

JEMBE 01969

Production primaire potentielle microphytobenthique d'une slikke de nord Bretagne: stratification verticale

C. Riaux-Gobin^a, M. V. M. Wafar^b et B. Klein^{a,*}

^aLaboratoire Arago, Banyuls/mer, France; ^bNational Institute of Oceanography, Dona Paula, Goa, India

(Received 4 March 1991, revision received 22 January 1992, accepted 5 February 1993)

Résumé: La production primaire potentielle ("PPP") d'une vasière intertidale du Dourduff (Nord Finistère), a été étudiée mensuellement et sur plusieurs niveaux du sédiment, durant 17 mois consécutifs, par une méthode d'incorporation de ¹⁴C sur sédiment reconstitué sur une très faible épaisseur permettant des conditions diffusives optimales. Le site est riche en méiofaune et macrofaune, représentée en particulier par des densités plus ou moins importantes de l'Annélide *Nereis diversicolor* O.F. Müller. Le but de cette étude était d'évaluer la PPP microphytobenthique dans les 8 premiers centimètres de sédiment, d'en suivre les fluctuations saisonnières et de les comparer avec les variations de la "biomasse pigmentaire" (Chl *a*·g⁻¹ poids sec).

Un cycle annuel marqué apparait pour la PPP, comportant une période de faible activité de novembre à mai (5 mg·C·g⁻¹·PS·h⁻¹) suivie d'une période estivale plus productive (20 mg·C·g⁻¹·PS·h⁻¹) mais restreinte dans le temps (pic en août, coïncidant à la densité maximale d'*Euglena cf. vermiformis* N. Carter). Par unité de surface *in situ*, la PPP (des 5 premiers millimètres) est évaluée à 350 mg·C·m⁻²·h⁻¹ en moyenne en hiver et 900 en été. La PPP est encore détectable à des profondeurs de 8 cm et suit un gradient décroissant surface-fond, en relation avec le gradient d'abondance des microphytes épipéliques (récoltés à chaque niveau par migration active sur "lens tissue"). La productivité potentielle décroît, plus ou moins régulièrement, avec la profondeur prouvant que les organismes enfouis perdent leur potentialité de production. Les variations saisonnières de la PPP et de la "biomasse pigmentaire" de surface ne coïncident pas, un "grazing" intense des producteurs secondaires et particulièrement *Nereis diversicolor* peut être à l'origine de ce dissynchronisme

Abstract: During a 17-month period, the potential primary production ("PPP") of an intertidal mudflat (up to 8 cm deep in the sediment) in the Dourduff estuary (Northern Finistère, Brittany) has been studied by a ¹⁴C "slurry" technique. The annual cycle of PPP shows low rates from November to May (5 mg·C·g⁻¹·dry wt sediment·h⁻¹) followed by higher production during summer with a maximum in August (20 mg·C·g⁻¹·DW·h⁻¹). From these figures we estimate the mean PPP (by *in situ* unit surface, and for the first 5 mm) in winter at about 350 mg·C·m⁻²·h⁻¹ and in summer about 900 mg·C·m⁻²·h⁻¹. The PPP, that can be detected as far as 8 cm deep in the sediment, decreases with increasing depth as does the epipellic microphyte density (harvested by the migration technique at each sampled layer). The assimilation number decreases, more or less regularly, from top to bottom, attesting that buried algae lose their potentiality. The seasonal variations in PPP and biomass from the surface do not coincide, which is probably due to a heavy grazing by secondary producers, in particular *Nereis diversicolor* O. F. Müller.

Key words: Gradient surface-fond; Microphytobenthos; Production potentielle

Correspondence address: C. Riaux-Gobin, Laboratoire Arago, CNRS 66650, Banyuls/mer, France.

* Present address: GIROQ, Pavillon Vachon, Université de Laval Québec, GK 7P4, Canada.

INTRODUCTION

L'importance relative de la production primaire benthique par rapport à la production pélagique d'un même site n'est plus à démontrer (Cadée & Hegeman, 1974; Joint, 1978; Sorsa, 1979; Asmus, 1981; Colijn & de Jonge, 1984; Wasmund, 1984; Fielding et. al., 1988; Charpy-Roubaud & Sournia, 1990; Cahoon & Cooke, 1992). Les études sur la production primaire benthique demeurent cependant moins nombreuses que celles concernant le phytoplancton; par ailleurs, et du fait du grand nombre de paramètres influant sur leur mise en oeuvre, les techniques employées pour le sédiment sont multiples et les mesures difficiles à comparer entre elles.

La production microphytobenthique alimente de nombreuses chaînes trophiques, tant pélagiques que benthiques, particulièrement florissantes en zones estuariennes: la macrofaune est représentée par des bivalves enfouis et de nombreux organismes épibenthiques qualifiés de "lécheurs d'épistrate" (Fauchald & Jumars, 1979). Les relations trophiques avec la faune des masses d'eau sus-jacentes sont également importantes: certains vertébrés, tels les mugilidés, se nourrissent directement de ce film riche en microphytes; les mysidacées, souvent présentes en grandes quantités dans les estuaires, à certaines périodes de l'année et phases de la marée, peuvent également ingérer ces microphytes.

Aucune réelle normalisation des méthodes n'existe dans la littérature (cf. revue méthodologique de Marshall et. al., 1973). Certains essais de comparaisons ont été cependant réalisés par Revsbech et. al. (1981), Nienhuis & De Bree (1984) ou Varela (1985). Récemment, Jönsson (1991) a effectué des essais comparatifs d'incorporation de ^{14}C sur des carottes percollées, non percollées et sur sédiment reconstitué ("slurry technique"). Des revues bibliographiques, regroupant et comparant des résultats souvent disparates de par ce manque de normalisation, ont été établies. On peut citer les revues de Colijn & de Jonge (1984) et Sundbäck & Jönsson (1988) pour des sédiments subtidaux. Charpy-Roubaud et Sournia (1990) analysant la disparité des méthodes d'évaluations des productions primaires tant pélagique que benthique en évaluent les limites. La méthode dite "de l'oxygène" permet la mesure des productions brutes ou nettes, mais sa sensibilité, grandement améliorée par l'emploi de microélectrodes (Revsbech & Jørgensen, 1983; Revsbech, 1989), semble inférieure à celle de la méthode du ^{14}C (Varela, 1985). Malgré les problèmes méthodologiques et la complexité de l'interprétation des résultats, l'utilisation du ^{14}C est cependant encore largement répandue (Tableau I), certains travaux tel celui de Nienhuis & De Bree (1984) tendent à prouver que la méthode de l' O_2 n'est pas toujours adaptée, ni meilleure que la méthode du ^{14}C . Un point important, conditionnant l'intercalibration des résultats, réside dans la perturbation plus ou moins grande du sédiment lors de l'incubation (Jönsson, 1991); là encore plusieurs théories et méthodes s'affrontent (Tableau I). Les sédiments intertidaux étant exondés pendant des périodes plus ou moins longues, certains auteurs (Darley et. al., 1976) ont mesuré la production *in situ* à l'air (incorporation de $^{14}\text{CO}_2$). Des méthodes récentes utilisent le marquage spécifique de la Chlorophylle *a* par le ^{14}C ,

