nudum*. Si quelques-uns de ces organismes sont d'origine océanique tempérée ou boréale, la plupart d'en-

tre eux sont néritiques tempérés. Dans ces conditions, on peut qualifier le plancton d'été de « société à *Chaetoceros-Ceratium-Peridinium* », subocéanique et néritique tempérée. On rejoint ici le « *Chaetoplankton* » de CLEVE et de AIKAWA (1930) ou le « *Ceratium-summer-plankton* » de GRAN et BRAARUD (1935).

### Les communautés automnales.

L'aspect du plancton automnal diffère nettement du précédent par la qualité écologique des diatomées rencontrées (fig. 52 à 55). La distribution quantitative probable des organismes pendant les mois de septembre à décembre durant cinq années, a été la suivante :

Diatomées benthiques	: 0,47	<i>Coscinodiscus giganteus</i>	: 0,18
<i>Coscinodiscus excentricus</i>	: 0,46	<i>Coscinodiscus centralis</i>	: 0,05
<i>Rhizosolenia setigera</i>	: 0,29	<i>Ceratium fusus</i>	: 0,60
<i>Biddulphia sinensis</i>	: 0,27	<i>Ceratium furca</i>	: 0,43
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i>	: 0,25	<i>Peridinium depressum</i>	: 0,14

Les *Coscinodiscus*, *Biddulphia sinensis* et *Peridinium depressum* apparaissent donc comme les végétaux typiques de l'automne. D'une façon générale, la répartition en genres donne les résultats ci-dessous :

<i>Coscinodiscus</i>	: 0,34	Diatomées benthiques	: 0,16
<i>Biddulphia</i>	: 0,11	<i>Ceratium</i>	: 0,55
<i>Chaetoceros</i>	: 0,11	<i>Peridinium</i>	: 0,23

Ceci confirme le point de vue précédent, le genre *Biddulphia* étant représenté par deux espèces, *B. sinensis* et *B. alternans*, tandis que les *Chaetoceros* sont encore très variés: *C. danicus*, *C. curvisetus*, *C. lauderi*, *C. lorenzianus*, *C. decipiens*, *C. socialis*, *C. costatus*, plusieurs d'entre eux étant déjà présents depuis le printemps. Le genre *Ceratium*, encore dominé par *C. fusus* et *C. furca*, n'est pas vraiment caractéristique du plancton automnal. Des espèces secondaires sont très intéressantes parce que leurs apparitions dans la rivière sont nettement saisonnières. Ce sont des formes océaniques, généralement de grande taille: *Rhizosolenia styliformis*, *R. robusta*, *Stephanopyxis palmeriana*, *Chaetoceros glandazii*, *Coscinodiscus perforatus*, *C. stellaris*, *Biddulphia mobiliensis*, *Ceratium macroceros*, *C. candelabrum*, *Peridinium oceanicum*, *P. pentagonum*, *Gonyaulax polyedra*, *Goniodoma polyedricum*, *Dinophysis tripos* et *D. caudata*. En définitive, l'automne se distingue par une « société à *Coscinodiscus-Biddulphia-Chaetoceros-Ceratium-Peridinium* » et plus précisément, une « société à *Coscinodiscus excentricus - asteromphalus - Biddulphia sinensis - Rhizosolenia setigera - Peridinium depressum - Ceratium* », essentiellement océanique tempérée, malgré la présence de quelque formes néritiques.

En conclusion, de par leur composition, on perçoit une évolution des communautés phytoplanctoniques de l'hiver à l'automne.

a) En hiver, une communauté subnéritique à néritique et boréale, avec des tendances littorales et tempérées. Elle comprend des espèces comme *Biddulphia aurita*, *Chaetoceros danicus*, *Thalassiosira* diverses, *Skeletonema costatum*, *Ceratium furca*, *Gonyaulax unicornis* et *Peridinium trochoideum*.

b) Au printemps, une communauté néritique tempérée composée de *Rhizosolenia shrubsolei*, *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros curvisetus*, *Cerataulina bergonii*, *Ceratium fusus*, *Peridinium ovatum*, *Noctiluca scintillans*.

c) En été, une communauté néritique et subocéanique tempérée, avec des tendances tycho-pélagiques, les principales formes de cette association étant divers *Chaetoceros*, dont *Chaetoceros curvisetus*, *Nitzschia delicatissima*, *Rhizosolenia alata*, *Striatella unipunctata*, *Ceratium fusus* et *Peridinium oblongum*.

d) En automne, une communauté principalement océanique, avec des tendances néritiques tempérées et boréales. Le phytoplancton est à base de *Coscinodiscus*, notamment *C. excentricus*, *C. asteromphalus*, de *Biddulphia sinensis*, *Ceratium fusus*, *C. furca* et *Peridinium depressum*.

On notera, pour l'ensemble du cycle annuel, la pérennité des diatomées benthiques, celle de *Rhizosolenia setigera*, et, entre autres, de *Ceratium fusus* et *C. furca*.

**b) Diversité spécifique et successions de populations.**

La diversité spécifique caractérise la distribution des individus entre les espèces. Elle peut être supposée minimale si tous les individus d'une population sont dans la même catégorie : population monospécifique. Cette situation improbable dans la nature, se trouve réalisée dans les cultures axéniques (MARGALEF, 1967). Les poussées phytoplanctoniques composées de peu d'espèces, mais dont l'une domine largement, se rapprochent de ce schéma avec des diversités souvent basses. Elle est maximale dans des cas également improbables, où chaque individu fait partie d'une espèce différente. L'indice de diversité a été calculé ici à la fois pour les diatomées et pour les dinoflagellés ; le rapport de ces deux indices renseigne sur l'évolution simultanée de ces deux groupes phytoplanctoniques, l'un par rapport à l'autre. Après TRAVERS (1962), GRALL et JACQUES (1964), nous avons utilisé l'indice de GLEASON (1922) ;

$$d = \frac{s - 1}{\log_e N} \quad (\text{MARGALEF, 1958}),$$

où  $s$  est le nombre d'espèces présentes et  $N$  le nombre total d'individus.

L'établissement de cette formule suppose une répartition logarithmique des individus en espèces, ce qui est souvent le cas dans les populations naturelles (GRALL et JACQUES, 1964). Parce que son calcul est rapide et pour d'autres raisons exposées plus loin, nous l'avons préféré à l'indice de MARGALEF, d'emploi plus complexe, mais qui a l'avantage de ne pas supposer une distribution particulière des individus en espèces.

$$I = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_s!} \text{ exprimé en bits/individu}$$

où  $N$  est le nombre total d'individus,  $N_a$  le nombre d'individus de l'espèce  $a$ ,  $N_b$  le nombre d'individus de l'espèce  $b$ , etc. En comparant les résultats donnés par ces deux indices, GRALL et JACQUES ont trouvé des valeurs très proches. MARGALEF (1967) estime que la corrélation entre les indices basés sur les expressions d'information théorique, telle que la formule reproduite ci-dessus, et les indices plus simples basés seulement sur deux valeurs, nombre total d'individus et nombre total d'espèces, telle que l'équation de GLEASON, est bonne. C'est aussi l'opinion de TRAVERS (1971) selon lequel l'indice  $d$  donne une appréciation satisfaisante de la diversité spécifique surtout si  $N > 35$ , ce qui est toujours le cas dans nos échantillons. Toutefois il est admis que l'indice  $I$  (ou  $\bar{D}$ ) ou encore les autres indices dérivés de la théorie de l'information sont de valeur supérieure, puisque  $d$  ne tient pas compte de l'abondance des individus dans chaque espèce (MARGALEF, 1957 ; CANCELA DA FONSECA, 1969 ; TRAVERS, 1971). Malgré cette dernière réserve, nous avons utilisé  $d$  et nous contenterons d'interpréter les résultats fournis par cette formule.

Cette notion de diversité spécifique vient appuyer la théorie des « successions ». En principe, l'indice de diversité croît peu à peu au cours d'une succession et diminue brusquement lors du passage à la succession suivante (TRAVERS, 1962). Cette idée de succession phytoplanctonique est mise en pratique depuis plusieurs années, en particulier par les auteurs espagnols (MARGALEF, 1958). La succession écologique est un processus de « self-organisation », basé sur les interactions parmi les espèces et entre les organismes et l'environnement, lequel se manifeste par des changements mesurables dans l'écosystème (MARGALEF, 1967). Le cours de l'évolution du phytoplancton est fractionné en successions plus ou moins longues, chacune étant constituée de plusieurs stades, généralement trois, qui se suivent dans le même ordre (TRAVERS, 1962). Chaque stade de la succession est caractérisé par la présence de certaines espèces indicatrices.

*Stade 1* : par la présence de petites diatomées ou de petits flagellés, au potentiel de multiplication élevé : *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, *L. minimus*, *Nitzschia closterium*, *N. seriata*, *Asterionella japonica*.

*Stade 2* : par l'abondance d'espèces plus grandes et une relative diversification des dinoflagellés : *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Guinardia flaccida*, *Cerataulina bergonii*. La majorité des diatomées apparaissent à ce stade.

*Stade 3* : par la prépondérance des dinoflagellés.



L'évolution d'une succession s'accompagne souvent d'une diminution générale de la densité du phytoplancton, et un changement de succession est marqué par un événement important, tel qu'un renouvellement des eaux (TRAVERS, 1962 ; MARGALEF, 1967).

**Variations de l'indice de diversité spécifique.**

Les valeurs extrêmes de l'indice moyen de la diversité spécifique des diatomées, pour quatre années, sont comprises entre 2,42 et 4,21 en aval. Son évolution au Vezy montre un point de départ faible en février : 2,42, puis une augmentation jusqu'en avril 3,75, une diminution à partir de mai, qui se poursuit jusqu'en juin, moment où l'indice passe à 3,26, puis à 2,46. Il subit à nouveau un accroissement de juin à août, qui l'amène à 4,03 pour ce mois. Il reste ensuite relativement élevé jusqu'à la fin de l'année, avec des valeurs assez stables de septembre à novembre : 3,88, 3,99 et 3,77, avant d'atteindre le maximum annuel en décembre : 4,21 (fig. 56).

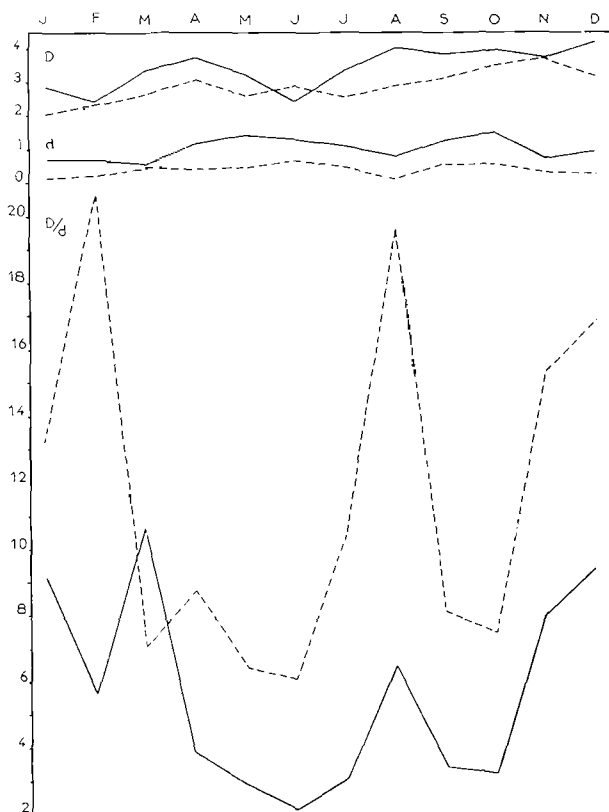


FIG. 56. — Variations des indices de diversité spécifique des diatomées D, des dinoflagellés d et de leur rapport au Vezy (trait plein) et au Plessis (tireté).

Au Plessis, l'allure est différente, même si l'on note un premier maximum en avril : 3,04, suivi d'une diminution en mai : 2,61. Les valeurs sont dans l'ensemble plus faibles, les points extrêmes étant 2,08 et 3,74. A partir de juillet, l'indice augmente jusqu'en novembre où est atteint le maximum annuel (fig. 56).

L'indice moyen de diversité biotique des dinoflagellés évolue de façon sensiblement analogue à celui des diatomées, mais avec un décalage dans le temps et des valeurs bien moindres, surtout au Plessis (fig. 56). Les indices extrêmes, pour les deux stations de l'aval et de l'amont, ont été respectivement : 0,53-1,49 et 0,15-0,67.

Le rapport de ces deux indices permet de suivre l'évolution des proportions de ces deux populations. De novembre à mars et en août, les quotients sont élevés et soulignent un ensemble

plus riche en bacillariales qu'en dinophycées. A l'inverse, les faibles quotients indiquent que le nombre des dinoflagellés, par rapport à celui des diatomées, a augmenté plus vite. Les valeurs les plus basses de ce quotient étant toujours restées supérieures à 1, démontrent que les diatomées ont toujours été prédominantes. Nous avons déjà remarqué, pour un autre estuaire, celui du Belon (PAULMIER, 1971), que l'ensemble des quotients augmentait de l'aval vers l'amont; les résultats obtenus pour la rivière d'Auray corroborent cette observation. Elle suggère un milieu de moins en moins favorable pour les dinoflagellés de l'aval vers l'amont, leur origine océanique et une accessibilité aléatoire pour ces organismes vers les zones amont de l'estuaire.

Dans l'absolu, ces deux indices  $d_1$  et  $d_2$  et leur rapport subissent des fluctuations d'assez grande amplitude, lesquelles sont d'ailleurs plus irrégulières en amont (fig. 57). Ainsi en 1964, nous trouvons pour  $d_1$  une valeur maximale de 5,19 au Vezy et en 1968 une valeur minimale

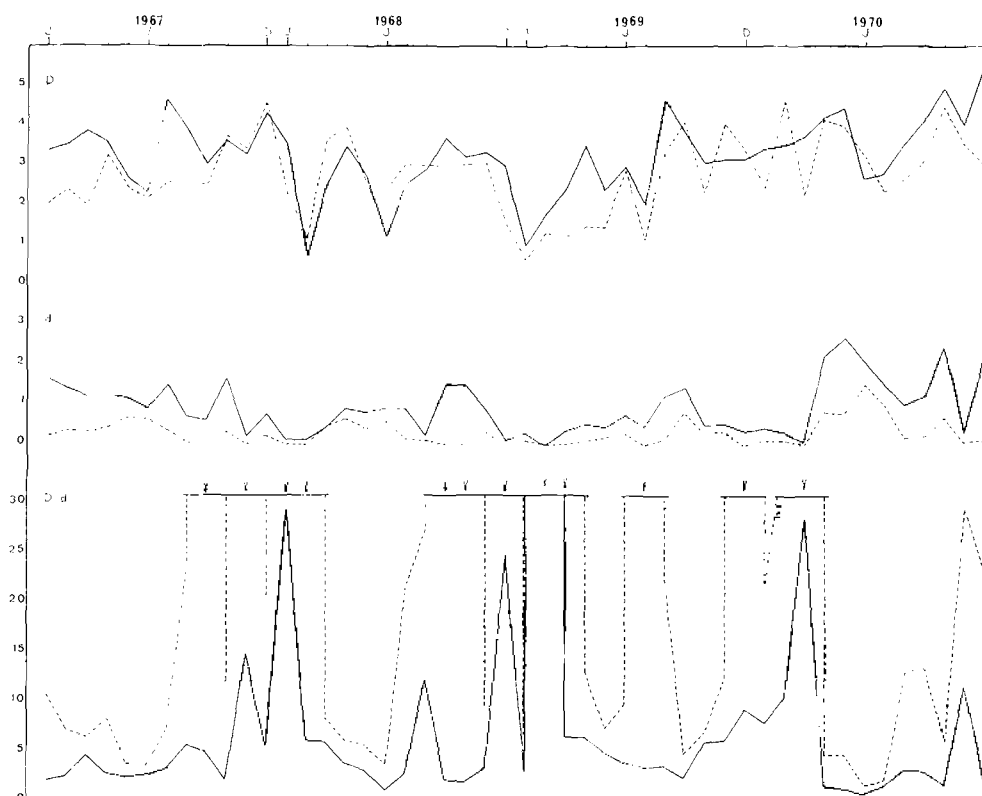


FIG. 57. — Fluctuations des indices de diversité spécifique  $D$  et  $d$  et de leur rapport  $d_1/d_2$  de 1967 à 1970, au Vezy (trait plein) et au Plessis (tireté).

de 0,74, toujours en aval. Au même moment, les valeurs minimales peuvent être inférieures au Plessis, et les valeurs maximales supérieures à celles de l'aval. L'indice des dinoflagellés,  $d_2$ , laisse apparaître des variations aussi importantes : de 0,61 à 1,99 en 1964, de 0,13 à 2,67 en 1970, en aval, tandis qu'au Plessis, elles sont légèrement en deçà. Les variations du rapport  $d_1/d_2$  sont bien plus étendues, surtout en amont; elles vont de 1,25 vers l'infini (fig. 57).

Les faibles valeurs de l'indice prévalent au printemps, dans le courant de l'automne et parfois en hiver. Les causes qui déterminent cette baisse de l'indice ne sont pas les mêmes pour ces trois périodes. En automne et surtout au printemps, elles peuvent être attribuées à la compétition interspécifique favorisée par les facteurs du milieu, le développement intensif d'une espèce excluant presque toutes les autres (GRALL, 1964); ainsi, au printemps: *Rhizosolenia shrubsolei*, *Nitzschia seriata* ou *Chaetoceros curvisetus* au Vezy, *Nitzschia delicatissima* au Plessis; en

automne des *Coscinodiscus* ou *Biddulphia sinensis*. Ces faibles valeurs coïncident avec des populations hivernales à la fois pauvres en espèces et en individus, la distribution de ceux-ci étant inégale toutefois au sein des espèces. L'accroissement des indices s'accompagne d'une augmentation du nombre des unités morphologiques, c'est-à-dire des colonies et des cellules isolées, mais surtout des taxa, consécutive à une régression de la compétition interspécifique, elle-même fonction de facteurs de croissance moyens ne permettant pas le développement massif d'une seule espèce. Il peut être provoqué également, notamment en hiver et au printemps, par un apport de formes benthiques, qui viennent enrichir momentanément le plancton de surface.

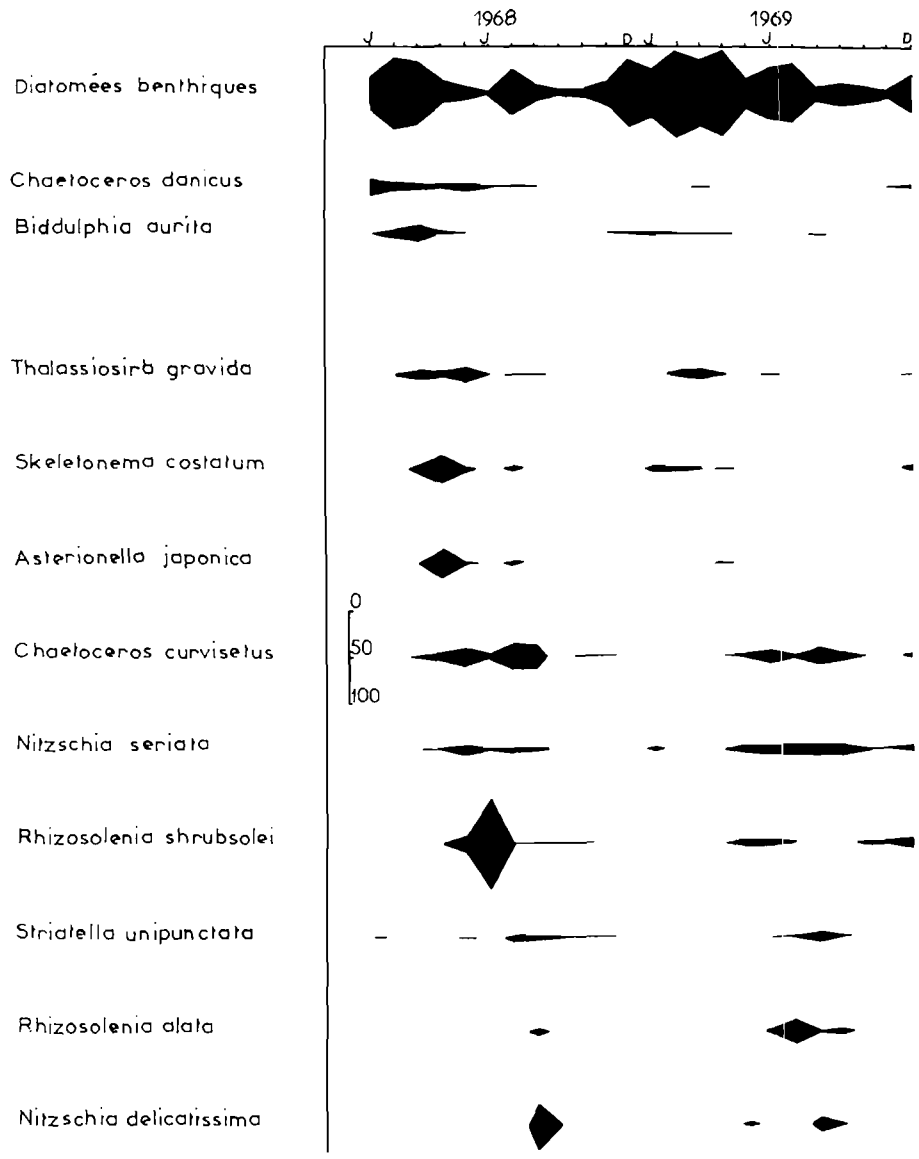


FIG. 58. — Pourcentages de quelques espèces dominantes par rapport à la population totale au Vézé, en 1968 et 1969.

**Indice de dominance.**

En marge des successions naturelles, celles des espèces dominantes présentent un caractère plus spectaculaire puisque, à chaque changement de communauté, une espèce dominante nouvelle

apparaît et que plusieurs d'entre elles peuvent se suivre au cours d'une taxocénose. Un seul élément ne domine que dans un espace de temps relativement réduit, du moins en ce qui concerne les formes pélagiques, car, par ailleurs, l'évolution des pourcentages de dominance sur un cycle annuel, met en valeur l'importance des diatomées benthiques, prises dans leur ensemble. De même, dans les populations de dinoflagellés, *Ceratium fusus* apparaît souvent comme l'organisme principal du groupe (fig. 58). Les mêmes remarques s'appliquent à toutes les stations. L'ampleur de la dominance d'une espèce sur une population donnée est d'ailleurs très variable et se mesure en pourcentage ou par l'expression :  $\delta l = \frac{100.nl}{N}$

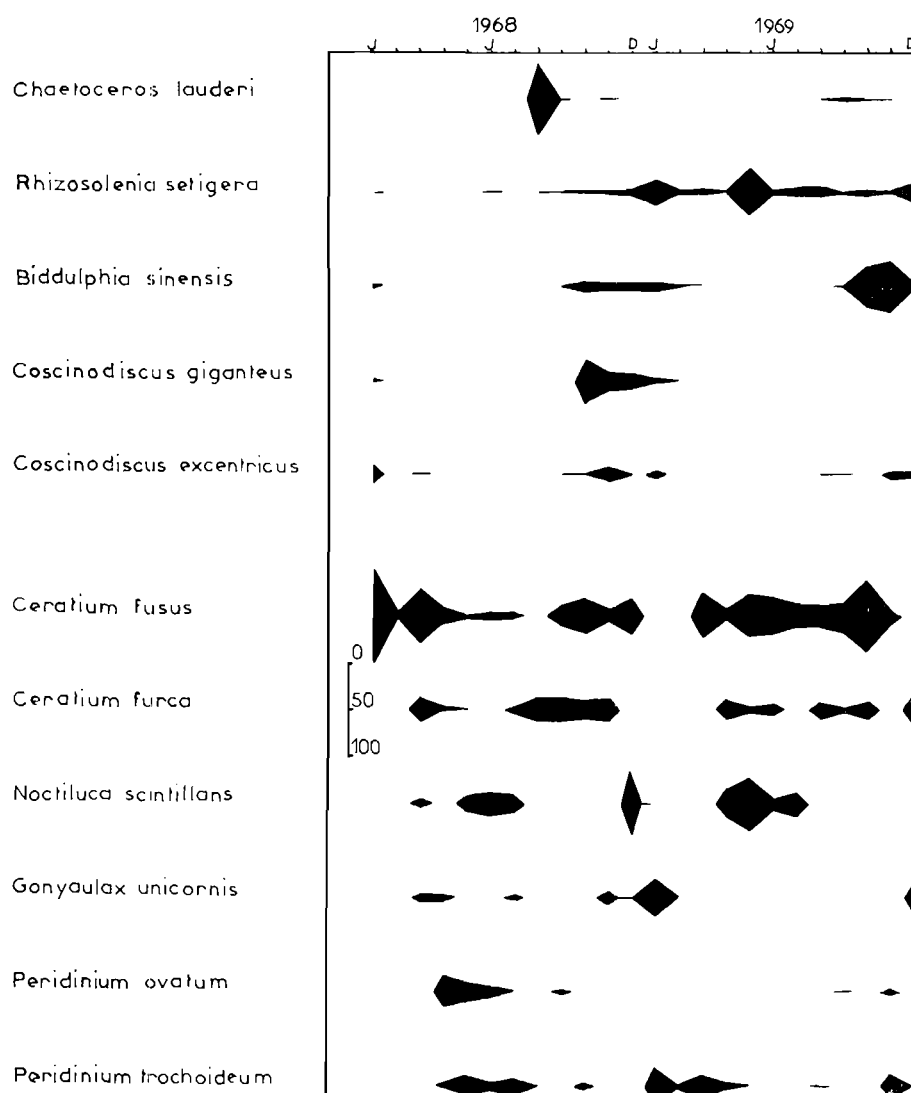


FIGURE 58. — Suite.

La dominance d'une espèce  $nl$  par rapport à la population totale  $N$ , aussi bien chez les diatomées que chez les dinoflagellés, dépend du nombre d'unités morphologiques dans chaque taxon. Par exemple, pour les diatomées, elle va de 6,38 % à 95,10 % au Vezy, et de 2,71 % à 91,44 % au Plessis. Les pourcentages moyens établis sur sept années d'observations aux deux

stations, montrent qu'elle augmente de l'hiver jusqu'au printemps, reste élevée durant toute cette saison, puis tombe en été et en automne (tabl. 5). Les dinoflagellés dominants ne représentent qu'un très faible pourcentage de la population globale, puisque, si l'on compare les moyennes arithmétiques des deux groupes, les valeurs trouvées sont très inférieures pour eux par rapport aux diatomées (tabl. 5). Cependant, nous avons constaté parfois des pourcentages de dinophycées dominantes, du même ordre ou supérieurs à ceux des diatomées, notamment lors de l'« explosion » d'espèces telles que :

au Vezy, le 3 septembre 1964, *Gonyaulax polyedra* 25,88 %, le 6 août 1965, *Ceratium fusus* 53,54 %, le 4 octobre 1965, *C. fusus* 41,27 %, le 6 juillet 1966, *C. fusus* 27,91 % ;

au Plessis, le 5 juillet 1968, *Gonyaulax spinifera* 20,75 %.

Il y a donc une relation entre le pourcentage de l'espèce dominante et la concurrence interspécifique. Les données recueillies indiquent que c'est au printemps qu'apparaissent les planctons monospécifiques ou paucispécifiques, avec prolifération d'une ou deux espèces qui « étouffent » en partie les autres. La compétition entre les espèces amenant le développement intensif d'une seule d'entre elles, abaisse l'indice de diversité biotique ; c'est souvent le cas pendant cette saison. Nous avons cherché à établir des liens entre ces différents éléments par le calcul du coefficient de corrélation. Une bonne corrélation inverse a été trouvée au Vezy :  $r = -0,59$  et une meilleure encore au Plessis :  $r = -0,77$ . Pour une raison identique, c'est-à-dire augmentation ou diminution du pourcentage de l'espèce dominante et de l'indice de diversité spécifique, en fonction de la composition qualitative et quantitative du phytoplancton, on pouvait supposer une relation entre ces paramètres et l'indice de diversité pigmentaire  $D_{430}/D_{665}$ . En fait, la corrélation

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Moy. arithmétique
Diatomées													
Vezy	27,52	35,81	28,03	27,47	52,81	54,80	37,86	24,05	34,70	20,44	24,05	26,70	32,85
Plessis	21,22	25,70	26,87	26,13	43,18	46,98	44,23	48,43	34,65	14,80	21,99	28,38	31,88
Dinoflagellés													
Vezy	2,33	1,48	3,04	1,76	1,41	2,89	7,71	8,02	3,74	9,66	1,02	0,90	3,66
Plessis	1,93	0,34	1,28	0,84	1,55	1,89	3,56	0,71	0,35	1,11	0,47	0,19	1,18

TABLE. 5. — Evolution des pourcentages moyens de dominance par rapport à la population totale.

positive, assez moyenne :  $r = +0,37$ , révèle un apport en pigments d'origines diverses, interférant avec ceux du phytoplancton et les masquant ; la caractérisation des structures phytoplanc-toniques par ce seul indice de diversité pigmentaire est ainsi rendue difficile.

### Successions écologiques en rivière d'Auray.

Les espèces dominantes revêtent une grande importance puisque, à peu de chose près, ce sont aussi les organismes distinctifs des différentes phases des successions écologiques. Suivant les années, nous avons décelé de 2 à 3 successions aussi bien en aval qu'au Plessis. MARGALEF (1967) note que de telles successions peuvent se produire plusieurs fois dans l'année, dans des zones telles que les baies. L'irrégularité dans la formation des successions et leur divergence d'avec le modèle théorique sont probablement la conséquence des modifications des facteurs ambiants et des conditions nutritionnelles, notamment en amont de l'estuaire (IGNATIADES, 1969). Divers moyens peuvent être mis en œuvre pour délimiter les successions et leurs différents stades : le rapport des dénombrements des diatomées et des dinoflagellés, l'indice de diversité pigmentaire

$D_{430}/D_{665}$ , l'indice de diversité spécifique  $d$  et le rapport des indices afférents à chacun des deux groupes d1/d2, ainsi que le recensement qualitatif et quantitatif des principales espèces.

Une première succession peut commencer au début de l'hiver avec des poussées plus ou moins importantes de *Thalassiosira* ou de *Skeletonema costatum*. Celle-ci est souvent tronquée et le stade 3 rarement atteint. Elle fait place à la succession principale qui démarre au début, ou au cours du printemps. Il semble qu'elle se prolonge, généralement, jusqu'en novembre-décembre. Le stade 1 voit souvent la prolifération d'espèces comme *Asterionella japonica*, *Nitzschia seriata* ou *Rhizosolenia shrubsolei*. La seconde étape commence pendant la poussée phytoplanctonique principale ou lui est parfois consécutive. Elle se distingue par l'extension qualitative et quantitative des populations ; les *Chaetoceros* forment une fraction importante du phytoplancton, ainsi que des *Rhizosolenia*, *Cerataulina bergonii*, *Guinardia flaccida*. Les formes rencontrées ne sont pas obligatoirement les mêmes chaque année. Enfin, le stade 3 s'installe dans le courant de l'été ou en automne ; les diatomées, parfois nombreuses, appartiennent aux contingents océaniques, tycho-pélagiques et benthiques. Les dinoflagellés se multiplient abondamment et les espèces des genres *Ceratium* (*C. fusus*, *C. tripos*, *C. macroceros*, *C. candelabrum*), *Peridinium* (*P. divergens*, *P. crassipes*, *P. depressum*, *P. punctulatum*) et *Dinophysis* (*D. tripos*, *D. caudata*, *D. acutoides*, *D. porodyctium*) sont très communes. Comme TRAVERS (1971), nous avons observé des ébauches de successions secondaires dans le courant de l'été ou de l'automne, venant s'intercaler dans la succession primaire et ne dépassant presque jamais le stade 1. Toutefois, une véritable succession peut débiter en automne et évoluer jusqu'au stade 2, mais rarement jusqu'au stade 3, puisqu'elle se termine pendant l'hiver.

Le premier stade de la première succession commence en avril-mai en 1967. Le rapport des numérations des deux groupes prédominants est relativement élevé, indiquant une prépondérance des diatomées ; l'indice  $D_{430}/D_{665}$  est au contraire assez bas, 2,99 et 3,10 en avril et en mai, signe d'un phytoplancton riche en chlorophylle *a*, alors qu'en mars et en juin, il est respectivement de 3,75 et 4,33. L'indice de diversité  $d$  est en régression très nette par rapport aux mois précédents, ce qui signifie, dans ce cas précis, qu'il y a changement de succession. Les principales espèces sont *Skeletonema costatum*, *Nitzschia seriata*, *Rhizosolenia shrubsolei*, *R. delicatula*, *Ditylum brightwellii*. La situation était sensiblement la même dans toute la rivière. Le stade 2 se poursuit en juin et le stade 3 commence en juillet pour durer jusqu'à la mi-août, ou peut être plus avant, car, dans le courant d'août, les conditions mesurables par les facteurs précédemment établis se retrouvent, suggérant ainsi l'amorce d'une nouvelle succession. Or, effectivement, on peut assister au développement d'une petite espèce des stades 1 : *Nitzschia delicatissima*. Cependant cette succession semble évoluer difficilement vers les stades ultérieurs.

#### *Description par station.*

Deux successions peuvent être mises en évidence l'année suivante au Vezy ; la première démarre en février avec *Biddulphia aurita* et de petites formes tycho-pélagiques : *Cocconeis* sp., et *C. sublittoralis*, *Navicula* sp., et, apparemment, s'arrête au stade 2. La seconde commence en avril avec *Asterionella japonica*, *Skeletonema costatum* et *Thalassiosira nordenskioldii*. Le stade 2 se situe de mai à juillet avec la dominance, à ce moment, des *Chaetoceros*, de *Rhizosolenia shrubsolei*, *Cerataulina bergonii*, *Guinardia flaccida* ; le stade 3, qui suit et se prolonge jusqu'en septembre-octobre, est caractérisé par l'augmentation continue des dinoflagellés dans le plancton : *Peridiniopsis asymetrica*, *Noctiluca scintillans*, *Peridinium claudicans*, *Ceratium furca*, *C. fusus*, *Peridinium oblongum* et *P. divergens*.

Au Plessis, si la première succession s'installe en avril, avec les mêmes espèces qu'au Vezy, on en détecte une seconde en août avec *Nitzschia delicatissima*, au stade 1. D'ailleurs, à cette station, les successions s'éloignent du modèle théorique du fait de la pauvreté du phytoplancton en dinophycées et, aussi, de l'instabilité du milieu fortement influencé par les apports fluviaux. Toutes les conditions semblent requises en octobre-novembre pour permettre l'essor d'une nouvelle succession ; cependant, d'après la nature des espèces rencontrées, on serait dans le stade 3 de la succession principale partie du printemps ; il y aurait eu, tout au plus, l'ébauche d'une succession secondaire avec des espèces du genre *Thalassiosira*.

Le schéma général est un peu le même en 1969 et en 1970, aussi bien au Vezy qu'au Plessis. Deux successions principales, d'inégale durée, se suivent ; l'une commence en février et l'autre en

mai, cette dernière, entrecoupée de petites successions inachevées, particulièrement en août et en octobre.

