

Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golfe de Fos, France)

Biomasse
Production primaire
Phytoplancton
Microphytobenthos
Méditerranée

Biomass
Primary production
Phytoplankton
Microphytobenthos
Mediterranean

Marie-Reine PLANTE-CUNY^a, Alain BODOY^b

^a Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, F 13007 Marseille, France.

^b Laboratoire de cultures marines, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), BP n° 133, F 17390 La Tremblade, France.

Reçu le 3/7/86, révisé le 12/11/86, accepté le 24/11/86.

RÉSUMÉ

On a comparé durant deux années la biomasse (*Chla* fonctionnelle) et la production primaire (bilans d'oxygène) des microphytes benthiques et planctoniques de deux plages de sables fins (0,5 m de profondeur), soumises à des conditions hydrodynamiques différentes. La station de mode calme (RD) abrite notamment un peuplement de *Ruditapes decussatus* (pélécy-pode) tandis que la station de mode agité (DT) soumise à l'influence du large, est habitée par des peuplements d'un autre pélécy-pode, *Donax trunculus*.

Dans le compartiment pélagique (phytoplancton) les variations saisonnières sont à peu près identiques dans les deux stations. Les moyennes annuelles de la biomasse et de la production primaire sont sensiblement équivalentes ($1,40 \pm 0,56$ et $1,94 \pm 0,78$ mg *Chla*.m⁻²; $19,60 \pm 11,09$ et $20,29 \pm 8,45$ mgC.m⁻².h⁻¹ respectivement en RD et DT). En revanche, dans le compartiment benthique (microphytobenthos), des floraisons d'automne sont plus accentuées à la station de mode calme (RD) qu'à la station de mode agité (DT). La moyenne annuelle de biomasse (1^{er} cm d'épaisseur du sédiment) est 11 fois plus élevée à la station RD qu'à la station DT ($42,89 \pm 6,86$ et $3,87 \pm 1,84$ mg *Chla*.m⁻²) et la moyenne de la production primaire 4 fois supérieure ($19,94 \pm 6,13$ contre $4,77 \pm 3,12$ mgC.m⁻².h⁻¹). Dans la station RD (calme), la biomasse benthique (1^{er} centimètre) est 30 fois supérieure à la biomasse planctonique, alors que les productions primaires sont équivalentes. Dans la station de mode agité (DT) la biomasse benthique est seulement double de la biomasse planctonique et la production primaire planctonique est 4 fois supérieure à la production benthique. L'étude des corrélations montre que des liaisons étroites existent entre les deux stations pour les paramètres du domaine pélagique, alors que dans le domaine benthique, les moyennes et les évolutions sont différentes dans les deux sites. La station de sables fins de mode calme est, au total, à l'échelon primaire (plancton + benthos), plus riche et plus productive que la station de mode agité.

Oceanol. Acta, 1987, 10, 2, 223-237.

ABSTRACT

Biomass and primary production of phytoplankton and microphytobenthos in a sheltered and an exposed beach (Gulf of Fos, France)

The primary production (phytoplankton and microphytobenthos) of a coastal, shallow-water ecosystem (0.5 m) was investigated in two sandy areas, differing by their wave exposure. The physical and chemical parameters, the functional chlorophyll and pheopigments as well as the primary production were measured monthly, throughout a two-year study. The bivalve *Ruditapes decussatus* was the dominant species in the sheltered station (RD), whereas *Donax trunculus* inhabited the other station (DT) which was exposed to the open-sea waves.

Microphytic biomasses were determined after extracting chlorophyll *a* and pheopigments in 90% acetone, by spectrophotometric measurements before and after acidification. Gross hourly primary production was estimated by measuring the oxygen balance in light and dark enclosures. The microphytobenthos was considered in the upper centimetre. The main characteristics of the water, temperature, salinity and dissolved oxygen were more variable in the sheltered area; the redox potential was generally lower in this sediment and the vertical profile revealed a "redox potential discontinuity" which usually did not appear in the open site. In the water column (phytoplankton) seasonal fluctuations were similar in both stations. The annual average values of Chl*a* and primary production were equivalent (1.40 ± 0.56 and 1.94 ± 0.78 mg Chl*a*.m⁻², 19.60 ± 11.09 and 20.29 ± 8.45 mgC.m⁻².h⁻¹ in RD and DT respectively). On the other hand, for the microphytobenthos, the autumn blooms were more pronounced in the sheltered station (RD) than in the wave-exposed one (DT). The annual average value of the biomass (Chl*a* in upper cm of sediment) was 11 times higher at the RD than the DT station (42.89 ± 6.86 and 3.87 ± 1.84 mg Chl*a*.m⁻²) and the annual average of primary production 4 times higher (19.94 ± 6.13 and 4.77 ± 3.12 mgC.m⁻².h⁻¹). The benthic biomass was 30 times higher at the sheltered station (RD) than the planktonic one, whereas the primary production values were similar. In the wave-exposed station (DT), the benthic biomass was only twice that of the planktonic one and the planktonic primary production 4 times higher than the benthic one. The P/B ratios (assimilation numbers) indicated a better efficiency at the planktonic level [14 mgC.(mg Chl*a*)⁻¹.h⁻¹ for the sheltered site and 10.46 for the open station]. They were only of 0.46 and 1.23 mgC.(mg Chl*a*)⁻¹.h⁻¹ for the benthos. Such results revealed that the primary production did not exhibit the same difference between the two stations as the chlorophyll. A correlation analysis gave evidence of strong relationships between both stations for the pelagic parameters, but no correlations were found between the two sites at the benthic level. When considering the primary producers (plankton + benthos) as a whole, the sheltered station was richer and more productive than the wave-exposed one. The waters were similar in both sites, indicating a common origin, but the productivity was more important in the sheltered area, due to the richness of the benthic microflora.

Oceanol. Acta, 1987, **10**, 2, 223-237.

INTRODUCTION

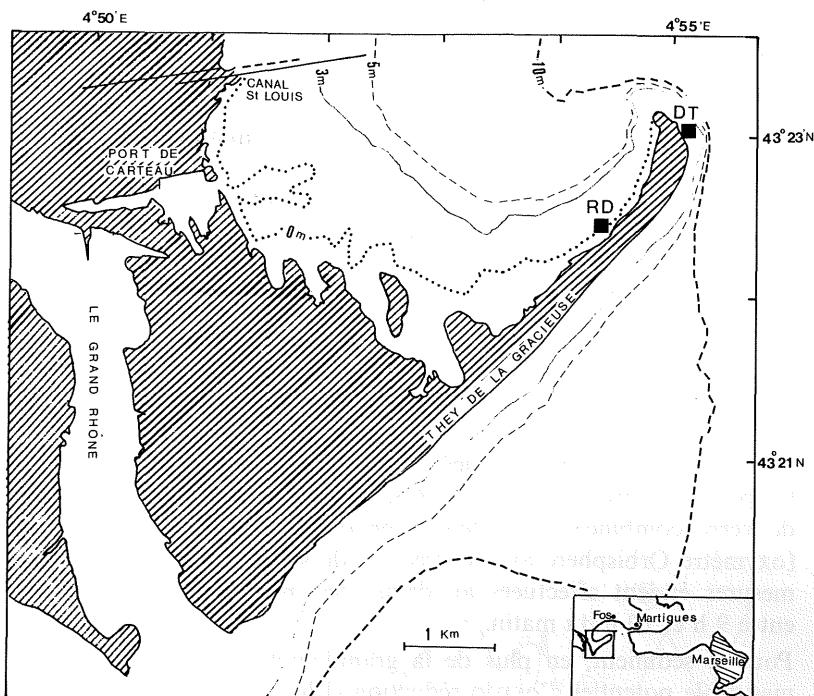
Les microalgues de l'échelon primaire susceptibles de constituer dans les milieux marins côtiers un « fourrage » pour des consommateurs secondaires peuvent être d'origine planctonique ou benthique. Dans cet article, nous nous proposons de quantifier et de comparer entre elles les contributions respectives de ces deux composantes de l'échelon primaire, et ceci dans deux biotopes différents dépourvus tous deux de macrophytes.

Bien que le rôle du microphytobenthos ait été longtemps ignoré, contrairement à celui du phytoplancton, les algues microscopiques qui le composent (cyanophycées, phytoflagellés, diatomées essentiellement) peuplent tous les substrats meubles marins accessibles à la lumière, et parfois jusqu'à des profondeurs insoupçonnées (Plante-Cuny, 1969). Les travaux relatifs à l'estimation de la production primaire des microphytes benthiques marins limités aux marais maritimes de Georgie (Pomeroy, 1959) et aux côtes danoises au début des années 1960 (Grøntved, 1960; 1962; 1966) se sont rapidement multipliés sous toutes les latitudes lorsque l'importance de ce compartiment primaire a été mise en évidence dans les zones néritiques (pour une revue, voir Plante-Cuny, 1978; 1984; Colijn, De Jonge, 1984).

Dans notre région, seul Colocoloff (1972) avait jusqu'à présent estimé par la méthode du ¹⁴C la production primaire des microphytes benthiques dans quatre stations sableuses situées entre 2,5 et 12 m de profondeur dans le Golfe de Marseille, alors que les travaux sur le phytoplancton étaient beaucoup plus nombreux. Récemment, dans une ria de la côte Nord-Ouest de l'Espagne, Varela et Penas (1985) ont estimé la production de la microflore benthique et souligné son importance comme source de nourriture pour des bivalves tels que palourdes et coques (*Venerupis* spp. et *Cerastoderma edule*), cultivés sur des fonds sableux. De nombreuses espèces benthiques de la méiofaune ou de la macrofaune (« deposit-feeders », « filter-feeders ») sont susceptibles, sur les plages de sable, de se nourrir aux dépens des microalgues benthiques (Plante-Cuny, Plante, 1986) ou des microalgues planctoniques, et parfois de l'ensemble des microphytes disponibles.

L'évaluation simultanée de la production primaire benthique et planctonique a notamment été effectuée par Grøntved dans les fjords danois (1960; 1962), par Cadée et Hegeman (1974; 1977; 1979) dans la mer des Wadden, et par Hargrave *et al.* (1983) dans la baie de Fundy. Dans le Golfe de Fos, nous avons donné des résultats préliminaires concernant les stations dont il est question ici (Bodoy, Plante-Cuny, 1980).

Figure 1
Situation des deux stations étudiées.
Localization of the sampling sites.



RD Station à *Ruditapes decussatus*
DT Station à *Donax trunculus*

Le but de notre étude est d'estimer, sur deux plages de sables fins exposées à des conditions hydrodynamiques opposées, les différences éventuelles entre les valeurs moyennes et les variations des paramètres décrivant l'échelon primaire, soit : 1) la *chlorophylle a* comme indice de la biomasse végétale; et 2) la *production primaire*, ceci dans les compartiments planctonique et benthique.

Les conditions hydrologiques générales dans le golfe de Fos ont été décrites par Blanc *et al.* (1975), Leveau et Blanc (1979). Une dessalure certaine, due essentiellement à la proximité de l'estuaire du Rhône à l'Ouest, au déversement des eaux de la Durance par le canal de Caronte à l'Est et, à un moindre degré, à la nappe phréatique (darse ouest du complexe portuaire, effluence du canal de Saint-Louis et du canal Rhône-Étang de Berre par la darse nord) intervient selon la direction des courants et des vents (Benon *et al.*, 1976; Blanc *et al.*, 1976). Une mise au point sur la dynamique sédimentaire et les courants du golfe a été faite récemment par Roux (1983) et l'évolution des peuplements macrobenthiques dans le golfe de 1964 à 1978 a été décrite par Stora et Romano (1980).