TABLEAU I

Quelques références bibliographiques des dix dernières années sur la production primaire microphyto-benthique évaluée par l'incorporation de ^{14}C .

| Lieu | <i>In situ</i> ou au laboratoire | Préparation de l'échantillon | Référence |
|---|---|--|--------------------------|
| Finlande, lac | <i>in situ</i> | Chambres d'incubation | Sorsa, 1979 |
| Pays Bas, Wadden Sea | <i>in situ</i> | Premier cm perturbé, avec correction | Cadée, 1980 |
| France, lac | <i>in situ</i> | Premiers 15 mm non per- turbés | Romagoux, 1980 |
| Danemark, Wadden sea | <i>in situ</i> | Carottes non perturbées | Rasmussen et al., 1983 |
| Pays Bas, Ems Dollard estuaire | <i>in situ</i> | Carottes non perturbées | Colijn & De Jonge, 1984 |
| Pays Bas, lac | labo. | Premier cm non perturbé mais manipulations nom- breuses | Nienhuis & De Brec, 1984 |
| Espagne, ria intertidal | <i>in situ</i> | Premiers 3 cm non per- turbés | Varela & Penas, 1985 |
| Afrique du Sud, "lagoon" | <i>in situ</i> | Carottes non perturbées | Fielding et al., 1988 |
| Suède, subtidal | labo. | Sédiment reconstitué | Sundbäck & Jönsson, 1988 |
| Boston Harbor, vase intertidale | <i>in situ</i> ^{14}C -Chl <i>a</i> | Premiers 5 mm non per- turbés agitation du sur- nageant | Gould & Gallagher, 1990 |
| Suède, subtidal | labo. | Sédiment reconstitué | Sundbäck et al., 1990 |
| Suède, sédiments peu profonds | <i>in situ</i> et labo. | Sédiment intact (5 cm) et reconstitué (essais mé- thodologiques) | Jönsson, 1991 |
| Mississippi, sédiment sableux sous <i>Halodule wrightii</i> | <i>in situ</i> | Premier cm peu perturbé chambre incubation | Daehnick et al., 1992 |

suivi d'une détection par HPLC, en parallèle à l'incorporation globale de carbone marqué (Gould & Gallagher, 1990).

Les sédiments intertidaux étudiés étant exondés dès la mi-marée, la mesure de la production réelle *in situ* était difficile à mettre en oeuvre; nous avons opté pour une méthode au laboratoire, utilisant l'assimilation de ^{14}C après étalement du sédiment ("slurry technique") sur une très faible épaisseur, à température d'incubation proche de la température *in situ* et en éclairage artificiel constant; cette méthode reproduit, en l'optimisant, la production sous faible épaisseur d'eau non perturbée. Cette méthode correspond aux conditions de diffusion moléculaire optimale. Les mesures présentées correspondent à des productions primaires potentielles (PPP) par unité de poids sec de sédiment. Des essais de transformation de données, expression par unité de surface, sont tentés.

Le rapport de l'assimilation de ^{14}C à la concentration en "Chl *a*" (couramment considérée, par simplification, comme un indice de biomasse), soit "PPP/Chl *a*" ("assimilation number" ou productivité) donne une indication sur l'état physiologique

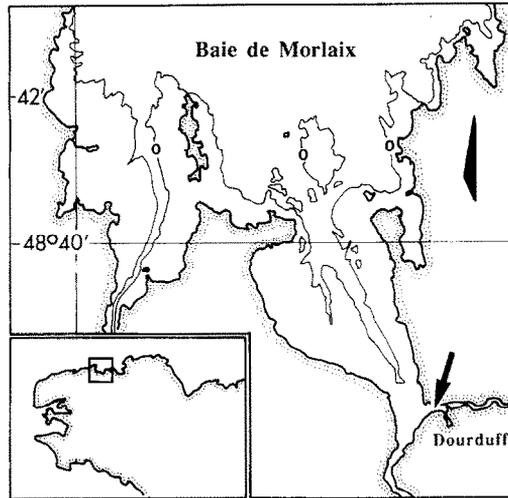


Fig. 1. Baie de Morlaix et estuaire du Dourduff, France. La flèche indique le site de prélèvement.

des microalgues. Il est particulièrement intéressant de connaître les variations de ce rapport dans l'épaisseur du sédiment.

Cette étude a été réalisée dans la vase fine à composante sableuse peu importante) du Dourduff, rivière du Nord-Finistère (Fig. 1) à un niveau de mi-marée (le marnage étant de 7 m, le site est exondé pendant une grande partie du cycle de la marée); cette étude a été menée pendant 17 mois consécutifs, en périodes de mortes-eaux. Le but était de comparer biomasse et PPP dans le temps (variations saisonnières) et d'estimer les potentialités des microphytes enfouis sous plusieurs centimètres de sédiment (gradients surface / fond).

MATERIEL ET METHODES

PRODUCTION PRIMAIRE POTENTIELLE

La méthode utilisée pour la mesure de la PPP est proche de celle préconisée pour le phytoplancton par Steemann Nielsen (1952) et adaptée au sédiment par Grøntved (1960); nous avons suivi les recommandations de Lacaze (1978) concernant le mode d'incubation et la préparation des échantillons. L'analyse des échantillons s'est effectuée par scintillation en phase liquide. Cette méthode utilisée par Sundbäck & Jönsson (1988) a été récemment confrontée à d'autres (Jönsson 1991); cet auteur montre que le degré de surestimation de la "slurry technique" varie considérablement en fonction du type de sédiment.