On peut donc conclure en affirmant qu'il existe deux successions annuelles, trois au maximum. La première débute en hiver et se termine au printemps; parfois elle commence dans le courant de l'automne précédent et le dernier stade, généralement le stade 2, se passe en hiver. L'autre se met en place au printemps ou pendant la phase de transition et se poursuit jusqu'à l'automne; cette dernière, comme celle qui peut lui succéder en automne, voit son stade 1 caractérisé par des formes diacmiques. Nous ajouterons qu'en amont, les diatomées du premier stade, voire celles des deux stades suivants, sont sensiblement différentes de celles de l'aval; au Vezy, on trouve *Asterionella japonica*, *Skeletonema costatum*, *Nitzschia seriata*, *N. delicatissima*, *Leptocylindrus danicus*; par contre, on recense des diatomées tychopélagiques, *Thalassiosira nana*, *Nitzschia closterium*, *N. delicatissima*, plus spécialement au Plessis, pour les premiers stades. Au stade 3, on note l'importance de *Lithodesmium undulatum* et la pauvreté des dinoflagellés en amont, alors qu'en aval, on observe des *Coscinodiscus*, des *Biddulphia* et de nombreux dinoflagellés.

#### Comparaison entre les deux stations.

Ces considérations nous amènent à faire le point sur les deux stations d'aval et d'amont. Dans les chapitres précédents nous avons déjà pu mettre en évidence quelques différences entre ces deux secteurs. En fonction des salinités, les eaux superficielles, c'est-à-dire celles où ont été faites les pêches de plancton, ont été classées dans deux catégories distinctes: eaux polysaumâtres oligopoïkilohalines au Vezy et eaux polysaumâtres mésopoïkilohalines négatives au Plessis. Nous avons également établi pour ces deux stations une certaine dissemblance dans l'évolution des mesures de pH et de l'alcalinité et dans la répartition des sels nutritifs et autres oligo-éléments.

Cette divergence entre l'amont et l'aval s'est encore accrue lors de l'étude du plancton. Nous avons en effet trouvé des concentrations pigmentaires plus fortes en amont pour des nombres d'organismes phytoplanctoniques vivants plus faibles. D'autre part, les données quantitatives obtenues sur le seston ou sur le plancton présentent aussi des contrastes importants, en particulier un décalage dans le temps entre les maximums. Les taxocénoses phytoplanctoniques de chaque secteur ont leur caractère propre. Celles du Vezy vont de la tendance néritique-sub-néritique à la tendance océanique, celles du Plessis vont de la tendance littorale à néritique. A cette dernière station, les formes benthiques et tychopélagiques occupent une place souvent considérable et les populations de dinoflagellés sont pauvres en général. Les communautés à *Thalassiosira* sp., *Nitzschia closterium*, *N. delicatissima*, *Lithodesmium undulatum* et *Biddulphia aurita* sont les plus typiques en amont.

Nous avons tenté de confirmer statistiquement les différences déjà perçues entre ces deux secteurs et de voir si la distribution spatiale inégale des organismes phytoplanctoniques est due, non au hasard, mais à leur appartenance réelle à deux milieux bien individualisés. Pour ce faire, nous avons utilisé plusieurs paramètres se référant aux deux stations: les nombres d'espèces dulçaquicoles, d'espèces océaniques, de dinoflagellés, de diatomées. Nous avons aussi comparé les moyennes et les pourcentages des dinoflagellés par rapport à la population totale et les deux coefficients de corrélation entre les pourcentages des espèces dominantes et l'indice de diversité spécifique (tabl. 6).

L'emploi de l'expression F 1, 2 ou rapport des variances estimées des populations s'est avéré utile pour la comparaison des deux variances de chaque paramètre

$$F_{1,2} = \frac{\frac{n_1 - 1}{n_1 - 1} \frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n_1}}{n_1 - 1}}{\frac{n_2 - 1}{n_2 - 1} \frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n_2}}{n_2 - 1}}$$

Les quotients trouvés aux valeurs limites de F, sont donnés par la table de SNEDECOR. Si la divergence de  $\frac{1}{n_1}$  et  $\frac{1}{n_2}$  est en dehors de ces valeurs, elle est alors trop grande pour pouvoir

être attribuée au seul hasard et doit être considérée dans ce cas comme significative (tabl. 6). On voit que, pour trois paramètres, le test de signification pour des coefficients de sécurité de 95 %, est positif, puisque F nous donne 2,86. Ce n'est que pour les valeurs quantitatives des dénombrements de diatomées, que la différence n'est pas significative; mais, ce sont là des données toutes relatives, car il peut s'agir d'espèces différentes et, précisément, nous avons noté des espèces dulçaquicoles ou saumâtres plus nombreuses au Plessis et, en revanche, des espèces océaniques plus abondantes au Vezy.

Paramètres	Stations	Sx	$\bar{x}$	S2 (variance)	F,1,2	F (95 %)	Différence	
Sp. dulçaquicoles	Vezy	45	0,76	0,1388	=	17,25	2,86	significative
« «	Plessis	147	2,48	2,3942				
Sp. océaniques	Vezy	575	9,83	15,5389	=	4,15	«	«
« «	Plessis	249	4,10	3,7366				
Nbre de dinoflagellés	Vezy	759	12,98	19,6697	=	4,06	«	«
« «	Plessis	244	4,17	4,8435				
Nbre de diatomées	Vezy	3031	51,52	85,4585	=	2,05	«	non significative
« «	Plessis	2458	41,80	41,5308				

TABLEAU 6. -- Comparaisons entre différents paramètres des stations d'aval et d'amont.

La mise en parallèle des pourcentages des dinoflagellés par rapport à la population totale et de leur moyenne pour chacune des deux zones révèle également une différence hautement significative. Suivant les formules :

$$S_d^2 = Q_e (1 - Q_e) \left( \frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right) \text{ et } t = \frac{q_1 - q_2}{S_d} \text{ ou } q_1 \text{ et } q_2 \text{ sont les pourcentages des}$$

dinoflagellés au Vezy et au Plessis, nous avons obtenu 3,96, c'est-à-dire une valeur largement supérieure à  $T_v = 1,90$ , avec un coefficient de sécurité de 95 %. De la même façon, la comparaison entre les deux moyennes de répartition des dinoflagellés aux deux stations est très significative; les effectifs  $n_1$  et  $n_2$  sont grands, ce qui nous donne sensiblement :

$$S_d^2 = \frac{6_1^2}{n_1} + \frac{6_2^2}{n_2}, \text{ soit } S_d = \sqrt{\frac{6_1^2}{n_1} + \frac{6_2^2}{n_2}}, \text{ } 6_1^2 \text{ et } 6_2^2$$

étant les variances des deux échantillons comparés,  $S_d^2$  est la variance standard et  $S_d$  l'erreur standard de la différence des moyennes. Le rapport  $t$  de la différence des moyennes à l'erreur standard, pour être significatif, doit se tenir en dehors de l'intervalle de moyenne zéro, c'est-à-dire supérieur à  $2 S_d$ ,

$$t = \frac{m_1 - m_2}{S_d} = 41,69, \quad 41,69 > 2 \text{ (95 \%)}.$$

En dernier lieu, nous avons comparé les coefficients de corrélation entre le pourcentage de dominance et l'indice de diversité spécifique. Nous avons vu précédemment que la corrélation était bonne et négative. Suivant l'expression :

$$S^2_{r_1 - r_2} = r_2 \frac{(1 - r_1^2)^2}{n_1 - 1} + r_1 \frac{(1 - r_2^2)^2}{n_2 - 1} \text{ le résultat } \frac{r_1 - r_2}{S^2_{r_1 - r_2}} = 3,35,$$

s'écartant de zéro de plus de deux fois son erreur standard,  $3,35 > 2,09$ , la différence est aussi significative.

Ces paramètres nous ont permis d'établir une distinction très marquée entre l'amont et l'aval, et l'on peut dire que la diffusion des organismes phytoplanctoniques dans un sens ou dans l'autre, en rivière d'Auray, ne doit rien au hasard. Quelles sont les causes essentielles de cette disparité entre les deux secteurs? Les caractères physico-chimiques propres à chaque milieu,



fournissent une réponse. La biomasse apparemment plus élevée en amont, surtout en été, est probablement due à des substances organiques détritiques, issues d'algues pluricellulaires ou autres, car le rendement du phytoplancton (diatomées et dinoflagellés) y est beaucoup plus faible qu'en aval. Les concentrations en éléments biogènes, plus fortes en amont, et les températures plus clémentes, ne peuvent suffire à expliquer cette distorsion entre la biomasse et le phytoplancton à cette station. La salinité nous paraît être le facteur décisif; elle est influencée par les apports d'eaux douces et son effet s'exerce par le degré de tolérance plus ou moins étendu de nombreuses espèces, empêchant les organismes marins sténohalins de pénétrer dans le fond de l'estuaire. Des facteurs connexes comme l'alcalinité et surtout le pH ne sont peut-être pas sans influence sur la végétation planctonique. GAIL (1918-1919) a montré que la croissance et la sporulation d'une algue marine, *Fucus evanescens*, étaient presque complètement inhibées dans une eau de mer dont le pH était inférieur à 7,2 ou supérieur à 8,4-8,6. De leur côté, BACHRACH, JULLIEN, LUCCIARDI et RICHARD (1936) ont observé que les réactions optimales chez les diatomées marines se faisaient dans des eaux de pH 8,1-8,2; de plus, ils ont noté qu'elles étaient sensibles à toutes modifications du milieu auquel elles étaient accoutumées. Leur multiplication ralentit pour des pH de 8 à 7 et devient nulle pour des pH inférieurs à 7 ou supérieurs à 9,15. Ces faits nous amènent à conclure que les pH optima se situent entre 8,1 et 8,5 et que, plus ils s'écartent de ces valeurs, moins le milieu est favorable au phytoplancton qui supporte cependant des écarts importants. C'est ce qui se passe au Plessis en amont, où, non seulement les valeurs tombent à 8,0 et même à 7,0, mais encore le pH fluctue souvent dans de grandes proportions, parfois dans des espaces de temps très courts.

Il ne faut certes pas généraliser ni attribuer d'une façon définitive les perturbations observées au niveau du phytoplancton aux seules fluctuations du pH ou de la salinité. Dans cette zone où le réchauffement des eaux est rapide, le milieu devient très vite apte à la croissance des stades larvaires du zooplancton dont une partie migre à partir d'autres secteurs et qui constituent un autre facteur de contrôle appréciable des microorganismes végétaux.

---

## TROISIEME PARTIE

### LA NUTRITION DES HUITRES EN RELATION AVEC LES SOURCES TROPHIQUES

Nous avons démontré, dans les chapitres précédents, que l'aval et l'amont de l'estuaire d'Auray constituaient deux milieux bien distincts, tant au point de vue des conditions hydrodynamiques, physiques et chimiques que de la production planctonique. On sait actuellement le rôle que joue le plancton dans la nourriture d'une multitude d'animaux microphages marins et l'on connaît aussi, dans beaucoup de cas, l'action des facteurs ambiants sur ces mêmes animaux. Une relation doit donc exister entre ces trois éléments : milieu, plancton, animaux. Dans un but pratique, il nous a paru intéressant de mettre en parallèle l'alimentation d'animaux d'importance économique, telles que les huîtres plates (*Ostrea edulis*), et les sources de nourriture dispensées par le milieu, afin d'en mesurer les conséquences sur leur comportement et leur croissance.

Dans un travail récent, nous avons établi une liste assez détaillée des divers organismes et éléments rencontrés dans les contenus stomacaux des huîtres (PAULMIER, 1971). Ces observations viennent à l'appui des recherches déjà orientées dans ce sens et tendant à démontrer que l'huître et certains autres coquillages sont des animaux omnivores : des bactéries, des diatomées, des zoospores, des flagellés, des dinoflagellés, des ciliés, des gamètes, des œufs, des larves, des détritiques organiques et des particules inorganiques ont été souvent répertoriés dans les bols alimentaires des mollusques (MOORE, 1910 ; SAVAGE, 1925 ; RANSON, 1927 ; YONGE, 1928 ; DEVEZE, 1953 ; KREY, BANSE et HAGMEIER, 1957 ; MEDCOF, 1968) ; elles nous obligent aussi à sortir du cadre primitif de notre étude afin de cerner le problème de l'ensemble des ressources trophiques, notamment les matières organiques dissoutes et la microflore benthique non encore étudiées.

#### I. - Mécanismes d'alimentation chez les mollusques microphages.

La plupart des invertébrés microphages sont des filtreurs, en particulier les lamellibranches, les ascidies et quelques crustacés. La filtration se fait au moyen des branchies qui ont deux fonctions : elles interviennent dans la respiration et elles assurent le ravitaillement alimentaire des animaux. Bien que la structure anatomique des branchies d'organismes tels que les huîtres ou les ascidies soit très différente, les principaux mécanismes entrant en jeu dans leur action sont très semblables (DAVID, 1970).

Le courant d'entrée et de sortie de l'eau dans la coquille de l'huître est provoqué par une multitude de cils aux mouvements rythmiques qui tapissent les branchies. Un premier tamisage s'opère au niveau des cils ou tentacules qui bordent le manteau, empêchant ainsi les grosses particules d'obstruer le fragile réseau de filtration (MEDCOF, 1968). Le mouvement ciliaire des

branchies crée un système de courants dont le rôle, en dehors de la respiration, est de transporter la nourriture vers les palpes labiaux assurant eux-mêmes un tri de la nourriture acheminée vers la bouche (GALTSOFF, 1964 ; RAIMBAULT, 1966).

Ainsi l'huître peut se nourrir presque continuellement, jour et nuit, quand les conditions sont favorables. Suivant les auteurs, les mollusques sont actifs pendant environ 80 % du temps et la durée journalière de pompage a été évaluée de 20 à 24 heures (NELSON, 1921 ; HOPKINS, 1931 ; LOOSANOFF, 1942 ; RAIMBAULT, 1966). Le taux de pompage est également variable selon les espèces et les individus (RANSON, 1951 ; RAIMBAULT, 1966). Voici, exprimées en litres par heure, les valeurs fournies par divers auteurs pour l'huître de Virginie, l'huître plate, la moule et la coque : *Crassostrea virginica*, de 3 à 9 (GALTSOFF, 1928), *Ostrea edulis*, de 10 à 22 (COLLIER, 1959) et 11,5 (YONGE, 1960), *Mytilus edulis*, de 1,8 à 4 (WILLEMSEN, 1952), et *Cardium edule*, de 0,5 (WILLEMSEN, 1952).

De nombreux facteurs affectent le mouvement ciliaire des branchies qu'on a coutume de répartir en facteurs internes tels que l'âge, la taille, l'état sexuel, et externes comme les caractéristiques physiques et chimiques du milieu.

*Les facteurs internes.* En premier lieu intervient la surface de ciliature, proportionnelle à la taille et donc à l'âge, bien qu'il ne soit pas évident que le taux de pompage augmente avec l'âge ; les jeunes huîtres, par exemple, ayant des besoins plus grands, peuvent filtrer relativement davantage que d'autres plus âgées. En fait, nous pensons, avec DAVID (1970), que le débit varie selon les besoins énergétiques de chaque individu. L'activité des cils diminuerait au fur et à mesure de la progression de la gamétogenèse, entraînant un ralentissement du taux de pompage.

*Les facteurs externes.* Il s'agit ici des conditions ambiantes, en particulier de la température, de la salinité, du pH et de l'oxygène dissous. Des températures trop basses ralentissent ou arrêtent la nutrition chez les huîtres. L'effet des salinités sur la croissance des mollusques montre qu'elles ne doivent pas être inférieures à 15 ‰ pour ne pas nuire au fonctionnement de l'appareil ciliaire (RAIMBAULT, 1966). Par ailleurs, il a été démontré qu'en milieu acide l'activité ciliaire chez *Mytilus* était ralentie, tout battement cessant à un pH de 5. CALABRESE et DAVIS (1966), estiment que, pour un développement embryonnaire normal et une bonne croissance des huîtres et des clams, les pH optimums sont respectivement de 8,25-8,50 et 7,50-8,00.

L'oxygène dissous est également important ; selon JORGENSEN (1952), *Crassostrea virginica* (de même que *Ciona intestinalis* et *Molgula manhattensis*) filtrent 10 à 20 litres d'eau pour chaque ml d'O<sub>2</sub> consommé ; ce taux de filtration assurerait à ces organismes la quantité de nourriture particulaire suffisante à leur entretien et à leur croissance. Enfin nous signalerons la paralysie ciliaire perturbant la filtration causée par des concentrations dans l'eau de divers organismes tels que Euglènes, Chlorelles et *Nitzschia* (LOOSANOFF et ENGLE, 1947).

## II. - Evolution physiologique des huîtres.

Pour apprécier l'incidence des sources trophiques sur la qualité des mollusques, il est nécessaire de mettre leur production en parallèle avec certains critères définissant cette qualité, en particulier leur croissance, leur état sexuel, leur engraissement. Dans ce dernier cas, les huîtres empruntant soit à leurs réserves, soit au milieu, les éléments indispensables à leur maturité dans des conditions ambiantes bien définies.

### I° Croissance.

Elle peut s'évaluer de plusieurs façons. La croissance linéaire est obtenue par des mensurations de la longueur et de l'épaisseur de l'huître, régulièrement espacées dans le temps. Ce travail a pu être effectué sur les animaux du parc de Locmariaquer, qui, en principe, appartiennent à une population homogène. Les prélèvements sur les huîtres, réalisés au moyen de la drague, ont donné des échantillonnages très hétérogènes où, bien souvent, l'âge des individus ne pouvait être estimé que très vaguement. Nous avons été dans l'obligation de pallier cet inconvénient en mesurant la pousse de l'année sur un grand nombre de sujets. Une autre méthode, basée sur la croissance pondérale, se pratique par simple pesée. Les variations de la longueur, de

l'épaisseur et du poids des huîtres de Locmariaquer au cours de l'année sont données ci-dessous :

février	63,40 mm de longueur,	17,24 mm d'épaisseur,	44,92 gr
mars	63,42	» 17,26	» 44,62
avril	63,77	» 17,55	» 47,33
mai	64,25	» 18,15	» 47,65
juin	65,28	» 18,67	» 47,85
juillet	66,15	» 18,89	» 50,66
août	66,55	» 18,93	» 51,90
septembre	66,30	» 19,00	» 57,50
octobre	65,76	» 19,08	» 56,60
novembre	65,80	» 19,18	» 56,60
décembre	66,07	» 19,28	» 56,60

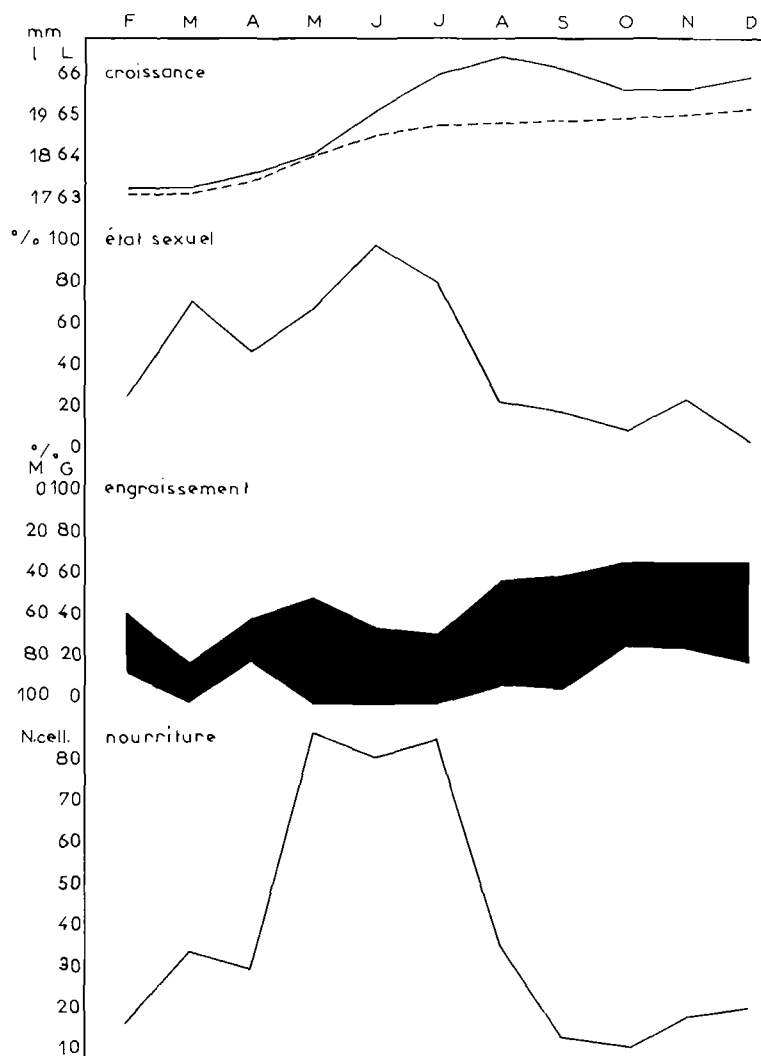


Fig. 59. — Evolution de la croissance linéaire (longueur (L) : trait plein; largeur (l) : tireté), de l'état sexuel, de l'engraissement et de la nourriture des huîtres d'élevage du parc de Locmariaquer.

La croissance linéaire, infime ou nulle au début de l'année, s'accroît en avril et persiste jusqu'en août, après quoi elle subit des fluctuations diverses, mais progresse très lentement jusqu'à

la fin de l'automne. La croissance pondérale suit une courbe de progression constante jusqu'en septembre puis se stabilise (fig. 59). Sur les gisements, la croissance, mesurée par la pousse, est ascendante de mars à octobre-novembre ; elle est supérieure au Rohello. Un ralentissement se produit en été, généralement de juin à juillet, nettement marqué par un palier (fig. 60). Etant donné l'hétérogénéité des échantillons, la croissance pondérale a peu de signification.

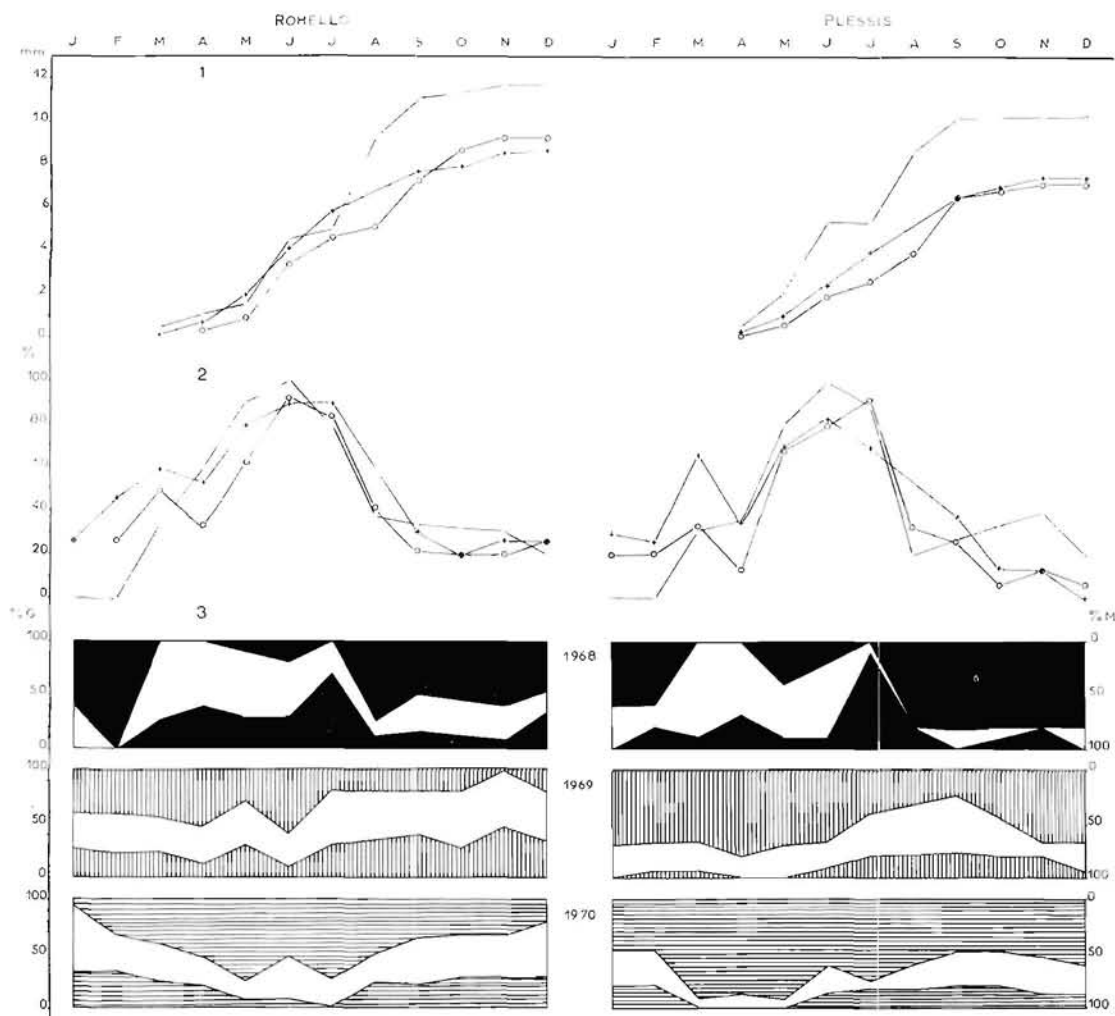


FIG. 60. — 1) Pousse des huîtres des gisements naturels en mm, en 1968 (point-tiret), 1969 (tiret-croix), 1970 (tiret-cercle). 2) Pourcentages d'huîtres avec des produits génitaux. 3) Engraissement des huîtres, % de grasses (G) et de maigres (M), en 1968 (noir), 1969 (hachures verticales) et 1970 (hachures horizontales).

## 2° Maturité sexuelle.

Elle a été évaluée par le pourcentage d'animaux dont les produits sexuels sont apparents d'une façon indiscutable. Un petit pic est visible en mars à toutes les stations ; le taux dépasse parfois 70 % avant de tomber en avril. Nous ne voyons que peu d'explications valables à donner à ce phénomène ; on peut suggérer que les produits sexuels ont été résorbés ou qu'une partie des huîtres arrivées à maturité trop tôt, c'est-à-dire dans une période non favorable, meurent, car aucune ponte n'a été observée durant cette époque. Le véritable développement sexuel commence

en mai et près de 100 % des huîtres sont mûres dès le mois de juin. Cette maturité est concrétisée par des pontes successives et une grande abondance de larves dans le plancton. Après juillet elle rétrograde (fig. 59, 60).

### 3° Engraissement.

#### a) Méthode empirique.

Parmi les nombreuses méthodes existant pour évaluer l'engraisement des huîtres, deux ont été appliquées, dont l'une est une méthode assez subjective, visant à définir l'engraisement des huîtres d'après leur état macroscopique, en s'appuyant sur la présence ou l'absence de glycogène, substance de réserve. L'huître est dite « grasse » quand le glycogène recouvre entièrement la glande digestive, le manteau et les palpes labiaux ; elle est dite « maigre » quand il y a absence totale de glycogène. Entre ces deux états, il y a différents degrés ne permettant qu'un classement approximatif des huîtres qui entrent alors dans la catégorie dite « peu grasse ». D'après cette méthode, nous avons pu estimer que les huîtres de gisements perdaient leurs matières de réserve en hiver et que l'engraisement commençait effectivement en juillet-août pour les années 1969-1970. En revanche, nous avons trouvé des huîtres grasses de mars à juillet en 1968, maigres pendant l'été et peu grasses dans le courant de l'automne (fig. 60). A Locmariaquer, où les observations ne concernent que l'année 1970, les pourcentages d'huîtres grasses, nuls en hiver et de mai à juillet, augmentent à partir de ce mois jusqu'à la fin de l'année, parallèlement à la qualité générale des mollusques qui s'accroît lentement de juillet à décembre (fig. 59).

#### Index de condition.

La qualité ou engraissement des huîtres peut être mesurée aussi par l'emploi de l'index de condition. L'index de BAIRD (1958) est fondé sur un rapport de volumes ; celui de la cavité de la coquille et celui des chairs qu'elle contient, les deux étant humides, il s'exprime de la manière suivante :

$$I_B = \frac{\text{Vol. de chair (ml)}}{\text{Vol. cavité coquille (ml)}} \times 100$$

MEDCOF et NEEDLER (1941) ont établi, à partir des chairs séchées à poids constant, la formule :

$$I_{MN} = \frac{\text{Poids de chair sèche (en grammes)}}{\text{Vol. cavité coquille (en ml)}} \times 1000$$

La comparaison entre ces deux index (fig. 61), montre une corrélation satisfaisante ; cependant l'index de MEDCOF et NEEDLER nous paraît rendre les fluctuations de la condition avec plus de netteté ; aussi, aurons-nous fréquemment recours à celui-ci.

Les index de condition augmentent de l'hiver jusqu'à l'été où un premier maximum est atteint. Après une diminution estivale, ils s'accroissent de nouveau et restent élevés tout l'automne. Les variations ne sont pas identiques aux trois points étudiés, ainsi l'augmentation débute plus tardivement au Plessis et une décroissance s'amorce dès octobre. Les valeurs des index pour chaque secteur sont loin d'être comparables entre elles à un moment donné ; elles sont presque toujours plus faibles au Plessis. On constate d'ailleurs une diminution générale de la qualité des huîtres de l'aval vers l'amont.

En principe, l'index varie en fonction des substances de réserve accumulées dans les tissus des mollusques, mais les fortes valeurs des mois de mai, juin et juillet, correspondent plus précisément à la maturité sexuelle et sont provoquées par l'élaboration des produits génitaux ou « fausse graisse » (CORBEIL, 1968). Malgré cette restriction, et au vu des données fournies par les examens macroscopiques, on peut conclure que l'engraisement commence en hiver, se ralentit en été ou même diminue, les matières de réserve pouvant alors servir à l'élaboration des produits génitaux, puis reprend dès le mois de juillet pour se poursuivre ou se maintenir jusqu'à la fin de l'année.

4° *Importance relative de chacun de ces facteurs et causes de leurs variations.*

La croissance, l'engraissement et la gamétogénèse sont vraisemblablement en relation étroite. Ainsi, la pousse ralentit à l'époque de la reproduction ; on remarque une régression du taux de

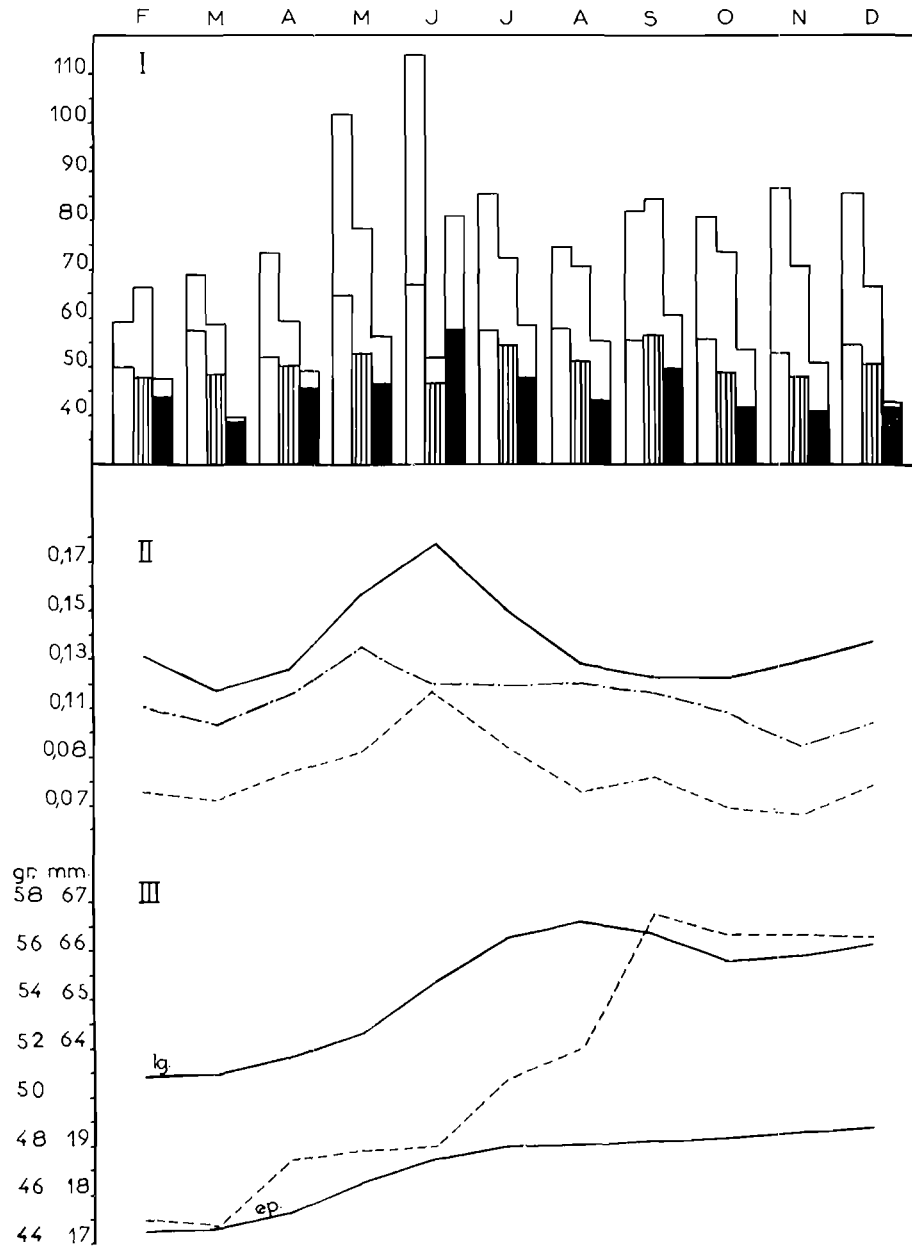


FIG. 61. — I — Variations des index de conditions de MEDCOF et NEEDLER (valeurs supérieures) et de BAIRD (blanc : Locmariaquer, hachures : Rohello, noir : Plessis). II — Variations du rapport CE/V (trait plein : Locmariaquer, point-tiret : Rohello, tireté : Plessis). III — Evolution de la longueur et de l'épaisseur des huîtres de Locmariaquer (trait plein) et de leur poids (tireté).

glycogène chez les huîtres pendant cette même période et celles du banc du Plessis épuisent pratiquement leur « graisse » de mai à juillet. L'engraissement reprend aussitôt la phase de reproduction terminée et continue tout l'automne. L'évolution de la croissance pondérale se déroule

de la même manière. Sur le parc de Locmariaquer durant l'année 1970, elle marque un temps d'arrêt pendant la gamétogénèse alors que, paradoxalement, les index sont à leur niveau le plus haut. Ce n'est qu'à partir de juillet et jusqu'en septembre que le poids augmente dans de grandes proportions (fig. 61). Le rapport du poids des chairs égouttées (CE) au poids des valves (V) permet de suivre les croissances comparées des parties molles et des coquilles (DESGOUILLE, 1968 ; DESGOUILLE et CATY, 1969). Les valeurs de ce rapport, maximales de mai à juillet, indiquent un accroissement du poids des chairs, proportionnellement plus rapide et plus important que celui des coquilles puisque l'on a :

CE/V	Locmariaquer	: 0,156	—	0,177	—	0,150
	Rohello	: 0,134	—		—	0,119
	Plessis	: 0,091	—	0,116	—	0,094

Les augmentations de février à mars et celles d'octobre à décembre sont plus conformes à l'évolution de l'engraissement, alors qu'en période estivale nous voyons encore l'influence de la maturité sexuelle. La baisse du rapport CE/V d'août à octobre concorde avec la reprise de la pousse qui survient ou s'accélère immédiatement après la période de reproduction ; autrement dit, pendant quelque temps, le poids des valves va s'accroître plus vite que celui de la chair.

