

Phosphore
Crassostrea gigas
Biodéposition
Dilution isotopique
Marennes-Oléron
Phosphorus
Crassostrea gigas
Biodeposition
Isotopic dilution
Marennes-Oléron

Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea Gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale : rôle de la biodéposition

J.-M. SORNIN ^a, M. FEUILLET ^a, M. HÉRAL ^b, J.-C. FARDEAU ^c

^a CREMA-L'Houmeau, Case 5, 17137 Nieul-sur-Mer.

^b Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Mus de Loup, BP 133, 17390 La Tremblade.

^c Radioagronomie, Centre d'Études Nucléaires, Cadarache, BP 1, 13115 Saint-Paul-les-Durance.

Reçu le 21/6/85, révisé le 7/1/86, accepté le 13/1/86.

RÉSUMÉ

Différentes étapes du cycle du phosphore, en relation avec une culture intensive d'huîtres *Crassostrea gigas* sont analysées dans le bassin de Marennes-Oléron (France). On a étudié les flux de phosphore entre les formes dissoutes, minérales et organiques, soit dans la colonne d'eau soit dans les eaux interstitielles et susjacentes du sédiment, et entre les formes particulières représentées par les matières en suspension, les biodépôts et le sédiment.

La détermination des flux de phosphore permet en particulier de connaître les quantités consommées lors de la filtration par l'huître, ainsi que celles déposées sur le sédiment. Les variations saisonnières des compartiments de phosphate des matières en suspension révèlent une diminution du phosphore assimilable après leurs rejets en biodépôts, pendant le mois de juillet puis en septembre-octobre. Ce déficit peut atteindre 75% de l'apport ce qui correspond, pour une densité de 200 huîtres au m², à 20 mg de phosphore par m² et par jour. Elle peut avoir pour origine soit une consommation directe par les huîtres, soit une modification physico-chimique du biodépôt au cours de sa traversée dans l'huître. Les apports de phosphore total, dus à la présence des cultures d'huîtres, atteignent 3 500 mgP.m⁻² par jour en février-mars et septembre-octobre. Pour le phosphore assimilable, le maximum est en hiver de 80 mg.m⁻² par jour.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 3, 313-322.

ABSTRACT

Influence of oyster farming *Crassostrea gigas* on the phosphate cycle in an intertidal zone: the role of biodeposition

Some aspects of the phosphorus cycle were studied in the estuarine bay of Marennes-Oléron, an area of intensive cultivation of *Crassostrea gigas* on the west coast of France.

The annual cycle of dissolved phosphorus (mineral and organic) in the water column, interstitial water and at the sediment-water interface was followed, as well as the particulate phosphorus (total and assimilable) in sediments and in suspension.

A comparison of the seasonal variations in these different forms of phosphorus in the suspended matters shows a deficit in "biodeposits" (sedimented faeces and pseudo-faeces from *Crassostrea gigas*) equivalent to 20 mg.m⁻².d⁻¹ for assimilable phosphorus in July and September-October. This may be the result of consumption by the oysters, since the same biomass (200 oysters.m⁻²) can yield up to 3 500 mg.m⁻².d⁻¹ total phosphorus in February-March and September-October; and 80 mg.m⁻².d⁻¹ assimilable phosphorus in winter.

These estimates are finally used to calculate fluxes between suspended, consumed and deposited forms of phosphorus, and demonstrate a net flux of total phosphorus from

the water column to sediments amounting to $808 \text{ g.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ and to $25 \text{ g.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ of assimilable phosphorus.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 3, 313-322.

INTRODUCTION

Tant en milieu lacustre (Mortimer, 1941; 1942; Hayes, Phillips, 1958) qu'en milieu estuarien (Pommeroy *et al.*, 1965), le sédiment peut être considéré comme le régulateur de la teneur en phosphore de l'eau (Pommeroy *et al.*, 1965). Cette régulation s'effectue par l'intermédiaire de l'eau interstitielle qui présente souvent des concentrations en phosphore dissous significativement supérieures à celle de la colonne d'eau (Callame, 1961; Feuillet, 1971; Feuillet, Gouleau, 1977). Il a semblé possible d'étendre aux systèmes sédiments-eaux des observations réalisées au cours des études du phosphore assimilable des sols (Feuillet, 1971). Dans ce dernier cas, on sait qu'il existe un équilibre entre des ions phosphates présents dans les phases liquides et solides (Barbier, 1956). Ainsi, certains ions phosphates sont retenus réversiblement à la surface d'adsorbants et sont animés de mouvements d'autodiffusion : l'ensemble des ions phosphates en solution et des ions retenus sur les particules constitue le « pool des ions autodiffusibles » (Gachon, 1968).

C'est à partir de ce pool que les végétaux puisent leur phosphore (Fardeau, Jappe, 1976). Ainsi chaque fois que du phosphore dissous est consommé par le phytoplancton, le sédiment en libère. La quantité susceptible d'être libérée dépend de la mobilité des ions phosphates que les déterminations d'autodiffusion permettent d'apprécier.

Cependant à côté de cette régulation essentiellement liée à des processus physico-chimiques, il est apparu que la présence de mollusques joue un rôle significatif dans la distribution et le recyclage des principaux éléments nutritifs (Frankenberg, Smith, 1967; Kraueter, 1976).

Ainsi Kuenzler (1961), après l'établissement d'un budget de phosphore pour une population de *Modiolus demissus* dans un marais intertidal, conclut que ces mollusques par leurs biodépôts ont un rôle important en tant qu'agent biogéochimique dans le déplacement de la matière particulaire à partir de l'eau de mer : sur un transit global de phosphore total, 87% sont déposés en pseudofèces puis, sur la quantité ingérée, 59% sont rejetés en fèces. De même, l'étude des teneurs en phosphore des pelotes fécales montrent des valeurs plus élevées dans les pelotes que dans le sédiment récepteur (Haven, Morales-Alamo, 1972; Martin, 1972; Bouysson, Lelann, 1975; Kraueter, 1976; Geesey *et al.*, 1984).

Le bassin de Marennes-Oléron (fig. 1) a un cadre hydrodynamique bien connu depuis les études de Klingebiel *et al.* (1971) et de Tesson (1973). Plus récemment, les caractéristiques hydrobiologiques ont été précisées par Héral *et al.* (1983b; 1984). Il a été ainsi mis en évidence la résultante Nord-Sud des courants avec une

circulation des eaux de la Charente qui sont évacuées quelques jours plus tard, selon les conditions hydrodynamiques de la marée. Ces eaux estuariennes constituent le principal apport de phosphore vers le bassin car elles sont enrichies par des effluents urbains et par des apports industriels, notamment d'une usine d'engrais située à une dizaine de kilomètres en amont de l'embouchure.

Les forts courants de marées qui parcourent le bassin facilitent le maintien en suspension d'une charge sestonique élevée rarement inférieure à 100 mg.l^{-1} . Or c'est principalement ce facteur qui régit les quantités de biodépôts rejetés (Sornin, 1981). Ainsi, dans cette zone de culture où il y a une très forte densité d'huîtres, les quantités de particules en suspension qui sont filtrées par les mollusques puis rejetées en pelotes fécales sont très importantes. On estime en hiver que la biodéposition retire chaque jour pour 1 hectare de culture, plus de 6 tonnes (poids sec) de particules en suspension dans l'eau pour les déposer vers le sédiment.

Dans ces conditions de milieu, il est apparu intéressant d'étudier deux aspects de l'intervention de *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore :

- 1) l'importance quantitative de la biodéposition dans le dépôt de phosphore particulaire vers le sédiment ;
- 2) les variations en phosphore échangeable, c'est-à-dire biologiquement utilisable, des particules en suspension après leur filtration.

