

L'eutrophisation en Baie de Somme : mortalités des peuplements benthiques par anoxie

Anoxie
Baie de Somme
Benthos
Cerastoderma edule
Modélisation

Anoxia
Baie de Somme
Benthos
Cerastoderma edule
Modelling

Hervé RYBARCZYK ^a, Bernard ELKAIM ^a, James G. WILSON ^b et
Nicolas LOQUET ^{a, c}

^a Université P. et M. Curie, Laboratoire d'Hydrobiologie, 12, rue Cuvier, 75005
Paris, France.

^b Environmental Science, Trinity College, Dublin 2, Ireland.

^c Station d'Études en Baie de Somme, 80230 Saint-Valery-sur-Somme, France.

Reçu le 28/11/94, révisé le 15/09/95, accepté le 05/10/95.

RÉSUMÉ

Des mortalités massives de toute la faune benthique et notamment de *Cerastoderma edule* (la coque, espèce exploitée) ont été observées en Baie de Somme plusieurs fois ces dernières années : 1982, 1983, 1985, 1989 et 1990. Des mesures de la saturation en oxygène de l'eau de surface recouvrant les estrans à marée haute nous ont permis de caractériser des phases de déplétion en oxygène (65 % en 1989 et 62 % en 1990). La saturation de cette eau est inversement proportionnelle à la concentration en phéopigments *a* liée à l'eutrophisation de la Baie de Somme, ce qui entraîne une hypoxie pouvant conduire dans certaines situations à une anoxie responsable des phénomènes de mortalité. Ces mortalités sont importantes et localisées dans les zones où l'eau persiste à marée basse : flaques peu profondes ou sédiment à film d'eau superficiel. À partir d'expérimentations sur le terrain et en laboratoire, un modèle simple de situation d'anoxie a été réalisé sur ce type de flaque intertidale, qui prend en compte la respiration de l'eau, du sédiment et des quatre principales espèces à densité élevée : *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule*.

Deux simulations, à 100 % et 65 % de saturation en oxygène montrent que seulement deux heures de survie sont envisageables dans les conditions rencontrées en 1989 et 1990 (biomasse de 28 à 30 g.m⁻² dont 15 % pour *C. edule*). Cette durée est insuffisante pour le benthos localisé dans les zones à rétention d'eau où les mortalités ont été observées et dont l'émersion peut durer huit heures avant un recouvrement ou un renouvellement d'eau. Les temps de survie sont déterminés dans ces zones par des paramètres tels que la biomasse, la saturation en oxygène et la température. Ces travaux conduisent à proposer des facteurs de deux types selon qu'ils contribuent à une situation d'anoxie ou qu'ils déclenchent les mortalités.

ABSTRACT

Eutrophication in the Baie de Somme: consequences and impacts on the benthic population.

Massive mortalities of the benthic fauna, notably the cockle *Cerastoderma edule*, a commercially exploited species, were observed in the Baie de Somme in 1982,

1983, 1985, 1989 and 1990. Measurements of oxygen saturation levels of the surface water provided evidence of oxygen depletion (65% in 1989 and 62% in 1990). Oxygen saturation was inversely related to phaeopigment *a* concentrations due to eutrophication, leading to the depletion of oxygen or anoxia and initiating the mortalities, which were important and localized in areas where water persisted at low tide: intertidal pools, films of water on the sediment surface.

From laboratory and field experiments, a simple model of the anoxia in intertidal water pools was constructed, based on the oxygen consumption of the water, the sediment and the four principal species present in high densities, namely *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*. Two simulations, at oxygen saturation levels of 100% and 65%, of this simplified system, showed that oxygen was exhausted in two hours. This figure is to be compared with the average emergence time of eight hours of the zone represented *in situ* by the water pools where mortalities were observed and which were characterized by high biomass of benthic fauna 28-30 g.m⁻² (notably *Cerastoderma edule* 70%). Survival times may be expected to be variable, depending on the biomass, the oxygen saturation level and the temperature. The implication of these results is that two types of factors are involved: those which contribute to situations of anoxia, and those which trigger mortalities.

Oceanologica Acta, 1996, 19, 2, 131-140.

INTRODUCTION

Le phénomène d'eutrophisation agit de diverses manières dans les écosystèmes littoraux, notamment en estuaire. Dans les réseaux trophiques il intervient sur la disparition des espèces, leur substitution ou leur exubérance (Smidt, 1951; Pearson et Rosenberg, 1978; Reise, 1982; Beukema et Cadée, 1986; Cederwall et Elmgren, 1990). Dans les productions primaire et secondaire il favorise d'abord leur forte croissance puis entraîne, par une décomposition de la masse organique de ces productions, un déficit en oxygène aboutissant à des mortalités importantes des animaux. Connus depuis l'Age de Bronze en Europe du Nord dans la baie de Kiel, les phénomènes d'anoxie se sont répétés plusieurs fois par le passé. Ces déficits en oxygène sont d'autant plus marqués qu'ils se produisent dans des eaux stratifiées; ils sont responsables, dans les eaux stagnantes du fond et dans les zones littorales, des mortalités de la faune benthique et démersale (Rosenberg, 1977; Rosenberg, 1980; Rosenberg et Loo, 1988; Thimel, 1988; Cederwall et Elmgren, 1990; Gerlach, 1990; Baden *et al.*, 1990). Les populations de ces espèces diminuent alors brutalement et peuvent disparaître définitivement (Evans, 1977) ou temporairement comme dans la baie de Dublin (Wilson, 1984) sans retrouver cependant leur potentiel de reproduction (West *et al.*, 1979). Ce type d'évolution de la faune peut se manifester de façon cyclique et se produire plusieurs fois en quelques décennies.

En Baie de Somme, des mortalités massives de l'espèce exploitée *Cerastoderma edule* ont été observées en 1982-1983, 1985 puis en 1989 et, dans une moindre mesure, en 1990; les densités sont passées de 5 700 individus par mètre carré (ind.m⁻²) en mai 1989 à moins de 1 ind.m⁻² fin juin 1989. Ces mortalités ont donné lieu à toutes sortes d'hypothèses: affaiblissement de l'espèce par compétition interspécifique (avec le Polychète *Pygospio elegans*), pollution chimique (pesticides - hydrocarbures et métaux lourds), pollution bactériologique, chaleurs estivales notamment sur les gisements en situation bathymétrique

élevée (Ducrotoy *et al.*, 1987; Desprez *et al.*, 1987 *a* et 1987 *b*). Toutefois la disparition localisée et momentanée d'autres espèces benthiques en certaines zones de la baie (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae* et le Polychète *Nereis diversicolor*) et la survie en d'autres zones de ces mêmes espèces ne permettaient pas de déterminer la cause exacte de mortalité au travers de ces différents facteurs.

Diverses recherches et expérimentations sur le terrain et au laboratoire ont conduit à proposer une hypothèse plus générale concernant ces mortalités; elles résulteraient des problèmes d'hypoxie, eux-mêmes générés par un ensemble de facteurs dont l'eutrophisation. L'hypoxie pourrait dans certaines conditions conduire à une anoxie. La Baie de Somme est en effet soumise à une eutrophisation comme le montrent les fortes concentrations en chlorophylle *a*, avec des maxima à 450 µg.l⁻¹ (Rybarczyk, 1993). Les apports continentaux riches en nitrates et en ammonium et, dans une moindre mesure, les apports de ces sels nutritifs par la marée sont les facteurs impulsions de tels « blooms ». De plus, un processus original a été mis en évidence avec la participation du benthos dans cette eutrophisation à partir de l'excrétion d'ammonium, en quantité élevée, liée aux fortes biomasses du bivalve *Cerastoderma edule* (Rybarczyk et Elkaim, 1995, soumis).