Ces trois critères, croissance, engraissement et maturité sexuelle, sont directement subordonnés aux facteurs écologiques et notamment à la température et à la salinité pour la gamétogénèse (MARTEIL, 1960) ; à ces deux éléments, aux sels nutritifs et au plancton pour la croissance et l'engraissement (ORTON, 1928 ; NEEDLER, 1941 ; RAIMBAULT, 1964). Il faut voir dans la diminution de l'index de qualité de l'aval vers l'amont, l'effet de facteurs physiques du milieu de moins en moins favorables à l'huître. C'est pour cette raison que les huîtres du Plessis poussent moins que celles situées plus en aval (fig. 60) et que les valeurs de CE/V y sont toujours plus faibles. D'ailleurs ces dernières déclinent de l'aval vers l'amont puisque l'on a :

en 1968,	11,69	au Rohello,	10,20	au Plessis
en 1969,	8,70	«	7,38	«
en 1970,	9,33	«	7,16	«

et témoignent ainsi du rôle joué par le milieu (fig. 61). La température, la salinité, mais aussi leurs variations brusques, souvent très accusées en amont, déterminent en partie les disparités constatées entre les trois secteurs. La nourriture et les facultés d'utilisation de celle-ci sont aussi importantes pour leur état physiologique.

### III. - Sources de nourriture.

Les particules filtrées par l'appareil ciliaire des mollusques vont d'infimes micelles colloïdales, comme l'ont démontré FOX, OPPENHEIMER et KITTEDGE (1953) pour les moules jusqu'à des éléments aussi gros que les copépodes, les débris d'algues pluricellulaires ou certaines diatomées. Les huîtres enlèvent aussi à l'eau de mer des quantités variables de substances organiques dissoutes dont les hydrates de carbone (COLLIER et coll., 1950-1953) ; mais, suivant YONGE (1928), l'absorption de ces derniers se ferait au travers du canal alimentaire et des diverticules digestifs et non, selon RANSON (1927), par les surfaces directement exposées à l'eau ambiante, comme les palpes, les branchies et le manteau.

Il semble établi que toutes les substances organiques, sous forme vivante, ou de détritus, ou dissoute, puissent être ingérées par les mollusques et, dans ces conditions, le seston et le phytoplancton ne constituent pas les sources exclusives de nourriture. Ces diverses considérations nous conduisent à ouvrir une parenthèse pour étudier le cycle des matières organiques dissoutes dans l'estuaire d'Auray et celui de la microflore benthique ou microphytobenthos qui viennent en appoint au seston et au plancton en tant que réserves de nourriture pour les microphages.

#### 1° Les matières organiques dissoutes.

##### a) Données fournies par les auteurs.

Selon une théorie émise par PUTTER (1907) et reprise par RANSON (1927), la plupart des invertébrés marins seraient capables de se nourrir de la fraction organique soluble des eaux. Les



matières organiques dissoutes présentes dans l'eau de mer, ont plusieurs origines : elles peuvent être produites par l'activité photosynthétique des algues, provenir des déchets de la vie animale, des animaux morts qui se décomposent, des apports terrigènes (RICCI, 1956). L'agitation de la mer, l'action des vagues et bien d'autres facteurs peuvent être des causes de variations de leur teneur dans l'eau (MARTEIL, 1960). L'enrichissement des eaux par la couche superficielle des sédiments est aussi envisageable ; ceux-ci sont du reste souvent très riches et BADER (1954) a observé que les matières organiques du sol contrôlaient la distribution des pélicypodes habitant le sédiment.

Les matières organiques sont présentes naturellement dans les eaux, en solution vraie, en solution colloïdale et sous forme de suspension d'organismes vivants et de matières détritiques (BORDOVSKIY, 1965). Selon DATSKO (1959), la répartition des différentes phases en mer d'Azov, serait la suivante : 66 % en solution vraie, 22 % en solution colloïdale et 12 % en suspension, les deux dernières augmentant durant les poussées phytoplanctoniques.

**b) Recherches personnelles.**

Le dosage a été effectué suivant une méthode préconisée par GIRAL (1928) et BOURY (1952), elle-même dérivée de la méthode classique de Schulze-Trommdorf. La matière organique est oxydée par le permanganate de potassium en milieu acide et en présence de sulfate de manganèse pour remédier à l'action des chlorures. Les résultats sont exprimés en mg d'oxygène nécessaires à l'oxydation de la matière organique contenue dans un litre d'eau de mer. Cette méthode est actuellement plus ou moins discutée car sujette à quelques inconvénients. On la considère comme une mesure empirique des matières oxydables et de portée limitée car, en règle générale, les substances azotées ne seraient pas oxydées (com. méthod. anal. Trade effluents, 1957). Dans un

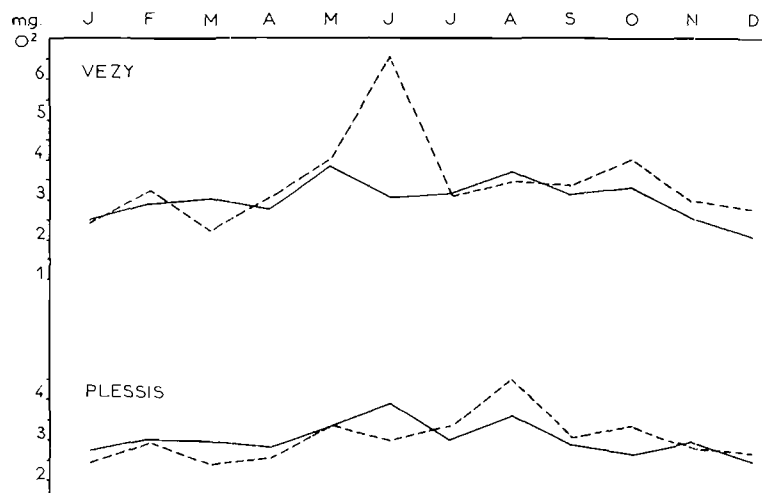


FIG. 62. — Variations saisonnières des teneurs moyennes de matières organiques dissoutes, en surface (trait plein) et au fond (tireté).

souci d'amélioration, nous avons remplacé la filtration des échantillons sur papier par une simple décantation car nous estimons à près de 50 % l'apport de matières organiques par les filtres (PAULMIER, 1971).

Dans un travail précédent, nous avons démontré que les concentrations de la fraction organique soluble variaient au cours d'un cycle de marée et nous avons trouvé une relation directe avec l'intensité des courants de flot et de jusant. Dans le bassin d'Arcachon, LE DANTEC (1968) observe, de novembre à mars, que les teneurs en matières organiques des eaux varient en sens inverse de la salinité, et plus nettement pendant les vives-eaux qu'en mortes-eaux. De son côté, DAVID (1970) constate aussi, dans l'étang de Thau, une correspondance entre les fortes valeurs et la dessalure provoquée par les ruisseaux en crue débouchant dans la lagune. Par contre, dans le Morbihan et notamment en rivière d'Auray, MARTEIL (1960) conclut à l'absence de liaison

entre les changements des taux de matières organiques dissoutes et les fluctuations de la salinité ou de la température, mais avance comme causes possibles des variations, les apports terrigènes ou l'agitation de l'eau. C'est aussi l'opinion de Ricci (1956) qui relève une augmentation du « pouvoir réducteur » de l'eau de mer en fonction des mouvements de celle-ci. Trois facteurs apparaissent donc importants, la turbulence de l'eau due aux vents ou aux courants, les apports terrigènes et la production planctonique.

Le cycle des matières organiques dissoutes est décrit d'après les résultats obtenus sur trois années d'observations. Il passe par deux maximums au Vezy, en mai-juin et en octobre, et par un maximum estival au Plessis (fig. 62). En surface, les taux restent compris entre 2,10 et 3,86 mg O<sub>2</sub> en aval, et 2,43-3,93 mg O<sub>2</sub> en amont ; l'amplitude des variations est donc assez faible. Les valeurs moyennes les plus élevées sont mesurées près du fond : 6,57 mg O<sub>2</sub> en juin et 4,04 mg O<sub>2</sub> en octobre, en aval ; 4,51 mg O<sub>2</sub> en août au Plessis. Le cycle des matières organiques est en accord avec celui du phytoplancton, puisqu'au Vezy, les fortes poussées ont lieu au printemps et en automne et au Plessis en été. Les mortalités naturelles d'animaux, le broutage et la prédation doivent être les facteurs liés au plancton, qui concourent à augmenter les substances organiques dissoutes dans l'eau.

## 2° Le microphytobenthos.

Nous avons mis en relief, dans le chapitre précédent, l'importance des organismes végétaux benthiques au sein du plancton en raison de leur constance et de leur abondance. Peu importe que

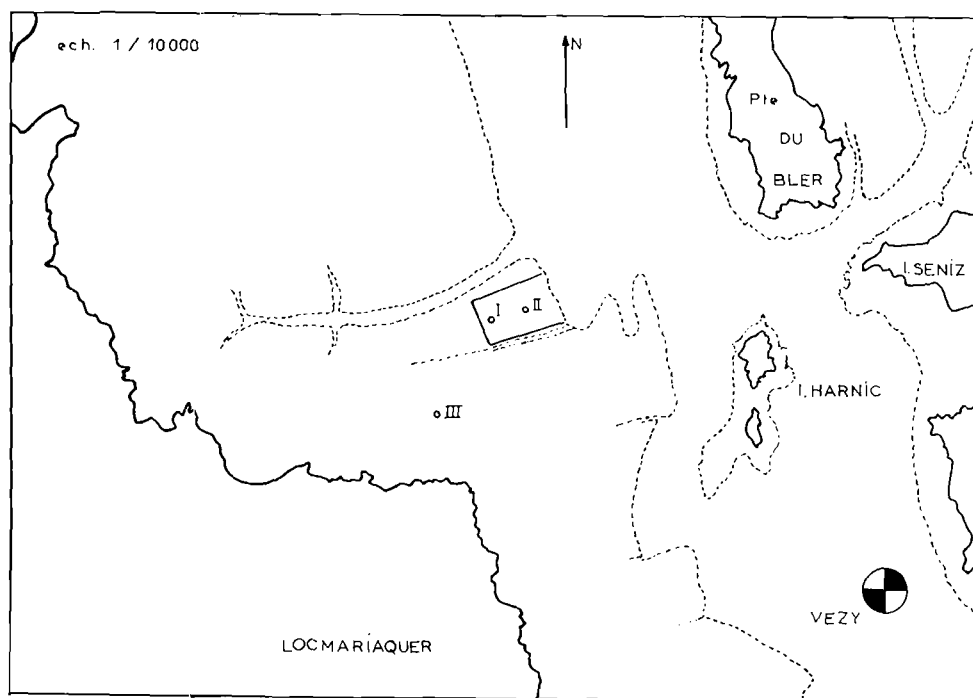


FIG. 63. — Emplacement du parc et des stations de prélèvement sur les sols de Locmariaquer (la ligne pointillée marque la limite inférieure des marées).

telle ou telle espèce ne fasse que quelques apparitions sporadiques car telle ou telle autre la remplace, entretenant la permanence du stock. Cela nous permet de considérer ces organismes benthiques comme partie intégrante du plancton (PAULMIER, 1965-1969-1971). Leur utilisation comme aliment par les mollusques augmente leur intérêt. Aussi, en marge de l'étude déjà menée, il convenait de les suivre, d'une façon sommaire, dans leur milieu de prédilection, c'est-à-dire sur le substrat.

### a) Stations et méthodes d'étude.

Faute de matériels appropriés nous permettant de réaliser des prélèvements sur le sol lui-même, des échantillonnages ont été effectués sur les coquilles d'huîtres draguées sur les gisements du Rohello et du Plessis (fig. 4). Nous avons également suivi le cycle saisonnier de la microflore benthique sur un parc et une vasière dans la zone d'émersion du centre d'élevage d'huîtres de Locmariaquer ; ce point est facilement accessible et à peu près sur la même radiale que la station du Vezy (fig. 63). Les échantillons de sédiment et d'huîtres ont été prélevés mensuellement, d'une part sur le parc situé en bordure du chenal, à deux niveaux différents (la dénivellation étant d'environ un mètre, le niveau le plus haut correspondant approximativement à la zone de *Fucus serratus*), d'autre part sur une vasière servant de station de référence, située au niveau supérieur de la zone des *Fucus*. La pellicule superficielle qui, seule, nous intéressait, était obtenue au moyen d'un tube cylindrique en plastique, de 2,6 cm de diamètre, soit une section de 5,31 cm<sup>2</sup>. Chaque prise était faite en double ; la première était diluée dans de l'eau de mer filtrée pour l'analyse de la microflore et, sur la seconde, nous dosions les pigments. Pour des questions matérielles et de temps, nous n'avons pas employé les méthodes d'études préconisées par BOUGIS (1946) et PLANTE-CUNY (1969), mais avons opté pour une technique différente. Une partie du sédiment décanté est prélevée et étalée sur une lame. Après un examen qualitatif tendant à déterminer la composition taxonomique de l'échantillon, des comptages des organismes benthiques, généralement 10, sont faits sur des portions délimitées par un cercle de 1 mm de diamètre, choisi comme unité, ou de diamètre inférieur pour des populations de fortes densités. Nous sommes partis du principe que plus les organismes étaient nombreux sur le sol, plus la probabilité d'en compter dans nos échantillons était grande ; nous obtenons de cette façon un taux d'abondance donnant une appréciation quantitative et qui rend compte des variations saisonnières de la microflore benthique. Nous avons utilisé la méthode de RICHARDS et THOMPSON et les formules de STRICKLAND et PARSONS pour le dosage des pigments. Le processus suivi est identique à celui décrit pour le plancton. Les résultats correspondant à la biomasse sont exprimés en  $\mu$ gr de pigments par unité de prélèvement.

### b) Variations saisonnières du microphytobenthos.

*D'une manière générale.*

Des sondages pratiqués depuis l'étage supralittoral jusque dans les fosses de 30 à 35 m. nous enseignent que la microflore benthique, composée essentiellement de bacillariales, occupe tous les fonds de la rivière d'Auray. Il a d'ailleurs été démontré que la répartition bathymétrique des diatomées s'étendait jusqu'aux fonds de — 200 m (BOUGIS, 1946) ou même davantage — 380 m, (PLANTE-CUNY, 1969). Des formations pelliculaires de couleur brun-verdâtre, appelées « végétation d'hiver » ou « mollin » par les ostréiculteurs, recouvrent périodiquement et localement les substrats des horizons supérieurs et les sols des parcs à huîtres de la rivière d'Auray. A l'examen, ce « mollin » apparaît comme un entrelac composé d'animaux unicellulaires, d'algues filamenteuses comme les cyanophycées et d'une multitude de végétaux unicellulaires parmi lesquels prédominent les bacillariales. Des périodes de froid intense et ensoleillées favorisent grandement l'extension de la végétation d'hiver. Ce manteau végétal formé en majeure partie d'éléments microscopiques (*Navicula*, *Nitzschia*, *Synedra*), peut se développer sur les huîtres et les recouvrir totalement (fig. 64 et 65) (SCHODDUYN, 1927, 1931).

*Sur les gisements.*

Sur le gisement du Rohello, situé non loin de Bascatique, dans la partie moyenne de l'estuaire, deux maximums annuels se détachent sur l'ensemble du cycle, l'un en avril et l'autre en septembre-octobre. Les taux d'abondance atteignent des valeurs de 15,10 et 17,12 en 1969 ; 7,6 et 14,4 en 1970. D'ailleurs, pour cette dernière année, la floraison printanière s'est à peine ébauchée. Il n'y a pas de similarité entre ce cycle et celui du Plessis. Sur ce dernier, le taux d'abondance des diatomées augmente graduellement jusqu'en juillet où il atteint la valeur de 23,2 en 1970 (fig. 66). D'autres poussées peuvent avoir lieu en décembre (13,6 en 1970), en avril ou en octobre (19,9 en 1969).

Le micro-phytobenthos des gisements sis en eaux profondes, semble suivre le même rythme

que le microplancton, pour lequel nous avons mis en évidence les deux poussées principales du printemps et de l'automne en aval et la poussée estivale en amont. En fait la floraison benthique printanière est plus précoce, car elle commence généralement en mars. D'après ALEEM (1956), les pullulations de diatomées benthiques dans les mers tempérées connaîtraient les mêmes fluctuations que celles des diatomées planctoniques et disparaîtraient dans l'intervalle des maximums, sauf en quelques endroits des bas niveaux médiolittoraux et des hauts niveaux de l'infralittoral. Nos observations ne confirment qu'en partie cette opinion car nous n'avons jamais enregistré de disparition de la microflore des fonds qu'infirmait du reste les pourcentages des diatomées benthiques rencontrées dans le plancton (fig. 58).

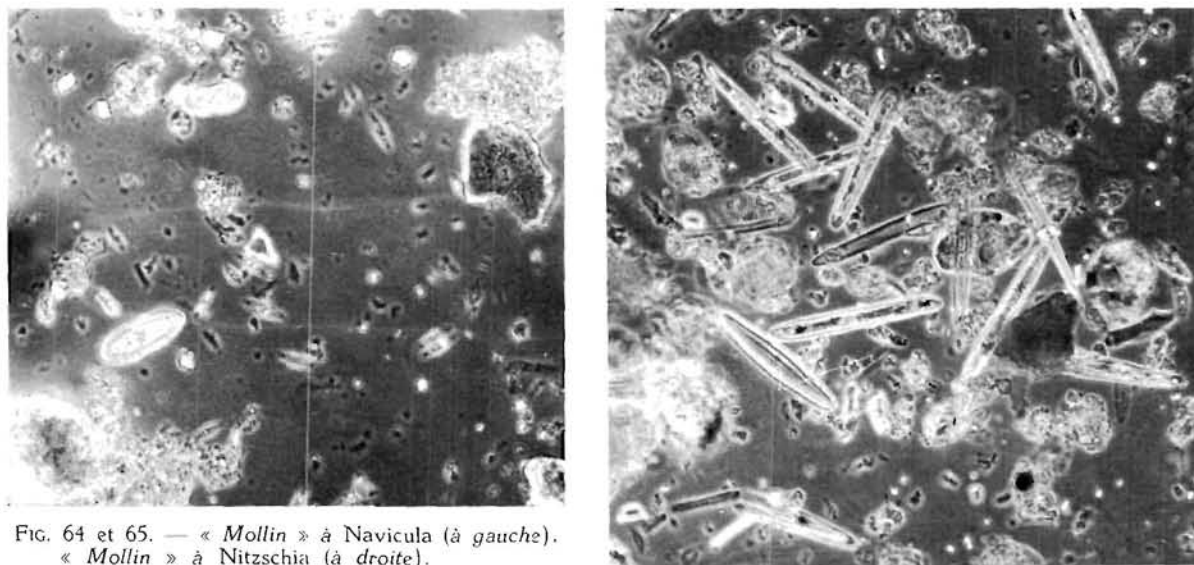


Fig. 64 et 65. — « Mollin » à Navicula (à gauche).  
« Mollin » à Nitzschia (à droite).

#### Sur un parc à huîtres.

Sur les sols émergents du parc et de la vasière de Locmariaquer, la situation est tout autre. Là, les végétaux benthiques sont soumis à deux changements d'état du milieu en 24 heures. Dans de telles conditions, les facteurs limitants sont, non seulement la température de l'eau et la salinité, mais aussi l'intensité lumineuse, l'exposition à la dessiccation et la température de l'air, selon HOPKINS (1964). Cet auteur fait remarquer que beaucoup d'espèces sont capables d'exister sous plusieurs formes : épiphyte, benthique et planctonique littorale. Peut-être faut-il voir là une adaptation à un type de milieu aussi particulier et leur conférant une plus grande résistance vitale. Quoi qu'il en soit, le microphytobenthos occupe toute la surface de notre secteur, depuis la laisse des grandes basses-mers (infralittoral) jusqu'à l'étage supralittoral.

Au moment où débutent les observations, en février, la microflore de bacillariales est très riche sur les fonds où l'on peut voir de grandes surfaces teintées de brun-vert. C'est d'ailleurs pendant ce mois que sont obtenus les dénombrements maximums de diatomées. Ils se chiffrent à 54,5 sur la vasière et 19,3 sur la partie haute du parc, que, pour plus de commodité, nous appellerons Parc I, réservant la dénomination de Parc II à la partie basse (fig. 63) où le coefficient d'abondance n'est que de 4,55. La différence qui apparaît entre les deux niveaux du parc, dès le premier examen, se répétera souvent par la suite (fig. 66). Le mois de mars voit une régression des diatomées sauf à la station I où l'on note une augmentation peu sensible. Une seconde poussée, beaucoup moins importante, se développe en avril et se stabilise jusqu'en juin. Le mois de juillet est très pauvre, probablement à cause de la luminosité intense et de la température trop élevée et aussi de l'épuisement des sels nutritifs. Une nouvelle petite poussée a lieu en août et en septembre, surtout sur la vasière. La similarité d'évolution entre le microphytobenthos et le phytoplancton est peu respectée, puisque, sur le sol, la floraison principale se situe en hiver et que, par la suite, aucune pullulation spéciale d'une ou de plusieurs espèces n'a été

remarquée, du moins en 1970. L'évolution de la microflore benthique n'a pas été identique sur le parc et la vase où le coefficient d'abondance a toujours été plus élevé. Elle n'a pas été la même non plus sur le parc entre les points I et II, peu éloignés l'un de l'autre, et il y a aussi

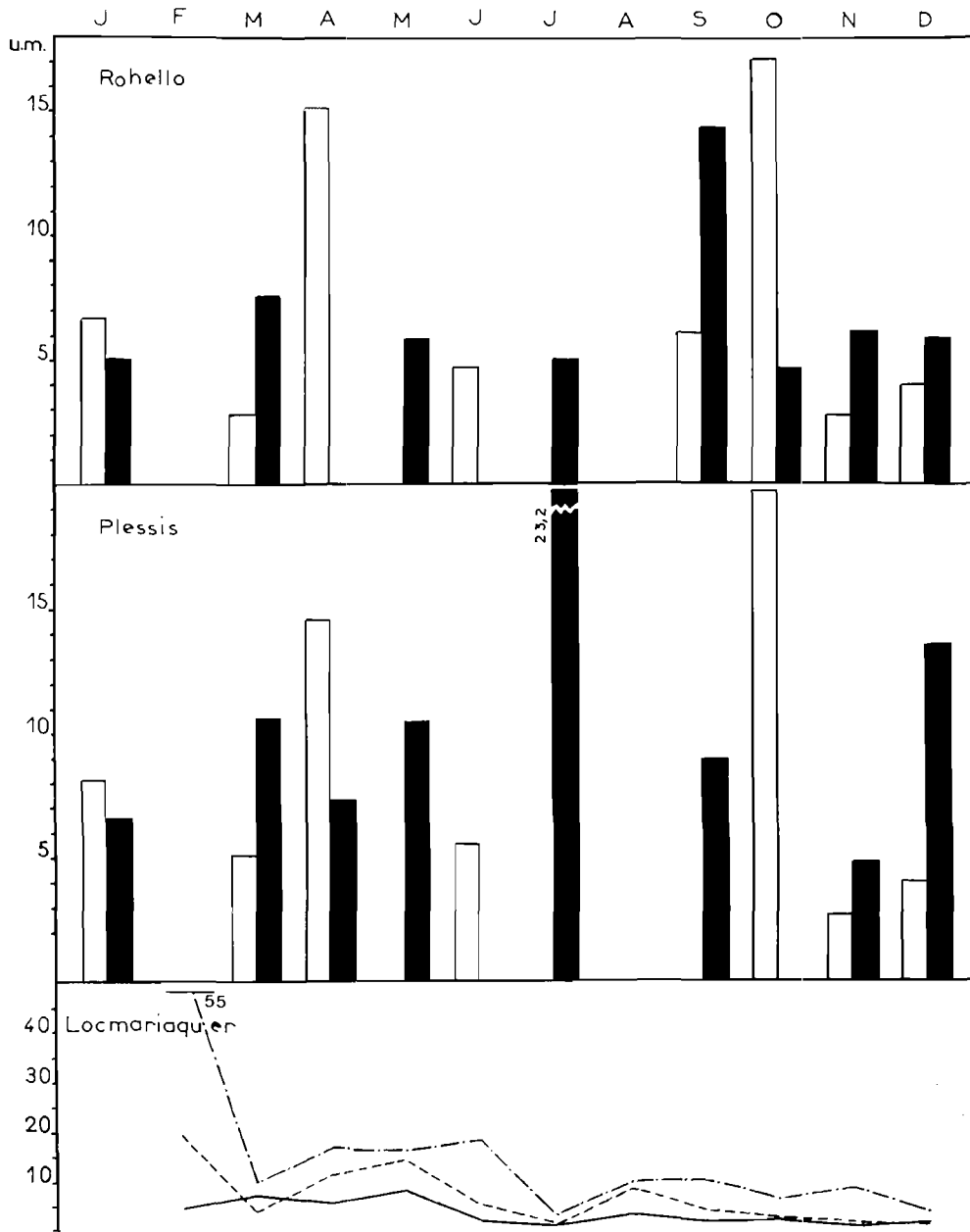


FIG. 66. — Numérations des diatomées benthiques sur les gisements en unités morphologiques (u. m.), en 1969 (blanc), 1970 (noir), et à Locmariaquer, parc I (trait plein), parc II (tireté), vase (point-tiré).

des différences appréciables entre le secteur de Locmariaquer et les gisements, notamment celui du Plessis.

c) Les communautés microphytobenthiques.

Le déroulement du cycle des taxocénoses benthiques se fait lentement. Sur les gisements, abondent souvent les formes tychopélagiques, ainsi que les espèces coloniales vivantes ou non dans des gaines mucilagineuses. On les retrouve sur les sols de Locmariaquer où les éléments libres et isolés sont prépondérants.

La microflore est très diversifiée durant les mois d'hiver sur les deux gisements. Les genres *Navicula* et *Nitzschia* dominent largement au Rohello. On trouve en particulier, *Navicula* sp., *N. alpha*, *N. rhombica*, *N. ramosissima*, *N. cancellata*, *Nitzschia closterium*, *N. constricta* var. *parva*, *N. lorenziana*, *N. plana*, *N. martianna*; on trouve aussi *Stauroneis crucigerum*, *Diploneis didyma*, *D. lineata*, et d'autres Naviculacées comme *Gyrosigma fasciola* et *G. parkeri*.

Sur le gisement du Plessis, les espèces d'eaux saumâtres sont assez nombreuses et appartiennent aux Naviculacées et aux Nitzschiées *Navicula cuspidata*, *Navicula* sp., *Nitzschia subtilis*, *N. sigma* var. *intercedens*; on y rencontre également *Pleurosigma elongatum*, *Bacillaria paradoxa*, *Navicula ramosissima*, *Nitzschia closterium*, *N. longissima*, *N. lanceolata*. Jusqu'au mois d'avril les changements sont peu importants; l'ensemble de la microflore benthique est dominé par *Navicula* spp. et secondairement par *Nitzschia* spp.; les espèces *Diploneis bombus*, *Paralia sulcata* et *Nitzschia recta* sont de plus en plus communes. D'autre part, les différences entre les deux bancs s'atténuent. Au mois de mai où survient une poussée micro-phytobenthique, le genre *Navicula* est toujours dominant avec *Navicula cruciculoides*, *N. alpha*, mais on assiste à ce moment au développement de *Nitzschia closterium*, *Gyrosigma fasciola*, *G. parkeri*, *Pleurosigma elongatum* et *Diploneis bombus*. Dans le courant de l'été, le phytobenthos s'appauvrit et les formes essentielles de cette période sont *Nitzschia closterium*, *N. lorenziana*, *Trachyneis aspera* var. *elliptica*, *Pleurosigma aestuarii*, *Amphora ovalis* et *Navicula* spp.; la situation est alors identique dans tout le secteur considéré. Une modification s'engage vers le mois d'octobre où, à la population précédente et toujours en place avec d'autres proportions, viennent s'ajouter des formes nouvelles dont l'apparition donne à la microflore benthique de l'automne l'aspect des mois de mars et d'avril; jusqu'à la fin de l'année, elle évolue graduellement vers une population de double appartenance, benthique et tychopélagique: *Nitzschia martianna*, *Navicula ramosissima*, *N. viridula* var. *avenacea*, *Melosira borneri*, *Amphora ostrearia*.

De toutes ces données, il est difficile de dégager des structures communautaires nettement définies, étant donné l'euryhalinité, l'eurythermie et l'ubiquité, du moins à l'échelon local, de beaucoup de petites *Navicula* et *Nitzschia*. Le « mollin », qui apparaît en hiver et se maintient jusqu'au printemps, est souvent composé d'un grand nombre d'espèces. On peut tout au plus délimiter, en hiver, une communauté formée surtout de formes tychopélagiques: *Nitzschia martianna*, *Navicula ramosissima*, *N. viridula* var. *avenacea*, d'espèces d'eaux saumâtres: *Navicula cuspidata*, *N. alpha*, *Gyrosigma parkeri*, *Nitzschia subtilis*, *Nitzschia sigma* var. *intercedens*. Au début du printemps, la communauté est caractérisée par *Nitzschia recta*, *Stauroneis crucigerum*, *Bacillaria paradoxa*, et *Diploneis bombus*. Elle se retrouve partiellement en automne. *Nitzschia closterium*, *N. lorenziana* et *Trachyneis aspera* var. *elliptica* semblent former une association normale en été.

Sur les terrains émergents de Locmariaquer, les populations présentent une certaine homogénéité de février jusqu'à avril, aussi bien sur le parc que sur la vasière. La prolifération de février est essentiellement due aux Nitzschiées: *Nitzschia closterium*, *N. recta*, *N. lanceolata* et, dans une moindre mesure, aux Naviculacées: *Navicula* sp., *N. cancellata*, *N. rhombica*, *N. lyra*, *Gyrosigma fasciola* et *Diploneis bombus*. *Nitzschia recta* sera largement dominante jusqu'en avril sur la partie haute du parc (I) et sur la vasière; elle est remplacée par *Nitzschia closterium* sur la partie basse (II). Cette dernière espèce se substitue peu à peu à la précédente dans tout le secteur pour devenir la forme principale en mai, où l'on rencontre également *Navicula* sp., *N. ostrearia*, *Gyrosigma prolongatum* var. *prolongatum*, *G. wansbeckii* sur le parc et *Nitzschia sigma* var. *rigidula*, *Navicula ostrearia* sur la vasière.

Le changement est radical en juin, mois à partir duquel les populations micro-végétales benthiques ne cessent de se modifier jusqu'à l'automne: *Tropidoneis vanheurcki*, *Navicula rhombica*, *Navicula* sp., *N. ostrearia*, *Tropidoneis elegans*, *Nitzschia closterium*, *N. longissima*, *N. sigma* var. *rigidula*, *Paralia sulcata* et *Gyrosigma fasciola* dominent tour à tour. *Gyrosigma*

*wansbeckii*, *G. prolongatum* var. *prolongatum*, *Pleurosigma aestuarii*, *Scoliotropis latestriata* et *Mastogloia macdonaldii* sont les diatomées secondaires les plus fréquentes en été, tandis qu'en automne ce sont : *Nitzschia acuminata*, *N. recta*, *Navicula hennedyii*, *N. meniscus*, *N. alpha*, *N. scopulorum*, *Amphora ostrearia*, *Caloneis linearis*, *Pleurosigma decorum*, *P. elongatum* et *Trachyneis aspera* var. *elliptica*.

Les dinoflagellés ne représentent qu'une fraction infime de la microflore benthique totale et les genres sont peu nombreux. En hiver quelques *Amphidinium*, dont *A. operculatum*, se manifestent seuls par une certaine activité. Il faut attendre l'été pour voir une diversification, toute relative, de ces organismes avec *Amphidinium klebsii*, *Gymnodinium simplex*, *G. agile*. *Amphidinium operculatum* réapparaît en automne mais en très faibles quantités.

En revanche, de petits phytoflagellés appartenant à différents genres, se rencontrent toute l'année : *Pyramimonas*, *Adinomonas*, *Thalassomonas*, *Chlamydomonas*, *Tetraselmis*. Leur nombre est généralement inférieur à celui des diatomées et, sur une seule année d'observations, nous n'avons pu dégager les caractéristiques essentielles de leur cycle.

#### d) Variations des pigments sur les sols de Locmariaquer.

L'estimation de la biomasse des sols peut être obtenue par l'évaluation des pigments des végétaux qui y croissent ou des détritiques d'origine végétale qui s'y déposent. Les dosages des chlorophylles effectués sur le parc et la vasière sont assez significatifs (fig. 67). Ils montrent la prépondérance de la chlorophylle *a* en toute saison, quel que soit l'endroit du prélèvement. La chlorophylle *c* arrive en seconde place, sauf des mois d'octobre à décembre où les concentrations en chlorophylle *b* deviennent supérieures à celles de la chlorophylle *c*. Les caroténoïdes atteignent un maximum en mai, un autre en juillet, puis un dernier en octobre. Les concentrations pigmentaires en  $\mu\text{gr}$  par unité de prélèvement sont assez importantes :

Ca : maximum de 46,27, minimum de 8,65 au parc I, 56,44 et 18,88 au parc II, 41,72 et 7,26 à la vasière ;

Cb : maximum de 23,52, minimum de 3,47 au parc I, 22,46 et 6,15 au parc II, 19,77 et 3,12 à la vasière ;

Cc : maximum de 25,58, minimum de 8,63 au parc I, 24,05 et 9,54 au parc II, 17,54 et 4,44 à la vasière ;

Caroténoïdes : maximum de 33,25, minimum de 6,56 au parc I, 29,88 et 6,76 au parc II, 32,78 et 6,85 à la vasière.

