

CYCLE DES MATIÈRES ORGANIQUES DISSOUTES, DU PLANCTON ET DU MICRO-PHYTOPLANCTON DANS L'ESTUAIRE DU BELON LEUR IMPORTANCE DANS L'ALIMENTATION DES HUITRES

par Gérard PAULMIER

L'étude des sources de nourriture des huîtres cultivées dans l'estuaire du Belon doit nous permettre d'apprécier l'importance du potentiel nutritif disponible et peut nous renseigner sur le rôle, éventuellement néfaste, de certains organismes au moment des mortalités constatées dans ce secteur. On admet généralement que la nourriture des huîtres a une origine planctonique et micro-phytobenthique. Cependant, divers chercheurs ont montré que les matières organiques dissoutes ou les bactéries pouvaient constituer une partie de leur alimentation, dans des proportions d'ailleurs difficiles à déterminer (RANSON, 1927 ; DEVÈZE, 1953). Nous rapporterons ici les résultats de l'étude dynamique et les variations saisonnières des matières organiques dissoutes, du plancton, de la microflore benthique et du cycle alimentaire des huîtres dans l'estuaire du Belon, entre 1967 et 1969.

I. - Les matières organiques dissoutes.

Elles ont été dosées suivant une méthode préconisée par GIRAL (1928) et BOURY (1952). 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 nombre de 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 et sujette à quelques inconvénients. On la considère comme une mesure empirique des matières organiques oxydables et de portée limitée car, en règle générale, les substances azotées ne seraient pas oxydées (*Com. method. anal. Trade effluents*, 1957). Nous avons également constaté que lors de la filtration de l'échantillon, celui-ci était enrichi par le filtre. Cet apport a été estimé à environ 50 %, ce qui est considérable. Aussi, dans notre exposé, les valeurs numériques n'ont aucune signification absolue. Toutefois, la cause d'erreur étant relativement constante et d'autre part les courbes obtenues d'après nos analyses étant reproductibles, nous pensons que les variations des teneurs en matières organiques dissoutes sont correctement représentées. Dans cette optique, nous pouvons dégager de notre travail quelques remarques intéressantes.

Au premier abord, l'interprétation des courbes en dent de scie, représentant les valeurs moyennes pour l'ensemble des stations, paraît assez délicate (fig. 1). Cependant, on peut déceler deux périodes principales : l'une en hiver, de décembre à mars, où les matières organiques dissoutes semblent être en faible quantité avec des valeurs inférieures à 2 mg d'oxygène, l'autre en automne,

à fortes teneurs, souvent supérieures à 5 mg d'oxygène. On relève en 1968 des valeurs sensiblement plus élevées qu'en 1969 ; d'autre part, au cours de cette dernière année, on obtient de fortes teneurs

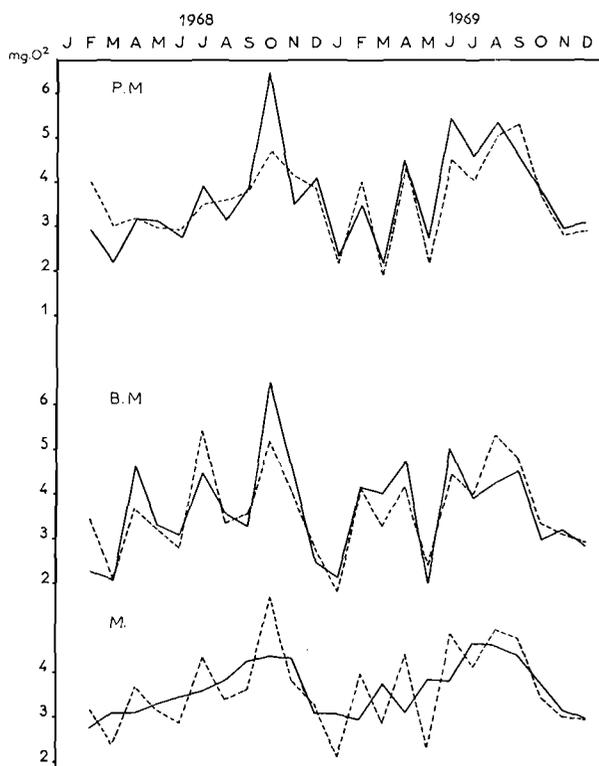


FIG. 1. — Variations saisonnières des teneurs en matières organiques dissoutes dans l'estuaire, à pleine mer et à basse mer. Trait plein : surface ; tiré : fond. *M* : moyenne théorique (trait plein) ; moyenne générale basse mer-pleine mer, fond et surface (tiré).

à une date plus précoce qu'en 1968. Toutefois, l'évolution reste la même pour les deux années, indépendamment du moment de marée et de la profondeur.

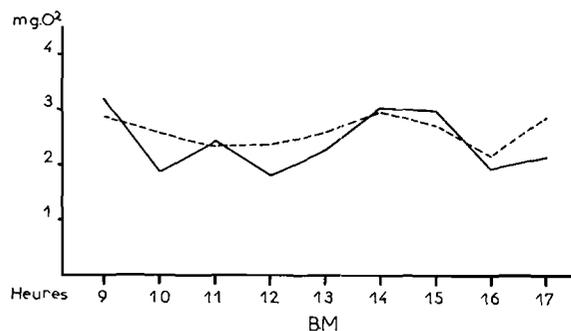


FIG. 2. — Variations des matières organiques pendant un cycle de marée.

Nombreux sont les facteurs susceptibles de modifier les quantités de matières organiques dissoutes (MARTEIL, 1960). LE DANTEC (1968) a pu établir une relation inverse avec la salinité. Pour notre part, nous avons trouvé au Belon, au cours d'un cycle de marée, une relation directe avec l'intensité des courants de flot et de jusant (fig. 2). Afin de faciliter la compréhension des variations annuelles de ce facteur, nous avons construit une courbe théorique à partir des différents dosages effectués sur les échantillons du Belon (fig. 1). Dans son ensemble, elle corrobore les observations faites précédemment. Elle permet de constater un accroissement constant, de l'hiver, où le taux est faible, jusqu'à l'été en 1969 et jusqu'à l'automne en 1968. Elle suggère une relation entre le cycle des matières organiques et le développement du plancton, plus particulièrement du zooplancton.

II. - Étude dynamique du plancton du Belon.

Le plancton de l'estuaire et des zones avoisinantes a fait l'objet de nombreuses recherches, d'abord fragmentaires, plus approfondies ensuite, notamment en 1968 et 1969. Les observations ont porté sur la composition taxonomique, l'étude qualitative et quantitative des organismes, la présence éventuelle d'éléments connus pour leur toxicité ; en outre, les échanges entre les rivières du Belon et de l'Aven, qui ont même embouchure, le rôle de la marée et les relations du plancton avec le milieu ont été examinés.

Les récoltes de plancton ont été effectuées en plusieurs endroits. Dans l'estuaire même deux stations furent retenues, l'une dans la partie amont au lieu-dit Beg-Melen, l'autre en aval au lieu-dit Gorgen, la première correspondant à la station hydrologique n° 4, la seconde étant située entre les points 2 et 3 ; un troisième point de prélèvement fut choisi au confluent de l'Aven et du Belon. Les deux sites extrêmes permettaient d'apprécier les influences fluviale et océanique ; celui du milieu correspondait à l'endroit où les mortalités d'huîtres s'étaient révélées les plus intenses et les plus fréquentes (fig. 3).

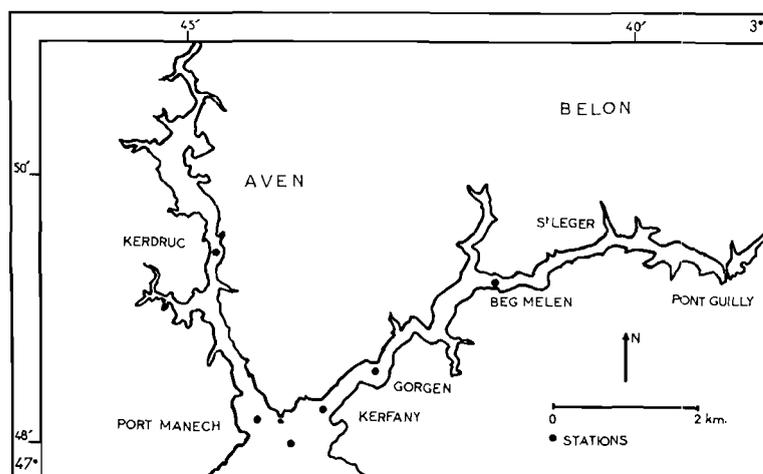


FIG. 3. — Stations planctoniques de l'Aven et du Belon.

Les méthodes de récolte et d'étude du plancton ont été déjà rapportées dans des publications antérieures (PAULMIER, 1965, 1969), auxquelles on pourra se reporter. Enfin, les données quantitatives ont été complétées par la mesure des pigments chlorophylliens suivant la technique de RICHARDS et THOMPSON (1952) et en utilisant les formules de STRICKLAND et PARSONS (1965).

1° Le phytoplancton.

On peut dire que les diatomées dominent très largement dans le plancton : 373 espèces ont été, à ce jour, identifiées, appartenant à 86 genres (cf listes annexes). Ce nombre témoigne de la variété de la population diatomique. 63,3 % des espèces sont connues pour être benthiques. On notera que beaucoup d'espèces benthiques et pédonculées ont, semble-t-il, une phase pélagique, telles que *Bacillaria paradoxa*, *Striatella unipunctata*, *Navicula ostrearia*, *Nitzschia closterium*, etc., tandis que certaines diatomées pélagiques comme *Biddulphia aurita* peuvent, dans certaines conditions, devenir benthiques ou pédonculées. La plupart des espèces dénombrées sont communes aux deux estuaires du Belon et de l'Aven.

Les dinoflagellés forment, avec les diatomées, l'essentiel du phytoplancton ; 141 espèces appartenant à 34 genres ont été identifiées (liste en annexe). La plupart de ces organismes sont pélagiques.

Les autres éléments végétaux planctoniques sont remarquables soit par leur apparition saisonnière, souvent massive, soit par leur petit nombre, soit par leurs caractéristiques particulières,

espèces dulcaquicoles par exemple. Parmi les organismes les plus communément rencontrés, on peut citer une bactérie, *Beggiatoa alba*, des cyanophycées, *Lyngbya aestuarii* GOMONT, *Oscillatoria nigroviridis* GOMONT, *O. brevis* KUTZING, des haptophycées, *Phaeocystis pouchetii* LAGERHEIM, des silicoflagellés, *Dictyocha fibula* EHR., *D. speculum* EHR., des xanthophycées, *Meringosphaera serrata*, des chlorophycées, *Chlamydomonas* sp., *Chlorella* sp., des prasinophycées, *Tetraselmis* sp., *Halosphaera viridis* SCHMITZ, *Hexasterias problematica* CLEVE (selon PARKE et DIXON, 1968), des eugléniens, *Euglena acus* EHR., *E. vermiformis* CARTER, *E. tripteris* DUJ., *Eutreptiella hirudoidea* BUTCHER, *Eutreptia viridis* PERTY, des pleurococcacées, *Trochischia brachiolata* LEMM., *T. moebiusii* LEMM., *T. dictyon* LEMM., des isokontées, *Scenedesmus arcuatus* LEMM., *Pediastrum boryanum* EHR.

Etude qualitative et quantitative.

Deux méthodes ont été employées pour étudier les variations quantitatives du phytoplancton. La première consiste en la numération des différents microorganismes végétaux, la seconde dans le

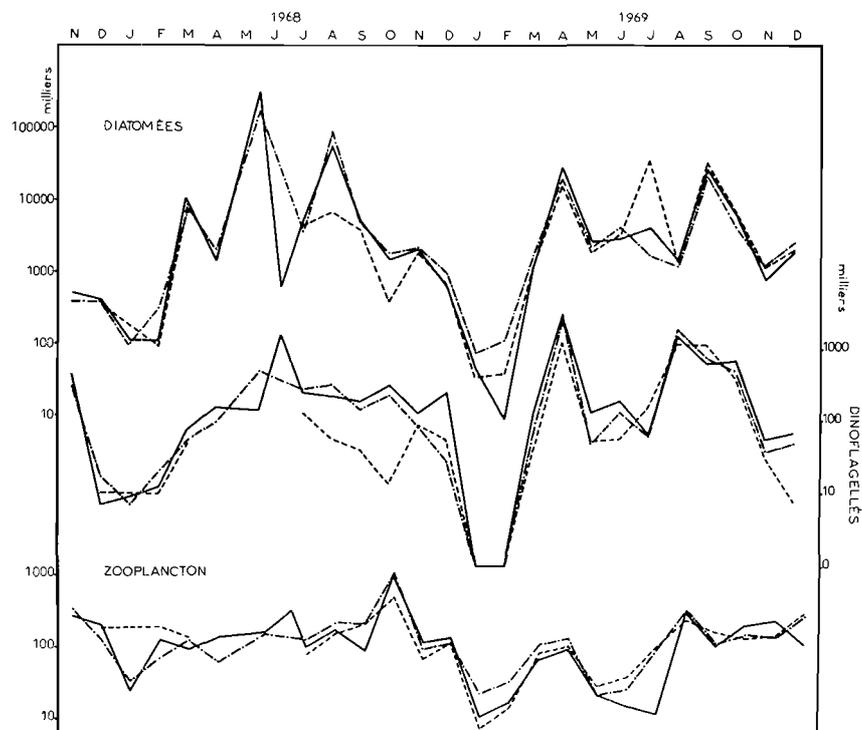


FIG. 4. — Numération des organismes de la rivière de Belon : diatomées, dinoflagellés et zooplancton (courbes semi-logarithmiques). Confluent (trait plein), Gorgen (point-tiret), amont (tireté).

dosage des pigments chlorophylliens à chaque station de prélèvement. La numération des éléments, suivant une technique déjà décrite (MARTEIL, 1960 ; PAULMIER, 1965, 1969) permet de suivre l'évolution des différents groupes phytoplanctoniques et des espèces dominantes en fonction des facteurs ambiants, notamment des diatomées et des dinoflagellés, comme nous l'avons fait en 1968 et 1969 (fig. 4). Nous considérerons plus loin les variations des pigments.

Distribution saisonnière.

Le cycle annuel peut se diviser en quatre phases : une phase hivernale de durée variable mais n'excédant pas trois mois ; une phase de transition ou pré-printanière assez courte ; une phase estivale scindée en deux périodes, avril-juin et juillet-août ; enfin une phase automnale, de septembre à novembre.

Phase hivernale. En janvier-février, la flore pélagique est en grande partie néritique, avec quelques espèces océaniques, reliquats de la période automnale précédente. *Rhizosolenia setigera*, *Biddulphia aurita*, *B. sinensis*, *Coscinodiscus asteromphalus*, *C. radiatus*, *C. excentricus*, et *C. grani* pour les diatomées, sont les éléments prédominants de ces deux mois. Les dinophycées, pratiquement absentes en 1969, ne sont représentées que par quelques espèces, notamment par *Ceratium fusus*, *C. furca*, *Goniaulax diegensis*, *Peridinium depressum*. En plus du contingent pélagique, cette saison est riche de formes benthiques appartenant à de nombreux genres, principalement aux genres *Navicula* et *Nitzschia*. D'ailleurs, sur le plan quantitatif, les diatomées benthiques représentent en moyenne 66,6 % de la population totale (fig. 3), soit les deux tiers. C'est le signe d'une agitation importante des eaux en relation avec des conditions météorologiques défavorables, mais aussi, d'une certaine richesse des espèces benthiques à un moment où le développement des formes pélagiques est très faible. D'une manière générale, cette phase est caractérisée par une pauvreté phytoplanctonique, qui fut plus accentuée en 1969. C'est surtout vrai pour les dinoflagellés dont l'absence fut totale cette année-là.

Phase de transition. Le mois de mars annonce un changement profond dans la composition du phytoplancton qui devient franchement néritique ; le nombre des espèces et des individus augmente. Cette période correspond à la phase de transition caractérisée par une flore diversifiée, généralement de petite taille : *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira gravida*, *T. nordenskioldii*, *Asterionella japonica*, *Chaetoceros danicus*, *Rhizosolenia setigera* pour les diatomées ; *Ceratium fusus*, *Dictyocha speculum*, *Glenodinium mucronatum*, *Goniaulax unicornis*, *Peridinium ovatum* pour les dinoflagellés et les silicoflagellés. En 1968, l'influence des eaux douces se fait sentir par l'apport d'espèces dulcicoles ou saumâtres, en particulier des eugléniens : *Eutreptiella hirudoidea*, *Euglena tripteris* et *E. acus* (BUTCHER, 1961). Si en 1968, l'augmentation de la richesse phytoplanctonique eut lieu plus tôt qu'en 1969, le schéma général n'en fut cependant pas modifié.

Phase estivale ou phase riche. En avril-juin on entre, en fait, dans la phase printanière qui se singularise souvent par la prépondérance quantitative presque exclusive d'un organisme phytoplanctonique sur les autres, tout en permettant une variété assez grande. De nouvelles espèces se substituent de plus en plus à celles de la phase précédente qui régressent. L'année 1968 est marquée par *Rhizosolenia shrubsolei* et l'année suivante par *Nitzschia seriata*. Les autres éléments accompagnateurs sont néritiques et plus ou moins euryhalins ; ils tendent à coloniser le milieu de l'aval vers l'amont, ce sont : *Chaetoceros didymus*, *C. danicus*, *C. radicans*, *Cerataulina bergonii*, *Guinardia flaccida* pour les diatomées, *Ceratium fusus*, *C. lineatum*, *C. furca*, *Diplopeltopsis minor*, *Exuviella cordata*, *Gymnodinium minor* pour les dinoflagellés.

De juillet à septembre, pendant la phase estivale proprement dite, les populations subissent des fluctuations diverses en rapport avec les facteurs ambiants et caractérisées par des successions de planctontes dominées soit par des bacillariales, soit par des dinophycées. C'est ainsi qu'en juillet, *Noctiluca milliaris* est nettement dominant du moins en volume, alors qu'en août ce peut être des diatomées : *Rhizosolenia alata*, *Chaetoceros curvisetus*, *C. socialis*, *C. peruvianus*, *C. lorenzianus*, *Dactyliosolen tenuis* comme en 1968, ou des dinoflagellés : *Dinophysis tripos*, *Peridinium divergens*, *P. oblongum*, *P. depressum*, *P. leonis*, *Ceratium furca*, *C. tripos*, *Goniaulax digitale* comme en 1969.

Pendant toute cette période, la biomasse reste constamment élevée. En 1968, on peut observer deux pics dont le principal se situe en juin (fig. 4) ; il est dû à un extraordinaire développement de *Rhizosolenia shrubsolei* représentant 91,6 % de la population totale. Le développement des dinoflagellés est assez lent ; il est maximal en juin et, par la suite, leur nombre se stabilise jusqu'en décembre. En 1969, trois pics estivaux sont bien marqués en amont ; la floraison phytoplanctonique de juillet, faisant défaut en aval, montre que les perturbations constatées dans le secteur sont dues à des influences extérieures. Le développement des dinoflagellés est plus rapide qu'en 1968. Le potentiel du milieu permettant le développement du phytoplancton en général et des dinoflagellés en particulier, semble supérieur à celui de l'année précédente ; aussi, assistons-nous à une très forte poussée de ces organismes dès avril. A cette époque, l'espèce dominante, *Ceratium fusus*, représente 72 % de l'ensemble des dinoflagellés et seulement 6 % du phytoplancton total. Le silicoflagellé *Dictyocha speculum*, autre espèce abondante au printemps, constitue respectivement 10,6 % et 0,9 %. Ensuite, à l'instar des diatomées, les dinoflagellés accusent une chute très nette toujours en relation, semble-t-il, avec un bouleversement du milieu (refroidissement). Dès le mois d'août, les

dinoflagellés se multiplient à nouveau très rapidement avec, comme espèces dominantes : *Dinophysis tripos* (670 000 cellules par trait de pêche au Gorgen), *Ceratium tripos* (211 000 cellules) et divers *Peridinium*. Dans l'ensemble, les courbes sont parallèles, montrant que l'évolution est identique aux trois stations. Néanmoins, il apparaît qu'à certaines périodes, le milieu devient moins favorable en amont au développement des dinoflagellés.

On notera que les espèces dominantes citées ont leur période optimale en dehors des mortalités d'huîtres ; à ce moment, les dinoflagellés étaient assez variés et seule une petite espèce, *Peridinium quinquecorne*, s'est développée plus intensément. Au Gorgen, on compte 300 100 individus par trait de pêche le 1^{er} juillet ; le 10-7-1969 ce nombre tombe à 42 000 cellules et remonte à 228 600 cellules le 16-7. Dès lors, ce péridinien décroît graduellement. Son développement avait été très faible en 1968 et peu élevé en 1967 ; les moyennes sont les suivantes : 1967 : 16 126 ; 1968 : 2 713 ; 1969 : 115 600.