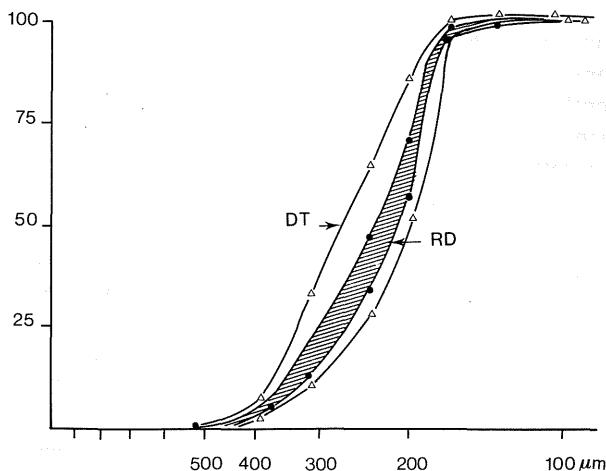
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Stations étudiées et conditions écologiques

Les deux sites étudiés, appelés RD (station à *Ruditapes decussatus*) et DT (station à *Donax trunculus*; fig. 1), sont situés de part et d'autre d'une flèche sableuse, le They de la Gracieuse, qui ferme partiellement le Golfe de Fos (Mer Méditerranée, sud-est de la France, à 50 km de Marseille).

La profondeur augmente rapidement à l'est du « they », alors qu'elle est toujours inférieure à 10 m dans la partie nord-ouest. La station RD est située sur cette rive en pente douce, à 0,5 m de profondeur environ. Le sédiment est un sable fin très légèrement envasé : fraction fine ($< 60 \mu\text{m}$) toujours inférieure à 0,6%; médiane : $220 \mu\text{m}$ (fig. 2). La granulométrie varie peu au cours de l'année. Cette station est concernée essentiellement par les vents de secteur NNW, dont l'action est atténuée par une longueur de « fetch » faible. C'est une station de mode « calme » ou

% refus cumulés



Médiane RD : $220 \mu\text{m}$
Médiane DT : $240 \mu\text{m}$

Figure 2

Enveloppes des courbes granulométriques aux stations RD et DT au long de l'année 1980.

Grain-size distribution in the two sites during the year 1980.

« abrité ». Sa situation est presque lagunaire. La seconde station, DT, est située à l'extrémité nord-est de la flèche sableuse, à 0,5 m de profondeur également. Elle est exposée aux vents de tous secteurs. C'est une station de mode « battu », particulièrement agitée par les vents de secteur Est. Le sable est fin, légèrement plus grossier (fraction fine 0%; médiane 240 μm) et de granulométrie un peu plus variable au cours de l'année (fig. 2). Les deux sédiments ont des granulométries semblables car ils trouvent tous deux leur origine dans les apports rhodaniens (Roux, Vernier, 1975).

L'étude s'est déroulée de juin 1979 à juin 1981 selon un rythme mensuel d'observations. Les paramètres suivants ont été estimés dans l'eau : température, salinité (réfractomètre American Optical compensé pour la température), pH (pHmètre Metrohm, microélectrode de verre combinée) et la teneur en oxygène dissous (oxymètre Orbisphère avec correction de salinité). Les mesures étaient effectuées au début des incubations, entre 9 h et 10 h du matin.

Pour le sédiment, en plus de la granulométrie, on a mesuré le potentiel d'oxydo-réduction (Eh) dans l'eau de surface, à 1 cm sous la surface du sédiment, au sein du sédiment tous les 2 cm (carottier percé de trous latéraux, microélectrode de platine combinée Metrohm-Ag/AgCl/KCl 3 mol/l comme électrode de référence non polarisable). Les lectures étaient corrigées de + 205 mV à 30°C, + 210 mV à 20 ou 25°C, + 220 mV à 10°C, par référence à l'électrode à hydrogène.

Méthodes d'estimation de la biomasse chlorophyllienne et de la production primaire

Pigments chlorophylliens

La chlorophylle *a* est extraite par l'acétone à 90% à partir d'échantillons humides, et mesurée par spectrophotométrie (DO à 430 et 665 nm avant et après acidification par HCl 0,1 M). Pour le phytoplancton, 10 l d'eau sont prélevés et homogénéisés, puis deux fois 2 l d'eau sont filtrés sur filtres Whatman GF/C, placés dans des tubes à centrifuger avec 5 ml d'acétone et conservés à 5°C pendant 24 à 48 h. Pour le microphytobenthos, l'extraction à l'acétone est pratiquée séparément sur la tranche supérieure de 1 cm d'épaisseur de 3 carottes de 26 mm de diamètre prélevées au hasard à chaque station et congelées (-20°C). Le problème de l'échantillonnage n'est pas développé ici car il a fait l'objet d'une étude approfondie dans la zone étudiée (Plante *et al.*, 1985; Plante-Cuny *et al.*, 1986; Plante *et al.*, 1986). Le pourcentage d'eau dans les sédiments était de $19,02 \pm 0,72$ à la station RD et de $18,03 \pm 0,65$ en DT. Les échantillons humides sont broyés (Plante-Cuny, 1974). Les 2^e et 3^e centimètres sont également traités, mais les résultats utilisés dans les traitements statistiques de corrélations avec la production primaire sont uniquement ceux du 1^{er} centimètre, les microphytes de surface étant seuls susceptibles de photosynthèse. Les concentrations en chlorophylle *a* fonctionnelle et en phéopigments (phéophytine *a* + phéophorbide *a*) sont calculées par application des formules de Lorenzen (1967) adaptées pour le sédiment (Plante-Cuny, 1974;

1978). L'acétone comme solvant et la méthode spectrophotométrique sont souvent recommandés, pour les sédiments, en particulier par Brown *et al.* (1981) et Daemen (1986) dans les cas où l'on ne peut utiliser la méthode HPLC. Les concentrations en chlorophylle *a* « fonctionnelle » sont considérées comme une mesure indirecte de la biomasse végétale (Wetzel, Westlake, 1969).

Les 10 paramètres pigmentaires suivants sont estimés : chlorophylle *a* fonctionnelle du phytoplancton (1) (Chla pk) en $\mu\text{g.l}^{-1}$ puis mg.m^{-2} sur 0,5 m d'épaisseur d'eau; chlorophylle *a* fonctionnelle dans les sédiments (Chla bent) en mg.m^{-2} de sédiment *in situ*, soit sur 1 cm (2) soit sur 3 cm d'épaisseur (3); phéopigments du phytoplancton (4) (Phéo pk); phéopigments du microphytobenthos (Phéo bent) mêmes unités, 1^{er} centimètre (5), 3 cm (6); rapport pigmentaire : chlorophylle *a*/chlorophylle *a* + phéopigments [Chla/(Chla + Phéo)] dans le plancton (7) ou dans le benthos (8) rapport qui donne l'importance relative de la chlorophylle *a* fonctionnelle par rapport aux pigments dégradés; rapport DO 430/DO 665 ou « indice de diversité pigmentaire » de Margalef (1960) qui donne, avant acidification, une idée de l'importance relative de l'ensemble « Chla + phéopigments + caroténoïdes + Chlc » par rapport à « Chla + phéopigments » (DO 430/DO 665 pk : (9); DO 430/DO 665 bent (10)). Une discussion sur la signification de ces différents rapports dans les sédiments a été publiée par Plante-Cuny (1978). Elle n'est pas équivalente dans les sédiments et dans le plancton : le rapport Chla/(Chla + Phéo) peut donner, dans le plancton, une indication sur l'état physiologique des populations (abondance relative de cellules sénescents) ou sur le taux de « grazing » (acidification par passage dans les tractus digestifs de copépodes par exemple), alors que dans les sédiments, les phéopigments nettement plus abondants représentent plutôt en général une accumulation de matériel détritique végétal d'origine autochtone ou allochtone (débris éventuels de macrophytes marins ou terrestres, fèces, *etc.*). La somme « Chla pk » + « Chla bent du 1^{er} centimètre » [(1) + (2)] est appelée « biomasse chlorophyllienne totale ».

Production primaire

La production primaire brute horaire a été estimée dans les deux compartiments planctonique et benthique par la méthode des bilans d'oxygène mesurés en enceintes transparentes et opaques. Les concentrations en oxygène ont été dosées durant les six premiers mois par la méthode de Winkler avec des contraintes sévères pour le compartiment benthique (Bodoy, Plante-Cuny, 1980). Puis, durant les années 1980-1981, les mesures sont effectuées *in situ* avec un oxymètre Orbisphère équipé d'une sonde polarographique insensible à H_2S , à agitateur étanche, dans les incubateurs et dans des bouteilles de verre. Les incubations *in situ* duraient, au milieu de la journée, de 3 à 5 heures suivant les conditions atmosphériques et hydrodynamiques. Pour le

phytoplancton, est utilisée la méthode classique des flacons de verre transparents et noirs de 300 cm³. Sur le sédiment sont enfoncés des incubateurs cylindriques en plexiglas : surface de sédiment couverte : 43 cm²; volume d'eau : 300 cm³; ouverture supérieure de 2 cm de diamètre pour introduction de la sonde et de l'agitateur. Deux incubateurs sur quatre par station étaient recouverts d'un cache pendant l'incubation. Davis et McIntire (1983) ont effectué le même type de mesures sur des plages avec des chambres en plexiglas de 5,7 dm³ (128,6 cm²) dans un premier temps, puis de 300 cm³ (36,3 cm²) ensuite. La méthode utilisée aurait pu permettre, comme le font ces auteurs, d'estimer la production brute et la production nette puisque la concentration en oxygène était mesurée au début et à la fin de l'incubation. Cependant, les auteurs cités ont obtenu sur le sable intertidal d'une baie de l'Oregon (45°N) des « mesures négligeables du métabolisme phytoplanctonique sauf en août 1980 ». Au contraire, nous avons obtenu des valeurs de production non négligeables dans l'eau sus-jacente (0,5 m), résultats qui nous ont conduits à effectuer la soustraction de ces valeurs pour les 300 cm³ d'eau recouvrant le sédiment dans les incubateurs. Mais surtout, nous avons obtenu durant les périodes d'été et d'automne, une augmentation de teneur en oxygène dans les bouteilles phytoplanctoniques noires malgré des précautions sévères pour l'opacification de ces bouteilles (ruban adhésif noir + papier aluminium). Ce fait n'était pas observé dans les incubateurs benthiques noirs. La respiration du phytoplancton s'étant avérée, de ce fait, négative pour de nombreuses mesures, les calculs de production nette devenaient impossibles. Des observations similaires sont relatées par quelques auteurs ayant surtout travaillé dans des lacs eutrophes (Dugdale, Wallace, 1960; Vollenweider, 1974; Berger, *in* Colijn *et al.*, 1983). Cette augmentation de teneur en oxygène peut être expliquée par l'activité de certains microorganismes chimioautotrophes ou par une « explosion » d'oxygène (photo-oxydation en lumière vive) à l'ouverture des flacons noirs à la fin de l'expérience (Tschumi *et al.*, 1978). Elle semble aussi plus fréquente dans les cas de sous-saturation en oxygène.

Les taux de production primaire brute calculés par soustraction entre les valeurs obtenues dans les récipients transparents et les récipients opaques au terme de l'incubation, sont exprimés en mg O₂.m⁻².h⁻¹, puis convertis en mg C.m⁻².h⁻¹ (quotient photosynthétique : 1 mg C = 0,375 mg O₂). Hargrave *et al.* (1983) indiquent qu'une valeur supérieure n'est pas justifiée : les nitrates ne sont pas utilisés préférentiellement dans les sédiments où abondent les autres formes azotées. La part de production brute due au phytoplancton de l'eau est déduite de la production globale mesurée dans les incubateurs, pour obtenir la production benthique.