Il nous a donc paru indispensable d'effectuer, dans une première phase, des recherches sur les conditions d'oxygénation des masses d'eau pour déterminer leur niveau de saturation. En outre, l'observation des aires de mortalité montre leur localisation dans des zones à persistance d'eau à marée basse: flaques peu profondes ou sédiment à film d'eau superficiel. Il nous a semblé justifié, dans une seconde phase, de réaliser ces recherches dans de telles zones en y intégrant la colonne d'eau à pleine mer. Des simulations de consommation d'oxygène sur les mésosystèmes naturels « flaques » (eau-sédiment-biomasse benthique) en situations de saturation diverses, dans des conditions de salinité et de température observées en juin, ont été effectuées en considérant une flaque (de 1 m² surface et 5 cm de profon-

deur) comme unité de base de recherche. Une des caractéristiques de ce type de flaque est la présence d'une couche de surface huileuse constituée de phytoplancton en voie de dégradation.

SITE, MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site

La Baie de Somme (50° 14' N et 1° 33' E) constitue, après la baie de Seine le deuxième grand ensemble estuarien du nord-ouest de la France. Dans le vaste golfe limité par le Cap Gris-Nez et la presqu'île du Cotentin, elle forme une échancrure de 12 km de long et présente une surface intertidale de 72 km². Limitée au nord par la pointe de Saint-Quentin et au sud par la pointe du Hourdel, elle se compose de deux estuaires emboîtés, celui de la Somme au Sud et celui de la Maye au Nord (fig. 1). Elle est caractérisée par le régime macrotidal de la Manche orientale (marnage maximum : 11 m) et alimentée en eau douce principalement par la Somme dont le débit moyen de 45 m³.s⁻¹ avant 1989 est actuellement proche de 25 m³.s⁻¹.

Au cours de la dernière décennie, les concentrations en sels nutritifs ont diminué pour l'ammonium et les nitrates, passant de 30 à 10 µmole.l⁻¹ pour l'ammonium et de 300 à 250 µmole.l⁻¹ pour les nitrates. Les concentrations en

nitrites et en orthophosphates sont restées stables avec des valeurs moyennes respectives de 6 µmole.l⁻¹ et 5 µmole.l⁻¹.

Parmi les sept stations de prélèvement d'eau sur estran en Baie, sélectionnées en fonction des peuplements (voir Ducrotoy *et al.*, 1986) nous avons choisi d'exposer les résultats du suivi en 1989 et 1990 de la station LC (fig. 1). Cette station est la seule pour laquelle nous disposons d'un suivi hydrologique et biologique en raison de son accessibilité à marée basse et à marée haute. Caractérisée par un faciès estuarien typique où l'influence continentale est très amoindrie, cette station présente un sédiment légèrement vaseux, dominé par une communauté à *Cerastoderma edule*.

La biomasse des espèces principales à forte densité présentes à cette station, comme *Nereis diversicolor*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* et *Hydrobia ulvae* est déterminée par pesées différentielles (sans coquille pour les bivalves) après passage à l'étuve (à 60 °C jusqu'à obtention de poids constant) puis après calcination au four à moufle (2 h à 450 °C).

Modèle d'étude

Les mortalités importantes ont lieu principalement dans des zones où de l'eau persiste à marée basse : flaques intertidales et sédiment à film d'eau, d'où le choix d'un modèle d'étude constitué par ce mésosystème flaque. L'unité de surface est le mètre carré et la hauteur d'eau de 5 cm correspond à la profondeur moyenne des flaques observées sur le terrain. Celle-ci caractérise aussi les chenaux de drainage et de vidange des plus hauts niveaux qui peuvent présenter également de fortes mortalités benthiques.

Les simulations de consommation d'oxygène sur ces mésosystèmes naturels tiennent compte de la respiration de l'eau, du sédiment et des quatre principales espèces : *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule*. Les variables intervenant en tant que sources d'oxygène sont la teneur en oxygène dissous à température et salinité déterminées dans un volume de 50 l (10 000 cm² pour 5 cm de hauteur).

L'influence des échanges d'oxygène entre l'atmosphère et l'eau n'a pas été prise en compte dans le modèle. En effet, la surface des flaques se présente sous la forme d'une couche « huileuse » de 0,5 à 1 cm d'épaisseur, constituée de phytoplancton (*Phaeocystis* sp. et *Asterionella glacialis* : 8-10⁶ cellules.l⁻¹ début juin 1989) en voie de dégradation. Cette couche de phytoplancton dégradée coïncide avec la décomposition du bloom et peut être considérée comme une barrière pratiquement imperméable aux échanges gazeux eau/atmosphère. En revanche, un calcul de la réaération est effectué pour souligner l'importance et le rôle de cette barrière dans les phénomènes de mortalité. Enfin d'autres variables, intervenant en tant que sources potentielles d'oxygène comme l'advection-dispersion, n'ont pas été prises en compte en raison de leur rôle négligeable dans le contexte du modèle considéré ; il en est de même d'un renouvellement d'eau par des écoulements venant de niveaux supérieurs, ceci en raison de la faible

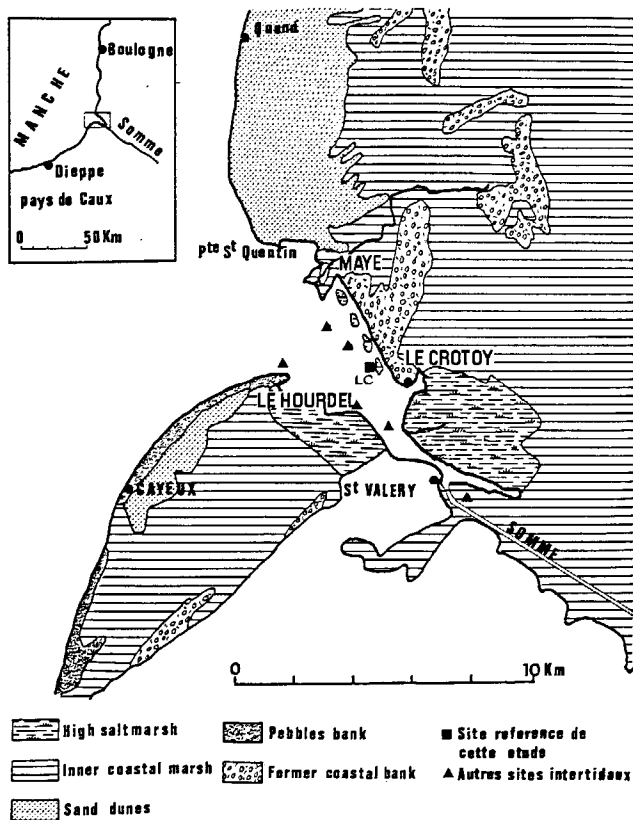


Figure 1

Localisation de la Baie de Somme en Manche orientale et domaine d'étude.

Location of the Baie de Somme in the Eastern Channel and area of research.

déclivité des estrans en Baie de Somme, rendant nuls voire négligeables de tels apports.