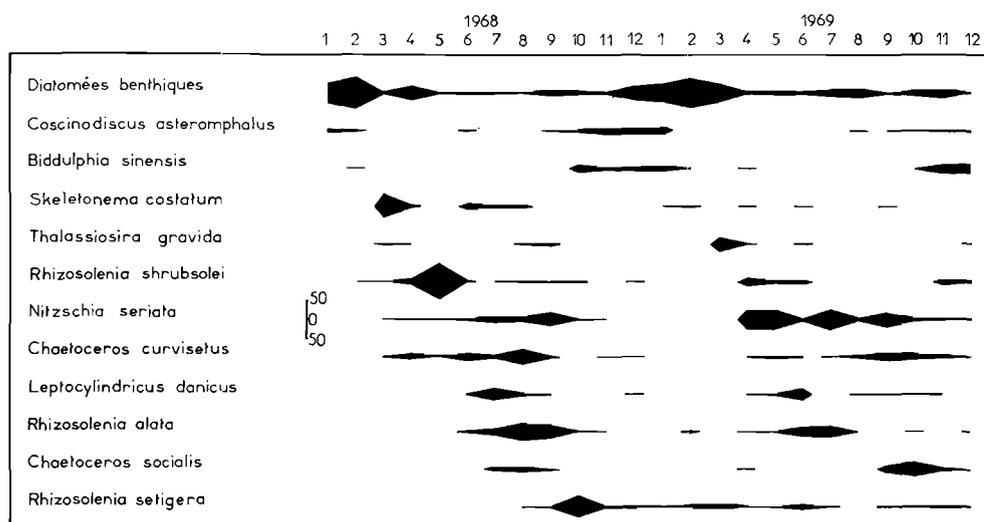


FIG. 5. — Pourcentage des espèces dominantes par rapport à la population totale au Gorgen.

Phase automnale ou phase de régression. Pendant la période transitoire de septembre, s'effectue le remplacement des espèces estivales, souvent de taille réduite, par de nouveaux éléments de dimensions généralement grandes : *Chaetoceros lauderi*, *C. densus*, *C. eibonii*, *Rhizosolenia styliiformis*, *R. alata* f. *indica*, *R. robusta*, *R. acuminata*, *Coscinodiscus asteromphalus*, *C. grani*, *C. concinnus*, *Biddulphia sinensis*, *B. alternans*, *Stephanopyxis palmeriana*, *Ceratium tripos*, *C. longipes*, *C. furca*, *C. falcatum*, *C. longirostrum*, *Peridinium oceanicum*, *P. depressum*, *P. leonis*, *P. divergens* et *Halosphaera viridis*. Quantitativement, cette période est caractérisée par une régression générale. En 1968 elle débute en août, en septembre l'année suivante ; elle semble se stabiliser en fin d'année.

Il apparaît que chaque phase est caractérisée par une communauté phytoplanctonique qui lui est propre, abstraction faite des espèces pérennes relativement abondantes. Ces associations phytoplanctoniques se retrouvent d'une année à l'autre. Il semble que leur cycle annuel soit régulier si l'on se réfère aux travaux effectués sur plusieurs années (PAULMIER, 1965-1969). D'autre part, la composition des planctontes de chaque phase montre, à quelques exceptions près, une certaine analogie avec celle des régions voisines, telles que la Manche (HARVEY, 1934-1935 ; LAFON, DURCHON et SAUDRAY, 1955) ou le bassin d'Arcachon (LUBET, 1955).

Si les communautés phytoplanctoniques se répètent dans leur forme générale d'une année à l'autre, en revanche, les espèces dominantes subissent des fluctuations importantes et leur succession n'est pas parallèle pour les deux années. Cela pourrait tenir à l'état physiologique d'une espèce qui l'année précédente a eu une période végétative trop longue, entraînant une diminution du taux de multiplication (forme d'épuisement, NATHANSON, 1909).

Dans son application présente, le terme dominant définit une espèce dont les individus représentent environ 50 % de l'ensemble des individus de toutes les espèces ; cette affirmation n'est pas toujours vérifiée, notamment lorsque leur nombre est élevé. En 1967 il a oscillé entre 27 et 74 espèces, en 1969 entre 7 et 83. En fonction de critères variés, luminosité, enrichissement du milieu en sels nutritifs par exemple, permettant le développement simultané de plusieurs espèces, la représentation phytoplanctonique peut être différente, une ou plusieurs espèces existant avec des pourcentages de dominance relativement bas (fig. 5).

En 1968, à la station du Gorgen, 11 espèces de diatomées dominantes se sont succédées de janvier à décembre dans des proportions variables (fig. 5). De la fin mai à la mi-juin, *Rhizosolenia shrubsolei* représente 91,6 % de la population totale ; les autres formes importantes sont : en mars, *Skeletonema costatum* (59,8 %), en août, *Rhizosolenia alata* (44,3 %) et, en octobre, *Rhizosolenia setigera* (54,3 %). En amont, les espèces dominantes et leur distribution par rapport à la population

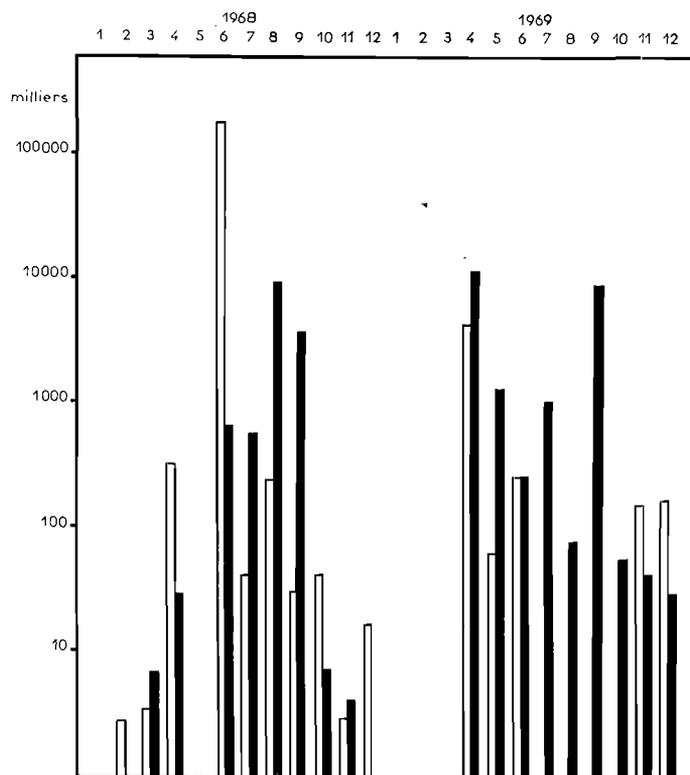


FIG. 6. — Répartition quantitative de *Rhizosolenia shrubsolei* (blanc) et de *Nitzschia seriata* (noir) ; barres semi-logarithmiques.

totale sont assez semblables ; on notera cependant un meilleur développement des éléments à tendance saumâtre mais une limitation quantitative de ceux à tendance océanique. La conséquence de cette situation est d'amoindrir le taux de reproduction des organismes franchement marins souvent responsables des fortes poussées phytoplanctoniques. Les pourcentages de dominance sont donc souvent inférieurs à 50 %. *Skeletonema costatum* domine en mars avec un taux de 65,4 %, *Nitzschia seriata* en juillet avec 23,9 %, *Rhizosolenia alata* en août avec 41,4 %. *Rhizosolenia setigera* en octobre avec 50 %.

En 1969, le schéma est différent. *Skeletonema costatum* n'a pas eu le développement de l'année précédente, de même que *Rhizosolenia shrubsolei*, remplacée par *Nitzschia seriata* (fig. 6), avec des pourcentages de 49,5 %, 50,7 % et 51 %, respectivement en avril, mai et juillet. En amont, la distribution des diatomées est généralement semblable ; seule l'espèce *Nitzschia seriata* a constitué,

au moment de son développement, une fraction importante de la population totale, en mai et en juillet avec respectivement 56,1 et 84,4 %.

La composition spécifique des dinoflagellés a été assez dissemblable pour ces deux années. En 1968, les principales espèces dominantes au Gorgen ont été *Ceratium fusus*, *Peridiniopsis asymetrica*, *Peridinium depressum*, *Noctiluca milliaria*. Cependant, les pourcentages de dominance les plus forts sont relevés en juin avec 28,6 % pour *Exuviella cordata* et en août avec 46,8 % pour *Minuscula bipes*. En 1969, les principaux organismes sont : *Glenodinium mucronatum*, *Noctiluca milliaria*, *Ceratium tripos*, *C. furca*, *Peridinium depressum* ; les pourcentages de dominance atteignent leur valeur maximale en avril (68,8 % pour *Ceratium fusus*), en juillet (64,1 % et 39,7 % pour *Peridinium quinquecorne*) et en août (34,3 % pour *Dinophysis tripos*).

Le plancton d'estuaire est souvent enrichi d'éléments benthiques, où les diatomées représentent parfois la fraction la plus importante du phytoplancton. Dans quelques cas, leur présence est accidentelle et temporaire, mais généralement leur fréquence et leur constance dans le plancton permettent de les considérer comme partie intégrante du phytoplancton. Ainsi, dans les rivières de l'Aven et du Belon, le pourcentage de ces organismes par rapport à la population totale varie dans des proportions considérables suivant les saisons : de 0,1 à 92,5 %. Il est généralement plus élevé pendant les mois d'hiver. Leur montée dans le plancton superficiel serait due à des courants de convection ou à des causes d'ordre physiologique coïncidant avec une multiplication végétative importante et rapide (TRÉGOUBOFF, 1957). Cette constance des éléments benthiques dans les prélèvements de surface a déjà été remarquée en particulier par LUBET (1955), GRALL et JACQUES (1964), PAULMIER (1965, 1969). Nous examinerons plus loin les facteurs qui influent sur leur distribution.

Variations des chlorophylles.

Une quantité d'eau connue, généralement d'un ou deux litres, est filtrée sur membrane millipore de 1,2 μ de porosité. La dissolution du filtre se fait dans 10 cm³ d'acétone à 90 %, après addition de 1 cm³ de carbonate de magnésium. L'extraction des pigments s'opère au froid et à l'obscurité pendant 24 heures. Après une centrifugation et un nouveau refroidissement, l'extrait est passé au spectrophotomètre aux longueurs d'ondes suivantes : 665, 645, 630, 510, 480 et 430 μ . La densité optique à 750 μ donne la turbidité de l'extrait. Cette méthode comporte quelques inconvénients ; en particulier, le volume d'eau filtrée est relativement restreint en raison des fortes turbidités propres aux estuaires, notamment en périodes pluvieuses. Selon de nombreux auteurs, les résultats sont entachés d'erreurs estimées faibles pour la chlorophylle a (RICHARDS et THOMPSON, MARGALEF, 1963), mais variant dans des proportions plus fortes pour les autres chlorophylles et les caroténoïdes.

Les mesures n'ont commencé qu'en juin 1968, ce qui ne permet qu'une comparaison partielle entre les deux années. Au Gorgen, de juin 1968 à décembre de la même année, les valeurs des chlorophylles a, b, c, ont varié dans des proportions différentes :

	maximum		minimum	
Ca	3,01	été	0,13	automne-hiver
Cb	4,16	—	0,44	—
Cc	16,25	—	0,10	—

Ces données montrent que les chlorophylles atteignent leur maximum en été, en juin pour la période considérée ; il correspond à la forte poussée diatomique de ce mois. Il subit une chute brutale en juillet, en rapport avec une dépression phytoplanctonique observée à la même date. En août, la nouvelle hausse des chlorophylles, en particulier de la chlorophylle c, correspond au troisième pic estival. En septembre, s'amorce une régression différentielle des chlorophylles jusqu'à l'hiver où les teneurs les plus basses sont relevées (fig. 7).

En 1969, les valeurs représentatives du phytoplancton et des chlorophylles sont très faibles en hiver, mais dès le mois de mars, elles augmentent dans de grandes proportions. Au Gorgen, les valeurs respectives pour les chlorophylles a, b et c sont de 4,48, 2,80 et 2,69. Les rapports entre chlorophylles, chlorophylle a/chlorophylle b et chlorophylle a/chlorophylle c, respectivement de 1,6 et 1,7, sont l'indice d'une productivité relativement élevée qui ne suffit pas à expliquer l'augmentation parallèle du phytoplancton qui n'atteindra le maximum de son développement qu'en avril, au moment où les chlorophylles accuseront une baisse très nette. L'évolution du phytoplancton et celle des chlo-

rophylls ne sont pas obligatoirement concomitantes. Cette anomalie peut s'expliquer par l'analyse du matériel pigmentaire du plancton. En mars, mois riche en chlorophylles, divers phytoflagellés viennent s'ajouter aux diatomées alors dans une phase végétative : des eugléniens, des chrysomonadines, *Phaeocystis pouchetii* et peut-être divers autres petits phytoflagellés benthiques, le matériel benthique en suspension étant alors assez abondant comme en témoigne le pourcentage des diatomées de fond pendant ce mois : 46,8 % ; en avril la teneur en pigments est très faible, alors que les diatomées printanières sont en plein développement et nettement plus nombreuses qu'au mois précédent (fig. 4). Ces données suggèrent qu'il y a eu une utilisation des pigments par des herbivores et une dispersion du stock chlorophyllien présent entre les cellules végétales alors en pleine multiplication. Cette phase est suivie par deux périodes à teneur en chlorophylles élevée en mai-juin et en septembre-novembre, entrecoupée d'une période pauvre en juillet-août.

On admet généralement que le quotient des densités optiques à 430 μ et 665 μ permet de situer le stade d'évolution des pigments. D'une façon générale, il est lié par une relation inverse au cycle de la chlorophylle a ; les faibles valeurs du quotient sont l'indication d'un pouvoir photosynthétique

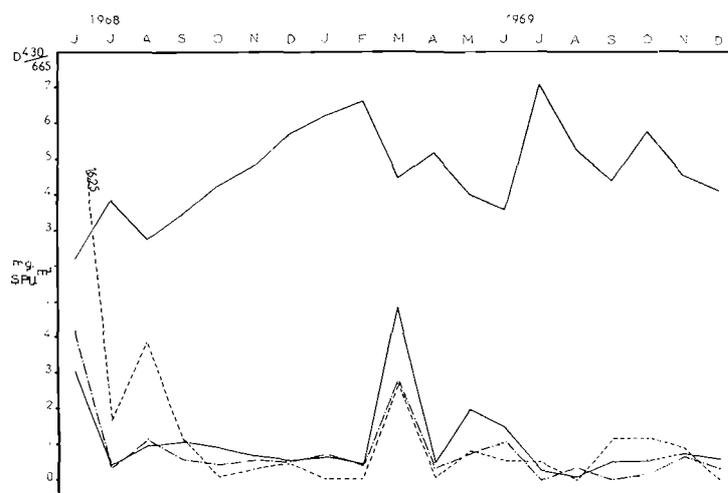


FIG. 7. — Variations des chlorophylles et de l'indice de diversité pigmentaire au Gorgen. Chlorophylle a (trait plein), chlorophylle b (point-tiret), chlorophylle c (tireté).

intense, les quotients élevés au contraire, témoignant d'un vieillissement des populations phytoplanctoniques, mis en évidence par l'accroissement des pigments secondaires par rapport à la chlorophylle a. La présence de pigments détritiques détermine également une augmentation de ce quotient (MARGALEF, 1963 ; MOREAU, 1967 ; JACQUES, 1968). Les données recueillies en rivière du Belon corroborent ces observations générales.

En juin 1968, la diversité pigmentaire est de 2,2 ; elle passe à 3,83 en juillet lors de la diminution des pigments, en particulier de la chlorophylle a. Elle retombe à 2,82 en août, en même temps qu'est observé un accroissement des chlorophylles. A partir de septembre, les chlorophylles diminuent progressivement jusqu'en février 1969, tandis que la diversité pigmentaire ne cesse de s'accroître jusqu'à cette date où elle atteint 6,56. Cette augmentation continue, corrélative à la fois d'un vieillissement des populations phytoplanctoniques et de la présence de pigments détritiques, peut être due également à la prépondérance accrue des populations de dinoflagellés en automne, le rapport des diversités spécifiques des populations de diatomées et de dinoflagellés étant alors voisin de 1,5 (MARGALEF). La diversité pigmentaire fluctue ensuite, en fonction de l'évolution du phytoplancton. Elle a tendance à diminuer lors des poussées de mai-juin, augmente pour atteindre une valeur élevée de 7,09, lors de la période de pauvreté de juillet. D'août à décembre, les valeurs restent constamment supérieures à 4, probablement en raison d'une grande quantité de matériel détritique apporté par la dégradation de certaines algues multicellulaires (*Ulva lactuca*, *Enteromorpha compressa*), observée en août et en septembre. A la même époque, MARIN (*supra*) constate une

augmentation des matières organiques sur les sols. L'examen des rapports chlorophylle *a*/chlorophylle *b*, pendant les mois d'été, montre la prépondérance très nette de la chlorophylle *b* en août :

dates		Confluent	Gorgen	Amont	
a/b					
10-6		1,19	1,19	1,48	
10-7		∞	∞	∞	(Cb à l'état de traces)
20-8		0,71	0,27	0,85	
9-9		16,78	21,10	49,30	

Les données recueillies sur le cycle des chlorophylles et l'évolution du rapport de la diversité pigmentaire confirment la disparité entre les deux années et soulignent le rôle joué par le changement de nature des eaux au mois de juillet 1969.

Diversité spécifique.

La diversité spécifique caractérise la distribution des individus en espèce. Nous avons employé l'indice de Gleason : $d = (s-1) / \log. e N$ où *s* est le nombre d'espèces et *N* le nombre d'individus. Dans ce travail, nous avons séparé les diatomées et les dinoflagellés et calculé l'indice de diversité spécifique pour chacun de ces deux groupes. Le rapport de ces deux indices *D* (diatomées) et *d* (dinoflagellés) donne un aperçu de l'évolution de ces deux groupes l'un par rapport à l'autre.

Le mouvement des variations de l'indice de diversité des diatomées ne diffère d'une année à l'autre que par son amplitude. Les indices sont relativement faibles en janvier-février : 1,57 à 2,82 en 1968 et 0,56 à 2,22 en 1969. Ils augmentent en mars pour atteindre un premier maximum en avril, les valeurs passant à 3,88 en 1968 et 4,23 en 1969. Cette pointe d'avril est suivie d'une chute assez brusque en mai-juin, 0,71-2,81 en 1968 et 2,00-3,03 en 1969. Après une stabilisation relative, les indices amorcent à nouveau une augmentation en août qui se fait par paliers jusqu'en novembre-décembre, date auxquelles les valeurs maximales sont rencontrées.

Ces résultats laissent apparaître quatre phases assez reproductibles d'une année à l'autre, et un certain parallélisme entre les courbes des différentes stations avec toutefois, des valeurs de plus en plus élevées, dans l'ensemble, de l'aval vers l'amont (fig. 8). Il y a une assez grande dissemblance entre les courbes des indices de diversité spécifique des diatomées et des dinoflagellés. Les valeurs extrêmes des indices respectifs de ces 2 groupes sont comprises entre 0,64 et 5,09 pour le premier, 0 et 3,10 pour le second.

En ce qui concerne les dinoflagellés, des valeurs très faibles sont trouvées en hiver, jusqu'à devenir même nulles (1969). A partir de mars, l'indice augmente progressivement pour atteindre son maximum en automne ; toutefois, en 1969, l'indice de diversité accuse une baisse très nette en juillet. D'après GRALL (1965), une forte diversité spécifique de l'hiver et du printemps serait le fait d'un apport benthique d'une part, et de facteurs de croissance moyens ne permettant pas le développement massif d'une espèce, d'autre part. Ces considérations s'accordent partiellement avec nos résultats, du moins en ce qui concerne les diatomées. Cependant, pendant l'hiver 1969, les indices sont très faibles et coïncident avec une population à la fois pauvre en espèces et en individus. Il en est de même pour les dinoflagellés. Toutes choses égales, il est probable que le nombre d'individus est proportionnellement grand par rapport au nombre d'espèces. La diminution de l'indice en été est conforme aux observations de GRALL (1964) qui attribue ces faibles valeurs aux facteurs du milieu qui, pendant cette période, favorisent la compétition interspécifique. L'indice augmente ensuite parallèlement à la multiplication différentielle des espèces (MARGALEF, 1958, 1961).

Le rapport des deux indices est aussi très significatif. Les diatomées et les dinoflagellés sont les éléments fondamentaux du système planctonique et les relations entre ces deux groupes sont intéressantes à suivre.

Les quotients élevés de la phase hivernale, avec une tendance vers l'infini durant l'hiver 1969, montrent une prépondérance très nette, voire exclusive, des diatomées pendant cette saison. Les quotients diminuent en mars-avril, au moment où les dinoflagellés augmentent en nombre, et restent relativement faibles pendant toute la phase estivale. Sauf en juin 1968 et en août 1969 où les rapports de *D/d* sont inférieurs à 1, les diatomées sont généralement prépondérantes.

Dans l'ensemble les quotients augmentent de l'aval vers l'amont. Les données ci-dessous illustrent cette progression du rapport des deux indices.

	1968	Phase hivernale	Phase estivale
Confluent (aval)		3,58	2,25
Gorgen		4,85	2,69
Beg-Melen (amont)		5,30	3,37

Ces résultats permettent d'envisager deux hypothèses quant à la distribution des organismes phytoplanctoniques, particulièrement des dinoflagellés ; ils suggèrent d'une part un milieu de moins en moins favorable de l'aval vers l'amont, d'autre part, une origine océanique pour ces mêmes organismes et une accessibilité aléatoire vers les zones amont de l'estuaire.