Les paramètres exprimés seront donc : production primaire horaire du phytoplancton sur 0,5 m d'épaisseur d'eau (PPpk en mg C.m⁻².h⁻¹), production primaire horaire du sédiment (PP bent mêmes unités), production primaire totale (PPpk + PP bent par unité de surface), rapports production/biomasse en mg C.(mg Chl_a)⁻¹.h⁻¹ (P/B pk; P/B bent 1^{er} centimètre).

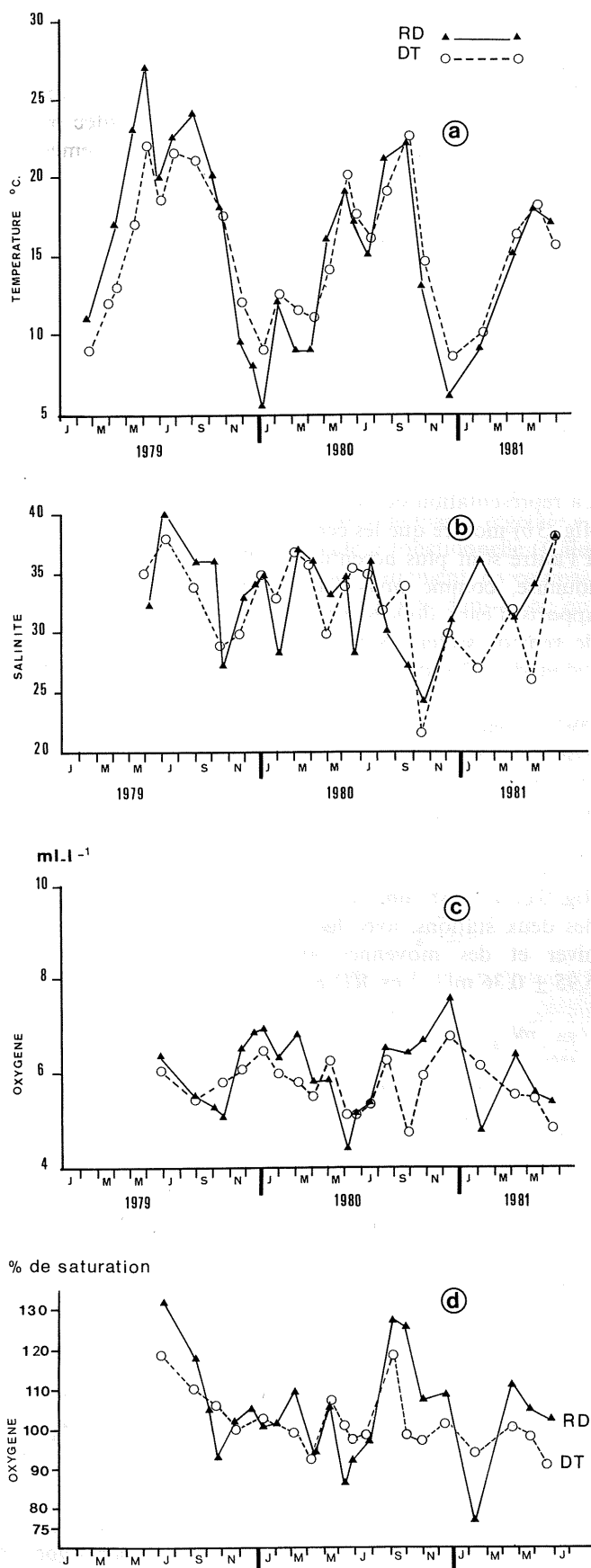


Figure 3

Variations des paramètres caractérisant l'eau superficielle (0,5 m) vers 10 h du matin; 3 a : température; 3 b : salinité; 3 c : concentrations en O₂ dissous; 3 d : % de saturation en oxygène.

Changes in physical and chemical parameters of the superficial water in both sites (0.5 m); 3 a: temperature, 3 b: salinity, 3 c: O₂ concentration, 3 d: percentage of saturation.

RÉSULTATS

Variations saisonnières des paramètres physiques et chimiques dans les deux stations

L'évolution de la température de l'eau au cours des 30 mois d'observations (fig. 3 a) est sensiblement identique dans les deux stations avec cependant des amplitudes entre l'hiver et l'été un peu plus accentuées dans la station RD (5°S - 27°C) que dans la station DT (9° - 22°S), particulièrement au cours de la première année. On remarque une chute de température due à des coups de vent, en juin ou juillet dans les deux stations au cours des trois années consécutives et, au contraire, une température assez élevée en septembre (maxima pour toutes les observations de l'année 1980).

La représentation de l'évolution de la salinité des eaux (fig. 3 b) montre que les écarts de salinité d'une mission à l'autre sont plus accentués en RD : cette station est soumise, comme nous l'avons vu plus haut, à des apports d'eaux douces intermittents. Les grands coups de vent de secteur N-W en octobre 1979 et 1980 ont induit dans les deux stations une forte dessalure : 24 et 21,5% en RD et DT respectivement, en octobre 1980. A partir de cette période, l'évolution de la salinité dans les deux stations semble diverger. Une ressalure très forte en juin 1981 dans les deux stations n'est pas liée à une hausse de température. Les mêmes remarques sont applicables à l'évolution au cours des trois années, des concentrations en oxygène dissous dans l'eau (fig. 3 c). Il existe une certaine similitude entre les eaux des deux stations, avec les valeurs les plus élevées en hiver et des moyennes annuelles très voisines de $5,95 \pm 0,36 \text{ ml.l}^{-1}$ en RD et $5,72 \pm 0,25 \text{ ml.l}^{-1}$ en DT.

Cependant, comme pour la salinité, les amplitudes les plus grandes s'observent à la station RD. A partir de juillet 1980, les concentrations en RD sont en général supérieures à celles des eaux de DT (maximum en décembre 1980 : $7,54 \text{ ml.l}^{-1}$). Les pourcentages de saturation en oxygène (fig. 3 d) sont les plus élevés en juillet 1979 et août 1980 dans les deux stations. Les valeurs les plus basses sont observées en juin 1980 et février 1981 à la station RD où les amplitudes de variation sont plus fortes qu'en DT.

Les variations de la valeur du pH de l'eau et du sédiment ne sont pas représentées car elles sont très faibles : respectivement en RD et DT, moyennes de $8,17 \pm 0,15$ et $8,24 \pm 0,08$ dans l'eau et $7,78 \pm 0,19$ et $8,10 \pm 0,12$ dans le sédiment.

Dans les sédiments, la granulométrie a montré peu de variations saisonnières (fig. 2).

Le potentiel d'oxydo-réduction (Eh) a été suivi durant une année dans l'eau, dans la pellicule superficielle du sédiment et dans l'épaisseur de celui-ci de 2 en 2 cm. La figure 4 rassemble les résultats les plus significatifs de ces mesures. Il n'a pas été tenu compte d'éventuelles variations nyctémérales, les mesures étant toujours effectuées en début de matinée. A la surface du sédiment, tout comme dans la couche 0-2 cm (fig. 4 a), les valeurs de Eh sont en moyenne en RD inférieures (S : +320 mV; 0-2 cm : +280 mV) à celles de DT (S : +375 mV; 0-2 cm : +385 mV). On note aussi que dans 9 cas sur 13 en RD, le potentiel d'oxydo-réduction est, dans la couche 0-2 cm, inférieur ou égal à celui de la surface, alors qu'en DT, dans 7 cas sur 11, la valeur de Eh dans la couche 0-2 cm est supérieure ou égale à celle de la surface. Ces résultats indiquent que le sédiment RD est en moyenne plus réduit que le sédiment DT et moins bien oxygéné en épaisseur. Il faut cepen-

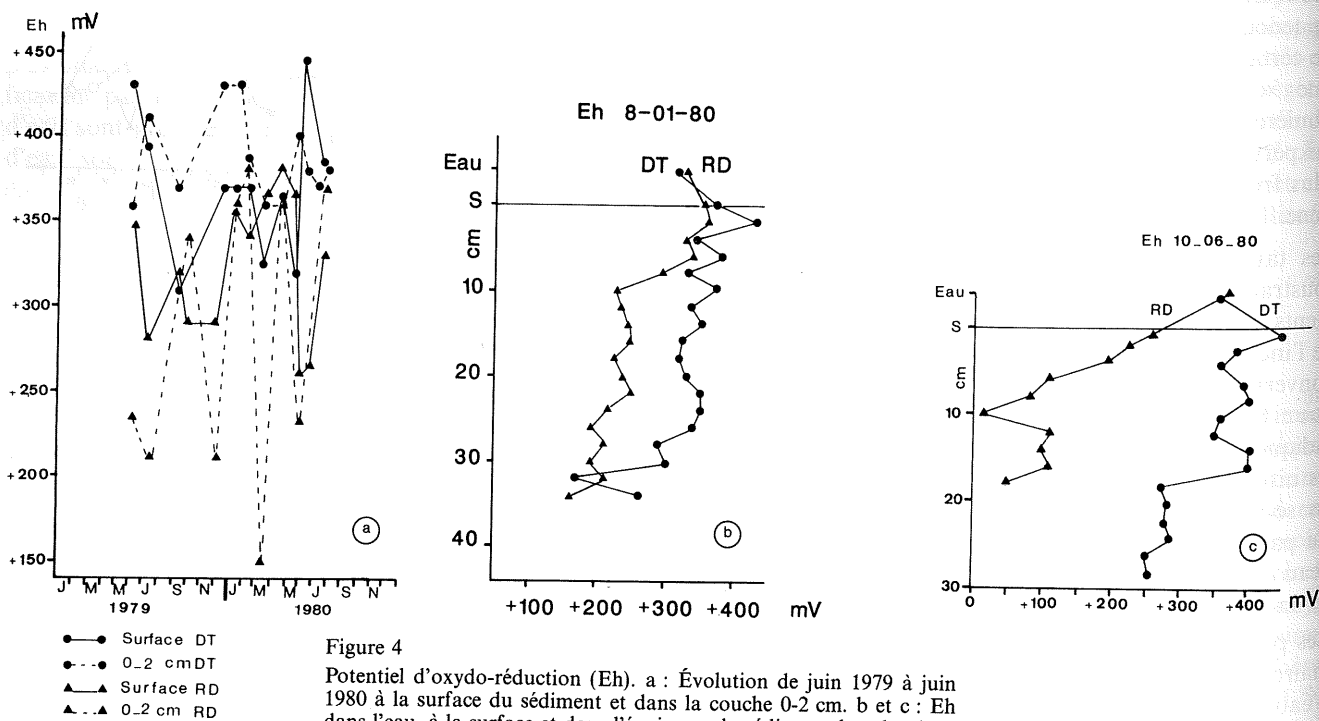
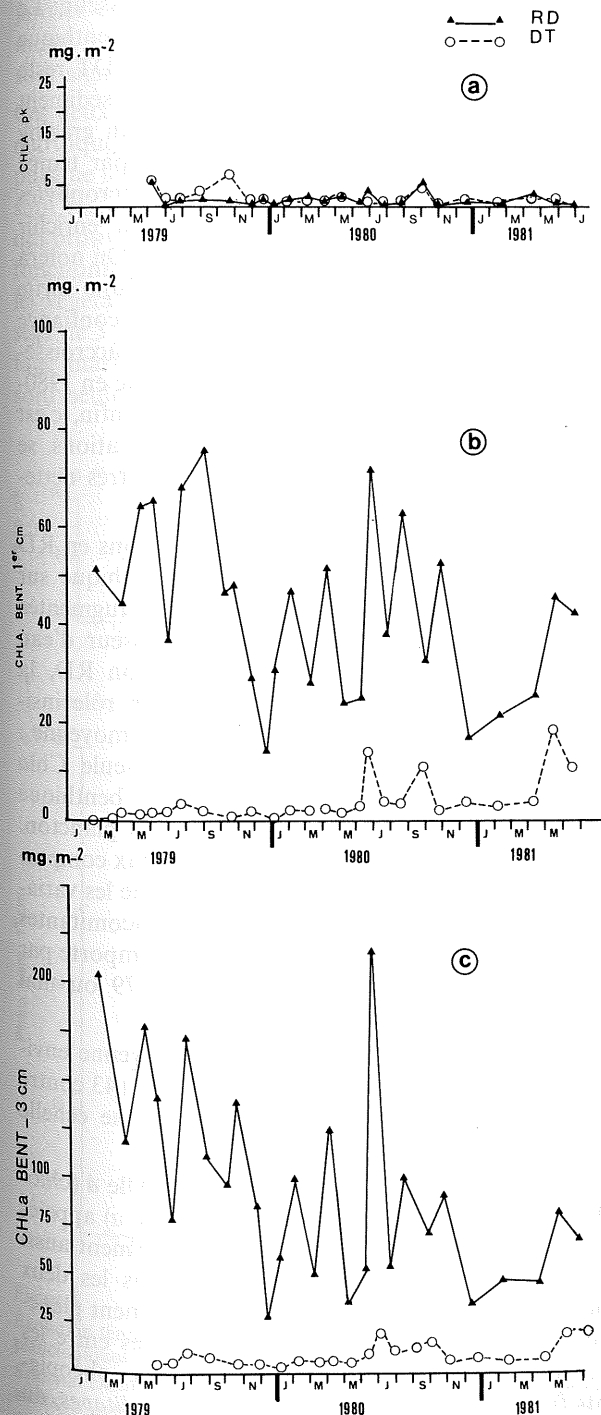


