

ÉTUDE DE BIOTOPES A SCROBICULARIA PLANA DA COSTA

par

Michel Guérin

Institut des Hautes Etudes de Tananarive

Résumé

L'auteur a étudié plusieurs biotopes à *Scrobicularia plana* de la région de Roscoff.

Les principaux types de faciès sont décrits et leurs conditions écologiques (granulométrie, caractères chimiques du sédiment, caractères physiques des eaux interstitielles, macrofaune associée) sont définies.

Les Scrobiculaires ne sont pas liées aux sédiments vaseux. Une couche d'eau superficielle persiste pendant la plus grande partie de l'émersion dans ces biotopes. La granulométrie présente des maxima constants pour les différents types de faciès et l'eau interstitielle présente une forte tendance à la dessalure. Les espèces les plus fréquemment associées à *Scrobicularia plana* sont *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator*.

Les Scrobiculaires sont à placer entre les espèces des faunes proprement saumâtres et celles des faunes proprement marines.

Les taches à Scrobiculaires de l'Aber constituent un milieu très spécial où la dessalure entraîne des conditions écologiques qui les font grandement différer des faciès à Arénicoles environnants.

INTRODUCTION

L'écologie des faciès meubles de la zone intercotidale fournit au biologiste un vaste domaine de travail.

Les recherches préliminaires à l'étude écologique de quelques animaux fouisseurs m'ont convaincu que de telles études ne se justifiaient qu'au niveau de l'espèce. Un certain nombre d'espèces ainsi étudiées, il est alors possible de tenter une synthèse au niveau du groupe auquel appartiennent ces espèces.

Afin de mener à bien une telle étude, il est nécessaire que l'espèce choisie se rencontre en des biotopes aussi bien délimités que possible et qu'elle y soit représentée par un nombre d'individus élevé.

Il serait souhaitable, d'autre part, que l'étude écologique d'une espèce soit menée dans toute son aire de répartition. Pour des raisons matérielles diverses, l'écologiste se limite en général à une région bien déterminée, mais il reste alors nécessaire de s'adresser aux biotopes les plus variés afin de rechercher le plus grand éventail de conditions écologiques favorables aux individus ou compatibles avec leur survie.

Scrobicularia plana Da Costa (Eulamellibranchia Scrobiculariidae) m'a semblé répondre assez bien à ces exigences.

On rencontre les Scrobiculaires en des secteurs limités des faciès meubles d'estuaires et de quelques grèves. Leur découverte est facile grâce à la trace étoilée caractéristique due au mouvement des siphons, trace qui persiste à la surface du sable à marée basse.

Les nombreux travaux traitant de la biologie des Scrobiculaires (mode de vie, nutrition, etc.) m'ont fourni d'importantes données de base pour cette étude qui a été menée dans les environs immédiats de Roscoff (Aber, île de Batz, estuaires de l'Oder et de la Penzé). Une quarantaine de « stations à Scrobiculaires » ont été étudiées, ainsi que l'environnement de ces stations pendant l'été 1959. La région envisagée étant limitée, les conclusions et hypothèses auront une valeur locale.

L'écologie des Scrobiculaires pose le problème des faunes saumâtres.

Monod (1926) définit comme espèces saumâtres, les espèces qui ne se rencontrent jamais ni dans l'eau douce ni dans la mer en des faciès identiques. Dans la liste — très courte — des espèces saumâtres ainsi définies, Monod cite *Scrobicularia plana* avec un point d'interrogation.

Spooner et Moore (1940) rangent de façon voisine *Scrobicularia plana* dans les espèces d'estuaires avec *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator*.

Fischer (1929) retire *Scrobicularia plana* de cette liste. En de nombreux lieux où il a rencontré cette espèce, « il n'existe pas la moindre dessalure (mais il existe le substratum favori de l'espèce, la vase) ». D'après le contexte, on peut préciser que c'est l'eau qui recouvre les biotopes à Scrobiculaires qui n'est pas dessalée ; rien n'est dit sur l'eau interstitielle.

La question des faunes saumâtres intéresse également le géologue car il peut éclairer le problème des fossiles de faciès. Ainsi, Bourcart et Francis-Bœuf (1942), citant *Scrobicularia* parmi les « espèces qui sont spécifiques des vases d'estuaire », indiquent que *Scrobicularia* (et *Mya*) « serviront de fossiles caractéristiques pour diagnostiquer des formations d'origine fluvio-marine », pour le géologue qui étudiera plus tard des formations actuelles.

L'étude des biotopes à Scrobiculaires est donc intéressante à plus d'un titre pour l'écologiste et pour le géologue.

J'apporte ici mes vifs remerciements à Monsieur le Professeur Prenant qui a bien voulu marquer de l'intérêt pour ce travail et à Monsieur le Professeur Teissier qui a bien voulu me recevoir à la Station Biologique de Roscoff.