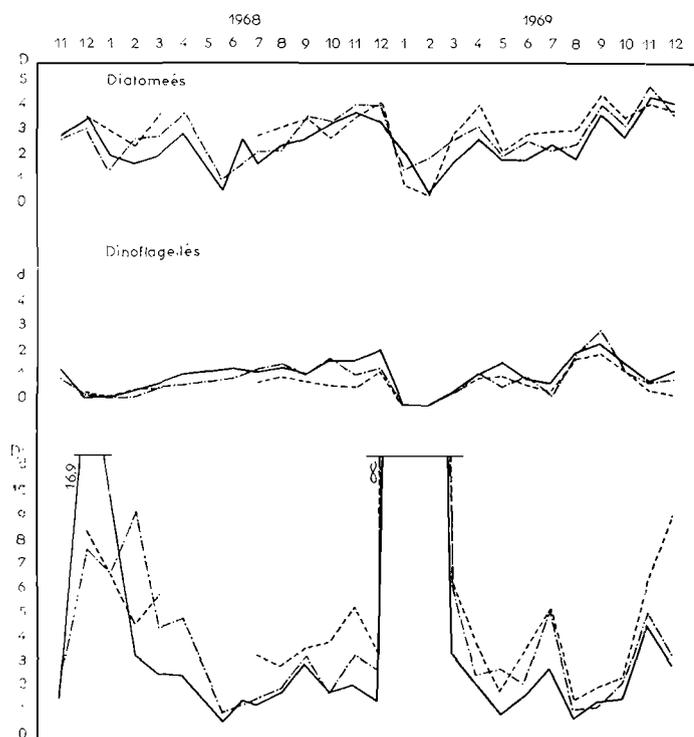


Fig. 8. — *Indice de diversité spécifique des diatomées, des dinoflagellés et rapport des indices. Confluent (trait plein), Gorgen (point-tiré), amont (tireté).*

Enfin, les variations du rapport des indices de diversité pendant l'été 1969 permettent de vérifier un point essentiel de notre étude : l'appauvrissement du phytoplancton et principalement des dinophycées au début du mois de juillet, consécutif à un apport d'eau froide. A ce moment, le rapport D/d subit une augmentation notable à toutes les stations, signe d'une diminution proportionnellement plus importante des dinoflagellés. Les valeurs du quotient comprises entre 1,86 et 3,69 au mois de juin, passent de 2,88 à 5,39 en juillet, puis à la fin du phénomène, fin juillet-août, tombent entre 0,99 et 1,66. Ces deux dernières données montrent qu'à ce moment-là, le milieu devient extrêmement favorable aux dinoflagellés qui connaissent alors un développement intense. On peut estimer que l'équilibre se rétablit dans le courant de septembre.

2° Le zooplancton.

Le zooplancton étant étroitement lié au phytoplancton permet, dans une certaine mesure, d'en expliquer les variations. Il nous a paru utile de l'étudier sommairement et de suivre son évolution.

qualitativement et quantitativement, en fonction du rôle qu'il assume dans le métabolisme de la rivière du Belon.

Nous avons déjà souligné dans nos études précédentes, la composition hétérogène du zooplancton ; les estuaires du Belon et de l'Aven ne font pas exception à la règle (PAULMIER, 1965, 1969).

Le zooplancton est dominé par trois groupes : les copépodes, les tintinnides et les cladocères. Si dans leur ensemble, les copépodes et les tintinnides se rencontrent toute l'année, en revanche, les cladocères sont nettement saisonniers. Secondairement, les stades larvaires acquièrent une certaine importance, particulièrement en été, à l'époque de reproduction de la plupart des invertébrés vivant dans ce biotope.

Etude qualitative et quantitative.

a) Les copépodes.

A ce jour, 41 espèces de copépodes ont été identifiées, représentant 27 genres (liste annexe). Toutes sont épiplanctoniques, le secteur étudié se situant entièrement dans la zone épipelagique supérieure 0-20 m (PÉRÈS, 1961). Quelques espèces benthiques se rencontrent plus ou moins abondamment selon les circonstances (harpacticoidés).

Répartition saisonnière.

Acartia clausi est la seule espèce véritablement pérenne, la présence des autres copépodes étant saisonnière avec une durée plus ou moins longue.

Phase hivernale. En 1968, *Oithona similis* et *Oncaea media* sont les espèces dominantes. 1969 présente une variété plus grande : *Euterpina acutifrons*, *Oncaea media*, *Oithona similis*, *Acartia discaudata*, *Paracalanus parvus* et *Mecynocera clausi*. Les espèces accessoires sont toutes aussi diversifiées et occasionnellement très communes : *Ctenocalanus vanus*, *Oithona plumifera*, *Temora longicornis*, *Corycaeus anglicus*, *Microsetella atlantica*, *Centropages hamatus*, *Diaixis pygmaea* et *Metridia longa*.

Phase de transition. Les copépodes, assez faiblement représentés à ce moment en 1968, sont toujours très nombreux en 1969, où les éléments principaux sont à peu près les mêmes que dans la phase hivernale. *Oithona similis*, *Acartia clausi*, *Temora longicornis*, *Paracalanus parvus* prédominent, *Clausocalanus arcuicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Calanus helgolandicus* s'ajoutant aux principales espèces secondaires précédemment rencontrées.

Phase estivale. Le nombre des espèces et des individus augmente en été, mais davantage en 1969 qu'en 1968. Les espèces dominantes pour les deux années sont : *Oithona similis*, *O. nana*, *Euterpina acutifrons* et *Acartia clausi* ; *Paracalanus parvus* et *Centropages hamatus* sont les principales espèces accompagnatrices.

Phase automnale. C'est la période la plus riche en copépodes aussi bien en 1968 qu'en 1969. Ce sont généralement les espèces de petite taille qui dominent : *Oithona nana*, *Oncaea media*, *O. subtilis*, *Paracalanus parvus*, *Euterpina acutifrons*, *Pseudocalanus elongatus*, *Corycaeus anglicus* sont également abondants. *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus*, *Isias clavipes*, *Labidocera wollastoni* viennent en troisième rang. On notera enfin, en automne et au printemps, la présence d'*Acartia bifilosa* dans la partie amont de la rivière.

D'une manière générale, les copépodes ont été plus abondants en 1969, probablement parce qu'ils ont disposé d'un phytoplancton plus riche. Leur maximum se situe en automne quelle que soit l'année. C'est donc pendant cette période qu'ils rencontrent les conditions optimales à leur développement (fig. 9).

b) Les cladocères.

Ce groupe revêt de l'importance en raison du stock de nourriture qu'il représente, avec les copépodes, pour les jeunes poissons de ce secteur (*Atherina*, *Mugil*, *Morone*). Ces animaux ne sont qu'au nombre de cinq espèces, appartenant à trois genres. Leur apparition dans le plancton, qui se manifeste par des phases de pullulation, n'est effective que d'avril à novembre, bien qu'en 1968 ils soient relativement abondants en décembre au Confluent. Les cladocères *Evadne spinifera* et *E. nordmanni* font généralement leur apparition dans le courant du printemps. Ils atteignent leur

développement maximal en juillet-août. L'espèce *Podon leuckarti* est plus tardive ; en 1968 elle apparaît en juin et l'année suivante en mai. Son développement maximal se situe d'août à octobre. *Pennilia avirostris* se manifeste plus ou moins régulièrement en octobre et persiste parfois jusqu'en novembre. Enfin, *Podon intermedius* a une distribution assez différente. Cette espèce est présente soit en mars, soit en octobre-novembre, soit pendant ces deux périodes au cours d'une même année.

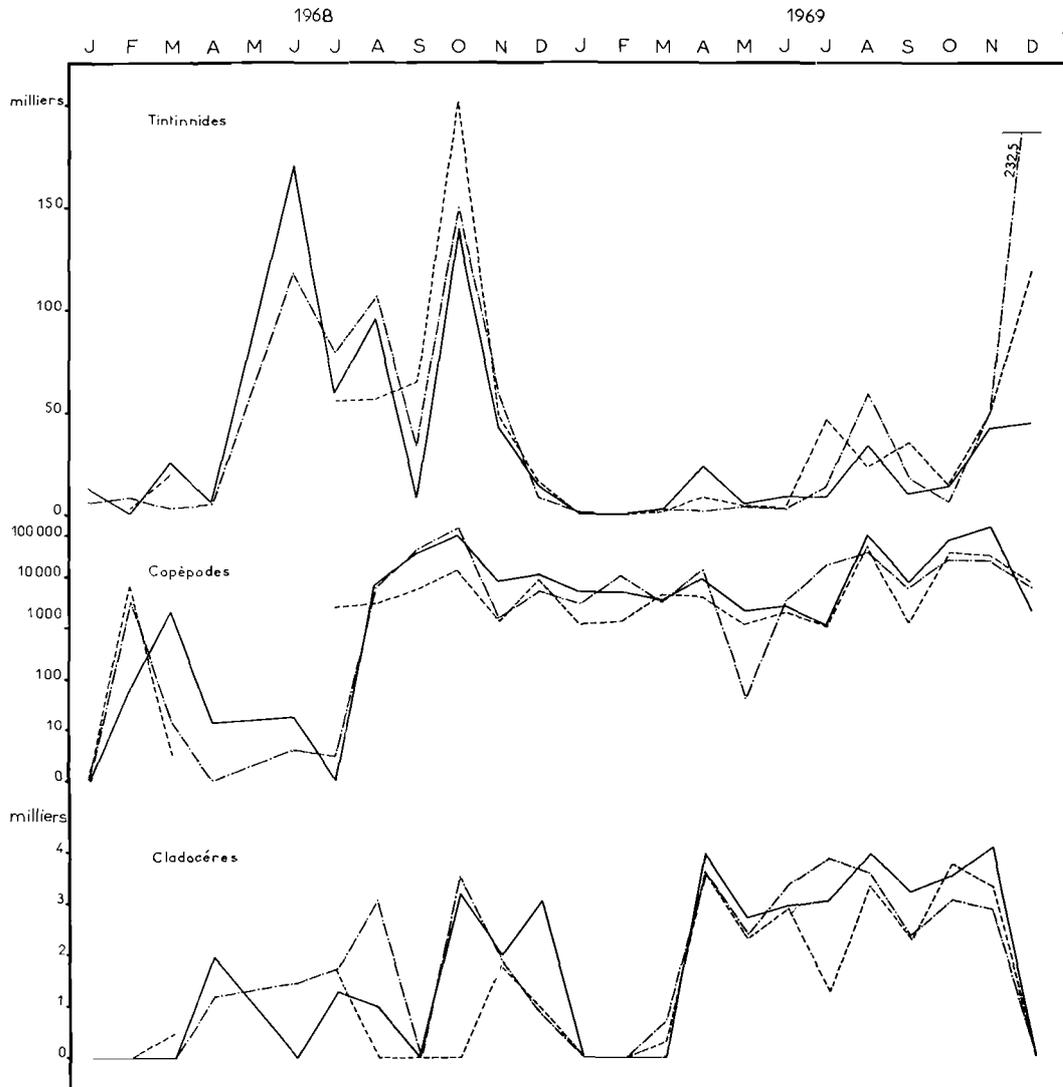


FIG. 9. — Distribution quantitative des tintinnides, des copépodes (semi-logarithmiques) et des cladocères. Confluent (trait plein), Gorgen (point-tiret), amont (tireté).

En dehors de la phase hivernale où ces organismes font défaut, les courbes quantitatives présentent certaines analogies avec celles des copépodes. D'une manière générale, les cladocères furent trouvés en quantités supérieures en 1969 et leur nombre fut plus constant pendant toute l'année. L'automne semble être la saison la plus favorable pour ces animaux et, apparemment, ils paraissent avoir disposé, comme les copépodes, d'une nourriture probablement plus abondante en 1969.

c) Les tintinnides.

C'est le troisième groupe zooplanctonique intéressant. Ces unicellulaires marins semblent jouer plusieurs rôles, suivant les espèces, au sein des communautés planctoniques. Certains d'entre eux paraissent inféodés à un groupe d'espèces phytoplanctoniques particulières, tels les *Favellidae* et certains *Tintinnidae*, qui, après examen des vacuoles digestives de leur cytoplasme, se sont révélés être des prédateurs de petits dinoflagellés planctoniques (LEBOUR, 1922) ; d'autres seraient omnivores (TREGOUBOFF, 1957) ou même détritivores. Quoiqu'il en soit, en dehors du rôle limitatif pour certaines espèces phytoplanctoniques, qui peut leur être imparti, les tintinnides semblent avoir une activité importante dans le processus de régénération des sels nutritifs, soit en réduisant certains unicellulaires végétaux à leur simple expression, soit en utilisant les déchets organiques répandus dans l'eau à la suite de mortalités inévitables (prédation, concurrence, conditions défavorables du milieu), de certains organismes planctoniques, tels que les copépodes et leurs nauplii, les cladocères et autres stades larvaires. Les fortes poussées de tintinnides sont souvent consécutives de celles d'animaux mieux organisés.

Jusqu'à ce jour, 35 espèces de tintinnides ont été identifiées dans la région belonnaise, représentant 13 genres (liste en annexe).

Seuls, quelques *Tintinnopsis* sont fréquents en hiver, en particulier *Tintinnopsis campanula*. Leur nombre et leur diversité augmentent au printemps et, à l'espèce déjà citée, viennent s'ajouter *Tintinnopsis beroidea*, *T. parvula* et *Stenosemella ventricosa*.

Ce groupe trouve en été son plein épanouissement. Les *Tintinnopsis* sont toujours présentes, notamment *T. subacuta* mais les *Favellidae*, avec *Favella serrata*, *F. ehrenbergii*, *F. helgolandica*, sont les espèces caractéristiques. On trouve encore *Helicostemella subulata*, *Stenosemella oliva*, *Leprotintinnus bottnica*. La plupart de ces tintinnides peuvent être rencontrés en automne en plus ou moins grand nombre, *Tintinnopsis cylindrica*, *T. campanula*, *T. butschlii*, *Stenosemella ventricosa* trouvant des conditions optimales à cette époque. D'autres espèces font des apparitions irrégulières pendant cette saison ; c'est le cas pour *Dadayella bulbosa*, *Favella panamensis* et *Tintinnopsis strigosa*. Enfin, cette période est marquée par la venue d'espèces à tendance océanique, généralement assez rares : *Steenstrupiella steenstrupii*, *Dictyocysta speciosa*.

Au point de vue quantitatif, ces organismes présentent la particularité d'avoir été plus abondants en 1968, contrairement aux copépodes et aux cladocères qui eux, nous l'avons vu précédemment, ont eu leur abondance maximale en 1969.

d) Autres organismes zooplanctoniques.

Coelentérés. 17 espèces ont été identifiées (liste en annexe). Ces organismes se manifestent surtout en été où le siphonophore *Muggiaea atlantica* domine largement, accompagné par *Liriope tetraphyla*, *Hybocodon prolifer*, *Muggiaea kochi* et en août *Chelophyes appendiculata*. Le cténophore *Pleurobrachia pileus* est plus précoce, il est surtout fréquent en avril-mai.

Chaetognathe. Une seule espèce a été reconnue dans ces eaux : *Sagitta friderici*. Observée de mai à novembre, son développement maximal se situe d'août à octobre.

Appendiculaire. *Oikopleura dioica* est la seule espèce inventoriée dans ce secteur. Son cycle présente deux maxima, l'un en avril, le plus important, l'autre en septembre. Cet appendiculaire manque pendant les mois d'hiver.

Dans l'ensemble, la composition taxinomique du zooplancton de l'estuaire du Belon, est assez semblable à celle d'autres estuaires déjà étudiés (PAULMIER, 1965, 1969). Différents critères déterminent la répartition dynamique des organismes zooplanctoniques de la rivière de Belon : la topographie du lieu, du fait même des arrangements morphologiques des fonds, les facteurs physico-chimiques variables et l'action spécifique des apports fluviaux par l'amont.

L'étude des trois grands groupes zooplanctoniques, copépodes, cladocères et tintinnides a été plus approfondie ; sur le plan qualitatif, elle permet de souligner l'homogénéité du milieu à un moment donné, les mêmes espèces se rencontrant, à peu de chose près, en aval et en amont ; sur le plan quantitatif, elle met en valeur le parallélisme relatif des courbes des variations numériques des divers éléments zooplanctoniques, pour chaque station. Elle permet de situer les périodes

de perturbation, notamment en juillet 1969 ; elle montre aussi l'opposition existant entre la distribution quantitative générale du zooplancton et celle des copépodes, des cladocères et des tintinnides en 1968 et 1969 (fig. 4 et 9).

3° Relations du plancton avec le milieu.

Influences extérieures.

Les apports extérieurs sont principalement constitués d'éléments terrigènes et fluviatiles : végétaux, débris terrestres organiques et minéraux divers, organismes dulcaquicoles. L'importance des apports externes est fonction de l'élément vectoriel. Au cas particulier, deux sources peuvent être retenues :

Dates	Diatomées			Dinoflagellés			Zooplancton		
	Belou	Confluent	Aven	Belou	Confluent	Aven	Belou	Confluent	Aven
1-VI	4 404 000		4 248 500	212 600		354 500	271 900		67 900
8-VI	12 786 000	18 488 000	15 950 000	1 462 000	1 274 000	3 084 100	298 700	120 700	361 500
5-VII	4 203 300	703 100	1 975 000	631 500	242 000	322 300	150 100	69 800	1 035 000
25-VII	7 950 400		14 163 400	239 800		342 300	641 300		115 300

TABLE. 1. — Répartition quantitative des principaux groupes planctoniques en aval du Belou, de l'Aven et du Confluent, pendant l'été 1967.

a) Ce sont en premier lieu, les éléments apportés par les ruissellements ou par les cours d'eau se jetant dans le Belou. Ils sont représentés par des matières soit minérales soit organiques plus ou moins dégradées. On y retrouve aussi des éléments vivants, plancton ou microorganismes dulcaquicoles, notamment au moment des crues d'automne et d'hiver : diatomées telles que, *Meridion circulare*, *Gomphonema constrictum*, *G. acuminatum*, *Eunotia pectinalis* var. *ventricosa*, *Fragillaria construens*, *Nitzschia acicularis*, *N. subtilis*, *Pinnularia viridis*, *P. nobilis*, *P. flamma*, etc. ; dinoflagellés, *Gymnodinium* sp. ; microalgues diverses ou isokontées, *Chlorela* sp., *Micrasterias* sp., *Closterium* sp., *Scenedesmus arcuatus* et *Pediastrum boryanum*.

Dates	Nbre total d'espèces		Espèces océaniques	
	Belou	Aven	Belou	Aven
1-VI	36	40	7	4
8-VI	63	50	11	16
5-VII	49	39	12	8
25-VII	73	66	17	20

TABLE. 2. — Nombre d'espèces dans les deux rivières de l'Aven et du Belou, pendant l'été 1967.

Les crues, en favorisant l'extension des eaux saumâtres, aident au développement des eugléniens tels que *Eutreptiella hirudoidea*, *Eutreptia tripteris*, *E. viridis*, *Euglena acus* et *E. vermiformis*, qui furent particulièrement abondants en 1968.

b) C'est ensuite, le refoulement éventuel dans le Belou des eaux issues de l'Aven, les deux estuaires ayant une embouchure commune. Or l'Aven reçoit les eaux usées de l'agglomération de Pont-Aven et des quelques établissements industriels établis sur ses rives (conserveries, minoterie, etc.).

Pour tenter de préciser l'importance et les effets du mélange des eaux des deux rivières, nous avons, en 1967, inventorié le plancton en même temps qu'était menée l'étude hydrologique des deux secteurs considérés.

Les données quantitatives, rapportées dans les tableaux, révèlent une évolution différente du plancton dans les deux rivières tant en ce qui concerne le nombre total d'éléments que celui des espèces. En outre, les valeurs trouvées au confluent et dans les deux estuaires ne permettent pas de dire qu'il y a transport de l'un à l'autre (tabl. 1 et 2).

L'étude qualitative met en évidence la présence d'organismes d'eaux dessalées et dulcaquicoles dans l'Aven, qu'il s'agisse de diatomées (*Melosira varians*, *Surirella spiralis*, *Synedra* sp., *Pinnularia* sp., *P. mesolepta*, *P. viridis*, *P. nobilis*, *Cyclotella* sp., *Gomphonema acuminatum*) et de rotifères (*Synchaeta* sp. et *Colurella* sp.). A l'exception de la dernière espèce nommée, les autres formes ont été trouvées aussi dans la partie amont de la rivière de Belou, mais la plupart étaient généra-

lement absentes en aval. La distribution des *Synchaeta* souligne mieux encore la disparité existant entre les deux stations aval de ces estuaires.

	Belon	Aven
1-6	absents	traces
8-6	5 428	1 481
5-7	2 300	400 000
25-7	101 600	19 900

En résumé, si à certains moments, du fait de la marée, les eaux des deux estuaires peuvent partiellement se mélanger, la discordance numérique des groupes, la distribution inégale des espèces et, surtout, la discontinuité planctonique d'une rivière à l'autre montrent que les échanges d'eau entre les deux secteurs ne peuvent être que très limités. Seuls des déplacements considérables des masses d'eau pourraient influencer le comportement des huîtres.

Rôle de la marée.

La marée est un des facteurs mécaniques influençant le plus les variations journalières du plancton, la distribution des organismes qui le composent dans les estuaires ou sur le littoral comme

Stations	Basse mer		Mi-flot		Pleine mer	
	Espèces	Nbre (en milliers)	Espèces	Nbre (en milliers)	Espèces	Nbre (en milliers)
Confluent	<i>Skeletonema costatum</i> . . .	5 682	<i>S. costatum</i>	20 655	<i>S. costatum</i>	6 214
	<i>Thalassiosira nordenskioldii</i>	2 138	<i>T. nordenskioldii</i>	5 669	<i>T. nordenskioldii</i>	2 248
	<i>Chaetoceros danicus</i>	727	<i>Ch. danicus</i>	3 692	<i>Ch. danicus</i>	1 494
	<i>Asterionella japonica</i>	393	<i>T. gravida</i>	719	<i>T. gravida</i>	364
	<i>Thalassiosira gravida</i>	201	<i>A. japonica</i>	642	<i>A. japonica</i>	364
Gorgen	<i>Skeletonema costatum</i>	2 468	<i>S. costatum</i>	5 846	<i>S. costatum</i>	5 191
	<i>Thalassiosira nordenskioldii</i>	842	<i>T. nordenskioldii</i>	1 348	<i>T. nordenskioldii</i>	1 381
	<i>Chaetoceros danicus</i>	472	<i>Ch. danicus</i>	717	<i>Ch. danicus</i>	795
	<i>Thalassiosira gravida</i>	134	<i>T. gravida</i>	385	<i>T. gravida</i>	262
	« <i>decipiens</i>	93	<i>A. japonica</i>	184	<i>A. japonica</i>	227
Amont	<i>Thalassiosira nordenskioldii</i>	188			<i>S. costatum</i>	7 388
	<i>Skeletonema costatum</i>	171			<i>T. nordenskioldii</i>	1 079
	<i>Biddulphia aurita</i>	68			<i>Ch. danicus</i>	794
	<i>Thalassiosira gravida</i>	49			<i>T. gravida</i>	198
					<i>A. japonica</i>	157

TABLE. 3. — Evolution qualitative des diatomées pendant un cycle de marée.

aussi l'apport du matériel particulaire benthique au sein du plancton. Deux éléments sont à considérer : l'heure de la marée et son amplitude.