Figure 4

Potentiel d'oxydo-réduction (Eh). a : Évolution de juin 1979 à juin 1980 à la surface du sédiment et dans la couche 0-2 cm. b et c : Eh dans l'eau, à la surface et dans l'épaisseur du sédiment dans les deux stations (RD et DT) en hiver (b) et en été (c).

Changes of redox-potential: a: at the surface of the sediment and in the 0-2 cm layer from June 1979 to June 1980. b: inside the sediment in winter. c: inside the sediment in summer.

tant tenir compte des saisons. Ainsi en DT, l'on voit que c'est en été (juin-juillet), que Eh est plus élevé en surface que dans le sédiment (4 mesures sur 11). Les valeurs mesurées en surface dans les deux stations sont très divergentes en juin-juillet, alors qu'elles tendent à se rapprocher lors des saisons où l'hydrodynamisme est puissant dans les deux cas (janvier à mai). Nous représentons (fig. 4 b) les graphes de la variation de Eh au sein du sédiment dans les deux stations le 8.01.1980 : on constatera que l'allure des 2 courbes est très semblable, indiquant un brassage du sédiment jusqu'à au moins 30 cm d'épaisseur dans les deux cas. Le Eh de l'eau est inférieur dans les deux cas à celui du sédiment superficiel (+ 315 et + 325 mV contre + 370 et + 355 mV). La figure 4 c représente les variations de Eh le 10.06.1980 en été. Le Eh de l'eau de surface est semblable dans les deux stations (+ 360 et + 370 mV)



et supérieur à celui de l'hiver. On constate la disparité entre les deux courbes au sein du sédiment, indiquant en DT toujours une bonne oxygénation et en RD une stratification de couches avec tendance à la réduction à partir de 10 cm. Il faut souligner que la station DT présente toute l'année le même type de courbe témoin d'un brassage constant du sédiment alors qu'en RD, suivant les saisons, tempêtes, coups de vents, la courbe est plus ou moins aplatie, et très aplatie en période de calme.

Variations de la teneur en pigments chlorophylliens

Nous donnons pour chaque paramètre pigmentaire les variations saisonnières (représentations graphiques fig. 5 et 6), les moyennes annuelles estimées sur deux ans (tab. 1 : de juin 1979 à juin 1981) dans chacune des deux stations (RD et DT) pour le plancton et pour le benthos (pk; bent).

Le paramètre représentatif de la « biomasse végétale », la concentration en chlorophylle *a* fonctionnelle (Chl *a* pk, Chl *a* bent) sera analysé prioritairement, en comparant tout d'abord les résultats obtenus dans l'une ou l'autre des stations.

Dans le compartiment pélagique, les concentrations en chlorophylle *a* présentent des variations saisonnières assez peu marquées dans les deux cas (fig. 5 a). On note

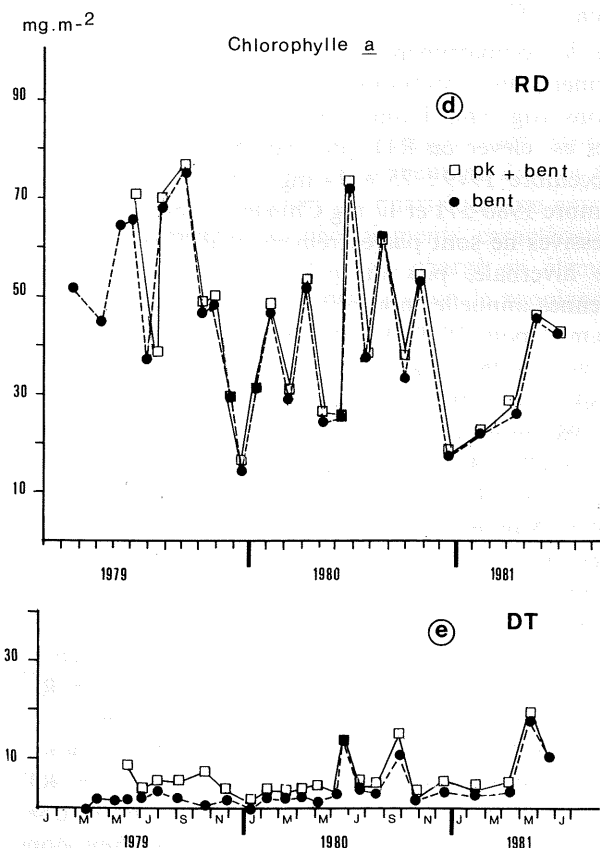


Figure 5

Évolution temporelle des concentrations en chlorophylle *a* fonctionnelle. a : Chl *a* planctonique; b : Chl *a* benthique, 1^{er} centimètre de sédiment; c : Chl *a* benthique, trois premiers centimètres de sédiment; d et e : Chl *a* planctonique + chl *a* benthique 1^{er} centimètre par unité de surface en RD (d) et DT (e).

Seasonal changes of the planktonic and benthic functional chlorophyll *a* contents. a : planktonic Chl *a*; b : benthic Chl *a*, first centimetre of the sediment; c : benthic Chl *a* contents of the 3 upper centimetres of the sediment; d and e : total chlorophyll *a* contents (planktonic + benthic) in the sheltered area RD (d) and the wave-exposed area DT (e).

Tableau 1

Pigments chlorophylliens et rapports pigmentaires dans les compartiments planctonique et benthique. Moyennes des valeurs obtenues en chaque station entre juin 1979 et juin 1981. Chla et Phéo : $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$; pk : épaisseur d'eau 0,5 m.

Average values of the chlorophyllian pigments contents and of the pigment ratios in planktonic and benthic compartments in each station between June 1979 and June 1981. Chla and Pheo: $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$; pk: water depth 0.5 m.

Stations	Paramètres										
	Chla pk	Chla bent 1 ^{er} cm	Chla bent + Chla pk	Chla bent 3 cm	Phéo pk	Phéo bent 1 ^{er} cm	Phéo bent 3 cm	Chla/ Chla + Phéo pk	Chla/ Chla + Phéo bent	DO 430/ DO 665 pk	DO 430/ DO 665 bent
RD	1,40 ± 0,56	42,89 ± 6,86	43,00 ± 7,61	96,01 ± 20,50	1,53 ± 0,66	17,16 ± 2,58	42,29 ± 4,96	0,44 ± 0,12	0,70 ± 0,03	2,48 ± 0,28	2,41 ± 0,09
DT	1,94 ± 0,78	3,87 ± 1,84	6,17 ± 2,07	7,94 ± 2,60	1,12 ± 0,35	2,09 ± 0,46	6,69 ± 1,39	0,53 ± 0,09	0,60 ± 0,09	2,53 ± 0,26	1,59 ± 0,14

seulement des valeurs plus élevées en juin et octobre; les pics sont atténués en RD. Il est possible et même probable que les variations saisonnières du phytoplancton soient mal détectées par un rythme mensuel d'échantillonnage. Ainsi Cadée et Hegeman (1974; 1979) obtiennent de nombreux pics intermédiaires par des mesures hebdomadaires. Néanmoins, par comparaison avec le benthos, l'amplitude des variations paraît assez faible. Les valeurs moyennes pour les deux années sont respectivement de $1,40 \pm 0,56$ et $1,94 \pm 0,78$ $\text{mg Chla}\cdot\text{m}^{-2}$ en RD et DT respectivement (non significativement différentes, tab. 1).

Dans le compartiment benthique, on observe immédiatement une très grande différence entre les deux stations (fig. 5b). L'amplitude des variations saisonnières est élevée en RD, par exemple entre septembre et décembre 1979 : 75 à 14 $\text{mg}\cdot\text{Chla}\cdot\text{m}^{-2}$, ou juin et décembre 1980 : 71 et 17 $\text{mg Chla}\cdot\text{m}^{-2}$; les deux années successives ne sont pas extrêmement différentes : pauvreté hivernale, pics au printemps et en automne, moyennes annuelles non différentes, 43,73 et 41,76 $\text{mg Chla}\cdot\text{m}^{-2}$ pour 1979-1980 et 1980-1981.

A la station DT, il en va tout autrement. Alors que la période février 1979-juin 1980 est uniforme, juin 1980-juin 1981 montre un net accroissement des concentrations en Chla du 1^{er} centimètre de sédiment et des pics marqués en juin, septembre 1980 ou mai 1981 : 13,70; 10,74 et 18,08 $\text{mg Chla}\cdot\text{m}^{-2}$. Il semble qu'une évolution se dessine en cette station vers un développement du microphytobenthos (moyenne 1^{re} année 1,75, 2^e année 6,01 $\text{mg Chla}\cdot\text{m}^{-2}$). Cependant, le fait essentiel est bien que la biomasse chlorophyllienne benthique (1^{er} centimètre) est environ 10 fois plus élevée à la station RD qu'à la station DT en toutes saisons (moyennes de 24 valeurs, tab. 1). On pourrait penser que cette chlorophylle est concentrée à la surface du sédiment en RD et plus uniformément répartie en épaisseur en DT dont le sable est plus souvent remanié (brassé) comme nous l'avons souligné auparavant. C'est ce qui a été souvent observé par les auteurs s'intéressant à la répartition verticale des pigments dans les sédiments sableux (Fenchel, Straarup, 1971; Plante-Cuny, 1978; Skjoldal, 1982). En fait, la figure 5c montre que la concentration en chlorophylle a benthique estimée sur les 3 premiers centimètres de sédiment est toujours nettement inférieure toute l'année en DT à celle de RD (tab. 1). On

note que les concentrations moyennes sont environ doubles de celles mesurées sur 1 cm d'épaisseur. Le constat d'une teneur en Chla fonctionnelle benthique environ 10 fois supérieure en RD à celle de DT reste donc valable si l'on considère une couche de sédiment plus épaisse. En RD, le milieu et peut-être un grazing moindre ou une sédimentation des cellules par temps calme favorisent le développement des microphytes benthiques; l'agitation y est suffisante pour enrichir globalement ce sédiment au moins sur 3 cm. On notera que sur 3 cm, les amplitudes de variation d'une sortie à l'autre sont plus fortes en RD (intervalle de confiance de 20 $\text{mg Chla}\cdot\text{m}^{-2}$, tab. 1). D'autre part, l'accroissement en DT de la biomasse végétale benthique en 1980-1981 est confirmé sur l'épaisseur de 3 cm. Enfin, c'est à la date du 24.06.1980 que, dans les deux stations, se révèle un pic important de Chla benthique très nettement mis en relief par l'extraction sur 3 cm.