A. LES FACIÈS A SCROBICULAIRES

De Beauchamp (1914) indique les principaux lieux où se rencontrent les Scrobiculaires. Le fascicule de l'Inventaire de la Faune Marine de Roscoff consacré aux Mollusques fournit également une liste de stations à Scrobiculaires.

Ces animaux se rencontrent en de nombreux endroits : grèves sablo-vaseuses (Aber, port de Batz), estuaires (Oder, rivière de Penzé) mais, en chaque lieu, les Scrobiculaires sont groupées en taches ou zones, en général bien délimitées et séparées par d'importantes surfaces sans Scrobiculaire.

Faciès de grèves sablo-vaseuses

C'est dans l'Aber de Roscoff que ces faciès sont les plus caractéristiques.

Les Scrobiculaires s'y rencontrent en de nombreux points qui semblent sans rapport entre eux au premier abord.

Rullier (1959) dans son important travail sur l'Aber dresse une carte de répartition des Scrobiculaires, mais n'en signale pas dans la partie située au nord du ruisseau bien que de nombreux individus puissent être rencontrés dans cette zone et particulièrement à proximité de la digue du polder.

On peut distinguer deux séries de faciès suivant les niveaux auxquels on rencontre les Scrobiculaires.

1. Faciès de l'horizon des sources.

Il est fréquent de rencontrer des Scrobiculaires aux points où l'eau, suintant régulièrement à marée basse, maintient la surface du sable mouillée pendant la totalité ou la plus grande partie de l'émersion.

L'expression « horizon des sources », bien que classique, ne devrait être utilisée que lorsqu'il s'agit d'exsudation d'eau douce. Dans l'Aber, l'eau qui sourd à ce niveau est un mélange en proportions variables d'eau douce et d'eau de mer (suivant les lieux, les conditions de marée et atmosphériques). J'emploie donc l'expression « horizon des sources » pour sa commodité, elle implique une dessalure fréquente, mais pas forcément importante, des exsudations de ce niveau.

Le niveau de ces zones est de 7,0 m à 7,2 m environ et se trouve donc juste au-dessous de la sortie d'eau de l'horizon des sources. Les Scrobiculaires occupent une bande discontinue à ce niveau.

C'est dans un faciès semblable que se rencontrent les Scrobiculaires de Batz.

2. Faciès de taches.

On rencontre dans l'Aber des taches de quelques mètres de diamètre, taches visibles de loin grâce à l'aspect particulièrement brillant qu'y présente le sédiment.

Rullier, qui signale l'existence de ces taches, remarque le premier qu'elles sont caractérisées par des résurgences d'eau douce. Durant l'été 1959, Amoureux a étudié l'évolution de la chlorinité et de la teneur en oxygène dans ces taches au cours de la marée basse et indique les éléments de la faune qu'on y rencontre.

Les niveaux de ces taches sont variés en rapport probable avec les irrégularités de la couche d'argile bleue qui tapisse l'Aber sous le sédiment, mais ces niveaux restent toujours élevés.

Près de la digue du polder de l'Aber, ces taches occupent un niveau de 6,8 m. Vers le milieu du fond de l'Aber, au niveau du lieudit Kerjoie, deux séries de taches se rencontrent entre le rivage et le ruisseau ; la première série occupe un niveau de 6,8 m environ, la deuxième un niveau de 6,3 m.

Dans ce type de faciès encore, les Scrobiculaires occupent toujours un niveau élevé qui ne descend pas au-dessous de 6,0 m.

Faciès d'estuaire

Les Scrobiculaires se rencontrent en abondance dans les estuaires de la Penzé et surtout de l'Odern.

L'Odern, petit ruisseau à l'Ouest de Santec, débouche dans la mer par un estuaire sableux très développé.

Cet estuaire d'un à deux kilomètres de long montre un schorre creusé de cuvettes et une slikke sableuse dans laquelle se rencontrent les Scrobiculaires.

Vers l'aval, le schorre devient plus étroit alors que la slikke devient plus importante et bientôt, le schorre s'interrompt, l'estuaire s'élargit et se confond avec la grève sableuse.

Les Scrobiculaires se rencontrent tout au long de la slikke, mais la densité en individus est fort variable. Les points à forte concentration sont ceux où le sable reste longtemps mouillé en surface à marée basse ou en morte eau, grâce aux ruisselets de décharge des cuvettes du schorre.

Il est impossible de mesurer un niveau dans un estuaire pour plusieurs raisons (et en particulier à cause du retard à la marée), mais on peut dire qu'en ce qui concerne les durées relatives d'émersion et d'immersion, la slikke de l'estuaire de l'Oderne occupe une situation comparable aux faciès sableux des grèves situées au-dessus du niveau de 6,0 m.

En amont, les Scrobiculaires disparaissent en même temps que la slikke et il est permis de penser que l'on pourrait les rencontrer beaucoup plus loin si le substrat favorable s'y rencontrait.