Le cycle des chlorophylles ne s'identifie pas à celui des diatomées. Nous avons noté une abondance de diatomées en février, d'autant plus grande que le niveau remonte ; or les concentrations en chlorophylles évoluent en sens inverse (fig. 66, 67). D'autre part, l'importante diminution des diatomées en mars ne paraît avoir aucune incidence sur les teneurs en chlorophylles, qui s'accroissent dans le même temps. De la même manière, en juillet, où les numérations de diatomées sont les plus faibles sur les fonds, on enregistre un maximum pigmentaire, aussi bien en chlorophylles qu'en caroténoïdes. La relation n'est pas évidente non plus au mois de septembre, caractérisé par de très faibles teneurs en pigments et par une petite poussée de diatomées, surtout sur la vasière. Les variations de la diversité pigmentaire obéissent aux normes habituelles, c'est-à-dire que les indices sont bas lors des maximums chlorophylliens et qu'ils augmentent progressivement pendant les phases d'évolution (fig. 67). En fait, le facteur essentiel de variations des pigments sur les sols semble être la présence et le développement des algues pluricellulaires. Celles-ci ont une masse et un volume bien supérieurs à ceux des diatomées et, dans leurs stades de dégradation, elles enrichissent considérablement les sols en pigments détritiques. Ces plantes, que nous avons retrouvées chaque mois, ont une végétation intense de mai à juillet et en automne. Des apports de pigments sont également fournis par des phytoflagellés, hôtes communs des sols avec les diatomées, les dinoflagellés et les algues macroscopiques. Il y a également les pigments détritiques issus du plancton mort ou rejetés sous forme de boulettes fécales par les herbivores. Toutes ces sources de pigments sur les sols interfèrent entre elles et, finalement, il est difficile d'évaluer la part de chacune. Il est cependant probable que des Cyanophycées, de grandes algues appartenant aux groupes des Chlorophycées et des Rhodophycées, fournissent l'essentiel du stock comme semblent le confirmer les quantités notables de chlorophylles secondaires. Sur les sols, le

pourcentage de la chlorophylle a est de 51,79 % en moyenne, alors qu'il est de 55,06 % dans le plancton. Ce même pourcentage est de 45,1 % chez des algues croissant sur le parc étudié, alors qu'il est de 62 à 73 % chez les diatomées.

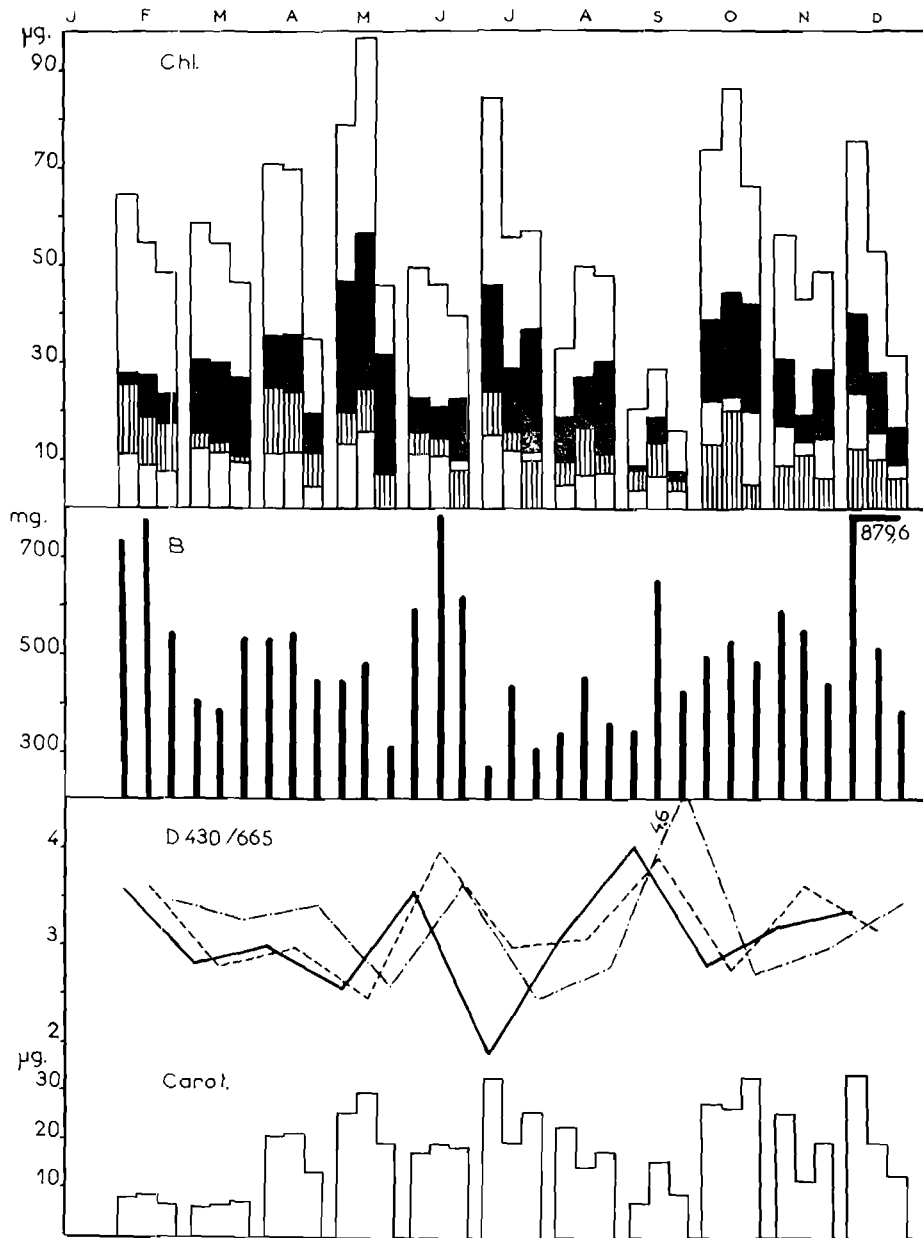


FIG. 67. — Variations des chlorophylles totales, de Ca (noir), de Cb (blanc) et de Cc (hachures), de la biomasse B, des caroténoïdes et du rapport  $D_{430}/D_{665}$  sur les sols de Locmariaquer (parc I: trait plein, parc II: tireté, vasière: point-tiret).

Nous avons adapté au microphytobenthos la formule empirique de MARGALEF (1960) exprimant la biomasse (B) en mg de plancton sec sans cendres par  $m^3$ ,

$$B = 10^3 \cdot 35,7 D_{430} (0,04 D_{430}/D_{665})^2$$

$$B = 60 (D_{430})^3 / (D_{665})^2.$$



Les résultats sont souvent inverses des quantités de chlorophylles (fig. 67). Les valeurs les plus fortes s'accordent en général avec des quotients élevés du rapport de la diversité pigmentaire  $D_{430}/D_{665}$ , ce qui est normal puisqu'il s'agit d'un rapport semblable. Cela implique qu'un échantillon relativement pauvre en pigments chlorophylles et carotènes, peut avoir une biomasse élevée, par exemple comme en février, juin, septembre ou décembre. Dans la mesure où la formule de la biomasse trouve ici une application, cela peut s'expliquer si l'on tient compte des données fournies par MARGALEF (1960-1967), TRAVERS (1962) et MOREAU (1970), concernant la destinée des pigments planctoniques. En période végétative ou en période de vieillissement, le pigment photosynthétique principal, la chlorophylle *a*, se transforme au profit de pigments secondaires; la diversité pigmentaire augmente permettant aux populations végétales en cause de mieux capter l'énergie lumineuse dispensée. Parallèlement, les cellules s'enrichiraient en amidon et en lipides (WASSINK, 1954). C'est peut-être pour cette raison que le seston serait plus riche en substances organiques pendant les périodes correspondant aux stades ultimes des successions écologiques du plancton.

### 3° L'alimentation des huîtres.

L'alimentation des huîtres dépend bien entendu des ressources trophiques mises à leur disposition par le milieu, mais aussi de facteurs externes où les variables température et salinité ont le rôle primordial, ainsi que de leur état physiologique. La nourriture ingérée a pu être appréciée qualitativement et quantitativement par l'analyse du bol alimentaire. Celui-ci est obtenu en introduisant dans le tractus digestif une sonde cannelée qui récupère, par aspiration, une partie du contenu stomacal. L'échantillon est étalé sur une lame, puis examiné au microscope binoculaire pour dresser l'inventaire des organismes avalés par les microphages filtreurs et pour en effectuer le comptage, suivant une technique comparable à celle déjà employée pour les sédiments. Les éléments sont dénombrés dans une ou plusieurs portions du contenu stomacal par un cercle de 1 mm de diamètre, ou moins, si les organismes sont abondants. Le cercle de 1 mm de diamètre servant d'unité, le taux d'abondance par huître ou autres mollusques est calculé à l'aide de la formule :

$$n = \frac{\sum \frac{1}{V} (K_1 + K_2 + \dots + K_n)}{N}$$

où, *V* représente le nombre d'unités par huître, *K* le nombre de comptages par unité, *K*<sub>1</sub>, *K*<sub>2</sub>, *K*<sub>n</sub>, le nombre de diatomées par comptage et *N* le nombre d'huîtres.

De plus, les pigments chlorophylliens et les caroténoïdes ont été dosés pour la totalité du contenu stomacal des huîtres, suivant la méthode déjà décrite précédemment pour le plancton et les sédiments.

#### a) Inventaire des contenus stomacaux.

Cet inventaire a été fait par de nombreux chercheurs qui, en établissant la liste des organismes et des autres éléments trouvés dans les estomacs de pélécy-podes et d'invertébrés marins, ont permis de constater la grande diversité des aliments ingérés et ont mis en évidence l'importance de certains groupes, tel celui des diatomées. REDEKE cité par HEYMANN (1899, 1900, 1901), identifiait exclusivement des diatomées benthiques: *Navicula* sp., et *Nitzschia* sp.; HEYMANN (1914) et HINARD (1923), en trouvaient aussi en abondance dans le tube digestif des huîtres examinées. SAVAGE (1925) recense une nourriture plus variée, de même composition que le seston, mais YONGE (1928) note encore que les diatomées constituent 98 % de la nourriture des huîtres. Des inventaires de la nourriture des invertébrés marins ont été publiés par HUNT (1925), COE (1947), LE ROUX (1956), HENDEY (1964), DESGUILLE (1968), DAVID (1970), PAULMIER (1971).

L'inventaire des organismes planctoniques ou phytobenthiques des contenus stomacaux des huîtres est rapporté dans la liste générale des micro-organismes végétaux pélagiques, tycho-pélagiques et benthiques (tabl. I, en annexe). Des détritux végétaux, probablement de diverses sortes, font partie de la nourriture absorbée par les huîtres, mais nous n'avons pu identifier que des débris d'algues multicellulaires (*Enteromorpha*, *Vaucheria*, *Ceranium*). La nourriture animale ne fait pas défaut :

des spicules de spongiaires et d'ophiures semblent assez courants, les cellules urticantes de méduses sont beaucoup plus rares ; mais l'essentiel est fourni par les tintinnides (*Helicostomella subulata*, *Stenosemella* spp., *Tintinnopsis* spp.), des stades larvaires (nauplii de copépodes et de cirripèdes, larves d'annélides, de lamellibranches, de gastéropodes) et surtout par de petits copépodes (*Oncaea media*, *Oithona nana*, Harpacticidés) (fig. 68). La nourriture produit une coloration du bol alimentaire et, bien que l'on ne puisse la prendre comme critère pour en déterminer la qualité, il apparaît que certaines colorations soient liées à certains types de nourriture : les diatomées donnent une teinte brun-vert, une nourriture à dinoflagellés et, notamment, à *Peridinium trochoideum*, un brun plus soutenu ; les spores d'algues, au printemps, teintent le contenu sto-



FIG. 68. — Contenu stomacal des huîtres avec des copépodes du genre *Oncaea* en voie de digestion.

macal en brun-rouge très foncé, les eugléniens en jaune, et les copépodes des genres *Oncaea* et *Oithona*, chargés de globules graisseux riches en caroténoïdes, en rouge.

#### b) Variations saisonnières des végétaux unicellulaires dans l'estomac.

L'expérience nous a montré que les huîtres de la rivière d'Auray, située dans une région tempérée, se nourrissaient toute l'année avec peu d'interruptions, celles-ci survenant principalement en hiver où le pourcentage d'huîtres inactives peut atteindre 20 à 30 %. L'hiver n'est pas la seule période défavorable, une autre pouvant se localiser de la fin de l'été au début de l'automne. Les taux d'abondance les plus élevés (c'est-à-dire quand  $n$  est supérieur à 30 diatomées par unité) sont nettement circonscrits au printemps-été sur le parc de Locmariaquer (fig. 59), les maximums dépassant 80 diatomées/unité. Les minimums s'observent en hiver (février) et en automne (septembre-octobre) avec des taux de 17,04, 14,12 et 12,36. Sur les gisements où les examens ont commencé en 1968 et se sont poursuivis jusqu'en 1970, les résultats confirment dans l'ensemble ceux du parc (fig. 69). Pendant cette période optimale, un ralentissement très accusé de la nutrition se fait sentir en été : juillet en 1968, mai à juillet en 1969 et août en 1970. Ensuite, l'alimentation des huîtres reprend avec plus de vigueur en automne. Des concentrations supérieures à 100 diatomées se sont fréquemment rencontrées, notamment en mars 1969 au Rohello, où  $n = 281,92$  diatomées/unité (fig. 69). La comparaison entre le Rohello et le Plessis montre une certaine similitude entre les deux cycles nutritionnels ; cependant, durant la phase de nutrition intense, les concentrations de cellules dans les contenus stomacaux sont inférieures au Plessis. Peut-être doit-on voir là l'effet d'un milieu trophique moins bien pourvu.

*Les organismes.*

Les organismes du bol alimentaire varient suivant les saisons, bien qu'habituellement les

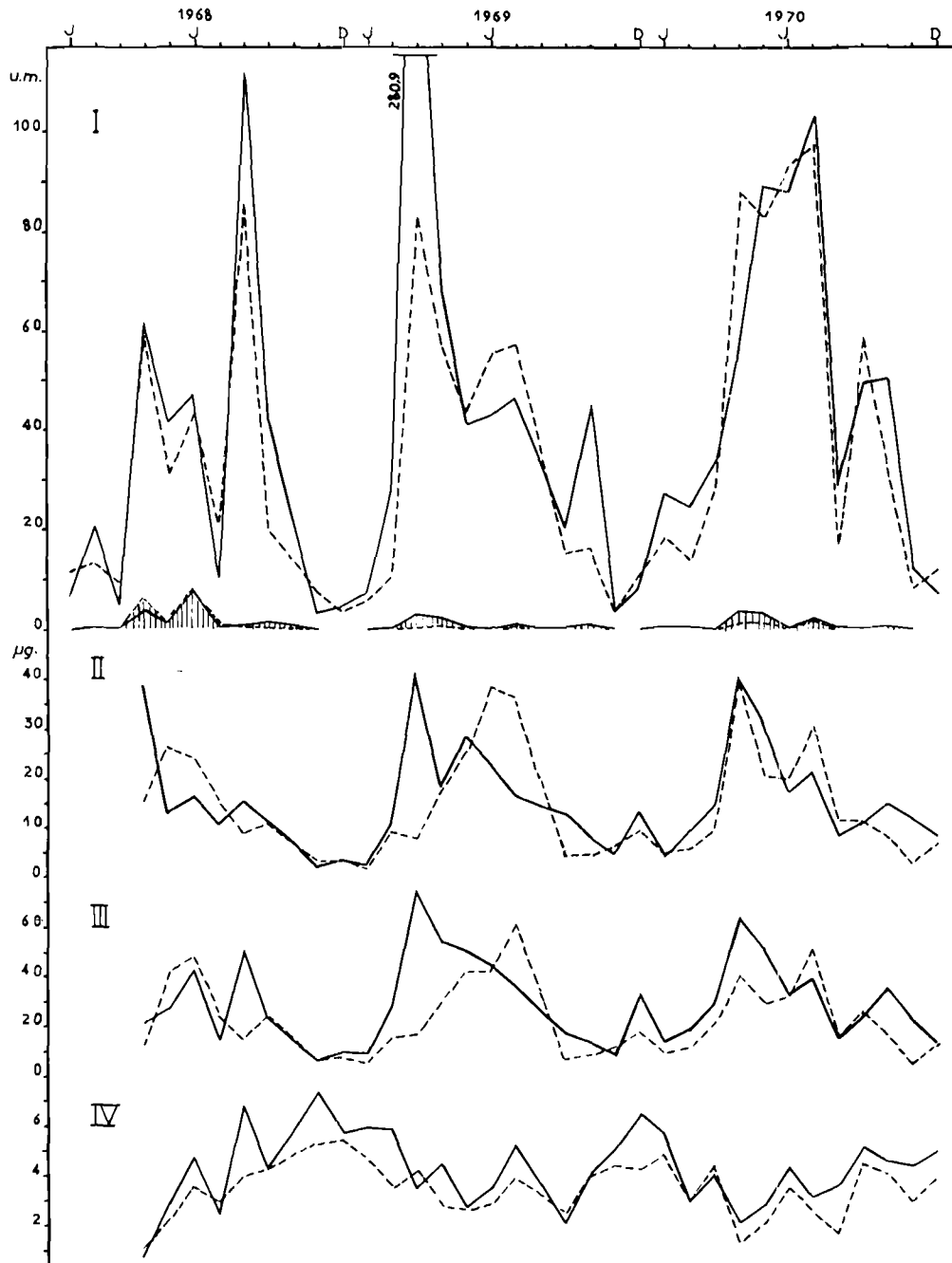


FIG. 69. — I — Variations saisonnières du nombre des diatomées et des dinoflagellés (hachures) dans le contenu stomacal des huîtres du Rohello (trait plein) et du Plessis (tireté) ; en unités morphologiques. Variations, (II) des chlorophylles totales des contenus stomacaux, (III) des caroténoïdes, (IV) du rapport caroténoïdes/Ca.

diatomées et les dinoflagellés constituent la base de la nourriture. Sur le parc de Locmariaquer, la diversité est assez grande jusqu'en avril où les diatomées benthiques sont dominantes, sans

qu'il y ait monospécificité ou paucispécificité. On trouve en particulier des diatomées benthiques diverses puis *Paralia sulcata*, *Navicula* spp., *Cocconeis* spp., *Nitzschia closterium*, *N. recta*, *Peridinium trochoïdeum*, *P. pellucidum*, *Gonyaulax unicornis*.

Les diatomées benthiques sont toujours abondantes en mai où il y a une nette dominance du genre *Navicula* qui représente 52,5 % du bol alimentaire. A partir de juin, les espèces pélagiques apparaissent en plus grand nombre dans l'estomac des mollusques en fonction de leur apparition dans le plancton. Les principales espèces (diatomées, dinoflagellés et autres) sont : en juin des diatomées benthiques, *Tropidoneis vanheurckii*, *Nitzschia closterium*, *Chaetoceros curvisetus*, *Rhizosolenia shrubsolei*, *Prorocentrum micans*, *Ebria tripartita* ; en juillet, *Nitzschia delicatissima*, *Lithodesmium undulatum*, des diatomées benthiques, *Striatella unipunctata*, *Prorocentrum micans*, *Diplopeltopsis minor* ; en août, *Nitzschia closterium*, *N. seriata*, *N. delicatissima*, *Asterionella japonica*, *Dinophysis acuminata*, *Diplopeltopsis minor* ; en septembre, *Asterionella japonica*, *Coscinodiscus radiatus*, *Thalassiosira* sp., des diatomées benthiques, *Exuviaella marina*, *Peridinium trochoïdeum*.

Les diatomées benthiques sont de nouveau prépondérantes d'octobre à décembre, ainsi que des diatomées tycho-pélagiques dont *Cocconeis* spp. Les autres espèces caractéristiques de cette saison sont des diatomées : *Biddulphia sinensis* qui forme parfois une bouillie très dense, *Coscinodiscus asteromphalus*, *C. grani*, *C. concinnus*, *C. giganteus*, *Rhizosolenia setigera*, *Thalassiosira gravida* ; des dinophycées : *Dinophysis fortii*, *D. acuminata*, *D. caudata*, *Peridinium trochoïdeum*, *Glenodinium mucronatum* ; des ébriédiens : *Ebria tripartita* et des silicoflagellés : *Dictyocha speculum*.

D'une manière générale, la répartition des végétaux unicellulaires dans le contenu stomacal des huîtres des gisements du Rohello et du Plessis, est à peu près la même. Quelques différences sont perceptibles ; au Plessis, les diatomées benthiques et des microalgues d'eaux saumâtres ou dulçaquicoles prennent plus d'importance. Les diatomées *Biddulphia aurita*, *Thalassiosira* spp., *Surirella ovata*, sont ingérées en masse par les huîtres du Rohello, en hiver, et des diatomées benthiques par les huîtres du Plessis qui retiennent aussi, *Scenedesmus quadricauda*, *Staurastrum chaetoceras*, *S. cingulum* et *Staurodesmus dejectum*. Dès le mois d'avril, les divergences entre les deux gisements s'atténuent et les contenus stomacaux des huîtres des trois points étudiés tendent à s'harmoniser avec le phytoplancton. La qualité du contenu stomacal en automne s'écarte de nouveau entre les deux gisements et Locmariaquer ; *Coscinodiscus* spp., *Biddulphia sinensis* et *Halosphaera viridis* au Rohello, *Lithodesmium undulatum*, *Biddulphia alternans* et des Eugléniens au Plessis, entrent pour une bonne part dans la nourriture des huîtres.

*Qualité de la nourriture ingérée en fonction du seston ambiant et du niveau.*

Un rapprochement entre les phytoplanctontes et la nourriture des huîtres, après examen de leur contenu stomacal, est facile à faire. On peut même pousser l'analyse plus loin et constater une analogie entre la composition du contenu stomacal et celle du seston. Ce qui donne à penser que les huîtres retirent du seston et plus précisément du plancton, l'essentiel de leur nourriture. Il convient de souligner combien il est malaisé d'évaluer la part des matières organiques dissoutes dans l'alimentation des mollusques ; nous verrons d'ailleurs plus loin quelles relations peuvent exister entre la fraction organique soluble et l'engraissement des huîtres. D'autre part, il est possible qu'une correspondance existe entre le phytobenthos et l'alimentation des coquillages, puisque l'on observe une participation accrue de ces organismes au moment où ils abondent. Pour tenter de cerner le problème, nous avons mesuré les pourcentages respectifs de chacun des trois groupes principaux : les diatomées benthiques (plus tycho-pélagiques), les diatomées et les dinoflagellés planctoniques. Ces résultats font ressortir l'importance quantitative des diatomées benthiques dans beaucoup de cas (tabl. 7). En hiver, leurs pourcentages sont certainement très élevés ; ils vont de 72,64 % à 95,60 % en mars. Un nouvel ajustement des pourcentages se dessine en avril, qui va d'ailleurs en s'accroissant jusqu'en juillet, au profit de la fraction pélagique, surtout des diatomées. Il se fait en fonction de la poussée phytoplanctonique printanière. Après un retour à la prédominance des espèces benthiques en août, conséquence de la pauvreté phytoplanctonique estivale, la poussée automnale détermine une seconde augmentation du pourcentage des diatomées pélagiques. Puis, la fin de l'automne est marquée par la prépondérance des diatomées benthiques, quasi-totale au Plessis en novembre, jusqu'à l'apparition dans le plancton des formes pélagiques hivernales, en décembre.

La répartition des pourcentages des diatomées de fond nous permet de supposer qu'ils sont liés non seulement au développement de ces organismes sur le sol ou en pleine eau, mais aussi aux niveaux où vivent les huîtres, au substrat et à l'environnement. On constate ainsi une progression du taux avec le niveau, avec une diminution de la granulométrie du sédiment. Au Rohello, où il est plus grossier, le pourcentage des diatomées est plus faible qu'au Plessis ou qu'à Locmariaquer où, de surcroît, l'entourage de ces deux stations par de grandes vasières, milieux adéquats pour le phytobenthos, contribue à leur enrichissement en diatomées. En conséquence, dans les endroits où les sédiments sont fins et les vasières étendues, la probabilité de rencontrer des organismes phytobenthiques est aussi plus grande.

On peut donc envisager un apport benthique direct dans l'alimentation des huîtres ; cependant nous considérons qu'il est relativement réduit en regard de l'apport planctonique. Ceci, d'une part, en raison de ce que beaucoup de diatomées benthiques ou autres organismes s'intègrent fréquemment au plancton (nous en avons déjà donné les motifs) et que c'est par cette voie qu'ils entrent dans la composition du bol alimentaire lorsqu'ils sont collectés et conduits jusqu'à la bouche, par l'appareil filtrant des mollusques ; d'autre part, parce que beaucoup d'organismes benthiques et tychopélagiques ont une phase pélagique. Il ne faut pas oublier que les pourcentages de diatomées benthiques dans le plancton, généralement supérieurs en amont, ont atteint 89,8 % en hiver et ne sont jamais descendus en dessous de 12 % pour la seule année 1970. L'utilisation directe du phytobenthos doit varier aussi avec le niveau ; elle est certainement plus importante sur le gisement du Plessis situé en eaux moins profondes.

Mois	Rohello			Plessis			Locmariaquer		
	diatomées benthiques	diatomées pélagiques	dinoflagellés	diatomées benthiques	diatomées pélagiques	dinoflagellés	diatomées benthiques	diatomées pélagiques	dinoflagellés
mars	72,64	26,14	1,22	73,60	20,80	1,60	95,60	4,40	0
avril	61,80	28,14	10,05				63,90	20,67	15,41
mai	52,40	42,00	5,60	64,20	35,40	0,40	85,39	7,86	5,61
juin	68,50	30,50	1,00	91,10	7,90	0	92,90	3,90	3,20
juillet	30,50	68,60	0,90	52,70	43,60	3,70	71,30	22,90	4,80
août	77,20	22,80	0				83,30	11,50	5,20
sept.	58,80	41,20	0	72,80	27,20	0	81,60	18,40	0
oct.	85,00	11,00	2,00	89,10	7,80	0	75,01	14,58	10,41
nov.	93,56	4,83	0	100,00	0	0	75,34	20,54	4,12
déc.	75,00	15,00	0	68,42	31,58	0	82,45	17,55	0

TABL. 7. — Pourcentages respectifs mensuels des diatomées benthiques et pélagiques et des dinoflagellés dans le contenu stomacal des huîtres.

#### Sélection des particules alimentaires.

Le problème de la dimension des particules nutritives absorbées par les mollusques, dont les huîtres, a souvent préoccupé les chercheurs. Pour LE ROUX (1956), les espèces ingérées par *Crassostrea angulata* semblent l'être, non en fonction de la qualité alimentaire, mais de la taille et de la forme. Ainsi, les organismes munis d'épines ou de structures proéminentes, ne sont pas, ou très rarement, ingérés : par exemple des *Biddulphia* (*B. sinensis*), des *Rhizosolenia* ou des *Chaetoceros*. Ce n'est pas tout à fait notre opinion, car chez *Ostrea edulis*, nous avons observé à

diverses reprises des bols alimentaires presque entièrement constitués de *Biddulphia sinensis*, de *Rhizosolenia setigera* ou de *Chaetoceros*, aux moments de leur prolifération dans le plancton. D'autre part, des copépodes ou des stades larvaires, tels que des nauplii de cirripèdes et de copépodes, disposant d'organes de préhension ou de locomotion fortement épineux, peuvent se retrouver en abondance dans le tube digestif.

Nous avons souvent mesuré des éléments de taille supérieure à 1 mm, généralement de faible largeur, et qui sont vraisemblablement introduits dans l'estomac, dans leur sens longitudinal. Les autres particules ne dépasseraient pas 200 à 300  $\mu$  dans leur plus grande largeur, pour les huîtres adultes, et 10  $\mu$  pour leurs larves (RAIMBAULT, 1966). Nous avons effectué de nombreuses mesures dans ce sens, en prenant comme critère la plus petite dimension des organismes. Les résultats, pour les particules mesurables, varient en fonction des catégories présentes dans l'eau et de l'indice de dominance des espèces. Les deux premiers chiffres correspondent aux dimensions minimales et maximales, le troisième à la dimension moyenne (en  $\mu$ ). Avant chaque prélèvement de nourriture, les huîtres étaient soigneusement lavées à l'eau douce afin de les débarrasser de tous les éléments externes au tube digestif et pouvant être une cause d'erreurs. Voici les résultats obtenus en 1970 :

à Locmariaquer, en avril (4-80 et 17,56  $\mu$ ), mai (2-70 et 20,65  $\mu$ ), juillet et septembre (2-240 et 3-60, 17,50  $\mu$ ), octobre (2-60 et 18,17  $\mu$ ), novembre (4-230 et 37,60  $\mu$ ), décembre (3-180 et 18,30  $\mu$ ) ;

à Rohello, en mars (4-70 et 17,84  $\mu$ ), avril (5-80 et 20,88  $\mu$ ), septembre (5-220 et 32,32  $\mu$ ), octobre (5-220 et 35,60  $\mu$ ), novembre (5-50 et 14,60  $\mu$ ), décembre (5-480 et 33,90  $\mu$ ) ;

au Plessis, en mars (3-90 et 14,31  $\mu$ ), novembre (5-50 et 14,60  $\mu$ ), décembre (3-72 et 15,57  $\mu$ ).

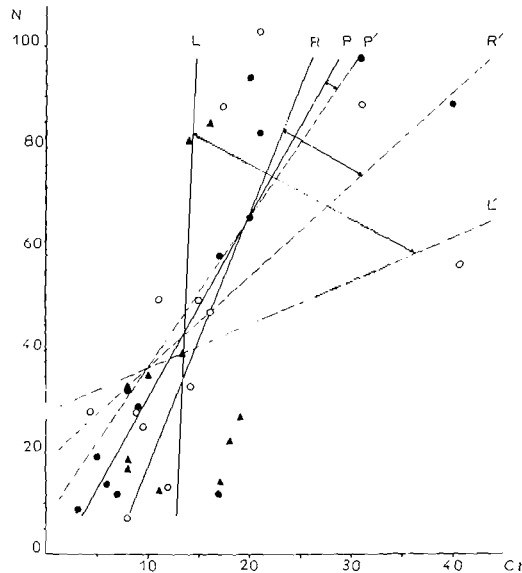


FIG. 70. — Corrélations entre le nombre de cellules phytoplanctoniques et les concentrations en chlorophylles totales.

Les moyennes pour l'ensemble des mesures sont demeurées entre 14,31 et 37,60  $\mu$ . Les particules sélectionnées par les huîtres sont donc généralement assez exiguës, bien que des éléments plus gros, jusqu'à 480  $\mu$  dans leur plus faible dimension, aient été mesurés. L'augmentation de la plus petite dimension en automne est due à l'ingestion par les mollusques de grandes diatomées (*Coscinodiscus*, *Biddulphia*) de microalgues (*Halosphaera viridis*), de copépodes (*Oncaea media*, *Oithona nana*, *Harpacticidés*).

### c) Variations saisonnières des pigments dans l'estomac.

Le dosage des pigments des contenus stomacaux (chlorophylles totales et caroténoïdes), est intéressant, car leurs variations nous permettent de vérifier les observations précédentes. Une très bonne relation directe a été trouvée pour les huîtres des gisements avec des coefficients de corrélation de  $r = 0,86$  au Plessis et de  $r = 0,60$  au Rohello. Elle est nettement moins satisfaisante sur le parc de Locmariaquer où  $r$  est de 0,13. Les équations de régression, où  $Ct$  représente les chlorophylles

totales et $N$ le nombre de diatomées dans les contenus stomacaux, sont les suivantes (fig. 70) :			
au Plessis	$Ct = 0,28$	$N = 1,46$	
	$N = 2,71$	$Ct = 7,17$	
au Rohello	$Ct = 0,20$	$N = 6,57$	
	$N = 1,82$	$Ct = 18,24$	
à Locmariaquer	$Ct = 0,02$	$N = 12,59$	
	$N = 0,86$	$Ct = 27,93$	

La relation est aussi correcte avec les caroténoïdes, donc, à priori, on peut estimer que les diatomées, quelle que soit leur origine, constituent un aliment de choix pour les huîtres. Nous ne considérons que les bacillariales, car, dans l'ensemble, les dinophycées ne représentent qu'un faible pourcentage des organismes du contenu stomacal (tabl. 8) ; celui-ci va d'ailleurs croissant de l'amont vers l'aval. Il est possible que les corrélations plus faibles en aval soient en rapport avec les quantités plus grandes de dinoflagellés trouvées dans le tube digestif. En effet, nous nous sommes servi du total des chlorophylles pour établir nos coefficients de corrélation, alors que nous n'avons pas comptabilisé les dinoflagellés.

Une expérience d'alimentation des huîtres, exécutée en laboratoire, à partir d'une diatomée *Phaeodactylum tricornutum*, nous a confirmé les très bonnes corrélations entre le nombre de diatomées ingérées (1) et les quantités de pigments, notamment la chlorophylle a et les caroténoïdes (fig. 71). L'évolution similaire de ces deux pigments n'est qu'apparente, car le rapport  $\beta$  carotènes/Ca met en relief une différenciation dans leur cycle évolutif, probablement liée à la digestion. Nous avons décelé une relation inverse assez constante entre ce rapport et l'évolution des pigments très bien mise en évidence par les résultats de l'expérience citée plus haut (fig. 71).

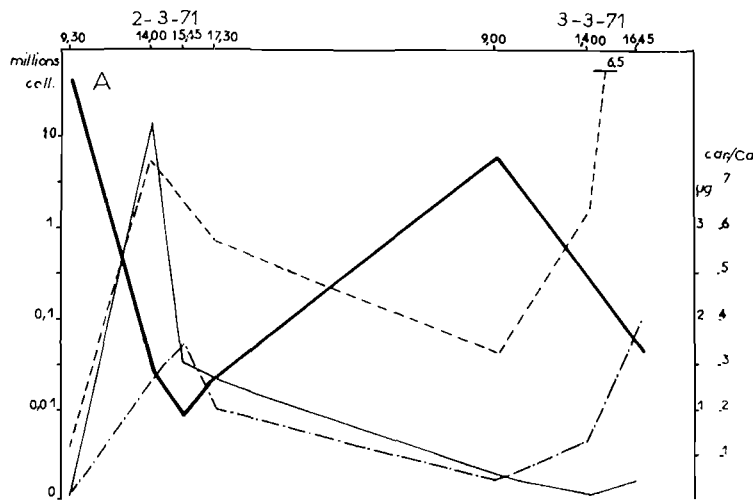


Fig. 71. — Cycle de l'alimentation d'un échantillon d'huîtres en expérience et évolution des pigments dans l'estomac : nbre de cellules (trait plein maigre), Ca (point-tiret), caroténoïdes (tireté), rapport caroténoïdes/Ca (t. p. gras).

Deux hypothèses s'offrent à nous, la première étant d'admettre que les caroténoïdes sont moins vite digérés que les chlorophylles ; la seconde, étant de considérer qu'il y a une transformation des chlorophylles, pendant le processus probablement très complexe de la digestion, d'abord en pigments secondaires dont les caroténoïdes, et peut-être en d'autres substances, avant l'aboutissement final du cycle de la digestion. Le rapport relativement faible pendant les phases de nutrition intense (0,79 à 3,20 pour les huîtres des gisements de la rivière d'Auray, 1,88 pour les huîtres en expérience) augmente dans des proportions notables durant les phases consécutives à l'absorption de nourriture. Pour les huîtres en expérience, il s'est élevé jusqu'à 7,57, pour celles du milieu naturel il a fréquemment dépassé 6,0 et même atteint 7,37. Les perturbations susceptibles d'apparaître dans l'évolution de ce rapport chez les huîtres des bancs naturels sont dues à leur alimentation presque continuelle. Il y a toujours des processus en cours de transformation de la nourriture et de sa digestion. Les caroténoïdes absorbés ou élaborés en cours de digestion à un moment donné, doivent fatalement disparaître. Les valeurs du rapport  $\beta$  carotènes/Ca dans les fèces, qui révèlent d'ailleurs l'existence de pigments non dégradés, ne dépassent pas 1,06 ; elles

(1) Les diatomées du contenu stomacal ont été comptées à la cellule de Malassez.

sont donc plus faibles que dans l'estomac durant les différents stades de la digestion, ce qui serait en faveur de la seconde hypothèse.

