



HAL
open science

**PRODUCTION POTENTIELLE ET
CONSOMMATION D'OXYGÈNE SUR UNE VASIÈRE
INTERTIDALE AU COURS D'UNE ÉMERSION**
**Oxygen production and consumption on an intertidal
mudflat during emersion**

D Gouleau, G Blanchard, V Cariou-Le Gall

► **To cite this version:**

D Gouleau, G Blanchard, V Cariou-Le Gall. PRODUCTION POTENTIELLE ET CONSOMMATION D'OXYGÈNE SUR UNE VASIÈRE INTERTIDALE AU COURS D'UNE ÉMERSION Oxygen production and consumption on an intertidal mudflat during emersion. Vie et Milieu / Life & Environment, 1994, pp.109-115. hal-03047914

HAL Id: hal-03047914

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03047914v1>

Submitted on 9 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

PRODUCTION POTENTIELLE ET CONSOMMATION D'OXYGÈNE SUR UNE VASIÈRE INTERTIDALE AU COURS D'UNE ÉMERSION

Oxygen production and consumption on an intertidal mudflat during emersion

D. GOULEAU, G. BLANCHARD et V. CARIOU-LE GALL

CNRS-IFREMER,

Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture de L'Houmeau
B.P. 5, 17137 L'Houmeau, France

OXYGÈNE
VASIÈRE INTERTIDALE
MINI-CHAMBRES BENTHIQUES
MICROPHYTOBENTHOS

RÉSUMÉ – La production potentielle nette et la demande en oxygène du sédiment (DOS) ont été mesurées au cours d'une émersion sur une vasière intertidale de la baie de Marennes-Oléron (Charente-Maritime, France) en fin de période hivernale. La consommation et la production d'oxygène se sont accrues pendant l'émersion. En particulier, la production potentielle a presque doublé (de 115 à 221 mg O₂ m⁻² h⁻¹). La consommation due à l'activité des communautés benthiques ne représentait que 3 % de la production par le microphytobenthos. La teneur en chlorophylle *a* a augmenté d'environ 40 % à partir de la cinquième heure d'émersion. L'activité autotrophe a donc paru prédominante à cette période de l'année.

OXYGEN
INTERTIDAL MUDFLAT
BENTHIC CHAMBERS
MICROPHYTOBENTHOS

ABSTRACT – The net potential production and oxygen demand of the sediment (SOD) have been measured during emersion on an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay (Charente-Maritime, France) in late winter. Oxygen consumption and production both increased during the emersion period; in particular, production almost doubled (from 115 to 221 mg O₂ m⁻² h⁻¹). Consumption due to benthic community respiration only represented 3 % of production by microphytobenthos. Sediment chlorophyll *a* exhibited a 40 % increase after five hours of emersion. Autotrophic activity seemed to be predominant at this period of the year.

INTRODUCTION

Les zones humides maritimes, généralement associées aux systèmes estuariens et lagunaires, sont largement répandues à la surface du globe et sont particulièrement bien représentées sur la façade atlantique française (Manaud et Monbet, 1980). Elles sont caractérisées, dans leur partie inférieure et moyenne, par des vasières intertidales qui sont soumises à des conditions drastiques à cause du balancement biquotidien des marées (Gouleau, 1975) : érosion de l'interface eau-sédiment, brusques et fortes variations de salinité, température, éclaircissement, teneur en eau... Pourtant, par certains aspects comme les activités microbiennes autotrophe et hétérotrophe ou la régénération des nutriments (McLusky, 1989 ; Day *et al.*, 1989), ces vasières s'avèrent fortement productives et pourraient largement contribuer à l'enrichissement des masses d'eaux côtières.

Pendant la phase d'émersion, l'interface air-sédiment reçoit une quantité d'énergie considérable,

sous forme de chaleur et de rayonnement, qui contraste avec les conditions prévalant pendant l'immersion. Pour en bénéficier, les populations d'Algues unicellulaires doivent cependant faire preuve de plasticité physiologique afin d'ajuster leur métabolisme aux écarts rapides des paramètres environnementaux. Théoriquement, l'élévation de température doit stimuler l'activité bactérienne et l'accroissement de l'intensité lumineuse a pour effet d'augmenter le potentiel photosynthétique du microphytobenthos. En conséquence, la productivité globale de la vasière est vraisemblablement directement liée à la dynamique de la production des communautés microbiennes pendant l'émersion.