Conclusion

Si la répartition des Scrobiculaires paraît variée à première vue, l'étude montre que ces animaux se rencontrent toujours en des niveaux élevés où l'émersion est longue, mais en des stations où la surface du sable reste humide pendant la plus grande partie de la marée basse.

Deux des faciès décrits (faciès de l'horizon des sources et faciès d'estuaire) paraissent assez généraux. Le faciès de taches, très spécial, semble au contraire lié à une particularité structurale de l'Aber.

B. LES CONDITIONS PHYSICO-CHIMIQUES DES BIOTOPES

A SCROBICULAIRES

Les Scrobiculaires se rencontrent exclusivement dans les faciès meubles, mais la répartition des individus en zones étroites et souvent bien délimitées demande explication.

J'ai cherché à étudier les conditions physico-chimiques ainsi que leurs variations dans les biotopes à Scrobiculaires et dans leur environnement immédiat.

Les méthodes de mesure ont été choisies simples et rapides afin de pouvoir multiplier les résultats. Je n'ai pas cherché à atteindre une grande précision — par ailleurs souvent illusoire — en raison des causes d'erreurs inhérentes au mode de collection des échantillons de sédiments et des eaux associées.

Teneur en eau des sédiments

Un poids déterminé de sédiment fraîchement récolté est soumis à une dessiccation au four à 110° pendant 24 heures. La perte de poids à la dessiccation fournit la teneur en eau par un calcul simple.

Il est nécessaire de procéder à une correction de salinité. Lors de la dessiccation, en effet, les sels de l'eau interstitielle cristallisent et restent avec le sédiment sec. La salinité de l'eau interstitielle étant mesurée dans chaque cas, il est facile d'apporter une correction à cette erreur systématique et d'ailleurs importante.

Toutes les valeurs de teneur en eau données ci-dessous sont les teneurs en % du poids de sédiment frais, correction faite. Le sédiment frais est recueilli 2 à 3 heures après le retrait de la mer. J'ai montré ailleurs que la teneur en eau pouvait s'abaisser rapidement dans les deux premières heures suivant l'émersion, mais qu'elle décroissait peu ensuite.

La description des faciès à Scrobiculaires a montré que les sédiments abritant ces animaux sont, le plus souvent, recouverts d'une mince lame d'eau durant la marée basse.

La teneur en eau des sédiments des faciès à Scrobiculaires de l'horizon des sources de l'Aber varie entre 15 et 25 %. Sous l'effet de nombreux facteurs (marée, conditions atmosphériques, grain du sédiment, etc.), cette teneur est toujours nettement plus élevée que celle des sédiments des niveaux immédiatement supérieurs à l'horizon des sources.

En ce qui concerne les faciès de taches, la teneur en eau des taches est nettement plus élevée qu'au voisinage (lorsque la zone considérée se présente par ailleurs de façon homogène).

Cette différence apparaît fort bien sur la figure 1 ; la courbe a été dressée à partir de mesures effectuées suivant une ligne traversant plusieurs taches voisines du fond de l'Aber le 28 juillet 1959.

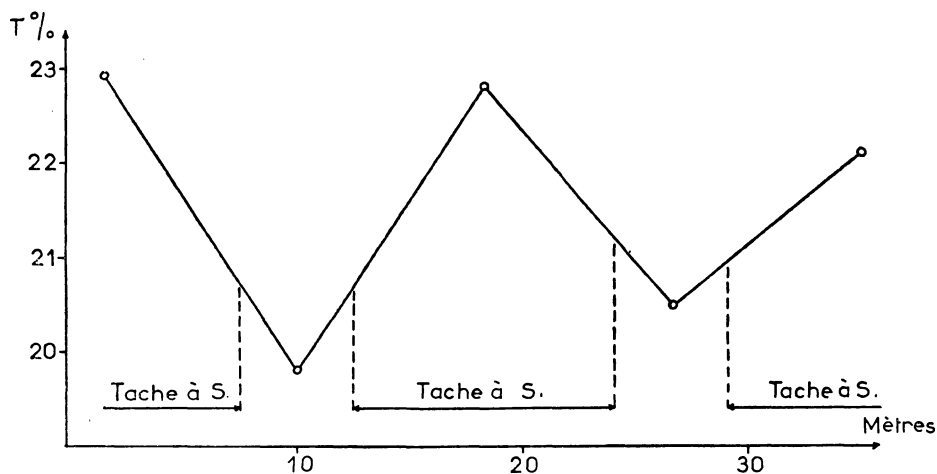


FIG. 1. — Teneur en eau des sédiments dans et entre les taches à Scrobiculaires (Aber).

La teneur en eau des sédiments à Scrobiculaires de l'estuaire de l'Odern est toujours très élevée et se tient entre 28 et 33 %. Une structure particulière du sédiment doit créer un volume de vides important ; par ailleurs le schorre libère lentement, à marée basse, l'importante masse d'eau accumulée à marée haute. Le rôle de volant joué par le schorre explique la localisation des Scrobiculaires dans la seule partie sableuse de l'estuaire dominée par le schorre.