TABLEAU II
Dispersion des résultats de Production Primaire Potentielle (PPP).

| Date | Nombre de <i>duplicata</i> (4h d'incubation) | Fraction testée (cm) | PPP en $\text{mg}\cdot\text{C}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ | |
|------------------|---|-------------------------|---|----------|
| | | | \bar{X} | σ |
| 13 août 1980 | 6 | (0-0.5) | 11.90 | 5.10 |
| 27 octobre 1980 | 3 | (0-0.5) | 3.50 | 0.80 |
| 24 novembre 1980 | 3 | (0-0.5) | 3.10 | 0.80 |
| 24 novembre 1980 | 3 | (4-6) | 0.25 | 0.08 |

Prélèvements et mode d'incubation

Les carottages manuels, à marée basse (carottier de plexiglas de 5.4 cm diam. int.), se sont échelonnés de septembre 1979 à janvier 1981. Les conditions de l'environnement hydroclimatique ont été décrits dans de précédents travaux (Riaux, 1983). A chaque prélèvement une seule carotte a été généralement prévue pour l'évaluation de la PPP ceci étant justifié par la faible hétérogénéité du site (Riaux, 1982) et par le fait que la surface échantillonnée est importante ($\approx 23 \text{ cm}^2$). Afin de contrôler la validité des mesures des échantillonnages multiples ont été réalisés à 3 reprises (Tableau II).

Une heure après le prélèvement, toujours effectué à l'étable de la marée basse de jour, la carotte est fractionnée, de 0 à 8 cm de profondeur suivant des épaisseurs allant de 5 mm en surface à 2 cm en profondeur. Après homogénéisation manuelle de chaque fraction, on prélève 1 ou plusieurs aliquotes, dont on ne connaîtra le poids sec avec précision (de 100 à 150 mg PS) qu'après incubation et séchage. On répartit de manière homogène ce sédiment dans une coupelle de plexiglas de 2.6 cm de diamètre intérieur, remplie d'eau de mer filtrée sur filtre millipore (porosité $0.45 \mu\text{m}$). Cette coupelle est placée dans un bocal de verre à large col et bouchon transparent, que l'on remplit progressivement d'eau de mer filtrée, jusqu'aux 3/4 (Fig. 2). Ce volume sera noté avec précision en fin de manipulation; cette phase de remplissage est délicate car la vase a tendance à se mettre en suspension. On injecte $4 \mu\text{Ci } ^{14}\text{C}$ avant d'avoir terminé

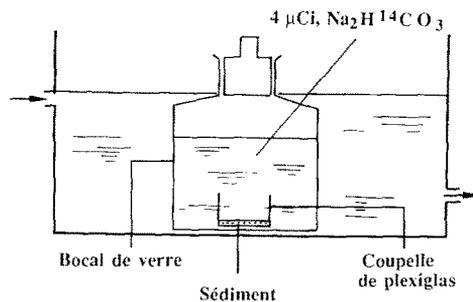


Fig. 2. Schéma du mode d'incubation des échantillons de sédiment.

de remplir le flacon aux 3/4. Les flacons, ainsi préparés en lumière tamisée, sont immergés dans un incubateur alimenté en eau de mer courante à température extérieure. L'éclairement choisi (présumé saturant) est zénithal et maintenu constant (48 500 Ergs · cm⁻² · s⁻¹). L'installation des échantillons dans l'incubateur a toujours eu lieu de 1 h 30 à 2 h après le prélèvement *in situ*, par conséquent de 1 h 30 à 2 h après l'étalement de basse mer (période correspondant aux migrations naturelles par phototactisme positif des microphytes). Le temps d'incubation a été porté à 4 h, afin d'éviter une sursaturation; ce temps correspond à la majorité de ceux cités dans la littérature. Le temps moyen *in situ* d'emersion est de 9 h par marée. En été, ce sédiment reçoit *in situ* une énergie lumineuse bien supérieure à ce qui est reproduit au laboratoire. On étale 200 à 300 mg de sédiment humide (contenant de 40 à 60% d'eau), appartenant aux 5 mm superficiels, sur 5,6 cm² (la couche ainsi obtenue est de l'ordre de quelques microns), alors qu'en réalité ce poids de sédiment correspond à une surface d'environ 0.2 cm² *in situ*. On peut donc évaluer la surestimation à un facteur 30 si l'on admet que l'éclairement ne traverse pas la première couche d'éléments figurés *in situ* (d'après Jørgensen & Des Marais (1986) et Baillie (1987), seul 1% de la lumière ambiante pénètre à une profondeur de 0.35–0.4 mm dans la couche oxydée d'une vase). On peut également, et ceci revient au même, exprimer les résultats par unité de surface rapportée à la surface expérimentale d'étalement, si l'on admet que tout le sédiment a les mêmes potentialités sur la fraction d'épaisseur échantillonnée (5 mm), ce qui n'est sans doute pas le cas pour une vase intertidale, une microrépartition des microphytes à l'échelle inframillimétrique a été démontrée par Baillie (1987).

Aucun procédé d'arrêt n'a été utilisé en fin d'incubation. La filtration des échantillons s'effectue immédiatement sur filtre millipore de 0.45 µm de porosité, prépesé. Les filtres sont séchés à 60 °C. L'élimination du carbone inorganique non fixé, et du NaCl, se fait alors par rinçage des filtres à l'eau distillée sous dépression faible, ce qui limite la perte de matière organique marquée. Le poids sec de sédiment incubé est évalué après un deuxième séchage. On prélève un aliquote qui est mélangé à 5 cm³ d'Instagel (mélange scintillant Pakard®) et, après un passage aux ultrasons de 10 sec, on analyse l'échantillon.

Comptage en scintillation liquide

La solution aqueuse de Na₂H¹⁴CO₃ (ampoules de 1 ml, 4 µCi) provenait de Copenhague (International ¹⁴C Agency). Les comptages ont été obtenus au compteur à scintillation liquide Inter Technique®. La courbe de correction de quenching a été établie en suivant la méthode des rapports de canaux et les échantillons ont été préparés au laboratoire par adjonction de différentes quantités de CCl₄.

Equation utilisée pour le calcul de l'assimilation:

$$\text{Ass.}_i = \frac{\text{dpm corrigés échantillon}}{\text{dpm ajoutés}} \cdot (27.3) \cdot v_i \cdot (x_i)^{-1} \cdot 1.06 \cdot (h_i)^{-1}$$

Ass._i = assimilation ($\text{mg} \cdot \text{C} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$); v_i = volume d'eau d'incubation de l'échantillon (litre); 27.3 = teneur moyenne de l'eau en Carbone (= $27.3 \text{ mg} \cdot \text{C} \cdot \text{l}^{-1}$); dpm ajoutés = $8.88 \cdot 10^6$ (= $4 \mu\text{Ci}$); x_i = poids sec échantillon incubé (g); 1.06 = facteur de correction isotopique; h_i = temps d'incubation (h).