Mesure de la consommation en oxygène

Des mesures de la consommation en oxygène ont été effectuées en circuit fermé à l'aide de chambres à respirométrie, thermostatées, reliées à un oxymètre de type Beckmann. Un bain à circulation externe thermostaté a permis de réaliser ces mesures à des températures d'eau allant de 10 à 30 °C avec une progression de 5 °C.

Les quatre espèces principales de la station LC ont été retenues dans ces expériences : *Nereis diversicolor*, *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*.

Les animaux, l'eau et le sédiment, prélevés ont été placés en expérimentation. Les mesures de respirométrie de la faune benthique ont été réalisées dans de l'eau préalablement filtrée sur membrane Millipore (0,2 µm) afin d'éliminer au maximum le risque de biais dû aux micro-organismes.

L'eau brute prélevée sur les estrans et les sédiments ont également fait l'objet de mesures dès le retour au laboratoire, dans les mêmes conditions que pour les espèces benthiques, afin de constituer l'ensemble des compartiments de l'écosystème ainsi réduit.

Traitement des résultats et modèle

Les résultats obtenus ont été ajustés selon l'équation $y = a e^{(b \cdot t)}$ où y représente la consommation d'oxygène en millilitre par heure et par gramme de poids sec libre de cendres, ou par cm², ou encore par cm³ respectivement pour les espèces du benthos, pour le sédiment et pour l'eau ; t est la température. Les ajustements ont été réalisés à l'aide du logiciel STATITCF. La consommation du système à une température donnée est obtenue en additionnant les consommations de chacun des compartiments.

L'équation utilisée dans le modèle pour les espèces benthiques est : $QO_2 \text{ esp.} = a \text{ esp.} \cdot e^{(b \text{ esp.} \cdot t)} B \text{ esp.}$; avec B esp. = biomasse des espèces étudiées (g.m⁻²) en poids libre de cendre, a et b coefficients spécifiques de chaque espèce.

Survie dans l'air

Les expériences ont été effectuées :

- à température constante de 10 °C en atmosphère saturée en humidité (expérience « ambiance contrôlée ») ;
- à température ambiante comprise entre 15 et 20 °C (expérience « ambiance non contrôlée »).

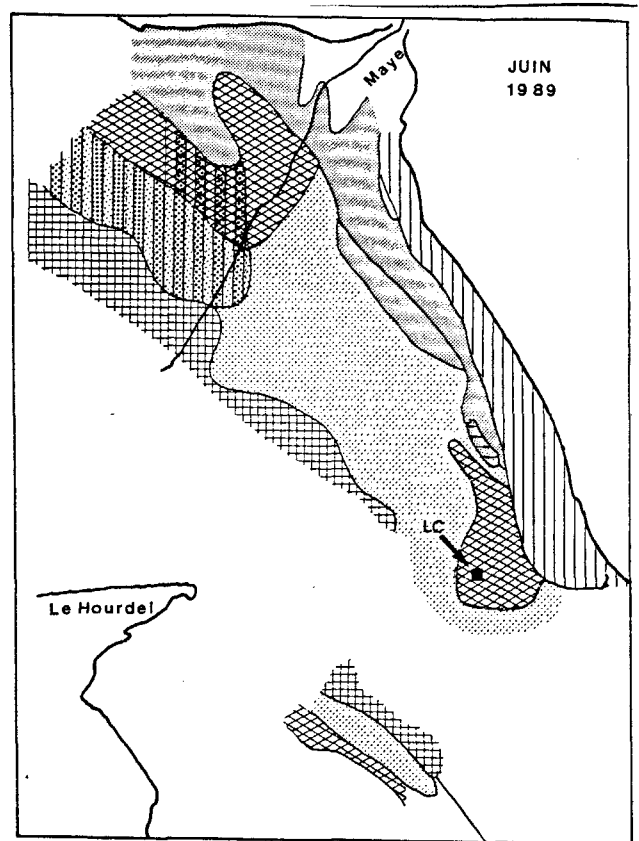
Plusieurs fois par jour les coques étaient observées pour déterminer leur niveau de réaction, évalué par la fermeture de la coquille aux stimuli mécaniques. Les bivalves dont la coquille ne se refermait plus en réponse à ces stimuli étaient comptés comme morts. La durée de l'expérience était notée. Cette expérience a permis de vérifier le temps de survie à l'air en situation estivale de l'espèce.

RÉSULTATS

L'année 1989, dans sa période de fin de printemps, a été marquée, sur l'ensemble du littoral de la Somme et notamment en Baie de Somme, par des phénomènes de mortalité de toutes les espèces du benthos estuarien. Ces mortalités ont touché des surfaces importantes d'estrans y entraînant également la disparition de *Cerastoderma edule*. Elles ont conduit localement à des situations déjà observées en 1982-1983 et 1985 pour cette espèce (Desprez *et al.*, 1987). La figure 2 en illustre l'ampleur.

Déficit en oxygène dissous

En 1989 et 1990 le suivi des teneurs en oxygène de l'eau de surface à la station LC à pleine mer fait apparaître des variations importantes en oxygène dissous exprimées en



- ▨ Sables fins à *Corophium voluitor* et / ou *Corophium arenarium*
- ▧ Sables vaseux et vases à *Nereis diversicolor*
- ▩ Sables légèrement envasés à *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule*
- ▤ Sables fins à *Arenicola marina*
- ▥ Sables propres à *Bathyporeia pilosa* et / ou *Bathyporeia sarsi*
- ▦ Sables instables à *Haustorium arenarium*
- ▧ Thanatocénoses

Figure 2

Carte des mortalités du bivalve *Cerastoderma edule* (juin 1989) en Baie de Somme.

Map of mortalities of the bivalve Cerastoderma edule (June 1989) in the Baie de Somme (Thanatocoenos).

pourcentage de saturation (fig. 3). Cette saturation prend des valeurs allant de 65 à 110 % en 1989 et de 62 à 114 % en 1990. Les deux périodes où la saturation de l'eau de mer se situe au-dessous de cette valeur, que l'on peut qualifier de seuil d'hypoxie pour le benthos (repérées sur le graphique par deux flèches) correspondent au mois de juin 1989 (65 %) et août 1990 (62 %). À l'inverse, le nombre de fois où la saturation dépasse 100 % est plus élevé ; on observe alors quatre phases avec des saturations supérieures à 100 %, en août 1989, pendant une bonne partie de l'hiver 1989-1990, à la fin du mois de mars 1990 et à l'automne 1990.

Relations avec les autres paramètres hydrologiques et biologiques

Une liaison apparaît entre la saturation en oxygène dissous et la teneur en phéopigments *a* (tab. 1). Le coefficient de corrélation est négatif, ce qui indique que plus il y a de phéopigments *a* moins il y a d'oxygène. Les phéopigments sont liés à la chlorophylle dont ils proviennent par dégradation. On peut d'ores et déjà établir un lien entre la dégradation de la biomasse phytoplanctonique et les phénomènes de sous-saturation et de début d'hypoxie, enregistrés en 1989 et 1990.

Une autre série de coefficients de corrélations indique que l'origine de cette dégradation est liée aux eaux d'origine marine, influencées par les eaux continentales. En effet, le seston organique est corrélé positivement avec la salinité. Ceci est confirmé par les coefficients de corrélation négatifs entre le seston organique et les principaux marqueurs d'eau douce : l'ammonium et les nitrites.