Les sédiments à Scrobiculaires se caractérisent donc par leur haute teneur en eau interstitielle, teneur par ailleurs variable avec la granulométrie du sédiment. Cette teneur élevée est en rapport direct avec le film d'eau qui recouvre constamment les biotopes à Scrobiculaires. Le maintien de la lame d'eau superficielle à marée basse sous l'effet de divers mécanismes, est l'un des facteurs qui expliquent la localisation des Scrobiculaires.

Caractères physico-chimiques des eaux associées

L'eau de gravitation des sédiments est recueillie à marée basse dans un trou creusé à la bêche. Sur chacun des échantillons d'eau recueillie ont été mesurés pH, teneur en oxygène dissous et chlorinité.

I. pH.

Le pH a été mesuré à l'aide de colorants (rouge neutre, phénolphthaleïne, bleu de thymol, rouge de crésol) dont les couleurs franches de part et d'autre de la zone de virage donnent des indications précises. L'opération est facile sur le terrain.

Le pH de l'eau interstitielle est nettement plus faible que celui de l'eau qui recouvre le biotope à marée haute (abaissement en rapport avec l'activité des microorganismes). Le pH de l'eau de mer de surface est de 8,0-8,1, les pH mesurés se sont échelonnés entre 7,8 et 6,8, les pH les plus bas étant trouvés dans l'estuaire de l'Odern.

II. Teneur en oxygène dissous.

La méthode de Nicloux a été retenue pour sa commodité. Le volume d'eau à analyser étant parfois faible, les tubes de Nicloux ont été choisis d'un volume de 15 cm³ environ.

Les eaux interstitielles des faciès à Scrobiculaires de l'horizon des sources montrent une teneur en oxygène dissous variable mais souvent assez faible : 1,5 mg par litre par exemple à quelques mètres de la digue du fond de l'Aber, en un point où le sédiment est noirâtre.

On sait que, dans l'Aber, le sédiment présente une couche claire, oxygénée, superficielle, de 1 à 2 cm d'épaisseur passant très vite au-dessous à une zone noirâtre où les phénomènes réducteurs sont importants.

Dans les taches, au contraire, une section à la bêche montre, au maximum de complexité, de la surface à la profondeur : une couche de 2 à 3 mm de sable clair oxygéné, une couche de quelques millimètres de sable noirâtre donc peu oxygéné, puis sur plusieurs centimètres, le sable est jaune clair, très oxygéné. La couche noirâtre au voisinage de la surface peut ne pas exister, le sable apparaissant alors jaune de la surface à la profondeur.

Il est clair que, dans les taches, se surajoute un phénomène d'oxygénation en profondeur. Cette oxygénation est le fait de l'apport d'eau douce dont j'ai parlé plus haut.

Entre la tache à Scrobiculaires et son environnement, la transition est brusque. Sur quelques mètres, la stratification verticale du sable change totalement.

La teneur de l'eau interstitielle en oxygène dissous est, hors des taches, toujours inférieure à 2 mg/l et même parfois nulle. Dans les taches, au contraire, la teneur en oxygène, jamais inférieure à 3 mg/l, atteint fréquemment 7 à 10 mg/l et quelquefois 20 mg/l (valeur très supérieure à la saturation).

Dans l'estuaire de l'Odern, la teneur en oxygène dissous dans les biotopes à Scrobiculaires n'est jamais nulle (le sable prend rarement, même en profondeur, une teinte noirâtre). Cette teneur varie de 1 à 3 mg/l (la teneur de l'eau de la rivière à marée basse est de 7 à 8 mg/l).

En un même point, la teneur est nettement plus élevée en vive eau qu'en morte eau. Par ailleurs, l'oxygénation est plus forte en aval (2,5 mg/l en moyenne) qu'en amont (1 mg/l en moyenne). Les fermentations des débris du schorre justifient en grande partie ces deux données.

III. Chlorinité.

J'ai utilisé pour sa mesure la méthode de Knudsen, le titre du nitrate d'argent étant vérifié par référence à l'« eau normale » de Copenhague. Les résultats sont donnés en chlorinité dont la notion est d'usage courant en Océanographie.

Dans le faciès de l'horizon des sources, la chlorinité est de 17 à 20 ‰ (la chlorinité de l'eau de mer superficielle est de 19 à 19,5 ‰). L'eau interstitielle peut donc y être légèrement dessalée (à l'horizon des sources

suinte toujours un peu d'eau saumâtre). L'été 1959 a été particulièrement beau et sec ; mais il est certain que dans des conditions climatiques moins exceptionnelles, la dessalure peut être importante. L'eau interstitielle de ces faciès peut donc devenir facilement saumâtre. Par ailleurs, par évaporation, cette eau peut aussi se sursaler légèrement à marée basse.

