ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

*Life and Environment*

Vol. 42 nº 2 – Juin 1992

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

# VIE ET MILIEU

## *Life and Environment*

**PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE**
***JOURNAL OF GENERAL ECOLOGY***

LABORATOIRE ARAGO — UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

*Vie et Milieu – Life and Environment* publie des contributions concernant les divers aspects de l'écologie, la biologie et la systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres :
- biologie et écologie des organismes, des populations et des écosystèmes
- réseaux trophiques, flux énergétiques
- écologie benthique
- pollution
- écologie numérique, modélisation
- évolution et phylogénie

Un numéro à thème paraît chaque année.

La revue est une publication trimestrielle; chaque volume annuel comprend 4 fascicules groupant 400 pages et présente des articles originaux, des communications de synthèse et des notes brèves, en Français ou en Anglais.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur A. GUILLE, Directeur de la Publication, ou par M^me^ N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés qu'après avoir été soumis à l'approbation scientifique de deux lecteurs dont les commentaires restent anonymes.

*Vie et Milieu – Life and Environment* publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonar and terrestrial milieus :
- Organisms, communities and ecosystems biology and ecology
- Trophic webs, energetics
- Benthic ecology
- Pollution
- Numerical ecology, modelling
- Evolutionary biology and phylogeny

Each year, a single or double issue is devoted to a special topic.

The journal is quaterly. Each volume (four fascicles) of ca 400 pages presents original articles, reviews and short papers, in french or english.

Manuscripts are received by Professor Dr. A. GUILLE, Editor in Chief, or by Dr. N. COINEAU, Associate Editor (Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer). Papers are only accepted after review by two anonymous referees.

**Membres du Comité scientifique international — *International advisory board***

A. ANGELIER (Toulouse), M. BACESCU (Bucarest), B. BATTAGLIA (Padoue), M. BLANC (Paris), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Brest), C. COMBES (Perpignan), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), R. LABAT (Toulouse), M. LAMOTTE (Paris), L. LAUBIER (Paris), P. LUBET (Caen), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), M. PAVANS de CECATTY (Lyon), J.M. PERÈS (Marseille), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), P. REY (Toulouse), H. SAINT GIRONS (Paris).

---

**Publié avec le concours financier du Conseil Général des Pyrénées-Orientales**

---

**ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1992**

| | FRANCE | AUTRES PAYS |
|---|---|---|
| Un an (4 numéros) / *Annual subscription (4 issues)*..... | 630 F | 840 F |

Adresser le paiement à l'ordre de / *Address payment to the order of :*

**Vie et Milieu,** Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER. FRANCE

Les abonnements partent du premier numéro de l'année / *subscriptions begin with the first calendar year*

Numéros séparés de l'année, volumes antérieurs, suppléments et faunes des Pyrénées-Orientales, collections complètes, disponibles / *Back Issues and volumes, supplements and Faunas of Pyrénées-Orientales, complete collections, available :*

*VIE ET MILIEU — Laboratoire Arago — F. 66650 BANYULS-SUR-MER*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 59-72

# ECOLOGY OF COASTAL LAGOONS IN THE NETHERLANDS (VEERSE MEER AND GREVELINGEN)

*P.H. NIENHUIS*

*Netherlands Institute of Ecology, Centre for Estuarine and Coastal Ecology, Vierstraat 28, 4401 EA Yerseke, The Netherlands*

THE NETHERLANDS
COASTAL LAGOON
NUTRIENT DYNAMICS
EUTROPHICATION
FOODWEB

ABSTRACT – The Netherlands are for the larger part situated around the estuaries of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. During the period 1960-1980 several estuaries have been closed off from the sea and transformed into artificial lagoons. The hydrography, nutrient dynamics and trophic relations of two large coastal lagoons, mesotrophic Grevelingen and eutrophic Veerse Meer are the subject of this review. Nitrogen and phosphorus loadings on Grevelingen lagoon are only small compared to the loadings on Veerse Meer lagoon. The key-element in the cycling of organic matter in both lagoons is nitrogen, limiting the rates of primary production. Veerse Meer has a relatively high biomass and production of phytoplankton and loose-lying *Ulva* spp., whereas Grevelingen has a relatively high biomass and production of eelgrass, *Zostera marina*. In both lagoons large quantities of benthic macrophytes are consumed by herbivorous birds. Veerse Meer is more susceptible to anoxia owing to the high concentrations of labile and refractory organic matter, both in the water column and in the bottom sediments.

PAYS-BAS
LAGUNE CÔTIÈRE
DYNAMIQUE DES SELS NUTRITIFS
EUTROPHISATION
RÉSEAUX TROPHIQUES

RÉSUMÉ – Les Pays-Bas s'étendent en grande partie entre les estuaires du Rhin, de la Meuse et de l'Escaut. Au cours des années 1960 à 1980, plusieurs estuaires ont été endigués et transformés en lagunes artificielles. L'hydrographie, la dynamique des sels nutritifs et les relations trophiques des 2 grandes lagunes côtières, le Grevelingen (à caractère mésotrophique) et le Veerse Meer (à tendance eutrophique), constituent le sujet de cette revue. Les apports exogènes en azote et en phosphore sont bien plus faibles pour le Grevelingen que pour le Veerse Meer. Pour ces deux écosystèmes l'azote, principal facteur limitant pour la production primaire, constitue l'élément clé du cycle de transformation de la matière organique. Le Veerse Meer est caractérisé par une biomasse végétale et une production primaire relativement élevée, principalement attribuables au phytoplancton et aux Algues dérivantes du genre *Ulva spp.*, tandis que dans le Grevelingen, les herbiers à *Zostera marina* constituent une part prépondérante des biomasse et production végétales. Dans ces 2 lagunes une grande quantité de macrophytes benthiques sont consommés par des oiseaux herbivores. Le Veerse Meer est, en raison de ses fortes concentrations en matières organiques (labile et réfractaire), plus susceptible de présenter des crises anoxiques se développant aussi bien dans le sédiment que dans la colonne d'eau.

## INTRODUCTION

The Netherlands are a small, low-lying country, for the larger part situated around the estuaries of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt (Fig. 1). Natural coastal lagoons do not occur in the Netherlands, but many brackish water systems exist, originated in the course of the history of the country. Repeated flooding by the sea, progressive land reclamation and embankment, left many smaller and larger man-made brackish inland waters. Many of these water-bodies can hydrographically be characterized as isolated brackish lakes and some of them as coastal lagoons, viz. water-bodies with a semi-permanent connection with the open sea, mainly by man-operated sluices. Most inland water-bodies are small in surface area (< 100 ha), varying in depth from over 10 m to very shallow marshy wetlands, and varying in salinity from oligohaline (0.3-3 ‰ Cl), via mesohaline (3-10 ‰ Cl) to polyhaline (10-16.5 ‰ Cl). Owing to

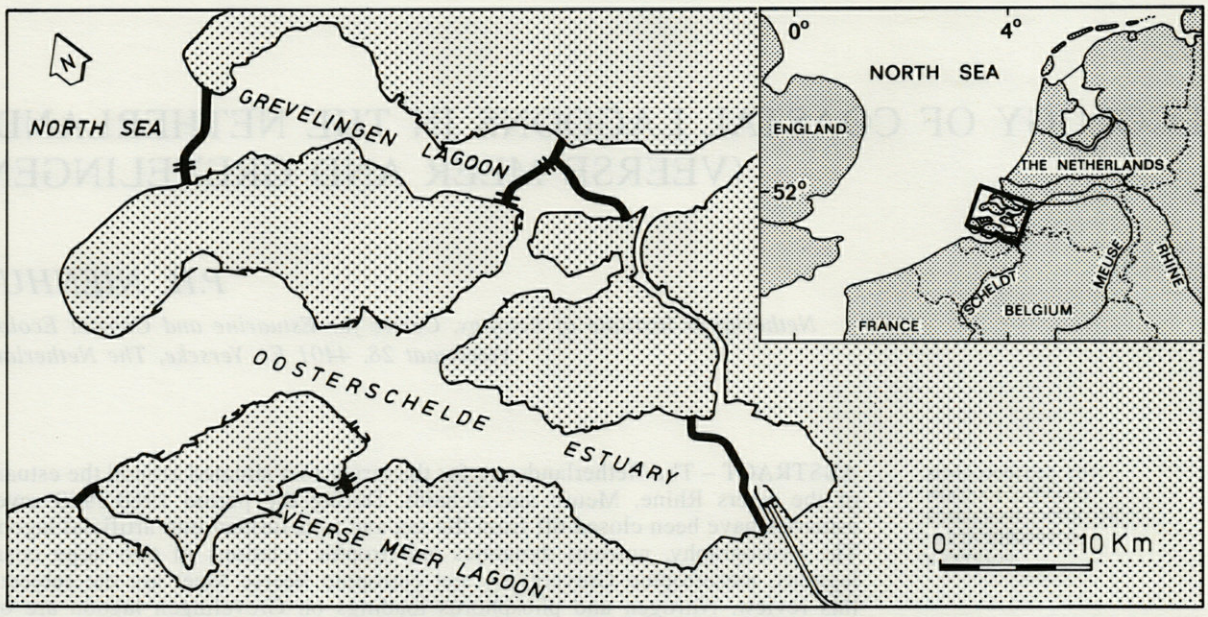



Fig. 1. – Veerse Meer lagoon and Grevelingen lagoon in the SW Netherlands. Man-operated sluices connect the artificial lagoons with adjoining tidal estuaries. Insert : The SW Netherlands in the lower drainage basin of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt.

their topographic isolation and large variation in environmental characteristics, these inland waters often contain interesting biological communities with specific combinations of plants and animals. Brackish waters are poor in species and a significant phenomenon is the relation between the variation in salinity of the water mass and the number of species : the larger the fluctuation in salinity, the smaller the number of species (De Jonge, 1974; Barnes, 1980).

Mesohaline waters are the most characteristic brackish waters in the Netherlands; small in surface area and shallow, containing an impoverished but specific flora and fauna, a.o. the submersed macrophyte *Ruppia cirrhosa*, the bryozoan *Electra crustulenta*, the bivalve *Cerastoderma lamarcki*, the gastropods *Hydrobia ventrosa* and *H. stagnorum*, the polychaete *Nereis diversicolor*, the crustaceans *Neomysis integer*, *Palaemonetes varians*, *Sphaeroma rugicauda* and *S. hookeri*. Obviously these species are physiologically well adapted as they can stand strongly fluctuating concentrations of environmental parameters.

Polyhaline wate-bodies are rare in the Netherlands. Two of them fall in the category "coastal lagoon", viz. Veerse Meer lagoon and Grevelingen lagoon, large water systems (> 2 000 ha), now blind estuaries, closed off from the sea by seawalls and transformed into artificial lagoons with a semi – permanent connection with the open sea. This chapter will focus on the specific ecology of these two larger artificial lagoons in the SW Netherlands meso-polyhaline Veerse Meer lagoon and polyhaline Grevelingen lagoon (Fig. 1).

## HYDROGRAPHY

### *1. Veerse Meer*

Veerse meer lagoon originated in 1960-1961, after the embankment of an estuarine branch of the Rhine-Scheldt. Man-operated sluices connect the lagoon with the tidal Oosterschelde estuary. Table 1 gives hydrographical data on the Veerse Meer lagoon. The surface area of the lagoon is 21 $km^2$ during summer, but during winter the lagoon serves mainly as a receiving water-body for nutrient-rich agricultural run-off (83 x $10^6$ $m^3$ $yr^{-1}$). To facilitate this function, the water level is maintained at MSSL (Mean Standard Sea Level) in summer and MSSL – 0.70 m in winter (surface area during winter 18 $km^2$).

The ratio between the annual fresh-water load and the volume of the lagoon is roughly 1. Each year in April 67 x $10^6$ $m^3$ of salt water from Oosterschelde estuary is introduced into the lagoon via the locks/sluices in the eastern dam (Fig.1) and each year in September/October the same volume of water is exchanged again with the adjoining estuary. The yearly average residence time of the water is about 180 days. This regime resulting in a high water level in summer and a low level during winter is contrasting with the

"natural" fluctuation in water levels in isolated water-bodies in the cold temperature climate areas with a precipitation surplus in winter and an evaporation surplus in summer.

Salinity of the water is dependent on the water-management, and fluctuates between 8 and 12 ‰ Cl. The inlet of saline water in April is situated in the eastern dam, implying a permanent stratification at a water-depth of 5-6 m. In the central part of the lagoon the depth of the stratification layer varies between 5 and 15 m, only in summer, and in the western part of the lagoon the water-mass is mostly well mixed or incidentally stratified with a mixing depth varying between 6 and 25 m (Coosen *et al.* 1990). This regime has its consequences for the benthic infaunal communities. Tides are absent and currents are weak : particles settle easily and consequently the stagnant water of the lagoon, containing a low amount of silt particles is clear, but plankton blooms may colour the water mass occasionally (maximum extinction coefficient 1.4). The substantial input of nutrient-rich fresh/oligohaline water from the surrounding agricultural grounds causes a moderate phosphorus load (6 g P $m^{-2}$ $yr^{-1}$) and a high nitrogen load (34 g N $m^{-2}$ $yr^{-1}$) resulting in considerable concentrations of ammonium and nitrate at the end of the winter, before the phytoplankton spring bloom starts (3 mg $l^{-1}$). Chlorophyll a concentrations, derived from phytoplankton, vary considerably between years, mainly in spring. The mean value of 100 mg Chl a $m^{-3}$ is often exceeded by higher values, mainly in the eastern part of the lagoon (Coosen *et al.*, 1990).

### *2. Grevelingen*

Grevelingen lagoon, the largest polyhaline lagoon in the Netherlands, originated in 1964-1971. In 1964 the eastern dam was closed, isolating the estuary from the main influx of fresh-water of the river Rhine (Fig. 1). In 1971 the connection with the North Sea was interrupted by the construction of a dam through the western mouth of the estuary and Grevelingen became a stagnant, non-tidal lagoon with only wind driven currents. The water-level is maintained at MSSL – 0.20 m, both during summer and winter. Fluctuations in water-level due to wind effects, evaporation and precipitation are a few decimeters at a maximum. Table 1 shows hydrographical data on Grevelingen lagoon. The surface area of the lagoon is 108 $km^2$, with an average depth of 5.3 m. About 64 % of the lake has a depth of less than 5 m and 46 % of less than 2.5 m. During the period 1971-1978 Grevelingen was an almost completely closed brackish-water lake, with only a small shipping lock in the eastern dam, connecting the water-body with the adjoining Oosterschelde estuary. Owing to this almost complete isolation from the surrounding water-masses Grevelingen changed gradually : salinity decreased from 17 to 13 ‰ Cl, phosphate increased from 0.2 to 0.8 mg $l^{-1}$. In 1978 the connection between the North Sea and Grevelingen lagoon was effected again by means of a sluice (100 $m^3$ $sec^{-1}$) in the western Brouwersdam, implying restricted entrance of full sea-water into the brackish lagoon, only during winter, thus preventing stratification during summer.

In 1983 another siphon-type sluice system in the eastern dam re-established the connection between Oosterschelde estuary and Grevelingen lagoon. Salinity increased again to 16 ‰ Cl; phosphate decreased to 0.15 mg $l^{-1}$ nitrate remained low (0.15 mg $l^{-1}$) and ammonium remained extremely low (0.07 mg $l^{-1}$). Circulation of water from the North Sea via the sluices in the western dam, through the lagoon and finally through the sluice-system in the eastern dam into the Oosterschelde estuary is now one of the management options.

Grevelingen lagoon has a much more favourable ratio between the volume of fresh-water discharged on the system and the volume of the lagoon proper (1 :27) than Veerse Meer (1 :1). Consequently, nitrogen and phosphorus loadings on Grevelingen are but small compared to the loadings on Veerse Meer. Grevelingen lagoon can be characterized as "mesotrophic" in contrast to "eutrophic" Veerse Meer lagoon. The water of Grevelingen lagoon is extremely clear for Dutch standards (extinction coefficient 0.2-0.5 $m^{-1}$) and turbidity is only seldom seriously affected by plankton blooms (mean chlorophyll a concentration 5 mg $m^{-3}$).

Owing to the newly established hydro-dynamical conditions the process of redistribution of bottom-sediments is still continuing : the exposed (former) tidal flats are leveled by continuous erosion and the (former) tidal gullies are gradually filled with silt and sand. This balance between erosion and deposition has also been observed in Veerse Meer lagoon.

## NUTRIENT DYNAMICS

The range of nutrient concentrations in Veerse Meer and Grevelingen lagoon differs considerably. Concentrations in Grevelingen lagoon reach only seldom values above 1 mg $l^{-1}$ for N, P and Si, and nutrient concentrations frequently approach zero during heavy blooms of phytoplankton in these ecosystems. Veerse Meer has higher maximum values for N and Si, but depletion occurs during the growing season (De Vries *et al.*, 1988 b). Although phosphate is often coined as the lim-

Tabl. I. – Hydrographical and hydrochemical properties of Veerse Meer lagoon and Grevelingen lagoon in the SW Netherlands (data derived from Nienhuis, 1992).

| | Veerse Meer | Grevelingen |
|---|---|---|
| Area ($km^2$) | 22 (18) | 108 |
| Volume ($m^3.10^6$) | 89 | 575 |
| Maximum depth (m) | 25 | 48 |
| Average depth (m) | 4.5 | 5.3 |
| Residence time (d) | ± 180 | 180-360 |
| Fresh-water load ($m^3.10^6\ yr^{-1}$) | 83 | 21 |
| Volume: Load | 1 : 1 | 27 : 1 |
| Tides | no | no |
| Stratification | yes | yes/no |
| Extinction coefficient ($m^{-1}$) | 0.3-1.4 | 0.2-0.5 |
| Chlorinity (‰) | 8-12 | 14-16 |
| Nitrogen load (g N $m^{-2}\ yr^{-1}$) | 34 | 4 |
| Winter conc. $N\text{-}NH_4$ + $N\text{-}NO_3$ (mg $l^{-1}$) | 3.0 | 0.7 |
| Phosphorus load (g P $m^{-2}\ yr^{-1}$) | 6.0 | 0.4 |
| Autumn conc. $P\text{-}PO_4$ (mg $l^{-1}$) | 0.8 | 0.3 |
| Summer chlorophyll conc. (mg Chl a $m^{-3}$) | 100 | 5 |

iting nutrient in fresh – and brackish-water systems, this component seems available in excess in the non-tidal stagnant lagoons in the SW Netherlands. The availability of inorganic phosphate to estuarine primary producers depends on microbial and physical processes both in the water and in the sediment. Phosphate is taken up and released by both aerobic and anaerobic sediments, although most exchange occurs between water and anaerobic sediments. Also, more exchange occurs with disturbed than undisturbed sediments (Kelderman, 1985). As oxygen slowly diffuses into sediments it is rapidly consumed by the benthic community. As the oxygen concentration is depleted with depth in the underwater sediment, dissimilatory sulphate reduction dominates, producing sulfide, which decreases the redox potential, causing a solubilization of inorganic phosphate (Fenchel and Riedl, 1970). If the overlying water is anoxic, as is the case in stratified estuaries, the phosphate may enter the water column, stimulating photosynthesis. If the surface of the sediment remains aerobic, much of this phosphate is again made insoluble as it diffuses, or as it is bioturbated, into the aerobic zone. Besides oxygen availability a temperature-mediated process of mobilization and accumulation of sediment-bound phosphates makes the picture more complicated, as was shown by Kelderman (1980) in the Grevelingen lagoon; in 1974-1977 he found a net P-mobilization during the period April-September, and a net accumulation during the rest of the year.

In Grevelingen lagoon these microbial and physical processes resulted in a steady increase in phosphate concentrations during the period 1971-1978 (from 0.2 mg $PO_4$-P $l^{-1}$ to 0.8 mg $PO_4$-P $l^{-1}$), and a consequent decrease in the period thereafter (to a level of 0.2 mg $PO_4$-P $l^{-1}$), when the connection with the North Sea was reopened. In Veerse Meer the relative load with fresh-water is larger than in Grevelingen (Tabl. I) and hence the concentrations of phosphate have always been substantial ($PO_4$-P 0.1-0.9 mg $l^{-1}$).

Instead of phosphorus it is assumed that nitrogen is limiting primary production processes in the Grevelingen (De Vries *et al.*, 1988 a) and occasionally in the Veerse Meer. In the clear water of Veerse Meer a load of 34 g N $m^{-2}\ yr^{-1}$ results in high chlorophyll concentrations (100 mg chl.a $m^{-3}$, or even higher; De Vries *et al.*, 1988 b). This large production of phytoplankton biomass in Veerse Meer, and the consequent deposition of particulate organic carbon on the bottom sediments, resulted during the period 1980-1983 in an increase of the anaerobic sediment surface area from 4 to 25 % of the bottom surface. Obviously, Veerse Meer is vulnerable to eutrophication, owing to the long residence time of the water mass, the low extinction coefficient and the almost permanent stratification.

Grevelingen has an extremely low N-loading (4 gN $m^{-2}\ yr^{-1}$; Table I), in contrast with Veerse Meer. Simulations in a mathematical model (de Vries *et al.* 1988 a) revealed that the production of phytoplankton in Grevelingen is limited by nitrogen availability and not by light. The N :P ratio of the dissolved nutrients in the water column of Grevelingen lagoon during winter is 2 to 4, pointing into the direction of a surplus of phosphate, notwithstanding the dominance of nitrogen in the discharge water, loading the lagoon (N :P = 22 :1). Model calculations showed a higher turnover of nitrogen in the water column. The chain of processes : nutrient uptake by phytoplankton – formation of organic matter in algal cells – mineralization of dead algae – regeneration of nutrients – etc. runs 8 times a year in Grevelingen lagoon. This implies that roughly 90 % of the annual primary production of phytoplankton occurs on the basis of regenerated nutrients, especially $NH_4$ (De Vries *et al.*, 1988 a).

In many shallow estuarine waters the main food chain is dominated by phytoplankton and benthic filter feeders (mussels, cockles), just as is the case in Grevelingen and Veerse Meer lagoons. The turnover rate of nutrients in these ecosystems is determined by the filtering capacity of benthic fil-

ter feeders. Theoretically every 5 to 10 days the entire volume of water of the lagoons mentioned, circulates through the filtering apparatus of the suspension feeders. Filter feeders act as natural controllers of eutrophication processes (Officer *et al.*, 1982) : they deposit organic material from the water column onto the bottom sediments. Moreover, they accelerate the regeneration of nutrients from the deposited particulate organic matter, thereby enhancing the primary production of phytoplankton, as was assumed for the Grevelingen lagoon (De Vries *et al.*, 1988 a).

The chain of processes – partly measured, partly theoretical – from biodeposition to regeneration of nutrients and the coupling between nitrification and denitrification, is controlled by the load of organic material to the sediment. Denitrification is a key-process in the nitrogen cycle of lagoonal ecosystems. Rates of gaseous losses of nitrogen in the range from 5 to 70 mg N $m^{-2}$ $d^{-1}$ were determined in Belgian, Dutch and Danish coastal sediments, representing 8 to 23 % of the amount of nitrogen mineralization in the benthic subsystem (Billen and Lancelot, 1987). However, when the load of organic material on the bottom increases faster than the process of aerobic mineralization, anaerobic conditions will prevail in the sediment, leading to death of bottom fauna and a disconnection of nitrification and denitrification. Mathematical-model calculations by De Vries *et al.* (1988 a) simulate that a loading of approximately 10 gN $m^{-2}$ $yr^{-1}$ or more uncouples the eutrophication controlling processes and consequently, may have negative effects on the benthic animal communities.

Veerse Meer experiences a N-load of 34 g $m^{-2}$ $yr^{-1}$ in combination with a long residence time of the water, permanent stratification mainly in the eastern section, and clear water during a considerable part of the year. According to the model calculations of De Vries *et al.* (1988 a) the chlorophyll concentrations in this lagoon cannot be controlled by the bottom fauna, although a substantial filter-feeding benthic biomass is available (Coosen *et al.*, 1990).

## PRIMARY PRODUCERS

In Table II a tentative carbon budget of the main categories of primary producers in Grevelingen and Veerse Meer lagoons is given. Phytoplankton is the dominant primary producer contributing 53 to 59 % to the overall annual production of organic material. The figures in Table II depict average, annual, integrated data, useful for reasons of comparison. However, phytoplankton primary production in coastal lagoons is not a continuous process over the course of the year. Earlier than in turbid estuaries it usually starts with the spring bloom in March, showing peaks and troughs during spring, summer and autumn, depending on water temperature, insolation, nutrient availability, competition between plankton species and other factors. This implies that year to year changes in phytoplankton production may be rather substantial.

Tabl. II. – Production in g C $m^{-2}$ $y^{-1}$ (P = net or gross production, or value in between, depending on the method used; $P_n$ = net production) and consumption (C) in Veerse Meer and Grevelingen lagoon, SW Netherlands (from Nienhuis, 1992).

| | Veerse Meer | Grevelingen |
|---|---|---|
| PRIMARY PRODUCERS | | |
| - phytoplankton (P) | 240 | 190 |
| - microphytobenthos (P) | 80 | 75 |
| - macrophytobenthos (P) | 120 | 50 |
| PRIMARY CONSUMERS | | |
| - macrozoobenthos (C) | 120 | 118 |
| - id (Pn) | 12 | 14 |
| - birds (herbivores) (C) | 5 | 2 |
| SECONDARY CONSUMERS | | |
| - fish + invertebrates (C) | 3 | 3 |
| - birds (carnivores) (C) | 2 | ± 1 |
| - man (C) | <<1 | <<1 |

Production of microphytobenthos (benthic diatoms, green algae, etc.) comprises a very rough estimate (Nienhuis and De Bree, 1984) and is roughly 18 to 23 % of the total primary production. Macrophytobenthos comprises both rooting phanerogams and macro-algae. In the brackish lagoons Grevelingen and Veerse Meer, macrophytes living on or rooting in sediment, respectively macro-algae (mainly green algae) and seagrasses, offer a significant share to the carbon budget. In the mesotrophic Grevelingen the rooting seagrass *Zostera marina* dominates, covering

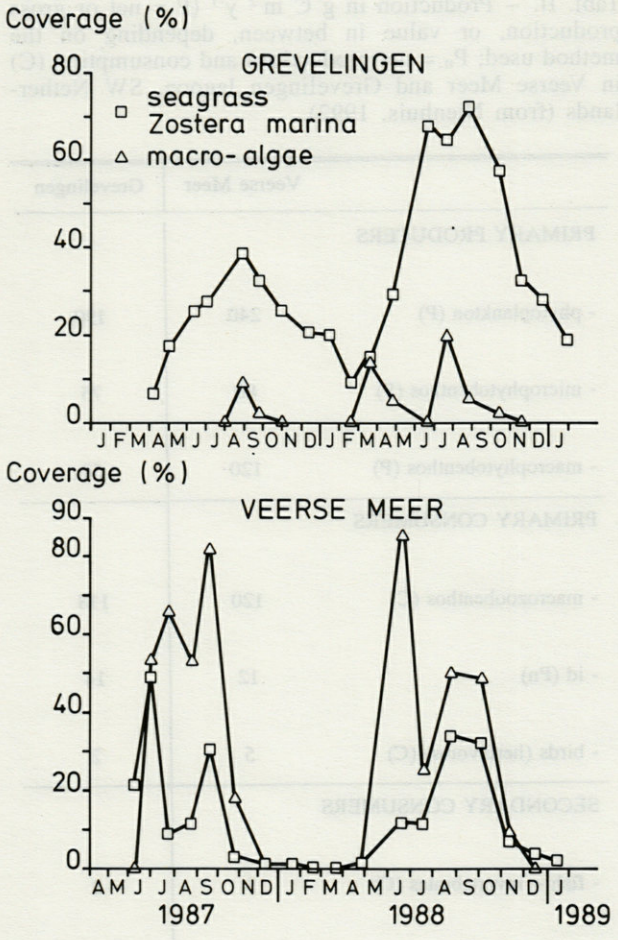



Fig. 2. – Percentage coverage of *Zostera marina* and macro-algae in vertical projection on the sediment in permanent sample plots in Veerse Meer lagoon and Grevelingen lagoon. Size of sample plots is 15 x 15 $m^2$, waterdepth in both localities is 1.25 m (Nienhuis, 1989).

20 % of the surface area of the lagoon and showing a within-habitat production of 150 g C $m^{-2}$ $yr^{-1}$, but contributing only 14 % to the annual carbon budget, owing to the lower annual average P/B ratio of 3, compared to phytoplankton.

In Veerse Meer lagoon seagrasses cover only 3 % of the surface area (Hannewijk, 1988) and have to compete with green algae – mainly *Ulva* – for space and light. The lagoon is dominated by *Ulva* spp. during summer, showing a roughly estimated production of 500 gC $m^{-2}$ $yr^{-1}$ in shallow areas. The contribution of *Ulva* to the annual carbon budget of Veerse Meer is roughly 120 gC $m^{-2}$ $yr^{-1}$, which is 27 % of the lagoon's budget (Table II); *cf.* Fig. 8 where *Ulva* production is estimated at 30 gC $m^{-2}$ $yr^{-1}$. The high nitrogen load of Veerse Meer not only results in a relatively high production of phytoplankton, but also in mass growth of *Ulva* in shallow areas.

Fig. 2 shows the increase and decrease in biomass of macrophytes, expressed as percentage coverage, in a permanent sample plot in the Grevelingen and in the Veerse Meer. In the Grevelingen the annual cycle of changes in biomass of seagrass is not disturbed by macro-algae, which have only a low presence. In the Veerse Meer the seagrass plot becomes completely dominated by quickly growing *Ulva*, suppressing the growth of *Zostera*.

For fresh-water ecosystems a tentative model has been developed, describing the relation between the relative dominance of primary producers connected to the availability of nutrients, and the successive phases in the process of increasing eutrophication (Fig. 3, upper panel). The model has been adapted by me for estuarine and lagoonal situations (Fig. 3, lower panel), based on data from the Grevelingen and Veerse Meer. The model is only applicable to stagnant brackish lagoons and extremely sheltered parts of tidal estuaries. In "healthy" saline waters, waterplants – such as seagrasses – dominate. Nitrogen load and concentrations are low and the relative importance of phytoplankton in the shallow seagrassbeds is insignificant; the Grevelingen lagoon is an example of phase I. In brackish waters where eutrophication increases, revealed by higher nitrogen loads and nitrogen concentrations and lower, instable salinities, waterplants are outcompeted by macro-algae. Epiphyte growth on seagrasses in-

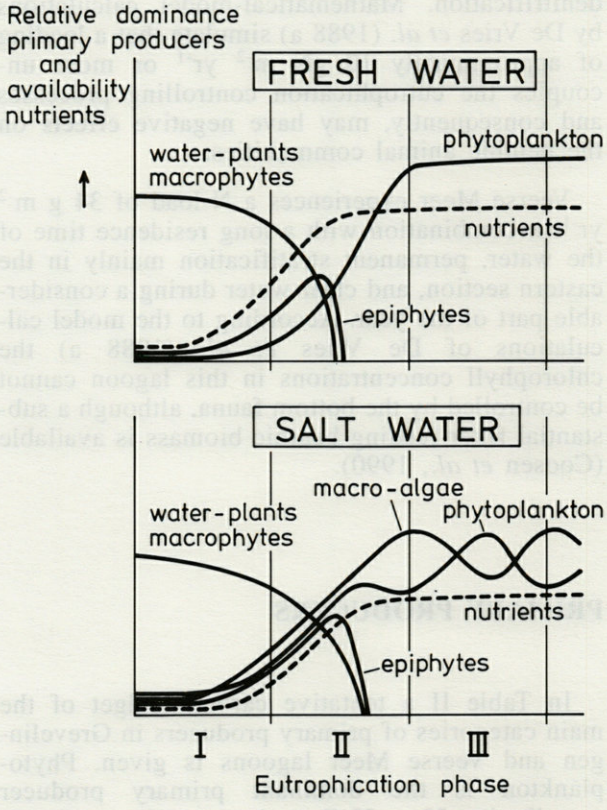



Fig. 3. – Tentative model depicting the relation between primary producers and nutrients, and the successive stages in the process of eutrophication (Nienhuis, 1989).

creases considerably together with the relative dominance of phytoplankton. The resilience of the aquatic communities decreases, which makes the system less constant in time and less predictable for water-quality managers; the Veerse Meer lagoon is an example of phase II. In hyper-eutrophicated systems (phase III) heavy uncontrolled phytoplankton blooms alternate with mass growth of macro-algae. Nutrient concentrations are continuously high. Rooting waterplants have completely disappeared. Bottom sediments suffer from permanent anoxia. The inshore parts of the lagoon of Venice is an example of phase III, where *Ulva* biomass reaches values of 1.5 kg dry weight $m^{-2}$ (Sfriso *et al.*, 1987) which is 6 times higher as in the Veerse Meer.

Two remaining categories of macrophytobenthos have to be mentioned, viz. higher plants in supratidal wetlands and epilithic macro-algae. Supratidal wetlands overgrown with higher plants, salt marshes, form one of the natural habitats, fringing tidal estuaries in the temperate climatic zones. Salt marshes have an extremely high net primary production, roughly 400 to 1200 C $m^{-2}$ $yr^{-1}$, above – and below – ground production taken together (Huiskes, 1988; Groenendijk, 1984). Owing to the impact of man, many of the original salt marshes along the Dutch estuaries have been transformed in the past centuries into agricultural land and surrounded by sea-walls. Grevelingen lagoon and Veerse Meer lagoon are non-tidal systems, and the wetlands surrounding the lagoons, although covered by extensive vegetations of higher plants, are functionally separated from the water mass. Far out the larger part of the organic matter of the wetland vegetation decomposes in the marshes proper, and perhaps a very small part of marsh-detritus is transported into the lagoon. Their contribution to the carbon budget in Table 2 is ignored.

The lagoons in the SW Netherlands lack natural rocky substrates. The only stony habitats are the man-made sea-walls and stone-clad dikes surrounding the lagoons. Consequently, macrophytes (epilithic macro-algae) attached to those substrates contribute only very little to the carbon budget of the entire water-bodies, notwithstanding their high primary production per $m^2$ of habitat.

## TROPHIC RELATIONS AND FOOD-WEBS

### *1. Veerse Meer lagoon*

The phytoplankton community of Veerse meer lagoon is poor in species. In spring a diatom bloom of *Skeletonema costatum* produces most of the biomass. The zooplankton community is also poor in species, and is dominated in early spring

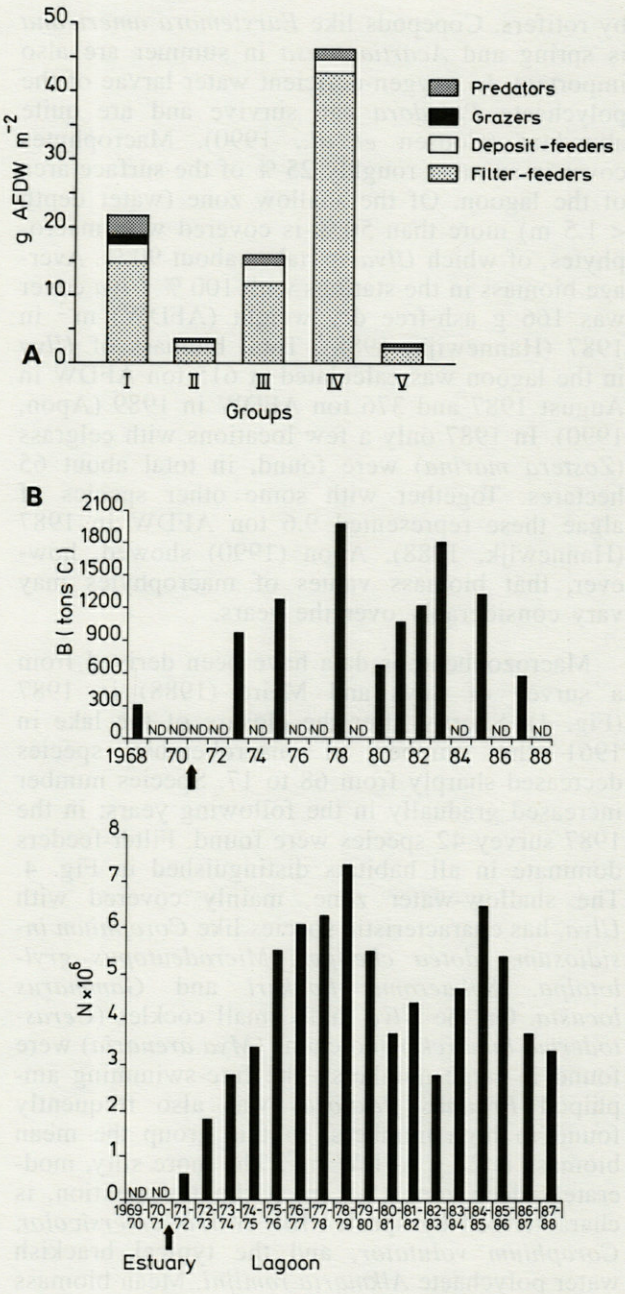



Fig. 4. – A, average biomass per macrozoobenthos group in Veerse Meer lagoon in 1987 (Seys and Meire, 1988). Group I : shallow, sandy, abundant macrophytes; Group II : moderately shallow, sandy, macrophytes present; Group III : moderately shallow, sandy, no macrophytes; Group IV : deep, silty, no macrophytes; Group V : deep, muddy, no macrophytes. B, upper panel : long-term trend in integrated biomass (above-ground peak standing stock in July-August) of eelgrass, *Zostera marina*, in entire Grevelingen lagoon, in tons organic carbon, over the period 1968 to 1988. ND = no data collected. Arrow indicates closure of Grevelingen estuary in 1971. Lower panel : numbers of annual (July to July) bird-days (= number of birds times the number of days the birds are present) of (mainly) migratory herbivorous waterfowl in Grevelingen lagoon, over the period 1971 to 1988. ND = no data collected (Nienhuis, 1992).

by rotifers. Copepods like *Eurytemora americana* is spring and *Acartia tonsa* in summer are also important. In oxygen-deficient water larvae of the polychaete *Polydora* can survive and are quite abundant (Coosen *et al.*, 1990). Macrophytes cover in summer roughly 25 % of the surface area of the lagoon. Of the shallow zone (water depth < 1.5 m) more than 50 % is covered with macrophytes, of which *Ulva* sp. takes about 90 %. Average biomass in the stations with 100 % *Ulva* cover was 166 g ash-free dry weight (AFDW) $m^{-2}$ in 1987 (Hannewijk, 1988). Total biomass of *Ulva* in the lagoon was calculated at 615 ton AFDW in August 1987 and 376 ton AFDW in 1989 (Apon, 1990). In 1987 only a few locations with eelgrass (*Zostera marina*) were found, in total about 65 hectares. Together with some other species of algae these represented 9.6 ton AFDW in 1987 (Hannewijk, 1988). Apon (1990) showed, however, that biomass values of macrophytes may vary considerably over the years.

Macrozoobenthos data have been derived from a survey of Seys and Meire (1988) in 1987 (Fig. 4). Shortly after the closure of the lake in 1961 the number of macrobenthic species decreased sharply from 68 to 17. Species number increased gradually in the following years; in the 1987 survey 42 species were found. Filter-feeders dominate in all habitats distinguished in Fig. 4. The shallow-water zone, mainly covered with *Ulva*, has characteristic species like *Corophium insidiosum, Idotea chelipes, Microdeutopus gryllotalpa, Sphaeroma hookeri* and *Gammarus locusta*. On the *Ulva* thalli small cockles (*Cerastoderma lamarcki*) and clams (*Mya arenaria*) were found in large numbers. The free-swimming amphipod *Praunus flexuosus* was also frequently found in high numbers. In this group the mean biomass is 22 g AFDW $m^{-2}$. The more silty, moderately deep zone (5-9 m) without vegetation, is characterized by species like *Nereis diversicolor, Corophium volutator*, and the typical brackish water polychaete *Alkmaria romijni*. Mean biomass is 16 g AFDW $m^{-2}$. The zone with an average depth of 6 to 10 m, mostly in the western, more saline part, contains the blue mussel (*Mytilus edulis*) as the dominant species. Associated with the mussel beds are tunicates (*Molgula manhattensis*) and anthozoans. Mean biomass is high : 46 g $AFDW^{-2}$.

After the closure of the lake in 1961 the number of marine fish species decreased from 35 to 18 (Vaas, 1970). Nowadays eel (*Anguilla anguilla*), three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), black goby (*Gobius niger*), and sand smelt (*Osmerus eperlanus*) are the most abundant species. For angling purposes, trout (*Salmo trutta*) is introduced into the lake (about 3 000 kg $yr^{-1}$). In summer and autumn gobiids are observed in the *Ulva* vegetation; in winter they migrate to the deeper parts. The pelagic fish observed by echo sounder and by divers appeared to be only shoals of the three-spined stickleback.

When comparing the numbers of birds per 10 ha between Veerse Meer lagoon and Grevelingen lagoon, Veerse Meer appears to have the highest numbers for more than two thirds of the investigated species (Stuart, 1988). The importance of Veerse Meer lagoon for birds expresses itself in its function as a resting and foraging ground during migration and in winter. The large quantity of food and easy availability is the key to this role. Compared with Grevelingen lagoon however, the water quality of Veerse Meer lagoon is negative, as was pointed out in preceding paragraphs.

Coosen *et al.*, (1990) focus on the relationships between the trophic groups, including birds, in order to unravel this apparent paradox. All the data used in the quantification of these relationships were collected in the season 1987-1988. During the winter (September-April) 1987-1988 a total number of 5 381 000 bird-days were spent in the lake. More than 80 %, or 4 413 000 bird-days, was accounted for by the herbivores. A small percentage of coots feed on benthos. Wigeon (*Anas penelope*) and mallard (*Anas platyrhynchos*) also feed on grassland (Stuart, 1988). Of the total consumption of 294 tons AFDW, 76 % consists of macrophytes taken from the shallow zone of the lake.

The benthos-eating birds like tufted duck (*Aythya fuligula*), goldeneye (*Bucephala clangula*), shelduck (*Tadorna tadorna*) and the waders feed from near the shore to about 4 m water-depth, and consume a considerable amount of the benthos in the lake. The total consumption of these birds in the winter of 1987-1988 was estimated at 56 tons AFDW.

Fish eating birds (great crested grebe [*Podiceps cristatus*] and red-breasted merganser [*Mergus serrator* ]) are probably entirely dependent on three-spined sticklebacks and gobiids. The consumption in fresh weight in the winter 1987-1988 was 45.8 tons or 8.4 tons AFDW. This corresponds to 2.5 g FW $m^{-2}$ $yr^{-1}$ (= 0.5 g AFDW), very much like the figure found in Lake Grevelingen in 1984-1985 (Doornbos, 1987).

From these calculations it follows that the shallow zone is by far the most important area when consumption by birds is considered. In September 1987 about 93 % of the total amount of birds (except gulls) present at that time in Veerse Meer lagoon foraged in the shallow zone. In January this was about 58 %. The deeper parts of the lake are feeding grounds for fish-eating birds like the cormorant, great crested grebe and the majority of the red-breasted merganser; these birds usually do not feed deeper than 4 m. As the area below 4-5 m water-depth is of no direct importance to the birds,

all problems with chlorinity and temperature stratification only affect the feeding grounds of benthos-eating birds in very warm, windless summers, when the stratification is at a depth of about 4 m. For the bottom-dwelling fish, like the gobiids, low oxygen is, of course, a hazard. The impact of this on the population size of gobiids, and hence on the food supply for the piscivores is not known (Coosen *et al.*, 1990).

### *2. Grevelingen lagoon*

Grevelingen estuary was closed in 1971, and gradually changed into an artificial brackish lagoon. This change drastically affected the numbers of species present. Within a number of plant and animal groups (sea-anemones, bristle worms, lobsters and crabs, molluscs, echinoderms, fishes, macro-algae and some plankton groups) the overall number of species decreased with 24 %. Together with this decrease concomitant shifts in numbers of individuals per species could be established : species that occurred only occasionally before 1971 became common, and also the reverse could be observed (Nienhuis, 1978). Within certain taxonomical groups, species with a broad ecological tolerance against changes in environmental factors generally remained in the lake. Two examples may illustrate this. Out of 10 lobster and crab species occurring in the Grevelingen estuary only two species remained after the closure. One of them is *Carcinus maenas*, the common shore crab. Out of 28 fish species occurring in the estuary only 16 remained, and among them is *Gasterosteus aculeatus*, the three-spined stickleback. Both species tolerate drastic changes in salinity and complete their life cycle in brackish water. In contrast with the loss of a considerable number of marine species (approximately 75 within the groups mentioned) only a few immigrants characteristic for stagnant brackish water were found after the closure e.g. the crustacean *Idotea chelipes*, the molluscs *Hinia reticulata* and *Cerastoderma lamarcki* and the fish *Gobius niger*.

An important fact underlying the disappearance of species is that their life cycles were interrupted. The prevailing conditions in Grevelingen lagoon, viz. lack of currents and low salinity of the water, may block the life cycle of certain animals in its initial phase. The unsuccessful reproduction of flatfish in the lake may act as an example. Under normal marine conditions the eggs of flatfish like plaice, flounder and dab, float in the water after spawning, and hatch to pelagic larvae. In Grevelingen lagoon it may be presumed that, among other reasons, the rapid sinking of the eggs after deposition prevents them of being fertilized adequately (Vaas, 1978).

Elimination of the tides caused a strong decrease of the amounts of suspended matter available in Grevelingen lagoon, and, above that, the particle size diversity diminished. Owing to accelerated sinking and settlement in non-tidal water, coastal marine-pelagic diatoms live now benthically in Grevelingen. The larger and more silicified marine diatoms settled in stagnant water; they were permanently withdrawn from the pelagic zone and are consequently no longer available as food for planktonic herbivores (Bakker, 1978). This is well illustrated by small, pelagic copepods with a life cycle consisting of more than 10 stages. The gradually increasing size of the stages may imply parallel changes in food relations in the course of development of these zooplankton organisms. Notwithstanding a certain flexibility in prevailing food demands, there is a real chance that a certain particle size lacks for a certain developmental stage (Bakker, 1978).

The same is true for larger animals. The survival rate of larvae and young individuals is determining the size of a population. This may be illustrated by the blocked life cycle of the jellyfishes (Scyphozoa) in Grevelingen lagoon. The animals were common in the Grevelingen estuary. The larvae settle on the seafloor to develop a small hydroid-like organism, the scyphistoma stage. The scyphistoma buds repeatedly, giving rise to ephyra larvae which then develop into the characteristic adults. There are indications that the scyphistoma stages of *Aurelia aurita* occur commonly in Lake Grevelingen. Larger jellyfishes, however, are seldom seen in the course of the year, an indication that normal development of the young stages is seriously hampered, possibly owing to lack of adequate food (Bakker, 1978).

Another significant impact on the life cycle of many species is the fact that their migration routes

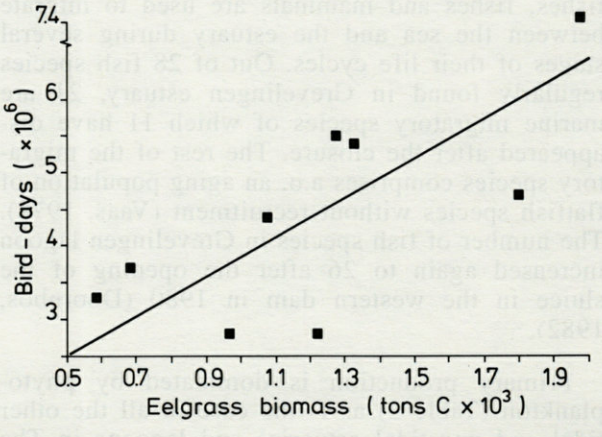



Fig. 5. – Relation between maximum above-ground biomass of *Zostera marina*, Grevelingen lagoon in July/August and the number of bird days of herbivorous waterfowl in Grevelingen lagoon in subsequent autumn and winter over the period 1973 to 1987 (data derived from Fig. 5); $n = 9$; $r = 0.74$; $p < 0.025$ (Nienhuis, 1992).

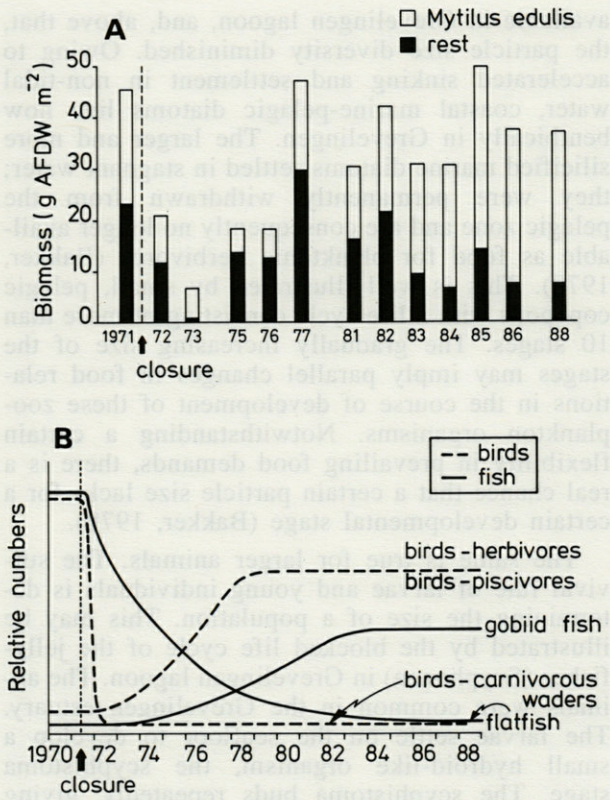



Fig. 6. – A, long-term changes (1971-1988) in macrozoobenthos biomass, averaged over a number of sampling plots, > 1.5 m waterdepth, in Grevelingen lagoon (Lambeck *et al.*, 1989). B, long-term changes in relative numbers of dominant groups of primary and secondary consumers in Grevelingen lagoon, following the closure of the estuary in 1971. Only qualitative trends are given; annual fluctuations have been left out (Nienhuis, 1985; 1992).

were blocked after the closure in 1971. Cuttlefishes, fishes and mammals are used to migrate between the sea and the estuary during several stages of their life cycles. Out of 28 fish species regularly found in Grevelingen estuary, 21 are marine migratory species of which 11 have disappeared after the closure. The rest of the migratory species comprises a.o. an aging population of flatfish species without recruitment (Vaas, 1978). The number of fish species in Grevelingen lagoon increased again to 26 after the opening of the sluice in the western dam in 1980 (Doornbos, 1982).

Primary production is dominated by phytoplankton (Table 2) as is the case in all the other tidal and non-tidal estuaries and lagoons in The Netherlands. In spring the diatom *Skeletonema costatum* predominates and in summer both the flagellate *Cryptomonas* and the diatom *Chaetoceros* are prevailing. The zooplankton grazing on phytoplankton comprises the copepod *Acartia tonsa*, but also rotifers (*Synchaeta*) and protozoan species (Bakker, 1978).

A specific characteristic of Grevelingen is the extensive perennial population of eelgrass, *Zostera marina*, covering large areas, but declining recently. *Zostera marina*, a rooting submerged phanerogam found an open niche – the sheltered subtidal sand flats – after May 1971. The species colonized the lagoon from the original pre-1971 spots, reached a maximum distribution in 1978 and showed a fluctuating pattern thereafter (Fig. 4) (Nienhuis, 1983 a). *Zostera marina* is by far the dominant macrophyte food source in Grevelingen lagoon. The maximum above-ground biomass of *Zostera marina* in July/August, over the period 1973 to 1988, showed a significant correlation with the number of bird-days of herbivorous birds (*Fulica atra, Anas penelope, A. platyrhynchos, A. crecca, Branta bernicla, Cygnus olor*) in the subsequent autumn and winter (Fig. 6). Although the birds only consume 4 % of the annual above-ground primary production of eelgrass (Nienhuis and Groenendijk, 1987), that is 11 % of the peak standing crop in August, the correlation between the numbers of birds present and their obligate food source is significant. Obviously a large part of the peak standing crop is not available to the birds because it is beyond the reach of their bills, or because the timing of the birds does not match with maximum standing stock of the macrophytes : when most birds arrive later in the year, the larger part of the seagrass biomass has already decomposed.

Lambeck (1981), Lambeck and Brummelhuis (1985), Lambeck and Pouwer (1986), Lambeck and De Smet (1987) and Lambeck *et al.* (1989) described the changes in macrozoobenthos biomass and population dynamics after the closure of Grevelingen estuary from 1971 until 1988. In 1971 the intertidal and subtidal populations of macrozoobenthos became isolated from the tidal movements, and consequently large changes set in. The number of benthic polychaete species decreased by 20 % in the years following the closure of the estuary. Many species however extended their distribution areas owing to the less exposed and more uniform conditions in the sediments. The number of mollusc species (23) hardly changed after the closure of the estuary. During the period 1984-1989 a rather stable number of 45 macrozoobenthos species were counted in the entire lagoon, which means a slightly higher number than in Veerse Meer lagoon.

Fig. 6 shows an overall picture of macrozoobenthos biomass, averaged over a number of sampling spots. In 1971, before the closure, macrozoobenthos biomass was dominated (80 %) by *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. A strong decrease set in and showed a minimum in 1973 (only 5 g AFDW $m^{-2}$). Thereafter biomass recovered and showed a varying pattern between approximately 30 and 50 g AFDW $m^{-2}$ over the

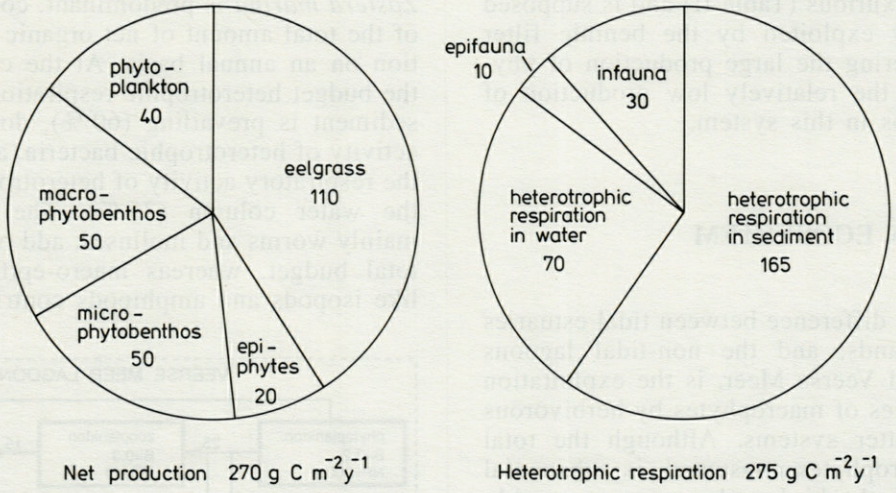



Fig. 7. – Budget of organic carbon in an eelgrass (*Zostera marina*) community in Grevelingen lagoon (1-1.5 m waterdepth), averaged over 1978 and 1979 (Nienhuis, 1983 b).

period 1977 to 1988. The spatial and temporal changes in the populations of the individual macrozoobenthos species showed a dynamic pattern, of which most max and wane is up to now only poorly understood.

*Mytilus edulis*, although dominant only during the period 1971 to 1977, since then steadily declined (biomass in 1986-1988 only 4 g AFDW m$^{-2}$). *Cerastoderma edule* decreased in biomass directly after the closure in 1971, but is still present. Its sibling species, *Cerastoderma lamarcki*, characteristic for stagnant, brackish habitats, emerged already in 1973 and increased since then to 2 – 5 g AFDW m$^{-2}$. Any data about competition between the two cockle species are lacking. *Hinia reticulata*, a carnivorous gastropod, was first discovered in 1975; after an initial success, expressing itself in an increase in biomass up to 7 g AFDW m$^{-2}$, the species recently showed a failing recruitment. Since 1983 the colonizer *Crepidula fornicata*, a filter-feeding mollusc, showed a rapid increase to a biomass in 1988 of 10 to 15 g AFDW m$^{-2}$. Although the overall level of macrozoobenthos biomass shows since 1981 a "normal", stable pattern, the population structure is highly dynamic, and new colonizers – opportunists – may still et their chance.

Grevelingen offers an example of long-term changes in the numbers and biomass of secondary consumers after a sudden intervention. Fig. 6, (derived from Nienhuis, 1985) summarizes a number of qualitative trends, reproduced in smooth lines; annual fluctuations have been left out. Before May 1971, when Grevelingen was still a tidal estuary, a considerable population of migratory marine flat fish (plaice, dab, sole) lived in the estuary. The sudden closure of the estuary meant a physical and biological blockade for the remaining population and Fig. 6 shows a gradually declining number of flat fish to a very low level at the end of the eighties. Migratory birds, carnivorous waders, used to exploit the intertidal flats in Grevelingen estuary before May 1971. Owing to the closure of the estuary the water level was fixed, and consequently all intertidal flats changed into either permanently submerged sediments or permanently dry terrestrial shore areas. Fig. 6 shows the dramatic fall of the numbers of waders directly after 1971. The sudden change in May 1971 induced several other changes on the tertiary trophic level. The numbers of small gobiid fish (*Pomatoschistus minutus, P. microps, Gobius niger*) and small pelagic fish (*Gasterosteus aculeatus, Sprattus sprattus, Atherina presbyter*) increased gradually after the closure (Fig. 6). All these fish species took advantage of the decreased exposure of the lagoon, the availability of suitable breeding habitats and proper food (Doornbos, 1987). The closure of Grevelingen estuary resulted also in a major increase in the numbers of piscivorous birds (great crested grebe; cormorant – *Phalacrocorax carbo*; red-breasted merganser). This change in numbers is related to the much higher transparency of the water (the birds are catching their prey "on sight"), and the availability of considerable amounts of prey. The prey taken by grebes and mergansers are usually small : 60 % of the fresh weight of the stomach contents of these birds consisted of gobiid fish, as was shown by Doornbos (1984) in 1981 and 1982. Migratory herbivorous birds (geese, ducks, mute swan [*Cygnus olor* ], and coot [*Fulica atra*] took also great advantage of the new situation in Grevelingen lagoon after May 1971 (Fig. 6), which brought them food and shelter.

In the Grevelingen lagoon macrozoobenthos production may be limited by a restricted supply of microalgae (Table II), which in turn are nitrogen-limited (De Vries and Hopstaken, 1984). The supply of phytoplankton in eutrophicated Veerse

Meer is more luxurious (Table II) and is supposed to be not fully exploited by the benthic filter feeders, considering the large production of phytoplankton and the relatively low production of macrozoobenthos in this system.

## THE LAGOON ECOSYSTEM

An important difference between tidal estuaries in the Netherlands, and the non-tidal lagoons Grevelingen and Veerse Meer, is the exploitation of large quantities of macrophytes by herbivorous birds in the latter systems. Although the total amount of macrophytes consumed, is substantial in both lagoons, the birds only consume roughly 5 % of the annual macrophyte production (*cf.* 14 % consumption calculated by Coosen *et al.*, [1990] but presumably based on too low macrophyte production estimates).

Among the secondary consumers the levels of organic carbon consumption – man excluded – are almost the same, when tidal estuaries are compared with non-tidal lagoons, notwithstanding the fact that the consumer populations show large qualitative differences (viz. herbivores in lagoons and carnivorous waders in tidal estuaries; Nienhuis, 1992). Carnivorous birds in Grevelingen consume mainly small fish (approximately 60 % of the available biomass in 1981-1982; Doornbos, 1984). Almost 20 % of the macrozoobenthos production may potentially be consumed by fish and larger invertebrates (Doornbos, 1987). In Veerse Meer the consumption by fish and invertebrates is unknown. The much higher consumption by carnivorous birds in Veerse Meer (Coosen *et al.*, 1990), as compared to Grevelingen (Doornbos, 1987), is explained by the fact that Veerse Meer harbours several times higher densities of zoobenthos-eating diving ducks (Meire *et al.*, 1989). The question whether the carrying capacity of macrozoobenthos in both lagoons fills the needs of the secondary consumers, seems to be answered positively, although carnivorous birds may be food-limited owing to the unpredictable year to year variations in the production of small fish.

Primary production and mineralization of organic matter, including consumption by animals and respiration, are roughly in a status of equilibrium in the Dutch coastal lagoons Veerse Meer and Grevelingen. This means that on an annual basis no significant deposition of organic matter, peat formation, occurs as is the case in shallow fresh-water lakes. Fig. 7 may illustrate this phenomenon. It shows an organic carbon-budget of a dominant habitat in Grevelingen lagoon, the eelgrassbed (Nienhuis, 1983 b). Besides eelgrass, epiphytes, macroalgae, microphytobenthos and phytoplankton are presented as primary producers. *Zostera marina* is predominant, contributing 40 % of the total amount of net organic carbon production on an annual basis. At the consumerside of the budget heterotrophic respiration in the bottom sediment is prevailing (60 %), dominated by the activity of heterotrophic bacteria, and followed by the respiratory activity of heterotrophic bacteria in the water column (25 %). The macro-infauna, mainly worms and molluscs, add only 11 % to the total budget, whereas macro-epifaunal elements like isopods and amphipods contribute only 4 %.

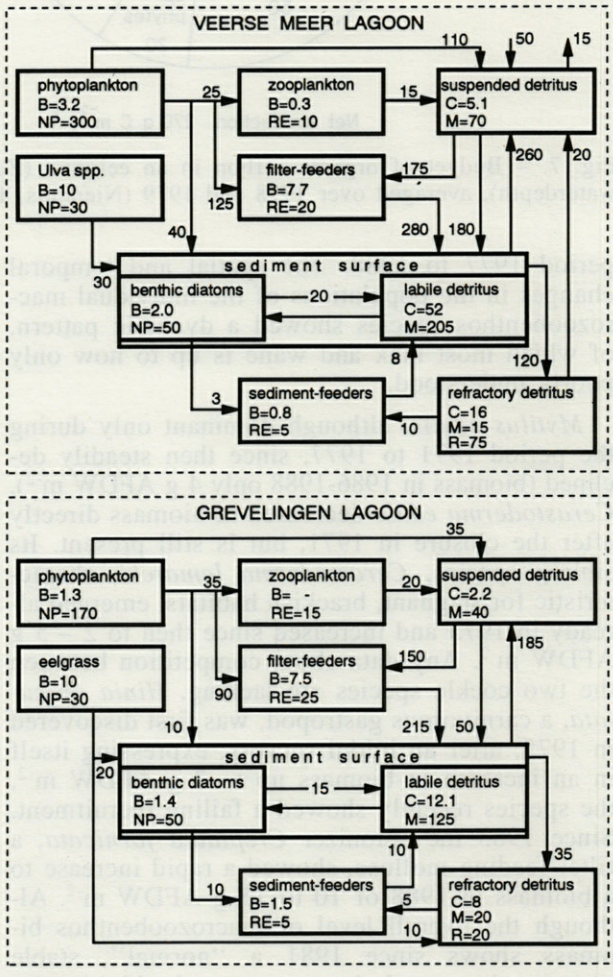



Fig. 8. – Averaged annual cycle of organic carbon, based on mathematical model calculations, derived from field data (De Vries *et al.*, 1989). Biomass (B) in g C $m^{-2}$ and fluxes (arrows) in g C $m^{-2}$ $yr^{-1}$; NP = net production (g C $m^{-2}$ $yr^{-1}$); RE = respiration and excretion (g C $m^{-2}$ $yr^{-1}$); M = heterotrophic mineralization (g C $m^{-2}$ $yr^{-1}$); C = concentration (g C $m^{-2}$); R = refractory (g C $m^{-2}$).

The high mineralization rate in the bottom sediment indicates a relatively high load with organic material. The aerobic upper 2 to 3 mm of the sediment contain 0.5 to 2 % particulate organic matter. Below a depth of 3 mm into the sediment, the bottom is almost completely anoxic, except close to the rootsystem of the eelgrass. A much higher load

with organic material and nutrients, as is the case in Veerse Meer lagoon, shifts the balance between primary production and mineralization into the direction of loose-lying macroalgae (*Ulva* species), flourishing on completely anoxic sediments, where rooting submerged phanerogams are no longer able to survive.

Two mathematical models describe the functioning of the aquatic ecosystems, respectively GREWAQ for Grevelingen lagoon (De Vries *et al.*, 1988 a) and VEERWAQ for Veerse Meer lagoon (De Vries *et al.*, 1989). The average annual cycle of organic carbon is depicted in Fig. 8. The dominant compartments distinguished in both models are in the water column : phytoplankton, macrophytobenthos, zooplankton, suspended detritus and filter-feeders; and in the sediment : microphytobenthos (mainly benthic diatoms), sediment-feeders, labile detritus with connected bacteria and stable detritus in the upper millimeters of the sediment of which a considerable part is inert.

The key-element in the cycling of organic material in both lagoons is nitrogen, limiting the rates of primary production. The surface area of the bottom sediments is the central part of the model. The top-layer of the sediment contains small anoxic patches connected to superficially aerated sediment, implying an efficient coupling of aerobic, heterotrophic mineralization of organic matter, aerobic nitrification and anaerobic denitrification. A considerable part of the thus mineralized nitrogen compounds will be released to the atmosphere as gaseous $N_2$.

Notwithstanding the large differences in internal loading with nutrients, the calculated carbon cycles of Grevelingen lagoon and Veerse Meer lagoon show a remarkable similarity, both with regard to the biomass levels of several important functional groups, and to the size of the rates connecting the compartments. The main differences indicate for the primary producers of Veerse Meer, compared to Grevelingen, a higher biomass and production of phytoplankton and the loose-lying high biomass of *Ulva* versus the rooting *Zostera* (*Ulva* primary production in Veerse Meer is estimated far too low in the model). The high level of detritus both in the water column and in the bottom-sediments, where four times more particulate organic matter is refractory in Veerse Meer lagoon, compared to Grevelingen lagoon, makes Veerse Meer more susceptible to anoxia. For the secondary producers the lower contribution of sediment-feeders in Veerse Meer, compared to Grevelingen, is significant.

This publication is Communication No 577 of the NIOO-Yerseke.

## REFERENCES

APON L.P., 1990. Verspreiding en biomassa van het macrophytobenthos in het Veerse Meer in 1989. DIHO Yerseke, Rapp. Verslag. 1990-02 : 1-28.

BAKKER C., 1978. Some reflections about the structure of the pelagic zone of the brackish lake Grevelingen (SW-Netherlands). *Hydrobiol. Bull.* **12** : 67-84.

BARNES R.S.K., 1980. Coastal lagoons : the natural history of a neglected habitat Cambridge studies in Modern Biology 1 : 1-106. Cambridge University Press, Cambridge.

BILLEN C. and C. LANCELOT, 1987. Modelling benthic microbial processes and their role in nitrogen-cycling of temperate coastal ecosystems. In H.T. Blackburn and J. Sorensen (eds.), Nitrogen in coastal marine environments. Scope Wiley, New York : 341-378.

COOSEN J.P., J.J. MEIRE, J.J. STUART and J. S[illegible]. 1990. Trophic relationships in brackish Lake Veere : the role of macrophytes. *In* M. Barnes and R.N. Gibson (eds.), Trophic relations in the marine environment; Proceed. 24th Europ. Mar. Biol. Symp., Aberdeen Univ. Press : 404-423.

DE JONGE V.N., 1974. Classification of brackish coastal inland water. *Hydrobiol. Bull.* **8** : 29-39.

DE VRIES I. and C.F. HOPSTAKEN, 1984. Nutrient cycling and ecosystem behaviour in a salt-water lake. *Neth. J. Sea Res.* **18** : 221-245.

DE VRIES I., F. HOPSTAKEN, H. GOOSSENS, M. DE VRIES, H. DE VRIES and J. HERINGA, 1988 a. GREWAQ : an ecological model for Lake Grevelingen. Report T-0215-03, Rijkswaterstaat DGW, Den Haag, Delft Hydraulics, Delft, 159 pp + 83 pp.

DE VRIES I., W. VAN RAAPHORST and N. DANKERS, 1988 b. Extra voedingsstoffen in zee : gevolgen, voordelen, nadelen. Landschap 5 : 270-285.

DE VRIES I., M. DE VRIES, H. GOOSSENS and M. SILEON, 1989. Ontwikkeling en toepassing VEERWAQ ten behoeve van beleidsanalyse Veerse Meer. Eindrapportage – Simulatie en beheersvarianten.Delft Hydraulics, Delft, pp. 1-77.

DOORNBOS G., 1982. Changes in the fish fauna of the former Grevelingen estuary, before and after the closure in 1971. *Hydrobiol. Bull.* **16** : 279-283.

DOORNBOS G., 1984. Piscivorous birds on the saline lake Grevelingen, The Netherlands : abundance, prey selection and annual food consumption. *Neth. J. Sea Res.* **18** : 457-479.

DOORNBOS G., 1987. The fish fauna of Lake Grevelingen (SW Netherlands). Ph. D. Thesis Univ. Amsterdam, DIHO, Yerseke : 1-169.

FENCHEL T.M. and R.J. RIEDL, 1970. The sulfide system : a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.* **7** : 255-268.

GROENENDIJK A.M., 1984. Primary production of four dominant salt marsh angiosperms in the South-West Netherlands. *Vegetatio* **57** : 143-152.

HANNEWIJK A., 1988. De verspreiding en biomassa van macrofyten in het Veerse Meer, 1987. DIHO Yerseke, Rapp. Verslag. 1988-2 : 1-25.

HUISKES A.H.L., 1988. The salt marshes of the Westerschelde and their role in the estuarine ecosystem. *Hydrobiol. Bull.* **22** : 57-63.

KELDERMAN P., 1980. Phosphate budget and sediment-water exchange in Lake Grevelingen (SW Netherlands). *Neth. J. Sea Res.* **14** : 229-236.

KELDERMAN P., 1985. Nutrient dynamics in the sediment of Lake Grevelingen (SW Netherlands). Ph. D. Thesis, Univ. Groningen, Delft University Press, 1-84.

LAMBECK R.H.D., 1981. Effects of closure of the Grevelingen estuary on survial and development of macrozoobenthos. *In* N.V. Jones and W.J. Wolff (eds). Feeding and survival strategies of estuarine organisms. *Mar. Science* **15** : 153-158. Plenum, New York.

LAMBECK R.H.D. and E.B.M. BRUMMELHUIS, 1985. Een bestandsopname in voorjaar 1984 van het macrozoobenthos in het Grevelingenmeer. DIHO, Yerseke, Rapp. Versl. 1985-4 : 1-28.

LAMBECK R.H.D. and R. POUWER, 1986. Een bestandsopname in voorjaar 1985 van het macrozoobenthos in het Grevelingenmeer, en enige notities over lange – termijn ontwikkelingen. DIHO, Yerseke, Rapp. Versl. 1986-5 : 1-40.

LAMBECK R.H.D. and G. DE SMET, 1987. Een bestandsopname in voorjaar 1986 van het macrozoobenthos in het Grevelingenmeer. DIHO, Yerseke, Rapp. Versl. 1987-4 : 1-38.

LAMBECK R.H.D., E.G.J. WESSEL and A. HANNEWIJK, 1989. Macrozoobenthos in het Grevelingenmeer : een bestandsopname in voorjaar 1988. DIHO, Yerseke, Rapp. Versl. 1989-5 : 1-46.

MEIRE P.M., J. SEYS, T. YSEBAERT, P.L. MEININGER and H.J.M. BAPTIST, 1989. A changing Delta : effects of large coastal engineering works on feeding ecological relationships as illustrated by waterbirds. *In* J.C. Hooghart and C.W.S. Posthumus (eds.), Hydro-ecological relations in the Delta waters of the South-West Netherlands. TNO Com. Hydrol. Res. Proceed. Inform. **41** : 109-146.

NIENHUIS P.H., 1978. Lake Grevelingen : a case study of ecosystem changes in a closed estuary. *Hydrobiol. Bull.* **12** : 246-259.

NIENHUIS P.H., 1983 a. Temporal and spatial patterns of eelgrass (*Zostera marina* L.) in a former estuary in the Netherlands, dominated by human activities. *Mar. Techn. Soc. J.* **17** : 69-77.

NIENHUIS P.H., 1983 b. Zeegrasgemeenschap in het Grevelingenmeer. *In* : S. Parma – Oecologie van meren en plassen. Pudoc Wageningen, pp. 36-56.

NIENHUIS P.H. (ed.), 1985. Het Grevelingenmeer. Van estuarium tot zoutwatermeer. Natuur en Techniek, Maastricht, Brussel, 177 pp.

NIENHUIS P.H., 1989. Eutrophication of estuaries and brackish lagoons in the South-West Netherlands. *In* J.C. Hooghart and C.W.S. Posthumus (eds.), Hydro-ecological relations in the Delta waters of the South-West Netherlands. TNO *Com. Hydrol. Res. Proceed. Inform.* **41** : 49-70.

NIENHUIS P.H., 1992. Nutrient cycling and foodwebs in Dutch estuaries. *Hydrobiologia* (in press).

NIENHUIS P.H. and B.H.H. DE BREE, 1984. Carbon fixation and chlorophyll in bottom sediments of brackish Lake Grevelingen, The Netherlands. *Neth. J. Sea Res.* **18** : 337-359.

NIENHUIS P.H. and A.M. GROENENDIJK, 1986. Consumption of eelgrass (*Zostera marina* L.) by birds and invertebrates : an annual budget. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **29** : 29-35.

OFFICER C.B., T.J. SMAYDA and R. MANN, 1982. Benthic filter feeding : a natural eutrophication control. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **9** : 203-310.

SEYS J. and P. MEIRE, 1988. Macrozoobenthos in het Veerse Meer. Rapport W.W.E. 4, Rijksuniversiteit Gent, 61 pp.

SFRISO A., A. MARCOMINI and B. PAVONI, 1987. Relationships between macroalgal biomass and nutrient concentrations in a hypertrophic area of the Venice Lagoon. *Mar. Environm. Res.* **22** : 297-312.

STUART J.J., 1988. Voorkomen en voedsel van watervogels in het Veerse Meer. Rapport W.W.E.

VAAS K.F., 1970. Studies on the fish fauna of the newly created lake near Veere, with special emphasis on the plaice (*Pleuronectes platessa*). *Neth. J. Sea Res.* **5** : 50-95.

VAAS K.F., 1978. Veranderingen in de visfauna van de Grevelingen tussen de jaren 1960 en 1976. DIHO, Yerseke, Rapport. Verslag. 1978-4 : 1-26.

*Reçu le 28 février 1992; received February 28, 1992*
*Accepté le 30 mars 1992; accepted March 30, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 73-92

# L'INSTABILITÉ PHYSIQUE, FACTEUR D'ORGANISATION ET DE STRUCTURATION D'UN ÉCOSYSTÈME TROPICAL SAUMÂTRE PEU PROFOND : LA LAGUNE EBRIÉ

## *Physical instability : factor of organization and structuration of a shallow brackish tropical ecosystem*

*D. GUIRAL*

*Centre de Recherches Océanologiques, B.P. V 18 Abidjan, Côte D'Ivoire*

RÉSUMÉ – La lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) d'une superficie de 566 $km^2$ pour un volume de 2,7 x $10^9$ $m^3$ est le système lagunaire le plus important de l'Afrique de l'Ouest. Située parallèlement à l'Equateur, le long de l'Océan Atlantique, elle est soumise à un climat de type équatorial caractérisé par de faibles variations saisonnières à l'exception du régime des précipitations. Elle est en relation permanente avec l'Océan par un canal artificiel et est alimentée par 3 fleuves dont le plus important de régime tropical de Comoé représente 65 % des apports continentaux. Son hydrochimie est directement dépendante de l'importance relative de ces divers apports. De plus, leur localisation ponctuelle et dissymétrique se traduit par une grande hétérogénéité spatiale de la composition chimique moyenne des eaux. Ces particularités expliquent aussi les variations locales de l'amplitude annuelle des concentrations ioniques. Avec des apports fluviaux et océaniques respectivement 3 et 14 fois supérieurs au volume de la lagune ce milieu peut être considéré comme fortement renouvelé. Cependant, ces valeurs globales masquent une très grande hétérogénéité de situations opposant en particulier des secteurs peu renouvelés oligo-halins alimentés par les seules précipitations à des secteurs estuariens très instables à fort taux de renouvellement et à degré de stratification variable selon les saisons.

La turbidité est très élevée en relation avec les apports fluviaux (estimés annuellement à 0,42 x $10^6$ tonnes) mais surtout par l'importance des turbulences liées au vent et à la circulation de masses d'eau d'origine différente mises en mouvement par la propagation des marées et des crues en lagune. L'impact de ces instabilités hydrodynamiques est renforcé par la faible profondeur moyenne de la lagune (69 % des fonds sont inférieurs à 5 m). La moitié du matériel particulaire provient de la remise en suspension des sédiments de surface et moins de 10 % des apports fluviaux annuels constitués de quartz et kaolinite sont définitivement expulsés dans l'Océan. L'alternance de phase de redistribution et de sédimentation différentielle se traduit par un comblement progressif des fosses et par des faciès sédimentaires strictement dépendants de la bathymétrie. La sédimentation au sein des dépressions d'origine fluviale est estimée à 0,5 $mm.an^{-1}$ et correspond à un piégeage définitif de ces sédiments fins, anoxiques et riches en matière organique évoluée et réfractaire.

Les communautés biologiques sont directement structurées par les facteurs physiques du milieu (principalement salinité et température) à la fois en fonction de leurs valeurs moyennes et de leurs valeurs extrêmes. D'une manière générale les secteurs hydrochimiquement les plus instables sont colonisés par des communautés peu structurées constituées d'espèces opportunistes très diverses à l'origine de la très forte richesse spécifique de la lagune Ebrié. A l'opposé les espèces des secteurs stables sont peu diversifiées et correspondent à des biocénoses caractérisées par une grande importance des communautés benthiques et des activités de minéralisation de la boucle microbienne. Les flux d'énergie entre les divers échelons du réseau trophique sont essentiellement liés aux déplacements actifs des organismes (énergie auxiliaire secondaire) alors qu'en secteur estuarien ouvert les flux hydrodynamiques assurent l'essentiel de l'importation et de l'exportation des productions. Enfin les stratégies démographiques des diverses populations intervenant au sein d'un même niveau trophique sont essentiellement déterminées par l'intensité

de la prédation auquel ce niveau est soumis. Ce contrôle réalisé par l'amont crée de nouvelles divergences fonctionnelles entre les secteurs confiné et estuarien.

ABSTRACT – The Ebrié lagoon (Côte d'Ivoire), covering an area of 566 km$^2$ with a water volume of 2.7 x 10$^9$ m$^3$, is the most important lagoonal system of West Africa. Parallel to the Equator and located along the Atlantic ocean, it is under the influence of an equatorial climate which is characterized by small seasonal variations apart from the rainfalls regime.
The Ebrie lagoon is in permanent communication with the Ocean through an artificial channel. It is fed by three rivers of which the Comoé river is the most important and responsable of 65 % continental inputs. The hydrochemistry of the Ebrie lagoon is directly dependent on the relative importance of oceanic and continental inputs. Furthermore, the punctual and dyssimetrical location of the inputs is at the origin of a great heterogeneity of the mean chemical composition of the waters and explains the amplitude of their temporal variations. This environment can be considered as greatly renewed with of fluvial and oceanic inputs which may be 3 and 14 times respectively superior to the volume of the lagoon. However, these global values hide a great heterogeneity of situations particularly opposing less renewed oligohalin sectors only fed by rainfalls to very unstable estuarine areas with a high renewal rate and seasonally stratified.
Due to fluvial inputs but also to the importance of turbulences caused by wind and the circulation of water masses of different origin, the turbidity is very high. The impact of these hydrochemical instabilities is strenghened by the low mean depth of the lagoon (69 % of the depth is less than 5 m). Half of the particulate material derives from the suspension of surface sediments and less than 10 % of fluvial inputs (quartz and kaolinite) estimated at 0.42 x 10$^6$ tons per year is definitively evacuated in the ocean. The alternance of phase of differential re-distribution and sedimentation leads to progressive filling of depressions. Thus, sedimentary facies are strictly dependent on the bathymetry. The sedimentation within the depressions of fluvial origin is estimated at 0.5 mm per year and induces to a definitive trapping of the fine sediments characterized by a high degree of anoxie and by a material rich in refractory organic matter.
The biological communities are directly structured by average and extreme values of the physical and chemical factors (mainly salinity and temperature). The most hydrochemically unstable sectors close to the outlet are colonized by less structured communities which are constituted of very diverse opportunistic species. In the opposite, species from stable zones are less diversified and correspond to biocenoces characterized by a great importance of benthic communities and by mineralization activities of the microbial loop. In this system, the energy flows between the steps of the trophic level are essentially linked to the active movements of biomass (secondary auxilliary energy) while, in the opened estuarine sector, the essential of the importation and exportation productions are made by the hydrochemical flows. Finally, the demographic strategies of diverse populations intervening within the same trophic level are mainly determined by the predation intensity. This control realized by the top-down processes creates new functional divergences between confined and estuarine sectors.

## INTRODUCTION

Parmi les divers écosystèmes aquatiques étudiés sur un plan fonctionnel, les milieux littoraux (lagunes, estuaires, marais-salants) ont été très précocement reconnus comme physiquement contrôlés (Lasserre, 1977). En outre, la forte variabilité spatio-temporelle de ces environnements rend difficile une étude indépendante des composantes spatiales et temporelles de leur hétérogénéité (Fortier *et al.*, 1978). Les cycles biologiques y sont étroitement dépendants des cycles climatologiques, hydrologiques et hydrochimiques (Amanieu *et al.*, 1980). Cependant, la reconnaissance de la prépondérance du cadre physique et de sa variabilité, dans et par laquelle se structurent et évoluent les populations et les communautés tend à se généraliser, quel que soit le type d'écosystème étudié. En particulier, les énergies auxiliaires (dénommées énergies de covariance par Margalef) qui permettent de mettre en relation les éléments nécessaires à la réalisation d'un processus apparaissent comme fondamentales dans l'organisation fonctionnelle des écosystèmes (Frontier et Pichod-Viale, 1991). L'existence de ces systèmes carac-

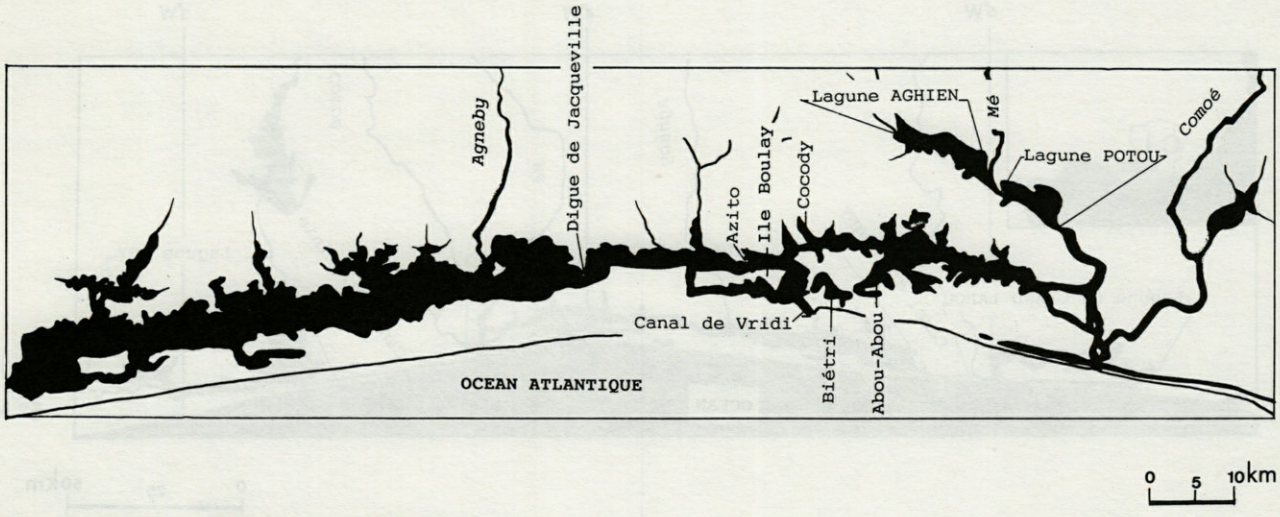



Fig. 1. – Carte de situation : la lagune Ebrié
*The Ebrié lagoon ecosystem*

térisés par une organisation de type hiérarchique n'est en effet possible que grâce à un flux ininterrompu d'énergie et de matière entre les divers éléments (ou sous-ensembles) constitutifs du système (Prigogine, 1972; Frontier, 1977). Ces éléments naturellement dispersés dans l'espace ne peuvent interagir que par l'existence de ces énergies auxiliaires qui assurent pour un temps la pérennité qualitative (résilience) et quantitative (stabilité) du système (Holling, 1973).

Dans les écosystèmes aquatiques, les turbulences liées au vent et à l'hydrodynamique de masses d'eau d'origine différente (Powell *et al.* 1975) constituent cette source d'énergie qui permet la structuration et la dynamique des communautés (Fortier et Legendre, 1979; Legendre et Demers, 1984). Ainsi le milieu physique (géomorphologie, hydrologie, climatologie,...) n'est plus seulement considéré comme un cadre dans lequel évoluent les diverses populations mais comme un élément intrinsèque du système (Sverdrup, 1953) à la base des processus (Amanieu *et al.*, 1989) et ultérieurement de leur contrôle (Legendre et Demers, 1985).

Cet article, correspondant à une synthèse de plus de 20 ans d'étude sur le système lagunaire Ebrié, débutera ainsi par une présentation du cadre physique et de sa variabilité. A partir de cette analyse, les conditions particulières imposées par le milieu aux communautés seront dégagées. En outre, de par l'organisation hiérarchisée du monde vivant, cette présentation permettra de décrire les stratégies développées en fonction de la variabilité de l'environnement physique et chimique : par les individus (adaptations étho-physiologiques), par les espèces (stratégies démographiques) et par les communautés (stratégies cénotiques) pour s'établir ou exploiter transitoirement les multiples potentialités que recèle la lagune Ebrié.

## 1. LE BIOTOPE

### *1.1. Présentation générale*

Le système lagunaire Ebrié et les lagunes Aghien et Potou qui lui sont rattachées constituent le plus grand ensemble lagunaire de Côte d'Ivoire et de l'Afrique de l'Ouest (fig. 1). Il correspond à une dépression littorale d'origine fluviale creusée lors de la dernière glaciation et séparée du Golfe de Guinée par une barrière sédimentaire constituée de cordons sableux (Tastet et Guiral, sous presse).

La lagune Ebrié s'étend à 5°20 de latitude Nord sur environ 140 km le long du littoral ivoirien. Elle a été mise en communication à l'Ouest avec la lagune de Grand-Lahou par le canal d'Assagny et à l'Est avec la lagune Aby par le Canal d'Assinie. Depuis 1950, elle est en relation avec l'Océan Atlantique par le Canal de Vridi (fig. 2).

Elle est alimentée par trois fleuves d'inégale importance de direction générale Nord-Sud. Le Comoé, présentant les plus forts débits (moyenne annuelle de 300 $m^3.s^{-1}$ avec des débits de crue supérieurs à 2 000 $m^3.s^{-1}$) prend sa source au Burkina Fasso à 1 160 km de l'Océan. Les deux autres, l'Agnéby et la Mé sont des fleuves côtiers dont les bassins versants ont pour superficie respectivement 8 900 et 4 300 $km^2$ soit approximativement le 1/10 et le 1/20 de celui du Comoé.

Comparativement à sa longueur, la largeur moyenne (4 km) de la lagune Ebrié est très faible (largeur maximale 7 km). La superficie du plan d'eau est de 566 $km^2$. Les profondeurs maximales observées au-dessus d'anciens talwegs sont respectivement de 27 m au sud de l'Ile Boulay et de 26 m en lagune Abou-Abou (fig. 1). Le volume

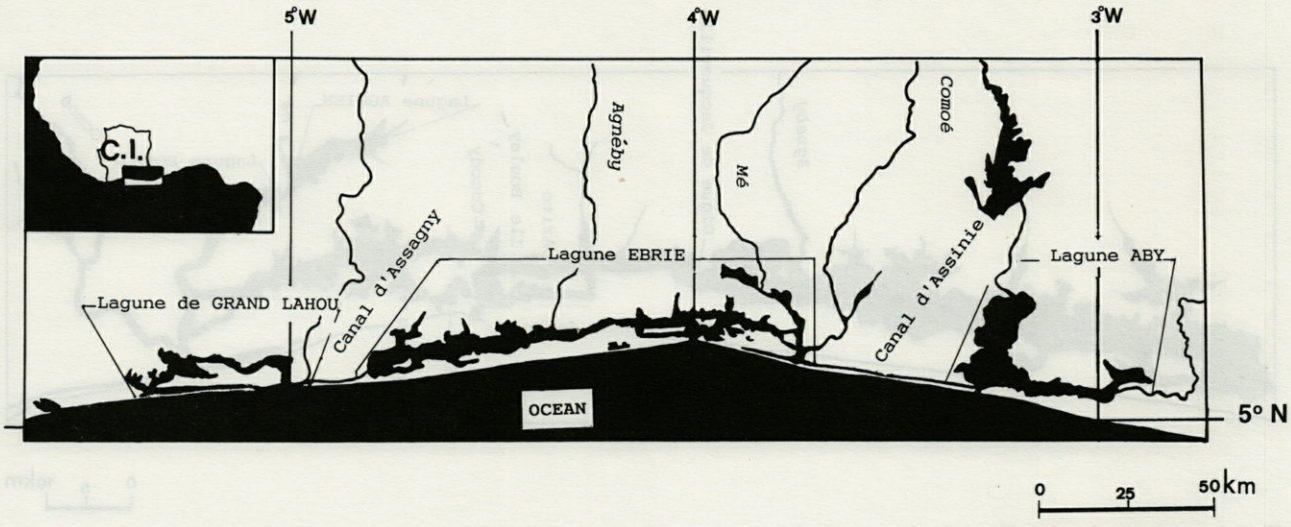



Fig. 2. – Carte de situation : les lagunes ivoiriennes
*The Ivorian lagoons*

de l'ensemble du système lagunaire (incluant les baies de Potou et Aghien) est estimé à 2,7 x $10^9$ $m^3$ (Varlet 1978) et sa profondeur moyenne à 4,8 m. La lagune Ebrié apparaît ainsi comme un milieu peu profond avec 69 % de sa surface correspondant à des fonds compris entre 0 et 5 m et 43 % entre 0 et 2,5 m (Plante-Cuny, 1977).

Débuté en décembre 1903, le percement du Canal de Vridi ne sera effectif qu'en février 1951 (Semi-Bi, 1975). Réalisé pour la création d'un port en eaux profondes devant se substituer aux warfs pour les échanges commerciaux (évacuation des productions agricoles – importation de produits manufacrurés venant d'Europe), cet aménagement est à l'origine du développement d'Abidjan. Avec un taux d'accroissement annuel de 11 % jusqu'à la fin des années 1970 et de 4,7 % entre 1978 et 1988; la population de cette ville était estimée à 1,8 million en 1985.

En l'absence de système d'assainissement, la ville d'Abidjan engendre localement de très importantes pollutions d'origine :

— organique, issue des rejets urbains et des activités agro-industrielles à effet globalement eutrophisant (Arfi *et al.*, 1981) et créant une hyper-eutrophisation à proximité immédiate des rejets (Dufour, 1984),

— chimique (hydrocarbures, organochlorés et métaux lourds) liée au trafic maritime et aux rejets urbains et industriels (Marchand et Martin, 1985)

— et bactérienne (Pagès, 1975; Kouassi *et al.*, 1990) plus concentrée à proximité des berges et dans les baies à faible taux de renouvellement (Guiral et Kouassi, sous presse).

A l'échelle globale du fonctionnement de l'écosystème, cette situation est d'autant plus préoccupante que cette zone en cours d'eutrophisation est le lieu de passage obligatoire et exclusif des espèces amphidromiques lors de leur migration fleuve-lagune-océan.

### *1.2. Le climat*

Située entre les zones de climats tropical sec et équatorial humide, la Côte d'Ivoire est caractérisée par deux types climatiques principaux (Eldin, 1971) auxquels sont associées deux formations végétales climaciques :

— au nord, le domaine de la forêt claire et de la savane est soumis à une seule saison des pluies centrée sur le mois d'août,

— au sud, la formation de la forêt sempervirente, ombrophile et humide est caractérisée par deux saisons des pluies centrées sur les mois de juin et octobre.

D'orientation générale Est-Ouest la lagune Ebrié est strictement incluse dans la zone de climat équatorial. Cependant l'hydrochimie lagunaire est fortement influencée par le régime des précipitations du climat tropical et ceci par l'intermédiaire du fleuve Comoé dont les apports annuels correspondent à 75 % des apports fluviaux totaux (Durand et Guiral, sous presse). En effet, ne recevant aucun affluent important dans la partie basse de son cours (la plupart des affluents se situant dans la partie Nord de la Côte d'Ivoire) le Comoé présente un régime hydrologique très proche d'un fleuve soudanien, caractérisé par une crue unique.

Le tableau I rassemble les caractéristiques climatiques moyennes enregistrées à la station de bioclimatologie d'Adiopodoumé (5°19 de latitude nord, 4°13 de longitude ouest, altitude 29 m) si-

Tabl. I. – Caractérisation climatique moyenne à la station de bioclimatologie d'Adiopodoumé (d'après Monteny et Lhomme, 1980). M : moyenne mensuelle; C.V. : coefficient de variation.

*Mean of the climatic characterisation in Adiopodoumé bioclimatology station (after Monteny and Lhomme, 1980). M : monthly mean; C.V. : variation coefficient.*

| Paramètres | Période | | Janv | Fév. | Mars | Avr. | Mai | Juin | Juil | Août | Sept | Oct. | Nov. | Déc. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Rayonnement solaire Global ($J.cm^{-2}.j^{-1}$) | 1968 | M. | 1520 | 1737 | 1891 | 1927 | 1755 | 1311 | 1222 | 1149 | 1355 | 1658 | 1758 | 1498 |
| | 1979 | C.V. | 7,0 | 6,1 | 6,1 | 6,3 | 7,9 | 8,5 | 11,2 | 12,6 | 10,0 | 14,4 | 7,3 | 9,9 |
| Température de l'air sous abri (°C) | | M. | 26,7 | 27,5 | 27,7 | 27,5 | 27,0 | 25,6 | 24,8 | 24,4 | 25,0 | 25,9 | 26,5 | 26,3 |
| | 1950 | C.V. | 2,4 | 2,1 | 2,2 | 2,1 | 1,6 | 1,9 | 2,3 | 2,8 | 2,1 | 2,0 | 1,3 | 1,7 |
| | 1979 | M max | 31,1 | 31,9 | 32,1 | 31,8 | 30,9 | 28,7 | 27,8 | 27,3 | 28,0 | 29,2 | 30,5 | 30,4 |
| | | M mim | 22,2 | 23,3 | 23,3 | 23,3 | 23,1 | 22,4 | 21,8 | 21,3 | 21,9 | 21,8 | 22,5 | 22,2 |
| Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) | 1966 | M. | 1,18 | 1,43 | 1,53 | 1,41 | 1,23 | 1,25 | 1,46 | 1,59 | 1,67 | 1,54 | 1,19 | 1,01 |
| | 1979 | C.V. | 13,7 | 11,8 | 44,5 | 9,3 | 11,2 | 9,1 | 6,7 | 4,9 | 9,6 | 15,7 | 9,9 | 7,1 |
| Précipitations (mm) | 1948 | M. | 28,3 | 65,4 | 106,4 | 143,6 | 295,7 | 685,5 | 250,4 | 41,0 | 82,3 | 168,3 | 152,3 | 77,2 |
| | 1980 | C.V. | 112,0 | 82,0 | 49,0 | 49,0 | 42,0 | 38,0 | 85,0 | 124,0 | 96,0 | 69,0 | 42,0 | 77,0 |

tuée à proximité d'Abidjan et sur la rive nord de la lagune Ebrié.

La valeur moyenne du *rayonnement solaire* est de 1568 $J.cm^{-2}.j^{-1}$. Les variations saisonnières sont importantes avec des valeurs minimales en juin et septembre (importance de la couverture nuageuse) et de décembre à janvier (brouillards fréquents et établissement de l'harmattan).

En raison de la proximité l'Equateur, la *durée de l'éclairement* est constante toute l'année et caractérisée par une égalité des jours et des nuits.

La *température* moyenne annuelle de l'air est de 26,2°C, avec de faibles variations à l'échelle saisonnière. L'écart maximum est de 3,3° entre le mois le plus chaud (mars 27,7°C) et le plus froid (août 24,4°C).

Les *vents* soufflent principalement de secteur Sud-Ouest et correspondent à l'alizé austral dévié lors de son passage sur l'Equateur. Un vent de secteur Nord-Est, sec, chaud et chargé de poussières (harmattan ou alizé boréal) est observé au cours des mois de janvier et février, pour des périodes de une à deux semaines. Ces deux types de vent soufflent perpendiculairement à l'axe général de la lagune. Leur vitesse annuelle est modérée (1,4 $m.s^{-1}$) avec de faibles variations mensuelles. En relation avec la proximité de l'océan, ces vents essentiellement diurnes (maximum journalier situé entre 12 et 16 h) présentent un rythme nycthéméral très marqué.

L'*évaporation* moyenne annuelle est de 1 356 mm avec un maximum en mars (141,8 mm) et un minimum en août (82,3 mm). Compte-tenu de la température moyenne élevée, ces valeurs sont faibles et s'expliquent par une *humidité relative* moyenne supérieure à 70 %.

Les *précipitations* engendrées par le contact de deux masses d'air : la mousson (humide, d'origine océanique et de secteur Sud-Ouest liée à l'anticyclone de Sainte Hélène) et l'harmattan (sec, d'origine continentale et de secteur Nord-Est lié à la dépression thermique saharienne), constituent le paramètre climatique le plus variable à l'échelle mensuelle et annuelle.

Le déplacement saisonnier Nord-Sud du front de la Convergence Inter-Tropicale (C.I.T.) en liaison avec les mouvements apparents du soleil entre les tropiques, crée d'importantes variations des précipitations permettant de distinguer 4 saisons (fig. 3) :

a – la grande saison sèche de décembre à avril lorsque la C.I.T. se situe au Sud de la Côte d'Ivoire;

b – la grande saison des pluies de mai à juillet correspondant à près de 60 % du total annuel des précipitations;

c – la petite saison sèche d'août à septembre lorsque la C.I.T. se situe au Nord de la Côte d'Ivoire;

d – la petite saison des pluies d'octobre à novembre correspondant à 16 % du total annuel des précipitations.

Les moyennes annuelles des précipitations pour la période 1950-1986 sont de 2 020 mm. La variabilité inter-annuelle est forte, liée essentiellement à des saisons de pluies plus ou moins marquées. Un facteur 3 existe ainsi entre les précipitations minimales et maximales et deux années consécutives peuvent présenter des valeurs variant du simple au double (1979 : 2 145 mm; 1980 : 1137 mm). Sur ce fond de variabilité se superpose depuis les 20 dernières années une tendance à la diminution des précipitations, en relation avec la sécheresse qui affecte l'Afrique au Sud du Sahara.

### *1.3. Hydrologie*

En dehors des précipitations directes, les eaux alimentant le système lagunaire Ebrié comprennent à la fois des apports continentaux par les fleuves et océaniques via le canal de Vridi. Ces

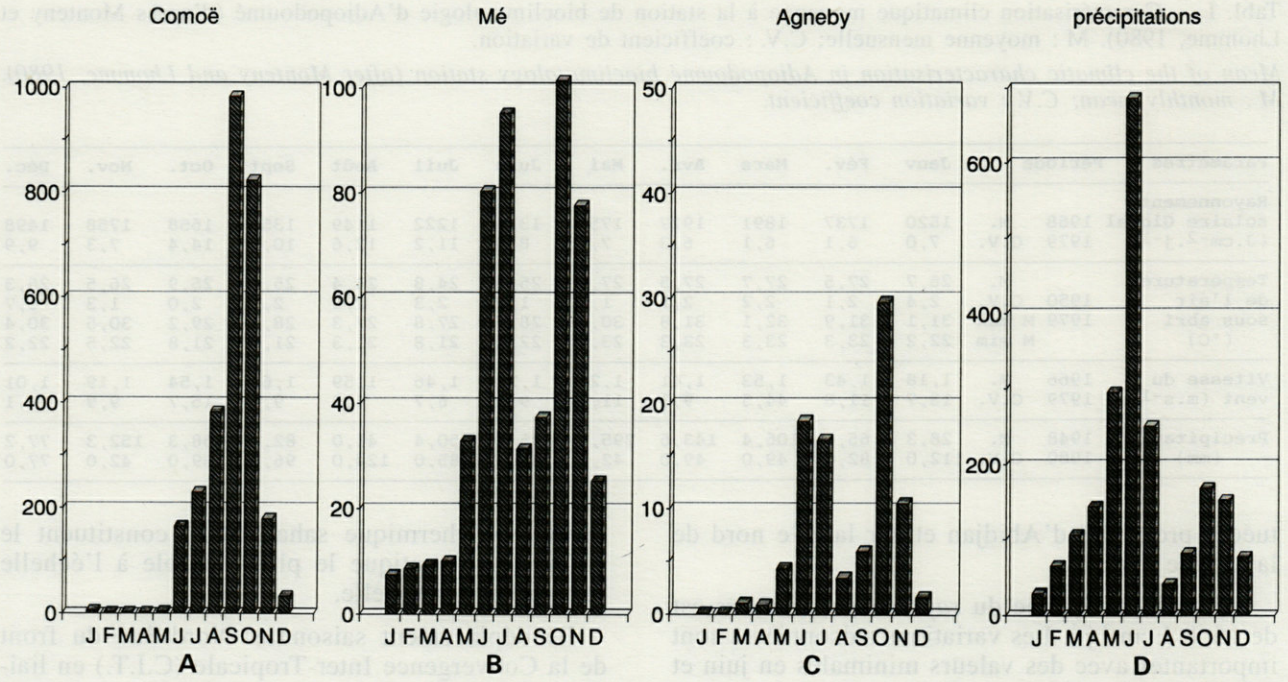



Fig. 3. – Hydrogrammes moyens annuels des fleuves (A – Comoé, B – Mé et C – Agnéby) qui alimentent la lagune Ebrié (en $m^3.s^{-1}$). Pluviogramme moyen annuel (D) à la station d'Adiopodoumé (en mm).

*Mean annual hydrograms of rivers (A – Comoé, B – Mé and C – Agnéby) feeding the Ebrié lagoon. Mean annual pluviogram (D) in Adiopodoumé station.*

apports discontinus dans le temps et l'espace créent des flux d'eau dont les vitesses en surface dépassent souvent 1 $m.s^{-1}$. Des vitesses maximales supérieures à 2 $m.s^{-1}$ sont périodiquement observées dans le canal du Vridi. Dans le secteur Ouest de la lagune, non alimenté par des rivières importantes et éloigné du canal de Vridi, les vitesses excèdent rarement 0,1$m.s^{-1}$.

### 1.3.1. Les apports fluviaux

Les apports fluviaux sont essentiellement représentés par un fleuve de régime tropical le Comoé qui débouche à l'extrémité Ouest de la lagune Ebrié (fig. 1). Le régime de ce fleuve à son arrivée en lagune est caractérisé par un étiage très marqué de janvier à mai (3 % du volume total annuel) et par une saison de crue unique de septembre à octobre (61 % du volume total annuel, fig. 3 A). Il existe ainsi un retard de un à deux mois entre l'arrivée de la crue en lagune et le maximum annuel de précipitation dans le Nord de la Côte d'Ivoire. En lagune, cette onde de crue met plus de 20 j pour parcourir les 38 km qui séparent l'embouchure du Comoé de l'Océan Atlantique via le canal de Vridi (Varlet, 1978).

Deux autres fleuves de régime équatorial de transition (caractérisé par 2 crues d'inégale importance) alimentent la lagune Ebrié : la Mé, débouchant entre les lagunes Aghien et Potou et l'Agnéby, dont l'embouchure se situe à l'Ouest du canal de Vridi (fig. 1). Avec des bassins versants entièrement inclus dans le secteur forestier du Sud de la Côte d'Ivoire, ces fleuves présentent 2 crues annuelles (fig. 3 B, C) directement corrélées au régime des précipitations du climat équatorial (fig. 3 D).

Les apports fluviaux annuels moyens ont été estimés à 8,4 x $10^9$ $m^3$ soit plus de 3 fois le volume total de la lagune (Durand et Guiral, sous presse). En raison de la dépendance qui existe entre ces apports et les pluies, la variabilité inter-annuelle décrite pour les précipitations se retrouve aussi pour ces apports. Le fleuve Comoé qui représente 75 % des eaux fluviales et 65 % des apports continentaux alimentant la lagune contribue pour une part essentielle à cette variabilité. Les régions du Nord de la Côte d'Ivoire qui constituent l'essentiel du bassin versant de ce fleuve sont situées à la limite septentrionale d'avancée de la C.I.T. et se trouvent ainsi soumises à une très forte variabilité inter-annuelle du volume de ses précipitations. De ce fait, le volume maximal écoulé annuel du fleuve Comoé au cours de la période 1950-1986 est 20 fois supérieur au volume minimal. En outre, la sécheresse observée ces dernières années a profondément affecté les régions continentales du Nord de la Côte d'Ivoire et donc les débits du fleuve Comoé. Ainsi de 1981 à 1986, les débits moyens annuels n'ont été que 110 $m^3.s^{-1}$ alors qu'ils étaient de 161 $m^3.s^{-1}$ pour la période

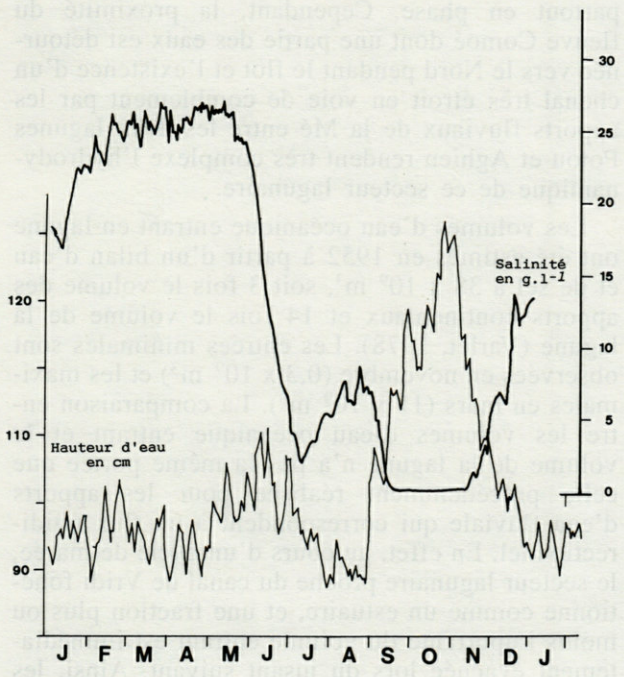



Fig. 4. – Evolution annuelle de la hauteur d'eau et de la salinité des eaux de surface dans une baie estuarienne urbaine de la lagune Ebrié : la Baie de Cocody (localisation de la station cf. Fig. 1).

*Annual evolution of the water level and the salinity of surface waters in an urban estuarine bay of the Ebrié lagoon : the Cocody Bay (the station is displayed in Fig. 1).*

1970-1980 et de 331 $m^3.s^{-1}$ pour la période 1960-1970 (Durand et Guiral, sous presse). Ainsi, compte-tenu de l'importance des apports du fleuve Comoé et de leur dépendance vis à vis du régime des précipitations dans le Nord de la Côte d'Ivoire, la variabilité de apports continentaux à la lagune Ebrié est 5 fois supérieure à celle des précipitations locales.

### 1.3.2. Les influences océaniques

La lagune étant en relation permanente avec l'océan, la diminution générale des apports continentaux se traduit par une influence marine de plus en plus importante dans le temps et l'espace. A une échelle saisonnière, cette influence océanique est contrôlée par l'importance des apports d'eau douce et par le niveau moyen de l'océan qui facilite l'évacuation des eaux continentales ou s'y oppose (fig. 4). A une échelle de temps plus réduite, les variations du niveau de l'océan deviennent déterminantes dans le contrôle des flux. Dans la zone proche du canal de Vridi et selon les saisons hydroclimatiques, on observe des périodicités semi-diurnes (alternance haute mer – basse mer) et semi-synodiques (alternance vive eau – morte eau) plus ou moins marquées de la salinité (fig. 5 et 6 B, C) et de la température (fig. 6 C) des eaux de surface. En zone estuarienne, les marées étant amplifiées par un gonflement des eaux lors des syzygies, ces divers rythmes apparaissent très clairement lors d'un suivi en continu du niveau des eaux lagunaires (fig. 4).

D'une manière générale, le retard par rapport à la marée (à prédominance semi-diurne mais à inégalités diurnes) (le rapport des composantes diurnes principales $K_1$ et $O_1$ aux semi-diurnes M1 et S1 est égal à 0,23; Picaut *in* Lehay, 1984) augmente et le marnage diminue en fonction de l'éloignement par rapport au Canal de Vridi. A sa sortie, les retards de renverse et donc la durée des flots et des jusants varient selon l'intensité des flux sortants mais comme dans tout estuaire, on observe une propagation plus rapide de la marée haute que de la marée basse (jusant plus long que le flot; Lehay, 1984). Ces retards sont essentiellement déterminés par l'importance des apports d'eau douce et s'échelonnent ainsi selon les saisons :

— entre 10 mn pour les pleines mers de morte eau et 1 h pour les basses mers de vive eau en saison sèche;

— entre 4 h et 2 h pour les étales de basse mer et de haute mer en saison de crue du Comoé (Varlet, 1978). Lors de la traversée du canal de Vridi, un amortissement moyen du marnage d'un facteur 2 est observé.

La propagation de la marée au sein de la lagune diffère selon la direction considérée. Pour un marnage en mer de 100 cm, le retard est d'environ 4 h au confluent du Comoé et le marnage d'un peu plus de 20 cm. En revanche à l'Ouest, pour

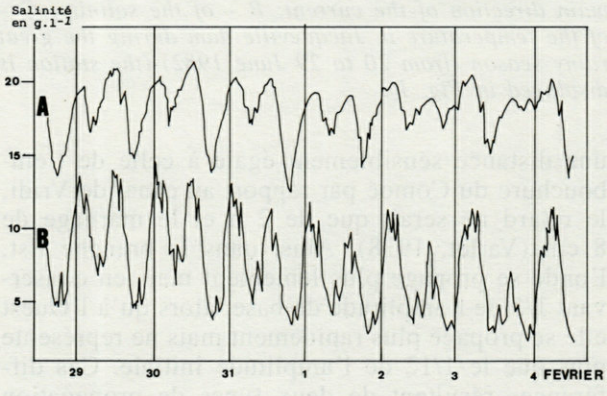



Fig. 5. – Enregistrements en continu au cours de la grande saison sèche (du 29-01-82 au 4-02-82) de la salinité des eaux de surface dans la zone estuarienne de la lagune Ebrié. A – Azito; B – Digue de Jacqueville (localisaion des stations *cf.* Fig. 1).

*Continuous recordings of the salinity of surface waters of the Ebrié lagoon estuarine area during the great dry season (from January 29, 82 to, February 4, 82). A – Azito; B – the Jacqueville dam (stations are displayed in Fig. 1).*

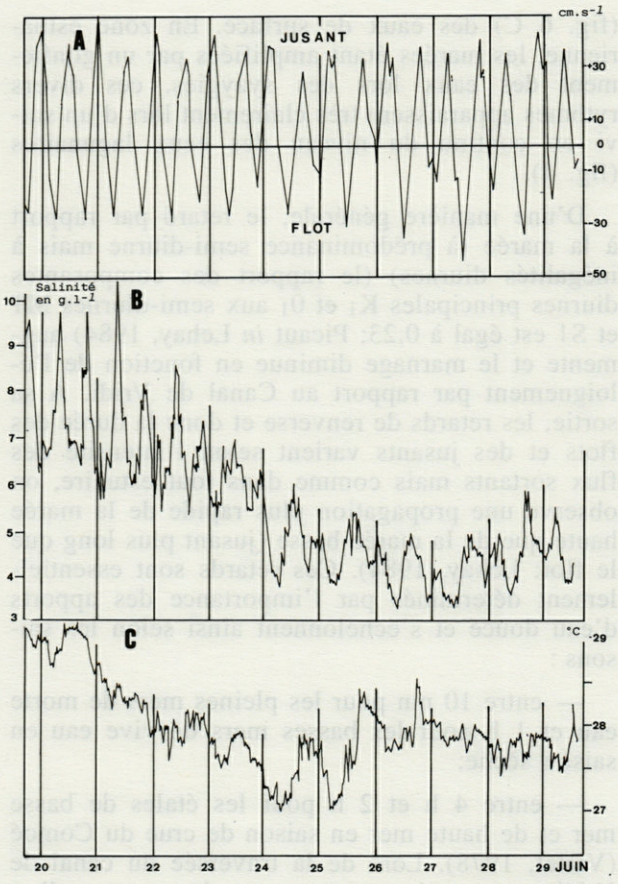



Fig. 6. – Enregistrements en continu à la Digue de Jacqueville lors de la grande saison des pluies (du 20 au 29-06-82) (localisation de la station *cf.* Fig. 1) : A – de la projection du vecteur vitesse sur l'axe ouest-est correspondant à la direction principale du courant; B – de la salinité; C – de la température.

*Continuous recording, A – of the projection of the velocity vector on the West-East axis corresponding to the main direction of the current; B – of the salinity; C – of the temperature in Jacqueville dam during the great rainy season (from 20 to 29 June 1982) (the station is displayed in Fig. 1).*

une distance sensiblement égale à celle de l'embouchure du Comoé par rapport au canal de Vridi, le retard ne serait que de 2 h et le marnage de 8 cm (Varlet, 1978). Ainsi dans la branche Est, l'onde se propage plus lentement mais en conservant 1/5 de l'amplitude de base, alors qu'à l'Ouest elle se propage plus rapidement mais ne représente plus que le 1/12 de l'amplitude initiale. Ces différences résultent de deux types de propagation distinctes :

— 1) onde progressive normale à l'Est

— 2) onde stationnaire avec interférence entre onde incidente et onde réfléchie à l'extrémité Ouest de la lagune.

En relation avec sa morphologie semi-fermée, un phénomène similaire d'onde stationnaire semble exister dans la lagune Aghien où la marée est partout en phase. Cependant, la proximité du fleuve Comoé dont une partie des eaux est détournée vers le Nord pendant le flot et l'existence d'un chenal très étroit en voie de comblement par les apports fluviaux de la Mé entre les deux lagunes Potou et Aghien rendent très complexe l'hydrodynamique de ce secteur lagunaire.