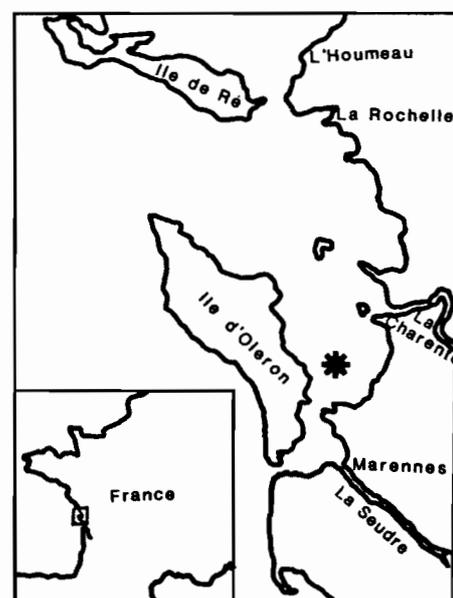


Figure 1
Carte du bassin de Marennes-Oléron : localisation du site de prélèvement.

Map of the Marennes-Oléron basin: sampling location.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Prélèvements des échantillons

La volonté d'exprimer notre résultat final sous forme de flux global des transits entre l'eau et le sédiment, nous a conduit à étudier toutes les étapes intermédiaires : l'eau et les particules en suspension, la sédimentation naturelle et la biodéposition, le sédiment et l'eau interstitielle. Ceci était réalisé dans une zone de culture d'huîtres et dans une zone voisine sans huîtres. Pour estimer l'évolution saisonnière, il a été décidé d'effectuer un échantillonnage mensuel sur une année complète, de janvier à décembre 1980. Pour la colonne d'eau, les prélèvements sont réalisés 2 fois par mois en mortes-eaux et vives-eaux, en fonction du demi-cycle de marée. Pour le sédiment et les biodépôts, un unique prélèvement mensuel était effectué lors des marées de vives-eaux permettant un temps de travail à sec suffisamment long pour la récolte des pièges et des échantillons.

Colonne d'eau

De nombreux paramètres ont été relevés et étudiés par Héral *et al.* (1984). Dans ce travail, seules les données concernant le seston, la chlorophylle a, les phéopigments et les phosphates sont utilisées.

Biodépôts

Les biodépôts sont des amas de particules résultant des processus de filtration et d'ingestion des Mollusques. Ils correspondent à 2 fractions distinctes : les pseudofèces rejetées sans ingestion et les fèces rejetées après digestion. Ils ont été recueillis en milieu naturel à l'aide de pièges directement mis sous les tables de cultures (Sornin, 1981). Ils sont placés à marée basse puis retirés 24 heures après, mais ne correspondent en réalité qu'à 19 heures d'immersion. Cependant, dans les calculs les quantités rejetées sont exprimées en valeurs « par jour » ($.d^{-1}$) incluant les heures d'immersion pendant lesquelles les dépôts n'ont pas lieu. On distingue les dépôts liés à la sédimentation naturelle des matières en suspension (MES), ceux induits par la présence des installations de culture (INST) et la sédimentation totale sous les cultures d'huîtres (CULT). La biodéposition (BD) correspond au simple rejet biologique, elle est donnée par la différence des 3 premières valeurs : $BD = CULT - INST - MES$ (Sornin *et al.*, 1983).

Sédiments

La vase superficielle soumise ou non à la biodéposition est récoltée à l'aide d'un « rabot à vase » qui permet de recueillir des couches d'environ 5 mm d'épaisseur. Les prélèvements sont effectués sur des surfaces de l'ordre de $0,5 m^2$.

Eaux liées aux sédiments

Immédiatement après le prélèvement, des mesures de pH, de Eh et de température sont effectuées dans le sédiment, puis les eaux interstitielles sont extraites par centrifugation dans les 24 heures à 3000 tours/minute.

Pour comparaison, les eaux susjacentes, restant dans les flaques, sont prélevées à marée basse.

Méthodes d'analyses

Phosphore dissous dans les eaux

Le phosphore minéral est dosé sur chaîne automatique Technicon selon les protocoles de Lecorre et Tréguer (1976).

La quantité de phosphore organique dissous est obtenue par différence entre la quantité de phosphore total des eaux dosée après minéralisation aux U.V. et celle de phosphore minéral dissous (Armstrong, Tibbits, 1968).

Phosphore total des sédiments, des matières en suspension et des biodépôts

Le phosphore total est extrait en milieu perchlorique bouillant puis dosé par la méthode de Misson (Guégen, 1959).

Phosphore isotopiquement échangeable

Cette technique permet d'apprécier les possibilités d'autodiffusion des ions phosphates. Le phosphore isotopiquement échangeable est mesuré sur des systèmes sol-solution dans le rapport 1/10, agités une nuit pour obtenir un état d'équilibre. On injecte dans ce mélange 0,1 à 1 MBq de ^{32}P sous forme d'ions phosphates sans entraîneur. Le mélange agité à 200 tours/minute est prélevé à l'aide d'une seringue de 5 à 8 ml et on filtre immédiatement sur des filtres type « millipores ». Les prélèvements ont en général lieu après 1, 4, 10, 40 et 100 minutes après l'injection du traceur (Fardeau, 1981).

Lorsqu'on suit au cours du temps l'évolution de la radioactivité r , présente en solution à l'instant t après l'injection dans le système sol-solution de la quantité R , c'est-à-dire la cinétique d'autodiffusion des ions $^{32}PO_4$ au sein de la masse des ions phosphates $^{31}PO_4$ de la phase solide du sol, on constate que l'on a la relation :

$$\frac{r}{R} = \frac{r_1}{R} \cdot t^{-n}, \quad (1)$$

où r/R est la fraction de la radioactivité des ions phosphates en solution à l'instant t_0 ; r_1/R celle à l'instant $t = 1$ minute, avec la constante n un nombre compris entre 0 et 0,5.

La relation (1) peut s'écrire : $\log r/R = \log r_1/R - n \log t$, ce qui montre que dans une représentation graphique $\log r/R - \log t$, les points expérimentaux sont alignés sur une droite de pente $-n$ et d'ordonnée à l'origine $\log r_1/R$.

On détermine ainsi 2 « constantes » r_1/R et n qui caractérisent la mobilité des ions phosphates de l'échantillon. A l'issue du dernier prélèvement, on centrifuge le mélange 1 heure à 140 000 g afin de déterminer la quantité M_1 d'ions phosphates en solution par colorimétrie selon différents protocoles choisis en fonction des ions parasites des colorimétries. Dans tous les cas,

il s'agit de techniques faisant appel à la réduction des complexes phospho-molybdiques.

La fraction directement assimilable des ions phosphatés des systèmes sol-solution est contenue dans la quantité $E_1 = (R/r_1) \cdot M_1$, c'est-à-dire la quantité autodiffusible en 1 minute d'échange isotopique.

Calcul des flux

Kuenzler (1961) a décrit un budget d'utilisation du phosphore dans une population de moules *Modiolus demissus*. Pour le calcul des flux, les taux de filtration avaient été déterminés auparavant par des expériences en laboratoire utilisant des suspensions de diatomées marquées au P^{32} . Ayant remarqué de grandes différences, dues aux courants et aux fortes charges sestoniques du milieu naturel, entre les taux de filtration mesurés au laboratoire et ceux estimés *in situ* (Sornin, 1981), nous avons préféré calculer les apports particuliers provoqués par la biodéposition vers le sédiment de 2 manières différentes :

- 1) par la différence des quantités de dépôts recueillis dans les pièges : $BD = CULT - INST - MES$. Connaissant la surface du piège, on exprime ces valeurs en $g \text{ sec.m}^{-2}$;
- 2) par le produit du seston de la colonne d'eau et du taux de filtration des huîtres. Ce dernier a été calculé par Héral *et al.* (1983a) comme le rapport de l'énergie consommée par l'huître sur l'énergie disponible. Connaissant la biomasse cultivée par unité de surface à l'instant du prélèvement, on peut exprimer également ces valeurs en $g \text{ sec.m}^{-2}$.