Respirométrie

Les consommations d'oxygène pour les différentes espèces, l'eau et le sédiment, dans la gamme de températures allant de 5 à 30 °C, ont donné lieu à un ajustement dont les différents paramètres sont exposés dans le tableau 2. Le coefficient de détermination exprime le pourcentage expliqué de la variance.

Tableau 1

Matrice des corrélations entre les différents paramètres hydrologiques ayant fait l'objet d'un suivi en 1989 et 1990 au-dessus des estrans de la Baie de Somme

Correlations between various hydrological parameters in the intertidal investigated in 1989 and 1990 in the Baie de Somme.

	Oxygène	Salinité	Température	Seston	Seston total	Ammonium organique	Nitrites	Chlorophylle <i>a</i>	Phéopigments <i>a</i>
Oxygène	1								
Salinité	ns	1							
Température	ns	ns	1						
Seston total	ns	ns	ns	1					
Seston organique	ns	0,502	ns	0,620	1				
Ammonium	ns	ns	ns	ns	ns	1			
Nitrites	ns	-0,588	ns	ns	ns	ns	1		
Chlorophylle <i>a</i>	ns	ns	ns	ns	ns	-0,448	ns	1	
Phéopigments <i>a</i>	-0,454	ns	ns	ns	0,527	ns	ns	ns	1

ns : non significatif au seuil de 5 %

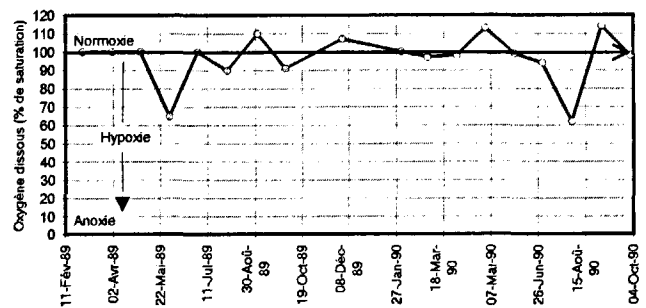


Figure 3

Évolution de la saturation en oxygène dissous de l'eau de surface à pleine mer dans le secteur nord de la Baie de Somme (station LC) de 1989 à 1990.

Sequence of change in oxygen saturation of surface water at high tide in the northern part of the Baie de Somme (station LC) from 1989 to 1990.

Modèle

Deux simulations ont été réalisées respectivement à 100 % et 65 % de saturation en oxygène dissous avec les équations établies à partir des consommations de l'eau, du sédiment et des quatre espèces :

eau (ml.h ⁻¹)	QO ₂ EAU = 0,018 e ^(0,152 t)
sédiment (ml.cm ⁻² .h ⁻¹)	QO ₂ SED = 0,6 e ^(0,1 t)
<i>Hydrobia ulvae</i> (ml.h ⁻¹)	QO ₂ Hyd. = 0,72 e ^(0,065 t) Bh
<i>Nereis diversicolor</i> (ml.h ⁻¹)	QO ₂ Ner. = 0,186 e ^(0,081 t) Bn
<i>Macoma balthica</i> (ml.h ⁻¹)	QO ₂ Mac. = 0,172 e ^(0,021 t) Bm
<i>Cerastoderma edule</i> (ml.h ⁻¹)	QO ₂ Cer. = 0,650 e ^(0,046 t) Bc

t température en °C

Bh, Bn, Bm et Bc, biomasses respectives de *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule*.

La température est fixée à 18 °C et la salinité à 26. Ces choix correspondent aux valeurs observées sur le terrain en juin 1989. La durée de simulation, huit heures a été choisie en fonction du temps d'exondation de la zone où des mor-

Tableau 2

Paramètres et coefficients de détermination des équations de la respiration d'oxygène dissous ($y = a e^{(b t)}$) en fonction de la température (t) pour les différents compartiments du système.

Parameter and correlation coefficients of the consumption of dissolved oxygen ($y = a e^{(b t)}$), as a function of temperature (t) in different compartments of the system.

	a	b	Coefficient de détermination
Sédiment	0,60	0,01	0,99
Eau	0,018	0,152	0,99
<i>Hydrobia ulvae</i>	0,72	0,065	0,99
<i>Nereis diversicolor</i>	0,186	0,081	0,87
<i>Macoma balthica</i>	0,172	0,021	0,95
<i>Cerastoderma edule</i>	0,650	0,046	0,99

talités importantes ont été observées, zone qui se situe entre + 6,5 mètres et + 8 mètres (au-dessus du zéro des cartes marines), ce niveau étant celui des pleines mers de mortes-eaux au-dessus duquel culmine la limite supérieure du gisement de coques. Les temps d'exondation qui correspondent à ces deux niveaux et que l'on peut assimiler à des durées de survie pour les espèces qui s'y localisent sont respectivement de 8 et 11 h pour une durée de marée de 12 h 20. Soulignons que les fortes biomasses benthiques et l'essentiel des gisements de coques sont situés entre les niveaux + 5,5 mètres (4 h d'exondation) et + 8 mètres (11 h d'exondation).

Simulation à 100 % de saturation

En multipliant le volume par la quantité d'oxygène disponible dans les conditions de température et de salinité choisies, on obtient 283 ml d'oxygène disponible dans l'unité du modèle. Les biomasses nécessaires pour déterminer la consommation de chaque espèce ont été mesurées fin mai et début juin 1989 dans le secteur nord de la baie. Elles sont données en poids sec libre de cendres par mètre carré et représentent l'unité de biomasse utilisée dans le modèle.

La quantité d'oxygène consommée est de 687,23 ml en 8 h de simulation, alors que le volume d'eau recouvrant la surface renfermant les biomasses du modèle ne disposait que de 283 ml d'oxygène dissous. Cette quantité d'oxygène n'a pu assurer que 41 % des besoins du système ainsi réduit (tab. 3).

Le taux de consommation horaire est de 85,90 ml pour les biomasses considérées et avec les paramètres du modèle, ce qui nous donne un temps de survie de 3 h environ.

Simulation à 65 % de saturation

Les paramètres du modèle sont les mêmes que dans la précédente simulation, sauf que la saturation en oxygène dissous de l'eau est ici de 65 %, correspondant aux valeurs de saturation en oxygène mesurées dans la colonne d'eau recouvrant la station de suivi. Cette saturation ne rend plus que 183,95 ml d'oxygène dissous disponible dans les 50 l d'eau du modèle. Le taux de consommation horaire restant

Tableau 3

Simulation pour 8 h à 100 % de saturation en oxygène dissous.

Eight-hour simulation at 100 % oxygen saturation.

Paramètres physico-chimiques		
Profondeur de flaque =	5	cm
Surface du sédiment =	10 000	cm ²
Volume de la flaque =	50	l
Température de l'eau =	18	°C
Salinité de l'eau =	26	g/l
Volume d'O ₂ disponible =	283	ml/50 l
Temps de simulation =	8	
Biomasse en juin 1989 (g/m ²)		
<i>Hydrobia ulvae</i>	0,72	
<i>Nereis diversicolor</i>	4,93	
<i>Macoma balthica</i>	2,2	
<i>Cerastoderma edule</i>	19,87	
Consommation D'O ₂ (ml.8h simu.)		
Eau	111,06	
Sédiment	290,38	
<i>Hydrobia ulvae</i>	13,36	
<i>Nereis diversicolor</i>	31,52	
<i>Macoma balthica</i>	4,42	
<i>Cerastoderma edule</i>	236,48	
TOTAL	687,23	
Besoins assurés à =	41%	
Temps de survie (h)=	3	

inchangé, le temps de survie n'est plus que d'environ 2 h et seulement 27 % des besoins sont assurés.