Les volumes d'eau océanique entrant en lagune ont été estimés en 1952 à partir d'un bilan d'eau et de sel à 38 x $10^9$ $m^3$, soit 3 fois le volume des apports continentaux et 14 fois le volume de la lagune (Varlet, 1978). Les entrées minimales sont observées en novembre (0,3 x $10^9$ $m^3$) et les maximales en mars (11 x $10^9$ $m^3$). La comparaison entre les volumes d'eau océanique entrant et le volume de la lagune n'a pas la même portée que celle précédemment réalisée pour les apports d'eau fluviale qui correspondent à un flux unidirectionnel. En effet, au cours d'un cycle de marée, le secteur lagunaire proche du canal de Vridi fonctionne comme un estuaire, et une fraction plus ou moins importante du volume entrant est immédiatement évacuée lors du jusant suivant. Ainsi, les apports d'eaux transitant par le canal correspondent à un mélange d'eau océanique et lagunaire, en proportion variable selon l'importance des apports continentaux et de la hauteur du niveau océanique.

### 1.3.3. Bilan hydrique

Les influences des milieux adjacents au système lagunaire Ebrié (continent et océan) ont une importance très inégale dans le temps et dans l'espace. Il en résulte des taux de renouvellement très contrastés, opposant des secteurs peu renouvelés à des secteurs soumis en permanence à un très fort hydrodynamisme.

1) La zone située à l'ouest de la digue de Jacqueville (fig. 1) est éloignée du canal de Vridi et de ce fait elle est peu influencée par les mouvements d'eau engendrés par les cycles de marées. Elle n'est alimentée que par les précipitations directes et les eaux de ruissellement du bassin versant lagunaire très étroit, limité au Sud au cordon dunaire et au Nord aux bas plateaux. Les eaux de ce secteur sont caractérisées par des salinités faibles (comprises entre 3 et 5 $g.l^{-1}$) et par une grande stabilité physico-chimique. Leur taux de renouvellement moyen est de l'ordre de 0,24 $an^{-1}$ (Tabl. II), avec pour certaines années, des apports continentaux équivalents à l'évaporation (Guiral et Ferhi, sous presse).

2) Les eaux situées à proximité du canal de Vridi sont en contact direct et permanent avec l'océan. Elles occupent un secteur lagunaire correspondant au lieu de passage obligatoire de tous les apports continentaux alimentant la lagune Ebrié. Les conditions physico-chimiques y sont ainsi très variables et ceci quelle que soit l'échelle

Tabl. II. – Etude comparative des secteurs ouest et estuarien de la lagune Ebrié (d'après Dufour *et al.*, sous presse). Biomasse en $gC.m^{-2}$ et production en $gC.m^{-2}.j^{-1}$.

*Comparative study of the western and estuarian sectors of the Ebrié lagoon (after Dufour et al., in press). Biomass $gC.m^{-2}$ and production $gC.m^{-2}.j^{-1}$.*

| | | Secteur ouest | | Secteur estuarien | |
|---|---|---|---|---|---|
| Taux de renouvellement annuel par les eaux douces (de 1975 à 1986) | | mini 0,09 | maxi 0,53 | mini 4 | maxi 29 |
| | | moyenne 0,24 | | moyenne 9 | |
| | Saisons | | | zone rurale | zone urbaine |
| **Phytoplancton** | | | | | |
| Biomasse | étiage | 10,20 | | 2,56 | 5,07 |
| | pluies | 12,50 | | 3,27 | 11,13 |
| | crues | 12,50 | | 1,17 | 8,20 |
| | année | 11,73 | | 2,33 | 8,13 |
| Production | étiage | 0,58 | | 0,29 | 1,14 |
| | pluies | 0,61 | | 0,23 | 1,08 |
| | crues | 0,61 | | 0,15 | 1,83 |
| | année | 0,60 | | 0,22 | 1,35 |
| P/B | étiage | 0,057 | | 0,113 | 0,225 |
| | pluies | 0,049 | | 0,070 | 0,097 |
| | crues | 0,049 | | 0,128 | 0,223 |
| | année | 0,051 | | 0,104 | 0,182 |
| **Zooplancton** | | | | | |
| Biomasse | étiage | 0,122 | | 0,357 | 0,292 |
| | pluies | 0,048 | | 0,297 | 0,084 |
| | crues | 0,048 | | 0,272 | 0,094 |
| | année | 0,073 | | 0,309 | 0,157 |
| Production | étiage | 0,066 | | 0,049 | 0,080 |
| | pluies | 0,037 | | 0,045 | 0;019 |
| | crues | 0,037 | | 0,023 | 0,023 |
| | année | 0,047 | | 0,039 | 0,041 |
| P/B | étiage | 0,541 | | 0,137 | 0,274 |
| | pluies | 0,771 | | 0,152 | 0,226 |
| | crues | 0,771 | | 0,085 | 0,245 |
| | année | 0,694 | | 0,125 | 0,249 |
| **Poissons** | | | | | |
| Biomasse | étiage | 2,12 | | 0,26 | 1,21 |
| | pluies | 0,86 | | 0,43 | 1,62 |
| | crues | 0,86 | | 0,33 | 1,29 |
| | année | 1,28 | | 0,34 | 1,37 |
| Production | année | 0,004 | | 0,012 | |
| P/B | année | 0,003 | | 0,035 | |

de temps considérée. En particulier, la salinité varie de 30 $g.l^{-1}$ lors de la grande saison sèche (étiage des fleuves et précipitation très faible) à 0 $g.l^{-1}$ (conductivité inférieure à 50 $\mu S\ cm^{-1}$) en période de crue du fleuve Comoé (fig. 4). L'hétérogénéité de ce secteur est encore accrue par les rejets urbains et industriels de la ville d'Abidjan et par l'existence de fosses profondes permettant l'établissement de gradients halins et de densité dont l'intensité varie saisonnièrement. Ainsi en période de forts apports continentaux, on observe la superposition :

— d'un épilimnion d'origine essentiellement continentale oxygéné, euphotique, et soumis à un fort hydrodynamisme,

— et d'un hypolimnion d'origine essentiellement océanique anoxique, aphotique, d'origine essentiellement océanique soumis à un hydrodynamisme très modéré voire nul (fig. 7).

Entre ces deux situations extrêmes de confinement et de renouvellement, existent tous les stades intermédiaires. Selon les rythmes saisonniers et la nature des apports, ces secteurs sans frontières géographiques fixes présentent des eaux à dominante soit océanique, soit continentale (Guiral et Ferhi, sous presse).

## 2. ÉLÉMENTS D'ORGANISATION DE LA LAGUNE ÉBRIÉ LIÉS AUX CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES DU MILIEU

### *2.1. La lagune Ebrié : un milieu peu profond*

La faible profondeur moyenne et l'occurrence élevée des fonds inférieurs à 2,5 mètres constituent un élément essentiel de la géomorphologie de la lagune et par voie de conséquence de son écologie. En effet, dans un tel milieu contrôlé par l'hydrodynamisme, les relations eau-sédiment et les échanges eau-atmosphère y sont particulièrement importants.

#### 2.1.1. Sédimentation et hydrodynamisme

La faible profondeur de la lagune conduit à une sédimentation rapide du matériel détritique et entraîne une forte intrication entre les processus anaboliques et cataboliques. Ainsi, le relatif cloisonnement généralement observé entre les sites de production et de minéralisation localisés respectivement au sein de la colonne d'eau et du dépôt est très peu marqué en la lagune Ebrié. En outre, l'interface eau-sédiment est soumise à un flux sédimentaire très intense, en relation avec l'abondance des apports allochtones et des productions *in situ*. L'impact de ces dernières est accru par le faible temps de sédimentation des particules détritiques. De ce fait, la production photosynthétique est essentiellement assurée par le phytoplancton, le phytobenthos ne représentant que 10 % de la production autotrophe totale (Dufour et Durand, 1982). Subissant un enfouissement rapide, le phytobenthos est aussi limité (comme le phytoplancton mais d'une manière beaucoup plus drastique) par la transparence de l'eau en générale inférieure à 2 m (Pages *et al.*, 1979). La faible épaisseur de la couche euphotique résulte :

— d'une coloration jaune des eaux liée à la présence de substances humiques en solution (acide fulvique). Ces composés entraînés par les eaux de ruissellement proviennent du lessivage des dépressions comblées ou en voie de comblement situées à la périphérie du plan d'eau (Tastet et Guiral, sous presse). Ces sols hydromorphes d'origine fluvio-lagunaire présentent des caractères très réducteurs et sont colonisés par des forêts marécageuses ou, dans les secteurs propices à son maintien, par une formation de mangrove à palétuviers (Guiral et Etien, sous presse).

— et de l'importance des charges sestoniques (concentrations comprises entre 10 et 400 $mg.l^{-1}$; Tastet, 1979) dont 60 % correspondent à des particules organiques et 42 % à des cellules actives d'origine phytoplanctonique (Lemasson *et al.*, 1981).

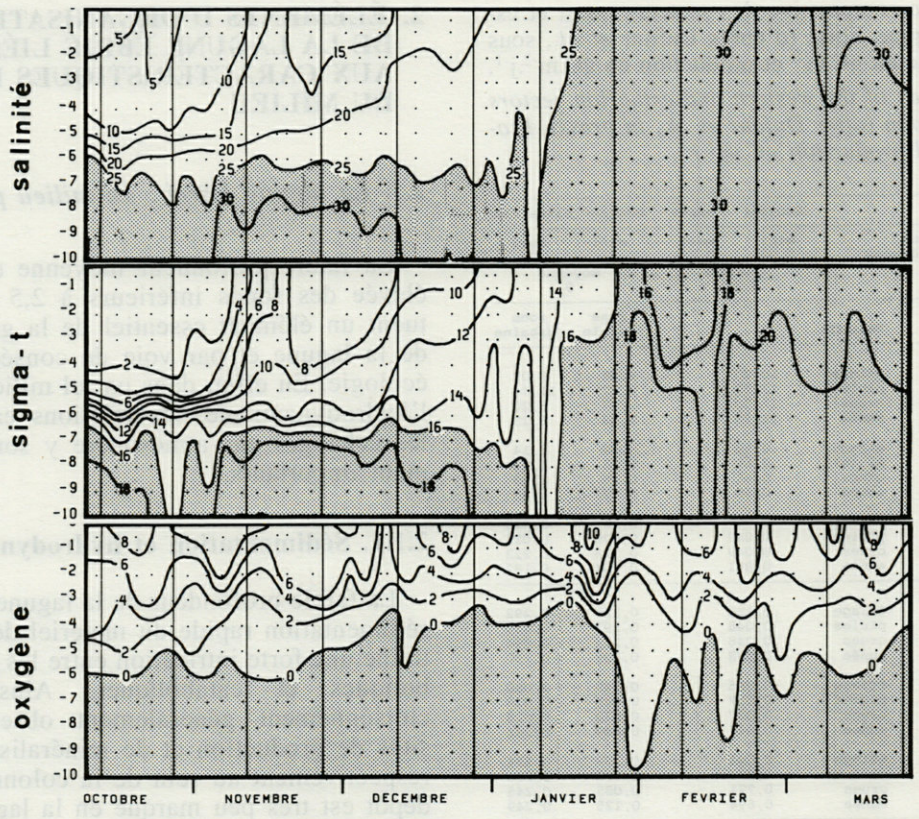



Fig. 7. – Evolution spatio-temporelle, de la salinité, de la densité et des concentrations en oxygène dans une baie stratifiée estuarienne de la lagune Ebrié : la baie de Biétri (localisation de la station *cf.* Fig. 1).

*Spatial and temporal variation of the salinity, the density and oxygen concentrations in a stratified estuarine bay of the Ebrié lagoon : the Bietri bay (the station is displayed in Fig. 1).*

Les fractions minérales arrivent en lagune sous forme de suspension par les eaux de ruissellement et les fleuves (dont les charges sestoniques sont de l'ordre de 100 mg $l^{-1}$, Monnet, 1972). Ces apports sédimentaires sont estimés annuellement à 0,42 x $10^6$ tonnes (Tastet et Guiral, sous presse). Le quartz constitue le minéral prépondérant de ces suspensions, auxquelles sont toujours associés des argiles (principalement de la kaolinite et des interstratifiés) et, en proportion variable, des micas. A leur arrivée en lagune, ces suspensions se déposent par simple décantation et ceci d'autant plus loin que les particules sont plus fines. Ainsi, la sédimentation correspond à un processus continu et intéresse initialement l'ensemble de la lagune. Cependant, les particules les plus fines qui s'associent avec la matière organique sont ensuite remises en suspension dans les zones de hauts-fonds par des phénomènes turbulents générés par circulation des eaux selon des directions et des vitesses différentes et par l'action du vent entretenant de jour un fort clapot le long des berges Nord lorsque le fetch est suffisant. Ainsi, on estime que 50 % des éléments en suspension proviennent du remaniement local des dépôts ce qui contribue ainsi à accroître la turbidité de la lagune (Tastet et Guiral, sous presse).

Près des berges, le clapot fluidifie les vases et entraîne leur écoulement le long des pentes et leur concentration dans les fosses et les chenaux. Ces dépôts qui ne correspondent pas à un bouchon vaseux car les profils verticaux de matière en suspension ne présentent pas de variations significatives susceptibles de révéler l'existence d'eau à forte turbidité à proximité du fond peuvent ultérieurement être repris par l'hydrodynamisme lagunaire. Cet entraînement se réalise préférentiellement en période de faible salinité dans les zones qui présentent une accélération des courants par diminution de la section mouillée. Moins de 10 % des apports sédimentaires se trouvent ainsi expulsés en mer par le canal de Vridi (Tastet et Guiral, sous presse). Le creusement de ce canal dans le prolongement d'un canyon sous-marin (dénommé canyon du « Trou-Sans-Fond ») conduit à une expulsion définitive de ces sédiments et contribue à limiter considérablement les flux sédimentaires d'origine océanique. La réduction de la plage sous-marine, les aménagements portuaires (digue d'arrêt des sables et jetée ouest à l'entrée du canal de Vridi) et l'épi hydraulique que constitue la sortie des eaux lagunaires concourent en effet à bloquer localement la dérive littorale Ouest-Est créée par la houle (Koffi *et al.*, 1989).

Par cette alternance de phases de sédimentation et de resuspension, les particules les plus fines (médian inférieur à 2 µm) se trouvent exclusivement concentrées dans les fosses où elles constituent des dépôts très abondants (épaisseur supérieure à 50 m; Tastet, 1979) riches en matière organique et anoxiques. Ces fosses stockent ainsi l'ensemble des sédiments non évacués en mer avec un taux de sédimentation moyen de 0,5 $mm.an^{-1}$. A l'opposé, les zones de hauts-fonds présentent un sédiment plus grossier (médian compris entre 40 µm et 2 mm), caractérisé par un relativement bon classement lié au départ des fractions les plus fines. Cette dynamique sédimentaire complexe, contrôlée par l'hydrodynamisme lagunaire à petite (selon les saisons hydroclimatiques) et grande échelle (mouvements turbulents), conduit à une répartition spatiale des faciès sédimentaires selon la bathymétrie, après de multiples phases de redistribution et de ségrégation.

### 2.1.2. Activité sédimentaire

Au sein des sédiments accumulés dans les dépressions lagunaires et correspondant à une crème organique riche en eau et très fluide (particules de diamètre moyen inférieur à 2 µm et de densité de l'ordre de 100 $mg.l^{-1}$), des composés minéraux oxydés sont utilisés en l'absence d'oxygène comme accepteurs terminaux d'électrons pour les réactions cataboliques. Dans la zone estuarienne, les sulfates très abondants dans les hypolimnia d'origine essentiellement océanique sont substitués à l'oxygène, alors que dans les secteurs plus continentaux, des concentrations importantes en méthane (5 $\mu mole.l^{-1}$) suggèrent une utilisation du $CO_2$ (Caumette, 1985).

A l'échelle de la lagune, les répartitions spatiales des concentrations en carbone et en azote sédimentaire sont similaires à celle définie pour les faciès granulométriques, traduisant ainsi un processus de piégeage, d'immobilisation et de concentration de la matière organique d'autant plus important que la granulométrie du dépôt est fine. Les concentrations en matière organique corrélées avec la granulométrie dépendent de ce fait de la bathymétrie, de l'hydrodynamique et des phénomènes de turbulence.

A cet aspect quantitatif sont en outre associées des différences qualitatives entre les matières organiques des zones sableuses des haut-fonds et vaseuses des dépressions. En effet les rapports C/N sont respectivement de 17,2 pour les vases et de 26,9 pour les sables grossiers. La relative carence en azote observée pour la matière organique associée au sédiment grossier résulte :

1) d'une origine continentale et plus ligneuse des particules détritiques présentes dans les sédiments sableux des hauts fonds. Cette hypothèse est confirmée par l'abondance au sein des dépôts de débris figurés directement hérités des formations forestières riveraines;

2) d'un ralentissement ou d'une inhibition des processus de minéralisation dans le cas des sédiments vaseux. La matière organique se trouve en effet dans cette situation doublement protégée de l'activité minéralisatrice par les conditions de milieu (anoxie permanente) et par son adsorption sur les fractions minérales argileuses.

En outre, un fractionnement chimique de la matière organique révèle que plus de 50 % des composés organiques présents à l'interface eau-sédiment de ces dépressions correspondent à des molécules très polymérisées et peu extractibles (Guiral, 1984). Ce caractère peu labile de la matière organique découle :

1) de la longue évolution que connaît le matériel détritique avant sa sédimentation définitive au sein des dépressions;

2) du ralentissement des activités bactériennes *in situ*. Caractérisées par un métabolisme exclusivement fermentatif et anaérobie les bactéries hétérotrophes contribuent en effet dans ces dépôts à accélérer les processus d'humification et d'immobilisation de la matière organique (Guiral, 1984).

En zone estuarienne, l'activité sulfato-réductrice plus faible dans les sédiments de surface que dans l'eau libre des hypolimnia (Caumette, 1985) fournit une confirmation indirecte de cette faible activité métabolique des sédiments réducteurs.

### 2.1.3. Relations eau-atmosphère

Si les phénomènes turbulents jouent un rôle déterminant dans la répartition spatiale des sédiments et dans l'orientation des métabolismes sédimentaires, ils contribuent aussi d'une manière déterminante à l'homogénéisation de la masse d'eau. Ce phénomène général à l'ensemble des milieux peu profonds (Kullenberg, 1976) revêt dans le cas de la lagune Ebrié une importance particulière lors de tornades qui créent des seiches dont les amplitudes peuvent atteindre 10 à 15 cm (Varlet, 1978). En outre, dans la zone située à l'Ouest de la digue de Jacqueville, un régime régulier de brassage (circulation de Langmuir) s'établit de jour perpendiculairement à la direction des vents dominants de secteur Sud-Ouest et donc parallèle aux berges Nord de la lagune (varlet, 1978). Il reste à préciser l'incidence réelle de ces cellules de convection très structurées sur les processus de production photosynthétique et d'immobilisation biologique des éléments nutritifs.

L'étroite liaison existant à l'échelle annuelle entre l'eau et l'atmosphère se traduit par une évolution des températures dans ces deux milieux selon des cycles sensiblement en phase et avec des variations de même amplitude. La température des eaux lagunaires est généralement 2 à 3°C supérieure à celle de l'air, sauf dans la zone de Vridi

influencée par les eaux océaniques en permanence plus froides (température moyenne annuelle 28,4°C) principalement lors des périodes d'upwelling (20,7°C). A l'échelle journalière, les maximums thermiques présentent un retard de 2 heures en surface et de 3 heures à un mètre de profondeur par rapport au maximum dans l'air. L'existence d'une convection verticale limitant le refroidissement superficiel nocturne entraîne un amortissement de l'amplitude thermique journalière en lagune (2,2°C en surface et 1,9°C à 1 m contre 4,8°C dans l'air). A l'opposé, l'échauffement diurne des eaux superficielles favorise la stabilité verticale de la masse d'eau et freine les mécanismes de diffusion (Varlet, 1978).

Les eaux de la lagune Ebrié sont ainsi en permanence caractérisées par des températures élevées, avec des amplitudes de variations annuelles sensiblement égales voire inférieures aux fluctuations journalières.

### *2.2. La lagune Ebrié : un milieu ouvert aux influences océanique et continentale*

L'hydrodynamique et l'hydrochimie résultant de la confrontation de masses d'eau d'origine et de composition chimique différentes constituent un élément essentiel de l'écologie de la lagune, intervenant directement sur la composition spécifique, la structure et la répartition spatio-temporelle des communautés mais aussi sur la dynamique des diverses populations (migration, rythme de reproduction, croissance).

#### 2.2.1. Incidences des variations de l'hydroclimat sur les adaptations étho et éco-physiologiques des espèces

En réponse à la relative homothermie des eaux, les espèces présentes en lagune Ebrié peuvent être globalement considérées comme des sténothermes « chauds » qui se caractérisent de ce fait par une grande sensibilité vis à vis des conditions thermiques. Pour de nombreuses espèces, les faibles variations annuelles de température constituent, seules ou en association avec d'autres facteurs du milieu, des stimuli intervenant dans les processsus de croissance et de reproduction. Le Copépode *Acartia clausi* qui représente plus de 50 % de la biomasse zooplanctonique totale constitue l'espèce zooplanctonique type de la lagune Ebrié. Il est perenne, présent dans l'ensemble de la lagune et colonise des eaux de salinité comprises entre 1 et 30 $g.l^{-1}$. Pour ce Calanide, la température est le seul facteur ayant une action significative sur les dépenses métaboliques (respiration/excrétion; Pagano et Saint-Jean, sous presse), et en association avec la richesse phytoplanctonique, sur la vitesse de développement des divers stades (Saint-Jean et Pagano, 1984). Ainsi, paradoxalement, la croissance et la productivité de cette espèce à l'échelle de la lagune dépendent plus des faibles variations de température que des grandes variations de salinité (Saint-Jean et Pagano, 1984). Une influence de la température est aussi observée pour le Tilapia *Sarotherodon melanotheron* dont la croissance est minimale pendant l'harmattan, période caractérisée en lagune par des températures basses, une salinité élevée et une biomasse algale minimale (Legendre, 1986). Enfin pour *Chrysichthys nigrodigitatus*, le déclenchement de la maturation sexuelle et la ponte correspondent respectivement à une baisse, puis à une augmentation sensible des températures (Hem, 1986).

Si la température apparaît ainsi comme un facteur important de la biologie des espèces, ses variations brutales semblent aussi avoir une très forte incidence sur les communautés sténothermes adaptées à l'environnement lagunaire. En effet, dans les secteurs de la lagune les plus stables d'un point de vue hydrochimique et à l'occasion de tornades survenant en fin de saison sèche, lors de la productivité maximale du système, des mortalités massives affectant une grande partie de la biocénose (Poissons, Crabes et Mollusques) sont périodiquement observées. Lors de ces événements climatiques exceptionnels, les vents violents s'accompagnent de précipitations très importantes (à la fois en intensité et en durée) et d'une réduction drastique des conditions d'éclairement (diminution d'un facteur 5 du rayonnement global). Ces trois facteurs climatiques (vent, précipitations et éclairement) concourent à une baisse très brutale des températures (diminution de 4,5 °C des températures moyennes journalières) dont l'effet peut contribuer, compte-tenu de la sensibilité des espèces en présence, à l'intensité des mortalités observées (Guiral et Chantraine, 1983).

De nombreuses espèces exploitent temporairement les richesses trophiques du milieu lagunaire et réalisent au cours de leur cycle vital des migrations entre leur milieu d'origine et la lagune. Ces déplacements sont déclenchés par les variations des conditions physiques du milieu lagunaire (et en particulier de la salinité) et concernent tous les groupes zoologiques susceptibles d'effectuer des déplacements actifs et volontaires. Pour l'ichtyofaune (Albaret, sous presse) et les Crustacés Décapodes (Lhomme, sous presse) le sens de migration des espèces amphidromiques est fonction de leur origine, soit océanique soit continentale. Il est ainsi possible d'individualiser :

1) des espèces d'origine marine adaptées aux conditions lagunaires et présentant une écophase ou une population en mer. Dans cet ensemble, le Poisson *Ethmalosa fimbriata* revêt une très grande importance écologique et économique. Il correspond en effet à l'espèce la plus abondante de la

lagune (constituant 70 % de l'ichtyomasse; Albaret sous presse) dont la pêche annuelle était estimée à 4 100 tonnes en 1976-77, représentant en biomasse 60 % des captures totales (Durand *et al.*, 1978). Le régime alimentaire de ce Clupéidé est très diversifié, à la fois par l'origine (phytoplancton, zooplancton et microbenthos) et par la taille des proies ingérées (entre 80 µm et plusieurs mm). Sa ponte s'opère par poussées successives sans déterminisme bien défini et pour des conditions écologiques très variées (salinité de 5 à 26 $g.l^{-1}$; température de 22,8 à 30,2°C). *E. fimbriata* apparait ainsi parfaitement adapté à la variabilité de la lagune Ebrié. Espèce opportuniste pélagique de petite taille (moins de 0,03 % de la population présente une taille supérieure à 25 cm; Charles-Dominique, 1982), à reproduction quasi continue, à sex-ratio en faveur des femelles (65 %; Gerlotto, 1979) et à longévité moyenne (3 ans), *E. fimbriata* correspond typiquement à un stratège r (Pianka, 1970). Dans une baie urbaine soumise à d'importants rejets eutrophisants (Baie de Biétri) cette stratégie démographique est confirmée par une fécondité précoce (plus de 50 % des mâles et des femelles sont matures respectivement à 8,1 et 8,4 cm contre 13 et 14 pour le reste de la lagune; Albaret et Charles-Dominque, 1982).

Les Crustacés lagunaires d'origine océanique comprennent essentiellement des Penaeidae (l'espèce la plus importante sur le plan économique étant *Penaeus notialis*) dont les larves et les adultes sont observés en mer alors que les postlarves et les juvéniles constituent une très abondante biomasse en milieu lagunaire. La pénétration des larves âgées de trois semaines par le canal de Vridi suit des rythmes nycthéméraux, lunaires et saisonniers. Les maximums de passage sont observés de nuit en l'absence de lune lors des flots de vives eaux de septembre à janvier et de mai à juin (Garcia, 1978). La migration catadrome s'opère selon des rythmes symétriques au cours desquels ces juvéniles sont soumis à une pêche intense (800 tonnes en 1975; Ecoutin *et al.*, sous presse);

2) des espèces estuariennes d'origine continentale avec comme espèce type pour les Poissons *Chrysichthys maurus* et *C. nigrodigitatus* et, pour les Décapodes, diverses espèces du genre *Macrobrachium*. La reproduction de *C. nigrodigitatus* en milieu lagunaire débute lors de la grande saison des pluies marquée par une diminution importante de la salinité des eaux et des températures sensiblement plus basses. Elle s'achève en septembre-octobre avec l'arrêt des apports continentaux d'origine atmosphérique et fluviale (Otémé, sous presse). L'observation du synchronisme existant entre maturité sexuelle et hydroclimat a été mise à profit pour réaliser les premières reproductions de cette espèce en milieu contrôlé. Depuis 1984, 700 000 à 1 000 000 de larves sont ainsi produites annuellement par simulation de la variabilité hydroclimatique des eaux lagunaires (Hem, 1986).

En lagune Ebrié, le genre *Macrobrachium* semble être essentiellement représenté par l'espèce *M. vollenhovenii*. Les stades juvéniles et adultes de petite taille sont en lagune exclusivement localisés à proximité des embouchures des fleuves. La reproduction s'effectuant en rivière, les déplacements sont opposées à ceux réalisés par *P. notialis* et la migration anadrome peut s'effectuer sur des distances supérieures à 400 km (Ville, 1970).

A l'opposé de ces populations dont l'origine est située dans les écosystèmes adjacents au milieu lagunaire et qui en général correspondent à des espèces « temporaires », existent des espèces « sédentaires » ou « estuariennes » dont tout le cycle vital se déroule complètement et uniquement en eau saumâtre. Ce groupe comprend un nombre d'espèces de Poissons relativement limité (*Tylochromis jentinki*, *Tilapia guineensis* et *T. mariae*, *Sarotherodon melanotheron* et *Gerres nigri)* dont la biologie est assez bien connue. La reproduction des Tilapias lagunaires s'observe toute l'année, mais les activités sexuelles sont maximales en saison sèche et chaude (rapport gonado-somatique, taux de maturité et de fécondité élevés; Legendre et Ecoutin, 1989). A l'opposé, pour un autre Cichlidae de ce groupe (*T. jentinki)*, la période de reproduction s'étend d'août à février avec un maximum annuel en novembre lors des apports continentaux les plus intenses (Amon Kothias, 1980). Ainsi, pour ces espèces « sédentaires », l'activité sexuelle est aussi directement couplée aux cycles hydroclimatiques.

Cette subdivision de l'ichtyofaune et des Décapodes lagunaires en 3 groupes (estuarien, estuarien d'origine marine et continentale) se retrouve aussi pour les communautés zooplanctoniques décrites par Pagano et Saint Jean (1988) et à un moindre degré pour les peuplements phytoplanctoniques étudiés par Iltis (1984). La répartition spatiale et temporelle de ces espèces planctoniques est directement dépendante de l'hydrochimie, de même que leur abondance et leur biomasse.

### 2.2.2. Incidences des variations de l'hydrochimie sur la sélection et la composition spécifique des peuplements

La salinité semble aussi intervenir dans la composition spécifique des peuplements, en favorisant ou en excluant (directement ou d'une manière plus complexe par modification des compétitions interspécifiques) telle ou telle espèce. Ce mode de contrôle s'exercerait par l'existence de « valeurs seuils » en deçà desquelles une population ou une communauté se substituerait à une autre. Ainsi la composition spécifique des

communautés zooplanctoniques dépendrait, à l'échelle spatiale et temporelle, plus des valeurs extrêmes de salinités que des valeurs moyennes. Par ex., si le contrôle est exercé directement au niveau des populations – ce qui semble être souvent le cas en lagune Ebrié – l'espèce ne pourrait se maintenir que si ces valeurs extrêmes sont compatibles avec ses capacités d'ajustement écophysiologiques (dans ce cas l'osmorégulation) déterminées ou autorisées génétiquement mais reposant toujours sur des processus consommateurs d'énergie. A cet égard, une salinité de 6 $g.l^{-1}$ semble constituer un seuil physiologique important, observé à la fois pour les communautés zooplanctoniques et pour l'ichtyofaune lagunaire.

Pour le zooplancton, ce seuil correspond à un changement important du peuplement et coïncide avec une modification de la taille de l'espèce dominante *Acartia clausi*.. A plus de 6 $g.l^{-1}$, l'abondance de *Oïthona brevicornis* augmente très significativement alors que *Pseudodiaptonus hessei* tend à disparaître. Ce peuplement où *A. clausi* n'est plus l'espèce dominante a été interprété comme une communauté de transition entre les peuplements marin et lagunaire (Pagano et Saint Jean, 1988). Alors que pour des salinités supérieures à 6 $g.l^{-1}$ la croissance de *A. clausi* est sensiblement indépendante de la salinité, la croissance par stade est significativement plus faible en dessous de ce seuil. De ce fait, les individus sont en permanence plus petits dans la partie ouest de la lagune et dans la zone estuarienne lors de la période de faible salinité (pluies locales et crue du fleuve Comoé).

Divers Poissons dont les stades juvénile et adulte sont parfaitement adaptés à la variabilité du milieu lagunaire présentent lors de leur reproduction des réussites très différentes selon qu'elle se réalise dans des eaux de salinité supérieure ou inférieure à 6 $g.l^{-1}$. En effet, on observe pour *C. nigrodigitatus* des retards de ponte entraînant une résorption partielle des ovocytes et pour *Heterobranchus longifilis* des éclosions nulles si l'alevinage est pratiqué dans des eaux de salinités supérieures à 6 $g.l^{-1}$ (Hem *et al.*, sous presse). A l'opposé, pour des salinités inférieures à ce seuil, il n'existe plus de motilité du sperme chez *Trachinotus teraia* (Tréboal, 1987).

L'existence de ce seuil de 6 $g.l^{-1}$ observé en lagune Ebrié est confirmé par d'autres travaux réalisés dans des milieux à salinité variable. En effet, pour la majorité des écosystèmes saumâtres, la gamme de salinité comprise entre 5 et 10 $g.l^{-1}$ correspond à une diminution très importante du nombre d'espèces de groupe très divers (Ostracodes, Macrophytes, Spongiaire, Hirudinées,...) alors que pour des salinités plus faibles ou supérieures, ces groupes sont constitués de nombreuses espèces (Remane et Schlieper, 1971).

### 2.2.3. Incidences des variations de l'hydrochimie sur la richesse spécifique et la diversité des communautés

La rigueur des conditions de milieu découlant de la forte variabilité hydroclimatique de la lagune conduit à une faible richesse spécifique des espèces strictement lagunaires sélectionnées en fonction de leur adaptibilité et de leur plus ou moins grande valence éco-physiologique (Lasserre, 1977). Ces critères de sélection des espèces conduisent à la quasi élimination des Rotifères et des Cladocères, essentiellement dulçaquicoles. Pagano et Saint-Jean (sous presse) considèrent que les faibles biomasses du zooplancton lagunaire (comparables à celles de l'océan au large du canal de Vridi) résultent en partie de l'absence de ces espèces parthénogénétiques à croissance exponentielle. Cette faible biomasse zooplanctonique est d'autant plus significative qu'elle repose sur une biomasse chlorophyllienne en lagune près de 8 fois supérieure à celle observée pour l'océan (concentrations moyennes en lagune 16,5 $mg.m^3$ : Dufour, 1984 et dans l'océan 2,3 $mg.m^3$ : Dandonneau, 1973). Globalement peu abondant, le zooplancton n'intervient que dans 25 % des régimes alimentaires des Poissons et pour seulement 3 % des espèces en tant que proie principale. Cependant, il est abondamment exploité par les Poissons au cours de leur stade larvaire et juvénile (Albaret, sous presse). Au stade adulte, 80 % des espèces de Poissons sont prédatrices de grandes proies. Leur régime alimentaire comprend alors exclusivement ou accessoirement du macro-zooplancton : Mysidacés et Crevettes (70 % des espèces), des Poissons (64 %) : formes juvéniles de Clupeidae dont *E. fimbriata* et de Gobiidae et des Mollusques (39 %) : principalement le Bivalve *Corbula trigona*.

Cette faible diversité des espèces strictement lagunaires s'oppose à la très grande richesse spécifique qui caractérise globalement la lagune Ebrié. Pour l'ichtyofaune, Daget et Iltis (1965) avaient individualisé 105 espèces. Synthétisant l'ensemble des études récentes et intégrant les remises à jour d'ordre systématique, Albaret (sous presse) a dénombré 145 espèces susceptibles d'être observées actuellement en lagune Ebrié. Au total, 153 espèces ont été ainsi signalées, correspondant à 71 familles. A titre comparatif, le nombre de familles rassemblant toutes les espèces d'eau douce du continent africain est de 24. Cette richesse spécifique très élevée est en relation directe avec l'importance des échanges entre la lagune Ebrié et les écosystèmes adjacents (continent et océan) mais découle aussi de la diversité morpho-édaphique et de la variabilité spatio-temporelle hydroclimatique de la lagune Ebrié. A cet égard, il est intéressant de noter à l'échelle de la lagune la coexistence d'espèces normalement allopatriques dans leur

aire d'origine (cas de *Chrysichthys maurus* et *C. auratus*, Agnese, 1989).

### 2.2.4. Incidences des variations de l'hydrochimie sur l'organisation fonctionnelle des communautés

Les espèces colonisant la lagune Ebrié peuvent être subdivisées en deux groupes d'inégale importance selon leur stratégie d'occupation de l'espace :

— des espèces très nombreuses, essentiellement d'origine océanique, qui exploitent temporairement les ressources trophiques lagunaires lorsque les conditions physico-chimiques du milieu sont compatibles avec leurs exigences physiologiques

— des espèces peu nombreuses, typiquement lagunaires, qui colonisent principalement les secteurs oligohalins et stables de la lagune.

La distinction entre ces deux modes d'occupation de l'espace lagunaire et d'exploitation des ressources recouvre aussi une réalité géographique et oppose en particulier le secteur estuarien proche du canal de Vridi au secteur le plus occidental de la lagune.

En zone estuarienne, diverses espèces se succèdent au cours du temps et donnent à l'échelle annuelle l'illusion d'un système à forte diversité. En réalité, à chaque période, très peu d'espèces sont réellement vicariantes et en général les communautés biologiques sont dominées par une ou quelques espèces. Leurs densités peuvent être très importantes. C'est le cas de *E. fimbriata* et de *Sardinella maderensis* pour les Poissons et des formes zooplanctoniques marines en saison sèche comprenant des Calanides : *Temora* et *Paracalanus*, des Cladocères : *Penilia* et *Evadne*, des méduses, des Dolioles, des larves de Cirripèdes (Arfi *et al.*, 1987). Ces espèces exploitent des ressources aux fluctuations imprévisibles dans un environnement très variable. Elles présentent des stratégies démographiques de type r et constituent des communautés plurispécifiques de stratégie cénotique i (Blandin, 1980). Cependant, ces communautés peu structurées (correspondant au peuplement pseudo-communautaire d'Amanieu et Lasserre, 1982) ne sont pas constituées de populations pérennes sélectionnées par leur capacité d'adaptation et de transformations rapides, mais correspondent à des invasions successives d'espèces réellement distinctes. Ainsi, les très fortes variations de densité observées dans ce secteur découlent des migrations des populations et non de mortalités massives comme observées périodiquement pour les lagunes méditerranéennes (Amanieu *et al.*, 1975).

Dans le secteur Ouest de la lagune Ebrié les salinités des eaux sont peu variables et proches de la valeur seuil de 6 $g.l^{-1}$ qui semble contrôler la possibilité d'extension et de pérennisation des espèces océaniques ou continentales en lagune. En l'absence d'apports exogènes d'éléments nutritifs, l'activité photosynthétique est essentiellement une production de régénération (Dufour, sous presse). Les biomasses algales sont en permanence importantes et constituées d'un peuplement stable de Cyanobactéries de petite taille souvent coloniales (genre *Synechocystis, Microcystis, Lyngbia* et *Oscillatoria*... Iltis, 1984). La production de cette communauté est relativement faible (220 $gC.m^2.an^{-1}$) comparativement à sa biomasse, avec de brutales fluctuations liées aux variations de la turbidité de l'eau à laquelle la densité des cellules algales contribue pour une part essentielle. La production photosynthétique est ainsi contrôlée indirectement par la biomasse algale via la charge particulaire, l'auto-ombrage des cellules engendrant une boucle de rétroaction négative. A l'opposé, les communautés zooplanctoniques constituées d'*Acartia clausi* et selon la salinité, de *Pseudodiaptomus hessei* ou de *Oithoina brevicornis* présentent dans ce secteur des biomasses faibles mais avec une productivité très élevée (rapport P/B du zooplancton plus de 3 fois supérieur à celui observé en secteur estuarien, tabl. II). Cette forte productivité est liée à l'abondance des formes jeunes (les nauplii représentent 20 à 30 % de la biomasse et de 40 à 50 % de la production zooplanctonique totale) et à une raréfaction des formes adultes dont les productions sont nulles pour les mâles et faibles pour les femelles (la production d'œufs chez *A. clausi* étant inférieure au gain de biomasse par croissance des stades copépodites). Les adultes effectuent des migrations nycthémérales importantes et semblent soumis à une intense prédation diurne à l'interface eau-sédiment par des Mysidacés dont la biomasse a été estimée entre 40 et 70 % de celle du zooplancton (Pagano et Saint Jean, 1988). Ce contrôle intense et sélectif (compte-tenu des migrations synchrones des populations zooplanctoniques adultes et des Mysidacés) conduit à une limitation et à un rajeunissement permanent de la biomasse zooplanctonique. Les Poissons présentent des biomasses importantes et stables (Tabl. II) et comprennent essentiellement des espèces sédentaires voire territoriales (Tilapias et *Chrysichthys*). L'essentiel de ces Poissons (80 %) a un régime alimentaire benthophage, comprenant des Mollusques, des Mysidacés, des Copépodes concentrés de jour à l'interface eau-sédiment, du phytobenthos et des détritus divers (Albaret, sous presse). La plupart de ces espèces présentent en outre des comportements de protection plus ou moins complexes vis-à-vis de leurs pontes ou de leurs alevins :

— surveillance des nids au cours de l'incubation des œufs chez les *Tilapia*;

— renouvellement et oxygénation des eaux au contact immédiat des œufs chez les *Chrysichthys;*

— incubation buccale par le mâle chez *Sarotherodon melanotheron* et par la femelle chez *Tylochromis jentinki.*

La quasi inexistence de Poissons pélagiques filtreurs et le contrôle exercé sur le zooplancton par les Mysidacés conduisent à une mauvaise exploitation de la production photosynthétique qui est vouée à la sédimentation. Elle contribue ainsi à accroître l'importance du réseau trophique benthique et les activités minéralisatrices bactériennes. Le réseau trophique benthique est dominé par un Mollusque bivalve, *Corbula trigona.* Ces organismes filtreurs psammophiles sont caractérisés par une très forte productivité (P/B estimé de 4,3) et leurs densités peuvent être localement supérieures à 120 000 individus.$m^{-2}$ représentant une biomasse de 180 g.$m^{-2}$ (Gomez, 1978). La production bactérienne pélagique représente dans ce secteur confiné près de 60 % de la production primaire nette. Si les biomasses bactériennes sont relativement stables au cours de la journée, on note une augmentation significative de la production de nuit en phase avec les remontées du zooplancton. Cet accroissement est lié essentiellement à une activité plus importante des bactéries libres qui représentent 70 à 85 % de la biomasse totale et 80 à 90 % de la productivité (Torreton, 1991). Cette productivité plus élevée qui ne s'accompagne pas d'une augmentation des effectifs correspond donc à un accroissement de l'activité spécifique cellulaire. Des mesures directes ont montré que l'essentiel (80 %) de la production bactérienne est consommé par une communauté nanozooplanctonique très dense constituée de ciliés (25 x $10^3$ individus.$l^{-1}$) et de flagellés (15 x $10^7$ ind.$l^{-1}$). En outre, des cultures d'assemblage bactérien naturel en milieu non limitant et en absence de prédateurs ont mis en évidence un accroissement du biovolume bactérien moyen au cours du temps. Ces deux observations suggèrent que l'augmentation de la productivité bactérienne de nuit résulterait d'un ralentissement de la pression de prédation exercée par le nanozooplancton en relation avec les migrations nycthémérales du méso-zooplancton. Ce contrôle sélectif moins intense se traduirait alors par une augmentation de l'activité spécifique des bactéries consécutivement à l'accroissement de leur taille. Les informations sur le nanozooplancton et en particulier sur son éventuel contrôle par les communautés méso – et macro-zooplanctoniques et nectoniques sont actuellement trop parcellaires pour aboutir à des conclusions définitives sur la place et le rôle des bactéries et de leurs prédateurs en tant que producteur de biomasse. Cependant, ce schéma d'interactions au sein de la boucle microbienne définie par Azam *et al.*, 1983 est compatible avec des études expérimentales réalisées en milieu lacustre au sein de mésocosmes (Geertz-Hansen *et al.*, 1987). L'introduction ou l'exclusion d'un prédateur supérieur a en effet permis de montrer des modifications rapides de la structure des diverses communautés intervenant au sein de la boucle microbienne. En particulier, par une succession de rétro-actions, les modes et les agents de contrôle de la production bactérienne peuvent être très différents (Hobbie, 1988). Par exemple, en absence de zooplancton de grande taille consécutivement à l'introduction de Poissons, la biomasse bactérienne est contrôlée par des Rotifères et des protozoaires qui prolifèrent en l'absence de prédation. A l'inverse, dans un système sans Poissons, le mésozooplancton constitué principalement de Cladocères devient le groupe dominant des communautés zooplanctoniques. Susceptibles d'exploiter un large spectre dimensionnel de proie, les Cladocères contrôlent le bactérioplancton et limitent le développement des Protozoaires à la fois par prédation directe et par compétition vis-à-vis des particules de petites tailles. Ces situations résultant de manipulation du réseau trophique peuvent servir de cadre en lagune Ebrié pour la description des variations nycthémérales observées et pour l'analyse fonctionnelle de l'incidence des migrations du méso (Calanides) et macrozooplancton (Mysidacés).

Dans le secteur Ouest caractérisé par une grande stabilité hydrochimique et un faible taux de renouvellement, la richesse spécifique des peuplements ichtyologiques est faible. Cependant, l'absence d'espèces réellement dominantes se traduit par une augmentation de la diversité et de l'équitabilité des communautés. L'organisation de ce système paucispécifique comprenant une proportion importante d'individus de grande taille semble relativement stable mais peu apte à résister à de brutales et brèves variations de condition de milieu. Cette stabilité semble donc avoir été acquise au détriment de la résilience et ceci par manque d'espèces de substitution. D'une manière synthétique, les stratégies démographiques des divers échelons trophiques sont :

— de type r pour le bactérioplancton constitué essentiellement de cellules de petite taille car soumis en permanence à un contrôle sélectif exercé par le nanoplancton;

— de type k pour le phytoplancton dont les biomasses sont très stables car présentant un autocontrôle densité dépendant;

— de type r pour le zooplancton soumis à une intense prédation sélective au stade adulte;

— de type k pour les Poissons mais correspondant à une structure paucispécifique liée au vieillissement des populations. Cette sénescence des peuplemens ichtyologiques est renforcée par une interdiction de la pêche collective par les populations riveraines en raison d'un interdit culturel (Hie Daré, comm. pers.).

## 3. CONCLUSION

Par sa morphologie, par la diversité chimique et la variabilité temporelle de ses apports en eau, mais aussi par leurs localisations ponctuelles et excentrées, la lagune Ebrié est à un milieu hétérogène et instable. De ce fait, son étude a été précédée d'un découpage en secteurs plus homogènes basé :

— explicitement sur des critères physico-chimiques (en particulier moyenne et amplitude des variations saisonnières de la salinité des eaux) et géomorphologiques (distance aux sources d'apports océaniques et fluviaux);

— et implicitement sur le taux de renouvellement des masses d'eau.

Cependant, cette approche pragmatique mais réductionniste de l'écosystème lagunaire est apparue rapidement comme un frein à la recherche et à l'émergence des lois de fonctionnement global de ce milieu. A cet égard, deux caractères apparaissent particulièrement importants car structurants : *la faible profondeur moyenne de la lagune* et, combinée à ce caractère morphologique *l'importance des phénomènes turbulents*. Ces mouvements hydrodynamiques engendrés par les déplacements des masses d'eau sous l'action de la marée, des apports fluviaux et du vent contrôlent en effet à l'échelle globale du milieu l'ensemble des processus de sédimentation des particules minérales et détritiques (l'épaisseur de la couche de mélange excédant très souvent la profondeur moyenne de la lagune). Ces flux déterminent en particulier la répartition spatiale des faciès sédimentaires (granulométrie et charge organique) et les voies métaboliques des processus de minéralisation (fermentation ou oxydation). De plus ils entretiennent une charge sestonique (et donc une turbidité) importante qui représente dans ce milieu potentiellement riche en ressources nutritives le facteur principal de contrôle de la production phytosynthétique. A titre comparatif la production globale nette de la lagune estimée à 236 $gC.m^2.an^{-1}$ (Dufour, sous presse) est très inférieure à celle des lacs tropicaux africains (valeur minimale : 525 $gC.m^{2.}\ an^{-1}$; lac Kivu – valeur maximale : 1180 $gC\ m^2.an^{-1}$; lac Rodolfe; Herdendorf in Nixon, 1988).

Justifiant *à posteriori* l'approche sectorielle initiale, il existe entre les divers secteurs lagunaires caractérisés par des degrés différents d'instabilité hydrodynamique et hydrochimique de très importantes oppositions structurelles (compositions spécifique et dimensionnelle des communautés, répartition verticale des organismes,...) et fonctionnelles (importance relative des flux de matière et d'énergie entre les différents éléments constitutifs du réseau trophique pélagique et benthique, degré d'indépendance ou de connectivité des sous-systèmes lagunaires vis-à-vis des écosystèmes adjacents,...). Dans ce cadre, 2 sous systèmes ont été plus spécifiquement étudiés, correspondant à la zone proche du canal de Vridi (système estuarien) et au secteur Ouest de la lagune Ebrié (système confiné oligohalin).

Le système estuarien est caractérisé par des biomasses très variables et par une forte productivité. Cependant, ces productions sont en permance exportées par les flux hydrodynamiques ou par les migrations des espèces exploitant temporairement les ressources trophiques lagunaires. Soumise à des apports nutritifs permanents, la production des communautés phytoplanctonique est essentiellement une production nouvelle exportée et/ou activement exploitée par des Poissons filtreurs de stratégie r. Globalement, les communautés apparaissent peu structurées et fortement dépendantes des variations saisonnières de l'hydroclimat et de l'hydrochimie lagunaire. Dans ce système très instable, les flux d'énergie et de matière sont directement dépendants des flux hydrologiques horizontaux.

Dans le secteur confiné, la production primaire est une production de régénération dans laquelle la malacofaune benthique et le bactérioplancton (directement ou par l'intermédiaire du nanoplancton) jouent un rôle essentiel dans la minéralisation de la matière organique détritique. Ils contribuent ainsi à la production des éléments nutritifs indispensables pour les autotrophes. La structuration trophique de l'écosystème est assurée par les déplacements verticaux des organismes (énergie auxiliaire secondaire). De ce fait, les variations jour-nuit apparaissent déterminantes dans le fonctionnement global du système. En particulier, l'hétérogénéité de la répartition spatiale des biomasses et les périodicités des rythmes de prédation et de production contrôlent directement les divers échelons du réseau trophique. Dans un système qui favorise le développement d'espèces à stratégie k, la prédation conduit à un rajeunissement des populations qui optent alors pour une stratégie démographique r caractérisée schématiquement par une faible biomasse constituée d'individus jeunes, de petite taille et à forte productivité.

Milieu lagunaire le plus vaste d'Afrique de l'Ouest et sollicité à des fins multiples et souvent contradictoires (tourisme, pêche, aquaculture, mais aussi traitement des eaux résiduaires et site du premier port d'Afrique de l'Ouest), la lagune Ebrié, placée dans un contexte climatique globalement favorable, est soumise à un environnement très instable et de ce fait contraignant, voire sélectif. Face à la diversité et à la plus ou moins grande stabilité des situations rencontrées, les espèces et les communautés se sont progressivement adaptées en intégrant cette variabilité. La lagune constitue ainsi un champ d'étude très riche par la multiplicité des niveaux d'organisation rencontrés

à des échelles de temps et d'espace très diverses. L'étude des modes de structuration de ces communautés (ou d'autostructuration quand la variabilité physique du milieu l'autorise) apparaît ainsi comme une étape indispensable pour une gestion et une exploitation rationnelle de cet environnement. Les recherches entreprises depuis plus de 20 ans sur cette lagune répondent à cet impératif de connaissance pour la gestion. De ce fait, elles contribuent aussi indirectement à la protection efficace et durable de ce milieu. En effet, la sauvegarde d'un milieu naturel et plus particulièrement dans le cas d'un pays en voie de développement ne pourra être effective (et donc disposer des moyens juridiques, financiers et humains nécessaires) que si cette sauvegarde assure un maintien voire un accroissement de la valeur économique de ce milieu. Cet objectif ambitieux ne pourra être atteint que par une analyse systémique impliquant une multi-disciplinarité et une simultanéité des observations. Pour valoriser les multiples études essentiellement monodisciplinaires déjà réalisées, et compte-tenu de l'attente des pouvoirs publics, cet effort mérite d'être poursuivi. De plus, nombre des mécanismes décrits pour ce milieu sont transposables aux autres systèmes lagunaires ou estuariens de l'Afrique de l'Ouest.

## BIBLIOGRAPHIE


AGNESE J.-F., 1989. Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes ouest-africains ayant un intérêt pour la pêche et l'aquaculture. Thèse, Univ. Montpellier, 177 p.

ALBARET J.-J. Les poissons : biologie et peuplements. *In* Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

ALBARET J.-J. et E. CHARLES DOMINIQUE, 1982. Observation d'une maturation sexuelle exceptionnellement faible chez *Ethmalosa fimbriata* (S. Bowdich) dans une baie polluée de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **13** (2) : 23-31.

AMANIEU M., B. BALEUX, O. GUELORGET et P. MICHEL, 1975. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (Malaigue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie Milieu* **25** : 175-204.

AMANIEU M., J. FERRARIS et O. GUELORGET, 1980. Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. *In* : Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. R. Barbault, P. Blandin et J. Meyer, Ed., Maloine S.A., Paris, 251-277.

AMANIEU M. et P. LASSERRE, 1982. Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Oceanol. Acta* n° sp. : 201-213.

AMANIEU M., P. LEGENDRE, M. TROUSSELLIER et G.F. FRISONI, 1989. Le programme Ecothau : théorie écologique et base de la modélisation. *Oceanol. Acta* **12** : 189-199.

AMON KOTHIAS J.-B., 1980. Reproduction et incubation buccale chez *Tylochromis jentinki jentinki (Cichlidae). Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **11** (2) : 1-38.

ARFI R., P. DUFOUR et D. MAURER, 1981. Phytoplancton et pollution : premières études en Baie de Biétri (Côte d'Ivoire). Traitement mathématique des données. *Oceanol. Acta* **4** (3) : 319-330.

ARFI R., M. PAGANO et L. SAINT-JEAN, 1987. Communautés zooplanctoniques dans une lagune tropicale (la lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **20** (1) : 21-35.

AZAM F., T. FENCHEL, J.S. GRAY, L.A. MEYER-RIEL et F. THINGSTAD, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10** : 257-263.

BLANDIN P., 1980. Evolution des écosystèmes et stratégies cénotiques. *In* : Recherche d'Ecologie théorique : Les stratégies adaptatives. Eds Barbault R., P. Blandin, J.-A. Meyer, Ed, Maloine S.A., Paris, 221-235.

CAUMETTE P., 1985. Développement des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans des lagunes peu profondes et des lagunes stratifiées : étude de leur rôle dans le cycle du soufre et dans la production de biomasse. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille, 325 p.

CHARLES DOMINIQUE E., 1982. Exposé synoptique des données biologiques sur l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich, 1825). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **15** (4) : 373-397.

DAGET J. et A. ILTIS, 1965. Poissons de Côte d'Ivoire. *Mem. Ifan* **74** : 385 p.

DANDONNEAU Y., 1973. Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III – Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.* **11** : (4) : 431-454.

DUFOUR P., 1984. La biomasse végétale des lagunes côtières : Exemple de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **17** (3) : 207-233.

DUFOUR P. La production primaire. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

DUFOUR P. et J.-R. DURAND, 1982. La production végétale des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **15** (3) : 209-230.

DUFOUR P., J.-R. DURAND, J.-J. ALBARET et D. GUIRAL. Eléments de fonctionnement de l'écosystème Ebrié. *In :* Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

DURAND J.-R., J.-B. AMON KOTHIAS, J.-M. ECOUTIN, F. GERLOTTO, J.-P. HIE DARE et R. LAE, 1978. Statistiques de pêche en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) : 1976 et 1977. *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **9** (2) : 67-114.

DURAND J.-R. et D. GUIRAL. Hydroclimat et hydrochimie. *In* : Environnement et ressources aquatiques

de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

ECOUTIN J.-M., J.-R. DURAND, R. LAE et J.-P. HIE DARE. Exploitation des stocks. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

ELDIN M., 1971. Le climat. *In* : le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. *Mem. ORSTOM* Paris **50** : 72-108.

FORTIER L. et L. LEGENDRE, 1979. Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplancton estuarien : stabilité verticale et profondeur critique. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **36** : 1325-1335.

FORTIER L., L. LEGENDRE, A. CARDINAL et C.L. TRUMP, 1978. Variabilité à court terme du phytoplancton de l'estuaire du Saint-Laurent. *Mar. Biol.* **46** : 349-354.

FRONTIER S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.* **8** : 445-464.

FRONTIER S. et D. PICHOD-VIALE, 1991. Ecosystèmes : structure – fonctionnement – évolution. *Coll. Ecologie* 21 Masson. Paris, 490 p.

GARCIA S., 1978. Bilan des recherches sur la crevette rose *Penaeus duorarum notialis* de Côte d'Ivoire et conséquences en matière d'aménagement. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr.* Abidjan **9** (1) : 1-41.

GEERTZ-HANSEN O., M. OLESEN, P.K. BJORNSEN, J.B. LARSEN et B. RIEMANN, 1987. Zooplankton consumption of bacteria in a eutrophic lake and in experimental enclosures. *Arch. Hydrobiol.* **110** (4) : 553-563.

GERLOTTO F., 1979. Biologie de Ethmalosa fimbriata (S. Bowdich) en Côte d'Ivoire. III. Etude des migrations en lagune Ebrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **10** (2) : 3-41.

GOMEZ M., 1978. Données biologiques sur 2 peuplements benthiques autour de l'Ile Boulay et de l'Ile Leydet. Thèse Univ. Abidjan : 108 p.

GUIRAL D., 1984. Devenir de la matière organique particulaire dans un milieu eutrophe tropical (Baie de Biétri, lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **17** : 191-206.

GUIRAL D. et J.-M. CHANTRAINE, 1983. Hypothèse sur l'origine des mortalités observées en lagune Ebrié en 1979. *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **14** (2) : 61-95.

GUIRAL D. et N. ETIEN. Les macrophytes aquatiques des berges lagunaires. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

GUIRAL D. et A. FERHI. Hydrodynamics of Ebrie lagoon as revealed by a chemical and isotopic study. *Hydrobiologia*. sous presse.

GUIRAL D. et A.M. KOUASSI. Estimation à proximité des berges des niveaux de pollution organique et bactérienne des eaux lagunaires de la ville d'Abidjan. *J. Ivoir. Oceanol. Limnol.* sous presse.

HEM S., 1986. Premiers résultats sur la reproduction contrôlée de *Chrysichthys nigrodigitatus* en milieu d'élevage. *In* : Aquaculture Research in Africa region. FIS Seminar PUDOC, Wageningen : 189-205.

HEM S., M. LEGENDRE, L. TREBAOL, A. CISSE et Y. MOREAU. Recherches sur les principales espèces d'intérêt aquacole en milieu lagunaire. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

HOBBIE J.E., 1988. A comparison of the ecology of planktonic bacteria in fresh and salt water. *Limnol. Oceanogr.* **33** (4, part 2) : 750-764.

ILTIS A., 1984. Biomasses phytoplanctoniques de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia* **118** : 153-175.

KOFFI K.P., J. ABE et K. AFFIAN, 1989. Etude complémentaire du littoral de Vridi-Port Bouet : morphologie et sédimentologie. N.D.R. *Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **89** (3) : 25 p.

KOUASSI A.M., D. GUIRAL et M. DOSSO, 1990. Variations saisonnières de la contamination microbienne de la zone urbaine d'une lagune tropicale estuarienne : cas de la ville d'Abidjan (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **23** : 181-194.

KULLENBERG g., 1976. On vertical mixing and the energy transfer from the wind to the water. *Tellus* **28** : 159-165.

LASSERRE P., 1977. Aspects de l'organisation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherche écophysiologique sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse Doct. Etat Sci. Univ. Bordeaux I, 275 p.

LEGENDRE L. et S. DEMERS, 1984. Towards dynamics biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41** : 2-19.

LEGENDRE L. et S. DEMERS, 1985. Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production. *Nat. Canad.* **112** : 5-14.

LEGENDRE M., 1986. Influence de la densité, de l'élevage monosexe et de l'alimentation sur la croissance de *Tilapia guineensis* et de *Sarotherodon melanotheron* élevés en cage-enclos en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **19** (1) : 19-29.

LEGENDRE M. et J.-M. ECOUTIN, 1989. Suitability of brackish water *tilapia* species from the Ivory Coast for lagoon aquaculture. I – Reproduction. *Aquat. Living Resour.* **2** : 71-79.

LEHAY D., 1984. Système lagunaire Ebrié (Abidjan; Côte d'Ivoire). Synthèse des données, modélisation de la courantométrie, dispersion. Mem. D.E.A. Océanographie physique, Univ. Brest : 111 p.

LEMASSON L., J. PAGES, P. DUFOUR et J.-L. CREMOUX, 1981. Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **14** (3) : 191-212.

LHOMME F. Les crustacés exploitables. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

MARCHAND M. et J.-L. MARTIN, 1985. Détermination de la pollution chimique (hydrocarbures, organochlorés, métaux) dans la lagune d'Abidjan (Côte d'Ivoire) par l'étude des sédiments. *Rev. Oceanogr. Trop.* **20** : 25-39.

MONNET C., 1972. Contributions à l'étude de la 'ynamique et de la nature des suspensions d'un fle ve

intertropical le Bandama, Côte d'Ivoire : Evolution des éléments chimiques des eaux de son estuaire. Thèse Sc. Nat. Nice, Publ. ORSTOM. Paris, 427 p.

MONTENY P.-A. et J.-P. LHOMME, 1980. Données climatiques recueillies à la station ORSTOM Adiopodoumé (1948-1979). ORSTOM Adiopodoumé, 31 p. Multigr.

NIXON S.W., 1988. Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* **33** (4 part 2) : 1005-1025.

OTEME Z. Cycle sexuel et fécondité du machoiron (*Chrysichtys nigrodigitatus*) en lagune Ebrié, Côte d'Ivoire. *J. Ivoir. Oceanol. Limnol.* sous presse.

PAGANO M. et L. SAINT JEAN, 1988. Importance et rôle du zooplancton dans une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) : peuplement, biomasse, production et bilan métabolique. Thèse d'Etat. Univ. Aix-Marseille II, 390 p.

PAGANO M. et L. SAINT JEAN. Le zooplancton. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

PAGES J., 1975. Etude de la pollution bactérienne en lagune Ebrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **9** : 43-53.

PAGES J., L. LEMASSON et P. DUFOUR, 1979. Eléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire : Cycle annuel. *Arch. Sci. Cent. Rech. Oceanogr.* Abidjan **5** : 1 – 60.

PIANKA E.R., 1970. On r an k Selection. *Americ. Natur.* **104** : 592-597.

PLANTE-CUNY M.R., 1977. Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié. *Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr.* **15** : 3-25.

POWELL T.M., P.J. RICHERSON, T.M. DILLON, B.A. AGEE, B.J. DOZIER, D.A. GODDEN et L.O. MYRUP, 1975. Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in Lake Tahoe. *Science N.Y.* **189** : 1088-1090.

PRIGOGINE I., 1972. La thermodynamique de la vie. *La Recherche* **24** : 547-562.

REMANE A., C. SCHLIEPER, 1971. Biology of brackish water. Ed. J. Wiley and Sons. Stuttgart.

SAINT-JEAN L. et M. PAGANO, 1984. Influence de la salinité, de la température et de la quantité de particules en suspension sur la croissance et la production d'œufs d'*Acartia clausi* en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **17** (3) : 235-244.

SEMI-BI Z., 1975. La politique coloniale des travaux publics en Côte d'Ivoire (1900-1940). *Annles Univ. d'Abidjan* **1** (2) : 360 p.

SVERDRUP H.U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplancton. *J. Cons. Perm. Explor. Mer* **18** : 287-295.

TASTET J.-P., 1979. Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du Golfe de Guinée (Côte d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse de Doct. D'Etat. Univ. Bordeaux I, **621** 2 tomes : 181 p.

TASTET J.-P. et D. GUIRAL. Géologie et sédimentologie du système lagunaire Ebrié. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Les milieux saumâtres : l'exemple de la lagune Ebrié. sous presse.

TORRETON J.-P., 1991. Importance des bactéries hétérotrophes aérobies dans une lagune eutrophe tropicale (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Biomasse, production, exportations. Thèse Univ. Aix-Marseille II, 246 p.

TREBAOL L., 1987. Recherches sur *Trachinotus teraia* (Carangidae). *In* : Recherche en Aquaculture sur les principales espèces de poissons lagunaires en Côte d'Ivoire. Rapport final Contrat CEE/ORSTOM, 123 p.

VARLET F., 1978. Le régime de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Travaux et documents ORSTOM. Paris **83** : 162 p.

VILLE J., 1970. Recherches sur la reproduction des *Macrobrachium* des lagunes ivoiriennes. II – Migrations liées à la reproduction chez les *Macrobrachium* de Côte d'Ivoire. Ann. Univ. Abidjan. Série E3 : 253-268.

*Reçu le 5 novembre 1991; received November 5, 1991*
*Accepté le 3 février 1992; accepted February 3, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 93-109

# MORPHOLOGIE, ORGANISATION HYDROLOGIQUE, HYDROCHIMIE ET SÉDIMENTOLOGIE DES BASSINS PARALIQUES

## *Morphology, hydrological organization, hydrochemistry and sedimentology in paralic basins*

*J.-P. PERTHUISOT*[1], *O. GUELORGET*[2]

(1) *Laboratoire de Biogéologie, « Biogéodynamique des relations Continent-Océan ». Groupe d'Etude du Domaine Paralique, Université de Nantes, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes cédex, France*
(2) *Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, URA (CNRS) 1355. Groupe d'Etude du Domaine Paralique, Université Montpellier II, place E. Bataillon, 34000 Montpellier, France*

DOMAINE PARALIQUE
MORPHOLOGIE
HYDROLOGIE
HYDROCHIMIE
SÉDIMENTOLOGIE
ACTUEL

RÉSUMÉ – Les différents types de bassins paraliques sont présentés et décrits en termes de morphologie continentale, d'eustatisme, de dynamique littorale et d'importance de la marée. Une typologie en est proposée à partir de quatre pôles : estuaire, lagune, bahira, estran. La circulation horizontale des eaux dans les bassins paraliques et les échanges avec la mer ouverte sont principalement commandés par les marées et par les dérives périlittorales liées au régime des vents. Les circulations verticales sont déterminées par le régime des vents et les différences de densité des corps d'eau. La salinité moyenne et les grandients de salinité dépendent de facteurs externes, climatiques et hydrographiques, qui contrôlent la balance hydrique et de facteurs internes, essentiellement hydrodynamiques, qui déterminent le temps de renouvellement du milieu en éléments d'origine marine c'est-à-dire le confinement. La sédimentation s'organise de façon plus ou moins concentrique ou longitudinale en fonction de la morphologie, de l'hydrodynamisme et de la polarité des apports continentaux. Elle est cependant largement dominée par la forte activité biologique du milieu et de ce fait par les phases organiques et carbonatées. Les phases évaporitiques ou purement détritiques n'apparaissent que dans les cas extrêmes et dans les zones les plus continentales des aires paraliques.

PARALIC REALM
MORPHOLOGY
HYDROLOGY
HYDROCHEMISTRY
SEDIMENTOLOGY
PRESENT

ABSTRACT – The different types of paralic basins are presented. They are described in terms of continental morphology, eustatism, shoreline dynamics and tidal amplitude. Four poles of a typology are defined : estuary, laguna, bahira, tidal flat (in English the word « lagoon » usually refers indifferently to laguna or bahira but from observation of Present nature it is necessary to separate the two types). In paralic basins the horizontal water motions and the exchanges with the open sea are controlled by the tide and the littoral drifts which mainly depend upon the wind conditions. The vertical water motions are controlled by the wind conditions and the differences in density of the water bodies. The mean salinity and the salinity gradients depend upon external factors such as climate and hydrography which control the water balance over the basins and upon internal, mainly hydrodynamical, factors which control the time of renewal of the elements of marine origin of the medium i.e. the confinement (or restriction with regard to the open sea). The sedimentary pattern is more or less concentric or longitudinal as a function of morphology, hydrodynamism and location of continental supplies. Due to the high biological activity the sedimentation is largely dominated by the biogenic phases (organic matter and carbonates). Evaporites or purely detrital sediments only occur in extreme conditions and generally in the most continental reaches of the paralic systems.

Entre Mer et Continent s'étend une frange, parfois qualifiée d'intermédiaire, d'extension variable, constituée de milieux plus ou moins enclavés dans le domaine continental mais où s'exerce une certaine influence du domaine marin. L'ensemble de ces milieux constitue le « Domaine Paralique » (de παρα et αλς, littéralement « à côté du sel », le sel signifiant par extension « la mer »). La présente contribution, essentiellement basée sur nos propres observations, est destinée à montrer la di-

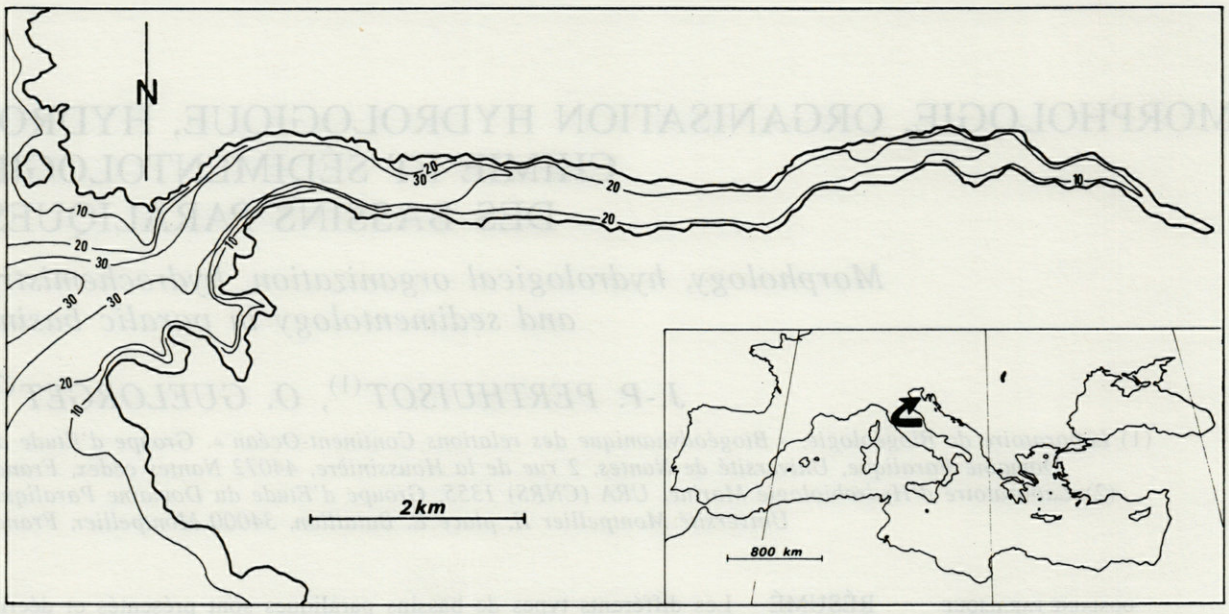



Fig. 1. – Carte bathymétrique simplifiée du Limski Kanal (Croatie). Profondeurs en mètres.
*Simplified bathymetric map of Limski Kanal (Croatia). Depths in meters.*

versité de ces milieux mais aussi les points communs de leur organisation hydrologique, hydrochimique et sédimentaire.

## I. DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE DES MILIEUX PARALIQUES

### *a. La zone intertidale : les estrans*

Le modèle le plus simple d'aire paralique est celui que constitue, le long de n'importe quelle côte, la zone de battement des marées, aussi faible soit l'amplitude de celles-ci. Cette zone intertidale, souvent appelée estran, possède une largeur qui varie en fonction de deux paramètres : l'amplitude de la marée et la pente de la surface soumise à l'émersion.

On peut distinguer les estrans sur substrat rocheux et les estrans sur substrat meuble.

### *b. Les plans d'eau naturels*

La nomenclature des plans d'eau paraliques naturels est diverse, inhomogène, variable d'un auteur à l'autre. Par ailleurs, la forme, la taille, l'organisation bathymétrique et l'importance de la (ou des) communications avec la mer, dépendent de facteurs divers qui s'inscrivent tous dans une histoire géologique souvent complexe. Notre propos n'est pas de donner ici une classification – d'ailleurs illusoire – de ces bassins mais plutôt d'en distinguer les différents types.

### 1. Les plans d'eau de type estuarien

Allongés plus ou moins perpendiculairement à la côte, ils correspondent à des portions de vallées fluviatiles ou glaciaires, actuelles ou fossiles, envahies par la mer. Dans bon nombre de cas, ces vallées se sont édifiées – ou ont été retouchées – au cours de la dernière glaciation (Würm) et ont été envahies par la mer à la suite de la remontée générale du niveau des océans au cours des 10 derniers millénaires (remontée eustatique, ou transgression holocène).

A ce type se rattachent les « rias » bretonnes, les « calanques » provençales, les « fjords » norvégiens, les « sonds » danois, les « kanals » yougoslaves, etc... Dans le cas des estuaires proprement dits, subsiste un apport fluviatile plus ou moins important.

Dans la grande majorité des cas, le fond du bassin *se raccorde progressivement aux fonds marins et il n'existe pas de seuil stable* entre ceux-ci et celui-là (fig. 1). Dans le cas des estuaires proprement dits, il existe en revanche un « bouchon vaseux », mobile en fonction de la marée et du débit du fleuve; il n'entrave guère l'écoulement des eaux vers la mer.

Dans certains cas (déviation du cours du tributaire, changement climatique, etc...), les courants de fonds (marées, courants fluviatiles, etc...), deviennent insuffisants pour déblayer les embouchures qui peuvent progressivement être barrées par un seuil, puis un cordon et l'on passe à ce que l'on peut appeler un « *estuaire – lagune* » (fig. 2).

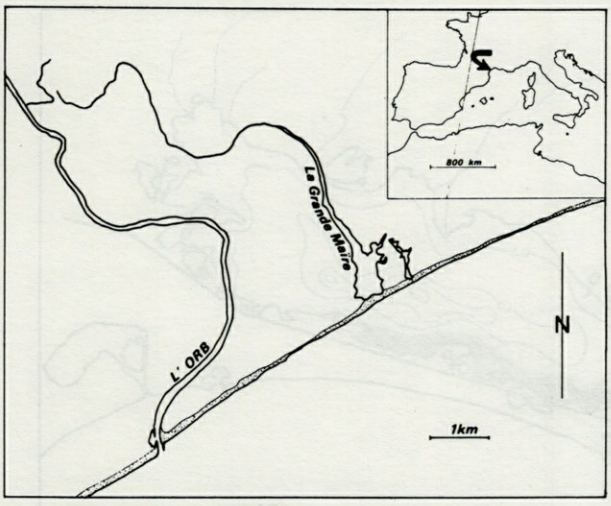



Fig. 2. – Carte schématique de l'estuaire de l'Orb et de l'estuaire – lagune de la Grande Maïre (France). En grisé : plage et cordon littoral.

*Schematic map of the Orb estuary and of the Grande Maïre estuary-laguna (France). Dotted area : beach and sand bar.*

## 2. Les plans d'eau de type « lagunaire » (s.l.)

a. Le terme de *lagune, dans son acception restreinte*, désigne une portion du domaine marin plus ou moins séparée de celui-ci par un ou plusieurs cordons littoraux récents. Ceux-ci se forment habituellement plus ou moins parallèlement à la côte initiale : il en résulte que, dans bon nombre de cas, les lagunes présentent une forme allongée dans la même direction (fig. 3A).

La communication avec la mer est généralement assurée par une ou plusieurs passes, souvent mobiles et/ou temporaires, que l'on appelle « graus » dans le Sud de la France. Dans de nombreux cas, ces graus sont fixés par des ouvrages artificiels ou entretenus par dragage.

Les lagunes se rencontrent surtout dans les zones côtières où les courants littoraux sont susceptibles de remanier d'importantes quantités de matériel détritique issu du continent. C'est pourquoi elles sont particulièrement fréquentes à l'intérieur ou au voisinage des complexes deltaïques, notamment ceux où prédominent les effets de houle (Galloway, 1975) comme les deltas du Rhône, du Pô, de la Medjerda ou du Nil (fig. 3B).

Parfois, les lagunes sont emprisonnées à l'intérieur d'un double tombolo, ensemble constitué de 2 cordons parallèles d'âge différent. Un des cas les plus spectaculaires est celui de la lagune de la Capte (fig. 4).

Les lagunes *sensu stricto*, qui se forment généralement dans le contexte géodynamique d'une sédimentation détritique (et biodétritique) active comportent une tranche d'eau pelliculaire au regard de leur superficie : sur le pourtour méditerranéen rares sont les lagunes dont la profondeur dépasse 2 m, hormis éventuellement dans les zones draguées.

On peut rapprocher du cas précédent celui des *lagons* coralliens pour lesquels la barrière sédimentaire est constituée par un édifice récifal linéaire plus ou moins continu, récif barrière ou anneau d'atoll.

Le long des océans et des mers à forte marée, il existe des bassins de type lagunaire (s.s.) dont la quasi-totalité de la surface découvre à marée basse. C'est le cas par exemple du « Bassin » d'Arcachon en France, ou, à une échelle beaucoup plus vaste, de la Ria Formosa au Portugal. De tels bassins peuvent être qualifiés de *lagune – estran* (Perthuisot *et al.*, 1986 et ci-après).

b. On appelle aussi parfois « lagune » des bassins paraliques qui ont une toute autre origine : il s'agit d'anciennes cuvettes continentales envahies par la mer lors de la remontée eustatique holocène. Un des exemples les mieux connus est celui de la Bahiret el Biban dans le Sud tunisien (Medhioub, 1979, 1984, Medhioub et Perthuisot, 1981). Le terme le plus approprié pour désigner ces bassins paraliques est celui de « *bahira* » (littéralement « petite mer » en langue arabe).

La communication avec la mer est alors assurée par une ou plusieurs passes fixes, correspondant habituellement à l'ennoyage d'une ou plusieurs anciennes vallées fluviatiles. La profondeur de ces « bahiras » est variable mais peut être relativement forte vis-à-vis de la surface, notamment lorsque les apports continentaux de matériel sédimentaire restent faibles. C'est le cas de nombreux bassins paraliques d'Afrique du Nord (fig. 4B, 5).

Dans le cas de littoraux soumis à fortes marées, certains bassins de type bahira se vident presque totalement à marée basse : on peut les qualifier de *bahira – estran*, ce qui ne saurait que conforter l'internationalisme souhaitable du langage scientifique (fig. 6) (évoquons aussi le Morbihan, traduction en breton de Bahira).

Il existe des types intermédiaires entre lagune (s.s.) et bahira. C'est le cas par exemple du bassin paralique de Nador qui, à la suite d'une évolution complexe, se présente comme un plan d'eau isolé de la mer, en partie par un cordon littoral fossile complexe d'âge pléïstocène et en partie par un cordon récent sporadiquement entaillé par un grau ou bokhana (Guélorget *et al.*, 1984). Il s'agit donc d'une bahira ayant évoluée en lagune que l'on peut qualifier de *bahira-lagune*. Enfin, il est des cas où la forme de la bahira est suffisamment allongée plus ou moins perpendiculairement à la côte pour que l'on obtienne un type intermédiaire entre la bahira et l'estuaire. Ainsi, tous les intermédiaires existent entre 4 types principaux : Estuaire, Lagune, Bahira et Estran (fig. 7).

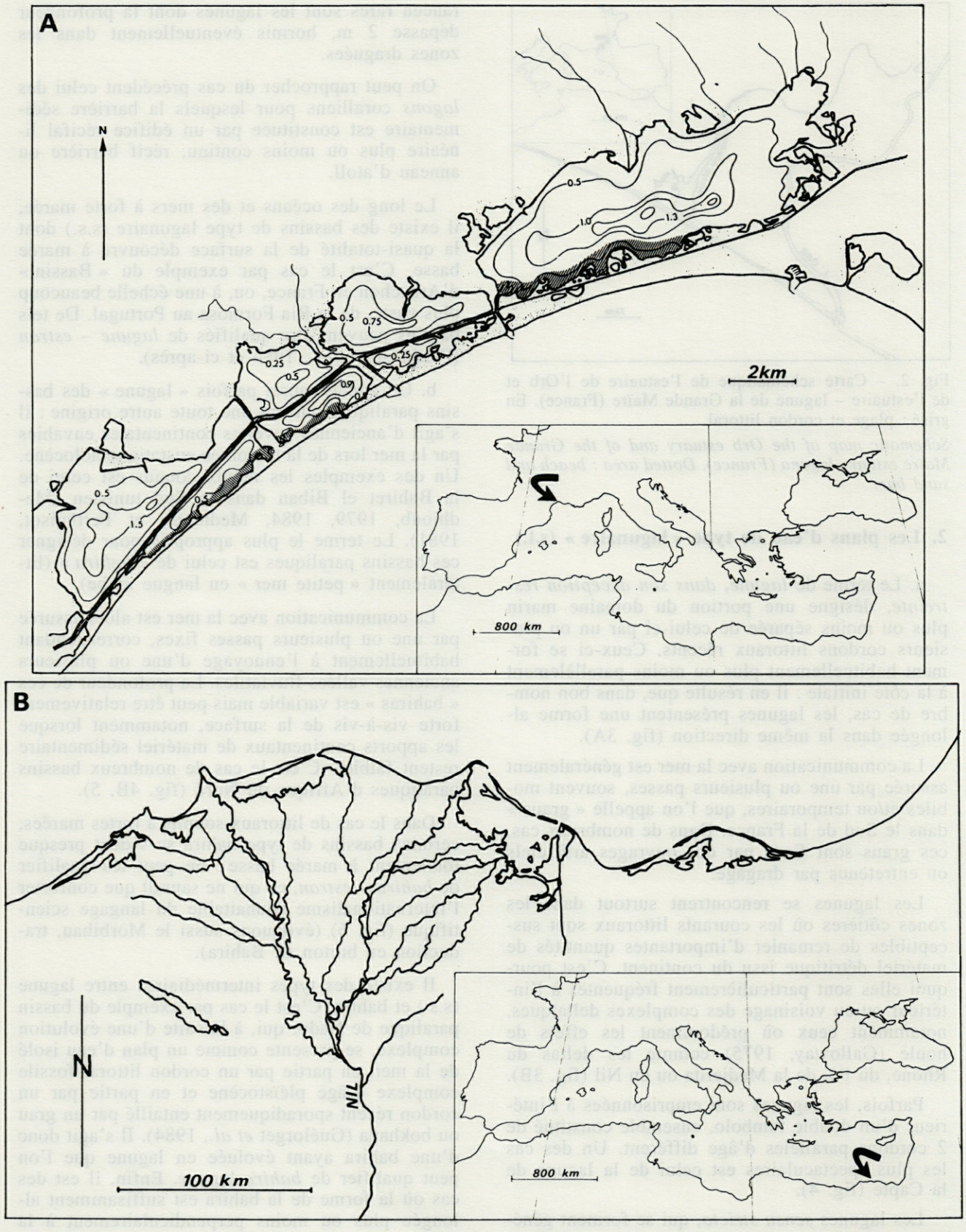



Fig. 3. – A, Carte bathymétrique simplifiée des Etangs palavasiens (Hérault, France). Profondeurs en mètres. Hachures : sables et sables vaseux; blanc : vases. B, Carte simplifiée du delta du Nil et des lagunes associées.

*A, Simplified bathymetric map of the Palavas lagunas (Hérault, France). Depths in meter. Hatched area : sands and muddy sands; white area : muds. B, Simplified map of the Nile delta and associated lagunas.*

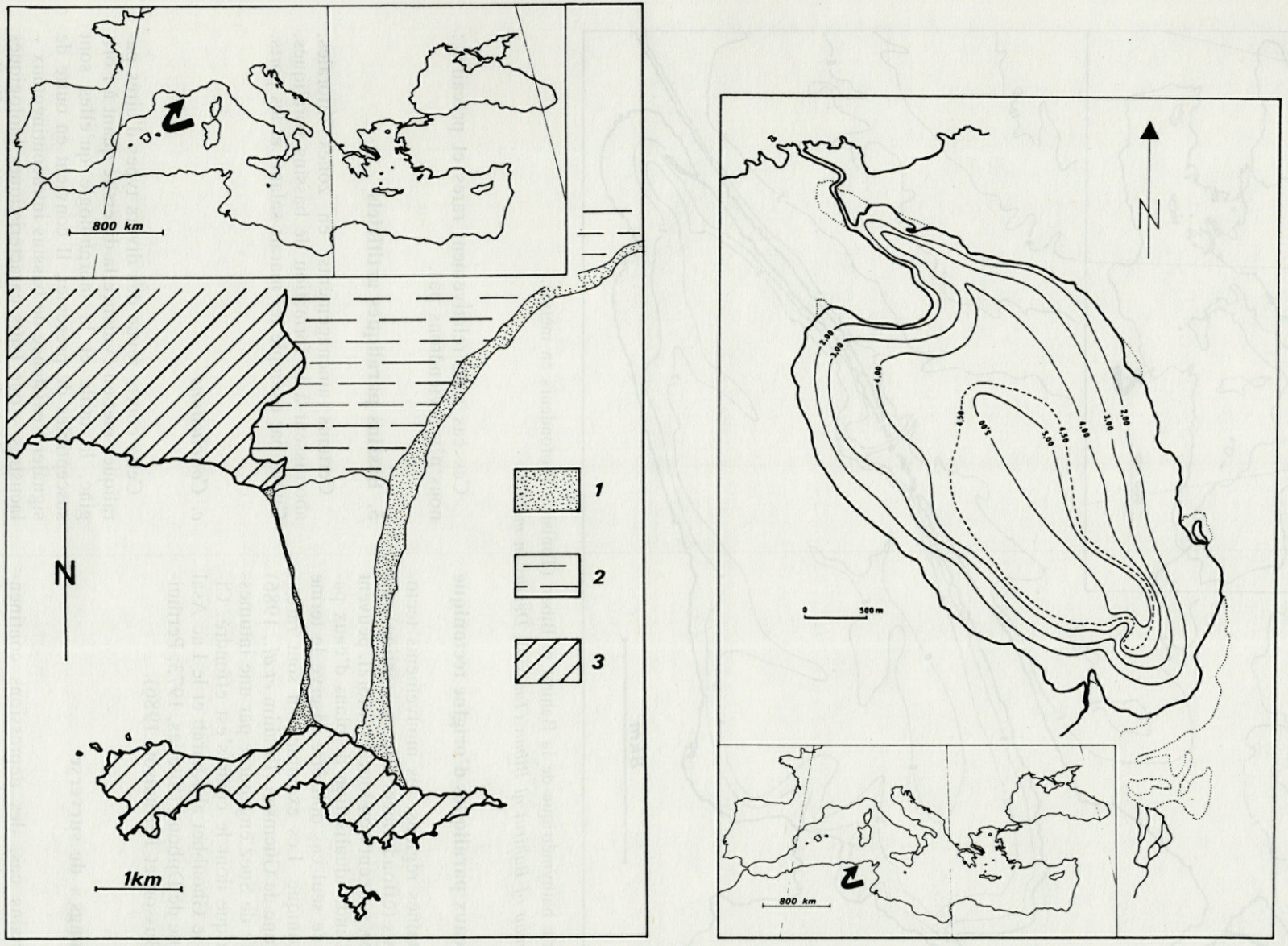



Fig. 4. – A, Carte de la lagune de la Capte et du double tombolo de Giens (France). 1. cordons littoraux et plages; 2. plaine alluviale d'Hyères; 3. terrains anté-quaternaires. B, Carte bathymétrique du Lac Melah (Algérie). Profondeurs en mètres.

*A, Map of the La Capte laguna and the Giens double tombolo. 1 : Sand bars and beaches; 2 : alluvial plain of Hyères; 3 : Ante-Quaternary formations. B, Bathymetric map of Lake Melah (Algeria). Depths in meters.*

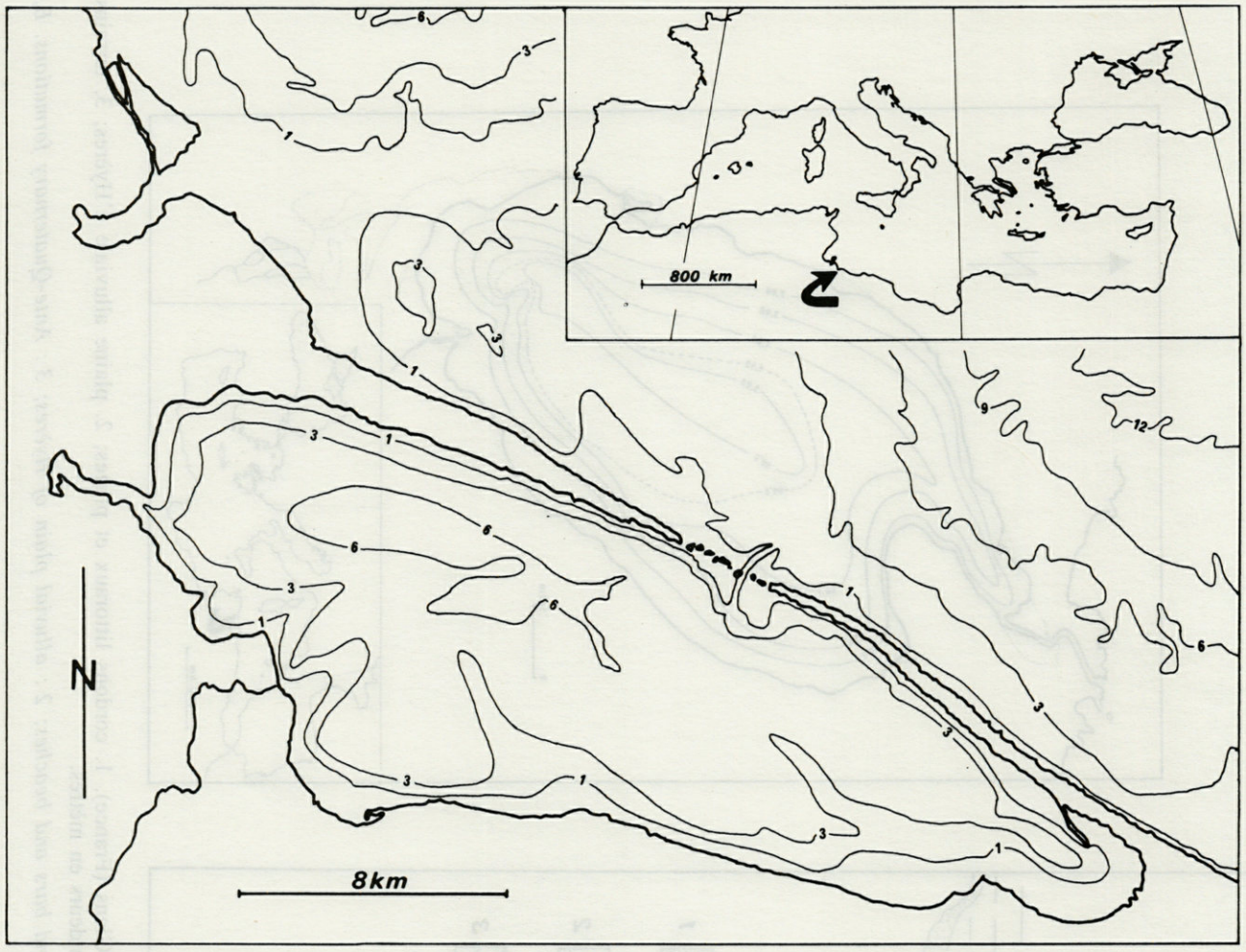



Fig. 5. – Carte bathymétrique de la Bahiret el Biban (Tunisie). Profondeurs en mètres.
*Bathymetric map of Bahirat al Biban (Tunisia). Depths in meters.*

### 3. Plans d'eaux paraliques d'origine tectonique

Dans certaines régions, les mouvements tectoniques récents (effondrement et/ou surrection) survenus en mer, souvent non loin du littoral, peuvent conduire à l'individualisation de plans d'eaux paraliques : à ce seul cas doit être réservé le terme d'étang tectonique. Les exemples en sont rares : citons la lagune de Guemsah (Ibrahim *et al.*, 1986) dans le Golfe de Suez engendrée par une intumescence diapirique dont le cœur s'est effondré. Citons encore le Ghoubhet al Kharab et le Lac Asal en République de Djibouti (Stieljes, 1973; Perthuisot, 1980; Busson et Perthuisot, 1986).

### 4. Les « étangs » de surverse

Dans certains cas, des dépressions continentales, d'origine variée, se situant au voisinage de la mer, peuvent être sporadiquement envahies par celle-ci. Elles constituent alors ce que l'on peut appeler des étangs littoraux de surverse.

Ces cas sont relativement rares et précaires : nous n'y reviendrons pas.

### 5. Bassins paraliques artificiels

Certains aménagements, en zones littorales, aboutissent à la formation de bassins paraliques. Citons par exemple les marais salants et les ports.

### *c. Conclusions*

Cette courte revue des divers types d'aires paraliques met en évidence la diversité quant à l'origine, la taille et la morphologie qu'elles sont susceptibles de présenter. Il convient en outre de signaler l'existence de bassins intracontinentaux – lacustres – que leurs caractéristiques biologiques rapprochent des plans d'eaux paraliques (Guélorget et Perthuisot, 1983; Ibrahim, 1986; Perthuisot et Guélorget, 1987). Notons enfin qu'il existe des zones de mer ouverte que les peuplements biolo-

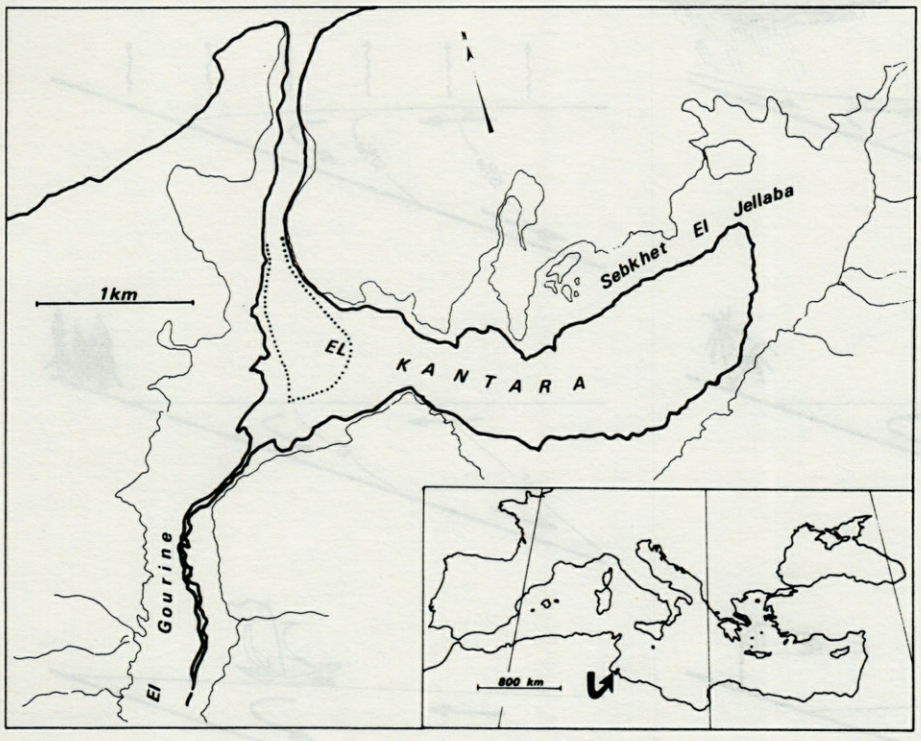



Fig. 6. – Carte schématique de la « bahira – estran » d'El Kantara (Tunisie). En pointillé : limite des plus basses mers.

*Shematic map of Al Kantara (Bahira-tidal flat), Tunisia. Dotted line : Basin extension at lowest tides.*

giques qu'elles supportent amènent à classer dans le domaine paralique.

## II. LES GRANDS TRAITS DE L'HYDROLOGIE DES MILIEUX PARALIQUES

### *a. Les forces intervenant sur les mouvements d'eau*

Les forces qui agissent sur les corps d'eaux paraliques se ramènent fondamentalement à quatre types :

1. Les *forces gravitaires terrestres* qui engendrent des *écoulements* à composante horizontale dominante dans les lits de fleuves et chenaux ainsi que la tendance à la *stratification* de corps d'eau de *densité* différente.

2. Les *forces gravitaires* astrales qui engendrent *les marées* et les courants qui en résultent en fonction des différences d'énergie potentielle ainsi créées notamment *dans les passes* et dans les chenaux de marée. On notera que dans les bassins de type lagune ou bahira, il existe un retard à la marée qui s'accroît avec la distance à la passe ainsi qu'une diminution de l'amplitude. C'est au niveau de la passe (ou des passes) elle-même que les courants de marée sont les plus forts.

3. Les *forces rotationnelles* de la planète (force de Coriolis) qui ont tendance à dévier les courants vers la droite dans l'hémisphère N, vers la gauche dans l'hémisphère S. Cette force est croissante avec la latitude.

4. Les *forces de frottement*. Combinées à d'autres forces inhérentes aux qualités de l'eau (viscosité, tension superficielle), elles interviennent pour ralentir les courants au contact des solides ou dans les effets superficiels du vent.

— Les courants sont en effet ralentis par tous les objets fixes sur le fond, qu'ils soient minéraux ou vivants, naturels ou artificiels. On devra garder à l'esprit, par ex., que les structures conchylicoles

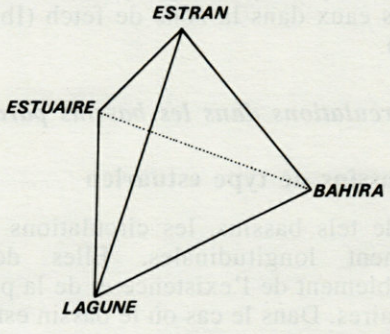



Fig. 7. – Les quatre pôles (types) d'une classification des aires paraliques non tectoniques.

*The four poles (types) of a classification of non tectonic paralic basins.*

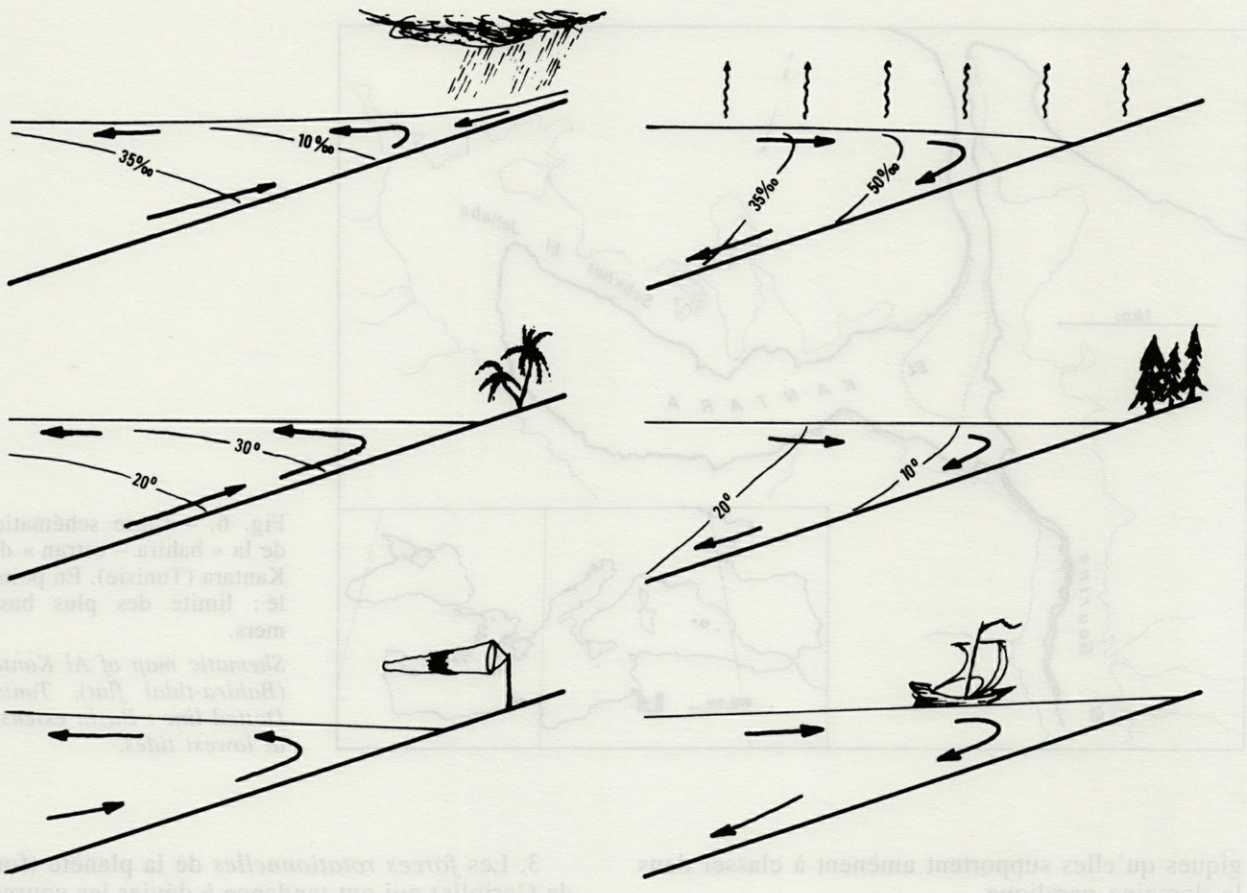



Fig. 8. – Quelques cas de circulation estuarienne (à gauche) et anti-estuarienne (à droite) dans les corps d'eau paraliques.

*Some cases of estuarian (left) and anti-estuarian (right) circulation in paralic water bodies.*

et aquacoles ralentissent considérablement les mouvements d'eau.

— Le vent engendre des vagues et des courants : courants de surface et marées éoliennes très sensibles sur les rives souvent très plates des plans d'eau paraliques, courants de dérive périlittorale. Par ailleurs, dans certains cas, le vent est capable d'engendrer des upwellings à la limite des zones de fetch. De tels phénomènes peuvent constituer une barrière hydrodynamique permettant la stagnation des eaux dans la zone de fetch (Ibrahim *et al.*, 1985).

### *b. Les circulations dans les bassins paraliques*

#### 1. Les bassins de type estuarien

Dans de tels bassins, les circulations sont essentiellement longitudinales. Elles dépendent considérablement de l'existence et de la puissance des tributaires. Dans le cas où le bassin est dominé par les apports d'eau continentale, les eaux peu salées s'écoulent vers la mer en surface. La circulation est dite estuarienne (Brongersma-Sanders, 1957). Si les apports continentaux sont faibles et si le climat est aride, les eaux qui transitent en surface se concentrent progressivement vers l'extrémité distale (continentale) du plan d'eau et ont tendance à s'y écouler sur le fond pour retourner à la mer. Il en résulte une circulation de sens inverse de la précédente, dite « anti-estuarienne » (fig. 8).

Dans le cas d'estuaires à fortes marées, ces phénomènes sont très perturbés. On notera par ailleurs que les différences de densité engendrées par les différences de température, agissent de la même manière que les différences de salinité, les uns et les autres pouvant se combiner. Enfin, le régime des vents est capable d'accélérer, d'annuler ou de renverser les circulations densitaires habituellement établies.

En général, dans les bassins de type estuariens, la circulation des eaux est active et les échanges avec la mer ouverte importants.

#### 2. Les bassins de type lagunaire (lagunes et bahiras)

Dans tous les cas, deux types de mouvements se combinent :

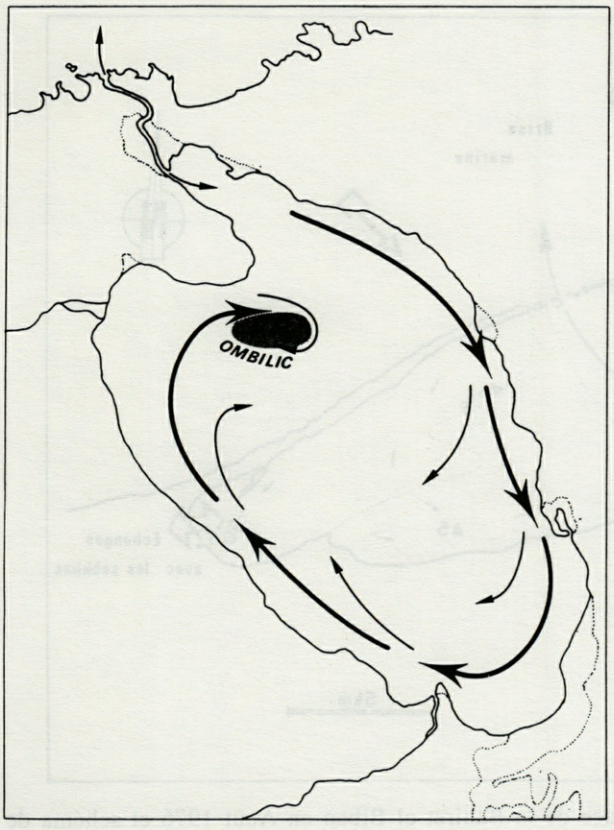



Fig. 9. – Schéma de la circulation des eaux de surface dans le Lac Melah et situation de l'ombilic hydraulique.
*Schematic surficial water motions in Lake Melah and location of the hydraulic umbilicus.*

— Des courants de marée qui se font sentir au moins dans la ou les passes et à leur voisinage. Ceux-ci assurent les échanges avec le large.

— Une circulation générale dans le bassin engendrée par les dérives littorales sous la dépendance essentielle du régime des vents. L'importance relative de ces deux types de circulation varie suivant les conditions climatiques et météorologiques mais principalement selon l'amplitude du marnage : schématiquement, les courants de marée dominent dans les lagunes – estrans et bahira – estrans, les circulations périlittorales n'étant sensibles qu'à marée haute. C'est le cas inverse pour les lagunes des mers à faible marée comme la Méditerranée.

A ces deux types de mouvements, surtout horizontaux, s'ajoutent éventuellement les circulations dans le plan vertical (upwelling, stratification, etc...).

Lorsque la bathymétrie est différenciée avec des seuils et des dépressions, ces dernières sont souvent occupées par des corps d'eau stagnante souvent anoxique séparés de la circulation générale du bassin par des clines thermiques et/ou halines.

Enfin, dans un grand nombre de cas, notamment en ce qui concerne les lagunes méditerranéennes, les eaux, à l'issue de leur parcours dans le bassin, aboutissent dans une zone où elles stationnent avant d'être progressivement évacuées par les courants de marée (fig. 11). Ces zones constituent les « ombilics hydrauliques » (Guélorget *et al.* 1984) qui ont des caractéristiques biogéologiques particulières (absence de macrophytes, diminution des suspensivores au profit des détritivores, abondance de la phase organique dans le sédiment).

## III. L'ORGANISATION HYDROCHIMIQUE DES AIRES PARALIQUES

### *a. Généralités*

D'une façon générale, les milieux paraliques se caractérisent par des salinités globales différentes de la mer et, sauf exception, par les variations à

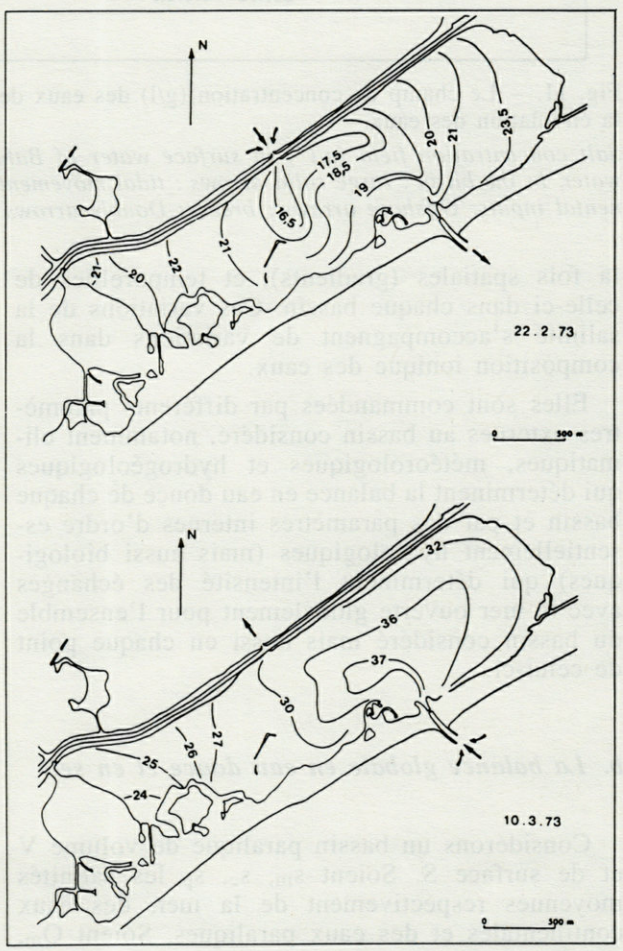



Fig. 10. – Les champs de salinité (‰) de l'Etang du Prévost (Hérault, France) les 22.2.73 et 10.3.73.
*Salinity fields (‰) in the Prévost laguna (Hérault, France) on the 22/2/ 1973 and 10/3/73.*

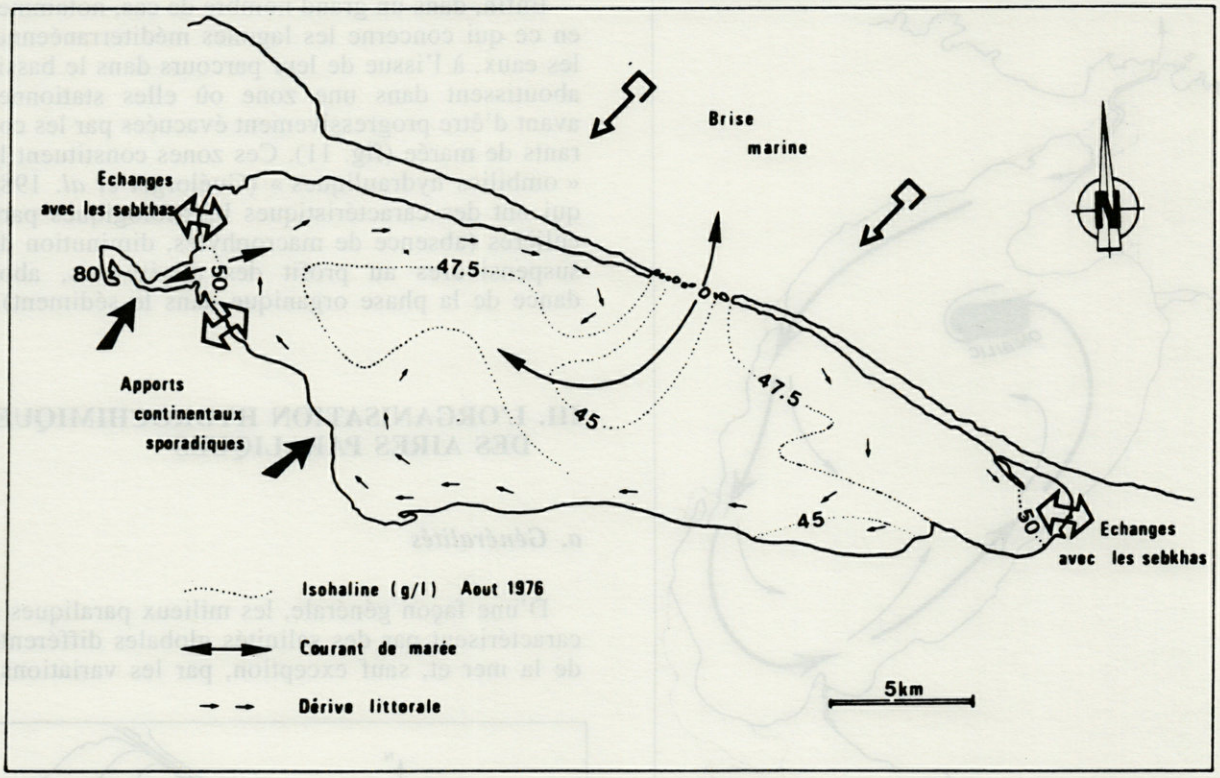



Fig. 11. – Le champ de concentration (g/l) des eaux de surface de la Bahiret el Biban en Août 1976 et schéma de la circulation des eaux.

*Salt concentration field ($g.l^{-1}$) in surface water of Bahirat al Biban in August 1976 and schematic circulation of water. In the basin : large solid arrows : tidal movements; small arrows : littoral drift. Onland black arrows : continental inputs; Offshore arrows : breeze; Double arrows : exchanges with sabkhas.*

la fois spatiales (gradients), et temporellles de celle-ci dans chaque bassin. Ces variations de la salinité s'accompagnent de variations dans la composition ionique des eaux.

Elles sont commandées par différents paramètres externes au bassin considéré, notamment climatiques, météorologiques et hydrogéologiques qui déterminent la balance en eau douce de chaque bassin et par des paramètres internes d'ordre essentiellement hydrologiques (mais aussi biologiques) qui déterminent l'intensité des échanges avec la mer ouverte globalement pour l'ensemble du bassin considéré mais aussi en chaque point de celui-ci.

### *b. La balance globale en eau douce et en sels*

Considérons un bassin paralique de volume V et de surface S. Soient $s_m$, $s_c$, $s_p$ les salinités moyennes respectivement de la mer, des eaux continentales et des eaux paraliques. Soient $Q_m$, $Q_c$, $Q_p$ les débits moyens du courant d'entrée des eaux marines, des eaux continentales et des eaux sortant du bassin. Soient encore $Q_e$ et $Q_r$ les débits moyens respectifs de l'évaporation et de la pluie sur le bassin.

Le bilan en eau s'écrit :

$$Q_m + Q_c + Q_r = Q_e + Q_p \qquad (1)$$

On peut définir $Q_e - (Q_c + Q_r)$ comme le déficit hydrique global du bassin soit $\Delta h$.

$$\text{et } \Delta h = Q_m - Q_p \qquad (2)$$

en admettant tous les composants en solution conservatifs, si le bassin est dans un état stable, la balance des sels s'écrit :

$$s_p\, Q_p = s_m\, Q_m + s_c\, Q_c \qquad (3)$$

dans la majorité des cas $s_c \sim O$ et

$$s_p\, s_p = s_m\, Q_m \qquad (4)$$

Si $\Delta h$ est > 0, c'est-à-dire si l'évaporation l'emporte sur les apports d'eau douce au bassin,

$$Q_m > Q_p$$
$$s_m < s_p,$$

le bassin est plus salé que la mer.

Si $\Delta h$ est < 0, $s_m > s_p$, le bassin est moins salé que la mer.