Par des mesures précises de relevés topographiques, les taux de sédimentation ont été estimés ici à 5 cm par an sous les cultures d'huîtres et à 1 cm hors des cultures (Sornin, 1981). La densité et la teneur en eau permettent d'évaluer les quantités annuelles de sédiment fixé sur le fond, ainsi que l'accumulation de phosphore particulaire.

RÉSULTATS

Matériel particulaire

Le piégeage a permis de recueillir des quantités journalières de matières en suspension (MES) variant de 92,3 g sec pour un piège, soit l'équivalent de $1,8 \text{ kg sec.m}^{-2}$ en janvier, à $4,7 \text{ g sec}$ ($0,1 \text{ kg sec.m}^{-2}$) en septembre. De même dans les cultures (CULT), les variations vont de $349,6 \text{ g sec}$ ($6,9 \text{ kg sec.m}^{-2}$) en février, à $39,9 \text{ g sec}$ ($0,8 \text{ kg sec.m}^{-2}$) en juin : la part des biodépôts (BD) représentant respectivement 132 g sec ($2,6 \text{ kg sec.m}^{-2}$) et $9,5 \text{ g sec}$ ($0,2 \text{ kg sec.m}^{-2}$); fig. 2). Ces variations sont en étroite corrélation ($p < 0,01$) avec la charge sestonique de la colonne d'eau (Sornin, 1981).

Phase liquide

Colonne d'eau

On ne présente ici que les résultats concernant les eaux de fonds baignant les cultures d'huîtres; ceux des eaux de surface n'ayant pas de différences significatives.

La quantité de phosphore total dissous décroît lentement de mars à août, où elle atteint un minimum de $0,1 \mu\text{atg.l}^{-1}$ pour croître brutalement en septembre jusqu'à son maximum de $2,9 \mu\text{atg.l}^{-1}$, puis décroître à nouveau vers un palier hivernal (novembre, décembre, janvier, février) proche de $1,6 \mu\text{atg.l}^{-1}$. Les variations des quantités de phosphore organique dissous (fig. 3) et minéral dissous (fig. 4) semblent suivre un cycle inverse, avec diminution de la fraction minérale en été alors qu'il y a augmentation de la fraction organique. Ceci laisse penser à des origines différentes de ces métabolites.

Eaux susjacentes

Prélevées à marée basse dans les flaques d'eau sur la zone témoin, leurs teneurs en phosphore dissous sont comprises entre $1,6 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en avril et $4,8 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en mars pour la fraction organique et entre $0,2 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en mai et $2,9 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en décembre pour la fraction minérale.

Eaux interstitielles

Les teneurs en phosphore organique dissous dans les eaux interstitielles du sédiment des cultures d'huîtres sont élevées en mai et septembre avec $4,2$ puis $3,7 \mu\text{atg.l}^{-1}$. Pendant le reste de l'année les teneurs ne dépassent pas $1,6 \mu\text{atg.l}^{-1}$. Les maxima se retrouvent pour les eaux interstitielles du sédiment témoin avec respectivement $4,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$ et $2,9 \mu\text{atg.l}^{-1}$ (fig. 3).

Ces fortes teneurs s'accompagnent généralement de teneurs faibles pour le phosphore minéral. Pour ce dernier, les fortes valeurs sont en mars avec $2,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$

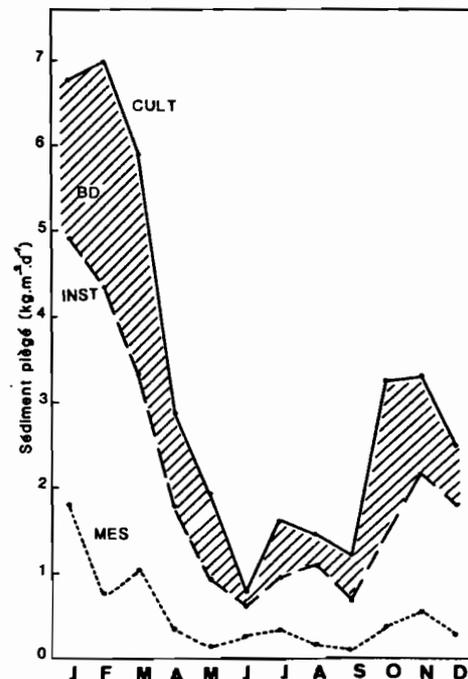


Figure 2
Quantité totale récoltée dans les pièges ($\text{kg sec.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$): MES = matières en suspension, INST = sous les installations vides, BD = biodépôts, CULT = sous les cultures d'huîtres.
Total quantity in the sediment traps ($\text{kg dry.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$): MES = suspended matter, INST = under empty racks, BD = biodeposits, CULT = under shellfish culture.

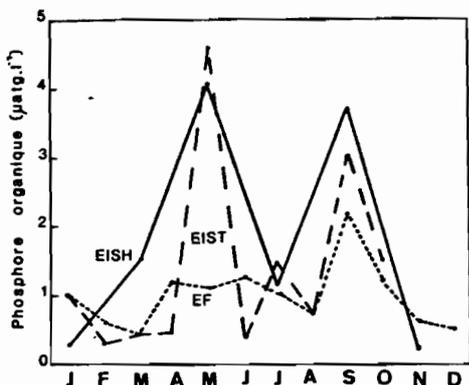


Figure 3

Teneur en phosphore organique dissous ($\mu\text{atg.l}^{-1}$): EISH = eau interstitielle du sédiment sous cultures d'huîtres, EIST = eau interstitielle du sédiment témoin, EF = eau de fond de la colonne d'eau.

Dissolved organic phosphorus concentration ($\mu\text{atg.l}^{-1}$): EISH = interstitial water in the sediment under shellfish culture, EIST = interstitial water in the sediment without shellfish culture, EF = near-bottom water in the water-column.

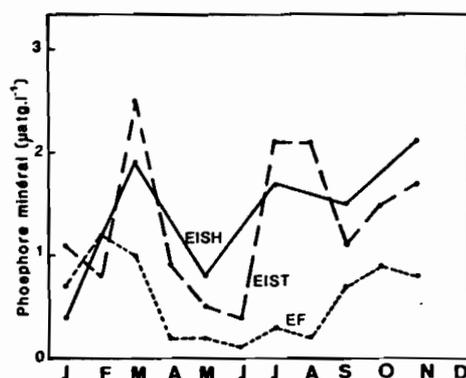


Figure 4

Teneur en phosphore minéral dissous ($\mu\text{atg.l}^{-1}$): EISH = eau interstitielle du sédiment sous cultures d'huîtres, EIST = eau interstitielle du sédiment témoin, EF = eau de fond de la colonne d'eau.

Dissolved mineral phosphorus concentration ($\mu\text{atg.l}^{-1}$): EISH = interstitial water in the sediment under shellfish culture, EIST = interstitial water in the sediment without shellfish culture, EF = near-bottom water in the water-column.

dans les eaux interstitielles du sédiment témoin et $2 \mu\text{atg.l}^{-1}$ dans le sédiment des cultures (fig. 4).

Les mesures de pH montrent de très faibles variations avec des maxima de 7,6 dans les cultures d'huîtres et de 7,8 hors des cultures. Les valeurs les plus faibles sont respectivement de 7,2 et 6,8 (fig. 5).

Les mesures du potentiel d'oxydoréduction (fig. 5) donnent de fortes valeurs entre + 170 mV et + 490 mV, confirmant ainsi la bonne oxygénation du milieu par l'agitation des eaux.