Alors que l'eau des sables environnant les taches se sursale légèrement par évaporation à marée basse, l'eau interstitielle des faciès de taches se dessale très vite au contraire : en un cas extrême, la chlorinité s'est abaissée à 0,4 ‰.

Cette dessalure importante constitue le caractère essentiel de ce milieu particulier. Il est hors de doute que, pour des raisons géologiques, la nappe phréatique continentale fournit des résurgences en ces points particuliers.

On se souvient que Fischer (1929) retire *Scrobicularia* de la liste des espèces saumâtres car, en plusieurs points où il a rencontré cette espèce, l'eau qui recouvre les biotopes à Scrobiculaires n'est pas dessalée. Dans le

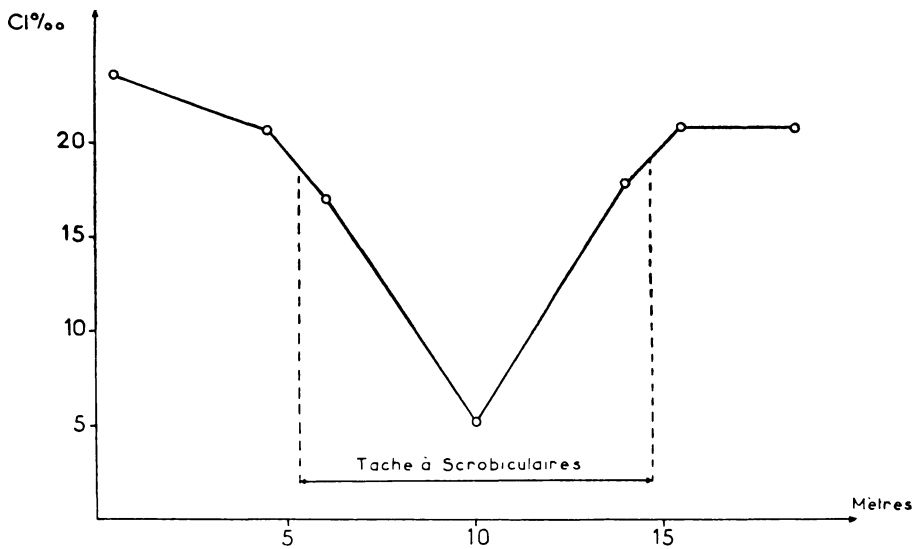


FIG. 2. — Chlorinité dans une tache et son environnement immédiat (Aber).

cas des taches, il en est de même et l'argument de Fischer apparaît donc insuffisant.

Ainsi que le montre le graphique de la figure 2, la dessalure maxima au centre de la tache, diminue rapidement vers la périphérie et passe régulièrement à celle du milieu environnant. Nous avons vu que dans les taches la teneur en eau est plus élevée qu'à l'extérieur. Cette teneur élevée traduit un apport d'eau aux taches. La baisse de chlorinité indique que cette eau est douce ou pour le moins très dessalée.

Dans les biotopes à Scrobiculaires de l'estuaire de l'Odern, la chlorinité des eaux interstitielles, relativement faible (12 ‰ en moyenne), s'élève régulièrement d'amont en aval : de 6 à 9 ‰ là où commence la slikke, elle passe à 15 à 17 ‰ là où le schorre disparaît.

Le graphique de la figure 3, établi le 4 août 1959 en une station très riche en Scrobiculaires, montre que la chlorinité de l'eau interstitielle de la slikke décroît régulièrement du schorre au bord du chenal.

Parmi les faciès à Scrobiculaires rencontrés, certains sont constamment dessalés (faciès de taches, faciès d'estuaire), les autres (faciès de

l'horizon des sources) sont ou non saumâtres suivant les conditions climatiques du moment. Les Scrobiculaires ont une grande euryhalinité puisqu'on les rencontre depuis des milieux légèrement sursalés jusqu'à des milieux à salinité très faible.