Le taux d'échange du bassin avec la mer peut être exprimé sous la forme $Cg = \frac{V}{Q_m}$ et peut être appelé le « confinement global » du bassin : cette

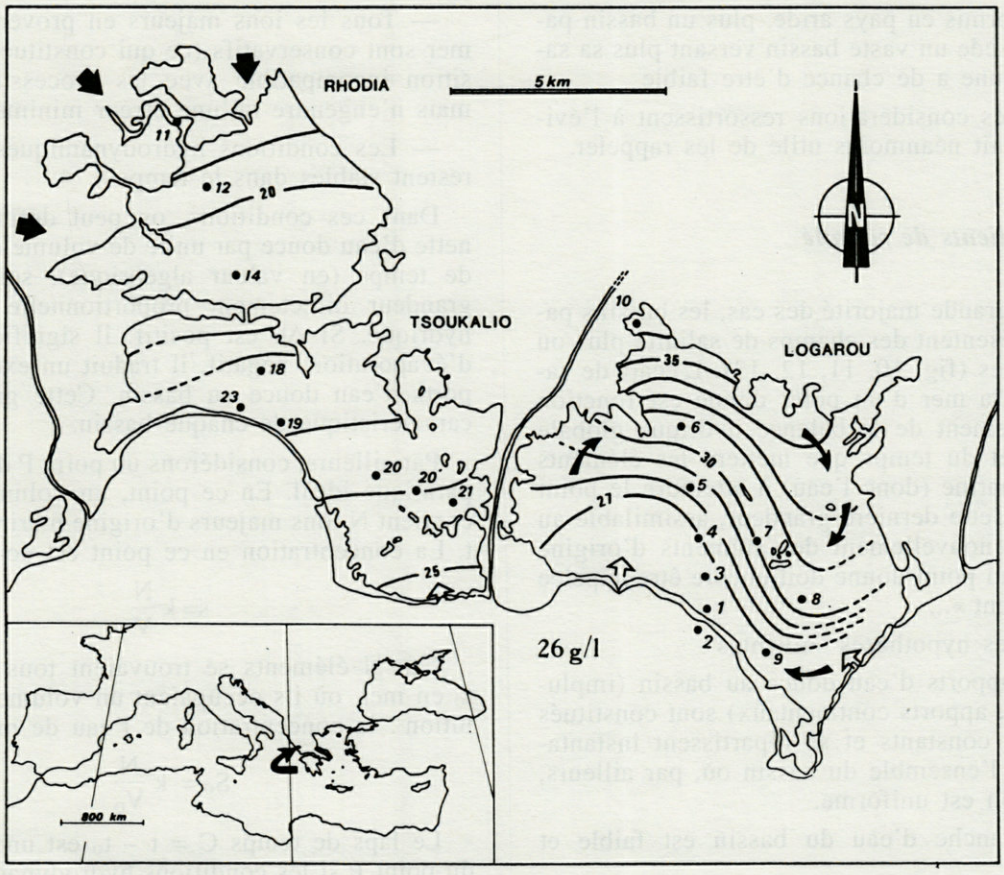



Fig. 12. – Les champs de concentration (g/l) dans les lagunes du delta du Louros et de l'Arachtos (Amvrakikos, Grèce) en juin 1982. Les flèches noires signalent les apports d'eaux douces.

*Salt concentration fields ($g.l^{-1}$) in lagunas of the Louros and Arachtos delta (Amvrakikos Bay, Greece), June 1982. Large black arrows indicate freshwater inputs.*

grandeur correspond au temps de renouvellement global des eaux du bassin considéré.

De l'équation (2) il vient :

$$\frac{Q_p}{V} = \frac{1}{C_g} - \frac{\Delta h}{V} \qquad (5)$$

ou

$$Q_p = \frac{V}{C_g} - \Delta h$$

de (4) il vient :

$$s_p\left(\frac{V}{Cg} - \Delta h\right) = s_m \frac{V}{Cg}$$

soit

$$s_p = s_m \frac{V}{V - Cg\Delta h} \qquad (6)$$

Cette équation exprime que plus le confinement Cg est petit plus la salinité globale du bassin est voisine de celle de la mer; il en va de même plus $\Delta$ h est petit c'est-à-dire plus la balance hydrique est équilibrée, et vice versa.

Pour un bassin défini, si $Q_p$ tend vers 0, Cg $\Delta$h tend vers V et $s_p$ augmente théoriquement indéfiniment, ce qui signifie que lorsqu'il n'y a pas de courant de retour des eaux paraliques vers la mer, le bassin évolue nécessairement vers le stade évaporitique.

Par ailleurs, plus le volume d'un bassin est grand vis-à-vis de son déficit hydrique et/ou de son taux global de confinement, plus les eaux qu'il contient sont voisines des eaux marines : c'est le cas par exemple de la Méditerranée si on la considère comme une annexe paralique de l'Océan Atlantique.

Soit P la profondeur moyenne du bassin considéré et $S_v$ la surface du bassin versant, on a :

$\Delta h = k_1 S - k_2 S_v$ en admettant que les apports d'eau continentale sont proportionnels à la surface du bassin versant.

il vient : $$sp = sm \frac{P}{P - k_1 Cg + k_2 \frac{Sv}{S}}$$

Si l'on compare deux bassins de même surface, de même surface de bassin versant et de même confinement global, le plus profond comportera les eaux les plus voisines en salinité de l'eau de mer.

Enfin, hormis en pays aride, plus un bassin paralique possède un vaste bassin versant plus sa salinité moyenne a de chance d'être faible.

Toutes ces considérations ressortissent à l'évidence, il était néanmoins utile de les rappeler.

### *c. Les gradients de salinité*

Dans la grande majorité des cas, les bassins paraliques présentent des champs de salinité plus ou moins stables (fig. 10, 11, 12, 13). L'écart de salinité avec la mer d'un point donné est fonction schématiquement de la balance hydrique globale du bassin et du temps que mettent les éléments d'origine marine (donc l'eau) à atteindre le point considéré. Cette dernière grandeur, assimilable au temps de renouvellement des éléments d'origine marine en un point donné doit encore être appelée « confinement »...

Posons les hypothèses suivantes :

— Les apports d'eau douce au bassin (impluvium direct, apports continentaux) sont constitués d'eau pure, constants et se répartissent instantanément sur l'ensemble du bassin où, par ailleurs, l'évaporation est uniforme.

— La tranche d'eau du bassin est faible et constante.

— Tous les ions majeurs en provenance de la mer sont conservatifs (ce qui constitue une réquisition incompatible avec les processus naturels, mais n'engendre qu'une erreur minime).

— Les conditions hydrodynamiques du bassin restent stables dans le temps.

Dans ces conditions, on peut définir la perte nette d'eau douce par unité de volume et par unité de temps (en valeur algébrique), soit $\Delta h$ cette grandeur directement proportionnelle au déficit hydrique. Si $\Delta h$ est positif, il signifie un excès d'évaporation, négatif, il traduit un excès des apports d'eau douce au bassin. Cette grandeur est caractéristique de chaque bassin.

Par ailleurs, considérons un point P de ce bassin paralique idéal. En ce point, un volume d'eau V contient N ions majeurs d'origine marine au temps t. La concentration en ce point est de la forme :

$$s = k\frac{N}{V}$$

Ces N éléments se trouvaient tous à l'instant $t_o$ en mer, où ils occupaient un volume $V_o$ de solution : la concentration de l'eau de mer s'écrit :

$$S_o = k\frac{N}{V_o}$$

Le laps de temps $C = t - t_o$ est une constante du point P si les conditions hydrodynamiques res-

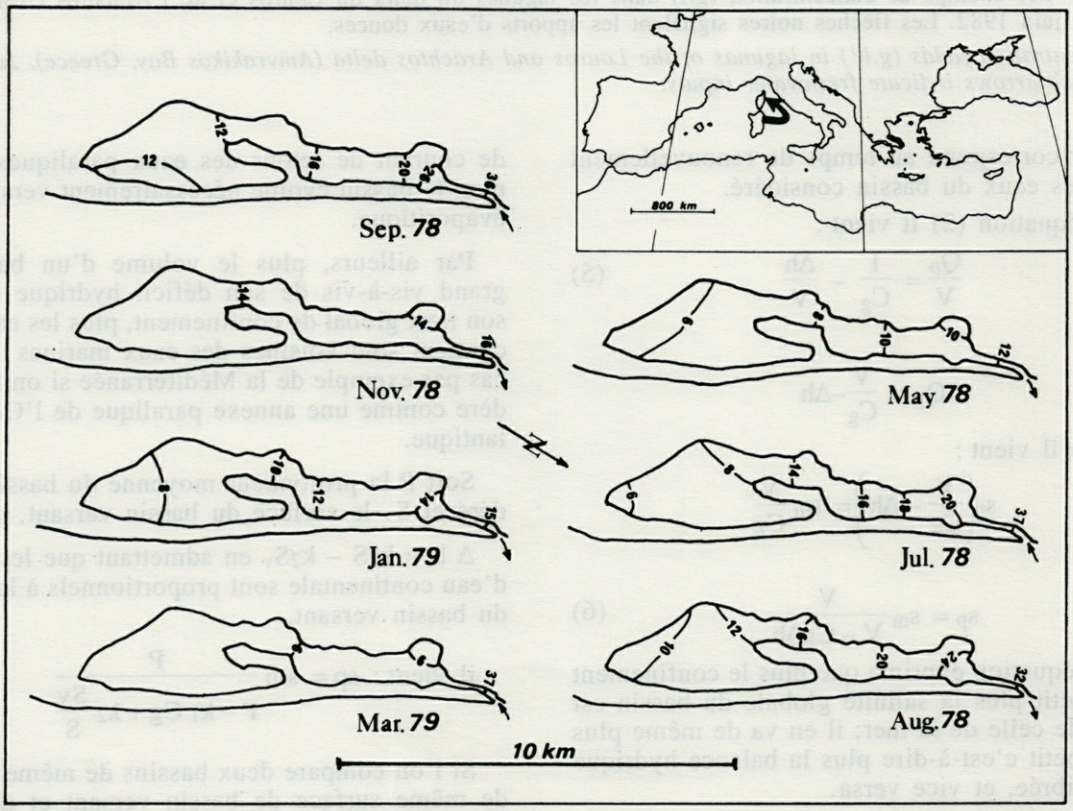



Fig. 13. – Les variations du champ de salinité (‰) dans la lagune de Biguglia (France) de Mai 1978 à Mars 1979.
*Variations of salinity fields (‰) in Biguglia laguna (Corsica, France) from May 1978 to March 1979.*

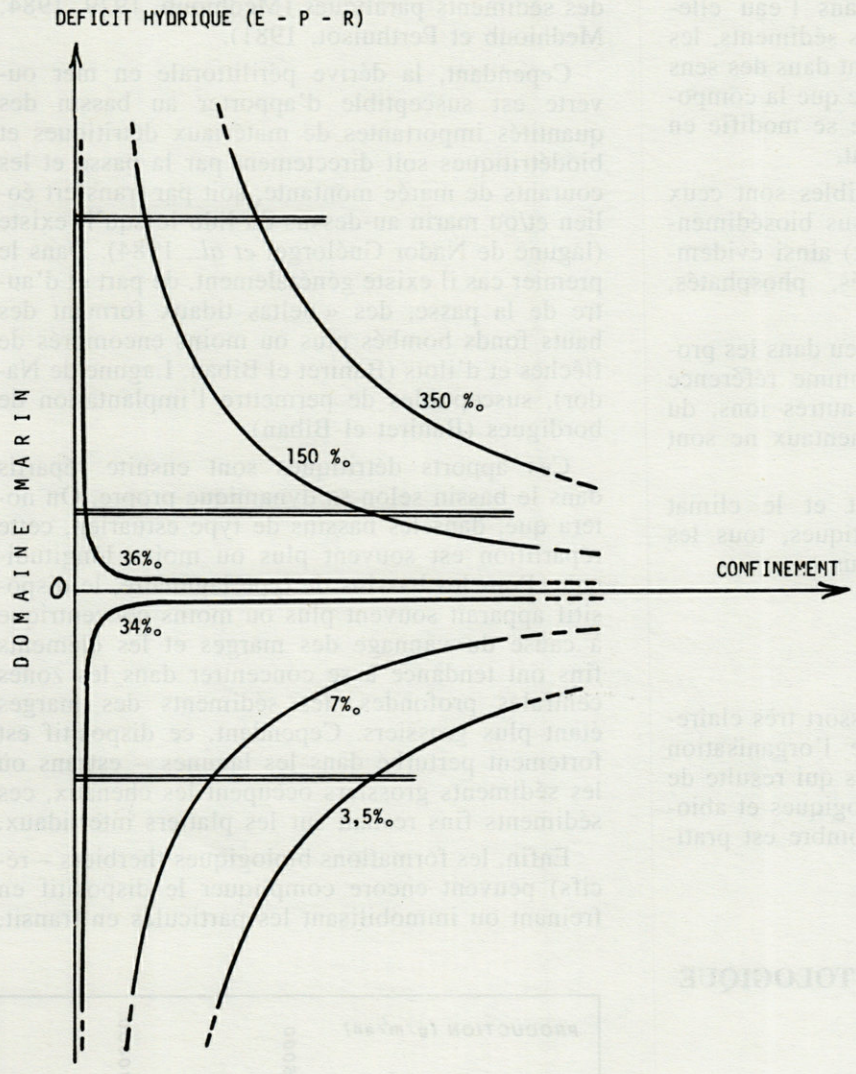



Fig. 14. – Schématisation des champs de salinité dans le domaine paralique en fonction du déficit hydrique et du confinement. Les doubles traits horizontaux schématisent des bassins particuliers (théoriques) pour diverses valeurs, supposées constantes pour chaque bassin, du déficit hydrique.

*Schematic representation of the salinity fields in the paralic realm as a function of the freshwater deficit and of the confinement. The horizontal double lines represent theoretical particular basins or systems for several values of the water deficit, this one being considered as a constant for each basin.*

tent stables et on peut le définir comme le temps de renouvellement du milieu au point P c'est-à-dire le confinement en ce point.

La variation de volume de $V_o$ à V s'écrit :

$$\int_{V_o}^{V} \frac{dV}{V} = -K\Delta H \int_{o}^{C} dt$$

il vient : $\text{Log}\ (V - V_o) = -K\ \Delta HC$

$$V = V_o\ e^{-K\Delta HC} \text{ et } s = s_o\ e^{K\Delta HC}$$

Si l'on se fixe *a priori* une concentration s donnée, on obtient $C\Delta H$ = constante. Par exemple $s = s_o$ peut être obtenue pour $\Delta h = 0$ ou pour $C = 0$, c'est-à-dire pour des bassins dont le déficit hydrique est nul, ou pour un confinement nul, c'est-à-dire le domaine marin lui-même.

Cette formule est, bien évidemment, simpliste et ne saurait traduire toute la complexité de la réalité naturelle : elle illustre cependant le fait qu'à confinement égal deux points, d'un même bassin ou de bassins différents dans une même ambiance climatique, ont des salinités voisines. Par contre, sous des climats très différents, deux points d'égal confinement ont des salinités très différentes. Dans tous les cas, lorsque le confinement augmente, la différence de salinité (ou de concentration) avec la mer augmente, sauf si le bilan hydrique est voisin de zéro : dans ce cas, la salinité reste voisine de celle de la mer, quel que soit le confinement. Il est bien évident que, dans la nature, plus un milieu est confiné, donc enclavé dans le domaine continental, moins il a de chance de se situer dans un environnement dont le bilan hydrique soit équilibré, sauf s'il s'agit d'un confinement bathymétrique : dans le cas des bassins stratifiés, le corps d'eau inférieur se caractérise par un déficit hydrique nul. Enfin, rappelons-le, si le confinement est nul, le point considéré appartient au domaine marin (fig. 14).

### *d. Les variations de la composition ionique*

On ne peut entrer dans le détail des variations ioniques des eaux d'origine marine au cours de leur transit sur les aires paraliques. Les phéno-

mènes biotiques et abiotiques dans l'eau elle-même, les échanges avec l'eau des sédiments, les apports continentaux, etc..., agissent dans des sens trop divers. On peut cependant dire que la composition ionique d'une eau paralique se modifie en fonction croissante du confinement.

Les ions majeurs les plus sensibles sont ceux qui interviennent dans les processus biosédimentaires : ($HCO_3^-$, $Ca^{++}$, $Mg^{++}$, $SO_4^{--}$) ainsi évidemment que les nutriments azotés, phosphatés, siliciques.

Seuls $Cl^-$ et $Na^+$ interviennent peu dans les processus et peuvent être utilisés comme référence pour les variations relatives des autres ions, du moins tant que les apports continentaux ne sont pas trop chargés en sels.

Enfin, lorsque le confinement et le climat conduisent à des dépôts évaporitiques, tous les ions sont affectés par ces processus.

### *e. Conclusion*

Du bref panorama précédent ressort très clairement la complexité de détail de l'organisation hydrochimique des aires paraliques qui résulte de la mise en œuvre de facteurs biologiques et abiotiques, parfois discrets, dont le nombre est pratiquement indéfini.

## IV. ORGANISATION SÉDIMENTOLOGIQUE

### *a. Généralités*

La sédimentation dans les systèmes paraliques dépend évidemment d'un très grand nombre de facteurs internes et externes, qui par ailleurs agissent dans des conditions changeantes. Chaque cas est donc original mais dans tous les bassins paraliques, on retrouve trois composantes principales :

— l'influence de la mer
— l'influence du continent
— l'activité du bassin lui-même

### *b. Les apports détritiques*

Ils viennent pour l'essentiel du continent soit par les cours d'eau, soit par les vents. Les apports fluviatiles sont évidemment plus importants lorsque le bassin reçoit des tributaires et d'une façon générale, les sédiments de bassins paraliques dessalés comportent une importante phase terrigénique, notamment dans leurs zones les plus continentales. Les apports éoliens constituent, sous les climats arides, un constituant important des sédiments paraliques (Medhioub, 1979, 1984; Medhioub et Perthuisot, 1981).

Cependant, la dérive périlittorale en mer ouverte est susceptible d'apporter au bassin des quantités importantes de matériaux détritiques et biodétritiques soit directement par la passe et les courants de marée montante, soit par transfert éolien et/ou marin au-dessus du lido lorsqu'il existe (lagune de Nador Guélorget *et al.*, 1984). Dans le premier cas il existe généralement, de part et d'autre de la passe, des « deltas tidaux formant des hauts fonds bombés plus ou moins encombrés de flèches et d'ilots (Bahiret el Biban, Lagune de Nador), susceptibles de permettre l'implantation de bordigues (Bahiret el Biban).

Ces apports détritiques sont ensuite répartis dans le bassin selon sa dynamique propre. On notera que, dans les bassins de type estuarien, cette répartition est souvent plus ou moins longitudinale. Pour les bassins de type lagunaire, le dispositif apparaît souvent plus ou moins concentrique à cause du vannage des marges et les éléments fins ont tendance à se concentrer dans les zones centrales profondes, les sédiments des marges étant plus grossiers. Cependant, ce dispositif est fortement perturbé dans les lagunes – estrans où les sédiments grossiers occupent les chenaux, ces sédiments fins restant sur les platiers intertidaux.

Enfin, les formations biologiques (herbiers – récifs) peuvent encore compliquer le dispositif en freinant ou immobilisant les particules en transit.

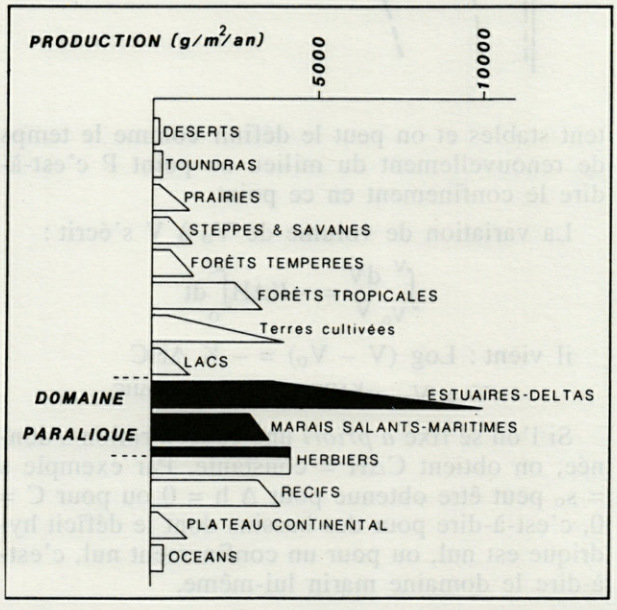



Fig. 15. – Production comparées des principaux écosystèmes terrestres et aquatiques (d'après Basson *et al.*, 1977 et Allen *et al.*, 1979).

*Compared biomass productions of several continental and aquatic ecosystems. After Basson* et al., *1977 and Allen* et al., *1979).*

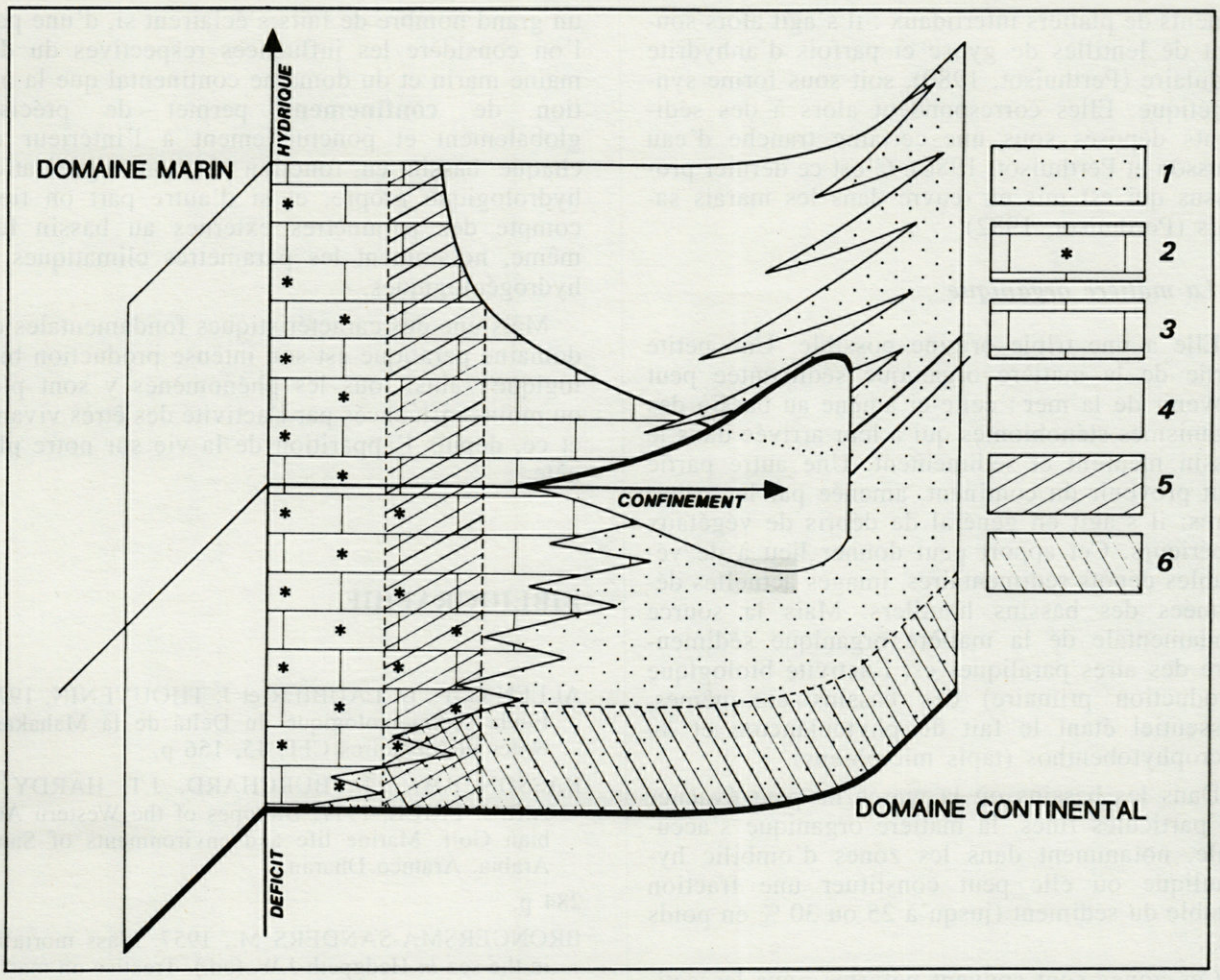



Fig. 16. – Schéma de l'organisation sédimentologique du domaine paralique en fonction du déficit hydrique et du confinement. 1. détritiques terrigéniques; 2. carbonates biogéniques, surtout biodétritiques; 3. carbonates biogéniques (microbiens) et évaporitiques; 4. évaporites (gypse – sel); 5. matière organique autochtone (pétroles ?); 6. matière organique allochtone (charbons ?).

*Schematic sedimetological organization of the Paralic Realm as a function of the freshwater deficit and of the confinement. 1 : terrigenous detritics; 2 : biogenic, mainly biodetritical carbonates; 3 : Biogenic, mainly microbial, and evaporitic carbonates; 4 : evaporites (halite and gypsum); 5 : autochtonous (paralic) organic matter (petroleum ?); 6 : allochtonous (continental) organic matter (coal ?).*

### *c. Les carbonates*

La sédimentation de la phase carbonatée primaire (généralement calcique) résulte pour l'essentiel de l'activité biologique du bassin lui-même qui produit des particules biodétritiques, issues de la fragmentation plus ou moins intense des tests et coquilles d'organismes paraliques, des particules biogéniques directement produites par les êtres vivants (Bactéries, Cyanobactéries), ainsi que des particules carbonatées précipitant sous l'effet de la photosynthèse.

Par ailleurs, une partie de la phase carbonatée peut provenir de la sursaturation évaporitique du milieu ou encore du mélange d'eau à des degrés différents en concentration saline.

Les récifs sont rares en milieu paralique. Ils existent cependant : récifs à *Neogoniolithon notarisii* de la Bahiret el Biban (Denizot *et al.*, 1981), récifs à *Mercierella enigmatica* du Lac de Tunis, etc.

Les carbonates diagénétiques proviennent de l'activité soit de bactéries calcifiantes soit de bactéries sulforéductrices. On peut alors obtenir des phases magnésiennes : calcite très magnésienne, dolomite, magnésite, huntite (Perthuisot, 1971, 1975).

L'essentiel de la phase carbonatée des sédiments paraliques est donc biogénique.

### *d. Les évaporites*

Les évaporites paraliques n'existent évidemment que dans les aires paraliques à fort déficit hydrique soit sous forme épigénétique dans les sé-

diments de platiers intertidaux : il s'agit alors souvent de lentilles de gypse et parfois d'anhydrite nodulaire (Perthuisot, 1980), soit sous forme syngénétique. Elles correspondent alors à des sédiments déposés sous une certaine tranche d'eau (Busson et Perthuisot, 1986). C'est ce dernier processus qui est mis en œuvre dans les marais salants (Perthuisot, 1982).

### *e. La matière organique*

Elle a une triple origine possible. Une petite partie de la matière organique sédimentée peut provenir de la mer : celle-ci amène au bassin des organismes sténobiontes qui à leur arrivée dans le bassin meurent et sédimentent. Une autre partie peut provenir du continent, amenée par les tributaires; il s'agit en général de débris de végétaux supérieurs. Cet apport peut donner lieu à de véritables dépôts sédimentaires, images actuelles déformées des bassins houillers. Mais la source fondamentale de la matière organique sédimentaire des aires paraliques est l'activité biologique (production primaire) des bassins eux-mêmes, l'essentiel étant le fait du phytoplancton et du microphytobenthos (tapis microbiens).

Dans les bassins où la marée ne peut évacuer les particules fines, la matière organique s'accumule, notamment dans les zones d'ombilic hydraulique où elle peut constituer une fraction notable du sédiment (jusqu'à 25 ou 30 % en poids sec).

Ces zones sont souvent néfastes pour les activités aquacoles car elles constituent des foyers possibles de dystrophie (développement à partir de 23°C de l'activité des bactéries sulforéductrices). Elles font cependant partie de l'évolution biologique normale des écosystèmes paraliques très confinés, qu'elles regénèrent en quelque sorte.

### *f. Conclusion*

A cause de leur intense productivité organique (fig. 15) les écosystèmes paraliques comportent des sédiments surtout biogéniques (parfois à 100 %) avec pour phases essentielles les carbonates et la matière organique. Ce n'est que dans les zones à confinement très élevé, c'est-à-dire fortement enclavées dans le domaine continental, que les phases minérales détritiques terrigèniques ou évaporitiques dominent (fig. 16).

## V. CONCLUSION

C'est évidemment la complexité qui caractérise au premier abord les bassins paraliques quant à leur organisation morphologique, hydrologique, hydrochimique et sédimentologique. Cependant, un grand nombre de faits s'éclairent si, d'une part l'on considère les influences respectives du domaine marin et du domaine continental que la notion de **confinement** permet de préciser globalement et ponctuellement à l'intérieur de chaque bassin en fonction de son organisation hydrologique propre, et si d'autre part on tient compte des paramètres externes au bassin lui-même, notamment les paramètres climatiques et hydrogéologiques.

Mais une des caractéristiques fondamentales du domaine paralique est son intense production biologique : ainsi tous les phénomènes y sont plus ou moins influencés par l'activité des êtres vivants et ce, depuis l'apparition de la vie sur notre planète.

## BIBLIOGRAPHIE

ALLEN G.-P., D. LAUBIER et J. THOUVENIN, 1979. Etude sédimentologique du Delta de la Mahakam. Notes et Mémoires CFP, 15, 156 p.

BASSON P.W., J.E. BURCHARD, J.T. HARDY et A.R.G. PRICE, 1977. Biotopes of the Western Arabian Golf. Marine life and environments of Saudi Arabia. Aramco Dharan,

284 p.

BRONGERSMA-SANDERS M., 1957. Mass mortality in the sea *in* Hedgpeth J.W. (ed.). Treatise on marine ecology and paleoecology. *Geol. Soc. America Mem.* **67** (1) : 941-1010.

BUSSON G. et J.-P. PERTHUISOT, 1986. La synthèse des données *in* Les séries à évaporites en exploration pétrolière. 1 : Méthodes géologiques. Ed. Technip. Paris, 165-217.

DENIZOT M., O. GUELORGET, M. MASSIEUX et J.-P. PERTHUISOT, 1981. Une remarquable construction récifale à Mélobésiées dans une lagune sursalée du SE tunisien (La Bahiret el Biban). Cryptogamie : Algologie **II** (4) : 253-266.

GALLOWAY W.E., 1975. Process Framework for describing the morphologic and stratigraphic evolution of deltaïc depositional systems. *In* Deltas Houston Geol. Soc, 87-98.

GUELORGET O. et J.-P. PERTHUISOT, 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. E.N.S. Paris*, **16** : 136 p.

GUELORGET O., G.-F. FRISONI, A. IBRAHIM, A. JAUZEIN, K. MEDHIOUB, J. CLASTERE, A. MAURIN, J.-M. ROUCHY et J.-P. PERTHUISOT, 1984. Ombilics hydrauliques et chenaux, zones singulières des bassins paraliques, leurs caractéristiques biologiques et sédimentaires. 5ème Congr. Eur. Sédim. Marseille, 202-203.

GUELORGET O., G.-F. FRISONI, D. MONTI et J.-P. PERTHUISOT, 1984. Contribution à l'étude hydrochimique, sédimentologique et biologique de la la-

gune de Nador (Maroc). Rapp. FAO/MEDRAP, Tunis, 82 p.

IBRAHIM A., 1986. Contribution à l'étude biogéologique de bassins paraliques égyptiens. Thèse d'Etat, Univ. Nantes, 252 p.

IBRAHIM A., O. GUELORGET, G.-F. FRISONI, J.-M. ROUCHY, A. MAURIN et J.-P. PERTHUISOT, 1985. Expressions hydrochimiques, biologiques et sédimentologiques des gradients de confinement dans la lagune de Guemsah (Golfe de Suez, Egypte). *Oceanol. Acta* **8** (3) : 303-320.

IBRAHIM A., J.-M. ROUCHY, A. MAURIN, O. GUELORGET et J.-P. PERTHUISOT, 1986. Mouvements holocinétiques récents dans le Golfe de Suez. L'exemple de la péninsule de Guemsah. *Bull. Soc. Géol. Fr.* **8** (16) II : 1193-1198.

MEDHIOUB K., 1979. La Bahiret el Biban. Etude géochimique et sédimentologique d'une lagune du Sud-Est tunisien. *Trav. Lab. Géol. E.N.S.*, Paris, **13** : 150 p.

MEDHIOUB K., 1984. Etude géochimique et sédimentologique du Complexe paralique de la dépression de Ben Guirden (SE tunisien). Thèse Doct. Etat Univ. Paris VI et E.N.S., 380 p.

MEDHIOUB K., J.-P. PERTHUISOT, 1981. The influence of peripheral sabkhas on the geochemistry and sedimentology of a tunisian lagoon : Bahiret el Biban. *Sedimentology* **28** : 679-688.

PERTHUISOT J.-P., 1971. Présence de magnésite et de huntite dans la Sebkha el Melah de Zarzis. *C.R. Acad. Sci.* **272** : 185-188.

PERTHUISOT J.-P., 1975. La Sebkha el Melah de Zarzis. Genèse et évolution d'un bassin salin paralique. *Trav. Lab. Géol. E.N.S.* Paris, **9** : 252 p.

PERTHUISOT J.-P., 1980. Sites et processus de la formation d'évaporites dans la nature actuelle. *Bull. Centre rech. Explor. – Prod. Elf-Aquitaine* **4** (1) : 207-233.

PERTHUISOT J.-P., 1983. Introduction générale à l'étude des marais salants de Salin-de-Giraud (Sud de la France) : le cadre géographique et le milieu. *Géol. Médit.* **IX** (4) : 309-327.

PERTHUISOT J.-P., O. GUELORGET et J. CALVERIO, 1986. Les lagunes – estrans (type Ria Formosa). Organisation, fonctionnement, ressources. Nécessité de leur préservation. *In* Os sistemos lagunares do Algarve, Faro : 37-54.

PERTHUISOT J.-P. et O. GUELORGET, 1987. Les milieux paraliques : diversité et unité. *Bull. Ecol.* **18** (2) : 159-167.

STIELJES L., 1973. L'axe tectono-volcanique d'Asal (territoire français des Afars et des Issas). Thèse de 3$^{e}$ cycle, Univ. Paris XI, 196 p.

*Reçu le 20 septembre 1991; received September 20, 1991*
*Accepté le 6 janvier 1992; accepted January 6, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 111-123

# BACTERIAL COMMUNITIES IN COASTAL LAGOONS. AN OVERVIEW

*P. CAUMETTE*

*Laboratoire d'Océanographie Biologique, Microbiologie, Université de Bordeaux I, 2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon*

COASTAL LAGOONS
MICROGRADIENTS
SULFIDE
HETEROTROPHIC BACTERIA
ANAEROBIC BACTERIA
PHOTOSYNTHETIC BACTERIA
SULFATE-REUCING BACTERIA

ABSTRACT – Coastal lagoons are typical environments found at the interface between continents and seas and are characterised by physical and chemical gradients that are very unstable and sensitive to fluctuating conditions. Along such gradients, diverse bacterial communities should find optimal conditions of growth. Bacteria are distributed according to their metabolic activity and their tolerance to the fluctuating conditions. In the present paper four typical gradients are discussed : gradient of salinity from fresh to marine water, gradient of oxygen and sulfide from oxic to anoxic environment, gradient of light and gradient of organic matter from continental to the marine environment. These parameters have a great impact on the selection of bacteria with diverse metabolisms which are often distributed in stratified layers. It remains to find out if the multiphenotypic potentialities observed along the different gradients in coastal lagoons are characteristic at the level of the bacterial community, the bacterial population or the individual.

LAGUNES
MICROGRADIENTS
SULFURE
BACTÉRIES HÉTÉROTROPHES
BACTÉRIES ANAÉROBIES
BACTÉRIES PHOTOSYNTHÉTIQUES
BACTÉRIES SULFATO-RÉDUCTRICES

RÉSUMÉ – Les lagunes côtières constituent des milieux particuliers à l'interface mer-continent, instables et sensibles aux fluctuations des conditions environnementales de part la présence de gradients physiques et chimiques. Les diverses communautés bactériennes trouvent des conditions de croissance optimales le long de ces gradients. Les bactéries se répartissent en fonction de leurs activités métaboliques et de leur tolérance vis-à-vis des fluctuations des conditions environnementales. Quatre gradients caractéristiques seront abordés ici : le gradient de salinité qui va des eaux douces aux eaux marines, les gradients d'oxygène et sulfure entre les milieux oxiques et anoxiques, le gradient d'éclairement et, enfin, le gradient de matière organique des milieux continentaux aux milieux marins. Ces gradients influent sur la sélection des bactéries et sur les divers métabolismes bactériens qui le plus souvent se distribuent en couches stratifiées. L'important est de savoir si les potentialités multiphénotypiques observées au travers des différents gradients des lagunes côtières sont caractéristiques des communautés bactériennes, des populations ou bien des individus.

## INTRODUCTION

As a consequence of their position between land and sea, coastal lagoons are mainly characterized by large fluctuations of physical and chemical parameters depending on both marine and continental influences. Therefore, bacteriological studies should take into account this variability which greatly affects bacterial community structure and bacterial activity. In coastal lagoons, bacteria are often distributed along physical and chemical gradients horizontally from the continental part to the connection with the sea, and vertically from the air-water interface to the sediment. The major gradients observed in coastal lagoons are the gradients of salinity, of oxygen and sulfide, of light and of organic material including pollutants. The present paper examines the bacterial communities and their maintenance in coastal lagoons in relation to these gradients.

## BACTERIAL COMMUNITIES IN SALINITY GRADIENTS

According to the salinity responses, two major kinds of bacteria occur in coastal lagoons : i) those originating from the marine environment, well adapted to sea water salinity. They generally need salt for growth and are considered as slightly halo-

| Lagoons | Authors | A | | B | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | NA | MA | NA | MA |
| Etang de Thau (France) | Troussellier, 1987 | $5x10^2 \pm 10^2$ | $5x10^4 \pm 10^4$ | $5x10^5 \pm 10^5$ | $2x10^5 \pm 10^5$ |
| Ebrié lagoon | Carmouze & Caumette, 1985 | $6.10^4 \pm 1.10^4$ | $2.10^5 \pm 1.10^4$ | $9.10^4 \pm 1.10^4$ | $3.10^4 \pm 1.10^4$ |
| Venezuela | Lizzaraga-Partida, 1984 | $1.2x10^3 \pm 10^3$ | $3.5x10^3 \pm 2.10^3$ | $4.7x10^3 \pm 3x10^2$ | $5.2x10^3 \pm 1.5x10^3$ |

Table I. – Average numbers of heterotrophic bacteria in some coastal lagoons estimated by bacterial counts of colony forming units in marine or fresh water nutrient media (Numbers of bacteria per ml of sampling water). NA = nutrient agar with fresh water; MA = marine nutrient agar with salt water A = lagoonal part submitted to marine influence; B = lagoonal part submitted to continental influence with fresh water inputs.

philic bacteria; ii) those originating from the continental environment and discharged with fresh water inputs in coastal lagoons. They are halotolerant organisms and are able to grow in a rather large salt range depending on their physiology. They generally tolerate about 5 to 7 % total salinity.

The halophilic or halotolerant bacteria that are exposed to optimal conditions along the salinity gradients grow faster and represent the dominant communities in coastal lagoons. Both kinds of bacteria are adapted to osmotic changes for their maintenance in salinity gradients. We know that for active metabolism, the intracellular environment must remain relatively constant in ionic composition, pH and metabolite levels (Csonka & Hanson, 1991); thus comparative data showed the limits to be similar among most species (Somero, 1986). When intracellular osmotic adaptation is required, most metabolites and inorganic ions can be used to fill the role of osmoregulatory solute (Yancey *et al.*, 1982). Thus, accumulation of specialized osmolytes that are non toxic (compatible solutes) at high concentrations is required. Marine bacteria and halotolerant bacteria are able to accumulate both inorganic and organic compounds as compatible solutes in their cytoplasm.

Hypothetically, the primary osmoregulatory mechanisms were considered as homeostatic control that maintains turgor within a range that can support cell growth (Booth & Higgins, 1990; Epstein, 1986). Self-regulation was postulated to result from the regulation of the intracellular $K^+$ concentration. It was in addition proposed that the concentration of $K^+$ is the signal for the other osmoregulatory responses including assimilation of organic solutes (Csonka & Hanson, 1991). $K^+$ can also be involved in the chemical changes of the cell wall in halophilic bacteria (Bertrand & Larsen, 1989). However, $K^+$ accumulation must also be regulated by growth rate (Tempest & Meers, 1968) for salinity adaptation that is depending on other physical and chemical factors.

In addition to $K^+$ accumulation or excretion depending on external osmolarity, bacteria stressed by salinity changes can accumulate a large variety of organic compounds such as aminoacids (glutamate, proline), disaccharides (trehalose, mannosucrose), N-methylated aminoacids (glycine-betaine, proline-betaine...), peptides or other compounds such as ectoine or sulfonium compounds (dimethylsulfoniopropionate). The regulation systems of accumulation of the compounds is very complex and not well elucidated. It depends particularly on their synthesis and/or their transport across the membranes. Only few phototrophic bacteria or chemotrophic bacteria are able to carry out the complete synthesis of such compounds, particularly glycine-betaine, by using carbonate as sole carbon source. In contrast, many heterotrophic halotolerant bacteria originating from fresh water and exposed to brackish or marine conditions can accumulate such compatible solutes if they or their precursors are present in the environment. Thus, these bacteria need permease systems involved in the transport of osmoregulator compounds or their precursors across the membranes. An example is the transport of choline or proline that accumulate in heterotrophic bacteria such as *Eschericha coli* or in photoorganotrophic bacteria. Choline is not an osmolyte itself and is immediately oxidized to glycine-betaine; thus it serves as osmolyte precursor (Abee *et al.*, 1990). Some bacteria can uptake directly osmoregulator compounds such as glycine-betaine, proline-betaine or 3-dimethylsulfoniopropionate by means of specific permease systems.

That many bacteria depend on transport for the accumulation of osmoprotectant implies that these substances should be present in the natural environment of the lagoons. Glycine-betaine, proline-betaine and 3-dimethylsulfoniopropionate are synthesized by cyanobacteria or algae and are found in fresh or salt waters as a result of excretion or leakage from the producing organisms (Oren, 1990). Glycine-betaine has been detected in marine and brackish sediments (Breitmayer & Gauthier, 1990). This compound is also found in

several marine animals living in brackish lagoons, where it plays the role of osmoprotectant and is continuously excreted with urine. Therefore when discharged into the brackish lagoons, bacteria of continental origin able to accumulate such osmoprotectants will be able to tolerate the brackish environments of the lagoons. This is also the case for enteric contaminants such as enterobacteria (*Escherichia coli*, *Salmonella*...) that are transported into the lagoons with polluted sewage. The survival of these bacteria is enhanced in marine or brackish sediments where they can use glycine-betaine or its precursor (choline) as osmoprotectant (Munro *et al.*, 1989). In the anoxic environment of lagoon sediments, they are also stimulated by high organic matter contents and well protected against predatory processes. Therefore, these bacteria occur in relatively high numbers, particularly in sediment, in many coastal lagoons that receive polluted discharges from urban sewages (Baleux *et al.*, 1988; Montfort and Baleux, 1991; Lanusse, 1987). They increase the size of the halotolerant bacterial community that lives along salinity gradients in the brackish environment of coastal lagoons.

The ratio between both marine and continental bacterial communities varies according to the salinity gradient. Often the numbers of heterotrophic aerobic bacteria that grow in culture medium with low NaCl were compared to those enumerated in marine culture media. The results showed a very strong difference between sites submitted to marine influence and those submitted to continental influence (Table I).

Many bacteria of continental or enteric origin able to survive in the brackish environment of coastal lagoons through the utilisation of osmoprotectants cannot grow again in selective media. It has been demonstrated that organisms submitted to brackish or marine conditions obtain a strong resistance and remain capable of metabolic activity after months of starvation in marine water but this can only be detected by means of fluorescence and immuno-fluorescence microscopy (Brayton *et al.*, 1986; Grimes & Colwell, 1986; Elliot & Colwell, 1985; Xu *et al.*, 1982). Survival or in some cases growth of halotolerant contaminants or pathogens in coastal lagoons is a very important problem for protection and pollution monitoring of such coastal lagoon environments often devoted to human activities (bathing, aquaculture...). Today, much scientific effort is devoted to this field of research, especially to gain insights into the molecular basis of osmoregulation processes and the resistance of halotolerant organisms (including pathogens) in the marine environment after long starvation phases (Matin, 1991; Kolter, 1992).

Some coastal lagoons without fresh water inputs have evaporitic zones with increasing salinity (25-35 %) and salt deposition. These environments are habitats for moderate to extreme halophilic micro-organisms. Many of them are archaebacteria belonging to the Family *Halobacteriaceae* (Tindall & Trüper, 1986); others are halophilic eubacteria either aerobic (some *Vibrio* and *Pseudomonas*) or anaerobic (*Haloanaerobiaceae*, few anoxygenic phototrophic bacteria). The *Halobacteriaceae* possess specific membranes that make them particularly well adapted to osmotic stress. The extreme halophilic eubacteria are able to synthesize organic osmoprotectants as compatible solutes (trehalose, glycine-betaine, ectoïne..., Trüper & Galinski, 1986).

Another feature of some coastal lagoons is the vertical gradient of salinity that induces stratification through the water column (Caumette, 1989). A halocline is formed between an upper layer containing waters of lower salinity and a deeper layer more dense with waters of higher salinity. Exchanges between both layers are rather limited and subsequently the deeper waters are more confined and generally anoxic. In this case, the vertical distribution of bacteria depends not only on the salinity gradient but also and mainly to the chemical gradients induced by stratification (Caumette, 1987; Caumette *et al.*, 1983), particularly oxygen and sulfide gradients.

## BACTERIA COMMUNITIES IN OXYGEN AND SULFIDE GRADIENTS

In lagoons of sufficient water depth to be stratified, upper oxic waters and deeper anoxic waters occur frequently. Such coastal lagoons are called meromictic or monomictic according to their periods of stratification (Caumette, 1989). In the anoxic layers large amounts of hydrogen sulfide can be found. Sulfate reduction is a major mineralization pathway in anoxic marine environments (Jorgensen, 1990) and accounts for more than 95 % of the sulfide stored in the anoxic layers as a result of the anaerobic respiration of sulfate (Jorgensen, 1983). The hydrogen sulfide produced contributes to the maintenance of anoxic and reduced conditions but has a toxic effect on strictly aerobic bacteria, plants and animals living in the lagoons.

Recently, sulfate-reducing bacteria were found to be capable not only of sulfate reduction, but also of fermentation of inorganic sulfur compounds using the so-called disproportionation process (Bak & Cypionka, 1987), and even of chemolithotrophic growth by this process or the possession of an aerobic heterotrophic metabolism (Dilling & Cypionka, 1990). Although these bacteria grow better by using anoxic sulfate respiration, their metabolic flexibility makes them very

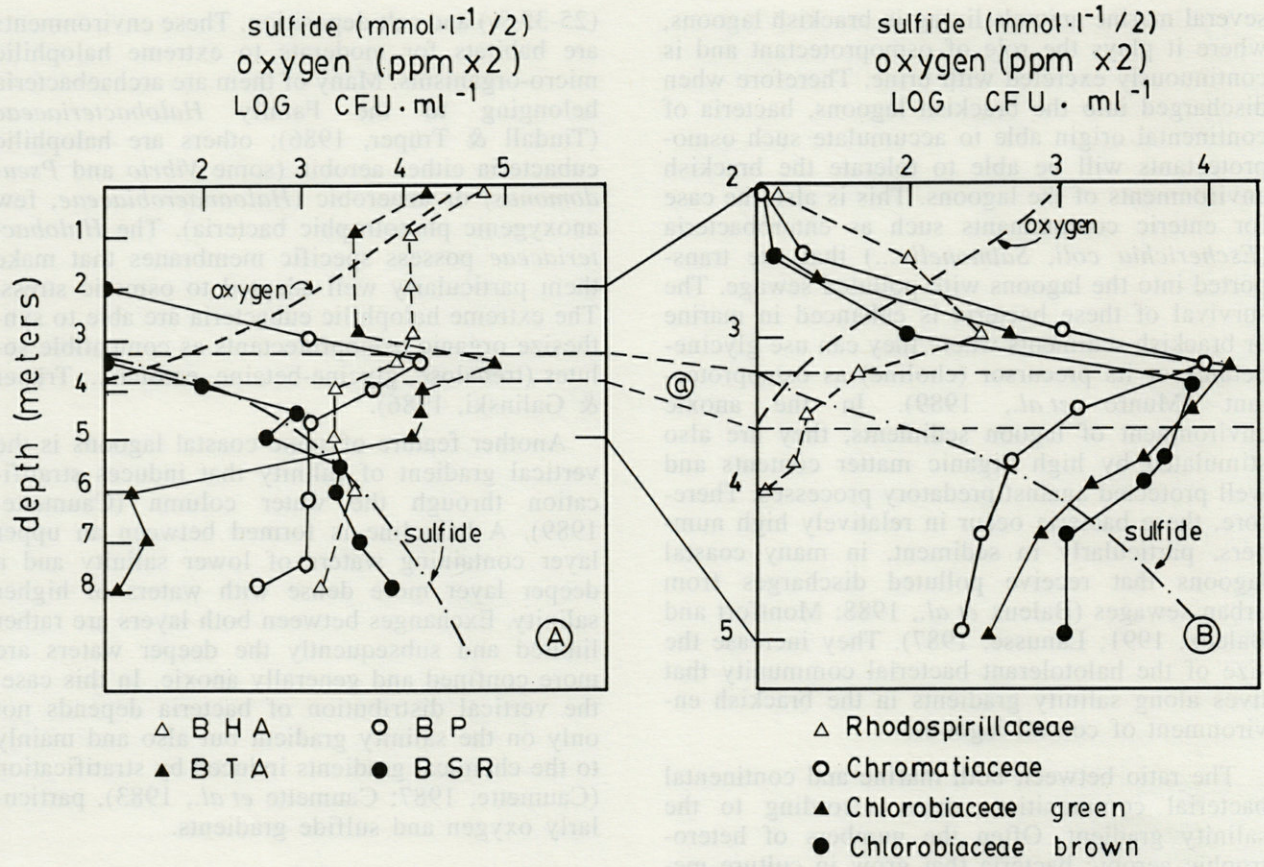



Fig. 1. – Vertical profiles of oxygen, sulfide and different bacterial populations in the water column of the stratified tropical coastal lagoon of Ebrié (Ivory Coast). Redrawn from Caumette (1987).

BHA = aerobic heterotrophic bacteria; BP = anoxygenic phototrophic bacteria; BTA = colorless sulfur oxidizing bacteria; BSR = sulfate-reducing bacteria. @ = layer between 3.2 m and 3.7 m depth where oxygen and sulfide coexist in panel B : larger magnification of stratification with distribution of the different families of purple (*Rhodospirillaceae, Chromatiaceae*) and green (*Chlorobiaceae*) anoxygenic phototrophic bacteria.

well adapted to the fluctuating oxygen-sulfide gradients and environmental conditions in coastal lagoons. They were found to be relatively more abundant at the interface between oxic and anoxic conditions, within microgradients of oxygen and sulfide. They play a very active role in the sulfur cycle in coexistence with sulfur-oxidizing bacteria.

In stratified waters, gradients of oxygen and sulfide co-exist in a narrow zone of generally less than 1 m. Within this layer, abundant communities of sulfur bacteria live and interact by metabolic processes based on the oxidation and the reduction of sulfur. The colorless sulfur oxidizing bacteria often form dense communities that grow by using sulfide mainly originating from sulfate reduction in the deeper anoxic layer and oxygen present in the upper layer (Fig. 1).

Most of them belong to the genus *Thiobacillus* (Caumette *et al.*, 1983). However many other morphologically remarkable sulfur oxidizing bacteria can densely populate this interface. They generally belong to the genera *Thiovolum* or *Thiomicrospira*.

The combination of high oxygen and low sulfide concentrations generally favor the growth of *Thiobacillus* spp, whereas the opposite situation, i.e. low oxygen and high sulfide, support growth of *Thiomicrospira* spp. (Kuenen *et al.*, 1985; Kuenen, 1989; Visscher, 1991). However, in the absence of oxygen some chemotrophic sulfur-oxidizing bacteria are able to use other electron acceptors such as manganese, iron oxides or nitrate (Jorgensen, 1987; Sorensen & Jorgensen, 1987) and consequently are active in the anoxic layer of stratified lagoons.

In addition to such dense communities of colorless sulphur bacteria, purple or green sulfur bacteria often show massive grow and form colored layers due to their bacteriochlorophylls and carotenoids (Caumette & Matheron, 1989). They generally occur at the upperpart of the anoxic layer and grow by using sulfide or reduced sulfur compounds as electron donors for their anoxygenic photosynthesis. Typical examples are Lake Faro at Messina, Sicily (Trüper & Genovese, 1968), Lake Mogil'noe, USSR (Gorlenko *et al.*, 1978), Ebrie Lagoon, Ivory Coast (Caumette,

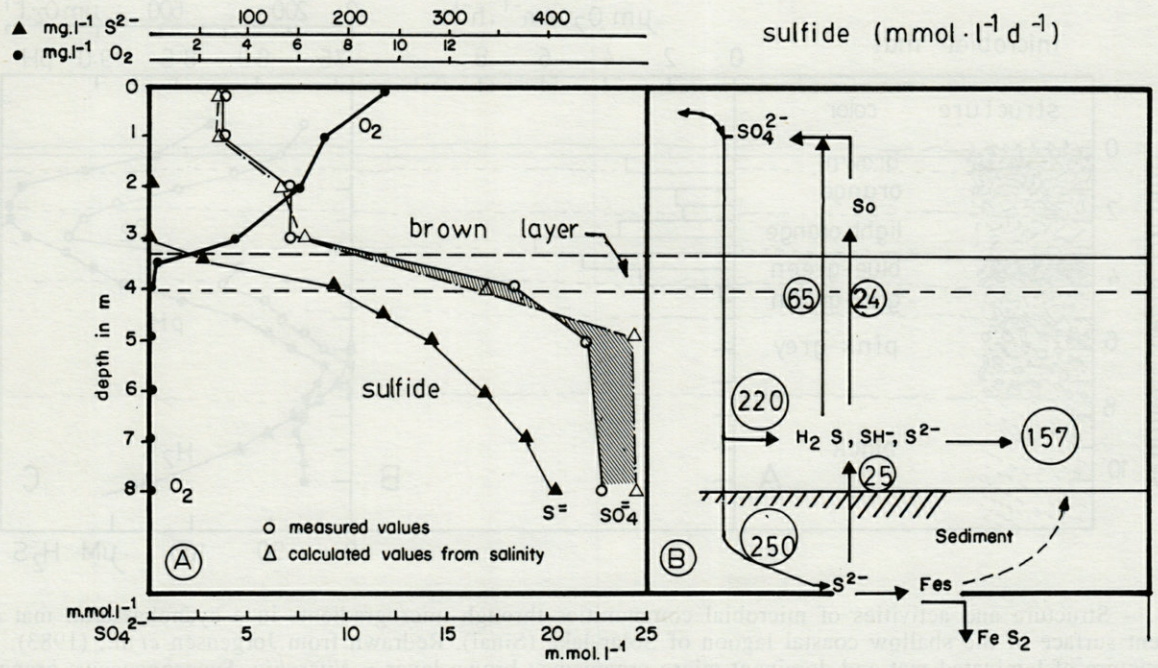



Fig. 2. – Activities of sulfur bacteria in the water column of the stratified tropical coastal lagoon of Ebrié (Ivory coast). Redrawn from Caumette (1987). Brown layer of anoxygenic phototrophic bacteria between 3.2 and 4 m depth. Numbers in open circles represent the production or the oxidation of sulfide calculated in $mmol.m^{-2}.d^{-1}$.

1984) and some other lagoons listed in Table 2. In these lagoons, the blooms of phototrophic bacteria occur almost permanently throughout the year at the interface between the stagnant anoxic and sulfide-containing sea water and the oxic less salty overlying water. The dominant species of these colored blooms mainly belong to genera *Chlorobium*, *Pelodictyon* and in smaller numbers *Chromatium* or *Thiocapsa*. They use reduced sulfur compounds originating from sulfate reduction in the deeper layer and compete at the oxic-anoxic interface with chemotrophic sulfur bacteria. They prevent the diffusion of such reduced compounds up to the overlying oxic layers by oxidizing them to sulfate (Fig. 2).

In shallow coastal lagoons with a water column no deeper than about 2 m, the water is almost completely mixed and mostly brackish. In these lagoons, the interface between oxic and anoxic layers occurs mainly at the water-sediment interface where micro-gradients of oxygen and sulfide can only be detected by use of micro-electrodes. Over the past ten years microsensor systems and micro-electrodes have been developed and used for benthic ecosystems in microbial ecology (Revsbech & Jorgensen, 1986; Stal *et al.*, 1985; Van Gemerden *et al.*, 1989). Many observations reported in the literature demonstrate that oxygen and sulfide microgradients occur together within the first few mm of the sediment (Jorgensen, 1982; 1983; Revsbech *et al.*, 1989; Revsbech, 1989; Revsbech & Jorgensen, 1986). Oxygen residing in the overlying water column usually does not penetrate sediments of coastal lagoons deeper than 2 mm, although in sediment covered by cyanobacterial or algal mats it can be detected as deep as 10 mm (Jorgensen, 1982; Jorgensen & Des Marais, 1986).

Below in the anoxic sediment, sulfate-reducing bacteria are the dominant organisms and contribute greatly to the mineralization of organic compounds and to the production of hydrogen sulfide. Maximum sulfate reduction generally occurs between 5 and 10 cm in the sediment (Jorgensen, 1978; Caumette, 1986; Marty *et al.*, 1990; Hines *et al.*, 1991). Among the sulfate-reducing bacteria isolated from the sediments of coastal lagoons, the genera *Desulfovibrio* and *Desulfobacter* are dominant. The bacteria belonging to the genus *Desulfovibrio* have the possibility to grow by using different substrates such as lactate, pyruvate, ethanol... and also hydrogen as electron donors but they cannot carry out a complete oxidation of substrates. *Desulfobacter* spp. are able to completely oxidize low molecular organic compounds, especially acetate, to $CO_2$ (Widdel, 1988). During the mineralization of organic matter, there bacteria produce large quantities of $H_2S$ thus contributing to increasing anoxic conditions and negative redox potential.

Sulfide is used at the oxic/anoxic interface by sulfur oxidizing bacteria, with are mainly colorless like *Thiobacillus* or gliding organisms. The latter which belong to the genera *Beggiatoa* or *Thiothrix*, are very common at the sediment surface of coastal lagoons. They move through the

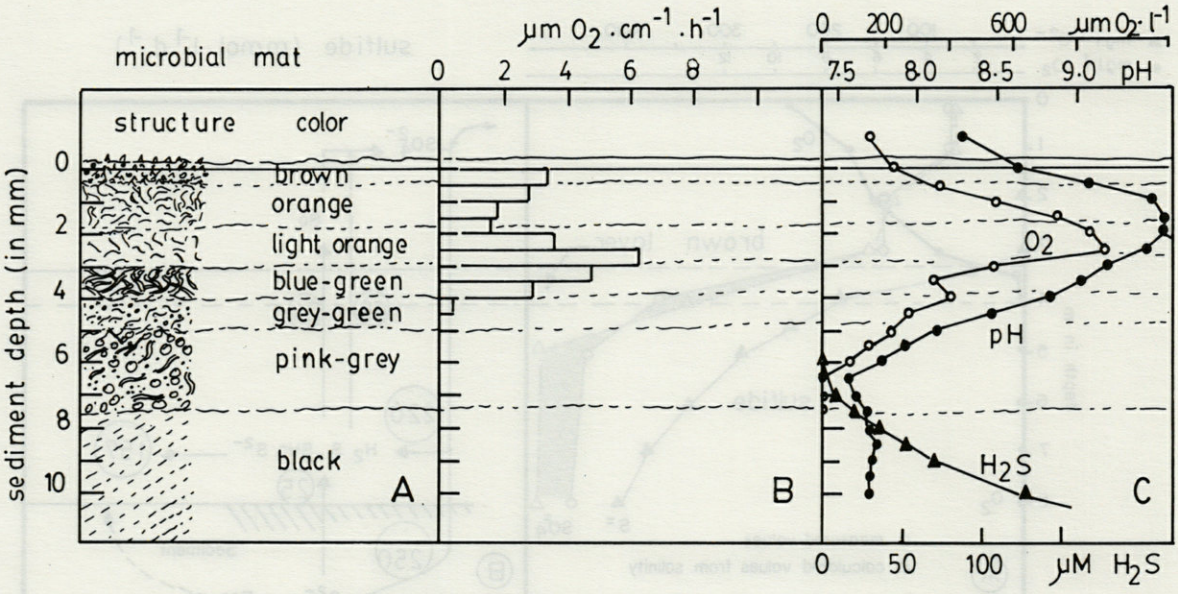



Fig. 3. – Structure and activities of microbial communities through microgradients in a cyanobacterial mat at the sediment surface of the shallow coastal lagoon of Solar lake (Sinai). Redrawn from Jorgensen *et al.*, (1983). *Panel A* : Structure of laminated mat and dominant micro-organisms : brown layer = *Nitzschia, Synechococcus*; orange and light orange layers : *Phormidium* and *chloroflexus*; blue-green layer = *Microcoleus*; grey-green layer = *Phormidum*; pink-grey layer = *Microcoleus* and anoxygenic purple phototrophic bacteria; black layer = sediment with iron sulfide; *Panel B* : Oxygenic photosynthesis measured by oxygen micro-probes; *Panel C* : Micro profiles of oxygen, pH and sulfide measured by micro-electrodes, directly in the mat.

sediment by gliding and consequently can find the best zone for their metabolic activity, i.e. the narrow interface where oxygen and sulfide coexist. They often proliferate and form chemotrophic microbial white mats. In many coastal lagoons these bacteria are not involved alone in the formation of mats but co-exist with dense populations of cyanobacteria, purple and green sulfur bacteria in colored laminated bacterial mats. All these organisms interact and compete to maximize their exploitation of oxygen, sulfide and light at the sediment surface. Within this so-called *sulfuretum* the micro-organisms are mostly motile. They constantly move around throughout the diurnal cycle in the few mm of the uppermost part of the sediment as evidenced in some studies of brackish sediments in the coastal zone of Denmark (Jorgensen, 1982). Generally along the micro-gradients, the oxygenic phototrophs (cyanobacteria, diatoms) are distributed in the uppermost part of the mat and produce $O_2$ which partly diffuses to in the underlying sediment. Below, this layer, a white layer of colorless sulfur bacteria is generally observed at the interface between oxygen and sulfide, whereas purple or green phototrophic bacteria occur in the lower part of the mat, i.e. in the upper sulfide zone (Fig. 3). Such laminated mats were observed in many shallow coastal brackish and hypersaline lagoons throughout the world (Pierson *et al.*, 1987; D'amelio *et al.*, 1989; Caumette *et al.*, 1991; Jorgensen & Des Marais, 1986). However, according to the diurnal cycle and the light regime, oxygen and sulfide microgradients vary and the oxic/anoxic interface is found more or less deepy in the sediment, as a consequence of photosynthetic activities. Consequently colorless sulfur bacteria and anoxygenic phototrophic bacteria change : during maximum daylight the organisms are stratified as described above, but during the night, the motile purple bacteria move up, above the colorless and the oxygenic phototrophs, on top of the mat and continue to grow by using their facultative chemotrophic metabolism. Thus, they, prevent the diffusion of toxic sulfide produced at deep to the overlying water column in the shallow lagoons.

However, in some eutrophic coastal lagoons, waters typically turn anoxic during warm summers after the decay of blooming algae. A very typical example is Prevost lagoon in the French mediterranean coast (Caumette, 1986). In this lagoon, during warm summer, dystrophic crises occur with anoxic waters rich in sulfide originating from sediment sulfide production. During this period, plants and animals die and a part of $H_2S$ together with organic sulfur compounds such as D.M.S., are released to the atmosphere. If this situation occurs for a long period, the water column turns pink to purple-red due to blooms of phototrophic sulfur bacteria. They oxidize reduced sulfur compounds to sulfate thus removing toxic products from lagoon waters. During the rest of the year, the various kinds of purple bacteria thrive and survive

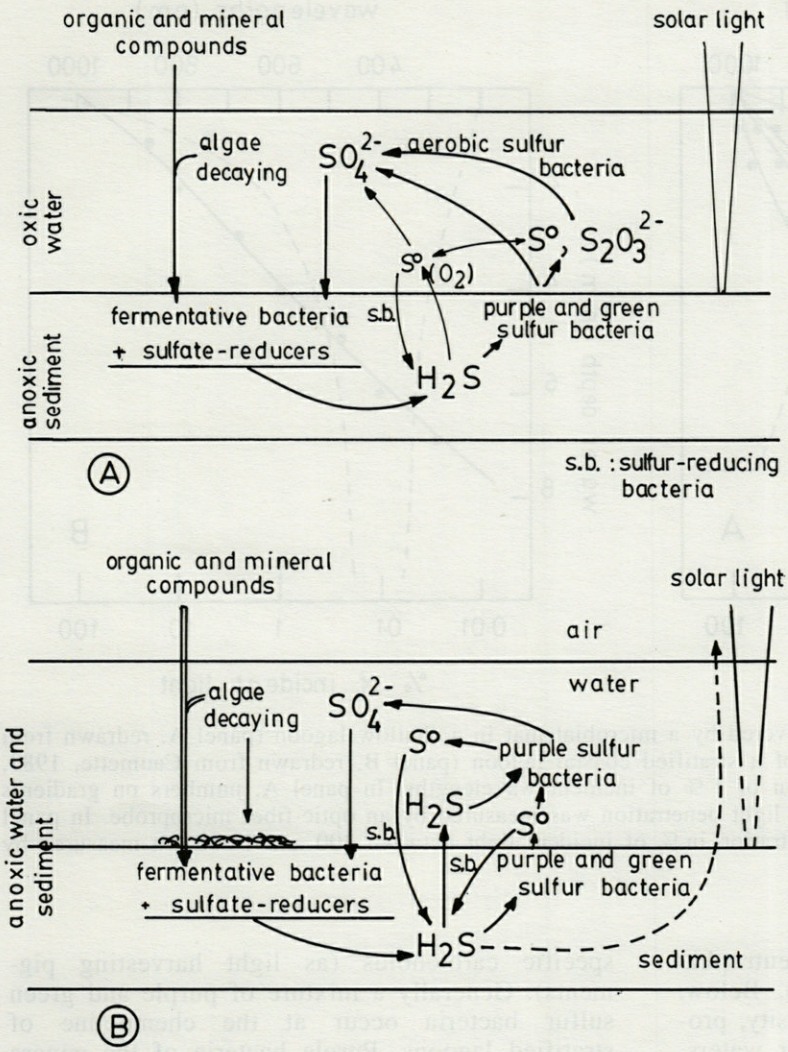



Fig. 4. – Scheme of sulfur bacteria activities through biodegradation processes of organic matter in the shallow coastal lagoon of Prevost (France). Redrawn from Caumette (1987). A, typical bacterial processes in the shallow lagoon with oxic water column and anoxic sediment. B, bacterial processes during dystrophic crises in the summertime with anoxia of the whole water column.

in the upper sediment layers (Fig. 4). The phototrophic bacteria in these shallow lagoons are represented by a number of species which are quite characteristic for this type of environment : *Thiocapsa roseopersicina*, *Thiocapsa pfennigii*, *Amoebobacter pendens*, *Chromatium vinosum*, *C. gracile*, *Thiocystis violacea* and as minor components *Chromatium buderi* and the green sulfur bacteria *Chlorobium vibrioforme* and *Prosthecochloris aestuarii* (Pfennig, 1989; Caumette, 1986; Trüper, 1970; Matheron & Baulaigue, 1972; Pierson *et al.*, 1987; Nicholson, *et al.*, 1987). In hypersaline coastal lagoons, the major representatives, isolated to date are *Chromatium salexigens* (Caumette *et al.*, 1988) and *Thiocapsa halophila* (Caumette *et al.*, 1991). *Thiocapsa*, *Thiopedia* and *Ectothiorhodospira* can also be found in microbial mats in the coastal environment (Stal *et al.*, 1985). Most of these species are facultatively chemotrophs, and tolerate wide and rapid variations of light intensity, temperature and salt concentrations which make them very well adapted to coastal lagoon environments.

## BACTERIAL COMMUNITIES ALONG LIGHT GRADIENTS

Light penetrates water bodies according to their transparency which depends on the suspended particulate matter loads. Suspended particles cause scattering and a reduction in light transmission. This has been particularly observed in very productive and eutrophic lakes and coastal lagoons (Wetzell, 1975). Depending on the density of particulate suspensions and on phytoplankton production, light penetrates, to a greater or lesser extent in the water column of coastal lagoons. In many eutrophic coastal lagoons, the 1 % of light intensity occurs between 2 and 4 m depth. In addition, most of the light spectrum is absorbed in the first 4 m and only wavelengths between 450 and 550 nm reach the deeper layers (Fig. 5).

Therefore phototrophic micro-organisms are distributed in the water column according to this light gradient. It is known that phytoplankton including cyanobacteria grow in the upper photic

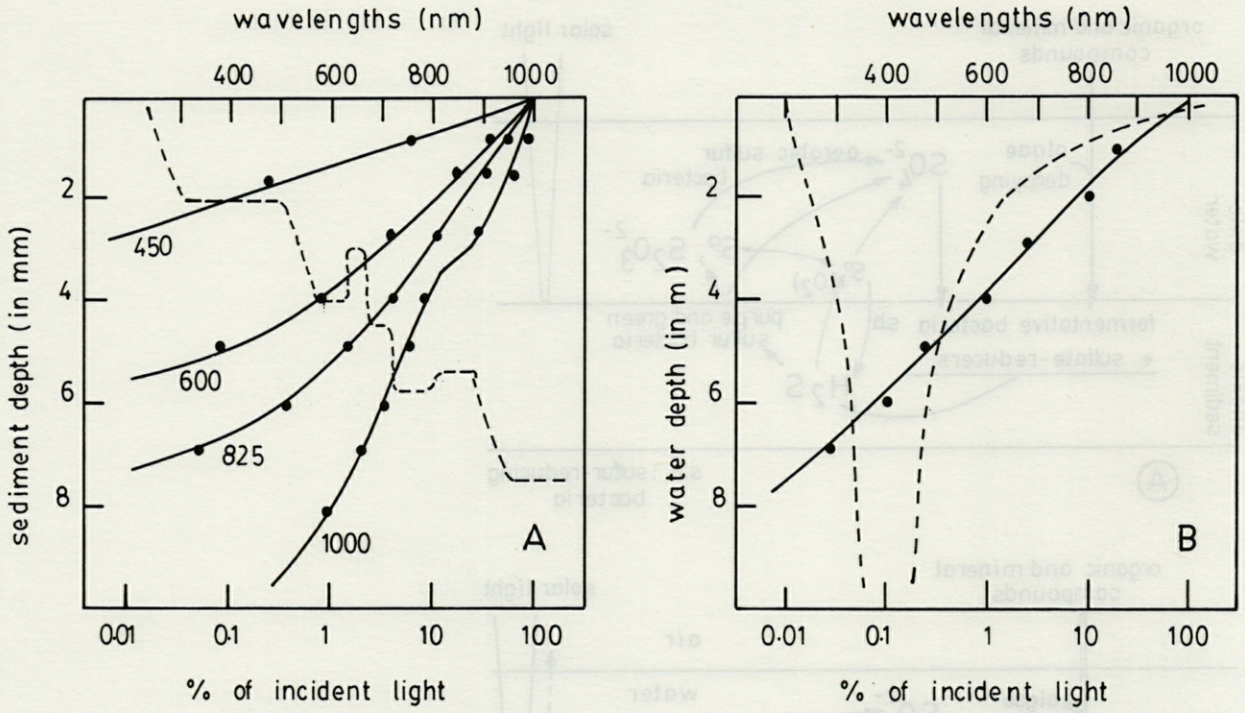



Fig. 5. – Light penetration in a sediment covered by a microbial mat in a shallow lagoon (panel A, redrawn from Jorgensen, 1989) and in the water column of a stratified coastal lagoon (panel B, redrawn from Caumette, 1987, 1989). Dashed lines represent the penetration of 1 % of incident wavelengths. In panel A, numbers on gradients indicate the wavelengths in nm at which the light penetration was measured by an optic-fiber microprobe. In panel B, the gradient indicates the total light penetration in % of incident light between 300 and 1 000 nm measured by a submerged photoelectric cell.

zone, between 1 and 3 m depth in eutrophic coastal lagoons (Caumette *et al.*, 1983). Below, this zone at the level of 1 % light intensity, production equals respiration and in deeper waters, respiration is the dominant process, i.e. photosynthesis and phytoplankton growth are inhibited by insufficient light intensity and inadequate wavelengths.

In deeper meromictic or holomictic coastal lagoons, light often reachs the interface between upper oxic and lower anoxic waters. Therefore various kinds of phototrophic sulfur bacteria can grow in the uppermost part of the anoxic layer according to the wavelengths and light intensity that penetrate to this level.

In the stratified lagoons that are listed in Table 2, the phototrophic bacteria that develop at the chemocline depend on the gradients of light. Purple sulfur bacteria need relatively more light intensity for growth than green or brown sulfur bacteria. However both kinds of bacteria grow at a light intensity of about 1 – 5 % of solar light, and some green and brown sulfur bacteria are efficient at only 0.01 % of incident light levels. They are usually dominant in deeper stratified waters reached by very low light intensities where they use wavelengths of 450 to 550 nm by means of specific carotenoids (as light harvesting pigments). Generally a mixture of purple and green sulfur bacteria occur at the chemocline of stratified lagoons. Purple bacteria of the genera *Chromatium, Thiocapsa*, *Thiopedia* or *Lamprocystis* are most commonly isolated. They frequently grow by forming a dense layer above green and brown bacteria belonging to the genera *Chlorobium* or *Pelodictyon* (Caumette, 1989; Caumette & Matheron, 1989; Pfennig, 1988). Thus, they are stratified according not only to light but also to oxygen and sulfide gradients. Green bacteria tolerate higher sulfide concentrations and grow at lower light intensities than purple bacteria; they consequently are able to develop below purple bacteria in stratified water bodies by using the remaining available wavelengths.

Similar observations can be made at the sediment surface of shallow coastal lagoons. Since these lagoons are never much deeper than about 2 or 3 m, sufficient radiation penetrates to the bottom. They are thus characterized by a very high benthic photosynthetic production enhanced by organic and mineral enrichment. At the sediment surface, therefore, benthic cyanobacteria or eucaryotic photosynthetic organisms often form microbial mats and use adequate wavelengths that reach the sediment surface. However, a part of the

Table II. – Main typical examples of blooms of phototrophic bacteria in coastal lagoons with formation of colored waters.

| Authors | Lagoon | Water color | Major phototrophic bacteria |
|---|---|---|---|
| Shallow lagoons | | | |
| Forti, 1938 | Lago di Sangue (Sicily) | red | *Thiopedia, Thiocapsa* |
| Deveze & Fauvel, 1966 | Etang de l'Ingril (France) | red | *Rhodopseudomnas* |
| Heldt, 1952 | Lagune de Tunis (Tunisia) | red-violet | *Chromatium* |
| Gietsen, 1931 | Lagoon of Danish coast | red | *Lamprocystis, Thiopedia Chromatium* |
| Utermöhl, 1925 | Dreckee lagoon (Danmark) | red | *Chromatium, Thiopedia* |
| Caumette, 1986 | Prevost lagoon | rose-red | *Thiocapsa, Chromatium* |
| Deeper stratified lagoons | | | |
| Hatzikakidis, 1952 | Messolonghi lagoon (Greece) | red | not reported |
| Trüper and Genovese, 1968 | Lago Faro (Sicily) | red | *Chromatium Chlorobium* |
| Gorlenko *et al.*, 1978 | Mogilnoye lagoon (CEI) | brown | *Chlorobium Pelodictyon Prosthecochloris* |
| Caumette, 1984 | Bietry Bay (Ivory coast) | brown | *Chlorobium Pelodictyon Chromatium* |
| Guerrero *et al.*, 1987 | Cullera Remolar (Spain) | brown | *Chlorobium* |

solar light spectrum penetrates deeper into the sediment. In the very shallow coastal lagoons with a water column of 0.50 to 1 m depth, near infrared light reaches depths of 2 to 8 mm in the anoxic sediment (Jorgensen & Des Marais, 1986). Consequently, anoxygenic phototrophic bacteria mainly of the genus *Chromatium* can grow underneath cyanobacterial mats by using adequate wavelengths (800 nm) that penetrate deeper (Fig. 5). In multilayered microbial mats almost all the light spectrum can be efficiently used by many kinds of phototrophic organisms. The mats consist of vertically laminated benthic phototrophic communities and do not exceed 5-10 mm in thickness. The cyanobacteria or filamentous algae on top of the mats form a filamentous layer that has a high sediment binding capacity and protects sediments against erosion. Below these layers of chlorophyll *a* containing organisms, diverse microlayers with characteristics colors of pink, purple or green and brown, are composed of phototrophic sulfur bacteria containing bacteriochlorophylls *a*, *b*, *c*, *d*, or *e*. Micro-analysis of light penetrating these layers using fiber optic microprobes (Jorgensen & Des Marais, 1986) show that under the cyanobacterial mat, the intensity of radiation below 700 nm are too low to support oxygenic photosynthesis, but radiation above 700 nm and particularly 1000 nm are still available for anoxygenic phototrophic bacteria that use different wavelengths depending on their bacteriochlorophylls : *a* (800-850 nm), *b* (above 1000 nm), *c* (750 nm), *d* (725-750 nm), *e* (710-730 nm). Consequently, light penetration in the sediment selects for various phototrophic organisms that live in microgradients of oxygen, sulfide and light. As for stratified lagoons the purple bacteria live above the green bacteria in a layer with higher light intensity and co-existence of oxygen and sulfide. These facultative anaerobic purple phototrophs protect the strictly anaerobic sulfide dependent green bacteria against oxygen (Pfennig, 1989). In contrast to stratified waters where these bacteria densely populate a layer of about 1 m in thickness, in sediment they occur in a very narrow zone of about 5 to 10 mm.

## BACTERIAL COMMUNITIES IN ORGANIC MATTER GRADIENTS

Two pools of organic matter occur in coastal lagoons : one originating from polluted continental inputs and discharged in the coastal environment; one coming from *in situ* production in the photic zone as a result of the recycling of mineral nutrients. However only a part of the organic matter is mineralized via aerobic processes. It represents generally less or about 50 % of the total organic matter. Because of the low water depth in coastal lagoons, a large part of organic matter reachs the anoxic layers.

Through organic matter gradients, the distribution of bacteria depends not only on the quantity and the quality of particulate and dissolved organic matter but also on the concentration of dissolved oxygen. In zones containing high amounts of organic matter, the respiratory processes of aerobic heterotrophic bacteria lead to oxygen depletion. Consequently organic rich layers in coastal lagoons are often anoxic. This is true not only for sediments and deeper water in stratified lagoons but also for sewage waters coming into the lagoon and for organic particles. In sewage waters, the oxygen tension is very low as a consequence of low primary production and high respiratory processes of mineralization. This oxygen tension increases again in the lagoon water when

organic matter is partly mineralized to nutrients that enhance the photosynthetic production of oxygen. Organic particles are also often anoxic. At the surface of the particle (interface particle-water), a very thin bacterial biofilm of aerobic heterotrophic bacteria produces dissolved organic compounds and nutrients from the mineralization processes but consumes oxygen and prevents its diffusion deeper into the organic particle. Consequently anoxic conditions often prevail inside and allow the growth of anaerobic heterotrophic bacteria by fermentative or anaerobic respiratory metabolism, such as sulfate reduction or methanogenesis. These bacteria contribute to the production of reduced compounds ($H_2$, $N_2$, $H_2S$, $CH_4$) inside the anoxic microniches restricted to organic particles of small size that transit in a fully oxic environment. In coastal lagoons most of the organic particles originate from sediment resuspension.

The organic matter that reaches the anoxic sediment or the deeper anoxic waters in stratified coastal lagoons is mineralized via successive anaerobic metabolisms. From these anoxic layers about 90 % of the organic detritus then recycled in the overlying oxic water after mineralization (Jorgensen, 1983). For anaerobic mineralization to occur, various kinds of anaerobic bacteria coexist within the first cm of the anoxic sediment or just below the interface in stratified lagoons. Fermentative bacteria are able to degrade macromolecules and produce a series of intermediary metabolites, mainly $H_2$, low molecular weight fatty acids (lactate, acetate, propionate) and alcohols. These compounds serve as substrate for various anaerobic bacteria such as nitrate-reducing bacteria, sulfate-reducing bacteria or methanogenic bacteria that carry out a complete oxidation of organic matter. They all contribute together to the total mineralization of organic matter in the anoxic zones of coastal lagoons. Jorgensen (1983) calculated that about 50 % of the organic matter in the coastal environment is mineralized via sulfate reduction processes. Among the anaerobic respiration processes occurring in coastal lagoons, denitrification is often limited by the availability of nitrate (Marty *et al.*, 1990) whereas sulfate reduction is always enhanced by the large amounts of sulfate

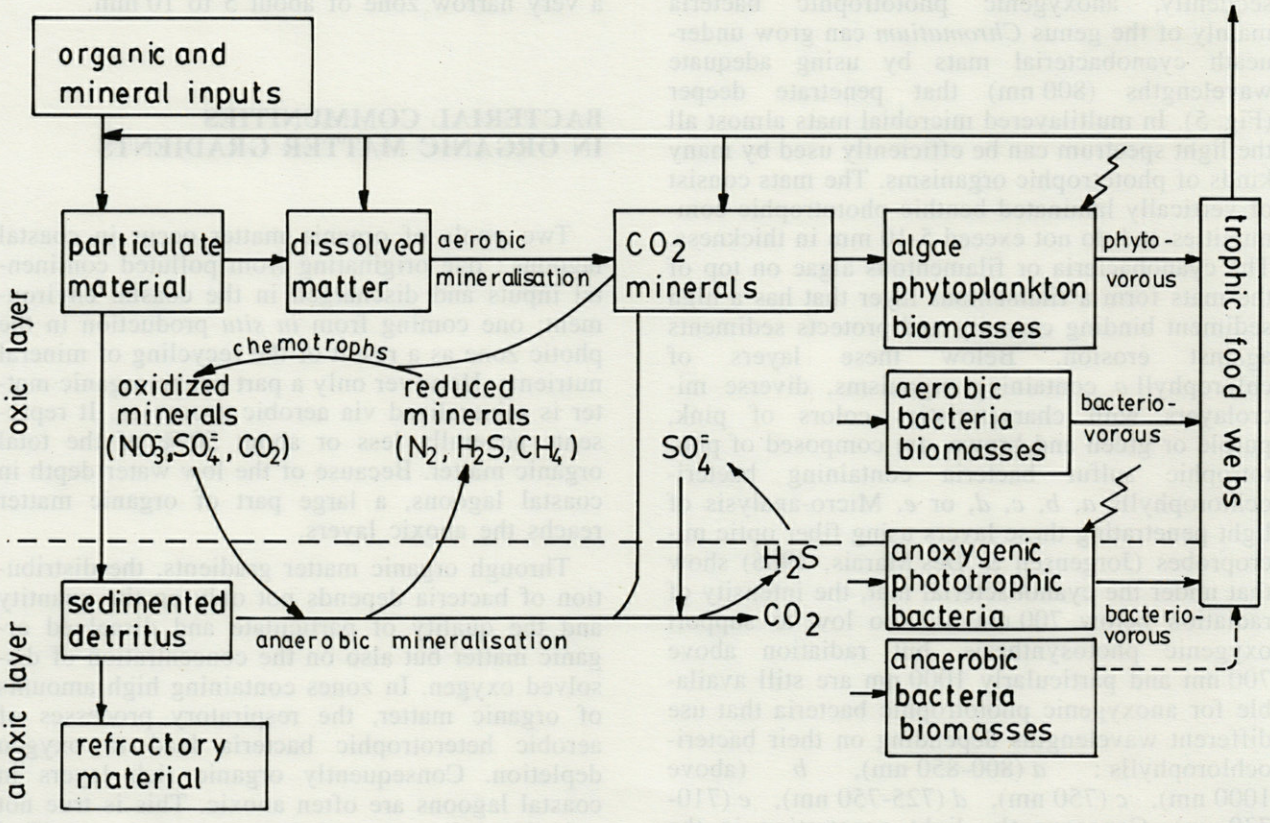



Fig. 6. – General scheme of the role of bacteria in the carbon cycle of a coastal lagoon.

In the oxic layer, aerobic mineralization is carried out by aerobic heterotrophic bacteria that produce nutrients and mineral for algae, phytoplankton and chemotrophic bacteria. In the anoxic layer, anaerobic mineralization is carried out by a series of fermentative and anaerobic oxidative bacteria that involve oxidized mineral compounds, particularly sulfate used by sulfate-reducing bacteria. Anoxygenic phototrophic bacteria grow if light reaches the anoxic layer. All bacterial biomasses contribute to the trophic food webs.

originating from sea water (20-25 mM). In contrast, methanogenesis is generally about quite negligible in the coastal environment (Marty *et al.*, 1990) and little is known about the other forms of respiration such as iron or manganese reduction. The methanogenic bacteria were found to play, however, an important role in the mineralization of some specific organic products such as osmoprotectants. In the anoxic layers of coastal lagoons, glycine-betaine is fermented to methylamines (mono, di or trimethylamines) as end products. Some marine methonogens (such as *Methanosarcina*) oxidize preferentially methylamine to methane, carbon dioxide and ammonia (Marty *et al.*, 1990).

## CONCLUSION

Along the different physical and chemical gradients that occur in coastal lagoons, both halophilic and halotolerant heterotrophic bacteria play a very important role in the mineralization of organic matter. Due to the large amounts of organic matter in the lagoons, they are consequently responsible for the oxygen depletion in the sediment of shallow lagoons or in the aphotic zone of deeper stratified lagoons.

Therefore, various kinds of aerobic and anaerobic bacteria act together in the mineralization of organic matter. They produce large amounts of $CO_2$ but also different reduced compounds that are stored in the lagoons or diffuse up to the atmosphere such as $H_2S$, D.M.S., $N_2$, $CH_4$... In many coastal lagoons, excessive amounts of organic matter enhance mineralization processes and lead to drastic events with anoxia of the whole water column and sulfide production. Such events with blooms of phototrophic sulfur bacteria, so-called dystrophic crises or "malaïgue" in French mediterranean lagoons, should be considered as a reaction of excessive organic pollution in the lagoons and as purification process. They are of great importance in the re-establishment of an ecological balance in such lagoons.

It remains to find out if the multiphenotypic potentialities observed along different gradients in coastal lagoons are characteristic at the level of the bacterial community, the bacterial population or the single bacterium. Changing environmental conditions modify the phenotypic characters of the community suggesting that the observed character are optimally selected. However, Foster (1982) proposed that it is not the organism but its informational molecules that are under selection. Thus, a non-dividing cell is, potentially, multiphenotypic, a characteristic previously thought to be true of the community not the individual (Foster, 1982).

When bacteria are active in any ecosystem, not only do they transform organic or mineral compounds but they also produce new biomass available for higher organisms such as protozoa, meiofauna, that use them as a food source (Fig. 6). Over the past ten years many studies have provided information about bacterial biomass and bacterial production in the coastal environment and emphasized the great importance of bacteria as a food source for different organisms. Particular attention has been paid to coastal lagoons and fjords in which the bacterial production can equal phytoplanktonic production and can amount, to 1 to 5 g wet weight $m^{-3}.d^{-1}$ in the most eutrophic coastal lagoons. Due to the low water depth in coastal lagoons, both pelagic and benthic bacterial production make a large contribution to the first level of the detritic food chain. This production is dependent on organic and mineral exchanges between the land and the sea, between water and sediments and on the exchanges that occur along the different gradients, an of which contribute to the perceived richness of coastal lagoons.

## REFERENCES

ABEE T., PALMEN R., HELLINGWERF K.J. and KONINGS W.N., 1990. Osmoregulation in *Rhodobacter sphaeroides*. *J. Bacteriol.*, **172** : 149-154.

BAK F. and H. CYPIONKA, 1987. A novel type of energy metabolism involving fermentation of inorganic sulphur compounds. *Nature* **326** : 891-892.

BALEUX B. and M. TROUSSELLIER, 1982. Distribution spatiale et échantillonnage des bactéries hétérotrophes dans les sédiments lagunaires superficiels. *J. fr. Hydrol.*, **38** : 125-139.

BALEUX B., M. TROUSSELLIER, P. GOT, P. MONFORT, J. ALIBOU and N. MEZRIOUI, 1988. Devenir des bactéries "témoins de contamination" et des germes pathogènes d'origine continentale dans les eaux, les sédiments et les productions conchylicoles d'un étang saumâtre. *Océanis*, **14** : 61-70.

BERTRAND J.C. and H. LARSEN, 1989. La "bactérie marine". Mythe ou réalité. *In* Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques.Ed. M. Bianchi, D. Marty, J.-C. Bertrand, P. Caumette and M. Gauthier, Masson, Paris, 3-25.

BOOTH I.R. and HIGGINS C.F., 1990. Enteric bacteria and osmotic stress : intracellular potassium glutamate as a secondary signal of osmotic stress. *FEMS Microbiol. Rev.*, **75** : 239-246.

BRAYTON P.R., D.B. ROSZAK, L.M. PALMER, S.A. HUQ, D.J. GRIMES and R.R.COLWELL, 1986. Fluorescent antibody enumeration of *Vibrio cholerae* in the marine environment. *In* GERBAM. 2e Colloque International de Bactériologie Marine. IFREMER. Actes de Colloques **3** : 507-514.

BREITMAYER V. and M.J. GAUTHIER, 1990. Influence of glycine-betaine on the transfert of plasmid

RP4 between *Escherichia coli* strains in marine sediments. *Lett. Appl. Microbiol.*, **10** : 65-68.

CARMOUZE P. and P. CAUMETTE, 1985. Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, **18** : 183-212.

CAUMETTE P., 1984. Distribution and characterization of phototrophic bacteria isolated from the water of Bietri Bay (Ebrié Lagoon, Ivory Coast). *Can. J. Microbiol.*, **30** : 273-284.

CAUMETTE P., 1986. Phototrophic sulfur bacteria and sulfate-reducing bacteria causing red waters in a shallow brackish coastal lagoon. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **38** : 113-124.

CAUMETTE P., 1987. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires. Editions de l'ORSTOM, Paris, 304 p.

CAUMETTE P., 1989a. Ecology and general physiology of phototrophic bacteria in benthic environments. In Microbial mats, Ecological physiology of benthic microbial communities. Ed. Y. Cohen and E. Rosenberg, ASM Publications, Washington DC, USA, 283-304.

CAUMETTE P., 1989b. Les lagunes et les marais maritimes. In Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques. Ed. M. Bianchi, D. Marty, J.C. Bertrand, P. Caumette and M. Gauthier, Masson, Paris, 249-282.

CAUMETTE P., R. BAULAIGUE and R. MATHERON, 1988. Characterization of *Chromatium salexigens* sp. nov., a halophilic Chromatiaceae isolated from mediterranean salinas. *Syst. Appl. Microbiol.*, **10** : 284-292.

CAUMETTE P., R. BAULAIGUE and R. MATHERON, 1991. *Thiocapsa halophila* sp. nov., a nex halophilic phototrophic purple sulfur bacterium. *Arch. Microbiol.*, **155** : 170-176.

CAUMETTE P., Y. COHEN and R. MATHERON, 1991. Isolation and characterization of *Desulfovibrio halophilus* sp. nov., a halophilic sulfate-reducing bacterium isolated from Solar Lake (Sinai). *System. Appl. Microbiol.*, **13** : 33-38.

CAUMETTE P. and R. MATHERON, 1989. Les eaux rouges bactériennes. *In* Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques. Ed. M. Bianchi, D. Marty, J.C. Bertrand, P. Caumette and M. Gauthier, Masson, Paris, 411-444.

CAUMETTE P., M. PAGANO and L. SAINT-JEAN, 1983. Répartition verticale des bactéries, du phytoplancton et du zooplancton dans une partie stratifiée d'une lagune tropicale (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia* **106** : 135-148.

CSONKA L.N. and A.D. HANSON, 1991. Prokaryotic osmoregulation : genetics and physiology. *Ann. Rev. Microbiol.*, **45** : 569-606.

D'ANTONI D'AMELIO E., 1989. Comparative functional ultrastructure of two hypersaline submerged cyanobacterial mats. In Microbial mats. Physiological Ecology of Benthic Microbial Communities. Ed. Y. Cohen and E. Rosenberg, American Society for Microbiology, Washington, D.C., 97-113.

DEVEZE L. and J. REMACLE, 1966. Un phénomène bactérien d'eau rouge dans l'étang de l'Ingril (Hérault). *Rev. Trav. Inst. Pêch. marit.*, **30** : 365-374.

DILLING W. and H. CYPIONKA, 1990. Aerobic respiration in sulfate-reducing bacteria. *FEMS Microbiol. Lett.*, **71** : 123-128.

ELLIOTT E.L. and R.R. COLWELL, 1985. Indicator organisms for estuarine and marine waters. *FEMS Microbiol. Rev.*, **32** : 61-79.

EPSTEIN W., 1986. Osmoregulation by potassium transport in *Escherichia coli*. *FEMS Microbiol. Rev.*, **39** : 73-78.

FORTI A., 1933. Il fenomeno del Lago di Sangue nello stagno di Pergusa in Sicila. *Novo Giorno Bot. Ital.*, **40** : 76.

FOSTER P.L., 1992. Directed mutation : Between unicorns and goats. *J. Bacteriol.*, **174** : 1711-1716.

GIETZEN F., 1931. Unterzuchungen über Marine Thiorhodaceae. *Zbl. Bakt. Paras. Infekt. Hyg. II* **83** : 183.

GORLENKO V.M., M.B. VAINSTEIN and V.I. KACHALKIN, 1978. Microbiological characteristics of lake Mogilnoye. *Arch. Hydrobiol.*, **81** : 475-492.

GRIMES D.J. and R.R. COLWELL, 1986. Viability and virulence of *E. coli* suspended by membrane chamber in semitropical ocean water. *FEMS Microbiol. Lett.*, **34** : 161-165.

GUERRERO R., C. PEDROS-ALIO, I. ESTEVE and J. MAS, 1987. Communities of phototrophic sulfur bacteria in lakes of the Spanish Mediterranean region. *Acta Acad. Aboensis*, **47 (2)** : 125-151.

HATZIKAKIDIS A.D., 1952. Periodike erythrotes ton ydaton tes limno-thalasses tou Aitolikou. *Anatypon ek ton praktikon tou Ellenikou Ydrobiologikou Institoutouk, Akademias Athenon* **6** : 21-52.

HELDT J.H., 1952. Les eaux rouges. *Soc. Sci. Nat.* (Tunisie) **5** : 103-106.

HINES M.E., D.A. BAZYLINSKI, T.B. TUGEL and W.B.LYONS, 1991. Anaerobic microbial biogeochemistry in sediments from two basins in the gulf of Maine : Evidence for iron and manganese reduction. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **32** : 313-324.

JØRGENSEN B.B., 1978. A comparison of methods for the quantification of bacterial sulfate reduction in coastal marine sediments. I. Measurement with radiotracer techniques. *Biogeochem. J.*, **1** : 11-28.

JØRGENSEN B.B., 1982. Ecology of the bacteria of the sulphur cycle with special reference to anoxic-oxic interface environments. *In* Sulphur Bacteria. Ed.J.R. Postgate and M.T. Kelly, Phil. Trans. R. Soc. Lond., London, 543-561.

JØRGENSEN B.B., 1983. The microbial sulphur cycle. *In* Microbial Geochemistry. Ed. W. Krumbein, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 91-124.

JØRGENSEN B.B., 1990. A thiosulfate shunt in the sulfur cycle of marine sediments. *Science,* **249** : 152-154.

JØRGENSEN B.B., Y. COHEN and D.J. DESMARAIS, 1987. Photosynthetic action spectra and adaptation to spectral light distribution in a benthic cyanobacterial mat. *Appl. environ. Microbiol.*, **53** : 879-886.

JØRGENSEN B.B. and D. DES MARAIS, 1986. Competition for sulfide among colorless and purple sulfur bacteria in cyanobacterial mats. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **38** : 179-186.

JØRGENSEN B.B., N.P. REVSBECH and Y. COHEN, 1983. Photosynthesis and structure of benthic microbial mats : Microelectrode and SEM studies of four cyanobacterial communities. *Limnol. Oceanogr.*, **28** (6) : 1075-1093.

KOLTER R., 1992. Stationary-phase cultures of *E. Coli* reveal answers – and more questions – about cell viability. *ASM News*, **58** : 75-79.

KUENEN J.G., 1989. Comparative ecophysiology of non-phototrophic sulfide-oxidizing bacteria. *In* Microbial Mats. Physiological ecology of benthic microbial communities. Ed. Y. Cohen and E. Rosenberg, ASM Washington DC, 349-365.

KUENEN J.G., L.A. ROBERTSON and H. VAN GEMERDEN, 1985. Microbial interactions among aerobic and anaerobic sulfur-oxidizing bacteria. *Adv. Microbiol. Ecol.*, **8** : 1-59.

LANUSSE A., 1987. La contamination microbienne d'une lagune tropicale. Influences de l'hydroclimat. *Thèse Doct.*, Univ. Aix Marseille I, 147 p.

LIZZARAGA-PARTIDA M.L., 1984. Distribution quantitative des bactéries hétérotrophes dans une lagune tropicale. 95-100. In Bactériologie Marine. Ed. CNRS, Paris.

MARTY D., G. ESNAULT, P. CAUMETTE, E. RANAIVOSON-RAMBELOARISOA and J.C. BERTRAND, 1990. Dénitrification, sulfato-réduction et méthanogenèse dans les sédiments superficiels d'un étang saumâtre méditerranéen. *Oceanol. Acta*, **13** (2) : 199-210.

MATHERON R. and R. BAULAIGUE, 1972. Bactéries photosynthétiques sulfureuses marines. *Arch. für Mikrobiol.*, **86** : 291-304.

MATIN A., 1991. The molecular basis of carbon-starvation-induced general resistance in *Escherichia coli*. *Mol. Microbiol.*, **5** : 3-10.

MILLERO P.J., 1991. The oxidation of $H_2S$ in the Chesapeake Bay. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **33** : 521-527.

MONTFORT P. and B. BALEUX, 1991. Distribution and survival of motile *Aeromonas* in brackish water receiving sewage treatment effluent. *Appl. Environ. Microbiol.*, **57** : 2459-2467.

MUNRO P.M., M.J. GAUTHIER, V. BREITMAYER and V.A. BONGIOVANNI, 1989. Influence of osmoregulation processes on starvation survival of *Escherichia coli* in sea water. *Appl. Envir. Microbiol.*, **55** : 2017-2024.

NICHOLSON J.A.M., J.F. STOLZ and B.K. PIERSON, 1987. Structure of a microbial mat at Great Sippewissett Marsh, Cape Cod, Massachusetts. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **45** : 343-364.

OREN A., 1990. Formation and breakdown of glycine-betaine and trimethylamine in hypersaline environments. *Antonie van Leeuwenhoeck*, **58** : 291-298.

PFENNIG N., 1989. Ecology of phototrophic purple and green sulfur bacteria. *In* Autotrophic bacteria. Ed. H.G. Schlegel, B. Bowien, Science Technique Publisher, Madison, and Springer Verlag, Berlin, 97-116.

PIERSON B.K., A. OESTERLE and G.L. MURPHY, 1987. Photosynthetic bacteria. *In* Photosynthesis. New Comprehensive Biochemistry, Ed. J. Amesz, Elsevier Biomedical Press, Amsterdam, 21-42.

REVSBECH N.P. and B.B. JØRGENSEN, 1986. Microelectrodes : their use in microbial ecology. *Adv. Microbiol. Ecol.*, **9** : 293-352.

SOMERO G.N. (1986). Protons, osmolytes and fitness of internal milieu for protein function. *Am. J. Physiol.*, **251** : R197-R212.

SØRENSEN J. and B.B. JØRGENSEN, 1987. Early diagenesis in sediments from Danish coastal waters : microbial activity and Mn-Fe-S geochemistry. *Geochim. Cosmochim. Acta* **51** : 1583-1590.

STAL L., H. VAN GEMERDEN and W.E. KRUMBEIN, 1985. Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **31** : 111-125.

STROM A.R., FALKENBERG P. and LANDFALD B., 1986. Osmoregulation in *Escherichia coli* : uptake and biosynthesis of organic osmolytes. *FEMS Microbiol. Rev.*, **39** : 79-86.

TEMPEST D.W. and MEERS J.L., 1968. The influence of NaCl concentration of the medium of the potassium content of *Aerobacter aerogenes* and on the interrelationships between potassium, magnesium and ribonucleic acid in the growing bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, **54** : 319-325.

TINDALL D.L. and H.G. TRüPER, 1986. Ecophysiology of the aerobic halophilic archaebacteria. *Syst. appl. Microbiol.*, **7** : 202-212.

TROUSSELLIER M. 1981. Approche expérimentale et méthodologique pour l'étude des peuplements bactériens d'un milieu lagunaire atlantique (Domaine de Certes, Arcachon). *Thèse Doct. spécialité.*, USTL, Montpellier, 124 p.

TROUSSELLIER M. 1987. Dynamique des populations et des communautés bactériennes sous les effets des facteurs environnementaux le long d'un gradient aquatique continent-étang saumâtre. *Thèse Doct. Etat* USTL, Montpellier, 183 p.

TRüPER H.G., 1970. Culture and isolation of phototrophic sulfur bacteria from the marine environment. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **20** : 6-16.

TRüPER H.G. and E.A. GALINSKI, 1986. Concentrated brines as habitats for micro-organisms. *Experentia*, **42** : 1182-1187.

TRüPER H.G. and S. GENOVESE, 1968. Characterization of photosynthetic sulfur bacteria causing red water in Lake Faro (Messina, Sicily). *Limnol. Oceanogr.*, **13** : 225-232.

üTERMOHL H., 1925. Limnologische Phytoplanktonstudien. Die Besiedlung ostholsteinischer Seen mit Schwebpflanzen. *Archiv. für Hydrobiol.* **5** (Suppl.) : 1-527.

VAN GEMERDEN H., C.S. TUGHAN, R. de WIT and R.A. HERBERT, 1989. Laminated microbial ecosystems on sheltered beaches in Scapa Flow, Orkney Islands. *FEMS Microbiol. Ecol.*, **62** : 87-102.

VISSCHER P.T., P. QUIST and H. VAN GEMERDEN, 1991. Methylated sulfur compounds in microbial mats : *in situ* concentrations and metabolism by a colorless sulfur bacterium. *Appl. Environ. Microbiol.*, **57** : 1758-1763.

WETZELL R.G., 1975. Limnology. Saunders Company, Philadelphia, USA, 743 pp.

WIDDEL F., 1988. Microbiology and ecology of sulfate and sulfur reducing bacteria. *In* Environmental Physiology of Anaerobes. Edited by A.J.B. Zehnder, John Wiley & Sons, Inc., New York, 469-584.

XU H.S., N. ROBERTS, R. SINGLETON, R. ATTWELL, D.J. GRIMES and R.R. COLWELL, 1982. Survival and viability of non-culturable *Escherichia coli* and *Vibrio cholerae* in the estuarine and marine environment. *Microbial Ecol.*, **8** : 313-323.

YANCEY P.H., CLARK M.E., HAND S.C., BOWLUS R.D. and SORNERO G.N., 1982. Living with water stress : the evolution of osmolyte systems. *Science* **217** : 1214-1222.

*Reu le 24 avril 1992; received April 24, 1992*
*Accepté le 12 mai 1992; accepted May 12, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 125-135

# THE MEIOFAUNA OF COASTAL LAGOON ECOSYSTEMS AND THEIR IMPORTANCE IN THE FOOD WEB

*J. CASTEL*

*Centre d'Océanographie et de Biologie Marine, Université de Bordeaux I. 33120 Arcachon, France*

LAGUNES
MEIOFAUNE
DISTRIBUTION
RÉSEAU TROPHIQUE

RÉSUMÉ – Les études de méiobenthologie en milieu lagunaire sont bien moins nombreuses que celles portant sur les autres environnements marins littoraux. En moyenne dans les sédiments marins, l'abondance du méiobenthos est de l'ordre de $10^6$ ind. $m^{-2}$. En milieu lagunaire cette valeur représente plutôt la limite basse des densités de populations, malgré de fortes variations, à la fois dans le temps et dans l'espace. Contrairement au milieu marin, les Nématodes et les Copépodes Harpacticoïdes ne sont pas toujours les taxons dominants dans les lagunes à cause d'une grande diversité environnementale. La salinité est considérée comme un facteur clé dans les estuaires et les lagunes. Toutefois, pour le méiobenthos, les groupements établis en fonction de la salinité seule apparaissent artificiels, la nature du sédiment devant être prise en compte. De plus, à côté du régime de salinité, le degré d'isolement de la lagune (par rapport à la mer d'une part, par rapport aux eaux douces d'autre part) induit des évolutions différentielles d'abondance et de distribution des espèces. La méiofaune constitue une source de nourriture importante pour les juvéniles (30-60 mm) de Poissons, notamment ceux d'intérêt économique, particulièrement abondants dans les lagunes. Les Copépodes sont consommés sélectivement mais l'impact de la prédation sur leurs populations apparaît faible. Dans certaines lagunes isolées l'activité fouisseuses de Poissons plats ou d'espèces de la macrofaune invertébrée peut favoriser l'abondance de la méiofaune probablement en permettant une meilleure oxygénation du sédiment et en stimulant l'activité bactérienne. Ceci illustre la forte réactivité du sédiment lagunaire en comparaison avec la mer ouverte. Finalement, il apparaît souhaitable d'intensifier les études de méiobenthologie en milieu lagunaire pour répondre à des questions générales relatives à l'écologie ainsi qu'à des questions plus particulières concernant la biologie des organismes. En effet, l'accessibilité et la faible profondeur des lagunes les rendent particulièrement propices à des études expérimentales sur le terrain. D'autre part, les lagunes étant peuplées par un petit nombre d'espèces mais abondantes, les études de dynamique de populations et de production du méiobenthos, qui font grandement défaut, devraient être facilitées.

COASTAL LAGOONS
MEIOFAUNA
DISTRIBUTION
FOOD WEB

ABSTRACT – Meiobenthic studies in coastal lagoons are much less numerous than those concerning other littoral marine habitats. Meiofaunal numbers typically average $10^6$ ind. $m^{-2}$ in marine sediments. For coastal lagoons this value represents the low limit of meiofaunal abundance despite the high degree of variation, both in time and in space. Contrary to the marine environment, nematodes and Harpacticoid copepods are not always the most abundant taxa in lagoons because of the variety of the habitats. Salinity is considered as a key factor in estuaries and lagoons. However, groupings according to salinity alone appear to be artificial, the type of sediment must be taken into account. Furthermore, besides the salinity regime, the degree of isolation of the lagoon (from the sea on the one hand, from the river on the other) induces differential patterns of abundance and species distribution. Meiofauna are an important food for the small (30-60 mm) juveniles of some commercially important fish which are particularly abundant in coastal lagoons. Copepods are selectively consumed, but the impact of predation on Copepod populations is rather low. In some isolated lagoons the foraging activity of flatfish or other invertebrate macrofauna may promote meiofauna abundance by favouring oxygenation of the sediment and stimulating bacterial activities. This illustrates the strong reactivity of coastal lagoon sediments compared to the open sea. Finally, it is suggested to increase meiobenthic research in coastal lagoons in order to answer general question about ecology and to study in detail the life cycle of meiobenthic species. Due to their easy access and shallowness, coastal lagoons are particularly convenient for manipulative experiments. Since lagoons are populated by few species but in great numbers, life cycle and production studies, which are very few, should be easier.

## INTRODUCTION

The term "meiobenthos" was introduced by Mare (1942) to describe fauna of intermediate size-animals, smaller than those traditionally classified as "macrobenthos", but larger than "microbenthos" including bacteria and most protozoa. Despite a certain vagueness in the definition, it is conventionally accepted that in operational terms, meiobenthos refers to those organisms which pass through a 0.5-1 mm sieve and are retained on a sieve with mesh width smaller than 0.1 mm (0.06 or 0.04 mm).

In shallow brackish waters, the ecological role of meiofauna has a twofold interest. Meiobenthic organisms have an important function in the remineralization processes in the sediment by reworking the detritus and enhancing the recycling of organic matter. On the other hand meiobenthic organisms constitute an important food source for young benthophageous fish such as flatfish and mugilid fish which are important resources for man in coastal lagoons.

Although the importance of meiofauna has been recognized since the 1970's, meiobenthic studies in coastal lagoons are much less numerous than those concerning sandy beaches, estuaries and marine subtidal areas. This lack of interest is surprising since lagoons cover 13 % of the world coastal zone, most of them having an economic interest. Perhaps one explanation can be found considering geographical and socio-economical aspects. Most of the coastal lagoons are situated in developing countries which have not a sufficient scientific background or not enough money for meiobenthic studies.

In the present paper I will review the original features of meiofauna living in coastal lagoons. Two main aspects will be taken into account : (i) the distribution of meiofauna and its relation to salinity gradients and (ii) the place of meiofauna in the food web. Readers interested in more general aspects can refer to McIntyre (1969), Fenchel (1978), Coull & Bell (1979). Excellent reviews exist for the dominant taxa : nematodes (Heip *et al.*, 1985), Harpacticoids (Hicks & Coull, 1983), oligochaetes (Giere, 1975), turbellarians (Martens & Schockaert, 1986).

## DISTRIBUTION OF MEIOFAUNA IN LAGOON ENVIRONMENTS

Meiofaunal numbers typically average $10^6$ ind. $m^{-2}$ in marine sediments (Coull & Bell, 1979). Densities tend to increase in detritus-rich muddy sediments with the highest values in intertidal

Tabl. I. – Mean abundance of meiofauna in various lagoon ecosystems. Ranges of abundance are given for the dominant taxa.

| Sites | Depth | Total meio (ind. $m^{-2}$) | Nematoda (ind. 10 $cm^{-2}$) | Copepoda (ind. 10 $cm^{-2}$) | Others (ind. 10 $cm^{-2}$) | Authors |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Lagoonal environments** | | | | | | |
| Lagoon of Tunis, Tunisia | 0.80 m | 5.70 $10^6$ | | | | Vitiello & Aissa (1979) |
| Mouth of the Pô, Italy | 1.5-4 m | 5.43 $10^6$ | 460-11,507 | 6-775 | 34-6651 | Ceccherelli & Cevidalli (1981) |
| Knysna Lagoon, South Africa | intertidal | 5.23 $10^6$ | | | | Dye (1977) |
| Bayou (Lousiana), USA | 0-1 m | 2.31 $10^6$ | 875-4500 | 6-146 | | Fleeger (1985) |
| Arcachon (1984-1985), France | 0.2-0.4 m | 2.11 $10^6$ | 185-2400 | 30-1080 | 54-1356 | Escaravage & Castel (1989) |
| Lagoon of Tunis, Tunisia | 0.4-0.8 m | 2.08 $10^6$ | 1400-2300 | 6-136 | 85-340 | Aissa & Vitiello (1984) |
| Brackish pond (Lousiana), USA | 0.5 m | 1.37 $10^6$ | 320-2790 | 53-307 | | Phillips & Fleeger (1985) |
| Niva Bay, Denmark | 0.2-0.6 m | 1.26 $10^6$ | 310-1400 | 32-2060 | 56-452 | Muus (1967) |
| Arcachon (1975-1976), France | 0.3-0.5 m | 1.09 $10^6$ | 200-12,600 | 13-1660 | 1-3950 | Lasserre *et al.* (1976), Castel (1984a) |
| Marisma de Chinquihue, Chile | intertidal | 1.08 $10^6$ | 270-2170 | | | Clasing (1976) |
| Lake Grevelingen, The Netherlands | 3 m | 1.05 $10^6$ | 300-2400 | 6-600 | 1-276 | Willems *et al.* (1984) |
| Szczecin Lagoon, Poland | 4 m | 0.26 $10^6$ | 0-? | | | Radziejewska & Drzycimski (1988) |
| **Mangrove swamps** | | | | | | |
| Hunter river, Australia | intertidal | 3.40 $10^6$ | 55-11,763 | 0-71 | | Hodda & Nicholas (1986) |
| Mngazana, South Africa | intertidal | 2.46 $10^6$ | 620-4110 | 30-780 | 110-640 | Dye (1983) |
| Kakinada Bay, India | intertidal | 2.13 $10^6$ | 483-4850 | 8-309 | | Kondalarao & Ramanamurty (1988) |
| Cape York, Australia | intertidal | 0.30 $10^6$ | 3-987 | 0-57 | 18-1446 | Alongi (1987) |
| **Exploited lagoon ecosystems** | | | | | | |
| Marennes (clams), France | 0.5 m | 4.71 $10^6$ | 1354-5781 | 139-3088 | 11-7026 | Castel (1984a) |
| Arcachon Bay (oysters), France | intertidal | 4.17 $10^6$ | 683-7252 | 18-207 | 8-366 | Castel *et al.* (1989) |
| Bay of Morlaix (oysters), France | 3.5 m | 3.15 $10^6$ | | | | Boucher & Boucher-Rodoni (1984) |
| Ile Tudy (clams), France | 1 m | 2.24 $10^6$ | 890-4475 | 51-998 | 5-796 | Castel (1984b) |

mudflats of estuaries, lagoons or saltmarshes. For lagoons it is likely that $10^6$ ind. $m^{-2}$ represents the low limit of meiofaunal abundance (Table I). The very low values recorded in Baltic lagoons could be due to strong eutrophication and heavy pollution (Radziejwska & Drzycimski, 1988). In polluted part of the lagoon of Tunis, Aissa & Vitiello (1984) recorded a mean density of 0.72 $10^6$ ind. $m^{-2}$, to be compared with values of 2.08 and 5.43 $10^6$ ind. $m^{-2}$ in the non polluted zone. Mangrove swamps are not exclusively found in lagoon environments, most of them are situated in sheltered estuarine areas. Mangroves are located in tropical and subtropical zones, however, when compared with many studies of estuarine muds elsewhere in the world, the densities reported in all the mangroves studies tend to be rather low. On the basis of density, mangroves appear to occupy a position intermediate between mud flat and salt marsh meiofauna (Dye, 1983). It seems that plant density is a determining factor in meiofauna distribution, and this could explain the variability existing between the different mangroves studies (Table I). Highest mean meiofaunal densities are found in lagoons which are exploited, especially where bivalves are cultivated. Several studies indicate that organic-rich bivalve biodeposits favour meiofauna by an increase of the trophic resources (Castel, 1984b; Castel *et al.*, 1989). All the studies mentioned in Table I show great variations in abundance, both in time and space, which is a common feature for lagoonar meiofauna.