L'objectif de la présente étude est d'analyser, à l'échelle horaire, la dynamique de la production potentielle et de la consommation d'oxygène à la surface du sédiment d'une vasière intertidale de la baie de Marennes-Oléron (Charente-Maritime, France) à marée basse. Les mesures ont été réalisées à la fin de l'hiver car des tapis denses de Diatomées se forment à la surface du sédiment à

cette période de l'année. Le métabolisme lié à l'oxygène est considéré ici comme le reflet des activités microbiennes autotrophe et hétérotrophe. La teneur en chlorophylle *a* sédimentaire, l'intensité lumineuse et la température ont été suivies pendant toute la durée de l'expérience.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expériences ont été réalisées sur une vasière intertidale située dans la partie orientale de la baie de Marennes-Oléron au lieu-dit « Côte de Monportail » le 19 mars 1992 pendant la phase d'émergence qui a duré 7 h 30 min (marée basse à 11 h 08 min, TU + 1 ; coefficient 111).

1. Métabolisme lié à l'oxygène

Les quantités d'oxygène produites ou consommées à la surface du sédiment à marée basse ont été évaluées indirectement en mesurant la variation de la teneur en oxygène d'un volume d'eau contenu dans des incubateurs benthiques. Des essais préliminaires ont permis de s'assurer de l'absence d'effet de confinement dans l'eau et le sédiment pendant toute la durée de l'incubation. Cette technique recrée artificiellement une interface eau-sédiment pendant la phase d'émergence. On ne peut pas s'affranchir de cette contrainte imposée par la technique ; c'est la seule façon de mesurer un flux effectif d'oxygène *in situ*. La valeur absolue du flux mesuré à l'interface eau-sédiment n'est probablement pas la même que celle du flux supposé avoir lieu à l'interface air-sédiment. En revanche, d'un point de vue relatif, la comparaison de mesures faites à différents moments de l'émergence, si elles sont effectuées de façon rigoureusement identiques, permet tout à fait de mettre en évidence l'influence du temps d'émergence précédant les mesures respectives. Il est ainsi possible de garantir la relation entre la variation du flux d'oxygène mesuré à l'interface eau-sédiment (témoignant d'une activité microbienne) et le temps d'émergence, même si la surface du sédiment observé n'est pas réellement en émergence. Selon ce principe, les processus de production et de consommation d'oxygène ont été estimés au début, au milieu et à la fin de l'émergence.

Par ailleurs, comme l'azote peut être provisoirement un facteur limitant la production microalgale, le fait de recréer artificiellement une interface eau-sédiment risque de fournir une source d'azote par l'eau surnageante et donc de stimuler la production primaire microphytobenthique. Dans ces conditions, les flux d'oxygène que

nous avons mesurés nous donnent une production potentielle.

Pour mesurer la demande en oxygène du sédiment (DOS), 3 séries de 12 incubateurs obscurs (en PVC, contenant 0,265 l et couvrant 36,30 cm² sur une hauteur d'eau d'environ 7 cm) ont été enfoncées de façon aléatoire à la surface du sédiment, respectivement 10 minutes (7 h 30 min, T₀), 2 h (9 h 30 min, T₂) et 4 h (11 h 30 min, T₄) après le retrait de l'onde de jusant. Pour chacune d'entre elles, la teneur en oxygène a été mesurée initialement dans l'eau d'incubation, puis 4 incubateurs ont été prélevés toutes les heures pour obtenir des durées d'incubation de 1, 2 et 3 h. La contribution du bactérioplancton et du phytoplancton a été évaluée par des incubations parallèles de flacons obscurs et a été retranchée des valeurs mesurées dans les incubateurs.