Heure de la marée. Nous avons pu suivre, en partie, les fluctuations du plancton au cours d'une marée de coefficient 79, le 27-3-68, en effectuant des récoltes de l'aval vers l'amont, à basse mer, mi-marée et pleine mer. A cette date, le phytoplancton est essentiellement composé d'espèces équinoxiales et hivernales : *Skeletonema costatum* (dominante), *Thalassiosira nordenskioldii*, *T. gravida*, *T. decipiens*, *Chaetoceros danicus*, *Asterionella japonica*, *Biddulphia aurita* et diverses formes benthiques. Les dinoflagellés sont peu nombreux : *Ceratium fusus* domine, accompagné par *Ceratium furca*, *Peridinium ovatum*, *Minuscula bipes* et le silicoflagellé *Dictyocha speculum*.

On y décèle des eugléniens en assez grande quantité surtout en amont : *Eutreptiella hirudoidea*, *Euglena acus*, *Eutreptia viridis*. Le zooplancton pauvre en espèces est cependant riche d'un rotifère du genre *Synchaeta* L. L'ordre de distribution des espèces est à peu près le même aux trois stations, aux différentes heures de marée sauf pour la station amont au moment de la basse mer ; les trois espèces principales, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira nordenskioldii* et *Chaetoceros danicus* se retrouvent dans le même ordre quoiqu'en proportions variables (tabl. 3).

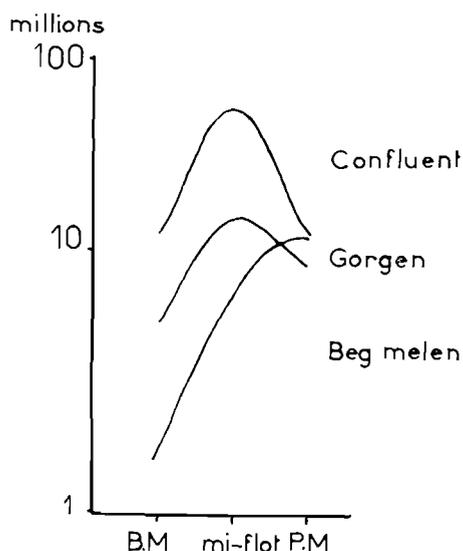


FIG. 10. — Répartition quantitative des diatomées pendant un cycle de marée.

La répartition quantitative varie selon le lieu et l'heure de marée. À basse mer, le nombre des cellules décroît régulièrement de l'aval vers l'amont ; à trois heures de flot (mi-flot), leur nombre augmente considérablement, notamment en aval (fig. 10) ; à pleine mer, cette concentration de diatomées se retrouve en amont alors que la densité a diminué en aval. Il apparaît que les courants de marée et les eaux descendantes, ayant un effet antagoniste, favorisent, au moment du renversement de la marée, une concentration des organismes planctoniques, qui se propage de l'aval vers l'amont avec le flot ; MARTEIL (1960) et PAULMIER (1965) avaient déjà remarqué ce phénomène.

Parallèlement aux données quantitatives exprimées en nombre d'individus, d'autres mesures traduites numériquement (nombre total d'espèces), volumétriquement (volume décanté à niveau constant) et pondéralement (poids sec total, poids de cendres, poids de matières organiques ou perte au feu), apportent des renseignements utiles pour la compréhension du processus de distribution du phytoplancton par les courants de marée.

Il a été constaté, dans la partie aval jusqu'au Gorgen, que le nombre total des espèces de diatomées était plus grand à la basse mer et qu'il diminuait graduellement pendant le flot jusqu'à l'heure de la pleine mer.

	BM	mi-flot	PM
Confluent : diatomées	72	54	36
Gorgen »	62	55	48
Beg Melen »	55		64

Le processus semble être inverse en amont. Cette diminution des diatomées semble essentiellement due à la réduction du nombre des espèces benthiques qui, au Confluent par exemple, passe de 40 à la basse mer, à 17 à mi-marée et à 5 au moment de la pleine mer.

Simultanément, le pourcentage des diatomées benthiques est décroissant de la basse à la pleine mer, mais aussi de l'aval vers l'amont. À basse mer les formes benthiques sont dominantes aux trois stations (54,8 à 76,3 %), à mi-marée, elles ne dominent plus qu'en amont et dans la partie moyenne (54,5 %), enfin à pleine mer, elles ne représentent plus que 59,3 % en amont, 35,4 % au Gorgen et seulement 13,8 % au Confluent.

	BM		mi-flot		PM	
	Nbre sp.	%	Nbre sp.	%	Nbre sp.	%
Confluent	40	55,5	17	31,4	5	13,8
Gorgen	34	54,8	30	54,5	17	35,4
Beg Melen	42	76,3			38	38,0

Cette situation se retrouve dans les variations des indices de diversité spécifique. Les valeurs les plus fortes sont trouvées en aval et à basse mer, les plus faibles à pleine mer, mais toujours en aval. Cet indice semble évoluer en sens inverse à la station amont, ce qui corrobore certaines données déjà mentionnées, en particulier sur la distribution du nombre total d'espèces. Les variations de l'indice de diversité spécifique des dinoflagellés semblent suivre le même schéma cependant, les

dinoflagellés étant à cette époque assez mal représentés tant au point de vue du nombre d'individus que du nombre d'espèces, les résultats obtenus sont moins significatifs (tabl. 4).

La présence de diatomées benthiques dans le plancton superficiel, peut être considérée dans la plupart des cas comme un signe de turbulence du milieu ; dans le cas présent l'agitation des eaux est provoquée en grande partie par le courant de flot qui se heurte aux eaux de jusant venant de l'amont où le renversement ne s'effectue qu'avec un certain retard par rapport à l'aval, par la formation de ressac sur les rives et les hauts fonds et de courants tourbillonnaires dans les anses exposées au flot. Ces mouvements provoquent une sorte de décollement de la couche superficielle du sol qui est mise ainsi en suspension et le reste pendant toute la période d'agitation. L'examen qualitatif montre la présence de débris végétaux marins et terrestres : algues épaves, feuilles, débris ligneux, organismes animaux, tests de foraminifères, jeunes lamellibranches et gastropodes, débris de coquilles, spicules, particules minérales (grains de quartz, de mica, vase).

	Indices	basse mer	mi-flot	pleine mer
Diatomées	D			
Confluent		4,36	3,06	2,14
Gorgen		3,93	3,34	2,94
Beg Melen		3,76		3,87
Dinoflagellés	d			
Confluent		0,92	0,82	0,80
Gorgen		0,30	1,05	0,64
Beg Melen		0		0,65
Rapport	D/d			
Confluent		4,73	3,70	2,67
Gorgen		13,10	3,18	4,59
Beg Melen				5,95

TABL. 4. — Les indices de diversité des diatomées et des dinoflagellés et leur rapport pendant un cycle de marée.

Le volume de seston, tel que nous l'avons défini, est donc plus grand à basse mer et tend à augmenter au début du flot, mais il décroît ensuite (fig. 11). Nous remarquerons que ce volume est important au Gorgen à mi-marée et les valeurs en poids sec total élevées. Dans ce total, les matières organiques (perte au feu) ne sont que de 15,7 %. Cette particularité semble en rapport avec la situation géographique de cette station et aussi l'heure de la marée. Au moment du flot, il se crée probablement un courant tourbillonnaire qui arrache au substrat des parcs à huîtres des organismes benthiques et des débris organiques et le courant de flot apporte de nombreuses particules minérales issues des bancs de sable situés en aval ou jouxtant la station. FRANCIS-BŒUF (1947) a noté que, d'une façon générale dans les rivières bretonnes, la vitesse du courant de flot était maximale deux heures avant la pleine mer ; au Belon, l'étude entreprise a montré que le courant de flot atteignait sa vitesse maximale trois heures avant la pleine mer, ce qui correspond à nos observations précédentes. Pour résumer, les courants de marée, en particulier celui de flot, ne semblent jouer qu'un rôle insignifiant dans la distribution qualitative des espèces pélagiques ; par contre ils peuvent modifier la composition quantitative du phytoplancton et du seston à un moment donné. Cela se traduit par une concentration d'individus et de particules diverses au flot, au niveau du Confluent et du Gorgen, et par la propagation vers l'amont d'une partie de cette masse planctonique poussée par le courant de flot, ce qui explique le décalage observé dans les deux maximums d'aval et d'amont.

Nous avons pu remarquer aux alentours de la basse mer, une augmentation du seston tel que nous le considérons, en partie due aux apports benthiques organiques ou minéraux. Pendant le flot, le volume d'eau emmagasiné dans la rivière s'accroît et l'agitation diminue à l'approche de l'étale de pleine mer où les apports benthiques, dilués dans un volume de plus en plus grand, finissent par se décanter et disparaissent dans de grandes proportions. On voit l'importance que ces phénomènes

peuvent avoir sur les huîtres élevées dans ces zones, en les soumettant à des variations de composition des éléments en suspension, où des eaux riches en nourriture et turbides alternent avec des eaux plus pauvres mais favorables à une meilleure filtration.

Amplitude de la marée. Le deuxième aspect de la marée à considérer est son amplitude. Il était particulièrement intéressant de suivre l'évolution du phytoplancton pendant une morte-eau, la stabilité relative des eaux, entraînant des conditions physico-chimiques particulières, pouvant devenir propices au développement intense de certaines espèces. Cette étude a été menée en septembre 1968, principalement au Gorgen et au Confluent, pendant un cycle de marée dont les coefficients étaient de 96 le 9-9, 56 le 13-9, 25 le 16-9, 50 le 19-9.

On semble être, alors, dans une phase de transition entre les populations estivales vieillissantes et les populations automnales qui font leur apparition. L'accroissement des chlorophylles secondaires par rapport à la chlorophylle a, et les valeurs élevées du rapport chlorophylles totales (Ct)/chlorophylle a (Ca) en fin de morte-eau, 11,3 et 9,38, confirment cette hypothèse (tabl. 5).

Par ailleurs, l'activité photosynthétique des populations automnales en plein développement est exprimée par les valeurs décroissantes du rapport des phéo-pigments qui, au Confluent, passe de 6,1 en début de morte-eau à 3,34 à la fin de la morte-eau et au Gorgen de 3,47 à 3,27. *Rhizosolenia alata*, qui domine en vive-eau le 9-9, cède la place pendant la morte-eau au *Chaetoceros lauderi*. Les espèces accompagnatrices sont assez diverses et varient en fonction des conditions de milieu, *Bacteriastrium varians* étant la plus constante (tabl. 6).

Les variations de l'indice de la diversité spécifique sont intéressantes à suivre ; pour les diatomées, les valeurs sont en augmentation constante pendant tout le cycle, sauf à la station du Gorgen en fin de morte-eau ; pour les dinoflagellés, l'indice, d'abord en augmentation au début de la morte-eau, décroît rapidement par la suite. Le rapport des deux indices souligne cette opposition dans l'évolution des deux populations. Il est à la fois en relation avec l'accroissement du nombre des espèces de diatomées et la diminution de celui des dinoflagellés. Cet accroissement des espèces de diatomées semble avoir trois causes : la diminution de la compétitivité, l'enrichissement de l'estuaire par l'amont et surtout, vers le milieu de la morte-eau, l'arrivée de diatomées benthiques dans les couches superficielles, provoquée par différents facteurs : phase pélagique de certaines d'entre elles, vents, coefficients de marée bien que faibles, ou toute autre cause non déterminée. Le pourcentage des diatomées benthiques dans le plancton, de l'ordre de 16,6 % et 33,9 % le 13-9, passe à 36,1, % et 39,3 % le 16-9, à 45,8 % et 42,8 % en fin de morte-eau (tabl. 7). l'engraissement par l'amont

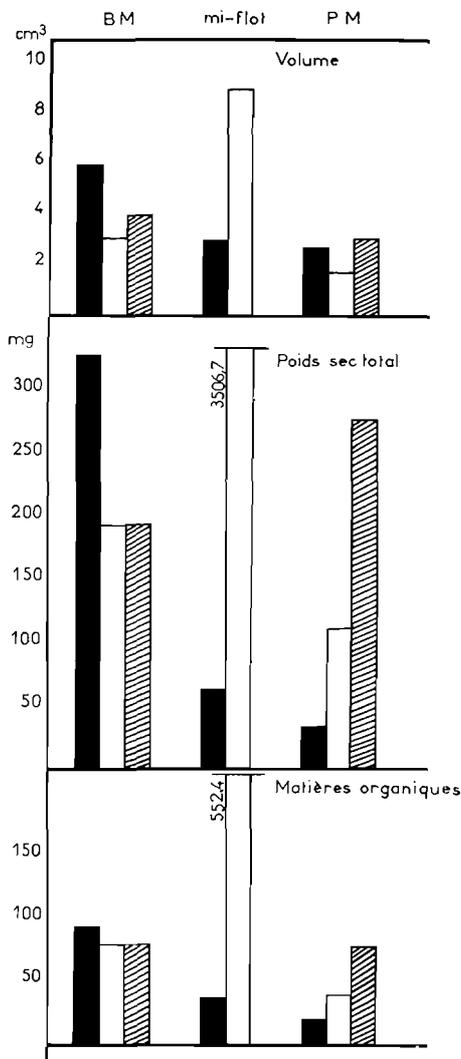


FIG. 11. — Répartition des volumes de seston, de poids sec total et de matières organiques pendant un cycle de marée. Confluent (noir), Gorgen (blanc), amont (hachuré).

se manifeste par un développement accru du phytoplancton dans les parties supérieure et moyenne de l'estuaire. On y trouve des espèces équinoxiales communes au printemps et dans l'ensemble assez euryhalines, mais préférant les salinités inférieures à 34 ‰ : *Thalassiosira nordenskioldii*, *T. gravida*, *Thalassiosira sp.* Enfin, le broutage semble être la cause de la diminution de la compétitivité interspécifique.

En période de faible morte-eau, l'affaiblissement des échanges entre l'estuaire et le Confluent semble favoriser l'établissement de deux milieux différents. Les apports d'eaux douces, si minimes

9 septembre		13 septembre		16 septembre		19 septembre	
Confluent							
<i>Rhi. alata</i>	1 833	<i>Cha. lauderi</i>	251	<i>Cha. lauderi</i>	35	<i>Cha. lauderi</i>	83
<i>Nit. seriata</i>	1 287	<i>Rhi. alata</i>	98	<i>Nit. seriata</i>	20	<i>Cha. lorenzianus</i>	47
<i>Cha. lauderi</i>	1 139	<i>Bac. varians</i>	80	<i>Rhi. alata</i>	20	<i>Lep. danicus</i>	36
<i>Cha. lorenzianus</i>	347	<i>Cos. nobilis</i>	11	<i>Bac. varians</i>	15	<i>Cha. decipiens</i>	33
<i>Bac. varians</i>	317	<i>Rhi. shrubsolei</i>	18	<i>Cos. asteromphalus</i>	14	<i>Rhi. delicatula</i>	33
<i>Cha. pseudocurvisetum</i> ..	220	<i>Lep. danicus</i>	18	<i>Cos. nobilis</i>	11	<i>Cha. curvisetus</i>	22
<i>Cer. fusus</i>	110	<i>Cer. furca</i>	18	<i>Per. depressum</i>	35	<i>Per. depressum</i>	10
<i>Per. depressum</i>	76	<i>Per. divergens</i>	16	<i>Per. divergens</i>	23	<i>Per. oblongum</i>	3
Gorgen							
<i>Rhi. alata</i>	251	<i>Cha. lauderi</i>	635	<i>Cha. lauderi</i>	981	<i>Cha. lauderi</i>	149
<i>Cha. lauderi</i>	210	<i>Bac. varians</i>	178	<i>Bac. varians</i>	322	<i>Bac. varians</i>	57
<i>Nit. seriata</i>	196	<i>Rhi. alata</i>	152	<i>Tha. nordenskioldii</i>	242	<i>Cha. lorenzianus</i>	52
<i>Rhi. shrubsolei</i>	82	<i>Nit. seriata</i>	140	<i>Tha. gravida</i>	215	<i>Nit. seriata</i>	52
<i>Bac. varians</i>	46	<i>Cha. pseudocurvisetum</i> ..	102	<i>Tha. sp.</i>	208	<i>Bac. paradoxa</i>	40
<i>Cha. lorenzianus</i>	41	<i>Cha. decipiens</i>	76	<i>Cha. decipiens</i>	132	<i>Rhi. alata</i>	22
<i>Cer. fusus</i>	59	<i>Cer. furca</i>	22	<i>Per. depressum</i>	51	<i>Per. depressum</i>	17
<i>Cer. furca</i>	27	<i>Per. depressum</i>	222	<i>Per. divergens</i>	40	<i>Per. divergens</i>	6
Amont							
				<i>Cha. lauderi</i>	1 335		
				<i>Bac. varians</i>	597		
				<i>Cha. curvisetus</i>	561		
				<i>Tha. nordenskioldii</i>	342		
				<i>Tha. sp.</i>	288		
				<i>Tha. gravida</i>	264		
				<i>Per. depressum</i>	9		
				<i>Cer. fusus</i>	9		

TABLE 6. — Evolution qualitative des diatomées et des dinoflagellés pendant une morte-eau (*Rhi.* Rhizosolenia, *Nit.* Nitzschia, *Cha.* Chaetoceros, *Bac.* Bacteriastrum, *Cer.* Ceratium, *Per.* Peridinium, *Cos.* Coscinodiscus, *Lep.* Lepatocylindricus, *Tha.* Thalassiosira).

soient-ils, influencent sensiblement les stations de l'estuaire, mais sont pratiquement sans effet plus au large. Cette situation entraîne la diminution constante des dinoflagellés s'ils sont de tendance océanique ou provoque leur développement si ces conditions nouvelles, mais momentanées, leurs conviennent. Il peut en résulter, en outre, une modification dans le potentiel nutritif disponible pour les animaux benthiques (mollusques) ou pélagiques (poissons), phytophages, vivant à l'état naturel ou élevés dans ce centre.

Influence des facteurs physico-chimiques et biologiques.

Les conditions du milieu sont étroitement soumises aux facteurs météorologiques : insolation, température de l'air, vents, précipitations. Des variations sont observées d'une année à l'autre qui, dans certains cas, agissent directement sur le comportement des planctontes. L'insolation plus grande et plus constante du début de l'année 1968, semble avoir favorisé le développement des espèces équinoxiales en mars 1968, qui plus ou moins cryophiles, n'ont pas connu le même développement l'année suivante, moins ensoleillée.

Dates	Ca	Cb	Cc	Ct	Ct/Ca	D 430/665
Confluent						
13-IX	0,46	0,39	0,02	0,87	1,89	6,1
16-IX	0,24	0,16	t	0,40	1,66	3,75
19-IX	0,17	0,32	1,44	1,93	11,30	3,34
Gorgen						
13-IX	1,29	0,89	2,49	4,66	3,61	3,47
16-IX	2,48	0,65	0,46	3,60	1,45	3,28
19-IX	0,13	0,21	0,88	1,22	9,38	3,27

TABLE. 5. — Evolution des chlorophylles et des rapports C_i/C_a, D 430/D 665 pendant une morte-eau.

Les précipitations jouent un rôle important ; ruisselant sur les sols du bassin versant, elles enrichissent les eaux de l'estuaire en sels minéraux divers et en matières organiques qui deviennent, toutes choses égales, des facteurs de croissance du phytoplancton. Les quantités de pluie tombées, à Lann-Bihoué, pendant la période estivale 1968, comprises entre 43 mm et 75,6 mm, n'atteignaient l'année suivante que 19 à 78 mm ; ces deux périodes correspondent à deux phases de forte production phytoplanctonique. En revanche, un excès de « douçain » c'est-à-dire de dessalure, peut avoir une action inhibitrice sur le développement du phytoplancton, ce qui fut constaté en septembre 1968 et en novembre 1969 où les précipitations ont été respectivement de 132,7 et 181 mm. On notera enfin, que certains organismes zooplanctoniques et surtout les dinoflagellés sont très sensibles aux dessalures ; ces derniers décroissent régulièrement de l'aval vers l'amont et font presque totalement défaut quand les salinités sont inférieures à 30 ‰.