Nematodes and Harpacticoid copepods are usually the two most abundant taxa in all sediments. This may not be the case in lagoons. This lack of uniformity in the dominance pattern of the dominant meiofaunal groups is due to the variety of lagoon environments. In Cape York mangroves (Australia), Alongi (1987) found turbellarians to be the dominant taxon (58-67 %), followed by nematodes (27-31 %) and copepods (3-5 %). In the semi-enclosed lagoons of Arcachon Bay, Escaravage & Castel (1989) reported the following percentages : nematodes : 50-85 %, turbellarians : 8-33 % and copepods : 7-25 %. Turbellarians are resistent to dessication and are able to reproduce intensively as soon as the hydrodynamical conditions become better (Armonies, 1986). Indeed, Alongi (1987) showed that turbellarians were significantly more abundant in summer when monsoonal rains occurred than during the winter dry season. In the man-made lagoons of Arcachon Bay, variations of the water level are frequent. The sediment may be air-dried for several days before filling the ponds. This may favour opportunistic turbellarians and may explain their relatively high numbers.

In some cases ostracods constitute the second most abundant taxon, after the nematodes. Clasing (1976) found a proportion of 8-27 % in the Chin-

Tabl. II. – Salinity tolerance of the dominant meiobenthic Nematodes and Copepods living in the lagoonar fish ponds of Arcachon Bay. Except when otherwise mentioned, the tolerance is from sea water (35 ‰) at the upper level to the noted salinity value on the lower level. For Nematodes, values are from field data. For Copepods, the limits were determined both from field data and in experimental conditions. (1) Lasserre *et al.*, 1976; (2) references in Heip *et al.*, 1985; (3) Garcia-Lanciego, 1990; (4) Raibaut, 1967; (5) Castel & Lasserre, 1977; (6) original data.

| Species | Salinity (ppt) | References |
|---|---|---|
| **Nematoda** | | |
| *Aegialoalaimus elegans* | 27 | (3) |
| *Anaplosoma viviparum* | 0.5 | (2) |
| *Axonolaimus demani* | 32 | (3) |
| *Calomicrolaimus honestus* | 0.5 | (2) |
| *Cervonema tenicaudata* | 34 | (3) |
| *Chromadora macrolaima* | 27-37 | (3) |
| *Chromadora nudicapitata* | 25-84.5 | (2, 3) |
| *Chromadorina germanica* | 9-40 | (1, 3) |
| *Cyatholaimus gracilis* | 21-43 | (3) |
| *Daptonema oxycerca* | 0.9-43 | (2, 3) |
| *Daptonema setosum* | 0.5 | (1) |
| *Diplolaimella stagnosa* | 11-43 | (3) |
| *Eurystomina ornata* | 16 | (3) |
| *Halalaimus amphidellus* | 32 | (3) |
| *Halalaimus gracilis* | 7.5 | (2) |
| *Mesotheristus setosus* | 25-34 | (3) |
| *Metachromadora remanei* | 5.3-43 | (2, 3) |
| *Metoncholaimus albidus* | 16-43 | (3) |
| *Molgolaimus lazonus* | 39 | (3) |
| *Monhystera anophtalma* | 18-43 | (3) |
| *Neochromadora paratecta* | 21-43 | (3) |
| *Neochromadora peocilosomoides* | 18 | (1) |
| *Oncholaimus paralangrunensis* | 21 | (3) |
| *Paracanthonchus caecus* | 0.5 | (2) |
| *Paracomesoma dubium* | 16 | (3) |
| *Prochromadorella ditlevseni* | 32 | (3) |
| *Ptycholaimellus ponticus* | 0.5-43 | (1, 3) |
| *Sabatieria ornata* | 39 | (3) |
| *Sabatieria punctata* | 0.5-40 | (2, 3) |
| *Sabatieria vasicola* | 39 | (3) |
| *Spirinia parasetifera* | 21-43 | (3) |
| *Symplocostoma tenuicolle* | 27 | (3) |
| *Terschellingia longicaudata* | 0.9 | (1) |
| *Thalassironus bipartitus* | 40 | (3) |
| *Thalassoalaimus tardus* | 22 | (2) |
| *Theristus acer* | 5.3 | (2) |
| *Viscosia glabra* | 0.9 | (2) |
| **Copepoda** | | |
| *Amonardia normani* | 6-54 | (5) |
| *Bulbamphiascus inermis* | 15-53 | (5) |
| *Canuella perplaxa* | 0.5-70 | (4) |
| *Cletocamptus confluens* | 0.5-60 | (5) |
| *Cyclopina gracilis* | 7-64 | (5, 6) |
| *Ectinosoma melaniceps* | 13-37 | (6) |
| *Enhydrosoma caeni* | 11-39 | (6) |
| *Enhydrosoma gariene* | 3-39 | (6) |
| *Halectinosoma curticorne* | 5-32 | (6) |
| *Halicyclops neglectus* | 3-49 | (5, 6) |
| *Harpacticus littoralis* | 7-67 | (4) |
| *Heterolaophonte strömi* | 7-72 | (5) |
| *Mesochra lilljeborgi* | 4-85 | (4) |
| *Microarthridion fallax* | 8-35 | (6) |
| *Nannopus palustris* | 0.5-38 | (6) |
| *Nitocra lacustris* | 3-34 | (4) |
| *Paracyclopina nana* | 3-35 | (5) |
| *Tachidius discipes* | 0.5-32 | (5) |
| *Tisbe holothuriae* | 9-39 | (6) |

quihue marsh and Radziejewsa & Drzycimski (1988) indicated that ostracods constituted 17 to 43 % of the total meiofauna in Szczecin lagoon. The prominence of ostracods seems to be a typical feature in eutrophic and polluted Baltic coastal lagoons. Sometimes oligochaetes can constitute a non negligible component of meiofauna. For instance, Dye (1983) reported the following numbers from a South African mangrove : nematodes : 80.4 %, copepods : 6.4 %, oligochaetes : 4.7 %. Fleeger (1985) found oligochaetes in significant numbers in a bayou where the salinity ranged from 3-26 ‰. This latter observation corroborates the fact that marine oligochaetes prefer oligohaline and mesohaline conditions (Giere, 1975).

It has been known for many decades that benthic communities in brackish water have fewer species than either marine or freshwater communities (Remane, 1933). This is also true for meiofauna. For instance, Bilio (1966) listed 60, 59, 2 and 4 meiofauna species in eu-, poly-, meso – and oligohaline water, respectively. Heip *et al.* (1985) listed the dominant brackish water and marine nematodes invading brackish water. From the 155 species listed, only 18 are restricted to brackish water.

Brackish water nematodes have been divided into six groups according to salinity by Gerlach (1953) and this was later followed and adapted by several authors. However, such groupings appear to be artificial and differ from place to place; different environmental factors may interact, the most important being type of sediment. As an example, the structure of meiobenthic copepod assemblages was investigated from a range of sediment types collected in nine different biotopes along the French Atlantic coast (Castel, 1986). The sampling stations were representative of estuarine and lagoon environments with salinities ranging from 0.5 to 38 ‰. Using correspondence analysis it was shown that two stations with similar salinity regime had low faunistic affinity because the sediments differed greatly ( % silt : 2-5 % and 80-90 % respectively). On the other hand, two stations with high faunistic affinity had different salinity regimes (0.5-23.5 ‰ and 22.4-34.8 ‰ respectively) but quite similar sediment characteristics ( % silt : 80-99 % and 80-90 % respectively). Thus, sediment structure is probably a prominent factor in explaining the gradients of faunal assemblages.

Another factor that could influence the distribution of meiofauna is the degree of isolation. By definition lagoons are bodies of water connected to the sea by an inlet. Thus, lagoons are semi-isolated from the sea and a gradient of salinity (either positive or negative) is found from the inlet to the inner part of the lagoon. Salinity is regarded by most authors as the abiotic master factor in brackish water habitats. However, brackish water species are strongly euryhaline (Table II). They are adapted, not only to low or high salinity, but also to fluctuations. So, one can wonder whether salinity or water regime characteristics, e.g. connection to freshwater and marine habitats, determine the species composition in lagoon environments.

The importance of isolation in structuring meiobenthic communities was suggested by Escaravage & Castel (1989). They studied more specifically meiobenthic copepods living in the dyked lagoons of Arcachon Bay by sampling different points located at an increasing distance from the sluice. The isolation from the sea resulted either in under – or over-salinity, depending on the presence or the absence of freshwater input. Dilution of seawater had two origins : direct input by a river in one case (station LT in Fig. 1) or rain and groundwater in the other (station C1 in Fig. 1). The abundance of meiofauna in the most oligohaline stations was very low (Fig. 1-A) which is a common observation for meiobenthos living near freshwater inputs (Hicks & Coull, 1983). Highest densities were found in the isolated and hypersaline stations. Nematodes were dominant near the marine input on the one hand, near the river input on the other. The species richness and diversity (Shannon index) of Copepods showed two peaks corresponding to fluvial influence on the one hand, to marine intrusion on the other (Fig. 1-B). The most isolated stations had lowest number of species and diversity. Four species consituted the bulk of the copepod community. *Canuella perplexa* dominated in the station situated near the sluice and decreased in abundance in the isolated stations (Fig. 1-C). *Halicyclops neglectus* and *Paracyclopina nana* characterized the stations submitted to direct fluvial influence. In the stations characterized by the absence of external influence, *Cletocamptus confluens* was always dominant, whatever the salinity regime (2-15 ‰ in station C1 and 9-53 ‰ in station C5). Raibaut (1967) observed a similar pattern of distribution for meiobenthic Copepods living in the hypersaline lagoons of Camargue (12-102 ‰). *Canuella perplexa* associated to *Mesochra lilljeborgi* were the dominant species in the channel connecting the lagoon with the sea, whereas *Cletocamptus retrogressus* was dominating in the inner lagoon. From these examples it is clear that : (1) the species composition is different in two hypohaline areas of identical salinity if one area is submitted to direct fluvial input and the other is subject to dilution by rain and groundwater, and (2) the species composition may be the same in two areas with different salinity if their degree of isolation is identical.

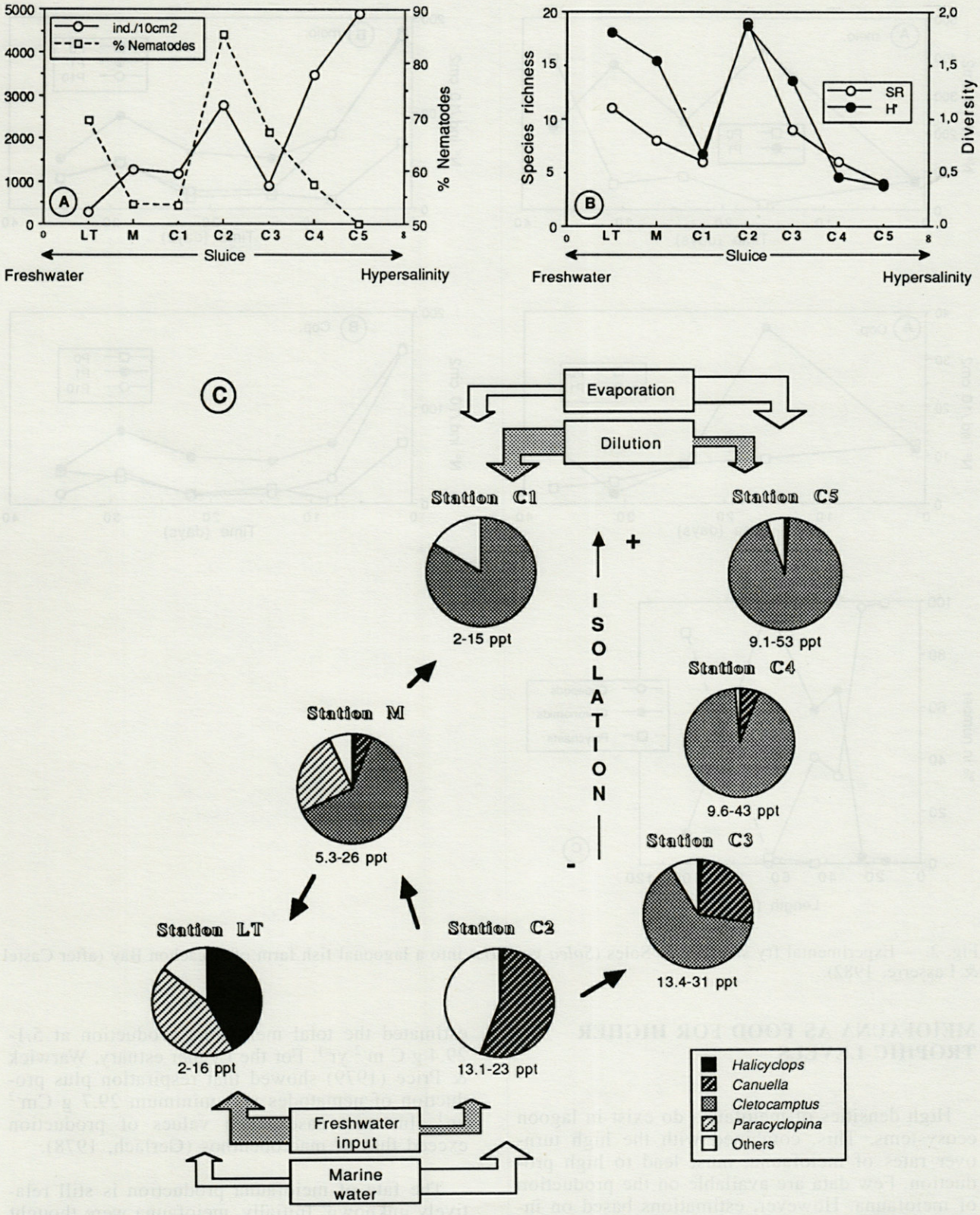



Fig. 1. – Meiobenthic copepods of the dyked lagoons of Arcachon Bay (modified from Escaravage & Castel, 1989). Station C2 : situated near the sluice connecting the lagoon to marine water. Station C5 : isolated, hypersaline station except during rainfall. Station C1 : isolated hypohaline station diluted by groundwater. Station LT : submitted to direct fluvial input.

A, Average abundance (ind. 10 $cm^{-2}$) and % nematodes relative to the total meiofauna. B, Variation of the copepod species richness (SR) and diversity (Shannon index, H'). C, Relative abundance (in percent) of the dominant copepod species. The annual salinity range is indicated for each station.

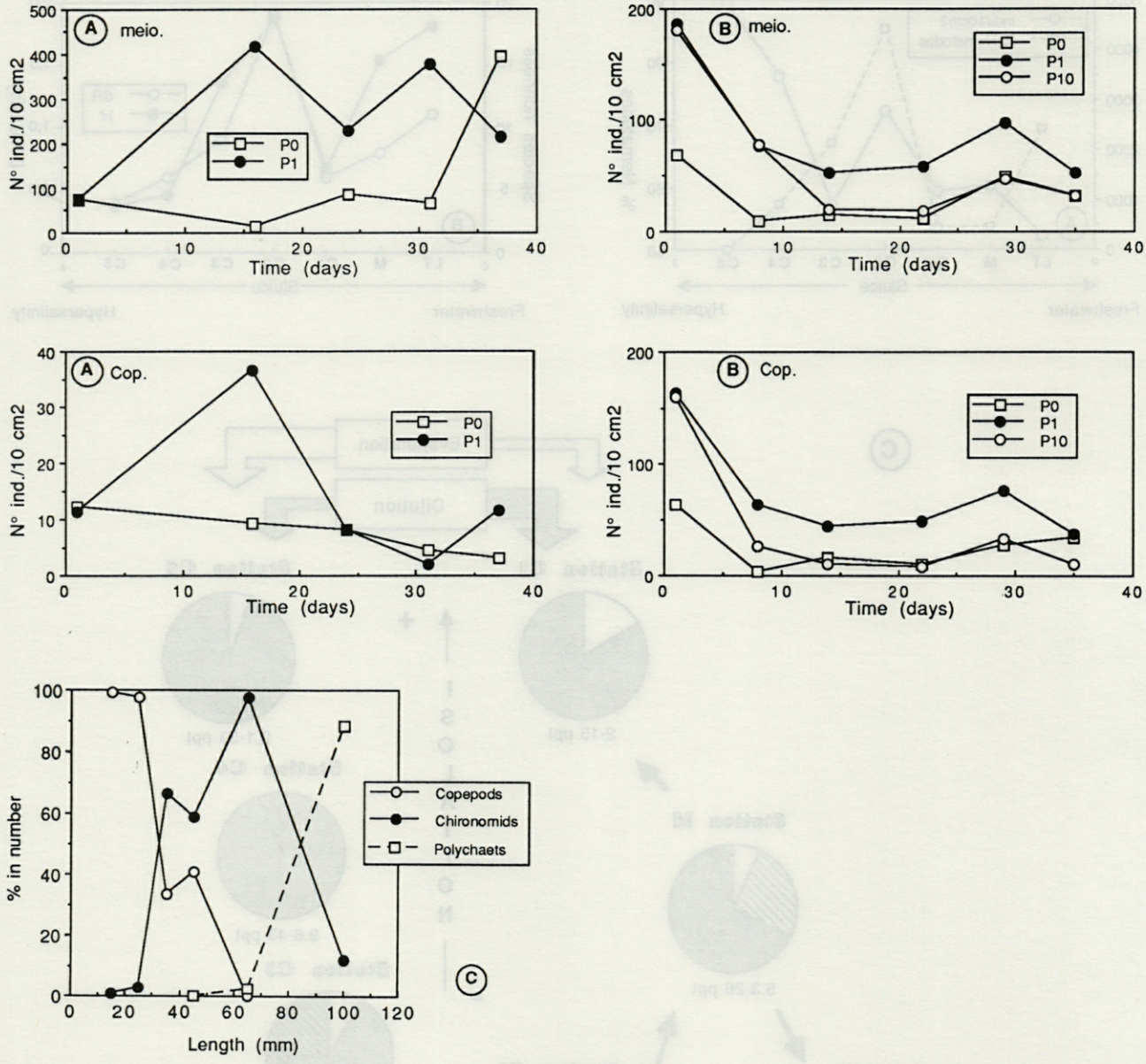



Fig. 2. – Experimental fry stocking of Soles (*Solea vulgaris*) into a lagoonal fish farm of Arcachon Bay (after Castel & Lasserre, 1982).

## MEIOFAUNA AS FOOD FOR HIGHER TROPHIC LEVELS

High densities of meiofauna do exist in lagoon ecosystems. This, combined with the high turnover rates of meiofauna, must lead to high production. Few data are available on the production of meiofauna. However, estimations based on indirect methods and/or extrapolations indicate that meiofaunal production in estuarine and lagoonal areas is in the order of grams C $m^{-2}$ $yr^{-1}$. For instance, in the fish ponds of Arcachon Bay, Garcia-Lanciego (1990) computed values between 1 and 7 g C $m^{-2}$ $yr^{-1}$. In the oyster parks and seagrass beds of Arcachon Bay, Escaravage *et al.* (1989) estimated the total meiofauna production at 5.1-29.4 g C $m^{-2}$ $yr^{-1}$. For the Lynher estuary, Warwick & Price (1979) showed that respiration plus production of nematodes was minimum 29.7 g $Cm^{-2}$ $yr^{-1}$. In most cases such values of production exceed that of macrobenthos (Gerlach, 1978).

The fate of meiofauna production is still relatively unknown. Initially, meiofauna were thought to be an energetic dead-end and Mc Intyre (1971) suggested that meiofauna populations were controlled principally through internal predation. Examples of such predation are numerous (see Gee, 1989) but the real impact on the populations remains to be clarified. Heip & Smol (1976) calculated that, in a Belgian brackish water pond, much

Tabl. III. – Diet of six juvenile fish (Lt < 50 mm) living in the brackish ponds of Arcachon Bay (after Castel, 1985). Frequency of occurrence (in %) of the prey copepods. P = pelagic, E = epibenthic, B = burrowing.

| | | *Dicentrarchus labrax* | *Atherina boyeri* | *Gambusia affinis* | *Gasterosteus aculeatus* | *Mugil sp Liza ramada* | *Pomatoschistus microps* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Temora longicornis* | P | 1.9 | | | | | |
| *Paracalanus parvus* | P | 1.9 | | | | 7.4 | |
| *Euterpina acutifrons* | P | 9.4 | 7.7 | | | | |
| *Acartia grani* | P | 5.7 | 5.4 | | | | |
| *Acartia bifilosa* | P | 74.1 | 16.9 | | | 40.7 | |
| *Cyclopina gracilis* | E | 1.9 | 16.2 | 41.2 | | | 9.1 |
| *Mesochra lilljeborgi* | E | 1.9 | 6.2 | | 25.0 | 3.7 | |
| *Ectinosoma melaniceps* | E | 1.9 | 6.9 | 50.0 | | 3.7 | |
| *Tisbe sp* | E | 17.0 | 3.8 | | | 7.4 | 9.1 |
| *Amonardia normani* | E | 3.8 | 43.1 | 66.7 | 62.5 | 7.4 | 27.3 |
| *Heterolaophonte strömi* | E | | 7.7 | 33.3 | 25.0 | | 27.3 |
| *Harpacticus littoralis* | E | 3.8 | 9.2 | 33.3 | 37.5 | | |
| *Paradactylopodia sp* | E | 3.8 | 0.8 | | | 11.1 | |
| *Halicyclops neglectus* | E | 1.9 | | | | 3.7 | |
| *Halactinosoma curticorne* | B | | | | 25.0 | 3.7 | |
| *Tachidius discipes* | B | 7.5 | 13.8 | 16.7 | 37.5 | 22.2 | 63.6 |
| *Bulbamphiascus inermis* | B | | | | | 3.7 | |
| *Nannopus palustris* | B | 1.9 | | | | | |
| *Paraleptastacus spinicauda* | B | | 3.8 | | | | 18.2 |

of the production of Harpacticoid copepods could be consumed by the predatory Polyp *Protohydra leuckarti*, however in most studies dealing with intra-meiofaunal predation, quantitative data are lacking.

Over the past fifteen years, research on feeding of larger organisms has shown that meiofauna are much more integrated into the food webs. Evidence that selective deposit-feeding macrofauna, predatory macroinfauna and epibenthic crustacea utilize meiofauna becomes stronger and stronger (Coull & Bell, 1979; Gee, 1989). Similarly, it is now clear that there is a significant transfer of energy directly from meiofauna to fish. Flatfish and gobies, which are frequent in coastal lagoons, appear to be the main group of fish feeding on meiofauna. Other species of fish feeding on meiofauna include Mullets (Lasserre *et al.*, 1976) which are prevalent in muddy habitats. Mangrove swamps (Odum & Heald, 1972) are inhabited by a wide variety of small, meiofauna-eating fish.

Meiofauna are small animals and are therefore most likely to be consumed by juvenile fish. Data from literature (see Gee, 1989) show that meiofauna form a significant food only for fish up to 30-60 mm (example in Fig.2). Furthermore, these data suggest that the switch from meiofauna to other sources of food is often very rapid.

Although nematodes are generally dominant in the sediments, their abundance in fish stomachs is negligible. In most instances, fish appear to consume copepods in preference to any other meiofaunal organisms. The selection for meiobenthic copepods is related to the behaviour of the fish. An example is given in Table III. The diet of six species of juvenile fish (Lt < 50 mm) was investigated in the fish ponds of Arcachon Bay (Castel, 1985). The preference was determined using the frequency of occurrence of copepod species in the stomachs. Copepods were classified according to Castel & Lasserre (1977) as planktonic, epibenthic and burrowing species. All fish fed primarily on copepods. Their overall frequency of occurrence in the fish foregut varied between 63 % and 100 %. Two other groups were also ingested, i.e. amphipods (F = 1-34 %) and chironomids (F = 21-53 %), but copepods were always the preferred preys. Amongst the copepods all ecological types were captured, from pelagic to burrowing species. However, some differences existed between the species of fish. The Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*) mainly fed on pelagic copepods (F = 78 %) and secondarily on epibenthic species (F = 44.1 %). The Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), the Mosquitofish (*Gambusia affinis*) and the Smelt (*Atherina boyeri*) principally fed on epibenthic Copepods. However, the Stickleback and the Mosquitofish, which live in the shallowest part of the studied lagoon, are able to ingest significantly burrowing Copepod species (F = 37.5 and 16.7 % respectively), contrary to the Smelt which is more pelagic. Mullets (*Mugil sp, Liza ramada*) and Gobies (*Pomatoschistus microps*) are the most benthophageous fish.

Furthermore, meiofauna-eating fish are able to select certain species of Copepods. Gee (1987) showed that, in a sandflat, Flatfish and Gobies were feeding almost exclusively on one species, *Asellopsis intermedia*, irrespective of its abundance in the sediment. During an acclimation experiment of Sole (*Solea vulgaris*) in the fish ponds of Arcachon Bay, Castel & Lasserre (1982) observed that the copepod *Cletocamptus confluens* was never eaten although it represented 26-47 % of the copepod fauna in the sediment. The Sole

preferred *Halicyclops neglectus* and *Paracyclopina nana* which live at the sediment surface. Gee (1989) discussed the selection of copepods in the fish diet. Generally fish locate their prey and pick individual items. The activity levels of copepods make them more vulnerable to predation. Furthermore, the superficial distribution of copepods makes them more available than nematodes. So far, only the Mullet, which feeds by indiscriminately sucking up the surface of the mud, has been reported to have a higher proportion of nematodes than copepods in the diet at size when they become detritivores (Lasserre *et al.*, 1976).

A few authors have attempted to quantitatively estimate the uptake of meiofauna (principally Harpacticoid copepods) by fish to determine whether food limitation might be a factor in the survival of juvenile fish, whether predation might have a significant influence on Harpacticoid population dynamics. Feller & Kaczynski (1975), studying the predation of meiobenthos by juvenile Salmon observed that the density of Harpacticoid copepods decreased by a factor 3 between April and May. Conversely, Sibert *et al.* (1977), in another site, calculated that the total biomass of copepods represented 22 times the food requirements of the juvenile Salmon between March and May. However, Sibert (1979) indicated that the productivity of *Harpacticus uniremis*, the principal prey, was only slightly higher than these food requirements. In a Bermuda lagoon, only 0.1 % of a population of *Longipedia helgolandica* might disappear daily due to the predation by juvenile Pomasyidae (Alheit & Scheibel, 1982). In contrast, in a sublittoral fine sand site, Morais & Bodiou (1984) calculated that the Solonette (*Buglossidium luteum)* could consume between 56 % and 137 % of *Longipedia scotti* production.

From these studies, it appears that the impact of predation on copepods varies greatly from site to site and/or from one predator to the other. In his review of meiofauna as food for fish, Gee (1989) indicated that the impact of fish predation on meiofauna populations seems to be greater in sublittoral muddy sediments than in intertidal sediments. Thus it can be hypothesized that the impact of predation might be significant in lagoons which are in great part subtidal and where the sediment is often muddy. Unfortunately, quantitative data are very scarce. However, in one study by Castel & Lasserre (1982) fry stocking trials of Soles (*Solea vulgaris*) into lagoonal impoundments of Arcachon Bay have been made to estimate the influence of predatory activity on the food web. The interacting mechanism meiofauna-Sole was studied in experimental enclosures stocked with one Sole/$m^2$ and ten Sole/$m^2$, and compared to control enclosures (no Soles). Juvenile Soles, measuring 20-30 mm, feed selectively on copepods (Fig. 2-C); for 1 Sole/$m^2$, meiofaunal abundance, outside copepods which stayed at the same level, was increased significantly (Fig. 2-A). For 10 Sole/$m^2$, the abundance of all meiofauna populations decreased. Using Soles measuring > 80 mm (thus non feeding on meiofauna) at a density of 1 ind./m2, all meiofauna groups, including copepods, were increased (Fig. 2-B). From these observations it can be concluded that : i) a high concentration of predators is necessary to significantly affect copepod populations and, ii) at reasonable densities Sole are able to promote meiofauna abundance. The high density of Sole used in this study (10 ind./$m^2$) is much more than numbers found in natural conditions. Considering the high turnover rates of copepods in coastal lagoons it seems unlikely that fish predation could seriously affect their abundance. Furthermore, these observations support Gee's (1989) suggestion that copepods could be used in mariculture. One unexpected finding was the promotion of meiofauna by the presence of Soles. Such enhancement of meiofauna was obtained by Castel (1984 b) after introduction of Clams (*Ruditapes philippinarum*) in small ponds of the Atlantic coast and Escaravage & Castel (1990) with a Shrimp (*Palaemonetes varians*) introduced in the above mentioned fish ponds of Arcachon Bay. In all these shallow impoundments the water is rarely renewed and this creates eutrophic conditions, the organic-rich sediment being poorly oxygenated. The biological activity of the macrofaunal organisms may keep the surface sediment aerated. This, obviously, may favour meiofauna. Macrofaunal activities also stimulate microorganisms while excretion enhances bacterial and microphytobenthic production which results in an enhancement of the trophic resources available for meiofauna. These studies illustrate the peculiar nature of the lagoonal habitat and more specifically of the sediment and its associated productions which are probably much more reactive than in open marine systems.

## CONCLUSION

Studies on (strictly) lagoonal meiofauna are rather few. It is somewhat surprising since coastal lagoons are generally of easy access and are populated by few species; this should render *in situ* studies easier. The accessibility and shallowness of the lagoon environment allow investigators to take undisturbed samples easily. This is undoubtly an advantage for field experimentation. Coull & Palmer (1984) showed the usefulness of field manipulations with meiofauna as research tools. A number of difficulties encountered in intertidal areas or marine subtidal environments do not exist in lagoons. For instance, caging is not recom-

mended in sandy or hydrodynamically rigorous areas because of artifacts induced by the cages (e.g. altered sedimentation rates). Such artifacts do not occur to such a degree in lagoons due to the weak hydrodynamism.

Trophic interactions studies can be made without recourse to caging. Transplanting predators into naturally limited habitats is a fruitful approach for studying interactions. Coastal lagoons are suitable for such experiments insofar as part of their surface can be divided into compartments (see for instance Castel & Lasserre, 1982). The same design can be used for studying the impact of disturbance by macrofauna (see Castel, 1984b as an example).

Coastal lagoons appear to be more suitable than any other marine environment for meiobenthic population and production studies. Production estimates of meiobenthic populations in the sea do not exist, in great part because the logistics of sampling subtidal sediment prohibit the use of the classical methods in production studies (analysis of growth or mortality of cohorts in the field). To date, production in the field has been measured only for 5 species of Harpacticoid copepods : *Huntemannia jadensis, Microarthridion littorale, Tachidius discipes, Paronychocamptus nanus* and *Canuella perplexa*, and 1 species of ostracod : *Cyprideis torosa* (see references in Ceccherelli & Mistri, 1991 in which *P. nanus* is missing, see Herman & Heip, 1985 for this species). All these species, except *H. jadensis* live in estuaries and lagoonal environment. It is not surprising that the production of *T. discipes, P. nanus, C. perplexa* and *C. torosa* was effectively measured in lagoons.

## BIBLIOGRAPHY


AISSA P. et P. VITIELLO, 1984. Impact de la pollution et de la variabilité des conditions ambiantes sur la densité du méiobenthos de la lagune de Tunis. *Rev. Fac. Sci. Tunis* **3** : 155-177.

ALHEIT J. and W. SCHEIBEL, 1982. Benthic harpacticoids as a food source for fish. *Mar. Biol.* **70** : 141-147.

ALONGI D.M., 1987. Intertidal zonation and seasonality of meiobenthos in tropical mangrove estuaries. *Mar. Biol.* **95** : 447-458.

ARMONIES W., 1986. Free living Plathelminthes in North sea salt marshes : adaptations to environmental instability. An experimental study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **99** : 181-197.

BILIO M., 1966. Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord – und Ostsee. II. Ökologische Faunenanalyse : Hydrozoa, Nematodes, Rotatoria, Gastrotricha, Nemertini, Polychaeta, Oligochaeta, Halacaridae, Ostracoda, Copepoda. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **51**(1) : 147-195.

BOUCHER G. et R. BOUCHER-RODONI, 1984. Quantification des rejets azotés biogènes à l'interface des parcs ostréicoles. Rapp. "GIS Aquaculture Nord Vilaine", 82/2785, 45 p.

CASTEL J., 1984a. Struture et dynamique des peuplements de Copépodes dans des écosystèmes eutrophes littoraux (côte Atlantique). Thèse Doct. Etat ès-Sci., Univ. Bordeaux I, 336 p.

CASTEL J., 1984b. Influence de l'activité bioperturbatrice de la Palourde (*Ruditapes philippinarum*) sur les communautés méiobenthiques. *C. R. hebd. Acad. Sci. Paris* **299**, sér. III : 761-764.

CASTEL J., 1985. Importance des copépodes méiobenthiques lagunaires dans le régime alimentaire des formes juvéniles de poissons euryhalins. *Bull. Ecol.* **16** : 169-176.

CASTEL J., 1986. Facteurs de distribution des peuplements de copépodes méiobenthiques dans des écosystèmes eutrophes littoraux (côte Atlantique). *Cah. Biol. Mar.* **27** : 441-455.

CASTEL J., P.J. LABOURG, V. ESCARAVAGE, I. AUBY and M.E. GARCIA, 1989. Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio – and macrobenthos in tidal flats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **28** : 71-85.

CASTEL J. et P. LASSERRE, 1977. Colonisation et distribution spatiale des copépodes dans des lagunes semi-artificielles. *In* Biology of Benthic Organisms. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford-New York, 129-146.

CASTEL J. et P. LASSERRE, 1982. Régulation biologique du méiobenthos d'un écosystème lagunaire par un alevinage expérimental en soles (*Solea vulgaris*). *Oceanol. Acta*, Proc. Intern. Symp. Coastal Lagoons, Bordeaux, France, 8-14 September 1981, 243-251.

CECCHERELLI V.U. e F. CEVIDALLI, 1981. Osservazioni preliminari sulla bionomia dei popolamenti meiobentonici della Sacca di Scardovari (Delta del Po), con particolare riferimento ai Nematodi ed ai Copepodi. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca* **3** : 265-281.

CECCHERELLI V.U. and M. MISTRI, 1991. Production of the meiobenthic Harpacticoid Copepod *Canuella perplexa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **68** : 225-234.

CLASING E., 1976. Fluctuaciones anuales de la meiofauna en la marisma de Chinquihue (puerto Montt, Chile). *Studies Neotrop. Fauna Environment* **11** : 179-198.

COULL B.C. and S.S. BELL, 1979. Perspectives of marine meiofaunal ecology. *In* Ecological processes in coastal and marine systems. Edited by R.J. Livingston, Plenum, 189-216.

COULL B.C. and M.A. PALMER, 1984. Field experimentation in meiofaunal ecology. *Hydrobiologia* **118** : 1-19.

DYE A.H., 1977. An ecophysiological study of the benthic meiofauna of the Swartkops estuary. MSc thesis, Univ Port Elizabeth, South Africa.

DYE A.H., 1983. Composition and seasonal fluctuations of meiofauna in a Southern African mangrove estuary. *Mar. Biol.* **73** : 165-170.

ESCARAVAGE V. et J. CASTEL, 1989. Application de la notion de confinement aux peuplements méiobenthiques des lagunes endiguées du Bassin d'Arcachon (côte Atlantique). *Acta Oecol., Oecol. Gener.* **10** : 1-17.

ESCARAVAGE V. and J. CASTEL, 1990. The impact of the lagoonal shrimp *Palaemonetes varians* (Leach) on meiofauna in a temperate coastal impoundment. *Acta Oecol.* **11** : 409-418.

ESCARAVAGE V., M.E. GARCIA & J. CASTEL, 1989. The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay, France). *In* : Topics in marine biology. Edited by J.D. Ros, *Scient. Mar.* **53** : 551-559.

FELLER R.J. and V.W. KACZYNSKI, 1975. Size selective predation by juvenile Chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on epibenthic prey in Puget Sound. *J. Fish. Res. Bd Can.* **32** : 1419-1429.

FENCHEL T., 1978. The ecology of micro – and meiobenthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **9** : 99-121.

FLEEGER J.W., 1985. Meiofaunal densities and copepod species composition in a Louisiana, U.S.A., estuary. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **104** : 321-332.

GARCIA-LANCIEGO M.E., 1990. Ecologia de los Nematodos libres marinos en ecosistemas litorales explotados (Bahia de Arcachon). Tesis doctoral, Univ. Navarra, Pamplona, 204 p.

GEE J.M., 1987. Impact of epibenthic predation on estuarine intertidal harpacticoid copepod populations. *Mar. Biol.* **96** : 497-510.

GEE J.M., 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.* **96** : 243-261.

GERLACH S.A., 1953. Die biozönotische Gliederung der Nematoden Fauna an den deutschen Küsten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **41** : 411-512.

GERLACH S.A., 1978. Food chain relationships in subtidal silty sand, marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (Berl.)* **33** : 55-69.

GIERE O., 1975. Population structure, food relations and ecological role of marine Oligochates, with special reference to meiobenthic species. *Mar. Biol.* **31** : 139-156.

HEIP C. and N. SMOL, 1976. On the importance of *Protohydra leuckarti* as a predator of meiobenthic populations. *In* Proceedings 10th European Marine Biology Symposium. Edited by G. Persoone and E. Jaspers, vol. 2, Universa Press, Wetteren, 285-294.

HEIP C., M. VINCX and G. VRANKEN, 1985. The ecology of marine Nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **23** : 399-489.

HERMAN P.M.J. and C. HEIP, 1985. Secondary production of the harpacticoid copepod *Paronychocamptus nanus* in a brackish-water habitat. *Limnol. Oceanogr.* **30** : 1060-1066.

HICKS G.R.F. and B.C. COULL, 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **21** : 67-175.

HODDA M. and W.L. NICHOLAS, 1986. Temporal changes in littoral meiofauna from the Hunter River estuary. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* **37** : 729-741.

KONDALARAO B. and K.V. RAMANAMURTY, 1988. Ecology of intertidal meiofauna of the Kakinada Bay (Gautami-Godavari estuarine system), East coast of India. *Indian Journ. Mar. Sci.* **17** : 40-47.

LASSERRE P., J. RENAUD-MORNANT and J. CASTEL, 1976. Metabolic activities of meiofaunal communities in semi-enclosed lagoons. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. *In* Proceedings 10th European Marine Biology Symposium. Edited by G. Persoone and E. Jaspers, vol. 2, Universa Press, Wetteren, 313-414.

MARE M.F., 1942. A study of the marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **25** : 517-554.

MARTENS P.M. and E.R. SCHOCKAERT, 1986. The importance of turbellarians in the marine meiobenthos : a review. *Hydrobiologia* **132** : 295-303.

Mc INTYRE A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.* **44** : 245-290.

Mc INTYRE A.D., 1971. Control factors on meiofauna populations. *Thalassia Jugosl.* **7** : 209-215.

MORAIS T. De and J.-Y. BODIOU, 1984. Predation on meiofauna by juvenile fish in a western Mediterranean flatfish nursery ground. *Mar. Biol.* **82** : 209-215.

MUUS B.J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Meddr. Danm. Fisk. og-Havunders.* **5** : 1-316.

ODUM W.E. & E.J. HEALD, 1972. Trophic analysis of an estuarine mangrove community. *Bull. Mar. Sci.* **22** : 671-738.

PHILLIPS F.E. & J.W. FLEEGER, 1985. Meiofauna meso-scale variability in two estuarine habitat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **21** : 745-756.

RADZIEJEWSKA T. and I. DRZYCIMSKI, 1988. Meiobenthic communities of the Szczecin lagoon. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* **6** : 162-172.

RAIBAUT A., 1967. Recherches écologiques sur les Copépodes Harpacticoïdes des étangs côtiers et des eaux saumâtres temporaires du Languedoc et de Camargue. *Thèse doct. Etat ès-Sci., Univ. Montpellier*, 238 p.

REMANE A., 1933. Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna in der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters. Kiel* **21 :** 161-221.

SIBERT J.R., 1979. Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo estuary. II. Meiofauna available as food to juvenile Chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *J. Fish. Res. Bd Can.* **36** : 497-503.

SIBERT J.R., T.J. BROWN, M.C. HEALEY and B.A. KASK, 1977. Detritus-based food webs : Exploita-

tion by juvenile Chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Science* **190** : 649-650.

VITIELLO P. et P. AISSA, 1979. Observations sur la méiofaune d'une lagune sud-méditerranéenne. *Rapp. Proc. verb. Réun. Comm. int. Explor. Scient. Mer Médit.* **25/26** (3) : 137-138.

WILLEMS K.A., Y. SHARMA, C. HEIP and A.J.J. SANDEE, 1984. Long-term evolution of the meiofauna at a sandy station in Lake Grevelingen, The Netherlands. *Neth. J. Sea Res.* **18** : 418-433.

*Reçu le 16 mars 1992; received March 16, 1992*
*Accepté le 20 avril 1992; accepté April 20, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 137-145

# ÉTUDE DE LA DYNAMIQUE DE L'ÉTANG DE THAU PAR MODÈLE NUMÉRIQUE TRIDIMENSIONNEL

## *Dynamical study in the Thau lagoon, 3D numerical model*

P. LAZURE

*IFREMER, Centre de Brest, BP 70, 29280 Plouzané, France*

ÉTANG DE THAU
DYNAMIQUE
MODÈLE NUMÉRIQUE TRIDIMENSIONNEL

RÉSUMÉ – Les principaux aspects de la dynamique de l'étang de Thau sont étudiés à l'aide d'un modèle numérique tridimensionnel. A l'intérieur de l'étang, les circulations induites par le vent apparaissent très différentes suivant la profondeur et donnent lieu, localement, à des mouvements verticaux. Cependant, en raison du brassage vertical important, le transport d'un élément dissous conservatif s'effectue suivant la valeur moyenne sur la profondeur du courant. L'influence des marées astronomiques et barométriques sur les échanges entre l'étang et la mer, par l'intermédiaire des canaux de Sète, ont ensuite été étudiés.

THAU LAGOON
DYNAMICS
3D NUMERICAL MODEL

ABSTRACT – The main dynamical processes in the Thau Lagoon have been studied with a 3D numerical model. Inside the lagoon, the wind induced circulations show great variations at different depths and may produce locally, vertical currents. However, the transport of a dissolved and conservative element is done according to the depth-mean current because of the vertical mixing. The influence of the astronomical and barometrical tides on the exchanges by the channels of Sete, between the lagoon and the sea has been studied afterwards.

## INTRODUCTION

Le mouvement et le mélange des masses d'eaux dans l'étang de Thau est provoqué par les facteurs hydrologiques et climatiques. Peu de mesures directes de paramètres physiques ayant été effectuées dans cette zone, la connaissance actuelle de la dynamique de l'étang repose sur plusieurs études par modèles numériques entreprises dans le cadre du programme ECOTHAU (Jouffre et Amanieu, 1991). Les modèles utilisés (modèles bidimensionnels horizontaux) ont privilégié une vision plane du bassin en raison des faibles profondeurs et de l'homogénéité verticale de la colonne d'eau.

Dans ce contexte, il est apparu intéressant d'étudier l'influence des principaux processus physiques à l'aide d'un modèle tridimensionnel, susceptible de compléter les études précédentes et de mettre en évidence quelques aspects nouveaux de la dynamique. Cette étude restera toutefois quelque peu schématique en raison d'un manque de données nécessaires à la calibration et à la validation des résultats obtenus.

## FACTEURS PHYSIQUES

L'étang de Thau (Fig. 1) est la plus grande lagune du littoral languedocien, il mesure une vingtaine de km de long et 4 dans la plus grande largeur. La profondeur moyenne est de l'ordre de 4 m et peut atteindre localement 10 m. On distingue généralement 2 parties, l'étang des Eaux Blanches au voisinage de Sète et le Grand Etang.

Un cinquième de sa superficie est occupé par les parcs conchylicoles qui en font l'un des principaux producteurs de Moules et d'Huitres de la Méditerranée.

La communication avec la mer est assuré par les canaux de Sète par lesquels transite la majeure partie des échanges et au sud ouest, le canal de Pisses-Saumes partiellement ensablé et encombré par les végétaux.

Les apports d'eau douce à l'étang sont en moyenne assez faibles mais peuvent être temporairement massif en raison du climat de type méditerranéen qui règne sur la zone. Les canaux du Midi et du Rhône à Sète constituent épisodiquement quelques apports d'eau douce.

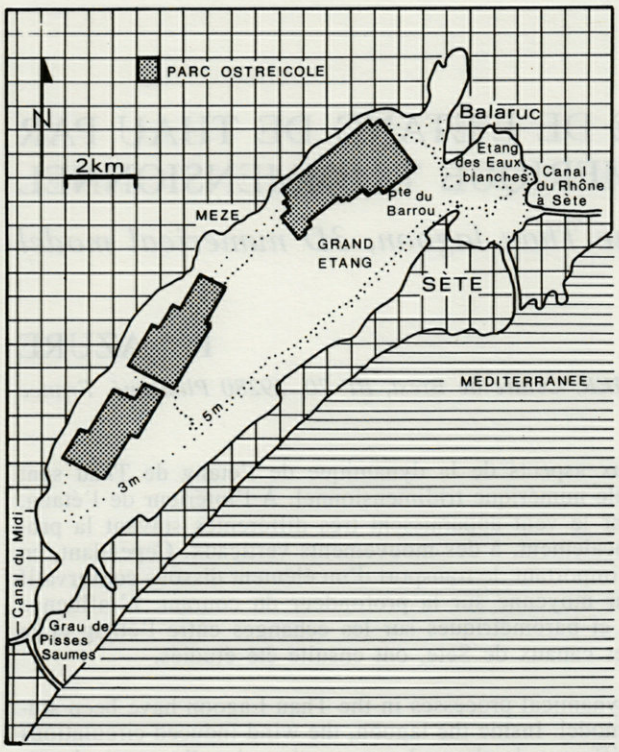



Fig. 1. – Zone d'étude.
*Studied area*

Les températures de l'eau dans l'étang suivent un cycle saisonnier dont l'amplitude est plus marquée qu'en mer. En hiver, les eaux sont plus froides qu'en mer, cette tendance s'inversant durant la période estivale. De même, la salinité est légèrement plus faible en hiver et plus élevée en été. Il n'a pas été observé de stratification durable dans l'étang aussi bien en température qu'en salinité.

Le vent souffle quasiment en permanence sur la zone, on ne note pas plus de 5 jours de vent nul en moyenne par an (Millet, 1989). Trois directions sont privilégiées, le vent de nord-est (mistral), le vent de nord-ouest (tramontane) généralement le plus violent et le vent de sud-est (marin).

## FACTEURS DYNAMIQUES

La dynamique de l'étang revêt deux aspects étroitement liés. D'une part, le mouvement des eaux à l'intérieur du bassin et d'autre part, les échanges avec la mer par l'intermédiaire des canaux.

Le vent est le principal moteur des courants à l'intérieur de l'étang, les circulations de densité peuvent être considérées comme beaucoup plus faibles ou très locales en raison des faibles volumes d'eau douce apportés.

Plusieurs études par modèles mathématiques bidimensionnels horizontaux (IMFT-BCEOM, 1987; Millet, 1989; Rosello-Tournoud, 1991) ont mis en évidence les circulations moyennes (intégrées de la surface au fond) induites par le vent. Celles-ci s'organisent en cellules dont le nombre et la taille dépendent directement de la force et de la direction du vent.

La dynamique des échanges avec la mer est assurée par trois facteurs fondamentaux dont les influences se superposent : la marée astronomique, les marées barométriques et le vent. Des mesures de courants dans le canal de Sète et de niveaux dans l'étang (IMFT-BCEOM, 1987) ont permis de quantifier quelque peu l'ampleur de ces échanges. Les débits dans le canal montrent nettement les influences combinées de la marée astronomique et d'une composante de plus longue période liée directement à la différence de niveau de part et d'autre du canal. Les circulations induites dans l'étang par les échanges avec la mer semblent, a priori, faibles au regard des flux entrant ou sortant par rapport au volume du bassin. Néanmoins, ces échanges revêtent une importance particulière car ils maintiennent le caractère marin de l'étang de Thau.

## MODÉLISATION

Le modèle utilisé pour cette étude est un modèle tridimensionnel. Moyennant quelques hypothèses très classiques en milieu littoral (hydrostaticité et hypothèse de Boussinesq) les équations de Navier-Stokes sont résolues suivant une méthode de séparation des modes internes et externes. Les discrétisations spatiales sont effectuées selon une maille régulière, chaque variable étant décalée pour obtenir une plus grande précision des différences finies. Sur la verticale, un changement de repère normalise la profondeur dans le but de conserver un nombre de mailles constant (coordonnées « sigma »). De plus amples précisions concernant le modèle ont été publiées récemment (Lazure et Salomon, 1991).

Le point considéré généralement comme le plus critique pour ce type de modèle est la formulation de la turbulence. Pour cette application, un modèle de turbulence basé sur l'équation de l'énergie cinétique turbulente a été développé (Rodi, 1987). L'examen des résultats obtenus à partir de ce modèle a montré que la turbulence sur la zone était régie par un équilibre local entre la production et la dissipation de l'énergie cinétique turbulente. Compte tenu des faibles profondeurs, le milieu ne conserve quasiment pas la mémoire d'un coup de

vent. Ces observations ont alors permis de simplifier le modèle initial qui dans cette configuration particulière se réduit au modèle classique de longueur de mélange de Prandte.

L'influence des parcs à Huitres sur la circulation a été paramètrée de manière très empirique. Le coefficient de viscosité dans les parcs à Huitres a été fixé à 100 $cm^2/s$ de manière à réduire de façon notable les courants dans cette zone comme l'ont montré les mesures de Grenz (1989).

La zone a été discrétisée selon un pas d'espace de 400 m. La topographie est issue de la carte marine n°6839 et des levés particuliers aux alentours des parcs à huitres. On a défini 10 niveaux également répartis sur la verticale. Le vent a été considéré constant en force et en direction sur toute la zone.

## RÉSULTAT

### *A. Simulations du bassin fermé : action du vent*

Deux simulations effectuées pour des vents de directions différentes seront présentées, d'une part un vent de nord est (45°) de 10 m/s et d'autre part un vent de nord-ouest (315°) de même force. Ces situations types ont l'avantage de mettre en valeur les différences de circulations produites par un vent soufflant dans l'axe du bassin et perpendiculairement à la plus grande longueur.

En raison des faibles non-linéarités, les circulations induites par des vents de direction opposée sont de signe inversé.

Les circulations simulées peuvent être observées par niveaux ou plus globalement par le flux d'eau intégré, de la surface au fond, comme aurait pu le calculer un modèle bidimensionnel horizontal.

#### Simulation d'un vent de nord-est

Lorsque le vent se lève, la mise en mouvement du plan d'eau donne naissance à une oscillation longitudinale (seiche) dont la période correspond au temps que met une onde de surface à parcourir l'étang dans les deux sens, soit environ 1 h 30. L'amplitude est de quelques centimètres, les courants induits par cette seule onde sont de l'ordre du centimètre par seconde et constants de la surface au fond. L'influence d'une telle onde sur le milieu peut être qualifiée de mineure en raison de son amortissement rapide et des phénomènes plus importants qui s'y superposent.

L'état stationnaire est atteint au bout d'une dizaine d'heures pour un vent modéré. La surface du plan d'eau s'incline de telle sorte que la tension du vent en surface équilibre le gradient de pression, la différence de niveau d'un bout à l'autre de l'étang atteint alors une dizaine de centimètres. Les champs de courants en surface et au fond (fig. 2A, 2B) révèlent une circulation complexe ou règnent à la fois des structures tourbillonnaires horizontales et verticales. Par faibles profondeurs, les masses d'eau se déplacent de la surface au fond dans le sens du vent. Par continuité, il est alors nécessaire que s'établisse un flux global de retour au centre de l'étang dirigé contre le vent. Celui-ci apparaît clairement sur la figure 2c représentant les flux d'eau. La tension du vent s'opposant à ce mouvement général au centre de l'étang, les courants de surface sont faibles.

#### Simulation d'un vent de nord-ouest

Les circulations en surface et au fond (fig. 3A, B) apparaissent très différentes suivant la profondeur, le courant étant orienté dans le sens du vent en surface et opposé au fond. On observe donc des mouvements verticaux (fig. 3D) près des parcs à huîtres qui jouent alors le rôle des côtes artificielles comme le soulignent Tournier *et al.* (1991). La présence de ces mouvements verticaux, bien qu'elle n'ait jamais été mise en évidence par la mesure a déjà été suspectée par ces auteurs par l'observation d'une accumulation de bio-dépôts à la lisière des parcs.

Les flux (fig. 3C) montrent par contre des structures tourbillonnaires très marquées. Un vaste tourbillon cyclonique règne dans le grand étang alors que de plus petites structures apparaissent au nord de la zone, il convient toutefois de rester prudent quant à la persistance et à la stabilité de ces tourbillons. En effet, deux simulations ont été effectuées pour un vent légèrement décalé de 22,5° vers l'ouest ou vers le nord. Les figures 4A et B montrent alors que le tourbillon initialement centré au milieu du bassin, s'élargit dans le sens de la longueur tout en se décalant d'une rive à l'autre, les flux les plus importants étant situés au centre de l'étang.

#### Autres simulations

Des simulations de vent de directions différentes ont fait apparaître des schémas de circulation tridimensionnels extrêmement variables. Les flux moyens montrent par contre quelques points communs. Dans le grand étang, les flux principaux se situent au centre et dans la direction du vent. Les flux de retour se décalent d'une rive à l'autre suivant la composante du vent perpendiculaire à l'axe de l'étang. Quelle que soit la direction du vent, l'étang des eaux blanches est le siège d'une ou deux cellules distinctes et se trouve générale-

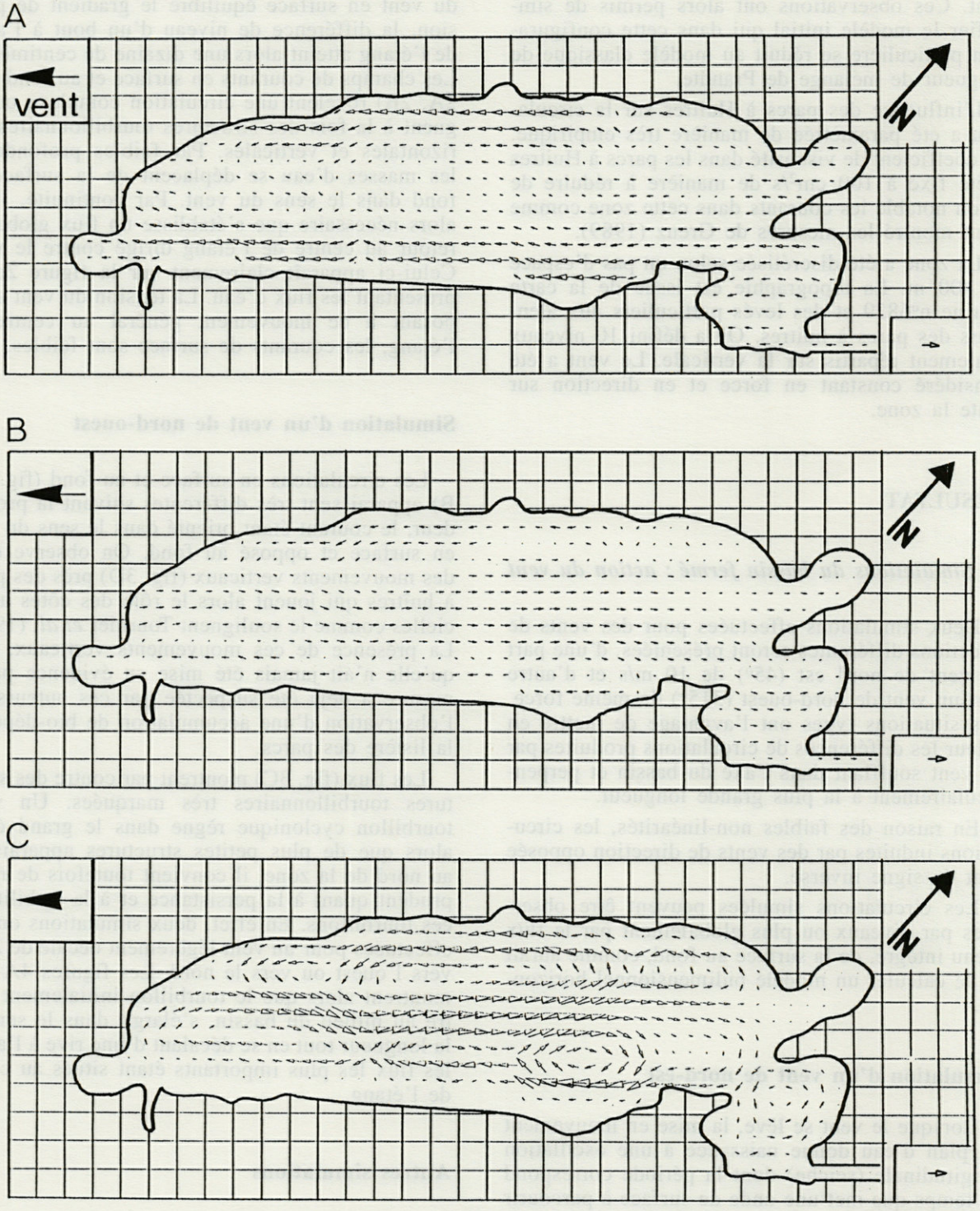



Fig. 2. – Vent. A, Courants de surface, Echelle = 10 cm/s; B, Courants de fond, Echelle = 10 cm/s; C, flux d'eau, Echelle = 0,1 $m^2/S$.

*Wind. A, Surface currents, Scale vector = 10 cm/s; B, Bottom current, Scale vector = 10 cm/s; C : Flux; Scale vector = 0,1 $m^2/s$.*

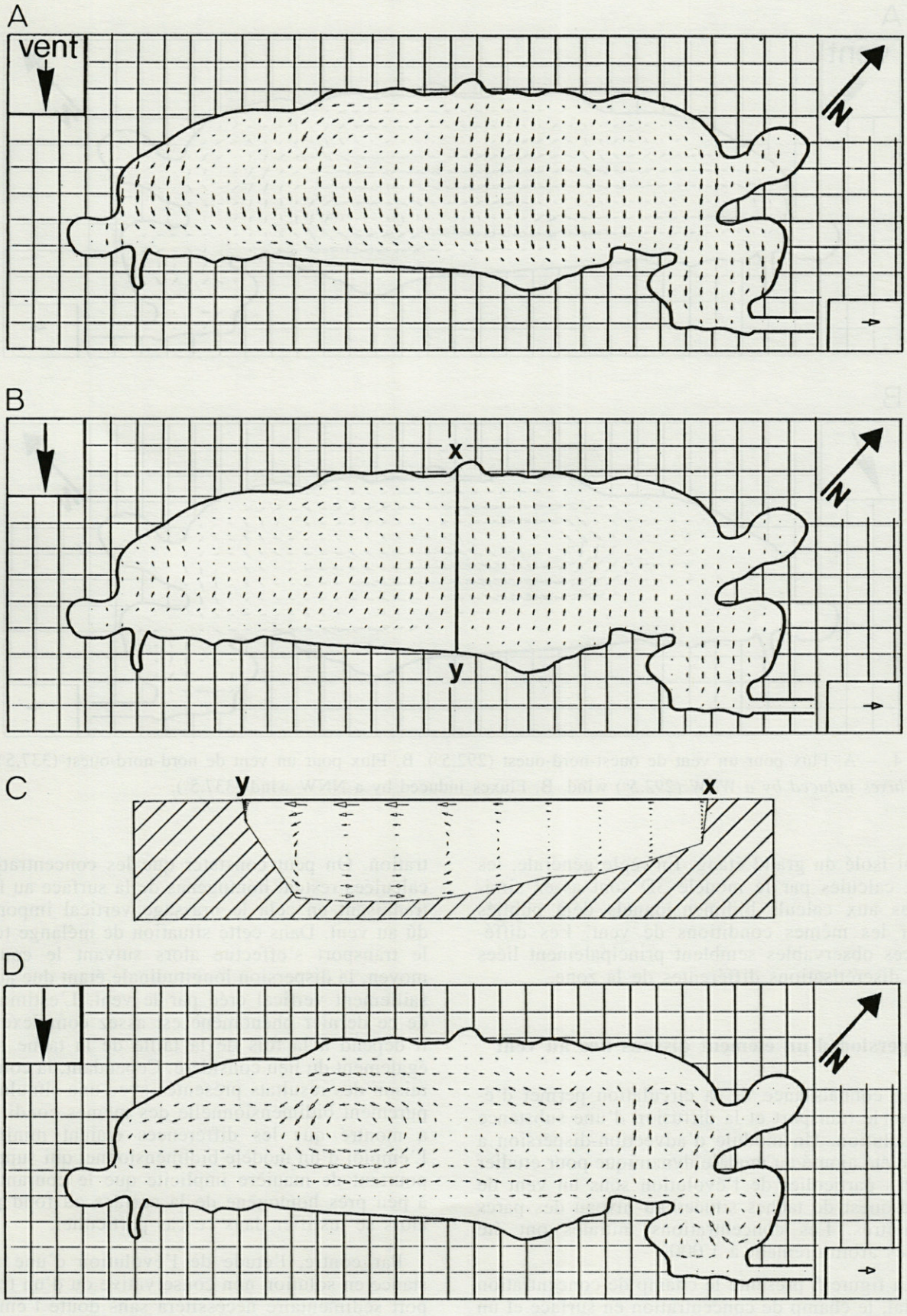



Fig. 3. – A, B, C, même légende que fig. 2. D, profil vertical de courant.
*A, B, C, same legend as fig. 2., D, vertical current section.*

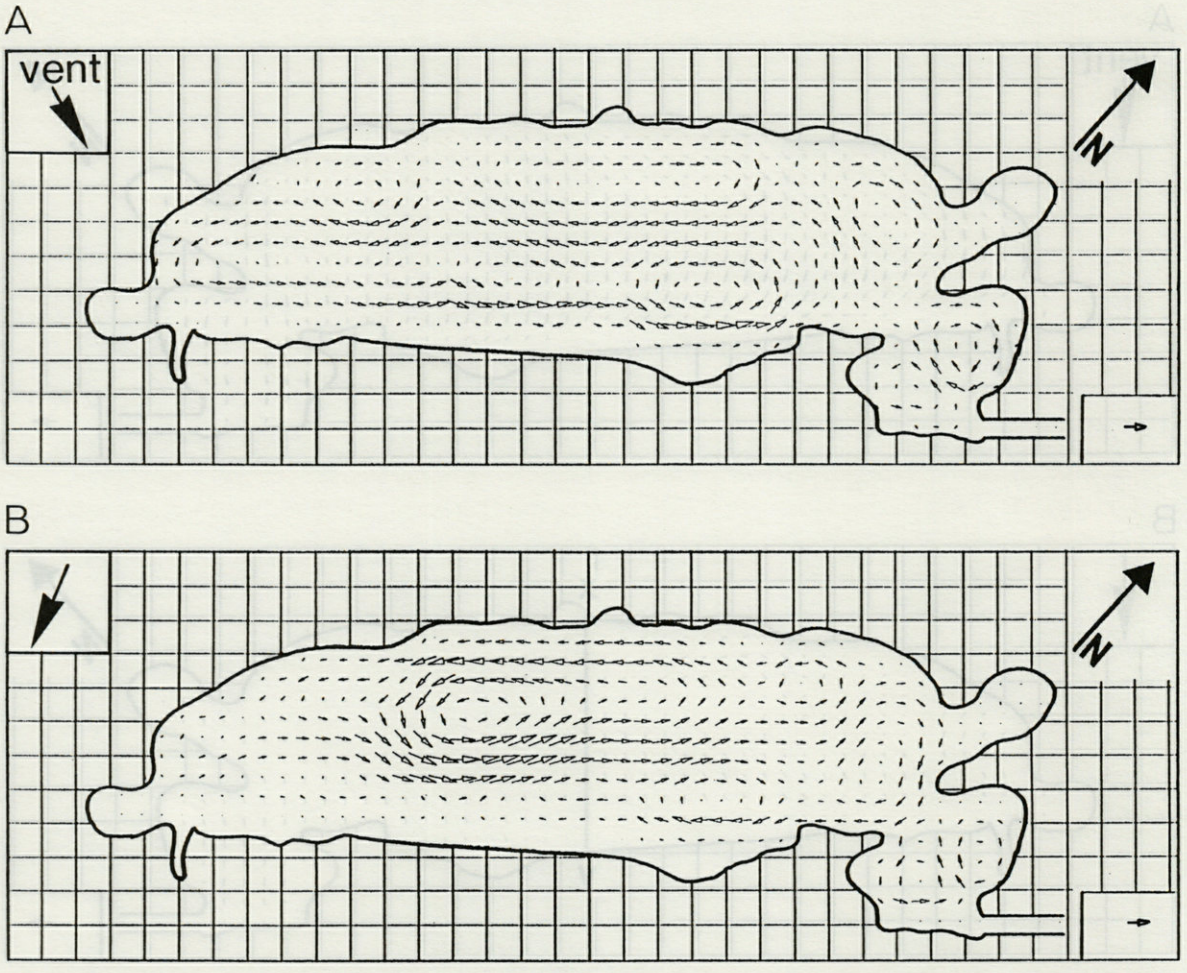



Fig. 4. – A, Flux pour un vent de ouest-nord-ouest (292,5°). B, Flux pour un vent de nord-nord-ouest (337,5°).
*A, Fluxes induced by a WNW (292.5°)* wind. B, Fluxes induced by a NNW wind (337.5°).

ment isolé du grand étang. En règle générale, les flux calculés par le modèle 3D sont assez similaires aux calculs bidimensionnels déjà publiés pour les mêmes conditions de vent. Les différences observables semblent principalement liées aux discrétisations différentes de la zone.

## Dispersion d'un élément dissous liée au vent

La connaissance de la circulation permet d'étudier le transport et la diffusion d'une substance en solution. Un module d'advection-dispersion a donc été ajouté au modèle dynamique pour étudier le cas particulier de l'évolution sous un vent de nord-ouest de taches situées au niveau des parcs à huîtres. Les concentrations initiales ont été fixées arbitrairement à 1 000.

La figure 5 présente le champ de concentration initial, le champ de concentration en surface et un profil vertical après 50 heures de simulation. L'influence du tourbillon central précédemment décrit apparaît très nettement sur le champ de concentration. On peut constater que les concentrations calculées restent homogènes de la surface au fond traduisant en cela le brassage vertical important dû au vent. Dans cette situation de mélange total, le transport s'effectue alors suivant le courant moyen, la dispersion longitudinale étant due au cisaillement vertical créé par le vent. L'estimation de ce dernier phénomène est assez complexe car il dépend à la fois de la taille de la tache mais également du lieu considéré. Cependant, la comparaison des résultats présentés avec une simulation purement bidimensionnelle des mêmes conditions a montré que les différences étaient minimes. L'emploi d'un modèle bidimensionnel qui suppose pourtant de manière implicite que le courant est à peu près homogène de la surface au fond peut alors se justifier dans ce cas particulier.

Par contre, l'étude de l'évolution d'une substance en solution non conservative ou d'un transport sédimentaire nécessitera sans doute l'emploi d'un modèle tridimensionnel car il est peu probable que l'homogénéité verticale puisse être vérifiée.

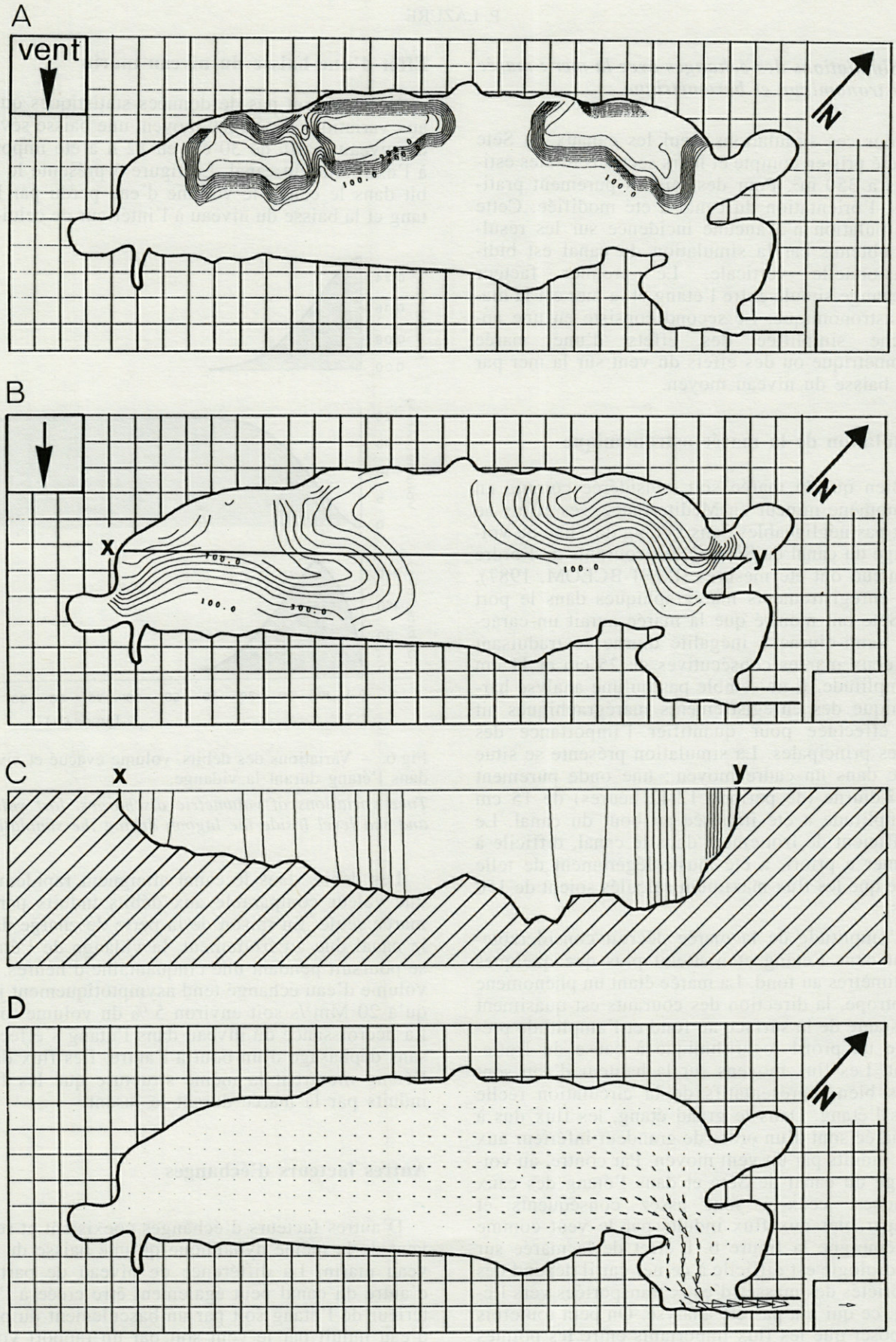



Fig. 5. – A, Champs de concentration initial. B, Champs de concentration après 50 h. C, Profil vertical de concentration. D, Flux maximum durant le jusant.

*A, Initial concentration field. B, Concentration field after 50 hours. C, Vertical concentration section. D, Maximum fluxes during ebb time.*

### *B. Simulations des échanges avec la mer : marée astronomique et barométrique*

Pour ces simulations, seul les canaux de Sète ont été pris en compte et leurs sections totales estimées à 350 $m^2$. Pour des raisons purement pratiques, l'orientation du canal a été modifiée. Cette manipulation n'a aucune incidence sur les résultats obtenus car la simulation du canal est bidimensionnelle verticale. Le premier facteur d'échange simulé entre l'étang et la mer est la marée astronomique. Le second consiste en une approche simplifiée des effets d'une marée barométrique ou des effets du vent sur la mer par une baisse du niveau moyen.

#### Simulation de la marée astronomique

Bien que la marée soit considérée comme un phénomène mineur en Méditerranée, ses effets ne sont pas négligeables dans l'étang de Thau au voisinage du canal de Sète où des courants de l'ordre du nœud ont été mesurés (IMFT-BCEOM, 1987). Les enregistrements marégraphiques dans le port de Sète ont montré que la marée aurait un caractère semi-diurne à inégalité diurne se traduisant par deux marées consécutives de 25 cm et 11 cm d'amplitude. Il ne semble pas qu'une analyse harmonique des enregistrements marégraphiques ait été effectuée pour quantifier l'importance des ondes principales. La simulation présente se situe donc dans un cadre moyen : une onde purement semi-diurne (de période 12,42 heures) de 15 cm d'amplitude a été imposée au bout du canal. Le coefficient de frottement dans le canal, difficile à estimer a priori, a été ajusté légèrement de telle sorte que les flux maximum calculés soient de 150 $m^3/s$.

L'amplitude de la marée décroît considérablement dans l'étang et n'atteint plus que quelques centimètres au fond. La marée étant un phénomène barotrope, la direction des courants est quasiment constante de la surface au fond et l'amplitude présente un profil logarithmique à cause du frottement. Les flux moyens sur la hauteur d'eau sont alors bien représentatifs de la circulation réelle dans l'étang. Dans le grand étang, les flux dus à la marée sont d'un ordre de grandeur inférieur aux flux induits par un vent moyen. Par contre, au voisinage du canal de Sète et dans l'étang des eaux blanches, ceux-ci sont assez conséquents et comparables aux flux induits par le vent comme en témoigne la figure 6. L'effet de la marée sur l'hydrologie est difficile à cerner car il dépend des propriétés des masses d'eaux transportées vers l'étang, ce qui n'a pas été analysé. On peut toutefois supposer que les flux importants entre les pointes de Balaruc et du Barrou vont contribuer de façon non négligeable à la dispersion entre le grand étang et l'étang des eaux blanches.

#### Effet d'une baisse du niveau marin

Ne disposant pas de données statistiques quant aux variations du niveau moyen, une baisse sévère du niveau marin de 30 cm en 12 h a été imposée à l'extrémité du canal. La figure 6 présente le débit dans le canal, le volume d'eau perdu par l'étang et la baisse du niveau à l'intérieur de celui-ci.

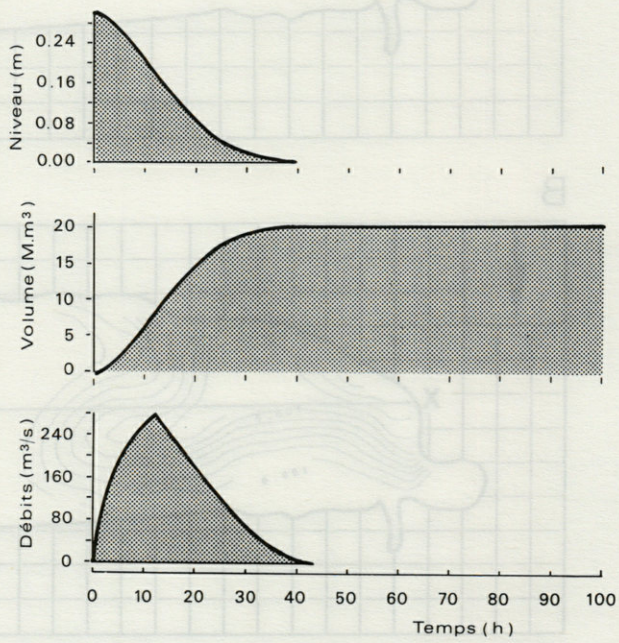



Fig.6. – Variations des débits, volume évacué et niveau dans l'étang durant la vidange.

*Time variations of volumetric discharges, lost volume and sea level inside the lagoon during the simulation.*

Les débits dans le canal atteignent rapidement une valeur comparable aux débits induits par la marée seule. En raison de la perte de charge dans le canal due au frottement, la vidange de l'étang se poursuit pendant une cinquantaine d'heures. Le volume d'eau échangé tend asymptotiquement jusqu'à 20 $Mm^3/s$ soit environ 5 % du volume total. La décroissance du niveau dans l'étang s'effectue sans déphasage d'un bout à l'autre. Les flux dans l'étang montrent la même structure que les flux induits par la marée durant le jusant.

#### Autres facteurs d'échanges

D'autres facteurs d'échanges coexistent et relèvent de la même dynamique qu'une baisse du niveau marin. La différence de niveau de part et d'autre du canal peut également être créée à l'intérieur de l'étang soit par un basculement du plan d'eau induit par le vent soit par un rapport volumétrique d'eau douce. Ce dernier aspect provoquera une différence de densité qui donnera lieu à une circulation de type estuarien, principalement

au voisinage du canal, l'eau la plus légère s'écoulant en surface.

## CONCLUSION

Cette étude théorique de la dynamique de l'étang de Thau a permis de confirmer quelques caractéristiques connues des courants moyens (intégrés de la surface au fond) et de mettre en valeur les aspects tridimensionnels de la circulation.

Ainsi, comme l'ont montré les études précédentes par modèle bidimensionnel, les courants moyens s'organisent en cellules conditionnées par la bathymétrie et varient suivant les caractéristiques du vent. Le rôle primordial de la topographie soulève alors le problème de la précision des données disponibles et de la discrétisation. En effet, l'utilisation des cartes marines dédiées avant tout à la navigation peut conduire à des sous-estimation dramatiques des profondeurs dans l'étang de Thau.

L'approche tridimensionnelle a permis de mettre en évidence des circulations très variables suivant la profondeur et la présence de mouvements verticaux localisés principalement près des côtes. Les courants de surface peuvent atteindre une vingtaine de centimètres par seconde pour un vent modéré. Les vents soufflant perpendiculairement à l'axe principal du bassin induisent les plus grandes variations du courant sur la verticale.

Cette étude préliminaire a permis également de révéler les points les plus critiques. Malgré les précautions prises dans le choix du modèle de turbulence, l'absence de mesure de courant à l'intérieur de l'étang ne permet pas de valider formellement les résultats obtenus. La paramétrisation totalement empirique de l'influence des parcs à huîtres apparaît également comme une limitation.

Enfin, une étude de l'étang à l'échelle saisonnière nécessiterait une connaissance des variations du niveau marin qui conditionne pour une grande part les échanges mer-étang. La modélisation d'une partie du plateau continental devrait être envisagée. A court terme, une analyse statistique des données marégraphiques disponibles dans le port de Sète en fonction des conditions météorologiques et hydrologiques semble la meilleure approche.

## BIBLIOGRAPHIE

GRENZ C., 1989. Quantification et destinée de la biodéposition en zones de production conchylicole intensive en méditerranée. Thèse Univ. Aix-Marseille.

I.M.F.T.-B.C.E.O.M., 1987. Etude de l'hydrodynamique du bassin de Thau par modélisation mathématique. Serv. Marit. Navig. Languedoc-Roussillon, 322-EME, 211 p.

JOUFFRE D. et M. AMANIEU, 1991. Ecothau : programme de recherches intégrées sur l'étang de Thau. Synthèse des résultats. D. Jouffre et M. Amanieu (eds.). Rapport USTL, 302 p.

LAZURE P., J.C. SALOMON, 1991. Coupled 2D and 3D modelling of coastal hydrodynamics. *Oceanologica Acta* **14** (2) : 173-180.

MILLET B., 1989. Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme Ecothau), *Oceanologica Acta* **12** (1) : 37-46.

RODI W., 1987. Examples of calculation method for flow and mixing in stratified fluids. *J. Geophysical Res.* **92** (C5) : 5305-5328.

ROSELLO-TOURNOUD M.G., 1991. Analyse du comportement d'un écosystème lagunaire à diverses échelles de temps et d'espace. Application à l'étang de Thau. Thèse Univ. Montpellier II, 302 p.

TOURNIER H., D. AUDABRAM, S. LANDREIN et J.M. DESLOUS-PAOLI, 1990. L'oxygène en été dans l'étang de Thau contribution à l'étude du risque de « malaïgue » R.I.DRO 90.02 LEM/SETE.

*Reçu le 15 novembre 1991; received November 15, 1991*
*Accepté le 4 février 1992; accepted February 4, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 147-156

# HÉTÉROGÉNÉITÉ GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU FLET (*PLATICHTHYS FLESUS*, OSTEICHTYES, PLEURONECTIDAE) LORS DE SA PHASE LAGUNAIRE

## *Genetic heterogeneity and seasonal evolution of the flounder* (Platichthys flesus, *osteichtyes, pleuronectidae*) *during its lagunar phase*

*P. BERREBI*

*Laboratoire de Génétique de l'Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 du CNRS, Université Montpellier II, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cédex 05, France*

POLYMORPHISME ALLOZYMIQUE
PLEURONECTIDAE
BIOTOPE LAGUNAIRE
ÉVOLUTION POPULATIONNELLE

RÉSUMÉ – Le Flet (*Platichthys flesus*) du Golfe du Lion est une espèce côtière qui passe la majeure partie de sa vie en milieu lagunaire (phase trophique). Cette étude s'attache, à l'aide de marqueurs enzymatiques obtenus par électrophorèse sur gel d'amidon horizontal, à décrire l'influence de cette phase hétérogène sur les caractéristiques génétiques des peuplements de flets tout au long de deux années. Des comparaisons génétiques (1) ponctuelles inter-lagunes et inter-lots intra-lagunes et (2) dans le temps, ont permis de proposer une hypothèse sur le rôle diversifiant des différentes lagunes et sur la biologie grégaire de cette espèce.

ALLOZYMIC POLYMORPHISM
PLEURONECTIDAE
LAGUNAR BIOTOPE
POPULATIONAL EVOLUTION

ABSTRACT – The flounder (*Platichthys flesus*) from the « Golfe du Lion » (southern France) is a coastal species which spends most of its life in lagoons (trophic phase). This study aims to describe the effect of that heterogeneous phase on the genetical characteristics of the flounders during two years by the means of enzymatic markers scored by horizontal starch gel electrophoreses. Comparisons within and between lagoons and between two years, suggested an hypothesis on the diversifying action of different lagoons and on the gregarious way of life of that species.

## INTRODUCTION

La particularité biologique marquante du Flet (*Platichthys flesus*) est son comportement migratoire. C'est un catadrome typique, dont la vie est strictement liée au cycle migratoire entre son lieu de ponte en mer et les zones saumâtres où il se nourrit : les étangs, la zone côtière, les estuaires et même les cours d'eau, à plus de 100 kilomètres de l'embouchure, en eau douce.

Nous intéressant ici à l'influence de la vie continentale (lagunaire) sur la génétique populationnelle de l'espèce dans le Golfe du Lion, il importe de bien définir les phases du cycle biologique, chacune agissant sur les autres :

— phase pélagique : la ponte s'effectue en mer. Vianet (1985) estime qu'elle s'effectue à la mi-février. Œufs et larves pélagiques constituent des stades de dispersion passive.

— phase de nurserie des O+ : les alevins après la métamorphose (dissymétrie), deviennent benthiques et nagent activement vers la côte. On observe les premières entrées en étang au mois de mars. C'est une période de croissance intense qui ralentira avec l'âge.

— migration des adultes vers les aires de ponte : la grande majorité des reproducteurs ont entre 2 et 3 ans. Cette migration débute en janvier.

— migration de retour : aucun phénomène de « homing » n'a pu être montré. Cette migration de retour est souvent nommée migration trophique.

— phase continentale ou phase trophique : on ignore tout des migrations entre étangs durant cette phase. Vianet (1985) pense qu'elles sont limitées aux nécessités alimentaires. Cette phase peut concerner des milieux variés et n'est pas exempte de péripéties car le milieu continental subit fortement les variations climatiques, les mi-

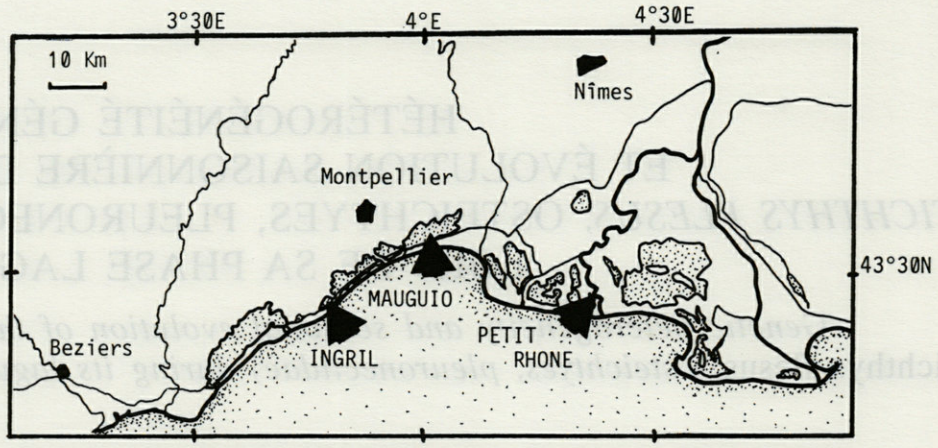



Fig. 1. – Carte du Golfe du Lion et localisation des stations analysées.
*Map of the « Golfe du Lion » and locations of sample sites.*

lieux lagunaires sont sujets à des eutrophisations dramatiques (malaïgues), et les estuaires subissent des pollutions d'origine humaine.

Pour une revue du cycle de l'espèce, se référer à Vianet (1985), Masson (1986) et Berrebi (1988) pour les populations françaises, Parsons (1978) et Badsha (1977) pour les îles britaniques, Cieglevicz (1962 et 1963) et Aro *et al.* (1982 et 1983) pour les côtes scandinaves, enfin Cunha (1984) pour les côtes portugaises.

L'objectif de ce travail est de définir, par un échantillonnage détaillé, les variations génétiques qu'impliquent ces migrations. La phase lagunaire a été choisie car elle est la plus longue (2/3 à 3/4 de la vie de l'espèce) et la plus hétérogène (multiples milieux continentaux possibles dans le Golfe du Lion) donc la plus susceptible d'induire des modifications génétiques. Ces variations ont été suivies dans le temps et dans l'espace. La technique choisie est l'électrophorèse des protéines enzymatiques sur gel d'amidon horizontal, seule technique permettant l'étude génétique d'un nombre important d'individus.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### *Echantillonnage*

Les récoltes en lagune se font par « capetchades » (pièges fixes). Bien que relativement ponctuel, surtout dans l'espace, ce mode de capture donne un échantillonnage moyen des Poissons s'étant déplacés aux abords du piège durant la période considérée. Pour l'étude des variations saisonnières, les captures ne comportant que quelques individus sont regroupées afin d'avoir des lots suffisamment importants lors des calculs. Ces « lots de capture » ont pour caractéristique de regrouper des individus pêchés au même endroit durant une période déterminée : 24 heures pour les études « inter-lagunes » et « inter-lots » (voir chapitre « résultats »), une semaine à un mois lors de l'étude de l'évolution saisonnière. Les étangs d'Ingril et de Mauguio ont été échantillonnés (fig. 1).

Les échantillons d'estuaire ont été pêchés avec un « globe » (filet professionnel monté sur tourniquets et barrant tout le fleuve). La station est située dans le Petit Rhône, à 5 km de l'embouchure (fig. 1).

Un total de 544 Flets, regroupés en 19 lots de capture, a été analysé dans ce travail. Les dates de prélèvements et les caractéristiques de chaque lot sont données dans le tableau I A.

### *Analyses biochimiques*

Les spécimens sont ramenés vivants au laboratoire, ou, dans certains cas, congelés par le pêcheur lui-même.

---

Tabl. I. – A, Liste des échantillons de Flets utilisés lors de cette étude. * les numéros correspondent aux études suivantes : 1 : étude inter-lagunes; 2 : études interlots / intralagunes de 1984; 3 : étude interlots / intralagunes de 1985; 4 : évolution saisonnière. B, liste et caractéristiques des systèmes enzymatiques utilisées dans les comparaisons de cette étude. * les numéros correspondent aux études suivantes : 1 : étude inter-lagunes; 2 : étude interlots / intralagunes de 1984; 3 : étude interlots / intralagunes de 1985; 4 : évolution saisonnière.

*A, list of the flounders samples used in the study : * the numbers correspond to : 1 : inter-lagunar study; 2 : inter-lots / intra-lagunar study of 1984; 3 : inter-lots / intra-lagunar study of 1985; 4 : seasonal evolution. B, characteristics of the enzymatic systems used in the comparative studies. * the numbers correspond to : 1 : inter-lagunar study; 2 : inter-lots / intra-lagunar study of 1984; 3 : inter-lots / intra-lagunar study of 1985; 4 : seasonal evolution.*

Les extraits enzymatiques sont obtenus par broyage d'environ 1 g de muscle ou de foie en présence de tampon approprié, centrifugations et récupération de surnageant.

Les électrophorèses des protéines enzymatiques ont été réalisées selon les techniques de Shaw et Prasad (1970) et de Harris et Hopkinson (1976), modifiées selon Berrebi (1988). Les estérases prennent une grande place, par leur polymorphisme, dans les résultats. Elles constituent un système enzymatique qui pose souvent de gros problèmes de lecture. Ceux-ci ont été largement résolus par l'emploi d'inhibiteurs (Berrebi *et al.*, 1990). Les locus polymorphes utilisés dans la présente étude sont résumées dans le tableau I B.

Le locus *Gpi-2* présente un polymorphisme à allèle nul. Pour estimer la fréquence des allèles, il est postulé que ce locus est en équilibre selon la loi de Hardy-Weinberg et que seul l'homozygote nul est totalement inactif. De ce fait, la fréquence de l'allèle nul est calculé par la racine carrée de la fréquence du génotype nul-nul.

A

| Noms abrégés des lots de pêche | Date de capture | Lieu de capture | Effectif | Utilisé dans l'étude numéro* |
|---|---|---|---|---|
| A | 07/84 | Petit Rhône | 43 | 1 |
| B | 11/84 | Mauguio | 18 | 1 |
| C | 12/84 | " | 15 | 1 |
| D | 11/84 | Ingril | 37 | 1+4 |
| E | 12/84 | " | 152 | 1+4 |
| F | 04/84 | Ingril | 18 | 2+4 |
| G | 05/84 | " | 19 | 2+4 |
| H | 05/84 | " | 13 | 2 |
| I | 05/84 | " | 14 | 2 |
| J | 06/85 | Ingril | 12 | 3+4 |
| K | 07/85 | " | 27 | 3+4 |
| L | 07-08/85 | " | 18 | 3+4 |
| M | 09-10/85 | " | 35 | 3+4 |
| N | 11-12/85 | " | 20 | 3+4 |
| AV84 | 04/84 | Ingril | 34 | 2+4 |
| MA84 | 05/84 | " | 46 | 2+4 |
| JN84 | 06/84 | " | 15 | 4 |
| SE84 | 09/84 | " | 27 | 4 |
| NO84 | 11/84 | " | 24 | 1+4 |
| DA84+DB84 | 12/84 | " | 15 | 1+4 |
| JN85 | 06/85 | " | 12 | 3+4 |
| JT85 | 07/85 | " | 27 | 3+4 |
| AO85 | 08/85 | " | 18 | 3+4 |
| SE85 | 09/85 | " | 35 | 3+4 |
| NO85 | 11/85 | " | 20 | 3+4 |
| JA86 | 01/86 | " | 18 | 4 |

B

| Systèmes enzymatiques | Nomenclature E. C. | locus polymorphes | Tampon | Utilisé dans l'étude numéro* |
|---|---|---|---|---|
| AAT | 2.6.1.1. | Aat-2 | PC6,3 | 1+3+4 |
| EST | 3.1.1.1. | Est-1 | Poulik | 2 |
| | | Est-2 | " | 2 |
| | | Est-3 | TCBL7,0 | 1+2+3+4 |
| GPI | 5.3.1.9. | Gpi-2 | Poulik | 1+3+4 |
| IDH | 1.1.1.42 | Idh-F | TC8,0 | 1+3+4 |
| MPI | 5.3.1.8 | Mpi | TCBL7,0 | 1+3+4 |
| PGM | 2.7.5.1. | Pgm | Poulik | 1+2+3+4 |
| SOD | 1.15.1.1. | Sod | Poulik | 1+4 |

### *Age des Flets*

Il a été déterminé par otholotométrie selon la technique de Vianet (1985).

### *L'analyse des données*

— Comparaison statistique des fréquences : les fréquences des allèles mis en évidence par les études électrophorétiques ont été comparées sur les effectifs alléliques absolus, en considérant les échantillons 2 à 2, par des tests de Khi-2. Cela a été fait en adoptant les conventions suivantes dans les cas où un des effectifs attendus est inférieur à 5 :

Si la différence entre effectifs attendus et observés n'est pas significative, on peut considérer ce résultat comme acquis (les faibles effectifs ayant pour tendance de faire « gonfler » la somme du Khi-2).

Si le test montre une différence significative, cela n'est pas définitif : il faut refaire le test en cumulant les effectifs des 2 allèles (ou 3 si nécessaire) de plus faible fréquence.

Si ce cumul aboutit à une matrice carrée 2x2 dans laquelle 1 ou 2 effectifs attendus restent inférieurs à 5, la correction de Yates pour les très faibles effectifs est appliquée (selon Heller 1968 adapté de Yates 1934).

— Analyses factorielles : les analyses factorielles réalisées à partir des données de génétique, ont été faites en adoptant un codage génotypique (en 0 et 1), qui amplifie les différences par rapport au codage allélique dont She *et al.* (1987) s'est servi.

Deux types d'analyses factorielles ont été utlisés : l'analyse factorielle des correspondances ou AFC (Benzécri, 1973), et l'analyse factorielle discriminante des correspondances ou AFDC (Berrebi, 1988) en codage génotypique. Cette dernière analyse utilise en éléments actifs les « Centres de gravité » de tous les individus d'un lot. Ces « super individus » ont les caractéristiques génétiques moyennes des individus qu'ils regroupent. En les projetant sur un même plan (le plan principal de l'AFDC correspondant aux axes 1 et 2) et en les

Tabl. II. – Fréquences alléliques et tests comparatifs de Khi-2 entre échantillons de Flets capturés à 3 localités de juillet à déc. 1984. Les différences non significatives (-), significatives (+, P > 95 %) ou hautement significatives (++, P > 99 %) sont dans les mêmes proportions quand on compare des localités éloignées ou quand on compare la même localité à un mois d'intervalle.

*Allelic frequencies and Chi-2 tests between flounder samples from 3 localities from July to December 1984. Not significant (-), significant (+, P > 95 %) or hightly significant (++, P > 99 %) differences are in same proportions when comparing distant stations or comparing samples of the same station during a month.*

| ORIGINE | RHONE | MAUGUIO | MAUGUIO | INGRIL | INGRIL | TESTS DE KHI-2 ENTRE LES LOTS: | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| DATE | JUIL84 | NOV84 | DEC84 | NOV84 | DEC84 | | | | | | | | | | |
| N° LOT | A | B | C | D | E | | | | | | | | | | |
| NOMBRE | 43 | 18 | 15 | 17 | 152 | A/B | A/C | A/D | A/E | B/C | B/D | B/E | C/D | C/E | D/E |
| Aat-2 | 86 | 36 | 30 | 34 | 304 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 65 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,02 | | | | | | | | | | |
| 85 | 0,06 | 0 | 0 | 0,03 | 0,06 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,94 | 1 | 1 | 0,97 | 0,92 | | | | | | | | | | |
| Est-3 | 84 | 36 | 28 | 34 | 204 | - | - | + | - | + | - | - | - | ++ | - |
| 87 | 0,03 | 0,06 | 0,11 | 0,12 | 0,05 | | | | | | | | | | |
| 91 | 0,11 | 0,08 | 0,32 | 0,09 | 0,19 | | | | | | | | | | |
| 96 | 0,38 | 0,44 | 0,36 | 0,41 | 0,36 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,48 | 0,42 | 0,21 | 0,38 | 0,4 | | | | | | | | | | |
| Gpi-2 | 86 | 36 | 30 | 34 | 308 | - | - | - | ++ | - | - | ++ | - | + | ++ |
| 001 | 0 | 0 | 0 | 0,24 | 0,40 | | | | | | | | | | |
| 100 | 1 | 1 | 1 | 0,76 | 0,52 | | | | | | | | | | |
| 102 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,08 | | | | | | | | | | |
| Idh-F | 84 | 36 | 30 | 34 | 304 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 65 | 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0,01 | | | | | | | | | | |
| 80 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,99 | 1 | 1 | 1 | 0,98 | | | | | | | | | | |
| 118 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| Mpi | 82 | 36 | 30 | 32 | 308 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 95 | 0,04 | 0,05 | 0,07 | 0 | 0,05 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,96 | 0,95 | 0,93 | 1 | 0,95 | | | | | | | | | | |
| Ppm | 80 | 36 | 30 | 34 | 306 | - | - | - | - | - | - | - | + | + | - |
| 60 | 0 | 0,06 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| 68 | 0,1 | 0,11 | 0,23 | 0,06 | 0,09 | | | | | | | | | | |
| 81 | 0,09 | 0,11 | 0,13 | 0,03 | 0,12 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,76 | 0,69 | 0,6 | 0,91 | 0,76 | | | | | | | | | | |
| 115 | 0,05 | 0,03 | 0,04 | 0 | 0,03 | | | | | | | | | | |
| Sod | 86 | 36 | 30 | 34 | 290 | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 30 | 0 | 0 | 0,1 | 0,03 | 0,02 | | | | | | | | | | |
| 100 | 1 | 1 | 0,9 | 0,97 | 0,98 | | | | | | | | | | |

reliant en fonction de leur date de prélèvement, on peut tracer une « trajectoire multidimensionnelle » représentant les modifications moyennes des caractéristiques génétiques dans le temps (voir « Evolution saisonnière »).

Afin d'éviter des distorsions excessives, aussi bien en AFC qu'en AFDC, les individus porteurs de variables représentées moins de 5 fois dans l'analyse ne sont pas utilisés en éléments actifs, mais placés en éléments supplémentaires (ils n'in-

fluent pas sur l'analyse mais sont cependant positionnés).

## RÉSULTATS

### *Hétérogénéité inter-lagunes*

Il s'agit des différences génétiques qui séparent les lots de même âge, au cours d'une même phase (ici la phase continentale), mais vivant dans des lagunes différentes.

Pour cela, les lots A, B, C, D et E, pêchés entre juillet et décembre 1984 dans le Petit Rhône (à 5 km de l'embouchure), dans l'étang de Mauguio (près de Carnon) et dans l'étang d'Ingril (près de l'étang de Thau) ont été comparés (fig. 1). Les deux localités extrêmes sont distantes d'environ 60 km, ce qui est peu pour une espèce marine.

Le tableau II détaille les fréquences alléliques et les résultats des comparaisons effectuées entre lots de capture. Nous remarquons que (1) sur les 56 tests faits entre localités différentes, 8 montrent des différences significatives, soit une proportion de 14 % et que (2) sur les 14 tests faits entre même localités à des périodes très proches, 2 sont significatifs, soit 14 % également.

Les différences génétiques entre échantillons des diverses localités ne peuvent donc pas être attribuées à la distance qui les sépare ni aux caractéristiques des milieux colonisés.

### *Hétérogénéité inter-lots et intra-lagune*

Afin de tester l'homogénéité génétique des Flets capturés dans une même lagune (ici l'étang d'Ingril) et durant la même saison, 2 études successives ont été effectuées en 1984 et en 1985 (pour estimer la persistance des phénomènes observés).

— étude de 1984 : il s'agit d'adultes pêchés dans l'étang d'Ingril : échantillons F, G, H et I, réunissant 64 adultes récoltés entre le 24 avril et le 11 mai 1984 soit à leur retour de fraie (tabl. III). Sur les 24 tests de Khi-2 effectués, 4 montrent des différences significatives au niveau des 5 % de probabilité (une seule était attendue du fait du hasard) et 1 montrait une différence significative au niveau des 1 %, le hasard ne peut en expliquer aucune. L'hétérogénéité génétique des Flets peuplant simultanément (ou presque) un étang est montrée.

— étude de 1985 : toujours dans l'étang d'Ingril, 5 prélèvements ont été comparés : les lots J, K, L, M et N, capturés de juin à décembre, c'est-à-dire longtemps après leur retour de fraie. Les 60 comparaisons effectuées au niveau de 5 locus ont montré uniquement deux différences significatives, le hasard peut en expliquer 3 (tabl. IV). Les deux différences significatives ne prouvent donc pas d'hétérogénéité intra-lagune.

L'étude de 1984 correspondait au retour des reproducteurs en étangs, celle de 1985 se situe à plusieurs mois de décalage. Il faut remarquer que les tests effectués au tableau II comportaient des comparaisons intra-lagunes. Bien que situées en pleine période trophique (loin des retours de

| Dates | | 24/04 | 03/05 | 07/05 | 11/05 | Tests de Khi-2 entre | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre | | 18 | 19 | 12 à 13 | 13 à 14 | | | | | | |
| Lot | | F | G | H | I | F/G | F/H | F/I | G/H | G/I | H/I |
| Est-1 | 107 | 0,112 | 0,289 | 0,154 | 0,143 | – | – | – | – | – | – |
| | 100 | 0,888 | 0,711 | 0,846 | 0,857 | | | | | | |
| Est-2 | 104 | 0,028 | 0,000 | 0,000 | 0,231 | – | – | +2 | – | +2 | ++2 |
| | 100 | 0,972 | 1,000 | 1,000 | 0,769 | | | | | | |
| Est-3 | 100 | 0,639 | 0,500 | 0,500 | 0,679 | – | – | – | – | – | – |
| | 96 | 0,278 | 0,289 | 0,385 | 0,214 | | | | | | |
| | 91 | 0,055 | 0,185 | 0,038 | 0,071 | | | | | | |
| | 87 | 0,028 | 0,026 | 0,077 | 0,036 | | | | | | |
| Pgm | 115 | 0,027 | 0,000 | 0,042 | 0,000 | – | +1 | – | +1 | – | – |
| | 100 | 0,778 | 0,790 | 0,500 | 0,714 | | | | | | |
| | 81 | 0,139 | 0,105 | 0,208 | 0,179 | | | | | | |
| | 68 | 0,056 | 0,105 | 0,208 | 0,071 | | | | | | |
| | 60 | 0,000 | 0,000 | 0,042 | 0,036 | | | | | | |

Tabl. III. – Fréquences alléliques des 4 échantillons d'adultes retournant en étang d'Ingril et Khi-2 inter-échantillons effectués locus par locus (-= non significatif, + = significatif P > 95 %, ++= significatif P > 99 %, 1 = cumul des allèles les moins fréquents, 2 = correction de Yates).

*Allelic frequencies of four samples of adult flounders entering Ingril lagoon and inter-samples of adult flounders entering Ingril lagoon and inter-samples Chi-2 tests locus by locus (-= not significant, += significant with P > 95 %, ++ = hightly significant with P > 99 %, 1 = addition of the less frequent alleles, 2 = Yates'correction).*

Tabl. IV. Fréquences alléliques et tests de Khi-2 entre échantillons de capture, dans l'étang d'Ingril, en 1985. Les valeurs en face du nom des loci sont les effectifs (genes). « - » signifie que les 2 lots comparés ne présentent pas de différence significative à la probabilité de 95 %. « + » désigne une différence significative à cette même probabilité.

*Allelic frequencies and Chi-2 tests on Ingril samples during 1985. The numbers at the loci name level correspond to the number of analysed genes (individuals x 2); « - » : not significant; « + » : 95 % probability significant.*

| Origine | INGRIL | INGRIL | INGRIL | INGRIL | INGRIL | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date | JUN85 | JUL85 | JULAOU85 | SEPOCT85 | NOVDEC85 | Tests de Khi-2 entre les lots | | | | | | | | | |
| Lot | J | K | L | M | N | | | | | | | | | | |
| Effectif | 12 | 27 | 18 | 35 | 20 | J/K | J/L | J/M | J/N | K/L | K/M | K/N | L/M | L/N | M/N |
| Aat-2 | 24 | 54 | 36 | 70 | 40 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 65 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| 85 | 0,04 | 0,05 | 0,03 | 0 | 0,02 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,96 | 0,95 | 0,97 | 1 | 0,98 | | | | | | | | | | |
| Est-3 | 24 | 54 | 36 | 70 | 40 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 87 | 0,08 | 0,05 | 0,05 | 0,04 | 0,07 | | | | | | | | | | |
| 91 | 0,13 | 0,05 | 0,11 | 0,11 | 0,1 | | | | | | | | | | |
| 96 | 0,29 | 0,35 | 0,36 | 0,33 | 0,35 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,5 | 0,54 | 0,48 | 0,52 | 0,48 | | | | | | | | | | |
| Gpi-2 | 24 | 54 | 36 | 70 | 40 | - | - | - | - | - | + | + | - | - | - |
| 001 | 0 | 0 | 0 | 0,24 | 0,39 | | | | | | | | | | |
| 100 | 1 | 1 | 1 | 0,76 | 0,61 | | | | | | | | | | |
| Idh-F | 24 | 54 | 36 | 70 | 40 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 65 | 0,04 | 0,02 | 0,05 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| 80 | 0 | 0,02 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,96 | 0,96 | 0,95 | 1 | 1 | | | | | | | | | | |
| 118 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| Mpi | 24 | 52 | 36 | 68 | 38 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 95 | 0 | 0,08 | 0,17 | 0,06 | 0,17 | | | | | | | | | | |
| 100 | 1 | 0,92 | 0,83 | 0,94 | 0,83 | | | | | | | | | | |
| Pgm | 34 | 54 | 36 | 70 | 40 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 60 | 0 | 0,04 | 0 | 0,03 | 0 | | | | | | | | | | |
| 68 | 0,09 | 0,04 | 0,22 | 0,1 | 0,07 | | | | | | | | | | |
| 81 | 0,06 | 0,14 | 0,11 | 0,06 | 0,17 | | | | | | | | | | |
| 100 | 0,55 | 0,74 | 0,61 | 0,77 | 0,73 | | | | | | | | | | |
| 115 | 0 | 0,04 | 0,06 | 0,03 | 0,03 | | | | | | | | | | |

fraie), 2 tests se sont montrés significatifs sur 14. On ne peut donc pas attribuer cette baisse d'hétérogénéité au long séjour en étang, mais plutôt à un phénomène intermittant.

### *Evolution saisonnière*

Les analyses décrites plus haut ont montré une hétérogénéité génétique entre lots de Flets capturés dans l'étang d'Ingril à divers moments. Ici, nous tentons de déterminer si cette hétérogénéité présente une continuité dans le temps, ou au contraire est erratique.

Ici, un « lot de capture » correspond à l'ensemble des pêches réalisées au cours d'un mois et les variations temporelles du polymorphisme électrophorétique ont été analysées par analyses factorielles discriminantes des correspondances (AFDC) en codage génotypique.

Ces analyses ont porté sur les individus de 12 lots (dont un, d'effectif important, est subdivisé en 2 : DA84 et DB84), considérant dans une premier temps 428 flets sans distinction d'âge, et dans un 2e temps les individus de moins de 20 mois (tabl. I A).

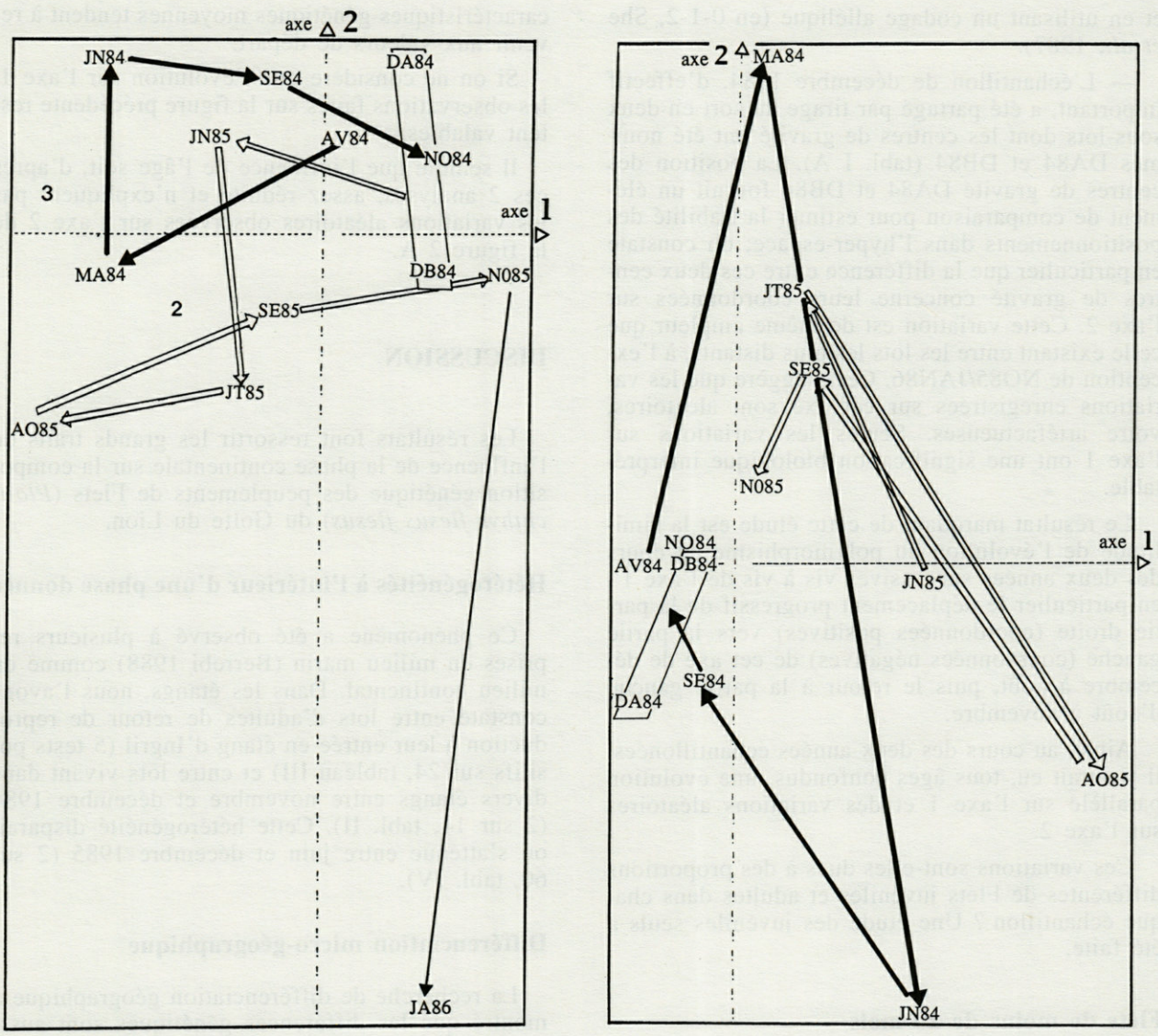



Fig. 2. – A, projection des centres de gravité des échantillons mensuels sur le premier plan factoriel de l'AFDC. En reliant les points par des flèches, on reconstitue la trajectoire multidimensionnelle de l'évolution temporelle des caractéristiques génétiques (ici les génotypes) des Flets de l'étang d'Ingril. Le code des points est indiqué Tabl. I. A, même principe d'analyse que celle de la fig. 2 A. Les échantillons ne comportent ici que des Flets de moins de 20 mois (n'ayant pas encore participé à une migration de reproduction).

*A, projection of the gravity centers of the monthly samples on the first factorial plan of the discriminant factorial component analysis (AFDC, Berrebi, 1988). By connecting the points, a multidimensional trajectory is reconstituted of the temporal evolution of the genetical characteristics (genotypes here) of the flounders in the Ingril lagoon. The code of the samples is indicated in table I. B, Same type of analysis as in the figure 2. The samples are the < 20 month-old flounders (which have not participed in reproductive migration).*

**Flets de tous âges**

La figure 2 A représente la projection des 12 centres de gravité des lots de capture sur le premier plan factoriel. Quand on relie ces centres de gravité en fonction des dates successives des prélèvements qu'ils représentent, on construit une trajectoire qui conduit aux observations suivantes :

— Les années 1984 et 1985 occupent des zones différentes de l'hyperespace.

— Avec les dates de prélèvement considérées, la trajectoire de 1984 est circulaire (retour au point de départ). Au contraire, la trajectoire de 1985 ne semble pas ordonnée. On assiste en particulier à des va-et-vient désordonnés sur les coordonnées de l'axe 2, la différenciation la plus importante étant due à l'échantillon de janvier 1986. Ces deux observations confirment celles de Belkhir (1986) qui a traité le même sujet, mais avec des lots et des locus partiellement différents

et en utilisant un codage allélique (en 0-1-2, She *et al.*, 1987).

— L'échantillon de décembre 1984, d'effectif important, a été partagé par tirage au sort en deux sous-lots dont les centres de gravité ont été nommés DA84 et DB84 (tabl. I A). La position des centres de gravité DA84 et DB84 fournit un élément de comparaison pour estimer la fiabilité des positionnements dans l'hyper-espace; on constate en particulier que la différence entre ces deux centres de gravité concerne leurs coordonnées sur l'axe 2. Cette variation est de même ampleur que celle existant entre les lots les plus distants, à l'exception de NO85/JAN86. Ceci suggère que les variations enregistrées sur cet axe sont aléatoires, voire artéfactueuses. Seules les variations sur l'axe 1 ont une signification biologique interprétable.

Le résultat marquant de cette étude est la similitude de l'évolution du polymorphisme au cours des deux années successives vis à vis de l'axe 1 : en particulier le déplacement progressif de la partie droite (coordonnées positives) vers la partie gauche (coordonnées négatives) de cet axe de décembre à août, puis le retour à la partie gauche d'août à novembre.

Ainsi, au cours des deux années échantillonées, il y aurait eu, tous âges confondus, une évolution parallèle sur l'axe 1 et des variations aléatoires sur l'axe 2.

Ces variations sont-elles dues à des proportions différentes de Flets juvéniles et adultes dans chaque échantillon ? Une étude des juvéniles seuls a été faite.

### Flets de moins de 20 mois

Cette analyse reprend les mêmes principes de calcul et les mêmes échantillons que celle projetée fig. 2 A. Elle se limite aux individus qui ont entre 6 et 20 mois, c'est-à-dire ceux qui n'ont pas participé à une migration de reproduction (à quelques Flets mâles près). Cette étude a pour but de tester l'hypothèse d'une éventuelle sélection plus intense chez les jeunes puisque c'est durant la première année de vie que la mortalité est la plus importante.

Le résultat de cette analyse (fig. 2B) présente des similitudes et quelques différences par rapport à la précédente :

— Les 2 trajectoires annuelles semblent assez nettement séparées : 1984 plutôt à gauche (vers les valeurs négatives de l'axe 1) et 1985 plutôt à droite.

— La trajectoire de 1984 confirme sa forme circulaire dans la mesure où le 1er point (avril) est proche des derniers (nov. et déc.). Il semble donc qu'en 1984, après variations importantes, les caractéristiques génétiques moyennes tendent à revenir aux valeurs de départ.

Si on ne considère que l'évolution sur l'axe 1, les observations faites sur la figure précédente restent valables.

Il semble que l'influence de l'âge soit, d'après ces 2 analyses, assez réduite et n'expliquent pas les variations aléatoires observées sur l'axe 2 de la figure 2 A.