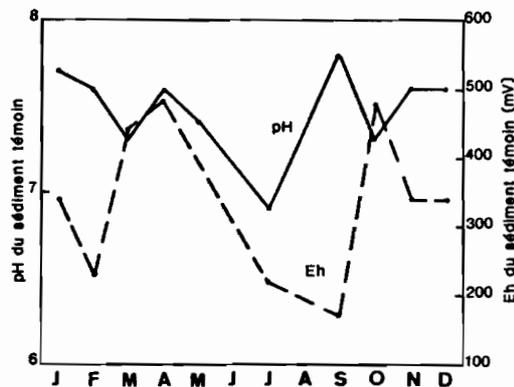


Figure 5

pH et Eh du sédiment témoin (0 à 1 cm).

pH and Eh of the sediment without shellfish culture (0 to 1 cm).

Phase solide

Matières en suspension et biodépôts

La quantité de phosphore total varie entre $0,43 \text{ mg.g}^{-1}$ en novembre et $0,78 \text{ mg.g}^{-1}$ en octobre dans les matières en suspension (MES) et entre $0,45 \text{ mg.g}^{-1}$ en janvier et $1,57 \text{ mg.g}^{-1}$ en août dans les biodépôts (BD; fig. 6).

La quantité de phosphore isotopiquement échangeable varie de $0,012 \text{ mg.g}^{-1}$ en novembre à $0,039 \text{ mg.g}^{-1}$ en juillet pour les matières en suspension et entre $0,004 \text{ mg.g}^{-1}$ en septembre-octobre et $0,105 \text{ mg.g}^{-1}$ en décembre dans les biodépôts. Les faibles valeurs sont situées entre janvier et mai puis les teneurs sont plus fortes entre juillet et août. De janvier à juin, les variations saisonnières sont proches pour les matières en suspension et les biodépôts. Ensuite, alors qu'on observe une baisse en septembre-octobre et novembre pour les biodépôts, elle n'apparaît qu'en novembre-décembre pour les matières en suspension.

Puis une augmentation très nette succède en décembre pour les biodépôts (fig. 7).

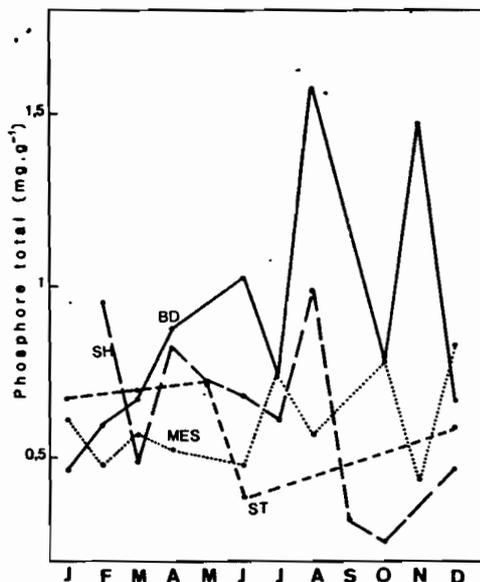


Figure 6

Teneurs en phosphore total (mg.g^{-1}): BD = dans les biodépôts, MES = dans les matières en suspension, SH = dans le sédiment sous les cultures d'huîtres, ST = dans le sédiment témoin.

Total phosphorus concentration (mg.g^{-1}): BD = in biodeposits, MES = in suspended matter, SH = in sediment under shellfish culture, ST = in sediment without shellfish culture.

Sédiments

La quantité de phosphore total varie de $0,25 \text{ mg.g}^{-1}$ en octobre à $0,95 \text{ mg.g}^{-1}$ en août pour le sédiment recevant des biodépôts d'huîtres et de $0,39 \text{ mg.g}^{-1}$ en juillet à $0,71 \text{ mg.g}^{-1}$ en mai pour le sédiment témoin (fig. 6).

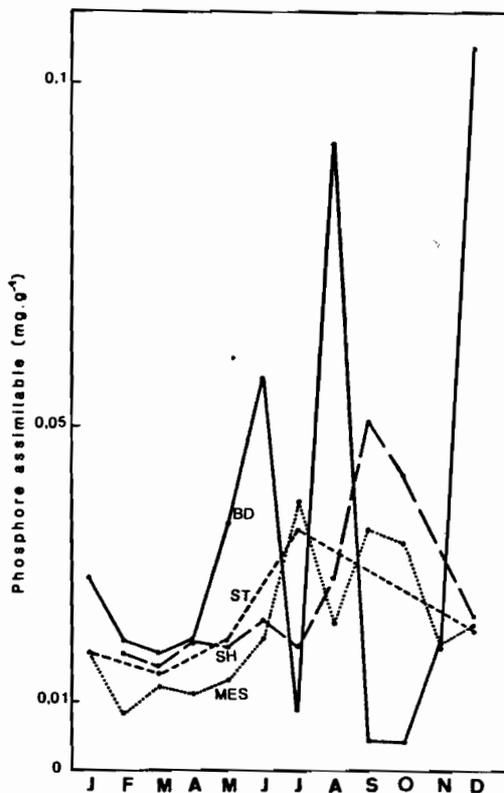


Figure 7

Teneurs en phosphore assimilable (mg.g^{-1}): BD = dans les biodépôts, MES = dans les matières en suspension, SH = dans le sédiment sous les cultures d'huîtres, ST = dans le sédiment témoin.

Assimilable phosphorus concentration (mg.g^{-1}): BD = in biodeposits, MES = in suspended matter, SH = in sediment under shellfish culture, ST = in sediment without shellfish culture.

Ces variations saisonnières sont peu différentes pour un sédiment avec ou sans cultures : on observe une baisse des teneurs de juillet à décembre pour le sédiment témoin et de septembre à novembre pour le sédiment sous les huîtres.

Les quantités de phosphore assimilable des sédiments varient également : elles se situent entre $0,015 \text{ mg.g}^{-1}$ (mars) et $0,051 \text{ mg.g}^{-1}$ (septembre) pour le sédiment des cultures et entre $0,014 \text{ mg.g}^{-1}$ (mars) et $0,035 \text{ mg.g}^{-1}$ (juillet) pour le sédiment témoin (fig. 7).

DISCUSSION

Les « compartiments phosphore » du système eau-huîtres-sédiment

Phase liquide

Les teneurs en phosphore total dissous dans la colonne d'eau suivent un cycle saisonnier, principalement régi par les apports de la Charente (Héral *et al.*, 1983b). Ainsi en été, période où les débits et les dilutions d'effluents sont très faibles, les teneurs sont fortes : $25 \mu\text{atg.l}^{-1}$. A l'inverse, lors des crues, les apports en phosphates en amont de l'estuaire sont inférieurs à $0,1 \mu\text{atg.l}^{-1}$. De telles variations saisonnières pour les apports de rivières sont notées en milieu lacustre (Williams *et al.*, 1978; Viel, 1983).

Par contre ces variations saisonnières ne semblent pas en relation pour le phosphore total dissous des eaux

susjacentes et des eaux interstitielles. De même, dans ces dernières, les variations de phosphore organique dissous ne coïncident pas avec celles du phosphore minéral dissous.

Les différents compartiments de phosphore dissous dans les eaux du bassin de Marenne-Oléron semblent donc indépendants.