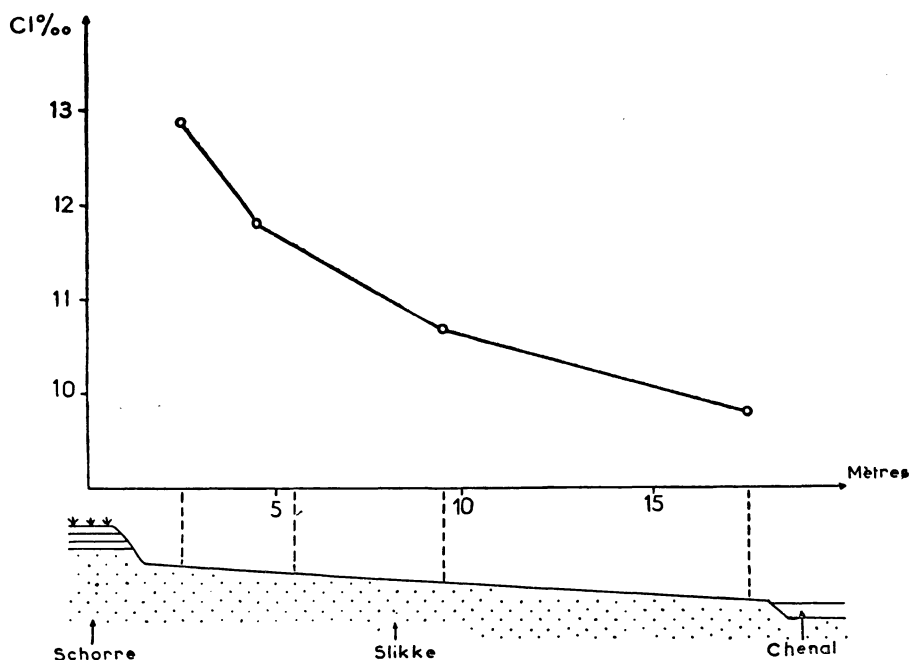


FIG. 3. — Chlorinité dans la slikke du pied du schorre au bord du chenal (estuaire de l'Oder).

Caractères des sédiments

La structure physique d'un sédiment, sa composition chimique, sont des éléments importants dans la biologie d'une espèce fouisseuse.

I. Granulométrie.

L'importance de la granulométrie, facteur écologique fondamental, a été bien mise en évidence par Prenant. J'ai utilisé ses méthodes pour l'étude mécanique des sédiments et l'expression des résultats.

Le sédiment est tamisé sur une série de tamis dont les dimensions de mailles suivent une échelle logarithmique (série AFNOR). La fraction fine ($< 50 \mu$) est étudiée par tamisage au mouillé. Les résultats sont traduits en pourcentages pondéraux par tamis.

Une classification sommaire en phases granulométriques permet de comparer simplement les sédiments entre eux :

- Graviers : $> 2 \text{ mm}$
- Sables grossiers : entre 2 mm et 200μ
- Sables fins : entre 200μ et 50μ
- « Vase » : $< 50 \mu$

Par ailleurs, les courbes granulométriques suivantes ont été construites :

— La courbe cumulative classique : les logarithmes des dimensions de mailles sont portés en abscisses, la valeur arithmétique correspondante des

pourcentages cumulés en ordonnées. Les pourcentages sont cumulés à partir des tamis les plus fins.

— La courbe des pourcentages par différences de mailles. Les abscisses sont les mêmes que dans la courbe précédente, en ordonnées est porté pour chaque tamis le rapport (multiplié par 100) entre le pourcentage par tamis et la différence de mailles entre le tamis immédiatement supérieur et le tamis considéré.

Sédiments des faciès de l'horizon des sources.

Ces sédiments sont fort variés. La figure 4 donne les courbes des pourcentages par différences de mailles d'un sédiment grossier (courbe α) et d'un sédiment moyennement fin (courbe β).

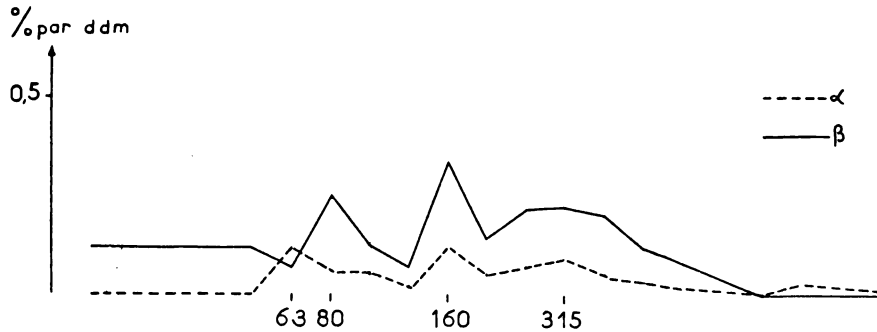


FIG. 4. — Graphiques granulométriques (pourcentages par différences de mailles) de deux sédiments à Scrobiculaires (faciès de l'horizon des sources de l'Aber).

Si les deux courbes sont, en gros, voisines, la partie fine du sable α forme seulement 10 % (0 % de vase et 10 % de sables fins) contre 32 % pour le sable β (6 % de vase et 26 % de sable fin).