La fixation du ^{14}C à l'obscurité n'a pas été mesurée, en raison de la richesse des vasières estuariennes en bactéries, cyanophycées et eugléniens, compliquant l'interprétation de telles mesures (Cf. Sournia, 1971, dans le domaine du phytoplancton). Des essais d'évaluation du carbone excrété ont, par contre, été réalisés. A la fin de l'incubation de l'échantillon, environ 50 ml du filtrat était isolé dans un erlen, acidifié à pH 2-3, et aéré par bullage pendant environ 45 mn afin d'éliminer le $^{14}\text{CO}_2$ inorganique. Après une neutralisation à pH 9, un aliquote de 100 μl additionné à 5 ml de mélange scintillant était analysé. Cette méthode comportant des biais à plusieurs niveaux (le volume de l'aliquote est très faible et par ailleurs le $^{14}\text{CO}_2$ a pu être imparfaitement éliminé) les résultats ne sont pas présentés *in extenso*; cependant les valeurs sont en moyenne très faibles (de l'ordre de 10% de la PPP, ce qui rejoint les résultats de Nienhuis & De Bree, 1984 ou de Cadée & Hegeman, 1974).

PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS

Les pigments chlorophylliens, "chlorophylle a" (chl a + chlorophyllide a) et phéopigments, ont été dosés suivant une méthode fluorimétrique conventionnelle (Yentsch & Menzel, 1963; Lorenzen, 1966) adaptée aux sédiments (Riaux, 1982), 3 carottes ont été prélevées à chaque échantillonnage et immédiatement congelées à -20°C ; chaque carotte a été découpée en fractions (*idem* PPP) qui ont été ensuite homogénéisées et sous échantillonnées pour la mesure de la teneur en eau (après 48 h à 60°C) et en pigments. L'extraction de 1 g (± 0.001 g) de sédiment humide s'est effectuée dans 6 ml acétone à 90%; l'incubation était de 24 h au froid et à l'obscurité, et comportait 2 agitations manuelles. La mesure au fluorimètre Turner s'est effectuée après centrifugation de 3 min à 3000 rpm.

COMPTAGES CELLULAIRES

Les dénombrements cellulaires quantitatifs ont été effectués par la méthode de migration sur papier optique "Whatman 105" (Eaton & Moss, 1966; Riaux 1983). Cette méthode de migration active ne permet pas, ou mal, de tenir compte des organismes épipsammiques, à cause de leurs migrations très lentes. Seules les microphytes épipéliques ont donc été répertoriés et comptés, cependant les organismes épipéliques sont dominants dans une vase, du moins pour la fraction superficielle du sédiment. Les résultats obtenus ont été présentés antérieurement (Riaux, 1983). Seuls sont commentés ici en détail les résultats originaux concernant les variations dans l'épaisseur du sédiment, chaque niveau étant testé (Fig. 5).

RESULTATS ET DISCUSSION

TESTS METHODOLOGIQUES

Duplicata

Des fractions aliquotes d'un même échantillon ont été incubées dans des conditions identiques et à partir de poids équivalents de sédiment (Tableau II). L'écart type (σ) varie entre 42 et 23% de la moyenne (\bar{X}), la plus forte valeur (42%) étant associée, de manière classique, à la moyenne la plus élevée.

Variation de l'assimilation en fonction du temps d'incubation

Plusieurs temps d'incubation d'aliqotes d'un même échantillon ont été testés (Fig. 3A). On note de grandes différences entre l'ensemble des 3 premiers résultats (1, 2 ou 3 h d'incubation) et le dernier (4 h d'incubation). Les différences de poids de sédiment incubé, plus faible de 20% pour le dernier, ont pu induire une meilleur exposition de tous les microphytes, d'où une PPP proportionnellement plus élevée. Si l'on se réfère à la Fig. 3D, correspondant à un prélèvement du même mois, la disparité d'assimilation, pour des poids incubés allant de 0.08 à 0.1 g, atteint environ $3 \cdot 10^{-3} \text{ g} \cdot \text{C} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Par contre s'il existait une augmentation réelle d'assimilation proportionnelle à la durée d'incubation, cela signifierait que l'on se situe dans une phase exponentielle et que le temps choisi (4 h) est mal adapté.

Variation de la PPP en fonction du poids de sédiment incubé

Pour un même temps d'incubation de 4 h des fractions de différents poids d'un même échantillon ont été incubés dans des conditions identiques, afin de savoir si l'épaisseur du sédiment incubé limite, et dans quelle proportion, la PPP. Les deux exemples (Fig. 3B et D) concernent des échantillons du 13 août 1980 (assimilation élevée) et du 25 septembre 1980 (assimilation faible). Les valeurs obtenues sont fortement influencées par le poids – donc l'épaisseur – du sédiment mis à incubé. Il existe un "effet d'ombre" bien marqué malgré la très faible épaisseur de sédiment dans les coupelles. Le microphytobenthos des vasières est, théoriquement, à dominance épipélique, avec la notion de mobilité que ce terme comporte (Round, 1971). Cependant le tigmotactisme pourrait être prépondérant face au phototropisme lorsque l'épaisseur augmente, du moins durant l'immersion. D'autre part la proportion d'organismes épipsammiques à mobilité réduite est loin d'être négligeable (Riaux-Gobin, 1991). Il serait utile d'étendre la gamme des poids vers les plus faibles valeurs, afin de voir, ou non, apparaître un palier dans l'assimilation.