Ces résultats montrent qu'il est fort probable que l'anoxie, soit dans de telles situations, la principale cause des mortalités, les espèces benthiques ne disposant, au mieux, que de 4 h de survie dans les conditions décrites.

Risques de mortalités en fonction de la biomasse

Les différents temps de survie en heures en fonction de deux paramètres de base, température et biomasse totale par mètre carré des quatre principales espèces du benthos ont été calculés et représentés graphiquement (fig. 4). Le temps de survie est calculé sur la base d'une saturation initiale de 100 % en oxygène dissous ; compte tenu des résultats donnant 3 à 4 h de survie, la frontière entre les mortalités et la survie est définie par la limite entre les classes 0-5 h (survie) et 5-10 h (risque de mortalités).

Survie dans l'air

Cerastoderma edule est une espèce suspensivore qui se localise dans les premiers centimètres, voire même en surface du substrat. Aussi, dans les périodes d'exondation, cette espèce doit survivre dans un milieu aérien et être confrontée aux problèmes de la respiration d'oxygène gazeux.

Aussi, la caractérisation des conditions d'anoxie et de mortalité des espèces benthiques nous permet de soulever le problème de la survie dans l'air, notamment de *Cerasto-*

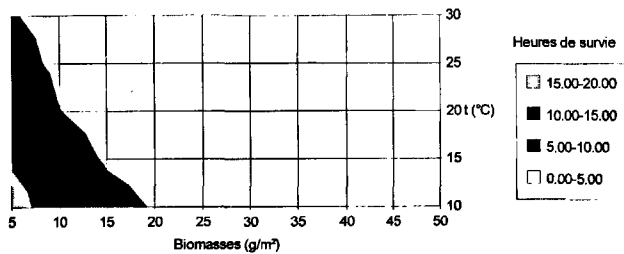


Figure 4

Durée de survie (en heures) en fonction de la biomasse et de la température pour une saturation initiale en oxygène dissous de 100 %.

Survival period (in hours) as a function of temperature and biomass at initial oxygen saturation of 100%.

derma edule. Jusqu'à présent, seule la respiration de l'oxygène dissous dans l'eau de mer a été envisagée ; or il est possible pour la majorité de ces espèces, en particulier pour les bivalves, de respirer de l'oxygène de l'air au moyen d'échanges gazeux rendus possibles grâce au mucus recouvrant les branchies.

À partir de deux expériences sur la survie des coques dans l'air qui se sont déroulées simultanément (voir méthodes), nous avons représenté le pourcentage cumulé des morts observées (fig. 5). À température ambiante, le début de mortalité commence beaucoup plus tôt qu'à température constante (atmosphère contrôlée). Le décalage est d'environ 50 h, soit un peu plus de deux jours. Lorsque la première coque du lot en atmosphère à température constante est morte, le lot placé à température ambiante présente déjà 50 % de mortalité.

Bien qu'intervenant rapidement, les mortalités induites par la survie à l'air ne sont pas comparables à celles imputables aux phénomènes d'anoxie dus à la respiration d'oxygène dissous. Il semble que l'espèce résiste mieux à l'anoxie dans un environnement atmosphérique que dans l'eau dont elle épuise rapidement l'oxygène.

DISCUSSION - CONCLUSIONS

L'impact de l'eutrophisation des eaux de la Baie de Somme a été mis en évidence dans les peuplements ben-

thiques avec les phénomènes d'anoxie. Le lien direct entre cette eutrophisation et la déplétion en oxygène dissous se manifeste d'abord par la dégradation de la biomasse phytoplanctonique comme l'indiquent ici les concentrations en phéopigments *a*.

En général, en estuaire l'apport de matières oxydables par les rivières contribue à l'abaissement de la teneur en oxygène dissous d'autant plus que le temps de résidence des eaux est grand et que le débit des rivières est faible, associé à une évacuation lente des matières oxydables ; c'est le cas d'un certain nombre d'estuaires bien connus comme en Grande-Bretagne, l'estuaire de Medway (Gascoine et Wildish, 1971) ou celui de la Tamise (Gameson *et al.*, 1965). D'autres causes classiques interviennent en estuaire et contribuent à un déficit d'oxygène, c'est le cas des processus de nitrification dans l'estuaire du Delaware aux États-Unis (Thomman, 1972) ou dans l'estuaire de la Seine (Billen, 1993 - comm. pers.) ; c'est le cas également de l'apport de polluants chimiques divers, du type détergents, hydrocarbures (voir Martin *et al.*, 1976).

En Baie de Somme, il est intéressant de constater que les phases de déplétion en oxygène se manifestent dans un système macrotidal, dans les eaux de surface d'un secteur d'estuaire sous influence marine, ce qui est un exemple d'hypoxie différent de ceux observés souvent dans certains estuaires ou fjords à circulation lente (Bagge, 1969).

Les mesures d'oxygène dissous dans la Baie de Somme ont permis de constater des saturations inférieures à 65 % dans les eaux de surface et dans la journée. Bien que cette valeur de saturation ne soit pas un seuil limite pour la vie du benthos, il témoigne d'une hypoxie qui peut très vite s'aggraver dans des circonstances diverses et aboutir à plus ou moins long terme à une anoxie. Ainsi, « la stratification » qui s'installe à la suite de conditions météorologiques et en marées de mortes-eaux (Dupont *et al.*, 1991) est une cause de l'aggravation de l'hypoxie et de son évolution vers l'anoxie. De tels phénomènes se sont déjà produits en Baie de Vilaine (Le Bris, 1988). Les sites à faible déclivité, peu profonds et dans lesquels apparaît une certaine stratification en Baie de Somme, sont également des zones à risque d'eutrophisation (Rosenberg, 1985). Les hypoxies et donc les mortalités induites par « anoxie » en seraient la conséquence finale. Cette hypothèse en est confirmée 1989 et 1990 par les phases de déplétion en oxy-

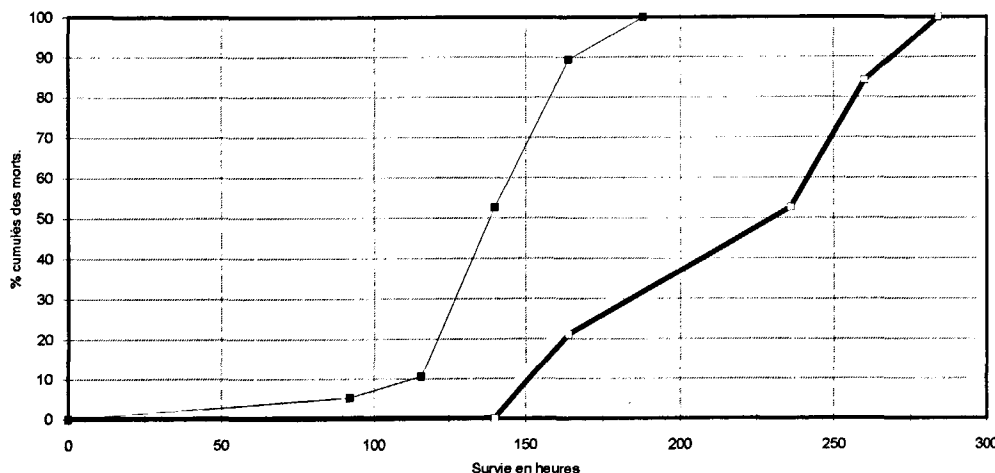


Figure 5

Survie dans l'air de *Cerastoderma edule* à température ambiante et à température constante et dans une atmosphère saturée en humidité.