Phase solide

Les quantités de phosphore total dans les sédiments du bassin de Marennes-Oléron sont proches des valeurs données sur d'autres sites marins de l'ordre de 1 mg.g^{-1} (Dumon *et al.*, 1971; Martin, 1972; Deltreil *et al.*, 1977). Les teneurs des biodépôts sont du même ordre de grandeur (1 mg.g^{-1} avec un maximum de $1,6 \text{ mg.g}^{-1}$ en août) et sont inférieures à celles citées habituellement pour les pelotes fécales (Haven, Morales-Alamo, 1972; Bouysse, Lelann, 1975; Kraueter, 1976; Edwards, Welsch, 1982; Geesey *et al.*, 1984). Cette différence peut s'expliquer par le fait que nous récoltons avec notre système de piège, un mélange de fèces et pseudofèces. Ces derniers, très abondants lorsque la charge sestonique est élevée, ne peuvent contenir plus de phosphore que les matières en suspension et diluent ainsi les teneurs en phosphore correspondant aux fèces (*sensus stricto*). En outre, ces auteurs constatent de plus fortes teneurs en phosphore total pour les pelotes fécales que pour le sédiment récepteur. Ceci correspond à nos observations qui montrent des concentrations de phosphore total dans les biodépôts (fèces + pseudofèces) atteignant 240% en novembre par rapport aux teneurs des matières en suspension. En effet, les variations saisonnières des quantités de phosphore total et de phosphore échangeable sont semblables pour les biodépôts et pour les matières en suspension : l'intervention des huîtres provoque donc une concentration régulière du phosphore particulaire. Pour le phosphore assimilable le choix de la technique de dilution isotopique a jusqu'alors été peu citée (Li *et al.*, 1972; Deltreil *et al.*, 1977), les auteurs utilisant le plus souvent des analyses chimiques plus ou moins représentatives des possibilités d'assimilation du phosphore (Williams *et al.*, 1971).

Les teneurs que nous avons estimées à partir de cette technique sont élevées. Elles confirment différentes études menées dans le bassin de Marennes-Oléron et dans ces annexes (Marais de la Seudre) montrant que les quantités sont suffisantes pour que le phosphore ne soit jamais un facteur limitant la biomasse algale des eaux (Flamion, 1983; Héral *et al.*, 1984). Il faut noter que, dans des conditions d'eaux stagnantes ou peu mobiles, de telles teneurs provoqueraient une eutrophication du milieu (Barroin *et al.*, 1982). Ce n'est pas le cas ici où les eaux sont fortement agitées par les courants de marées.

Les résultats de dilutions isotopiques permettent également de faire apparaître une autre information : les particules en suspension dans l'eau, de même que les biodépôts ont un pouvoir fixateur à l'égard du phosphore plus élevé que les sédiments. C'est ce qui résulte de la comparaison des différentes valeurs des rapports

r_1/R (tab.) puisque l'on sait que plus cette valeur est faible plus les particules retiennent le phosphore (Fardeau, Jappé, 1978). En fait, on retrouve ici une observation faite au sujet de l'entraînement par les eaux des particules les plus fines des sols continentaux (Sharpley, 1980).

Tableau

Fraction de la radioactivité des ions phosphates en solution 1 minute après injection : SH = sédiment sous cultures d'huîtres, ST = sédiment témoin, BD = biodépôts, MES = matières en suspension.

Radioactivity ratio 1 minute after injection: SH = sediment under shellfish culture, ST = sediment without shellfish culture, BD = biodeposits, MES = suspended matters in the water column.

| Date | SH | ST | BD | MES |
|-----------|------|------|------|------|
| Janvier | — | 0,42 | 0,19 | 0,23 |
| Février | 0,31 | — | 0,16 | 0,21 |
| Mars | 0,24 | 0,29 | 0,16 | 0,20 |
| Avril | 0,27 | — | 0,19 | 0,20 |
| Mai | 0,27 | 0,32 | 0,17 | 0,20 |
| Juin | 0,29 | — | 0,24 | 0,17 |
| Juillet | 0,22 | 0,22 | 0,19 | 0,14 |
| Août | 0,26 | — | 0,19 | 0,14 |
| Septembre | 0,39 | — | 0,27 | 0,17 |
| Octobre | 0,40 | — | 0,22 | 0,30 |
| Novembre | — | — | 0,12 | 0,13 |
| Décembre | 0,41 | 0,28 | 0,24 | 0,13 |

Ces particules en suspension, riches en phosphore, vont subir des modifications lors de la filtration par les huîtres. Ainsi, il existe une corrélation positive significative (seuil de 95 % avec $r = 0,682$) entre phosphore total et phosphore assimilable des matières en suspension. Une telle relation n'existe plus pour les biodépôts. Le passage par les biodépôts modifie donc les rapports qu'il y a entre phosphore total et phosphore assimilable dans les matières en suspension.

Cette modification est particulièrement sensible en septembre-octobre où les matières en suspension présentent des teneurs élevées en phosphore assimilable, ce qui montre la richesse du milieu, alors que les biodépôts rejetés ont de faibles teneurs (fig. 3) : la diminution est de 88 %, de $0,035 \text{ mg.g}^{-1}$ à $0,004 \text{ mg.g}^{-1}$. Il en est de même en juillet où les teneurs baissent de $0,039 \text{ mg.g}^{-1}$ dans les matières en suspension à $0,009 \text{ mg.g}^{-1}$ dans les biodépôts, soit — 77 % de la teneur initiale. Cette diminution se répercute dans les dépôts résultants qui peuvent sédimenter au niveau des cultures : les teneurs sont de $0,027 \text{ mg.g}^{-1}$ en juillet et de $0,021 \text{ mg.g}^{-1}$ en septembre, soit respectivement 33 et 41 % des teneurs initiales. Ces 2 périodes correspondent à une forte activité des huîtres vis-à-vis du phosphore : concentration de phosphore total et diminution de phosphore assimilable.

Cette dernière peut être interprétée soit comme une désorption vers l'eau induite par les huîtres et provoquée par l'acidité du contenu gastrique, soit comme une consommation directe par les huîtres.

Ronkin (1950) signale que le phosphore absorbé par les branchies peut être utilisé dans la production d'ATP pour suppléer à l'activité ciliaire. Bevelander et Krimsky (1949), Pomeroy et Haskin (1954) à partir de l'utilisation de ^{32}P précisent que les ions PO_4 dissous de l'eau de mer sont directement absorbés pour les huîtres par les branchies puis distribués dans tout l'or-

ganisme par l'hémolymphe. La cinétique d'incorporation dans les tissus est lente. L'absorption journalière d'ions phosphates dissous marqués ne correspond qu'à 0,2 %, pour l'huître *Crassostrea virginica*, de la concentration en phosphore total de l'hémolymphe soit de l'ordre de $8 \mu\text{g}$ de phosphore par gramme de poids sec par jour.

Kuenzler (1961) montre que chez la moule *Modiolus demissus* l'absorption des phosphates dissous est faible, de l'ordre de 0,6 % du taux de filtration, alors que le phosphore particulaire est ingéré avec une efficacité d'assimilation de 50 %. Ainsi, l'évaluation de phosphore particulaire ingéré rentrant dans le métabolisme donne $77 \mu\text{g.g}^{-1}$ de poids sec.

De ce fait, la baisse de la teneur en phosphore des biodépôts très nette en juillet et octobre (fig. 7) est due à un faible taux des matières en suspension induisant une faible quantité filtrée par l'huître alors que la consommation de phosphore particulaire du mollusque est active, particulièrement à une période où le phosphore dissous est déficitaire.

Relations entre phase liquide et phase solide

Il y a peu de similitude entre les variations de phosphore dissous dans les eaux de fond et le phosphore particulaire (total ou assimilable) des matières en suspension.

Ce constat, ainsi que celui remarqué pour l'indépendance des différents compartiments de phosphore dissous montrent que la phase solution, certes indispensable aux transferts dans le milieu, n'intervient pas réellement comme compartiment de stockage ou de libération du phosphore.