Les figures 5d et 5e représentent les variations en RD et en DT de la concentration en Chla benthique sur 1 cm d'épaisseur de sédiment (cercles noirs) augmentée de la Chla planctonique sur 0,5 m d'épaisseur d'eau (carrés blancs). Il est évident qu'à la station RD, la chlorophylle a planctonique paraît jouer un rôle insignifiant dans la biomasse totale (moyenne : $43,00 \pm 7,61$ contre $42,89 \pm 6,86$ pour la seule Chla bent, tab. 1 et fig. 5d). En RD, la biomasse benthique est 30 fois supérieure en moyenne à celle du plancton. En DT au contraire, la biomasse dans les deux compartiments est comparable; on peut constater que les variations saisonnières ne sont pas toujours concomitantes (fig. 5e) et que la biomasse planctonique l'emporte par exemple en juin, septembre et octobre 1979 ou mai 1980.

La biomasse totale en RD demeure en moyenne environ 7 fois supérieure à celle de la station DT (43 contre 6 $\text{mg Chla}\cdot\text{m}^{-2}$, tab. 1; fig. 5d et 5e : même échelle des ordonnées).

Les produits de dégradation de la chlorophylle a (chlorophyllide a, phéophytine a et phéophorbide a) appelés communément « phéopigments » nous informent aussi sur les conditions biologiques régnant dans les deux stations considérées. Ainsi dans le compartiment planctonique (fig. 6a), il existe peu de différences entre les deux stations hormis un accroissement de phéopigments fin 1979 et fin 1980 à la station à *Ruditapes*, dû

probablement à des débris de végétaux morts rejetés à la côte, par exemple des feuilles de zostères, l'anse de Carteau étant riche en herbiers de petites phanérogames. Les moyennes annuelles des concentrations en phéopigments planctoniques dans les deux stations sont peu élevées, égales entre elles, et équivalentes aux moyennes de Chla planctonique (tab. 1).

Dans le 1^{er} centimètre de sédiment en revanche, les valeurs moyennes sont très différentes d'une station à l'autre : celle de RD est 8 à 9 fois supérieure à celle de DT. Il est relativement étonnant que la différence ne soit pas plus accentuée puisqu'on sait que la station RD est située dans une zone d'accumulation de débris. On constate que dans les deux stations se produit, particulièrement en 1979, une accumulation de produits dégradés sur le fond en automne (septembre, octobre, novembre). La « chute » des valeurs en décembre et janvier est probablement due à un lessivage des sédiments par les tempêtes. Les courbes de Eh (fig. 4b) sont significatives à cet égard.

Ces deux sédiments sont assez peu chargés en pigments détritiques tout au moins dans le premier centimètre puisque les moyennes des rapports Chla/(Chla + Phéo) sont respectivement de 0,70 en RD et 0,60 en DT, ce qui prouve une nette prédominance de la chlorophylle *a* fonctionnelle, particulièrement en RD, et montre que les végétaux sont en bon état physiologique. Sur l'épaisseur de 3 cm, l'accumulation détritique n'est pas davantage marquée puisque les quantités de phéopigments sont seulement doubles de celles du 1^{er} centimètre et

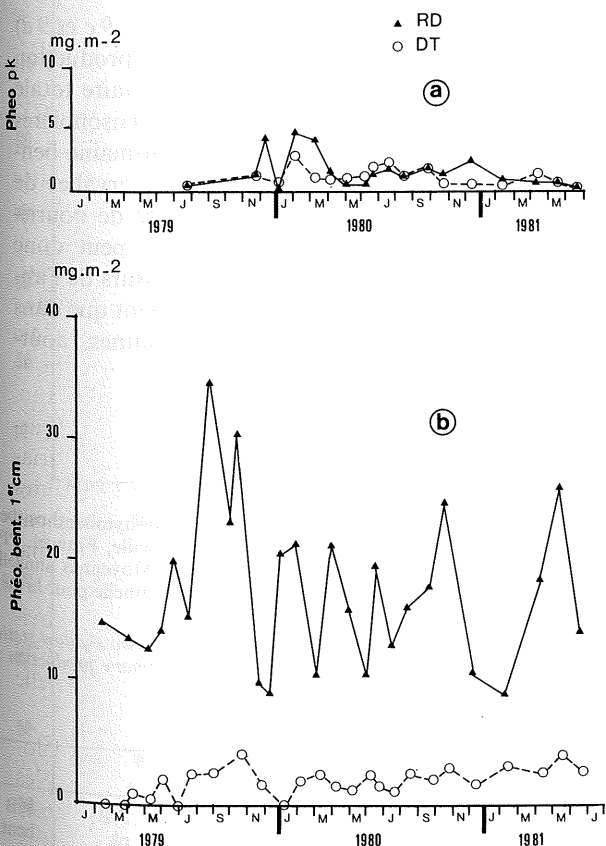


Figure 6
Évolution temporelle des concentrations en phéopigments. a : Phéo. planctoniques; b : Phéo. benthiques, 1^{er} centimètre de sédiment.
Seasonal changes in the pheopigment contents. a: planktonic pheopigments; b: benthic pheopigments in the first centimetre of the sediment.

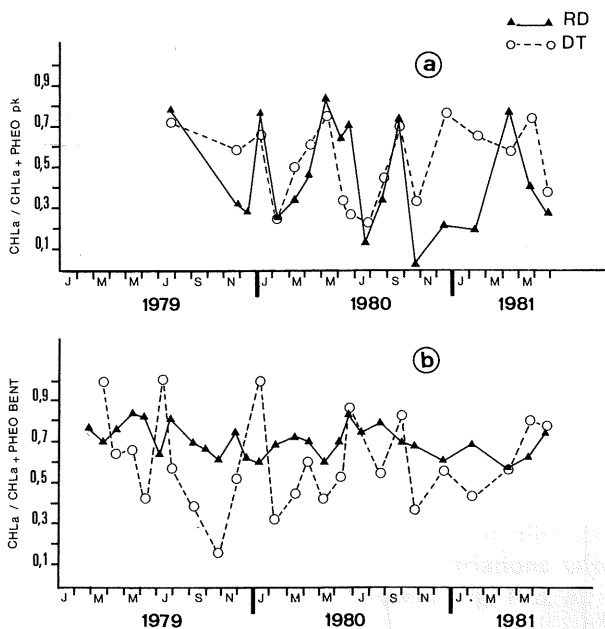


Figure 7

Évolution temporelle des rapports pigmentaires. a : Chla/[Chla + Phéo] dans le phytoplancton. b : Chla/[Chla + Phéo] dans le 1^{er} centimètre de sédiment.

Seasonal changes in the pigment ratios Chlorophyll a/[Chlorophyll a + Pheopigments]. a: in the water. b: in the upper centimetre of sediment.

inférieures, en RD surtout, aux quantités de Chla fonctionnelle trouvées sur 3 cm d'épaisseur (43 contre 96 mg.m⁻²).

Il est à noter que dans le pélagos, les rapports [Chla/(Chla + Phéo)] sont seulement de 0,44 et 0,53 pour RD et DT indiquant un quasi-équilibre entre la Chla fonctionnelle et les phéopigments, caractéristique d'un phytoplancton côtier assez chargé en éléments détritiques ou issus du « grazing » par le zooplancton ou les moules.

Les variations saisonnières du rapport Chla/(Chla + Phéo) (fig. 7a : plancton, 7b : benthos) ne sont pas comparables dans les deux stations, surtout pour le benthos où l'on voit une nette différence en DT entre 1979 et 1980-1981. Au début de nos observations, le « lessivage » des pigments détritiques se produit plusieurs fois (rapport = 1 en février, juillet et décembre 1979). Ensuite, les valeurs se rapprochent de celles qui sont observées en RD avec toutefois quelques pics plus marqués : 0,88 en juin; 0,83 en septembre 1980; 0,80 en mai; 0,78 en juin 1981 (fig. 7b).

Les variations de la diversité pigmentaire elles aussi sont totalement différentes dans les deux domaines et dans les deux stations. Le rapport DO 430/DO 665 « expression approximative de la diversité des pigments » (Margalef, 1960) s'accroît à partir de la valeur de 1,23 (Chla pure) quand la quantité de chlorophylle *c* et de caroténoïdes dans les algues (ou hors des algues pour le cas du sédiment) croît par rapport à la quantité de chlorophylle *a* et de phéopigments.

Dans le phytoplancton côtier de RD et DT, nous obtenons des valeurs moyennes assez élevées de 2,48 à 2,53 équivalentes à la valeur 2,41 obtenue dans le microphytobenthos en RD (tab. 1). En DT, la « diver-

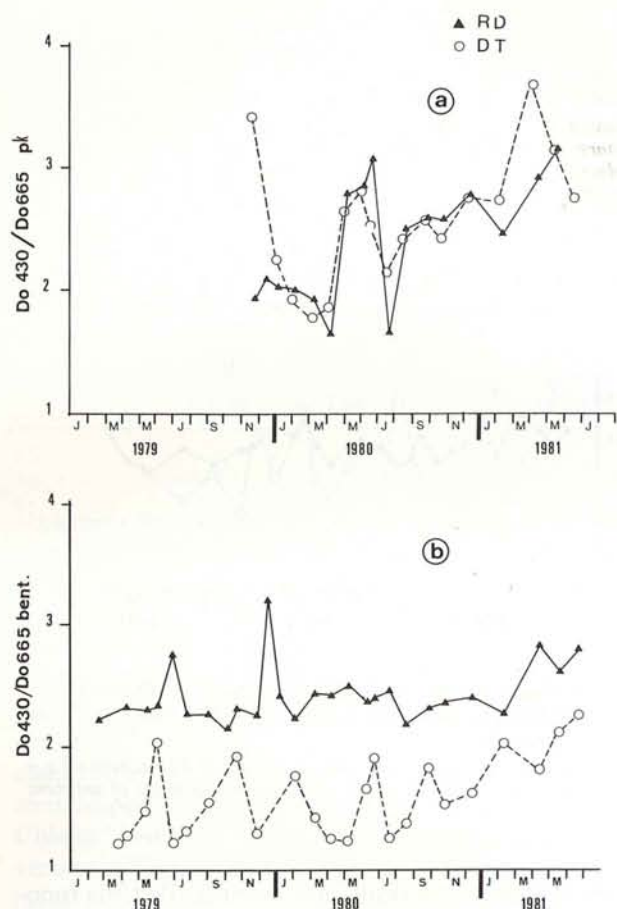


Figure 8
Évolution temporelle des indices de diversité pigmentaire DO430/DO665. a : dans le phytoplancton ; b : dans le 1^{er} centimètre de sédiment.

Seasonal changes in the "pigment diversity index" DO430/DO665. a: in the water. b: in the upper centimetre of sediment.

sité pigmentaire » moyenne du phytobenthos est plus faible (1,59).