Survival of Cerastoderma edule in air at 100% humidity at ambient temperature and at constant temperature.

gène dissous dans l'eau de surface au-dessus des estrans. Les processus métaboliques associés au benthos peuvent créer des conditions anoxiques dans la couche d'eau du fond et affecter ainsi les communautés benthiques (Rosenberg, 1979 ; Taft *et al.*, 1980 ; Santos et Simon, 1980 ; Murphy et Kremer, 1985). Les fortes biomasses des espèces benthiques ou des hétérotrophes agissent comme la « stratification » dans le même sens du déficit en oxygène.

Ainsi une hypothèse plus générale de mortalité due à l'anoxie pouvait seule expliquer l'observation simultanée d'un tel phénomène présent sur plusieurs sites de la Baie et sur plusieurs sites du littoral. Les mortalités de la faune benthique en 1982-83, 1985, 1989 et 1990 sont dues à une anoxie en liaison avec de fortes densités et biomasses du macrozoobenthos ; ceci est une conséquence en premier lieu de l'accroissement de la charge organique de la colonne d'eau (voir Reise, 1982; Beukema et Cadée, 1986) qui contribue à une augmentation des densités des espèces benthiques et particulièrement des bivalves (voir travaux de Beukema, 1991 ; Cederwall et Elmgren, 1990). Cette situation a été observée en Baie de Somme lors des recrutements exceptionnels de *Cerastoderma edule* en 1987 (Guillou *et al.*, 1987 ; Bachelet *et al.*, 1991) et 1989 (Rybarczyk *et al.*, 1992), où des biomasses de 25 et 14 g.m⁻² (en poids libre de cendre) ont été mesurées. Une situation voisine en 1982 avait été signalée avec des biomasses de 10 g.m⁻² (poids libre de cendre) probablement renforcée, comme en 1983, par de fortes températures élevées de juillet qui dépassaient de 4 °C (et 2 °C en 1983) les valeurs habituelles. Dans les situations de mortalité observées en Baie, la saturation en oxygène est descendue en dessous de 65 % alors que 70 % est un seuil limite. La valeur classique admise comme seuil de viabilité pour le benthos est de 30 % de saturation (Rosenberg, 1973; Rosenberg *et al.*, 1988). Des mortalités de poissons démersaux et de faune ont été constatées dans des conditions se rapprochant de celles observées en Baie de Somme (Thimel, 1988) avec des saturations inférieures à 70 %. Il faut souligner que cette situation observée en juin 1989, soit 18 mois après les recrutements exceptionnels, était en relation avec des populations de classe d'âge jeune donc à fort métabolisme.

Les fortes biomasses, notamment de *Cerastoderma edule*, contribuent à une consommation d'oxygène importante. Elles peuvent expliquer des différences de consommation entre des écosystèmes de même nature mais de localisation différente. Ainsi la consommation par le benthos, mesurée dans le bassin d'Arcachon par Thimel (1988), représentée par les mêmes espèces (*C. edule*, *N. diversicolor*, *H. ulvae* et *M. balthica*) est de 12 % contre 40 % en Baie de Somme tandis que la consommation du sédiment dans le bassin d'Arcachon est évaluée à 55 % contre 42 % en Baie de Somme. Ce résultat concernant l'importance de la biomasse a été clairement établi par les simulations de consommation d'oxygène des diverses espèces benthiques : les simulations à 100 % et 65 % de saturation donnent respectivement des volumes d'oxygène disponible de 283 et 183,9 ml couvrant, pour une consommation totale d'oxygène par les espèces benthiques (27,7 g.m⁻² dont 75 % pour la coque) de 687,23 ml (236,48 ml pour *C. edule*), des besoins de 41 % et 27 %; ceci correspond à

des temps de 3 h et 2 h de survie alors que les zones où les mortalités ont été observées, représentées par des flaques d'eau ou un film d'eau, caractérisées par des fortes biomasses, attendent jusqu'à 8 h un recouvrement ou un renouvellement d'eau (les gisements les plus hauts sont au-dessus des pleines mers de mortes-eaux).

Ces durées de survie correspondent en fait à toute la zone dite à risque située entre + 5,5 m (durée d'exondation : 4 h) et + 8 m (durée d'exondation : 11 h). C'est là, en effet que se localisent les fortes biomasses benthiques et l'essentiel du gisement de coques. Les mortalités par anoxie dépendent alors surtout des biomasses et de la microtopographie qui jouent un rôle primordial dans la formation des zones de rétention d'eau à marée basse. Ces éléments interviennent notamment dans la zone située entre + 6,5 m (durée d'exondation : 8 h) et 8 m (durée d'exondation : 11 h) et d'autant plus que le cycle des marées de mortes-eaux favorise l'allongement du temps d'exondation, la stratification des eaux, leur faible brassage et la mise en place d'un voile de phytoplancton en dégradation. Les graphiques (fig. 4) établis à partir des diverses biomasses et en fonction de la température, croissante avec les niveaux altimétriques et le cycle de marée pour une saison déterminée, permettent d'évaluer les temps de survie et réciproquement, connaissant la durée d'exondation au cours d'un cycle de marée, de déterminer les biomasses maximales (capacité de charge) et les zones à risque d'anoxie.

L'imperméabilité aux échanges air-eau à la surface des flaques joue ici un rôle primordial. Les échanges d'oxygène entre l'air et l'eau sont modifiés par la turbulence et la diffusion dans la colonne d'eau. Dans le cas de la diffusion il est possible de calculer un taux de réaération pour une masse d'eau donnée en utilisant l'équation :

$$\text{AERATION} = ([\text{O}_2] - [\text{O}_2]_i) \cdot d \cdot zte \cdot [\text{O}_2]_i \cdot p^{-1}$$

où : AERATION représente le taux de réaération de la masse d'eau,

$[\text{O}_2]$: la concentration en oxygène initiale de l'eau soit (5.6 ml.l⁻¹) ;

$[\text{O}_2]_i$: la concentration en oxygène actuelle de l'eau en ml.l⁻¹ ;

d : le coefficient d'échange d'oxygène entre l'air et l'eau en m.j⁻¹ ;

zte. $[\text{O}_2]_i$: l'effet de la température, qui peut encore s'écrire $e^{0.023t}$

p : la profondeur moyenne, ici 5 cm.

Le coefficient 1,429 est utilisé pour convertir les concentrations d'oxygène de mg.l⁻¹ en ml.l⁻¹.

L'application de l'équation, permettant de calculer le taux de réaération dans les conditions de température, de profondeur et de respiration des différents compartiments du modèle donne un taux de 2.35 ml.l⁻¹.h⁻¹. Sans cette couche de phytoplancton dégradée, la réaération de l'eau par diffusion d'oxygène entre l'atmosphère et l'eau puis dans l'eau est suffisante, dans les conditions du modèle, pour entretenir une saturation de 100 %.