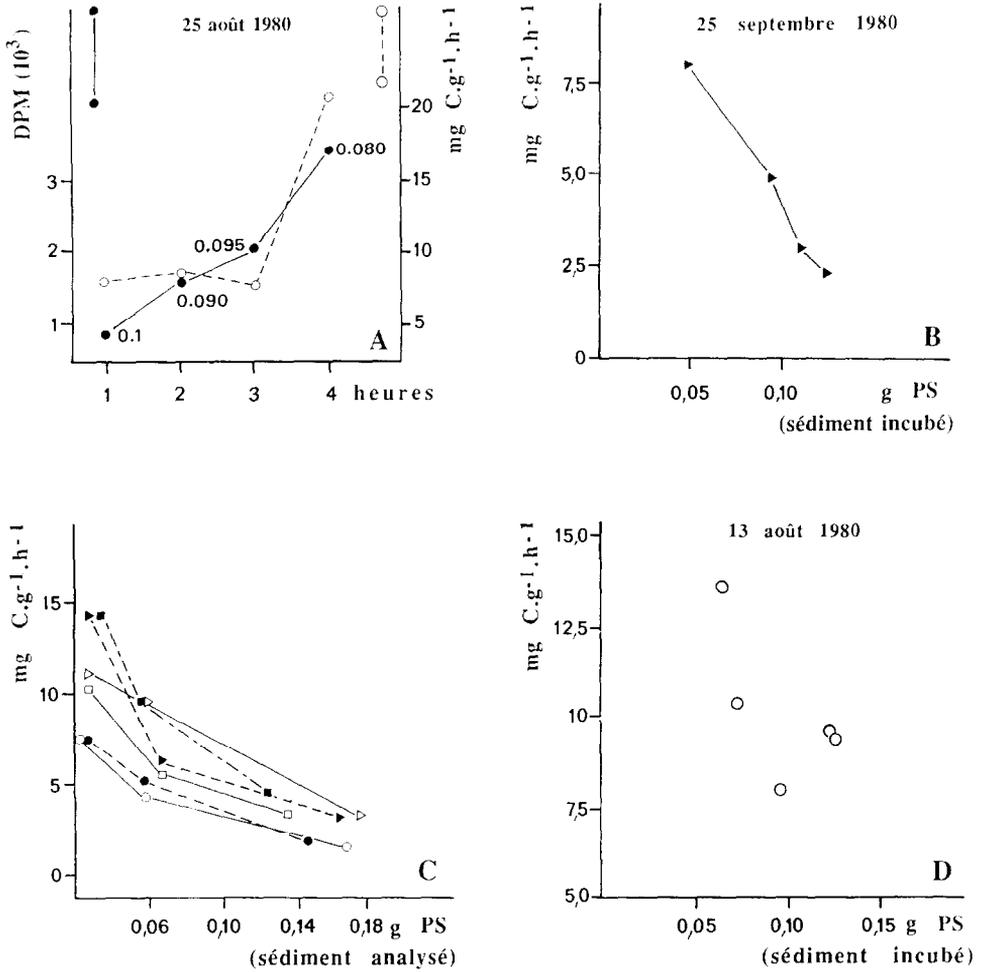


Fig. 3. Evaluation de la Production Primaire Potentielle (PPP). Essais méthodologiques: (A) variation en fonction du temps d'incubation, (B) et (D) variation en fonction du poids de sédiment incubé, (C) variation en fonction du poids de sédiment analysé (les différents figurés permettent de distinguer les trois aliquotes de poids différents pour les 6 prélèvements testés).

Variation de la PPP en fonction du poids de sédiment analysé

Un autre test a porté sur l'analyse elle-même. A partir d'échantillons incubés, filtrés et séchés dans les mêmes conditions, nous avons testé l'influence du poids de sédiment analysé sur l'évaluation de l'assimilation. Ceci met en relief un effet de "quenching". Malgré la correction des résultats, on observe une forte auto-absorption (Fig. 3C). Pour un sédiment de même nature Joint (1978) préconise l'analyse d'une quantité de sédiment inférieure à 20 mg, seuil en dessous duquel l'effet de "quenching" n'est pas significatif.

En conclusion, ces tests montrent qu'il faut être prudent dans l'interprétation des résultats, cependant il a toujours été procédé de la même manière pour tester les variations saisonnières durant 17 mois consécutifs: incubation de 100 à 150 mg PS de sédiments (provenant des 5 premiers mm), incubation de 4 h, comptage de 20 à 40 mg PS de sédiment mélangés à 5 ml d'Instagel. *A priori* la comparaison des données entre elles n'est pas illusoire. Les résultats concernant les *duplicata* (Tableau II) prouvent, cependant, qu'il aurait été souhaitable d'effectuer de manière systématique des *duplicata* en période estivale. Les écarts-types sont beaucoup moins importants en automne.

VARIATIONS SAISONNIERES

La Fig. 4 illustre les résultats de trois fractions représentatives (0–0.5 cm; 0.5–1 cm et 6–8 cm). Un gradient décroissant plus ou moins marqué existe toujours dans la colonne du sédiment (Cf. Fig. 5, où sont présentés *in extenso* tous les niveaux pour le prélèvement du 29 juillet 1980). Un cycle annuel marqué apparaît en surface. Les valeurs de la PPP minimales de décembre à mai atteignent ensuite progressivement une apogée en août. Le pic est restreint au seul mois d'août et à la fraction superficielle du sédiment. La diminution s'amorce dès le mois de septembre en 1979 comme en 1980. On peut rapprocher ces résultats de ceux obtenus par Joint (1978) sur un site comparable du sud-ouest de l'Angleterre. Là également un massif unique de production a été observé, mais s'étalant d'avril à août. Cadée & Hegeman (1974), en mer de Wadden, obtiennent des résultats du même ordre (maximum étalé d'avril à octobre). Ce qui est observé au Dourduff semble assez inédit de par la brièveté du pic. Cependant on doit noter que l'année 1980 a été marquée par une biomasse chlorophyllienne très faible au Dourduff, pouvant être consécutive aux deux pollutions pétrolières provoquées par l'"Amoco Cadiz" (1978), puis le "Tanio" (1980) (Riaux-Gobin, 1985).

Les différents travaux cités s'accordent pour décrire des pics assez différenciés de production, là où les concentrations en "Chl *a*" sont éminemment variables au cours des saisons et d'une année sur l'autre (Nienhuis & De Bree, 1984). Cependant, sur le site du Dourduff, 4 années consécutives d'étude (de 1979 à 1981) ont permis de mettre en évidence un cycle annuel de la biomasse se surimposant aux variations inter-annuelles: deux périodes plus riches, l'une au printemps et l'autre en fin d'été (Riaux-Gobin, 1985), encadrent des valeurs plus faibles en été. La diminution estivale ne semble pas attribuable à une sensibilité aux ultra-violets (Cadée & Hegeman, 1974); les concentrations toujours importantes en sels nutritifs de l'eau interstitielle sur le site d'étude permettent de penser que la biomasse ne peut pas être limitée par ce facteur. Par contre un "grazing" intense par la faune benthique peut en être la cause (Cadée & Hegeman, 1974; Es, 1982); des expériences de défaunation ont montré des répercussions directes sur l'évolution des peuplements de sites comparables (Pace et. al., 1979 et Branch & Branch, 1980 in Sundbäck, 1983; Davis & Lee, 1983 in Nienhuis & De Bree, 1984). Au Dourduff la microfaune et la meiofaune sont très riches: de nombreuses espèces de ciliés, en particulier des cyrtophores (plusieurs espèces du genre