Ainsi, des échanges constants de phosphore ont lieu à l'interface eau-sédiment par l'intermédiaire des eaux interstitielles. Pour les quatre mesures effectuées en janvier, mars, juillet et novembre 1980, on observe une très bonne corrélation ($r = 0,995$) entre le phosphore total déposé dans les zones de cultures et le phosphore minéral dissous des eaux interstitielles. Le transfert vers le sédiment du phosphore apporté par les biodépôts concerne donc plus particulièrement le phosphore total qui accroît ensuite la teneur des eaux interstitielles.

Ceci n'est pas observé avec le phosphore assimilable soumis à la consommation phytoplanctonique. En effet, on remarque une baisse pour le phosphore assimilable dans le sédiment en mars, alors qu'il y a des apports importants par les biodépôts. Inversement, en août il y a de fortes teneurs dans le sédiment alors qu'il y a de faibles apports. Ceci peut être expliqué par les variations des populations de phytoplancton (Feuillet, 1971). Au printemps, la biomasse phytoplanctonique élevée, mise en évidence par Héral *et al.* (1983 b) s'accompagne d'une forte consommation : il y a transfert du phosphore du sédiment vers l'eau. En août, cette biomasse est faible et le phosphore peut de nouveau rejoindre le sédiment qui joue le rôle de réservoir.

De la même manière, les faibles teneurs en phosphore total du sédiment observées en septembre-octobre correspondent à de fortes teneurs en phosphore dissous

dans l'eau et en phosphore assimilable dans les matières en suspension. Ces résultats confirment les observations de Héral *et al.* (1983b) qui notent un « pompage » de phosphore du sédiment vers l'eau de septembre à novembre. L'adsorption du phosphore assimilable par les particules en suspension est particulièrement efficace, ce qui permet sa remise à disposition pour les organismes filtreurs.

Il faut noter que pendant la période d'étude, les pH mesurés dans le premier centimètre du sédiment ont très peu varié et sont toujours restés inférieurs à 8. Or, l'influence du pH sur le relargage de phosphore à partir du sédiment ne semble être efficace qu'à partir de fortes valeurs comprises entre 8 et 11 (Andersen, 1975).

De même, les variations du potentiel d'oxydo-réduction ne semblent pas en relation avec les teneurs en phosphore (assimilable ou total) relevées dans le sédiment. Ainsi, nous ne retrouvons pas la corrélation mise en évidence par Feuillet (1971) dans des bassins ostréicoles fermés entre le Eh et certaines formes labiles du phosphore.

Flux de phosphore entre divers compartiments

En prenant en compte les quantités globales de phosphore échangeable rejeté dans les biodépôts et la biomasse présente dans les zones de cultures (200 huîtres/m²), on estime le déficit de phosphore échangeable de l'ordre de 20 mg.m⁻².d⁻¹.

Si l'on applique le taux de consommation de 77 µg par gramme de poids sec et par jour calculé par Kuenzler (1961) à la biomasse d'huîtres *Crassostrea gigas*, on trouve que la consommation de phosphore en juillet serait de 31,4 mg P.m⁻².d⁻¹ et en octobre de 20 mg P.m⁻².d⁻¹. Il est intéressant de constater que ces deux approches donnent des résultats du même ordre de grandeur.

Malgré cette consommation de phosphore assimilable, on peut estimer que les biodépôts associés aux dépôts dus aux installations constituent des apports en phosphore total et assimilable vers le sédiment, du fait de la concentration et de l'augmentation de transit des particules. Les calculs effectués à partir des méthodes décrites précédemment donnent des ordres de grandeur proches (avec quelques exceptions) compris entre 0,1 et 3 g de P total.m⁻².d⁻¹ (fig. 8) et entre 0,06 et 0,75 g de P assimilable.m⁻².d⁻¹ (fig. 9).

Cette approche met en évidence des périodes de forts apports de phosphore total (supérieurs à 2 g.m⁻².d⁻¹) en février-mars et en septembre-octobre, ce qui correspond aux charges sestoniques les plus fortes accompagnées des biodépositions les plus actives.

En tenant compte des variations de charge sestonique qui influencent les quantités de biodépôts et de matières en suspension, puis en considérant une biomasse de 200 huîtres/m² (Sornin *et al.*, 1983), on évalue les quantités globales de phosphore déposées vers le sédiment. Elles sont faibles sous les cultures d'huîtres entre mai et août (inférieures à 1 g P.m⁻².d⁻¹). Les quantités maximales sont obtenues en février-mars et en octobre (supérieures à 3,5 g P.m⁻².d⁻¹).

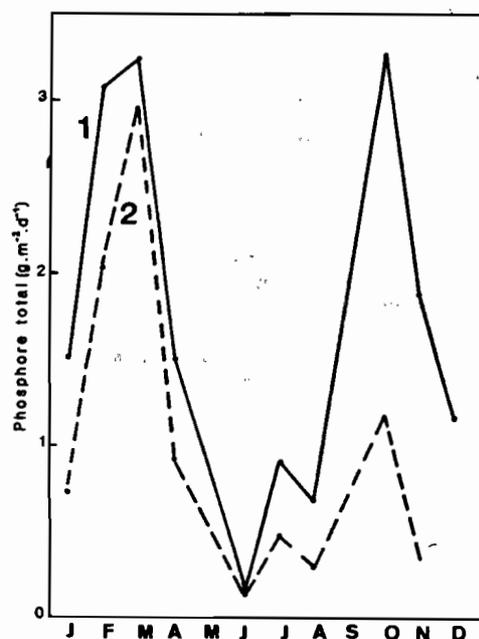


Figure 8

Apports de phosphore total par les biodépôts (g.m⁻².d⁻¹): 1 = dans les pièges à sédiments — 2 = estimé par le taux de filtration.
Total phosphorus deposit by biodeposition (g.m⁻².d⁻¹): 1 = in the sediment traps — 2 = estimated by the filtration rate.

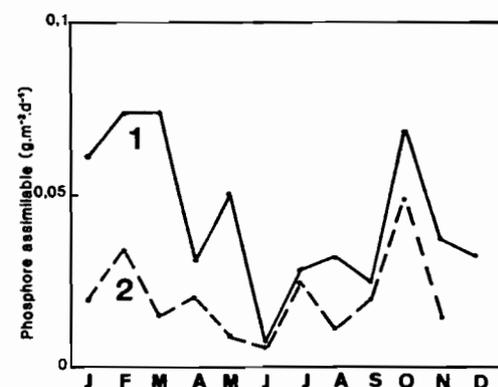


Figure 9

Apports de phosphore assimilable par les biodépôts (g.m⁻².d⁻¹): 1 = dans les pièges à sédiments, 2 = estimé par le taux de filtration.
Assimilable phosphorus deposit by biodeposition (g.m⁻².d⁻¹): 1 = in the sediment traps, 2 = estimated by the filtration rate.

Pour les zones sans culture, où seules les matières en suspension constituant la « sédimentation naturelle » se déposent, ces quantités sont nettement plus faibles: inférieures à 0,25 g P.m⁻².d⁻¹ entre mai et août, le maximum atteignant 1 g P.m⁻².d⁻¹ en janvier.

Par l'intermédiaire des cultures d'huîtres, les quantités de phosphore échangeable déposé sur le sédiment sont faibles entre avril et septembre (inférieures à 0,05 g.m⁻².d⁻¹), les valeurs maximales étant entre janvier et mars supérieures à 0,08 g.m⁻².d⁻¹. Ces mêmes variations se retrouvent pour les matières en suspension avec un maximum en janvier (0,03 g.m⁻²) et de faibles valeurs entre avril et septembre (inférieures à 0,005 g.m⁻²).

Les mesures effectuées sur les échantillons recueillis dans les différents pièges à sédiment et sur le sol permettent d'établir des bilans de flux du phosphore particulière (fig. 10, 11 et 12).