Les dinoflagellés, pris dans leur ensemble, sont également très sensibles aux variations de températures. Leur développement ne devient régulier que dans des eaux avoisinant 10° ; il est maximal vers 14° et au-delà. Le phénomène de refroidissement des eaux, observé en juillet 1969, a provoqué une baisse générale de la production phytoplanctonique ; ses effets ont été spectaculaires sur le comportement des dinoflagellés et de certains groupes zooplanctoniques, les tintinnides par exemple. La déplétion des espèces a été considérable en aval : en ce qui concerne les dinoflagellés, elle fut de 52,2 % au Confluent, de 64,7 % au Gorgen et seulement de 20 % en amont par rapport aux données précédentes, pour des baisses de températures, respectivement de 20,8 %, 25,3 % et 17,2 %. Nous avons vu antérieurement que dans le même temps, l'indice de diversité spécifique des dinoflagellés accusait une baisse sensible et l'indice des diatomées une légère hausse, déterminant une augmentation marquée du rapport des deux indices, indiquant par là une prédominance accrue des diatomées dans le phytoplancton.

Si les eaux douces, résultant des précipitations, apportent des substances nutritives dans la partie supérieure de l'estuaire, elles ne sont pas l'unique source d'enrichissement du milieu. Les apports des eaux du large et des processus de régénération sont loin d'être négligeables, notamment en ce qui concerne les phosphates. Ainsi, au confluent des deux rivières du Belon et de l'Aven, où l'influence fluviale est pratiquement nulle, le cycle des phosphates qui, en 1968, présentait une relation inverse avec celui du phytoplancton, fut perturbé en juillet 1969 où les phosphates furent trouvés en proportion anormale pour la saison. MARIN (*supra*) a montré que cet enrichissement estival était étroitement lié au phénomène hydrologique observé à cette époque. Ces apports nouveaux en sels nutritifs provoquèrent à la fin de juillet et en août 1969 un développement intense du phytoplancton, principalement des dinoflagellés (fig. 2).

Dates	9-9-1968		13-9-1968		16-9-1968		19-9-1968	
Coefficient de marée	96		56		25		50	
Diatomées	Nbre sp. D		Nbre sp. D		Nbre sp. D		Nbre sp. D	
Confluent	35	2,18	36	2,60	36	2,84	48	3,52
Gorgen	43	2,94	53	3,61	66	4,35	49	3,51
Amont					55	3,52		
Dinoflagellés	Nbre sp. d		Nbre sp. d		Nbre sp. d		Nbre sp. d	
Confluent	22	1,62	25	1,97	18	1,43	5	0,41
Gorgen	14	1,08	25	1,89	18	1,36	12	1,00
Amont					11	0,94		
Rapport D/d								
Confluent	1,34		1,32		1,98		8,58	
Gorgen	2,72		1,91		3,19		3,51	
Amont					3,75			
% espèces benthiques								
Confluent	20,0		16,6		36,1		45,8	
Gorgen	44,2		33,9		39,3		42,8	
Amont					38,2			

TABL. 7. — Nombre total d'espèces et pourcentage d'espèces benthiques, indices de diversité des diatomées et des dinoflagellés et leur rapport pendant une morte-eau.

Du fait de sa faible profondeur, l'estuaire du Belon est entièrement situé dans la zone euphotique. Cette disposition est favorable à une faune planctonique à phototropisme plus ou moins positif. Dès lors, le broutage nocturne y est moins important que dans les eaux plus profondes. Il se manifeste dès le printemps avec l'arrivée, souvent massives, d'organismes méroplanctoniques phytophages mais il n'exerce un effet vraiment limitatif qu'en été et en automne qui sont les saisons les plus propices au développement du zooplancton, cladocères, copépodes et grands tintinnides, alors que la faculté de reproduction de beaucoup d'espèces phytoplanctoniques est réduite.

Conclusion.

1° Les données recueillies sur le plancton du Belon, de 1967 à 1969, nous ont permis une meilleure connaissance du milieu ; plusieurs points ont été traités.

a) L'inventaire et l'étude qualitative du phytoplancton montrent que celui-ci est assez varié et dominé dans l'ensemble par les diatomées. L'espèce *Rhizosolenia shrubsolei* caractérise plus particulièrement l'année 1968, *Nitzschia seriata* l'année 1969. La période optimale des dinoflagellés se situe de juin à août. Enfin, les diatomées benthiques constituent, dans beaucoup de cas, une part importante du phytoplancton.

b) Les indices de diversité spécifique des diatomées D, des dinoflagellés d, ainsi que le rapport D/d des deux indices ont été calculés. Ils permettent de suivre l'évolution des populations de diatomées et de dinoflagellés et leurs relations. Ils montrent une prépondérance quasi-générale des diatomées, sauf à la fin du printemps et en août.

c) La production phytoplanctonique est maximale au printemps et en été ; elle est caractérisée par trois poussées principales, la première étant la plus importante. Il y a généralement concordance entre les floraisons phytoplanctoniques et le maximum de chlorophylles comme entre le cycle végétatif des populations phytoplanctoniques et le rapport de diversité pigmentaire D 430 / D 665.

d) La composition hétérogène du zooplancton est dominée par trois groupes principaux : les copépodes, les cladocères et les tintinnides. L'évolution différentielle qualitative et quantitative de ces animaux a varié d'une année à l'autre ; les copépodes et les cladocères furent moins abondantes en 1968 qu'en 1969, contrairement aux tintinnides qui eurent leur développement optimal en 1968.

e) Enfin nous avons pu établir que l'évolution du plancton était étroitement liée aux conditions physico-chimiques du milieu.

2° Le second aspect de l'étude est plus directement lié aux facteurs susceptibles d'avoir agi sur la mortalité des huîtres constatée dans cette rivière.

Dans cette optique, les recherches effectuées au niveau du Confluent sur les possibilités d'échanges dans le sens Aven-Belon, pour déterminer l'éventualité d'une pollution du second par le premier, n'ont pas permis de mettre en évidence l'existence d'un important refoulement des eaux de l'Aven dans le Belon.

Le rôle de la marée a été par ailleurs étudié. La distribution et l'évolution du phytoplancton ont été suivies d'abord en fonction du cycle et de l'amplitude de ce phénomène. En plus des concentrations de phytoplancton survenant au début du flot, nous avons pu observer que l'apport benthique dans les couches superficielles était fonction de la vitesse du courant de marée. Dans le régime hydrologique relativement stable d'une période de morte-eau, des modifications importantes peuvent s'opérer au sein du plancton ; cette situation, comme la précédente, peuvent avoir des conséquences plus ou moins favorables pour les mollusques élevés dans la rivière, selon la qualité des organismes concentrés (diatomées ou dinoflagellés).

Ces conséquences, plus ou moins favorables, peuvent devenir franchement néfastes lorsqu'un phénomène inhabituel et subit vient créer un déséquilibre du milieu, comme ce fut le cas en juillet 1969. A cette époque, la remontée d'eau froide affectant l'estuaire du Belon a plus d'analogie avec un déplacement d'une masse d'eau bien caractérisée qu'avec un « upwelling » véritable. VINCENT et KURC (1969), ont pu mettre en évidence cette particularité hydrologique au large de la côte méridionale bretonne. Cette arrivée d'eaux de nature différente dans le Belon a, semble-t-il, entraîné des perturbations importantes en particulier sur le plancton. Au moment de leur présence, une déplétion planctonique a été constatée, se manifestant par une chute brutale du nombre des espèces et des individus de tous les groupes, particulièrement en aval. Confirmation en est obtenue par l'étude des valeurs des indices de diversité spécifique et des teneurs en chlorophylles qui accusent une baisse sensible en juillet, alors que l'indice de diversité pigmentaire augmente dans des proportions considérables, atteignant sa valeur la plus forte pour les deux années. Ces faits sont probablement l'indication d'une mortalité importante des organismes phytoplanctoniques, entraînant la dégradation de leurs pigments. Cette diminution phytoplanctonique, concomitante des arrivées d'eaux froides, est suivie d'une poussée très forte à dominance de dinoflagellés (*Peridinium quinquecorne*, *Dinophysis*, etc.), contrairement à la situation antérieure au phénomène hydrologique où le phytoplancton était à dominance de diatomées.

III. - La flore microscopique des fonds du Belon.

Les ostréiculteurs ont remarqué depuis longtemps que le sol de leurs parcs se couvrait périodiquement d'une pellicule de couleur brun-verdâtre, appelée par eux végétation d'hiver ou « mollin ». L'examen approfondi de ce « mollin » nous a montré qu'il s'agissait d'une multitude d'organismes animaux et surtout végétaux de toutes sortes, où prédominent des bacillariales formant des entrelacs très complexes. De nombreux chercheurs ont pu observer, par ailleurs, que les organismes benthiques entraînent pour une grande partie dans l'alimentation des mollusques, et dans notre cas, des huîtres. Aussi nous a-t-il paru intéressant d'étudier le cycle de la microflore benthique des fonds et des parcs du Belon, son importance comme aliment des huîtres sans oublier le rôle que telle ou telle espèce, en fonction de son développement, a pu jouer dans les mortalités estivales de ces mollusques. Un premier travail sur les fonds du Belon a été publié par HINARD en 1923, qui, d'après les identifications de PERAGALLO, a dressé une liste succincte de ces organismes que nous nous proposons de compléter. Nous y ajouterons les résultats de nos recherches sur les dinoflagellés benthiques et la faune de l'estuaire.

1° Stations et méthodes de prélèvements.

Acquérir des connaissances sur la faune du Belon présente un double intérêt : d'une part, une grande partie des animaux y vivent concurremment avec les huîtres puisqu'ils s'adressent aux mêmes sources de nourriture, d'autre part, ils entrent dans le cycle biologique de l'estuaire. Pour des raisons de commodité, nous avons séparé la faune établie sur un plan plus ou moins vertical : parois, roches, etc., et la faune établie sur un plan horizontal : parcs, fonds des chenaux, c'est-à-dire essentiellement l'endofaune. La faune, la microfaune et la microflore, but principal de ce travail, ont été prélevées aux stations sédimentologiques définies par ailleurs. En outre, pour suivre les variations saisonnières de la microflore benthique sur les parcs à huîtres et son importance dans l'alimentation de ces mollusques, des prises d'échantillons ont été effectuées régulièrement sur les parcs du Gorgen et de Saint-Léger. Nous avons obtenu la pellicule superficielle, servant à l'étude de la microflore, à l'aide d'un tube cylindrique en plastique de 2,6 cm de diamètre, soit une section de 5,31 cm². Chaque prise a été faite en double, l'une d'elles servant au dosage des pigments, l'autre étant diluée dans l'eau de mer filtrée pour l'analyse de la microflore, que nous avons réalisée de la façon suivante : une partie du sédiment, décanté, est prélevée et étalée sur une lame ; après un examen qualitatif tendant à déterminer la composition spécifique de l'échantillon, des comptages des organismes benthiques, généralement 10, sont faits sur des portions délimitées par un cercle de 1 mm de diamètre. Nous partons du principe que plus les organismes sont nombreux sur le sol, plus nous avons de chance d'en compter dans nos échantillons. Nous avons ainsi une appréciation quantitative ou taux d'abondance qui rend compte des variations saisonnières de la microflore benthique. La biomasse nous est fournie par le dosage des pigments chlorophylliens. A cette fin, nous avons employé la méthode de RICHARDS et THOMPSON, utilisé les formules de STRICKLAND et PARSONS et nous avons suivi dans son ensemble le même mode opératoire que pour les pigments dans l'eau. Les résultats sont exprimés en mg (ou S.P.U.) pigments / m². Enfin, la recherche et le dénombrement de la macrofaune des fonds et des parcs du Belon ont été faits sur un volume de sédiment d'environ 10 dm³, soit à peu près l'équivalent de l'unité de prélèvement. L'emploi d'une unité de surface aurait certes été préférable, mais compte tenu des moyens employés pour le dragage du sédiment (drague et embarcation) il nous était difficile d'apprécier la distance parcourue et par suite la surface draguée.

2° Répartition de la faune dans l'estuaire du Belon.

Sur le plan vertical.

L'estuaire présente à peu près tous les modes, depuis les modes battus à l'entrée jusqu'aux modes abrités dans le fond de la rivière. D'autre part, toutes les divisions classiques sont également en place (PÉRÈS, 1961 ; LE DANOIS, 1953 ; GLEMAREC, 1964 ; DAGUZAN, 1967). La faune des modes battus de l'aval est, en fait, assez peu diversifiée ; elle se compose surtout de balanes, de patelles, d'actinies et de moules accrochées par un fort byssus et occupant en partie les interstices rocheux.

A hauteur de l'anse du Gorgen, le milieu est plus tranquille et donc la faune plus abondante et plus variée. Les quatre groupes précédents, largement répandus, se retrouvent ici avec une morphologie différente. Les horizons supérieurs tapissés par des lichens, *Pelvetia canaliculata*, *Enteromorpha compressa* et des fucus, sont habités par une faune commune à des niveaux : *Ligia oceanica*, *Littorina neritoides*, *L. saxatilis* et, un peu plus bas, *Littorina littoralis*, *L. littorea*, *Patella vulgata*, *Mytilus edulis*, *Thais lapillus*, *Nassa bidentata* et *Carcinus maenas*. Le niveau supérieur des parcs, délimité par un petit muret artificiel, est situé au niveau de la zone à *Ascophyllum nodosum* et *Fucus vesiculosus*. Une partie de la faune du niveau supérieur se retrouve ici ; y apparaissent fréquemment des gammaridés et un poisson, *Onos mustella*. La limite inférieure des parcs, marquée elle aussi par un petit muret, située dans la zone de *Fucus serratus* et se prolongeant jusqu'à celle des laminaires en bordure du chenal, fourmille d'une vie intense et variée. Les principales espèces sont mentionnées dans la liste ci-dessous :

<i>Sycon</i> sp.	<i>Macropipus puber</i>
<i>Halichondria panicea</i>	<i>Cancer pagurus</i>
Hydriaires	<i>Carcinus maenas</i>
<i>Actinia equina</i>	<i>Xantho floridus</i>
<i>Anemonia sulcata</i>	<i>X. rivulosus</i>
<i>Marthasterias glacialis</i>	<i>Inachus dorhyncus</i>
<i>Asterias rubens</i>	<i>Gammarus locusta</i>
<i>Ophiothrix fragilis</i>	<i>Nassarius incrassatus</i>
<i>Ophiocomina nigra</i>	<i>Ocenebra erinacea</i>
<i>Amphipholis squamata</i>	<i>Gibbula cineraria</i>
<i>Ophiura</i> sp.	<i>G. imbilicalis</i>
<i>Psammechinus miliaris</i>	<i>Chlamys varia</i>
Polychètes	<i>Monia patelliformis</i>
<i>Amphitrite gracilis</i>	<i>Anomia ephippium</i>
<i>Lineus longissimus</i>	<i>Doris tuberculata</i>
<i>Athanas nitescens</i>	<i>Lamellidoris</i> sp.
<i>Palaemon serratus</i>	<i>Aplysia depilans</i>
<i>P. elegans</i>	<i>A. punctata</i>
<i>Pagurus bernhardus</i>	<i>Nerophis lumbriciformis</i>
<i>Clibanarius misanthropus</i>	<i>Conger conger</i>
<i>Galathea squamifera</i>	<i>Gobius paganellus</i>
<i>Pisidia longicornis</i>	<i>Centronotus gunellus</i>
<i>Porcellana platycheles</i>	<i>Blennius gattorugine</i>

Du Gorgen jusqu'au port du Belon, des zones rocheuses bordent le chenal et la faune diffère peu de celle rencontrée plus bas. L'étage supralittoral est caractérisée par d'abondantes populations de *Lipura maritima* et de *Petrobius maritimus*. Les populations du médiolittoral supérieur sont identiques ; par contre la zone des fucus se distingue souvent par la présence de nouvelles espèces : la crevette *Palaemon elegans* et l'ascidie *Clavellina lepadiformis* sont, ici, dominantes ; les espèces accompagnatrices les plus communes sont *Hippolyte varians*, *Athanas nitescens*, *Grapsus marmoratus*, *Eriphia spinifrons*, *Palaemon serratus*, *Venerupis irus*, *Blennius pholis*, *Gobius paganellus* et *Conger conger*. Plus en amont, la topographie de la rivière change et les fonds des anses sont constitués par des vasières ; la faune offre peu de particularités, la plupart des espèces rencontrées en aval ont disparu, seuls subsistent les organismes eurythermes et euryhalins, résistants à l'émersion.

Sur le plan horizontal.

Le tableau 8 donne la liste des principales espèces et leur répartition dans l'estuaire. Deux aspects dominants se dégagent de ces résultats qui permettent de diviser grossièrement, dans le sens longitudinal, la rivière du Belon, du moins en aval. Du côté de la rive gauche, les mollusques sont plus répandus, surtout des lamellibranches ; la rive droite est plutôt caractérisée par des crustacés. Il faut noter également le caractère particulier de la station 113 (Fosse), où la faune, très variée, réunit plusieurs tendances : détritivores, carnivores, herbivores, etc.

Nombre d'espèces 10 dm ²	STATIONS																			
	100	101	102	111	109	105	103	104	119	114	112	108	106	113	115	Gorgen I	Gorgen II	Gorgen III	110	
Spongiaires																				
<i>Plumularia halecioides</i> ..																				
Atinies																				
Polychètes	8	2		1	1	13		3				5								
<i>Lagisca</i> sp.																				
<i>Lanice conchilega</i>								1												
<i>Pectinaria koreni</i>																				
<i>Scoloptos armiger</i>				2	1															1
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	2	6		1	1															
<i>Gastrosaccus normani</i> ..												1								
<i>Cumopsis fagei</i>		12	2			4						80								
<i>Apsudes latreilli</i>						2														
<i>Ampelisca brevicornis</i> ..																				
<i>Ampelisca spinipes</i>										1										
<i>Bathyporeia pelagica</i> ..			2																	
<i>Bathyporeia robertsoni</i> ..												2								
<i>Urothoe brevicornis</i>		3				5					2									1
<i>Stenothoides latipes</i>																				
<i>Monoculades carinatus</i> ..						2														
<i>Nototropis guttatus</i>									1											
<i>Gammarus locusta</i>									5				1	23						
<i>Corophium volutator</i>												5	666	1						
<i>Pseudoprotella phasma</i> ..																				
<i>Crangon crangon</i>							10						3							
<i>Pagurus bernhardus</i>										1			1	2		1				
<i>Pagurus prideauxi</i>													1							
<i>Anapagurus hyndmanni</i> ..	3					6	1	1	1											
<i>Pisidia longicornis</i>																				
<i>Portunus latipes</i>			1																	
<i>Carcinus maenas</i>													1	1	2					
<i>Macropipus arcuatus</i>														1	1					
<i>Macropipus depurator</i> ..							5						1							
<i>Macropipus holsatus</i>																				1
<i>Macropodia rostrata</i>						1	5		5							1				
Chitons										1										
<i>Gibbula cineraria</i>																4				
<i>Littorina saxatilis</i>																				
<i>Bittium reticulatum</i>				2			133	3			18		53	36	3	1			1	10
<i>Calyptrea chéuensis</i>							1		1	1										
<i>Natica nitida</i>								1	1											
<i>Nassarius reticulatus</i> ..	1					1	8			1	1		5			13	2			
<i>Pleurotoma gracilis</i>						1														
<i>Mytilus edulis</i>						3														
<i>Spisula solida</i>	2			10							2		3							
<i>Spisula</i> sp.						2	400 (juv.)													
<i>Cardium edule</i>											1	3								
<i>Dosinia lupinus</i>						1														
<i>Tapes rhomboides</i>		1						1												
<i>Donax trunculus</i>																				
<i>Tellina tenuis</i>	2			11	3		130				1		60	2					2	1
<i>Abra alba</i>										5										2
<i>Ensis siliqua</i>					1															
<i>Ensis arcuatus</i>											1									
<i>Thracia papyrarea</i>																				
<i>Asterias rubens</i>							1									1				
<i>Marthasterias glacialis</i> ..				1																
<i>Ophiura</i> sp.																2				
<i>Amphipholis squamata</i> ..																1				
<i>Ophiothris fragilis</i>																1				
<i>Psammechinus miliaris</i> ..												1	23							
<i>Spatangus purpureus</i>	1																			
Ascidies																				
<i>Ammodytes lanceolatus</i> ..	2	2									1	2								
<i>Gobius pictus</i>																				

TABLE 8. — Répartition spatiale et quantitativement, de la macrofaune des fonds entre Kerfany et Beg guinis, par unité de prélèvement.

Les grands bancs de sable, aux stations 100 à 102, 109 à 111, présentent une certaine homogénéité de peuplement. Les espèces *Cumopsis fagei* et *Tellina tenuis* semblent préférantes, avec les autres formes accompagnatrices telles que *Gastrosaccus spinifer*, *Urothoe brevicornis*, *Bathyporeia pelagica*, *Spisula solida*, *Spatangus purpureus*, *Ammodytes lanceolatus* et certaines plus rares comme *Donax trunculus*, *Mactra corallina* et *Luidia ciliaris*. Elles constituent l'essentiel de la faune de ces bancs.

Les populations faunistiques des parcs du Gorgen sont beaucoup plus variées que celles des secteurs adjacents. Les peuplements sont différents suivant que les parcs sont occupés ou non par les huîtres. Ces dernières, en servant de support aux algues pluricellulaires et aux diatomées, favorisent la transformation du biotope initial, formant ainsi de petites enclaves où s'établissent des espèces nouvelles. Des amphipodes comme *Melita palmata* et *Microdeutopus anomalus* ne se rencontrent pratiquement pas ailleurs. De plus, certaines espèces, rares dans toute la zone aval, y compris sur les parties de parcs non ensemencées, deviennent très communes là où il y a des huîtres : *Aeolis glauca*, *Aeolidia papillosa*, *Trivia europaea*, *Synapta sp.*, *Arenicola marina*, *Gammarus locusta*, *Phtisica caudata*, *Jassa sp.*, *Iphinoe serrata*, *Athanas nitescens*. Sur les parcs de l'amont à St-Léger, on retrouve les espèces caractéristiques des sols ostréicoles : *Melita palmata*, *Microdeutopus anomalus*, cependant que *Tapes decussatus* et *Cardium edule* sont ici les espèces préférantes ; elles sont accompagnées par *Tapes pullastra*, *Acanthodoris pilosa*, *Praunus inermis* et *Carcinus maenas*. Au-delà de St-Léger, on trouve les communautés à *Macoma balthica* et au Pont-Guilly, celles à *Scrobicularia piperata*.