Les variations saisonnières de cet indice dans le plancton des deux stations (fig. 8a) sont à peu près identiques avec des pics en avril-mai-juin 1980 et avril 1981. La « diversité pigmentaire » tendrait à augmenter de l'année 1979 à l'année 1981 dans les deux cas. Dans le domaine benthique au contraire, à la station RD en particulier, il y a très peu de variations de cet indice (intervalle de confiance : $\pm 0,09$ pour 2,41). En DT, l'indice est en moyenne inférieur de moitié à celui de RD et, comme pour le plancton, il a tendance à augmenter en 1981. Nous verrons que la production primaire benthique elle aussi augmente au cours des trois années en DT.

Variations de la production primaire

Les résultats moyens concernant la production primaire brute horaire sont présentés dans le tableau 2 et les variations saisonnières des différents paramètres dans la figure 9.

Notons à la station RD, que contrairement à la biomasse végétale, la production primaire moyenne est équivalente dans le domaine benthique et dans le domaine planctonique, et aussi équivalente à la produc-

tion primaire planctonique en DT, alors que la production primaire benthique en DT est 4 fois inférieure aux trois autres moyennes (tab. 2). La production primaire benthique en RD est donc sans rapport avec la biomasse végétale présente ($Chla_{bent} = 30 \text{ fois } Chla_{pk}$). Aussi on constate (tab. 2) que le rapport P/B (moyenne des productions horaires/moyenne des concentrations en $Chla$; $mg C.(mg Chla)^{-1}.h^{-1}$) est seulement de 0,46 pour le sédiment de RD contre 1,23 pour le sédiment de DT où le rendement de la chlorophylle est meilleur probablement à cause de l'agitation plus fréquente des grains de sable d'où un meilleur éclaircissement. Bien entendu, et comme il est de règle, le rapport P/B est beaucoup plus élevé dans le plancton que dans le benthos (14,00 soit 30 fois plus en RD, 10,46 soit 8 fois plus en DT). Notons que, dans leurs travaux effectués aux Pays-Bas, Admiraal et Peletier (1980) obtiennent eux aussi des valeurs de 0,1 à 1,4 au cours d'expériences sur des algues du microphytobenthos et de 3,4 à 13 pour des algues planctoniques. Les variations saisonnières de la production primaire benthique et planctonique dans les 2 sites peuvent être comparées graphiquement plus aisément que celles des biomasses, les ordres de grandeur étant les mêmes dans les deux domaines pélagique et benthique (fig. 9a et b). On constate que les pics saisonniers apparaissent très nettement pour le plancton dans les deux stations surtout en septembre et que la valeur maximale observée pour la production primaire est de $96 mg C.m^{-2}.h^{-1}$ en septembre 1980, dans le plancton de RD.

Si l'on compare les graphes représentant (fig. 9c et 9d) la variation, dans les deux stations, de la production primaire benthique et de la production primaire totale (bent + pk) on notera que les variations saisonnières sont beaucoup moins accentuées dans le domaine benthique que dans le domaine pélagique (intervalles de confiance des moyennes, tab. 2). La source de nourriture constituée par le microphytobenthos peut donc être considérée comme plus constante au cours de l'année que le phytoplancton. On verra également que dans les deux stations et dans les deux domaines, août-

Tableau 2

Production primaire du phytoplancton (pk) et du microphytobenthos (bent) de deux stations de sables fins du Golfe de Fos (Marseille, France). PP = production primaire brute horaire en $mg C.m^{-2}.h^{-1}$. Moyennes annuelles P/B : production primaire/concentration en $Chla$ fonctionnelle pour la même unité de surface.

Planktonic (pk) and benthic (bent) primary production in two shallow stations (Gulf of Fos, Marseille, France). PP: hourly gross primary production in $mg C.m^{-2}.h^{-1}$. Annual means. P/B: $mg C.(Chla)^{-1}.h^{-1}$.

Stations	Paramètres				
	PP pk	PP bent	PP totale	P/B pk	P/B bent
RD	19,60 $\pm 11,09$	19,94 $\pm 6,13$	39,54 $\pm 14,23$	14,00	0,46
DT	20,29 $\pm 8,45$	4,77 $\pm 3,12$	25,06 $\pm 9,45$	10,46	1,23

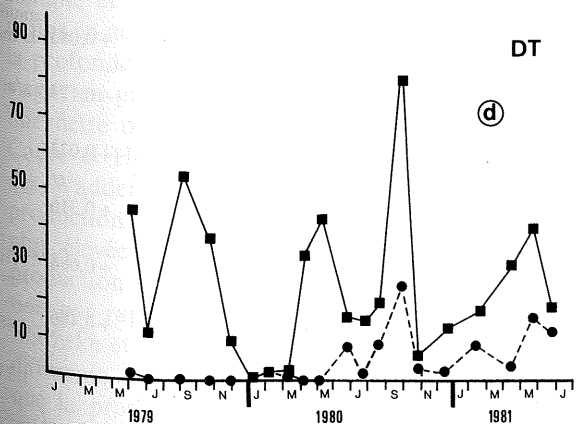
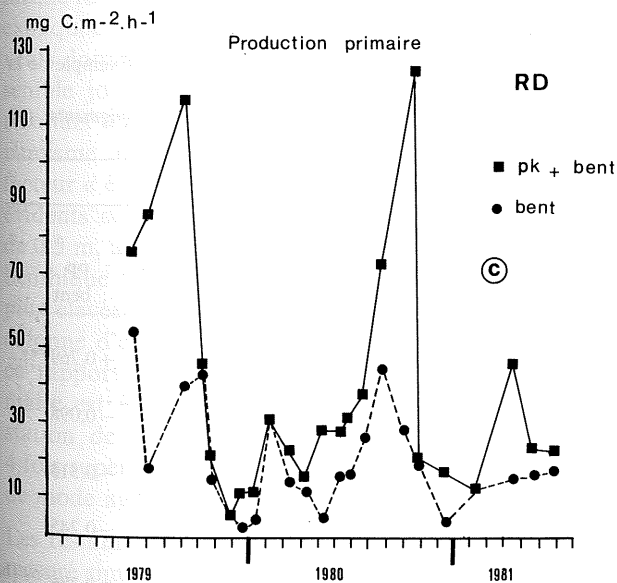
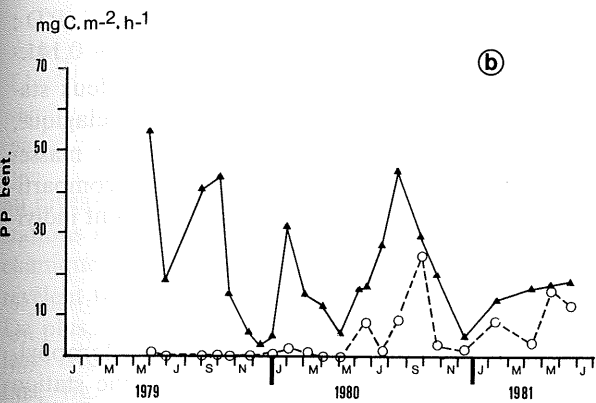
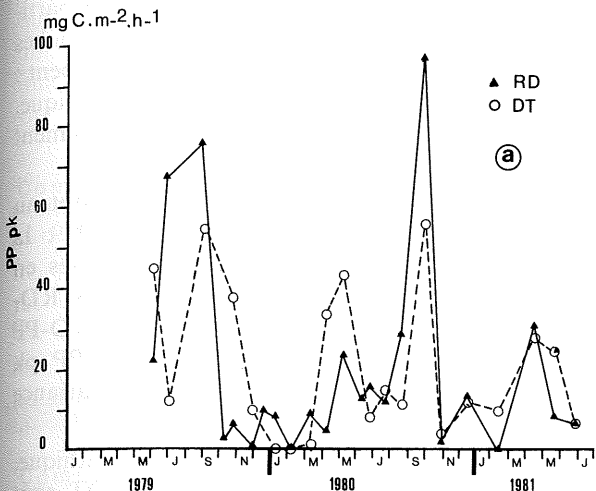


Figure 9
Évolution temporelle de la production primaire horaire brute ($\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) aux stations RD et DT dans le phytoplancton (a : PP pk), à la surface du sédiment (b : PP bent) et de la production primaire totale (pk + bent) en RD (c) et DT (d).
Seasonal changes in the a) planktonic, and b) benthic hourly gross primary production in the two stations, and in the total primary production (pk + bent) in the sheltered area (c) and the wave-exposed area (d).

septembre est une période très productive particulièrement en RD. La station DT en effet montre dans le domaine pélagique des pics plus conformes aux modèles marins connus pour la région, à savoir, pics au printemps et en automne.

On conclura que les moyennes et variations de la production primaire ne suivent pas dans ces deux sites et dans les deux domaines, les mêmes lois que celles observées pour la biomasse végétale. Les variations saisonnières du rapport P/B en témoignent (fig. 10 a, b). On notera en particulier :

- 1) les amplitudes très grandes de variation dans le plancton en RD,
- 2) le rendement s'améliorant en 80-81 dans le benthos en DT.

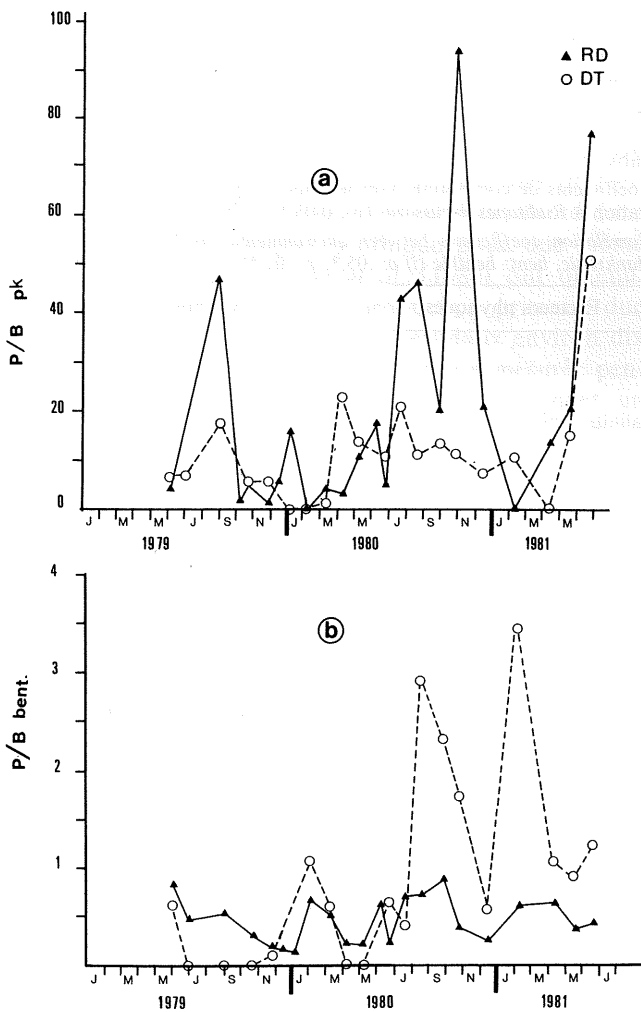


Figure 10
Évolution temporelle du rapport P/B [$\text{mgC}:(\text{mg Chla})^{-1}.\text{h}^{-1}$] dans le domaine pélagique (a) et dans le 1^{er} centimètre de sédiment (b).
Seasonal changes in the P/B ratio [$\text{mgC}:(\text{mg Chla})^{-1}.\text{h}^{-1}$] in the water (a) and in the upper centimetre of sediment (b).