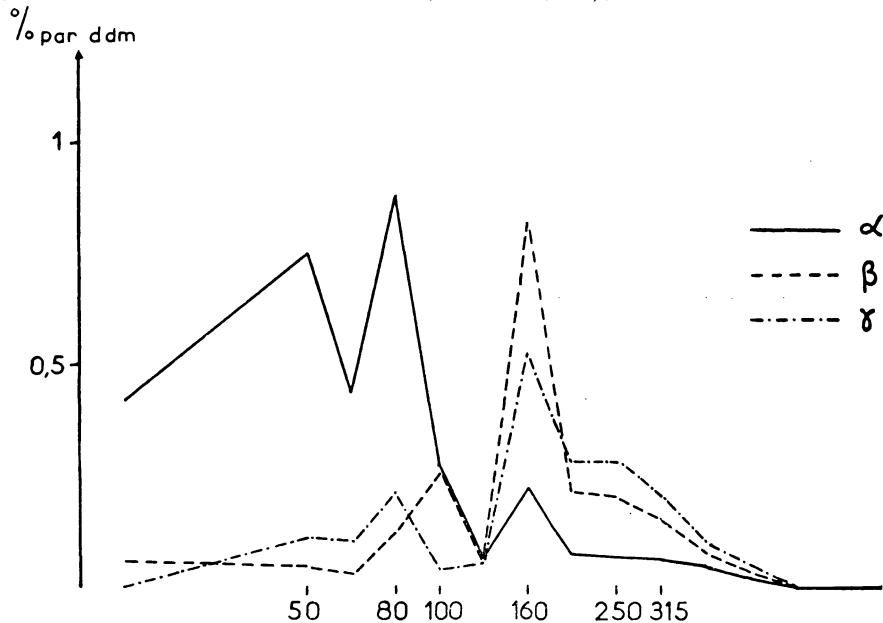


FIG. 5. — Graphiques granulométriques (pourcentages par différences de mailles) de sédiments d'une tache à Scrobiculaires (Aber).

C'est dans cette zone, à quelques dizaines de mètres des sables précédents, qu'affleure l'argile bleue. Ce substrat n'a pas pu être analysé par tamisage. Les Scrobiculaires sont, en ce point, les seuls éléments de la macrofaune.

Sédiments des faciès de taches.

Les sédiments de taches aussi différentes que possible par leur aspect et leur position géographique ont été comparés. La figure 5 comporte les courbes des pourcentages par différences de mailles de sédiments de trois de ces taches (α , β , γ) en des points à densité en Scrobiculaires élevée.

Si ces courbes présentent des maxima communs (250-315 μ , 160 μ , 80-100 μ et 50 μ), il apparaît que la proportion de vase est très variable :

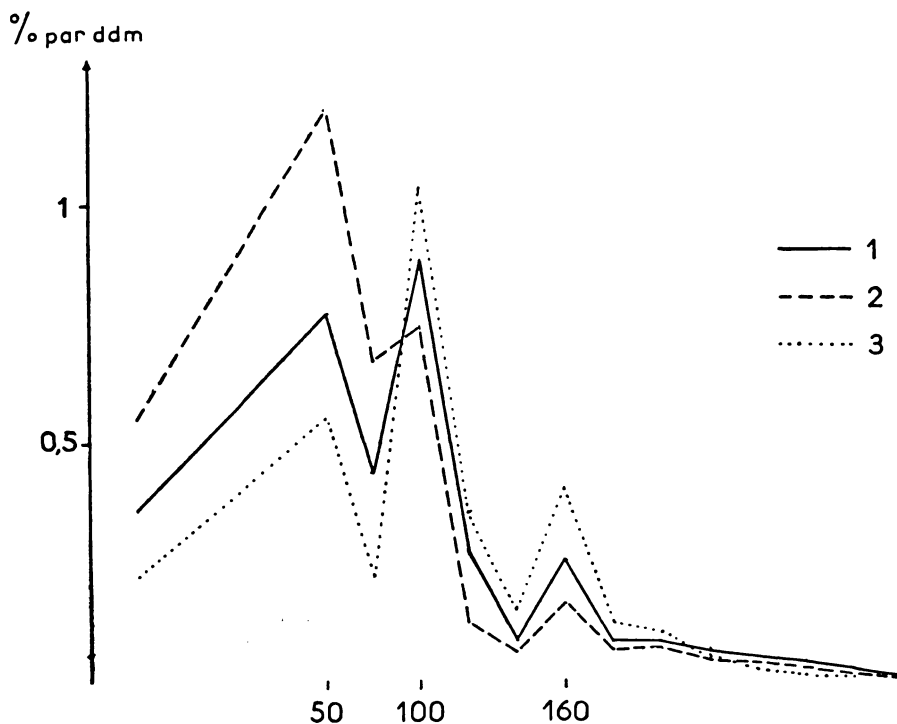


FIG. 6. — Graphiques granulométriques (pourcentages par différences de mailles) de sédiments d'une tache à Scrobiculaires (1 et 2) et d'un sédiment voisin (3).

20,8 % pour α , 3,3 % pour γ , 0,6 % pour β . Ceci montre clairement que biotope à Scrobiculaires n'est pas synonyme de teneur en vase élevée.

La comparaison des sédiments des taches et des sédiments à Arénicoles immédiatement voisins est intéressante.

La figure 6 juxtapose 3 courbes granulométriques par différences de mailles. Les sédiments 1 et 2 ont été prélevés dans une même tache et étaient distants de 20 mètres environ. Le sédiment 3 a été prélevé hors de la tache à 2 mètres environ de celle-ci.