## DISCUSSION

Les résultats font ressortir les grands traits de l'influence de la phase continentale sur la composition génétique des peuplements de Flets (*Platichthys flesus flesus*) du Golfe du Lion.

### Hétérogénéités à l'intérieur d'une phase donnée

Ce phénomène a été observé à plusieurs reprises en milieu marin (Berrebi 1988) comme en milieu continental. Dans les étangs, nous l'avons constaté entre lots d'adultes de retour de reproduction à leur entrée en étang d'Ingril (5 tests positifs sur 24, tableau III) et entre lots vivant dans divers étangs entre novembre et décembre 1984 (2 sur 14, tabl. II). Cette hétérogénéité disparait ou s'atténue entre juin et décembre 1985 (2 sur 60, tabl. IV).

### Différenciation micro-géographique

La recherche de différenciation géographique a montré que les différences génétiques sont aussi importantes entre les localités extrêmes de l'aire prospectée et échantillonnées en même temps que dans une même localité entre deux échantillons récoltés à un mois d'intervalle (tabl. II) : pour les zones prospectées au cours de ce travail, les sous-populations échantillonnées semblent subir des différenciations indépendantes de leur situation géographique.

### Evolution saisonnière

Le résultat de l'étude multidimensionnelle est la mise en évidence d'une évolution cyclique de la composition génotypique (du moins sur l'axe 1, fig. 2A). La similarité des observations faites sur la trajectoire factorielle des juvéniles (fig. 2B) montre que le peuplement d'un étang évolue dans son ensemble quelque soit sa composition en classes d'âge. Cette cohérence globale des résultats ne peut s'expliquer que par l'existence d'une force de sélection globalement cyclique qui s'exerce de la même façon sur l'ensemble des Flets, en effaçant d'éventuelles traces de l'histoire

de chaque cohorte (histoire des migrations et des milieux occupés depuis la naissance).

Il peut paraître paradoxal de considérer une population comme quasi panmictique et d'y décrire des différences significatives de fréquences alléliques, d'autant plus que les géniteurs se rassemblent tous les ans sur la même aire de ponte et ne pratiquent pas le « homing ». De tels résultats, contradictoires en apparence, ont déjà été décrits par divers auteurs, spécialement pour des espèces de Poissons marins. C'est le cas de l'Anguille américaine (Williams *et al.* 1973 et Koehn *et al.* 1978) mais aussi de *Anoplarchus purpurescens*, espèces marine américaine, qui présente de telles différenciations sur un transect de seulement 5 km (Sassaman *et al.* 1983). Le cas de *Hypsoblennius jenkinsi*, est sur ce point, très comparable à celui du Flet : cette espèce de Blennie présente aussi de telles différences alléliques à un locus entre groupes sympatriques appartenant à la population du sud (Present, 1987).

Nous pensons, comme ces divers auteurs que des sélections différentielles peuvent produire au cours de chaque cycle annuel, des variations génétiques significatives entre groupes d'une population panmictique occupant des biotopes proches mais écologiquement différents. Williams *et al.* (1973) estiment, dans le cas d'*Anguilla rostrata*, que la sélection locale peut modifier les fréquences de 10 % par génération. Sassaman *et al.* (1983) situent cette différenciation essentiellement durant la phase larvaire. Dans le cas du Flet, il est probable que ces différenciations correspondent à des adaptations annuelles aux conditions écologiques souvent aléatoires des milieux continentaux occupés pendant des périodes variables.

Invoquer la « sélection naturelle » comme explication des hétérogénéités génétique et de leur variation dans le temps peut paraitre rapide, sachant comme il est difficile d'en faire la démonstration précise. En ce qui concerne le Flet du Golfe du Lion, si on adopte le point de vue neutraliste selon lequel le polymorphisme (issu de mutations) est le résultat de processus aléatoires (Kimura 1983), on doit également admettre que toute différenciation entre échantillons est due à un isolement avec reproduction séparée et dérive. Or de telles différenciations sont apparues dans tous les plans de comparaison, entre échantillons appartenant manifestement à la même population. Un point de vue purement neutraliste n'est pas soutenable et nous pensons que la sélection diversifiante des différents milieux occupés par le Flet agit sur une variabilité même si celle-ci apparait parfois aléatoire.

REMERCIEMENTS – L'auteur a le plaisir de remercier vivement N. Pasteur, K. Belkir et M. Marquine pour leur aide au niveau technique, conceptuel ou rédactionnel. Ces recherches ont été financées par les « Axes Prioritaires » de l'Université Montpellier II de 1984 et de 1985 et par « l'Action Intégrée France-Espagne » de 1986 et de 1987. Les récoltes ont été réalisées dans l'étang d'Ingril avec l'aide des pêcheurs de Frontignan (en particulier MM Scopel et Forestier), les Flets du Petit Rhône ont été fournis par M. Bandini. Qu'ils en soient remerciés.

## BIBLIOGRAPHIE

ARO E. & V. SJOBLOM, 1982. The abundance of O-Group and 1-year-old flounder of the coast of Finland in 1978-81, according to exploratory fishing with a beach seine. *Comm. Cons. perm. int. Explor. Mer* **J26** : 8 p.

ARO E. & V. SJOBLOM, 1983. The migration of flounder in the Northern Baltic Sea. *Comm. Cons. perm. int. Explor. Mer.* **J26** : 12 p.

BADSHA K.S., 1977. The ecology of flounders (*Platichthys flesus*) and other major fish species in the Severn Estuary and the Bristol Channel. Ph. D. Thesis Univ. of Bath, U.K. : 109 p.

BENZECRI J.P., 1973. L'analyse des données; 1 : La taxinomie. 2 : L'analyse des correspondances; Dunod, Paris, 2 vol. : 615 et 619 p.

BERREBI P., 1988. Génétique des populations marines : le modèle « flet » (*Platichthys flesus* L. 1758, Téléostéen, Pleuronectidé). Thèse d'Etat, Univ. Montpellier II, 246 p.

BERREBI P., P. LANDAUD, P. BORSA & J.F. RENNO, 1990. The esterases of the flounder (*Platichthys flesus*, Pleuronectidae, Teleostean) : development of an identification protocol using starch gel electrophoresis and characterization of loci. *Experientia* **46** : 863-867.

CIEGLEWICZ W., 1962. Biological characteristic of the flounder (*Platichthys flesus*) catches in Gdänsk Bay. *Rep. Sea. Fish. Inst. Gdynia* **11** (A) : 201-223.

CIEGLEWICZ W., 1963. Flounder migrations and mortality rates in the Southern Baltic. *Com. Cons. perm. int. Explor. Mer* **D78** : 7 p.

CUNHA M.M. (da), 1984. Seasonal changes in the flounder (*Platichthys flesus flesus* L., 1758) population of Ria de Aveiro (Youga estuary). Portugal. *Com. Cons. perm. int. Explor. mer* **G71** : 18 p.

HARRIS H. & D.A. HOPKINSON, 1976. Handbook of enzymes electrophoresis in human genetics. North. Holland Publ. Cie, Amsterdam.

HELLER M., 1968. Manuel de statistique biologique. Gauthier-Villars Eds., Paris, 295 p.

KIMURA M., 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.

KOEHN R.K. & G.C. WILLIAMS, 1978. Genetic differentiation without isolation in the american eel, *Anguilla rostrata*. II. Temporal stability of geographic patterns. *Evolution* **32** (3) : 624-637.

MASSON G., 1986. Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalin, le flet (*Platichthys flesus flesus* Linné, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. Thèse Univ. Bret. Occid. Nantes, 2 vol. : 154 p. + fig.

PARSONS J.N., 1978. A study of the ecology of the flounder *Platichthys flesus* L. in the Dee Estuary. Ph. D. Thesis. Univ. of Salford : 135 p.

PRESENT T.M.C., 1987. Genetic differentiation of disjunct gulf of California and Pacific outer coast populations of *Hypsoblennius jenkinsi. Copeia* **4** : 1010-1024.

SASSAMAN C., R.M. YOSHIYAMA & J.O.S. DARLING, 1983. Temporal stability of lactate dehydrogenase-A clines of the high cockscomb, *Anoplarchus purpurescens. Evolution* **37** (3) : 472-483.

SHAW C.R. & R. PRASAD, 1970. Starch gel electrophoresis enzymes, a compilation of recipes. *Biochem. Genet.* **4** : 297-320.

SHE J.W., M. AUTEM, G. KOTULAS, N. PASTEUR & F. BONHOMME, 1987. Multivariate analysis of genetic exchanges between *Solea aegyptiaca* and *Solea senegalensis* (Teleost., Soleidae). *Biol. J. of Linn. Soc.* **32** : 357-371.

VIANET R., 1985. Le flet du Golfe du Lion (*Platichthys flesus* Linné, 1758). Systématique, Ecologie, Pêche. Thèse Univ. Montpellier II : 315 p.

WILLIAMS G.C., R.K. KOEHN & J.B. MITTON, 1973. Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata. Evolution* **27** : 192-204.

YATES F., 1934. Contingency tables involving small number and the Khi-2 test. *J. Roy. Stat. Soc.* suppl. **1** : 217-235.

*Reçu le 17 septembre 1991; received September 17, 1991*
*Accepté le 31 octobre 1991; accepted October 31, 1991*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 157-164

# INFLUENCE DES OPÉRATIONS DE DÉVASAGE SUR LES FLUX DE NUTRIMENTS A L'INTERFACE EAU-SÉDIMENT (BASSIN DE THAU – FRANCE)

## *Incidence of dredging on nutrient fluxes at the sediment-water interface (Thau lagoon – France)*

*C. GRENZ* [1], *E. ALLIOT* [1], *D. BAUDINET* [1], *L. HELIS* [2], *H. MASSE* [1]

(1) *Centre d'Océanologie de Marseille, UA 41 CNRS, 13007 Marseille, France*
(2) *Centre d'Etudes Nucléaires, Cadarache, 13108 Saint-Paul-les-Durance, France*

DÉVASAGE
FLUX BIOGÉOCHIMIQUES
ZONE CONCHYLICOLE
LAGUNE

RÉSUMÉ – En vue d'une meilleure prévention des risques de crise dystrophique dans l'étang de Thau, une expérience de dévasage des sédiments situés en zone conchylicole a eu lieu en 1988. Dans le cadre de cette étude, nous avons voulu préciser l'impact du dévasement sur les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment. Un suivi saisonnier à deux stations, l'une dans une table dévasée (TD) et l'autre dans une table envasée (TE) a été réalisé en 1989. Globalement, les flux de nutriments mesurés en zone conchylicole sont, par rapport à la littérature, parmi les plus élevés en raison notamment de la biodéposition et des processus de dégradation de la matière sédimentée. La fraction organique dissoute représente en moyenne entre 40 et 80 % du flux de phosphore et entre 10 et 20 % du flux d'azote. Même si ces flux sont moins importants que ceux liés aux processus écophysiologiques des Mollusques en élevage (respiration et excrétion), une réduction, sous l'effet du dévasement, d'un facteur 11 pour le phosphore, de 5 pour l'ammonium, de 4 pour les silicates et de 3 pour l'oxygène a été estimée en mai 1989. Les flux de nitrates et nitrites sont trop faibles pour être mesurés. Avec l'accélération des processus biologiques en été, ou leur diminution en hiver, le dévasement ne semble pas avoir d'influence sur les flux à l'interface eau-sédiment en dehors des périodes printanières, quel que soit le nutriment considéré.

DREDGING
BIOGEOCHEMICAL FLUXES
SHELLFISH FARMING
LAGOON

ABSTRACT – A dredging operation concerning sediments under shellfish farming influence was managed in 1988 with the purpose of a better prevention against dystrophic crisis. The present work concerns nutrient flux measurements at different seasons in order to quantify the impact of this operation on sediment-water fluxes. Even if these fluxes are less important than those related to the ecophysiological processes of shellfishes (respiration and excretion), the fluxes decrease at a rate of 11 for phosphorus, of 5 for ammonium, of 4 for silicate and of 3 for oxygen in May 1989. Nitrate and nitrite fluxes were below the detection level. But, during the following seasonal measurements (summer and winter), when biological processes are either accelerated with high temperature, or slowed down like in winter, dredging impact on sediment-water fluxes is no more noticeable, whatever the nutrient considered.

## INTRODUCTION

Depuis de nombreuses années (Verwey, 1952), il a été mis en évidence l'importance des échanges entre les filtreurs benthiques et la colonne d'eau dans les écosystèmes du proche littoral : marais, lagunes, étangs et estuaires (Dame *et al.*, 1980). Ainsi, Raaphorst *et al.* (1988) estiment indispensable d'inclure ces processus et notamment celui relatif au cycle du phosphore, élément qui peut être limitant de la production primaire, dans leur modèle sur le fonctionnement de l'écosystème du Wadden Sea.

L'étude de ces échanges devient essentielle dans les écosystèmes conchylicoles caractérisés par une forte biomasse de Mollusques filtreurs pour deux raisons majeures, d'une part, la nécessité de préserver l'équilibre entre biomasse cultivée et capacité trophique du milieu, indispensable à une bonne croissance (Héral, 1987), d'autre part,

le maintien de la biodéposition sous un seuil écartant les risques d'autopollution du milieu, risques liés à l'excès de matière organique ou de sels nutritifs susceptibles d'alimenter une production autotrophe anarchique (Sornin *et al.*, 1983) ainsi qu'à l'apparition de conditions anoxiques sous les cultures (Ito et Imai, 1955).

Cette seconde raison devient même capitale dans les conditions environnementales des étangs et lagunes marins de Méditerranée où un certain nombre de facteurs spécifiques tels les températures estivales élevées et l'absence de forts courants de marée favorisent un certain confinement et le développement de crises dystrophiques.

Dans l'étang de Thau en particulier, les études hydrobiologiques antérieures ont montré deux faits antagonistes, d'une part, la pauvreté générale en nitrates qui serait le facteur limitant de la production phytoplanctonique (Hénard, 1976; Tournier *et al.*, 1982; Frisoni, 1984), d'autre part, la richesse relative en phosphates et notamment l'existence de fortes variations qui ont fait avancer l'hypothèse selon laquelle le phosphore, sous certaines conditions climatiques particulières, jouerait un rôle dans le déclenchement de ces « malaïgues » (Tournier *et al.*, 1979; Chassany de Casabianca, 1979; Frisoni, 1990).

Depuis ces observations, la prolifération saisonnière d'algues sur les substrats durs, y compris les substrats artificiels des installations conchylicoles ont contribué, d'une part à l'épuisement saisonnier du milieu en nitrates (David, com. pers.), d'autre part à l'accroissement de la matière organique en décomposition sur le fond.

Il est connu qu'il existe une forte interaction entre la biodéposition et la régulation du cycle du phosphore à l'interface eau-sédiment (Sornin *et al.*, 1986).

Par ailleurs, l'étude de la régénération des éléments nutritifs, au niveau du fond dans les écosystèmes littoraux a connu un nouvel essor, avec le développement de la méthode des cloches posées sur le fond (Hopkinson C.S.Jr., 1987; Boucher et Boucher-Rodoni, 1988).

Le but de ce travail est d'évaluer l'incidence des opérations de dévasage entreprises sous les tables conchylicoles de l'étang de Thau sur les flux de substances dissoutes, du sédiment vers la colonne d'eau et plus spécialement du phosphore.

Cette démarche repose sur une étude comparative entre deux fonds, l'un soumis à une biodéposition régulière depuis 1969 (Hamon, 1983), l'autre ayant subi un dévasage. L'opération de dévasage a été entreprise en mars 1988 et la mise en culture (Huître), à partir de mi-avril 1988 (Lasram, 1989). L'étude se fait à l'aide de chambres benthiques partiellement enfoncées dans le sédiment dans lesquelles il est possible, d'une part, d'assurer une circulation, d'autre part, de mesurer un certain nombre de paramètres physico-chimiques et enfin de prélever des échantillons d'eau. Si l'élimination des biodépôts constitue un remède préventif contre les crises dystrophiques erratiques connues sous le nom de « malaïgues de fond » en zone conchylicole, reste à savoir ce que ces biodépôts et ces sols remaniés vont relarguer dans le milieu.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### *Dispositif expérimental, calendrier et stations*

Selon un protocole établi antérieurement (Grenz *et al.*, 1991), 6 enceintes hémisphériques en polyacrylate (Fig. 1) sont placées sur le sédiment et des échantillons d'eau sont prélevés toutes les 2 heures pendant une période diurne de 6 h.

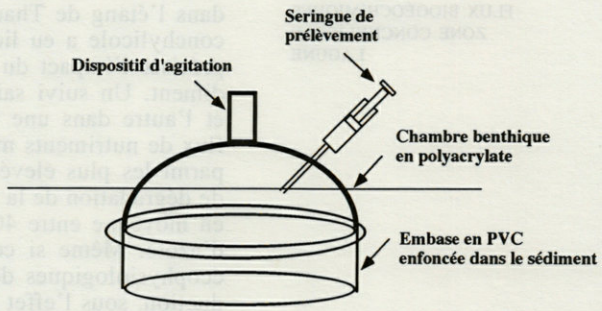



Fig. 1. – Dispositif de mesure de flux à l'interface eau-sédiment (volume 17 l; surface correspondante : 0,1225 $m^2$).

*Scheme of the apparatus designed for sediment-water flux measurements.*

Dans l'étang de Thau, au cours des 3 périodes suivantes : 16-18 mai 1989, 19-20 septembre 1989 et 5-7 décembre 1989, nous avons pu suivre cette procédure en plaçant les 6 enceintes sur un fond dévasé (TD), tout d'abord, et sur un fond envasé (TE), dans le site n°3 de l'opération de dévasement IFREMER (Fig. 2), le jour suivant.

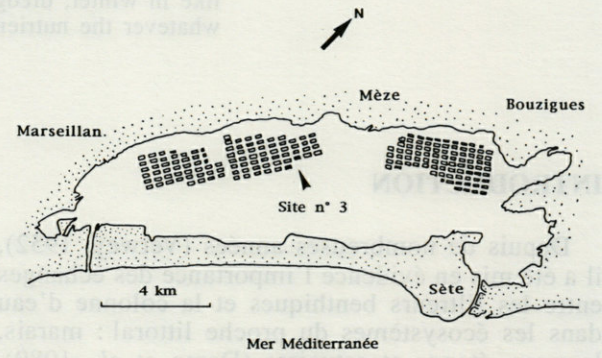



Fig. 2. – Indication des sites de dévasement dans l'étang de Thau.

*Location of the dredged sites in the Thau lagoon*

### *Paramètres mesurés et dosages*

Les mesures d'$O_2$ et les prélèvements d'eau sont effectuées selon le protocole décrit par Grenz *et al.* (1991). L'ammonium est dosée selon la méthode de Koroleff (1969). Une partie de l'eau prélevée est filtrée sur filtre de 0,45 µm de porosité, par dépression. Le dosage du phosphore inorganique ($PO_4$) et de l'azote inorganique ($NO_2$, $NO_3$) est effectué à l'aide d'un auto-analyseur Technicon selon le protocole de Tréguer et Le Corre (1975). Le phosphore total est dosé selon la méthode de Valderrama (1981). Le phosphore organique est déduit par différence entre le phosphore total et le phosphore inorganique. La limite de dosages est comprise entre 0,25 et 7,00 $\mu mol.l^{-1}$.

Nous avons analysé pour les échantillons de septembre et de décembre, les concentrations en azote aminé sachant que l'eau interstitielle des sédiments sous les tables conchylicoles est particulièrement riche : 150 $nmol.g^{-1}$ (Grenz *et al.*, 1990). La méthode de détermination de ces acides aminés libres dissous est fondée sur la réaction de l' *ortho*-phthaldialdéhyde (OPA) avec la fonction amine (Mopper et Lindroth, 1982; Nagel et Liemann, 1987).

Les flux sont calculés à partir de l'évolution des concentrations, connaissant la surface au sol des enceintes et leur volume, par la formule suivante :

$$F = \frac{\Delta C}{\Delta t} \cdot A^{-1} \cdot V$$

avec : F : flux de nutriments à l'interface eau-sédiment ($\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$);

C : concentration en nutriments (µM); t : temps (h); A : surface de l'enceinte ($m^2$); V : volume de l'enceinte (l).

## RÉSULTATS

### *Flux d'azote minéral et organique*

Les figures 3 (A, B, C) représentent les flux d'ammonium, de nitrates, nitrites et des acides aminés libres dissous au cours des 3 périodes d'échantillonnage. En ce qui concerne l'ammonium (Fig. 3 A), les flux sont nettement inférieurs à la station TD qu'à la station TE lors du prélèvement de mai 1989. En revanche, aux prélèvements suivants les flux mesurés sont identiques en septembre et décembre 1989. Les flux de nitrates et nitrites, très faibles, ne présentent aucune différence statistiquement significative. Nous avons, pour les missions de septembre et décembre, analysé les acides aminés libres dissous, composés azotés organiques pouvant représenter jusqu'à 20 % de l'azote organique. Les flux sont identiques aux 2 stations et aux 2 saisons et varient de 86 à 131 $\mu gN.m^{-2}.h^{-1}$. En unité correspondante, l'azote inorganique représenté par la somme ($NH_4$ + $NO_3$ + $NO_2$), varie en terme de flux de 1414 à 6725 $\mu gN.m^{-2}.h^{-1}$. Les acides aminés libres dissous représentent de 1,5 à 4,0 % du flux total (Tabl. I).

### *Flux de phosphore inorganique et organique*

La figure 3 B, A représente les flux de phosphates au cours des 3 périodes d'échantillonnage. Comme pour l'ammonium nous pouvons observer en mai 1989 une réduction significative du flux à la station TD par rapport à celui de la station TE, puis un nivellement de la différence des flux aux 2 stations aux 2 autres périodes. Du point de vue global l'effet saisonnier est bien plus marqué dans le cas des flux de phosphates puisque nous avons pour les 2 stations une réduction de septembre à décembre de 10 à 20 fois alors que pour l'ammonium elle n'est que de 2 fois environ. Seuls les échantillons de mai ont été analysés pour le phosphore total et le phosphore organique. La figure 3 B, B décrit la répartition des fractions organique et inorganique dans les flux, aux 2 stations. Le flux de phosphore organique représente 42 % du flux total à la station TE, ce qui accroît de façon encore plus significative la différence entre les deux stations. Bien qu'à la station TD il constitue 81 %, les flux sont nettement plus faibles, avec une réduction des flux totaux de l'ordre de 11 fois.

### *Flux de silicates*

A nouveau, nous obtenons le même type de réponse (Fig. 4 B, C), si l'on considère les valeurs moyennes. En revanche, statistiquement nous ne pouvons pas discriminer les deux stations TD et TE en mai 1989, du fait de l'importante variance obtenue sur la mesure de flux à la station TE. Ceci est essentiellement lié à la perte d'échantillons lors du dosage, réduisant par là même le nombre de degré de liberté, et donc augmentant de façon sensible l'étendue de l'intervalle de confiance. Nous ne pouvons donc pas calculer de taux de réduction en mai 1989 lié à l'action de dévasage, mais tout au plus signaler cette tendance. En septembre, un phénomène inverse est constaté avec des flux sensiblement plus élevés dans la zone dévasée. En décembre les flux sont semblables aux deux stations, les plus faibles étant de nouveau rencontrés en hiver.

### *Variation de l'oxygène*

Le tableau II représente les résultats des calculs de flux d'oxygène au cours des 3 périodes d'échantillonnage aux 2 stations TD et TE. Dans l'en-

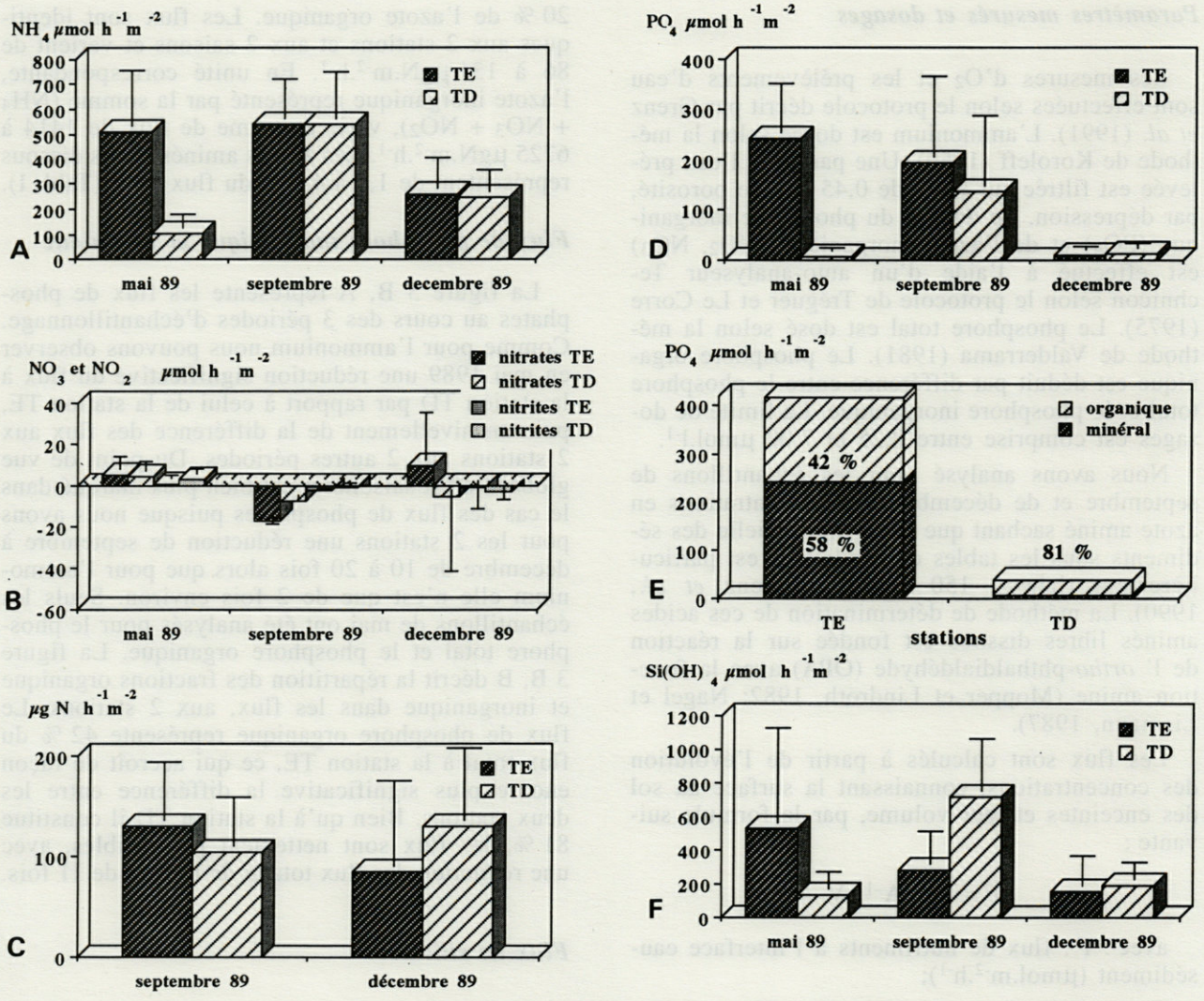



Fig. 3. – A, Mesures de flux aux diverses saisons et stations : TE : table envasée; TD : table dévasée. B, $NH_4$. B, $NO_2 + NO_3$. C, Amines primaires. B, Mesures de flux aux diverses saisons et stations. D : de $PO_4$; E : de phosphore total mesurés en mai aux deux stations et répartition des fractions organiques et minérales; F : de $Si(OH)_4$ aux diverses saisons et stations.

A, *Flux measurements at different seasons and stations : TD : dredged sediment, TE : muddy sediment. B, Fluxes measured at different seasons and stations : D : $PO_4$; E : Total Phosphorus fluxes measured in May 1990; F : $Si(OH)_4$.*

semble, les flux sont significatifs et dans tous les cas, négatifs, ce qui signifie que la balance production-consommation se fait au profit de la respiration. La production d'$O_2$ par le phytoplancton de la colonne d'eau, pouvant interférer dans les enceintes benthiques, a été évaluée en utilisant des flacons scellés clairs et noirs, mis en incubation parallèlement aux « cloches ». Les mesures indiquent que la production photosynthétique pélagique intervient peu dans la balance production – consommation au sein des « cloches ». A l'intérieur des enceintes, les flux paraissent donc essentiellement liés à l'activité de l'interface eau-sédiment (consommation par oxydation de la matière organique, respiration ou production phytobenthique). En mai 1989, le dévasement a entraîné une diminution du flux de l'ordre d'environ 3 fois. Les flux varient de – 18,9 à – 56,5 $mg.O_2.m^{-2}.d^{-1}$, les plus faibles valeurs étant observables à la station TD.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

### *Quantification des flux*

Les mesures de flux à l'interface eau-sédiment permettent, d'une part, de souligner leur importance dans les cycles de la matière organique circulant dans les écosystèmes lagunaires, et d'autre part, d'aborder l'impact des biodépôts dans les processus conduisant à la crise dystrophique encore appelée « malaïgue ». Nous avons vu que les flux significatifs dominants sont par ordre décrois-

Tabl. I. – A, Flux d'azote minéral et organique ($\mu gN.m^{-2}.h^{-1}$) aux différentes saisons et stations. B, Calcul des flux d'oxygène aux diverses périodes et stations.

*A, Organic and mineral nitrogen flux for each station and season. A, Oxygen flux estimation for each station and period.* at+b = modèle linéaire décrivant la variation de concentration de l'oxygène dans les cloches en fonction du temps t; N-2p = nombre de degrés de liberté; F = valeur calculée (Fisher); p % = probabilité d'erreur; F ± IC = flux calculé et son intervalle de confiance (95 %)

**A**

| | TD | | | TE | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Mai | Sept. | Déc. | Mai | Sept. | Déc. |
| N minéral ($NH_4 + NO_{3+2}$) | 1494 | 6587 | 3150 | 6725 | 6770 | 3537 |
| N aminé | | 104 | 131 | | 130 | 86 |
| $\frac{\text{N aminé}}{\text{N total}} \times 100$ | | 1.55 | 3.99 | | 1.88 | 2.37 |

**B**

| | | at+b | $R^2$ | N-2p | F | p% | F±IC |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Mai | TD | -0.136t+6.832 | 0.449 | 212 | 17.932 | 0.1 à 0.5 | -18.9 ± 13.1 |
| | TE | -0.371t+7.310 | 0.738 | 212 | 61.900 | <0.01 | -51.5 ± 19.3 |
| Septembre | TD | -0.201t+4.220 | 0.129 | 210 | 2.676 | 10 à 25 | -27.9 ± 50.8 |
| | TE | -0.226t+5.200 | 0.207 | 15 | 2.084 | 10 à 25 | -31.4 ± 70.5 |
| Décembre | TD | -0.371t+7.561 | 0.888 | 15 | 103.477 | ≤0.01 | -51.5 ± 17.4 |
| | TE | -0.407t+8.757 | 0.637 | 15 | 22.780 | 0.1 à 0.5 | -56.5 ± 49.1 |

sant d'importance, les flux de silicates et d' ammonium puis les flux de phosphates. Ceci est en accord avec les observations de Baudinet *et al.* (1990) qui ont mesuré les flux dans et à l'extérieur d'un site mytilicole méditerranéen situé dans le Golfe de Fos. Le tableau II retrace quelques exemples de mesures de flux à l'interface eau-sédiment. L'ensemble de nos mesures se situe dans une gamme de valeurs élevées par rapport à ces dernières.

Les résultats des dosages de phosphore total indiqueraient que la fraction organique représente environ 50 % du flux total ce qui est loin d'être négligeable. A titre de comparaison le tableau III B renferme des résultats tirés de la littérature pour lesquels nous avons calculé la fraction organique des flux azotés et phosphorés.

Pour pouvoir comparer les résultats entre les flux d'acides aminés libres dissous à ceux de l'azote organique dissous (NOD), nous avons consi-

Tabl. II. – Exemples de mesures de flux en zones côtières. Les valeurs minimales et maximales sont données à titre indicatif (d'après Baudinet *et al.*, 1990).

*Flux measurements in coastal zones. Minimum and maximum values are indicated (from Baudinet et al., 1990).*

| Authors | | Location | Observed fluxes : $\mu mol\ m^{-2}\ h^{-1}$ | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | $NH_4^+$ | $PO_4^{3-}$ | $Si(OH)_4^-$ |
| Aller & Benninger | 1981 | Long Island Sound (USA) | -41.7 ; + 333.3 | | +833.0 |
| Aller *et al.* | 1985 | Yangtse River (China) | -108.3 ; + 458.3 | | +1.2 ; +550.0 |
| Balzer *et al.* | 1985 | Maribago (Philippines) | | | +85 ; +145.0 |
| Boucher & Boucher-Rodoni | 1988 | Bay of Morlaix (France) | +51.0 ; + 369.0 | | |
| Callender & Hammond | 1982 | Potomac River (USA) | -129.2 ; + 1083.3 | -25.0 ; +166.7 | +792.0 |
| Elderfield *et al.* | 1981 | Narragansett Bay (USA) | +37.5 ; + 750.0 | +6.7 ; +320.8 | +6.6 ; +320.8 |
| Fisher *et al.* | 1982 | North Carolina (USA) | 0.0 ; + 458.3 | -2.0 ; +45.8 | |
| Gouleau | 1988 | Salt marshes (French Atlantic coast) | | | +100.0 ; +1270.0 |
| Helder & Andersen | 1987 | Bay of Fundy (Canada) | | | +92.0 ; +288.0 |
| | | Texel -Wadden Sea-(Holland) | | | -50.0 ; +887.0 |
| Ullman & Sandstrom | 1987 | Bowling Green Bay (Australia) | -6.6 ; + 73.1 | -1.0 ; +1.2 | -41.25 ; +73.1 |
| Baudinet et al. | 1990 | Gulf of Fos (France) | +3.5 ; + 366.0 | -3.2 ; +116.2 | +15.5 ; +1206.0 |

Tabl III. – A, Comparaison entre les flux d'azote et de phosphore organique et minéral, mesurés par divers auteurs (µmol $m^{-2}$ $d^{-1}$). B, Test des différences (d) dans les pentes des droites de régression estimées pour chacune des stations (TD – TE).

A, *Comparison between organic and mineral, nitrogen and phophorus fluxes measured by different authors (µmol $m^{-2}$ $d^{-1}$). B, Significance test of the difference (d) between regression lines for each station (TD and TE).*

**A**

| $NH_4$ | DON | $\frac{DONx100}{NH_4+DON}$ | $PO_4$ | DOP | $\frac{DOPx100}{PO_4+DOP}$ | Ref. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 2400 | 312 | 11,5 | 328 | 136 | 29,3 | Nixon et al. (1980) |
| 872 | 75 | 7,9 | 77 | 12 | 13,5 | Hartwig (1976) |
| 7068 | 860 | 10,8 | 1051 | 434 | 29,2 | Boynton et al. (1980) |
| 1384 | 193 | 12,5 | 536 | 0 | - | Hopkinson (1987) |
| | | | | | | cette étude |
| - | - | - | 5832 | 4140 | 41,5 | TE mai |
| - | - | - | 173 | 765 | 82,6 | TD mai |
| 12341 | 178* | 1,4 | - | - | - | TD sept. |
| 12946 | 223* | 1,7 | - | - | - | TE sept. |
| 6005 | 224* | 3,6 | - | - | - | TD Déc. |
| 6319 | 147* | 2,3 | - | - | - | TE Déc. |

* flux d'amines primaires

**B**

| | | d | $\sqrt{(N-2p).\Sigma SS_x}$ | $\sqrt{\Sigma SS_{y.x}}$ | $t_{obs}$ | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $NH_4$ | Mai | 2,948 | 32,83 | 24,55 | 3,94 | ** |
| | Sept. | 0,182 | 28,14 | 19,93 | 0,26 | ns |
| | Déc. | 0,094 | 14,14 | 5,72 | 0,23 | ns |
| $PO_4$ | Mai | 1,699 | 37,95 | 12,14 | 5,31 | *** |
| | Sept. | 0,415 | 20,15 | 8,77 | 0,95 | ns |
| | Déc. | 0,009 | 14,14 | 0,49 | 0,26 | ns |
| Si | Mai | 2,801 | 7,39 | 7,07 | 2,93 | ns |
| | Sept. | 3,146 | 26,70 | 29,84 | 2,81 | * |
| | Déc. | 0,201 | 14,14 | 7,92 | 1,79 | ns |
| $O_2$ | Mai | 0,235 | 37,95 | 2,93 | 3,04 | ** |
| | Sept. | 0,025 | 31,62 | 5,91 | 0,13 | ns |
| | Déc. | 0,036 | 14,14 | 2,12 | 0,24 | ns |

*** différence significative (p = 0,5 %)
** différence significative (p = 1 %)
* différence significative (p = 5 %)
ns non significatif

déré un rapport de 20 entre NOD et acides aminés, selon les comparaisons de Kattner *et al.* (1985) et Nagel et Liemann (1987). La part de l'organique azoté dans nos flux passe ainsi de 1,4 – 3,6 % à 7,0 – 18,0 % ce qui rejoint les observations des autres auteurs (Tabl. III A).

La fraction organique des flux de phosphore que nous avons mesurés pour la période de mai est légèrement supérieure aux valeurs données par les auteurs cités dans le tableau IV. Ce phénomène peut trouver son explication dans le fait que nos mesures ont été effectuées dans un site extrêmement enrichi par les biodépôts des Mollusques en élevage, donc plus riche en phosphore organique labile comme le soulignent Sornin *et al.* (1986).

La dégradation à l'interface de cette matière organique nécessite de l'oxygène qui peut provenir de la colonne d'eau. En effet, nous obtenons des flux négatifs d'$O_2$ dans l'ensemble de nos observations, ce qui indique que la production phytobenthique n'est pas suffisante pour combler la demande en oxygène liée aux processus d'oxydation et de respiration. Un calcul grossier peut être effectué si l'on considère le rapport QR (quotient respiratoire) selon la formule :

$$QR = \frac{\text{mole O2 respiré}}{\text{mole C consommé}}$$

Ce coefficient varie notablement mais il est généralement égal à 1 dans le cas d'un substrat glucidique (Pamatmat, 1968) et il s'avère que la fraction organique dominante des biodépôts est constituée de carbohydrates (Grenz, 1989).

A partir des flux négatifs d'$O_2$ à l'interface, nous obtenons donc des équivalents carbone dégradés. En prenant les valeurs extrêmes de 31 et 57 $mg.O_2.m^{-2}.h^{-1}$, la limite inférieure de carbone oxydé correspond à 0,97 et 1,78 $mmolC.m^{-2}.h^{-1}$ ou

encore 11,6 et 21,4 $mgC.m^{-2}.h^{-1}$. Ces valeurs sont en accord avec celles de Malcolm *et al.* (1986), qui dans un loch écossais estiment une oxydation aérobie dans les sédiments à 170-250 $gC.m^{-2}.y^{-1}$, soit 19.4 – 28.5 $mgC\ m^{-2}.h^{-1}$.

Une estimation grossière de la biodéposition peut être faite à partir des données de Grenz (1989) dans les conditions d'élevage de Thau. Un taux moyen de biodéposition de 100 à 400 $mgC.m^{-2}.h^{-1}$ peut être retenu, ce qui indiquerait que entre 3 et 20 % du carbone biodéposé est oxydé à l'interface. Ceci souligne, d'une part, l'accumulation continue des sédiments influencés par les cultures marines en terme de carbone et d'azote et d'autre part, le fait que ces sédiments consomment des quantités non négligeables d'oxygène à partir de la colonne d'eau.

Néanmoins, un calcul rapide à partir des données de biomasse en élevage, de l'excrétion (production de $NH_4$) et de la respiration (consommation d'$O_2$) permet une comparaison des rôles que peuvent jouer respectivement les sédiments et la biomasse en élevage dans les bilans d'azote et d'oxygène. Sur la base des données de biomasse vivante moyenne établie par Hamon (com. pers.) pour l'année 1986 à savoir 24 726 t d'Huîtres et 5 800 t de Moules, nous obtenons une excrétion totale de 1815 mol $NH_4$ et une respiration de l'ordre de $3.9.10^6\ gO_2.h^{-1}$. Les calculs sont effectués respectivement à partir des données de Outin (1990) pour l'Huître (excrétion 3 $\mu mol.g^{-1}.h^{-1}$ et respiration 6.4 $mg\ O_2.g^{-1}.h^{-1}$) et celles de Baudinet (1991) pour la Moule : excrétion de 0.7 $\mu mol.g^{-1}.h^{-1}$, respiration 1.13 $mgO_2.g^{-1}.h^{-1}$. Pour une superficie de sédiment correspondant à 2465 tables, soit environ 1 479 000 $m^2$, nous obtenons un flux total de 592 mol $NH_4.h^{-1}$ et une respiration du fond de $0.065.10^6$ g $O_2.h^{-1}$. Ceci signifie que le sédiment sous les installations conchylicoles représente à peine 32 % de l'excrétion et moins de 2 % de la respiration des Mollusques en élevage dans l'étang de Thau. Le rôle des sédiments enrichis en biodépôts dans les bilans d'oxygène et d'azote est probablement moindre que celui joué par le métabolisme des Mollusques élevés sur les cordes.

### *Impact du dévasage*

Des excavations, de 80 cm de profondeur à l'origine, dues à l'opération de dévasage sont encore observables en mai 1989 et c'est dans ces endroits que les dispositifs de mesures de flux ont été implantés. La comparaison statistique des flux a été effectuée selon la méthode de Grenz *et al.* (1991) d'après le test T de différence des pentes de régression (*i.e.* flux). Le tableau III B résume la significativité des différentes mesures de flux aux stations TD et TE.

Dans l'ensemble, seule la période de mai 1989 laisse apparaître une différence, les flux de TD étant significativement plus faibles que ceux de la station TE. Lors des périodes de septembre et de décembre, les flux sont identiques aux 2 stations excepté pour les silicates, pour lesquels nous observons en septembre un flux significativement plus important en zone dévasée. Ce phénomène demande à être précisé notamment en ce qui concerne le rôle de la bioturbation et de la microflore benthique dans les flux de silicates (Falcao et Vale, 1990). L'impact du dévasement serait donc limité dans le temps et agirait, par ordre décroissant, sur les flux de phosphore total (réduction de 11 fois), les flux de $NH_4$ (réduction de 5 fois), les flux de silicates (réduction de 4 fois), et les flux négatifs d'oxygène (réduction de 3 fois).

Nous pouvons donc mettre en évidence dans les mois qui suivent le dévasement, son impact significatif sur les flux à l'interface eau-sédiment. Cette réduction des flux n'est plus observable en septembre et décembre 1989 selon le nutriment considéré, vraisemblablement en raison de la conjonction de deux facteurs : l'apport important de biodépôts nouveaux et l'accélération des processus biologiques avec les températures estivales.

REMERCIEMENTS – Ce travail a été réalisé grâce aux soutiens financier et logistique de l'IFREMER (action incitative), du programme pluridisciplinaire ECOTHAU ainsi que du Groupement Scientifique : « Cycles biogéochimiques. Devenir de la matière organique en zone littorale » (G.S. : PIREN / CNRS – Société Nationale Elf Aquitaine – Université Aix-Marseille II).

## BIBLIOGRAPHIE

BAUDINET D., 1991. Flux nutritifs particulaires et dissous dans un écosysteme mytilicole côtier méditerranéen.Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille II, 136 p.

BAUDINET D., E. ALLIOT, B. BERLAND, C. GRENZ, M.R. PLANTE-CUNY, R. PLANTE & C. SALEN-PICARD, 1990. Incidence of mussel culture on biogeochemical fluxes at the sediment-water interface. *Hydrobiologia.* **207** : 187-196.

BOUCHER G. & R. BOUCHER-RODONI, 1988. *In situ* measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **44** : 229-238.

BOYNTON W., W. KEMP & C. OSBORNE, 1980. Nutrient fluxes across the sediment water interface in the turbid zone of a coastal plain estuary. *In* Estuarine Perspectives. Edited by V. Kennedy, Academic Press, New-York, 93-109.

CHASSANY DE CASABIANCA M.L., 1979. Evolution et recyclage à court terme des fèces d'huître et des

dépôts de biodéposition générale (Etang d'Urbino, Corse). *J. Rech. Oceanogr.*, **4** (4) : 35-38.

DAME R.F., R.G. ZINGMARK, L.H. STEVENSON & D.D. NELSON, 1980. Filter feeder coupling between estuarine water column and benthic subsystems. *In* Estuarine Perspectives. Edited by V. Kennedy, Academic Press, New-York, 521-526.

FALCAO M. & C. VALE, 1990. Study of the Ria Formosa ecosystem : benthic nutrient remineralization and tidal variability of nutrients in the water.*Hydrobiologia* **207** : 137-146.

FRISONI G.F., 1984. Contribution à l'étude du phytoplancton dans le domaine paralique. Thèse Ing. Doc. Ecologie Aquatique Univ. Montpellier, 171 p.

FRISONI G.F., 1990. Les espaces lagunaires du Languedoc-Roussillon. Connaissance et aménagement. Rapport de contrat plan Etat-Région (1984-1988). Secr. d'Etat à l'Environnement, 95 p.

GRENZ C., 1989. Quantification et destinée de la biodéposition en zone de production conchylicole en Méditerranée. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille II, 144 p.

GRENZ C., M.N. HERMIN, D. BAUDINET & R. DAUMAS, 1990. *In situ* biochemical and bacterial variation of sediments enriched with mussel biodeposits. *Hydrobiologia* **207** : 153-160.

GRENZ C., M.R. PLANTE-CUNY, R. PLANTE, E. ALLIOT, D. BAUDINET & B. BERLAND, 1991. Measurements of benthic nutrient fluxes in mediterranean shell farms : a methodological approach. *Oceanologica Acta*. **14** (2) : 131-137.

HAMON P.Y., 1983. Croissance de la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) dans l'étang de Thau. Estimation des stocks de mollusques en élevage. Thèse Doct. d'état, Univ. Montpellier, 331 p.

HARTWIG E.O., 1976. The impact of nitrogen and phosphorus release from a siliceous sediment on the overlying water. *In* Estuarine Processes. Ed. M. Wiley, 103-117.

HÉNARD D., 1976. Production primaire d'une lagune méditerranéenne : l'étang de Thau. Thèse 3e cycle Univ. Montpellier, 85 p.

HERAL M., 1987. Evaluation of the carrying capacity of molluscan shellfish ecosystems. In Aquaculture, Shellfish culture, development and management. Edited by IFREMER-DRV. Paris, 297-318.

HOPKINSON C.S.JR., 1987. Nutrient regeneration in shallow water sediments of the estuarine plume region of the nearshore Georgia Bight, U.S.A.. *Mar. Biol.*, **94** : 127-142.

ITO S. & T. IMAI, 1955. Ecology of oyster bed : on the decline of productivity due to repeated cultures. *Tohuku J. Agr. res.*, **5** (4) : 251-268.

KATTNER G., K. NAGEL, K. EBERLEIN & K.D. HAMMER, 1985. Components of natural surface microlayers and subsurface waters. *Oceanol. Acta* **8** (2) : 175-183.

KOROLEFF F., 1969. Direct determination of ammonia in natural as indophenol blue. I*nt. Con. Explor. Sea* CMC / **9** : 1-6.

LASRAM A., 1989. Impact d'un dévasement expérimental sur le milieu et sur les coquillages élevés dans l'étang de Thau. Mémoire de spécialisation INAT de Tunisie, 180 p.

MALCOLM S.J., N.S. BATTERSBY, S.O. STANLEY & C.M. BROWN, 1986. Organic degradation, sulphate reduction and ammonia production in the sediments of Loch Eil, Scotland. *Est. Coast. and Shelf Sci.*. **23** : 689-706.

MOPPER K. & P. LINDROTH, 1982. Diel and depth variations in dissolved free amino acids and ammonium in the Baltic Sea determined by shipboard HPLC analysis. *Limnol. Oceanogr.* **27** (2) : 336-347.

MURPHY J. & J.P. RILEY, 1962. A modified single solution method of the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chem. Acta* **27** : 31-36.

NAGEL K.& F. LIEMANN, 1987. Automated assay for the quantification of dissolved proteins in natural sea water samples. *Oceanol. Acta* **10** (2) : 181-185.

NIXON S.W., J.R. KELLY, B.N.FURNAS, C.A. OVIATT & S.S. HALE, 1980. Phosphorus regeneration and the metabolism of coastal marine bottom communities. *In* Marine benthic dynamics. Ed. K.K.Tenore & B.C. Coull, University of South Carolina Press, 219-242.

OUTIN V., 1990. Ecophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) en milieu naturel. Rôle des populations d'une lagune méditerranéenne dans le transfert de matières particulaire et dissoute. Thèse Doct. Univ. Paris VI, 130 p.

RAAPHORST V.W., P. RUARDIJ & A.G. BRINKMAN, 1988. The assessment of benthic phosphorus regeneration in an estuarine ecosystem model. *Netherland. J. Sea Res.* **22** : 23-26.

SORNIN J.M., M. FEUILLET, M. HÉRAL & J.M. DESLOUS-PAOLI, 1983. Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. mollusc. Stud.* (Suppl. **12** A) : 185-197.

SORNIN J.M., M. FEUILLET, M. HÉRAL & J.C. FARDEAU, 1986. Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale : rôle de la biodéposition. *Oceanol. Acta* **9** (3) : 313-322.

TOURNIER H., P.Y. HAMON & P. ARNAUD, 1979. Développement de la « malaïgue » en 1975 dans l'étang de Thau. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **25/26** (3) : 103-104.

TOURNIER H., P.Y. HAMON & S. LANDREIN, 1982. Synthèse des observations réalisées par l'ISTPM sur les eaux et le plancton de Thau de 1974 à 1980. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* **45** (4) : 283-318.

TREGUER P. & P. LE CORRE, 1975. Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'autoanalyseur Technicon II R), 2ème éd., Laboratoire d'océanographie chimique, Brest, 110 p.

VALDERRAMA J.C., 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural seawater. *Mar. Chem.* **10** : 109-122.

VERWEY J., 1952. On the ecology and distribution of cockle and mussel in the Dutch Wadden Sea, their role in sedimentation and the source of their food supply. *Arch. Néerl. Zool.* **10** : 172-239.

*Reçu le 1er juillet 1991; received July 1, 1991*
*Accepté le 21 février 1992; accepted February 21, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 165-183

# MÉCANISMES SÉDIMENTO-GÉNÉTIQUES ET ÉVOLUTION D'UN ÉCOSYSTÈME LAGUNAIRE MÉDITERRANÉEN : L'ÉTANG DE VENDRES (HÉRAULT)

## *Sedimento-genetical mecanisms and evolution of a mediterranean lagoonar ecosystem : Vendres lagoon (Herault)*

J.-C. ALOISI et F. GADEL

*Laboratoire de Sédimentologie et Géochimie Marines, Université de Perpignan, avenue de Villeneuve, 66860 Perpignan, France*

ÉVOLUTION SÉDIMENTOLOGIQUE
GÉOCHIMIE
ÉCOSYSTÈMES LAGUNAIRES
ÉTANG DE VENDRES
GOLFE DU LION
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ – Les écosystèmes lagunaires du Golfe du Lion présentent chacun leur spécificité. Toutefois leur évolution générale conditonnée par les morpho-structures héritées de l'histoire géologique, tend toujours vers un colmatage complet du plan d'eau. L'existence d'émissaires en bordure, la continuité du cordon littoral, le nombre et l'importance des graus conditionnent la rapidité du comblement. Le fonctionnement actuel des lagunes est caractérisé par un très fort impact du climat méditerranéen favorisé par le rapport élevé surface/volume. L'étang de Vendres représente un modèle type d'évolution à partir d'un golfe ouvert sur la pleine mer jusqu'aux marais maritimes actuels. L'impact de l'Aude sur l'évolution de cet écosystème est très apparent au cours des diverses phases de son colmatage. Dans les phases les plus récentes du comblement de la lagune, on met en évidence l'existence de fronts deltaïques dans les secteurs occidental et septentrional, l'accumulation de matériel fin limoneux dans le domaine central et la contamination de ces limons dans les parties méridionale et orientale par les formations sous-jacentes ou les produits issus des reliefs dominant la lagune. L'accumulation de la matière organique et des composés soufrés caractérise bien le secteur central soumis à des conditions plus calmes et éloigné des apports directs de l'Aude.

SEDIMENTARY EVOLUTION
GEOCHEMISTRY
LAGUNAL ECOSYSTEMS
VENDRES LAGOON
GULF OF LIONS
MEDITERRANEAN

ABSTRACT – Every lagoonal ecosystem of the Gulf of Lions presents its specificity : however the lagoon evolution, similar enough, conditioned by the morphostructures proceeding from the geological history, always loads to a complete filling : the run-off of rivers, the continuity of the offshore bar, the number and the width of the channels determine the filling speed. The present functioning of the lagoons is characterized by the strong effect of the Mediterranean climate depending upon the great surface/volume ratio. The Vendres lagoon constitutes a perfect evolution model from an open gulf to present maritime marshes. The effect of the Aude river on the ecosystem evolution is very obvious during the diverse filling stages. In the more recent filling steps of this lagoon, we emphasize the existence of deltaic fronts in the occidental and septentrional areas, the heaping of slimes in the central part and the contamination of slimes in the meridional and oriental areas by the underlying levels or products proceeding from reliefs surmounting the lagoon. The heaping of organic material and sulfur compounds well characterizes the central area with more undisturbed conditions and distant from the direct run-off of the Aude river.

## I. INTRODUCTION

Les écosystèmes lagunaires étudiés se situent en bordure de la Méditerranée dont le caractère microtidal détermine l'importance des échanges avec le domaine marin.

Ces multiples plans d'eau de dimensions variables représentent des milieux intermédiaires entre le continent et l'océan. Situés en des points critiques, ils offrent une grande variété d'écosystèmes malgré leur apparente homogénéité (Senegas et Domange, 1990).

Leur mise en place et leur développement date de la dernière transgression marine flandrienne qui a amené la mer à une cote légèrement supérieure au 0 NGF vers 5 000 ans B.P. (Aloisi *et al.*, 1978).

La morphologie du plan d'eau et la nature fluctuante et aléatoire du climat méditerranéen contrôlent pour une large part le fonctionnement physique de ces écosystèmes. Compte tenu de leur configuration et du très fort rapport surface/volume, ces lagunes restent, en effet, fortement soumises aux effets des conditions climatiques méditerranéennes et à leurs fluctuations accusées (crues automnales, vent, évaporation...) (Gadel, 1968). Des variations de niveau surviennent alors entre la période estivale de forte évaporation, amenant le plan d'eau au plus bas, et la période automno-hivernale d'inondation. Il s'ensuit des variations très nettes de la salinité, de la température, du pH et du degré d'oxygénation des eaux. La salinité dépend en effet de l'influence conjuguée des pluies et des crues issues des bassins versants, des marées et tempêtes. Toutefois, les étangs, comme les zones humides du domaine côtier, exercent un effet tampon vis-à-vis des crues des rivières et des intrusions marines.

Par ailleurs, l'effet des vents dominants comme la Tramontane entraine des perturbations dans la distribution des particules au fond des lagunes (Barusseau et Gadel, 1977).

Mais, malgré l'instabilité relative résultant de l'évolution de ces milieux, il existe un réel équilibre entre les facteurs géologiques, hydrologiques, chimiques et climatiques et les composantes biologiques (Frisoni, 1990).

Toutefois, du fait de leur situation et de leur confinement, les étangs restent fortement soumis à l'emprise anthropique qui peut introduire des changements profonds dans leur fonctionnement, avec comme résultat extrême les problèmes de comblement liés aux aménagements ou de dystrophie estivale (*malaigues*). Soumis aux apports anthropiques, ils présentent en effet une grande richesse végétale comparativement au domaine marin (Posma, 1969) qui peut introduire des problèmes d'eutrophisation.

Le fonctionnement actuel des lagunes dépend d'une série de facteurs dont certains (étendue et nature des bassins versants et morpho-structures) sont contrôlés par l'histoire géologique et l'évolution récente. Depuis leur état de golfe ouvert jusqu'à leur fermeture progressive par la mise en place des cordons littoraux, ces domaines lagunaires offrent tous les stades d'évolution. Ainsi, de l'étang de Thau relativement ouvert sur le domaine marin et alimenté par des cours d'eau réduits, à l'étang de Canet ou à celui de Vendres, objet de cette étude, qui constituent des stades ultimes d'évolution du fait de leur très fort colmatage par les apports fluviatiles, on peut reconnaître depuis l'époque romaine, les nombreuses étapes de leur évolution. La durée de comblement de ces divers écosystèmes a, par ailleurs, fait l'objet d'une approche quantifiée par le Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon (1991).

Ainsi, dans la connaissance de ces écosystèmes, convient-il de définir dans un premier temps les caractères géologiques, sédimentologiques, géochimiques et hydrologiques avant toute étude portant sur l'aspect purement biocénotique.

Nous préciserons donc les principaux caractères sédimentologiques et géochimiques spécifiques des diverses lagunes méditerranéennes du Golfe du Lion et leur spécificité pour centrer ensuite la présente étude sur l'étang de Vendres qui intègre tous les stades d'évolution depuis le grand golfe ouvert baignant l'antique Narbonne jusqu'aux marais temporaires actuels représentant le stade ultime de colmatage. L'évolution à l'échelle millénaire sera principalement reconnue.

La connaissance des mécanismes sédimentologiques et géochimiques à l'origine de l'édification de ces écosystèmes conduit à une meilleure compréhension de leur fonctionnement actuel (mécanismes hydrologiques et biologiques).

## II. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES LAGUNES

### *Origine et facteurs d'évolution*

A travers les divers exemples choisis, plusieurs stades d'évolution seront reconnus avant d'étudier une évolution type de ces écosystèmes représentée par l'étang de Vendres depuis leur état de golfe ouvert jusqu'aux marais temporaires actuels. Généralement, l'importance de la morphologie de ces plans d'eau dépend de la mise en place d'un prisme sableux épicontinental permettant la sédimentation d'un matériel silto-vaseux à l'abri de celui-ci (Aloisi *et al.*, 1977). Le cordon littoral sableux, suivant son importance, conditionne les échanges avec le milieu marin. On insistera sur les caractères morpho-structuraux qui contrôlent le fonctionnement actuel de ces écosystèmes : caractères généraux propres à l'ensemble des lagunes et facteurs plus locaux liés à l'importance des bassins versants, à l'existence de cours d'eau, à la morphologie de la côte ou à l'importance du cordon littoral.

— L'étang de Salses-Leucate, situé au nord de la plaine du Roussillon en bordure des structures calcaires secondaires des Corbières, est actuellement en relation avec la mer par plusieurs graus ouverts lors des aménagements touristiques (Arnaud et Rimbault, 1969).

Deux bassins, nord et sud, d'une profondeur de 3 à 4 m sont séparés par des hauts fonds (ilots de la Rascasse et de Vic). Le substratum du remplissage quaternaire est constitué par des terrains jurassico-crétacés calcaires et pliocènes limoneux. Sa partie supérieure est entaillée au sud par des chenaux tracés par le paléocours de l'Agly. Ces chenaux sont colmatés par un alluvionnement grossier constitué de sables et de graviers, matériel fluviatile repris par l'hydrodynamisme marin lors de la dernière transgression. Martin-Buscail (1978) a décrit l'évolution de la lagune depuis quelque 10 000 ans à partir de son état de golfe ouvert sur la pleine mer jusqu'aux conditions de fonctionnement actuelles.

Aujourd'hui, le colmatage est dans l'ensemble assez réduit (absence de cours d'eau alimentant la lagune); d'autant que les graus ouverts lors des aménagements touristiques draînent les particules fines remises en suspension lors des coups de vent fréquents, permettant les échanges avec le domaine marin et l'évacuation d'une partie du matériel particulaire.

— Le complexe lagunaire de Bages-Sigean mis en place sur un bassin ancien oligocène de faciès lacustre comprend un ensemble de plans d'eau bien individualisés : les étangs de Bages et de Peyriac, l'étang de Capeille, l'étang de l'Aute, l'étang de la Sèche et ceux de la Nadière et de Sigean (Cataliotti-Valdina 1978).

Enchassé dans des reliefs marno-calcaires mésozoïques, il repose principalement sur des calcaires littés tertiaires. Les produits d'érosion de ces affleurements associés aux alluvions de la Berre, fleuve local, alimentent la sédimentation. Cet étang, fortement colmaté, est très peu ouvert sur le domaine marin du fait de l'importance des lidos. Seul le chenal de Port-la-nouvelle permet une communication avec la mer et l'évacuation de matériel particulaire lors des coups de vent. Principalement alimenté par du matériel d'origine continentale souvent issu des terrasses alluviales, sa profondeur moyenne est limitée à quelques mètres. Le comblement, fortement accentué depuis l'époque romaine, représente une épaisseur de 15 à 20 m.

L'évolution actuellement stabilisée dans l'ensemble de la lagune s'accélère toutefois dans les secteurs méridionaux soumis aux apports de la Berre.

— Un stade ultime d'évolution est représenté par l'étang de Canet-Saint Nazaire, le plus méridional dans le Golfe du Lion. Pratiquement colmaté par les alluvions du Réart (Gadel, 1968), sa profondeur maximale est actuellement réduite à 1 m.

Les diverses unités sédimentaires quaternaires d'âge holocène d'une quinzaine de m d'épaisseur sont venues se déposer sur des paléoreliefs constitués de sables et de limons pliocènes (Martin *et al.*, 1981).

Au niveau d'un ancien golfe marin, le colmatage est représenté tout d'abord par un épandage sableux (vers 6 000 ans BP). La formation de ce cordon littoral a isolé progressivement la lagune. La sédimentation vaseuse s'est alors accentuée à l'abri du prisme sableux. Les vitesses de sédimentation sont élevées au nord-ouest par suite des apports du cours d'eau qui colmatent la lagune. Les échanges avec la mer sont actuellement excessivement réduits du fait du seul grau existant, tout à fait temporaire.

### *Fonctionnement actuel*

Malgré leurs caractères particuliers liés à leur évolution propre, certains processus généraux d'ordre sédimentologique et géochimique restent actifs dans l'ensemble de ces écosystèmes.

### Dynamique sédimentaire

La distribution des faciès sédimentaires dépend des conditions naturelles locales (présence d'émissaires, bathymétrie, importance du lido, végétation, nature des affleurements avoisinants) et des facteurs anthropiques résultant des aménagements.

D'Ouest en Est un gradient existe généralement, représenté par la succession suivante : pélites, pélites sableuses et sables au niveau du cordon littoral. Localement, la présence de roselières, liés aux apports d'eau douce, peut accélérer les processus d'envasement en piègeant les particules fines. Cette évolution des faciès reste ici contrôlée par les effets des vents dominants de secteurs nord et nord-ouest, notamment dans le secteur Sud du Golfe du Lion. Le résultat de l'action du vent dominant est souvent un certain basculement du plan d'eau avec des baisses de l'ordre de 50 cm sur les rives occidentales. Le *Marin* remplit l'étang, la Tramontane le vide. Les houles en direction de l'est entrainent le transit des sables le long du cordon. Par contre, les particules fines remises en suspension sont amenées vers la côte sous le vent (Barusseau et Gadel, 1977). Il s'ensuit dans le déplacement des particules la mise en place de *transferts cellulaires.*

La distribution granulométrique résultante a, comme dans l'étang de Bages-Sigean, une incidence marquée sur la nature et l'importance des populations végétales (Boutière, 1973).

L'existence d'émissaires constitue un autre facteur important. Si leurs effets sont reconnus dans le secteur sud de l'étang de Bages-Sigean, par exemple, où la Berre entraîne par ses apports un certain colmatage, l'évolution historique et récente

de l'étang de Canet-Saint Nazaire reste sous la dépendance directe de la progression du delta du Réart, fleuve local (de l'ordre de 10 m par an). Une avancée des faciès sablo-vaseux en direction de l'est entraînera à la longue le colmatage complet du plan d'eau comme on l'observe pour l'étang de Vendres.

**Processus géochimiques**

Dans les dépôts pélitiques de ces diverses lagunes se mettent en place des gradients géochimiques verticaux et horizontaux qui soulignent l'importance des processus dynamiques et diagénétiques.

Dans les dépôts récents, la pellicule centimètrique ou millimètrique oxydée de surface surmonte généralement des vases noires réductrices. A ces argiles silteuses souvent héritées du continent s'associent les apports organiques amenés par les cours d'eau et le matériel végétal purement autochtone (phanérogames et algues). Le redox, positif en surface, subit d'importantes variations vers la profondeur où il acquiert des valeurs très négatives.

Dans ces plans d'eau d'épaisseur réduite, les eaux extrêmement brassées par les vents dominants, comme dans le Sud du Golfe du Lion, entraînent la remise en suspension du dépôt. Les teneurs en oxygène élevées induisent alors une forte oxygénation des sédiments superficiels. Les conditions d'oxydo-réduction contrôlent alors les processus diagénétiques qui affectent la distribution des composés organiques et des éléments métalliques (Bernat *et al.*, 1984).

Par ailleurs, il s'ensuit un certain assainissement des eaux par minéralisation de la matière organique très abondante (Charrière *et al.*, 1991). La stratification des masses d'eau durant les périodes de calme dans l'étang de Bages-Sigean, par exemple, est alors détruite. La participation de matériel organique au dépôt et les effets de *malaigue* sont également réduits.

La dynamique sédimentaire entraîne par ailleurs la mise en place de gradients granulométriques auxquels s'accorde la distribution de la matière organique. Des différences se manifestent alors dans l'importance et la nature de la matière organique suivant les diverses fractions granulométriques (Gadel *et al.*, 1983). Aux effets d'ordre millénaire à séculaire se superposent les effets saisonniers directement dépendant du climat méditerranéen qui entraînent l'accumulation de masses organiques importantes en été, déclenchant des cas de dystrophie et leur dégradation au cours de l'automne et de l'hiver (Caumette, 1987).

La composition minéralogique des dépôts reste directement sous la dépendance de l'environnement géologique de l'écosystème. Sur la tranche de dépôt les gradients géochimiques observés résultent des conditions de sédimentation et des effets diagénétiques qui contrôlent la distribution des composés organiques comme celle des éléments métalliques (Bernat *et al.*, 1984).

La répartition des argiles permet par ailleurs de définir l'origine du matériel sédimenté et les processus hydrodynamiques et physicochimiques qui contrôlent sa distribution ou sa remise en suspension consécutive aux effets de houle. Les éléments métalliques adsorbés sur les particules fines organiques ou minérales dépendent dans leur distribution de ces divers mécanismes et du comportement même de ces phases minérales et organiques (Cauwet *et al.*, 1981).

## III. CARACTÈRES DE L'ÉTANG DE VENDRES

L'étang de Vendres constitue l'un des éléments du chapelet de lagunes, qui, de la plaine du Roussillon jusqu'à la Camargue, bordent le littoral méditerranéen (Gadel *et al.*, 1984).

Situé dans la basse plaine de l'Aude, sur la rive gauche du fleuve, à proximité de son embouchure, il couvre près de 2 000 ha. Il appartient à la zone humide qui, dans un rayon d'une dizaine de km comprend les étangs de Capestang (1 500 ha), de Pissevaches (900 ha) et de la Matte (350 ha) (Fig. 1). Cet ensemble d'étangs à liaisons temporaires saisonnières représente le reliquat d'un ancien golfe marin le « *lacus rubresus* » des latins. Il constitue une véritable entité dont la dynamique actuelle attestée par les échanges hydrauliques (échanges inter-étangs, Aude-étangs, étangs-mer) et faunistiques entre les différents étangs, participe à l'équilibre général de l'écosystème margino-littoral.

### *1. Héritage morpho-structural et évolution au cours du quaternaire récent*

L'étang de Vendres s'inscrit dans un contexte morpho-structural particulièrement remarquable. Son originalité découle d'une histoire géologique complexe, celle de la formation de la chaîne pyrénéo-provençale et de son évolution. Au cours de la période oligocène notamment, par le jeu de failles distensives, on assiste dans l'ensemble du Languedoc à la formation d'une succession de bassins d'effondrement de direction générale NE-SO, tels que ceux d'Alès, de Montbazin-Gigean ou de Sigean-Narbonne. Ces bassins, durant les périodes Mio-Pliocène et Quaternaire jusqu'à l'Actuel vont servir de réceptable à la sédimentation marine et fluvio-continentale (terrasses et épandages alluviaux).

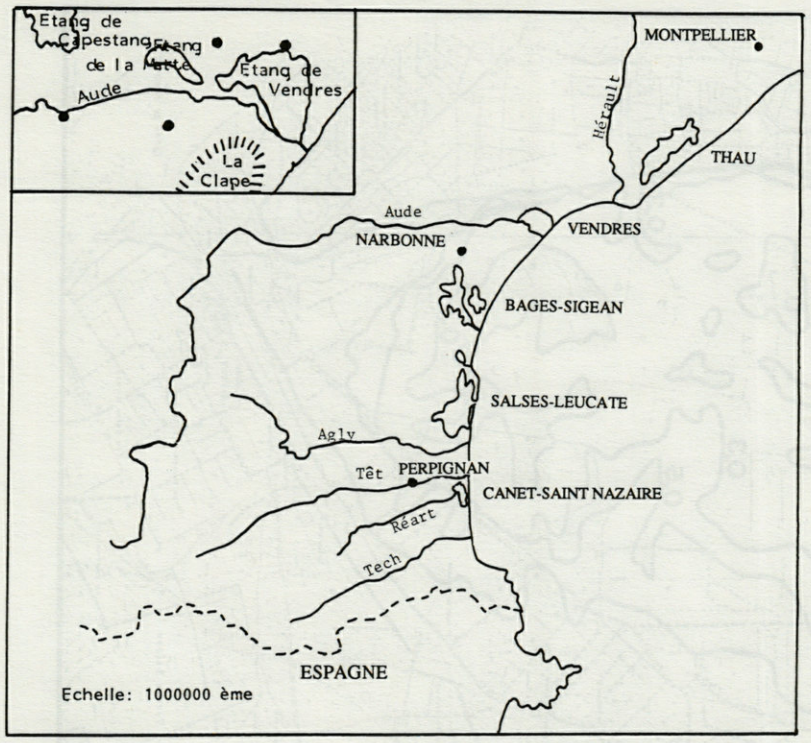



Fig. 1. – Situation des milieux d'étude. Localisation de l'Etang de Vendres.

*Study area and location of the Vendres lagoon.*

Dans le secteur d'étude, l'Aude débouche dans la plaine de Sigean-Narbonne qui correspond et se superpose à l'un de ces bassins oligo-miocènes. Le bassin de Sigean-Narbonne est limité à l'Ouest par les reliefs calcaires des Corbières et à l'Est par le massif de la Clape. Cette gouttière a été empruntée par l'Aude au cours des périodes quaternaires (Verdeil 1970). Aujourd'hui, le fleuve passe au Nord du Massif de la Clape à travers des formations géologiques oligo-miocènes relativement meubles, surcreusées au cours de bas niveaux marins quaternaires et, notamment, celui consécutif à la dernière glaciation wurmienne (18 000 ans B.P.) qui a amené le rivage marin vers – 100 m par rapport au niveau zéro actuel. La déglaciation post-wurmienne provoque à l'Holocène la remontée du niveau marin qui atteindra son maximum vers 5 000 ans B.P. (Aloisi *et al.*, 1975; Aloisi *et al.*, 1978).

Au cours de ce mouvement glacio-eustatique positif majeur, la mer envahit les zones chenalisées et en creux à la manière des rias de la côte atlantique. Ainsi, sont submergés les couloirs de Sigean-Narbonne et de Vendres-Coursan; le Massif de la Clape devient une île (*Insula Lecci)*. Comme cela s'était déjà produit au cours de périodes quaternaires antérieures (Barrière, 1966; Fieuzal, 1972), les rivages marins sont reportés vers l'Ouest et le Nord; la région de l'étang de Capestang constitue alors l'extrémité septentrionale d'un grand golfe marin dont l'ouverture correspondait à l'étang de Vendres actuel. La sédimentation marine et lagunaire, couplée avec les apports continentaux, assure alors le colmatage rapide du golfe.

On tentera de mettre en évidence les mécanismes de remblaiement concernant les dernières étapes de l'histoire du golfe afin de mieux appréhender les tendances évolutives de cet écosystème et les conditions de son équilibre actuel.

## 2. *Géomorphologie actuelle*

L'étang de Vendres se situe dans une dépression entourée de reliefs peu élevés, affectés d'une large trouée à l'Ouest au niveau de Coursan-Salles d'Aude, permettant le passage de l'Aude vers la mer à l'Est (Fig.1).

Il s'agit :

— **Au Sud**, du Massif de la Clape formant les sommets les plus élevés de la région (160 m au Puech de Labade au S-E de Fleury d'Aude). Ces reliefs sont principalement constitués de terrains calcaires d'âge mésozoïque, dont les propriétés géotechniques font de ce massif un obstacle majeur et permanent à l'écoulement de l'Aude au cours des temps quaternaires. Cet ensemble est recouvert de terrains d'âge cénozoïque bien développés au Nord, qui correspondent au remplissage de bordure des bassins oligo-miocènes. Constitués de roches plus tendres (argiles, limons, sables, conglomérats, molasses...), ils offrent une bien meilleure prise à l'érosion. L'Aude a pu ainsi facilement se faire un passage entre les villages de Lespignan et de Salles d'Aude. Ce *couloir* dont l'entrée se situe au niveau de Coursan a probablement atteint plusieurs dizaines de m de profondeur dans certains secteurs. La grande variabilité

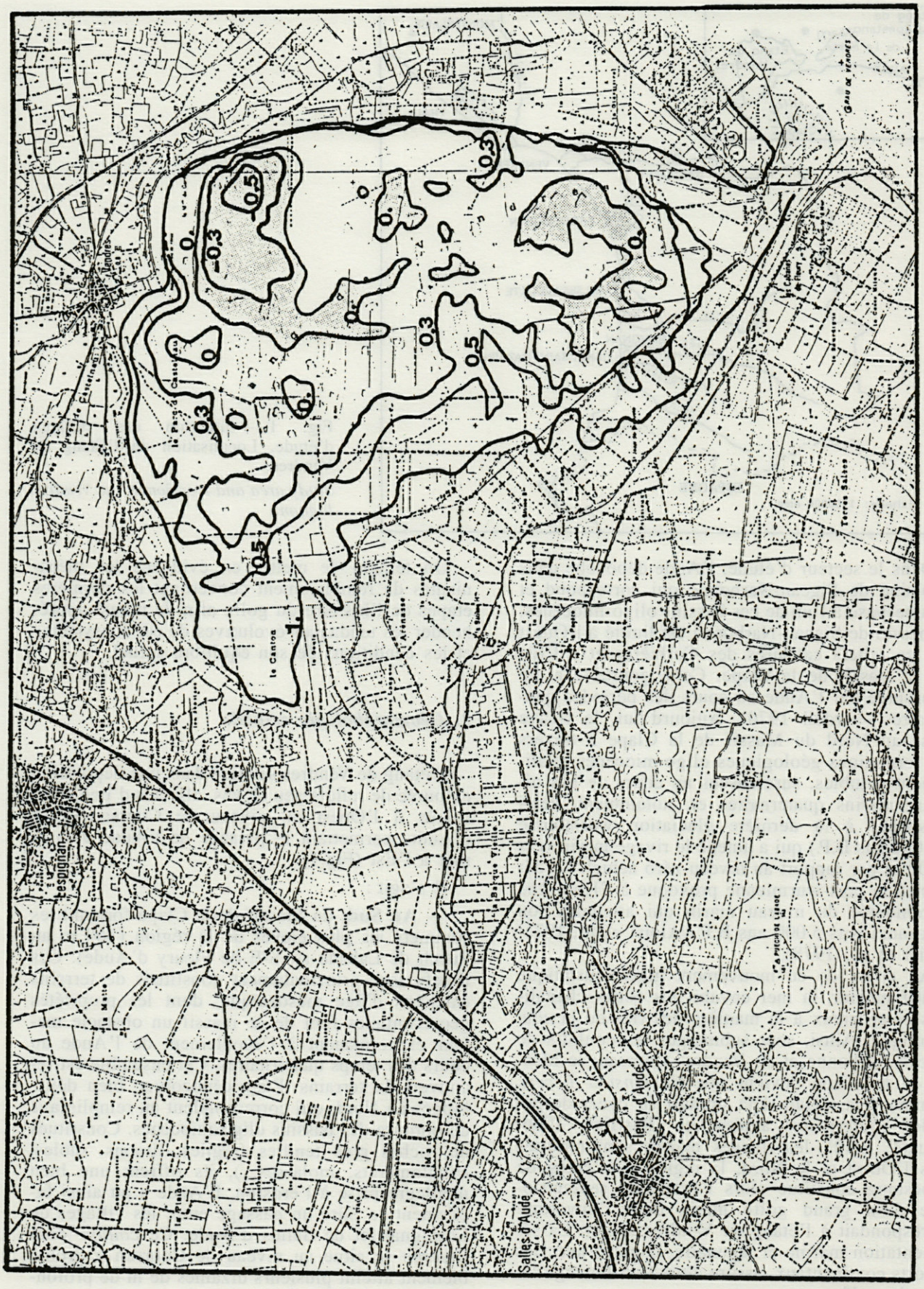



Fig. 2. – Carte bathymétrique de l'étang de Vendres (d'après B.C.E.O.M., 1975).
*Bathymetric map of the Vendres lagoon (from B.C.E.O.M., 1975).*

dans la nature des roches, plus ou moins résistantes, laisse aussi penser que la morphologie de ce vaste couloir a pu être relativement accidentée, affectée par des reliefs tels que ceux que l'on peut observer aujourd'hui dans la région de Lespignan, Nissan-les-Ensérunes ou Béziers.

— **Au Nord**, des reliefs plus mous qui constituent le bassin versant septentrional de ce couloir et n'excèdent que rarement la centaine de mètres.

— **Le versant oriental** de la dépression de Vendres offre les reliefs les plus bas. Ces derniers ne dépassent pas 30 m.

De part sa position en bordure du fleuve et ses paticularités morphologiques et hydrologiques, l'étang de Vendres présente des caractères propres (Moulis *et al.*, 1987) :

— une faible surface en eau libre comparativement aux autres lagunes et, de ce fait, un développement important de la couverture végétale sur les secteurs exondés.

— une profondeur dont la moyenne est de l'ordre de quelques décimètres avec un maximum n'excèdant pas le m dans la partie nord-orientale (Fig. 2).

— un rôle dynamique dans l'écrêtement des crues de l'Aude.

— un isolement relatif par rapport à l'urbanisation et aux axes principaux de communication.

### 3. *Fonctionnement hydrologique*

Le plan d'eau de l'étang de Vendres est alimenté par 2 sources principales :

— la première est constituée par les apports d'*eau douce* représentés par les précipitations, le ruissellement sur les bassins versants, les communications entretenues artificiellement et de façon intermittente entre l'Aude et le plan d'eau par les utilisateurs de l'étang et, exceptionnellement, par les débordements de la rivière lors des grandes crues.

— La seconde fait intervenir les entrées d'*eau salée* qui se produisent soit par voie directe au niveau de la communication entre la mer et l'étang (zone d'embouchure et du cordon littoral au Sud) lors des coups de mer, soit par l'intermédiaire du « coin salé » qui peut remonter très loin (plusieurs km) dans le cours inférieur de l'Aude (Aloisi *et al.*, 1975; Aloisi *et al.*, 1982). L'eau marine (salinité à plus de 30 ‰) qui, en période d'étiage, représente la plus grande partie de la tranche d'eau de la rivière (plusieurs mètres contre quelques décimètres d'eau douce en surface à 4-5 ‰), pénètre alors le domaine lagunaire, soit directement par les canaux aménagés par les riverains, soit par infiltration au niveau des structures sédimentaires perméables (voir paragraphes 4 et 5).

Ces eaux d'origine marine contribuent à l'alimentation de l'aquifère superficiel dans les limons sableux qui colmatent la basse plaine. Cette *nappe de l'étang* dont les salinités varient entre 35 ‰ et 18 ‰ pour descendre jusqu'à moins de 10 ‰ au niveau des anciens bras du fleuve (rapport A.I.B.P.A., 1990), semble fonctionner comme un *échangeur* entre les eaux plus douces du plan d'eau et les eaux marines.

L'étang de Vendres doit sa spécificité dans le fonctionnement hydrologique et, par voie de conséquence, dans le développement floristique et faunistique, essentiellement à l'existence du fleuve et de ses dépôts deltaïques dont nous présenterons ici l'architecture générale et les propriétés physico-chimiques et sédimentologiques.

## IV. SÉDIMENTOLOGIE, GÉOCHIMIE ET MÉCANISMES DE COMBLEMENT DE L'ÉTANG

### *4.1. Caractères texturaux des sédiments de l'étang*

La distribution du contenu sableux (fraction > 40 µm) des sédiments de l'étang (Fig. 3) donne un aperçu des caractéristiques dynamiques du milieu et des cortèges sédimentaires résultant dans la tranche de subsurface qui a fait l'objet d'environ 150 prélèvements.

La figure 3 fait apparaître 5 zones distinctes :

#### Les corps sédimentaires deltaïques

Ils constituent les 2 zones enrichies en silts et en sables fins qui se développent sur les bordures occidentale et septentrionale de l'étang :

— **Au Nord de l'étang (Zone A)**, dans la partie située immédiatement à l'Ouest du Temple de Vénus et au Sud du Mas de Castelnau, un premier appareil deltaïque est observé. Peu marqué dans la morphologie de surface, il fait affleurer des sédiments dont les teneurs en sables sont comprises entre 10 et 20 %. Cette zone se prolonge à l'Ouest par une langue de limons plus silteux (jusqu'à 30 % de fraction > 40 µm) qui, elle-même, se superpose à l'axe d'un ancien chenal de l'Aude.

— **Une deuxième zone (Zone B)**, située dans la partie centre-ouest de l'étang et dont l'existence est plus visible dans la morphologie, présente un gradient d'ensablement beaucoup plus net. Elle se développe à l'Est d'un ancien méandre de l'Aude, sur lequel, le lieu-dit « l'Arénasse » souligne, s'il le fallait, la nature plus grossière des dépôts.

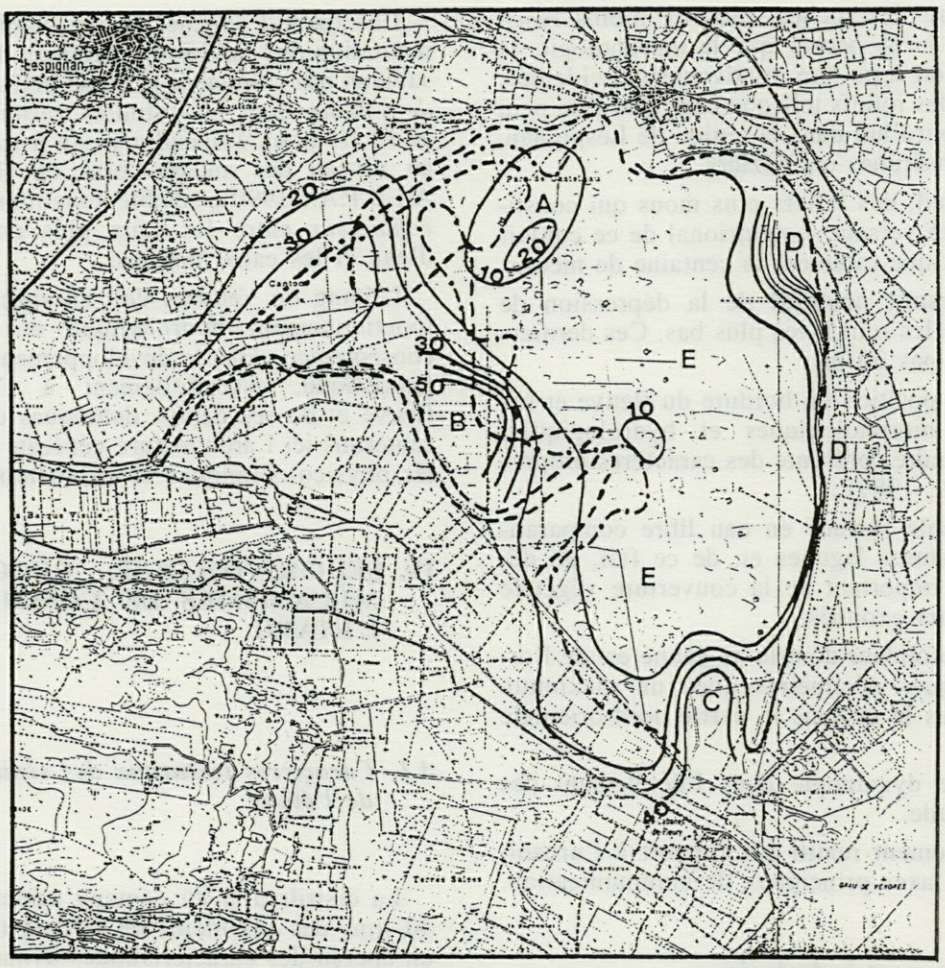



Fig. 3. – Carte de distribution de la fraction sableuse (ø > 40 µm) dans les dépôts de l'étang.
——— 50 courbe d'isoteneur en sable; – · – · –, – – – anciens rivages.
*Distribution map of the sandy fraction (ø > 40 µm) in the sediments of the lagoon.*

Ces 2 zones sont très clairement liées à l'existence d'anciennes embouchures de la rivière à l'origine de constructions deltaïques (Fig. 11).

## Les cortèges sédimentaires des zones méridionales et orientales

Deux autres zones se distinguent, dont l'individualisation est principalement liée à des formations sédimentaires anciennes qui affleurent ou subaffleurent à proximité.

— **La partie méridionale de l'étang** correspond à l'embouchure actuelle de l'Aude (**Zone C**). Elle s'étend au Nord-Est et à l'Est des Cabanes de Fleury où le matériel limono-silteux de l'Aude peut être assez largement contaminé par des formations littorales sableuses plus grossières sous-jacentes, d'âge probablement holocène (Rapport Sicsol sur l'étude du dalot routier, 1989).

— **Une deuxième zone** correspond à toute la bordure orientale de l'étang (**Zone D**) dont les reliefs sont constitués par d'anciennes terrasses alluviales plio-quaternaires plus ou moins lessivées (pédogenèse), supportant, notamment au Sud, des dunes fossiles d'âge quaternaire. Au niveau de l'étang lui-même, cette zone laisse subaffleurer des sables fins plus ou moins vaseux à faciès lagunomarin, partiellement contaminés par les sables dunaires ou le matériel issu des épandages alluviaux qui les dominent.

## Le secteur central de l'étang

Il s'agit de la zone actuellement la plus fréquemment en eau au cours de l'année (**Zone E**). Elle recueille les limons de crue les plus fins qui forment une couche dont l'épaisseur s'amincit vers l'Est. La fraction sableuse < 40 µm n'y excède pas 10 %.

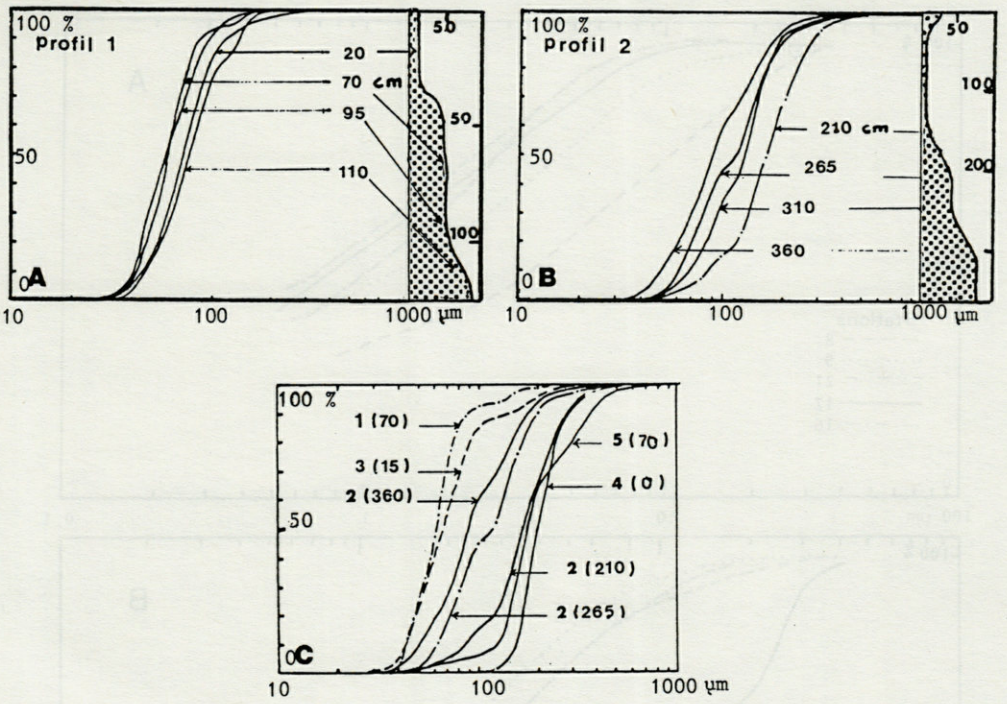



Fig. 4. – Caractères granulométriques des cortèges sédimentaires grossiers (ø > 40 µm) de l'étang de Vendres. A et B, courbes cumulatives et variation du % de sable (ø > 40 µm) sur la verticale des sédiments deltaïques des zones Ouest (profil 1) et Nord (profil 2). C, courbes cumulatives et faciès sédimentaires de l'étang. 1 = limon argileux; 2 = limon silteux à sable fin; 3 = limon argileux; 4 = sable fin laguno-marin; 5 = mélange sables fin et moyen.

*Granulometric characters of the coarse sedimentary fractions (ø > 40 µm) in the Vendres lagoon. A and B, cumulative curves and variation of the sand content (ø > 40 µm) towards the depth in the deltaic sediments of the West (profile 1) and North (profile 2) zones. C, cumulative curves and sedimentary facies in the lagoon. 1 = clayey slime; 2 = silty slime to fine sand; 3 = clayey slime; 4 = brackish fine sand; 5 = mixing of fine and middle-sized sands.*

### *4.2. Répartition des modes granulométriques et signification dynamique*

#### La fraction grossière (ø > 40 µm)

En général, les dépôts de surface et de subsurface (sondages de quelques m de profondeur) de l'Aude correspondent à des sédiments fins à très fins. Les courbes granulométriques sont le plus souvent bimodales. Elles présentent un mode fin évoluant entre 60 et 90 µm et un mode plus grossier dont les valeurs oscillent autour de 150 µm. Ces valeurs correspondent d'ailleurs aux caractéristiques des sédiments déposés dans le milieu marin prodeltaïque du domaine infralittoral (Aloisi *et al.*, 1975).

Sur la figure 4 A sont reportés 2 ex. représentatifs de ces caractères. Il s'agit des dépôts de 2 stations appartenant respectivement aux corps sédimentaires deltaïques des secteurs centre-occidental (profil 1) et septentrional (profil 2) définis plus haut. Dans l'épaisseur du sédiment les courbes granulométriques cumulatives font apparaître des évolutions séquentielles granoclassées.

Le profil 2, pratiqué dans la construction deltaïque septentrionale, montre en effet une fin de séquence positive granoclassée au niveau 360 cm. Le mode dominant correspond à un mode fin (70 µm) alors que le mode grossier est moins bien représenté. De 310 à 260 cm, on observe une évolution séquentielle positive avec, d'une part, un léger décalage des 2 modes vers des valeurs plus faibles et, d'autre part, une augmentation de l'importance du mode fin vers le haut de la séquence. Le niveau 210 cm représente la base de la séquence suivante où le mode grossier domine largement. Ces évolutions sont également marquées par les variations du pourcentage de la fraction sableuse sur la verticale (Fig. 4).

Des observations comparables ont également été mises en évidence sur le profil 1 dans le delta occidental. La figure 4 B souligne d'ailleurs l'existence d'une séquence granoclassée entre 120 et 60 cm de profondeur. Le mode fin y est largement dominant dans les 3 niveaux illustrés (60-75, 90-105 et 105-120). Ces valeurs modales dominantes peuvent s'expliquer par la position de la station correspondant à la partie distale du corps deltaïque.

La figure 4 C, outre les courbes cumulatives des séquences deltaïques, rend compte des caractéristiques granulométriques des autres zones. La

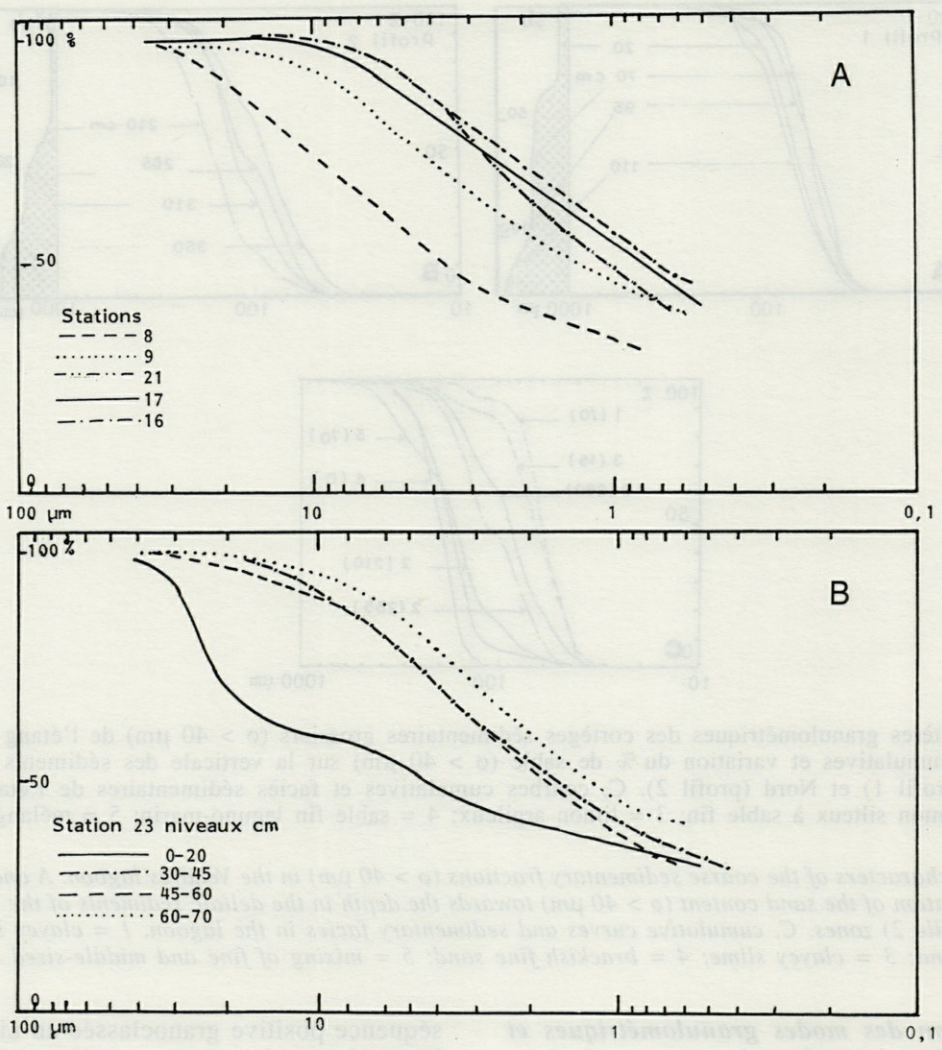



Fig. 5. – Distribution granulométrique de la fraction fine (ø < 40 µm). A, Evolution de la granulométrie dans les sédiments superficiels de l'Ouest à l'Est (station 8 et 9 : zone B Ouest, 16 et 17 : zone B Est et 21 : zone D. B, Evolution de la granulométrie sur la verticale (profil 23 – zones D et E).

*Granulometric distribution of the fine fraction (ø < 40 µm). A, Evolution of the granulometry of the surficial sediments from West to East (stations 8, 9 : zone B West, 16, 17 : zone B east and 21 : zone D). B, Evolution of the granulometry towards the depth on the profile 23 (zones D and E).*

courbe 3 correspond aux sédiments fins de débordement avec un mode fin très développé. Les courbes 4 et 5 sont représentatives des sédiments laguno-marins (mode à 150 µm), parfois chargés en bioclastes (mode à 200 µm de la courbe 5), rencontrés principalement dans la partie orientale de l'étang.

La répartition des modes granulométriques de la fraction grossière des dépôts confirme l'existence d'un colmatage presque complet de la lagune par les sédiments deltaïques de l'Aude.

Les parties septentrionale et occidentale présentent les dépôts les plus grossiers avec des gradients de variation forts au niveau des fronts deltaïques. Les parties distales de ces constructions sont rapidement envahies par des dépôts plus fins (zone centrale de la lagune).

Dans les parties orientales et méridionales, ce schéma est localement perturbé par la contamination des limons par les formations sédimentaires sous-jacentes plus anciennes ou les produits issus des affleurements plio-quaternaires des reliefs orientaux.

### La fraction fine (ø < 40 µm)

La distribution des particules les plus fines témoigne également d'une évolution horizontale et verticale. En surface, les variations des conditions hydrodynamiques conduisent à un affinement des dépôts de l'Ouest vers l'Est. Les débordements successifs des crues de l'Aude sont pleinement actifs à l'Ouest alors qu'à l'Est, au contraire, l'éloignement des sources d'apport et des conditions de milieu plus calmes permettent le dépôt de particules fines.

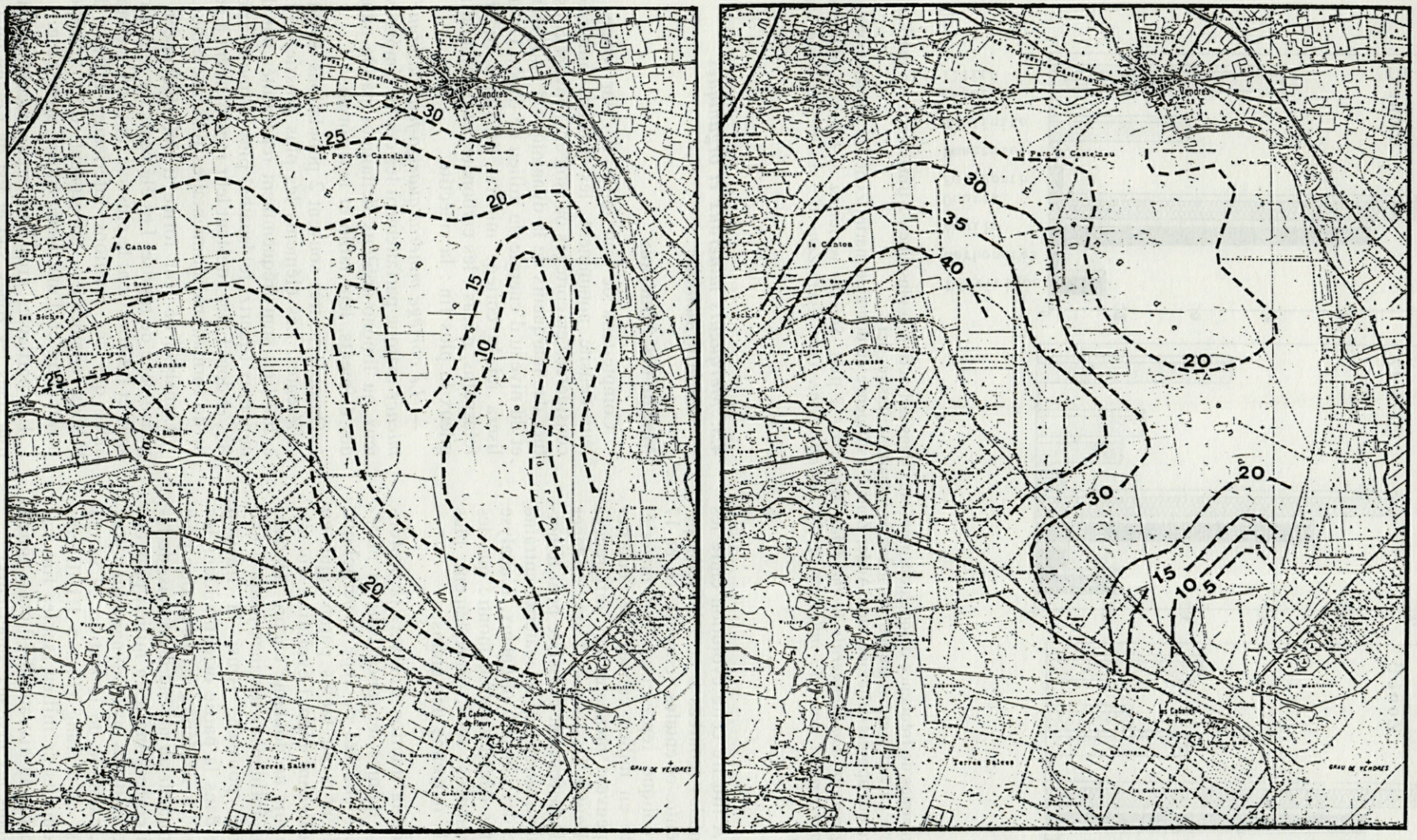



Fig. 6. – A gauche, distribution des carbonates dans la fraction pélitique (ø < 40 µm) des sédiments de surface. Courbes d'isoteneurs en %. A droite, distribution de la smectite dans les sédiments de surface (en %).

*On the left, distribution of carbonates in the pelitic fraction (ø < 40 µm) of the surface sediments. Carbonate contents in %. On the right, distribution of smectite in the surface sediments ( %).*

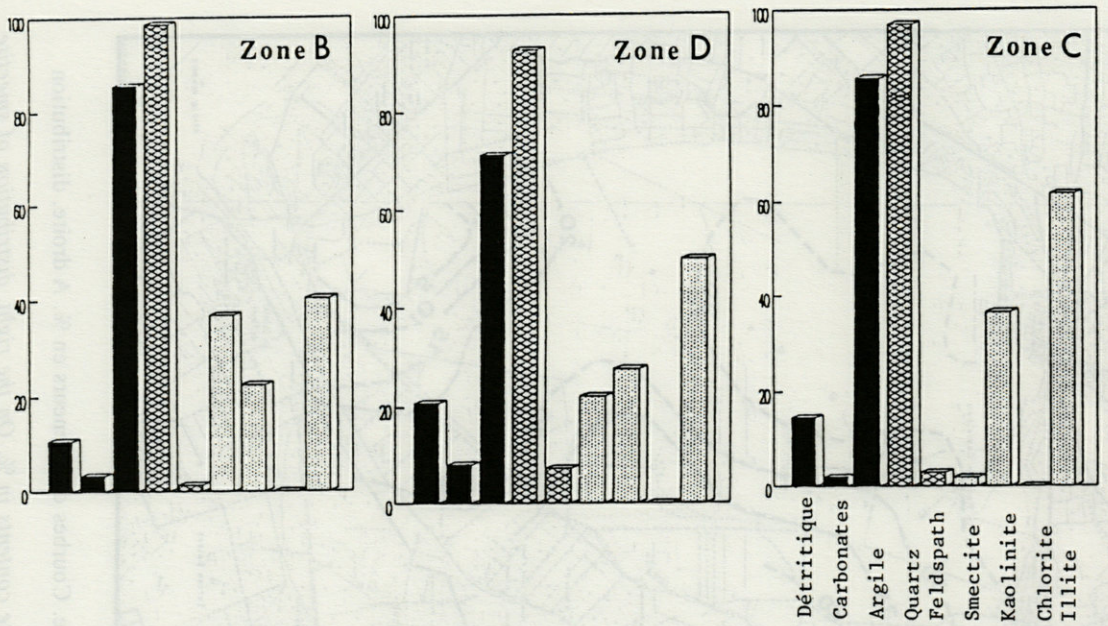



Fig. 7. – Histogrammes de fréquence de quelques minéraux dans la fraction la plus fine ( 2 µm). Noter, en particulier, les variations de la smectite qui marquent bien les 3 domaines illustrés ici :
Zone B : influence des apports deltaïques de l'Aude; Zone C : influence du domaine marin; Zone D : domaine oriental.
*Frequency histograms of some minerals in the finest fraction ( 2 µm). See the variation of smectite which well emphasize the three areas : Zone B : influence of the run-off of the Aude river; Zone C : marine influence; Zone D : oriental area.*

La figure 5 A illustre cette évolution entre les stations occidentales (courbes 8 et 9 à faciès parabolique) et centre-orientales (courbes 16 et 17 à faciès hyperbolique représentant un matériel plus fin décanté en milieu calme). Les courbes hyperboliques peuvent présenter des différences d'une station à l'autre. La courbe 21 avec un léger accroissement de la fraction grossière peut témoigner d'une contamination par du matériel entraîné par le lessivage des côteaux orientaux. L'analyse des courbes après décalcification montre que les particules carbonatées sont généralement plus grossières que la moyenne des grains.

L'évolution de la fraction fine vers la profondeur montre les mêmes tendances que le matériel grossier. Les courbes de type hyperbolique en surface passent à un faciès parabolique en profondeur, soulignant bien l'évolution du milieu naturel, depuis un domaine encore relativement ouvert aux influences marines jusqu'à une continentalisation poussée. Ainsi la fraction fine, abondante dans la partie orientale dans les conditions actuelles de dépôt, est beaucoup plus réduite en profondeur au niveau d'un épisode laguno-marin qui correspond à un milieu plus ouvert avec des conditions hydrodynamiques plus énergétiques. L'exemple de la station 23 sur la bordure Sud-Est de l'étang (Fig. 5 B) illustre bien ces changements de milieu (sables fins vaseux laguno-marins au niveau 60-70 cm – limon fin de l'Aude dans les niveaux supérieurs).

### *4.3. Marqueurs minéraux et organiques de la dynamique*

#### Marqueurs Minéraux

Compte-tenu de leur taille, de leur forme, de leur densité notamment, les espèces minérales, considérées en cortèges ou isolées, peuvent constituer des marqueurs de la dynamique d'un système et du niveau d'énergie du milieu de dépôt. On utilisera ici le cortège minéral détritique (quartz, feldspaths, micas), les carbonates et le minéral argileux le plus fin : la smectite.

— *Le cortège minéral quartzo-feldspathique et micacé* marque parfaitement les dépôts limono-silteux ou limono-argileux deltaïques par la nature des éléments, leur taille et leur forme.

On observe très souvent 2 populations de taille différentes. Les éléments les plus grossiers (150 à 200 µm) sont fréquemment représentés par des minéraux (quartz, feldspaths) plus ou moins rubéfiés et dont l'état attestent leur remaniement à partir de formations sédimentaires plus anciennes.

L'analyse de leur forme traduit également ce phénomène de reprise. Les éléments les plus grossiers et rubéfiés sont le plus souvent bien façonnés alors que les fractions inférieures offrent des formes anguleuses, témoignant d'un transport moins long et d'une usure moins prononcée.

Les particules grossières sont rencontrées surtout dans les zones Sud et Est de l'étang où l'on

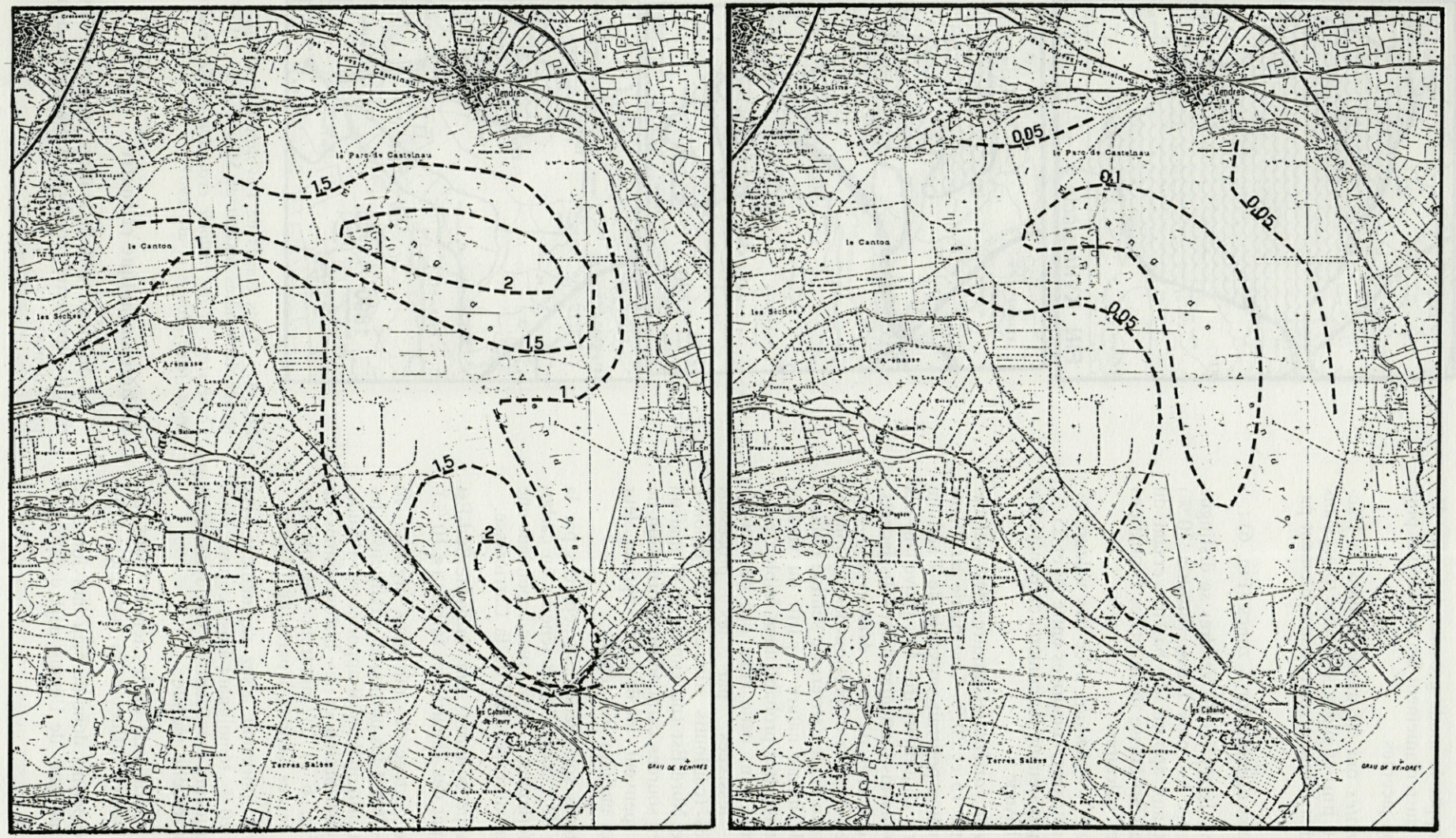



Fig. 8. – A gauche, distribution du carbone organique particulaire dans les sédiments superficiels. A droite, distribution du soufre dans les sédiments superficiels.
*On the left, distribution of particulate organic carbon in the surface sediments. On the right, distribution of sulfur in the surface sediments.*

a vu se développer le mode grossier dans des dépôts résultant du remaniement de formations plus anciennes sous-jacentes.

*Les Carbonates* ont été analysés dans la fraction fine (< 40 µm) et sur le sédiment total. Dans les 2 cas les distributions restent sensiblement parallèles.

On peut ainsi différencier 3 zones (Fig. 6) :

— *Au Nord*, la région de Vendres se distingue avec les valeurs les plus fortes (jusqu'à 30 %) correspondant aux apports du bassin versant du ruisseau de la Carrièrasse draînant les formations oligo-miocènes calcaires.

— *La partie occidentale*, avec des valeurs relativement constantes, comprises entre 20 et 25 %, témoigne principalement du contenu carbonaté des alluvions de l'Aude.

— *La partie orientale* montre des valeurs comprises entre 15 et 20 %. Une partie au moins de ces carbonates pourrait provenir de l'activité biogène (débris coquilliers très fins provenant des sables laguno-marins immédiatement sous-jacents; prolifération de tubes de vers : *Mercierella enigmatica*). En effet, si la dispersion des carbonates issus du ruisseau de la Carrièrasse semble réduite, les apports de même nature à partir du versant oriental sont aussi très probablement faibles, puisque n'affleurent dans cette zone que des formations très lessivées par les processus pédogénétiques (cailloutis siliceux). Néanmoins, dans la partie Nord-Est (proximité de la maison du garde), des sources carbonatées (formation de tufs actuels) peuvent localement apporter leur contribution et enrichir les dépôts.

Ces 3 secteurs sont nettement séparées par la zone centrale de l'étang où les teneurs en carbonates sont inférieures à 15 %, avec cependant une légère augmentation au droit de la Carrièrasse.

Enfin les apports marins dans la partie Sud-Est se traduisent par des valeurs très faibles (< 10 %).

— Dans le cortège des minéraux argileux, *la smectite*, constituant les particules phylliteuses les plus fines, est principalement apportée par l'Aude. La carte de distribution et les histogrammes de fréquence (Fig. 6 et 7) montrent parfaitement l'importance de ces venues à partir de l'Ouest.

Les valeurs diminuent assez rapidement vers l'Est, de 40 à 20 %, témoignant ainsi, comme dans le cas des marqueurs précédents, d'une dynamique de dispersion actuelle réduite.

Le secteur méridional où les teneurs sont faibles demeure sous l'influence du domaine marin.

La smectite permet donc de bien individualiser les domaines majeurs de l'étang déjà définis par ailleurs.

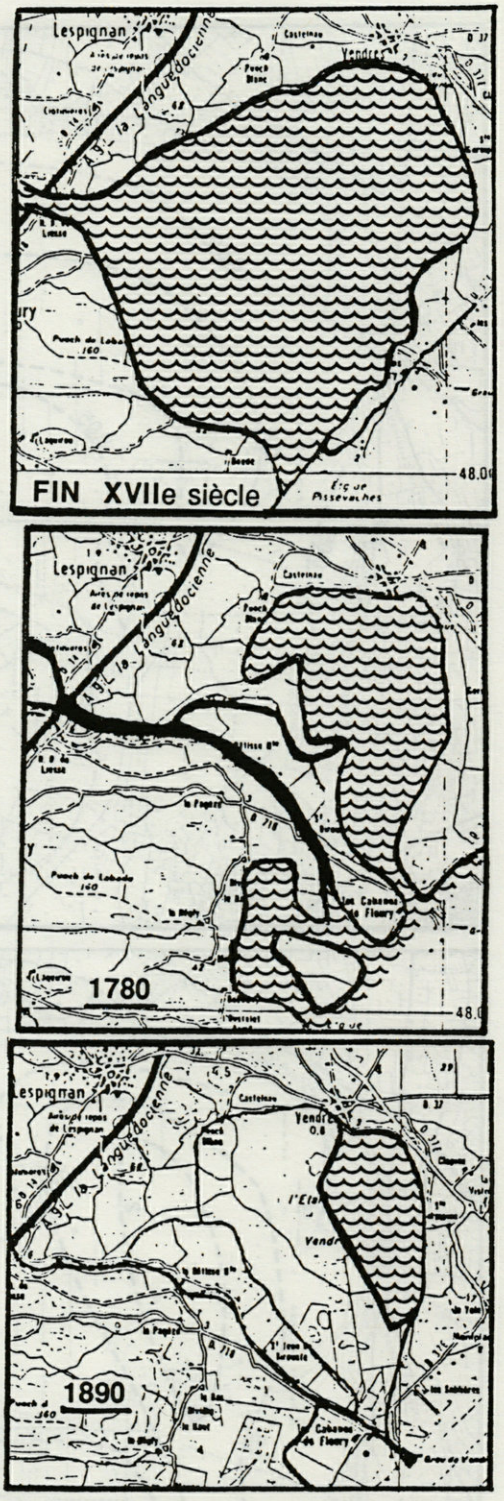



Fig. 9. – Trois étapes de l'évolution historique de la lagune de Vendres (extrait de Moulis *et al.*, 1987).
*Three steps of the historic evolution of the Vendres lagoon (from Moulis* et al., *1987).*

## Matière organique et soufre

La distribution de la matière organique dans les dépôts superficiels conforte et précise les données précédentes.