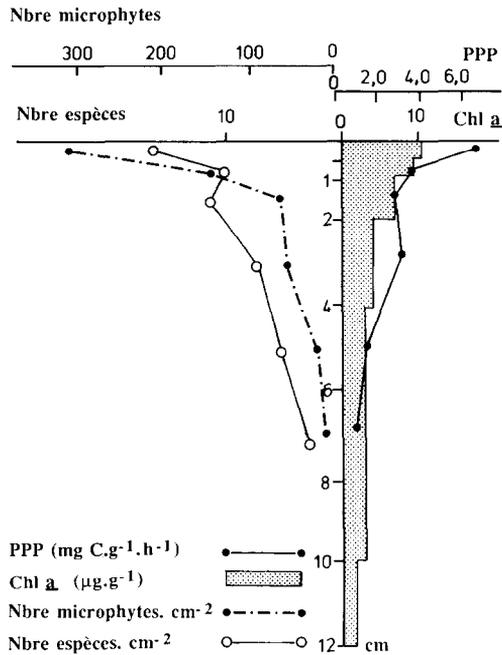


Fig. 5. Variations dans l'épaisseur du sédiment de plusieurs paramètres (production, biomasse, nombre de microphytes vivants et nombre d'espèces) lors du prélèvement du 29 juillet 1980.

dominée par *Nereis diversicolor* (2 à 4 individus par 10cm² durant l'été 1980, alors qu'il était quasiment absent en 1978–79). *N. diversicolor* est un polychète omnivore, pouvant développer un mode particulier de nutrition par filtration à travers un cône de mucus (Fauchald & Jumars, 1979); ce polychète semi-errant peut, à marée basse, explorer la surface du sédiment aux alentours de son "terrier", et participer à la limitation de la biomasse microphytobenthique. Massivement abondant en août 1980 ce polychète a pu, par "grazing" intense, stimuler la production du microphytobenthos tout en abaissant sa biomasse à cette période.

INTEGRATION PAR UNITE DE SURFACE

La production primaire potentielle exprimée, non plus par gramme de sédiment sec (Cf. Fig. 4), mais par unité de surface *in situ* (5 premiers mm), avec les réserves émises au sujet de cette extrapolation, est en moyenne de 350 mg·C·m⁻²·h⁻¹ pendant les mois d'hiver et 900 mg·C·m⁻²·h⁻¹ en été. Le pic atteint en août est supérieur à 3000 mg·C·m⁻²·h⁻¹ alors que les valeurs de biomasse chlorophyllienne par unité de surface (pour les 5 premiers mm), sont très faibles en 1980; elles varient de 25 à 60 mg Chl a ·m⁻² au cours des saisons. Ces valeurs de production, malgré l'application du facteur

de correction, sont très élevées, mais elles représentent une potentialité. Le "rapport d'assimilation" calculé à partir de ces estimations est proche de 60 durant le pic de production et de 14 en février. Les valeurs de cette productivité sont très élevées, le maximum théorique étant de 25 selon Falkowski (1981). On peut cependant rapprocher les valeurs de PPP de celles obtenues par Cadée & Hegeman (1974), pour des sites intertidaux comparables: les valeurs maximales obtenues *in situ* en été sont d'environ $1000 \text{ mg}\cdot\text{C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$, par contre les "biomasses" pigmentaires correspondantes (qui sont rapportées au premier cm et non aux 5 premiers mm) sont beaucoup plus élevées ($100\text{--}200 \text{ mg Chl } a\cdot\text{m}^{-2}$), ce qui conduit à des rapports d'assimilation beaucoup moins élevés. Récemment Daehnick et. al., 1992, ont mesuré des productions atteignant $276 \text{ mg}\cdot\text{C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (les biomasses pigmentaires maximales atteignant $125 \text{ mg chl } a\cdot\text{m}^{-2}$) dans des sables sous une végétation à *Halodule wrightii* Ascherson.

Les variations temporelles du "rapport d'assimilation" (Fig. 4B, productivité potentielle; calcul à partir des données brutes, exprimées par unité de poids sec de sédiment et non par unité de surface), confirment l'existence d'un peuplement microphytobenthique autotrophe actif, en été, malgré la faible "biomasse". D'après les travaux antérieurs concernant les dénombrements cellulaires de 1980 le pic printanier de "Chl *a*" est associé au développement d'une population de diatomées en grande partie nannophytobenthique (taille inférieure à $20 \mu\text{m}$; $15 \cdot 10^3 \text{ cellules}\cdot\text{cm}^{-2}$), tandis que le pic de production du mois d'août concorde avec la présence d'un euglénien (*Euglena* cf. *vermiformis*, $2 \cdot 10^3 \text{ cellules}\cdot\text{cm}^{-2}$) qui succède à *Euglena* cf. *limosa* Gard présente au printemps ($10^3 \text{ cellules}\cdot\text{cm}^{-2}$). De manière générale les diatomées de grande taille sont inféodées à la période hivernale tandis que celles appartenant au nannophytobenthos (formes à stratégie *r* de multiplication) pullulent en période estivale, justifiant une production primaire accrue.

VARIATIONS DANS L'ÉPAISSEUR DU SÉDIMENT

La présence de pigments photosynthétiques dans l'épaisseur de sédiments marins côtiers a été décrite et discutée par de nombreux auteurs; par contre les données concernant les dénombrements cellulaires, la répartition spécifique et la production de ces cellules au sein du sédiment restent peu nombreuses. De telles données permettent cependant d'avoir une meilleure compréhension de l'origine de ces pigments. Lors d'un prélèvement estival (29 juillet 1980) et ceci pour les diverses fractions de sédiment de 0 à 10 cm (Fig. 5) les données de "biomasse" ont été confrontées à celles de la PPP et des dénombrements cellulaires (cellules épipéliques vivantes obtenues par la méthode de migration). Un gradient surface-fond apparaît clairement pour tous les paramètres. Lors des biomasses les plus importantes, la fraction superficielle (0–0.5 cm) est environ deux fois plus riche en "Chl *a*", nombre d'espèces et nombre de cellules, que la fraction directement sous-jacente. Aux concentrations en "Chl *a*" correspondent bien des microphytes vivants: en profondeur *Navicula phyllepta* Kütting et *N.* sp. sont présentes jusqu'à 10 cm. D'autre part, un gradient existe pour ces microphytes épipéliques:

les espèces de grande taille telles *Gyrosigma wansbeckii* (Donkin) Cleve, *G. fasciola* (Ehrenberg) Cleve ou *Euglena* cf. *limosa*, se cantonnent à la surface du sédiment (0–0.5 cm). Dans les fractions inférieures seules les espèces de petite taille (nannophyto-benthos) sont encore présentes, telle *Navicula phyllepta*. Les cyanophycées et eugléniens sont principalement inféodés à la surface du sédiment. Ces observations peuvent être rapprochées de celles d'autres auteurs tels Riznyk & Phinney (1972), Round (1979), Joint et. al. (1982) ou Baillie (1987) décrivant des stratifications et gradients d'espèces, de taille, ou d'adaptation des microphytes. La répartition et la migration active et rythmique des organismes autotrophes dans l'épaisseur du sédiment dépendent, d'après ces auteurs, de nombreux facteurs, tels la granulométrie, l'exposition hydroclimatique ou le "grazing".