La répartition de la faune est conditionnée par les facteurs hydrologiques (salinités) et édaphiques rapportés par ailleurs.

3° La microflore benthique.

La microflore benthique est surtout constituée de diatomées et de petits phytoflagellés ; les dinoflagellés et les cyanophycées ne sont pas rares et peuvent, localement, être très abondants. Beaucoup de ces organismes remontent en surface pour des causes diverses ; aussi, ont-ils, déjà fait l'objet d'observations dans la partie « plancton » et sont déjà insérés dans la liste dressée pour ce chapitre. D'autre part, avec les quelques espèces mentionnées par HINARD (1923) et que nous avons presque toutes retrouvées, nous possédons ainsi un inventaire relativement complet des bacillariales des fonds du Belon.

Variations spatiales quantitatives et qualitatives.

La figure 12 représentant la répartition des diatomées benthiques, de Kerfany à Beg-guinis, suggère plusieurs remarques. On note d'abord la faible quantité de diatomées vivant sur les bancs de sable, ce qui s'explique assez bien : sous l'action des courants, les grains de sable sont souvent en mouvement, gênant l'établissement des diatomées qui ne peuvent y prospérer. La diversité spécifique est faible ; les formes caractéristiques de ce substrat adhèrent souvent aux particules sableuses, comme *Smithiella marina*, *Raphoneis surirella*, *Cocconeis sp.*, *Amphora sp.*, *Coscinodiscus nitidus*, *Cyclotella sp.* ; d'autres se fixent par un pédoncule : *Achnantes brevipes*, *A. delicatula*, *Synedra sp.*, *Navicula sp.* (*Schizonema*), *Dimeregramma minor* ; d'autres, encore, sont libres et se meuvent à la surface : *Amphiprora paludosa*, *Tropidoneis lepidoptera*, *Diplonei didyma*, *D. vetula*, *Nitzschia spathulata*, *Eupodiscus argus*. Quelques dinoflagellés affectionnent la proximité de ce milieu et même, semble-t-il, hantent les interstices des couches sub-superficielles : *Amphidinium operculatum*, *A. semilunatum*, *Amphidinium sp.*, *Gyrodinium pavillardi*, *Oxyrrhis marina*. La microflore mésopsammique est peu abondante ; des espèces comme *Pleuronema arenicola* et *Epiclintes retractilis* sont rencontrées dans les sables du côté de la rive gauche.

Les sédiments recueillis sur les parcs à huîtres ou les herbiers, dans l'anse du Gorgen, recèlent une microflore assez riche dans l'ensemble, dominée par des naviculacées, des nitzschiées et des phytoflagellés de toutes sortes. Ces stations sont situées dans la zone intercotidale et le développement de la végétation microscopique est fonction du niveau. La densité est plus élevée dans la partie moyenne ou supérieure de l'étage médiolittoral que dans sa partie inférieure. Deux facteurs paraissent commander cette répartition des organismes : les courants de marée plus forts aux environs

immédiats du chenal et l'éclairement plus intense, là où la hauteur d'eau est faible. Nous verrons plus loin la composition spécifique en suivant les variations saisonnières sur les parcs. Les fonds à herbiers (zostères) se montrent relativement riches en dinoflagellés : *Gymnodinium minor*, *G. placidum*, *G. simplex*, *Gyrodinium achromaticum*, *Phalacrocoma kofoidi*, *Amphidinium operculatum*, *A. ovo-*

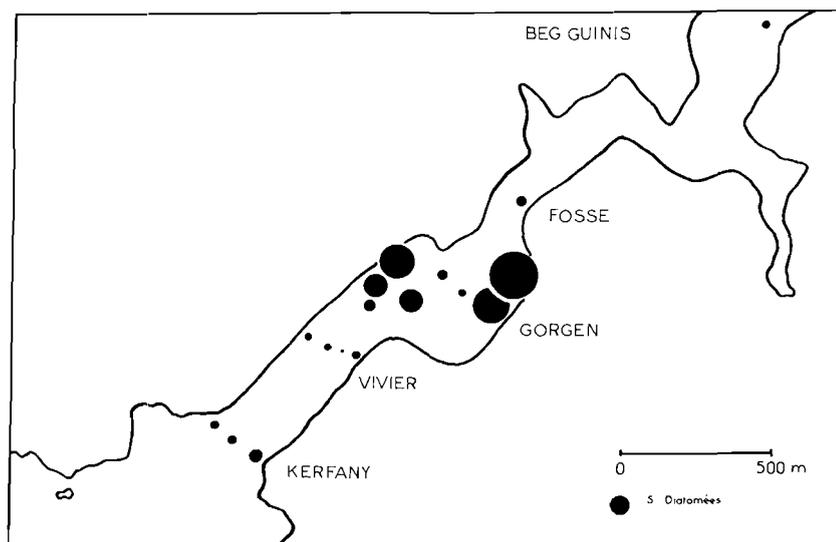


FIG. 12. — Distribution quantitative des diatomées sur les fonds entre Kerfany et Beg-Guinis.

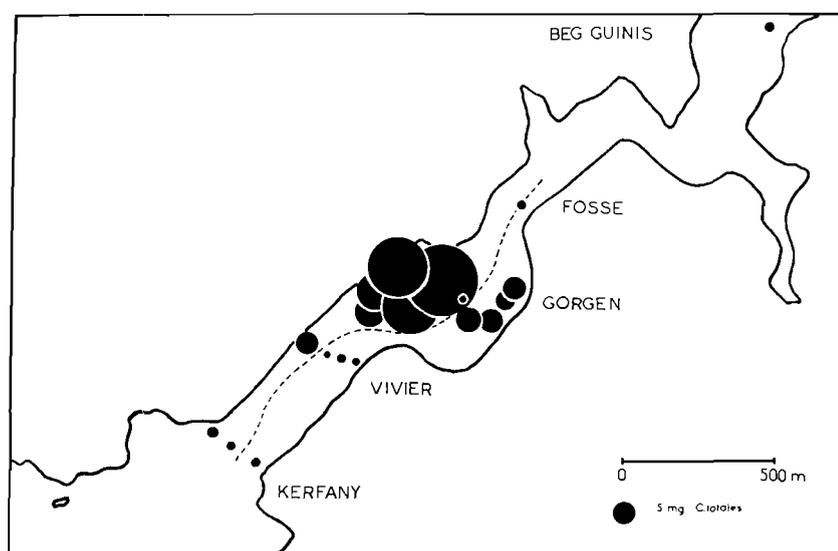


FIG. 13. — Distribution des chlorophylles totales sur les fonds entre Kerfany et Beg-Guinis.

deum, *A. steinii*, sont fréquemment rencontrés. La microfaune est, elle aussi, très variée : *Mesodinium pulex*, *Pleuronema arenicola*, *Trachelocerca minuta*, *T. lacrymariae* ne sont pas rares.

Enfin, troisième remarque intéressante, c'est la pauvreté des stations du chenal par rapport aux surfaces émergentes. Il semble que les courants, en rendant les eaux turbides et en diminuant l'éclairement, soient les principales causes de cette faible végétation. La composition spécifique présente

peu de différence avec celle des régions voisines dont les espèces peuvent avoir été entraînées dans ces endroits par les courants. Les naviculacées et les nitzschiées sont toujours dominantes : *Navicula cuspidata*, *N. alpha*, *N. palpebralis*, *N. lyroides*, *Diploneis bombus*, *Caloneis westii*, *Nitzschia plana*, *N. acuminata*, *Bacillaria paradoxa*, *Amphora ostrearia*, *Cocconeis sublittoralis*.

Les données quantitatives, basées sur les dosages des pigments, corroborent en partie les observations précédentes malgré les interférences dues aux algues multicellulaires (fig. 13). Les teneurs en chlorophylles totales mettent en évidence la productivité réduite dans le chenal tout en soulignant celle très forte des parcs et des herbiers. D'autre part, elles démontrent que les bancs de sable ne sont pas favorables au développement végétal ou le sont peu. Ici, les valeurs de la chlorophylle totale sont comprises entre 1,52 et 2,87 mg, alors qu'elles sont de 6,65 - 10,46 mg sur les parcs et de 13,94 - 26,45 mg sur les herbiers. Elles ne dépassent pas 2,02 mg dans le chenal. Les indices de la diversité pigmentaire relativement stables, oscillent entre 3,5 et 3,7 ; cependant, dans certains secteurs, cet indice est notablement supérieur à ces valeurs, notamment à l'entrée de la rivière, sur la rive droite, où l'indice atteint 6,12 et dans l'anse du Gorgen, sur la rive gauche, aux emplacements des

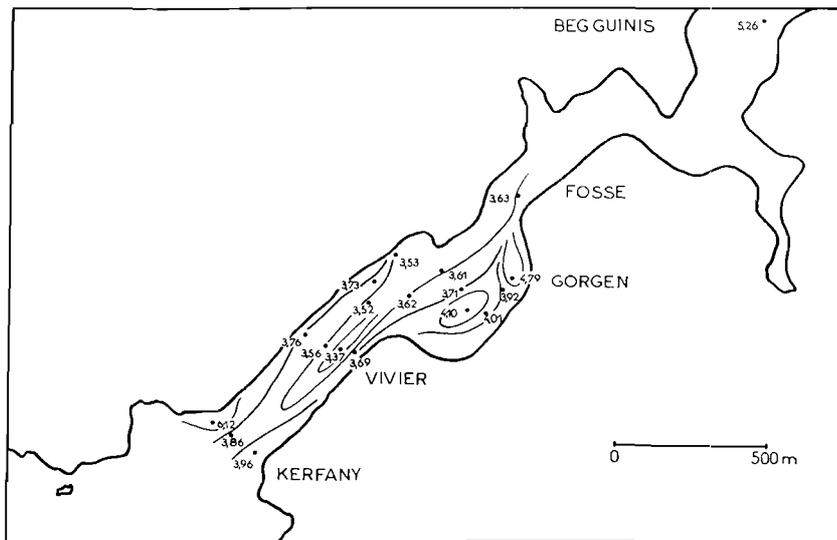


FIG. 14. — Valeurs des indices de diversité pigmentaire entre Kerfany et Beg-Guinis.

parcs, où ils s'échelonnent entre 3,92 et 4,79. Ces indices élevés trahissent des zones calmes, siège de processus de dégradation et d'activité métabolique intense (MARGALEF, 1963 ; MOREAU, 1967 ; JACQUES, 1968) (fig. 14).

Variations saisonnières de la microflore sur les parcs.

Autant que nous l'ont permis les conditions, nous avons pu suivre les variations saisonnières qualitatives et quantitatives sur différents parcs de l'estuaire situés en aval, le Gorgen, et en amont, Saint-Léger. Les observations commencèrent au moment du semis des huîtres, pour se terminer au moment de leur relevage. Ainsi, deux séries d'expériences ont pu être suivies, la première de mai 1968 à avril 1969, la seconde d'une façon plus irrégulière, de juillet 1969 à février 1970. En outre, nous précisons que le parc du Gorgen nous offrait deux substrats distincts, l'un naturel, l'autre amélioré par la pose d'une feuille de polyéthylène sur le sol naturel, recouverte de sable et de « tuffau » comme l'a décrit MARIN.

Les résultats obtenus montrent que le développement des diatomées benthiques a lieu, pour la première série, en avril-mai quel que soit le parc étudié. Il ne semble pas y avoir de différences

significatives entre le parc « Nylon » et le parc naturel ; en revanche, la floraison des diatomées semble être plus intense sur le parc du Gorgen que sur celui de Saint-Léger. Toutefois, pour ce dernier parc, nous ne possédons pas de données pour le mois d'avril, les huîtres ayant été levées

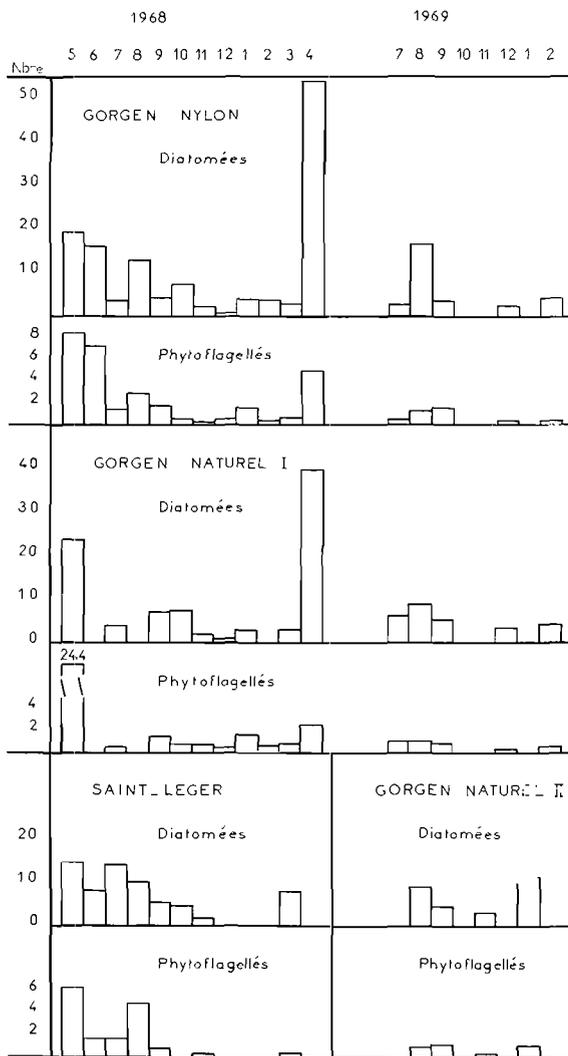


FIG. 15. — Distribution quantitative des diatomées et des phytoflagellés sur les parcs du Belon ; Gorgen « nylon », Gorgen « naturel » I (avec huîtres), Gorgen « naturel » II (sans huîtres) et Saint-Léger.

dès le mois de mars. Un second maximum moins fort que celui du printemps est observé en août. De septembre à mars, les diatomées sont peu nombreuses sur les sols. Pour la seconde série, concernant uniquement le parc du Gorgen, le manque de continuité dans les examens rend l'interprétation difficile. Il semble cependant que le rendement soit meilleur dans l'ensemble que pour la même période de la série précédente. Une portion du parc naturel nonensemencée d'huîtres, montre une plus grande richesse diatomique que sur les parties occupées par les huîtres (fig. 15). L'évolution des phytoflagellés est identique à celle des diatomées, maximum en avril-mai et meilleur développement sur le parc du Gorgen. Les diatomées responsables des poussées appartiennent en majeure partie aux groupes des naviculacées et des nitzschiées (voir la liste dans la quatrième partie). Nous avons pu déceler *Diploneis bombus* var. *densestriata*, *Rhabdonema minutum* et *Grammatophora oceanica*, mais nous ne confirmons pas les observations de HINARD (1923) qui considérait ces espèces, surtout la première nommée, comme qualitativement et quantitativement caractéristiques des fonds du Belon. Bien que les fortes pullulations aient lieu en avril-mai, c'est-à-dire à peu près en même temps que les poussées phytoplanctoniques, ce qui d'ailleurs semblerait confirmer les observations de ALEEM (1956), nous avons remarqué à maintes reprises, en dehors de la période optimale, des concentrations de diatomées, formant des taches très localisées à différents niveaux et en divers endroits. En particulier, nous avons constaté la présence de populations très denses sur les huîtres à tous moments ; beaucoup d'espèces sont pédonculées et appartiennent pour la plupart aux genres *Synedra*, *Achnantes*, *Navicula*, *Nitzschia* et *Licmophora*.

L'évolution des teneurs en chlorophylles totales corrobore, en partie, ces premières données sur l'abondance des diatomées. Les valeurs maximales sont trouvées en avril et en juillet. Dans ce dernier cas, nous pensons qu'un apport de pigments par les algues pluricellulaires (Ulves, Entéromorphes), est partiellement la cause de cette augmentation des chlorophylles. Nous sommes d'ailleurs persuadés que les pigments issus des algues multicellulaires entrent pour une grande proportion dans les valeurs obtenues, en particulier à certaines époques de l'été où leur dégradation amène un surcroît de matériel pigmentaire sur les sols, notamment en juin où l'indice de diversité pigmentaire passe de 3,4 à 7,8 (fig. 16). Dans la répartition des pigments, la chlorophylle a est constamment prédominante et représente 43 à 45,3 % (tabl. 9).

Il semble que nous devions attribuer aux algues, aux organismes d'eaux saumâtres (eugléniens)

et d'eaux douces, les teneurs en chlorophylles élevées trouvées à Saint-Léger. D'autre part, nous avons constaté, dans ce secteur, que ces teneurs pouvaient être très variables à une même date dans des endroits rapprochés. Ainsi, le 21-3-1969, sur le parc à l'état naturel, nous avons des valeurs pour les chlorophylles totales de 10,83 mg, sur une partie non enssemencée d'huîtres de 7,78 mg et en bordure du parc, sur un sol plus vaseux de 47,73 mg ; ce dernier endroit est alors recouvert d'une pellicule superficielle brun-jaune appelée « mollin » et constituée par des diatomées : *Gyrosigma fasciola*, *G. hippocampus*, *Pleurosigma angulatum*, *Tropidoneis elegans*, *Navicula cuspidata*, *N. arenaria*, *Navicula* diverses, *Nitzschia closterium*, *N. sigma* var. *intercedens*, *N. plana*, *N. panduriformis*, *Caloneis westii*, *Diploneis bombus*, *Cylindrotheca gracilis*, etc. Cela confirme la répartition spatiale hétérogène de ces organismes. La comparaison entre les deux séries d'expériences montre que la productivité semble avoir été meilleure durant la seconde période comme l'indiquent d'ailleurs les valeurs du rapport des densités optiques à 665 μ et 430 μ , souvent inférieure à 3 (fig. 16). Cette productivité supérieure est probablement liée à la pénétration des eaux froides dans le Belon qui, tout en enrichissant les eaux sus-jacentes en sels nutritifs, favorisent le développement des diatomées par l'abaissement des températures.

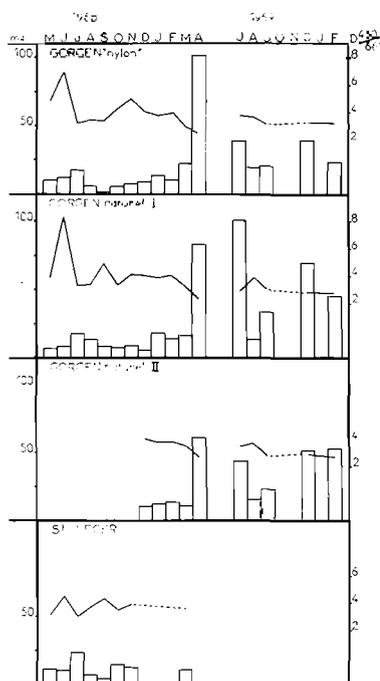


FIG. 16. — Variations des teneurs en chlorophylles totales sur les parcs du Belon et évolution de l'indice de diversité pigmentaire ; Gorgen I partie naturelle enssemencée d'huîtres, Gorgen II, non enssemencée.

Nos observations ont mis en évidence :
 une relation entre la distribution de la macrofaune et celle de la microflore ; la microflore est riche là où sont établis les lamellibranches ;
 les modifications apportées par la mise en exploitation des sols ostréicoles et par la présence des huîtres elles-mêmes ;
 le rôle des facteurs physiques et édaphiques dans la distribution de la microflore benthique ;

	maximum	minimum	moyenne	%
Parc « nylon »				
Ca	9,19	1,54	3,88	45,3
Cb	4,96	0,13	2,31	26,9
Cc	5,34	t.	2,37	27,8
Parc naturel				
Ca	7,90	1,81	3,95	43,0
Cb	5,05	1,44	2,42	26,3
Cc	4,21	1,44	2,81	30,7
Parc St-Léger				
Ca	10,47	2,37	5,31	44,0
Cb	5,79	1,04	2,97	24,6
Cc	7,34	1,31	3,78	31,4

TABL. 9. — Maxima, minima, moyennes et pourcentages respectifs des chlorophylles a. b. c. sur les parcs du Belon.

l'existence de périodes et de centres d'intense activité biologique et de dégradation des matières organiques ;

un accroissement de la productivité en 1969, probablement dû à la pénétration des eaux froides du large dans l'estuaire du Belon.

Tabl. 10. — Répartition quantitative des diatomées pendant un cycle de marée.