Il a alors été possible d'établir, à partir de ces échantillons indépendants, une régression linéaire entre la teneur en oxygène dissous dans l'eau et le temps d'incubation, la pente négative de la droite de régression représentant la consommation totale d'oxygène (DOS) pendant les 3 h d'incubation. Une analyse de covariance a ensuite été utilisée pour tester l'hypothèse nulle (H₀) d'égalité des pentes obtenues à différents stades de l'émergence.

De plus, pour dissocier la demande biologique en oxygène (DBO) de la demande chimique (DCO), du nitrate de sodium (NaN₃) a été ajouté (concentration finale de 1,5 g.l⁻¹) dans 4 incubateurs supplémentaires au début de l'expérience pour stopper toute activité biologique (Sommaruga, 1991).

La production nette potentielle d'oxygène de l'interface a été évaluée de manière similaire, avec soustraction de la production planctonique, au moyen d'incubateurs transparents (en polycarbonate, contenant 0,325 l en couvrant 43 cm² avec une hauteur d'eau d'environ 7 cm) : 2 séries de 4 incubateurs ont été placées à la surface du sédiment, respectivement 10 minutes (7 h 30 min, T₀) et 3 h 30 min (11 h 30 min, T_{3,5}) après le retrait de la mer. Seules les concentrations initiales et finales (après environ 3 h d'incubation, de T₀ à T_{3,5} et de T_{3,5} à T_{7,25}) ont été mesurées. Comme un test de comparaison de pentes n'était pas réaliste dans ces conditions, une comparaison des concentrations finales entre les 2 incubations a été réalisée au moyen du test *t*.

Ce type de mini-chambres benthiques a déjà été utilisé par Davis et McIntire (1983) (300 ml ; 36,3 cm²), Plante-Cuny et Bodoy (1987) (300 ml ; 43 cm²) et Kristensen *et al.* (1988) (125-250 ml ; 25 cm²).

En pratique, tous ces incubateurs, obscurs et transparents, sont enfoncés dans le sédiment jusqu'à une profondeur de 3 cm. Ils sont ensuite rem-

plis d'eau (prélevée avant le retrait de l'onde de jusant) sans créer de bulles d'air et sans remettre le sédiment en suspension à l'aide d'une seringue de 300 ml. On laisse largement déborder pour chasser tout l'air et on ferme hermétiquement avec un bouchon en caoutchouc. On suit la procédure inverse pour récupérer l'eau à l'issue de l'incubation. L'oxygène a été dosé conformément à la méthode de Winkler sur ces échantillons.

2. Biomasse chlorophyllienne

Des carottes de sédiment de 5,7 cm² de section ont été prélevées toutes les heures de 7 h 30 min (T₀) à 13 h 30 min (T₆) pour doser la Chl. *a*. Pour chaque temps de prélèvement, des triplicats ont été échantillonnés de façon aléatoire et les 5 premiers mm de sédiment ont été immédiatement congelés dans de l'azote liquide et conservés à l'obscurité pour éviter toute dégradation pigmentaire. Le sédiment a ensuite été lyophilisé et l'extraction des pigments chlorophylliens s'est effectuée sur 100 mg de sédiment sec dans 5 ml d'acétone à 90 % à 5°C et à l'obscurité pendant 24 h. Les concentrations mesurées ont été exprimées en mg Chl *a* m⁻².

Tous les dosages de Chl. *a* ont été réalisés par la méthode de chromatographie liquide à haute pression en phase inverse. La méthode de Mantoura et Llewellyn (1983) a été utilisée après modification de la composition de l'éluant B ainsi que du gradient d'éluant. La phase mobile consiste en un éluant A composé de solution P,

d'eau distillée et de méthanol dans les proportions respectives de 10 : 10 : 80 par volume et en un éluant B constitué d'acétone et de méthanol à raison de 40 : 60 par volume. La solution P est constituée de 1,5 g de tétrabutyl ammonium acétate (Fluka, 95 %) et de 7,7 g d'ammonium acétate complétés à 100 ml d'eau distillée.