#### **d) Périodes nutritionnelles et état chlorotique.**

Les dénombrements d'organismes dans les contenus stomacaux et les dosages pigmentaires montrent qu'il y a deux périodes nutritionnelles, une, très active, qui commence en mars ou avril et qui se termine, suivant les années, en octobre ou en novembre, la seconde peu active ou même nulle, qui couvre la fin de l'automne et l'hiver. Le refroidissement hivernal perturbe les mécanismes de filtration des huîtres qui deviennent sensibles en dessous de 10° (RAIMBAULT, 1966) et se feraient à partir de 3° (DODGSON, 1928). Les températures descendent rarement aussi bas en rivière d'Auray ; il n'empêche qu'elles peuvent demeurer parfois plusieurs semaines à des températures voisines de 5-6° et pendant tout ce temps le rythme vital de l'huître est ralenti. On observe l'absence totale de nourriture chez beaucoup de sujets : 20 à 30 % et, chez les autres, elle est en petite quantité et ne reflète qu'imparfaitement la composition du phytoplancton ou du phytobenthos dont les stocks sont parfois élevés en cette saison. La situation s'aggrave en amont par l'arrivée d'eaux douces occasionnant une dessalure et accentuant le refroidissement. C'est pendant cette période que se développent parfois des parasites du tube digestif, notamment des ciliés de la famille des Ancistrocomidés (HERRBACH, 1971) et surtout des flagellés (*Hexamita*) qui semblent affectionner ces périodes froides et causent probablement des troubles graves chez les individus infestés, lors de leur foisonnement (MARTEIL et PAULMIER, 1963).

Les huîtres présentent une autre période de vulnérabilité, consécutive à la ponte, qui se situe en fin d'été et au début de l'automne. Pendant la gamétogénèse, l'activité ciliaire diminue, entraînant un ralentissement de la nutrition (RAIMBAULT, 1966), et obligeant l'huître à puiser dans ses réserves. Une fois terminée, la ponte laisse un animal fatigué, enclin à mal réagir aux variations brutales du milieu, toujours possibles, ou à un manque de nourriture, ce qui est généralement le cas à ce moment. Cet état chlorotique succédant à la ponte se traduit par une décoloration de la masse digestive, sans doute due au manque de nourriture, et par l'apparition de parasites, des Ancistrocomidés et parfois *Hexamita*. Dans les diverticules digestifs, qui joueraient un grand rôle dans la fonction métabolique de l'huître, des changements pathologiques ont été observés en relation avec la maturité sexuelle (IMAI et coll., 1968). Ces auteurs notent, qu'après la ponte, la masse viscérale apparaît translucide et certaines cellules sont nécrosées. Une plus grande mortalité des huîtres surviendrait à ce moment. Cela explique peut-être la diminution de croissance observée en septembre-octobre sur le parc de Locmariaquer (fig. 59). Les sujets les plus grands, donc ayant le plus de besoins, disparaissent les premiers et, de ce fait, provoquent une chute générale de la taille des mollusques. Toutefois, cela doit être considéré comme une évolution physiologique normale.

#### **4° Apports comparés des diverses sources trophiques.**

##### **a) Les matières organiques dissoutes.**

Les matières organiques dissoutes, dans la mesure où elles sont utilisées (RANSON, 1927 ; YONGE, 1928 ; COLLIER et coll., 1950-1953 ; GALTISOFF, 1964), apportent des glucides et des substances azotées. En rivière d'Auray les concentrations moyennes de la surface et du fond sont maximales au printemps et en automne au Vezy, en été au Plessis. Les taux de matières organiques varient en fonction du phytoplancton au Vezy où nous avons trouvé une très bonne corrélation ( $r = + 0,72$ ). Par contre, au Plessis, la corrélation, mauvaise ( $r = - 0,02$ ), permet d'envisager, pour la fraction organique soluble, du moins en grande partie, une origine non phytoplanctonique. Le degré de liaison entre l'index de condition de Medcof et Needler (IMN) et le taux de matières organiques dissoutes, donne, pour le Vezy :  $r = + 0,75$  et, pour le Plessis, les équations de régression sont respectivement (fig. 72) :

$$\begin{aligned} \text{IMN} &= 17,76 \text{ m.o} + 23,68 \\ \text{et IMN} &= 14,26 \text{ m.o} + 10,02 \end{aligned}$$



Cette dernière corrélation est plus significative puisque les matières organiques, pour l'essentiel, ne proviennent pas du phytoplancton. On peut en conclure qu'elles seraient utilisées par les huîtres de l'amont, pour leur alimentation.

**b) Le microphytobenthos.**

Selon DATSKO (1959), la production phytobenthique dans la Caspienne ferait moins de 0,2 % de la production totale du phytoplancton. Sans l'avoir estimée avec précision, nous pensons qu'elle est tout de même supérieure, notamment sur les fonds émergents. Malgré cela, nos analyses semblent prouver que la participation directe du phytobenthos à la nutrition des huîtres est mince, du moins sous forme d'organismes vivants. Des particules détritiques, surtout végétales, pourraient entrer dans la composition du bol alimentaire, peut-être à cause d'une adhérence moins

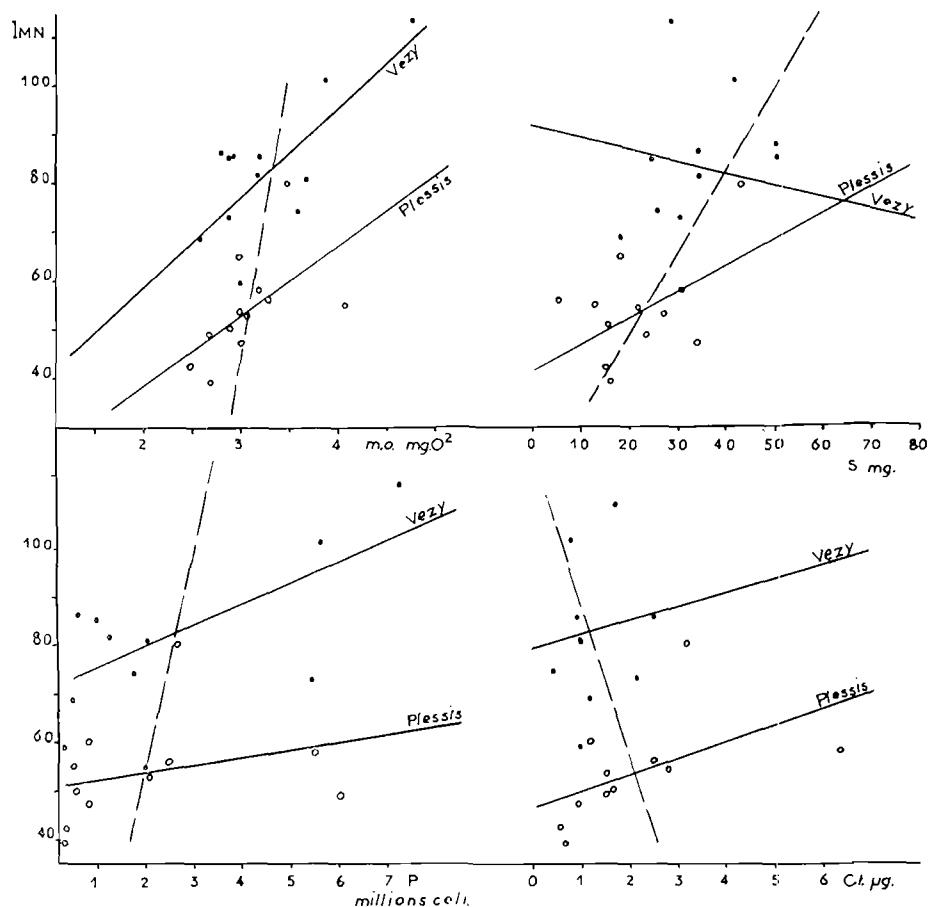


FIG. 72. — Corrélations entre l'engraissement (IMN: index de MEDCOF et NEEDLER) et les concentrations en matières organiques dissoutes (m.o.), les quantités de seston (S), le nbre de cellules du plancton (P) et les teneurs en chlorophylles totales de l'eau (Ct).

grande sur le sol. Ainsi, chez les huîtres de Locmariaquer, le coefficient de corrélation entre le nombre de diatomées du contenu digestif et les diatomées benthiques est assez médiocre ( $r = + 0,11$ ). Il est légèrement meilleur lorsqu'on change l'un des termes, c'est-à-dire en remplaçant les diatomées benthiques par les concentrations de pigments correspondantes ( $r = 0,30$ ). Les rapports entre l'engraissement et ces éléments: diatomées benthiques et chlorophylles, ne sont pas, non plus, excellents, ce qui laisse supposer que l'apport direct du phytobenthos dans la nourriture est assez faible.

c) Le seston et le plancton.

Le seston qui, selon notre définition, concerne la totalité des particules en suspension dans l'eau, vivantes ou non, offre aux animaux filtreurs une gamme d'aliments très variés parmi lesquels il a été établi que les matières organiques détritiques pouvaient fort bien subvenir à leurs besoins (KREY, BANSE et HAGMEIER, 1957; BOJE, 1964). Les coefficients de corrélation entre IMN et le seston sont  $r = -0,29$  au Vezy et  $r = +0,53$  au Plessis, les équations de régression s'écrivent respectivement :

$$\begin{aligned} I_{MN} &= -0,24 S + 92,2 \\ I_{MN} &= 0,53 S + 42,09 \end{aligned}$$

A priori, la corrélation est meilleure au Plessis qu'au Vezy où la fonction est négative. Cette différence de signe est inhérente, pensons-nous, au rythme mensuel des prélèvements. Il paraît normal que l'abondance du seston et l'engraissement des huîtres aillent de pair, mais il est tout aussi normal que des huîtres se nourrissant du seston entraînent sa diminution dans l'eau, et, dans ce cas, la relation est inverse. La multiplication des prélèvements aurait peut-être modifié ces résultats. On peut aussi arguer que les apports sestoniques sont constants, notamment à partir du tripton, assurant la continuité du stock au Plessis, et faire état du facteur concurrentiel zooplanctonique au Vezy, lequel existe aussi au Plessis.

Le plancton, qui groupe la plupart des éléments vivants en suspension dans l'eau, dont une partie du phytobenthos, nous paraît être la nourriture primordiale des huîtres dans presque tout l'estuaire. Il y a une analogie entre les espèces inventoriées dans le contenu stomacal et celles du plancton et, pendant les phases où la croissance et l'engraissement sont les meilleurs, les formes strictement pélagiques semblent prépondérantes dans les contenus stomacaux. Les organismes vivants du plancton apportent aux métazoaires les éléments nécessaires à leur synthèse cellulaire et la nourriture planctonique est le support de facteurs chimiques, plastiques et catalytiques ; éléments simples (C, H, O, N, P, Fe, Mn, Cu), ou composés organiques (glucides, lipides, protides ou autres substances de croissance), et facteurs biologiques (oligo-éléments, vitamines, enzymes). La composition élémentaire de quelques organismes planctoniques, donnée par BORDOVSKIY (1965), montre leur apport en constituants principaux. Les chiffres représentent les pourcentages de poids sec, d'après VINOGRADOV, 1939 :

cendres :	diatomées	57,81,	péridiniens	5,2,	copépodes	10,10 ;
C	: «	18,68,	«	33,49,	«	45,52 ;
H	: «	3,65,	«	5,58,	«	7,22 ;
N	: «	2,49,	«	4,61,	«	9,96 ;
P	: «	0,60,	«	0,57,	«	1,03.

Pour évaluer le rôle du phytoplancton, nous avons procédé de la même manière que précédemment, en cherchant la meilleure corrélation possible entre des paramètres différents. Elle est très satisfaisante entre l'engraissement des huîtres de Locmariaquer et le phytoplancton du Vezy, ( $r = +0,70$ ), beaucoup moins au Plessis ( $r = +0,28$ ), les équations de régression étant :

$$\begin{aligned} \text{au Vezy, } I_{MN} &= 0,0043 P + 71,35 \\ \text{au Plessis, } I_{MN} &= 0,0015 P + 50,96 \text{ (fig. 72).} \end{aligned}$$

Avec les chlorophylles totales du plancton, les coefficients de corrélation deviennent, au Vezy,  $r$  de  $+0,12$  et au Plessis, de  $+0,53$ . Contrairement à ce qui se passe avec le phytoplancton, la relation est meilleure au Plessis. Nous verrons plus loin ce que l'on peut en penser en étudiant le cas des dinoflagellés.

$$\begin{aligned} I_{MN} &= 2,95 Ct P + 79,22 \text{ au Vezy} \\ I_{MN} &= 3,46 Ct P + 46,60 \text{ au Plessis (fig. 72).} \end{aligned}$$

A la lumière des données concernant les cycles du phytoplancton et des chlorophylles, on peut très bien concevoir qu'une quantité indéterminée, mais probablement importante, de ces chlorophylles, est issue du matériel détritique en suspension ou d'organismes accidentellement planctoniques et plus nombreux en amont tels que : phytoflagellés, Euglènes ou Desmidiées. Cela viendrait à l'appui des résultats obtenus pour les matières organiques dissoutes et le seston.

**d) Discussion.**

Il faut au préalable mentionner les facteurs externes qui influent sur la distribution de la nourriture et l'alimentation des mollusques. Ce sont les facteurs géographiques : le parc de Locmariaquer occupe en effet, une situation marginale par rapport à la station de référence, (hydrologie et planctonique) du Vezy, les facteurs bathymétriques ; le niveau du parc de Locmariaquer est relativement plus élevé que celui des gisements sis à l'accorde des chenaux et subit, de ce fait, deux courtes émergences par 24 heures. Enfin, nous mentionnerons les facteurs hydrodynamiques, hydrologiques et édaphiques, propres à chaque secteur.

L'alimentation des huîtres, en fonction des sources de nourriture, nous suggère plusieurs remarques. La plus importante regarde les différences de nature dans la qualité de la nourriture des huîtres des deux stations extrêmes. Les matières organiques dissoutes et le tripton interviennent beaucoup plus au Plessis où la production phytoplanctonique est moindre. En 1970 la moyenne a été de 2 667,81 (milliers d'unités morphologiques) au Vezy, et de 2 052,72 au Plessis. Les écarts furent plus grands les années précédentes. L'apport direct phytobenthique semble assez faible, aussi bien en amont qu'en aval. Dans la mesure où le taux de pompage des huîtres n'est pas affecté par la turbidité (LOOSANOFF, 1965), il est possible que des organismes phytobenthiques, évoluant à proximité des animaux filtreurs, soient captés par ceux-ci. D'ailleurs la relation entre les diatomées du contenu digestif et le phytobenthos donne un coefficient de corrélation  $r = 0,51$ .

Cependant, nous considérons que la plupart des éléments benthiques trouvés dans le contenu

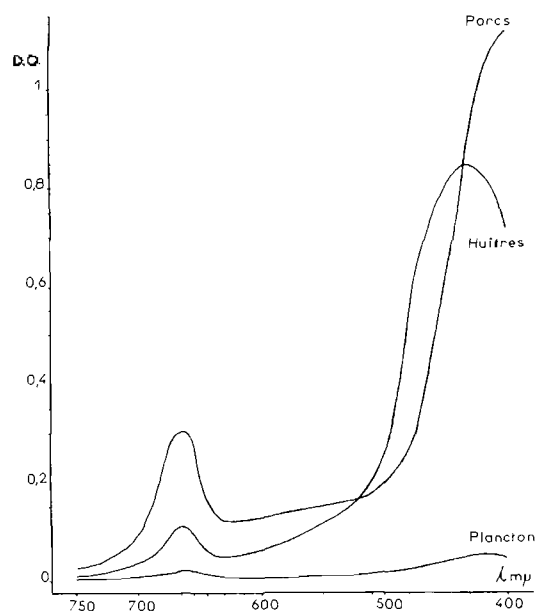


FIG. 73. — Courbes d'absorption moyenne des pigments du plancton, des sols et des contenus stomacaux des huîtres.

digestif, font partie du phytoplancton. Les deux coefficients de corrélation entre l'engraissement des huîtres de l'amont et la production phytoplanctonique d'une part, et la production phytobenthique d'autre part, se correspondent presque,  $r = 0,28$  et  $r = 0,26$  ; la différence peut être attribuée aux espèces pélagiques dont le rôle est relativement réduit. En revanche, la relation entre l'engraissement des huîtres de l'aval et les dénombrements de phytoplancton est bien meilleure puisque  $r$  est de 0,70. On peut donc avancer que le phytoplancton est une des sources principales de nourriture à cette station ou dans cette zone de l'estuaire. Les analyses spectrales des pigments du plancton, du phytobenthos et des contenus stomacaux viennent à l'appui de cette thèse puisqu'elles montrent un rapprochement entre le plancton et les contenus stomacaux, confirmant la prépondérance du plancton en aval (fig. 73). Signalons aussi que les droites de régression des corrélations entre l'engraissement et les sources de nourriture, sont toujours localisées pour le Plessis dans la partie inférieure des figures (fig. 72) ; on en déduit que l'engraissement et la croissance y sont moindres et qu'ils sont liés à une nourriture moins riche et à un milieu beaucoup moins favorable.

**e) Les dinoflagellés dans la nourriture des huîtres.**

**Données générales.**

A vrai dire, il est difficile d'évaluer l'apport des dinophycées dans l'alimentation des huîtres, car seules les formes enkystées ou à thèques assez dures peuvent être identifiées comme telles. De nombreuses espèces, dont les péridiniens nus, se désagrègent rapidement dès qu'elles entrent en contact avec les sucs digestifs, après avoir été collectées et absorbées par les mollusques. Or

sait que les dinoflagellés sont bien moins abondants que les diatomées dans le plancton et, dans la mesure où le contenu stomacal est le reflet de celui-ci, il est également normal de les trouver en proportions plus restreintes dans le tube digestif des planctonophages. Toutefois, des pourcentages anormalement bas de ces organismes dans le bol alimentaire, peuvent parfois être attribués à leur destruction rapide par les sucs digestifs, les faisant ainsi passer inaperçus. Si l'on en juge d'après les analyses effectuées par VINOGRADOV (1939), cité par BORDOVSKIY (1965), ce groupe d'unicellulaires pourrait représenter une masse organique non négligeable. Les huîtres de l'aval puiseraient dans ce réservoir nutritif, pratiquement absent en amont, des ressources supplémentaires leur permettant d'assurer leur entretien et leur croissance. Ce n'est pas toujours, d'ailleurs, sans inconvénients, car cette classe renferme de nombreuses espèces connues pour leur toxicité (E.S. SILVA, 1963 ; PERES et DEVEZE, 1963 ; AUBERT M. et J., AUJALEU, 1969). Un rapprochement a été fait entre une mortalité de jeunes huîtres et même d'adultes, survenue à la fin de l'été et au début de l'automne 1964 et la présence dans l'eau des zones morbihannaises d'un dinoflagellé, *Gonyaulax polyedra*. L'inventaire des contenus stomacaux de quelques huîtres révélait qu'il était ingéré avec la nourriture.

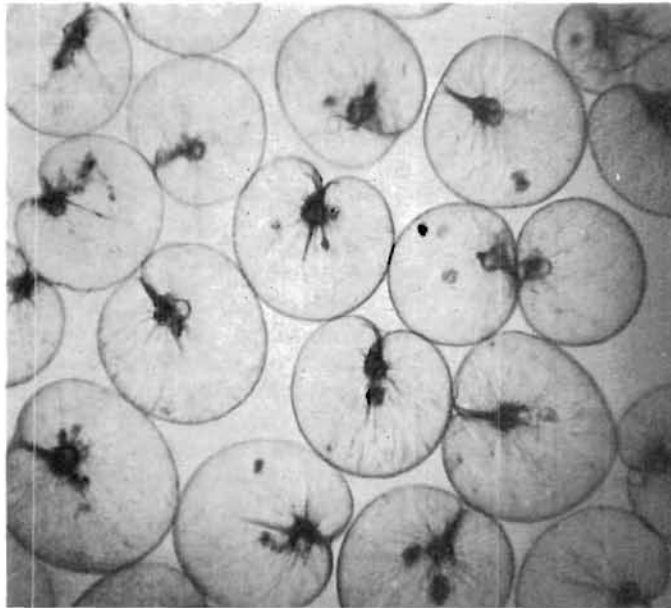


FIG. 74. — Prolifération de *Noctiluca scintillans*.

#### *Cas de concentrations de dinoflagellés dans l'estuaire d'Auray.*

Il est un fait que les dinophycées en certaines occasions connaissent une prospérité qui en fait momentanément les formes dominantes du plancton et en change la structure communautaire. Leur abondance est parfois si grande qu'elle modifie la couleur de l'eau. Ce sont les phénomènes d'« eaux rouges ». Les organismes qui en sont responsables appartiennent presque tous à la classe des dinophycées ; le seul hôte de nos eaux, responsable des mêmes phénomènes, qui ne soit pas affilié à ce groupe, est un cilié : *Mesodinium pulex* CLAPAREDE et LACHMANN, (SLOBODKIN, 1953). Toutes ces espèces ne sont pas obligatoirement toxiques, mais quelques-unes trouvées en rivière d'Auray le sont notamment, *Gonyaulax polyedra*, *G. polygramma*, *G. tamarensis*, *Heterocapsa triquetra*, *Noctiluca scintillans*, *Peridinium depressum*, *P. foliaceum*, *P. trochoideum*, *P. steinii*, *Prorocentrum micans*, (E.S. SILVA, 1963 ; PERES et DEVEZE, 1963 ; ADAMS et SEATON, 1970 ; M. L. FURNESTIN, 1970 ; DODGE et CARSLAKE, 1971). Aucun phénomène d'« eaux rouges » typique n'a été observé dans cet estuaire, bien que des espèces comme *Gonyaulax orientalis* et *G. spinifera*, qui en furent responsables dans l'Aber Wrach et en rade de Brest, en 1970, soient extrêmement communes, surtout la dernière nommée (MARTEIL et PAULMIER, 1970).

Toutefois, des proliférations inaccoutumées de dinoflagellés ont été décelées à maintes reprises. Il en est ainsi pour *Noctiluca scintillans* (fig. 74). On observe tous les ans, au printemps, un développement de ce Noctiluque, l'espèce étant d'ailleurs caractéristique des communautés printanières. En 1964, cependant, sa multiplication fut particulièrement intense et déborda de la rivière d'Auray. D'autres estuaires aussi éloignés que celui du Belon, sur la côte sud de Bretagne, furent également affectés cette année-là. D'une manière générale, les investigations de NIAUSSAT et BOURCART (1963), GRALL et LE FEVRE (1957), LE FEVRE et GRALL (1970), MARTEIL et PAULMIER (1970), en font un organisme très commun et susceptible de provoquer fréquemment des « eaux rouges » sur le littoral atlantique français.

Parmi les autres dinoflagellés ayant eu un développement inhabituel dans la rivière, on trouve *Gonyaulax spinifera*. C'est en 1968, du 21 juin au 8 juillet, et en 1969, du 2 juin au 11 juillet, que nous avons pu en suivre plusieurs poussées. Elles eurent lieu dans la partie médiane et en amont (de Bascatique au Plessis), avec des maximums variables suivant les endroits et les années. Les quantités par trait de pêche au filet n° 130, sont : à Bascatique, de 399 800 le 2 juillet 1968 et de 108 300 le 11 juin 1969, au Plessis, de 711 000 le 5 juillet 1968 et de 34 000 le 11 juin 1969 (fig. 75).

Les conditions hydrologiques étaient les suivantes :

en 1968, salinités comprises entre 31,9‰ et 33,5‰, températures supérieures à 17°.

en 1969, salinités de 31,4‰ à Bascatique et de 18,4‰ au Plessis. La faiblesse de la salinité au Plessis en 1969, peut expliquer le petit nombre de *Gonyaulax* à cette station.

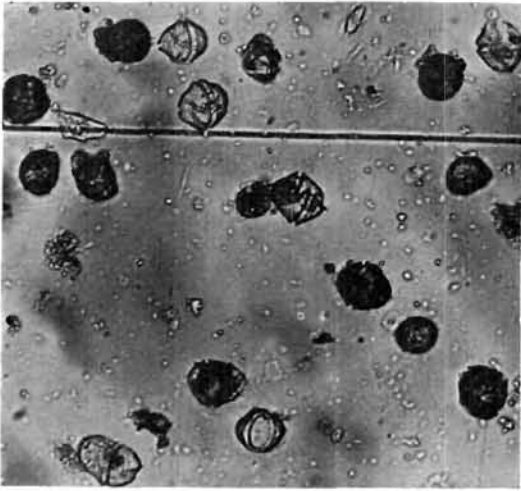


Fig. 75. — Plancton estival à *Gonyaulax spinifera*, entre le Plessis et Bascatique.

Un abaissement de la salinité peut contribuer à favoriser la pousse de nombreuses espèces. C'est ce que SAKSHAUG, JENSEN et PRAKASH (1971) ont pu démontrer pour *Gonyaulax tamarensis orientalis* dans l'Aber Wrach (MARTEIL et PAULMIER, 1970). Dans le cas exposé ci-dessus, la salinité a dû descendre en-dessous de la valeur optimale pour *Gonyaulax spinifera*, qui doit avoisiner 30‰. Comme l'année précédente, la température était supérieure à 17°. En aval, où les salinités furent proches de 34‰ et les températures inférieures à 17°, aucun développement anormal de cet organisme ne se produisit.

En revanche, la prolifération de *Gonyaulax polyedra* en 1964, se tint préférentiellement dans la partie aval. Ce *Gonyaulax* fit son apparition le 2 juillet ; son nombre passa par un maximum le 3 septembre avec 466 100 individus par trait de pêche, puis il décline jusqu'en octobre, de la manière suivante : le 2 juillet, 6 500 au Vézy, le 27 août 1 100 à Bascatique, le 3 septembre,

466 100 au Vézy et 149 900 à Bascatique, le 17 septembre, 109 600 au Vézy et 60 800 à Bascatique, le 25 septembre, 71 500 au Vézy et 69 200 à Bascatique, le 8 octobre, 2 100 au Vézy et 7 500 à Bascatique, le 21 octobre, 2 700 au Vézy et 0 à Bascatique.

Pour ce qui est des paramètres hydrologiques, on avait des températures de 17°9 à 18°4 et des salinités de 35 à 35,2‰. L'extension du phénomène vers l'amont a dû être limitée par les salinités inférieures (34 à 34,8‰) ce qui tendrait à démontrer que, contrairement aux espèces déjà citées, ce *Gonyaulax* se développerait dans des eaux salées. Il est beaucoup moins commun que *G. spinifera* : il doit en être de même pour les conditions hydrologiques qu'il affectionne (fig. 76).

*Ceratium fusus* nous semble donner lieu, assez irrégulièrement, à d'importantes poussées (fig. 77 et 78). Il est néritique, bien qu'il fasse partie d'un groupe d'organismes pélagiques par excellence (DANGEARD, 1923). D'une manière générale, il appartient à presque toutes les communautés phytoplanctoniques de l'estuaire d'Auray. Il est apparu dans cette région dans des conditions hydrologiques variées :

le 2 juillet 1964 au nombre de 694 000 dans des eaux de 34,4 à 34,6‰ et de 17°7,  
le 6 août 1965, 1 123 400 cellules dans des eaux de 34,7 à 35,1‰ et de 18°5 à 20°3,  
le 4 octobre 1965, 488 000 cellules dans des eaux de 32,2 à 32,1‰ et de 15°7,  
le 13 avril 1966, 497 500 cellules dans des eaux de 31,6 à 31,8‰ et de 13°1.  
le 3 juillet 1967, 564 300 cellules dans des eaux de 33,7 à 33,9‰ et de 18°.

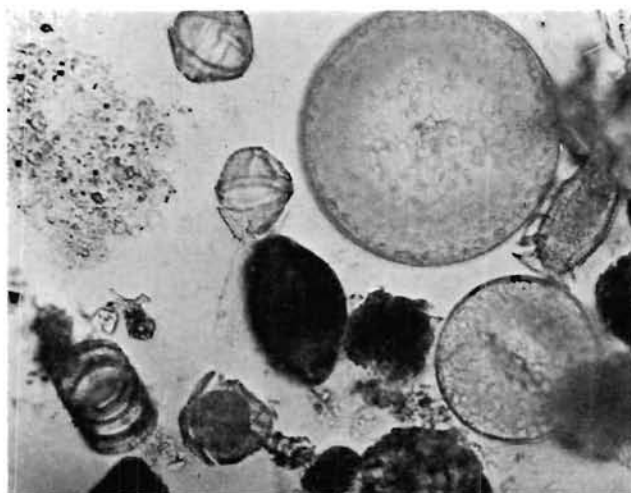


FIG. 76. — Plancton estival de transition vers l'automne, avec *Gonyaulax polyedra*.

On fera remarquer que les proliférations de *Ceratium fusus* se localisent pratiquement en aval, les conditions rencontrées en amont devant probablement avoir un effet inhibiteur sur son développement. D'autre part, on voit qu'une forte croissance de ce dinoflagellé se fait dans des limites de température et de salinité assez étendues. Les valeurs optimales paraissent avoisiner

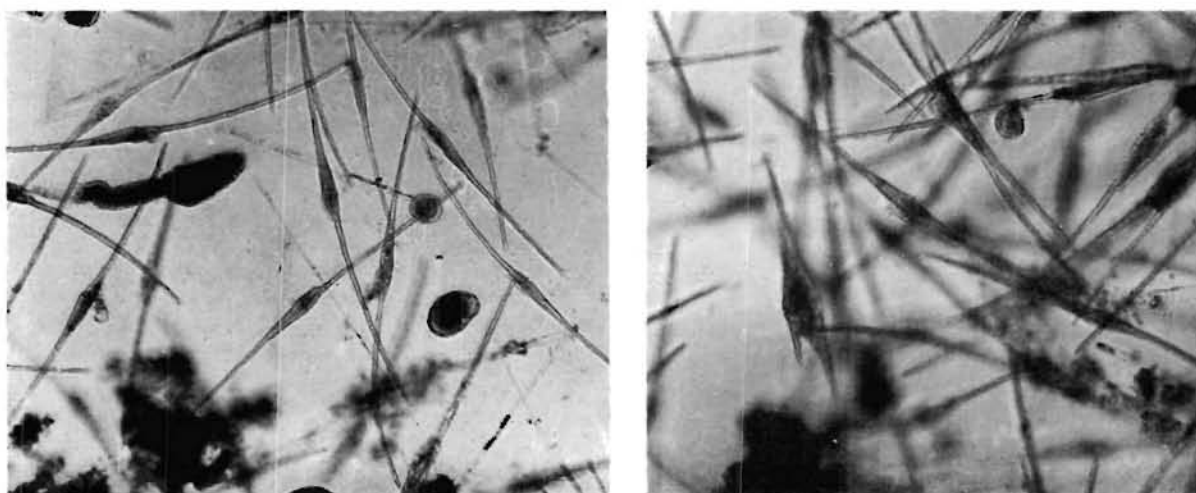


FIG. 77 et 78. — Plancton estival à *Ceratium fusus* (à gauche) et à *C. fusus* et *C. furca* (à droite).

17-18° pour les températures et 34-34,5‰ pour les salinités. Ces données laissent entrevoir une relation avec le rapport T/S.

Enfin, parmi les formes sujettes à pullulation, nous citerons pour information, *Peridinium ovatum* avec 214 100 individus dénombrés le 9 avril 1965, *Peridinium trochoideum* plus souvent

en hiver et le Silicoflagellé *Dictyocha speculum* avec 585 800 individus le 28 avril 1966, ces trois formes étant, du reste, généralement très courantes dans notre secteur (fig. 79).

La plupart de ces organismes n'entrent pas ou peu dans la composition du bol alimentaire des huîtres. *Ceratium fusus* et *Noctiluca scintillans* sont systématiquement rejetés ; il en est de même pour les grands péridiniens comme *Peridinium depressum*, que l'on peut voir amalgamés avec des débris de toutes sortes dans les pseudofèces. Les espèces *Gonyaulax polyedra* et *G. spinifera* n'y sont pas fréquents, même quand elles pullulent dans le milieu comme ce dernier. Une sélection partielle opérée par les huîtres à leur rencontre, est donc possible. Elle serait la conséquence, d'une part de la taille et de la forme de ces espèces, d'autre part de l'action de substances plus ou moins toxiques selon les organismes, libérées par eux et représentant peut-être des produits de leur métabolisme (M.L. FURNESTIN et RAIMBAULT, 1966, d'après LOOSANOFF et ENGLE, 1947). En revanche, *Prorocentrum micans* et *Peridinium trochoideum*, considérés comme nocifs par certains auteurs (ADAMS et SEATON, 1970 ; DODGE et CARSLAKE, 1971). *Peridinium*

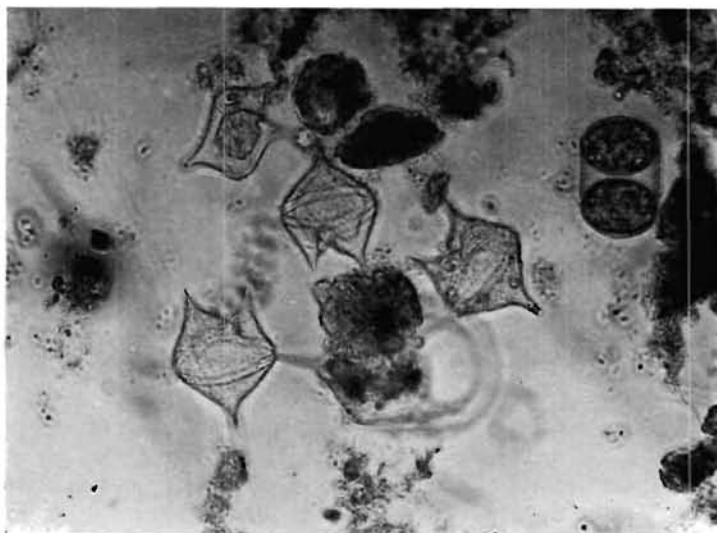


FIG. 79. — Plankton estival avec *Peridinium oblongum*.

*ovatum* et *Dictyocha speculum* auxquels on peut adjoindre *Gonyaulax unicornis*, sont ingérés par les huîtres, parfois en quantités énormes, sans que celles-ci en souffrent. En résumé, on peut estimer que la plupart des dinoflagellés constituent une source alimentaire importante et non dangereuse lorsque les proportions habituellement rencontrées dans le plancton sont respectées et se retrouvent dans le tube digestif. Seul *Gonyaulax polyedra* semble avoir une certaine nocivité à l'égard des huîtres (MARTEIL, 1964).