Diatomées benthiques	sols	stomacal contenu	Diatomées benthiques	sols	stomacal contenu
<i>Achnantes brevipes</i>	+	+	« « var. <i>densestriata</i>	+	+
« <i>delicatula</i>	+	+	« <i>chersonensis</i>	+	+
« <i>longipes</i>	+	+	« <i>crabro</i>	+	+
<i>Amphiprora alata</i>	+	+	« <i>didyma</i>	+	+
« <i>hyalina</i>	+	+	« <i>fusca</i>	+	+
« <i>paludosa</i>	+	+	<i>Diploneis fusca</i> var. <i>delicatula</i>	+	+
<i>Amphora angularis</i>	+	+	« <i>lineata</i>	+	+
« <i>arenaria</i>	+	+	« <i>littoralis</i>	+	+
« <i>binodis</i>	+	+	« <i>smithii</i>	+	+
« <i>commutata</i>	+	+	« « var. <i>scutellum</i>	+	+
« <i>graeffi</i> var. <i>minor</i>	+	+	« <i>vetula</i>	+	+
« <i>ostrearia</i>	+	+	<i>Eunotia</i> sp.	+	+
« <i>ovalis</i>	+	+	<i>Eupodiscus argus</i>	+	+
« <i>rostellata</i>	+	+	<i>Fragillaria construens</i>	+	+
« <i>spectabilis</i>	+	+	<i>Gomphonema acuminatum</i>	+	+
« <i>veneta</i>	+	+	« <i>constrictum</i>	+	+
<i>Auliscus sculptus</i>	+	+	<i>Grammatophora angulosa</i>	+	+
<i>Bacillaria paradoxa</i>	+	+	« <i>marina</i>	+	+
<i>Biddulphia aurita</i>	+	+	« <i>oceanica</i>	+	+
<i>Caloneis liber</i>	+	+	« <i>serpentina</i>	+	+
« <i>linearis</i>	+	+	<i>Gyrosigma balticum</i>	+	+
« <i>subsalina</i>	+	+	« <i>diminutum</i>	+	+
« <i>westii</i>	+	+	« <i>fasciola</i>	+	+
<i>Campylodiscus eximius</i>	+	+	« <i>hippocampus</i>	+	+
« <i>thuretii</i>	+	+	« <i>parkeri</i>	+	+
<i>Campyloneis grevillei</i>	+	+	« <i>prolongatum</i> var. <i>prolongatum</i>	+	+
<i>Cerataulus laevis</i>	+	+	« « « <i>closterioides</i>	+	+
« <i>smithii</i>	+	+	« <i>wansbeckii</i>	+	+
« <i>turgidus</i>	+	+	<i>Hantzschia marina</i>	+	+
<i>Cocconeis disculoides</i>	+	+	« <i>virgata</i>	+	+
« <i>disculus</i>	+	+	<i>Licmophora anglica</i>	+	+
« <i>heteroidea</i>	+	+	« <i>flabellata</i>	+	+
« <i>placentula</i>	+	+	« <i>juergensii</i>	+	+
« <i>pseudomarginata</i>	+	+	« <i>lyngbyei</i>	+	+
« <i>scutellum</i>	+	+	<i>Mastogloia angulata</i>	+	+
« <i>sublittoralis</i>	+	+	« <i>macdonaldii</i>	+	+
<i>Coscinodiscus nitidus</i>	+	+	« <i>lanceolata</i>	+	+
<i>Cyclotella</i> sp.	+	+	<i>Melosira borneri</i>	+	+
« <i>operculata</i>	+	+	« <i>juergensii</i>	+	+
<i>Cylindrotheca gracilis</i>	+	+	« <i>nummuloides</i>	+	+
<i>Cymbella</i> sp.	+	+	« <i>varians</i>	+	+
« <i>cuspidata</i>	+	+	<i>Navicula abrupta</i>	+	+
<i>Diatoma hiemale</i>	+	+	« <i>alpha</i>	+	+
<i>Dimeregramma minor</i>	+	+	« <i>arenaria</i>	+	+
<i>Diploneis beyrichiana</i>	+	+	« <i>atlantica</i>	+	+
« <i>bombus</i>	+	+	« <i>calida</i>	+	+

TABLEAU 10 (suite)

Diatomées benthiques	sols	stomacal contenu	Diatomées benthiques	sols	stomacal contenu
« <i>cancellata</i>	+	+	<i>Okedenia inflexa</i>	+	
« <i>cariniifera</i>	+		<i>Paralia sulcata</i>	+	+
« <i>cincta</i>	+		<i>Pinnularia</i> sp.		+
« <i>clementis</i>	+		« <i>cruciformis</i>		+
« <i>crucicula</i>	+		« <i>maior</i>	+	
« <i>cruciculoides</i>	+		« <i>mesolepta</i>	+	+
« <i>cuspidata</i>	+	+	« <i>rectangulata</i>	+	+
« <i>digito-radiata</i>	+	+	« <i>retusa</i>	+	
« <i>dissipata</i>	+	+	« <i>viridis</i>	+	+
« <i>distans</i>	+		<i>Pleurosigma acutum</i>	+	
« <i>finmarchica</i>	+		« <i>aestuarii</i>	+	+
« <i>forcipata</i>	+		« <i>angulatum</i>	+	+
« <i>grevillcana</i>	+		« <i>cuspidatum</i>	+	
<i>Navicula hennedyii</i>	+	+	« <i>decorum</i>	+	+
« <i>humerosa</i>	+	+	« <i>elongatum</i>	+	
« <i>hyalina</i>	+	+	« <i>formosum</i>	+	
« <i>iridis</i> var. <i>affinis</i>		+	« <i>naviculaceum</i>	+	+
« <i>lyra</i>	+	+	« <i>strigosum</i>	+	+
« <i>lyroides</i>	+		<i>Podocystis adriatica</i>		+
« <i>marina</i>	+	+	<i>Rhabdonema adriaticum</i>		+
« <i>meniscus</i>	+	+	« <i>arcuatum</i>	+	
« <i>moniliifera</i>	+	+	« <i>minutum</i>	+	+
« <i>ostrearia</i>	+		<i>Raphoneis amphiceros</i>	+	+
« <i>palpebralis</i>	+	+	« <i>surirella</i>	+	+
« <i>peregrina</i>	+		<i>Rhoicosphenia curvata</i>	+	+
« <i>phyllepta</i>	+		<i>Scoliöpleura tumida</i>	+	+
« <i>praetexta</i>	+	+	<i>Scoliotropis latestriata</i>	+	
« <i>ramosissima</i>	+	+	<i>Smithiella marina</i>	+	+
« <i>smithii</i>	+		<i>Stauroneis amphioxys</i>	+	+
<i>Nitzschia acicularis</i>	+		« <i>crucigerum</i>	+	+
« <i>acuminata</i>	+	+	« <i>phoenicenteron</i>	+	+
« <i>angularis</i>	+	+	<i>Striatella unipunctata</i>	+	
« <i>closterium</i>	+	+	<i>Surirella gemma</i>	+	
« <i>constricta</i>	+	+	« <i>ovalis</i>	+	
« « <i>var. parva</i>	+		« <i>ovata</i>	+	+
« <i>dissipata</i>	+	+	« <i>salina</i>	+	+
« <i>lanceolata</i>	+	+	<i>Synedra affinis</i>	+	+
« <i>longissima</i>	+		« <i>gaillonii</i>	+	
« <i>martianna</i>	+		« <i>pulchella</i>	+	+
« <i>navicularis</i>	+	+	« <i>ulna</i>	+	
« <i>panduriformis</i>	+	+	<i>Toxonidea gregoryana</i>	+	
« <i>plana</i>	+	+	<i>Trachyneis aspera</i> var. <i>aspera</i>	+	+
« <i>punctata</i>	+	+	« « « <i>elliptica</i>	+	
« <i>scalaris</i>	+		<i>Tropidoneis elegans</i>	+	+
« <i>sigma</i> var. <i>sigma</i>	+	+	« <i>gibberula</i>	+	
« « « <i>intercedens</i>	+		« <i>lepidoptera</i>	+	
« <i>spathulata</i>	+	+	« <i>vanheurckii</i>	+	
« <i>tryblionella</i>	+	+	« <i>vitrea</i>	+	+
<i>Oestrupia musca</i>	+				

IV. - L'alimentation des huîtres.

Nous avons cherché à étudier parallèlement l'alimentation des huîtres et la production soit phytoplanctonique, soit phytobenthique. L'analyse de la nourriture ingérée par les mollusques est d'un intérêt certain, surtout pendant la période estivale où sont habituellement constatées les mortalités. De nombreux chercheurs ont examiné le problème de la nutrition des huîtres. Dans beaucoup de cas, les diatomées sont considérées comme la source principale de nourriture. REDEKE, cité par HEYMANN (1899, 1900, 1901), notait que des diatomées ingérées étaient, en certaines saisons, presque exclusivement benthiques et il identifiait des *Navicula* et des *Nitzschia* : HEYMANN (1914) aboutissait à des conclusions identiques ainsi que HINARD (1923), qui trouvait en abondance dans le tube digestif des huîtres belonaises : *Diploneis bombus* var. *densestriata*, *Rhabdonema minutum* et *Grammatophora oceanica*. Pour RANSON (1927), les matières organiques dissoutes pouvaient éventuellement nourrir les huîtres et, récemment, KREY, BANSE et HAGMEIER (1957) puis BOJE (1964) mettaient l'accent sur l'importance des détritiques planctoniques comme source de nourriture des mollusques (*Mytilus edulis*).

Dans ce travail où les méthodes d'analyses qualitatives et quantitatives sont identiques à celles qui ont été utilisées par l'étude des sédiments, nous nous contenterons d'exposer nos résultats. Nous avons dressé la liste des divers organismes rencontrés dans le tube digestif ; nous comparons ensuite l'inventaire des diatomées benthiques du sol et du bol alimentaire des huîtres (tabl. 10). Ce premier examen tend à confirmer que l'huître est bien omnivore. Les données recueillies sur un grand nombre d'échantillons montrent en effet une très grande diversité dans les éléments ingérés. Aux diatomées benthiques viennent s'ajouter des espèces pélagiques, des dinoflagellés, des micro-algues, des phytoflagellés, de nombreux animaux et divers détritiques organiques, voire inorganiques, dont liste suit.

Diatomées pélagiques

Asterionela japonica
Bellerochea malleus
Biddulphia alternans
 — *aurita*
 — *mobiliensis*
 — *sinensis*
Cerataulina bergonii
Chaetoceros curvisetus
 — *danicus*
 — *didymus*
 — *socialis*
Coscinodiscus asteromphalus
 — *concinus*
 — *excentricus*
 — *grani*
 — *nobilis*
 — *perforatus*
 — *radiatus*
 — *subtilis*
Coscinosira polychorda
Dytilum brightwelli
Eucampia zodiacus
Hyalodiscus subtilis
Leptocylindricus danicus
Nitzschia delicatissima
 — *pungens*
 — *seriata*
Podosira stelliger
Rhizosolenia alata
 — *delicatula*

Rhizosolenia fragilissima
 — *setigera*
 — *shrubsolei*
 — *styliiformis*
Skeletonema costatum
Stauroneis membranacea
Striatella unipunctata
Thalassionema nitzschioides
Thalassiosira sp.
 — *gravida*
 — *nordenskioldii*
 — *rotula*

Microalgues et divers

Beggiatoa alba
Chlamydomonas sp.
 Cyanophycées
Euglena obtusa
Halosphaera viridis
Pediastrum boryanum
Scenedesmus quadricauda
 Pollen de pin
 — de bouleau
 Débris d'algues multicellulaires

Dinoflagellés

Amphidinium ovum
Cochlodinium sp.
Dictyocha fibula
 — *speculum*
Dinophysis acuminata
 — *acuta*

Dinophysis forti
 — *lenticula*
 — *norvegica*
 — *punctata*
 — *tripos*
Diplopetopsis minor
Diplopsalopsis orbicularis
Ebria tripartita
Glenodinium cinctum
 — *danicum*
 — *mucronatum*
 — *warmingii*
Goniaulax digitale
 — *unicornis*
Gymnodinium agile
 — *minor*
 — *simplex*
 — *splendens*
Gyrodinium pavillardii
Peridiniopsis asymetrica
Peridinium achromaticum
 — *brevipes*
 — *cerasus*
 — *claudicans*
 — *conicum*
 — *curvipes*
 — *depressum*
 — *diabolus*
 — *divergens*
 — *oblongum*
 — *punctulatum*
 — *quinquecorne*

Peridinium steinii
 — *trochoideum*
Phalacroma ebriolum
 — *pulchellum*
 — *rotundatum*
Pouchetia rosea
Prorocentrum micans
Pronoctiluca pelagica
Pyrocistis lunula
Animaux
Colurella sp.

Dadayella bulbosa
Favella helgolandica
 — *serrata*
 Harpacticidés
Helicostomella subulata
 Lamellibranches
 Larves *Anomia ephippium*
 — *Mytilus edulis*
 — *Ostrea edulis*
 Nauplii cirripèdes
 — harpacticidés

Nématodes
 Œufs de copépodes
Oithona nana
Oncaea media
Stenosemella ventricosa
Synchaeta sp.
Tintinnopsis sp.
Tintinnus sp.
 — *inquilinum*

L'étude des variations saisonnières des aliments absorbés par les huîtres permet de diviser le cycle nutritionnel en deux phases principales : une phase d'activité intense au printemps et en été et une phase de ralentissement de l'activité en automne et surtout en hiver. Elles correspondent assez bien aux phases de richesse et de pauvreté phytoplanctonique et phytobenthique, alors que les fortes concentrations de matières organiques dissoutes sont plutôt automnales. L'examen met en évidence la constance et très souvent la prépondérance des diatomées benthiques comme élément

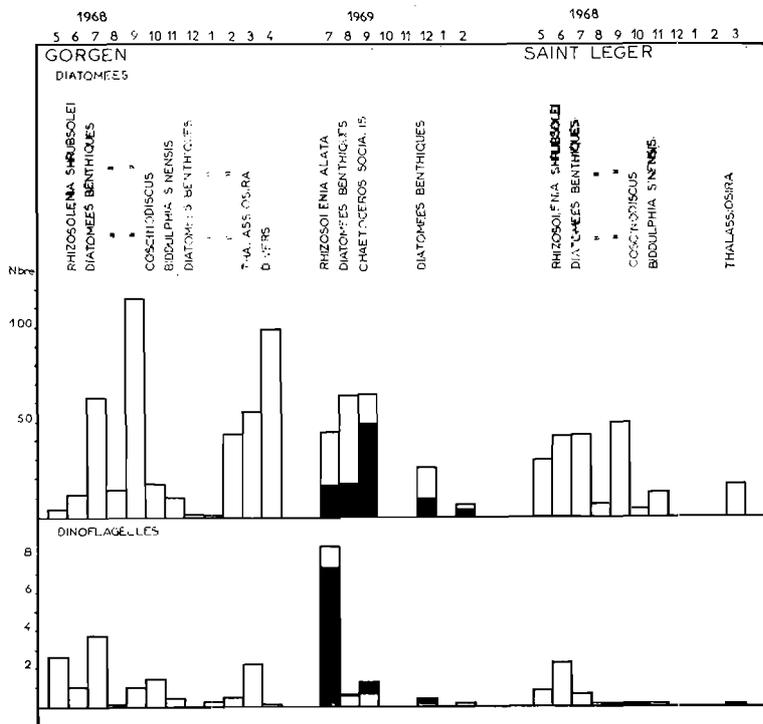


FIG. 17. — Abondance des diatomées et des dinoflagellés dans les contenus stomacaux des huîtres. En 1969, sur le parc du Gorgen : huîtres sur le « nylon » (blanc), huîtres sur le « sol naturel » (noir).

essentiel du bol alimentaire. Le cycle des diatomées benthiques sur le sol et leur présence dans l'estomac des mollusques, sont étroitement liés (fig. 17). Les diatomées pélagiques, toujours présentes, constituent une fraction qui, en certaines circonstances, est prépondérante. De février à mars, *Thalassiosira* (*T. gravida*, *T. nordenskioldii*) et *Skeletonema costatum* caractérisent la nourriture des huîtres. Les espèces *Nitzschia seriata*, *Cerataulina bergonii*, *Rhizosolenia shrubsolei* sont fréquemment trouvées d'avril à juin, en particulier la dernière nommée, tandis que *Rhizosolenia alata* n'apparaît qu'en juillet. Enfin en automne, les huîtres consomment en assez grande quantité des *Coscinodiscus* divers et des *Biddulphia* (*B. sinensis*). Nous avons volontairement grossi l'échelle des

variations des dinoflagellés dans les contenus stomacaux afin d'en rendre la lecture plus nette (fig. 17). Pour les deux séries d'expérience, les maxima ont été trouvés en juillet, avec un taux d'abondance nettement plus élevé en 1969; *Peridiniopsis asymetrica* est dominante en 1968 et est accompagnée de *Peridinium diabolus*. En juillet 1969, où existe une assez grande variété de formes telles que *Dinophysis acuminata*, *D. norvegica*, *Glenodinium mucronatum*, *G. cinctum*, *Peridinium sp.*, *P. diabolus*, *Exuviella cordata*, le *Peridinium quinquecorne* est l'organisme le plus abondant. Au moment du refroidissement estival, l'alimentation des huîtres semblait normale; les dinoflagellés entraient toutefois pour une part importante dans la composition du bol alimentaire. Les espèces de ce groupe, connues jusqu'ici pour leur toxicité, n'ont pratiquement pas été rencontrées. Cependant, rien ne permet d'affirmer que le développement des dinoflagellés et leur ingestion par les huîtres pendant l'été ne leur soit pas préjudiciables quand les conditions écologiques deviennent défavorables.

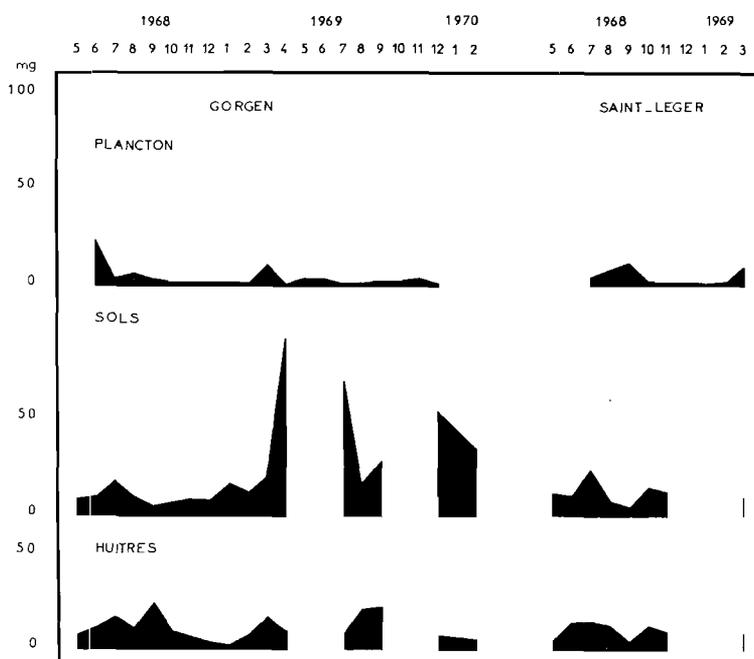


FIG. 18. Variations saisonnières des pigments chlorophylliens du plancton, des sols et des contenus stomacaux des huîtres.

Nous avons, en outre, dosé les pigments chlorophylliens du bol alimentaire des huîtres. Deux huîtres de chaque lot étaient traitées le plus rapidement possible après leur sortie de l'eau ou mises au congélateur à -20° , si l'analyse ne pouvait être effectuée immédiatement. Nous utilisons, comme pour l'eau, la méthode de RICHARDS et THOMPSON et les formules de STRICKLAND et PARSONS. Des observations ont déjà permis d'établir des rapports étroits entre la croissance des huîtres et les concentrations de pigments dans des claires (MOREAU et TROCHON, 1967). La recherche des chlorophylles dans le tube digestif nous a donc paru intéressante. Elle confirme le ralentissement hivernal de la nutrition et l'intense activité estivale (fig. 18). Les teneurs en chlorophylles totales du plancton, des sols des parcs et du contenu stomacal, mises en parallèle, font ressortir les relations entre l'alimentation des huîtres et ces deux sources de nourriture, les maxima de chlorophylles dans le tube digestif correspondant soit au maximum du phytoplancton, soit à ceux de la couverture végétale benthique.

Cette brève étude préliminaire sur l'alimentation des huîtres de Belon met en valeur les correspondances entre la quantité de nourriture trouvée dans le contenu stomacal et les différentes sources d'alimentation; elle montre aussi que le cycle nutritionnel subit des variations à la fois en rapport avec la saison et l'abondance de matériel nutritif disponible.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEEM (A.A.), 1956. — Quantitative underwater study of benthic Communities inhabiting kelp Beds of California. — *Science*, **123**, n° 3188.
- BOJE (R.), 1964. — Plankton and Detritus as a Source of Food for the Mussel (*Mytilus edulis* L.). — *Cons. int. Explor. Mer. comm.* n° 117.
- BOURY (M.), 1929. — Les facteurs de la reconstitution des huîtres alréennes. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **2** (3), p. 306-311.
- BUTCHER (R.W.), 1961. — An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part. VIII. Euglenophyceae = Euglenineae. — *Fish. Invest.*, Londres, Ser. 4, 17 p.
- DAGUZAN (J.), 1967. — Contribution à l'écologie des mollusques intertidaux de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan). — Thèse 3^e cycle, Fac. Sci. Rennes.
- DEVÈZE (L.), 1953. — La nutrition des animaux planctoniques aux dépens du contenu bactérien des eaux. — *Cons. int. Explor. Mer* : 1-5 (ronéo).
- FRANCIS-BÉLUF (C.), 1947. — Recherches sur le milieu fluvio-marin et les dépôts d'estuaires. — *Ann. Inst. océanogr.*, **23**, p. 149-344.
- 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.), p. 59-60.
- GLÉMAREC (M.), 1964. — Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. — *Cah. Biol. mar.*, **5**, p. 33-96.
- GRALL (J.R.) et JACQUES (G.), 1964. — Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff. I. — *Cah. Biol. mar.*, **5**, p. 423-455.
- HARVEY (H.W.), 1934. — Measurement of phytoplankton population. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **19** (2), p. 761-774.
- 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), p. 407-441.
- HEYMANN (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.
- JACQUES (G.), 1968. — Etude du plancton de la région de Banyuls-sur-Mer : variations saisonnières des pigments chlorophylliens de la couche superficielle (point côtier, août 1965-août 1966). — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **19** (3), p. 557-559.
- KREY (J.), BANSE (K.) et HAGMEIER (E.), 1957. — Über die Bestimmung von Eiweiß im Plankton mittels der Biuretreaktion. — *Kieler Meeresforsch.*, **19**, p. 20-41.
- LAFON (M.), DURCHON (M.) et SAUDRAY (Y.), 1955. — Recherches sur les cycles saisonniers du plancton. — *Ann. Inst. océanogr.*, **31** (3), p. 125-130.
- LEBOUR (M.V.), 1922. — The Food of Plankton Organisms. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **12** (4), p. 644-677.
- LE DANOIS (E.), 1953. — La vie étrange des rivages marins. — Paris, Horizons de France, 191 p.
- LE DANTEC (J.), 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), p. 237-362.
- LUBET (P.E.), 1955. — Note sur le phytoplancton du bassin d'Arcachon. — *Vie et Milieu*, **6** (1), p. 53-59.
- MARGALEF (R.), 1958. — Temporal succession and spatial heterogeneity in natural phytoplankton. — *Proc. Symp. "Perspectives in Marine Biology"*, Univ. Calif. Press.
- 1961. — Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations du phytoplancton. — *Hydrobiol.*, **18**, p. 155-164.
- 1963. — Modelos para el estudio de la succession y distribución del fitoplancton. — *Invest. pesq.*, **23**, p. 11-52.
- MARTEIL (L.), 1960. — Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* LINNÉ et *Gryphaea angulata* LAMARCK. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **24** (3), p. 329-446.
- 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), p. 373-382.
- MOREAU (J.) et TROCHON (P.), 1967. — La chlorophylle « a » et les caroténoïdes non astaciens dans les claires : leurs variations quantitatives saisonnières et leurs rapports avec la croissance d'*Ostrea edulis* L. — *Cons. int. Explor. Mer*, C.M., K 8 (ronéo).
- 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, **140**, 93 p.
- PARKE (M.) et DIXON (P.S.), 1968. — Check-list of British marine algae-second revision. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **48** (3), p. 783-832.