Sur le sédiment brut l'analyse des teneurs se trouve toujours affectée par l'hétérogénéité du dépôt riche en débris végétaux qui peut fausser les résultats. Il est alors possible d'effectuer la même analyse sur la fraction granulométrique < 40 µm qui élimine les gros fragments organiques. Toutefois, dans ce cas, les résultats peuvent ne pas rendre compte de l'abondance réelle de la matière organique particulaire fraîchement déposée. Compte tenu de cette remarque, les données obtenues sur le sédiment brut soulignent bien la distribution de la **matière organique** en caractérisant bien les différents secteurs de la lagune.

On peut ainsi reconnaitre un secteur directement soumis aux apports de l'Aude à l'Ouest où les valeurs en carbone organique sont faibles (0,15 à 0,20 %) et un secteur oriental où se développent les plans d'eau plus ou moins pénétrés par un riche couvert végétal (roselières) où les teneurs en carbone organique atteignent les valeurs les plus fortes (jusqu'à 7 %).

Dans les zones en creux qui favorisent l'accumulation de la matière organique issue de la couverture végétale, les apports de la Carrièrasse au Nord et ceux des stations de lagunage au Sud-Est peuvent introduire une certaine pollution qui enrichit les dépôts en matériel organique. Les sédiments présentent alors une couleur noire liée à l'abondance de la matière organique et des monosulfures. Les processus d'eutrophisation s'accentuent alors et peuvent affecter le développement de la végétation.

Au contraire, de très faibles teneurs sont observées dans le secteur extrême oriental où les masses dunaires anciennes situées au-dessus des plans d'eau actuels, à la base des côteaux, viennent alimenter par colluvionnement les bordures de la lagune. Le caractère grossier des dépôts (voir la répartition des modes granulométriques, fig. 4) réduit alors d'autant leur teneur en matière organique.

Sur la fraction < 40 µm les résultats d'analyse révèlent des teneurs en carbone organique de l'ordre de 0,5 à 2 %. Dans l'ensemble, les secteurs délimités par les valeurs obtenues sur le sédiment brut sont retrouvés (Fig. 8). L'influence du fleuve est cependant mieux marquée sur la rive gauche avec des valeurs relativement basses.

La présence du **soufre** témoigne généralement de l'abondance de la matière organique et de conditions réductrices qui prédominent dans les milieux peu oxygénés permettant l'accumulation des monosulfures de fer.

Les conditions plutôt anoxiques régnant dans les dépôts de surface des secteurs central et oriental en rapport avec la présence des plans d'eau et l'abondance de la végétation permettent le développement des processus de sulfato-réduction et un enrichissement très net en soufre (jusqu'à 0,6 %) (Caumette, 1987).

Les courbes d'isoteneurs en soufre (Fig. 8) délimitent également les divers secteurs déjà reconnus. En effet, même si les limites des différentes zones sont bien moins précises par suite d'un plus faible nombre d'analyses, les dépôts du domaine Sud-Ouest, directement influencés par les apports de l'Aude, présentent les teneurs les plus faibles (de 0,02 à 0,04 %), ceci en rapport avec les limons de crue appauvris en matière organique mis en place dans des conditions très oxygénées.

Au contraire, les dépôts des domaines central et oriental où subsistent les plans d'eau et leur couvert végétal, offrent des teneurs beaucoup plus élevées (de 0,10 à 0,17 %). L'enrichissement le plus marqué correspond à une zone d'orientation N.O.-S.E. dans la partie centrale (Fig. 8). D'autres valeurs élevées sont en rapport, au Nord et au Sud-Est, avec les points de pollution.

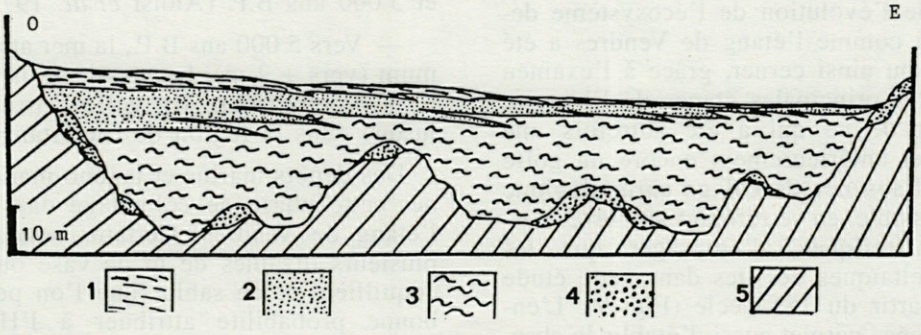



Fig. 10. – Schéma du remplissage quaternaire récent de la lagune de Vendres (échelle verticale approximative).
1, limons argilo-silteux jaunes de l'Aude et 2, limon silto-sableux jaunes à gris : série continentale. 3, vases grises à noires laguno-marines et 4, complexe des cordons sableux littoraux et dunaires : séquence marine. 5, substrat anté-holocène.

*Scheme of the recent quaternary filling of the Vendres lagoon (approximative vertical scale). 1, Yellow clayey-silty slimes of the Aude river and 2, Yellow to grey silty-sandy slimes* : Continental series. 3, Grey to black brackish muds and 4, Complex of coastal and sand-hill sandy bars : Marine series.5, Ante-Holocene substratum

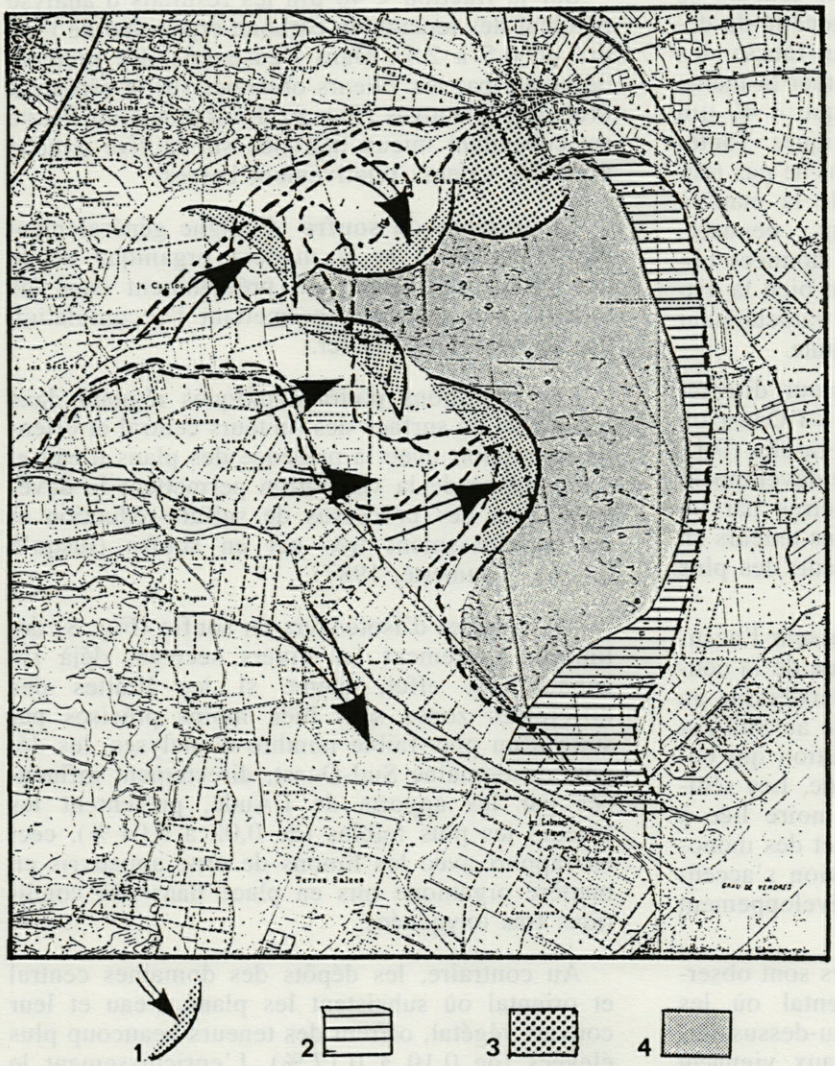



Fig. 11. – Zones d'apports dans la lagune. 1, Fronts deltaïques historiques; les flèches indiquent les axes principaux d'apport. Au sud la flèche schématise le sens d'écoulement du bras principal de l'Aude au XVIII[e] siècle en direction de l'étang de Pissevaches. 2, Zone de mélange entre un matériel détritique sableux et les dépôts fluviatiles, dunaires et laguno-marins littoraux; 3, Apports de la Carrièrasse; 4, Zone de dépôt des limons de débordement les plus fins de l'Aude.

*Deposition zones in the lagoon. 1, Historic deltaic fronts : the arrows show the main deposition axes. In the South the arrow points out the flow direction of the main branch of the Aude river in the eighteenth century towards the Pissevaches lagoon. 2, Mixing zone between a sandy detritic material and the fluviatile, sand-hill and brackish sediments. 3, The Carrierasse run-off. 4, Deposition zone of the finest flood slimes of the Aude river.*

## V. MÉCANISMES DU COMBLEMENT RÉCENT DE L'ÉTANG DE VENDRES

Dans cette étude le rôle de l'Aude dans les dernières phases de l'évolution de l'écosystème défini aujourd'hui comme l'étang de Vendres a été souligné. On a pu ainsi cerner, grâce à l'examen des sondages, les principales étapes de l'histoire du comblement de ce qui a été autrefois une grande lagune et antérieurement encore un golfe marin. Malgré l'absence de calage chronologique précis, il est possible, en se référant aux levés cartographiques historiques, d'envisager que les constructions deltaïques décrites dans cette étude s'élaborent à partir du 18[e] siècle (Fig. 9). L'ensemble des données permet aussi d'établir la chronologie suivante dans les mécanismes de comblement de la basse vallée de l'Aude (Fig. 10) :

— Au cours de la dernière remontée glacio-eustatique du niveau de la mer, le « couloir » de la basse vallée, profond par endroits de plusieurs dizaines de mètres par rapport au zéro actuel, est ennoyé comme une ria. Si l'on se réfère à la chronologie absolue établie sur les sédiments marins, cette transgression marine se produit entre 10 000 et 5 000 ans B.P. (Aloisi *et al.* 1975 et 1978).

— Vers 5 000 ans B.P., la mer atteint son maximum (vers + 2 m). Le massif de la Clape est une île (Verdeil, 1970). Un golfe marin se développe jusque dans la région de Capestang.

Des dépôts marins et laguno-marins vont dominer cette phase de colmatage dans la région de l'étang de Vendres. Certains sondages montrent plusieurs dizaines de m de vase ou d'argile dite coquillière et de sables que l'on peut, selon une bonne probabilité attribuer à l'Holocène. Des études détaillées menées dans le delta du Rhône ont montré l'existence de ce type de colmatage comprenant une séquence marine à laguno-marine à la base (Rapport Camargue, 1970; Oomkens, 1970).

— Dans une 3[e] phase, les apports continentaux vont largement dominer par progradation sur les

sédiments marins déposés au cours des épisodes antérieurs. Le moteur de ces phénomènes de progradation de faciès continentaux est essentiellement l'Aude.

Dans la région de Vendres, c'est sans doute entre la fin du XVII^e^ et le XVIII^e^ siècles (Fig. 10) que le colmatage se réalise. Il résulte principalement dans sa phase historique, de mécanismes de sédimentation deltaïque de type méditerranéen caractérisés par :

• des apports souvent importants arrivant en masse au cours de phénomènes exceptionnels, voire catastrophiques, tels que les très fortes crues de régime méditerranéen.

• des conditions hydrodynamiques marquées par l'importance des houles de tempête et la faiblesse des courants de marée.

Des lobes et fronts deltaïques successifs se sont ainsi mis en place dans l'espace laguno-marin de l'ancien golfe de Vendres (Fig. 11).

Si l'on considère l'épaisseur du colmatage de la zone des fronts deltaïques les plus orientaux de l'ordre de 5 m, comme valeur moyenne du remblaiement du golfe au cours du XVII^e^ siècle (voir contours du plan d'eau Fig. 9), c'est en 2 siècles seulement que l'on atteint la situation actuelle (acquise dès le XIX^e^ siècle). Ces 5 m de sédiments déposés en 2 siècles correspondent donc à une vitesse moyenne de sédimentation de 25 mm/an. Cette valeur fluctue néanmoins rapidement suivant que l'on se situe en amont ou en aval du front deltaïque, donc plus ou moins loin de la source d'apports.

Le stade actuellement atteint correspond à un équilibre fragile, si l'on tient compte de l'évolution au cours des derniers siècles. Cet équilibre paraît globalement devoir se maintenir depuis que l'Aude a été chenalisée artificiellement et ne se déverse plus directement dans l'étang.

L'aménagement de l'Aude a donc permis un arrêt de la continentalisation déjà extrême de cette lagune au profit de l'établissement et du maintien de l'écosystème actuel dont la protection et la gestion doivent être améliorées.

## V. CONCLUSIONS

Les écosystèmes lagunaires méditerranéens doivent leur diversité au nombre important de facteurs qui contrôlent leur fonctionnement et leur évolution, et à leur grande variabilité.

Deux catégories de facteurs interviennent :

— les uns, de caractère très général, résultent de l'héritage géologique et des variations de niveau de l'océan mondial : facteurs morpho-structuraux, lithologie des bassins versants, glacio-eustatisme, conditions climatiques générales...

— les autres, de caractère plus local, dépendent des conditions météorologiques régionales, des morpho-structures particulières des sites; de l'importance et de la nature des apports, notamment fluviaux (eau et charge solide).

Ces derniers facteurs définissent la spécificité de chacun de ces écosystèmes et, en ce sens, permettent de les classer en fonction de leur degré de confinement et de colmatage.

Ces paramètres qui déterminent la géométrie des plans d'eau (étendue, profondeur) contrôlent aussi leur état biocénotique.

Le milieu littoral méditerranéen offre donc une grande diversité d'états d'évolution dont on a donné quelques exemples. L'image d'un stade initial de golfe ouvert pourrait être représenté par le Golfe de Fos actuel. L'étang de Thau illustre une seconde grande étape après isolement de la lagune par un cordon littoral de grande longueur fixé à deux éperons rocheux, le Cap d'Agde et le Cap de Sète (Mont Saint-Clair). L'étang de Leucate, comme celui de Bages-Sigean, représente une évolution plus avancée avec des échanges plus réduits avec le domaine marin et, dans le deuxième cas, l'impact d'un cours d'eau qui amplifie le colmatage. L'étang de Canet a déjà atteint un stade de colmatage accusé, encore accentué par les apports fluviatiles, l'étendue réduite du plan d'eau et la quasi-absence de graus.

Enfin l'étang de Vendres représente le stade ultime de colmatage dû à la présence d'un cours d'eau d'importance majeure, l'Aude.

Une large paléovallée envahie par la transgression post-glaciaire a été le siège d'une sédimentation marine et laguno-marine active. Les apports massifs de l'Aude (sables et limons) ont, par la suite, entrainé une continentalisation rapide de tout le système (taux de sédimentation pouvant dépasser 2 m par siècle). Dans l'étang de Vendres, cette étape est d'échelle historique. Sur la tranche des dépôts cette évolution se traduit par des couches sableuses surmontées par des niveaux de limons fins.

Dans ce domaine géographique, plusieurs secteurs spécifiques apparaissent en fonction des sources d'apport :

— la partie occidentale directement soumise aux apports de l'Aude est fortement colmatée et présente plusieurs fronts deltaïques anciens.

— Dans les secteurs central et oriental éloignés des sources d'apport, des limons fins se déposent. Un recouvrement végétal abondant occupe les seuls plans d'eau existants où s'accentue le caractère réducteur. L'accumulation des masses organi-

ques peut entrainer en période estivale des processus de dystrophie.

— Dans les zones septentrionale et extrême orientale la sédimentation s'enrichit d'apports d'origine locale (sables et carbonates).

— Enfin, la zone méridionale soumise aux influences marines correspond à des dépôts polygéniques grossiers peu carbonatés.

Ce domaine lagunaire constitue un modèle sédimentologique qui représente le stade ultime vers lequel tendent toutes les lagunes du Golfe du Lion. Si l'évolution de chacun de ces écosystèmes dépend de son environnement propre, certains mécanismes généraux agissent pour aboutir au terme final du colmatage.

Le fonctionnement actuel de ces diverses lagunes méditerranéennes en partie lié, à l'héritage morphostructural, est, par ailleurs, directement influencé par les conditions climatiques (vents dominants, précipitations) et le volume des apports (présence d'émissaires, étendue des bassins versants, nature lithologique).

Ces divers facteurs sont à l'origine des mécanismes sédimentologiques (répartition des dépôts) et des processus biogéochimiques (distribution de la matière organique et des éléments métalliques).

A ces conditions naturelles s'ajoute le facteur anthropique, de plus en plus sensible, au niveau des nuisances qui affectent l'environnement.

Dans le cas de l'étang de Vendres on remarquera que le détournement artificiel de l'Aude à une date relativement récente et sa chenalisation dans son lit actuel ont arrêté le développement des corps sédimentaires deltaïques dans l'écosystème-même, et fortement réduit la continentalisation. L'équilibre acquis qu'il conviendrait de ne pas perturber constitue la richesse du site.

REMERCIEMENTS – Nous remercions l'Association Interdépartementale des Basses Plaines de l'Aude (AIBPA) de nous avoir permis de réaliser un travail scientifique sur l'Etang de Vendres et d'en publier les résultats. Nous exprimons également toute notre gratitude au personnel de l'Entente Interdépartementale pour la Démoustication du Languedoc-Roussillon (EID) pour l'aide logistique efficace apportée sur le terrain.

## BIBLIOGRAPHIE

ALOISI J.C., J.P. CAMBON, J. CARBONNE, G. CAUWET, C. MILLOT, A. MONACO et H. PAUC, 1982. Origine et rôle du néphéloïde profond dans le transfert des particules au milieu marin. Application au Golfe du Lion. *Oceanol. Acta* **5** (4) : 481-491.

ALOISI J.C., A. MONACO et H. PAUC, 1975. Mécanismes de la formation des prodeltas dans le Golfe du Lion. Exemple de l'embouchure de l'Aude (Languedoc). *Bull. Inst. Geol. Bassin d'Aquitaine* **18** : 3-12.

ALOISI J.C., A. MONACO, N. PLANCHAIS, J. THOMMERET et Y. THOMMERET, 1978. The Holocene transgression in the Gulf of Lions, Southwestern France : Paleogeographic and Paleobotanical Evolution. *Geogr. Phys. Quatern.* **32** (2) : 145-162.

ALOISI J.C., A. MONACO, J. THOMMERET et Y. THOMMERET, 1975. Evolution paléogéographique du plateau continental languedocien dans le cadre du Golfe du Lion. Analyse comparée des données sismiques, sédimentologiques et radiométriques. *Rev. Geogr. Phys. Géol. Dyn.* **17** (1) : 13-22.

ARNAUD P. et R. RIMBAULT, 1969. L'étang de Salses-Leucate. Ses principaux caractères physico-chimiques et leurs variations (1955-56 et de 1960 à 1968). Thèse Doct. Univ. Montpellier.

BARRIERE J., 1966. Le rivage tyrrhénien de l'étang de Bages et de Sigean (Aude). *Bull. An. Fr. Quaternaire* **4** : 251-283.

B.C.E.O.M., 1975. Carte bathymétrique de l'étang de Vendres au 1/5000ème.

BARUSSEAU et F. GADEL, 1977. Guide géologique sur l'évolution margino-littorale de la côte du Bas-Languedoc au cours du Quaternaire moyen et de l'Actuel. Guides Géologiques Régionaux. Masson éd. : 155-162.

BERNAT M., G. CAUWET, B.CHASSEFIERE, D. FAGUET, F. GADEL, A. MONACO, M. OUAKAD et Y. THOMMERET, 1984. Behaviour of metallic and radioactive elements in lagoonal sediments : the example of the Canet-St Nazaire pond (Mediterranean coast). *Estuar. Coast. Schelf Sci.* **18** : 557-570.

BOUTIERE H., 1973. L'étang de Bages-Sigean, modèle de lagune méditerranéenne. *Vie Milieu* **24** (1B) : 23-58.

CATALIOTTI-VALDINA D., 1978. Modalités et bilan de la sédimentation pélitique dans un milieu margino-littoral : le complexe lagunaire de Bages-Sigean-Port la Nouvelle. Thèse 3e cycle. Univ. Toulouse : 203 p.

CAUMETTE P., 1987. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires. Editions ORSTOM Paris, 304 p.

CAUWET G., D. FAGUET, F. GADEL, R. MARTIN, A. MONACO, M. OUAKAD et A. SOUSSI, 1981. Formation et évolution sédimentologique et géochimique des lagunes méditerranéennes. Sympos. Inter. lagunes côtières UNESCO, Bordeaux, 1981.

CHARRIERE B., F. GADEL et L. SERVE, 1991. Budget or organic matter and behaviour of phenolic compounds in a Mediterranean lagoonal ecosystem. Developments in Geochemistry – 6 – Diversity of Environmental Biogeochemistry (J. Berthelin ed. – Elsevier – Amsterdam) : 131-144.

DUBOUL-RAZAVET C. et R. MARTIN, 1981. La sédimentation holocène de trois étangs du littoral du Languedoc-Roussillon : *Bull. Soc. Languedoc Géogr.* **15** (1-2) : 69-86.

FIEUZAL D., 1972. Etude des niveaux marins et des niveaux continentaux au Quaternaire entre Narbonne

et Lapalme (Aude). Mém. Univ. Toulouse-Le Mirail (U.E.R. Géographie) 113 p.

FRISONI M., 1990. Un écosystème complexe, fragile et évolutif. L'Etat au présent n°16 : 9, Préfecture Languedoc-Roussillon.

GADEL F., 1968. Sur un exemple d'évolution lagunaire : l'étang de Saint-Nazaire (Roussillon). *Vie Milieu* **19** (2B) : 291-321.

GADEL F., BUSCAIL R. et A. MONACO, 1984. Aspects sédimentologiques et géochimiques de quelques lagunes du Languedoc-Roussillon : (Golfe du Lion), *Vie Milieu* **34** (4) : 161-172.

GADEL F., R. MARTIN et J.P. DUMAS, 1983. Origine, distribution et évolution de la matière organique dans les dépôts de deux écosystèmes lagunaires méditerranéens. *Rapp. Com. Int. Mer Méd.* **28** (7) : 115-118.

MARTIN-BUSCAIL R., 1978. Evolution holocène et actuelle des conditions de sédimentation dans le milieu lagunaire de Salses-Leucate. Thèse 3e cycle Univ. Toulouse : 210 p.

MARTIN-BUSCAIL R., F. GADEL et J.P. BARUSSEAU, 1980. Holocene evolution of the Canet-Saint Nazaire lagoon (Golfe du Lion, France) as determined from a study of sediment properties. *Sedimentol.* **28** : 823-836.

MOULIS D. *et al.*, 1987. Etang de Vendres (Hérault). Analyse du milieu. Bilan écologique et bases pour des propositions de gestion (IARE).

OOMKENS E., 1970. Depositional sequences and sand distribution in the post-glacial Rhône delta complex. *In* : Deltaic sedimentation. *Soc. Econ. Paleont. Miner. spec. publ.* **15** : 198-212.

POSMA H., 1969. Chemistry of coastal lagoons. *In* : Coastal lagoons, a symposium (Arsala-Castanares A. et Phleger F.B. eds) : 421-430.

SENEGAS M. et O. DOMANGE, 1990. Les milieux lagunaires : importance, originalité, diversité, richesse, évolution. L'Etat au présent n°16 – Préfecture Languedoc-Roussillon.

VERDEIL P., 1970. Données nouvelles sur le Quaternaire de la basse vallée de l'Aude. *Bull.Soc. Géol. France* (7) **12** (3) : 413-425.

Rapport Camargue, 1970. Direction Départementale de l'Agriculture et Compagnie Nationale d'Aménagement de la Région du Bas-Rhône et du Languedoc-Arles.

Rapport SICSOL, 1989. Etude lithologique et géotechnique (Dalot routier et barrage anti-sel).

Rapport de Synthèse AIBPA, 1990. Etang de Vendres. Résultat des travaux de la Commission Scientifique de l'étang de Vendres. Association Interdépartementale des Basses Plaines de l'Aude, Narbonne.

Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon – Le comblement des étangs – Préfecture de Région Languedoc-Roussillon.

*Reçu le 12 mai 1992; received May 12, 1992*
*Accepté le 27 mai 1992; accepted May 27, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 185-192

# *IN SITU* METABOLISM OF A BENTHIC COMMUNITY IN A SHALLOW BRACKISH LAGOON

## *(Fish-impoundments of Arcachon Bay – Atlantic coast – France)*

*THIMEL A. and P.J. LABOURG*

*Institut Universitaire de Biologie Marine, 2, rue du Pr. Jolyet, 33120 Arcachon, France*

MÉTABOLISME AÉROBIE
CONSOMMATION D'OXYGÈNE
PRODUCTION D'OXYGÈNE
COMMUNAUTÉ BENTHIQUE
LAGUNE SAUMÂTRE PEU PROFONDE

RÉSUMÉ – Le métabolisme d'une communauté benthique en milieu lagunaire saumâtre peu profond a été étudié *in situ*. Durant une année, la production et la consommation d'oxygène ont été mesurées chaque mois, à l'aide d'enceintes cylindriques en plexiglas. Simultanément le méio- et le macrobenthos ont été échantillonnés. L'évolution saisonnière de la demande en oxygène apparaît fortement corrélée à la température (r=0,88). Au cours de l'année, la consommation d'oxygène et la biomasse benthique varient en sens inverse. La quantité d'oxygène captée annuellement a été estimée en tenant compte des diminutions de consommation qui interviennent quand la concentration en oxygène dissous est inférieure à 2 mg/l. La valeur obtenue (1660 g $O_2.m^{-2}.an^{-1}$) est très élevée et concorde avec les résultats obtenus dans des milieux analogues par d'autres auteurs. La consommation d'oxygène durant le printemps et l'été représente 80 % de la demande annuelle; bien qu'élevée, la production (1360 g $O_2.m^{-2}.an^{-1}$) est inférieure à la consommation au cours de ces saisons.

METABOLISM
$O_2$ UPTAKE
$O_2$ PRODUCTION
BENTHIC COMMUNITY
SHALLOW BRACKISH LAGOONS

ABSTRACT – The metabolism of a benthic community in shallow brackish impoundments of Arcachon Bay was studied *in situ* by monthly measurements of $O_2$-uptake and $O_2$-production during one year using Plexiglas cylinders. Benthic meio– and macrofauna were sampled simultaneously. Seasonal variations of $O_2$-uptake appeared to be closely correlated with temperature (r = 0.88). $O_2$-uptake and benthic biomass varied inversely over the year. The annual $O_2$-uptake was estimated, taking into account a decrease of the rate of $O_2$-uptake which occurs when the $O_2$ concentration falls below 2 $mg.l^{-1}$. The value we obtained (1660 g $O_2.m^{-2}.yr^{-1}$) is very high and is consistent with other results for similar environments. The $O_2$-demand throughout spring and summer represents 80 % of the annual consumption and, in spite of a high production (1360 g $O_2.m^{-2}.yr^{-1}$), $O_2$-uptake is more important than $O_2$-production during these seasons.

## INTRODUCTION

The fish-impoundments of Arcachon bay (Atlantic coast, France) (Fig. 1) constitute a shallow brackish ecosystem, used for extensive fish-breeding. The study of metabolic activities, especially $O_2$-consumption, is of particular interest because of the ecological and economic consequences of frequent $O_2$-deficiencies due to eutrophication. The purpose of this study was to characterize and to quantify the metabolism of the benthic community through $O_2$-production and $O_2$-uptake *in situ* measurements. The choice of an *in situ* method was based on several factors. Firstly, it was impossible to reproduce fluctuations of environmental parameters in the laboratory. Secondly, field measurements can be conducted over greater surfaces than is possible with laboratory measurements. Using this method, it is not possible to estimate intensities of the different $O_2$-consuming processes individually (aerobic respiration of the fauna, bacterial activity, and chemical oxidation of reduced compounds). We have not attempted to separate biological and chemical $O_2$ demand. There is no satisfactory method for doing this. The use of formaldehyde is criticized by several authors (Dale, 1978; Hargrave & Phillips, 1981). The role of each component in total $O_2$-demand was also studied. The results will be the subject of another publication (in preparation).

## DESCRIPTION OF SITE STUDIED

The fish-impoundments are shallow, brackish lagoonal systems which cover a large surface (1,000 ha) and are isolated from Arcachon Bay by an embankment. Waters are renewed periodically through the action of several sluice gates. Numerous studies have been carried out in these fish-ponds including those of Labourg (1979) on macrofauna, Castel & Lasserre (1977) on meiofauna, and Baleux *et al.* (1979a-b) on bacteria.

Our station is indicated on Fig. 1. In this area, the water depth fluctuates around 20 cm. The sediment is partially covered with sea grass (*Ruppia cirrhosa*). The surface sediment is oxidized all year to a depth of a few millimeters.

## MATERIAL AND METHODS

Field measurements were conducted monthly over a period of one year. They included meio– and macrobenthos sampling, and measurements of salinity, temperature, $O_2$-content, $O_2$-production and $O_2$-uptake.

Temperature and $O_2$-concentration were measured hourly in the water, using an Orbisphere oxymeter. To sample meiofauna, four handle-cores ($S = 10\ cm^2$) were collected. Macrobenthos was sampled using an Ekman grab (four replicates of $225\ cm^2$). $O_2$-production and $O_2$-uptake were measured using Plexiglas cylinders : two transparent (750 and $1.250\ cm^2$) and two dark (1.000 and $1.500\ cm^2$) (Jorgensen, 1980; Hargrave & Phillips, 1981; Van Es, 1982; Asmus, 1982). Changes of $O_2$ concentration were recorded on a chart-recorder. The duration of the incubations was 8 to 10 hours. Inside the enclosures the water was gently stirred in order to prevent $O_2$ stratification. The water depth in the cylinders ranged between 13 and 20 cm. Transparent cylinders were installed at the beginning of the day but dark cylinders were installed later (11 a.m.) because $O_2$-content was very low at the beginning of the day. From April, when *Ruppia* plants start to grow, one dark and one transparent cylinder were installed above sediment with *Ruppia* plants and others above sediment without plants.

Meiofauna and macrofauna were sorted after sieving on 63 µm and 0.5 mm sieves respectively. Meiofaunal biomass was estimated from the data of J. Castel (pers. comm.). Macrofauna were weighed with a Mettler balance after drying at 60°C over 48h (Dry Weight : D W).

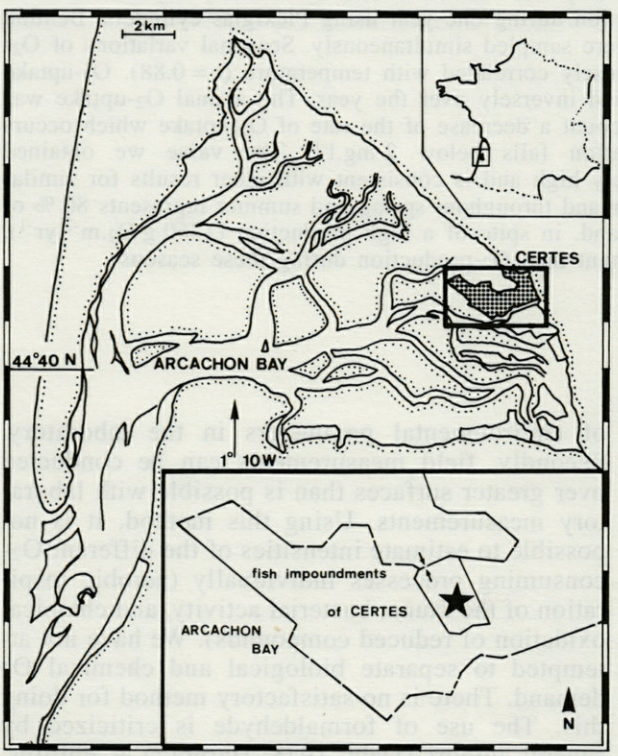



Fig. 1. – Map of Arcachon Bay and localisation of fish-impoundments of Certes; position of our study site (marked with a star).

## RESULTS

### *Physical and chemical parameters*

Over one year, salinity ranged from 8 to 35 ‰. In accordance with Venice classification (1958), this station is located in a poly-mesohaline area. The extent of temperature fluctuations between autumn-winter and spring-summer (Fig. 2A) and the magnitude of diel variations of $O_2$-content (Fig. 2B) illustrate the environmental conditions in this area.

### *Meio- and macrobenthic biomass*

In order to assess the roles of different components in the community's metabolism, macrofauna have been divided into small macrofauna and large macrofauna. Such a distinction was already proposed by Gerlach *et al.* (1985), based on the study of a muddy-sand subtidal community. In this work, distinction was made by taking into account percentages of individuals retained by a 0.5 mm sieve or by a 1 mm sieve respectively. Small macrofauna included *Tubificoides pseudogaster, Polydora ligni, Streblospio shrubsolii,* and *Chironomus salinarius* larvae. Large macrofauna included *Nereis diversicolor* and *Hydrobia ven-*

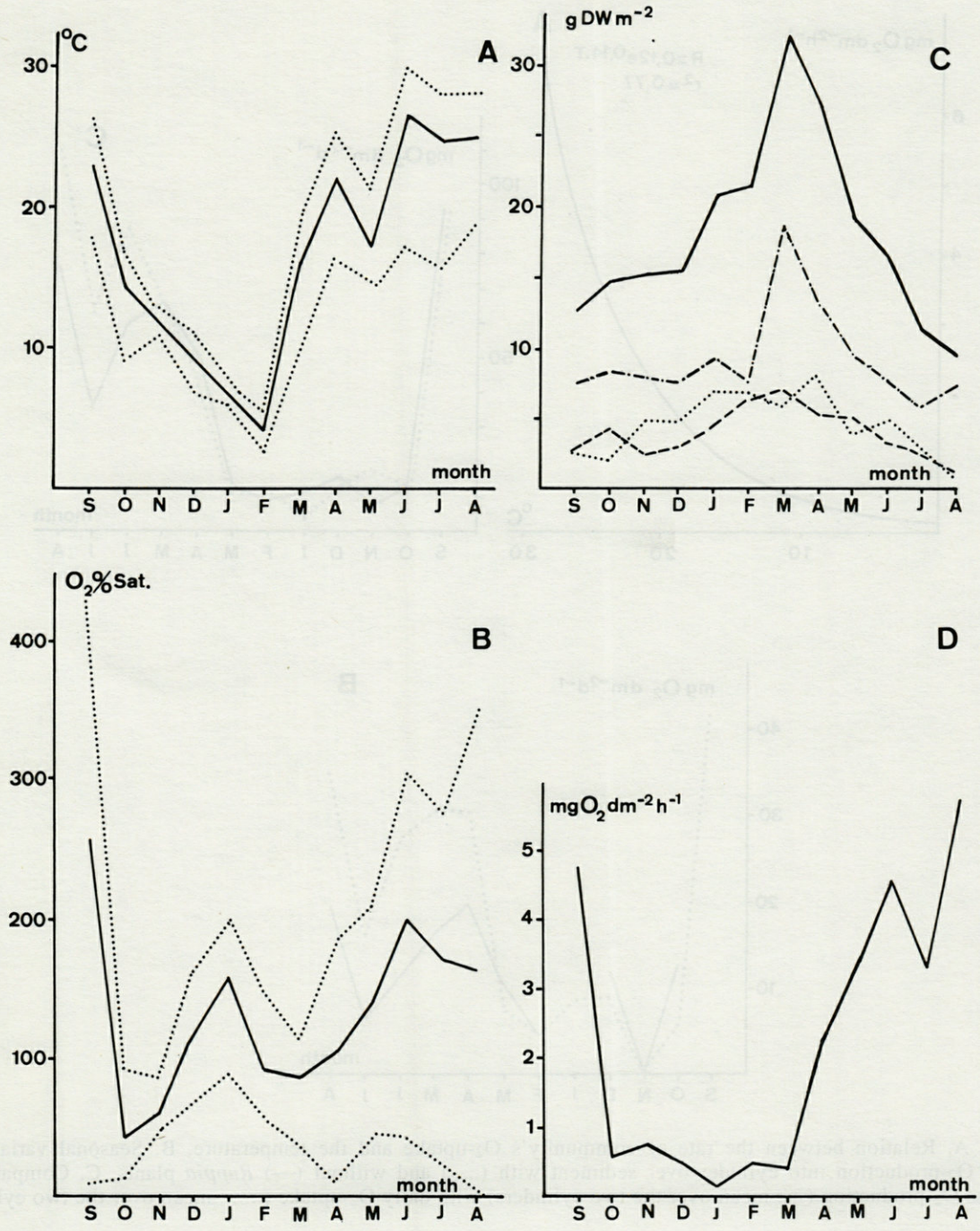



Fig. 2. – A, Daily and seasonal variations in temperature (— : daily average,..... : minimal and maximal values registered during each period of field measurements). B, Daily and seasonal variations in dissolved $O_2$-content, expressed by percentage of saturation (— : daily average,..... : minimal and maximal values registered during each period of field measurements). C, Seasonal variations in biomass of meiofauna (– – –), small macrofauna (.....), large macrofauna (· – · – · –) and in total biomass (—). D, Seasonal variations in the rate of the community's $O_2$-uptake (mean over the two cylinders).

*trosa*. Nematodes, Copepods, Ostracods and Turbellarians constituted the meiobenthos.

All faunal groups showed similar seasonal variations (Fig. 2C). Biomass increased during winter to reach a maximal value at the end of winter or beginning of spring. It then decreased. Minimal values were registered in August. A similar seasonal variation of meio– and macrobenthos was also observed by Rudnick *et al.* (1985) for an estuarine community. Total biomass (Fig. 2C) varied between 32 g D W $m^{-2}$ in March and 9.8 g D W $m^{-2}$ in August. Over a year, meiofauna,

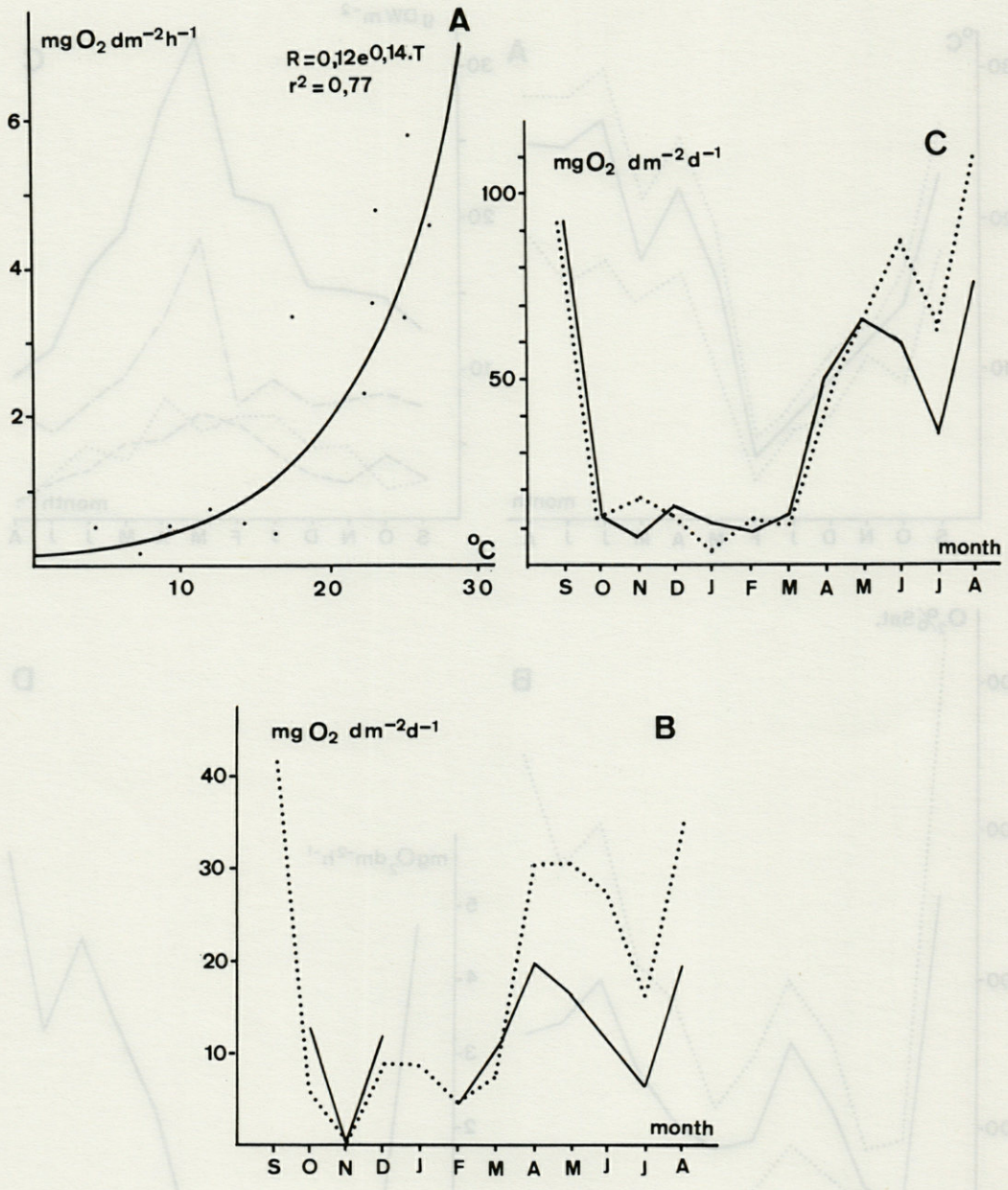



Fig. 3. – A, Relation between the rate of community's $O_2$-uptake and the temperature. B, Seasonal variations in daily net $O_2$-production into cylinder over sediment with (.....) and without (—) *Ruppia* plants. C, Comparison of daily gross $O_2$-production (—: mean over the two cylinders) with daily $O_2$-uptake (..... : mean over the two cylinders).

small macrofauna, and large macrofauna contributed 22, 25 and 53 %, respectively, to the total biomass. Compared with intertidal or estuarine communities, the macrobenthic/meiobenthic biomass ratio we obtained (3.5) was very low. This result is in accordance with Gerlach's hypothesis (Gerlach 1971) about the relative importance of meiofauna in brackish waters. Along with meiobenthic biomass increase, a decrease of macrobenthic biomass can occur in areas renewed weekly. Such decreases are linked to seasonal $O_2$-deficiencies (Rosenberg *et al.* 1977, Jorgensen 1980, Rosenberg 1980).

***Oxygen-uptake measurements***

Significant decreases of $O_2$-uptake rates were observed toward the end of the incubation during spring and summer measurements. The decrease represented 40 % of initial rates and generally occurred when $O_2$-concentration in the cylinders fell below 2 mg $l^{-1}$. Usually, such phenomena are not taken into account (Hargrave 1969, Kemp & Boynton 1981) but in these fish-ponds, such a value is often registered. This leads us to the assumption that the $O_2$-uptake rate decreases occurring in the cylinders could be representative of *in*

*situ* regulations. Study of seasonal variations was made with initial rates but calculation of annual $O_2$ consumption was made by integrating these regulations of respiratory activity (Thimel, 1988).

Spatial fluctuations between the two cylinders were not important. Averages did not differ significantly (Student's test) so the mean value of the two cylinders was used (Fig. 2D).

During autumn-winter, the $O_2$-uptake rate is less than 1 mg $O_2$ $dm^{-2}$ $h^{-1}$ and the average over the cold season equals 0.47 mg $O_2$ $dm^{-2}$ $h^{-1}$. $O_2$ consumption quickly increased between March and April (6 fold). During spring and summer values ranged from 2.30 to 5.75 mg $O_2$ $dm^{-2}$ $h^{-1}$. The average oxygen consumption over the warm season was 4.01 mg $O_2$ $dm^{-2}$ $h^{-1}$ and represents 8.5 times the mean rate of the cold season $O_2$-uptake. Several regression analyses were tested. $O_2$ consumption appears to be highly significantly correlated only with temperature (Fig. 3A). This factor explains 77 % of the variance. There are no significant relations between $O_2$-uptake and $O_2$-content or salinity. Moreover, it must be noted that $O_2$-uptake and benthic biomass vary inversely over the year.

### *Annual oxygen-uptake*

Annual $O_2$-uptake was calculated by taking into account the effects of low oxygen concentration previously mentioned. Diel measurements of dissolved $O_2$-content were conducted in these fishponds (Labourg, unpublished; Escaravage pers. com.). They showed that during summer $O_2$ was less than 2 mg $l^{-1}$ from 0 to 7 a.m. From this, we have posed the following hypothesis : between April and September, the hourly $O_2$-uptake rate from 0 to 7 a.m. represents 40 % of diurnal hourly rate. Consequently, daily $O_2$-uptake equals 83 % of the value obtained by multiplying the diurnal hourly rate by 24. The sum of daily $O_2$-uptake provides following results. Over the cold season, $O_2$-uptake amounted to 205 g $O_2$ $m^{-2}$. Taking regulations into account, $O_2$-uptake over the warm season amounted to 1,460 g $O_2m^{-2}$ whereas it amounted to 1,750 g $O_2m^{-2}$ if regulations are ignored. Thus annual consumption amounted to 1,660 g $O_2$ $m^{-2}$ $yr^{-1}$.

### *Oxygen-production measurements*

From April net production was much higher in transparent cylinders containing *Ruppia* than those including sediment without *Ruppia* (Fig. 3B). $O_2$-production by microphytobenthos was not negligible however and during autumn-winter negative values of net production often occurred.

To assess gross production, $O_2$-uptake was subtracted from the net $O_2$-production mean value (mean over the two cylinders). Daily $O_2$-uptake and daily $O_2$-gross production can be compared (Fig. 3C). During summer, consumption greatly exceeds production. Annual gross production was estimated to 1,360 g $O_2$ $m^{-2}$ $yr^{-1}$, so the $O_2$ budget is lower than 1 ($O_2$-production/$O_2$-consumption = 0.82).

## DISCUSSION AND CONCLUSION

Benthic communities in fish-impoundments are characterized by intense metabolic activity during spring and summer (Castel & Lasserre 1977). This study clearly shows the importance of the $O_2$-demand fluctuation between cold and warm season as it increases 8.5 fold. Van Es (1982) found a similar result in an estuarine benthic community. The correlation between seasonal $O_2$-uptake variations and temperature has been shown in several studies (Nixon & Oviatt 1973; Jorgensen 1977; Hargrave & Phillips 1981). In marine sediments exposed to small temperature fluctuations, Dale (1978) did not identify clear seasonal variations. The $Q_{10}$ value we obtained from the linear relationship between log R/log T equals 4.06. This is higher than most published values from coastal environments. Although $O_2$-concentration appears to have a strong effect on the community's $O_2$-demand, we did not find any correlations between seasonal variations and $O_2$-concentration. Some authors found such a relationship (Hargrave & Phillips 1981; Kanneworff & Christensen 1986). In fish-impoundments, $O_2$-concentration varies greatly but quickly so that the $O_2$-dependent regulations occur periodically but in a short period of time. Moreover, temperature fluctuations are very important and can conceal the $O_2$ influence. However, for an $O_2$-deficient benthic community, Kanneworff & Christensen (1986) found that $O_2$-uptake over the year represents 80 % of theoretical $O_2$-demand under steady $O_2$-concentration conditions and our results are in agreement with theirs.

The main difference between fish-impoundments and other environments is the intensity of the metabolic activity. Compilation of published values (Table 1) shows that our result is among the highest and agrees with those concerning similar environments. In coastal areas, we have noted that $O_2$-uptake increases when marine influence decreases (Van Es 1982; Nowicki & Nixon 1985). Water depth also seems to be a determining factor. Shallow and brackish waters present the highest range of $O_2$-demand.

Like $O_2$-uptake, $O_2$-production is very much higher in fish-impoundments than in other areas. For a sandy tidal community, Asmus (1982b) ob-

Table I. – Comparison of daily or annual community $O_2$ consumption in marine and coastal communities. * : results for different stations.

| Locality | Daily O2 cons. g O2.m-2.d-1 | Annual O2 cons. g $O_2$.m-2.y-1 | References |
|---|---|---|---|
| **Abyssal zone** | | | |
| North eastern Atlantic | 0.11 (summer) | - | Patching *et al.* (1986) |
| **Continental shelf** | | | |
| Eastern Passage - Canada | - | 257 (mean over two replicates) | Hargrave & Phillips (1981) |
| Oyster Ground - North Sea | - | 150 | De Wilde *et al.* (1984) |
| Oresund - Denmark | - | 143 | Kanneworff & Christensen (1986) |
| **Tidal areas** | | | |
| Northern Wadden Sea | 0.17 (winter) 1.70 (summer) | - | Asmus (1982a) |
| Northern Wadden Sea | - | 256 | Asmus (1982b) |
| Northern Wadden Sea | - | 186 to 770* | Asmus & Asmus (1985) |
| **Estuaries, fjords** | | | |
| Limfjorden - Denmark | - | 397 | Jorgensen (1977) |
| Lindaspollene - Norway | - | 132 | Dale (1978) |
| Ems Dollard - Wadden Sea | - | 189 to 683* | Van Es (1982) |
| Fanafjorden - Norway | - | 104 to 119* | Wassman (1984) |
| **Coastal bays, lagoons, salt marshes with tidal influence** | | | |
| Coastal lagoon - Georgia Bight USA | 2.90 (summer) | - | Hopkinson & Wetzel (1982) |
| Coastal lagoon - Rhode Island USA | - | 589 to 803* | Nowicki & Nixon (1985) |
| Kiel Bight - Swedish coast | 2.30 to 5.90 (summer) | - | Asmus *et al.* (1980) |
| Tidal salt marsh - Louisiana USA | - | 823 | Hopkinson *et al.* (1978) |
| **Shallow brackish waters** | | | |
| Salt marsh - Cape Cod USA | - | 2,080 | Howes *et al* (1984) |
| Fish impoundments - Atlantic coast - France | 1.14 (winter) 6.70 (summer) | 1,660 | This study |
| Shallow sound - Northern Baltic | - | - | Jansson & Wulff (1977) |
| (*Ruppia* community) | 2.15 (summer) | - | |
| (*Cladophora* community) | 5.94 (summer) | - | |

tained 458 g $O_2$ $m^{-2}$ $yr^{-1}$. Along an estuary, Van Es (1982) found $O_2$-production ranging from 82 to 628 g $O_2$ $m^{-2}$ $yr^{-1}$. However, this high production cannot offset the high consumption. Existence of an $O_2$ budget lower than 1 has been observed by Van Es (1982) in the inner part of an estuary and by Nowicki & Nixon (1895) in a coastal lagoon.

We observed that $O_2$-demand increases when benthic biomass decreases. The biomass decrease is mainly due to decreases in population densities. From March to July, the population density of meiofauna was reduced 2.9-fold, that of small macrofauna 2.6-fold, while that of large macrofauna was quite steady. Considering a $Q_{10}$ value of 2,05 (Warwick *et al.* 1979; Banse, 1982; Schwinghammer *et al.*, 1986), combination of individual rates of $O_2$-consumption increase and population density decrease shows that meio– and macrofauna cannot be responsible for the sharp increase of total $O_2$-demand.

Knowing the $O_2$-gross production, plant respiration can be assessed. In accordance with Jansson & Wulff (1977) concerning *Ruppia* sp., we have considered that plant respiration equals 30 % of gross production. Using this percentage, plant annual respiration amounts to 408 g $O_2$ $m^{-2}$ $yr^{-1}$. Concerning microphytobenthos, percentage respiration/gross production is higher (Jansson & Wulff 1977). Because it is impossible to separate clearly *Ruppia* $O_2$-production and microphytobenthic $O_2$-production, we preferred to use a single value. Therefore, the plant respiration value must be considered as a minimal value. It represents 25 % of

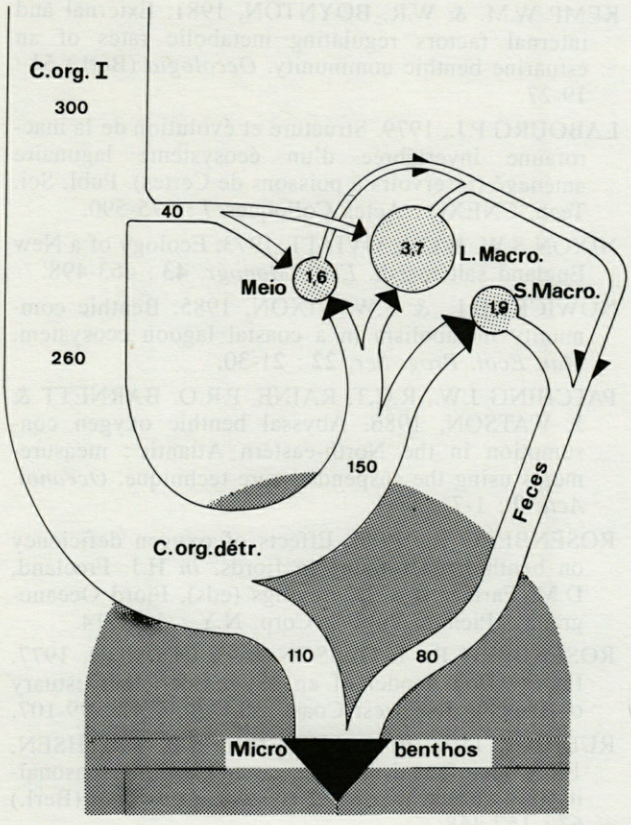



Fig. 4. – Schematic diagram of primary organic carbon utilisation. Fluxes are in g $C.m^2.yr^{-1}$. Numbers in circles are the values, in g $C.m^{-2}$, of annual mean biomass of meiofauna (Meio), small macrofauna (S Macro) and large macrofauna (L Macro).

annual $O_2$-demand. Although these values represent rough estimate, it is clear that the important phytal biomass which characterizes lagoonal environments also appears as a significant factor for the high community's $O_2$-uptake.

Assessments of the roles of meio-and macrofaunal components based on data from the literature have given the following results. Over the year, meio– and macrofauna contribute 8 and 12 %, respectively, to total $O_2$-demand. Microbenthos including microfauna and bacteria, contributes 55 % to total $O_2$-demand and constitutes the major component, especially during spring and summer. According to Caumette (1987), sulfate-reduction is the main process for organic matter mineralization in marine and lagoonal areas. In salt marshes, Howarth & Teal (1979) found the highest sulfate-reduction rate among published values. Thus concerning our study site, we can suppose that the $O_2$-demand ensuing from the bacterial activity is a dominant pathway. This conclusion is strenghtened by two observations. The $Q_{10}$ value for the community's $O_2$-demand ($Q_{10}$=4) is close to sulfate-reduction $Q_{10}$ observed by Jorgensen (1977) ($Q_{10}$=3 on temperature range from 0 to 30°C). The rapid increase of $O_2$-demand between March and April appears to be characteristic of a bacterial activity.

Finally a schematic diagram of primary organic carbon utilisation was made (Fig. 4). It showed that only 40 % of the primary production is assimilated by the secondary trophic level. Owing to the weakness of sea water fluxes, the excess of primary production cannot be exported. A high supply of detritic organic matter is thus provided to bacteria. The thermic consequences of the shallowness probably induce the low rate of sulfate-reduction during winter. The spring rise of temperature brings about the start of sulfate-reduction which increases all the more because the amount of detritic organic matter is high. Thus the stock of reduced compounds also increases as does consequently $O_2$-uptake required to oxidize them.

## REFERENCES

ASMUS H., 1982a. Field measurements on respiration and secondary production of a benthic community in the Northern Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **16** : 403-413.

ASMUS R., 1982b. Field measurements on seasonal variation of the activity of primary producers on a sandy tidal flat in the Northern Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **16** : 389-402.

ASMUS H. & R. ASMUS, 1985. The importance of grazing food chain for energy flow and production in three intertidal sand-bottom communities of the Northern Wadden Sea. *Helgoländer wiss. Meeresunters* **39** : 273-301.

ASMUS H., H. THEEDE, H.G. NEUHOFF & W. SCHRAMM, 1980. The role of epibenthic macrofauna in the oxygen budget of *Zostera* communities from the Baltic Sea. *Ophelia* supp. **1** : 99-111.

BALEUX B., P. CAUMETTE & M. TROUSSELLIER, 1979a. Numération et approche qualitative des populations bactériennes des lagunes aménagées de Certes (Arcachon). I. Bactéries hétérotrophes aérobies. Publ. Sci. Tech. CNEXO : Actes Colloques 7 : 503-528.

BALEUX B., P. CAUMETTE & M. TROUSSELLIER, 1979b. 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.

BANSE K., 1982. Mass-sealed rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **9** : 281-297.

CASTEL J. & P. LASSERRE, 1977. Colonisation et distribution spatiale des Copépodes dans des lagunes semi-artificielles. *In* B.F. Keegan, P.O. Ceidigh & P.J.S. Boaden (eds), Biology of benthic organisms. Pergamon Press : 129-146.

CAUMETTE P., 1987. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfo-oxydantes dans les milieux

lagunaires. O.R.S.T.O.M. (ed), Coll. Etudes et Thèses, Paris, 305 p.

DALE T., 1978. Total, chemical and biological oxygen consumption of the sediments in Lindaspollene, Western Norway. *Mar. Biol.* **49** : 333-341.

DE WILDE P.A.W.J., E.M. BERGHUIS & A. KOK, 1984. Structure and energy demand of the benthic community of the oyster ground, central North Sea. *Neth. J. Sea Res.* **18** : 143-159.

GERLACH S.A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* (Berl.) **6** : 176-190.

GERLACH S.A., A.E. HAHN & M. SCHRAGE, 1985. Size spectra of benthic biomass and metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **26** : 161-173.

HARGRAVE B.T., 1969. Similarity of oxygen uptake by benthic communities. *Limnol. Oceanogr.* **14** : 801-805.

HARGRAVE B.T. & G.A. PHILLIPS, 1981. Annual *in situ* carbon dioxide and oxygen flux across a subtidal marine sediment. *Estuar. coast. shelf Sci.* **12** : 725-737.

HOPKINSON C.S. & R.L. WETZEL, 1982. *In situ* measurements of nutrients and oxygen fluxes in a coastal marine benthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10** : 29-35.

HOPKINSON C.S., J.W. DAY & B.T. GAEL, 1978. Respiration studies in a Louisiana salt marsh. Ann. Centr. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México **5** : 225-238.

HOWARTH R.W. & J.M. TEAL, 1979. Sulfate reduction in a New England salt marsh. *Limnol. Oceanogr.* **24** : 299-1013.

HOWES B.L., J.W.H. DACEY & G.M. KING, 1984. Carbon flow through oxygen and sulfate reduction pathways in salt marsh sediments. *Limnol. Oceanogr.* **29** : 1037-1051.

JANSSON B.O. & F. WULFF, 1977. Ecosystem analysis of a shallow sound in the Northern Baltic. A joint study by the Askö group. Contrib. Askö Lab. Univ. Stockholm **18** : 1-160.

JORGENSEN B.B., 1977. The sulfur cycle of a coastal marine sediments (Limfjorden, Denmark). *Limnol. Oceanogr.* **22** : 814-832.

JORGENSEN B.B., 1980. Seasonal oxygen depletion in the bottom waters of a Danish fjord and its effect on the benthic community. *Oikos* **34** : 68-76.

KANNEWORFF E. & H. CHRISTENSEN, 1986. Benthic community respiration in relation to sedimentation of phytoplankton in the Oresund. *Ophelia* **26** : 269-284.

KEMP W.M. & W.R. BOYNTON, 1981. External and internal factors regulating metabolic rates of an estuarine benthic community. *Oecologia* (Berl.) **51** : 19-27.

LABOURG P.J., 1979. Structure et évolution de la macrofaune invertébrée d'un écosystème lagunaire aménagé (réservoirs à poissons de Certes). Publ. Sci. Tech. CNEXO : Actes Colloques **7** : 575-590.

NIXON S.W. & C.A. OVIATT, 1973. Ecology of a New England salt marsh. *Ecol. Monogr.* **43** : 463-498.

NOWICKI B.L. & S.W. NIXON, 1985. Benthic community metabolism in a coastal lagoon ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **22** : 21-30.

PATCHING J.W., R.C.T. RAINE, P.R.O. BARNETT & J. WATSON, 1986. Abyssal benthic oxygen consumption in the North-eastern Atlantic : measurements using the suspended core technique. *Oceanol. Acta* **9** : 1-7.

ROSENBERG R., 1980. Effects of oxygen deficiency on benthic macrofauna in fjords. *In* H.J. Freeland, D.M. Farmer & C.D. Levings (eds), Fjord Oceanography. Plenum Publish Corp, N.Y. : 499-514.

ROSENBERG R., I. OLSSON & E. OLUNDH, 1977. Energy flow model of an oxygen-deficient estuary on the Swedish west Coast. *Mar. Biol.* **42** : 99-107.

RUDNICK D.T., R. ELMGREN & J.B. FRITHSEN, 1985. Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia* (Berl.) **67** : 157-168.

SCHWINGHAMER P., B. HARGRAVE, D. PEER & C.M. HAWKINS, 1986. Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **31** : 131-142.

THIMEL A., 1988. Etude *in situ* du métabolisme aérobie d'une communauté benthique dans une lagune mixohaline peu profonde. Thèse Doctorat, Université Bordeaux I, 161 pp.

VAN ES F.B., 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard Estuary. *Mar. Biol.* **66** : 95-108.

WARWICK R.M., I.R. JOINT & P.J. RADFORD, 1979. Secondary production of the benthos in an estuarine environment. *In* R.L. Jefferies & A.J. Davy (eds), Ecological processes in coastal environments. Blackwell, Oxford : 429-450.

WASSMAN P., 1984. Sedimentation and benthic mineralization of organic detritus in a Norwegian Fjord. *Mar. Biol.* **83** : 83-94.

*Reçu le 17 septembre 1991; received September 17, 1991*
*Accepté le 13 janvier 1992; accepted January 13, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 193-205

# LES LAGUNES MÉDITERRANÉENNES : DES NURSERIES FAVORABLES AUX JUVÉNILES DE POISSONS EURYHALINS ET/OU DES PIÈGES REDOUTABLES POUR EUX ?

## Analyse critique de la croissance des populations de Muges de plusieurs étangs saumâtres du Languedoc-Roussillon, au cours de leur première année de vie

## *Mediterranean lagoons : favorable nurseries and/or dangerous traps for juvenile euryhaline fish ? Critical analysis of the growth of grey mullet populations (1st year of life) from several brackish water lagoons in the Languedoc-Roussillon*

*J. BRUSLE et M. CAMBRONY*

*Université de Perpignan, Laboratoire de Biologie Marine, avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan, France*

LAGUNE
MÉDITERRANÉE
EAU SAUMÂTRE
MUGILIDAE
RECRUTEMENT
CROISSANCE

RÉSUMÉ – Des juvéniles (classes 0+ – 1+) de Muges ont été capturés à l'aide d'une senne de plage dans les eaux peu profondes des bords de deux lagunes (Salses-Leucate et Bourdigou) du Golfe du Lion. La distribution mensuelle des classes de taille fait apparaître des différences sensibles entre espèces (de 1,4 mm/mois chez *C. labrosus* à 4,3 mm/mois chez *M. cephalus*), liées aux différences respectives de périodes de recrutement en lagune (hiverno-printanier ou estivo-automnal). De plus, les taux de croissance apparaissent médiocres comparés à ceux des mêmes espèces en milieu marin littoral. Ainsi, le caractère « avantageux » du milieu lagunaire paraît devoir être mis en doute. On note également une très grande hétérogénéité spatiale des zones marginales des lagunes dans lesquelles les diverses microcohortes de juvéniles se sédentarisent. Toute évaluation globale de leur croissance apparait impossible.

LAGOON
MEDITERRANEAN SEA
BRACKISH WATER
GREY MULLET
RECRUITMENT
GROWTH

ABSTRACT – Juveniles (0+ and 1+ groups) grey mullets were caught using a beach seine in shallow waters alongside two lagoons (Salses-Leucate and Bourdigou) in the Gulf of Lion. The monthly distribution of size classes clearly shows differences in the growth of different species (from 1.4 mm in *C. labrosus* to 4.3 mm in *M. cephalus*) related to their different periods of recruitment (winter-spring or summer-fall) in the lagoon. A rather moderate growth rate was observed as compared with the same species found in the sea. Thus, the « advantageous » character classically attributed to the lagoonar environment appears questionable. Moreover, a high heterogeneity in the lagoons was revealed. Different microcohorts of juveniles settled in a mosaic of marginal microhabitats in which they became sedentary. The global growth cannot be evaluated.

## INTRODUCTION

Les étangs saumâtres du Languedoc-Roussillon, disposés sur le littoral du Golfe du Lion, constituent des milieux originaux sur le plan écologique et présentent une valeur économique non négligeable (conchyliculture, pêche artisanale). Le regain d'intérêt qu'ils ont connu au cours des dernières décennies est à relier aux efforts engagés en vue de leur protection et de la gestion de leurs ressources vivantes (coquillages, Poissons).

Des recherches ont été engagées sur les principales espèces ichtyiques peuplant ces milieux qui, pour la plupart, sont exploitées par les « petits métiers » à l'aide de filets maillants (tramails) ou d'engins à poste fixe (trabaques ou capechades) :

— l'Anguille *Anguilla anguilla* (Lecomte-Finiger, 1983)

— Le Loup *Dicentrarchus labrax* (Barnabe, 1976; Roblin, 1980)

— la Daurade *Sparus aurata* (Lasserre, 1976)

— divers autres Sparidés : *Diplodus sp.* (Man-Wai, 1985)

— les Muges *Mugil, Liza, Chelon* (Autem, 1979; Bourquard, 1985)

— l'Athérine *Atherina boyeri* (Marfin, 1981)

— les Gobies *Pomatoschistus microps* et *P. minutus* (Joyeux, 1991)

La valeur des milieux lagunaires en qualité de « nurseries » pour les juvéniles de Poissons a été reconnue depuis longtemps, en raison de leur caractère très attractif pour les juvéniles des espèces eurythermes et euryhalines issues de pontes marines et qui recrutent dans ces eaux peu profondes et plus ou moins dessalées, à l'issue de migrations le plus souvent limitées dans le temps et dans l'espace. Ces juvéniles (classes 0 et 0+) trouvent dans ces milieux margino-littoraux des conditions de développement jugées généralement favorables, tant en ce qui concerne leur protection vis à vis de prédateurs (faible profondeur des eaux, couverture algale et phanérogamique) que leur alimentation (abondance des proies disponibles, d'où une richesse en ressources trophiques).

De nombreux auteurs soulignent le caractère hautement productif des milieux lagunaires (Sacchi, 1967, 1973; Labourg *et al.*, 1985) et mettent en valeur l'exploitation de ces ressources par les Poissons qui présenteraient alors des taux de croissance bien supérieurs à ceux de leurs congénères demeurés en milieu marin (Petit, 1953; Amanieu, 1973; Chauvet, 1979 et 1981), croissance liée à des conditions nutritionnelles « tout à fait exceptionnelles » (Mathias et Salvy, 1958), à la « richesse de pâture » (Gourret, 1907), ces facteurs trophiques associés à des facteurs thermiques favorables constituant alors des « avantages permanents » des eaux lagunaires par rapport aux eaux marines (Amanieu, 1973). D'autres chercheurs (Albertini-Berhaut, 1973; Lasserre et Labourg, 1974; Labourg *et al.*, 1985) expriment des doutes quant à ce caractère très avantageux du milieu lagunaire et certains chercheurs remettent même totalement en question ce rôle privilégié des étangs littoraux. Ils dénoncent alors le caractère de « piège » (Quignard *et al.*, 1984) et même de « piège mortel » (Boutière, 1974) et de « mouroir » (Chauvet, 1986) de ces milieux confinés (Guélorget *et al.*, 1983). Les Poissons pourraient, en effet, être victimes des aléas climatiques (crises hivernales et/ou estivales) ainsi que des perturbations environnementales d'origine anthropique (eutrophisation responsable de blooms phytoplanctoniques parfois toxiques, pollutions par des effluents divers).

Les Muges (Mugilidés), représentés en Méditerranée par 5 espèces (*Mugil cephalus, Liza aurata, L. ramada, L. saliens, Chelon labrosus*), constituent de bons représentants de l'ichtyofaune lagunaire. Leur capture à des fins d'échantillonnage est relativement aisée et ils occupent d'ailleurs une place privilégiée dans les pêches lagunaires (2648 tonnes capturées en 1981 dans les lagunes du Golfe du Lion : Cambrony, 1983).

Tabl. I. – A, *Liza aurata* (classe de recrutement 1980) : valeurs retenues pour l'étude de la croissance linéaire dans l'étang de Salses. B, *Chelon labrosus* (classe de recrutement 1980) : valeurs retenues pour l'étude de la croissance dans l'étang du Bourdigou. N = effectif; m = taille moyenne; S = écart-type.

| A | | Lst observées (mm) | | |
|---|---|---|---|---|
| date | temps (jours) | N | m | S |
| 4/3/80 | 1 | 90 | 24,20 | 1,93 |
| 23/4/80 | 51 | 196 | 29,13 | 2,53 |
| 6/5/80 | 64 | 88 | 31,13 | 3,04 |
| 17/6/80 | 106 | 148 | 34,29 | 2,50 |
| 7/7/80 | 126 | 128 | 36,14 | 2,93 |
| 26/8/80 | 176 | 44 | 47,90 | 4,21 |
| 24/9/80 | 205 | 53 | 52,81 | 5,49 |
| 24/10/80 | 235 | 85 | 62,10 | 8,69 |
| 4/3/81 | 366 | 282 | 78,75 | 9,06 |
| 28/4/81 | 421 | 99 | 84,45 | 11,42 |

| B | | Lst observées (mm) | | |
|---|---|---|---|---|
| date | temps (jours) | N | m | S |
| 24/5/80 | 1 | 36 | 15,16 | 1,10 |
| 13/6/80 | 21 | 160 | 19,08 | 2,06 |
| 25/7/80 | 63 | 221 | 30,16 | 3,67 |
| 21/8/80 | 90 | 54 | 44 | 6,53 |
| 23/9/80 | 123 | 26 | 50,76 | 5,63 |
| 26/3/81 | 1 | 41 | 59,14 | 6,99 |
| 30/4/81 | 36 | 105 | 68,29 | 6,96 |
| 27/5/81 | 63 | 55 | 75,87 | 6,50 |
| 25/6/81 | 92 | 76 | 87,10 | 8,70 |
| 20/7/81 | 117 | 57 | 102,36 | 10,49 |
| 10/8/81 | 138 | 50 | 118,36 | 9,56 |
| 15/9/81 | 174 | 27 | 134,62 | 6,86 |

L'identification des alevins de Muges (classe 0) et le calendrier des entrées en lagune (recrutement des cohortes successives des principales espèces) ayant été précédemment précisés (Cambrony, 1983, 1984), il était intéressant d'entreprendre une analyse comparée de la croissance des juvéniles au cours de leur première année de vie dans deux lagunes du Roussillon (Salses-Leucate et Bourdigou). L'étude des taux de croissance (dimensionnelle et pondérale) et des valeurs de la condition (K) de ces juvéniles de Muges a permis (Cambrony, 1983) de juger, par comparaison avec des données de la littérature relatives à d'autres milieux lagunaires et marins, de la « valeur » écologique de ces lagunes et d'apporter des arguments en faveur de la notion d'hétérogénéité spatio-tempo-

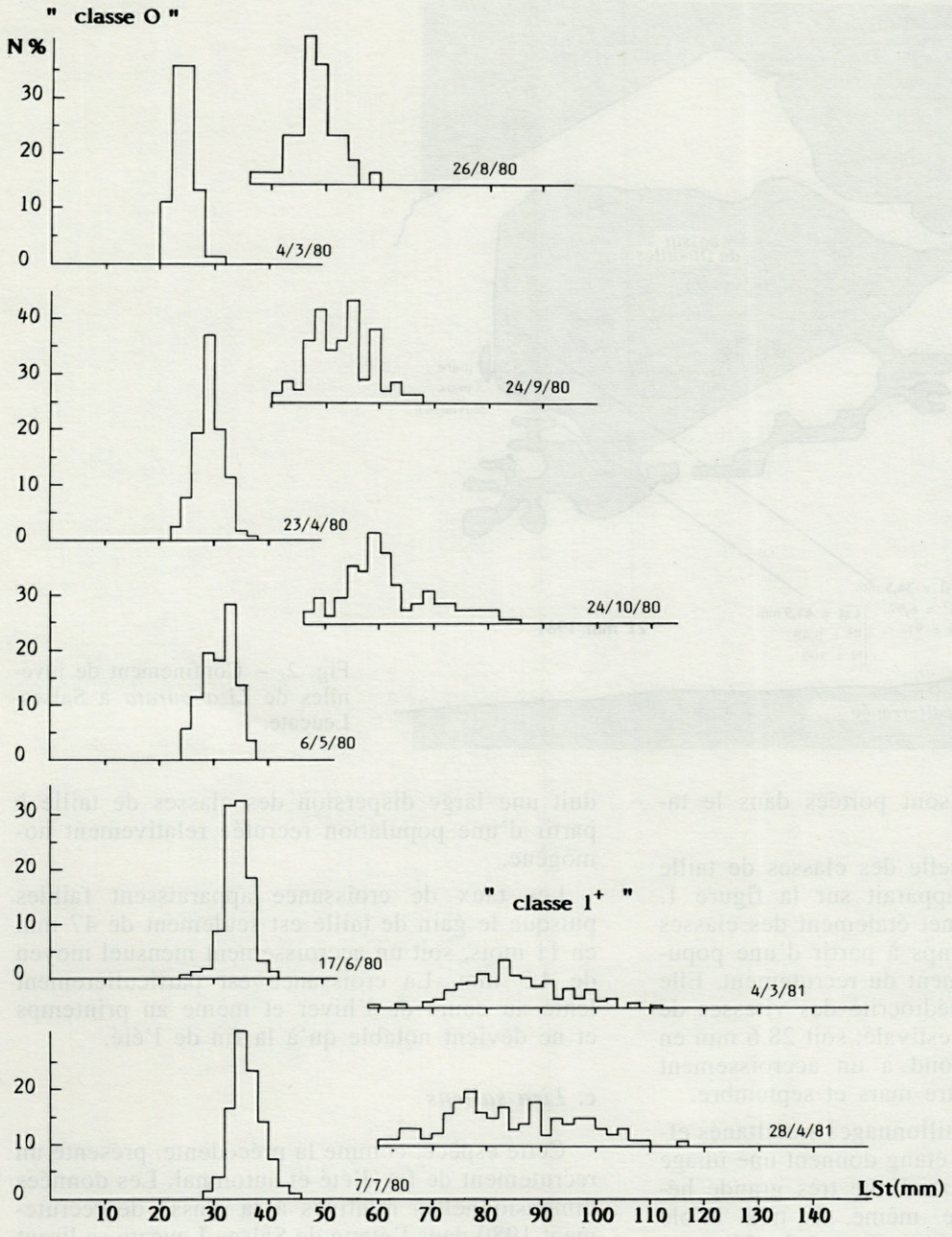



Fig. 1. – Fréquences des tailles de *Liza aurata* à Salses-Leucate.

relle de chaque milieu lagunaire susceptible de fonctionner de façon différentielle, à la fois comme nurserie favorable pour certaines cohortes et comme piège « pénalisant » d'autres cohortes...

## I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

La diagnose des espèces de Muges, et en particulier des juvéniles (classes O+ et 1+), les caractères climatiques et géographiques des lagunes, les caractéristiques écobiologiques de chaque site, les engins de pêche utilisés (senne de plage), le calendrier des captures (1980-1981) et les traitements mathématiques appliqués à l'étude de la croissance ont été présentés précédemment (Cambrony, 1983, 1984).

## II. CROISSANCE EN TAILLE DES JUVÉNILES DE MUGES

### *a. Liza aurata*

Cette espèce présente un recrutement hivernal et de début de printemps.

Les données dimensionnelles (Lst en mm) relatives à la classe de recrutement 1980 dans l'é-

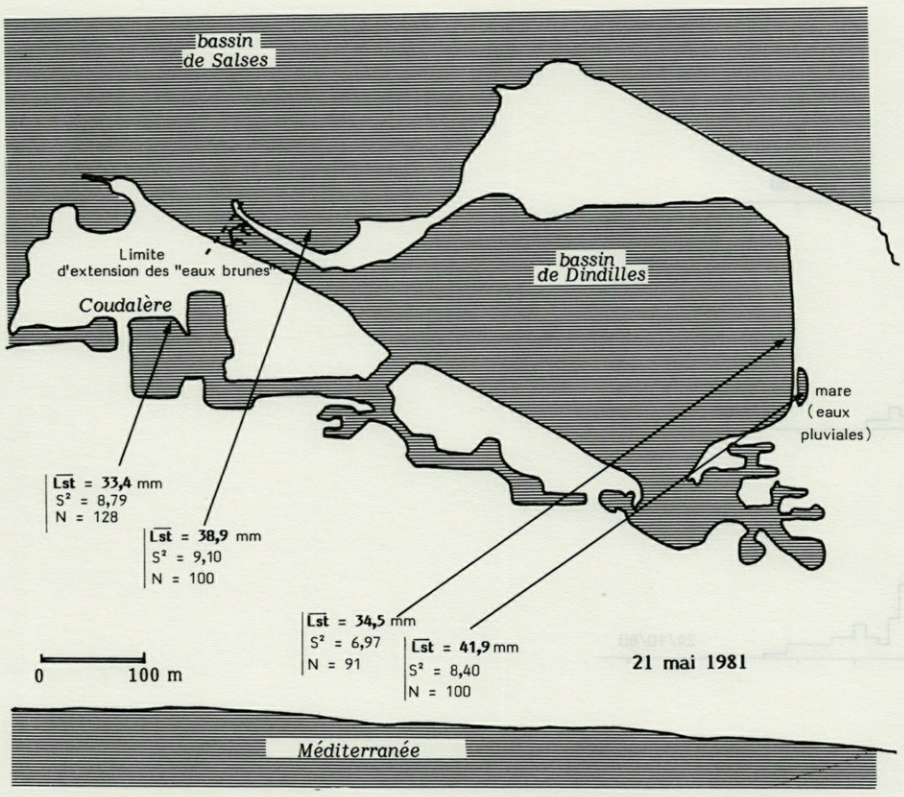



Fig. 2. – Confinement de juvéniles de *Liza aurata* à Salses-Leucate.

tang de Salses-Leucate sont portées dans le tableau IA.

La distribution mensuelle des classes de taille (de 2 mm en 2 mm) apparait sur la figure 1. Celle-ci montre un très net étalement des classes de taille au cours du temps à partir d'une population homogène au moment du recrutement. Elle traduit également une médiocrité des vitesses de croissance printanière et estivale, soit 28,6 mm en 7 mois, ce qui correspond à un accroissement mensuel de 4,07 mm entre mars et septembre.

Par ailleurs, des échantillonnages simultanés effectués au sein du même étang donnent une image de la population lagunaire d'une très grande hétérogénéité spatiale. De même, à très faible échelle, un échantillonnage effectué le 21 mars 1981 entre des sites distants de quelques centaines de m (bassin de la Coudalère – anse des Dindilles) montre des différences significatives entre les diverses cohortes d'alevins (Fig. 2).

### b. *Mugil cephalus*

Le recrutement, étalé sur 6 mois, est maximal au début de l'automne. Les données dimensionnelles (Lst en mm) relatives à la classe de recrutement 1980 dans l'étang du Bourdigou sont portées dans le tableau IIA. La distribution mensuelle des classes de taille (de 2 mm en 2 mm) est portée figure 3. Comme pour l'espèce précédente, l'histogramme des fréquences de taille traduit une large dispersion des classes de taille à partir d'une population recrutée relativement homogène.

Les taux de croissance apparaissent faibles puisque le gain de taille est seulement de 47 mm en 11 mois, soit un accroissement mensuel moyen de 4,3 mm. La croissance est particulièrement lente au cours de l'hiver et même au printemps et ne devient notable qu'à la fin de l'été.

### c. *Liza saliens*

Cette espèce, comme la précédente, présente un recrutement de fin d'été et automnal. Les données dimensionnelles relatives à la classe de recrutement 1980 dans l'étang de Salses-Leucate se lisent sur le tableau IIB et la distribution mensuelle des classes de taille (de 2 mm en 2 mm) sur la figure 4. Les taux de croissance sont faibles, de l'ordre de 29,6 mm en 11 mois, soit un accroissement mensuel moyen de 2,7 mm.

### d. *Chelon labrosus*

Le recrutement est printanier. Les données dimensionnelles relatives à la classe de recrutement 1980, qui a été suivie au-delà de sa première année de vie lagunaire (jusqu'en septembre 1981) dans l'étang du Bourdigou, apparaissent tableau IB et la distribution mensuelle des classes de taille (de 2 mm en 2 mm) figure 4. La croissance des alevins est importante dans les premiers mois de

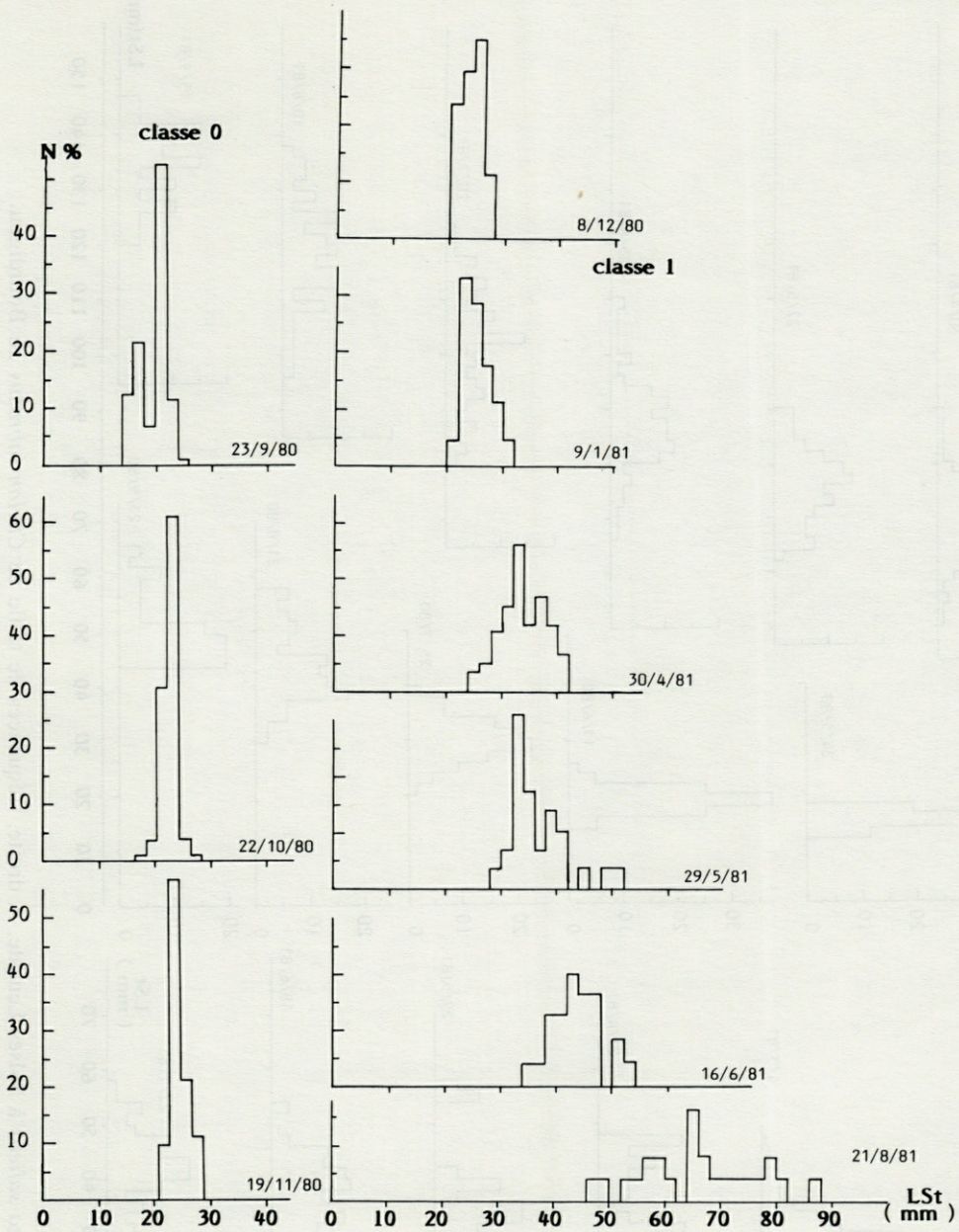



Fig. 3. – Fréquences des tailles de *Mugil cephalus* au Bourdigou.

séjour dans l'étang (gain de 35,1 mm Lst en 4 mois). Le ralentissement hivernal est assez prononcé (seulement 8,4 mm en 6 mois). La reprise de croissance printanière et estivale est assez spectaculaire avec un gain, au cours de la 2e année de vie lagunaire, de 75,5 mm Lst en 9 mois.

## DISCUSSION

La connaissance des sites de recrutement des juvéniles de Muges de plusieurs espèces (*Mugil cephalus, Liza aurata* et *L. saliens, Chelon labrosus*) dans deux lagunes du Golfe du Lion (Salses-Leucate et Bourdigou) a permis (Cambrony, 1983, 1984) un échantillonnage régulier (mensuel) favorable à un suivi des « microcohortes » réunissant les Poissons juvéniles ayant participé à une même vague de recrutement et s'étant établis en même temps dans un même site lagunaire (Laurec et Le Guen, 1981; Quignard *et al.*, 1984). Ces juvéniles nouvellement recrutés colonisent les zones frangeantes peu profondes de chaque étang et y séjournent pendant des durées variables, inférieures à une année (*Liza saliens* : classe 0+ seule), ou supérieures à celle-ci (*Chelon labrosus* : classe 0+ et 1 +). Les modalités saisonnières de ce recrutement varient selon les espèces de Muges : été et automne (*Mugil cephalus* et *Liza saliens*) ou hiver et printemps (*Liza aurata* et *Chelon labrosus*). Les stratégies spatio-temporelles d'occupation des biotopes lagunaires et d'exploitation de leurs res-

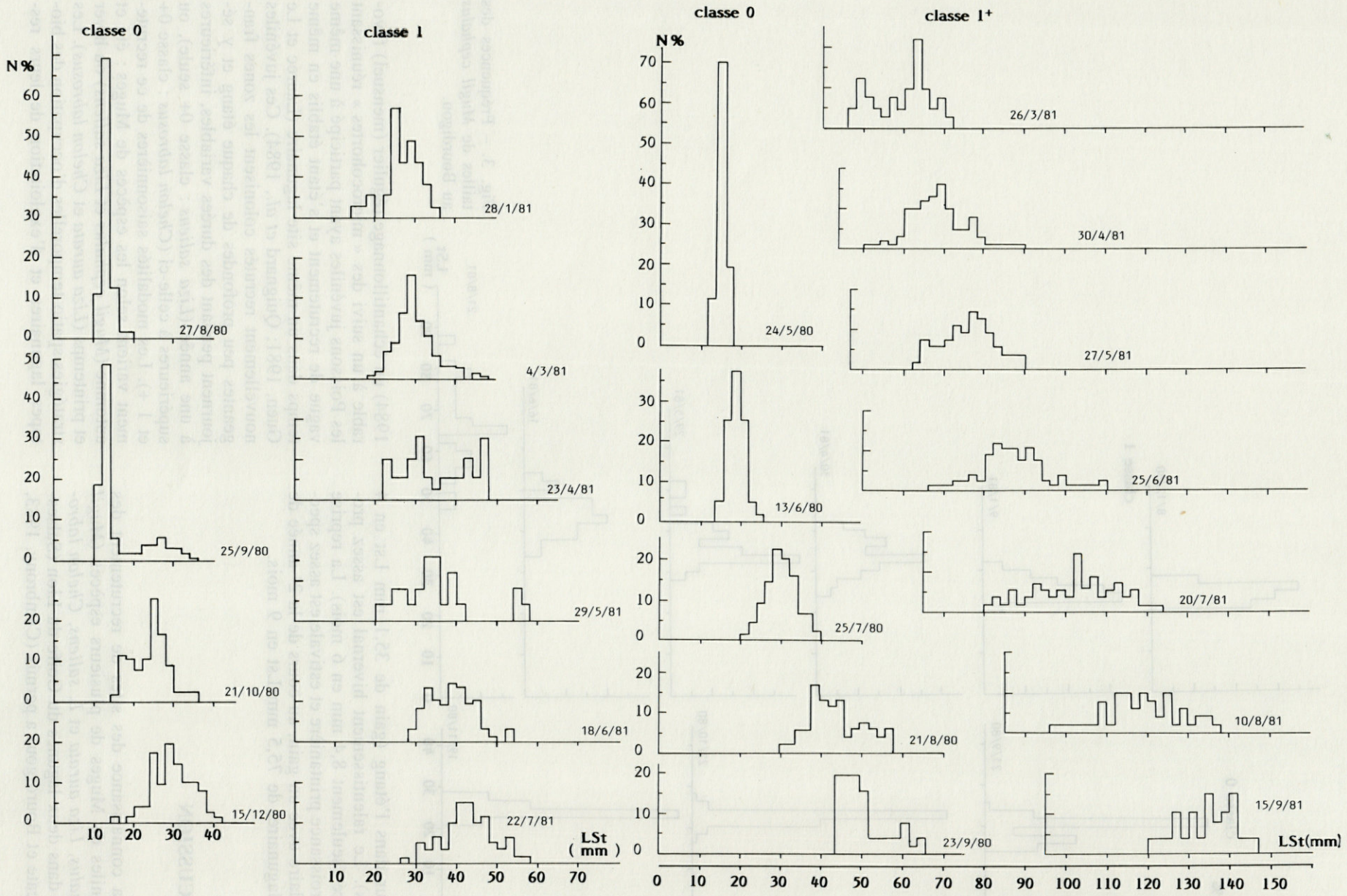



Fig. 4. – A gauche, fréquences des tailles de *Liza saliens* à Salses-Leucate. A droite, fréquences de taille de *Chelon labrosus* au Bourdigou.

Tabl. II. – A, *Mugil cephalus* (classe de recrutement 1980) : valeurs retenues pour l'étude de la croissance linéaire dans l'étang du Bourdigou. N = effectif; m = taille moyenne; S = écart-type. B, *Liza saliens* (classe de recrutement 1980) : valeurs retenues pour l'étude de la croissance dans l'étang de Salses (Dindilles).

**A**

| date | temps (jours) | Lst observées (mm) | | |
|---|---|---|---|---|
| | | N | m | S |
| 25/09/80 | 1 | 172 | 19,44 | 2,44 |
| 22/10/80 | 30 | 108 | 22,27 | 1,37 |
| 19/11/80 | 58 | 61 | 23,68 | 1,62 |
| 8/12/80 | 77 | 17 | 23,70 | 1,99 |
| 9/01/81 | 109 | 45 | 25,22 | 2,49 |
| 26/02/81 | 157 | 12 | 28,33 | 1,96 |
| 30/04/81 | 189 | 63 | 33,82 | 4,05 |
| 29/05/81 | 218 | 29 | 36,58 | 5,22 |
| 16/06/81 | 236 | 24 | 43,75 | 4,44 |
| 21/08/81 | 302 | 25 | 66,44 | 10,57 |

**B**

| date | temps (jours) | Lst observées (mm) | | |
|---|---|---|---|---|
| | | N | m | S |
| 27/08/80 | 1 | 71 | 13,08 | 1,37 |
| 25/09/80 | 30 | 107 | 16,21 | 6,44 |
| 21/10/80 | 56 | 78 | 24,12 | 4,55 |
| 15/12/80 | 111 | 76 | 28,02 | 4,70 |
| 28/01/81 | 155 | 37 | 26,83 | 4,48 |
| 4/03/81 | 190 | 167 | 29,91 | 4,79 |
| 23/04/81 | 240 | 19 | 35,31 | 8,46 |
| 29/05/81 | 276 | 25 | 37,96 | 9,07 |
| 18/06/81 | 296 | 96 | 38,66 | 5,52 |
| 22/07/81 | 330 | 60 | 42,70 | 6,45 |

sources trophiques sont bien spécifiques et influencent, de façon notable, les taux de croissance, eux-mêmes dépendants des aptitudes génétiques propres à chaque espèce (*cf.* les courbes de croissance établies pour les quatre espèces de l'étang de Salses-Leucate : Fig. 5).

Les comparaisons interspécifiques de croissance sont rendues difficiles en raison de l'hétérogénéité des habitats et des différences chronologiques de recrutement entre les diverses espèces de Muges. Elles sont compliquées ici par le fait que les quatre espèces ont été échantillonnées dans deux lagunes distinctes : *Liza aurata* et *L. saliens* à Salses-Leucate, *Mugil cephalus* et *Chelon labrosus* au Bourdigou.

Si la comparaison des données de croissance et le calcul mathématique des « taux de croissance » de chacune des espèces ne paraissent pas aisément réalisables ici, le suivi mensuel de la croissance dans la classe d'âge 0+ (et parfois de la classe 1+) permet de dégager plusieurs observations intéressantes :

1. Compte-tenu de la variabilité des durées favorables de développement liées aux fluctuations saisonnières au cours d'un cycle climatique annuel, deux catégories d'espèces de Muges peuvent être distinguées :

a) les espèces à recrutement estivo-automnal (*Liza aurata, Chelon labrosus*) qui bénéficient de conditions climatiques et trophiques plutôt favorables, exception faite de la période estivale (août) au cours de laquelle des crises dystrophiques sont susceptibles de se manifester dans les lagunes, sous forme de « malaigues ».

b) les espèces à recrutement automno-hivernal (*Liza saliens, Mugil cephalus*) qui doivent affronter, peu après leur arrivée en milieu lagunaire, des conditions climatiques rigoureuses, parfois sous forme de crises (« martégades »). Les faibles températures hivernales entraînent un ralentissement important de la croissance de ces jeunes recrues. La reprise de croissance printanière apparaît difficile, le stress thermique et le déclin d'activité trophique subis par ces cohortes constituant un handicap sérieux pour leur développement ultérieur, d'où un certain « effet piège » de la lagune.

2. Si l'évolution comparée des cohortes de juvéniles de Muges de divers milieux (marins, estuariens et lagunaires) permet d'apprécier leur valeur respective en qualité de nurseries, il apparaît que les croissances des juvéniles de Muges des diverses lagunes du Golfe du Lion, tous milieux et toutes espèces confondus, se situent plutôt dans une gamme médiocre à très médiocre. Ainsi, les croissances sont inférieures à celles de juvéniles de *Liza ramada* demeurés en milieu marin, dans une zone littorale d'une même aire géographique, le Golfe de Marseille (Albertini-Berhaut, 1973 et Fig. 5). De même, les juvéniles de *Liza aurata* ne pèsent, en juin, dans l'étang de Salses-Leucate, que 0,5 à 1 g, alors qu'ils atteignent déjà un poids de 2,37 g dans le Golfe de Marseille (Albertini-Berhaut, 1980). Les « avantages » de la nurserie lagunaire paraissent alors pouvoir être mis en doute. Les juvéniles du milieu marin n'auraient pas, au contraire, à subir les aléas climatiques propres au domaine lagunaire : crise thermique estivale et fort refroidissement hivernal.

De telles observations contredisent une opinion généralement répandue (Petit, 1953) faisant des étangs littoraux des écosystèmes hautement productifs dont tireraient profit les juvéniles de Poissons d'espèces eurybiontes qui recrutent en abondance dans ces zones « attractives », à l'issue d'une phase migratrice généralement limitée dans le temps. Une croissance supérieure des Poissons lagunaires migrateurs par rapport aux populations des mêmes espèces demeurées dans le milieu ma-

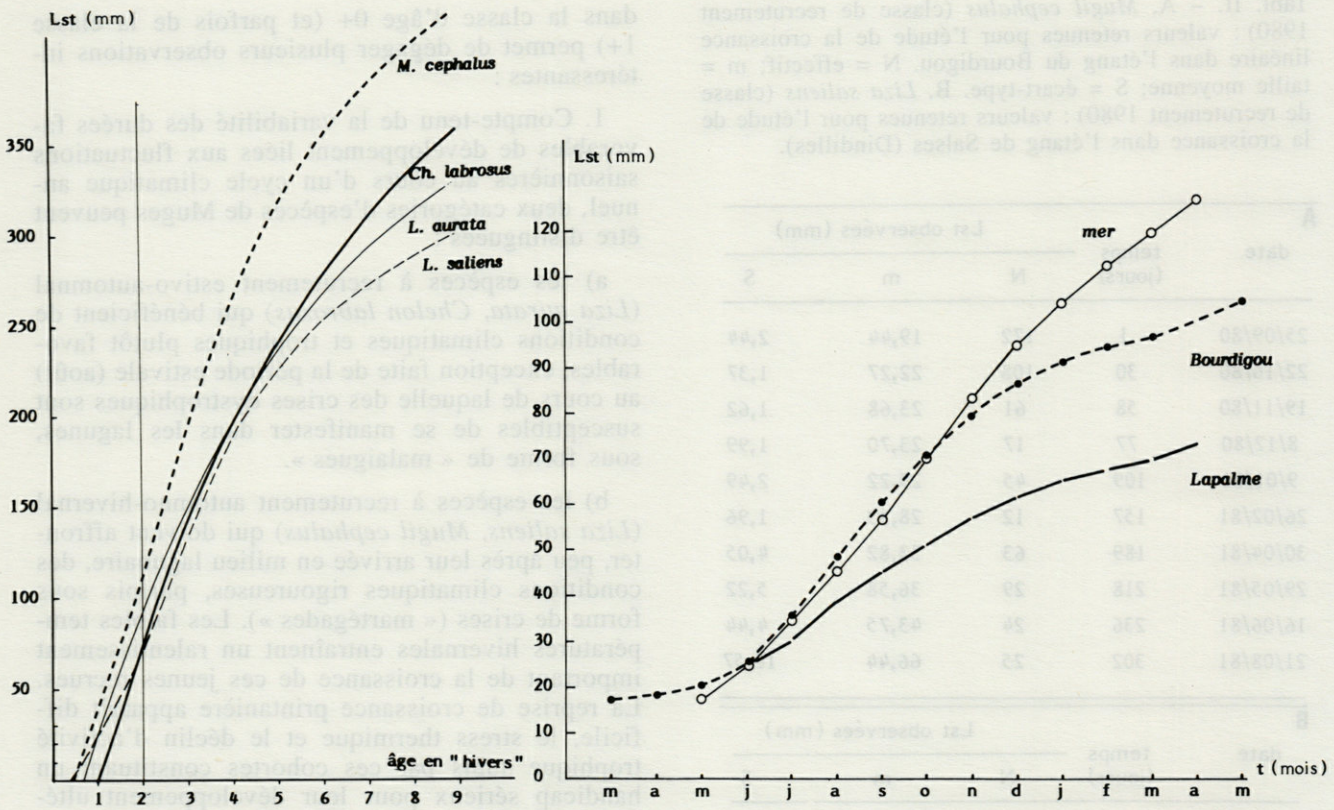



Fig. 5. – A gauche, comparaison des courbes de croissance de 4 espèces de muges à Salses-Leucate. A droite, comparaison des courbes de croissance de *Liza ramada* en mer, au Bourdigou et à Lapalme.

rin littoral et n'utilisant pas la lagune comme des zones propices de nourriceries n'a cependant jamais été démontrée comme le remarquent Labourg *et al.* (1985). Plusieurs auteurs (Quignard et Zaouali, 1980) ont d'ailleurs, précédemment, remis en question cette notion de rôle privilégié joué par les étangs littoraux considérés trop souvent comme les écosystèmes les plus productifs et les plus favorables au développement des juvéniles de Poissons immigrants marins. Ainsi, Marfin (1981) a montré une croissance d'*Atherina boyeri* plus faible en étang que dans la frange côtière et souligné le caractère défavorable de la lagune de Canet-Saint-Nazaire. De même, Quignard *et al.* (1984) ont noté un arrêt estival de croissance de plusieurs espèces de Poissons lagunaires, s'ajoutant à un retard ou à un arrêt de croissance hivernale. Cet arrêt prolongé a d'ailleurs été visualisé au niveau des stries d'arrêt de croissance des otolithes d'Anguille *Anguilla anguilla* (Lecomte-Finiger, 1983). Le Gobie *Pomatoschistus minutus* présente, par ailleurs, dans l'étang de Mauguio, outre une faible croissance en été, inférieure à celle de la même espèce aux Pays-Bas et en Suède, un amaigrissement estival (diminution du coefficient d'embonpoint K) : Bouchereau *et al.*, 1989).

L'inégalité des croissances de juvéniles de Muges ne se manifeste pas seulement entre étangs saumâtres ou entre lagune et mer, mais aussi à l'intérieur d'un même bassin lagunaire, à l'exemple des disharmonies de croissance entre microcohortes de *Liza aurata* sur le pourtour de l'étang de Salses-Leucate : bassin de la Coudalère et anse des Dindilles. Ainsi, les alevins nouvellement recrutés se localiseraient très tôt sur certains sites lagunaires, adoptant un comportement territorial allant à l'encontre de la réputation d'erratisme qui leur est généralement attribuée. Leur croissance reflèterait alors les conditions écobiologiques strictement locales. Certaines cohortes bénéficieraient de sites « avantageux » (anse de la Roquette dans l'étang de Salses-Leucate) par comparaison avec d'autres plus défavorables (le lido) et manifesteraient une nette avance de croissance par rapport à eux, du moins avant l'établissement de conditions insalubres, au début de l'été, résultant de la décomposition de la biomasse végétale algale (Cambrony, 1983). Les microcohortes de juvéniles de muges échantillonnées par la senne de plage semblent donc évoluer séparément les unes des autres dans les zones marginales des étangs qui constituent autant de micromilieux plus ou moins juxtaposés. Bien qu'aucune barrière hydrologique n'existe entre ces milieux, les populations de juvéniles de muges ne présentent aucun brassage et demeurent extrêmement sédentarisées. Une telle observation d'absence de redistribution des

Tabl. III. – Crises dystrophiques dans des lagunes méditerranéennes et atlantiques.

| SITES | PERIODES | PHENOMENES BIOLOGIQUES OBSERVES | AUTEURS |
|---|---|---|---|
| ARCACHON | 11/12/1972 | "eaux blanches" | LABOURG, 1975 |
| | 06/08/1973 | taux élevé H2S | |
| | 20-25/08/1973 | mortalité muges, loups, anguilles | |
| BERRE | 10/1982 | mousses colorées | ARFI et al., 1982 |
| CAMARGUE | 12/1953 | "martégades" | PETIT, 1953 |
| CANET | 08/1949 | "malaigues" \| mortalité | PETIT, 1953 |
| | 12/1953 | "martégades" \| muges et | |
| | 02/1954 | loups | |
| FARO (Messine) | 04 à 07/1960 | "eaux rouges" à bactéries sulfoxydantes | GENOVESE, 1961 |
| LUNGO et SABAUDA (Pontin) | 05/1972 | "eaux rouges" à bactéries sulfureuses | CARRADA et RIGILLO TRONCONE, 1974 |
| MAUGUIO | 08/1988 | "malaigues" : mortalité athérines et gobies | QUIGNARD et al., 1989 |
| | | | BOUCHEREAU et al., 1990 |
| | | | JOYEUX, 1991 |
| | hiver 1987-88 | mortalité muges | BOUCHEREAU et al., 1990 |
| | 01-02/1986 | mortalité gobies | BOUCHEREAU et al., 1989 |
| OLIVIER | été 1952 | "malaigues" : mortalité muges et anguilles | PETIT, 1953 |
| | 09/1967 | prolifération de Cyanophycées : mortalité muges | MARILLEY, 1974 et 1976 |
| | 11/1952 | mortalité muges, | SCHACHTER et al., 1953 |
| | 01/1953 | anguilles et athérines | |
| PEROLS et MEJEAN | 04 à 09/1974 | "malaigues" | DUCLERC et al., 1975 |
| PREVOST | 08/1953 | "malaigues" : mortalité muges et anguilles | PETIT, 1953 |
| | 4-8/08/1974 | "malaigues rouges" | AMANIEU et al., 1975 |
| | 18-21/08/1974 | "malaigues blanches" | |
| | 21-23/08/1974 | "malaigues noires" | |
| | 07/1976 | " eaux rouges à Chromatiacées | CAUMETTE et BALEUX,1980 |
| SAINT-ANDRE (Portugal) | 07/1984 | mortalité anguilles et Soles | FONSECA et al., 1989 |
| SALSES-LEUCATE | 03/1980 | "eaux brunes" à Nannochloris | BOUTIERE et al., 1982 |
| | 12/1953 et 02/1954 | "martégades": mortalité loups et muges | PETIT, 1953 |
| THAU | 08/1975 | "malaigues" | FOURNIER et al., 1979 |
| | non daté | "eaux rouges" et "malaigues" = mortalité "martégades": poissons | PARIS et QUIGNARD, 1971 |
| TUNIS | 04/08/1951 | "eaux rouges" à Gonyaulax | HELDT, 1953 |
| VACCARES | 12/1939 ; 01/1940 | "martégades" : | PETIT, 1953 |
| | 12/1941 ; 01/1942 | mortalité muges | |
| | 01/1945 : 12/1945 | | |
| | 01/1947 : 12/1950 | | |

juvéniles nouvellement recrutés entre diverses stations, par le jeu de déplacements continuels, est contraire au concept de « stratégies adaptatives » d'occupation de l'espace lagunaire par les communautés ichyiques (Amanieu et Lasserre, 1982). De plus, elle interdit toute définition d'un échantillon « moyen » représentatif de la croissance d'une espèce dans un milieu lagunaire donné.

Ainsi, la croissance d'un Poisson en milieu lagunaire dépend, à la fois, de sa période de recrutement, qui conditionne la durée favorable (ou limitante) de son exploitation des ressources trophiques et du choix de sa colonisation des aires les plus favorables de la bordure de l'étang. Il convient de souligner, à ce propos, le caractère hautement hétérogène du milieu lagunaire. Chaque lagune apparaît comme une mosaïque de milieux et est constituée d'un grand nombre de micromilieux à composant thalassogène variable (Sacchi, 1973), dont les ressources trophiques sont inégales et qui sont diversement soumis à des crises dystrophiques, estivales ou hivernales, liées à des facteurs de déséquilibre d'origine anthropique (Amanieu et Lasserre, 1982). Les milieux lagunaires méditerranéens, systèmes de transition entre milieu marin et milieu continental, présentent un caractère hautement hétérogène, sous la forme d'une mosaïque de milieux constituant autant d'unités écologiques originales et de systèmes fort complexes (Amanieu et Lasserre, 1982). Si elles présentent effectivement, **en certaines saisons et en certains sites**, des conditions favorables de croissance pour les juvéniles de Poissons, les lagunes sont aussi très instables et soumises à des variations hydro-climatiques brutales et parfois particulièrement rigoureuses (hyperthermie et sursalure : Boutière, 1974; froid très vif responsable de mortalités : Schachter *et al.*, 1953; Bouchereau *et al.*, 1990; dessalure : Minas, 1976; Stora, 1976; transfert de limons responsable d'une forte turbidité : Stora, 1976; anoxies nocturnes : Chauvet, 1986) auxquelles s'ajoutent un certain nombre de nuisances provenant des activités humaines implantées dans les bassins versants ou établies sur leurs bordures (Hiot et Pimpare, 1973; Baleux et Trousselier, 1981). Des phénomènes d'eutrophisation sont fréquents, résultant de la décomposition de la végétation algale (Petit et Aleem, 1951; Boutière, 1974), des apports en azote et en phosphore provenant des engrais d'origine agricole après lessivage des sols (Verlaque, 1981), d'une charge élevée en matière organique, suite à des rejets d'effluents urbains non traités (Marilley, 1976; Minas, 1976; Boutière *et al.*, 1982). Il en résulte des blooms phytoplanctoniques divers, (tabl. III) responsables de phénomènes d'« eaux colorées », de crises d'anoxie (Marilley, 1974; Amanieu *et al.*, 1975; Minas, 1976; Tournier *et al.*, 1979; Caumette et Baleux, 1980), associées à une richesse en H2S (Cahet, 1970; Paris et Quignard, 1971; Amanieu *et al.*, 1975; Sacchi, 1979; Caumette et Baleux, 1980). A de telles conditions tout à fait défavorables au développement, et parfois même à la survie des Poissons (forte mortalité de *Gobius niger* dans l'étang de Mauguio : Joyeux *et al.*, 1991), s'ajoutent diverses distomatoses larvaires par des Trématodes parasites (Maillard *et al.*, 1980; Faliex, 1991) et surtout diverses contaminations chimiques de l'eau et des sédiments par des polluants et micropolluants : métaux lourds (cadmium, chrome, cuivre, mercure, plomb, zinc... Baudin, 1974; Pena, 1989; Pena et Picot, 1991), hydrocarbures (Schachter, 1954; Arnoux et Stora, 1979), PCB, détergents et pesticides (Arnoux et Stora, 1979).

Il devient alors évident que les lagunes, loin de constituer des « aires d'engraissement » pour les Poissons et de leur assurer un avantage notable de croissance sur les populations marines, se révèlent capables de présenter, en certains sites et à certains moments, des conditions très défavorables à leur développement. Ainsi, un site lagunaire, considéré à priori favorable à une colonisation par des vagues de recrues, (par comparaison avec d'autres sites supposés plus défavorables au même moment), peut devenir à son tour très désavantageux. Si, par exemple des conditions anoxiques apparaissent, en relation avec l'accumulation (sous l'effet des vents dominants) puis à la décomposition, de la biomasse végétale (algale et phanérogamique). Les lagunes deviennent alors des « pièges » plus ou moins redoutables, comme l'ont déjà remarqué Boutière (1974), Lasserre (1976), Marfin (1981), Quignard *et al.* (1984) et Chauvet (1986). Une telle situation entrerait alors dans le concept de « paradoxe des eaux saumâtres » évoqué par Petit (1953). De plus, le bilan « bonus-malus » des milieux lagunaires méditerranéens apparait délicat à établir puisqu'il dépend, à la fois, de variations environnementales temporelles (saisonnières) différemment ressenties par les juvéniles de Poissons en fonction de leur période de recrutement et de l'hétérogénéité spatiale des sites dans lesquels ces juvéniles se sédentarisent.

A une époque où l'avenir des lagunes méditerranéennes se trouve menacé pour des raisons : 1) de compétition pour l'espace – 2) de concurrence économique avec le tourisme, et en particulier, les activités nautiques et 3) de pollutions (Verlaque, 1981), toute stratégie d'aménagement des plans d'eaux saumâtres et de gestion des stocks exploitables de Poissons doit reposer sur des données biologiques fiables telles que celles de la croissance des juvéniles. L'exemple des disharmonies de croissance des juvéniles de Muges des lagunes de Salses-Leucate et du Bourdigou, telles qu'elles ont été présentées ici, démontre la très grande difficulté de disposer de paramètres biotiques non aléatoires et bien représentatifs d'une lagune don-

née. De plus, il apparaît nécessaire de tenter d'assurer aux jeunes Poissons des conditions d'hivernage et d'estivation meilleures que celles généralement offertes par les milieux naturels non aménagés, de façon à réduire les mortalités, parfois massives (Chauvet, 1986) préjudiciables à l'ensemble des populations littorales. La réalisation d'aménagements susceptibles d'assurer des garanties en faveur du développement optimal des juvéniles de Poissons demeure difficile et ne peut entrer que dans des programmes d'aménagements littoraux et d'exploitation des ressources ichtyiques (Billard, 1989), telles que celles réalisées dans le cadre des modèles italiens de valliculture (Ravagnan, 1978).

## BIBLIOGRAPHIE


ALBERTINI-BERHAUT J., 1973. Biologie des stades juvéniles de Téléostéens *Mugilidae Mugil auratus* Risso, 1810, *Mugil capito* Cuvier, 1829 et *Mugil saliens* Risso, 1810. *Aquaculture* **2** (3) : 251-266.

ALBERTINI-BERHAUT J., 1980. Biologie des stades juvéniles de Mugilidae dans la région marseillaise. Thèse Doct. Sci. Univ. Aix-Marseille 156 p.

AMANIEU M., 1973. Ecologie et exploitation des étangs et lagunes saumâtres du littoral français. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* **103** (1) : 79-94.

AMANIEU M., B. BALEUX, O. GUELORGET, P. MICHEL, 1975. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (Malaigue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie Milieu* 25 (2 B) : 175-204.

AMANIEU M., G. LASSERRE, 1982. Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Oceanologica Acta* n° spec. SCOR/IABO/UNESCO, 201-213.

ARFI R., B. BEKER, D. CARLES, 1982. Sur un phénomène de dystrophie observé dans l'étang de Berre, 28e Congr. CIESM, Cannes, 5 p.

ARNOUX A., G. STORA, 1979. Distribution de quelques altéragènes présents dans l'étang de Berre : leur influence sur la répartition de la macrofaune benthique. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **25/26** (3) : 149-150.

AUTEM M., 1979. Contribution à l'étude des zones de dilution du littoral méditerranéen (estuaires et étangs lagunaires). Thèse 3e cycle, USTL Montpellier, 344 p.

BAUDIN J.P., 1974. Premières données sur l'étude expérimentale du cycle du zinc dans l'étang de l'Olivier. *Vie Milieu* **29** (1B) : 59-80.