##### 5° La nourriture des larves d'huîtres.

Les larves d'huîtres apparaissent dans le plancton dès la fin du mois de mai et leur présence est constatée jusqu'en octobre. La période optimale se situe de la mi-juin à la mi-août. La gamétogénèse, la ponte des huîtres et l'évolution de leurs larves dans le milieu ont déjà été étudiées par MARTEIL (1960). Les connaissances sur la nourriture des larves, n'ont pas fait l'objet de recherches particulières dans le bassin d'Auray. Elles ont été acquises, particulièrement en Grande-Bretagne, en partie grâce aux méthodes d'élevage artificiel. La valeur de la nourriture essayée se révèle très variable, certaines espèces s'avèrent même toxiques (DAVIS et GUILLARD, 1958). La sélection de la nourriture par les larves se fait en fonction, notamment de leurs possibilités d'ingestion des particules d'une certaine taille : 8 à 10  $\mu$  d'après KORRINGA (1940). Les facteurs externes, tels que la température (WALNE, 1965) interviennent également. Diverses espèces flagellées ont été dispensées aux larves pour leur alimentation en élevage artificiel, ainsi que de petites diatomées : d'une part, *Isochrysis galbana*, *Monochrysis lutheri*, *Duniallella euchlora*,

*Platymonas*, *Tetraselmis suecica*, d'autre part, *Chaetoceros calcitrans*, *Cyclotella nana* et *Skeletonema costatum*. Un rendement meilleur est obtenu en mélangeant plusieurs espèces (WALNE et SPENCER, 1968 ; HELM, 1969). En 1970, nous avons cherché ces espèces, ou des formes apparentées, dans les eaux de la rivière d'Auray. *Skeletonema costatum*, qui nous est apparue comme une diatomée plutôt hivernale ou pré-printanière, a pratiquement disparu du milieu naturel quand les premières larves font leur apparition. Pendant la période optimale pour les larves, on note la présence de petites diatomées pélagiques vivant soit en chaînes comme *Thalassiosira nana*, *Nitzschia delicatissima*, soit isolées comme *Chaetoceros* sp., de petites diatomées benthiques des genres *Navicula* et *Nitzschia*. Les phytoflagellés ne font pas défaut, en particulier en mai où nous avons rencontré des concentrations importantes de *Tetraselmis* (*T. levis*) ; des *Pyramimonas*, des *Chlamydomonas*, des *Chlorella*, ainsi que des formes d'eaux saumâtres, principalement en amont. Nous mentionnerons également des dinoflagellés dont certains, de très petite taille, peuvent être collectés par les larves comme *Gymnodinium* sp., *G. simplex*, *Katodinium rotundatum*, *Amphidinium* sp.

## CONCLUSION GENERALE

L'étude des facteurs hydrodynamiques, hydrologiques et chimiques nous a permis de situer l'estuaire d'Auray dans un contexte plus général où il présente beaucoup d'analogies avec nombre d'autres estuaires.

a) Les variations du milieu sont subordonnées à celles du climat et aussi, aux marées, l'un des éléments fondamentaux dans un régime estuarien. Cette « rivière » est également soumise à diverses influences, notamment les influences fluviales en amont et les influences océaniques en aval. Ces caractéristiques nous ont permis de délimiter deux secteurs bien définis par la qualité de leurs eaux superficielles :

l'aval (Vézy) où elles sont polysaumâtres oligopoïkilohalines ;

l'amont (Plessis) où elles sont polysaumâtres mésopoïkilohalines négatives.

Le passage d'une catégorie à l'autre se fait progressivement dans la partie intermédiaire de l'estuaire, où les eaux des deux stations extrêmes se fondent, aidées en cela par les courants de marée.

b) Nous avons précisé les cycles du seston et du plancton et démontré qu'il y avait une certaine similitude entre les deux, ce qui paraît logique, puisque le plancton est l'élément sestonique le plus important, particulièrement au printemps et en automne. Or, c'est justement pendant ces deux saisons que nous avons mis en évidence les deux maximums annuels, le premier étant nettement plus élevé que le second, où intervient le contrôle des herbivores planctoniques.

c) Les fluctuations du plancton et notamment, du phytoplancton, sont commandées par des stimulations d'ordre physico-chimiques, parmi lesquelles l'éclairement et les sels nutritifs jouent un grand rôle. On peut observer quatre phases saisonnières, caractérisées par des structures phytoplanctoniques particulières où les formes benthiques abondent fréquemment et, évoluant des taxocénoses des types littoral, subnéritique boréal vers les types néritique tempéré, néritique subocéanique tempéré et finalement océanique tempéré. Ces quatre phases peuvent être réduites à deux périodes principales ; la première va de la fin de l'automne au printemps, correspondant à un stade de pauvreté phytoplanctonique, la seconde allant du printemps à l'automne, entrecoupée d'une déplétion estivale, se rapportant à un stade de richesse phytoplanctonique. Cela est confirmé par les observations faites sur le cycle des matières organiques du seston et par les résultats obtenus à partir des dosages de pigments.



En comparant les cycles planctoniques des stations d'aval et d'amont, nous avons constaté des différences notables portant, sur la répartition et la composition de leurs populations respectives : par exemple, sur les proportions des espèces benthiques par rapport à la population totale, plus fortes en amont et sur la distribution des dinophycées dont la majorité des éléments se cantonnent en aval. Ces profondes divergences entre les formes d'évolution dans chaque secteur, apparaissent comme la résultante de facteurs physico-chimiques et hydrodynamiques différents aux deux stations, que nous avons déjà mis en évidence.

Bien que les différences entre les deux secteurs extrêmes s'amenuisent dans la partie moyenne de l'estuaire, nous pouvons admettre que nous avons deux milieux bien distincts, tant au point de vue des facteurs ambiants que du seston ou du plancton.

d) Il nous restait à connaître le comportement des huîtres plates (*O. edulis*), dans chacun de ces milieux. Déjà, des écarts étaient apparus dans la maturité sexuelle de ces mollusques, en relation avec la salinité. Ainsi, les huîtres du Plessis, où les eaux accusent une dessalure souvent prolongée, prennent du retard sur celles de l'aval.

Une certaine inégalité a été observée dans leur évolution physiologique, pour la maturité sexuelle et la croissance en relation, semble-t-il, avec les facteurs hydrologiques. Des remarques du même ordre peuvent être faites à propos de leur alimentation et de leur engraissement, mais beaucoup plus en fonction de la teneur de l'eau en substances organiques, soit sous forme vivante, soit sous forme détritique ou dissoute. Il s'ensuit de notre étude que, si le seston constitue la nourriture de base des huîtres, le phytoplancton dont les dinoflagellés, est plus spécialement consommé par celles-ci, en aval, alors que les matières organiques dissoutes, le tripton et le phytobenthos, autres sources de nourriture, le sont par celles de l'amont.

Pour ces dernières, on doit attribuer à une nourriture moins riche, une période d'alimentation plus courte liée à un milieu moins favorable, leur engraissement tardif, leur perte de réserves précoces et l'épaississement de leur coquille, leur conférant un aspect extérieur, préjudiciable sur le plan économique.

Cette différenciation dans le rythme nutritionnel et dans la nature de la nourriture ingérée chez les huîtres de ces deux secteurs serait le corollaire de la différenciation entre les deux milieux et les cycles planctoniques d'amont et d'aval.

Nous avons précisément démontré que les conditions hydrologiques et que le cycle biologique du plancton étaient très différents en aval et en amont. Cette situation est-elle particulière à l'estuaire d'Auray ou générale aux estuaires d'une aire géographique donnée, notamment ceux du littoral breton ? De même, le cycle planctonique de la rivière d'Auray est-il identique à ceux des secteurs voisins ?

Nos observations antérieures nous permettent de répondre à ces questions.

Dans l'estuaire du Belon, sur le littoral sud de la Bretagne, la biomasse planctonique augmente en mars et reste élevée jusqu'à l'automne avec, cependant, une petite déplétion dans le courant de l'été. L'évolution est simultanée dans tout l'estuaire et, les principales espèces sont aussi celles rencontrées dans l'estuaire d'Auray : *Rhizosolenia shrubsolei*, *Nitzschia seriata*, *Chaetoceros curvisetus*. On note toutefois une légère diminution des dinoflagellés de l'aval vers l'amont, trahissant l'influence des apports fluviaux et terrigènes. Les écarts entre les valeurs extrêmes des facteurs hydrologiques sont moins accusés qu'en rivière d'Auray.

On retrouve, dans les estuaires de Morlaix et de la Penzé, sur la côte nord de Bretagne, en dehors de leurs caractères propres, des conditions sensiblement équivalentes, soit à celles du Belon, soit à celles d'Auray. Beaucoup plus qu'au Belon, et se rapprochant en cela de la rivière d'Auray, les gradients de salinité sont croissants de l'aval vers l'amont ; en revanche, les écarts de température y sont moins grands. Le cycle planctonique se divise en deux phases bien distinctes : une période estivale, riche, d'avril à septembre, une période hivernale, pauvre, d'octobre à mars. Contrairement aux observations effectuées en rivière d'Auray, la poussée automnale fait défaut. Certaines espèces essentielles sont communes aux deux régions, c'est le cas pour *Rhizosolenia shrubsolei* et *Nitzschia seriata*. La croissance du phytoplancton est décalée d'environ un mois par rapport à Auray. D'autre part, la biomasse est faible en amont pendant la phase hiver-

nale et le plancton marque un temps de retard dans son développement par rapport à l'aval ; ce processus est comparable à celui de la rivière d'Auray.

Enfin, de nouveau sur la côte sud, l'estuaire de la Vilaine, alimenté par un cours d'eau au débit important, connaît des différences de conditions du milieu encore plus accentuées entre l'amont et l'aval et un cycle planctonique particulier (MARTEIL, 1957-1960). Ces diverses considérations nous amènent à conclure qu'il existe plusieurs degrés dans le régime des estuaires ; ce dernier dépend de leur situation géographique, de leur ouverture vers le large et de l'importance des cours d'eau qui se déversent dans leur bassin. Les estuaires ont certains traits communs, notamment dans leur hydrologie qui présente des différences d'autant plus marquées entre l'amont et l'aval que les apports fluviaux sont plus importants ; ils ont également des aspects semblables dans la nature des espèces responsables de la poussée phytoplanctonique printanière. Mais des divergences sont également apparentes ; il s'agit notamment des dates d'apparition des floraisons printanières, présence ou absence de floraisons automnales, précocité ou retard dans les variations de certains facteurs hydrologiques comme la température. Dans ce domaine, la rivière d'Auray occuperait une position intermédiaire entre celles du Belon et de la Vilaine, par exemple.

Vu sous un autre aspect, notamment économique, cet état de choses est d'importance car, en fait, il régit toutes les activités d'un estuaire donné. Ainsi, le Belon, avec ses eaux salées, ses températures relativement basses, son ouverture directe sur l'océan et sa faible épaisseur d'eau, qui en favorise le renouvellement régulier, est peu propice au captage du naissain d'huîtres. Par contre, sa richesse phytoplanctonique étendue sur une longue période et à l'ensemble du secteur, alliée à de faibles écarts des facteurs ambiants, le rendent particulièrement apte à la croissance et à l'engraissement des mollusques d'élevage dont les semis peuvent avoir lieu dès le mois d'avril.

Sur la côte septentrionale de Bretagne, la période optimale commence plus tard et finit plus tôt, écourtant le cycle biologique des huîtres indigènes. En conséquence, la reproduction y est très aléatoire, mais la croissance rapide, ce qui a permis de classer ces centres comme zone d'élevage. Cependant, dans bien des cas, les sujets importés doivent subir un temps d'adaptation pendant lequel des pertes sont enregistrées.

Dans l'estuaire d'Auray, les deux facteurs, milieu physico-chimique et nourriture, dont nous avons dégagé les particularités, déterminent, par leur action sur les huîtres, deux zones ostréicoles basées sur les exigences écologiques des mollusques.

a) Une zone d'élevage qui va de l'embouchure jusqu'à l'anse de Bascatique (fig. 4). Intensif en aval, l'élevage diminue graduellement jusqu'à Bascatique. Il semble favorisé par des variations plus régulières des facteurs écologiques et une nourriture phytoplanctonique abondante, ce qui permet sa pratique constante. Certes, les mollusques peuvent vivre et croître plus ou moins bien dans le reste de l'estuaire, mais sans acquérir les qualités de produits commerciaux.

b) Une zone de captage du naissain d'huîtres, qui occupe tout l'amont jusqu'à l'anse de Bascatique. C'est l'homogénéisation du milieu vers mai ou juin et un réchauffement plus rapide des eaux, qui rendent possible ce captage. Il est plus irrégulier en aval, à la fois à cause de températures moins clémentes et d'une dispersion des larves dans un grand volume d'eau et peut-être aussi de l'éloignement des géniteurs. D'autre part, les jeunes huîtres paraissent mieux résister aux conditions inégales du milieu en amont où elles peuvent trouver une nourriture plus adéquate. Une fois leur première croissance terminée, les jeunes huîtres sont déplacées, afin que leur développement se poursuive dans des zones à l'abri de variations brusques du milieu, notamment dans la partie aval.

Nos observations générales permettent de conclure à la possibilité, pour les ostréiculteurs, de commencer les travaux ostréicoles dès le mois de mars en aval, (semis d'huîtres), ce qui d'ailleurs est pratiqué par certains d'entre eux, et un peu plus tard, en remontant vers l'amont. A ce moment, les huîtres peuvent déjà trouver des conditions favorables à l'engraissement, notamment la nourriture. Il reste que l'amélioration de l'estuaire d'Auray à des fins ostréicoles, soit par régularisation des apports fluviaux, soit par fertilisation, est problématique ; cependant, après les profondes perturbations, consécutives à l'hiver rigoureux de 1963, l'élevage semble tendre vers une situation d'ensemble meilleure et offrir des perspectives d'avenir encourageantes pour l'industrie ostréicole morbihannaise.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABE (T.H.), 1967 a. — The armoured Dinoflagellata: II. Prorocentridae and Dinophysidae (A). — *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **14**: 369-389.
- 1967 b. — The armoured Dinoflagellata: II. Prorocentridae and Dinophysidae (B). — *Ibid.*, **15**: 37-78.
- ADAMS (J.A.) et SEATON (D.D.), 1970. — Some observations on the dinoflagellates of Scottish inshore waters. — *Cons. int. Explor. Mer*, **L**: 17.
- AGUESSE (P.), 1957. — La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. — *Vie et Milieu*, **8** (4): 341-365.
- AIKAWA (H.), 1930. — The plankton of the Southern Seas of Japan, considered with reference to their hydrography. — *Rec. oceanogr. Wks Japan*, **3**: 17-34.
- ALEEM (A.A.), 1951 a. — Contributions à l'étude de la Flore de Diatomées marines de la Méditerranée. I. Diatomées des eaux profondes de Banyuls-sur-Mer (Pyr.-Or.). — *Vie et Milieu*, **2** (1): 44-49.
- 1951 b. — Sur la présence de *Nitzschia delicatissima* CLEVE dans le plancton méditerranéen. — *Ibid.*, **2** (4): 441-447.
- 1956. — Quantitative underwater study of benthic communities inhabiting kelp beds of California. — *Science*, vol. 123, n° 3188.
- ANGOT (M.), 1961. — Production primaire: in: ORSTOM III — Résultats de la croisière « Dillon » — 2<sup>e</sup> partie: Chimie et Biologie. — *ORSTOM, Inst. fr. Océanogr., Centre océanogr., Rapp. sci.*, **19**: 50-78.
- ARNAUD (P.), 1966. — Croissance comparée de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) des étangs de Thau et de Salses-Leucate. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **30** (4): 357-364.
- ARNAUD (P.) et RAIMBAULT (R.), 1969. — L'étang de Salses-Leucate. Ses principaux caractères physico-chimiques et leurs variations (en 1955-1956 et de 1960 à 1968). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (4): 355-444.
- ATKINS (W.R.G.), 1922. — The hydrogen ion concentration of sea-water in its biological relations. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **12** (4): 717-771.
- 1926. — The phosphate content of sea-water in relation to the growth of the algal plankton. Part III. — *Ibid.*, **14**: 447-467.
- 1930. — Seasonal variations in the phosphate and silicate content of sea-water in relation to the phytoplankton crop. Part V. November 1927 to April 1929, compared with earlier years from 1923. — *Ibid.*, **16** (3): 821-852.
- ATKINS (W.R.G.) et PARKE (M.), 1951. — Seasonal changes in the phytoplankton as indicated by chlorophyll estimations. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **29**: 609-618.
- AUBERT (M.), GAMBAROTTA (J.P.) et LAUMOND (F.), 1968. — Rôle des apports terrigènes dans la multiplication du phytoplankton marin, cas particulier du fer. — *Rev. int. Océanogr. méd.*, **15-16**: 29-39.
- AUBERT (M.), AUBERT (J.) et AUJALEU (E.), 1969. — Océanographie médicale. — Paris, Gauthier-Villars.
- AUDOUIN (J.), 1962. — Hydrologie de l'étang de Thau. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **26** (1): 5-104.
- BACHRACH (E.), JULLIEN (A.), LUCCIARDI (N.) et RICHARD (J.G.), 1936. — Actions réciproques des Diatomées, des huîtres et du milieu. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **9** (4): 437-447.
- BADER (R.G.), 1954. — The role of organic matter in determining the distribution of pelecypods in marine sediments. — *J. mar. Res.*, **13** (1): 32-47.
- BAIRD (R.H.), 1958. — Measurement of condition in Mussels and Oysters. — *Cons. int. Explor. Mer*, **23** (2): 249-257.
- BALLANTINE (D.), 1953. — Comparison of the different methods of estimating nanoplankton. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **32** (1): 129-147.
- BALLESTER (A.), 1966. — Crítica de los métodos espectrofotométrico y cromatográfico en el estudio de los pigmentos del plancton. — *Invest. Pesq.*, **30**: 613-630.
- BANOUB (M.W.) et BURTON (J.D.), 1968. — The winter distribution of silicate in Southampton water. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **32** (2): 201-208.
- BARKER (H.A.), 1935 a. — Photosynthesis in diatoms. — *Arch. Mikrobiol.*, **6**: 141.
- 1935 b. — The culture and physiology of marine dinoflagellates. — *Ibid.*, **6**: 157.
- BARNES (H.), 1959. — Apparatus and methods of oceanography. Part I. Chemical. — GEORGE ALLEN and UNWIN Ltd., Londres, 341 p.
- BARON (G.), 1938. — Etude du plancton dans le bassin de Marennes. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **11** (2): 167-190.

- BERNARD (F.) et FAGE (L.), 1936. — Recherches quantitatives sur le plancton méditerranéen. Note préliminaire. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco n° 701 : 1-20.
- BEVELANDER (G.), 1952. — Calcification in molluscs. III. Intake and deposition of Ca<sup>45</sup> and P<sup>32</sup> in relation to shell formation. — *Biol. Bull.*, 102 : 9-15.
- BIGELOW (H.), LILLICK (H.) et SEARS (M.), 1940. — Phytoplankton of the Gulf of Maine. — *Trans. Amer. phil. Soc.*, **31**, 149 p.
- BLANC (F.), LEVEAU (M.) et SZEKIÉLDA (K.H.), 1969. — Effets trophiques au débouché d'un grand fleuve (Grand Rhône). — *Mar. biol.*, **3** (3) : 233-242.
- BOJE (R.), 1964. — Plankton and Detritus as a Source of Food for the Mussel (*Mytilus edulis* L.). — *Cons. int. Explor. Mer*, n° 117.
- 1965. — Die Bedeutung von Nahrungs-factoren für das Wachstum von *Mytilus edulis* L. in der Kieler Förde und im Nord-Ostsee-Kanal. — *Kieler Meeresforsch.*, **21** : 81-100.
- BORDE (J.), 1938. — Etude du plancton du bassin d'Arcachon, des rivières et du Golfe du Morbihan. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **11** (4) : 523-542.
- BORDOVSKIY (O.K.), 1965. — Accumulation and transformation of organic substances in marine sediments. — *J. Mar. Geol.*, **3** (16-2) : 3-114.
- BOUGIS (P.), 1946. — Méthode pour l'étude quantitative des diatomées vivant sur les fonds de vase. — *C.R. Acad. sci.*, Paris, **223** : 1166-1168.
- BOURDILLON (A.), 1964. — Quelques aspects du problème de l'échantillonnage du plancton marin. — *Terre et la Vie*, **111** (1) : 77-93.
- BOURY (M.), 1928. — Etude sur la reproduction des huîtres. — *Rev. Trav. off. Pêches marit.*, **1** (2) : 87-98.
- 1929 a. — Les facteurs de la reconstitution des huîtrières alréennes. — *Ibid.*, **2** (3) : 305-311.
- 1929 b. — Les différents systèmes de collecteurs de naissains. — *Ibid.*, **2** (3) : 313-315.
- BRAARUD (T.), 1951. — Salinity as an ecological factor in marine phytoplankton. — *Physiol. Plant.*, **4** : 28-34.
- 1958. — Counting methods for determination of standing crop of phytoplankton. — *Cons. int. Explor. Mer. Rapp. et P.V.*, **144** : 17-20.
- BRAARUD (T.) et KLEN (A.), 1931. — Hydrographical and chemical investigations in the coastal waters off Møre. — *Hvalrad Skr.*, n° 1.
- BRAJNIKOV (B.), FRANCIS-BOEUF (C.) et ROMANOVSKY (V.), 1943. — Techniques d'études des sédiments et des eaux qui leur sont associées. — *Actual. sci. industr.*, n° 952, Hermann et Cie, Paris, 108 p.
- BROOK (A.J.), 1955. — Notes on some uncommon algae from Lochs in Kinross, Perthshire and Caithness. — *Freshw. Fish. Repr.*, n° 12 : 309-316.
- 1957 a. — Notes on freshwater algae, mainly from Lochs in Perthshire and Sutherland. — *Ibid.*, n° 30 : 114-122.
- 1957 b. — Notes on Desmids of the genus *Staurastrum*. — *Ibid.*, n° 33 : 97-100.
- 1958. — Desmids from the plankton of some Irish Loughs. — *Proc-R.I.A.*, vol. 59, sect. B : 71-91.
- BRUNEL (J.), 1962. — Le Phytoplankton de la Baie des Chaleurs — *Contr. Depart. Pêcheries*, Québec, **91**, 365 p, 66 pl.
- BURTON (J.D.), 1970. — The behaviour of dissolved silicon during estuarine mixing. II — Preliminary investigations in the Vellar Estuary, Southern India. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **33** (2) : 141-148.
- BURTON (J.D.), LISS (P.S.) et VENUGOPALAN (V.K.), 1970. — The behaviour of dissolved silicon during estuarine mixing. I — Investigations in Southampton water. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **33** (2) : 134-140.
- BUTCHER (R.W.), 1959. — An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part I — Introduction and Chlorophyceae. — *Fish. Invest.*, Londres, ser. 4, 74 p.
- 1961. — An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part VIII — Euglenophyceae-Euglenineae. — *Ibid.*, ser. 4, 17 p.
- CALABRESE (A.) et DAVIS (H.C.), 1966. — The pH tolerance of embryos and larvae of *Mercenaria mercenaria* and *Crassostrea virginica*. — *Biol. Bull.*, **131** (3) : 427-436.
- CALLAME (B.), 1960. — Etude sur la diffusion des sels entre les eaux surnageantes et les eaux d'imbibition dans les sédiments marins littoraux. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 1181, 19 p.
- 1961. — Note sur les échanges de phosphates entre l'eau interstitielle des sédiments marins et l'eau qui les recouvre. — *Ibid.*, n° 1201, 8 p.
- CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1969. — L'outil statistique en biologie du sol. VI. — Théorie de l'information et diversité spécifique. — *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **6** (4) : 533-555.
- CEPEDE (C.), 1911. — La Flore planctonique du Pas-de-Calais en 1906. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 202, 14 p.
- CHOW (D.T.W.) et ROBINSON (R.J.), 1953. — Polarographic determination of nitrate in sea water. — *J. mar. Res.*, **12** (1) : 1-12.
- CLEVE (P.T.), 1901. — The seasonal distribution of Atlantic plankton organisms. — *Kongl. Vet. och Vett. Samh. Handl.*, **17**.

- COE (W.R.), 1947. — Nutrition, growth and sexuality of the pismo clam — (*Tivela stultorum*). — *J. exp. zool.*, **104** : 1-24.
- COLLIER (A.), RAY (S.M.) et MAGNITZKY (A.W.), 1950. — A preliminary note on naturally occurring organic substances in sea water affecting the feeding of oysters. — *Science*, vol. 111, n° 2876 : 151-152.
- COLLIER (A.), RAY (S.M.), MAGNITZKY (A.W.) et BELL (J.O.), 1953. — Effect of dissolved organic substances on oysters. — *Fish Bull. U.S.*, **54** : 167-185.
- CONOVER (S.A.), 1954. — Observations on the structure of red tides in New Haven Harbor, Connecticut. — *J. mar. Res.*, **13** (1) : 145-155.
- COOPER (L.H.N.), 1933 a. — Chemical constituents of biological importance in the English Channel, November, 1930, to January, 1932. Part I — Phosphate, silicate, nitrate, nitrite, ammonia. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **18** (2) : 677-728.
- 1933 b. — Chemical constituents of biological importance in the English Channel, November, 1930, to January, 1932. Part II. Hydrogen ion concentration, excess base, carbon dioxide and oxygen. — *Ibid.*, **18** (2) : 729-753.
- 1937. — On the ratio of nitrogen to phosphorus in the sea. — *Ibid.*, **22** : 177-197.
- 1948. — The distribution of iron in the waters of the western English Channel. — *Ibid.*, **27** : 279-313.
- CORBEIL (M.J.), 1968. — Etude de la reproduction des huîtres portugaises en baie de Bourgneuf de 1964 à 1967. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **32** (4) : 387-397.
- CORLETT (J.), 1953. — Net phytoplankton at Ocean Weather Stations « I » et « J ». — *Cons. int. Explor. Mer.*, **19** (2) : 178-190.
- CURRIE (R.I.), 1958. — Some observations on organic production in the North-East Atlantic. — *Cons. int. Explor. Mer. Rapp. et P.V.*, **144** : 96-102.
- CUSHING (D.H.), 1953. — Studies en plankton-populations. — *Cons. int. Explor. Mer.*, **19** (1) : 3-22.
- 1962. — Patchiness. — *Cons. int. Explor. Mer. Rapp. et P.V.*, **153** : 152-164.
- DAKIN (W.J.) et COLEFAX (A.), 1935. — Observations on the seasonal changes in temperature, salinity, phosphates, nitrates and oxygen of the Ocean waters of New South Wales. — *Proc. linn. Soc. N.S.*, w. 60, 303.
- DALIDO (P.), 1948. — L'huître du Morbihan. — Paris, M. RIVIERE, 150 p.
- DANGEARD (P.), 1923. — Note préliminaire sur le phytoplankton recueilli au cours de la première croisière du Pourquoi-Pas ? en 1922. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 426.
- 1927. — Phytoplankton de la croisière du Sylvana (février-juin 1913), Mission du Comte J. de Polignac-Gain. — *Ann. Inst. océanogr.*, **4** : 285-397.
- DATSKO (V.G.), 1957. — Organic content in the Caspian and the tentative organic balance. — *Gidrokhim Materialy*, **27**.
- 1959. — Organic matter in Soviet Southern waters. — *Izd. Akad. Nank. SSSR*, Moscou.
- DAVID (A.), 1970. — Les relations trophiques entre le plancton, les huîtres d'élevage et les ciones, épibiontes (étang de Thau). — Thèse Doct. spéc. océanogr., Fac. Sci. Marseille, 115 p.
- DAVIS (H.C.) et GUILLARD (R.R.), 1958. — Relative value of ten genera of micro-organisms as foods for oyster and clam larvae. — *Fish. Bull.*, **136**, vol. 58 : 293-304.
- DESGOUILLE (A.), 1968. — Plancton et cycle biologique des Moules dans le parc du Lazaret (Tamaris). — Thèse Doct. spéc. océanogr., Fac. Sci. Marseille, 89 p.
- DESGOUILLE (A.) et CATY (X.), 1969. — Les moules du Lazaret (rade de Toulon). I — Variations de croissance en différents points des parcs. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 184, 7 p.
- DEVEZE (L.), 1953. — La nutrition des animaux planctoniques aux dépens du contenu bactérien des eaux. — *Cons. int. Explor. Mer.*, 1-5.
- 1959. — Cycle biologique des eaux et écologie des populations planctoniques. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **25** (15) : 1-219.
- DODGE (J.D.) et CARSLAKE (J.H.), 1971. — Distribution of marine dinoflagellates around the British Isles. — *Cons. int. Explor. Mer.*, **1** : 9.
- DODGSON (R.W.), 1928. — Report on mussel purification. — *Fish. Invest.*, Londres, ser. II, **10** (1) : 1-498.
- DRINKWAARD (A.C.), 1963. — High vernal phytoplankton outburst, a co-phenomenon of the winter mortality among Oosterschelde-oysters in 1963. — *Cons. int. Explor. Mer. Shellfish com.*, n° 100.
- DURAN (M.), SAIZ (F.), LOPEZ-BENITO (M.) et MARGALEF (R.), 1956. — El fitoplancton de la ría de Vigo, de abril de 1954 a junio de 1955. — *Invest. Pesq.*, **4** : 67-95.
- DUXBURY (A.C.) et YENTSCH (C.S.), 1956. — Plant pigments nomographs. — *J. mar. Res.*, **15** : 401-420.
- ESCANDE-LABROUCHE (R.), 1964. — Etude statistique et systématique du phytoplankton du bassin d'Arcachon. — Thèse 3<sup>e</sup> cycle (Phytobiologie cellulaire et Cryptogamie), Fac. Sci. Bordeaux.
- FOX (D.L.), OPPENHEIMER (C.H.) et KITTREDGE (J.S.), 1953. — Microfiltration in oceanographic research. II — Retention of colloidal micelles by adsorptive filters and by filter-feeding invertebrates; proportions of dispersed organic to dispersed inorganic matter and to organic solutes. — *J. mar. Res.*, **12** (2) : 233-243.
- FRANCIS-BOEUF (C.), 1947. — Recherches sur le milieu fluvio-marin et les dépôts d'estuaires. — *Ann. Inst. océanogr.*, **23** : 149-344.

- FURNESTIN (M.L.), 1970. — Effets toxiques du phytoplancton. — *Cons. int. Explor. Mer.*
- FURNESTIN (M.L.), MAURIN (C.), LEE (J.Y.) et RAIMBAULT (R.), 1966. — Eléments de planctologie appliquée. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **30** (2-3) : 117-278.
- GAIL (F.W.), 1918. — Some experiments with *Fucus* to determine the factors controlling its vertical distribution. — *Publ. Puget Sound biol. Sta.* **2**, 139.
- 1919. — Hydrogen ion concentration and other factors affecting the distribution of *Fucus*. — *Ibid.*, **2**, 287.
- GALTSOFF (P.S.), 1964. — The American oyster *Crassostrea virginica* GMELIN. — *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.*, **64**, 480 p.
- GILL (R.), 1927. — The influence of plankton on the phosphate content of stored sea-water. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **14** (4) : 1057-1065.
- GIRAL (J.), 1927. — Rapport sur la matière organique de l'eau de mer. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **2** (n.s.) : 59-60.
- GLEASON (H.A.), 1922. — On the relation between species and area. — *Ecology*, **3** : 156-162.
- GOLDBERG (E.D.), 1952. — Iron assimilation by marine diatoms. — *Biol. Bull.*, **102** : 243-248.
- GOLDBERG (E.D.), BAKER (M.) et FOX (D.L.), 1952. — Microfiltration in oceanographic research. — *J. mar. Res.*, **2** : 194-204.
- GOLDBERG (E.D.), WALKER (J.J.) et WISENAND (A.), 1951. — Phosphate utilization by diatoms. — *Biol. Bull.*, **101** : 274-284.
- GRALL (J.R.) et JACQUES (G.), 1964. — Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff. I. — *Cah. Biol. mar.*, **5** : 423-455.
- GRALL (J.R.) et LE FEVRE (J.), 1967. — Une « eau rouge » à Noctiluques au large des côtes de Bretagne. — *Penn ar Bed*, n° 51 : 153-163.
- GRAN (H.H.), 1905. — Diatomeen. — In : BRANDT and APSTEIN, Nordisches Plankton (Botanischer Teil). **19** : 1-146, 178 fig. Kiel et Leipzig.
- 1933. — Studies on the biology and chemistry of the Gulf of Maine. II. Distribution of the phytoplankton in August, 1932. — *Biol. Bull.*, **64** : 159-181.
- GRAN (H.H.) et BRAARUD (T.), 1935. — A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). — *J. Biol. Bd Canada*, **1** (5) : 279-467.
- HAGMEIER (E.), 1961. — Plankton-Aquivalente. — *Kieler Meeresforsch.*, **17** : 32-47.
- 1964. — Zum Gehalt an Seston und Plankton im Indischen Ozean zwischen Australien und Indonesien. — *Ibid.*, **20** : 12-17.
- HARVEY (H.W.), 1926. — Nitrate in the sea. I. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **14** : 71-88.
- 1928. — Nitrate in the sea. II. — *Ibid.*, **15** : 183-190.
- 1934. — Measurement of phytoplankton population. — *Ibid.*, **19** (2) : 761-773.
- 1937. — The supply of iron to diatoms. — *Ibid.*, **22** : 203-219.
- 1949. — Chimie et biologie de l'eau de mer. — Paris, bibl. sci. P.U.F., ed. française, 177 p. (traduction Cl. FRANCIS-BŒUF et Cl. LALOU).
- HARVEY (H.W.), COOPER (L.H.N.), LEBOUR (M.V.) et RUSSEL (F.S.), 1935. — Plankton production and its control. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **20** (2) : 407-441.
- HAUTREUX (A.), 1910. — Atlantique Nord. Bouteilles, glaces et carcasses flottantes de 1887 à 1909. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 173, 18 p.
- HEINRICH (A.K.), 1960. — Horizontalnoie Raspredelenie Kopepod v Tsentralnoi tchasti Tikhove Okeana. — *Trud. Inst. Okeanol.*, XLI.
- 1961 a. — Sezonnnye Iavlennia v planktone Mirovo Okeana. — *Ibid.*, LI.
- 1961 b. — Sostav i Kolichesvennoie Raspredelenie zooplankton v zapadnoi tchasti Tikhovo Okeana. — *Trud. Bses Hydrobiol. Obcht.*, XI.
- HELM (M.M.), 1969. — The effect of diet on the culture of the larvae of the European flat oyster, *Ostrea edulis* L. — *Cons. int. Explor. Mer*, E : 9 : 1-7.
- HENDEY (N.I.), 1964. — An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V. Bacillariophyceae (Diatoms). *Fish. Invest.*, Londres, ser. 4,317 p., 45 pl.
- HENSEN (V.), 1887. — Ueber die Bestimmung des Planktons. 5 ter Bericht Komm. Wiss. — *Untersuch. deutsh. Meere*, Kiel. Jahre. 1882-86.
- HERMAN (A.), 1938. — La reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan et le Finistère en 1938. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **9** (4) : 477-486.
- HERRBACH (B.), 1971. — Sur une affection parasitaire de la glande digestive de l'huître plate *Ostrea edulis* LINNE. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **35** (1) : 79-88.
- HEURCK (H. VAN), 1899. — Traité des Diatomées. — ANVERS.
- HEYMAN (J.A.), 1914. — De Voeding der Oester. — s'Gravenhague, Mouton et Co. 132 p.