Pour l'analyse, 150 µl de solution P ont été additionnés à 500 µl d'extrait acétonique. Après 5 min. de stabilisation, 100 µl du mélange ont été injectés dans la boucle du chromatographe. Le gradient d'éluant, initialement à 20 % d'éluant B, passe à 100 % de B en 7 min., y reste pendant 6 min. avant de revenir à 20 % de B en 4 minutes. La colonne a été rincée par le mélange de solvants pendant 5 min. entre chaque injection d'échantillon. Un fluorimètre (Kontron, SFM 25) a permis la détection de fluorescence de la Chl. *a* avec une longueur d'onde d'excitation de 430 nm et une longueur d'onde d'émission fixe de 664 nm. Les standards de Chl. *a* utilisés correspondent à des préparations commerciales (Sigma).

3. Enregistrements en continu

L'intensité lumineuse incidente à la surface de la vasière (µmol.m⁻² s⁻¹) et la température de la vase ont été enregistrées pendant toute la phase d'émersion grâce à une centrale d'acquisition (Li-Cor DataLogger LI-1000). Les 2 paramètres ont été intégrés sur des périodes de 30 min., correspondant à la moyenne de valeurs prises toutes les 5 secondes. L'éclairement (Photosynthetic Photon

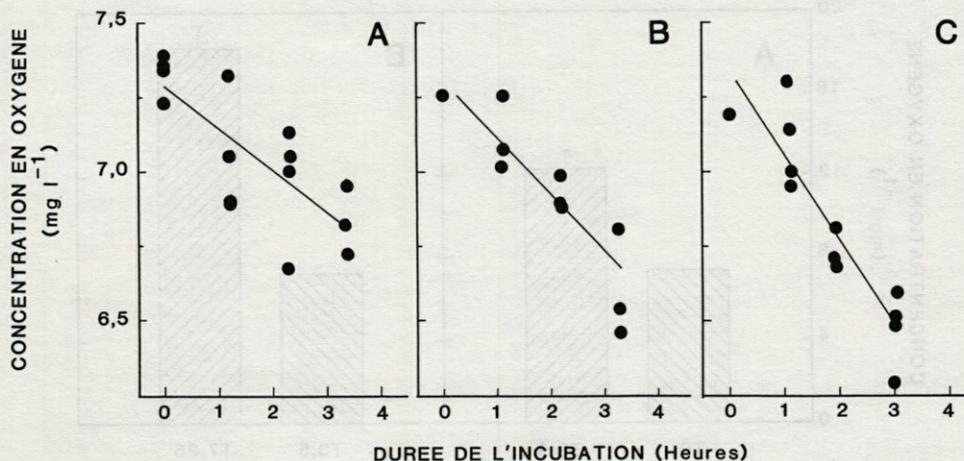


Fig. 1. — Baisse de la teneur en oxygène (mg l⁻¹) dans les incubateurs obscurs en fonction de la durée de l'incubation (heures). Les pentes négatives des droites de régression représentent la consommation d'oxygène par le sédiment au cours de trois incubations successives : A. de T₀ à T₃, B. de T₂ à T₅, C. de T₄ à T₇ (Les indices 0 à 7 correspondent au nombre d'heures après le retrait de l'onde de jusant).

Decrease of oxygen concentration (mg l⁻¹) in dark incubators as a function of incubation duration (hours). Negative slopes indicate sediment oxygen consumption for three successive incubations : from T₀ to T₃, B. from T₂ to T₅, C. from T₄ to T₇. Subscripts 0 to 7 indicate the number of hours following the beginning of emersion.

Tabl. I. – Equations des régressions linéaires utilisées pour calculer la demande en oxygène du sédiment (DOS) pour les 3 incubations successives. y est la DOS ($\text{mg O}_2 \text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$) et x le temps d'incubation (heures).

Equation of the linear regressions used to calculate sediment oxygen demand (SOD) during the 3 successive incubations. y is SOD ($\text{mg O}_2 \text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$) and x the incubation time (hours).

Incubations	Droites de régression	R ²	p
T ₀ à T ₃	$y = 7,28(\pm 0,06) - 0,142(\pm 0,03)x$	0,62	***
T ₂ à T ₅	$y = 7,31(\pm 0,07) - 0,188(\pm 0,03)x$	0,75	***
T ₄ à T ₇	$y = 7,33(\pm 0,08) - 0,281(\pm 0,04)x$	0,83	***

Flux Density) a été mesurée par une sonde atmosphérique plate Li-Cor LI-190SA Quantum Sensor et la température par une sonde Li-Cor LI-1000-15.