L'estimation des taux de sédimentation permet d'évaluer une accumulation de 5 g.m^{-2} par an pour le phosphore total et de $0,2 \text{ g.m}^{-2}$ pour le phosphore assimilable hors des cultures (fig. 10). Dans les zones de culture, les accumulations sont respectivement de 28 g.m^{-2} et de 1 g.m^{-2} par an (fig. 11).

Il est donc possible de considérer que la présence des cultures provoque annuellement une accumulation supplémentaire de 23 g de phosphore total par m^2 et de 0,8 g de phosphore assimilable.

Par ces calculs, on peut aussi quantifier la consommation de phosphore lorsque les matières en suspension sont filtrées par les huîtres. Sur un bilan annuel (fig. 11), elle est de l'ordre de 12 g.m^{-2} pour le phosphore total et de 2 g.m^{-2} pour le phosphore assimilable, soit respectivement 3 et 15% des quantités filtrées.

Cette consommation est principalement évidente en juillet et septembre, pour le phosphore assimilable avec plus de 75% des quantités filtrées (fig. 10). Compte tenu des biomasses évaluées pour ces 2 périodes, la consommation de phosphore assimilable par *Crassostrea gigas* est de l'ordre de 0,06 mg par gramme de chair sèche par jour contre 0,08 mg chez *Modiolus demissus* (Kuenzler, 1961).

Il faut enfin noter que ces calculs de flux ne sont possibles qu'à certaines périodes de l'année où les « compartiments phosphore » du système se déséquilibrent. Dans les périodes de stabilité, de tels calculs ne peuvent être effectués, ce qui n'exclut pas pour autant l'existence de transferts de phosphore entre les différents compartiments. Dans de telles périodes, seul un marquage isotopique *in situ* serait en mesure d'apprécier l'intensité des échanges entre les divers ensembles.

CONCLUSIONS

Les sédiments collectés dans un parc à huîtres du bassin de Marennes-Oléron ont une teneur élevée en phosphore. La méthode de dilution isotopique utilisant $^{32}\text{PO}_4$ a été utilisée pour évaluer les teneurs en phosphore assimilable de la phase solide.

Le sédiment et les matières en suspension jouent un rôle régulateur des éléments nutritifs du milieu marin : on constate ici que la fraction d'ions phosphates biologiquement assimilable des particules en suspension

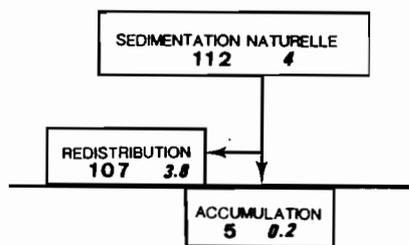


Figure 10

Bilan annuel des flux de phosphore vers le sédiment dans une zone non cultivée du bassin de Marennes-Oléron (g.m^{-2} par an) : 112 = phosphore total, 4 = phosphore assimilable.

Mean annual flux of phosphorus in an uncultivated zone in the Marennes-Oléron basin ($\text{g.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$): 112 = total phosphorus, 4 = assimilable phosphorus.

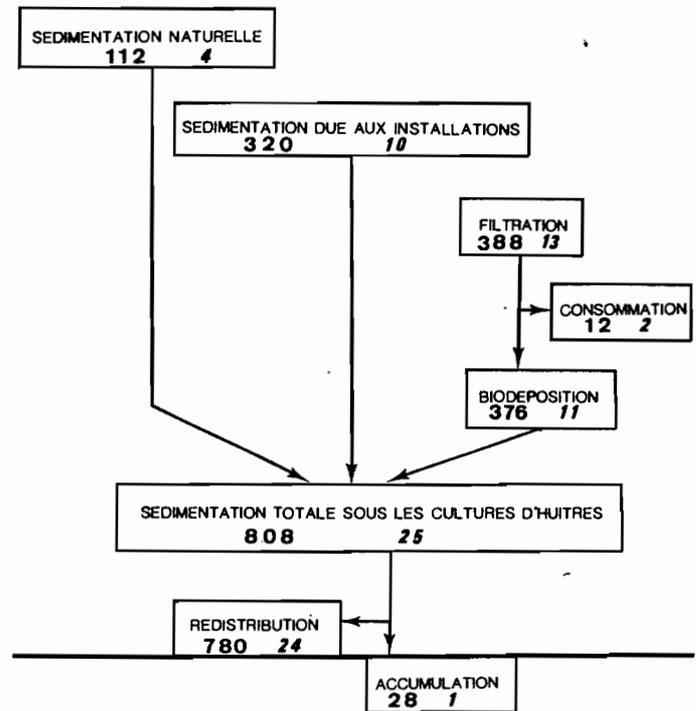


Figure 11

Bilan annuel des flux de phosphore vers le sédiment dans une zone de culture d'huîtres du bassin de Marennes-Oléron (g.m^{-2} par an) : 112 = phosphore total, 4 = phosphore assimilable.

Mean annual flux of phosphorus in a shellfish culture zone in the Marennes-Oléron basin ($\text{g.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$): 112 = total phosphorus, 4 = assimilable phosphorus.

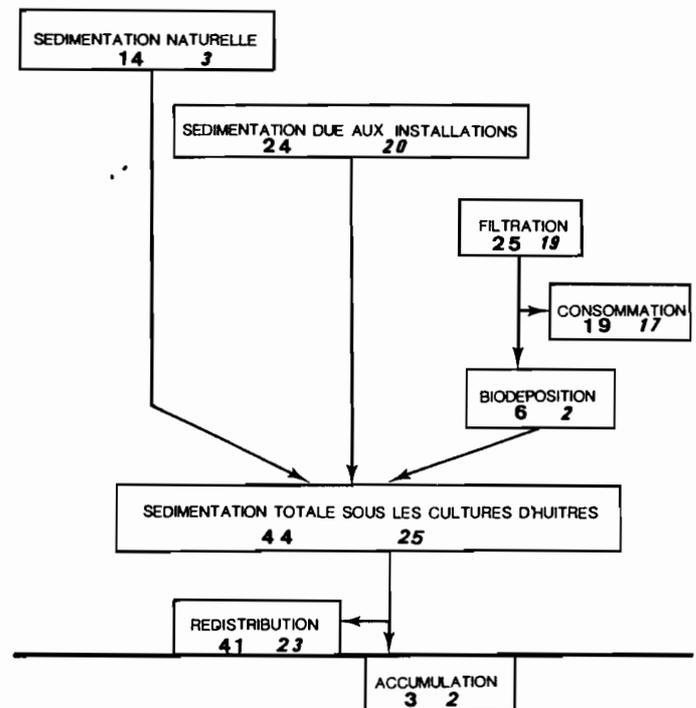


Figure 12

Bilan journalier des flux de phosphore assimilable vers le sédiment dans une zone de culture d'huîtres pendant 2 périodes de forte consommation ($\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) : 25 = juillet, 17 = septembre.

Mean daily flux of assimilable phosphorus in a shellfish culture zone during 2 high-consumption periods ($\text{mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$): 25 = July, 17 = September.

subit des transformations lors de la filtration par les huîtres. Ainsi, on met en évidence une consommation de l'ordre de 2 g.m^{-2} par an du phosphore assimilable. Cette consommation est particulièrement évidente en juillet et en septembre-octobre avec 19 et 17 mg.m^{-2} par jour, soit plus de 75% des quantités filtrées par les huîtres.