Le vent peut, en fonction des conditions météorologiques, influencer l'oxygénation de l'eau. Tournier et Deslous-Paoli (1993), ont montré pour l'étang de Thau que la saturation en oxygène était atteinte pour des vents supérieurs à

8 m.s⁻¹, qu'un appauvrissement apparaissait pour des vitesses inférieures à 4 m.s⁻¹ tandis qu'un seuil d'anoxie s'établit pour des vents inférieurs à 1 m.s⁻¹.

La consommation d'oxygène dépend du taux respiratoire des espèces benthiques, la coque présente un taux respiratoire assez important, de l'ordre de 0,97 ml O₂.g⁻¹.h⁻¹ à 18 °C mais plus bas qu'*Hydrobia ulvae* dont le taux est le plus fort avec 2,28 ml O₂.g⁻¹.h⁻¹. Ce taux respiratoire reste faible comparativement au taux respiratoire du sédiment et variable selon les auteurs. Ainsi, pour *C. edule* qui constitue la biomasse la plus importante, la valeur (0,97 ml) est relativement forte par rapport à celle indiquée par Lauretta (1986) qui relevait des valeurs de 0,09 à 0,37 ml de O₂.g⁻¹.h⁻¹ à 15 °C ; en revanche, elle se rapproche de celle indiquée par Widdows et Shick (1985) qui est de 0,3 ml O₂.g⁻¹.h⁻¹ pour des animaux de poids standard 0,3 g. Dans son étude sur la bioénergétique de six bivalves en baie de Saint-Brieuc, Blanchard (1991) note qu'il est souvent difficile de comparer les résultats venant de différentes études spécifiques en raison de la gamme de tailles trop restreinte choisie par les auteurs.

Mc Mahon et Wilson (1981) ont également montré que *C. edule* comme *M. balthica* régulent faiblement ou pas du tout leur taux respiratoire lorsque la concentration en oxygène diminue dans l'eau. Cette absence, voire cette faible régulation ne leur permet pas ainsi de faire face à des situations d'hypoxie, comme ce fut le cas en 1989 et 1990.

Parmi les espèces benthiques étudiées ici, il faut noter que la coque *Cerastoderma edule* présente la particularité de respirer dans l'air (Boyden, 1972) ; cette respiration s'effectue semble-t-il au même niveau que pour l'individu immergé au cours de la marée. Les courbes de survie de coques dans une situation d'exondation ont permis de mettre en évidence le rôle primordial de l'hygrométrie de l'air et de la température. À hygrométrie et température ambiante non contrôlées (entre 15 et 20 °C), 50 % des coques en expérience sont mortes au bout de 150 h, alors qu'à température et hygrométrie constantes elles survivent 100 h de plus. Ces résultats sont en accord avec ceux de Boyden (1972) qui estime le temps de survie à 280 h à 10 °C et aux environ de 130 h à 15 °C.

De plus, cette espèce peut survivre dans des conditions anaérobies (Widdows et Shick, 1985) c'est-à-dire au cours de période d'anoxie. Un tel comportement expliquerait le fait que les mortalités n'interviennent pas aussi rapidement ; en effet, une longue période d'anoxie, ou une suc-

cession de périodes d'anoxie temporaire se traduit progressivement par une « dette » en oxygène (Dejours, 1975), dont la non-compensation entraîne alors de manière irréversible un affaiblissement puis la mort si des conditions d'anoxie persistent ou réapparaissent dans l'environnement de *Cerastoderma edule*.

D'autres situations d'anoxie et de mortalités peuvent aussi être induites, notamment par l'action des sulfures apparaissant lors des phases de déplétion importante en oxygène dissous, action toxique provoquant à plus ou moins long terme des mortalités massives. En effet, en fort déficit d'oxygène, comme ce pourrait être le cas de certaines situations en Baie de Somme, l'oxydation chimique et bactérienne des sulfures ne peut se réaliser : ceux-ci diffusent alors dans le sédiment et l'eau (Baleux *et al.*, 1979) et provoquent une hécatombe parmi les invertébrés et les poissons. De tels processus rappellent ceux décrits dans des conditions voisines observées en étangs ou lagunes en période de crise dystrophique (Amanieu *et al.*, 1975), connus également sous le nom de « phénomènes des eaux blanches » (Labourg, 1975).

En résumé cet ensemble de travaux, acquis sur le terrain et expérimentalement et sur les espèces et les peuplements benthiques, permettent de distinguer à partir de l'étude d'un modèle en condition « isolée » deux types de facteurs hiérarchisés selon qu'ils contribuent ou déclenchent les mortalités :

- Facteurs contribuant à la situation d'anoxie : la température, la bathymétrie, les marées de mortes-eaux du matin appauvries en oxygène dissous par la respiration nocturne du phytoplancton.
- Facteurs déclenchant les mortalités par anoxie : la désaturation en oxygène en dessous du seuil de 70 %, les fortes biomasses d'espèces benthiques, notamment en Baie de Somme le bivalve *Cerastoderma edule* et la présence de phytoplancton en voie de dégradation en surface.

Remerciements

Les auteurs remercient Madame Mahet, technicienne au Laboratoire d'Hydrobiologie, pour la dactylographie du manuscrit et Monsieur Duchiron pour la réalisation des deux cartes.

RÉFÉRENCES

- Amanieu M., B. Baleux, O. Guelorget, P. Michel (1975). Étude biologique et hydrologique des étangs littoraux méditerranéens en vue de définir les circonstances d'apparition des crises dystrophiques. *Vie et Milieu*, 25B, 175-204.
- Anonymous (1964). In: Tidal flats estuaries: simulation and analysis of Ems estuaries. ed. Baretta J., P Ruardij, Springer Verlag, 1988, 373 p.
- Bachelet G., M. Desprez, J.P. Ducrottoy, M. Glémarec, J. Guillou, P.J. Labourg, H. Rybarczyk, P.G. Sauriau, B. Elkaim (1992). Rôle de la compétition intraspécifique dans la régulation du recrutement chez la coque *Cerastoderma edule*. *Ann. Inst. Oceano.*, Paris, 68, 1-2, 75-87.
- Baden S.P., L.O. Loo, L. Pihl, R. Rosenberg (1990). Effects of eutrophication on benthic communities including fish : Swedish West coast. *AMBIO* 19, 113-122.
- Baleux B., P. Caumette, M. Troussellier (1979). Numération et approche qualitative des populations bactériennes des lagunes aménagées de Certes (Arcachon) : II. Bactéries sulfo-oxydantes, photosynthétiques. *Publ. Sci. Tech. CNEXO : Actes colloques*, 7, 529-542.