- PAULMIER (G.), 1965. — Le microplancton de la rivière d'Auray. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (2), p. 211-224.
— 1969. — Le microplancton des rivières de Morlaix et de la Penzé. — *Ibid.*, **33** (3), p. 311-332.
- PERAGALLO (H.) et PERAGALLO (M.), 1908. — Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. Grey-sur-Loing (S.-et-M.), TEMPÈRE, 491 p.
- PÉRÈS (J.M.), 1961. — Océanographie biologique et biologie marine. — I. *La vie benthique*. Paris, P.U.F., 540 p.
- RANSON (G.), 1927. — L'absorption des matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques. — *Ann. Inst. océanogr.*, Monaco, **4** (3), p. 49-175.
- RICHARDS (T.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**, p. 156-172.
- STRICKLAND (J.D.H.) et PARSONS (T.R.), 1965. — A manual of sea water analysis. — *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, n° 125, 203 p.
- TRÉGOUBOFF (G.) et ROSE (M.), 1957. — Manuel de planctologie méditerranéenne. Paris, CNRS.
- 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), p. 79-96.

ANNEXE

Diatomées

- Achnantes delicatula* GRUN.
— *brevipes* AGARDH
— *longipes* AGARDH
— *subsessilis* KUTZING
Actinocyclus octonarius EHRENBERG
— *ralfsii* SMITH
Actinoptychus spendens SHADBOLT
— *undulatus* EHR.
Amphiprora alata EHR.
— *hyalina* EULENSTEIN
— *paludosa* GRUNOW
— *surirella*
— *sp.*
Amphora angularis
— *arenaria* DONKIN
— *graeffi* var. *minor* PERAGALLO
— *grevilleana* GREGORY
— *hyalina* KUTZ.
— *ostrearia* DE BREBISSON
— *ovalis* EHR.
— *spectabilis* GREGORY
— *sp.*
Amphoropsis *sp.*
Anorthoneis excentrica GRUN.
Asterionella blackeleyi SM.
— *japonica* CLEVE et MULLER
Asteromphalus atlanticus
— *flabellatus* DE BREB.
Auliscus sculptus W.M. SMITH
Auricula complexa CLEVE
Bacillaria paradoxa GMELIN
Bacteriastrum delicatulum CLEVE
— *varians* LAUDER
Biddulphia alternans VAN HEURCK
— *aurita* DE BREBISSON
Biddulphia laevis EHR.
— *mobiliensis* GRUN.
— *sinensis* GREVILLE
— *vesiculosa*
Caloneis liber CL.
— *linearis* BOYER
— *westii* HENDEY
Campylodiscus clypeus EHR.
— *decorum* DE BREBISSON
— *eximius* GREG.
— *fastuosus* EHR.
— *thuretii* DE BREBISSON
Campyloneis grevillei GRUN.
Cerataulina bergonii PERAGALLO
Cerataulus smithii RALFS
— *turgidus* EHR.
Chaetoceros affinis LAUDER
— *borealis* BAILEY
— *brevis* SCHUTT
— *cinctus* GRAN
— *compressus* LAUDER
— *constrictus* GRAN
— *convolutus* CASTRACANE
— *coronatus* GRAN
— *costatus* PAVILLARD
— *crinitus* SCHUTT
— *curvisetus* CL.
— *danicus* CL.
— *decipiens* CL.
— *densus* CL.
— *diadema* GRAN
— *didymus* EHR.
— *difficilis* CL.
— *diversus* CL.
— *eibenii* MEUNIER
— *exospermus* MEUNIER
Chaetoceros filiformis MEUNIER
— *fragilis* MEUNIER
— *furcellatus* BAILEY
— *glandazii* MANGIN
— *holsaticus* SCHUTT
— *ingolfianus* OSTENFELD
— *lacinosus* SCHUTT
— *lauderi* RALFS
— *lorenzianus* GRUN.
— *mitra* CL.
— *perpusillus* CL.
— *peruvianus* BRIGHTWELL
— *pseudocrinitus* OST.
— *pseudocurvisetus* MANGIN
— *radians* SCHUTT
— *radicans* SCHUTT
— *similis* CL.
— *simplex* OST.
— *socialis* LAUDER
— *subtilis* CL.
— *teres* CL.
— *wighami* BRIGHT.
— *willei* GRAN
Cocconeis dirupta GREG.
— *disculoides* HUSTEDT
— *heteroidea* HTZ
— *molesta* K.
— *pseudomarginata* GREG.

- Cocconeis scutellum* EHR.
— *speciosa* GREG.
— *sublittoralis* HENDEY
Corethron criophilum CASTRACANE
Coscinodiscus asteromphalus EHR.
— *centralis* EHR.
— *concinus* W.M. SMITH
— *excentricus* EHR.
Coscinodiscus grani GOUGH
— *kutzingii* SCHMIDT
— *lineatus* EHR.
— *nitidus* GREG.
— *nobilis* GRUN.
— *nodulifer* SCHMIDT
— *oculus-iridis* EHR.
— *perforatus* EHR.
— *punctulatus* GREG.
— *radiatus* EHR.
— *radiolatus* EHR.
— *stellaris* ROPER
— *subtilis* EHR.
Coscosira polychorda GRAN
Cyclotella sp.
Cylindrotheca gracilis GRUN.
Dactyliosolen antarcticus CASTRACANE
— *tenuis*
Detonula confervacea GRAN
Dimeregramma marinum GREG.
— *minor* GREG.
Diploneis beyrichiana A.S.
— *bombus* CL.
— — var *densestriata* CL.
— *chersonensis* CL.
— *crabro* EHR.
— *didyma* CL.
— *fusca* CL.
— *lineata* CL.
— *littoralis* CL.
— *smithii* CL.
— *vacillan* A.S.
Ditylum brightwellii GRUN.
Donkinia recta RALFS
Eucampia zodiacus EHR.
Eunotia pectinalis var. *ventricosa*
— — *curta*
Fragilaria sp.
— *construens*
— *striatula* LYNGBYE
Gomphonema sp.
— *acuminatum* EHR.
— *constrictum* EHR.
Grammatophora angulosa EHR.
— *marina* KUTZ.
— *oceanica* EHR.
— *serpentina* EHR.
Guinardia flaccida PERAGALLO
Gyrosigma balticum CL.
— *eximium*
— *fasciola* CL.
— *hippocampus* HASSAL
— *macrum* SM.
— *parkeri* HARRISON
— *prolongatum* var. *prolongatum* CL.
— *reversum* GREG.
— *wansbeckii* CL.
Hantzschia sp.
— *marina* GRUN.
— *virgata* GRUN.
Hemiaulus sinensis GREVILLE
Hormiphora sp.
Hyalodiscus subtilis GRUN.
Isthmia enervis EHR.
Lauderia borealis GRAN
Leptocylindricus danicus CL.
— *minimus* GRAN.
Licmophora anglica
— *flabellata* AGARDH
— *juergensii* AGARDH
— *lyngbyei* GRUN.
— *tenuis* K.
Lithodesmium undulatum EHR.
Mastogloia sp.
— *angulata* LEVIS
— *binotata* CL.
— *lanceolata* THW.
— *macdonaldii* GRUN.
Melosira borneri GREV.
— *juergensii* AG.
— *moniliformis* AG.
— *nummuloides* AG.
— *varians* AG.
Meridion circulare AG.
Navicula sp.
— *abrupta* DONKIN
— *alpha* KUTZ.
— *ambigua* EHR.
— *arenaria* DONK.
— *atlantica* SCHMIDT
— *cancellata* DONK.
— *clavata* GREG.
— *clementis* GRUN.
— *cruciculoides* BROCKMANN
— *cuspidata* KUTZ.
— *digito-radiata* RALFS
— *directa* RALFS
— *dissipata* HUSTEDT
— *distans* SCHMIDT
— *finmarchica* CL.
— *florinae* MOLLER
— *forcipata* GREV.

Navicula hennedyi W. SM.

- *humerosa* DE BREBISSEON
- *hyalina* DONK.
- *lanceolata* var. *curta*
- *latissima* GREG.
- *lyra* EHR.
- *lyroides* HENDEY
- *maculosa* DONK.
- *marina* RALFS
- *monilifera* CL.
- *mutica* KUTZ.
- *ostrearia* BORY
- *palpebralis* DE BREBISSEON
- *peregrina* KUTZ.
- *praetexta* EHR.
- *ramosissima* CL.
- *rhombica* GREG.
- *rostellata* KUTZ.
- *smithii* AG.
- *tuscula* VAN HEURCK

Nitzschia sp.

- *acicularis*
- *acuminata* GRUN.
- *affinis* GRUN.
- *angularis* W. SM.
- *closterium* W.M. SM.
- *constricta* GREG.
- — var. *parva*
- *delicatissima* CL.
- *insignis* GREG.
- *lanceolata* SM.
- *longissima* RALFS
- *lorenziana* GRUN.
- *martiana* AG.
- *navicularis* GRUN.
- *panduriformis* GREG.
- *plana* W. SM.
- *punctata* GRUN.
- *pungens*
- *scalaris* SM.
- *seriata* CL.
- *sigma* W.M. SM.
- — var. *intercedens* GRUN.
- *spathulata* DE BREB.
- *subtilis* GRUN.
- *tryblionella* HANTZSCH.
- *visurgis* HUSTEDT
- *vitrea* NORM.

Paralia sulcata CL.

Pinnularia sp.

- *cruciformis* CL.
- *flamma*
- *mesolepta*
- *nobilis* EHR.
- *rectangulata* GREG.

Pinnularia trevelyana DONK.

- *viridis* KUTZ.

Pleurosigma sp.

- *acutum* NORM.
- *aestuarii* SM.
- *affine* GRUN.
- *angulatum* SM.
- var. *quadrata* SM.
- *cuspidatum* CL.
- *decorum* SM.
- *elongatum* SM.
- *formosum* SM.
- *marinum* DONK.
- *naviculaceum* DE BREB.
- *strigosum* SM.

Podosira stelliger MANN

Rhabdonema adriaticum KUTZ.

- *arcuatum* KUTZ.
- *minutum* KUTZ.

Rhaphoneis amphiceros EHR.

- *surirella* EHR.

Rhizosolenia acuminata PERAGALLO

- *alata* BRIGHT.
- — var. *indica* BRIGHT.
- *delicatula* CL.
- *fragilissima* BERGON
- *hebetata* f. *semispina* GRUN.
- *imbricata* BRIGHT.
- *pungens* A. CL.
- *robusta* NORM.
- *setigera* BRIGHT.
- *shrubsolei* CL.
- *stolterfothii* PERAG.
- *styliiformis* BRIGHT.

Rhoicosigma sp.

- *falcatum* DONK.

Rhoicosphenia curvata GRUN.

Roperia tessellata GRUN.

Shroderella delicatula PAVILLARD

Scoliolepta tumida DE BREB.

Scoliotropis latestriata DE BREB.

Skeletonema costatum GREV.

Smithiella marina SM.

Stauroneis amphioxys GREG.

- *crucigerum* W. SM.
- *membranacea* HUSTEDT
- *phoenicenteron* EHR.

Stephanopyxis palmeriana GRUN.

Streptotheca tamesis SHRUBSOLE

Striatella unipunctata AG.

Surirella sp.

- *armoricana* PERAG.
- *biseriata* DE BREB.
- *fastuosa* EHR.
- *gemma* KUTZ.
- *ovalis* DE BREB.

Surirella ovata KUTZ.

— *spiralis* KUTZ.

— *striatula* TURPIN

Synedra sp.

— *affinis* KUTZ.

— *capitata*

— *fulgens* GREV.

— *hennedyana* GREG.

— *pulchella* KUTZ.

— *ulna* EHR.

— *undulatus* BAILEY

Tabellaria sp.

Thalassionema nitzschioides GRUN.

Thalassiosira sp.

— *baltica* OST.

— *condensata* CL.

Thalassiosira decipiens JORGENSEN

— *gravida* CL.

— *nana* LOHM.

— *nordenskioldii* CL.

— *rotula* MEUNIER

— *subtilis* GRAN

Thalassiothrix frauenfeldii GRUN.

— *longissima* CL.

Toxonidea gregoryana DONK.

— *insignis* DONK.

Trachyneis aspera var. *aspera* CL.

— — — *elliptica* HENDEY

Tropidoneis elegans SM.

— *lepidoptera* GREG.

— *vanheurcki* GRUN.

Dinoflagellés, silicoflagellés et ébriédiens

Adinomonas oviforme SCHILLER

Amphidinium longum LOHM.

— *operculatum* CLAP. et LACHM.

Blepharocysta schilleri BALLANTINE

Ceratium azoricum CL.

— *candelabrum* STEIN

— *carriense* GOURR.

— *concilians* JORG.

— *falcatum* KOFOID

— *furca* CLAP. et LACHM.

— *fuscus* DUJARD.

— *gibberum* GOURR.

— *heterocamptum* JORG.

— *hexacanthum* GOURR.

— *horridum* GRAN

— *intermedium* JORG.

— *lineatum* CL.

— *longipes* GRAN

— — var. *baltica* OST.

— — var. *atlantica*

— *longirostrum* GOURR.

— *macroceros* VANHOFFEN

— — var. *gallicum* JORG.

— *massiliense* JORG.

— *pentagonum* GOURR.

— *tripos* NITZCH

— — var. *hiemale* PAULSEN

— — — *subsalsa* OST.

Dinophysis sp.

— *acuminata* CLAP. et LACHM.

— *acuta* EHR.

— *caudata* KENT

— *fortii* PAVILLARD

— *lenticula* PAVILLARD

— *norvegica* CLAP. et LACHM.

— *ovum* SCHUTT

Dinophysis punctata JORG.

— *sphaerica* STEIN

Diplopeltopsis minor PAVILLARD

Diplopsalis lenticula BERGH

Diplopsalopsis orbiculare MEUNIER

Erythroopsis sp.

Exuviella cordata OST.

— *marina* CIENK.

Glenodinium cinctum SCHILLING

— *danicum* PAULSEN

— *gymnodinium* PENARD

— *mucronatum* CONRAD

— *warmingii* BERGH

Goniaulax sp.

— *catenella*

— *diegensis* KOF.

— *digitale* KOF.

— *longispina* LEBOUR

— *monacantha*

— *orientalis* LINDEM.

— *polyedra* STEIN

— *polygramma* STEIN

— *scrippsae* KOF.

— *spinifera* DIES

— *tamarensis* LEBOUR

— *triacantha* JORG.

— *unicornis* LEBOUR

Goniodoma polyedricum JORG.

Gymnodinium sp.

— *minor* LEBOUR

Gyrodinium sp.

Minuscula bipes LEBOUR

Noctiluca milliaris SURIRAY

Oblea rotunda BALECH

Oxytoxum sp.

Peridiniopsis sp.

Peridiniopsis asymetrica MANGIN

Peridinium sp.

- *achromaticum* LEV.
- *cerasus* PAULS.
- *claudicans* PAULS.
- *conicoides* PAULS.
- *conicum* OST.
- *crassipes* KOF.
- *curtipes* JORG.
- *curvipes* OST.
- *depressum* BAIL.
- *diabolus* CL.
- *divergens* EHR.
- *globulus* STEIN
- *granii* OST.
- *leonis* PAV.
- *minutum* KOF.
- *mite* PAV.
- *oblongum* CL.
- *obtusum* SCHILLER
- *oceanicum* VANHOFFEN
- *ovatum* SCHUTT
- *pallidum* OST.
- *pellucidum* SCHUTT
- *pentagonum* GRAN
- *punctulatum* PAULS.
- *quinquecorne* ABE

Peridinium roseum PAULS.

- *simplex* GRAN et BRAARUD
- *steinii* JORG.
- *subcurvipes* LEBOUR
- *subinermis* PAULS.
- *trochoideum* LEMM.
- *willei* HUITFELDT-KAAS

Phalacroma sp.

- *parvulum* JORG.
- *porodictyum* ST.
- *rotundatum* CL.

Podolampas bipes ST.

Polykrikos schwartzii BUTSCHLI

Pouchetia rosea POUCHET

Pronoctiluca pelagica FABRE-DOMERGUE

Prorocentrum dentatum ST.

- *micans* EHR.

Protoceratium areolatum ?

- *reticulatum* BUTSCHLI

Pyrocistis lunula SCHUTT

Pyrophacus horologium ST.

Spirodinium spirale KOF. et SWEZY

Steinella fragilis SCHUTT

Dictyocha fibula EHR.

- *speculum* EHR.

Ebria tripartita SCHUMAN

Tintinnides

Codonellopsis sp.

Coxiella annulata DADAY

- *decipiens* JORG.
- *laciniosa* BRANDT

Cyttarocylis sp.

Dadayella bulbosa BRANDT

Dictyocysta speciosa KOF. et CAMPB.

Favella sp.

- *adriatica* IMHOF
- *ehrenbergii* CLAP. et LACHM.
- *helgolandica* BRANDT
- *markusovszkyi* DADAY
- *panamensis* KOF. et CAMPB.
- *serrata* MOBIUS

Helicostomella subulata EHR.

Leprotintinnus bottnica NORDQVIST

Salpingella acuminata CLAP. et LACHM.

Salpingella decurtata JORG.

Steenstrupiella steenstrupii CLAP. et LACHM.

Stenosemela nivalis MEUNIER

- *oliva* MEUNIER
- *ventricosa* CLAP. et LACHM.

Tintinnopsis sp.

- *beroidea* ST.
- *butschlii* DADAY
- *campanula* EHR.
- *cylindrica* DADAY
- *karajacensis* BRANDT
- *lobiancoi* DADAY
- *parvula* JORG.
- *strigosa* MEUNIER
- *subacuta* JORG.

Tintinnus inquilinum MULLER

Copépodes

Acartia sp.

- *bifilosa* GIESBR.
- *clausi* GIESBR.
- *discaudata* GIESBR.

Amynome sphaerica CLS

Calanus finmarchicus GUNNERUS

Calanus helgolandicus CLS

Centropages hamatus LILLJEB.

- *typicus* KROYER

Clausocalanus arcuicornis DANA

Clytemnestra rostrata BRADY

Corycaeus anglicus LUBB.

Labidocera wollastoni LUBB.
Lernea branchialis L.
Mecynocera clausi THOMPSON
Metridia longa LUBB.
— *lucens* BOECK
Microcalanus pygmaeus pusillus CLS
— *furcatus*
— *ovalis*
Ctenocalanus vanus GIESBR.
Diaixis pygmaea
Eucalanus crassus GIESBR.
Euchaeta hebes
Euterpina acutifrons DANA
Harpacticus chelifera MULLER
Isias clavipes BOECK

Microsetella atlantica BR. et ROB.
— *norvegica* BOECK
Oithona nana GIESBR.
— *plumifera* BAIRD
— *similis* CLS
Oncaea conifera GIESBR.
— *media* GIESBR.
— *subtilis*
— *venusta* PHIL.
Paracalanus parvus CLS
Parapontella brevicornis LUBB.
Pseudocalanus elongatus BOECK
Scutellidium tisboides CLS
Temora longicornis BAIRD

Coelentérés

Amphinema dinema PER. et LES.
— *rugosum*
Chelophyes appendiculata ESCHS.
Dipurena ophiogaster HAECK.
Ectopleura dumortieri VAN BENEDEN
Eutima gracilis FORB. et GOOD.
Hybocodon prolifer AGAS.
Liriope tetraphylla CHAM. et EISEN.
Muggiaea atlantica CUNN.

Muggiaea kochi WILL.
Obelia sp.
Phialella quadrata
Phialidium hemisphaericum LES.
Pleurobrachia pilcus MULLER
Purena strangulata
Sarsia prolifera FORBES
Tiaranna rotunda QUOY et GAIMARD