Cette zone intertidale est soumise à de puissants courants de marée qui facilitent le maintien en suspension de fortes charges sestoniques. Le taux de filtration élevé qui en résulte et la concentration des particules dans les biodépôts provoquent des apports de phosphore vers le sédiment. Dans les cultures de *Crassostrea gigas*, avec 200 huîtres par m^2 le rejet journalier de phosphore total est supérieur à $3,5 \text{ g.m}^{-2}$ en février-mars puis en septembre-octobre. Celui du phosphore assimilable atteint $0,075 \text{ g.m}^{-2}$ de janvier à mars, puis $0,05 \text{ g.m}^{-2}$ en octobre-novembre. Avec un taux de sédimentation de 5 cm par an, on estime l'accumulation au niveau du sédiment de phosphore total à 28 g.m^{-2} et de phosphore assimilable à 1 g.m^{-2} .

RÉFÉRENCES

- Andersen J.M., 1975. Influence of pH on release of phosphorus from lake sediments, *Arch. Hydrobiol.*, **76**, 4, 411-419.
- Armstrong F.A.J., Tibbitts S., 1968. Photochemical combustion of organic matter in sea water for nitrogen, phosphorus and carbon determination, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **48**, 143-152.
- Barbier G., 1956. Introduction à l'étude des phosphates du sol, *VI^e congrès international des sciences du sol*.
- Barroin G., Blanc P., Chassaing B., Olive P., Pelletier J.-P., 1982. A propos de la qualité des eaux du lac Léman, *Eau du Québec*, **15**, 2, 154-157.
- Bevelander G., Krinsky I., 1949. Calcification in marine molluscs. II. Some aspects of phosphate metabolism, Bermuda biological station, annual report.
- Bouysson P., Lelann F., 1975. Rôle des coprolithes marins dans les processus de minéralisation, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, **281**, 29-32.
- Callame B., 1961. Note sur les échanges de phosphates entre l'eau interstitielle des sédiments marins et l'eau qui les recouvre, *Bull. Inst. Océanogr.*, **1201**, 1-8.
- Deltreil J.-P., Feuillet M., Archambeau G., 1977. Étude expérimentale de la fertilisation phosphatée dans les claires à huîtres, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **41**, 3, 283-297.
- Dumon J.-C., Latouche C., Vigneaux M., 1971. Potentialité des sédiments marins et estuariens, *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquitaine*, **10**, 273-278.
- Edwards S.F., Welsh B., 1982. Trophic dynamics of mud snail (*Ilyanassa obsoleta*, Say) population on an intertidal mudflat, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **14**, 663-686.
- Fardeau J.-C., 1981. Cinétiques de dilution isotopique et phosphore assimilable des sols, *Thèse Doct. État, Univ. Paris 6*, 198 p.
- Fardeau J.-C., Jappe J., 1976. Nouvelle méthode de détermination du phosphore assimilable par les plantes : extrapolation des cinétiques de dilution isotopique, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, **282**, 1137-1140.
- Fardeau J.-C., Jappe J., 1978. Analyse par dilution isotopique de la fertilité et de la fertilisation phosphorique de quelques sols du Québec, *Can. J. Soil Sci.*, **58**, 251-258.
- Feuillet M., 1971. Étude du phosphore dans les sédiments ostréicoles du bassin des Chasses des Sables d'Olonne, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **35**, 4, 443-453.
- Feuillet M., Goulean D., 1977. Action des épendages de craie (CaCO_3) sur les vases des claires et des parcs ostréicoles, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **41**, 4, 417-436.
- Flamion G., 1983. Accroissement de la production phytoplanctonique par des amendements minéraux dans une nurserie de mollusques, *Mém. D.E.A., Univ. Rennes*, 32 p.
- Frankenberg D., Smith K., 1967. Coprophagy in marine animals, *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 443-450.
- Gachon L., 1968. Le phosphore, *B.T.I.*, **231**, 579-586.
- Guegen L., 1959. Étude de la composition de quelques espèces végétales, *Annal. Zootech.*, 245-257.
- Geesey G.G., Alexander G.V., Bray R.N., Miller A.C., 1984. Fish fecal pellets are a source of minerals for inshore reef communities, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **15**, 19-25.
- Haven D.S., Morales-Alamo R., 1972. Biodeposition as a factor in sedimentation of fine suspended solids in estuaries, *Geol. Soc. Am. Mem.*, **133**, 122-130.
- Hayes F.R., Phillips J.E., 1958. Lake water and sediment. IV. Radiophosphorus equilibrium with muds, plants and bacteria under oxidized and reduced conditions, *Limnol. Oceanogr.*, **3**, 459-475.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., Sornin J.-M., 1983 a. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches, *Oceanis*, **9**, 3, 169-194.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.-M., Berthomé J.-P., Garnier J., 1983 b. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France), *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **46**, 2, 97-119.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.-M., Manaud F., Traquet L., Garnier J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron : résultats du réseau national d'observation : 1977 à 1981, *Ann. Soc. Sci. Nat. Charentes-Maritime*, **7**, 2, 259-277.
- Klingebiel A., de Resseguier A., Tesson M., 1971. Contributions à l'étude de la circulation des masses d'eau dans le bassin de Marennes-Oléron, *C. R. Acad. Sci. Paris*, **273**, 1783-1786.
- Krauter J.N., 1976. Biodeposition by salt-marsh invertebrates, *Mar. Biol.*, **35**, 215-223.
- Kuenzler E.J., 1961. Phosphorus budget of a mussel population, *Limnol. Oceanogr.*, **6**, 400-418.
- Le Corre P., Tréguer P., 1976. Contribution à l'étude de la matière organique dissoute et des sels nutritifs dans l'eau de mer : caractéristiques chimiques du Golfe de Gascogne et des upwellings côtiers de l'Afrique du Nord-Ouest, *Thèse Doct. État, Univ. Brest*, 490 p.
- Li W.C., Armstrong D.E., Williams J.D.H., Harris R.F., Syers J.K., 1972. Rate and extent of inorganic phosphate exchange in lake sediments, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **2**, 279-285.
- Martin L., 1972. Étude des « feecal-pellets » minéralisées des sédiments du plateau continental de Côte d'Ivoire, *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, **4**, 2, 105-120.
- Mortimer C.H., 1941. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes, *J. Ecol.*, **29**, 2, 280-309.
- Mortimer C.H., 1942. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes, II, *J. Ecol.*, **30**, 1, 147-201.
- Pommeroy R.L., Haskin H.H., 1954. The uptake and utilization of phosphate ions from sea-water by the American oyster *Crassostrea virginica* (Gmel), *Biol. Bull.*, **107**, 122-129.
- Pommeroy R.L., Smith E.E., Grant C.M., 1965. The exchange of phosphate between estuarine water and sediments, *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 2, 167-172.
- Ronkin R.R., 1950. The uptake of radioactive phosphate by the excised gill of the mussel, *Mytilus edulis*, *J. Cell. Comp. Physiol.*, **35**, 241-260.
- Sharpley A.N., 1980. The enrichment of soil phosphorus in runoff sediments, *J. Environ. Qual.*, **9**, 3, 521-526.
- Sornin J.M., 1981. Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture, *Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Nantes*, 184 p.
- Sornin J.-M., Feuillet M., Héral M., Deslous-Paoli J.-M., 1983. Effets des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron, *J. Moll. Stud.*, **12 A**, 185-197.
- Tesson M., 1973. Aspects dynamiques de la sédimentation dans la baie de Marennes-Oléron (France), *Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Bordeaux I*, 1107, 128 p.
- Viel M., 1983. Étude sédimentologique et géochimique des dépôts récents du lac Majeur, *Thèse Doct. État, Univ. Genève*, 129 p.
- Williams J.D.H., Syers J.K., Armstrong D.E., Harris R.F., 1971. Characterization of inorganic phosphate in non calcareous lake sediments, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **35**, 556-561.
- Williams J.D.H., Jaquet J.M., Vernet J.P., 1978. Influence de rejets de deux stations d'épuration sur la teneur en phosphore des sédiments côtiers du Léman, *Schweiz. Z. Hydrol.*, **40**, 2, 361-373.