BALEUX B., M. TROUSSELIER, 1981. Effets des apports polluants dans un écosystème lagunaire méditerranéen et conflits avec les productions aquicoles. *Et. Rev. CGPM* **58** : 308-313.

BARNABE G., 1978. Contribution à la connaissance de la biologie du Loup *Dicentrarchus labrax* (L.) (Poissons Serranidae). Thèse Doct. Etat, USTL Montpellier, 426 p.

BILLARD R., 1989. L'exploitation des ressources vivantes aquatiques. Rôle et perspectives de recherche. Ministère de la Recherche et de la Technologie, Collection Etudes : 9-125.

BOUCHEREAU J.L., J.C. JOYEUX, J.A. TOMASINI et J.P. QUIGNARD, 1990. Effets d'une crise dystrophique sur les Populations Laguno-Côtières Méditerranéennes de *Pomatoschistus microps* (Kröyer, 1838) et de *P. minutus* (Pallas, 1770), Poissons Gobiidés – Aspect du déterminisme du recrutement. *Rapp. Comm. int. Expl. Mer Médit.* **32** (1) : 299.

BOUCHEREAU J.L., C. CAPAPE, J.C. JOYEUX, J.P. QUIGNARD et J.A. TOMASINI, 1990. Les débarquements des pêches aux Cabanes de Pérols en 1989 (lagune de Maugio). Suivi qualitatif et quantitatif. Rapport Service Maritime et Navigation du Languedoc-Roussillon, 62 p.

BOURQUARD C., 1985. Structure et mécanismes de mise en place, de maintien et d'évolution des peuplements ichthyiques du Golfe du Lion. Thèse 3ème cycle USTL Montpellier, 312 p.

BOUTIERE H., 1974. Milieux hyperhalins du complexe lagunaire de Bages-Sigean, l'étang du Doul. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **23** (3) : 93-94.

BOUTIERE H., F. DE BOVEE, D. DELILLE, M. FIALA, C. GROS, G. JACQUES, M. KNOEOFFKLER, J.P. LABAT, M. PANOUSE et J. SOYER, 1982. Effet d'une crise dystrophique dans l'étang de Salses-Leucate. *Oceanologica Acta* n° spec. SCOR/IABO/UNESCO, 231-242.

CAHET G., 1970. Aspects chemotrophiques en sédiments lagunaires. Cas du soufre. *Vie Milieu* **21** (1B) : 1-36.

CAMBRONY M., 1983. Recrutement et biologie des stades juvéniles de Mugilidae (Poissons – Téléostéens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais (Salses-Leucate, Lapalme, Bourdigou). Thèse 3ème cycle Univ. P. et M. Curie, 285 p.

CAMBRONY M., 1984. Identifications et périodicité du recrutement des juvéniles de Mugilidae dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon. *Vie Milieu* **34** (4) : 221-227.

CARRADA G.G., M. RIGILLO TRONCONE, 1974. Presence of « red water » and environmental condition in some meromictic brackish-water lagoons of the Pontine Region. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **22** (6) : 33-35.

CAUMETTE P., B. BALEUX, 1980. Etude des eaux rouges dues à la prolifération des bactéries photosynthétiques sulfo-oxydantes dans l'étang du Prevost, lagune saumâtre méditerranéenne. *Mar. Biol.* **56** : 183-194.

CHAUVET C., 1979. Préliminaire à l'étude de la biologie et de la dynamique du stock tunisien de *Sparus aurata* (L. 1758). Synopsis de la croissance de groupes 0, 1, 2. *Bull. Off. Nat. Pêches, Tunis* **3** (2) : 241-253.

CHAUVET C., 1981. Etude préliminaire de la mortalité dans l'ichtyofaune du lac de Tunis occasionnée par les rejets de la centrale thermique. Pollutions marines en Méditerranée. Workshop on pollution of the Mediterranean. Cagliari, 9-13 Octobre 1980. Monaco, CIESM, 749-756.

CHAUVET C., 1986. Exploitation des poissons en milieu lagunaire méditerranéen. Dynamique du peuplement ichtyologique de la lagune de Tunis et des populations exploitées par des bordigues (Muges, Loups, Daurades). Thèse Doct. Etat, Univ. Perpignan, 549 p.

DUCLERC J., J.C. SAUVAGNARGUES et J. TOURNIER, 1979. Etude des étangs saumâtres de Pérols et Méjean – Conditions de milieu et perspectives d'aménagement. *Rapp. Comm. int. Mer. Médit.* **23** (3) : 57-58.

FALIEX E., 1991. Les relations hôtes-parasites dans le modèle Téléostéens-métacercaires de *Labratrema minimus* (Trematoda, Bucephalidae). Thèse Doct. Univ. Perpignan, 329 p.

FONSECA I.C.D., A.M. COSTA, J.M. BERNARDO, 1989. Seasonal variation of benthic and fish communities in a shallow land-locked coastal lagoon (St. André, SW Portugal). *Topics in Marine Biology, Ros J.D. (Ed.) Scient. Mar.* **53** (2-3) : 663-669.

GENOVESE S., 1961. Sur la présence d'eau rouge dans le lac de Faro (Messine). *Rapp. PV. Réun. Comm. Int. Expl. Mer Médit.* **16** : 255-256.

GOURRET P., 1907. Topographie zoologique des étangs de Caronte, de Labillou, de Berre et de Balmon. *Ann. Mus. hist. nat. Marseille* **11** : 1-166.

GUELORGET O. et P. Michel, 1983. La zonation biologique des milieux lagunaires : définition d'une échelle de confinement dans le domaine paralique méditerranéen. *Journ. Rech. Oceanogr.* **8** (1) : 15-36.

HELDT, 1953. Eaux rouges. *Bull. Soc. Hist. nat. Tunisie* **5** : 193-206.

HIOT B., P. PIMPARE, 1973. Contribution à l'étude de la pollution de l'étang de Thau. Pollution apportée par les eaux superficielles du bassin versant et de l'étang. Thèse Géol. appliquée, USTL, 195 p.

JOYEUX J.C., 1991. Biologie des populations de *Gobius niger* Linné, 1758 *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) et *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1838) (Teleostei, Gobidae) dans une lagune nord-méditerranéenne, la lagune de Maugio – France. Thèse Doct., Univ. Perpignan, 85 p.

JOYEUX J.C., J.L. BOUCHEREAU, J.A. TOMASINI, 1991. La reproduction de *Gobius niger* (Pisces, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio – France. Rapports gonosomatiques, fécondités, ponte, œufs et larves. *Vie Milieu* **41** (2/3) : 97-106.

LABOURG P.J., 1975. Contribution à l'hydrologie des étangs saumâtres de la région d'Arcachon : description des phénomènes d'eaux blanches. *Bull. Soc. Linn. Bordeaux* **5** (1-3) : 3-8.

LABOURG P.J., 1978. Structure et évolution de la macrofaune invertébrée d'un écosystème lagunaire aménagé (réservoirs à poissons de Certes). *Publ. Sci. Tech. CNEXO : Actes Colloq.* **7** : 591-614.

LABOURG P.J., C. CLUS et G. LASSERRE, 1985. Résultats préliminaires sur la distribution des juvéniles de poissons dans un marais maritime du Bassin d'Arcachon. *Oceanol. Acta* **8** (3) : 331-341.

LASSERRE G., 1976. Dynamique des populations ichthyologiques lagunaires. Application à *Sparus aurata* L. Thèse Doct. Etat, Univ. Montpellier, 306 p.

LASSERRE G. et P.J. LABOURG, 1974. Etude comparée de la croissance de la daurade *Sparus auratus* des régions d'Arcachon et de Sète. 1ère note : *Vie Milieu* **24** (1A) : 156-170, 2ème note *Vie Milieu* **24** (2A) : 357-364.

LAUREC A. et J.C. LE GUEN, 1981. Dynamique des populations marines exploitées, concepts et modèles. *Rapp. Sci. Tech. CNEXO* **45** (1) : 117 p.

LECOMTE-FINIGER R., 1983. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille, *Anguilla anguilla* L. 1758, des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion : Narbonais et Roussillon. Thèse Doct. Etat, Univ. Perpignan, 173 p.

MAILLARD C., A. LAMBERT, A. RAIBAUT, 1980. Nouvelle forme de distomatose larvaire. Etude d'un Trématode pathogène pour les alevins de Daurades (*Sparus aurata* L. 1758) en écloserie. *C.R. Acad. Sci. Paris* **290** : 535-538.

MAN-WAI R., 1985. Les sars du Golfe du Lion *Diplodus sargus, D. vulgaris, D. annularis* (Pisces, Sparidae). Thèse Doct. 3e cycle, USTL Montpellier, 350 p.

MARFIN J.P., 1981. Biologie de l'athérine (*Atherina boyeri*) dans trois milieux saumâtres du Roussillon (Leucate-Canet-Bourdigou). Thèse 3e cycle Univ. Paris VI, 240 p.

MARILLEY M., 1974. Etude écologique d'un étang saumâtre méditerranéen, l'étang de l'Olivier (France). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **22** (6) : 55-56.

MARILLEY M., 1976. L'étang de l'Olivier. *Bull. Ecol.* **7** (3) : 267-273.

MATHIAS P., J. SALVY, 1958. La Daurade du Bassin de Thau. *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Expl. sci. Mer Médit.* **14** : 583-589.

MINAS M., 1976. Production organique primaire dans un milieu saumâtre eutrophe (Etang de Berre). Effets d'une forte dilution (dérivation des eaux de la Durance). *Mar. Biol.* **35** : 13-29.

PARIS J. et J.P. QUIGNARD, 1971. La faune ichthyologique des étangs languedociens de Sète à Carnon. *Vie Milieu* suppl. **22** : 301-327.

PENA G., 1989. Sels nutritifs et micropolluants métalliques dans un écosystème lagunaire : l'étang de Thau. Thèse USTL, Montpellier 195 p.

PENA G., B. PICOT, 1991. Métaux traces dans les sédiments d'une lagune méditerranéenne : l'étang de Thau. *Oceanol. Acta* **14** (5) : 459-472.

PETIT G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu* **4** (3) : 569-604.

PETIT G., A.A. ALEEM, 1951. Caractéristiques et évolution de la végétation d'un étang des Pyrénées-Orientales. *C.R. Acad. Sci. Paris* 1952, 632-634.

QUIGNARD J.P., J.L. BOUCHEREAU, C. CAPAPE, J.C. JOYEUX et J.A. TOMASINI, 1989. Les débarquements des pêches aux Cabanes de Pérols (lagune de Mauguio) Oct. 88 – dec. 88. Rapport Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon, 84 p.

QUIGNARD J.P., R. MAN WAI et R. VIANET, 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France). Inventaire, structure du peuplement, crois-

sance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu* **34** (4) : 173-183.

QUIGNARD J.P., J. ZAOUALI, 1980. Les lagunes périméditerranéennes : les étangs français de Canet à Thau. *Bull. Off. nat. pêche, Tunisie* **4** (2) : 201-208.

RAVAGNAN G., 1978. Elementi di vallicultura intensiva. *Edagricole ed, Bologna* 283 p.

ROBLIN C., 1980. Etude comparée de la biologie du développement (gonadogenèse, croissance, nutrition) du loup *Dicentrarchus labrax* en milieu naturel et en élevage contrôlé. Thèse 3$^{e}$ cycle, USTL Montpellier 272 p.

SACCHI C.F., 1967. Ruptures des facteurs physico-chimiques du milieu saumâtre et leur emploi comme indice de production. *In* : Problèmes de productivité biologique, Masson et Cie ed., 131-181.

SACCHI C.F., 1973. Les milieux saumâtres méditerranéens : dangers et problèmes de productivité et d'aménagement. *Archo. Oceanogr. Limnol.* **18** suppl. : 23-58.

SACCHI C.F., 1979. The coastal lagoons of Italy. *In* : Ecological processes in coastal. Env. Eur. Ecol. Symp. 1977, 593-601.

SCHACHTER D., 1954. A propos d'une pollution accidentelle de l'Etang de Berre provoquée par un déversement massif d'hydrocarbures. *Rapp. P.V. Réun. Comm. int. Expl. Mer Médit.* **12** : 251-256.

SCHACHTER D., J. SENEZ et J. LEROUX-GILERON, 1953. Note préliminaire sur la dystrophie d'un étang saumâtre du littoral méditerranéen : l'étang de l'Olivier. *Vie Milieu* **4** (4) : 701-706.

STORA G., 1976. Evolution des peuplements benthiques d'un étang marin soumis à un effluent d'eaux douces. *Bull. Ecol.* **7** (3) : 275-281.

TOURNIER H., P.Y. HAMON et P. ARNAUD, 1979. Développement de la « malaigue » en 1975 dans l'étang de Thau. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **25/26** (3) : 103-107.

VERLAQUE C., 1981. La mise en valeur des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon. *Bull. Soc. Languedoc Géograph.* **15** (1-2) : 137-153.

*Reçu le 8 avril 1992; received April 8, 1992*
*Accepté le 29 mai 1992; accepted May 27, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 207-214

# CONFINEMENT ET BIOCENOSES PARALIQUES

*C.F. SACCHI, A. OCCHIPINTI AMBROGI*

*Sez. Ecologia, Dip. di Genetica e Microbiologia, P. zza Botta, 10, 27100 Pavia, Italia*

*Les opinions sont comme les clous : plus on tape dessus, plus on les enfonce.*

A. DUMAS Fils

MILIEUX PARALIQUES
BIOCENOSES
CONFINEMENT

RÉSUMÉ – Les auteurs rappellent les principaux facteurs (géographiques, hydrodynamiques, physico-chimiques) qui déterminent le confinement des milieux paraliques à côté de quelques concepts – tels que la « vivification marine » et l'équilibre préléthal – des lagunes méditerranéennes qui ont suscité discussions et polémiques. A la suite d'une analyse critique de la structure des communautés biotiques du milieu paralique classique (lagunes et estuaires), ils proposent une conception dynamique de l'environnement paralique. Ce dernier s'entend comme une zone frangeante en évolution qui relie, au lieu de le séparer, le milieu marin à celui des eaux continentales. Au niveau de cette zone d'interface, des éléments anciens que le confinement a conservés, s'affrontent à de « nouveaux » éléments. Le succès de ces immigrants est assuré par leur possibilité d'actualiser des niches écologiques que le stock autochtone réduit n'a pu exprimer.

PARALIC ENVIRONMENTS
BIOCOENOSES
CONFINEMENT

ABSTRACT – This paper surveys the main factors (geographical, hydrodynamical, physico-chemical) responsible for the confinement of parlic environments; it then deals with some concepts e.g. « marine vivifaction » and pre-lethal equilibrium – related to the mediterranean lagoonar systems that have generated discussions and polemics. After a critical analysis of the structure of living communities in a classical paralic system (lagoons, estuaries), this article proposes a dynamic conception of the paralic environment. The latter is considered as a changing fringe zone connecting (rather than separating) the marine environment with the realm of continental waters. In this connecting zone, ancient elements conserved during confinement are confronted with « newcomers ». These immigrants are successful because they can exploit ecological niches that have not been used by the limited autochthonous stock.

## INTRODUCTION

En 1983, Guélorget et Perthuisot ont développé le concept de « confinement » comme la caractéristique fondamentale de l'écologie des eaux dans le « domaine paralique ». Ce concept semble intéressant et fécond dans les études synécologiques de ces milieux, dans la mesure où il n'est toutefois pas appliqué de façon absolue. Or il n'existe pas de concept appliquable de façon absolue en écologie, de même que dans n'importe quel autre secteur de la biologie, si ce n'est la démarche qui consiste à analyser minutieusement les rapports de cause à effet en vue d'aboutir graduellement à des synthèses prudentes et bien documentées.

Nous présentons ci-dessous notre point de vue et des précisions d'ordre méthodologique figurant déjà dans un travail de Sacchi (1985). Nous reprenons un certain nombre de points dans le but d'apporter une contribution sémantique à la notion de « confinement » des eaux classées communément dans les eaux « à salinité variable ».

## LE CONFINEMENT

L'étude d'un problème demande avant tout la recherche des paramètres permettant de le décrire. Dans le cas des milieux paraliques, nous pensons à trois aspects fondamentaux du confinement : l'aspect géographique, l'aspect hydrodynamique et l'aspect physico-chimique.

Il s'agit là, évidemment, d'une approche didactique du problème. Comme toujours, en écologie,

l'analyse méthodologique de l'objet étudié est surtout une nécessité pratique, car la présence des organismes – au niveau biocénotique, spécifique voire sous-spécifique – intègre l'ensemble des paramètres envisagés et constitue la résultante du jeu de tous les facteurs biotiques et abiotiques et de leurs interactions multiples et variables dans le temps, prévisibles ou non.

### *a. L'aspect géographique. Les paysages paraliques*

C'est l'aspect qui permet de reconnaître immédiatement la morphologie du milieu étudié, dans ses rapports avec la mer et avec les eaux continentales.

En réalité, toutes les eaux sont « confinées », si on les compare avec la mer et avec les eaux courantes, qui sont les composantes les plus dynamiques et les mieux caractérisables de l'écosphère.

L'évaluation « visuelle » et immédiate du confinement – pratiquement la seule possible pour le géologue du passé – demande, par contre, l'analyse de l'essence même de ce concept pour l'écologiste d'aujourd'hui.

La question de la signification du « confinement » pour la vie paralique se pose en effet.

Du confinement extrême, à la fois géographique et climatique, qui caractérise les lagunes sahariennes et présahariennes, situées actuellement loin de la mer, et dont les seuls apports en eau douce sont les nappes souterraines et les pluies, on passe en effet, à l'autre extrémité d'une échelle de confinement, aux eaux des estuaires qui sont directement en rapport avec les fleuves et la mer sur laquelle ils s'ouvrent plus ou moins largement. Nous verrons qu'il en résulte un problème de définition, même d'un point de vue élémentaire et didactique, d'un domaine paralique caractérisé par une identité bionomique, floristique, faunistique et écologique.

La dimension et la complexité du problème s'accroissent encore dès que l'on envisage, à côté du milieu paralique « classique » (lagunes, étangs d'origine littorale, embouchures fluviales), des environnements qui présentent certaines analogies mésologiques et adaptatives tels que les milieux de marée, les flaques du supralittoral (Dahl, 1959; Sacchi, 1964a et 1970) et les milieux « anchihalins » (Holthuis, 1973).

### *b. L'aspect hydrodynamique. La vivification marine*

Nous laissons de côté l'écologie des milieux de marée aux problèmes particuliers, qui ne relèvent pas uniquement de leur hydrodynamisme pendulaire, mais aussi et surtout, de leur découvrement rythmique. Nous ne traitons pas non plus des lagons coralliens avec leurs problèmes trophiques (Rougerie, 1988).

En nous limitant aux milieux paraliques « classiques », lagunes et estuaires, soulignons quelques traits fondamentaux :

— Leur hydrodynamisme est réduit par rapport aux masses d'eau qui les forment et les alimentent (mer et affluents). Le confinement géographique, par rapport à la mer avec laquelle ils communiquent par des ouvertures de petite dimension, ainsi que le jeu des lois hydrodynamiques, par rapport surtout aux affluents, représentent des facteurs de calme. Les vagues peuvent se lever, puis s'apaiser plus rapidement qu'en mer dans une masse d'eau limitée ayant une structure typiquement laminaire. Les courants souterrains et les phénomènes thermiques n'y provoquent typiquement que des mouvements verticaux modestes et localisés.

— Ce calme relatif se traduit par des modalités de sédimentation analogues, dans les lagunes vers les étangs continentaux, et dans les estuaires vers l'amont des cours d'eau. Les sédiments sont en général fins loin des graus et des alentours immédiats des affluents; il en dérive des conditions particulières d'aération des fonds, conduisant souvent à une anoxie, qui peut s'étendre aux couches d'eau libre à proximité de l'interface avec le fond, surtout en phase de crise dystrophique.

— Dans les peuplements paraliques, on constate donc une raréfaction, jusqu'à la disparition, des flores et des faunes les plus rhéophiles; l'établissement de communautés au moins temporairement capables de s'adapter aux conditions précaires d'aérobiose, la possible disparition, au moins saisonnière, de toute vie aérobie, remplacée par des communautés bactériennes anaérobies facultatives ou obligatoires.

— Dans des limites qui varient en fonction de la communication avec les masses d'eau chargées en matières nutritives et de leur localisation ainsi que des conditions climatiques saisonnières, le calme des milieux paraliques est favorable à la pêche et à l'aquaculture.

Toutefois, ces limites doivent être respectées, car certains aménagements pratiqués depuis toujours par l'homme entrainent parfois, après un bénéfice éphémère, des écodésastres.Citons certaines installations de digues, la déviation de rivières afin qu'elles débouchent hors des lagunes, le blocage partiel, dans l'espace et dans le temps, des accès à la mer ou encore la suppression de l'alternance antagoniste des marées montantes et des apports fluviaux qui se révèle bénéfique sur le plan trophique. Les crises dystrophiques parfois attribuées à tort à des phénomènes naturels, notamment à des facteurs abiotiques, peuvent ainsi conduire à la destruction de toute la biomasse qui présente une valeur halieutique. Dans les étangs

napolitains, par exemple, la production excessive d'H2S, due à la fermeture estivale des graus (réalisée pour empêcher la sortie des Poissons dès que l'eau devient difficilement supportable par suite de l'augmentation de la température et de la présence d'une thanatomasse pourrissante), était attribuée par les populations locales à des phénomènes volcaniques auxquels elles sont traditionnellement habituées, par suite d'une méconnaissance de la « vivification marine ».

— Le concept de vivification marine a été introduit par d'Ancona *et al* (1954) et d'Ancona et Battaglia (1962). Au début, il indiquait surtout les apports d'eau de mer aux lagunes. Il est calqué sur l'expression populaire à Venise de « lagune vivante » (*laguna viva*), qui comprend la partie centrale et méridionale de la lagune vénitienne, plus ouverte aux entrées d'eau marine venant de la pleine mer. La « lagune vivante » s'oppose à la « lagune morte » dans la partie septentrionale, mais aussi à l'extrémité sud, à l'ouest de Chioggia, plus fermées et moins librement parcourues par une alternance hydrologique flux/reflux. La lagune se maintient sans changement, selon les auteurs cités, tant que la mer maintient un mouvement régulier des masses d'eau en empêchant une stagnation qui amènerait naturellement sa transformation en marais salant.

Par la suite, le concept de vivification a été étendu, depuis son acceptation océanographique, à l'ensemble des phénomènes qui déterminent la libre communication avec la mer, y compris les apports trophiques et flori-faunistiques qui permettent à la lagune une dynamique paralique variée par rapport à des environnements plus fermés ou moins soumis à des apports marins réguliers. Le concept nous semble plus dynamique que celui de « marinisation » (Zaouali et Baeten, 1983), surtout utilisé pour évaluer l'empreinte maritime dans la bionomie paralique.

Nous devons à ces apports de vivification par la mer les caractères biogéographiques particuliers du domaine paralique que nous allons étudier par la suite.

Mais n'oublions pas qu'il existe également une vivification par les eaux continentales certes – moins généralisée – à laquelle on doit l'entrée de flores et de faunes d'origine dulçaquicole dans les secteurs périphériques des lagunes et dans les méandres des deltas. Les affluents des lagunes constituent un danger pour la survie de la zone paralique, car ils constituent des facteurs d'évolution vers le comblement. Mais ces facteurs de « continentalisation » des eaux paraliques apportent une contribution essentielle à la richesse trophique, favorisant, à côté d'une diversité réduite, une augmentation des biomasses, caractéristique de ces lagunes. Ils contribuent en effet au peuplement par un nombre d'espèces nettement inférieur au contingent marin, mais non dépourvu de signification sur le plan écologique et évolutif. D'ailleurs, le passage de la zone paralique vers les eaux douces n'est pas obligatoirement fatal aux organismes d'origine marine, offrant à l'évolutioniste un modèle actuel de phénomènes survenus dans le passé sur une bien plus vaste échelle.

### *c. L'aspect physico-chimique*

Guélorget et Perthuisot (1983) indiquent qu'il ne peut y avoir d'équivalence sémantique entre « milieu paralique » et « milieu à salinité variable » (pécilohalin). Ils le montrent à l'aide d'exemples : il existe des milieux paraliques à salinité constante comme il existe des milieux à salinité variable qui échappent au domaine paralique. En ce qui concerne la première catégorie, si toutefois l'on peut en trouver, il s'agit sûrement de milieux marginaux qui ne ressortent pas de l'écologie paralique, comme les eaux souterraines, dont on ne saurait nier l'intérêt biogéographique, mais d'une importance systémique limitée.

Toute eau ayant des rapports directs avec l'atmosphère subit des variations de sa composition chimique. Guelorget et Perthuisot (loc cit) ont souligné que la mer elle-même présente une salinité variable, variabilité dépendant certes de ses mouvements horizontaux et verticaux, mais également, et jusqu'à une certaine profondeur, des contacts directs et indirects entre atmosphère et hydrosphère.

Quant aux réseaux hydrographiques indépendants de la mer, mais caractérisables par des équilibres halins variables (lacs endorrhéïques ou volcaniques, eaux parcourant des sédiments salés), on ne saurait évidemment les rattacher aux milieux paraliques actuels.

En réalité, si l'identification du milieu paralique avec les milieux pécilohalins ne peut être acceptée, il existe bien des raisons pour accepter, comme dénominateur commun d'une gamme écologique vaste et hétérogène, le concept de mixohalinité. Toute eau paralique résulte d'un mélange d'eaux salées et d'eaux douces venant au moins des précipitations et du ruissellement, mais surtout apportées par les affluents et les sources souterraines et périphériques.

En tant que « sel », nous n'entendons pas uniquement le chlorure de sodium, mais celui-ci constitue la plus importante composante ionique de l'eau de mer dont dérive le milieu paralique. Des ions autres que le chlore et le sodium jouent certes un rôle dans les organismes, parfois le plus important du point de vue vital. C'est notamment le cas du potassium, présent de façon universelle dans la biosphère, alors que le sodium est absent de la plupart des végétaux terrestres. C'est aussi le cas du calcium qui entre dans la constitution de presque tous les squelettes animaux minéralisés.

On utilise donc habituellement la chlorinité, ou moins exactement, mais plus souvent, la teneur en NaCl comme indicateur général de l'environnement mixohalin (Cognetti, 1988).

Cela ne revient nullement à envisager cette « salinité » comme un facteur universel et exclusif dans les recherches relatives aux milieux paraliques. Nous avons rappelé (Sacchi, 1985) qu'après la réunion de Venise (1958), où a été établie une classification du domaine mixohalin basée sur la salinité, les classifications suivantes, tout en introduisant des paramètres plus dynamiques, se basaient encore sur la salinité, mais que tous les chercheurs impliqués prennent en compte des autres caractéristiques essentielles des milieux lagunaires et estuariens. Parmi ces caractéristiques, soulignons le régime thermique, les équilibres ioniques locaux, la faible profondeur, la structure des sédiments et surtout la variabilité du milieu, plus forte que dans les masses d'eau comparables non paraliques, du fait, précisément, de la mixohalinité et de ses conséquences physiques et chimiques.

Ces caractéristiques ont d'ailleurs été reconnues par les participants au colloque dont est issu le système de Venise (1958). Ce système indique clairement que la salinité est prise en tant qu'indice, marqueur naturel des phases évolutives des lagunes et des estuaires, et non comme un paramètre primordial de la biologie de ces eaux.

Divers facteurs interviennent au niveau synécologique dans la description et le fonctionnement des écosystèmes paraliques, au niveau des espèces, de leurs différents stades de vie, de leurs taux de reproduction, de leur polymorphisme, de leurs possibilités d'adaptation active, passive ou comportementale, mais l'équilibre ionique, dans lequel prévaut la salinité, joue un rôle essentiel, à peine moins prépondérant que la température, mais souvent plus spécifique que celle-ci. La classification par zones biotiques des peuplements paraliques restitue une valeur sélective à la « salinité », tandis que le dosage de la chlorinité, simple et immédiat pour des nécessités opératoires courantes, est un bon indicateur du degré du mélange mixohalin entre eaux marines et eaux continentales, essence même de l'environnement paralique (Sacchi, 1985).

## LA BIOCENOSE PARALIQUE

Perthuisot et Guélorget (1987) soulignent la nécessité d'une approche synécologique de la biologie lagunaire, affirment que la « diversité des morphologies et des situations physico-chimiques a longtemps caché une profonde unité biologique qui se traduit par une organisation commune des peuplements et que celle-ci dénote un fonctionnement commun aux écosystèmes lagunaires ».

Carrada et Fresi (1988) reprennent et évaluent l'idée centrale de Guélorget et Perthuisot (1983) concernant l'existence d'une « biocénose paralique » aux traits communs aux différentes catégories de cet environnement. La recherche de ces traits communs comme moyen de reconnaissance et de description ferait pendant, sur le plan synécologique, aux moyens de recherches « autécologiques » (ou plutôt unilatéraux) jusque-là prédominants. La « biocénose du paralin » doit donc résumer et intégrer l'étude des faits pour atteindre un niveau holistique capable d'assurer l'explication scientifique et d'en prévoir les perspectives appliquées à l'aménagement et à l'aquaculture. Il s'agit d'un objectif souhaitable, mais nous ne saurions partager entièrement l'enthousiasme de Carrada et Fresi (1988) pour la nouveauté. En nous limitant au milieu paralique « classique » du Bassin Méditerranéen, en dehors de quelques anciennes classifications peut-être, nous ne trouvons aucune recherche sérieuse souffrant du mal d'une interprétation unilatérale.

La signification du terme *biocénose* depuis sa création par Moebius (1877) est souvent déformée dans l'usage écologique courant. A l'origine, la biocénose correspondait pratiquement à notre écosystème, car il s'agit de l'ensemble des organismes vivants et des facteurs abiotiques conditionnés réciproquement par des rapports précis. Ce n'est que plus tard que le terme a été réduit à un ensemble d'animaux et plantes, le biotope prenant chez Dahl (1921) la valeur de cadre environnant, scission sémantique qui a laissé plus d'originalité à la proposition systémique de Tansley (1935).

Si l'on restitue à la biocénose sa valeur originale et complète, la présence de quelques espèces communes dans des milieux éloignés, dans un cadre varié de contrées et d'environnements, ne permet pas de conclure à l' unité d'une biocénose particulière et bien définie. Il pourrait au contraire s'agir d'espèces eurytopes et euryèces – en un mot, assez banales – capables de peupler des milieux hétérogènes dans une gamme de situations plus ou moins étendue. Certaines espèces, prises comme indicateurs spécialisés de biocénoses par les auteurs cités, le sont effectivement, alors que d'autres n'occupent nullement la position que Perthuisot et Guélorget (1987) leur assignent dans le milieu paralique que nous avons étudié (Sacchi et al, 1987), et pour d'autres encore, l'attribution d'origine (marine ou continentale) repose sur des opinions personnelles (Sacchi, 1985).

Quelques considérations préalables s'imposent.

Si le paléontologiste ne peut juger des rapports possibles de cause à effet que par une voie synécologique – biocénoses fossiles et thanatocénoses étant figées par la fossilisation, tout schéma de fonctionnement trophique ou de structure évolu-

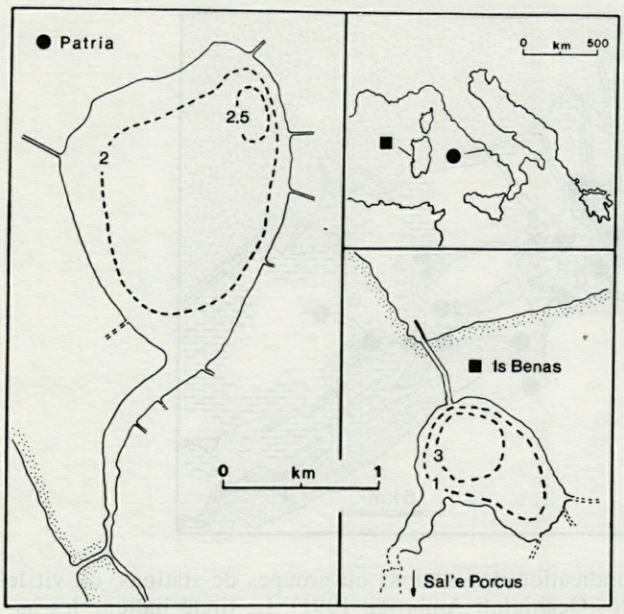



Fig. 1. – Confinement et trophisme. Ces deux étangs littoraux de la région italienne, à surface, profondeur et confinement topographiques comparables, diffèrent radicalement sur le plan trophique. L'étang de Patria reçoit des apports continentaux qui l'enrichissent en sels nutritifs et en éléments floro-faunistiques dulcicoles. Sa biomasse est riche et très variée. Is Benas ne reçoit pas d'apports continentaux permanents et se trouve parfois en communication avec l'environnement astatique et sursalé de Sal'e Porcus. Il ne dépend que de la mer pour son faible degré de trophisme et son peuplement, très appauvri en espèces et en individus (d'après Sacchi *et al.* 1988; Troncone Rigillo, comm. pers., 1992).

tive du système devant être déduit de cette immobilité – il en est autrement en biologie.

Le biologiste ne peut qu'accepter, avec un large bénéfice d'inventaire, la prétendue « unité » (et même une apparente « uniformité ») du milieu paralique. Déjà, dans le domaine relativement restreint des lagunes méditerranéennes, la composition des peuplements semble largement conditionnée dans ses « différences » par les caractères physiques et par la structure des peuplements.

C'est évidemment une diversité plus immédiatement appréciable pour les stocks d'espèces que Perthuisot et Guélorget (loc.cit.) appellent « thalassiques » mais encore évidente dans des communautés écologiquement plus éloignées de la mer. Il suffit, pour ne pas quitter l'Italie, de penser aux différences bien connues entre les lagunes « subatlantiques » de l'Adriatique septentrional (Sacchi *et al*, 1989) et les étangs presque « nord africains » de la Sardaigne méridionale (Sacchi *et al*, 1988).

On ne saurait non plus négliger, en évaluant analogies, homologies et différences entre des biocénoses locales, la morphologie des bassins, l'importance de la marée, les apports d'eau « douce » vivifiant de leur côté la périphérie de nombreux étangs (Fig. 1).

Quant au « climax prélétal » de Petit (1962), il n'est point synonyme d'état terminal à court terme, comme Carrada et Fresi (1988) semblent le considérer. Petit en faisait un état d'équilibre, même durable, où la vivification marine était faible vis-à-vis des apports continentaux et où les espèces d'origine marine, même lointaine, étaient peu nombreuses mais souvent très riches en représentants. Ce ne sont nullement les symptomes d'une condamnation à mort de l'écosystème lagunaire, car un simple « flash » de marinisation peut restituer à la communauté plusieurs espèces capables d'y pénétrer grâce à une communication de la lagune avec la mer même brièvement rétablie.

Nous avons pu observer de tels phénomènes dans le lac de Patria (Sacchi, 1961 et 1964b; Merola *et al*, 1964) où, après une phase prolongée « prélétale », s'est rapidement rétabli un équilibre plus « marin », analogue à celui que les thanatocénoses des fonds révélaient avant l'état « prélétal ».

On se trouve donc en présence de phénomènes de seuil. Ce rétablissement temporaire du fonctionnement des graus « recharge » la marinisation, comme dans certains rythmes biologiques, un « flash de la lumière, temporairement exclue, suffit à rétablir pour quelque temps le cycle du phénomène considéré (Sacchi et Testard, 1971).

Il est intéressant de reprendre, à ce sujet, quelques considérations de Wolff (1983), bien qu'elles ne concernent, en principe, que les estuaires. Les espèces paraliques de Wolff partagent un certain nombre de caractères permettant la reconnaissance de quelques types fonctionnels d'adaptation :

— capacité de migration conduisant à exploiter les ressources, surtout trophiques, aux périodes les plus favorables (c'est notamment le cas de Crustacés et de Poissons);

— capacité de coloniser rapidement les substrats par des larves pélagiques qui peut être suivie d'une disparition rapide. Cette capacité est doublée d'un taux reproducteur élevé permettant l'établissement de populations (Polychètes et Mollusques);

— sélection de mécanismes protecteurs efficaces, soit dans le domaine physiologique (osmorégulation passive ou active), soit éthologique (recherche de micro-habitats libres, refuge dans le substrat, déplacements intralagunaires : plusieurs groupes animaux);

— dilatation de la niche trophique. A ce propos, Wolff remarque que certains animaux sont spécialisés dans leur spectre trophique lorsqu'ils ne vivent qu'en mer mais, deviennent euryphages s'ils parviennent à coloniser le milieu paralique. Il s'agirait, pour Wolff, du résultat d'une compé-

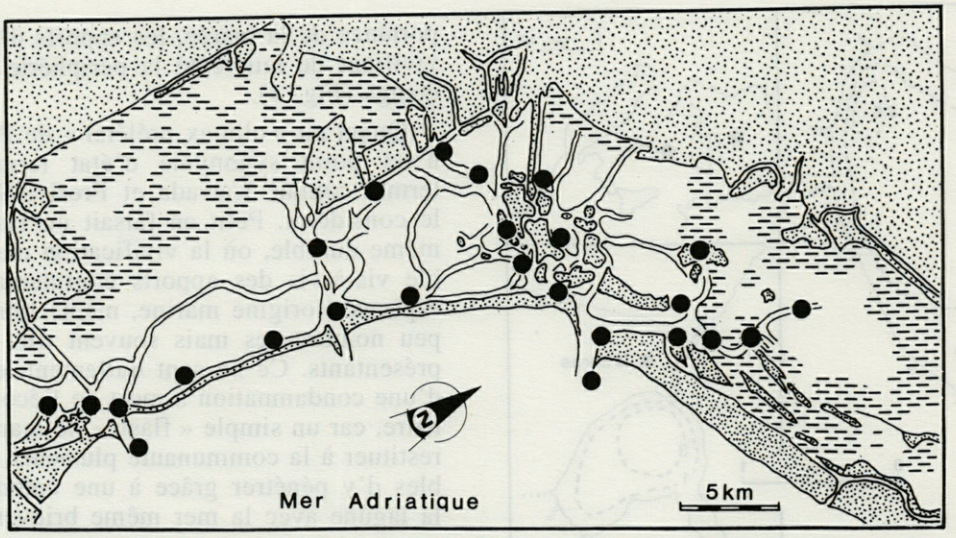



Fig. 2. – Carte schématique de la lagune de Venise avec l'indication des stations ou groupes de stations, où vit le Bryozoaire *Tricellaria inopinata*, d'apparition récente (d'après Occhipinti Ambrogi, 1991). Le tireté indique les barenes, correspondant au schorre de l'intertidal atlantique.

tition interspécifique réduite, laissant à ces immigrés une gamme plus large de ressources. Il n'est pas impossible, par ailleurs, que cette eurytrophie soit le pendant d'autres aspects de l'euryécie paralique, par exemple de l'euryosmose et de l'eurythermie, préadaptations nécessaires pour peupler un environnement imprévisible dans ses variations.

Dans son analyse de la distribution du benthos d'estuaire, Wolff propose 3 échelles spatiales :

1) à petite échelle, le jeu de nombreux facteurs (type de sédiment, courant, profondeur) peut déterminer des différences localisées dans le peuplement;

2) à l'échelle de l'estuaire, dans son ensemble, un certain nombre de gradients mésologiques déterminent des différenciations par leurs changements graduels; salinité et température comptent parmi les plus importants;

3) à l'échelle mondiale, on peut enfin distinguer des effets divers. On rencontre : a) un groupe d'espèces cosmopolites, faisant partie des salissures marines (au sens large du mot), que bateaux et matériel halieutique contribuent à disséminer. Leur origine géographique se situe surtout dans les mers tropicales et, en ce qui concerne leur tendance à la dispersion, l'« hypothèse de fuite » (Sacchi *et al*, 1989) peut être prise en considération; b) des espèces également eurytopes, propres aux côtes marines et aux estuaires; c) un groupe exclusif des estuaires, constituant des peuplements diversifiés selon les régions biogéographiques, dont la composition se répète à l'intérieur de la même région, d'une manière plus ou moins homogène. Dans ce dernier contingent, on peut également compter des cas d'eurytopie, mais seulement pour des éléments anthropocores.

En effet, la limitation en espèces présentes, et par conséquent le nombre réduit de niches écologiques potentielles et actuelles exprimées par les flores et les faunes paraliques, n'excluent pas les perspectives d'actualisation d'autres niches par des éléments d'origine hétérogène récemment installés, souvent introduits par l'homme d'une manière directe ou indirecte. Nous entendons par niche écologique le « phénotype écologique » au sens d'Ayala (1970) et de Lamotte (1979).

Ces nouveaux éléments sont généralement doués d'une haute valence écologique qui exalte des capacités de transport et de colonisation, et détermine le succès dans la compétition avec des éléments autochtones d'écologie analogue (Sacchi *et al,* 1989).

Parmi les nouveaux éléments qui ont réussi à s'implanter, on compte aussi des éléments à valence spécialisée capables de s'intégrer dans l'écosystème en peuplant des sites spécialisés encore disponibles, offrant en somme une solution nouvelle à l'équation de N$^{e}$ degré de l'écologie locale. C'est probablement le cas de *Tricellaria inopinata* récemment signalé dans la lagune de Venise (fig. 2) (d'Hondt et Occhipinti Ambrogi, 1985; Occhipinti Ambrogi, 1991).

L'analyse des facteurs qui structurent la composition et régissent le dynamisme des biocénoses paraliques doit donc tenir compte des facteurs stochastiques. Ces derniers jouent surtout pour les substrats cohérents, généralement limités, aussi bien par leur présence que dans la surface disponible dans l'environnement lagunaire (Occhipinti Ambrogi *et al*, 1988). La compétition pour l'occupation de ces subtrats est importante et les possibilités d'une croissance régulière sont entravées par le nombre des espèces et des individus.

Il convient enfin de s'assurer que lorsqu'on parle d'espèces lagunaires euryèces et eurytopes, il s'agit bien des « mêmes » espèces et non d'espèces jumelles, de membres de groupes d'espèces voisines mais distinctes ou de représentants d'espèces polymorphes.

La critique de Cognetti (1982 et 1992) trouve donc toute sa signification car, si le statut d'indicateur est attribué à un organisme en vue d'études scientifiques ou appliquées en milieu imprévisible, il faut être certain de l'outil utilisé.

Le point de vue holistique doit donc céder la place à la recherche réductionniste-expérimentale qui se développe à nouveau en écologie, étant donné que l'on considère généralement l'analyse approfondie comme moins brillante, mais plus nécessaire et pertinente, que la synthèse éclairée (Rapport, 1991; Occhipinti Ambrogi et Ambrogi, sous presse).

## CONCLUSIONS

Nous devons renoncer à la conception rassurante de biocénoses considérées comme entités fixes, résistant à toute altération et aux tentatives de pénétration en provenance de l'extérieur. Dans le cadre interprétatif de la synécologie moderne, une voie constructive consiste à envisager la biocénose comme l'image momentanée d'une réalité en transformation : une image instantanée ou d'un film dont le début peut être éloigné dans le temps et la fin imprévisible. C'est une vision dynamique qui laisse moins de certitudes, mais qui présente un intérêt indéniable et qu'il faut suivre avec attention et précaution.

Pourquoi, donc, hiérarchiser l'environnement paralique comme l'expression fixiste d'un « domaine » à part, indépendant de la mer et du continent, au lieu d'y reconnaître les caractéristiques d'un ensemble mouvant par excellence, d'une charnière, qui relie l'océan aux milieux continentaux plus qu'elle ne les sépare ? Dans une telle perspective, une tâche future importante pour le biologiste de base appliqué réside dans l'identification des possibilités que laissent à d'autres organismes les biocénoses locales, spécialisées mais pauvres. C'est en somme la recherche des « degrés de liberté » que le système laisse à l'éventuelle intégration d'espèces allochtones.

Les grandes lagunes nord-Adriatiques que les Vénitiens ont conservées par des aménagements datant des Romains (*ausu Romano, aere Veneto*) constituent ainsi un laboratoire inégalable où, à côté des reliques bien affirmées d'un passé « atlantique », se confirme le succès des « colonisateurs » d'aujourd'hui (Sacchi et al, 1989).

REMERCIEMENTS – Nous remercions S. Aito pour son aide dans la rédaction de ce travail.

## BIBLIOGRAPHIE

ANCONA U. d' et B. BATTAGLIA, 1962. Le lagune salmastre dell'Alto Adriatico, ambienti di popolamento e di selezione. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* **32** suppl. : 315-335.

ANCONA U. d', A. FAGANELLI, A. RANZOLI et V. MARCHESONI, 1954. Il trofismo della laguna veneta e la vivificazione marina. *Archo Oceanogr. Limnol.* **9** : 9-295.

AYALA F.J., 1970. Competition, coexistence and evolution. *In* : Essays in Evolution and Genetics. III Appleton Century Crofts, New York : 121-158.

CARRADA G.C. et E. FRESI, 1988. La lagune salmastre costiere. Alcune riflessioni sui problemi e sui metodi. *In* : G.C. Carrada, F. Cicogna e E. Fresi (Eds). La lagune costiere : ricerca e gestione. CLEM, Massa Lubrense (Napoli) : 35-56.

COGNETTI G., 1982. Aspects de la colonisation des milieux imprévisibles. *Symbioses* **14** (4) : 205-219.

COGNETTI G., 1988. Colonizzazione delle acque salmastre. *In* : G.C. Carrada, F. Cicogna e E. Fresi (Eds). La lagune costiere : ricerca e gestione. CLEM, Massa Lubrense (Napoli) : 119-125.

COGNETTI G., 1992. Colonization of stressed coastal environments. *Mar. Poll. Bull.* **24** : 12-24.

DAHL F., 1921. Grundlagen einer ökologischer Tiergeographie. Fischer, Jena : VII, 113 p.

DAHL E., 1959. Intertidal ecology in the terms of poikilohalinity. *Archo. Ocean. Limnol. Venezia* **11** : 227-237.

GUELORGET O. et J.P. PERTHUISOT, 1983. Le domaine paralique. Expression géologique, biologique et économique du confinement.*Trav. Lab. Géologie* **16** : 1-136.

HOLTHUIS L.B., 1973. Caridean shrimps found in land-locked saltwater pools at four indo-west pacific localities (Sinai peninsula, Funafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands), with the description of one genus and four new species. *Zool. Verhandelingen* **128** : 1-48.

HONDT J.L. d' et A. OCCHIPINTI AMBROGI, 1985. *Tricellaria inopinata,* n. sp., un nouveau Bryozoaire Chilostome de la faune méditerranéenne : P.S.Z.N.I. *Marine Ecology* **6** (1) : 35-46.

LAMOTTE M., 1979. La niche écologique, des concepts théoriques aux utilisations pratiques. *Terre et Vie* **33** : 509-520.

MEROLA A., C.F. SACCHI et M. TRONCONE-RIGILLO, 1964. Gli ambienti studiati ed i fattori ecologici. *In* : « Ricerche ecologiche sul lago litoraneo di Patria (Napoli-Caserta) ». *Delpinoa* n.s. **5** (suppl.) : 9-240.

MOEBIUS K., 1877. Die Auster und die Austerwirthschaft. Hempel & Parey, Berlin, 126 p.

OCCHIPINTI AMBROGI A., 1991. The spread of *Tricellaria inopinata* into the lagoon of Venice : an ecological hypothesis. *In* : F.P. Bigey (Ed.) Bryozoaires

actuels et fossiles : Bryozoa living and fossil. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr. Mém.* H.S.1 Nantes : 299-308.

OCCHIPINTI AMBROGI A. et R. AMBROGI (sous presse). Teoria e pratica nell'ecologia di oggi. Atti 10 Convegno del Gruppo Gadio per l'Ecologia di Base, Padova maggio 1990.

OCCHIPINTI AMBROGI A., R. SCONFIETTI, C. MORRI et C.N. BIANCHI, 1988. Ricerche sulla zonazione spazio-temporale dell'epifauna sessile nel settore centrale della laguna veneta. *Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia* **38** : 155-173.

PERTHUISOT J.P. et O. GUELORGET, 1987. Les milieux paraliques : diversité et unité. *Bull. Ecol.* **18** (2) : 159-167.

PETIT G., 1962. Quelques considérations sur la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* **32** (suppl.) : 205-218.

RAPPORT D.J., 1991. Myths in the foundations of economics and ecology. *Biol. J. Linn. Soc.* **44** : 185-202.

ROUGERIE F., 1988. L'océan : ressources biologiques. *In* : Atlas de Tahiti et de la Polynésie française. Les éditions du Pacifique, Singapore : 12-13.

SACCHI C.F., 1961. L'évolution récente du milieu dans l'étang saumâtre dit »Lago di Patria » étudiée par sa macrofaune invertébrée. *Vie Milieu* **12** : 35-64.

SACCHI C.F., 1964 a. Problemi di ecologia e di evoluzione negli ambienti di marea. *Boll. Zool.* **31** : 147-238.

SACCHI C.F., 1964 b. Zoobenthos e necton. *In* : « Ricerche ecologiche sul lago litoraneo di Patria (Napoli-Caserta). Delphinoa, n.s. **5** (suppl.) : 1-140.

SACCHI C.F., 1970. Considérations écologiques sur les milieux de marée : aspects généraux et problèmes méditerranéens. *Publ. Staz. zool. Napoli* **37** (suppl.) : 73-123.

SACCHI C.F., 1985. Le sel de la Palice : réflexions sur le paralin méditerranéen. *Mem. Biol. mar. Oceanogr.* **15** : 71-89.

SACCHI C.F. et P. TESTARD, 1971. Ecologie animal : organismes et milieu. Doin, Paris, 480 p.

SACCHI C.F., R. SCONFIETTI et G. SAGLIO, 1987. *Pirenella conica* (Blainville) en Sardaigne : recherches écologiques et microsystématiques (Gastropoda, Prosobranchia). *Thalassia Salentina* **17** : 47-62.

SACCHI C.F., A. PORCHEDDU et R. SCONFIETTI, 1988. Contributo all'ecologia sperimentale nello stagno litoraneo di Is Benas (Oristano, Sardegna). *Thalassia Salentina* **18** : 277-297.

SACCHI C.F., A. OCCHIPINTI AMBROGI et R. SCONFIETTI, 1989. Les lagunes nord-adriatiques : un environnement conservateur ouvert aux nouveautés. *Bull. Soc. Zool. France* **114** (3) : 47-60.

Simposio sulla classificazione delle acque salmastre-Symposium on the classification of brackish waters. Venezia, 8-14 aprile 1958. *Archo Oceanogr. Limnol.* **11** (suppl.) : 1-248.

TANSLEY A.G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* **16** : 284-307.

WOLFF W.J., 1983. Estuarine benthos. *In* : B.H. Ketchum (Ed.) Ecosystems of the world 26. Estuaries and enclosed seas. Elsevier Sci. Publ. Comp. Amsterdam : 151-182.

ZAOUALI J. et S. BAETEN, 1983. Impact de l'eutrophisation dans la lagune de Tunis (partie Nord). 2ème partie : analyse des correspondances. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **28** (6) : 327-332.

*Reçu le 9 avril 1992; received April 9, 1992*
*Accepté le 25 mai 1992; accepted May 25, 1992*

*VIE MILIEU*, 1992, 42 (2) : 215-251

# PARALIC ECOSYSTEMS

## *Biological organization and functionning*

*O. GUELORGET* [1] *and J.P. PERTHUISOT* [2]

(1) *Laboratoire d'Hydrobiologie Marine URA-CNRS 1355, Université de Montpellier II Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05 France*

(2) *Laboratoire de Biogéologie, Université de Nantes 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex France*

ÉCOSYSTÈMES PARALIQUES
LAGUNES
BASSIN MÉDITERRANÉEN
ORGANISATION BIOGÉOLOGIQUE
CONFINEMENT

RÉSUMÉ – Les milieux aquatiques paraliques, situés entre le domaine marin et le domaine continental, sont extrêmement variés quant à leur taille, leur morphologie et leur genèse. En outre, les conditions climatiques et hydrographiques régionales et les caractéristiques hydrologiques locales y induisent une grande variété et une grande variabilité des paramètres physiques et chimiques ainsi que des dépôts sédimentaires. Au contraire, les peuplements biologiques se caractérisent par la présence d'espèces strictement inféodées à ce type de milieu, une organisation zonale qualitative et quantitative commune, indépendante des salinités et relativement stable dans chaque bassin. Ces caractéristiques biologiques originales autorisent à considérer l'ensemble des milieux aquatiques paraliques comme constituant un domaine écologique autonome. Le paramètre qui semble gérer pour l'essentiel la distribution des organismes et les caractéristiques des peuplements, peut s'exprimer comme le temps de renouvellement des éléments d'origine marine en un point donné et a été appelé le confinement (par rapport à la mer). Il en est proposé une échelle à partir des données biologiques pour l'ensemble du sous-domaine où persistent les formes thalassoïdes (proche paralique). Au-delà, le paralique lointain se caractérise par l'apparition d'espèces dulçaquicoles ou au contraire évaporitiques et l'on passe sans transition marquée au domaine continental. A la lumière de ces conceptions nouvelles, il apparaît que loin d'être marginal, le domaine paralique a joué un rôle essentiel dans l'histoire de la biosphère et de la lithosphère de notre planète. Enfin, sa haute productivité organique et ses caractéristiques sédimentologiques font du domaine paralique une source considérable de richesses économiques. Le confinement est la principale clé de la mise en valeur rationnelle de ses potentialités.

PARALIC ECOSYSTEMS
LAGOON
MEDITERRANEAN
BIOGEOLOGICAL ORGANIZATION
CONFINEMENT

ABSTRACT – The paralic aquatic ecosystems which are situated between the marine and continental domains are extremely different as far as their size, morphology and genesis are concerned. Furthermore, the regional climatic and hydrographic conditions, along with the local hydrological patterns, induce a great variety and variability of the physical and chemical parameters and of the sedimentary deposits. On the contrary, the biological populations are characterized by species strictly bound to that kind of environments; their common qualitative and quantitative zonal organization is independent of salinity and/or salinity gradients, and they are relatively stable in spite of variations of the environment. These original biological features allow the paralic ecosystems to be considered together as an autonomous ecological domain : it is proposed to call it the « paralic domain ».The parameter which appears largely to control the distribution of organisms and the features of living populations may be described as the time of renewal of the elements of marine origin at any given point, and is referred to as « confinement » (by comparison with the sea). A confinement scale is proposed from biological data, which essentially concerns the seaward part of the paralic domain, where thalassoid species still persist (Near Paralic). Further from the sea, the Far Paralic is characterized by the appearance of freshwater, or on the contrary, evaporitic associations, and changes gradually towards the continental domain. Lastly, given the high organic productivity and original sedimentological features of the paralic domain, it appears that paralic basins are a considerable source of economic richness. Confinement may be in many cases the key to a rational exploitation of their economic potentialities

## INTRODUCTION

It is common practice to divide hydrobiosphere into a marine domain and a continental domain each possessing its own features, its original populations, its sedimentary processes, and its distinct geochemical characteristics.

Bordering these two great domains, there exist a number of environments apparently very different from one another described by an extensive terminology. They are very rich from an economic point of view, and have been and still are the object of many applied studies, either with a view toward their exploitation or their development.

The generic terms used to qualify these environments are as imprecise as they are unsatisfactory and show the perplexity of the authors faced with their « mixed » aspect and their diversified geochemistry : one can find in literature (biological as well as geological) terms such as : transition areas, mixing zones, intermediary environments, variable salinity areas, coastal fringing zones, brackish environments. Here they are termed paralic (from Nauman, 1854 and Perthuisot, 1975). The adjective « paralic » applied to an area, a basin or an ecosystem simply means that it possesses a certain relationship with the sea.

One can wonder whether the morphological variety and geochemical diversity of paralic environments found today in nature entail an equivalent diversity in their populations and their biological dynamics.

## I. MORPHOLOGICAL, GEOCHEMICAL AND SEDIMENTARY DIVERSITY OF PARALIC ENVIRONMENTS

### *A. Morphological and genetic diversity of paralic basins*

The shape and size of natural paralic basins, and those of the channel communicating with the sea, depend on various factors which all belong to a sometimes complex geological history. It is not aimed to give here any classification but rather to single out the main types.

The « **estuary** » type situated more or less perpendicularly to the coast correspond to portions of valleys (either recent or fossil) flooded by the sea. To this type belong rias, fjords, deep creeks, etc. In some cases the river mouths are cleared by fluviatile currents and/or tides, while in other cases the mouth may be partially or totally obstructed by a barrier of sedimentary or other origin.

The basins of the « **laguna** » (*sensu lato)* (or lagoon) type, are generally more isodiametrical (circular in shape), or stretch parallel to the coast. Among them can be mentioned :

« **Lagunas.**» (*sensu stricto)* which correspond to the isolation of certain portions of the maritime domain by one or several recent soft coastal bars. There usually remains a communication link with the sea, more or less permanent thanks to one or several « graus » (more or less fixed, sometimes maintained by man). Generally, in this type of basin the water depth is low in relation to the surface area.

In arid countries intermittent stretches of water may alternate with « coastal » sebkhas (Perthuisot, 1975).

Delta areas often have lagoons whose formation is aided by a massive inflow of detrital debris, the progradation of sedimentary bodies and coastal transit.

« **Bahira** » (small sea in Arabic), diversely shaped, correspond to land-locked continental depressions of complex and various origin (river, wind, tectonic, etc.) developed or completed during the Quaternary era and flooded by the sea during the Holocene transgression. They communicate with the sea by permanent passages. The water depth varies but may be considerable in relation to the surface area.

To this type belong the Bahiret el Biban (Medhioub, 1979, 1984) in the southeast of Tunisia, the Etang de Diana in Corsica, etc.

Recent tectonic movements (subsidence and/or uplift) occurring in the vicinity of the waterline may lead to the isolation of a paralic stretch of water : in this case alone the term « **tectonic laguna** » can be used. Example are few; however one could mention the saltwater lake of Guemsah, Gulf of Suez (Ibrahim *et al.*, 1982; Ibrahim, 1983, 1886; Ibrahim *et al.* 1985, 1986).

It is obvious that the above-mentioned types represent only the different extremes of typology. There exist a great number of intermediary types : thus the laguna of Nador in Morocco or the Etang d'Urbino in Corsica fall between the « laguna » type and the « bahira » type.

Lastly, there exist artificial stretches of paralic water corresponding to the development of natural paralic zones (salt marshes for example) or harbour structures (Perthuisot and Guelorget, this issue).

### *B. Hydrochemical gradients*

#### 1. Mediterranean examples

*a. Three standard examples* : the Etang du Prévost (France), the Etang d'Urbino (Corsica) and the Bahiret el Biban (Tunisia).

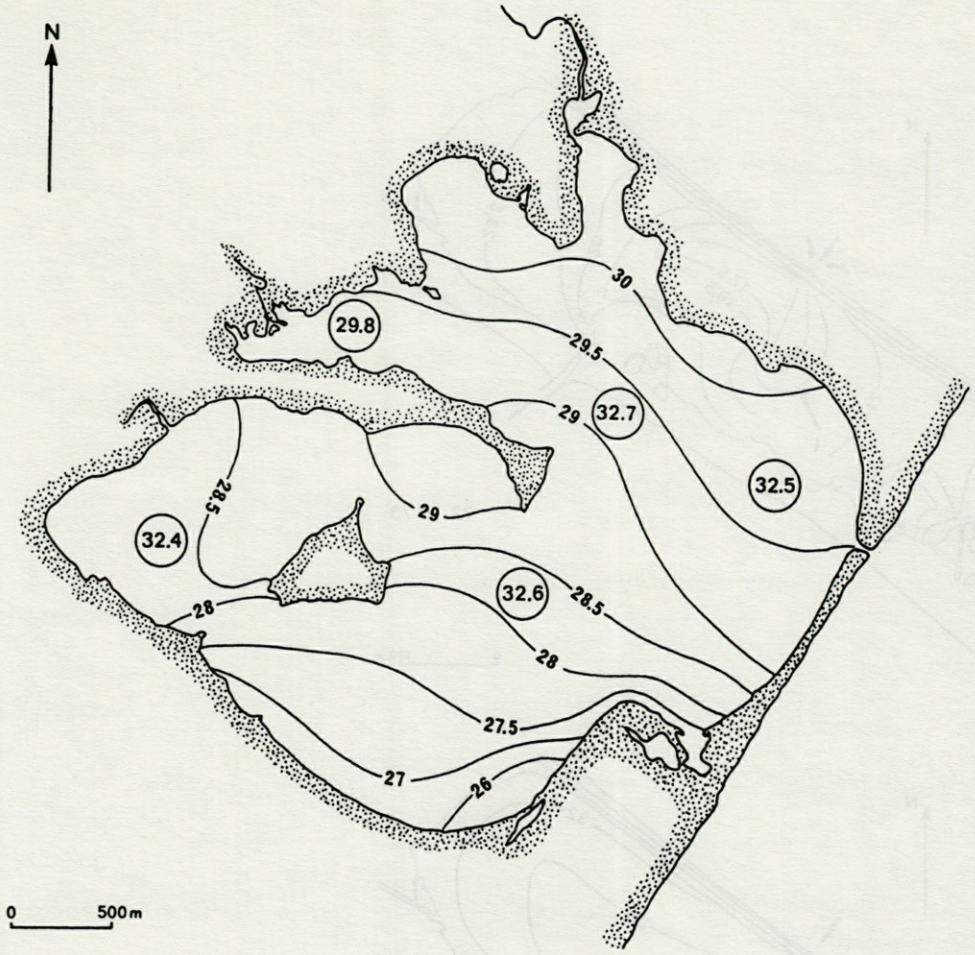



Fig. 1. – Map of isohalines in the Etang d'Urbino in February 1978 by northerly wind. The encircled figures correspond to the salinity averages (in ‰) calculated over 1978 and 1979.

The hydrochemical diversity of the paralic systems appears when considering only a few examples taken around the Mediterranean : the Etang du Prévost on the Languedoc coast (Guelorget and Michel, 1976), the Etang d'Urbino in western Corsica (Frisoni *et al.*, 1982) and the Bahiret el Biban in southeast Tunisia (Medhioub, 1979, 1984; Medhioub and Perthuisot, 1977, 1981).

These three basins of very different sizes correspond to different morphologies and origins. The Etang du Prévost (3.8 km$^2$, 1m depth) is a laguna in the strict sense of the word, i.e., a stretch of water progressively separated from the sea by a sandbar and still communicating with it through a « grau » (communication link). The Bahiret el Biban (230 km$^2$, 6.5 m depth) is a Würmian continental depression flooded by Flandrian transgression; it communicates with the Gulf of Gabes through a series of channels the larger of which is a former transverse valley. The Etang d'Urbino (7.9 km$^2$, 9 m depth) is a continental depression of a complex origin covered by and then separated from the sea by a sandbar intermittently sectioned by a grau.

If the Etang d'Urbino maintains a salinity close to that of the sea (Fig. 1), the other two basins are very different, one tending towards hypohaline (Fig. 2), the other towards hyperhaline conditions (Fig. 3). In both cases, there exists a salinity gradient, variable according to the seasons, progressing from the channel communicating with the sea to the continental margins of the basins. The salinity gradient is negative in the Etang du Prévost and positive in the Bahiret el Biban. Naturally these differences in direction and value of the salinity gradients are related to the intensity of the exchange with the sea on the one hand, and on the other, with the total quantity of freshwater received by each basin (direct rainfall, continental inflows as opposed to evaporation). Moreover, the outermost edges are subject to local variations : inflows from tributaries, exchanges with supratidal waters.

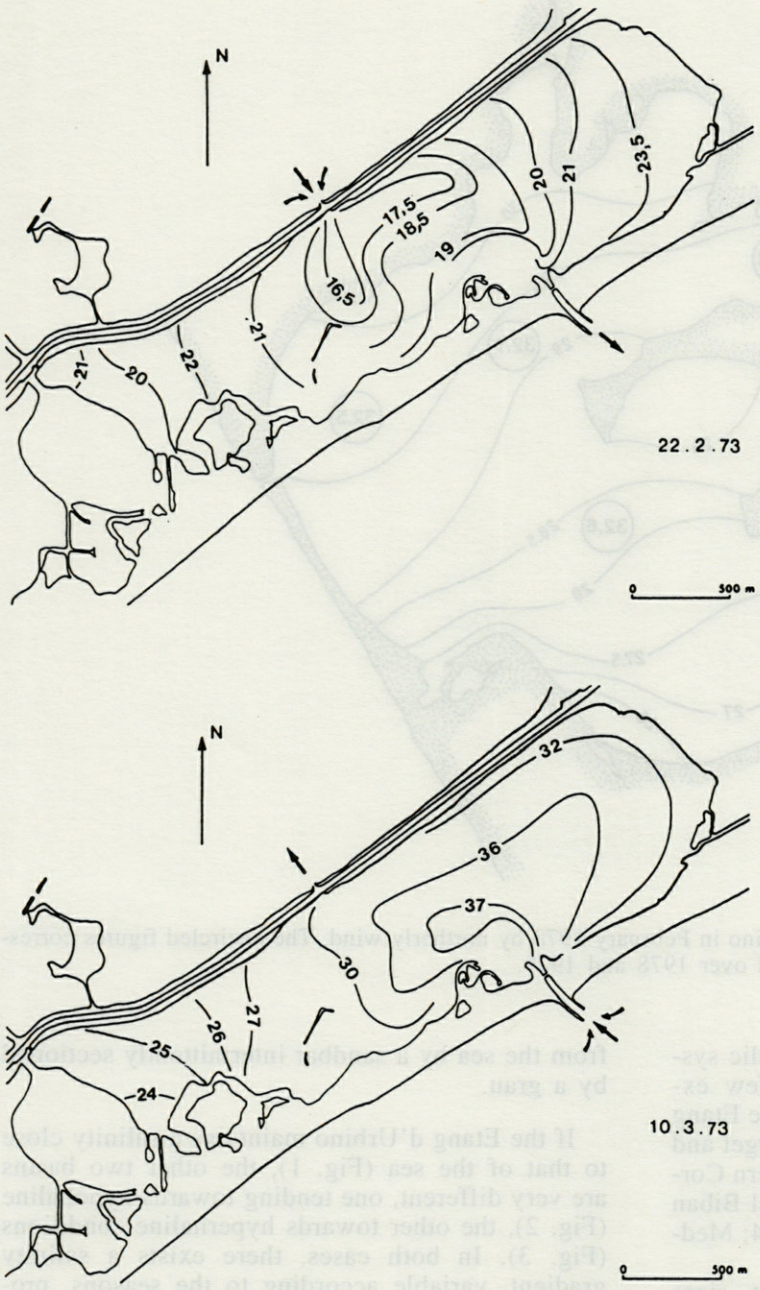



Fig. 2. – Salinity levels (in ‰) in the Etang du Prévost at ebb-tide and by northerly wind at flow-tide by southerly wind. From Guélorget and Michel (1976).

*b. Etang de Biguglia (Fig. 4)*

This lagoon on the western Corsican plain lies parallel to the sea, from which it is separated by a thin sandbar. The communication link with the sea is situated in the north at the end of a long narrow channel. To the south this lagoon communicates with the mouth of a small coastal river, the Golo, through a system of canals. It has a surface of 1450 ha, and a depth of about 1 m. Its average salinity varies between 5 and 26 ‰; however, values below 1 ‰ may be observed in the southern zone which is subject to continental inflows. Near-normal values are to be found in the northern part of the basin where the influence of the sea is constant (Burelli *et al.*, 1979).

*c. Others*

The study of other Mediterranean basins, unnecessary to describe here in detail, confirms the generality of salinity gradients in paralic ecosystems. The following can be mentioned : – Lagoon of Nador (Mar Chica) (Frisoni *et al.*, 1982, Guelorget *et al.*, 1987). – Bermuda Triangle (Spain) (Perthuisot *et al.*, 1983); – Lagoons of the Louros Delta : Tsoukalio, Rodia, Logarou (Greece) (Frisoni *et al.*, 1982; Guelorget *et al.*,

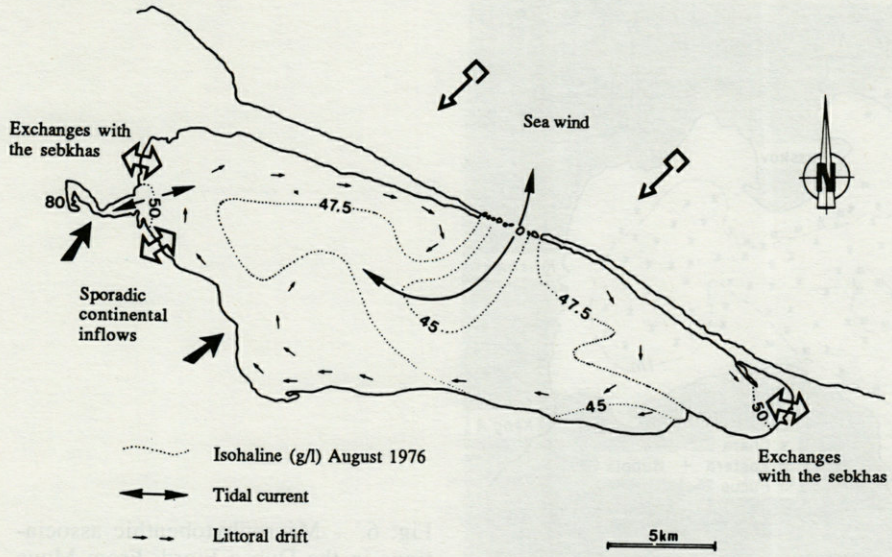



Fig. 3. – Total concentrations (in g/l) in the surface waters of the Bahiret el Biban, in August 1976. From Medhioub (1979), modified.

1986). – Lagoons of Mesologhi (Greece) (Nicolaïdou *et al.*, 1988) – Lake Melah (Algeria) (Guelorget *et al.*, 1989)

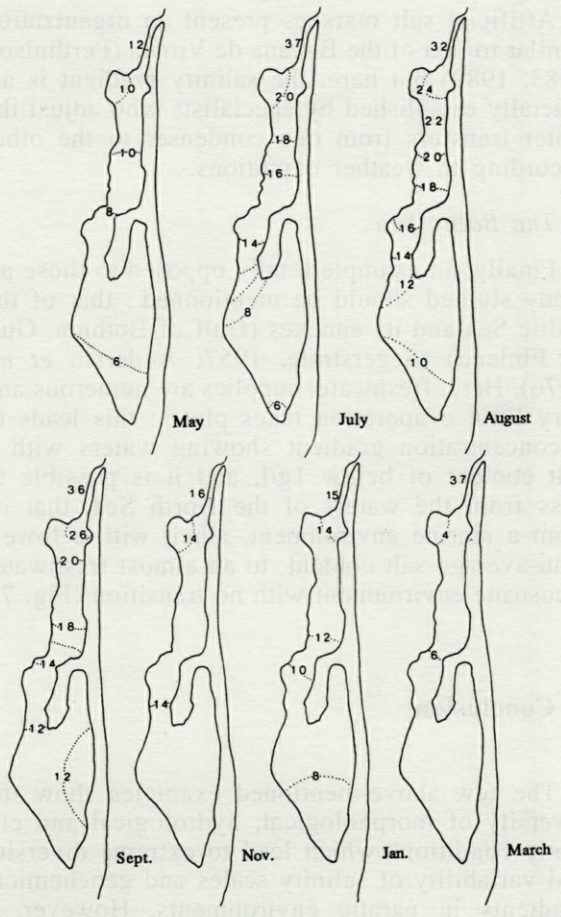



Fig. 4. – Salinity levels (‰) in the Etang de Biguglia, from May 1978 to March 1979.

## 2. Examples outside the Mediterranean

Several further examples of paralic systems, in very different climatic contexts, are discussed below :

### *a. Danish fjords*

The lagoon of the Dypsø Fjord was described by Muus (1967) in an outstanding study dealing with the entire system of Danish lagoons and estuaries. The Dypsø Fjord is a lagoon opening onto the Baltic Sea in the south of the Danish Sjaelland; it has a surface area about 1 700 ha and an average depth of 1.50 m. The fjord communicates with the sea through a narrow channel, 3-4 m deep, opening to the west onto the lagoon. In spite of several small tributaries, there is no salinity gradient, with values remaining relatively stable around an average of 10 ‰ (Figs. 5 and 6).

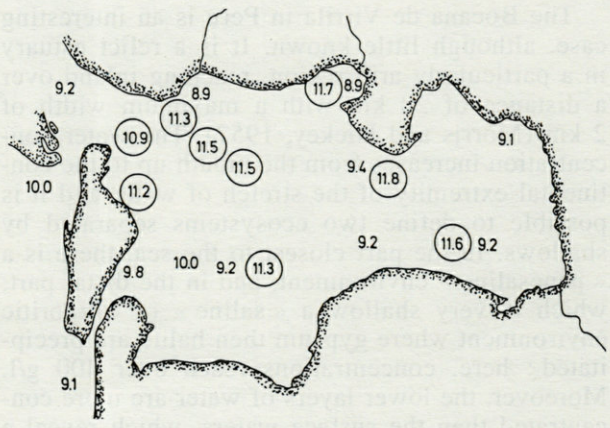


Fig. 5. – Salinity levels (in ‰) of the Dybsø Fjord in May 1955 (Figures not in circles) and Aug. 1955 (Figures in circles). From Muus (1967).

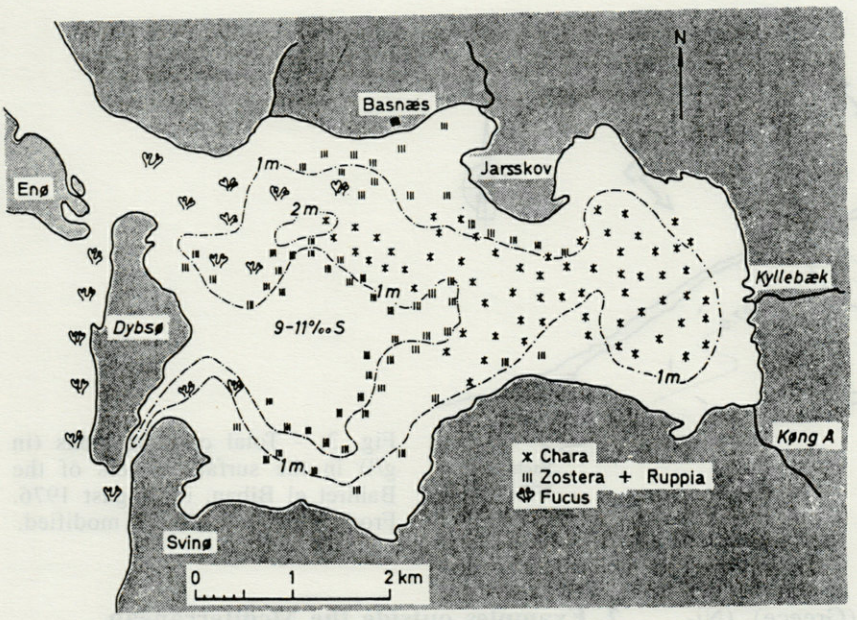



Fig. 6. – Macrophytobenthic associations in the Dybsø Fjord. From Muus (1967).

*b. A lagoon in the Persian Gulf*

The Khour el Aadid with a surface area of around 100 km$^2$ is situated between the Emirates of Qatar and Abu Dhabi. It is a Flandrian « bahira » progressively reduced by a sandy spit which leaves only a long narrow channel between the Gulf and the first of a succession of three basins. The rarity of rain results in a salinity gradient with levels of salts reaching over 110 g/l in the distal basin which, moreover, is totally covered by a thick microbial mat (Perthuisot and Jauzein, 1978).

## 3. Extreme examples

When paralic basins stretch inland far from the open sea, or when climatic conditions become extreme, the tendencies described above are intensified.

*a. Bocana de Virrila*

The Bocana de Virrila in Peru is an interesting case, although little known. It is a relict estuary in a particularly arid region, reaching inland over a distance of 20 km with a maximum width of 2 km (Morris and Dickey, 1957). The water concentration increases from the mouth up to the continental extremity of the stretch of water and it is possible to define two ecosystems separated by shallows. In the part closest to the sea, there is a « penesaline » environment, and in the distal part, which is very shallow a « saline » or evaporitic environment where gypsum then halite are precipitated : here, concentrations reach over 400 g/l. Moreover, the lower layers of water are more concentrated than the surface waters, which reveal a certain stratification.

At present the Bocana de Virrila seems to be the only paralic stretch of water in direct communication with the sea where halite can precipitate (Perthuisot, 1980, 1989).

*b. Example of salt-marsh : Salin de Giraud (Camargue)*

Artificial salt marshes present an organization similar to that of the Bocana de Virrila (Perthuisot, 1983, 1989) but here, the salinity gradient is artificially established by specialists who adjust the water transfers from one condenser to the other according to weather conditions.

*c. The Baltic Sea*

Finally, an example totally opposed to those already studied should be mentionned : that of the Baltic Sea and its annexes (Gulf of Bothnia, Gulf of Finland) (Segerstråle, 1957; Andersin *et al.* 1976). Here, freshwater supplies are numerous and very little evaporation takes place : this leads to a concentration gradient showing waters with a salt content of below 1g/l, and it is possible to pass from the waters of the North Sea, that is, from a marine environment, albeit with a lower-than-average salt content, to an almost freshwater lacustrine environment with no transition (Fig. 7).

## 4. Conclusion

The few above-mentioned examples show the diversity of morphological, hydrological and climatic conditions which lead to extreme diversity and variability of salinity scales and geochemical gradients in paralic environments. However, a general characteristic of these salinity fields seems to emerge : that is their longitudinal organization from the communication link (on the zone of

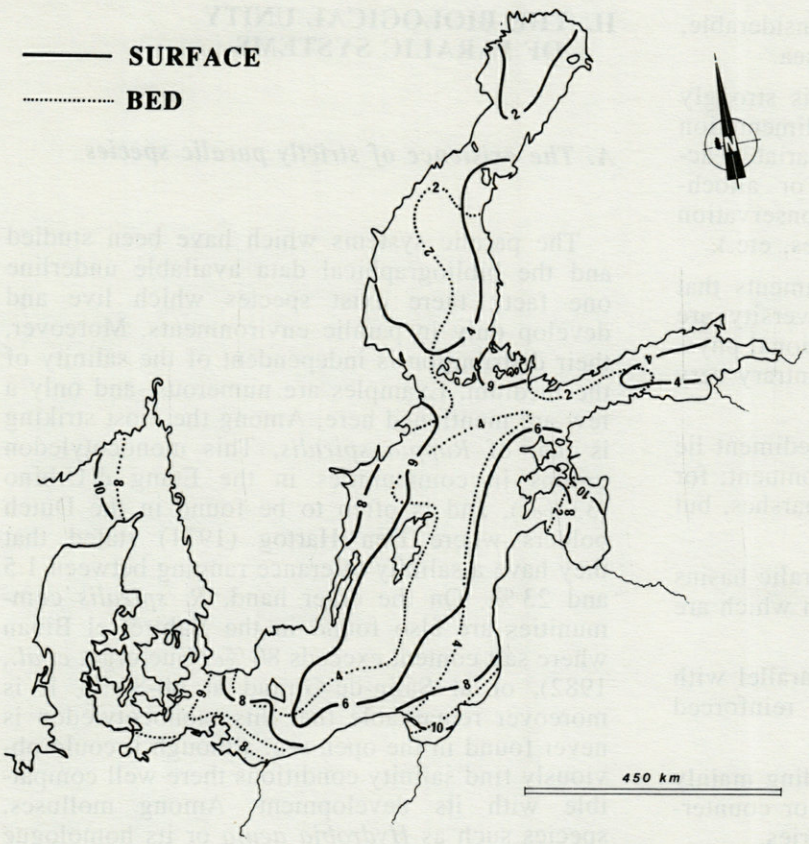



Fig. 7. – The Baltic Sea and its salinity levels (‰) in May (average over several years). From Bock (1971).

marine supply) towards the continental margins. This organization, particularly obvious in very elongated basins, supplied by the sea at one of their ends, is less schematically obvious in the more isodiametric basins where it assumes more concentric shapes. It should also be noted that, locally, longitudinal gradients may be accompagned by vertical gradients which tend to establish a true stratification of the waters (a phenomenon well known in the Black Sea, for example) with appearance of clines (haline, thermic, etc.).

This tendency to a stratification of the waters, however shallow, is a common characteristic of the paralic environments; the lateral co-existence of water masses of varying chemical compositions and therefore varying densities, which tend to overlap when they come into contact, contribute greatly to this stratification.

This wide geochemical diversity – which does not affect salinity alone, but all the mineral components of water– is the most striking aspect of paralic environments : it has led many authors to propose classifications based on salinities. Their complete description will be found in Petit (1953), D'Ancona (1954), Aguesse (1957), Petit and Schachter (1959), Segerstråle (1959), Mars (1966), Amanieu (1967), Arnaud and Raimbault (1969), and Marazanof (1972).

The Venice Symposium (1958) adopted a fairly simple classification known as the « Venice System », which defines a series of standard waters characterized by an average salinity varying from 0.5 ‰ for limnic waters to over 40 ‰ for hyperhaline waters. Geochemical gradients (essentially salinity, but also other scales such as ionic concentrations, or hydrochemical parameters) depend not only upon the hydrodynamic parameters of each basin, but also local climatic and hydrographic characteristics.

### *C. The sedimentological diversity of paralic systems*

This diversity is apparent by a simply considering the difference between estuaries where sedimentation is low and the deltas which are characterized by a rapid deposition of large quantities of detrital matter. In lagoons, sedimentation may vary considerably from one basin to another, according to local conditions : in the Etang du Prévost, for example, the detrital fraction of the sand class predominates along the maritime shore; the opposite occurs in the Bahiret el Biban because of wind-borne deposits on the continental margin. Therefore, their qualitative importance, the nature and the granulometry of the detrital phase, depend upon local or regional transport agents, the importance of the winnowing of the peripheral zones of the basins, the lithological characteristics of the adjacent region, etc.

The biodetrital phase is often considerable, espacially in the zones closest to the sea.

The biochemical carbonated phase is strongly modified by bioclimatic conditions; sedimentation of organic matter is also extremely variable according to its origin (autochtonous or allochtonous) and the conditions of its conservation (presence of reducing systems or brines, etc.).

It is in the extreme paralic environments that the best examples of sedimentary diversity are seen, since, depending on local and regional physiography either evaporites or on the contrary very coarse detrital debris can be found.

It may even be that both types of sediment lie side by side in the same paralic environment; for example, the Camargue with its salt marshes, but also its quasi-lacustrian basins.

In general, the sedimentology of paralic basins is a result of two types of organization which are more or less superimposed :

— a longitudinal organization in parallel with geochemical gradients, in some cases reinforced by the distribution of affluents;

— a concentric organization depending mainly on depth; this too may be reinforced or counteracted by the disposition of the tributaries.

According to local conditions either organization can prevail, but all types of intermediary situations exist between purely longitudinal organization and purely concentric ones (Perthuisot, 1975, 1980, 1989; Busson and Perthuisot, 1977).

### *D. Conclusion*

Thus, to the geochemical diversity of the paralic environments can be added the extreme variability of the sedimentary deposits they contain : both are examples of the variability of climatic hydrological and morphological conditions.

However, it is possible to differentiate schematically two types of paralic ecosystems or areas :

— In the basins or the portions of basins closed to the sea, the biogenic phases –biodetrital and/or biochemical– prevail; the geochemistry is moderately different from that of sea water.

In the portions of basins furthest away from the sea, the abiogenic mineral phases become predominant whether one considers the hyperhaline systems where evaporites deposits, or the heavily hypohaline quasi freshwater systems where terrigenous deposits –associated or not with vegetal debris– constitute practically the totality of the sediment.

## II. THE BIOLOGICAL UNITY OF PARALIC SYSTEMS

### *A. The existence of strictly paralic species*

The paralic systems which have been studied and the bibliographical data available underline one fact : there exist species which live and develop only in paralic environments. Moreover, their distribution is independent of the salinity of the medium. Examples are numerous, and only a few are mentioned here. Among the most striking is that of *Ruppia spiralis*. This monocotyledon groups in communities in the Etang d'Urbino (33 ‰ ), and is often to be found in the Dutch polders where Den Hartog (1971) stated that they have a salinity tolerance ranging between 1.5 and 23 ‰. On the other hand, *R. spiralis* communities are also found in the Bahiret el Biban where salt content exceeds 80 ‰ (Guelorget *et al.*, 1982), or at Salin-de-Giraud at 60-80 ‰. It is moreover remarkable that this monocotyledon is never found in the open sea, although it could obviously find salinity conditions there well compatible with its development. Among molluscs, species such as *Hydrobia acuta* or its homologue *Pirenella conica* can be cited, or again *Cerastoderma glaucum* found only in lagunar environments –whether hypo– or hyperhaline. Such examples could be enlarged from Protozoa to Tunicata, from Cyanobacteria to Monocotyledons. These paralic species are generally « thalassoïd » species. « Thalassoïd » refers to species which both morphologically and genetically are akin to maritime stock without necessarily issuing from the maritime domain, and totally independent of continental stock. « Thallassic » implies species of entirely maritime stock likely to colonize the lagunar regions which are in immediate contact with the sea. Therefore, thalassoid species include both thalassic and paralic species.

In the zones furthest from the sea, there is a more or less clear-cut transition between original communities which will be different from each other depending on whether the evaporitic environment or systems with a freshwater tendency are being considered :

— in the evaporitic environments the macrofauna often consists of only 1 or 2 species (such as *Artemia salina*), as does the microfauna either benthic or planktonic (Bacteria, Cyanobacteria, *Dunaliella salina*). However, the importance should be mentioned, at least qualitatively, of the meiofauna (Rotifera, Nematodes, etc.) to be found even within the salt deposits (Basson *et al.*, 1977). One should note that these species occur all over the world, and also inhabit the continental evaporitic lakes.

— In the environments with a freshwater tendency, as the sea becomes more distant, typically continental species appear (insects, Pulmonata, Oligochaeta, etc.), without it being possible to define precisely the transition into a freshwater medium.

There are, however, some rare species capable of passing from evaporitic environments into freshwater, such as the common Eel, but its presence in these extreme environments seems only transitory. Nevertheless, this shows a remarkable capacity of osmotic regulation. Some Rotifera seem to be totally insensitive to the concentration of the milieu since the same species can be found from 1 ‰ up to 350 ‰ (Ruttner-Kolisko, 1971).

Thus, the more qualitative examination of the flora and fauna of paralic systems shows their originality in comparison with the continental and maritime domains, particularly owing to the presence of species particular to that kind of environment, i.e., stricly paralic.

### *B. Biological zoning of paralic environments*

A notable property of paralic systems is their biological zoning particularity in the regions not far from the sea.

This characteristic is obvious for benthic communities which sooner or later integrate the minor fluctuations of the medium (Guelorget *et al.*, 1983; Guelorget and Perthuisot 1983; Guelorget, 1985). However, it will be seen that the other links in the trophic chains behave in a comparable way.

#### 1. The distribution of benthic species

The distribution of species in paralic environments is generally longitudinal –leaving aside the local anomalies linked to the bathymetry or to the nature of the substratum– and roughly identical whether considering hypohaline or hyperhaline ecosystems.

*a. Plant communities*

The above-mentioned property is obvious with the distribution of macrophytic species. In the Etang de Biguglia for instance, *Zostera noltii* is confined to the vicinity of the grau, directly under marine influence. Further south, a *Ruppia spiralis* community has developed, then a *Potamogeton pectinatus* / Characeae association where Chlorophyceae develop (*Cladophora vagabunda, Chaetomorpha linum*).

A similar distribution can be observed in the lagoons of the Louros delta (Logarou, Tsoukalio, Rodia) where *Z. noltii* prevails in the zones close to the sandbars; *R. spiralis* dominates the central zones, sometimes constituting mixed communities with *Chara sp.* in the zones further from the sea. The lagunar confines are colonized either by little-developed cyanobacterian fields or by Chlorophyceae (*Ulva sp., Enteromorpha sp.*).

The bottom of the Bahiret el Biban is carpeted with a vast *Cymodocea nodosa* community, often associated with *Caulerpa prolifera.* The latter, in the marginal fringes, gives way to a *R. spiralis* community with fibrous Chlorophyceae (*Chaetomorpha linum, Cladophora sp.*), which in its turn is superseded by cyanobacterial fields.

In the same way, at Salin-de-Giraud, the association of *R. spiralis* with *Enteromorpha* gr *intestinalis* which characterizes the first condensers gives way in the more concentrated enclosures, to *Lyngbya aestuarii* and *Microcoleus chtonoplastes* microbial mats, and beyond, to *Oscillatoria laetevirens, Phormidium sp.*, and *Spirula subsalsa* (Thomas and Geisler 1983; Perthuisot, 1982).

A very interesting case is that of the Dypsø Fjord where a longitudinal zoning of the benthic macroflora can be noted in spite of the absence of any salinity gradient, which shows that the latter plays no part in the distribution of the macrophytic species in paralic environments (Fig. 6).

*b. The invertebrate macrofauna*

The study of a considerable number of paralic basins shows, **whatever the salinity gradient**, the following horizontal succession as the distance increases from the communication link with the sea :

— a pelecypod-dominated region, with a few echinoderms, i.e., associations which still have a « stenobionte » (thalassic species) tendency;

— a transitional region still dominated by pelecypods, but from which the echinoderms have disappeared. In this case, the marine influence is too slight to allow an optimal development of species with marine affinities, but still too strong for paralic species to flourish fully. Local variations can however be introduced in cases of « organic pollution ». Then the number of pelecypods decreases to the advantage of crustaceans and detrivorous annelids. It is in this zone that the « mixed » species which are also present in the sea are found;

— a third region where strictly paralic species abound (*Cerastoderma glaucum, Abra ovata, Nereis diversicolor, Gammarus* gr *locusta, Sphaeroma hookeri,* Chironomidae).

— a typical fourth region, common in hyperhaline ecosystems, less clearly so in hypohaline ecosystems (particularly in cold climates), is characterized by the presence of cyanobacterial mats or stromatolithic structures, mono– or paucispecific, associated with a small number of animal species (*Hydrobia acuta, Sphaeroma rugi-*

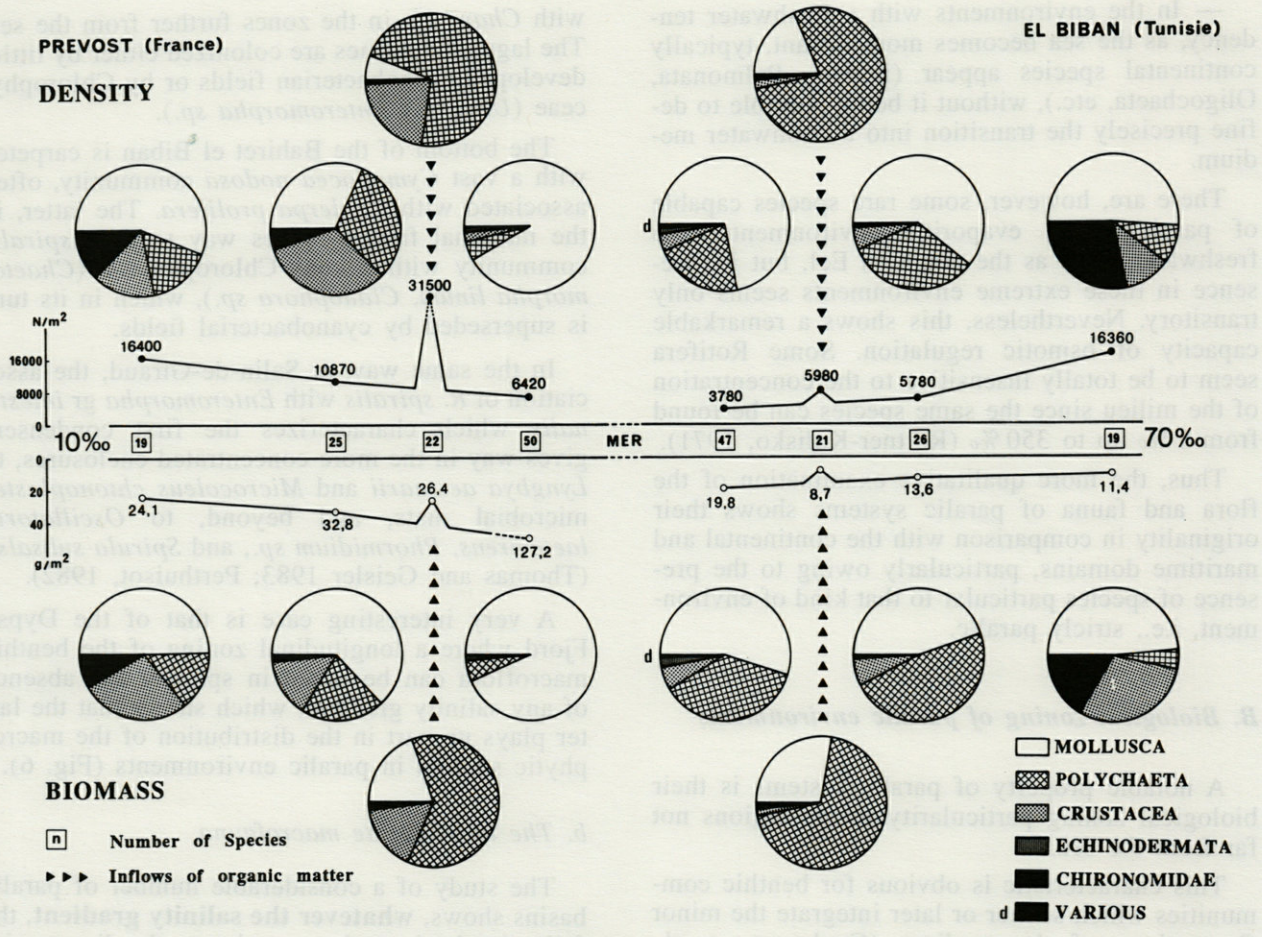



Fig. 8. – Quantitative variations of benthic macrofauna in the Etang du Prévost (France) and the Bahiret el Biban (Tunisie). From Guélorget and Perthuisot (1982).
N.B. Local deposits of organic matter (contact between marine waters and lagunar waters, hydraulic umbilicus, zones of intense biosedimentation, inflows of pollution effluents) influence the benthic communities by transforming their qualitative and quantitative features : increase of detritivorous species to the detriment of suspension feeders, appearence of species indicative of « organic pollution ».

*cauda, Pirenella conica, Ammonia beccarii* var. *tepida*).

Beyond these, are the extreme environments. There, no zoning is obvious, neither in the almost freshwater media, nor in the evaporitic environments which remain little known. Perhaps the biological zoning continues at the level of the meiofauna but, for instance in a salt marsh, no notable qualitative difference can be observed between the communities in gypsum areas and those of the crystallizers, despite considerable differences in salinity between those two environments.

## 2. Biological gradients

As far as the benthic communities (macrofauna) are concerned, the distinctive scales (variety of species, density, biomass, production), can be observed to form gradients from the communication link(s) with the sea, towards the edges of the lagoon. Independently of the salinity field and the value of its gradient, the comparison between the Etang du Prévost and the Bahiret el Biban is highly significant in this respect (Fig. 8) (Guelorget and Perthuisot, 1982). Nevertheless, as explained in detail later, in all the cases studied, and according to bibliographical data, the following can be observed progressively from the communication link with the sea :

— a significant decrease in variety or diversity of species;

— a progressive increase in the density of the invertebrate macrofauna, followed by a pronounced decrease near the freshwater pole, while the benthic macrofauna disappears completely in the vicinity of the evaporitic pole;

— a progressive decrease in biomass, for the increase in density accompanies a decrease in size (lagunar « dwarfism »);

— a drastic decrease in the overall production (calculated from the malacofauna which predominates in paralic systems) falling from a maximum

situated in the zones directly influenced by the sea (Guelorget *et al.*, 1982);

— a parallel can be drawn with specific scales of the phytoplanktonic and ichthyological communities which present similar patterns.

### *C. The influence of salinity upon marine species*

There are cases where marine organisms reputedly stenohaline, such as echinoderms, live in saline concentrations obviously different from those of the sea.

This is the case in the Gulf of Salwa situated between Saudi Arabia and the Qatar peninsula (Basson *et al.*,1977), where at least three species of stelleroides (*Astropecten phragmosus, A. polyacanthus* and *Asterina burtoni)* « tolerate » salinities in excess of 60 ‰. In the same places live stonebass fish (*Epinephelus tauvina*), a common gastronomical species of the Persian Gulf, found at over 70 ‰.

Another similar case is the Vonitza Bay, in the Gulf of Amvrakikos, Greece, where a curious association of snakes and sea-urchins (*Paracentrotus lividus*) have been observed by authors, at salinities which, measured in January and June 1982, do not exceed 5 ‰.

These two examples show that « osmotic regulation » is not a particular problem, even for species considered as not being among the most « stenohaline ».

### *D. The stability of paralic communities*

Another property of paralic ecosystems is their extreme stability, when compared to marine or freshwater ecosystems. It is even possible to say that the more paralic an ecosystem is, and therefore situated in an unstable environment, the more stable it is itself. This is obvious when one considers the margins of paralic basins (e.g., the Bahiret el Biban), which can be subjected, according to the seasons, to considerable variations in the salt content, and change from a generally hyperhaline system into a highly desalinated one. In the case of the Bahiret el Biban, pluri-annual floodings do not affect at all the communities in the most marginal zones.

« Dystrophics crises » (« malaigues » = « bad waters ») which affect the lagoons of the Languedoc coastline should also be mentioned : although they destroy instantly great numbers of individuals –especially those which enter the lagoon to feed – they do not destroy the ecosystem which recovers very quickly as soon as the crisis is over.

All things considered, this stability of paralic ecosystems is logical, since the species living in these environments have hardly any regulatory problems – particularly osmotic ones – since they live in conditions (of salinity for example) which are both varied and variable.

### *E. Conclusion*

The panorama of the paralic environments outlined above shows that beyond the morphological, geochemical and sedimentological diversities, these environments present an undeniable biological unity : an originality and specificity of the communities, an independence of the qualitative and quantitative biological gradients with respect to salinity fields, and stability of their ecosystems. They are not « mixtures » of flora and fauna, some marine and others freshwater, but original communities having their own logic which is different from the marine or inland water logics.

Therefore a paralic environment exists as an autonomous entity, distinct from the marine and inland water ones, having its own structure and its own dynamics. The limit between the marine domain and the paralic domain is not always exactly the shoreline : for example, all seas do not belong to the marine domain. The Baltic, the Black Sea and the Caspian Sea are paralic basins. Moreover, there are zones of the marine domain with abnormal salinities (Salwa Gulf, Vonitza Bay). Therefore, the totality of paralic environments is different from the totality of « variable salinity » environments (Plaziat, 1982), as well as from the totality of « marginal-coastal » environments (Levy, 1970).

According to geological and biological data, two sub-systems can be observed :

— the sub-domain closest to the sea (Near paralic) is characterized by a geochemistry little different from that of the sea, by the large quantities of sediment involved in the biogenic phases (carbonates, organic matter), by essentially « thalassoid » communities, and by pronounced biological gradients;

— the sub-domain farthest from the sea (Far paralic) is characterized by a geochemistry radically different from that of the sea with two poles that are also found in the continental domain : the evaporitic pole and the freshwater pole. The abiogenic sedimentary phases are dominant. The communities are « specialized », original, and the biological gradients not very pronounced (unless proved to be the contrary by future studies).

The limit between these two domains is approximately in the microbial mats area; when leaving the sea, this limit also corresponds to the disappearance of Foraminifera (Zaninetti, 1982).

The above-mentioned affirmations are not intended as dogma, but can be regarded as suffi-

ciently innovative to be used in the following sections as the basis for certain deductions.

## III. CONFINEMENT : THE FUNDAMENTAL PARAMETER OF THE PARALIC DOMAIN

There is a natural zoning, biological and geological, in every sizable portion of the hydrosphere. In the marine domain, depth is undoubtedly the leading parameter responsible for zoning. The decisive influence can be only modulated by other parameters. In the continental domain (aquatic or otherwise), latitude, which affects temperature and photoperiodicity, seems to be the fundamental parameter. Is there a dominant parameter in the paralic domain, and if so, what is it ?

### *A. The reasons for a mistaken approach*

Untill recently, salinity has generally been considered as the fundamental ecological parameter of the distribution of the communities in paralic environments (Kiener, 1978; Remane and Schlieper, 1956; Petit, 1962; Sacchi, 1967; Vatova, 1963), and it is on a salinity scale that the usual classification rests : euryhaline, mesohaline, poikilohaline systems, etc. A simple observation of the natural surroundings which leads to the considerations mentioned in the previous chapter, shows that salinity (along with the major ionic relations, etc.) as a fundamental ecological parameter of the paralic domain is a mistaken notion.

It is likely that the main reason is the variability, but also the accessibility of this parameter, the presence in paralic environments of « abnormal salinities » (with relation to the sea which is considered « normal ») is an inducement to consider this parameter as paramount. It is true, moreover, that for a given basin, the biological zoning can generally correspond with the local geological zoning; on a regional scale, if the correspondence is less clearcut, it can be ascribed to local differences and other parameters.

Hyperhaline paralic environments are rare and to date little studied. Therefore few scientists have studied both hyper – and hypohaline environments : only comparison between the two, together with the revelation of an identical zoning for both could cast doubts and lead to the discarding of a mistaken idea (Guelorget and Perthuisot, 1982).

Finally, another error accepted by many authors is the chemical stability of seawater (in composition and concentration) in the course of geological time. This would imply that the marine domain is the fundamental original one, from which most aquatic stocks issue, and that those which « adapt » to « abnormal » media must « solve problems of osmotic regulation ». Now, there are firm doubts regarding the chemical stability of seawater (Perthuisot, 1980, 1989), and on the fundamental or original quality attributed to the marine domain.

### *B. The search for the fundamental parameter of the paralic domain*

It is established that the biological zoning organizes itself roughly according to the distance from the open sea, as do the geochemical gradients (whatever their values). In fact, this is only an estimate. In more detail, it is noted that the weaker the exchange of water with the sea the more « typically paralic » the communities become, i. e., they are composed of eurybiontic species, not numerous, with a strong density, etc. Conversely, the nearer to the zones where the movements of the water allow a regular **renovation** of the medium, the richer in species the communities are and the lower the density becomes (Guelorget *et al.*, 1981, 1982 (a) and (b); Perthuisot, 1983; Perthuisot et Guelorget 1982 (a) and (b).

The most adequate term to qualify the value which organizes the biological zoning of the paralic ecosystems would appear to be « **confinement** ». This term, used in a both empirical and intuitive way in various disciplines of natural science is ambiguous : for example, it is sometimes used to mean « anoxia ».

This word is used to imply « with relation to the sea »; first, because the lagunar ecosystems are arranged in relation with the communication link with the sea, and second, because of the initial concept that in the smaller, even restricted basins where most of the life-giving elements (mineral salts, trace elements, vitamins, etc.) come from the outside (like oxygen in a nearly closed room); the communities organize themselves, according to the rarity of these elements, rarefaction which they themselves are mostly responsible for. This idea (which will be developed later) is based, for instance, on the amazing capacity of molluscs to fix certain trace elements (Cu, Pb, etc.), within their tissues.

Obviously, in the marine domain, the situation is otherwise, since it can be considered infinite, or at leat inexhaustible, if equated to the biomass it contains with the available volumes of water elements.

Thus, confinement at a given point in a paralic ecosystem would correspond to the lack of « vital elements » of marine origin at that same point.

Since this deficiency is essentially linked schematically, confinement is a function of the **time** it takes water coming from the sea to reach the point in question.

Further, it can be said that the marine domain is the main communication agent between the different fractions of an apparently very fragmentary domain. This is without doubt a determining factor in the dissemination of paralic species, and of the completion of their biological cycles. On the other hand, many marine species, particularly fish, use paralic environments to feed.

The confinement of a specific zone of a given paralic ecosystem is the outcome of various factors such as the size of the communication link, the force of the tide, the currentology of the basin, the continental inflow, etc. Thus, at Salin-de-Giraud, for instance, in the zones where the water flow is great (near the sluice valves, in the by-pass channels), the biological associations show a confinement lower than the totality of the condensers where they belong. It is therefore essentially hydrodynamic. In this connection, it must be mentioned that depth can play a fundamental role when it leads to the presence of a deep stable water mass : it then creates a very large local confinement that can bring about the almost total disappearance of the benthos, and the appearance of facies of a euxinic type (Perthuisot, 1975, 1980, 1989).

Finally, when the confinement becomes very widespread (in the Far paralic), its leading role in the dynamics of the communities diminishes, and biological logic tends to depend upon other factors.

What is the relationship between confinement and salinity (or concentration) ? Climatic and hydrographic data must be examined : it is clear that in any given basin, salinity at a given point depends both on the renewal of the medium, hence of the confinement, and on the local freshwater supply (by convention, that algebraic value of the difference between evaporation and freshwater supplies is termed « hydrous deficit »). If the hydrous deficit is positive, the basin is hyperhaline, if the hydrous deficit is negative, the basin is hypohaline. In each basin, hyper- or hypohalinity increases with confinement at a given value (not nil) of the hydrous deficit provided the latter is constant for the whole of the basin being considered.

This proposition has been formalized mathematically in a paper belonging to the present issue (Perthuisot and Guelorget, 1992). It shows that granted an equal confinement, two points from a same basin or from different basins in similar climatic conditions, have closely related salinities. Conversely, in very different climates, two points of equal confinement have very different salinities. In all cases, as confinement increases, the difference in salinity (or concentration) from the sea increases, except when the hydrous balance is close to zero : in that case, the salinity remains close to that of the sea, whatever the confinement. It is clear that in nature, the more confined a milieu is – hence enclosed whithin the continental domain – the less likely it is to belong to an environment with a balanced hydrous value; except if it is a bathymetric confinement : in the case of stratified basins, the lowest body of water is characterized by a zero hydrous deficit. Lastly, if the confinement is nil, the point in question belongs to the marine domain.

While there is an apparent concordance in each basin of the biological gradients and the chemical gradients, there is a total obliquity of the geochemical zoning over the biological zoning on the scale of the entire paralic domain since this biological zoning depends largely on confinement alone.

In spite of present inability to quantify either the confinement or the « hydrous deficit » in natural environments, this concept seems to account for the situations encountered in the field better than an ecological classification of the paralic systems according to their salinity.

Thus, to each of the three domains which constitute the hydrobiosphere corresponds a fundamental parameter : depth in the marine domain, latitude in the continental domain, confinement in the paralic domain. All have something to do with time.

### *D. The establishment of a confinement scale*

As emphasized before, confinement is a complex and abstract value, which cannot be mesured in the present state of knowledge. Not having a unit of measurement, a qualitative scale is proposed (comparable for example, to Moh's hardness scale or Mercalli's scale for the intensity of earthquakes). This attempt cannot rely on either geochemistry or sedimentology : it is therefore necessary to use the peculiar features of the biological zoning, and in this connection, benthos proves convenient : apart from the fact that it is relatively easy to harvest, that it allows an easy direct observation, and in addition to its autochtonous species, it integrates in the short term, minor variations of the environment, and reflects the latter's global conditions.

In comparing various Mediterranean paralic basins, it is possible to establish 6 degrees of confinement starting from the particular features of the distribution of benthic species on a soft bottom (Fig. 9). This scale, valid for the Mediterranean, concerns only the portion of the paralic domain close to the sea (Near paralic) (Perthuisot and Guelorget, 1982; Guelorget *et al.*, 1982,1983).

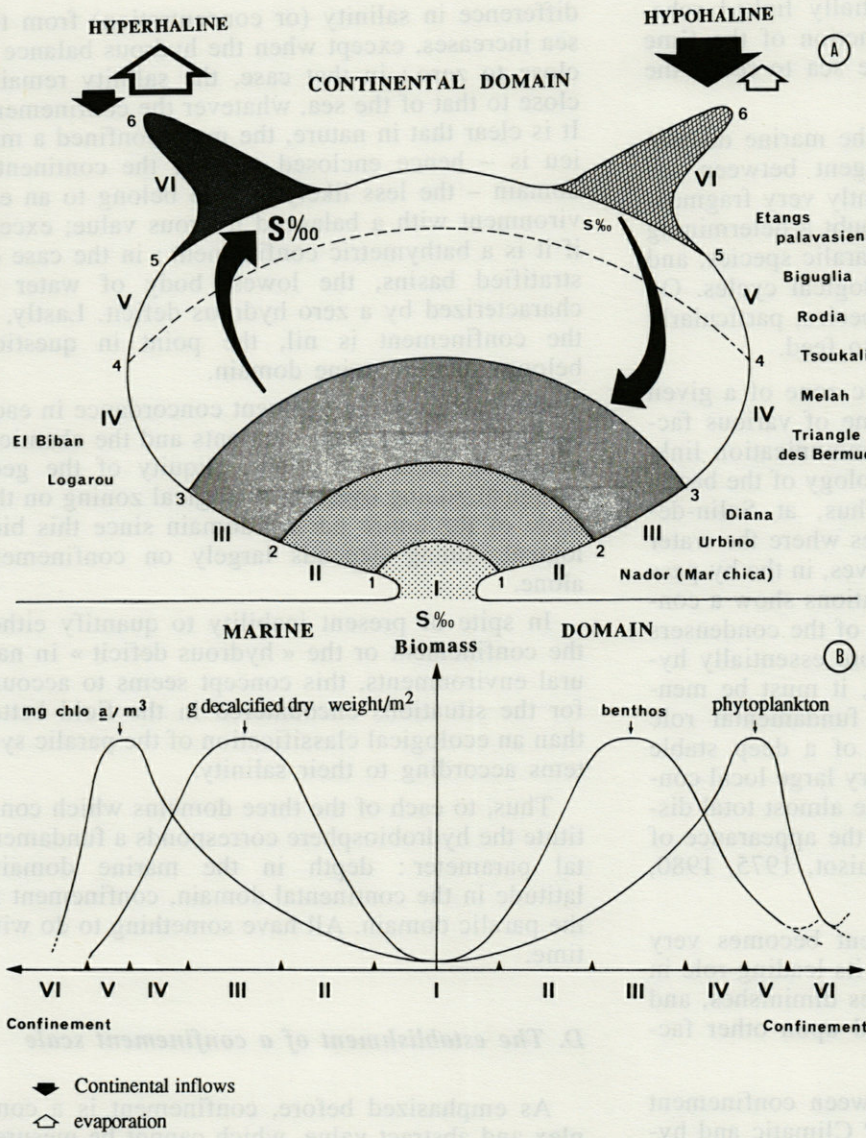



Fig. 9. – A, A diagrammatic representation of the biological zoning (Roman figures) defining the scale of confinement (in Arabic figures) in the model of the Mediterranean paralic ecosystem. B, Variations showing the phytoplanktonic and benthic biomass in relation to the confinement scale. The single points of the diagram (maximum, curve crossings) remain fixed in relation to the biological zoning. The corresponding values of the biomass can vary according to the overall productivity of each basin.

**Zone I –** This zone falls between degrees 0 and 1. In this zone situated in the immediate vicinity of the communication links with the sea and which is simply a continuation of the marine domain, the macrofauna consists of many stricly thalassic species generally belonging to the fauna of the marine biocenoses described by Pérès and Picard (1964).

**Zone II –** This zone falls between degrees 1 and 2 : from degree1, the penetration into the paralic domain can be considered effective. The benthic macrofauna is characterized by the loss of the sensitive strictly marine species, the most « stenohaline ». Molluscs can still be found : *Mactra corallina, M. glauca, Tellina tenuis, Donax semistriatus, D. trunculus, Acanthocardia echinata, Dosinia exoleta,* the polychaeta : *Audouinia tentaculata, Magelona papillocornis, Owenia fusiformis, Phyllodoce mucosa, Pectinaria koreni,* the crustaceans : *Portunus latipes,* and the echinoderms : *Asterina gibbosa, Holothuria polii, Paracentrotus lividus*. Lastly, the presence should be mentioned of *Branchiostoma lanceolatum* in the sandy facies devoid of « organic pollution ».

The phanerogamic macroflora loses the *Posidonia oceanica;* and small phanerogams predominate such as *Zostera marina, Cymodocea nodosa, Zoostera noltii* and *Caulerpa prolifera.*

The limit of this zone (degree 2) is marked by the total disappearance of echinoderms.

**Zone III –** This zone falls between degrees 2 and 3 : it is dominated by « mixed species » (*Venerupis decussata, V. aurea, Scrobicularia plana, Corbula gibba, Loripes lacteus, Gastrana fragilis, Akera bullata, Nephthys hombergii, Armandia cirrosa, Glycera convoluta, Upogebia littoralis*) as far as the benthic macrofauna is concerned.

**Zone IV –** Zone falling between degrees 3 and 4 : at degree 3, all thalassic fauna disappears, and the species found are stricly paralic : *Abra ovata, Cerastoderma glaucum, Hydrobia acuta, Nereis*

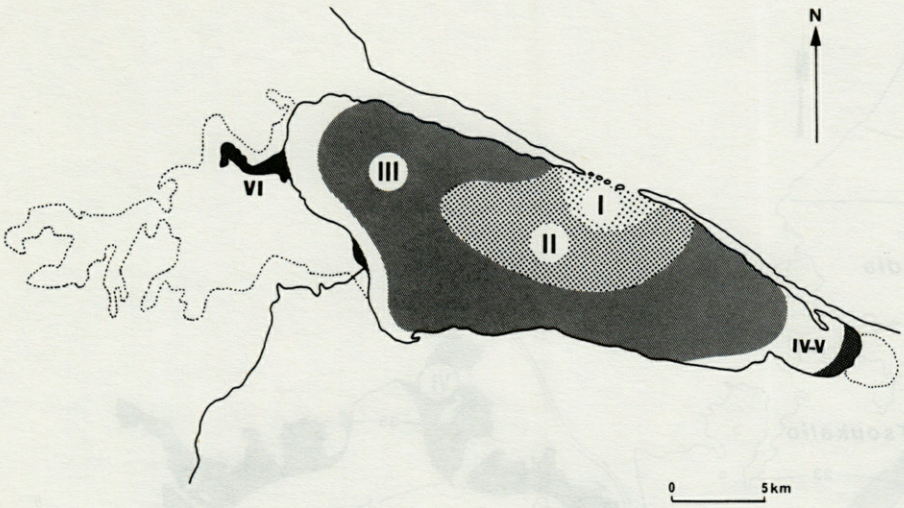



Fig. 10. – Diagrammatic map of confinement zones in the Bahiret el Biban. From Guélorget *et al.*, 1982.

*diversicolor, Gammarus insensibilis, G. aequicauda, Corophium insidiosum).*

The macrofauna is characterized by the appearance of *Ruppia spiralis.*

**Zone V –** Zone falling between degrees 4 and 5 : in this zone, the phytoplanktonic production (pinnated diatoma, Cyanobacteria) is at its maximum. The surface of the sediment is in the process of being colonized by the Cyanobacteria. Thus the sedimentation is essentially organic, and the interstitial system is highly reducing.