Interrelations

Les paramètres de l'échelon primaire sont peu corrélés aux paramètres physiques et chimiques mesurés dans le milieu. Seule la température semble jouer un rôle aussi bien dans le compartiment planctonique que dans le compartiment benthique : les coefficients de corrélation positifs significatifs ($p = 0,05$) de $+0,425$ sont obtenus pour la Chla pk dans les deux stations et des relations plus puissantes avec la production primaire planctonique ($+0,554$, $p = 0,05$ en RD et $+0,619$, $p = 0,01$ en DT). Dans le domaine benthique (Chla et P.P.) les coefficients sont élevés ($+0,633$, $p = 0,01$ et $+0,769$, $p = 0,001$) surtout en RD. Salinité, pH et concentrations en oxygène dissous ne sont pas corrélés significativement avec les paramètres de l'échelon primaire.

Si on étudie ensuite séparément les deux stations on peut souligner les corrélations suivantes qui nous paraissent intéressantes :

En RD (tab. 3 et fig. 11), la corrélation est positive et significative ($p = 0,05$) entre Chla pk et PP pk ($+0,428$). La biomasse et la production planctonique sont corrélées positivement avec le compartiment benthique mais le seuil de significativité de 95% n'est pas franchi. Dans le benthos, la biomasse et la production primaire sont très fortement corrélées ($+0,688$, $p = 0,001$).

A la station DT, dans le compartiment pélagique, biomasse et production primaire sont corrélées positivement de façon très hautement significative

($r = +0,742$, $p = 0,001$). Les liens entre les compartiments pélagiques et benthiques sont encore plus lâches que pour RD (par exemple PP pk-PP bent : $r = +0,141$). A l'intérieur du compartiment benthique, biomasse et production primaire sont très étroitement corrélés ($+0,679$, $p = 0,01$).

Dans la comparaison de station à station on a obtenu les relations intéressantes schématisées figure 11 : la biomasse et la production primaire planctoniques en RD et DT sont très fortement corrélées (Chla pk RD-Chla pk DT : $r = +0,643$, $p = 0,01$; PP pk RD-PP pk DT : $r = +0,615$, $p = 0,01$; Chla pk RD-PP pk DT : $r = +0,611$, $p = 0,01$, pourcentage de variance expliquée 37,3).

En revanche, dans le compartiment benthique, biomasse et production primaire en RD et DT sont très peu liées : Chla bent DT-Chla bent RD : $r = +0,100$; PP bent DT-PP bent RD : $r = +0,141$.

Les liaisons sont donc assez fortes entre les deux stations mais seulement dans le compartiment pélagique, ce qui n'est pas surprenant puisqu'il s'agit de masses d'eaux de même origine. En revanche, dans le compartiment benthique, les deux stations sont nettement individualisées.

DISCUSSION

Il apparaît assez clairement que la biomasse chlorophyllienne et la production primaire varient d'une station à l'autre, essentiellement au niveau benthique et non

Tableau 3

Coefficients de corrélation liant les facteurs physiques et les paramètres caractérisant le phytoplancton et le microphytobenthos. Exemple de la station à *Ruditapes decussatus* ($p : 0,05, *$; $p : 0,01, **$; $p : 0,001, ***$).

Correlation coefficients between environmental and biological parameters in the sheltered area: Chla: chlorophyll a, Pheo: pheopigments, pk: planktonic, bent: benthic (if $p : .05, *$; $p : .01, **$; $p : .001, ***$).

Facteurs physiques			Compartiment planctonique					Compartiment benthique				
Salinité	pH	O ₂	Chla pk	Pheo pk	Chla pk/ Chla + Pheo	DO 430/ DO 665	PP pk	Chla bent	Pheo bent	Chla bent/ Chla + Pheo	DO 430/ DO 665	PP bent
-0,007	-0,388	-0,478*	+0,425*	-0,398	+0,387	Température +0,513*	+0,554*	+0,633**	+0,375	+0,418*	-0,200	+0,769***
	+0,070	-0,173	-0,325	-0,141	-0,067	Salinité -0,100	+0,006	-0,224	-0,200	-0,057	+0,300	-0,098
		-0,447*	-0,553*	+0,024	-0,069	pH +0,200	+0,029	-0,095	+0,141	-0,245	+0,100	-0,513
			+0,060	+0,442	-0,141	O ₂ -0,300	+0,100	-0,284	-0,100	-0,284	+0,200	-0,245
				+0,224	+0,586**	Chla plancton +0,016	+0,428*	+0,224	-0,012	+0,245	-0,070	+0,386
					-0,432	Pheo plancton -0,502*	-0,090	-0,200	-0,084	-0,057	+0,141	+0,083
						Chla planct/Chla + Pheo +0,224	+0,494*	+0,085	+0,029	-0,079	+0,009	-0,173
						DO 430/DO 665 pk +0,173		+0,100	+0,141	+0,002	+0,223	+0,023
						Production primaire plancton		+0,173	+0,410	-0,027	+0,032	+0,316
						Chla benthos			+0,480*	+0,645***	-0,439*	+0,688***
						Pheo benthos				-0,246	-0,173	+0,406
						Chla bent/ Chla + Pheo					-0,421*	+0,507*
						DO 430/DO 665 bent						-0,440*

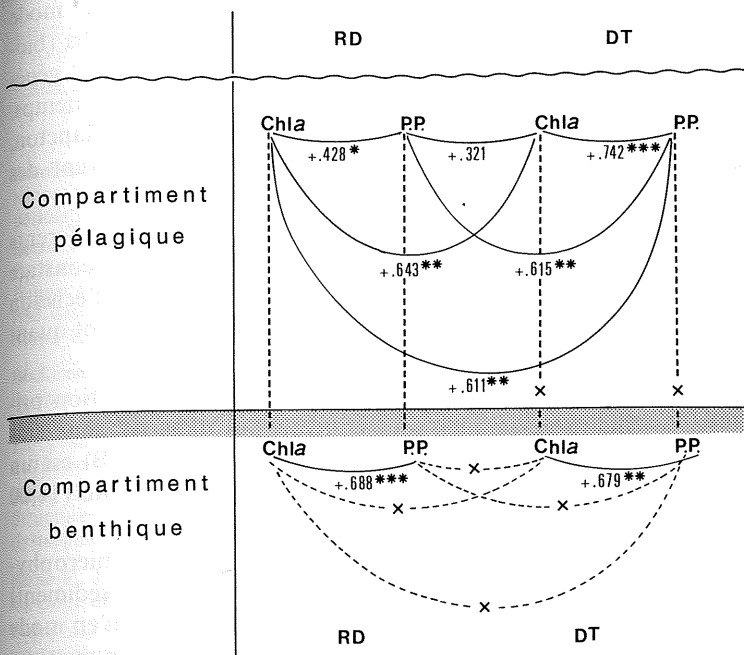


Figure 11

Interrelations entre paramètres du domaine pélagique et du domaine benthique des deux stations étudiées ($p = 0,05, *$; $p = 0,01, **$; $p = 0,001, ***$).

Relationships between planktonic and benthic parameters and between the two stations ($p = .05, *$; $p = .01, **$; $p = .001, ***$).

au niveau pélagique. Les sources de variations « interstations » ne peuvent être les conditions physiques ou chimiques telles que température ou salinité qui se révèlent tout à fait équivalentes dans les deux biotopes. De plus, les deux stations ont été choisies aussi pour leurs sédiments de granulométries identiques (sables fins, fig. 2). Cependant, la différence d'hydrodynamisme révélée par les courbes de potentiel redox (fig. 4), expliquée par l'orientation des stations par rapport aux vents dominants et confirmée par l'observation directe, semble jouer un rôle capital dans les différences de résultats obtenues dans les deux stations, cet hydrodynamisme agissant sur le facteur « stabilité » et sur le facteur « éclaircissement » (turbidité). Les résultats les plus évidents se résument ainsi : pour une épaisseur d'eau de 0,5 m, à la station de mode calme, la teneur en Chla benthique sur 1 cm d'épaisseur de sédiment est 30 fois plus élevée que la teneur en Chla planctonique de la colonne d'eau sus-jacente; à la station de mode agité, ce rapport est seulement double. La production primaire est équivalente sur le fond et dans l'eau, à la station de mode calme; la production pélagique est 4 fois supérieure à la production benthique, à la station de mode agité.

Les résultats obtenus par les quelques auteurs qui ont mesuré simultanément les productions primaires planctonique et benthique en un même lieu sont plus ou moins en accord avec nos propres résultats selon le lieu, la profondeur et la nature des sédiments considérés. Il s'agit, en général, de mers à marées, ce qui introduit une nette différence avec notre région. Par exemple, Cadée et Hegeman (1974) indiquent que dans la mer des Wadden, sur des sables de la zone intertidale, la production de la microflore benthique est 5 à 6 fois plus élevée que la production planctonique et cette production est hautement corrélée au niveau de la station par rapport à la marée (Cadée, Hegeman, 1977). Matheke et Horner (1974) dans une région totalement différente, la mer de Chukchi en Alaska, ont estimé que la production microbenthique était double de la

production planctonique. On suppose d'après le peuplement de diatomées qu'il s'agit de fonds vaseux peu profonds.

Les résultats de Grøntved (1960), qui fut un précurseur en la matière, sont plus difficiles à commenter car la production primaire du microbenthos est estimée dans des bouteilles contenant du sable étalé et représente plutôt une production potentielle. Néanmoins, en tenant compte de facteurs correctifs, on peut dire que dans les fjords danois considérés et pour des profondeurs de 0,2 à 2 m, la production est équivalente dans les domaines pélagique et benthique pour une même unité de surface. Hargrave *et al.* (1983) ont obtenu, dans la baie de Fundy, une production primaire due aux microalgues des sédiments intertidaux environ dix fois supérieure à celle du phytoplancton mesurée pendant le flot. Varela et Penas (1985) obtiennent un résultat comparable sur des fonds de sables intertidaux de la Ria de Arosa. Comme l'expliquent ces auteurs, dans les zones littorales, le phytoplancton est souvent constitué de microalgues benthiques mises en suspension par les mouvements des masses d'eaux. C'est ce qui peut expliquer que dans notre étude, la production planctonique est supérieure à la production benthique à la station de mode agité. Il faut souligner aussi que notre calcul de la production primaire benthique comporte une soustraction de la production mesurée dans des bouteilles représentant la production phytoplanctonique. Or la majorité des auteurs considèrent *a priori* cette production comme négligeable et n'en tiennent pas compte dans les mesures faites en incubateurs benthiques. Dans notre cas, les valeurs ainsi obtenues seraient en moyenne doublées.

Les différences de latitudes, de profondeurs, de marée, de turbidité des eaux, de granulométrie des sédiments peuvent être à l'origine des différences observées dans les résultats des auteurs concernant la production primaire benthique, mais il semble unanimement reconnu que la biomasse et la production potentielle des microalgues benthiques sont très importantes dans

les sédiments littoraux. Le rôle des microalgues benthiques ne doit pas être négligé si l'on étudie l'alimentation de certaines espèces du zoobenthos.