- HINARD (G.), 1923. — Les fonds ostréicoles de la Seudre et du Belon. — *Off. Pêches marit., Notes et Mém.*, **31**, 27 p.
- HOLMES (R.W.), 1956. — The annual cycle of phytoplankton in the Labrador Sea, 1950-51. — *Bull. Bingham oceanogr.*, Coll., Yale Univ., **16** (1) : 1-74.
- HOLMES (R.W.) et WIDRIG (T.M.), 1956. — The enumeration and collection of marine phytoplankton. — *Cons. int. Explor. Mer.*, **22** (1) : 21-32.
- HOPKINS (E.F.), 1930. — Iron ion concentration in relation to growth and other biological processes. — *Bot. Gaz.*, **89** : 209-240.
- HOPKINS (A.E.), 1931. — Temperature and the shell movements of oysters. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **47** : 1-14.
- HOPKINS (J.T.), 1964 a. — A study of the diatoms of the Ouse Estuary, Sussex. II. — The ecology of the mud-flat diatom flora. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **44** : 333-341.  
— 1964 b. — A study of the diatoms of the Ouse Estuary, Sussex. III — The seasonal variation in the littoral epiphyte flora and the shore plankton. — *Ibid.*, **44** : 613-644.
- HUMPHREY (G.F.), 1960. — The concentration of plankton pigments in Australian waters. — *Commonw. Sci. ind. Res. Org., Austr., Div. Fish. oceanogr.*, Tech. Paper, **9**, 27 p.
- HUNT (O.D.), 1925. — The food of the bottom fauna of the Plymouth Fishing Grounds. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **13** (3) : 560-599.
- HUSTEDT (F.), 1956. — Kieselalgen (Diatomeen). — Kosmos — Verlag Franckh — Stuttgart.
- IGNATIADIS (L.), 1969. — Annual cycle, species diversity and succession of phytoplankton in lower Saronikos Bay, Aegean Sea. — *Mar. Biol.*, **3** (3) : 196-200.
- IMAI (T.), MORI (K.), SUGAWARA (Y.), TAMATE (H.), OIZUMI (J.) et ITIKAWA (O.), 1968. — Studies on the mass mortality of Oysters in Matsushima Bay. VII. — Pathogenetic investigation. — *Toh. J. Agric. Res.*, **19** (4).
- JACQUES (G.), 1968. — Etude du plancton de la région de Banyuls-sur-Mer. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **19** (3) : 557-559.
- JAVILLIER (M.), POLONOWSKI (M.), FLORKIN (M.), BOULANGER (P.), LEMOIGNE (M.), ROCHE (J.) et WURMSER (R.), 1959. — La composition chimique des organismes. — In : *Traité de biochimie générale*, **1** (1 et 2), Paris, MASSON et Cie, Edit.
- JITTS (H.R.), 1959. — The adsorption of phosphate by estuarine bottom deposits. — *Austr. J. mar. freshw. Res.*, **10** (1) : 7-21.
- JODREY (L.H.), 1953. — Studies on shell formation. II — Measurement of calcium deposition in shell and calcium turnover in mantle tissue using the mantle-shell preparation and Ca 54. — *Biol. Bull.*, **104** (3) : 398-407.
- JOHNSTONE (J.), SCOTT (A.) et CHADWICK (H.C.), 1934. — The marine plankton. — Univ. Press, Liverpool, 194 p.
- JONES (M.) et SPENCER (C.R.), 1970. — The phytoplankton of the Menai Straits. — *Cons. int. Explor. Mer.*, **33** (2) : 169-180.
- JORGENSEN (C.B.), 1952. — On the relation between water transport and food requirements in some marine filter feeding invertebrates. — *Biol. Bull.*, **103** : 356-363.
- JOUBIN (L.), 1907. — Notes préliminaires sur les gisements de mollusques comestibles des côtes de France. La région d'Auray (Morbihan). — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 89, 55 p.  
— 1908. — Notes préliminaires sur les gisements de mollusques comestibles des côtes de France. Le Morbihan oriental. — *Ibid.*, n° 116, 30 p.
- KORRINGA (P.), 1941. — Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat oyster, *Ostrea edulis* L. — *Arch. néerl. Zool.*, **5** : 1-249 (Thèse, Univ. Amsterdam, 1940).
- KREPS (E.) et VERJBINSKAYA (N.), 1930. — Seasonal changes in the phosphate and nitrate content and hydrogen ion concentration in the Barents sea. — *Cons. int. Explor. Mer.*, **5** : 329-346.
- KREY (J.), 1950. — Eine neue Methode zur quantitativen Bestimmung des Plankton. — *Kieler Meeresforsch.*, **7** : 58-75.  
— 1958. — Chemical methods for estimating standing crop of phytoplankton. — *Cons. int. Explor. Mer. Rapp. et P.V.*, **144**.  
— 1961. — Der Detritus im Meere. — *Cons. int. Explor. Mer.*, **26** (3) : 263-280.  
— 1964. — Die mittlere Tiefenverteilung von Seston, Mikrobiomasse und Detritus im nördlichen Nordatlantik. — *Kieler Meeresforsch.*, **20** : 18-29.
- KREY (J.), BANSE (K.) et HAGMEIER (E.), 1957. — Über die Bestimmung von Eiwei im Plankton mittels der Biuretreaktion. — *Kieler Meeresforsch.*, **19** : 20-41.
- KUDO (R.R.), 1947. — Protozoology. — 3 rd ed., Charles C. Thomas, Springfield, Illinois, 778 p.
- KURC (G.), 1961. — Foraminifères et Ostracodes de l'étang de Thau. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **25** (2) : 133-247.
- LABBE (A.), 1923. — La solubilité et la précipitation du carbonate de calcium dans l'eau de mer et leurs conséquences biologiques. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 430, 31 p.
- LABRID (C.), 1969. — L'ostréiculture et le bassin d'Arcachon. — *Feret et Fils*, Bordeaux, 215 p.
- LAFON (M.), DURCHON (M.) et SAUDRAY (Y.), 1955. — Recherches sur les cycles saisonniers du plancton. — *Ann. Inst. océanogr.*, **31** (3) : 125-130.

- LAGARDE (E.), 1968. — Colloque sur l'unification des méthodes d'analyse des eaux saumâtres méditerranéennes (Messine, 13-15 avril 1966). — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit.*, Monaco: 3-19.
- LAMOTTE (M.), 1967. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. — Paris, Masson et Cie, 144 p.
- LEBOUR (M.V.), 1922. — The food of plankton organisms. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **12** (4): 644-677.  
— 1925. — The dinoflagellates of Northern Seas. — Plymouth, 250 p., 53 fig., 35 pl.
- LE DANTEC (J.), 1961. — Remarques sur l'utilisation simultanée de deux filets à plancton ayant une ouverture de maille différente. — *Cons. int. Explor. Mer, shellf. comm.*, n° 51.  
— 1968. — Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* LAMARCK) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **32** (3): 237-362.
- LEENHARDT (H.), 1922. — Contribution à l'étude de la reproduction des huîtres. Compte rendu d'expériences faites dans le Morbihan. — *Off. Pêches marit., Notes et Mém.*, **19**, 20 p.  
— 1924. — Compte rendu d'expériences faites dans le Morbihan sur les huîtres et leur reproduction. — *Ibid.*, **40**, 19 p.
- LEFEBURE (R.), 1947. — Atlas pour la détermination des Diatomées. — Paris, Lab. de Micrographie, 31 p.
- LEFEVRE (M.), 1950. — Les pêches quantitatives de plancton en hydrobiologie. — *Ann. St. Hydr. appl.*, **3**: 195-203.
- LEFEVRE (J.) et GRALL (J.R.), 1970. — On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **4**: 287-306.
- LEGAND (M.), 1958. — Variations diurnes du zooplancton autour de la Nouvelle-Calédonie. — *ORSTOM. Rapp. sci.*, **6**, 42 p.
- LEGENDRE (L.), 1968. — Productivité primaire dans la Baie des Chaleurs en 1967. — *Rapp. ann. 1967, St. biol. mar. Grande-Rivière*: 25-43.  
— 1969. — Etude des associations planctoniques en 1968. — *Ibid.*, 29-35.
- LE LANNOU (M.), 1950. — Géographie de la Bretagne. I — Les conditions géographiques générales. — Rennes, Plihon éd., 274 p.
- LEMMERMANN (E.), 1908. — Flagellatae, Chlorophyceae, Cocco-sphaerales und Silicoflagellatae. — In: BRANDT et APSTEIN, Nordisches Plankton, **21**: 1-40.
- LE ROUX (S.), 1956. — Phytoplancton et contenus stomacaux d'huîtres portugaises (*Gryphaea angulata* LAMARCK) dans le bassin d'Arcachon. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (2): 163-170.
- LEWIS (G.J.) et GOLDBERG (E.D.), 1954. — Iron in marine waters. — *J. mar. Res.*, **13** (2): 183-197.
- LOHMANN (H.), 1908. — Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. — *Kieler Meeresforsch.*, **10**: 129-370.
- LOOSANOFF (V.L.), 1942. — Shell movements of the edible mussel, *Mytilus edulis* (L.) in relation to temperature. — *Ecologie*, **23**: 231-234.
- LOOSANOFF (V.L.) et ENGLE (J.B.), 1947. — Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters (*C. virginica*). — *Fish. Bull. U.S.*, **42**: 31-57.
- LOVGROVE (T.), 1960. — An improved form of sedimentation apparatus for use with an inverted microscope. — *Cons. int. Explor. Mer.*, **25** (3): 279-284.
- LUBET (P.E.), 1955. — Note sur le phytoplancton du bassin d'Arcachon. — *Vie et Milieu*, **6** (1): 53-59.
- LUND (J.W.G.), 1951. — A sedimentation technique for counting algae and other organisms. — *Hydrobiologia*, **3** (4): 390-394.
- MAC CLENDON (F.J.), 1916. — The composition especially the hydrogen-ions concentration of sea-water in relation to marine organisms. — *J. Biol. Chem.*, **28**: 135-153.
- MAC NABB (C.D.), 1960. — Enumeration of freshwater phytoplankton concentrated on the membrane filter. — *Limnol. Oceanogr.*, **5**: 57-61.
- MANGUIN (E.), 1956. — Les Diatomées de l'estuaire de la Rance. — *Bull. Lab. marit. Dinard*, **42**: 62-76.
- MARGALEF (R.), 1956. — Información y diversidad específica en las comunidades de organismos. — *Invest. Pesq.*, **3**: 99-106.  
— 1957. — La teoría de la información en ecología. — *Mems. R. Acad. Cienc. Artes Barcelona*, **32** (13): 373-436.  
— 1958. — Spatial heterogeneity and temporal succession of phytoplankton. — In: *Proc. Symp. on « Perspectives in Marine Biology », La Jolla, Scripps Inst. oceanogr.*: 323-349.  
— 1960. — Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **15** (2): 277-281.  
— 1961 a. — Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations du phytoplancton. — *Hydrobiologia*, **18**: 155-164.  
— 1961 b. — Communication of structure in planktonic populations. — *Limnol. Oceanogr.*, **6** (2): 124-128.  
— 1963. — Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la sucesión y distribución del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. — *Invest. Pesq.*, **23**: 11-52.



- MARGALEF (R.), 1967. — Some concepts relative to the organization of plankton. — *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **5**: 257-289.
- MARGALEF (R.), HERRERA (J.), STEYAERT (M.) et STEYAERT (J.), 1966. — Distribution et caractéristiques des communautés phytoplanctoniques dans le bassin thyrrhénien de la Méditerranée en fonction des facteurs ambiants et à la fin de la stratification estivale de l'année 1963. — *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, **42** (5), 56 p.
- MARIN (J.), 1971. — Etude physico-chimique de l'estuaire du Belon. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **35** (2): 109-156.
- MARSHALL (S.M.) et ORR (A.P.), 1927. — The relation of the Plankton to some chemical and physical factors in the Clyde sea Area. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **14** (4): 837-868.
- MARTEIL (L.), 1955. — La reconstitution des gisements naturels d'huîtres plates (*Ostrea edulis* L.) en Morbihan (1943-1954). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **19** (3): 309-344.
- 1956. — Etude des courants du littoral sud de la Bretagne. — *Ibid.*, **20** (3): 263-280.
- 1956. — Prédiction des émissions de larves, chez *Ostrea edulis* L. en Bretagne-sud. — Note présentée au *Cons. int. Explor. Mer*, 3 p. ronéo.
- 1957. — L'huître portugaise en Bretagne. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **21** (3): 377-400.
- 1960. — Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* LINNÉ et *Gryphaea angulata* LAMARCK. — *Ibid.*, **29** (2): 327-446.
- 1963. — L'hiver 1962-1963 et ses conséquences pour les huîtres du Morbihan. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 115.
- MARTEIL (L.) et PAULMIER (G.), 1963. — Sur la présence d'*Hexamita* chez *O. edulis* et d'autres animaux marins pendant l'hiver 1962-1963. — *Cons. int. Explor. Mer*, n° 44, 3 p.
- 1970. — Le phytoplancton des « eaux rouges » sur les côtes européennes de l'Atlantique. — *Cons. int. Explor. Mer*, C.M./L: 13.
- MATHERON (R.), 1966. — Teneurs en fer total des sédiments de la lagune du Brusç (Var). — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 1375, 8 p.
- MAZIÈRES (J.), 1963. — Les coliformes dans les eaux marines et les huîtres. Application à l'hygiène ostréicole. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **27** (1): 3-115.
- MEDCOF (J.C.), 1968. — L'ostréiculture dans les provinces maritimes. — *Off. rech. pêcheries du Canada*, **131**: 1-178. (Traduct. française de « Oyster Farming in the Maritimes » *J. Fish. Res. Bd Canada*, **131**, 1961).
- MEDCOF (J.C.) et NEEDLER (A.W.H.), 1941. — The influence of temperature and salinity on the condition of oysters (*Ostrea virginica*). — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **5** (3).
- MEIER (F.E.), 1929. — Recherches expérimentales sur la formation de la carotine chez les algues vertes unicellulaires et sur la production de la gelée chez un *Stichococcus* (*S. mesenteroïdes*). — *Bull. Soc. Bot. Genève*, s. 2, **21**: 11-197.
- MOMMAERTS (J.P.), 1969. — On the distribution of major nutrients and phytoplankton in the Tamar estuary. — *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, **49** (3): 749-766.
- MOORE (H.F.), 1910. — Volumetric studies of the food and feeding of oysters. — *Bull. U.S. Bur. Fish.* vol. 28, for 1908. Part. 2: 1295-1308.
- MOREAU (J.), 1967. — Recherches préliminaires sur le verdissement en claires: l'évolution de leurs divers pigments liée au complexe pigmentaire de *Navicula ostrearia* BORY. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **31** (4): 373-382.
- 1968. — Les facteurs de verdissement de l'huître en claires: le milieu hydrobiologique et benthique et ses variations. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **32** (4): 369-386.
- 1970. — Contribution aux recherches écologiques sur les claires à huîtres du bassin de Marennes-Oléron. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (4): 381-466.
- MULLIN (J.B.) et RILEY (J.P.), 1955. — The spectrophotometric determination of nitrate in natural waters with particular reference to sea water. — *Anal. chim. acta*, **12**: 464-480.
- MUNOZ (F.), HERRERA (J.) et MARGALEF (R.), 1956. — Fitoplancton de las costas de Castellon durante el año 1954. — *Invest. Pesq.* **3**: 75-90.
- MURPHY (J.) et RILEY (J.P.), 1962. — A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. — *Anal. chim. acta*, **27**: 31.
- MURRAY (J.) et HJORT (J.), 1912. — The depths of the Ocean. — Londres, MacMillan and Co, 821 p., 575 fig.
- NATHANSON (A.), 1909. — Sur les relations qui existent entre les changements du plancton végétal et les phénomènes hydrographiques d'après les recherches faites à bord de l'Eider au large de Monaco, en 1907-1908. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 140, 93 p.
- NEEDLER (A.W.H.), 1941. — Oyster farming in eastern Canada. — *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, **131**: 22-27.
- NIAUSSAT (P.M.) et BURCART (R.), 1963. — Contribution à l'étude du plancton dans les eaux de l'embouchure de la Gironde. Prédominance du dinoflagellé *Noctiluca miliaris*. — *Cah. océanogr.*, XV<sup>e</sup> année, n° 8: 521-526.
- NISBET (M.) et SCHACHTER (D.), 1961. — Constituants chimiques des eaux de quelques étangs littoraux. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 1207, 45 p.
- ORTON (J.H.), 1928. — On rhythmic periods in shell growth in *O. edulis* with a note on fattening. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **15** (2): 365-427.

- PARKE (M.) et DIXON (P.S.), 1968. — Check-list of British marine algae-second revision. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **48** (3) : 783-832.
- PARSONS (T.R.), 1963. — A new method of the microdetermination of chlorophyll c in sea water. — *J. mar. Res.*, **21** (3) : 164-171.
- PARSONS (T.R.) et STRICKLAND (J.D.H.), 1963. — Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigment with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoïds. — *J. mar. Res.*, **21** (3) : 155-164.
- PAULMIER (G.), 1965. — Le microplancton de la rivière d'Auray. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (2) : 211-224.
- 1969. — Le microplancton des rivières de Morlaix et de la Penzé. — *Ibid.*, **33** (3) : 311-332.
- 1971. — Cycle des matières organiques dissoutes, du plancton et du micro-phytobenthos dans l'estuaire du Belon. Leur importance dans l'alimentation des huîtres. — *Ibid.*, **35** (2) : 157-200.
- PAULSEN (O.), 1908. — Peridiniales. — In : BRANDT et APSTEIN, Nordisches Plankton, **18** : 1-124, 155 fig.
- PAVILLARD (J.), 1925. — Bacillariales. — Report on the Danish Oceanographical Expeditions (1908-1910) to the Mediterranean and adjacent seas — Vol. 2 (Biol.), fasc : J. 4 : 1-72, 116 fig.
- PERAGALLO (H.) et PERAGALLO (M.), 1908. — Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. — Grez-sur-Loing (S.-et-M.), TEMPERE, 491 p.
- PEREL (J.M.) et DEVEZE (L.), 1963. — Océanographie biologique et biologie marine. II. — La vie pélagique. — P.U.F., Paris, 514 p.
- PLANTE-CUNY (M.R.), 1969. — Recherches sur la distribution qualitative et quantitative des diatomées benthiques de certains fonds meubles du Golfe de Marseille. — *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, **45** (61) : 88-197.
- POTTIER (R.), 1902. — Les huîtres comestibles et l'ostréiculture. — Paris, Soc. ed. sci., 288 p.
- PUCHER-PETKOVIC (T.), 1966. — Végétation des Diatomées pélagiques de l'Adriatique moyenne. — *Acta adriat.*, **13** (1) : 1-97.
- PÜTTER (A.), 1907. — Der Stoffhanshalt des Meeres. — *Zeitschr., f. allg. Physiol.*, **7** : 321-368.
- RABINOWITCH (E.I.), 1945. — Photosynthesis. — Intersci. public., New York.
- RAIMBAULT (R.), 1964. — Croissance des huîtres atlantiques élevées dans les eaux méditerranéennes françaises. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 126, 10 p.
- RANSON (G.), 1927. — L'absorption de matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques. — *Ann. Inst. océanogr.*, **4** (3) : 49-175.
- 1943. — La vie des huîtres. — Paris, N.R.F., 260 p.
- REDFIELD (A.C.), 1934. — On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. — *James Johnstone Mem. Vol.*, p. 176, Liverpool.
- RICCI (E.), 1956. — Teneur en matières organiques dissoutes dans le golfe de Tunis. — *Bull. St. océanogr. Salambô*, **53** : 69-74.
- RICHARDS (F.A.), 1952. — The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. I. The absorption spectra of some pigments occurring in diatoms, dinoflagellates and brown algae. — *J. mar. Res.*, **11** : 147-155.
- RICHARDS (F.A.) et THOMPSON (T.G.), 1952. — The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. II. — A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. — *J. mar. Res.*, **11** : 156-172.
- RILEY (G.A.), 1942 a. — The relationship of vertical turbulence and spring diatom flowerings. — *J. mar. Res.*, **5** (1) : 67-81.
- 1942 b. — Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. — *Ibid.*, **6** (1) : 54-73.
- RILEY (G.A.) et BUMPUS (D.F.), 1946. — Phytoplankton-zooplankton relationships on Georges Bank. — *J. mar. Res.*, **6** (1) : 33-47.
- ROBINSON (R.J.) et THOMPSON (T.G.), 1948. — The determination of silicate in sea water. — *J. mar. Res.*, **7** : 49-55.
- ROUCH (J.), 1946. — Traité d'océanographie physique. II — L'eau de mer. — Payot, Paris, 349 p.
- SAKSHAUG (E.), JENSEN (A.) et PRAKASH (A.), 1971. — *Gonyaulax tamarensis* — The causative organism of mussel toxicity in Trondheimsfjord. — *Cons. int. Explor. Mer.*, C.M./L : 14.
- SAVAGE (R.E.), 1925. — The food of the oysters. — *Fish. Invest.*, Londres, s. II., **8** (1) : 1-50.
- SAVILLE (A.), 1958. — Mesh selection in plankton nets. — *Cons. int. Explor. Mer.*, **23** : 192-201.
- SCHILLER (J.), 1933. — Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung. I. — In RABENHORST'S Kryptogamen-Flora von Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz, 10 Abt. **3** (1) : 1-617, 609 fig.
- 1937. — Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung. II. In RABENHORST'S Kryptogamen-Flora von Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz, 10 Abt. **3** (2) : 1-590, 612 fig.
- SCHODDUYN (M.), 1926. — Observations faites dans la baie d'Ambleteuse (Pas-de-Calais). — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 482, 64 p.
- 1927. — Observations biologiques marines faites dans un parc à huîtres. — *Ibid.*, n° 498, 44 p.
- 1931. — Observations sur la flore et la faune des coquilles des huîtres. — *Ibid.*, n° 568, 20 p.
- SCOR-UNESCO, 1964. — Report of Scor-Unesco working group 17 on : Determination of photosynthetic pigments. Sydney.

- Service Hydrographique de la Marine. — Instructions nautiques n° 375.
- SIMPSON (A.C.), 1953. — Some observations on the mortality of fish and the distribution of plankton in the Southern North Sea during the cold winter, 1946-1947. — *Cons. int. Explor. Mer*, **19** (2) : 150-177.
- SKOLKA (V.H.), 1968. — Les pigments assimilateurs du phytoplancton du littoral roumain de la Mer Noire. — *Comm. int. Explor., sci. Mer Médit.*, **19** (3) : 567-570.
- SLOBOKIN (L.B.), 1953. — A possible initial condition for red tides on the coast of Florida. — *J. mar. Res.*, **12** (1) : 148-155.
- SOROKIN (C.), 1958. — The effect of the past history of cells of chlorella on their photosynthetic capacity. — *Physiol. Plant.*, **11** : 275-283.
- SOURNIA (A.), 1967. — Le genre *Ceratium* (péridinien planctonique) dans le canal de Mozambique. Contribution à une révision mondiale. — *Vie et Milieu, Ser. A (Biol. mar.)*, **18** (2-3 A) : 375-500.
- SOUZA (A. DE), 1954. — La détermination rapide du calcium et du magnésium dans l'eau de mer. — *Anal. Chim. Acta*, **11** (3) : 221-224.
- SOUZA e SILVA (E. DE), 1963. — Les « Reds waters » à la lagune d'Obidos. Ses causes probables et ses rapports avec la toxicité des bivalves. — *Notas e Est., Inst. biol. mar.*, n° 27.
- SPENCER (C.P.), 1964. — The estimation of phytoplankton pigments. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **28** (3) : 327-334.
- STEEMAN-NIELSEN (E.), 1933. — Uber quantitative Untersuchung von marinen plankton mit Utermöhl's umgekehrten Mikroskop. — *Cons. int. Explor. Mer*, **8** (2) : 201-210.
- 1938. — Uber die Anwendung von Netzfauken bei quantitativen Phytoplanktonuntersuchungen. — *Ibid.*, **13** (2) : —
- 1958. — Light and the organic production in the sea. — *Ibid., Rapp. et P.V.*, **144** : 141-148.
- STEFANSSON (U.) et THÓRDARDÓTTIR (T.), 1965. — Nutrient productivity relations in Icelandic waters in June 1964. — *Cons. int. Explor. Mer, Hydrogr. comm. att. Plankton comm.*, n° 170, 19 p.
- STRAIN (H.H.), 1951. — The pigments of algae. — In : *Manuel of Phycology* : 243-262. Waltham (U.S.A.), Chronica botanica Co, 375 p.
- STRAIN (H.H.) et MANNING (W.M.), 1942. — Chlorofucins (Chlorophyll c) a green pigment of diatoms and algae. — *J. biol. Chem.*, **144** : 625-636.
- STRICKLAND (J.D.H.), 1960. — Measuring the production of marine phytoplankton. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, n° 122.
- STRICKLAND (J.D.H.) et PARSONS (T.R.), 1965. — A manual of sea water analysis. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, n° 125 (2° ed. rev.).
- SVERDRUP (H.V.), 1953. — On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. — *Cons. int. Explor. Mer*, **18** : 287-295.
- SVERDRUP (H.V.), JOHNSON (M.W.) et FLEMING (R.H.), 1954. — The oceans. Their physics, chemistry and general biology. — New York, Prentice-Hall, 1087 p., 265 fig., 121 tabl., 8 cartes, bibl.
- THOMAS (W.H.) et OWEN (R.W.), 1971. — Estimating phytoplankton production from ammonium and chlorophyll concentrations in nutrient-poor water off the eastern tropical Pacific Ocean. — *Fish. Bull.*, **69** (1) : 87-92.
- THOMPSON (T.G.) et BRENNER (R.), 1935. — The occurrence of iron in the water of the N.E. Pacific Ocean. — *Cons. int. Explor. Mer*, **10** : 39.
- TRAVERS (A.) et (M.), 1962. — Recherches sur le phytoplancton du golfe de Marseille. I. — Etude qualitative des Diatomées et des Dinoflagellés du golfe de Marseille. II. — Etude quantitative des populations phytoplanktoniques du golfe de Marseille. — *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, Bull.*, **26** (41) : 7-124.
- TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du microplancton du Golfe de Marseille en 1964. — *Mar. Biol.*, **8** (4) : 308-343.
- TREGOUBOFF (G.) et ROSE (M.), 1957. — Manuel de planctologie méditerranéenne. — Paris, C.N.R.S.
- TROCHON (P.), 1955. — Observations sur la répartition en profondeur des larves de *Gryphaea angulata* LMK. dans les eaux de la région de Marennes. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **19** (3) : 363-378.
- TROCHON (P.), 1963. — Influence des grands froids de l'hiver 1962-1963 sur le comportement des huîtres dans la région de Marennes-Oléron. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 115.
- UTERMOHL (M.), 1931. — Uber das umgekehrte Mikroskop. — *Arch. Hydrobiol. Plankt.*, **22** : 643-645.
- 1958. — Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. — *Mitt. int. Verein. Theor. angew.* — *Limnol.*, **9** : 1-38.
- VAN MEEL (L.), 1965. — La flore et la faune du bassin de chasse d'Ostende. II. — Etude écologique et planctonique. — *Mém. Instr. roy. Sci. nat. Belgique*, n° 154 : 37-189.
- VINCENT (A.) et KURC (G.), 1969. — Hydrologie. Variations saisonnières de la situation thermique du golfe de Gascogne en 1967. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (1) : 79-96.
- VIVES (F.), 1960. — La succession phytoplanktonique des eaux intérieures en rapport avec quelques facteurs limitants (« Ria » de Vigo, NO de l'Espagne). — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **15** (2) : 301-303.
- VOISIN (P.), 1931. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **4** (4) : 369-378.
- 1938. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan. — *Ibid.*, **5** (4) : 471-490.

- WALNE (P.R.), 1965. — Observations of the influence of food supply and temperature on the feeding and growth of the larvae of *Ostrea edulis* L. — *Fish. Invest.* Londres, s. 2, **24** (1): 45 p.
- 1970. — Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalves of the genera *Ostrea*, *Crassostrea*, *Mercenaria* and *Mytilus*. — *Ibid.*, **26** (5): 62 p.
- WALNE (P.R.) et SPENCER (B.E.), 1968. — Some factors affecting the growth of the larvae of *Ostrea edulis*. — *Cons. int. Explor. Mer. shellf. com.*, K. 15, 7 p.
- WASSINK (E.C.), 1954. — Problems in the mass cultivation of photo-autotrophic micro-organisms. — *4 th. Symposium Soc. gen. Microbiol.*, 247-270.
- WILBUR (K.M.) et JODREY (L.H.), 1952. — Studies on shell formation. I. — Measurement of the rate of shell formation using Ca45. — *Biol. Bull.*, **103**: 269-276.
- YENTSCH (C.S.) et SCAGEL (R.F.), 1958. — Diurnal study of phytoplankton pigments — An *in situ* study in East Sound, Washington. — *J. mar. Res.*, **17**: 567-583.
- YONGE (C.M.), 1928. — The absorption of glucose by *Ostrea edulis*. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **15** (2): 643-653.
- 1960. — Oysters. — Londres, ed. COLLINS, 209 p.

**ANNEXE**

---

TABLE I. — Liste des organismes phytoplanctoniques et microphytobenthiques de la rivière d'Auray (AD: eau douce, B: benthique, E: épiphyte, e: épizoïque, M: marine, O: océanique, S: saumâtre, T: terrestre, t: tycho-pélagique).

Espèces	notes écolog.	Plancton	Sols	Huitres	Espèces	notes écolog.	Plancton	Sols	Huitres
<b>Diatomées</b>									
<i>Achnantes angustata</i> GREVILLE ..	M.t.			+	<i>Biddulphia alternans</i> V.H. ....	M	+		+
« <i>brevipes</i> AGARDH ....	M.S.t.	+	+	+	« <i>antediluviana</i> f. <i>antediluviana</i> V.H. ....	M.t		+	+
« <i>delicatula</i> GRUNOW ..	S.t			+	« <i>antediluviana</i> f. <i>pentagona</i> PER. ....	M.t	+		+
« <i>longipes</i> AG. ....	M.S.t.E	+	+	+	« <i>aurita</i> DE BREB. ....	M.P.B.t	+	+	+
« <i>subsessilis</i> KUTZING ....	M.S.t	+			« <i>laevis</i> EHR. ....	M	+		+
<i>Actinocyclus ralfsii</i> SMITH ....	M	+			« <i>mobiliensis</i> GRUN. ....	M	+		+
« <i>subtilis</i> (GREG.) RALFS	M	+			« <i>pulchella</i> GRAY ....	M.E.t	+	+	+
<i>Actinoptychus splendens</i> SHABOLT	M	+		+	« <i>regia</i> OSTENFELD ....	M	+		+
« <i>undulatus</i> EHRENBERG	M	+		+	« <i>regina</i> SM. ....	M.E	+		+
<i>Amphiprora alata</i> EHR. ....	M.S.B.	+	+	+	« <i>reticulatum</i> BOYER ....	M	+		+
« <i>decussata</i> GRUN ....	M.B.	+	+	+	« <i>rhombus</i> W. SM. ....	M.S	+		+
« <i>hyalina</i> EULENSTEIN ..	M.B.	+	+	+	« <i>sinensis</i> GREVILLE ....	M	+		+
« <i>ornata</i> BAILEY ....	S.A.D.B	+	+	+	« <i>vesiculosa</i> EHR. ....	M.t	+		+
« <i>paludosa</i> GRUN ....	S.B	+	+	+	« <i>sp.</i> ....	M.t	+	+	+
« <i>pulchra</i> v. <i>pulchella</i> PERAGALLO	M.B		+		<i>Caloneis brevis</i> CL. ....	M.B		+	+
« <i>surirelloides</i> HENDEY ..	M.S.B	+		+	« <i>liber</i> CL. ....	M.B	+		+
<i>Amphora acuta</i> GREGORY ....	M.B	+			« <i>linearis</i> BOYER ....	M.B	+	+	+
« <i>alata</i> PER. ....	M.B		+		« <i>westii</i> HENDEY ....	M.S.B.	+	+	+
« <i>arcus</i> GREG. ....	M.B	+	+		<i>Campylodiscus clypeus</i> EHR. ....	S.B.t	+		+
« <i>arenaria</i> DONKID ....	M.B	+		+	« <i>decorus</i> DE BREB. ....	M.t.l	+	+	
« <i>arenicola</i> CLEVE ....	M.B		+	+	« <i>decorus</i> v. <i>minuta</i> V. H. ....	M	+		+
« <i>binodis</i> GREG. ....	M.B		+		« <i>echeneis</i> EHR. ....	M	+		+
« <i>coffeaeformis</i> v. <i>coffeaeformis</i> KUTZ	M.S.B	+			« <i>eximius</i> GREG. ....	M.t	+	+	
« <i>cymbifera</i> GREG. ....	M.B	+			« <i>fastuosus</i> EHR. ....	M	+		+
« <i>graeffi</i> v. <i>minor</i> PER. ..	M.B	+	+	+	« <i>hodgsonii</i> W. SM. ....	M	+		+
« <i>grevilleana</i> GREG. ....	M.B	+			« <i>horologium</i> WILL. ....	M.t	+		+
« <i>hyalina</i> KUTZ. ....	M.S.B	+	+	+	« <i>noricus</i> EHR. ....	AD	+		+
« <i>laevis</i> GREG. ....	M.B		+		« <i>thuretii</i> DE BREB. ....	M.t	+		+
« <i>marina</i> SM. ....	M.B	+			<i>Campyloneis grevillei</i> GRUN. ....	M.B.t	+	+	+
« <i>obtusa</i> GREG. ....	M.B	+			<i>Cerataulina bergonii</i> PER. ....	M	+		+
« <i>ostrearia</i> DE BREBISSON	M.B	+	+	+	<i>Cerataulus smithii</i> RALFS	M.S	+		+
« <i>ostrearia</i> v. <i>vitrea</i> CL.	M.B	+	+	+	« <i>turgidus</i> EHR. ....	M.t	+	+	
« <i>ovalis</i> EHR. ....	S.A.D.B	+	+	+	<i>Chaetoceros affinis</i> LAUDER	M	+		+
« <i>proteus</i> GREG. ....	M.B	+			« <i>borealis</i> BAILEY ....	M	+		+
« <i>robusta</i> GREG. ....	M.B	+	+		« <i>brevis</i> SCHUTT ....	M	+		+
« <i>rostrata</i> SM. ....	M.B	+	+		« <i>compressus</i> LAUDER ..	M	+		+
« <i>spectabilis</i> GREG. ....	M.S.B	+	+		« <i>constrictus</i> GRAN ....	M	+		+
« <i>turgida</i> GREG. ....	M.B	+	+		« <i>convolutus</i> CASTRACANE	M	+		+
<i>Anaulus debilis</i> VAN HEURCK	M			+	« <i>costatus</i> PAVILLARD ..	M	+		+
<i>Anorthoneis excentrica</i> GRUN. ....	M	+		+	« <i>crinitus</i> SCHUTT ....	M	+		+
<i>Asterionella blackeyleyi</i> SM. ....	S	+		+	« <i>curvisetus</i> CL. ....	M	+		+
« <i>japonica</i> CL. et MULLER	M	+		+	« <i>danicus</i> CL. ....	M	+		+
« <i>kariana</i> GRUN. ....	M	+		+	« <i>debilis</i> CL. ....	M	+		+
« <i>notata</i> GRUN. ....	M	+		+	« <i>decipiens</i> CL. ....	M	+		+
<i>Asteromphalus flabellatus</i> DE BREB.	M	+		+	« <i>densus</i> CL. ....	M	+		+
« <i>hookeri</i> EHR. ....	M	+		+	« <i>diadema</i> GRAN ....	M	+		+
<i>Attheya zacchariasi</i> BRUN. ....	AD	+		+	« <i>didymus</i> EHR. ....	M	+		+
<i>Auliscus sculptus</i> W. M. SMITH ..	M.B.t	+		+	« <i>didymus</i> v. <i>anglica</i> CL.	M	+		+
<i>Auricula complexa</i> CL. ....	M	+			« <i>difficilis</i> CL. ....	M	+		+
« <i>insecta</i> GRUN. ....	M.t	+			« <i>diversus</i> CL. ....	M	+		+
<i>Bacillaria paradoxa</i> GMELIN ....	M.S.B	+	+	+	« <i>eibenii</i> MEUNIER ....	M	+		+
<i>Bacteriastrium delicatulum</i> CL. ....	M	+			« <i>exospermus</i> MEUN. ....	M	+		+
« <i>hyalinum</i> LAUDER ..	M	+			« <i>fragilis</i> MEUN. ....	M	+		+
<i>Bellerochea malleus</i> V.H. ....	M	+							