RÉSULTATS

1. Demande en oxygène du sédiment (DOS)

La consommation d'oxygène dans les incubateurs obscurs n'est pas constante tout au long du temps d'émergence (Fig. 1). Aux différents stades de l'émergence (10 min., 2 h et 4 h après le retrait de l'onde de jusant), la baisse de la teneur en oxygène dans l'eau d'incubation au cours des 3 h

d'incubation s'est accrue. Les pentes négatives des régressions (Fig. 1 et Tabl. I), représentant les flux d'oxygène vers le sédiment, sont significativement différentes (comparaison de pente par analyse de covariance : $0,001 < p < 0,01$) : la consommation d'oxygène pendant la phase finale de l'émergence (de T₄ à T₇) était plus importante.

Pour les trois stades successifs de l'émergence, la DOS (i.e., consommation rapportée à une unité de surface et de temps) était respectivement de $10,36 \pm 2,19$, $13,72 \pm 2,19$ et $20,50 \pm 2,92 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Les incubations réalisées avec du NaN_3 montrent que la demande chimique moyenne en oxygène du sédiment représentait environ 67 % de la demande totale moyenne, la partie complémentaire étant due à la respiration des communautés benthiques.

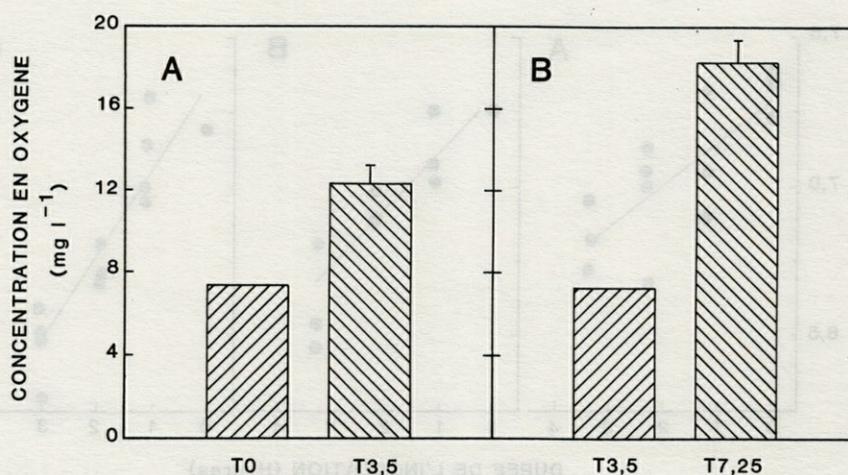


Fig. 2. – Teneur en oxygène (mg l^{-1}) dans les incubateurs transparents au début et à la fin de deux incubations successives (valeurs moyennes + une demie Erreur Standard) : A. Pendant la première partie de l'émergence (de T₀ à T_{3,5}), B. Pendant la seconde partie de l'émergence (de T_{3,5} à T_{7,25}) (Les indices 0 à 7 correspondent au nombre d'heures après le retrait de l'onde de jusant).

Oxygen concentration (mg l^{-1}) in clear incubators at the beginning and the end of two successive incubations (averages + half SE) : A. During the first part of emergence (from T₀ to T_{3,5}), B. During the second part of emergence (from T_{3,5} to T_{7,25}). Subscripts 0 to 7 indicate the number of hours following the beginning of emergence.