Si le fractionnement choisi lors de cette étude ne permet pas de préciser la répartition verticale millimétrique des microphytes, la méthode utilisée de migration active sur support organique sélectionne par contre les organismes qui migrent vers la surface de chaque fraction par phototactisme positif, tigmotactisme ou rythme endogène lié à la marée, et ceci en l'absence de macrofaune. Il est ainsi possible de relier, dans l'épaisseur du sédiment, les valeurs de "biomasse" et de production à la présence de microphytes vivants. Les résultats (Fig. 5) confirment l'existence de cellules vivantes, jusqu'à 8–10 cm, potentiellement capables de migrer lorsque les conditions sont favorables (la méthode de migration permettant de soumettre les microphytes des divers niveaux à des conditions d'éclairement qu'ils auraient en surface). D'autres données, non présentées ici, confirment ces résultats. Pourtant ces cellules semblent en nombre bien inférieur à ce que laisseraient prévoir les concentrations en "Chl *a*"; ceci rejoint les conclusions de Taylor & Gebelin (1966). Il est donc possible qu'une fraction des organismes enfouis ait perdu la capacité de migrer (formes quiescentes ou enkystées), ou bien que dominant dans ces strates des formes typiquement épipsammiques très peu mobiles. Les résultats de la PPP ne confirment pas cette dernière hypothèse. En effet, la PPP, encore significative à 4 cm de profondeur, suit un gradient surface-fond semblable à celui des cellules vivantes dénombrées (Fig. 5). Le "Rapport d'assimilation" se répartit suivant un gradient plus ou moins régulier mais dont les valeurs extrêmes sont proches de celles rencontrées au cours des variations saisonnières de surface. Ce rapport d'assimilation a été calculé pour de nombreux autres prélèvements: il est systématiquement inférieur (de 20 à 50%) dès le deuxième demi-centimètre de sédiment. Deux hypothèses peuvent être formulées: soit les cellules microphytiques enfouies ont une production potentielle faible en rapport de leur stock pigmentaire, soit les concentrations en "Chl *a*" sont surestimées dans les strates anoxiques du sédiment (biais de dosage, ou présence de pigments "fossiles").

Le rapport d'assimilation décroissant avec la profondeur illustre le fait que les microphytes enfouies ont perdu une partie de leur potentialité initiale de production. Ceci diminue l'importance du rôle attribué à l'eau interstitielle dans la circulation passive des cellules; en effet, une telle circulation, avec des retours plus ou moins cycliques à des conditions favorables pour les microphytes, devrait maintenir leur potentialité

initiale. Les vasières intertidales sont régulièrement remaniées lors des tempêtes, orages ou par les forts courants de marée aboutissant à des remises en suspension suivies de sédimentation; ces remaniements participent plus à enfouir les microphytes qu'à les faire circuler. De même, le rôle souvent invoqué de la bioturbation, permettant des échanges surface / fond actifs, est ainsi minimisé.

REMERCIEMENTS

Nous remercions tous ceux qui ont collaboré à cette étude: les marins de la Station Biologique de Roscoff et en particulier l'équipage de la "Navicula"; M. Le Jollec, J.-L. Birrien, J. Piron (dosages pigmentaires), M.-J. Bodiou (aide à l'iconographie), ainsi que Dr G. Deroux, Dr A. Sournia et Dr G. C. Cadée pour leur lecture critique du manuscrit. Rédigé à partir de données de la Thèse ès Sc. de C. R.-G.

REFERENCES

- Admiraal, W., L. A. Bouwman, L. Hoekstra & K. Romeyn, 1983. Qualitative and quantitative interactions between microphytobenthos and herbivorous meiofauna on a brackish intertidal mudflat. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, Vol. 68, pp. 175-191.
- Asmus, R., 1981. Field measurements on seasonal variation in the activity of primary producers on a sandy tidal flat in the northern Wadden Sea. In, *Dynamic aspects of marine ecosystems 16 th Europ. Mar. Biol. Symp.* Texel, 1981. *Neth. J. Sea Res.*, Vol. 16, pp. 389-402.
- Baillie, P. W., 1987. Diatom size distributions and community stratification in estuarine intertidal sediments. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, Vol. 25, pp. 193-209.
- Cadée, G. C. & J. Hegeman, 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, Vol. 8, pp. 260-291.
- Cadée, G. C., 1980. Reappraisal of the production and import of organic carbon in the Western Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, Vol. 14, pp. 305-322.
- Cahoon, L. B. & J. E. Cooke, 1992. Benthic microalgal production in Onslow Bay, North Carolina, U.S.A. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, Vol. 84, pp. 185-196.
- Charpy-Roubaud, C. & A. Sournia, 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. In, *Microalgal growth: inputs and losses, practical approaches*, edited by S. Y. Maestrini & F. Rassoulzadegan, *Mar. Microbial. Food Webs.*, Vol. 4, Masson, Paris, New York & Milan, pp. 31-57.
- Colijn, F., & V. N. de Jonge, 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, Vol. 14, pp. 185-196.
- Daehnick, A. E., M. J. Sullivan & C. A. Moncreiff, 1992. Primary production of the sand microflora in seagrass beds of Mississippi Sound. *Bot. Mar.*, Vol. 35, pp. 131-139.
- Darley, W. M., E. L. Dunn, K. S. Holmes & H. G. Larey, III, 1976. A ¹⁴C method for measuring epibenthic microalgal productivity in air. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 25, pp. 207-217.
- Eaton, J. W. & B. Moss, 1966. The estimation of numbers and pigment content in epipelagic algal populations. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 11, pp. 584-595.
- Es, F. B. van, 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems Dollard estuary. *Mar. Biol.*, Vol. 66, pp. 95-108.
- Falkowski, G., 1981. Light-shade adaptation and assimilation numbers. *J. Plankton Res.*, Vol. 3, pp. 203-216.