The community consists essentially of vagile fauna with detritivorous crustaceans (*Sphaeroma hookeri, S. rugicauda, Corophium insidiosum, Idothea balthica*), browsing gastropods (*Hydrobia acuta, Pirenella conica*), polychaetes such as *Nereis diversicolor*, and larvae of Chironomidae in the uppermost stratum of the sediment (a few millimeters). In this zone, and most particularly in very hypohaline ecosystems, elements of freshwater fauna appear (Tricoptera, Oligochaeta, Odonata). Further, in hyperhaline ecosystems elements of evaporitic fauna (*Artemia salina*) can be found.

The plant communities – if any – are dominated either by *Potamogeton pectinatus*, or by the Characeae. They can also be mixed.

**Zone VI –** Zone falling between degrees 5 and 6. It represents the passage into Far paralic, either freshwater or evaporitic, and is usually characterized by an almost total colonization of the substratum by Cyanobacteria which form microbial mats or stromatolithic structures. The passage into freshwater is marked by the appearance of strictly freshwater species. The sub-evaporitic system is characterized by the absence of benthic macrofauna, except browsers which momentarily visit that zone for trophic reasons (browsing of the microbial mats).

The far edges of this zone are the outer limit of the Near paralic. Foraminiferea disappear, which coincides, around the evaporitic pole, to a considerable extension.

Beyond this, in the Far paralic, the role of confinement seems to decrease, as far as present knowledge indicates.

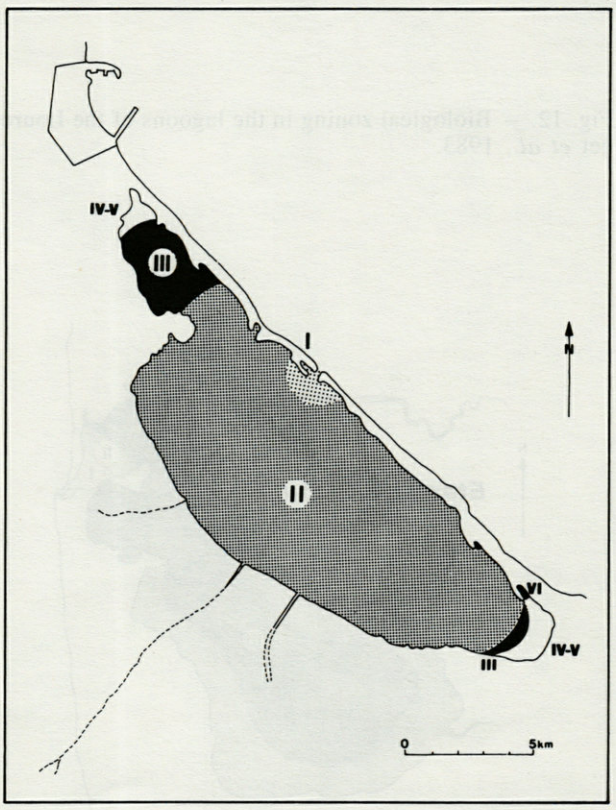



Fig. 11. – Diagrammatic map of confinement zones in the Nador lagoon (Mar Chica or Sebkha bou Areg). From Guélorget *et al.*, 1983.

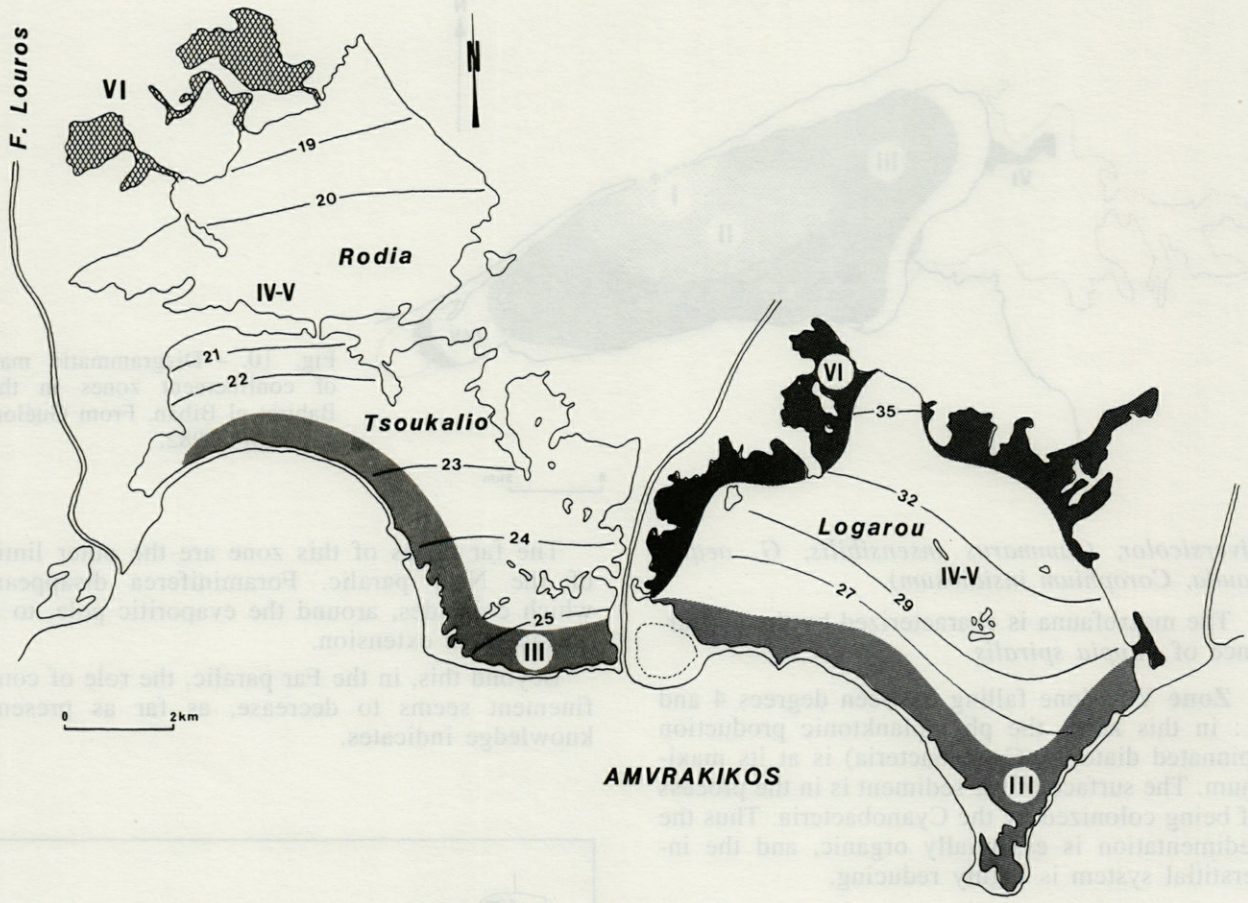



Fig. 12. – Biological zoning in the lagoons of the Louros Delta (Amvrakikos, Greece), Isohalines in ‰. From Guélorget *et al.*, 1983.

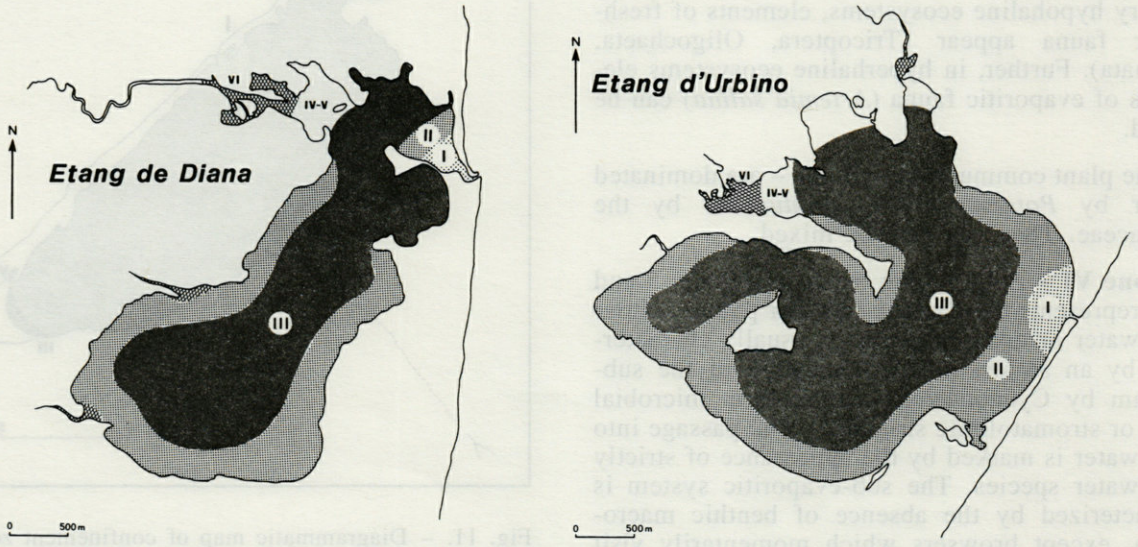



Fig. 13. – Biological zoning in the lagoons of the eastern plain of southern Corsica. From Guélorget *et al.*, 1983.

### *E. The position of several Mediterranean basins on the confinement scale*

According to the confinement scale proposed, the organization of a peri-Mediterranean type lagoon can be illustrated (Fig. 9). This graph shows the zoning of the ecosystem according to its confinement. With regard to this standard diagram, the lagoons in question can either spread over the entire scale, or occupy only a portion of it.

#### 1. Bahiret el Biban (Tunisia) (Fig. 10)

Bahiret el Biban, a hyperhaline lagoon, covers the entire confinement scale; however, the largest portion is situated in zones II and III, thus showing low confinement due to sizable and regular exchanges with the sea (wide pass, strong tidal currents) (Guelorget *et al.*, 1983).

#### 2. Mar Chica of Nador (Morocco) (Fig. 11)

This basin, which has a complex history, is little confined at present, because it communicates extensively with the sea. Only a few small marginal areas can suddenly become confined, thus leading to the development of microbial mats (Frisoni *et al.*, 1982; Guelorget *et al.*, 1987).

#### 3. Lagoon of Logarou (Greece) (Fig. 12)

Almost completely situated in zones IV and V, this lagoon –of deltaic formation– hyperhaline in summer, reaches the cyanobacterial zone in its northern part (Frisoni *et al.*, 1982). Only a narrow strip along the lido indicates some influence of the marine domain.

#### 4. Lagoons of Tsoukalio and Rodia (Greece) (Fig. 12)

These lagoons, close to that of Logarou and belonging to the same deltaic formation, have the same pattern of confinement, but with a negative salinity gradient (Frisoni *et al.*, 1982 : Guelorget *et al.*, 1986).

#### 5. Lagoons of Diana and Urbino (Corsica) (Fig. 13)

These two lagoons are very similar. The marine influence prevails. However, the hydrological originality of Diana has permitted the establishment of a little-confined zone (II) around the sides furthest from the communicating link with the sea. Due to the great depth (9-10 m) in relation to the surface area (500-700 ha), the central zones of these lagoons, little renewed, are submitted to a bathymetric confinement linked to a « hydrological remoteness » from the sea, and above all, to

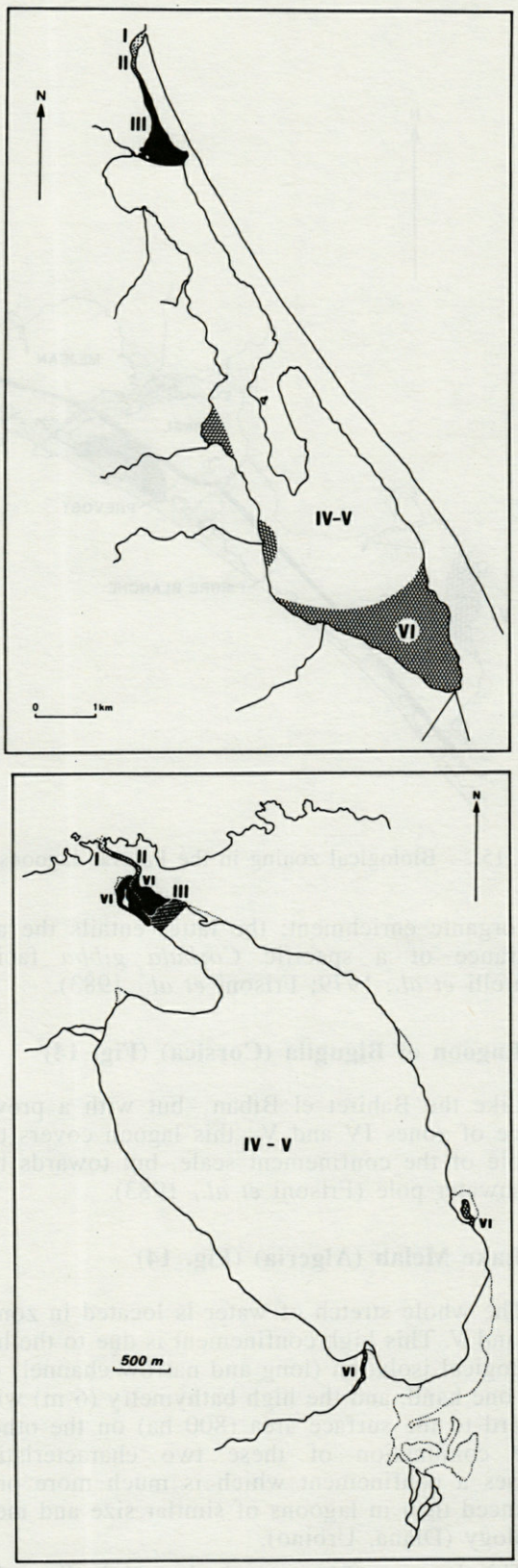



Fig. 14. – Above, biological zoning in the Etang de Biguglia in the northern part of the eastern Corsican plain. From Guélorget *et al.*, 1983. Below, biological zoning in « Lake » Melah (Algeria). From Guélorget *et al.*, 1983.

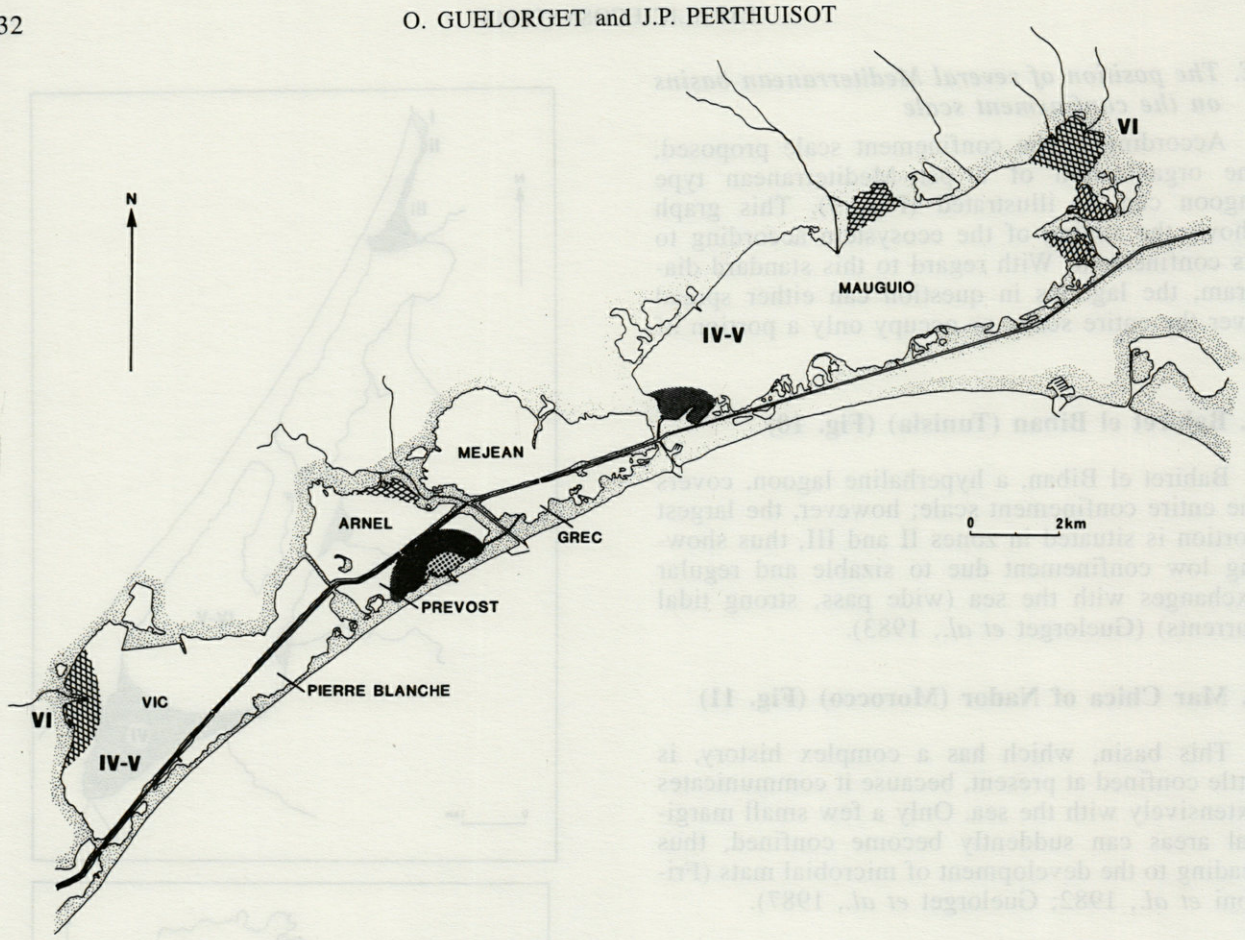



Fig. 15. – Biological zoning in the Palavas lagoons (France). From Guélorget *et al.*, 1983.

an organic enrichment; the latter entails the appearance of a specific *Corbula gibba* facies (Burelli *et al.*, 1979; Frisoni *et al.*, 1983).

### 6. Lagoon of Biguglia (Corsica) (Fig. 14)

Like the Bahiret el Biban –but with a prevalence of zones IV and V– this lagoon covers the whole of the confinement scale, but towards the freshwater pole (Frisoni *et al.*, 1983).

### 7. Lake Melah (Algeria) (Fig. 14)

The whole stretch of water is located in zones IV and V. This high confinement is due to the hydrological isolation (long and narrow channel) on the one hand, and the high bathymetry (6 m) with regard to the surface area (800 ha) on the other. The conjunction of these two characteristics causes a confinement which is much more pronounced than in lagoons of similar size and morphology (Diana, Urbino).

This lagoon offers a particular originality with the presence of microbial mats (zone IV) in the vicinity of the communicating link with the sea : those regions contiguous to the embanked channel are isolated from marine currents and undergo a high confinement (Guelorget *et al.*, 1983, 1989).

### 8. Palavas lagoons (France) (Fig. 15)

This entire lagunar system with a few communicating links with the sea (2 graus) is almost entirely situated in zones IV and V, except for the regions of the graus which allow implementation of thalassic communities.

The prevailing influence of the catchment area leads to the appearance of freshwater zone VI at the periphery of the complex.

### 9. Bermuda Triangle (Santa Pola, Spain) (Fig. 16)

This former salt production condenser (Perthuisot *et al.*, 1983) is an annex of hypohaline paralic marsh. More confined and saltier than the latter, the entire basin is situated at the upper end of the confinement sacle (IV, V, VI).

## *F. Adjustement of other biological compartments into the confinement scale*

With regard to the biological characterization of benthic macroflora and macrofauna, the biological zoning of these characteristics is sufficiently clear and stable as to define a confinement

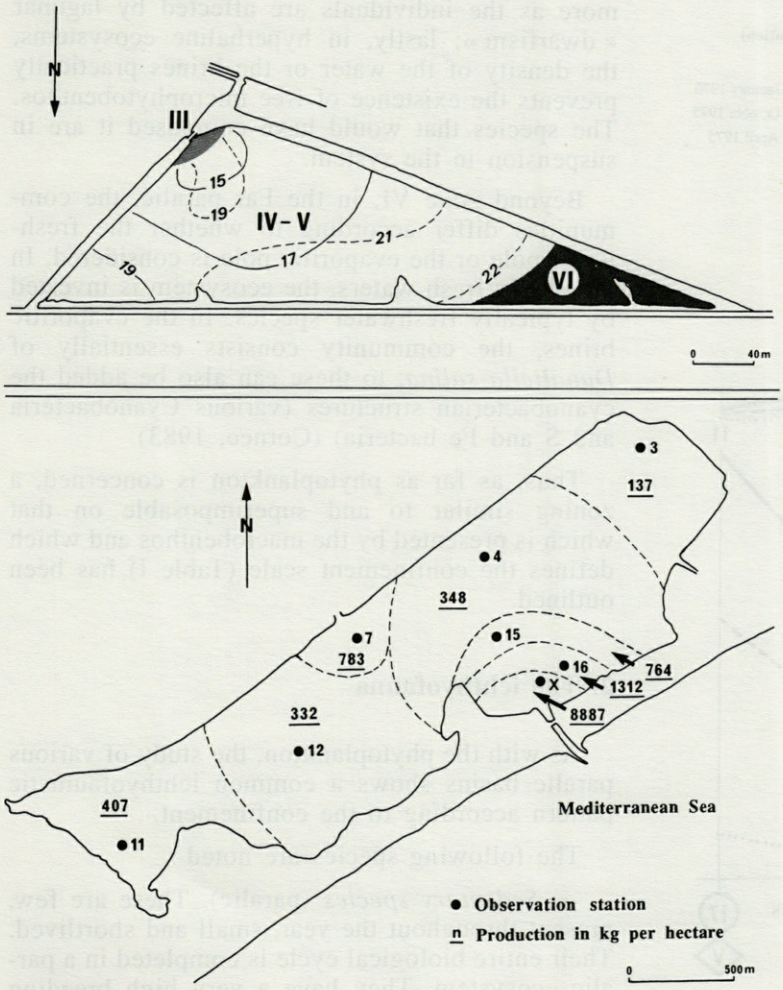



Fig. 16. – Above, biological zoning in the Bermuda Triangle (Santa Pola, Spain). From Guélorget *et al.*, 1983, Perthuisot *et al.*, 1983. Isohalines en g/l. Unbroken line : June 1981. Dotted line : October 1981. Below, situation of the stations and levels of total malacological production (in kg/ha/year) in the different parts of the Etang du Prévost. From Guélorget *et al.*, 1983.

scale. This is not the case for the other links of the trophic chain which, composed as they are of more mobile species reacting more strongly to the minimum variation in the system, present a less obvious, more fluctuating zoning pattern.

## 1. The Phytoplanktonic Communities of Paralic Ecosystems

Although they are, in most of the paralic basins studied, pronounced and significant gradients concerning the phyto-planktonic biomass and the chloprophyll production, it seems that the phytoplanktonic communities are relatively homogeneous in each basin. This is probably due to the fact that the major part of each basin spreads over a limited number of confinement zones (usually one or two). Thus only the comparison of a considerable number of paralic basins can trace the outline of a specific zoning of paralic phytoplankton (Frisoni, 1984).

*a. Taxonomic resources*

Finally, it should be noted that an increase in confinement results in a decrease of the taxonomic resources; however, the basins strongly influenced by continental inflows gain in freshwater taxa.

*b. Specific composition of the phytoplanktonic communities*

The zones directly under reviving marine influence (I, II, III), are characterized by the presence of typically neretic plankton essentially composed of centric diatoma –up to more than 25 % on relative average– (*Skletonema costatum, Melosira sp., Coscinodiscus sp., Chaetoceros sp., Rhizosolenia sp., Thalassiosira sp.)* along with pinnated diatoma (*Nitzschia closterium, Thalassiotrix frauenfeldi*) and with some peridinians (*Ceratium furca*) and various nannoplanktonic forms (Chlorophyceae, Cryptophyceae, Cyanobacteriaceae).

In the typically paralic zones (IV, V) centric Diatoma are very rare; pinnated diatoma, although always present, are rarely plentiful (*Navicula sp., Gyrosigma sp., Amphora sp., Striatella sp.*). The community is genarally dominated by peridinians and the nannoplankton groups.

Among the peridinians can be noted the frequent and abundant presence of *Exuviella com-*

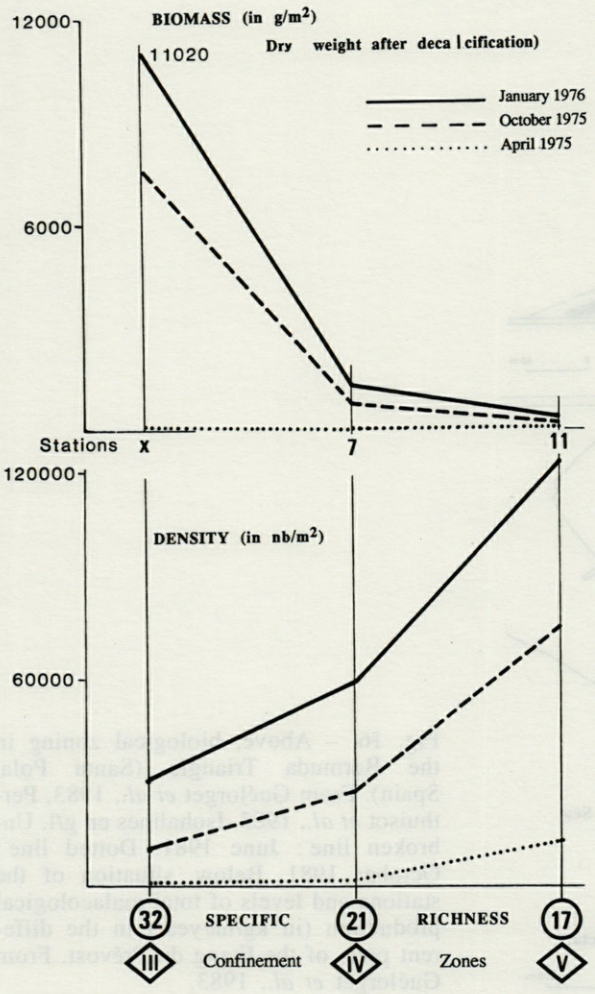



Fig. 17. – The biological gradients (specific richness, density, biomass) of the hard substrate macrobenthofauna in the Etang du Prévost. The stations concerned (X, 7, 11) are shown in Fig. 8). The biomass measured in January 76 corresponds to an annual production.

*pressa* and *Prorocentrum scultellum* which can represent up to 99 % of the community (Lake Melah). These species can also be observed all through the annual cycle in the same basin (Etang de Biguglia) (Frisoni, personnal communication). Among the peridinians, it can be noted that *Exuviella marina* and *Prorocentrum micans*, « mixed » species of notable size, are to be found especially in zones II and III, whereas their paralic homologues, the smaller *Exuviella compressa and Prorocentrum scultellum*, colonize mainly zones IV and V.

In the most confined zones of the Near paralic (zone VI), the phytoplanktonic communities are dominated by species which are usually periphytic or benthic. In this connection it should be noted that in these usually very shallow media, the microphytobenthos easily regains a state of suspension, that sample taking can perturb the system and affect the element of the phytobenthos all the more as the individuals are affected by lagunar « dwarfism »; lastly, in hyperhaline ecosystems, the density of the water or the brines practically prevents the existence of free microphytobenthos. The species that would have composed it are in suspension in the system.

Beyond zone VI, in the Far paralic, the communities differ according to whether the freshwater pole or the evaporitic pole is considered. In the nearly fresh waters, the ecosystem is invested by typically freshwater species. In the evaporitic brines, the community consists essentially of *Dunaliella salina*; to these can also be added the cyanobacterian structures (various Cyanobacteria and S and Fe bacteria) (Cornee, 1983).

Thus, as far as phytoplankton is concerned, a zoning similar to and superimposable on that which is presented by the macrobenthos and which defines the confinement scale (Table I) has been outlined.

## 2. The ichthyofauna

As with the phytoplankton, the study of various paralic basins shows a common ichthyofaunistic pattern according to the confinement.

The following species are noted :

— *Sedentary species* (paralic). These are few, present throughout the year, small and shortlived. Their entire biological cycle is completed in a paralic ecosystem. They have a very high breeding potential and are present in large numbers. As far as Mediterranean basins are concerned, *Atherina boyeri, Aphanius fasciatus, Potamoschistus marmoratus, Syngnathus abaster* should be mentioned.

— *Migrant species*, often larger than the sedentary ones, with a longer life-span and whose biological cycle comprises a necessary reproductive phase at sea (or of ill-defined type). Within this group are to be distinguished :

The **regular** migratory species (« mixed » species) whose fry and juveniles (0+) enter a paralic system to spend a compulsory (trophic) period of their biological cycle : these include mullet, some Sparidae (*Sparus aurata, Diplodus sargus, Pagellus mormyratus*), sea bass *(Dicentrarchus labrax)*, sole *(Solea vulgaris)*, plaice *(Pleuronectes platessa)*, eels *(Anguilla anguilla)*. Some adult or juvenile (1+) individuals of these species are liable to return occasionally to the lagoon to feed.

The **occasionally or accidentally** migratory species (usually thalassic) are sometimes found by chance in a paralic milieu. Among the more frequent are : Labridae, Gobiidae, garfish (*Belone belone*), anchovy (*Engraulis encrassicolus*), red mullet, Rajidae (*Myliobatis aquilla*), *Coecula coeca*...

Table I. – Above, taxonomic ressources of the phytoplankton in various Mediterranean paralic basins. Below, number of species and diversity of the ichtyological populations of the lagoons of the eastern plain of Corsica. From Frisoni *et al.*, 1983.

| Basin | Taxonomic ressources | Prevaling confinement zones |
|---|---|---|
| Étang de Diana | 41 | II (III) |
| Mar Chica | 29 | II |
| Étang de Mauguio | 13 | IV (V) |
| Lac Melah | 10 | IV – V |
| Triangle des Bermudas | 8 | IV - V (VI) |
| Étang de Biguglia | 27 | V – VI (freshwater influences) |

| | BIGUGLIA | | DIANA | | URBINO | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | mouth | centre of lagoon | south | north | north | south |
| Sedentary | 78 % | | 82,0 % | | 94 % | |
| Migrant | 21 % | | 10,4 % | | 4 % | |
| Occasionals (% of the captures*) In numbers | 1 % | | 7,6 % | | 2 % | |
| M/S * Ratio (numbers) (1981) | 0,31 | 0,07 | 0,09 | 0,15 | 0,03 | 0,02 |
| Number of species* (Migrant + sedentary) (numbers) | 16 | 11 | 23 | 20 | 20 | 18 |
| ESH (numbers) Maximum | 0,659 (Spring) | | 0,716 (Summer) | | 0,558 (Summer) | |
| ESH (numbers) Minimum | 0,463 (Winter) | | 0,304 (Winter) | | 0,342 (Winter) | |

* All périods taken together

Hereafter all individuals belonging to sedentary species will be referred to as « sedentary », and the fry and juveniles (0+) of the regularly migratory species as « migrant ». The term « occasional » will be applied to all the others.

The study of the three largest lagoons of the eastern plain of Corsica (Biguglia, Diana and Urbino) (Frisoni *et al.*, 1983) outlines the relative connection of the ichthyofaunistic communities to the confinement scale, both from a qualitative, and a quantitative point of view. The diagram thus proposed can be applied to all the paralic basins having been similarly studied (Frisoni *et al.*, 1982; Guelorget *et al.*, 1983; Quignard and Zaouali, 1981).

Table II. – Above, « sedentary » species : percentages of captures (over one year). Below, quantity of Molluscs in the Etang du Prévost. N = Density in number of individuals per $m^2$; B = Biomass in grammes of decalcified dry weight per $m^2$.

| | BIGUGLIA | | DIANA | | URBINO | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Mouth | Centre | North | South | Mouth | North | South |
| (year) | 81 | 81 | 81 (79) | 81 (79) | 81 | 81 | 81 |
| Athérine | 26 | 61 | 83 (87,8) | 68 (71,3) | 38 | 65 | 72 |
| Aphanius | 36 | 20 | 13 (2) | 17 (13) | 59 | 29 | 25 |
| Syngnathe | 1 | 18 | 2 (3,6) | 9 (2,3) | 1 | 4 | 1,5 |
| Mottled Goby | 38 | 1 | 2 (6,6) | 6 (13,2) | 2 | 2 | 1,5 |
| weight | | | | | | | |
| Athérine | 58 | 81,5 | 89 | 87 | 51,5 | 75 | 75 |
| Aphanius | 24 | 15 | 9 | 12 | 47,5 | 20 | 23 |
| Syngnathe | 0,5 | 2,5 | 1 | 0,5 | 0,5 | 2,5 | 1,5 |
| Mottled Goby | 18 | 1 | 1 | 1 | 0,5 | 2,5 | 0,5 |

| | Fine sands St. X | | Muddy sands St. 15 et 16 | | Lagunar muds | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | North. emis. St. 7 | | West. bas. | | East. bas. | |
| | N | B | N | B | N | B | N | B | N | B |
| Molluscs | 9052 | 401,3 | 3083 | 33,8 | 1083 | 15,7 | 4031 | 8,4 | 919 | 8,3 |
| Total fauna | 9716 | 415,4 | 4010 | 44,9 | 6282 | 22,6 | 7331 | 16,9 | 2851 | 14,9 |

Table III. – Average values of density and biomass, annual production of the main Pelecypod Molluscs at different stations in the Etang du Prévost. N : Number of individuals per $m^2$. B : Weight of dry organic matter in $g/m^2$; P : Production of dry organic matter in $g/m^2$/year.

| A | Station X | | | | Station 16 | | | | Station 15 | | | | Station 7 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | B | P | P/B | N | B | P | P/B | N | B | P | P/B | N | B | P | P/B |
| *Venerupis decussata* | 641 | 56,7 | 221,7 | 3,9 | 427 | 8,6 | 30,4 | 3,5 | 139 | 0,7 | 2,2 | 3,1 | | | | |
| *Venerupis aurea* | 2705 | 54,6 | 190,9 | 3,5 | 1546 | 39,8 | 65,4 | 1,6 | 1301 | 13,5 | 45,3 | 3,3 | | | | |
| *Scrobicularia plana* | 4901 | 122,9 | 451,9 | 3,7 | 1952 | 6,3 | 34,3 | 5,4 | 1162 | 5,1 | 16,2 | 3,2 | 322 | 9,6 | 29,1 | 3,0 |
| *Cerastoderma glaucum* | 189 | 7,4 | 24,2 | 3,3 | 68 | 1,3 | 0,1 | 0,1 | 234 | 2,6 | 8,4 | 3,2 | 428 | 9,8 | 43,9 | 4,5 |
| *Abra ovata* | | | | | 312 | 0,5 | 1,0 | 1,9 | 561 | 1,6 | 4,3 | 2,7 | 506 | 1,4 | 5,3 | 3,8 |
| TOTAL | 8436 | 241,6 | 888,7 | | 4305 | 56,5 | 131,2 | | 3397 | 23,5 | 76,4 | | 1256 | 20,8 | 78,3 | |

| B | Station 12 | | | | Station 11 | | | | Station 4 | | | | Station 3 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | B | P | P/B | N | B | P | P/B | N | B | P | P/B | N | B | P | P/B |
| *Venerupis decussata* | | | | | | | | | 11 | 0,2 | 0,6 | 3,0 | | | | |
| *Veverupis aurea* | | | | | | | | | 30 | 0,5 | 1,4 | 2,8 | | | | |
| *Scrobicularia plana* | | | | | | | | | 22 | 1,1 | 4,4 | 4,0 | | | | |
| *Cerastoderma glaucum* | 2401 | 11,0 | 26,8 | 2,4 | 6071 | 8,0 | 38,2 | 4,8 | 613 | 9,4 | 22,3 | 2,4 | 260 | 4,4 | 10,9 | 2,5 |
| *Abra ovata* | 503 | 1,2 | 6,4 | 5,3 | 1220 | 0,8 | 2,5 | 3,0 | 492 | 2,6 | 6,1 | 2,3 | 199 | 0,7 | 2,8 | 4,1 |
| TOTAL | 2904 | 12,2 | 33,2 | | 7291 | 8,8 | 40,7 | | 1168 | 13,8 | 34,8 | | 459 | 5,1 | 13,7 | |

In the Corsican lagoons, migrant and sedentary species constitute more than 90 % of the stock collected.

*a. Number of species and diversity*

In the three lagoons, the same annual evolution of the number of species can be observed with one peak in spring in one in autumn, each corresponding to the two propitious periods for the « lagoon-ward movement » of the migrant fry and juveniles.

Taking these seasonal variations into consideration, the overall number of species in Biguglia is much lower than that in Diana and Urbino. Moreover, whereas the last two are very homogeneous (Table II), at Biguglia a decrease in the number of species can be observed between the center of the lagoon and the grau : this again corresponds to migrant movement and can be shown by the study of the proportion of migrant stock to sedentary stock (M/S). At Urbino, the ratio is very low because of the poor communication with the sea. At Diana, the opening of the basin allows a better stocking with fry. However, as the edges are generally only slightly confined, the migrants spread themselves evently throughout the basin. At Biguglia (a much more confined lagoon), the migrants, although numerous, are mainly localized in the vicinity of the grau and seldom penetrate the « occasionals » which are more numerous at Diana than in the two other lagoons (Table I).

The diversity of the resident species, measured by the equitability of the Shannon coefficient (ESH) also shows (1981) a cycle with a spring maximum at Biguglia, and a summer one at Diana and Urbino. The minimum diversity occurs in winter, a period when stocking with young fish is low : it therefore characterizes the sedentary populations.

At Biguglia, the rather high minimum diversity can be explained by the presence of a large range of the sedentary ichthyic populations. On the other hand, the relatively low maximum diversity shows that the influence of the migrants upon the resident populations remains moderate (except in the vicinity of the grau), and affects only a small number of species : the migrants do not greatly favour highly confined zones.

At Diana and Urbino, the very low minimum diversities are in keeping the high homogeneity of both the basins. At Diana, the maximum diversity is high because stocking with young fish is easy, and moreover, as the basin is on the whole little confined, the migrants spread thoughout the basin. On the contrary at Urbino there is a low maximum diversity because of the small number of migrant arrivals related to the uncertainty of communication with the sea.

*b. Sedentary species*

Table II gives the average annual percentages of the captures of the various sedentary species in various zones of the lagoons studied, and the corresponding weights.

Considering only *Aphanius* and *Atherina,* it is noted that the former predominates in the vicinity of the graus in the low confinement zones, while *Atherina* predominates in the more confined zones. This is also the case at Diana whose northern basin, although near the mouth, is on the whole more confined than the southern basin.

The mottled goby seems to behave like the *Aphanius* as far as its distribution is concerned,

except at Urbino where it is evenly distributed, but low in numbers.

The syngnathid, very dependent on the plant communities, is seldom seen in the zones near the mouths.

*c. Migrant species*

They are 20 species of fry and juvenile migrants listed in three lagoons. They can be divided into three groups :

— Mullets (5 species) present in three lagoons,

— Sparidae : *Diplodus* (5 species), *Puntazzo* (1 species), *Boops* (1 species), *Lithognathus* (1 species)

— Other species : Sea-bass (*Dicentrarchus labrax*), Soles (*Solea vulgaris* and *Solea sp.* at Urbino), Eel (*Anguilla anguilla*), Garfish (*Belone belone*), Anchovy (*Engraulis encrassicolus*), Red mullet (*Mullus barbatus*)

At Biguglia, the fry belongs mostly to eurybiontic species (garfish, eels, sea-bass). On the other hand, there are very few Sparidae (only 3 species), and no soles, red mullets or anchovies. At diana and Urbino, the migrant species are more diversified and include more specifically marine species. This is also the case for the « occasionals ».

The specific composition of the migrant populations varies according to the season : if the mullets are present all the year round, due to successive arrivals of the different species, the Sparidae and the sea-bass appear mostly in spring, and the other species in late summer and in autumn.

The distribution of the different species is not uniform. The mullets are concentrated in the grau regions (Diana and Urbino) where they often pass through in shoals. The other species are more evenly distributed. Moreover, the stocking with young fish is very irregular : at Diana, for example, in May 1978, 16 % mullets, 59 % Sparidae and 25 % other species were counted; in May 1979, 97 % mullets, 2 % Sparidae, 1 % other species. Obviously, the state of the grau influences the stocking with fry : at Urbino, it remained practically nil for several years while the grau was closed. Its recent opening and maintenance have allowed a better stocking, and a proportion of migrants more in keeping with the position of this lagoon on the confinement scale.

*d. Diets and coefficient of condition*

The species of the paralic environments are essentially carnivorous or omnivorous, and very few microphagous. Therefore, the fish consume directly very little phytoplankton.

As far as the sedentary species *Atherina boyeri* is concerned, the highest average weights and sizes of the captured individuals are to be found at Biguglia, taking the year as a whole. Again at Biguglia is noted the highest monthly average coefficient of condition. *A. boyeri* reaches the maximum coefficient of condition in the spring, i.e., during the reproduction period.

The coefficient of condition is given by the formula :

$Kc = W.L^{-3}$ where W is the weight in grammes and L the length in centimeters.

With regards to mullet (*Liza saliens*), a regular migrant species, a similar evolution is found according to seasons; but the individuals reach their maximum coefficient of condition towards the end of summer, before migrating towards the sea. This coefficient is even higher at Biguglia than the two other basins.

Thus, the Biguglia lagoon seems to be more favourable for the growth of individuals, especially sedentary ones, than the other lagoons. This is likely to be related to the heavy phytoplanktonic biomasses which characterize this highly confined lagoon, and which result in the presence of great numbers of primary consumers.

*e. Conclusions*

Unlike the relatively fixed benthic communities which settle in stable zones, according to the confinement range of each basin, the ichthyological populations are much more mobile. Therefore, their organization systems is of a more global type, and depends upon the totality of the characteristics of each basin and particularly on the relative surface areas occupied by the various zones of confinement, on the type of communication with the sea, etc. Thus, the qualitative and quantitative characteristics of the ichthylogical fauna of the paralic ecosystems account for the originality of each of them, and for the place each occupies on the confinement scale.

Certain data suggest, however, that within the ichthyological population biological gradients exist, which are identical from one basin to another (the *Atherina / Aphanius* population, for example), which further studies may perhaps specify more accurately.

## *G. Quantitative biological gradient*

Biological study of the peri-Mediterranean lagoons shows that the quantitative variations in the phytoplanktonic and benthic communities (macroafauna of invertebrates) differ according to confinement.

## 1. Phytoplanktonic Biomass and Biomass of the Benthic Macrofauna (soft bottom)

The chlorophyll biomass (expressed in mg of chlorophyll *a* per $m^3$ fluorimetric analysis) increases regularly from the marine waters (values close to 1) up to zone V. Thus, the lagoons of Diana, Thau, el Biban and Nador, have a biomass of between 1 and 4; the lagoon of Biguglia reaches values of about 20; the lagoon of Mauguio (subject to urban and agricultural pollutions) has biomass values of about 1 000.

Beyond this zone V, the shape of the curve will depend on which pole (freshwater or evaporitic) is approached. In a freshwater medium, either the persistence of a high biomass (eutrophic system), or a decrease of this biomass (oligotrophic system) is noted. In a sub-evaporitic environment, in all cases a drastic decrease can be observed in the phytoplanktonic biomass. In this extreme zone, the primary link is hardly represented except by the microphytobenthos (microbial mats).

The biomass of benthic macrofauna (expressed in grammes of dry decalcified weight per $m^2$) shows a similar curve. However, this curve shifts in relation to the preceding one : the position of the maximum moves into zone III (Fig. 9). However, as with the primary link, this diagram can show vertical fluctuations (maximum values) according to seasonal, interannual variations of the enrichment of the ecosystem by organic pollution.

The following values should be kept in mind :

— Around 1 g in zone I, about 10 g in zone II, about 50 g in zone III subject to few organic deposits (el Biban), reaching as much as 500 g in highly enriched zones (Prévost).

Beyond zone III, the curve shows a decrease of the values as far as zone VI where, as with the primary link, two possibilities arise :

— increase of biomass through contamination of the freshwater fauna when in hypohaline aquatic ecosystem;

— desappearance of benthic macrofauna when moving towards the evaporitic pole, which is the limit of the passage into the terrestrial domain.

Thus, at the level of zone IV, the decrease of benthic biomass and the increase of phytoplanktonic biomass are demonstrated by a crossing of the two curves.

Insofar as the majority of the peri-Mediterranean lagoons are located whithin zones III, IV, and V, this phenomenon is shown by a quantitative antagonism in the ecosystem between benthic macrofauna and phytoplankton. Thus, at the Bahiret el Biban, the confinement gradient results in phytoplanktonic biomass increase, and a benthic biomass decrease (Guelorget *et al.*, 1981). This is also the case at Biguglia, for instance, where the inverse evolution of these two gradients is obvious (Frisoni *et al.*, 1983). On the contrary, Diana and Urbino, not highly confined and less rich in chlorophyll than Biguglia, possess a greater weight of macrofaunistic communities. The single point made by the crossing of the two curves is likely to correspond to a characteristic (as yet not explained) of the organization and the working of the paralic domain. However, considering this single point, it is obvious that the very high primary biomass (essentially phytoplankton and microphytobenthos) shows a large excess with respect to what is consumed by the low biomass benthic populations where the filter-feeders have disappeared and only browsers and detritivorous species remain. Thus, the major part of the chlorophyll biomass is unutilized. Besides, within these zones situated at the hydrological limits, the masses of water move extremely slowly, thus creating conditions which contribute to the accumulation of organic matter. The highly « abnormal » salinity of these zones contributes to the stratification of the water, the generalization of the reducing systems, and the diagenetic preservation of this organic matter. Zones V and VI therefore create sediments liable to become « mother-rocks » for hydrocarbons.

## 2. Production of soft bottom Pelecypoda. Example of the Etang du Prévost

The evaluation of benthic macrofauna production could only be approached with respect to pelecypods which have been the subject of a particular study in the Etang du Prévost (Guelorget and Michel, 1976; Guelorget *et al.*, 1982).

This restriction to one zoological group is due to the impossibility of assessing the production of all the benthic species present in a lagoon, even though there are fewer species present than in the marine domain. It is impossible, with a reasonably workable sampling system, to collect enough individuals of each species to be able to access their production. A great number of pelecypods, which are largely dominant in the Near paralic, appear in every sample of sediment and they offer reliable, easily measurable biometrical criteria, which is not the case for other groups, especially Polychaeta. It should also be remembered that pelecypod populations integrate the various factors of the ecosystem on a more or less long-term basis, owing to their relative immobility dependent on their connection with the bottom; they achieve this much better than the more mobile Polychaeta and Crustaceans.

The study of the production curves (Table III) is based on the study of five species which alone constitute almost the whole of the benthic macrofauna (*Venerupis decussata, Scrobicularia plana, Abra ovata, Venerupis aurea, Cerastoderma glau-*

*cum*) (Guelorget *et al.*, 1980; Guelorget and Mayere, 1981 a and b, 1983 a and b).

The samples of sediment, taken monthly with a suction pump over an area of 0.5 $m^2$, are sifted through a 1mm grid. The measurements of the pelecypods (maximum antero-posterior diameter) are taken with callipers to the nearest millimetre. The biomass is measured in dry weight after decalcification. Production is expressed in $g/m^2$/year (Table III).

Within the malacological fauna, three groups of species can be distinguished :

— « Thalassic » species only found in the sea and in the vicinity of the grau which, because of their density and their biomass, represent only a minor fraction of the total macrofauna. They are not taken into consideration in the present study.

— « Paralic » species (*Abra ovata* and *Cerastoderma glaucum)* whose distribution follows the general rule of the increase in density and the decrease in the size in conjunction with the rising gradient of confinement.

— « Mixed » species (*Venerupis aurea, V. decussata, Scrobicularia plana*) present both in the marine ecosystem and in the lagunar ecosystem. Here can be noted a decrease in density and size as the confinement increases, but they have a high or very high biomass, considering the size of the individuals.

After having compared the result obtained by various methods, preference was given to the Bojsen-Jensen method (1919) adapted by Masse (1968) to short time-intervals (a month). This simple method allows the comparison of different ecosystems and takes migratory phenomena into consideration.

The profiles of annual production show the extent of the exchange zone of the mouth from where the total production descends from 890 $g/m^2$/year down to 75 $g/m^2$/year within only 200 m (Station 15). Moving away from this zone, annual output stabilizes or decreases more slowly, for the paralic species begin to take over from the mixed species. Finally, towards the lagunar confines (Station 11), whereas the production of mixed species is practically nil, that of paralic species increases distinctly, but here the pronounced « dwarfism » of the individuals reduces the effect of the increase in density, and the yearly production remains moderate (40 $g/m^2$).

This general pattern is valid when considering the seasonal variations in output : particularly the vivified zone of the mouth remains the main producer all year-round. Winter and spring correspond to the maximum outputs (respectively 60 and 54 $g/m^2$/year on average), for both the mixed species in the vivified zone and the paralic species in the lagunar confines. Production decreases considerably in summer and autumn (respectively 19 and 13 $g/m^2$/year on average) because of the dystrophic crises (« malaigues ») which affect mainly the paralic populations which are less soil-dwelling than the mixed species. In autumn, production is minimal, for it is the period of juvenile recruitment for all the pelecypod species, which yield only very little organic matter despite their high density.

The total annual output of the Etang du Prévost represents 171 000 kg of decalcified dry organic matter, which corresponds to a « marketable » quantity of around 1 700 t.

Further, the cartography of the annual overall production shows the economic advantages of the medium confinement zones (Zones II and III, Guelorget *et al.*, 1982). Here, the malacological communities consist mainly of young individuals undergoing a phase of exponential weight increase, explained no doubt by the local concentration of larvae and the flow of nutriment originating in both the marine domain and the lagoon itself (Fig. 15).

Thus, the paralic domain shows capacities of production which are considerably superior to those of the marine ecosystem. Another fundamental characteristic is the small number of species constituting this production, which is moreover limited to a specific zone in the confinement area (moderate confinement zone where mixed species flourish).

### *H. Qualitative and quantitative biological zoning of the paralic macrobenthos on hard substrate*

The study of the soft-bottom benthic settlement of several Mediterranean lagunar systems gave an insight into the biological organization of the paralic domain. Is the qualitative and quantitative biological zoning, established according to confinement and which applies to other biological compartments such as phytoplankton and ichthyofauna, also valid for benthic communities on hard substrate ? The question is all the more important as hard substrates are rare or absent in the natural paralic ecosystems – especially in the lagunar ecosystems – and most of the lagoon-bred species are fixed species of considerable economic importance (oysters, mussels). Because of this lack of hard substrates in the paralic ecosystems, the authors followed the establishment and the qualitative and quantitative evolution of the benthic communities on bare artificial surfaces, immersed in the lagoons of Diana and Urbino, and the Etang du Prévost : a general organization system of the fixed communities appears both with regard to the specific composition and to the characteristic values of macrobenthofauna.

## 1. Biological Zoning

This is an exact parallel with the zoning calculated for the benthic populations of the sediment.

**Zone I** includes most of the thalassic species of the infracoastal communities of the Mediterranean rocky coastlines (Peres and Picard, 1964).

In **Zone II**, the taxonomic diversity is considerably reduced and comprises only just over fifty thalassic and mixed species. Among these, the more commonly found are : *Hydroides elegans, Serpula vermicularis, Bowerbankia imbricata, Bugula stolonifera, Anomia ephippium, Modiolus barbatus, Botryllus schlosseri.* The plant communities are dominated by *Bangia fuscopurpurea, Ceramium rubrum, Padina pavona, Cystoseira* (various species), *Acetabularia mediterranea, Codium vermilara, Halimeda tuna.* In the vicinity of the boundary between zones II and III reef structures with *Neogoniolithon notarisii* may appear (Denizot *et al.*, 1981).

In **zone III**, mainly the mixed suspension-feeding species develop : *Mytilus galloprovincialis, Ostrea edulis, Avicula hirudo, Pinctada radiata* (Bahiret el Bou Grara), *Ciona intestinalis, Styella plicata, Phalusia mamillata, Bugula neritina, Membranipora membranacea, Balanus eburneus,* represent most of the fixed fauna. In the flora, various species of *Enteromorpha* and *Ulva lactuca* appear.

**Zones IV** and **V** are characterized by a small number of paralic species, and the community is dominated by the Cirripedia *Balanus amphitrite amphitrite* (associated with *B. eburneus*), the pelecypod *Brachydontes marioni* and the Polychaeta *Mercierella enigmatica* (Vuillemin, 1965), which is liable to produce reef-type structures, as for example in the northern lagoon of Tunis. The flora is almost exclusively composed of Chlorophyceae *Enteromorpha gr intestinalis* and *Ulva lactuca* locally associated with *Gracilaria verrucosa.*

All fixed macrofauna disappears in **zone VI** to give way to a cyanobacterial covering (*Lyngbya confervoides, Callotrix eruginea, C. scopulorum, Anabaena sp., Oscillatoria nigro-viridis*).

## 2. Biological gradients

These were analysed from data collected in the Etang du Prévost (Fig. 17) and were confirmed by studies on other Mediterranean lagoons, the Venice lagoon (Barbaro and Francescon, 1976; Francescon and Barbaro, 1976) and lagoons of eastern Corsica.

From the communicating link with the sea towards the confines of the lagoon, these can be observed :

— a significant decrease in number of species

— a considerable increase in density

a decrease in biomass, despite the increase of density, with regard to the small size of the individuals (lagunar dwarfism).

This pattern, identical to that of soft-bottom communities remains the same whatever time the colonization of the immersed areas takes. However, it is obvious that both biomass and density increase with time at a given point.

As with the soft-bottom communities, the paucity of species, counter-balanced by a high density, generates an incomparably greater biomass than in the marine domain, especially in zone III where mixed species thrive. In this zone, after a year's immersion, at the Etang du Prévost can be collected a biomass of 11 000 g/m$^2$ (in dry weight after decalcification), 96 % of which consists of *Mytilus galoprovincialis.*

This shows how well-founded the empirical methods are, based on an ancestral knowledge of the environment. They allowed the development of conchyliculture in the paralic domain, whereas random trials, often carried out for political reasons without any previous knowledge of the host ecosystem, have never led to profitable production because they were situated in zones of inadequate confinement. The economic interest of the zoning of the paralic ecosystems can be understood in terms of confinement, since it allows the definition of optimal zones of conchylicultural – or even aquacultural – activity. It is even possible to envisage, through development work on the passes, the modification of a given basin with regard to the confinement scale.

### *I. Conclusions regarding the confinement parameter*

Because confinement appeared to be the fundamental parameter of the organization of the paralic domain, the authors thought it necessary to propose an explanation and define its main levels. On the basis of the qualitative biological zoning of the benthic macrofauna, they have established a scale of confinement on which are expressed the various qualitative and quantitative parameters which describe the biological organization.

The arrangement proposed for the dynamics and the biological structure of the ecosystems of the Mediterranean paralic domain appears to apply to each of them, taking into consideration its morphological and hydrological particularities. Thus the different zones defined can vary as to their surface area and localization, but in all cases the zoning is respected.

The study of other biotic (meiofauna, microfauna) and abiotic parameters will permit to re-

fine, and indeed perhaps enlarge towards the Far paralic, the zoning which has been established for the Near paralic Mediterranean domain.

However, the knowledge of extra-Mediterranean paralic systems such as the Caribean mangrove swamps (Belle Plaine and Manche à Eau; Guelorget *et al.*, 1990), the Red Sea lagoons (Guemsah; Ibrahim *et al.*, 1982, 1985) and the Persian Gulf lagoons (Khour el Aadid lagoon; Perthuisot and Jauzein, 1978), and bibliographical data confirm the general nature of the proposed model.

## IV – HYPOTHESES CONCERNING THE INFLUENCE OF CONFINEMENT ON PARALIC COMMUNITIES

### *A. Confinement in time, stabilization of the gradient, the role of depth*

There are at present certain basins having poor communication with the sea but which do not have the special biological characteristics for high confinement : this is the case of the Gulf of Amvrakikos in Greece. In this respect, it can be noted that the volume of water it contains (8 $km^3$) is high with regard to its surface area (460 $km^2$). Moreover, it is of recent formation, since the Amvrakikos depression has been flooded by sea for a relatively short time, 8.000-10.000 years at the most. It can therefore be assumed that the initial stock of marine water has not yet had time to become sufficiently impoverished, bearing in mind its communication with the open sea. The rarefaction of certain species (according to local fishermen) and the dwarfish of species such as *Parocentrotus lividus* is however perhaps the indication of the beginning of confinement.

Other examples are even more stricking. The Caspian « Sea » (77.000 $km^3$ and 436.000 $km^2$) has been cut off from the marine domain since the end of the Tertiary, i. e., for several million years. However, it still contains 60 % of thalassoid forms (Zenkevitch, 1957), and therefore has not yet shifted into the continental domain (apparently most of the basin is situated in zones III and IV as defined above), in spite of the great time-lapse since it was cut off from the sea. Moreover, the maps of biomass distribution established by Zenkevitch from 1935 onwards show that the upper layer of the deep southern basins is less confined than the shallow northern basin.

Therefore, the depth parameter plays an important part in the speed of confinement of a basin in the process of being cut off from the sea; it may also be deduced that the deeper a paralic basin is, the slower its biological response to a diminishing exchange with the sea will be.

It was suggested earlier that confinement influences the communities through an impoverishment of the ecosystem in certain « vital » elements of marine origin – or, at least, coming essentially from the sea – consumed and immobilized by the living beings themselves, whose activity (with regard to the solar energy available) is at most proportional to the surface area of each basin, whereas the initial reserves of « vital » elements are proportional to the volume of the basin. Thus, in extremely shallow paralic basins, the confinement gradient very quickly reaches its state of equilibrium. In deep basins, on the contrary, the impoverishment of the medium and the stabilization of the confinement gradient are much slower and, if ever they become completely cut off from the sea, a considerable lapse of time is needed for their total « continentalization » to occur.

### *B. Intracontinental « paralic » basins*

Mention has already been made of the Caspian which today is an intracontinental basin but which, once was in communication with the sea.

This is not the case with some smaller basins –fossil or present-day– of North Africa and the Sahara, which contain or have contained in a recent past, typically paralic flora and fauna : for example, the chotts of pre-Saharan Tunisia (Coque, 1962; Levy, 1982) the Pleistocene lake of Shati, in Libya (Petit-Maire *et al.*, 1982), Birkat Karun in Egypt, which is the outlet of a branch of the Nile and where a typically paralic fauna thrives 300 km away from the sea (*Cerastoderma glaucum, Bittium reticularium, Brachydontes marioni*) (Perthuisot *et al.*, 1990).

Finally, there is the Sebkha Mellala near Ouargla, in Algeria, where Boye *et al.*, (1978) described associations of *Cardium, Melania, Hydrobia, Melanopsis,* with Foraminifera (*Ammonia,* Nubeculariidae, Discorbidae) and oogonia of Characea, in sediments dated between 8.000 and 10.000 years ago.

These were paralic communities which could imply :

— on the one hand, that the continental waters which fed the endoreic basin were re-creating a biochemistry close to that of the paralic domain.

— on the other hand, that the ecosystem had been inseminated by paralic species, and therefore that there was a relationship with the sea, via the usual paralic domain.

This second phenomenon is easily explained : perhaps air-borne transportation by paralic birds or by waterspouts, etc.

The first opens up strange horizons, and it is possible to imagine the fortuitous existence of endoreic basins whose catchment area is such as to allow the creation of biochemical conditions compatible with the development of thalassic species.

### *C. Importance of trace elements in the biological expression of confinement*

In the preceding sections, it has already been suggested that confinement should correspond to an impoverishment of the ecosystem in « vital elements » coming essentially from the sea, and consumed or trapped by the living beings themselves. Among these elements are vitamins and trace elements which include the heavy metals.

In the marine domain, numerous studies have shown that indeed a great many of these elements are « limiting » as far as their concentrations and above all their « bio-availability » are concerned. Obviously, the critical values vary according to the species (Provasoli, 1963; Belser, 1963). Moreover, it is likely that these « vital elements » include inconspicuous compounds as yet unknown.

Considering only the heavy metals, many studies have shown the accumulation of certain of these in the tissues of benthic animals and, consequently, *pro parte* in the sediments. In this respect, molluscs, especially Lamellibranchia and Gastropoda, and also Polychaeata, seem particularly efficient.

Thus, the zones of the paralic domain where molluscs predominate (zones II, III, IV) constitute a trap for heavy metals, and a screen for the populations of the more confined zones. It is possible to consider that in these zones, it is the species whose requirements in heavy metals are lower, or species which cannot tolerate them in very high concentrations which develop. For example, according to a study on the *Nereis diversicolor* of the Humber estuary (Jones *et al.*, 1976) it seems that these polychaeta lose their osmoregulatory capacity when the medium is too rich in Cu. This seems to be true for other paralic species, particularly crustaceans.

### *D. Conclusions regarding the influence of confinement*

It can be supposed that if confinement indeed corresponds to an impoverishment of the waters in « vital elements » its influence is two-fold :

— it sets limits to the extension of species for which there is a minimal threshold, for one or several elements

— it contributes to the development of species for which there is maximal threshold beyond which one or several elements would act as poisons.

In detail, the situation is likely to be more complex and, there may be an interaction (synergy) between several inconspicuous chemical variables of the medium. However, schematically, the first type of action could apply to mixed species, and the second to strictly paralic species.

Thus, the biological zoning of the paralic ecosystems would be controlled by all the biohydrochemical gradients of the « vital elements », each playing a positive, neutral or negative part, according to the species.

In this discussion, the following comments extracted from a study by Amanieu *et al.* (1978) should be considered :

> « From a historical point of view, the « i » ecosystems are presumed to have preceded the « s » ecosystems, in order of evolution. From a geographical point of view, the « i » strategies are presumed to have been preserved in those regions of the globe where the factors of the milieu show great fluctuations, whereas the « s » strategies are presumed to have developed in the sites with a stable environment. » The i-type cenotic strategies (Blandin et al., 1976) concern ecosystems which are poor in species but rich in individuals (typical case of paralic communities). The s-type strategies concern ecosystems with high diversity and rich in species (thalassic communities).
>
> « We were discussing... the reputation of the lagunar ecosystems of being fragile, juvenile and highly productive. Here we have not broached the subject of productivity which is indeed very high; but then, we have stated why the term juvenile seemed to us inadequate. Lastly, as far as « fragility » is concerned, we consider that it cannot be disassociated from the stability which we have discussed. Indeed, the coastal lagoons are fragile and vulnerable, both to natural disturbances and to the inconsiderate behaviour of man. But, on what time scale and to what extent ? Even since Strabon and Pline has it not been common knowledge that the « malaigues » ruin our lagoons and that excessive fishing depletes them ? Thus, for over two thousand years, our fragile lagoons have been in the process of dying. Yet how many « stable » peaks have for ever disappeared in the meantime ? All through the cyclic vicissitudes from malaigues to « martegades » (winter freezing-over), through years good and bad, it may be that these everlasting swings of pendulum, these

steps forward hesitating between the worst which never happens and an ever-hoped-for improvement, are not accidents of the ecosystems, an ecosystem into which nearly 100 generations of local fishermen have been integrated, but its very nature. It is true that « *Homo economicus* » now has the means, with sea-front developments, motorways, stabilized shores and « lagooning », to stabilize and « valorize » once and for all these great coastal ponds which will soon survive only as a memory. »

Amanieu *et al.*, 1978

## V. THE SCIENTIFIC IMPORTANCE OF THE PARALIC DOMAIN

If the paralic domain is seen as an autonomous entity, in terms of the Earth and its history, it takes on a dimension other than that of a mere contact (or exchange) zone between the land and the sea.

### *A. From a biological and paleontological point of view*

The sediment associated with the first traces of life on Earth (« *Sensu lato* » stromatoliths) along with various considerations (concentration of nutritive elements, indications of shallow or intermittent water levels) imply that it was truly in a paralic environment that life first appeared on our planet, about 4 000 million years ago (Cloud, 1968). In this respect, it is indeed the paralic rather than the marine domain which appears as the original one (Fig. 16).

The paralic domain is an obligatory transit channel for anadromous and catadromous species. Moreover, because of its high productivity, it represents a place of growth for many species which breed at sea, and is probably indispensable for the completion of the reproductive cycles of many marine species.

A remarkable property of strictly paralic stocks is their slow almost non-existent evolution. This is the case of the « lagunar » molluscs whose shape has hardly changed since the Tertiary, or certain Foraminifera, which have remained identical since the Cretaceous (*Ammonia tepida*). *Lingula* are an example of a paralic « panchronic » form. By comparison, the rapid evolution of marine or continental stocks is clearly revealed by stratigraphy (cephalopods, echinoderms, branchiopods, mammals, etc.). There is an obvious reason for the stability of paralic stocks : the species are adapted to a certain physical and chemical variability of the environment and, if confinement is the essential parameter of the distribution of the species, there is always a zone in the paralic

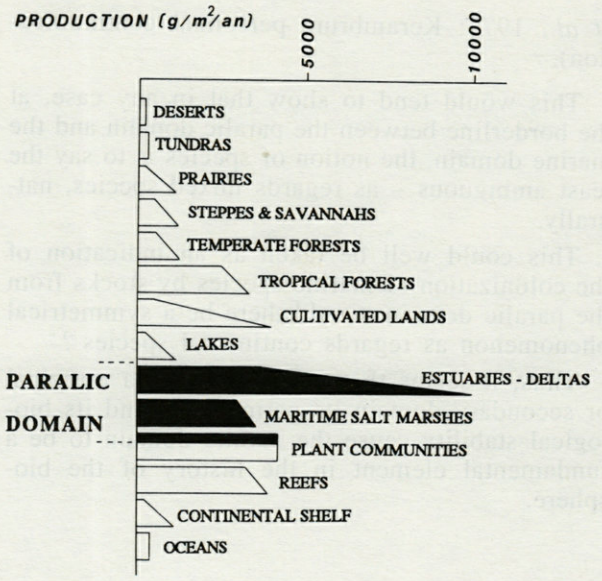



Fig. 18. – Comparative production of some terrestrial and aquatic systems (adapted from Basson *et al.*, 1977 and Allen *et al.*, 1979).

domain where an adequate degree of confinement allows them to survive. Thus, the physical or chemical variations of the environment exercise only a low or indeed non-existent « selective pressure » on the paralic stocks, and the genetic shift is extremely weak. Conversely, in the marine or continental aquatic domains, the stability of the abiotic parameters of the environment is greater and their variations slower : there, the species are much more specialized and unable to adapt to sudden changes should they occur : these stocks are therefore condamned to evolve or disappear in case of « crisis » in the domain (variation of the salinity, temperature, currentology, etc.).

One may even wonder whether the paralic domain does not constitute some sort of potential reservoir for stocks capable of replacing the marine or continental stocks in case of a crisis leading to the disappearance of the latter.

The problem arises of the species that are hitherto referred to as « mixed » i. e., species which colonize both the marine and the paralic domain, in spite of the obvious differences in the biological dynamics of these domains. It should be noted that many mixed « species » have an ambiguous taxonomic status, with duplications of specific nomenclature or an adventitious nomenclature (a variety of the form referred to, or « endemic »).

Moreover, recent research in population genetics (electrophoretic spectral analyses of the inner system) detects notable differences within a same mixed species, between the marine and the paralic populations (Worms and Pasteur, 1982; Buroker

*et al.*, 1979; Kerambrun, personnal communication).

This would tend to show that in any case, at the borderline between the paralic domain and the marine domain, the notion of species is to say the least ambiguous – as regards mixed species, naturally.

This could well be taken as an indication of the colonization of marine species by stocks from the paralic domain. Could there be a symmetrical phenomenon as regards continental species ?

Thus, it seems that far from being a marginal or secondary domain its permanence and its biological stability cause the paralic domain to be a fundamental element in the history of the biosphere.

### *B. From a geological point of view*

The various types of sedimentary deposits in the paralic domain have been considered, and also the importance of the biogenic carbonates in the Near paralic, that of the evaporites and of the « deltaic » structures in the Far paralic. The main characteristics of these deposits is their high speed of sedimentation (the highest in present-day natural conditions) by comparison with the oceanic domain where the rate of sedimentation is minimal, and with the continent where erosion predominates. The paralic ecosystems make a leading contribution to the accumulation of sediments on the continental shelves.

The importance of the sedimentation of organic matter should also be remembered. The high intrinsic productivity. (Fig. 19) of the paralic domain is combined with its ability to conserve organic matter, owing to the prevalence of reduc-

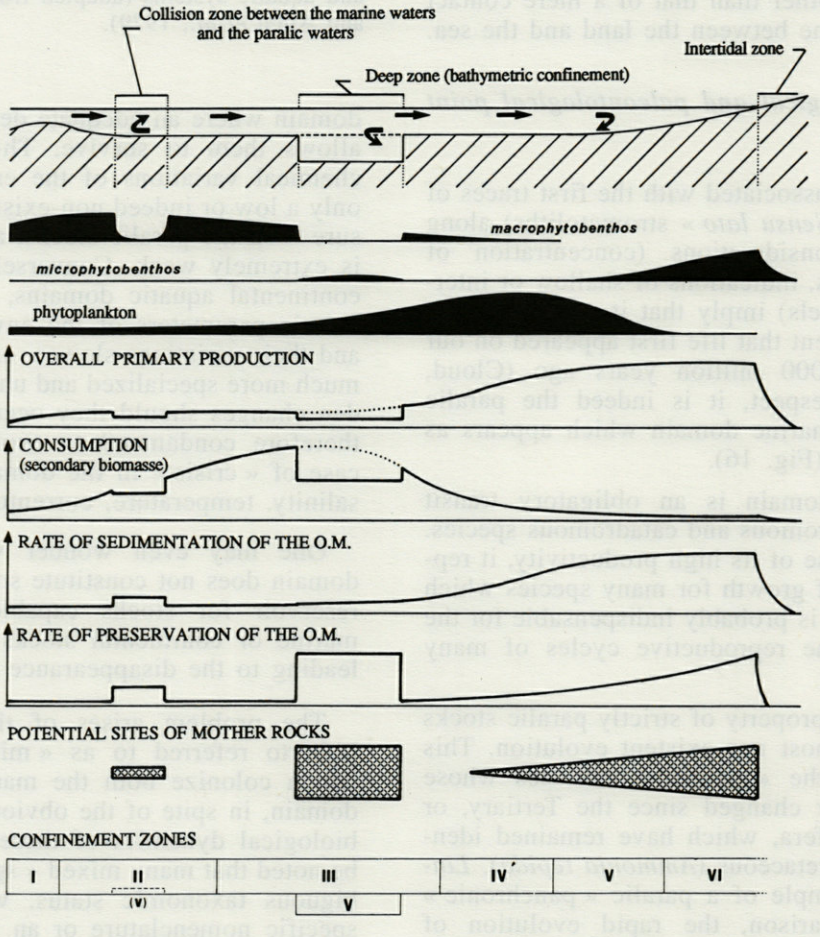



Fig. 19. – The potentialities of the Near paralic in the genesis of hydrocarbons in relation to confinement. In parallel, with an idealized section of a paralic basin, a diagrammatic representation of the various values which control the accumulation of potential mother rocks.

It is noticed that, with regard to an increasing confinement, there are relay points between the various links in the chain of the primary production. Moreover, the organic matter, a consequence of the biological activity of all the consumers (dead bodies, various secretions, faeces), contributes to the organic sedimentation : it has been shown that the recent development of intensive aquacultural activities speeds up the enrichment of paralic sediments in organic matter.

ing zones, hyperhaline or otherwise. Here the shift in the curves of the benthic biomass and the phytoplanktonic biomass with regard to an increasing confinement (Fig. 9) should be remembered. It implies that, in high confinement zones (IV and V), the primary production shows a large surplus with regard to consumption : this surplus of organic matter will be deposited and form *in fine* a mother rock, if the conditions of conservation of that organic matter during the diagenesis are favorable. The coincidence or the frequent proximity of mother rocks, detrital or carbonated deposits (possibly dolomized under the influence of magnesian brines) liable to constitute reservoirs, and muddy or evaporitic sediments able to produce excellent covering, explain the presence of a great number of hydrocarbon deposits in the paralic series. Coal debs, for a large part, also belong to the paralic domain (Barrabe and Feys, 1965). However, whereas with petroleum and natural gas the organic matter is essentially autochthonous, the continent makes a large contribution in the case of coal.

The observation of present-day nature offers only an incomplete idea of the geological importance of the paralic domain (Perthuisot, 1980). The Baltic is one of the largest paralic basins in the world today, with a surface area of 420 000 $km_2$, and a length of 1 500 km. The study of the sedimentary series of the great platforms of the past shows that at certain periods in time, particularly outside the « orogenic phases », the paralic ecosystem could spread considerably, over a region several thousands of kilometres wide (Busson, 1972).

These few considerations show the fundamental role, too often ill-known, played by the paralic domain in the geological and biological history of our planet.

## VI. THE ECONOMIC IMPORTANCE OF THE PARALIC DOMAIN

### *A. Mineral production*

The paralic domain supplies fossil energy resources, coal and oil and the fossil or present-day evaporitic areas abundantly supply minerals and elements indispensable for human activities :

— halite (NaCl) comes almost exclusively from the paralic domain; world production was 143 million t in 1971.

— gypsum ($CaSO_4$, $2H_2O$) is mainly used for making plaster but is also a constituent of cements.

— potassium salts, sylvite (KCl) and carnallite ($KMgCl_3$, $6H_2O$), essential constituents of fertilizers (world production in 1971 : 17 million t.).

— elements extracted from connate brines or from the mother-waters of salt marshes (Mg, Br, K, etc.)

There seem to be genetic connections (which are incidentally variable) between the confined environments and certain metal-bearing deposits, particularly of lead, zinc, copper, magnesium (Routhier, 1980; Lagny, 1980; Quemeneur, 1974)). As seen before, the processes of biological concentration of some of these elements are probably closely related to the notion of confinement.

### *B. Food production*

The rich biological resources and the high productivity of paralic ecosystems explain their having been exploited since antiquity and probably even since long-distance prehistoric times.

#### 1. Gathering of « Sea Food »

This is, of course, the first form of exploitation, and can be intensive, for –unlike the very fragile marine ecosystems which can be seriously perturbed by over-harvesting (even to the extent of a possible disappearance of certain species) and furthermore highly sensitive to « pollution »– the paralic domain, because of its biological stability and high productivity, appears to be practically inexhaustible; for example, the conchylicultural yield of the lagoons of Diana, Thau and Urbino is around 15t./ha/year of marketable products.

#### 2. Halieutic (fish) Production

Amanieu and Lasserre (1981) demonstrated the production levels of the Mediterranean coastal lagoons and their contribution to the enrichment of demersal fishing. The lagoon fishing-groups represent an 8-10 % contribution to the entire Mediterranean catch (the Black Sea excluded). The overall production of Mediterranean fishing is relatively well known, around 1 200 000 t/year (Statistical Bulletin, GFCM, n° 3, 1980). According to Levi and Troadec's figures (1974), the exploitation of the totality of the lagoons represents a third of the demersal fishing in the Mediterranean. It must also be emphasized that lagoons represent feeding nurseries for young fish during their first years of life; later these same fish will be found in the marine fishing-grounds.

*a. Levels of halieutic production in the Mediterranean lagunar sites*

After analysis of data collected from 46 peri-Mediterranean lagunar sites, Amanieu and

Lasserre (1981) demonstrate « the extreme disparity of the outputs which vary from 6 kg/ha/year (Nador lagoon, Morocco), to 149 kg/ha/year (Venice lagoon, Italy) or even 172 Kg/ha/year (the Ebro estuary, Spain); therefore, an average figure would be meaningless. On the contrary, it would be useful to have a better knowledge of the Mediterranean lagoons' production potentialities. A preliminary estimate would be different from the above, the variations noted at present being largely due to the conditions of exploitation. If the true potentiality is equal to the highest yield of the Spanish or Italian lagoons, i. e., around 150 Kg/ha/year and by extrapolating to the 883.720 ha of available lagoons around the Mediterranean, a potential annual production is obtained of 125.000 t, more than twice the present yield. However, such an estimate remains speculative and artificial.

*b. Contribution of the lagunar sites for the enrichment of demersal fishing*

According to Amanieu and Lasserre (1981) : « The lagunar sites are very irregularly distributed along the coast of the Mediterranean. The level of inshore captures also varies considerably and, so it seems, in relation to the proximity of lagoons likely to contribute to trophic supplies, or indeed recruitment. Thus, the lagunar ecosystems of the Adriatic and the Gulf of Lion, which cover around 280.000 ha, i. e., nearly 34 % of the totality of the mediterranean lagoons, are themselves among the most prolific sites (between 80 and 150 Kg/ha/year). They furthermore run parallel with the coastline where the production of demersal fishing grounds is particularly high, about 35-50 t/km of coast. On the contrary, such regions as the French Riviera, the south of the Peloponnese in Greece, or the Libyan coast, are characterized both by a low rate of productivity (between 0 and 5 t/Km of coast) and by the absence of coastal lagoons. Such an estimate can only remain rough insofar as it does not take sufficiently into account the surface areas of the fishing grounds, which depend on the local width of the continental shelf ».

Thus, compared with the sea coast, the lagoons contribute largely to the increase of the halieutic demersal potential : the zones of high demersal production correspond to the zones where the lagoons are large and productive. The paralic domain appears here again as a highly productive ecosystem which exports a good deal of its excess energy towards the sea.

### 3. Aquaculture

As confinement contributes to the reduction of species and simultaneously the increase in their density, it is clear that the paralic environments are propitious for mono– or pauci-specific culture, provided that the species chosen are adequate : it is from this point of view that aquaculture has developed, first empirically, and now more rationally. Today, most aquaculture takes places in paralic ecosystems.

## *C. Future prospects*

### 1. Biomass

The considerable productivity of the paralic domain can no doubt be used for the creation of energy if, for instance, the production of organic matter by phytoplankton or by the microbial mats of Cyanobacteria, or again the amazing rate of growth of certain algae such as the *Ulva* and the *Enteromorpha* are considered.

A reasonably long-term exploitation of such a potential resources can therefore be envisaged.

### 2. A strategy for the development of the Paralic Domain

Given that the hypotheses concerning the paralic domain and its dynamics continue to be proved correct through observed facts, an overall strategy for the development of these ecosystems is proposed.

First, the place of each basin on the confinement scale and the shape of the various confinement zones it includes determine its biological potentialities (species likely to develop, productivity rate, location of the beds, etc.). The ecological characterization in terms of confinement of these stretches of water (Guelorget *et al.*, 1983) is then an essential phase of their development, without modifying the initial natural environment (Guelorget and Perthuisot, 1984; Guelorget *et al.*, 1983).

However, if, in the marine or continental domain, man has only limited means of action over the fundamental parameters of the environment, the situation is different in the paralic domain, since it is possible, often quite cheaply, to influence the confinement. This is exactly what salt-producers do in the salt marshes, when they adjust the inflow of seawater and the displacement speed of the brines, according to meteorological variations and, with a specific aim, the production of salt.

It is therefore possible to envisage, for each paralic basin, the regulation of the confinement, and possibly its gradient values, to the quantitative and qualitative requirements of a coherent economic policy. Thus, the present effort to develop the coast must necessarily be accompanied by the study of the paralic environments.

## CONCLUSION

The existence of a fully fledged ecological domain has been confirmed, this term being understood in the widest and most multidisciplinary sense, which has its own dynamics : the paralic domain.

Its principal originality lies in its obvious geographical dispersion at the present time and in the spacial and temporal variability of its abiotic parameters. Paradoxically but logically, these two fundamental characteristics lead to both a deep biological unity and biological stability.

The geographical dispersion of the paralic domain is only apparent, since every coast, even that most open to the sea, has its more or less extensive paralic fringe, if only because there is always an intertidal fringe (Perthuisot, Guelorget and Calvario 1986; Ponthoreau-Granet, 1987). Moreover, there are many transfer agents between the different basins, the sea itself, the living beings it contains, sea birds, etc.

The variability of the abiotic parameters results incomparably greater hydrochemical gradients than those found in the other domains of the hydrobiosphere, even if one considers endoreic basins, which are often highly homogeneous at a given moment of the seasonal cycle.

The biological unity of the paralic domain appears in a qualitative and quantitative zoning common to the entire sub-domain close to the marine domain (the Near paralic). This zonal organization, which affects the species (mainly thalassoid) depends on the confinement (relative to the sea), an inconspicuous but obligatory parameter in any paralic system. Beyond this, in the Far paralic, the communities very rapidly become richer in freshwater species, or in species characteristic of the evaporitic ecosystems : confinement becomes too great and appears therefore to lose its leading biological role. However, perhaps later studies may prove the contrary.

In order to be able to compare the spatial and temporal variations of the different biotic and abiotic parameters which, in each basin of the Near paralic or within the sub-domain as a whole, describe the confinement field (and gradient), is a scale proposed based on the communities of benthic invertebra which best assimilate the minor fluctuation of the environment. The other links of the trophic chain, along with the quantitative variations of the different biological parameters (number of species, biomass, density, production, productivity), can satisfactorily and logically be incorporated in this scale.

The exact way in which confinement affects the distribution of the paralic living beings still remains unclear, but various reasons allow the supposition that confinement results in an impoverishment of the ecosystem in « vital » elements of essentially marine origin, trace elements, small organic components (vitamins, alkaloids, etc.), around which the communities are organized.

These different considerations lead to a qualification of the paralic domain as a biological cross-roads between the marine and continental domains (evaporitic and freshwater), to abandon the marginal status it was hitherto conceded, and on the contrary to grant it a key position in the history of the biosphere. The paralic domain is moreover a preferential place for the accumulation of biogenic sediments (deltaic series, evaporites) and organic matter on the surface of the Earth, and, in this respect, plays a fundamental part in the history of the lithosphere.

To conclude, the various original characteristic features of the paralic domain –both biological and geological– open up considerable economic possibilities, incomparably superior to those of the Oceans, both in the present and in the fossil realms. In this respect, the study of confinement and its various mineral and biological expressions appears as an effective, reliable, and inexpensive instrument for the development and the survival of the paralic domain.

One of the most remarkable features of confinement is that it can be applied to all the spatial scales (Perthuisot, 1989). Compare, for example, the tiny Bermuda Triangle passing from zone III into zone IV in the space of a few hundred metres with the great Baltic Sea, where zones III to V stretch over more than 1 500 km. This is because, in every paralic basin, confinement depends on the effectiveness of the communication with the sea and of the currents within the basin with regard to its size and volume. Thus, the large paralic basins are similar – in the geometrical sense of the word – to the smaller ones, as far as their biological zoning is concerned. In this respect, it should be remembered that the intertidal zoning on rocky surfaces is simply the transposition over several metres – or indeed centimetres – of subvertical wall, of the horizontal zoning of the lagunar ecosystems which can stretch over several kilometres.

Apart from the biological zoning, confinement controls the hydrochemical zoning (for a given freshwater balance), and one notes the similarity of the large paralic basins of the past and the smaller basins of today : for example, the Vosgian sandstones and the Rhone Delta, the Silurian formation of Salina, Michigan and the Sebkha el Melah, the evaporetic Trias of the Saharan shelf and the salt marsh of Salin-de-Giraud.

All this, in spite of the space/time scale differences separating the knowledge of the Earth's past which man is trying to acquire from the present-

day knowledge of nature, justifies the study of the present to better understand past.

## BIBLIOGRAPHY


AGUESSE P., 1957. La classification des eaux poïkilohalines, sa difficulté en Camargue : nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu* **8** (4) : 341-365.

AMANIEU M., 1967. Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu* **18** (2B) : 381-446.

AMANIEU M., 1973. Ecologie et exploitation des étangs et lagunes saumâtres du littoral français. *Ann. Soc. roy. Zool. Belgique* **103** (1) : 79-94.

AMANIEU M. et LASSERE G., 1981. Niveaux de production des lagunes littorales méditerranéennes et contribution des lagunes à l'enrichissement des pêches demersales. *Etud. Rev. C.G.P.M.* **58** : 81-94.

AMANIEU M., FERRARIS J. et GUELORGET O., 1978. Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. Séminaire d'Ecologie. Laboratoire de Zoologie, ENS, Paris, Mai 1978, 251-277.

ANCONA (d') U., 1959. The classification of brackish waters with reference to the North Adriatic Lagoons. *Arch. Oceanogr. Limnol. Venezia* **11** : 93-109.

ANDERSIN A.B., LASSIG J. and SANDLER H., 1976. Community structures of soft-bottom macrofauna in different parts of the Baltic. in KEEGAN B.F., CEIDIGH P.O. et BOADEN P.J.S. (ed.) : Biology of benthic organisms. Eleventh European Symposium on Marine Biology, Galway, October 1976. Pergamon Press, London.

ARNAUD P. et RAIMBAULT R., 1969. L'étang de Salses-Leucate. Ses principaux caractères physico-chimiques et leurs variations (en 1955-56 et de 1960 à 1968). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* **33** (4) : 335-443.

BARBARO A. et FRANCESCON A., 1976. I periodi di insediamento dei principali organismi del fouling nelle acque di Venezia. *Arch. Oceanogr. Limnol.* **18** : 195-216.

BARRABE L. et FEYS R., 1965. Géologie du charbon et des bassins houillers. Masson, Paris, 229 p.

BASSON P.W., BURCHARD J.E., HARDY J.T. and PRICE A.R.G., 1977. Biotopes of the Western Arabian Gulf. Marine life and environments of Saudi Arabia. ARAMCO, Dharan, 284 p.

BELSER W.L., 1963. Bioassay of trace substances. *In* Hill M.N. ed. The Sea. Ideas and observations in the study of the seas. Intersciences publishers, N.Y., London 2, 220-231.

BLANDIN P., BARBAULT R. et LECORDIER C., 1976. Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.* **7** (4) : 391-410.

BOCK K.H., 1971. Monatskarten der Temperatur des Ostsee. *Dargestellf für Verschiedene Tiefenhorizonte.* 147 p

BOJSEN-JENSEN P., 1919. Valuation of the Limfjord – 1. Studies on the fish food in the Limfjord. 1909-1917, its quantity, variation and annual production. *Rep. Dan. Biol. Stat.* **26** : 1-44.

BOUQUEGNEAU J.M. et MARTOJA M., 1982. La teneur en cuivre et son degré de complexation chez quatre gastéropodes marins. Données sur le cadmium et le zinc. *Oceanologica Acta* **5** (2) : 219-228.

BOYE M., MARMIER F., NESSON C. et TRECOLLE G., 1978. Les dépôts de la Sebkha Mellala. *Rev. Geomorph. dynam.* **XXVII** (2-3) : 49-62.

BURELLI F., ECREMENT F., FRISONI G.F., GUELORGET O., XIMENES M.C., 1979. Etude des écosystèmes des étangs de Biguglia, Diana et Urbino. Rapport SOMIVAC-GTGREF, 1979, ronéo., 60 p.

BUSSON G., 1972. Principes, méthodes et résultats d'une étude stratigraphique du Mésozoïque saharien. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris,* C, 26, 441 p.

BUSSON G. et PERTHUISOT J.P., 1977. Intérêt de la Sebkha el Melah (Sud Tunisien) pour l'interprétation des séries évaporitiques anciennes. *Sediment. Geol.* **19** : 139-164.

BUROKER N.E., HERSHBERGER W.K. et CHEW K.K., 1979. Population genetics of the family Ostreidia. II. Inter-specific studies of the genera *Crassostrea* and *Sacostrea. Mar Biol.* **54** (2) : 157-169.

CLOUD P., 1968. Atmospheric and hydrospheric Evolution of the Primitive Earth. *In* (1970) Cloud P. (ed.). Adventures in Earth history. Freeman & Cie. San Francisco, 446-457.

COQUE R., 1962. La Tunisie présaharienne. Etude géomorphologique. A. Colin, Paris, Paris,

476 p.

CORNEE A., 1983. Sur les bactéries des saumures et des sédiments de marais salants méditerranéens. Importance et rôle sédimentologique. Doc. GRECO 52 (Nature et genèse des faciès confinés), 3, 126 p.

DENIZOT M., GUELORGET O. MASSIEUX M. et PERTHUISOT J.-P., 1981. Une remarquable construction récifale à Mélobésiées dans une lagune sursalée du SE tunisien (La Bahiret el Biban). *Cryptogamie : Algologie* **II** (4) : 253-366.

DZENS-LITOVSKIJ A.I., 1956. Le passé géologique et le temps présent du Kara-Bogaz-Gol. *Dokl. ezhegod. Chen. Pam. L.S. Berga, URSS* **1-3** (1952-54) : 131-169.

DZENS-LITOVSKIJ A.I., 1962. La Mer Caspienne et le Golfe du Kara-Bogaz-Gol. *Izv. vsesojuvn. geogr. Obs'hch* **94** (1) : 34-44 (russe : trad. BRGM n° 3747).

FRANCESCON A. et BARBARO A., 1976. Distribuzione del fouling lungo i canali Marghera-Mare. *Atti. Ist. Veneto Sci.* **134** : 33-45.

FRISONI G.-F., 1984. Contribution à l'étude du phytoplancton dans le domaine paralique. Th. Doct.-Ing, U.S.T.L., Sci. Montpellier, 171 p.

FRISONI G.-F., GUELORGET O., XIMENES M.-C. et PERTHUISOT J.-P., 1983. Etude écologique de trois lagunes de la plaine orientale corse (Biguglia, Diana, Urbino) : expressions biologiques qualitatives et quantitatives du confinement. *Journ. Rech. Oceanogr.* **8** (1) : 57-80.

FRISONI G.-F., GUELORGET O., PERTHUISOT J.-P., XIMENES M.-C. et MONTI D, 1982. Méthodologie des études d'impact de l'aquaculture en milieu lagunaire. Rapport IARE présenté à la CEE, novembre 1982, ronéo, 187 p.

GOLDBERG E.D., 1963. The oceans as a chemical system. In : Hill M.N. (ed). The sea. Ideas and observations in the study of the seas. Intersciences Publishers, N.Y., London, 2, 3-20.

GUELORGET O., 1985. Entre mer et continent. Contribution à l'étude du domaine paralique. Thèse Doct. Etat, U.S.T.L., Montpellier, 721 p.

GUELORGET O. et MAYERE C., 1981a. Croissance, biomasse et production d'*Abra ovata* dans une lagune méditerranéenne, l'Etang du Prévost à Palavas (Hérault, France). *Journ. Rech. Océanogr.* **6** (3 et 4).

GUELORGET O. et MAYERE C., 1981b. Croissance, biomasse et production d'*Abra ovata* dans l'Etang du Prévost. *Rapp. Comm. int. Mer Médi.* **27** (4) : 137-138.

GUELORGET O. et MAYERE C., 1983. Croissance, biomasse et production de *Scrobicularia plana* dans une lagune méditerranénne, l'Etang du Prévost à Palavas (Hérault, France). *Vie Marine* **5** : 13-22.

GUELORGET O. et MAYERE C., 1985. Croissance, biomasse et production de *Cerastoderma edule* dans une lagune méditerranéenne, l'Etang du Prévost (Hérault, France). *Vie Marine* **7** : 15-27.

GUELORGET O. et MICHEL P., 1976. Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne, l'Etang du Prévost (Hérault) – I. Le milieu (95 p.). II. Les peuplements benthiques (122 p.) Thèse Spéc. USTL, Montpellier.

GUELORGET O. et PERTHUISOT J.-P., 1982. Structure et évolution des peuplements benthiques en milieu paralique. Comparaison entre un modèle dessalé (l'Etang du Prévost, France) et un modèle sursalé (La Bahiret el Biban, Tunisie). Conséquences biologiques et géologiques. *Journ. Rech. Océanogr.*. **7** (2,3,4) : 2-11.

GUELORGET O. et PERTHUISOT J.-P., 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. ENS, Paris,* 16, 136 p.

GUELORGET O., FRISONI G.F., MONTI D. et PERTHUISOT J.-P., 1986. Contribution à l'étude écologique des lagunes septentrionales de la Baie d'Amvrakia (Grèce). *Oceanologica Acta* **9** (1) : 9-17.

GUELORGET O., FRISONI G.F. et PERTHUISOT J.-P., 1981. Les communautés phytoplanctoniques et benthiques d'un milieu paralique hypersalé : la Bahiret el Biban (Tunisie). Critères d'analyse du fonctionnement d'un écosystème lagunaire. Communic. Sympos. Intern. sur les lagunes côtières (ISCOL) UNESCO, Bordeaux, sept. 1981.

GUELORGET O., FRISONI G.F. et PERTHUISOT J.-P., 1982a. Contribution à l'étude biologique de la Bahiret el Biban, lagune du Sud-Est tunisien. Symposium SGF et ASF, « Transition eaux douces – eaux salées ». *Mem. Soc. Géol. Fr., NS* **144** : 173-186.

GUELORGET O., FRISONI G.F. et PERTHUISOT J.-P., 1982b. Structure et fonctionnement d'un écosystème-type du domaine paralique méditerranéen. Communication présentée au Congrès de la CIESM. Cannes, décembre 1982. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* **28** (6) : 349-354.

GUELORGET O., FRISONI G.F. et PERTHUISOT J.-P., 1983a. La zonation biologique des milieux lagunaires : définition d'une échelle de confinement dans le domaine paralique méditerranéen. *Journ. Rech. Océanogr.* **8** (1) : 15-36.

GUELORGET O., FRISONI G.F. et PERTHUISOT J.-P., 1983b. Caractérisation écologique des milieux en domaine paralique, critère de choix des paramètres utiles. *Bull. Ecol.* **14** (1) : 25-34.

GUELORGET O., FRISONI G.F., XIMENES M.C. et PERTHUISOT J.-P., 1989. Expressions biogéologiques du confinement dans le lac Melah (Algérie). *Rev. Hydrob. Trop.* **22** (2) : 87-99.

GUELORGET O., GAUJOUS D., LOUIS M. et PERTHUISOT J.-P., 1990. Macrobenthofauna of lagoons in Guadaloupean mangroves (Lesser Antilles) : Rôle and expression of the confinement. *Journ. Coastal Research* **6** (3) : 611-626.

GUELORGET O., MAYERE C. et AMANIEU M., 1980. Croissance, biomasse et production de *Venerupis decussata* et *Venerupis aurea* dans une lagune méditerranéenne, l'Etang du Prévost à Palavas (Hérault, France). *Vie marine* **2** : 25-38.

GUELORGET O., PERTHUISOT J.-P. et FRISONI G.F., 1983. Contribution à l'étude écologique du Lac Melah (Algérie). Rapport FAO-GREDOPAR, 130 p.

GUELORGET O., PERTHUISOT J.-P., FRISONI G.F. et MONTI D., 1987. Le rôle du confinement dans l'organisation biogéologique de la lagune de Nador (Maroc). *Oceanologica Acta* **10** (4) : 435-444.

GUELORGET O., MAZOYER-MAYERE C., PERTHUISOT J.-P. et AMANIEU M., 1982. La production malacologique d'une lagune méditerranéenne : l'Etang du Prévost. Communication présentée au Congrès de la CIESM. Cannes, décembre 1982. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* **28** (6) : 107-112.

HARTOG (Den) C., 1971. De Naderlandse Ruppiasoorten. *Gorteria* **5** (7/10) : 148-153.

IBRAHIM A., 1983. Contribution à l'étude hydrochimique, biologique et sédimentologique de la lagune de Guemsah (Egypte). Th. Doct. Univ., Univ. P. et M. Curie, Paris, 132 p.

IBRAHIM A., 1986. Contribution à l'étude biogéologique des bassins paraliques égyptiens. Th. Doct. Etat, Univ. Nantes, 132 p.

IBRAHIM A., GUELORGET O. et PERTHUISOT J.-P. 1982. Contribution à l'étude hydrogéologique et sédimentologique de la lagune de Guemsah. Rapport CFP-GREDOPAR, 36 p.

IBRAHIM A., GUELORGET O., FRISONI G.F., ROUCHY J.-M., MAURIN A. et PERTHUISOT J.-P., 1985. Expressions hydrochimiques, biologiques et sédimentologiques des gradients de confinement dans la lagune de Guemsah (Golfe de Suez, Egypte). *Oceanologica Acta* **8** (3) : 303-320.

IBRAHIM A., ROUCHY J.-M., MAURIN A., GUELORGET O. et PERTHUISOT J.-P., 1986. Mouvements halocinétiques récents dans le Golfe de

Suez. L'exemple de la péninsule de Guemsah. *Bull. Soc. Géol. Fr. Paris,* **8,** 11(1) : 177-183.

JONES L.H., JONES N.V. et RADLETT A.J. 1976. Some effects of salinity on the toxicity of copper to the polychaete *Nereis diversicolor. Estuar. coast. marine Sci.* **4** : 107-111.

JOUVENAUX A. et PALANCHON A. 1978. L'étude d'impact en France : éléments de pathologie. Pub. Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie (Service technique de l'Urbanisme) 255 p.

KIENER A., 1978. Ecologie, physiologie et économie des eaux saumâtres. Coll. de Biologie des Milieux Marins, J. Masson, Paris, 220 p.

KUMARAGURU A.K. et RAMAMOORTHI K., 1979. Accumulation of copper in certain bivalves of Vellat Estuary, Porto Novo, S India, in natural and experimental conditions. *Estuar. Coast. mar. Sci.* **9** : 467-475.

LAGNY P., 1980. Les gisements stratiformes associés aux évaporites : position dans le temps et place dans l'espace des bassins sédimentaires évaporitiques. *Bull. Centre Rech. Explor. Prod. Elf Aquitaine* **4** (1) : 445-478.

LEGENDRE L. et LEGENDRE F., 1979. Ecologie numérique. 2 : La structure des données écologiques. Masson, Paris, 254 p.

LEVI D. et TROADEC J.-P., 1974. Les ressources halieutiques de la Méditerranée. *Etud. Rev. CGPM* 54 : 29-52.

LEVY A., 1970. Contribution à l'étude des milieux margino-littoraux. Influence des facteurs hydrologiques et sédimentologiques sur les peuplements microfaunistiques. Thèse Etat. Univ. P. et M. Curie, Paris, ultig. 450 p.

LEVY A., 1982. Sur la survie de certains foraminifères dans les eaux continentales et sur ses conséquences. *Mém. Soc. Géol. Fr. (NS)* **144** : 161-171.

LUOMA S.N. et BRYAN G.W., 1982. A statistical study of environmental factors controlling concentrations of heavy metals in the burrowing Bivalve *Scrobicularia plana* and the Polychaete *Nereis diversicolor. Estuar. Coast.Shelf Sci.* **15** : 95-108.

MARAZANOF F., 1972. Contribution à l'étude écologique des Mollusques des eaux douces et saumâtres de Camargue. Thèse Etat, Fac. Sci. Orléans, 213 p.

MARS P., 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu* **20** : 359 p.

MASSE H., 1968. Sur la productivité des peuplements marins benthiques. *Cah. Biol. mar.* **9** : 363-372.

MEDHIOUB K., 1979. La Bahiret el Biban. Etude géochimique et sédimentologique d'une lagune du Sud-Est tunisien. Trav. Lab. Géol. Ecole norm. sup. Paris **13** : 150 p.

MEDHIOUB K., 1984. Etude géochimique et sédimentologique du complexe paralique de la dépression de Ben Guirden (SE tunisien). Bahiret el Biban, Sebkhet bou Jmel, Sebkhet el Medina. Th. Doct. Etat, Univ. P. et M. Carie, Paris, 380 p.

MEDHIOUB K. et PERTHUISOT J.-P., 1977. Le comportement géochimique des eaux de la Bahiret el Biban. Ses conséquences sur la pêche. *Bull. Off. natn. Pêches Tunisie* 1 (1) : 23-35.

MEDHIOUB K. et PERTHUISOT J.-P., 1981. The influence of peripheral sabkhas on the geochemistry and sedimentology of a Tunisian lagoon : Bahiret el Biban. *Sedimentology* **28** : 679-688.

MORRIS R.C. et DICKEY P.A., 1957. Modern evaporite deposition in Peru. AAPS *Bull.* **41** : 2461-2474.

MUUS R.J.,1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of the dominating species of the shallow beaches of the mesohaline zone. Medd. *Komm. Havundersog. Kbh. (Fisk), NS* **5** (1) : 1-316.

NAUMAN C.P., 1854. Lehrbuch der Geognosie. II, Leipzig.

NICOLAIDOU A., BOURGOUTZANI F., ZENETOS A., GUELORGET O. et PERTHUISOT J.-P., 1988. Distribution of molluscs and polychaetes in coastal lagoon in Greece. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **26** : 337-350.

PERES J.M. et PICARD J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Recl. Trav. St. Mar. Endoume* **31** (47) : 137 p.

PERTHUISOT J.-P., 1975. La Sebkha el Melah de Zarzis. Genèse et évolution d'un bassin salin paralique. *Trav. Lab. Géol. Ecole norm. sup., Paris* **9** : 252 p.

PERTHUISOT J.-P., 1980. Sites et processus de la formation d'évaporites dans la nature actuelle. *Bull. Centre Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine* **4** (1) : 207-233.

PERTHUISOT J.-P., 1983. Introduction générale à l'étude des marais salants de Salin-de-Giraud (Sud de la France) : le cadre géographique et le milieu. *Géologie Méditerranéenne, Marseille,* 309-327.

PERTHUISOT J.-P., 1989. Recent Evaporites *in* Sonnenfeld and Perthuisot J.-P : Brines and Evaporites. *« Short course in Geology, 3, Int. Géol. Congress, Washington,* 65-126.

PERTHUISOT J.-P. et GUELORGET O., 1982a. Le domaine paralique : dynamique biologique et sédimentaire. Comm. XXIe Congr. Intern. Sédimento. Hamilton (Canada). Abstracts, p. 26.

PERTHUISOT J.-P. et GUELORGET O., 1983. Le confinement, paramètre essentiel de la dynamique biologique du domaine paralique. *Sci. Géol. Bul., Strasbourg* **14** (1) : 25-34.

PERTHUISOT J.-P. et GUELORGET O., 1992. Morphologie, organisation hydrologique, hydrochimique et sédimentologique des bassins paraliques. *Vie et Milieu* **42** (2) : 93-109.

PERTHUISOT J.-P. et JAUZEIN A., 1978. Le Khour el Aadid, lagune sursalée de l'Emirat de Qatar. *Rev. Géogr. Phys. Géol. Dynam., Paris (2)* **22** (4) : 347-358.

PERTHUISOT J.-P., GUELORGET O. et CALVARIO J., 1986. Les lagunes-estrans (type Ria Formosa). Organisation, fonctionnement, ressources. Nécessité de leur préservation. *In* : « Os sistemos lagunares do Algarve » Université do Algarve, Faro, Portugal.: 37-54.

PERTHUISOT J.-P., GUELORGET O., FRISONI G.F. et MAURIN A., 1983. Expressions hydrochimiques,

sédimentologiques et biologiques du gradient de confinement dans un partènement salinier abandonné : le Triangle des Bermudas (Santa Pola, Espagne), *Journ. Rech. Océanogr.* **8** (1) : 38-56.

PERTHUISOT J.-P., GUELORGET O., IBRAHIM A., MARGEREL J.-P., MAURIN A. et PIRON-FRENET M., 1990. Organisation hydrochimique, biologique et sédimentologique d'un lac intracontinental à peuplements lagunaires : la Birket Karoun (Fayoum, Egypte). *Geodinamica Acta* **4** (2) : 73-89.

PETIT G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu* **4** (4) : 569-604.

PETIT G., 1962. Quelques considérations sur la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes. *Publ. Staz. Zool. Napoli* **32** : 205-218.

PETIT G. et SCHACHTER D., 1959. Les étangs et les lagunes du littoral méditerranéen et le problème de la classification des eaux saumâtres. *Ocean. Limnol.* **11** : 75-91.

PETIT-MAIRE N. (et coll.), 1982. Le Shati, lac pléistocène du Fezzan (Libye). Ed. CNRS, Paris, 118 p.

PIELOU E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.* **13** : 131-144.

PLAZIAT J.C., 1982. Introduction à l'écologie des milieux de transition eau douce-eau salée par l'identification des paléoenvironnements correspondants. Critique de la notion de domaine margino-littoral. *Mém. Soc. géol. Fr., NS* **144** : 187-206.

PONTHOREAU-GRANET C., 1987. L'organisation biogéologique des milieux paraliques atlantiques. Bassin d'Arcachon, Traict du Croisic. Diplôme Recherche, Univ. Nantes, 144 p.

PRAVASOLI L., 1963. Organic regulation of phytoplancton fertility. *In* : Hill M.N. (ed.). The sea. Ideas and observations in the study of the seas. Intersciences publishers, N.Y., London, 2, 165-219.

QUEMENEUR J., 1974. Les gisements de magnésite du Pays Basque : Cadre géologique et sédimentologique. Genèse de la magnésite en milieu sédimentaire. Thèse 3è Cycle, Univ. P. et M. Curie, 275 p.

QUIGNARD J.P. et ZAOUALI J., 1980. Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichthyologique annotée. *Bull. Off. natn. Pêches. Tunisie* **4** (2) : 293-360.

RELINI G., BARBARO A. et FRANCESCON A., 1972. Distribuzione degli organismi del fouling in relazione all'inquinamento urbano di Venezia. *Atti. Ist. Veneto Sci.* **130** : 433-448.

REMANE A. et SCHLIEPER C., 1956. Die Biologie des Brackwassers. *Die Binnengewässer, Stuttgart* **22** : 348 p.

ROUTHIER P., 1980. Où sont les métaux pour l'avenir ? Les provinces métallogéniques. Essai de métallogénie globale. *Mém. BRGM, Orléans* **105** : 320 p.

RUTTNER-KOLISKO A., 1971. Rotatorian als Indikatoren fûr den chemismus von Binnensalzgewässern. Abhandlung des Natrongewäster. Symposiums Tihany-Szeged-Szarvas. **12** : 283-298.

SACCHI C.F., 1967. Rythmes des facteurs physico-chimiques du milieu saumâtre et leur emploi comme indice de production. *In* : Problèmes de productivité biologique. Masson, Paris, 131-158.

SEGERSTRALE S.G., 1957. Baltic sea. *In* : HEDGPETH J.W. (Ed.), Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. *Mem. Geol. Soc. America* **67** (1) : 751-800.

SEGESTRALE S.G., 1959. Brackish waters classification. A historical survey. *Arch. Oceanogr. Limnol., Venezia* **11** : 7-13.

THOMAS J.-C. et GEISLER D., 1983. Peuplements benthiques à Cyanophycées des marais salants de Salin-de-Giraud (Sud de la France). *Géologie Méditerranéenne, Marseille,* 391-411.

VATOVA A., 1963. Conditions hydrographiques et productivité dans la lagune moyenne de Venise. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* **17** (3) : 753-755.

VUILLEMIN S., 1965. Contribution à l'étude écologique du Lac de Tunis. Biologie de *Mercierella enigmatica* Fauvel. Thèse Etat, Univ. Paris VI. 554 p.

WORMS J. et PASTEUR N., 1982. Polymorphisme biochimique de la palourde, *Venerupis decussata*, de l'Etang du Prévost (France). *Oceanologica Acta* **5** (4) : 395-397.

XIMENES M.C., 1980. Observations sur les faunes ichthyologiques des étangs corses : Biguglia, Diana et Urbino (inventaire, alevinage, croissance et démographie de certaines espèces). Mém. Ingéniorat, USTL, Montpellier. Ronéo. 98 p.

ZANINETTI L., 1983. Les Foraminifères des marais salants de Salin-de-Giraud (Sud de la France) : milieu de vie et transport dans le salin, comparaison avec les microfaunes marines. *Géologie Méditerranéenne, Marseille,* 447-470.

ZENKEVITCH L.A., 1957. Caspian and Aral seas. *In* : Hedgpeth J.W. (Ed.) : Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. *Mem. Geol. Soc. America* **67** (1) : 891-916.

GFCM/CGPM, 1980. GFCM Statistical Bulletin : nominal catches. Bulletin statistique du CGPM : captures nominales, 1968-78. *GFCM stat. Bull./Stat. Bull. CGPM* **3** : 124 p.

*Reçu le 6 mai 1992; received May 6, 1992*
*Accepté le 29 mai 1992; accepted May 29, 1992*

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

*Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.*

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

*Printed in France* *Dépôt légal : 1er trimestre 1992* *Commission paritaire n° 22217*

*Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal 477 — Juillet 1992*

## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

### TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées (ne pas excéder 20 pages) sont présentés en trois jeux complets, sous leur forme définitive.

Le titre du manuscrit doit être le plus court possible; il est suivi du prénom et du nom de l'auteur (ou de chacun des auteurs) ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail.

Chaque manuscrit comportera :

— un résumé en français de 15 lignes maximum figurant en début d'article, suivi de sa traduction en anglais,
— des mots clés français et anglais (6 au maximum) permettant un traitement rapide par les revues analytiques,
— un titre abrégé pour haut de page (60 signes et espaces au plus),
— la traduction anglaise du titre de l'article,
— une liste hors-texte des légendes des illustrations et leur traduction en anglais,
— une liste hors-texte des légendes des tableaux numérotés en chiffres romains et traduites en anglais.

Les noms scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) figurent en italiques ou soulignés d'un seul trait.

Les références bibliographiques des auteurs cités dans le texte sont regroupées à la fin du manuscrit dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes aux modèles suivants :

GRIFFITHS C.L. and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater. Mar. Biol*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative Abundance of species in a benthic community. *In* Biology of Benthic Organisms. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (World list of Scientific Periodicals).

Les notes infrapaginales et les remerciements seront aussi brefs que possible.

### ILLUSTRATIONS

Les figures au trait doivent être exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres « transfert » par caractères autocollants pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est 17 × 24,35 cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de 17/24,35 cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

Regrouper les similis (photographies, lavis...) en planches. Employer une échelle graphique qui sera réduite avec la figure, et un lettrage par transfert. Tableaux et planches similis sont numérotés de I à N en chiffres romains. Limiter le nombre des tableaux et ne retenir que ceux qui sont indispensables à la compréhension du travail.

La revue publie gratuitement 2 planches au trait pleine page et 1 seule planche en simili; les illustrations supplémentaires ou en couleurs sont facturées aux auteurs.

### ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé à l'auteur qui doit retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

Les tirages à part, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

## *INSTRUCTIONS TO AUTHORS*

### TEXT

The manuscript should by typed double-spaced on one side of white paper, format A4, pages numbered (max, 20 pp), and sent in definitive form, in triplicate, to the editor.

The title of the paper should be as concise as possible; it is followed by the first and second name of the author(s) and address of the laboratory at which the work was done. Each manuscript should include :

— a french summary of 15 lines max., followed by the english translation,
— key words in french and english (6 max.) allowing treatment by abstracting journals,
— short version of title (60 signs and spaces max.),
— english translation of the full title,
— a separate list of figure legends in english and french,
— a separate list of numbered tables with their legends in english and scientific names (genera, species, sub-species) should be written in italics or underlined once.

References of papers cited in the text should be listed at the end of the manuscript in alphabetical order, according to the following models :

GRIFFITHS C.L. and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater. Mar. Biol.*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative abundance of species in a benthic community. In Biology of Benthic Organisms. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

The title of a journal must be abbreviated according to the rules set by the World list of Scientific Periodicals.

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

### ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment. As far as possible, figures should be grouped in plates of 17 × 24.35 cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

Photographs and half-tone drawings must always be grouped as plates. Scale bars are reduced with the figures. Number plates and tables in roman numbers on the back. Limit total number of tables to an absolute minimum of items indispensable for clear presentation.

The journal publishes free of charge two plates with line drawings and one plate of half-tone figures per article. Additional illustrations and colour plates are charged to the author(s).

### GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

One set of galley-proofs is sent with the manuscript to the author(s); both proofs and manuscript must be returned to the editor with indications on indispensable corrections and insertion of figures within two weeks.

Reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

**VIE ET MILIEU, 1992, 42 (2)**

***Life and Environment***

## SOMMAIRE – *CONTENTS*

Ecology of coastal lagoons in the Netherlands (Veerse Meer and grevelingen) P.H. Nienhuis 59

L'instabilité physique, facteur d'organisation et de structuration d'un écosystème tropical saumâtre peu profond : la Lagune Ebrié
*Physical instability : factor of organization and structuration of a shallow brackish tropical ecosystem* D. Guiral 73

Morphologie, organisation hydrologique, hydrochimie et sédimentologie des bassins paraliques
*Morphology, hydrological organization, hydrochemistry and sedimentology in paralic basins* J.-P. Perthuisot, O. Guélorget 93

Bacterial communities in coastal lagoons. An overview P. Caumette 111

The meiofauna of coastal lagoon ecosystems and their importance in the food web J. Castel 125

Etude de la dynamique de l'étang de Thau par modèle numérique tridimensionnel
*Dynamical study in the Thau lagoon 3D numerical model* P. Lazure 137

Hétérogénéité génétique et évolution saisonnière du Flet (*Platichthys flesus*, osteichtyes, pleuronectidae) lors de sa phase lagunaire
*Genetic heterogeneity and seasonal evolution of the flounder* (Platichthys flesus, *osteichtyes, pleuronectidae) during its lagoonar phase* P. Berrebi 147

Influence des opérations de dévasage sur les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment (Bassin de Thau – France)
*Incidence of dredging on nutrient fluxes at the sediment-water interface (Thau lagoon – France)* C. Grenz, E. Alliot, D. Baudinet, L. Helis et H. Massé 157

Mécanismes sédimento-génétiques et évolution d'un écosystème lagunaire méditerranéen : l'étang de Vendres (Hérault)
*Sedimento-genetical mecanisms and evolution of a mediterranean lagoonar ecosystem : Vendres lagoon (Hérault)* J.-C. Aloisi, F. Gadel 165

*In* situ metabolism of a benthic community in a shallow brackish lagoon A. Thimel, P.J. Labourg 185

Les lagunes méditerranéennes : des nurseries favorables aux juvéniles de Poissons euryhalins et/ou des pièges redoutables pour eux ? Analyse critique de la croissance des populations de Muges de plusieurs étangs saumâtres du Languedoc-Roussillon, au cours de leur première année de vie.
*Mediterranean lagoons : favorable nurseries and/or dangerous traps for juvenile euryhaline fish ? Critical analysis of the growth of grey mullet populations (1st year of life) from several brackish water lagoons in the Languedoc-Roussillon* J. Bruslé, M. Cambrony 193

Confinement et biocénoses paraliques
*Confinement and paralic biocenoses* F. Sacchi, A.O. Ambrogi 207

Paralic ecosystems. Biological organization and functionning O. Guélorget, J.-P. Perthuisot 215

Analysé dans / *indexed in :* Biological Abstracts, Bulletin signalétique du CNRS, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Animal Behaviourial Abstracts, Marine Science Contents Tables, Current awareness in Biological Sciences, Excerpta Medica, Bowker international Serials Data base.