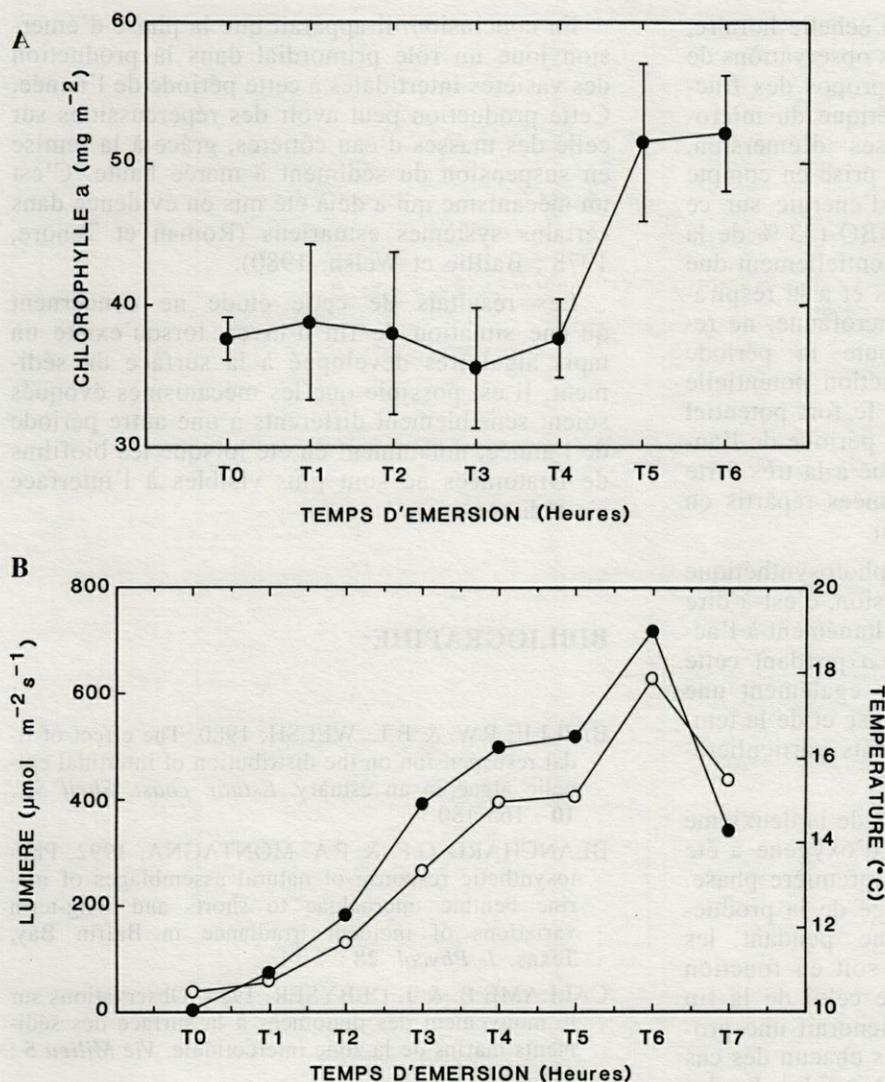


Fig. 3. – A, Concentration de la chlorophylle *a* (mg m⁻²) dans les 5 premiers millimètres du sédiment au cours de l'émersion (de T₀ à T₆). (Les indices 0 à 7 correspondent au nombre d'heures après le retrait de l'onde de jusant). Les cercles pleins représentent la moyenne de trois répliquats, les barres verticales l'erreur standard. B, Intensité lumineuse (μmol m⁻² s⁻¹; cercles pleins) et température (°C; cercles vides) pendant la période d'émersion (de T₀ à T₇). (Les indices 0 à 7 correspondent au nombre d'heures après le retrait de l'onde de jusant).

A, Chlorophyll *a* concentration (mg m⁻²) in the top 5 mm of the sediment during emersion. Subscripts 0 to 7 indicate the number of hours following the beginning of emersion. Full circles represent the mean of three replicates ± SE. B, Photosynthetic Photon Flux Density (μmol m⁻² s⁻¹; filled circles) and temperature (°C; hollow circles) during emersion (from T₀ to T₇). Subscripts 0 to 7 indicate the number of hours following the beginning of emersion.