- Beukema J.J., G.C. Cadée** (1986). Zoobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. *Ophelia* **26**, 55-64.
- Blanchard M.** (1991). Bilan énergétique de la population de coques (*Cerastoderma edule* L.) en baie de Saint-Brieuc (Manche-Ouest). *S.F.M. VIII Congrès National* **13**, 7-18.
- Boyden C.R.** (1972). The behaviour, survival and respiration of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* in air. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, **52**, 661-680.
- Cederwall H., R. Elmgren** (1990). Biological effects of eutrophication in the Baltic Sea, particularly the coastal zone. *Ambio* **19**, 109-112.
- Dejours P.** (1975). Principles of comparative respiratory physiology. Ed. North Holland. Amsterdam. American. Elsevier. New York 253 p.
- Desprez M., J.P. Ducrottoy, B. Elkaim** (1987 a). Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme I : Synthèse des connaissances biologiques. *Rev. Trav. Pêches Marit.*, **49**, 3 et 4, 215-230.
- Desprez M., J.P. Ducrottoy, B. Elkaim, R. Lafite, M. Lemoine, F. Sucur** (1987 b). Crise de la production de coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme : analyse de la reproduction et relations avec l'environnement. *Haliois* **16**, 327-351.
- Ducroyoy J.P., B. Elkaim, R. Lafite, J.P. Dupont** (1986). Essai d'application des notions de confinement au milieu paralique de la Baie de Somme. *J. Rech. Oceano.* **11**, 3, 88-89.
- Ducrottoy J.P., M. Desprez, B. Elkaim** (1987). Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme. II : Impact de la dynamique biosédimentaire. *Rev. Trav. Pêches Marit.*, **49**, 3 et 4, 231-241.
- Dupont J.P., R. Lafite, D. Eisma** (1991). Comparaison de la dynamique du matériel en suspension dans les eaux côtières de la Manche orientale et de la Baie méridionale de la Mer du nord. In : M. Elliott, J.P. Ducrottoy, ed. Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Inter-comparisons. Olsen and Olsen, 57-62.
- Evans S.** (1977). Growth, production and biomass release of a non stable population of *Cardium edule* L. (bivalvia). *Zoo. Neth.* **5**, 133-141.
- Gameson A.L.H., M.J. Barrett, W.S. Preddy** (1965). Predicting the conditions of a polluted estuary. *Int. J. Air. Water Poll.* **9**, 655-665.
- Gascoine I.S., D.J. Wildish** (1971). A chemical and biological study of the Medway estuary. *Water Poll. Control.* 11-25.
- Gerlach S.A.** (1990). Nitrogen, phosphorus, plankton and oxygen deficiency in the German Bight and in Kiel Bay. *Kieler Meeresforschungen, Sonderheft* **7**, 341 p.
- Guillou J.G., M. Desprez, J.P. Ducrottoy, I. Madani, H. Rybarczyk, P.G. Sauriau, B. Sylvan, B. Elkaim, M. Glémarec** (1990). Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule* L.) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. *Aquat. Living Resour.* **3**, 29-41.
- Labourg P.J.** (1975). Contribution à l'hydrologie des étangs saumâtres de la région d'Arcachon : description des phénomènes d'eaux blanches. *Bull. Soc. Limn. Bordeaux*, **V**, 1-3, 1-8.
- Laureta L.** (1987). Trophic dynamics of a benthic community with particular reference to the ecological energetics of *Corbula gibba* (Olivi) - Thesis - University of Liverpool. Isle of Man. T 1-2.
- Le Bris H.** (1988). Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la rade de Lorient et la Baie de Vilaine. *Thèse Océanologie Biologique, Université de Bretagne Occidentale, Brest*, 311 p.
- Mc Mahon R.F., J.G. Wilson** (1981). Seasonal respiratory responses to temperature and hypoxia in relation to burrowing depth in three intertidal bivalves. *J. therm. biol.* **6**, 267- 277.
- Martin J.M., M. Meybeck, F. Salvadori, A. Thomas** (1976). Pollution chimique des estuaires : état actuel des connaissances. *C.N.E.X.O., Rapports Scientifiques et Techniques*, **22**, 286 p.
- Pearson T.H., R. Rosenberg** (1978). Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **16**, 229-311.
- Reise K.** (1982). Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the Wadden Sea : are polychaete about to take over ? *Neth. J. Sea Res.* **16**, 29-36.
- Rosenberg R.** (1973). Succession in benthic macrofauna in a Swedish fjord subsequent to the closure of a sulphite pulp mill. *Oikos* **24**, 1-16.
- Rosenberg R.** (1977). Benthic macrofaunal dynamics, production and dispersion in an oxygen-deficient estuary of West Sweden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **26**, 107-133.
- Rosenberg R.** (1979). Effect of oxygen deficiency on benthic macrofauna in fjords. *Int. C. Expl. Sea. C.M. 1979/L: 29 Biol. Oceanogr. Comm.*
- Rosenberg R.** (1980). Effect of oxygen deficiency on benthic macrofauna in fjords. In: *Fjord Oceanography*. Ed. Freeland H.J., Fauna D.M. and Levings C.D. Plenum Pub. Corp. New York, 499-513.
- Rosenberg R.** (1985). Eutrophication, the future Marine Coastal Nuisance ? *Mar. Poll. Bull.* **16**, 6, 227-231.
- Rosenberg R., L.O. Loo** (1988). Marine eutrophication induced oxygen deficiency: effects on soft-bottom fauna, Western Sweden. *Ophelia* **29**, 213-225.
- Rybarczyk H., M. Desprez, J.P. Ducrottoy, R. Olivesi, F. Jamet, B. Elkaim** (1992). The dynamics of nutrients and faecal bacteria in a macrotidal estuary: the Bay of Somme (France). *Neth. J. Aq. Ecol.* **27**, 2-4, 395-404.
- Rybarczyk H.** (1993). Processus d'eutrophisation et ses conséquences sur les peuplements d'un écosystème estuarien, un exemple en Manche Orientale : la Baie de Somme. *Thèse Univ. Paris-VI*, 203 p.
- Rybarczyk H., B. Elkaim** (1995). Eutrophication mechanisms in the Baie de Somme: Excretion of ammonium by the benthos and importance of the benthic loop. *Estuaries* (soumise).
- Santos S.L., L. Simon** (1980). Response of soft bottom benthos to annual catastrophic disturbance in a south Florida estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **3**, 347-355.
- Smidt E.** (1951). Animal production of the Danish Wadden Sea. *Medeleser Komm. Dan. Fisk. Havund.* **11**, 6, 151 p.
- Taft J.L., W.R. Taylor, E.O. Hartwig, R. Loftus** (1980). Seasonal oxygen depletion in Chesapeake Bay. *Estuaries* **3**, 242-247.
- Thimel A.** (1988). Étude *in situ* du métabolisme aérobie d'une communauté benthique dans une lagune mixohaline peu profonde. *Thèse Univ. Bordeaux-I*, 161 p.
- Thomann R.V.** (1972). The Delaware river, a study in water quality management. In *River Ecology and Man*, London, Acad. Press. Ed. 99-129
- Tournier H., J.M. Deslous-Paoli** (1993). Variation spatio-temporelle estivale de l'oxygène dans les secteurs conchylicoles de l'étang de Thau. *J. Rech. Oceanogr.* 1993, **18**, 3 et 4, 71-73.
- West A.B., J.K. Partridge, A. Lovitt** (1979). The cockle *Cerastoderma edule* (L) on the south Bull : population parameters and fisheries potential. *Ir. Fish. Invest. Ser. B*, **20**, 1-18.
- Widdows J., J.M. Shick** (1985). Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Mar. Biol.* **85**, 217-232.
- Wilson J.G.** (1984). Assessment of the effect of short term salinity changes on the acute oxygen consumption of *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* and *Tellina tenuis* from Dublin Bay. *J. Life Sci. R. Dubl. Soc.* **5**, 57-63.