Nos propres travaux sur la croissance et l'évolution de la composition biochimique de deux mollusques bivalves filtreurs vivant dans les deux plages considérées (Bodoy, Plante-Cuny, 1984; Plante-Cuny, Bodoy, sous presse) ont montré que la croissance et la constitution des réserves glucidiques des populations de *Ruditapes decussatus* sont fortement liées à l'accroissement de la biomasse chlorophyllienne et de la production primaire benthiques. Ces bivalves seraient donc des « deposit-feeders ». Il en va tout autrement pour *Donax trunculus*, dont l'alimentation est davantage liée à l'évolution du compartiment pélagique. La présence et l'abondance tout au long de l'année de microphytes benthiques dans les milieux de mode calme favorisent le développement de populations stables de « deposit-feeders ». C'est ce qu'ont montré Beukema *et al.* (1983), qui ont opposé la variabilité dans l'espace et le temps des populations de « suspension-feeders » et de « deposit-feeders » en relation avec la variabilité du phytoplancton et du microphytobenthos. Il n'est d'ailleurs pas exclu que les mêmes organismes aient plusieurs types de comportement alimentaire comme le suggère Cadée (1984). De plus, soulignons le fait que des microphytes benthiques peuvent, par remise en suspension dans l'eau, être également consommés par des « suspension-feeders ». Le champ d'investigations en ce domaine reste ouvert.

CONCLUSION

Compte tenu du but énoncé dans l'introduction, nous sommes en mesure de conclure, à l'issue de notre étude concernant deux plages de sable peu profondes, que les contributions respectives des microphytes planctoniques et benthiques au bilan de la biomasse et de la production primaire ne sont pas équivalentes dans ces deux stations qui diffèrent essentiellement par l'intensité de l'hydrodynamisme, tous les autres facteurs étant sensiblement identiques. Les variations saisonnières et

interannuelles ont montré qu'à la station de mode calme pour le phytoplancton et le phytobenthos (biomasse et production primaire) les « pics » étaient généralement plus importants en automne qu'au printemps. Dans la station de mode agité, pour le phytoplancton, la biomasse et la production primaire montrent des pics équivalents au printemps et en automne.

En comparant les moyennes annuelles des différents paramètres mesurant l'échelon primaire, on constate que les deux stations diffèrent peu quant à l'échelon primaire planctonique mais diffèrent grandement quant à l'échelon primaire microbenthique :

- 1) La biomasse chlorophyllienne et la production primaire pélagiques sont équivalentes dans les deux stations. Le rendement de la chlorophylle *a* (P/B) est un peu meilleur en mode calme qu'en mode agité (14,00 contre 10,46).
- 2) La biomasse et la production primaire du microphytobenthos de surface (1 cm d'épaisseur de sédiment) sont nettement plus élevées en mode calme qu'en mode agité (biomasse 11 fois plus élevée, production primaire 4 fois plus élevée).
- 3) Dans la station de mode calme, la biomasse chlorophyllienne benthique (1 cm d'épaisseur) est 30 fois supérieure à la biomasse planctonique pour une même unité de surface alors que la production primaire est équivalente dans les deux domaines. Le rendement de l'utilisation de la chlorophylle *a* benthique est faible (P/B = 0,46).
- 4) Dans la station de mode agité, la biomasse chlorophyllienne benthique est seulement deux fois supérieure, pour une même unité de surface, à la biomasse planctonique alors que c'est la production primaire planctonique qui est 4 fois supérieure à la production benthique.

Remerciements

Nous tenons à remercier MM. Massé et Plante pour leur aide à tous les stades de réalisation de ce travail, M. Travers pour sa lecture critique du manuscrit, et deux référés anonymes pour leurs suggestions et critiques constructives.

RÉFÉRENCES

- Admiral W., Peletier H., 1980. Influence of seasonal variations of temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **2**, 35-43.
- Benon P., Blanc F., Bourgade B., Charpy L., Kantin R., Kerambrun P., Leveau M., Romano J.-C., Sautriot D., 1976. Golfe de Fos. Impact de la pollution sur un écosystème méditerranéen côtier. Analyse descriptive de la structure du Golfe de Fos, *Bull. Obs. Mer, Suppl.* 1, **3**, 1-13.
- Beukema J. J., Cadée G. C., Hummel H., 1983. Differential variability in time and space of numbers in suspension and deposit feeding benthic species in a tidal flat area, *Oceanol. Acta, N° Sp. Proc. 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October 1982*, 21-26.
- Blanc F., Leveau M., Bonin M.-C., 1975. Écosystème planctonique. Structure et fonctionnement en relation avec des phénomènes de dystrophie (Golfe de Fos), *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **60**, 359-378.
- Blanc F., Leveau M., Bonin M.-C., 1976. Situation hydrobiologique du Golfe de Fos en 1969, *Rev. Inter. Océanogr. Méd.*, **41-42**, 41-75.
- Bodoy A., Plante-Cuny M.-R., 1980. Évaluation simultanée des biomasses et productions primaires phytoplanctoniques et microphyto-benthiques en milieu côtier, *C. R. Acad. Sci. Paris*, **290**, 667-670.
- Bodoy A., Plante-Cuny M.-R., 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (*Ruditapes decussatus*) et celle des microphytes benthiques et planctoniques (Golfe de Fos, France), *Haliotis*, **14**, 71-78.
- Brown L. M., Hargrave B. T., Mac Kinnon M. D., 1981. Analysis of chlorophyll *a* in sediments by high-pressure liquid chromatography, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 205-214.
- Cadée G. C., 1984. "Opportunistic feeding", a serious pitfall in trophic structure analysis of (paleo) faunas, *Lethaia*, **17**, 289-292.
- Cadée G. C., Hegeman J., 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden-Sea, *Neth. J. Sea Res.*, **8**, 2-3, 260-291.
- Cadée G. C., Hegeman J., 1977. Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea Res.*, **11**, 1, 24-41.
- Cadée G. C., Hegeman J., 1979. Phytoplankton primary production, chlorophyll and composition in an inlet of the western Wadden Sea (Marsdiep), *Neth. J. Sea Res.*, **13**, 2, 224-241.
- Colijn F., Jonge de V. N., 1984. Primary production of microphyto-benthos in the Ems-Dollart estuary, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **14**, 2/3, 185-196.
- Colijn F., Gieskes W. W. C., Zevenboom W., 1983. The measurement of primary production: problems and recommendations, *Hydrobiol. Bull.*, **17**, 1, 29-51.
- Colocoloff M., 1972. Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2. Biomasse et production, *Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II*, 98 p.
- Daemen E. A. M. J., 1986. Comparison of methods for the determination of chlorophyll in estuarine sediments, *Neth. J. Sea Res.*, **20**, 1, 21-28.
- Davis M. W., Mc Intire C. D., 1983. Effects of physical gradients on the production dynamics of sediment-associated algae, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **13**, 103-114.
- Dugdale R. C., Wallace J. T., 1960. Light and dark bottle experiments in Alaska, *Limnol. Oceanogr.*, **5**, 2, 230-231.
- Fenchel T., Straarup B. J., 1971. Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments, *Oikos*, **22**, 2, 172-182.
- Grøntved J., 1960. On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some danish fjords, *Medd. Danm. Fisk. Havund. N-S*, **3**, 3, 55-92.
- Grøntved J., 1962. Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton in the Danish Wadden Sea, *Medd. Danm. Fisk. Havund. N-S*, **3**, 12, 347-378.
- Grøntved J., 1966. Productivity of the microbenthic vegetation in the Danish Wadden Sea (abstract), *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, **2**, 275-276.
- Hargrave B. T., Prouse N. J., Philips G. A., Neame P. A., 1983. Primary production and respiration in pelagic and benthic communities at two intertidal sites in the upper bay of Fundy, *Can. J. Fish. Aquat. Sci., Suppl.* 1, **40**, 229-243.
- Leveau M., Blanc F., 1979. Impact des arrivées d'eaux douces sur les écosystèmes marins littoraux : aspects physiques et chimiques, *Rev. Biol. Ecol. Médit.*, **6**, 3-4, 149-160.
- Lorenzen C. J., 1967. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations, *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 2, 343-346.
- Margalef R., 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, la composition taxonomique et les propriétés dynamiques des populations, *Rapp. PV CIESM*, **15**, 1, 277-281.
- Matheke G. E. M., Horner R., 1974. Primary productivity of the benthic microalgae in the Chukchi Sea near Barrow, Alaska, *J. Fish. Res. Board Can.*, **31**, 1779-1786.
- Plante R., Reys J.-P., Plante-Cuny M.-R., 1985. Analyse spectrale, pigments chlorophylliens et rythmes sédimentaires. Un essai d'application, *J. Rech. Oceanogr.*, **10**, 3, 100-101.
- Plante R., Plante-Cuny M.-R., Reys J.-P., 1986. Photosynthetic pigments of sandy sediments on the north Mediterranean coast: their spatial distribution and its effect on sampling strategies, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **34**, 133-141.
- Plante-Cuny M.-R., 1969. Recherches sur la distribution qualitative et quantitative des diatomées benthiques de certains fonds meubles du Golfe de Marseille, *Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume*, **45**, 61, 87-197.
- Plante-Cuny M.-R., 1974. Évaluation par spectrophotométrie des teneurs en chlorophylle *a* fonctionnelle et en phéopigments des substrats meubles marins, *Doc. Sci. Mission ORSTOM Nosy-Bé*, **45**, 1-76.
- Plante-Cuny M.-R., 1978. Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (Nosy-Bé, Madagascar), *Trav. Doc. ORSTOM*, **96**, 1-359.
- Plante-Cuny M.-R., 1984. Le microphyto-benthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin, *Oceanis*, **10**, 4, 417-427.
- Plante-Cuny M.-R., Bodoy A., 1987. Relations trophiques entre microphytes benthiques ou planctoniques et mollusques bivalves endogés, in : *Colloque franco-soviétique « Production et relations trophiques dans les écosystèmes marins »*, Yalta, 1984, édité par J. M. Pères, IFREMER, Actes Colloq. n° 5. (sous presse.)
- Plante-Cuny M.-R., Plante R., 1986. Benthic marine diatoms as food for benthic marine animals, in : *Proc. Eighth Inter. Symp. on Recent and Fossil Diatoms, Paris 1984*, edited by M. Ricard, O. Koeltz, Koenigstein, 525-537.
- Plante-Cuny M.-R., Plante R., Reys J.-P., 1986. Échantillonnage pour l'estimation quantitative du microphyto-benthos, in : *Évaluation et optimisation des plans d'échantillonnage en écologie littorale*, édité par S. Frontier, PIREN, ATP 9.82.65, 9-58, 354 p.
- Pomeroy L. R., 1959. Algal productivity in salt marshes of Georgia, *Limnol. Oceanogr.*, **4**, 4, 386-397.
- Roux R. M., 1983. Le Golfe de Fos. Sédiments et dynamique sédimentaire, *CNEXO, Brest*, Contrat 82/6990, 45 p.
- Roux R. M., Vernier E., 1975. Évolution récente des fonds meubles de la partie occidentale du Golfe de Fos, *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **280**, 2097-2100.
- Skjoldal H. R., 1982. Vertical and small-scale horizontal distribution of chlorophyll *a* and ATP in subtropical beach sand, *Sarsia*, **67**, 2, 79-83.
- Stora G., Romano J.-C., 1980. Influence de la construction et l'exploitation d'un complexe portuaire et industriel sur la distribution et l'évolution des peuplements benthiques littoraux d'un golfé méditerranéen (Golfe de Fos), *Progr. Wat. Tech.*, **12**, 1, 137-144.
- Tschumi P. A., Zbären D., Zbären J., 1978. An improved oxygen method for measuring primary production in lakes, *Verh. Inter. Ver. Limnol.*, **20**, 43-48.
- Varela M., Penas E., 1985. Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the Ria de Arosa, NW Spain, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **25**, 111-119.
- Vollenweider R. A., 1974. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*, IBP Handbook 12, Blackwell, Oxford and Edinburg, 225 p.
- Wetzel R. G., Westlake D. F., 1969. Periphyton, in: *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*, edited by R. A. Vollenweider, IBP Handbook 12, Blackwell, Oxford and Edinburg, 33-40.