2. Production d'oxygène

Il y a eu production nette potentielle d'oxygène dans les incubateurs transparents tout au long de la période d'émersion (Fig. 2). Cependant, l'augmentation de la teneur en oxygène est plus importante dans la deuxième partie de l'émersion. Lors de la première incubation (Fig. 2A), la concentration est passée de 7,33 à 12,34 mg O₂ l⁻¹, soit une augmentation d'environ 68 %, alors que pendant la seconde incubation (Fig. 2B) la concentration a augmenté de 153 % (de 7,22 à 18,30 mg O₂ l⁻¹). Les concentrations initiales étant pratiquement identiques, nous avons testé les teneurs finales et il est clair que les valeurs de la seconde incubation étaient significativement supérieures (test-*t* unilatéral : $p < 0,001$) à celle de la première. Rapportée à une unité de surface et de temps, la production d'oxygène était presque 2 fois plus forte de T_{3,5} à T_{7,25} (220,98 ± 10,72 mg O₂ m² h⁻¹) que de T₀ à T_{3,5} (115,42 ± 19,81 mg O₂ m² h⁻¹).

3. Biomasse chlorophyllienne

La concentration en Chl. *a* dans les 5 premiers mm du sédiment a augmenté entre T₄ et T₅ (Fig. 3), délimitant 2 périodes différentes et homogènes : de T₀ à T₄, la teneur en Chl. *a* est de 37,65 ± 1,64 mg m⁻², et de T₅ à T₆ elle atteint 51,80 ± 3,09 mg m⁻², soit une augmentation d'environ 38 %. La seconde période est significativement supérieure à la première (test-*t* unilatéral : $p < 0,001$).

DISCUSSION ET CONCLUSION

La demande totale en oxygène du sédiment ainsi que sa production, qui reflètent l'activité des communautés hétérotrophe et autotrophe, se sont accrues sur la vase intertidale au cours du temps d'émersion (Fig. 1 et 2). En montrant qu'il

existe une variabilité des flux à l'échelle horaire, cette étude confirme les premières observations de Pinckney et Zingmark (1991) à propos des fluctuations de l'activité photosynthétique du microphytobenthos pendant les phases d'émergence. Cette variabilité n'est pas encore prise en compte dans l'établissement des bilans d'énergie sur ce type d'écosystème. De plus, la DBO (33 % de la demande totale DOS), qui est essentiellement due à l'activité des Bactéries aérobies et à la respiration de la méiofaune et de la macrofaune, ne représentait en moyenne sur toute la période d'émergence que 3 % de la production potentielle nette d'oxygène, ce qui souligne le fort potentiel des processus autotrophes à cette période de l'année, potentiel qui peut être attribué à la très forte abondance de biofilms de Diatomées répartis en agrégats à la surface du sédiment.

L'augmentation de l'activité photosynthétique dans la deuxième phase de l'émergence, c'est-à-dire à partir de T₃, s'est produite simultanément à l'accroissement de la teneur en Chl.*a* pendant cette même période (Fig. 3). Il existe également une augmentation de l'énergie lumineuse et de la température à la surface des sédiments particulièrement entre T₅ et T₆ (Fig. 3B).

Sur le plan quantitatif, au cours de la deuxième phase d'émergence, la production d'oxygène a été supérieure de 50 % à celle de la première phase. Si l'on calculait la valeur cumulée de la production potentielle nette d'oxygène pendant les 7 h 30 min que dure l'émergence, soit en fonction du flux mesuré au début, soit de celui de la fin de cette même émergence, on obtiendrait une production totale bien différente dans chacun des cas de figure : 866 contre 1 657 mg O₂ m⁻² h⁻¹. La dynamique des flux revêt donc un aspect fondamental dans l'établissement des bilans d'énergie dans ce type d'écosystème. Outre la lumière et la température qui agissent directement sur la photosynthèse, des facteurs intrinsèques, comme le rythme de migration verticale des Diatomées pendant l'émergence (Callame et Debyser, 1954 ; Hopkins, 1963 ; Round et Palmer, 1966 ; Pinckney et Zingmark, 1991) ou la variation de la performance photosynthétique (Blanchard et Montagna, 1992) (activité par unité de Chl.*a*), peuvent moduler l'activité photosynthétique et contribuer à expliquer la variabilité des flux observés. D'ailleurs, l'activité photosynthétique par unité de Chl.*a* a augmenté de 3,08 mg O₂ mg Chl.*a*⁻¹ entre T₀ et T_{3,5} à 4,69 mg O₂ mg Chl.*a*⁻¹ entre T_{3,5} et T_{7,25}.