- Fauchald, K. & P. A. Jumars, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, Vol. 17, pp. 193–284.
- Fielding, P. J., K. St. J. Damstra & G. M. Branch, 1988. Benthic diatom biomass, production and sediment chlorophyll in Langebaan Lagoon, South Africa. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, Vol. 27, pp. 413–426.
- Gould D.M. & E.D. Gallagher, 1990. Field measurement of specific growth rate, biomass, and primary production of benthic diatoms of Savin Hill Cove, Boston. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 35, pp. 1757–1770.
- Grøntved, J., 1960. On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some Danish fjords. *Medd. Dan. Fisk. Havunders.*, Vol. 3, pp. 55–91.
- Joint, J. R., 1978. Microbial production of an estuarine mudflat. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, Vol. 7, pp. 185–195.
- Joint, J. R., J. M. Gee & R. M. Warwick, 1982. Determination of fine scale vertical distribution of microbes and meiofauna in an intertidal sediment. *Mar. Biol.*, Vol. 72, pp. 157–164.
- Jönsson, B., 1991. A ^{14}C -incubation technique for measuring microphytobenthic primary productivity in intact sediment cores. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 36, pp. 1485–1492.
- Jørgensen, B. B. & D. J. Des Marais, 1986. A simple fiberoptic probe for high resolution measurements: Application in marine sediment. *Limnol. Oceanogr.* Vol. 31, pp. 1376–1383.
- Lacaze, J.-C., 1978. Etude expérimentale de l'influence des produits pétroliers sur la production primaire de l'environnement marin. Thèse Doc. Sci. Nat. Paris, 496 pp.
- Lorenzen, C. J., 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.*, Vol. 13, pp. 223–227.
- Marshall, N., D. M. Skauen, H. C. Lampe & C. A. Oviatt, 1973. Primary production of benthic microflora. *Monographs on oceanographic methodology*, UNESCO, Paris, Vol. 3, pp. 37–44.
- Montagna, P. A., 1984. *In situ* measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, Vol. 18, pp. 119–130.
- Nienhuis, P. H. & B. H. H. De Bree, 1984. Carbon fixation and chlorophyll in bottom sediments of brackish lake Grevelingen, The Netherlands. *Neth. J. Sea Res.*, Vol. 18, pp. 337–359.
- Rasmussen, M. B., K. Henriksen & A. Jensen, 1983. Possible causes of temporal fluctuations in primary production of the microphytobenthos in the Danish Wadden Sea. *Mar. Biol.*, Vol. 73, pp. 109–114.
- Revsbech, N. P., 1989. An oxygen microsensor with a guard cathode. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 34, pp. 474–478.
- Revsbech, N. P., B. B. Jørgensen & O. Brix, 1981. Primary production of microalgae in sediments measured by oxygen microprofile, $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ -fixation, and oxygen exchange methods. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 26, pp. 717–730.
- Revsbech, N. P. & B. B. Jørgensen, 1983. Photosynthesis of benthic microflora measured with high spatial resolution by the O_2 microprofile method: capabilities and limitations of the method. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 28, pp. 749–756.
- Riaux, C., 1982. La chlorophylle *a* dans un sédiment estuarien de Bretagne Nord. *Ann. Inst. Océanogr.*, Vol. 58, pp. 185–203.
- Riaux, C., 1983. Structure d'un peuplement estuarien de diatomées épipéliques du nord Finistère. *Oceanologica Acta*, Vol. 6, pp. 173–183.
- Riaux-Gobin, C., 1985. Long-term changes in microphytobenthos in a Brittany estuary after the "Amoco Cadiz" oil spill. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, Vol. 24, pp. 51–56.
- Riaux-Gobin, C., 1991. The diatom genus *Cocconeis* from an intertidal mud flat of North Brittany: source and diversity. *Can. J. Bot.*, Vol. 69, pp. 597–601.
- Riznyk, R. Z. & H. K., Phinney, 1972. The distribution of intertidal phytoplankton in an Oregon estuary. *Mar. Biol.*, Vol. 13, pp. 218–324.
- Romagoux, J. C., 1980. Caractéristiques du microphytobenthos d'un lac volcanique méromictique (Lac Pavin, France). II. Productivité et corrélations. *In. Rev. Gesamten. Hydrobiol.*, Vol. 65, pp. 849–869.
- Round, F. E., 1971. Benthic marine diatoms. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, Vol. 9, pp. 83–139.

- Round, F. E., 1979. A diatom assemblage living below the surface on intertidal sand flats. *Mar. Biol.*, Vol. 54, pp. 219–223.
- Sorsa, K., 1979. Primary production of epipelagic algae in lake Suomunjarvi, Finnish north Karelia. *Ann. Bot. Fennici*, Vol. 16, pp. 351–366.
- Sournia, A., 1971. Mesure de la production primaire des océans par la méthode du ^{14}C . In, *l'énergie nucléaire et ses applications biologiques à Madagascar. Terre Malgache*, n. spec., Vol. 12, Univ. Madagascar et Ecole Nat. Sup. Agro, Tananarive, pp. 251–267.
- Stemann Nielsen, E., 1952. Use of radio-active carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, Vol. 18, pp. 117–140.
- Sundbäck, K., 1983. Microphytobenthos on sand in shallow brackish water, Öresund, Sweden. primary production, chlorophyll a content and species composition (diatoms) in relation to some ecological factors. Thesis, Lund University, 209 pp.
- Sundbäck, K. & B. Jönsson, 1988. Microphytobenthic productivity and biomass in sublittoral sediments of a stratified bay, southeastern Kattegat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 122, pp. 63–81.
- Sundbäck, K., B. Jönsson, P. Nilsson & I. Lindström, 1990. Impact of accumulating drifting macroalgae on a shallow-water sediment system: an experimental study. *Mar. Ecol. Progr. ser.*, Vol. 58, pp. 261–274.
- Taylor, W. R. & C. D. Gebelein, 1966. Plant pigments and light penetration in intertidal sediments. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, Vol. 13, pp. 229–237.
- Tuculesco, J., 1962. Etudes protozoologiques sur les eaux roumaines, I- espèces nouvelles d'Infusoires de la mer Noire et des Bassins salés paramarins. *Arch. Protistenk.*, Vol. 106, pp. 1–36.
- Varela, M., 1985. Medida de la producción primaria de la microflora bentónica. Revision metodológica. *Bot. Inst. Exp. Oceanogr.*, Vol. 2, pp. 53–68.
- Varela, M. & E. Penas, 1985. Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the ria de Arosa, NW Spain. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, Vol. 25, pp. 111–119.
- Wasmund, N., 1984. Production and distribution of the microphytobenthos in the sediment of Lake Mikolasjskie. *Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol.*, Vol. 69, pp. 215–229.
- Yentsch, C. S. & D. W. Menzel, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, Vol. 19, pp. 1221–1231.