Espèces	notes écolog.	Plancton			Espèces	notes écolog.	Plancton		
		Sols	Huitres				Sols	Huitres	
<i>Chaetoceros furcellatus</i> BAILEY	M	+			<i>Cymbella cuspidata v. naviculiformis</i>				
« <i>glandazii</i> MANGIN	M	+			AUERSW	AD		+	
« <i>gracilis</i> SCHUTT	M	+			« <i>cymbiformis v. parva</i> W.				
« <i>holsaticus</i> SCHUTT	M	+			SM.	AD		+	
« <i>ingolfianus</i> OST.	M	+			« <i>ehrenbergii</i> KUTZ	AD	+		
« <i>laciniosus</i> SCHUTT	M	+	+		« <i>subaequalis</i> GRUN	AD		+	+
« <i>lauderii</i> RALFS	M	+			<i>Dactyliosolen antarcticus</i> CASTR.	M.O	+		
« <i>lorenzianus</i> GRUN.	M	+			— <i>mediterraneus</i> PER	M	+		
« <i>mitra</i> CL.	M	+			<i>Detonula confervacea</i> GRAN	MO	+		
« <i>peruvianus</i> BRIGHT.	M	+			<i>Diatoma elongatum v. hybrida</i> SM.	S	+		
« <i>pseudocrinitus</i> OST.	M	+	+		« <i>vulgare</i> BORY	S.AD	+		
« <i>pseudocurvisetus</i> MANGIN	M	+			<i>Dimeregramma dubium</i> GRAN	M.O	+		
« <i>radicans</i> SCHUTT	M	+			« <i>fulvum</i> GREG	M.B.E	+	+	
« <i>seiracanthus</i> GRAN	M	+			« <i>marinum</i> GREG	M.B.E	+	+	+
« <i>septentrionalis</i> OSTRUP.	M	+			« <i>minor</i> GREG	M.B.E	+	+	+
« <i>similis</i> CL.	M	+			<i>Diploneis advena</i> A.S.	M.B	+		
« <i>simplex</i> OST.	M	+			« <i>beyrichiana</i> A.S.	M.B	+		+
« <i>socialis</i> LAUDER	M	+	+		« <i>bombus</i> CL.	M.B	+	+	+
« <i>subtilis</i> CL.	M	+			« <i>bombus v. densestriata</i> CL.	M.B	+		+
« <i>teres</i> CL.	M	+			« <i>chersonensis</i> CL.	M.B	+		+
« <i>wighamii</i> BRIGHT.	M	+	+		« <i>crabro</i> EHR.	M.B	+	+	+
« <i>willei</i> GRAN	M	+			« <i>didyma</i> CL.	M.B	+	+	+
<i>Cocconeis costata</i> GREG.	M.B.t.l	+	+		« <i>elliptica</i> KUTZ.	AD.S	+		+
« <i>dirupta</i> GREG.	M.t.E	+	+		« <i>elliptica v. minima</i> V.H.	AD.S	+		+
« <i>disculoides</i> HUSTEDT	M.E	+	+		« <i>fusca</i> CL.	M.B	+		+
« <i>disculus</i> CL.	M.S.E.	+	+		« <i>fusca v. norvegica</i> CL.	M.B	+		+
« <i>molesta</i> KUTZ	M.E	+	+		« <i>fusca v. excisa</i> A.S.	M.B	+		+
« <i>pellucida</i> HANTZSCH	M.E	+	+		« <i>hyalina</i> DONK.	M.B	+		+
« <i>pinnata</i> GREG	M	+			« <i>lineata</i> CL.	M.B	+	+	+
« <i>placentula</i> EHR	AD.S	+			« <i>littoralis</i> CL.	M.B	+	+	+
« <i>placentula v. lineata</i>					« <i>musca</i> GREG.	M.B	+		+
GRUN	S	+			« <i>notabilis</i> GREG.	M.B	+		+
« <i>pseudomarginata</i> GREG	M	+	+		« <i>smithii</i> CL.	M.B	+	+	+
« <i>quarnerensis</i> GRUN	M	+	+		« <i>vacillans</i> A.S.	M.B	+		+
« <i>scutellum</i> EHR	M.E	+	+		« <i>vetula</i> A.S.	M.B	+		+
« <i>speciosa</i> GREG	M	+			<i>Ditylum brightwellii</i> GRUN.	M	+		+
« <i>sublittoralis</i> HENDEY	M	+	+		<i>Donkinia recta</i> RALFS	M.B	+		+
<i>Corethron criophilum</i> CASTR	M.O	+	+		<i>Encyonema sp.</i>	AD			+
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i> EHR	M.O	+	+		<i>Epithemia musculus</i> KUTZ.	M.B.E	+	+	+
« <i>centralis</i> EHR	M.O	+			<i>Eucampia groenlandica</i> CL.	M.O	+		+
« <i>concinus</i> W. SM.	M	+			« <i>zodiacus</i> EHR.	M	+		+
« <i>excentricus</i> EHR.	M	+	+		<i>Eunotia sp.</i>	AD		+	+
« <i>giganteus</i> PER	M.O	+			« <i>lunaris</i> GRUN.	AD	+		+
« <i>grani</i> GOUGH	M	+	+		« <i>lunaris v. subarcuata</i> GRUN.	AD	+		+
« <i>janischii</i> A.S.	M.O	+			« <i>pectinalis</i> KUTZ.	AD	+		+
« <i>kutzingii</i> SCHMIDT	M	+	+		« <i>pectinalis v. elongata</i> V.H.	AD	+		+
« <i>lineatus</i> EHR	M.O	+			« <i>pectinalis v. undulata</i> RALFS	AD	+		+
« <i>marginatus</i> EHR	M.O	+			« <i>pectinalis v. ventricosa</i>				
« <i>nitidus</i> GREG	M.B.t	+	+		GRUN.	AD	+		+
« <i>nodulifer</i> SCHMIDT	M	+			<i>Eupodiscus argus</i> EHR.	M.B.t	+		+
« <i>oculus iridis</i> EHR	M.O	+			<i>Fragillaria construens</i> GRUN.	AD	+		+
« <i>perforatus</i> EHR	M.O	+			« <i>crotonensis</i> KITTON	M.S	+		+
« <i>punctulatus</i> GREG	M.O	+			« <i>cylindrus</i> GRUN.	M	+		+
« <i>radiatus</i> EHR	M	+	+		« <i>striatula</i> LYNGBYE	M	+		+
« <i>stellaris</i> ROPER	M.O	+			<i>Gomphonema sp.</i>	AD			+
« <i>sub-bulliens</i> JORGENSEN	M.O	+			« <i>acuminatum</i> EHR.	AD	+		+
« <i>subtilis</i> EHR	M	+	+		« <i>acuminatum v. coro-</i>				
<i>Coscinosira polychorda</i> GRAN	M	+			natum V.H.	AD	+		+
<i>Cyclotella punctata</i> SM.	M.S	+			« <i>constrictum</i> EHR.	AD			+
<i>Cylindrotheca gracilis</i> GRUN	M.B	+	+		« <i>constrictum v. capita-</i>				
<i>Cymatosira lorenziana</i> GRUN	M.B	+	+		tum V.H.	AD	+		+
					« <i>gracile</i> EHR.	AD	+		+

Espèces	notes écolog.	notes			Espèces	notes écolog.	notes		
		Plancton	Sols	Huitres			Plancton	Sols	Huitres
<i>Gomphonema montanum</i> v. <i>subclavatum</i> V.H.	AD	+			<i>Melosira moniliformis</i> AG.	M.E.t	+	+	+
« <i>parvulum</i> KUTZ.	AD	+			« <i>nummuloïdes</i> AG.	M.E.t	+	+	+
« <i>parvulum</i> v. <i>subcapitata</i> V.H.	AD	+			« <i>roseana</i> v. <i>spiralis</i> RABH.	T	+		
<i>Grammatophora angulosa</i> EHR.	M.E.t	+	+	+	« <i>varians</i> AG.	AD	+	+	+
« <i>marina</i> KUTZ.	M.E.t	+	+	+	« <i>westii</i> W.SM.	M.E.t	+		
« <i>oceanica</i> EHR.	M.E.t	+	+	+	<i>Meridion circulare</i> AG.	AD	+		+
« <i>serpentina</i> EHR.	M.B.E.t	+	+	+	<i>Navicula ambigua</i> EHR.	AD	+		
<i>Guinardia blavyana</i> PER.	M.O	+			« <i>alpha</i> KUTZ.	S.B.	+	+	+
« <i>flaccida</i> PER.	M	+		+	« <i>arenaria</i> DONK.	M.B	+		
<i>Gyrosigma attenuatum</i> v. <i>scalprum</i> GRUN.	S.A.D.B	+	+	+	« <i>atlantica</i> SCHM.	M.B	+	+	+
« <i>balticum</i> CL.	M.S.B.	+	+	+	« <i>brevis</i> GREG.	M.B	+		
« <i>balticum</i> v. <i>brebissonii</i> GRUN.	M.B	+			« <i>calida</i> HENDEY	M.B	+		+
« <i>diminutum</i> SM.	M.B	+	+	+	« <i>cancellata</i> DONK.	M.B	+	+	+
« <i>eximium</i> V.H.	M.E	+	+	+	« <i>? capitata</i> EHR.	AD	+		
« <i>fasciola</i> CL.	M.B	+	+	+	« <i>clavata</i> GREG.	M.B	+		+
« <i>hippocampus</i> HASSAL	M.B	+	+	+	« <i>crucicula</i> GRUN.	M.S.B	+		
« <i>littorale</i> SM.	M.B	+	+	+	« <i>cruciculoides</i> BROCKM.	M.B	+	+	+
« <i>macrum</i> SM.	M.B	+			« <i>crucifera</i> GRUN.	M.B	+	+	+
« <i>parkeri</i> HARRISON	S.A.D.B	+			« <i>cuspidata</i> KUTZ.	S.B	+	+	+
« <i>prolongatum</i> f. <i>closterioides</i> GRUN.	M.B	+	+	+	« <i>digito-radiata</i> RALFS	M.B	+	+	+
« <i>prolongatum</i> f. <i>prolongatum</i> CL.	M.B.t	+	+	+	« <i>directa</i> RALFS	M.B	+	+	+
« <i>reversum</i> GREG.	M.B	+			« <i>dissipata</i> HUSTEDT	M.B	+	+	+
« <i>scalproïdes</i> RAB.	S.A.D.B	+			« <i>distans</i> SCHM.	M.B	+	+	+
« <i>spencerii</i> SM.	S.A.D.B	+	+	+	« <i>florinae</i> MOLLER	M.B	+	+	+
« <i>wansbeckii</i> CL.	M.B.	+	+	+	« <i>forcipata</i> GREV.	M.B	+		+
<i>Hantzschia virgata</i> GRUN.	M.B.	+			« <i>granulata</i> DE BREB.	M.B	+		+
<i>Hemiaulus sinensis</i> GREV.	M.O	+			« <i>grevilleana</i> HENDEY	M.B	+		
<i>Hormiphora</i> sp.	M.e	+			« <i>hennedyii</i> W. SM.	M.B	+	+	+
<i>Hyalodiscus subtilis</i> GRUN.	M.t	+	+	+	« <i>humerosa</i> DE BREB.	M.B	+		
<i>Isthmia enervis</i> EHR.	M.t	+	+	+	« <i>humilis</i> DONK.	AD	+		+
<i>Lauderia borealis</i> GRAN	M	+		+	« <i>hyalina</i> DONK.	M.B	+		
<i>Leptocylindrus danicus</i> CL.	M	+		+	« <i>iridis</i> v. <i>amphigomphus</i> EHR.	AD	+		
« <i>minimus</i> GRAN	M.O	+			« <i>latissima</i> GREG.	M.B	+		
<i>Licmophora ehrenbergii</i> KUTZ.	M.E.t	+	+	+	« <i>limosa</i> KUTZ.	AD	+		
« <i>flabellata</i> AGARDH	M.E.t	+	+	+	« <i>lundstroemii</i> CL.	M.B	+		
« <i>juergensii</i> AG.	M.E.t	+	+	+	« <i>lyra</i> EHR.	M.B	+	+	+
« <i>lyngbyei</i> GRUN.	M.E.t	+	+	+	« <i>lyroides</i> HENDEY	M.B	+		+
« <i>tenuis</i> KUTZ.	M.E.t	+	+	+	« <i>marina</i> RALFS	M.B	+	+	+
<i>Lithodesmium undulatus</i> EHR.	M	+		+	« <i>meniscus</i> SCHUMANN	M.B	+		
<i>Mastogloia</i> sp.	M.B	+			« <i>monilifera</i> CL.	M.B	+	+	+
« <i>angulata</i> LEVIS	M.S.B	+	+	+	« <i>mutica</i> KUTZ.	M.B	+		
« <i>binotata</i> CL.	M.B.	+	+	+	« <i>oblonga</i> KUTZ.	AD	+		
« <i>exigua</i> LEWIS	S.B	+			« <i>ostrearia</i> BORY	M.S.B	+	+	+
« <i>macdonaldii</i> GRUN.	M.S.B	+	+		« <i>palpebralis</i> DE BREB.	M.B	+		+
« <i>smithii</i> v. <i>amphicephala</i> GRUN.	M.B	+			« <i>peregrina</i> KUTZ.	M.B	+		+
« <i>smithii</i> v. <i>conifera</i> GRUN	M.S.B.	+			« <i>praetexta</i> EHR.	M.B	+	+	+
<i>Melosira borrii</i> GREV.	M.E.t	+	+	+	« <i>pusilla</i> W. SM.	S.B	+		
« <i>crenulata</i> KUTZ.	AD	+	+	+	« <i>radiosa</i> KUTZ.	AD	+	+	
« <i>crenulata</i> f. <i>binderiana</i> V.H.	AD	+			« <i>radiosa</i> v. <i>tenella</i> V.H.	AD	+		+
« <i>distans</i> KUTZ.	AD.S.E	+			« <i>ramosissima</i> CL.	M.E.B	+	+	
« <i>granulata</i> RALFS	AD	+			« <i>ramosissima</i> v. <i>mollis</i> CL	M.E.B	+		
« <i>granulata</i> v. <i>curvata</i> GRUN.	AD	+			« <i>ramosissima</i> v. <i>setaceum</i> GRUN.	M.E.B	+		
« <i>juergensii</i> AG.	M.E	+	+	+	« <i>rhombrica</i> GREG.	M.B	+		+
« <i>lineata</i> HUST.	M.E	+			« <i>rostellata</i> KUTZ.	S	+		+
					« <i>scopulorum</i> DE BREB.	S.B	+	+	+
					« <i>scopulorum</i> v. <i>belgica</i> CL.	S.B	+		+
					« <i>(Anomooneis) sculpta</i> CL.	S.B	+		
					« <i>tuscula</i> V.H.	S.A.D	+		+
					« <i>viridula</i> v. <i>avenacea</i> DE BREB.	M.S.AC	+	+	+





Espèces	notes écolog.	Plancton			Espèces	notes écolog.	Plancton		
		Sols	Huîtres	Huîtres			Sols	Huîtres	Huîtres
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> EHR.	M.B	+	+		<i>Synedra ulna v. danica</i> KUTZ.	AD	+		
<i>Stephanopyxis palmeriana</i> GRUN.	M.O	+	+		« <i>ulna v. longissima</i> W. SM.	AD	+		
<i>Streptotheca tamesis</i> SHRUBSOLE	M.O	+		+	« <i>undulata</i> BAILEY	M.E	+		+
<i>Striatella unipunctata</i> AG.	M.t	+	+	+	<i>Tabellaria fenestrata</i> KUTZ.	AD	+	+	
<i>Surirella armoricana</i> PER.	M.B	+	+		<i>Thalassionema nitzschioides</i> GRUN.	M	+		+
« <i>biseriata</i> DE BREB.	AD	+	+		<i>Thalassiosira sp.</i>	M	+		
« <i>fastuosa</i> EHR.	M.t.B	+	+	+	« <i>baltica</i> OST.	M	+		+
« <i>fastuosa v. lata</i> W. SM.	M.B	+	+		« <i>condensata</i> CL.	M	+		
« <i>gemma</i> KUTZ.	M.S.B	+	+	+	« <i>decepiens</i> JORG.	M	+		+
« <i>ovalis</i> DE BREB.	M.S.B	+	+	+	« <i>fluvialis</i>	AD	+		+
« <i>ovata</i> KUTZ.	M.S.B	+	+		« <i>gravida</i> CL.	M	+		+
« <i>pandura</i> PER.	M.B	+	+		« <i>hyalina</i> GRAN	M	+		
« <i>robusta v. splendida</i> EHR.	AD.S	+			« <i>nana</i> LOHM.	M	+		+
« <i>spiralis</i> KUTZ.	AD	+		+	« <i>nordenskioldii</i> CL.	M	+		+
« <i>striatula</i> TURPIN	S.B	+	+		« <i>rotula</i> MEUN.	M	+		+
<i>Synedra acus</i> GRUN.	AD	+	+		« <i>subtilis</i> GRAN	M.O	+		
« <i>affinis</i> KUTZ.	AD.S	+	+	+	<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i> GRUN.	M	+		+
« <i>baculus</i> GREG.	M.E	+	+	+	« <i>longissima</i> CL.	M.O	+		
« <i>crystallina</i> LYNGB.	M.E	+	+	+	<i>Toxonidea insignis</i> DONK.	M.B	+	+	
« <i>fulgens</i> GREV.	S.E	+	+	+	<i>Trachyneis aspera v. aspera</i> CL.	M.B	+	+	+
« <i>gaillonii</i> EHR.	M.E	+	+		« <i>aspera v. elliptica</i> HEND.	M.B	+	+	+
« <i>hennedyana</i> GREG.	M.E	+			<i>Triceratium favus</i> EHR.	M.B	+		
« <i>pulchella</i> KUTZ.	M.S.E	+			<i>Tropidoneis elegans</i> SM.	M.B	+	+	
« <i>pulchella v. smithii</i> RALFS	M.S.E	+			« <i>lepidoptera</i> GREG.	M.B	+		+
« <i>radians</i> EHR.	AD	+	+		« <i>maxima</i> GREG.	M.B	+		+
« <i>striatula v. bispicata</i> GRUN.	AD	+			« <i>recta</i> GREG.	M.B	+	+	
« <i>ulna</i> EHR.	S.A.D.E	+	+	+	« <i>vanheurcki</i> GRUN.	M.B	+	+	+
					« <i>vitrea</i> CL.	M.B	+	+	+

Dinophycées									
Espèces	notes écolog.	Plancton			Espèces	notes écolog.	Plancton		
		Sols	Huîtres	Huîtres			Sols	Huîtres	Huîtres
<i>Adinomonas oviforme</i> SCHILLER	M	+			<i>Ceratium longipes v. ventricosum</i>				
<i>Amphidinium sp.</i>	M	+			OST.	M.O	+		
« <i>herdmanii</i> KOFOID et SWEZY	M			+	« <i>longirostrum</i> GOUR.	M.O	+		
« <i>klebsii</i> KOF. et SW.	M.B			+	« <i>macroceros</i> VANHOFFEN	M.O	+		
« <i>operculatum</i> CLAPAREDE et LACHM.	M.B	+	+		« <i>macroceros v. gallicum</i>				
« <i>ovum</i> HERDMAN	M	+			JORG.	M.O	+		
« <i>steinii</i> KOF. et SW.	M.B			+	« <i>massiliense v. armatum</i>				
« <i>vitreum</i> HERDM.	M.B			+	JORG.	M.O	+		
<i>Ceratium arietinum</i> CL.	M.O	+			<i>Ceratium minutum</i> JORG.	M	+		
« <i>arietinum v. bucephalum</i>	M.O	+			« <i>platycorne v. platycorne</i>				
« <i>azoricum</i> CL.	M.O	+			DADAY	M.O	+		
« <i>candelabrum</i> STEIN	M.O	+			« <i>platycorne v. compressum</i>				
« <i>declinatum f. normale</i>					JORG.	M.O	+		
JORG.	M.O	+			« <i>pentagonum</i> GOUR.	M.O	+		
« <i>falcatum</i> KOF.	M.O	+			« <i>pentagonum v. robustum</i>				
« <i>furca</i> CLAP. et LACHM.	M	+			JORG.	M.O	+		
« <i>fuscus</i> DUJARDIN	M	+			« <i>tripos</i> NITZSCHE	M	+		
« <i>gibberum</i> GOURRET	M.O	+			« <i>tripos v. hiemale</i> PAULSEN	M.O	+		
« <i>hexacanthum</i> GOUR.	M.O	+			« <i>tripos v. subsalsa</i> OST.	M.O	+		
« <i>hirundinella</i> BERGH.	AD	+			<i>Cochlodinium helix</i> (POUCH.) LEM-MERMANN	M.O	+		
« <i>horridum</i> GRAN	M	+			<i>Coolia monotis</i> MEUN.	M.B	+	+	+
« <i>horridum v. buceros</i> SOUR.	M.O	+			<i>Crypthecodinium cohnii</i> JAVORNICKY	M	+		
« <i>horridum v. claviger</i> KOF.	M.O	+			<i>Cystodinium lunare</i> PASCHER	M	+		
« <i>horridum s. horridum v. batavum</i> JORG.	M	+			<i>Dinophysis acuminata</i> CLAP et LACHM.	M	+		+
« <i>inflatum</i> JORG.	M.O	+			« <i>acuta</i> EHR.	M.O	+		
« <i>lineatum</i> CL.	M	+			« <i>acutoïdes</i> BALECH	M.O	+		
« <i>longipes</i> GRAN	M.O	+			« <i>caudata</i> KENT	M	+		+
« <i>longipes v. atlantica</i> OST.	M.O	+			« <i>fortii</i> PAVILLARD	M.O	+		+
« <i>longipes v. oceanica</i> OST.	M.O	+			« <i>lenticula</i> PAV.	M.O	+		

Espèces	notes écolog.	Plancton	Sols	Huîtres	Espèces	notes écolog.	Plancton	Sols	Huîtres
<i>Dinophysis mcunieri</i> SCHIL. ....	M.O			+	<i>Gyrodinium dorsum</i> KOF. et SW. ...	M.B			+
« <i>norvegica</i> CLAP. et LACHM. ....	M	+	+	+	« <i>fissum</i> KOF. et SW. ...	S.AD			+
« <i>ovum</i> SCHUTT ....	M	+	+	+	« <i>hyalinum</i> KOF. et SW. ...	S	+		
« <i>parvula</i> SCHUTT ....	M.O	+			« <i>pavillardi</i> BIECHELER	M.B	+	+	+
« <i>porodictyum</i> ST. ....	M.O	+			« <i>spirale</i> KOF. et SW. ...	M	+	+	
« <i>pulchella</i> (LEB.) BA- LECH ....	M.O	+			<i>Hemidinium nasutum</i> ST. ....	S.AD	+		
« <i>punctata</i> JORG. ....	M	+			<i>Heterocapsa triquetra</i> ST. ....	M	+		
« <i>recurva</i> KOF. et SKOG- SBERG ....	M.O	+			<i>Katodinium glandulum</i> (H.) LOE- BLICH III ....	M			
« <i>rotundata</i> CLAP. et LACHM. ....	M	+		+	« <i>rotundatum</i> (L.) LOE- BLICH III ....	M	+		
« <i>tripos</i> GOUR. ....	M	+		+	<i>Mesoporos perforatus</i> LILICK ....	M	+		
<i>Diplopeltopsis minor</i> PAV. ....	M	+		+	<i>Minuscula bipes</i> LEB. ....	M	+		
<i>Diplopsalis lenticularis</i> BERGH ....	M	+		+	<i>Nematodinium armatum</i> KOF. et SW.	M	+		
<i>Diplopsalopsis orbicularis</i> MEUN. ...	M	+		+	<i>Noctiluca scintillans</i> SURIRAY. ....	M.O	+		
<i>Erythrospis</i> sp. ....	M.O	+			<i>Oblea rotunda</i> BALECH ....	M	+		+
<i>Exuviaella apora</i> SCHIL. ....	M	+			<i>Oxyrrhis marina</i> DUJ. ....	M	+	+	
« <i>baltica</i> LOHM. ....	M.S	+			<i>Oxyfoxum</i> sp. ....	M	+		
« <i>compressa</i> OST. ....	M.O	+		+	<i>Peridiniopsis asymetrica</i> MANGIN ...	M	+		+
« <i>cordata</i> OST. ....	M	+		+	« ? <i>saecularis</i> MURR. et WHITT. ....	M	+		
« <i>marina</i> CIENKEVITCH ...	M.B	+	+		<i>Peridinium</i> sp. ....	M	+		
<i>Glenodinium cinctum</i> SCHILLING ...	M	+		+	« <i>achromaticum</i> LEV. ....	M	+		
« <i>danicum</i> PAULS ....	M.O	+		+	« <i>avellana</i> LEB. ....	M.S	+		
« <i>gymnodinium</i> PENARD	M	+			« <i>bipes</i> ST. ....	S.AD	+		
« <i>monense</i> HERDM ....	M	+			« <i>breve</i> PAULS. ....	M	+		+
« <i>mucronatum</i> CONRAD ...	M	+		+	« <i>brevipes</i> PAULS. ....	M	+		
<i>Goniodinium cristatum</i> DANGEARD ...	M.O	+			« <i>cerasus</i> PAULS. ....	M	+		
<i>Goniodoma polyedricum</i> JORG. ....	M.O	+			« <i>conicoides</i> PAULS. ....	M	+		+
« ? <i>ostenfeldii</i> PAULS. ...	M.O	+			« <i>conicum</i> OST. ....	M	+		+
<i>Gonyaulax apiculata</i> ENTZ. ....	M.S	+	+		« <i>crassipes</i> KOF. ....	M.O	+		
« <i>cochlea</i> MEUN. ....	M.O	+			« <i>curtipes</i> JORG. ....	M.O	+		
« <i>diacantha</i> SCHIL. ....	M	+			« <i>curvipes</i> OST. ....	M	+		+
« <i>diegensis</i> KOF. ....	M	+			« <i>depressum</i> BAIL. ....	M.O	+		
« <i>digitale</i> KOF. ....	M	+			« <i>diabolus</i> CL. ....	M	+		+
« <i>gracilis</i> SCHIL. ....	M	+			« <i>divergens</i> EHR. ....	M.O	+		
« <i>longispina</i> LEBOUR ....	M.O	+			« <i>foliaceum</i> BIECH. ....	M	+		
« <i>orientalis</i> LINDENMAN ...	M	+		+	« <i>globulus</i> ST. ....	M	+		
« <i>polyedra</i> ST. ....	M.O	+		+	« <i>latum</i> PAULS. ....	S.AD	+		
« <i>polygramma</i> ST. ....	M.O	+			« <i>leonis</i> PAV. ....	M.O	+		
« <i>scrippsae</i> KOF. ....	M	+			« <i>minutum</i> KOF. ....	M	+		
« <i>spinifera</i> DIES. ....	M	+		+	« <i>mite</i> PAV. ....	M	+		
« <i>tamarensis</i> LEBOUR ....	M	+			« <i>monospinum</i> KOF. ....	M	+		
« <i>triacantha</i> JORG. ....	M.O	+			« <i>nudum</i> MEUN. ....	M	+		
« <i>unicornis</i> LEB. ....	M	+	+	+	« <i>oblongum</i> CL. ....	M.O	+		
<i>Gymnodinium</i> sp. ....	M	+			« <i>obtusum</i> SCHIL. ....	M	+		
« <i>achromaticum</i> LEB. ...	M.B	+			« <i>oceanicum</i> VANHOF. ...	M.O	+		
« <i>aeruginosum</i> ST. ....	S.AD	+			« <i>ovatum</i> SCHUTT ....	M	+		+
« <i>agile</i> KOF. et SW. ...	M.B	+			« <i>oviforme</i> PAV. ....	M.O	+		
« <i>grammaticum</i> (POUCH.) KOF. et SW.	M	+		+	« <i>pallidum</i> OST. ....	M.O	+		
« <i>marinum</i> KENT. ....	M	+			« <i>pellucidum</i> SCHUTT ...	M	+		+
« <i>minor</i> LEB. ....	M.B	+	+	+	« <i>pentagonum</i> GRAN ...	M.O	+		
« ? <i>ostenfeldii</i> SCHIL. ...	M	+			« <i>punctulatum</i> PAULS. ...	M.O	+		
« <i>placidum</i> HERDM. ...	M.B	+		+	« <i>pyriforme</i> PAULS. ...	M.O	+		
« <i>pygmaeum</i> LEB. ....	M.B	+		+	« <i>quinquecorne</i> ABE ...	M	+		+
« <i>simplex</i> KOF. et SW.	M.B	+	+	+	« <i>robustum</i> MEUN. ....	M	+		
« <i>splendens</i> LEB. ....	M.B	+			« ? <i>simplex</i> GRAN et BRAARUD ....	M	+		
« <i>variabile</i> HERDM. ...	M	+			« <i>steinii</i> JORG. ....	M	+		+
<i>Gyrodinium</i> sp. ....	M	+			« <i>subinermis</i> PAULS. ...	M	+		
« <i>aureum</i> SCHIL. ....	S	+			« <i>thorianum</i> PAULS. ...	M	+		
					« <i>trochoideum</i> LEMM. ...	M	+		+

Espèces	notes écolog.	Plancton			Espèces	notes écolog.	Plancton		
		Sols	Huitres	Sols			Huitres		
<i>Peridinium willei</i> HUITFELDT-KAAS	S.AD	+							
<i>Prorocentrum</i> sp.	M	+							
« <i>micans</i> EHR.	M	+	+	+	<i>Dictyocha fibula</i> EHR.	M	+		+
« <i>triestinum</i> SCHIL.	M	+			« <i>speculum</i> EHR.	M	+		+
<i>Protoceratium reticulatum</i> BUTSCHLI	M.O	+			<b>Chrysophycées</b>				
<i>Pyrocistis elegans</i> PAV.	M.O	+			<i>Dinobryon sertularia</i> KUTZ.	AD	+		
« <i>lunula</i> SCHUTT	M.O	+			<i>Synura uvella</i> EHR.	AD	+		
<i>Pyrophacus horologium</i> ST.	M.O	+			<b>Prasinophycées</b>				
<i>Steinella fragilis</i> SCHUTT	M.O	+			<i>Halosphaera viridis</i> SCHMITZ	M	+		+
<i>Warnovia parva</i> LOHM.	M	+			<i>Hexasterias problematica</i> CL.	M	+		+
« <i>rosea</i> POUCHET	M	+			<i>Pyramimonas</i> sp.	M	+		
<b>Bactéries</b>					<i>Tetraselmis levis</i> BUTCHER	M	+		
<i>Beggiatoa alba</i> (VAUCHER) TREVISAN	M.B		+	+	<b>Chlorophycées</b>				
<b>Cyanophycées</b>					<i>Ankistrodesmus</i> sp.	AD	+		
<i>Anabaena torulosa</i> LAGERH.	AD.S	+			<i>Botryllococcus</i> sp.	AD	+		
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> RALFS	AD	+			<i>Carteria depressa</i> BUTCHER	M.S	+		
<i>Lyngbya aestuarii</i> GOMONT	M.B	+	+		<i>Chlamydomonas</i> sp.	M	+	+	
« <i>majuscula</i> HARVEY	M.B	+	+		<i>Chlorella</i> sp.	S	+		+
<i>Oscillatoria bonnemaisonii</i> GROUAN	M.B	+	+		<i>Crucigenia pulloideum</i> TEILING	AD			+
« <i>brevis</i> KUTZ.	M.B	+	+		<i>Gonium sociale</i> MULLER	AD	+		
« <i>margaritifera</i> KUTZ.	M.B	+			<i>Pandorina morum</i> BORY	AD	+		
<i>Pelagothrix</i> sp.		+			<i>Pediastrum</i> sp.	AD	+		
<i>Phormidium</i> sp.		+			« <i>boryanum</i> EHR.	AD	+		
« <i>autumnale</i> SCHMIDT	M.B	+	+		« <i>duplex</i> MEYEN.	AD	+		
<b>Eugléniens</b>					<i>Scenedesmus arcuatus</i> LEMM.	AD	+		+
<i>Euglena acus</i> EHR.	M			+	« <i>quadricauda</i> DE BREB.	AD.S	+		+
« <i>obtusa</i> SCHMITZ	M	+		+	<i>Trochiscia brachiolata</i> LEMM.	M	+		+
« <i>vermiformis</i> CARTER	M.S	+			« <i>dyclion</i> LEMM.	M	+	+	+
<i>Eutreptia viridis</i> PERTY	M	+			<b>Desmidiées</b>				
<i>Eutreptiella cornubiense</i> BUTCHER	S			+	<i>Closterium cynthia</i>	AD	+		
« <i>hirudoïdea</i> BUTCHER	M.S	+			<i>Cosmarium pseudoprotuberans</i> KIRCH.	AD	+		
<i>Lepocinclis ovum</i> EHR.	S.AD	+			<i>Staurastrum boreale</i> WEST	AD	+		+
<b>Cryptophycées</b>					« <i>chaetoceras</i> G.M. SM.	AD	+		+
<i>Rhodomonas marina</i> LEMM.	M.B			+	« <i>cingulum</i> G.M. SM.	AD	+		+
« <i>pelagica</i> LOHM.	M			+	<i>Staurastrum cingulum</i> v. <i>obesum</i>				
<b>Haptophycées</b>					G.M. SM.	AD			+
<i>Coccosphaera atlantica</i> OST.	M	+			« <i>denticulatum</i> ARCH.	AD	+		
<i>Phaeocystis pouchetii</i> LAGERHEIM	M	+		+	« <i>ornatum</i> TURN.	AD			+
					« <i>proboscidium</i> ARCH.	AD	+		
					« <i>sebaldi</i> REINSCH	AD	+		
					« <i>sebaldi</i> v. <i>ornatum</i>				
					NORDST.	AD	+		
					<i>Staurodesmus dejectum</i> TEILING	AD	+		+
<b>Ebriedien</b>					<b>Ebriedien</b>				
					<i>Ebria tripartita</i> SCHUMAN	M	+	+	+