En tout état de cause, l'accroissement de la production potentielle à la surface de la vase semble être la résultante de plusieurs processus qui ont lieu simultanément, avec probablement une synergie entre la migration verticale des Diatomées et l'accroissement de l'efficacité photosynthétique qui découle d'une exposition à la lumière.

En conclusion, il apparaît que la phase d'émergence joue un rôle primordial dans la production des vasières intertidales à cette période de l'année. Cette production peut avoir des répercussions sur celle des masses d'eau côtières, grâce à la remise en suspension du sédiment à marée haute. C'est un mécanisme qui a déjà été mis en évidence dans certains systèmes estuariens (Roman et Tenore, 1978 ; Baillie et Welsh, 1980).

Les résultats de cette étude ne concernent qu'une situation de fin d'hiver, lorsqu'existe un tapis algal très développé à la surface du sédiment. Il est possible que les mécanismes évoqués soient sensiblement différents à une autre période de l'année, notamment en été lorsque les biofilms de Diatomées ne sont plus visibles à l'interface air-sédiment.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLIE P.W. & B.L. WELSH, 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipellic algae in an estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **10** : 165-180.
- BLANCHARD G.F. & P.A. MONTAGNA, 1992. Photosynthetic response of natural assemblages of marine benthic microalgae to short- and long-term variations of incident irradiance in Baffin Bay, Texas. *J. Phycol.* **28** : 7-14.
- CALLAME B. & J. DEBYSER, 1954. Observations sur le mouvement des diatomées à la surface des sédiments marins de la zone intercotidale. *Vie Milieu* **5** : 243-249.
- DAVIS M.W. & C.D. MC INTIRE, 1983. Effects of physical gradients on the production dynamics of sediment-associated algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **13** : 103-114.
- DAY Jr. J.W., HALL C.A.S., KEMP W.M. & A. YANEZ-ARANCIBIA, 1989. Estuarine ecology, John Wiley & Sons, New York, 558 p.
- GOULEAU D., 1975. Les premiers stades de la sédimentation fine sur les vasières littorales décourantes. Rôle de l'émergence. Thèse d'Etat (2 Vol.), Nantes, 241 + 123 p.
- HOPKINS J.T., 1963. A study of the diatoms of the Ouse Estuary, Sussex. I. The movement of the mudflat diatoms in response to some chemical and physical changes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **43** : 653-663.
- KRISTENSEN E., ANDERSEN F.O. & L.H. KOFOED, 1988. Preliminary assessment of benthic community metabolism in a south-east Asian mangrove swamp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **48** : 137-145.
- MANAUD F. & Y. MONBET, 1980. Evaluation des zones humides estuariennes et littorales (étude documentaire). CNEXO-COB-ELGMM, 263 p.
- MANTOURA R.F.C. & C.A. LLEWELLYN, 1983. The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural wa-

- ters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Anal. Chim. Acta* **151** : 297-314.
- MC LUSKY D.S., 1989. The estuarine Ecosystem, Blackie, New York, 215 p.
- PLANTE-CUNY M.-R. & A. BODOY, 1987. Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golfe de Fos, France). *Oceanol. Acta* **10** : 223-237.
- PINCKNEY J. & R.G. ZINGMARK, 1991. Effects of tidal stage and sun angles on intertidal benthic microalgal productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **76** : 81-89.
- ROMAN M.R. & K.R. TENORE, 1978. Tidal resuspension in Buzzards Bay, Massachusetts. I. Seasonal changes in the resuspension of organic carbon and chlorophyll *a*. *Estua. coast. mar. Sci.* **6** : 37-46.
- ROUND F.E. & J.D. PALMER, 1966. Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora. II. Field and laboratory studies on diatoms from the banks of the river Avon. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **46** : 191-214.
- SOMMARUGA R., 1991. Sediment oxygen demand in man-made Lake Ton-Ton (Uruguay). *Hydrobiologia* **215** : 215-221.

Reçu le 13 septembre 1993 ; received September 13, 1993
Accepté le 13 janvier 1994 ; accepted January 13, 1994