La figure 7 juxtapose 4 courbes granulométriques en pourcentages cumulés. Les sédiments 1 et 2 ont été prélevés dans deux taches voisines. Les sédiments 3 et 4 ont été prélevés dans le faciès à Arénicoles, pour 3 à égale distance de 1 et de 2, pour 4 à quelques mètres au-delà de 2.

Il est clair, d'après ces figures, que les sédiments des taches sont à tendance plus fine que ceux de l'environnement immédiat. Il y a là un fait curieux.

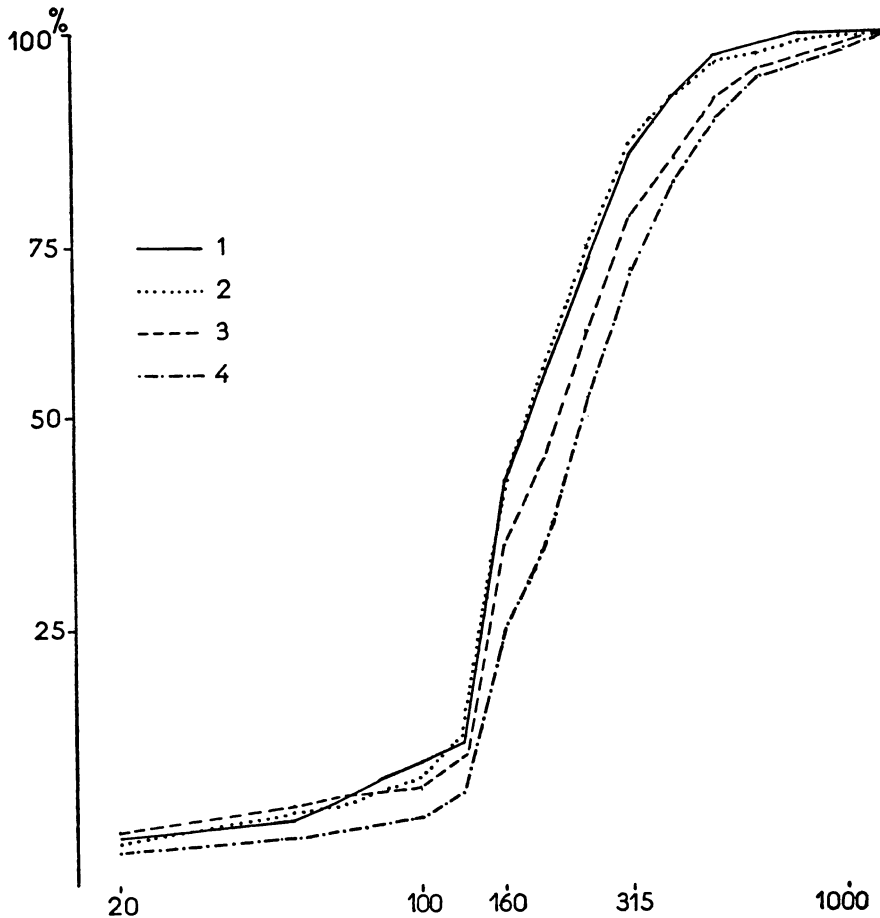


FIG. 7. — Graphiques granulométriques (pourcentages cumulés) de sédiments de deux taches à Scrobiculaires (1 et 2) et de sédiments voisins (3 et 4).

Sédiments des faciès de l'estuaire de l'Odern.

La structure granulométrique de la slikke est assez bien définie et constante d'amont en aval.

Les graphiques des pourcentages par différences de mailles de la figure 8 montrent deux maxima séparés par une classe creuse plus ou moins importante :

- un maximum en clocher pour 160 μ (descendant parfois à 120 μ) ;
- un maximum également important dans la zone 80-100 μ .

La teneur en vase, assez faible, oscille entre 2,5 et 5 %. En un point, d'ailleurs particulièrement riche en Scrobiculaires, elle atteint 8 %.

Les 4 courbes de la figure 8 correspondent à 4 sédiments prélevés le long d'une perpendiculaire au schorre et au chenal. Le sédiment 1 est prélevé au pied du schorre, le sédiment 4 au bord du chenal. Lorsque l'on s'éloigne du schorre, le tri devient moins bon sur 80-100 μ , tandis qu'il

s'améliore sur 160-125 μ . Ce fait peut être dû à des mélanges en proportions diverses de sables de la dune de Santec (qui surplombe le schorre) et de sables en provenance de la partie plus proprement marine de l'estuaire.

L'étude précédente montre que si les sédiments à Scrobiculaires sont variés, ils possèdent en commun deux maxima nets, l'un aux environs de 160 μ , l'autre vers 80-100 μ . S'y ajoute fréquemment un autre maximum vers 250-315 μ .

La teneur en vase, très variable (de 0 à 30 %, mais en général très inférieure à 10 %), montre combien est erronée l'idée suivant laquelle vases et vases sableuses sont les seuls milieux susceptibles de constituer des biotopes à Scrobiculaires.

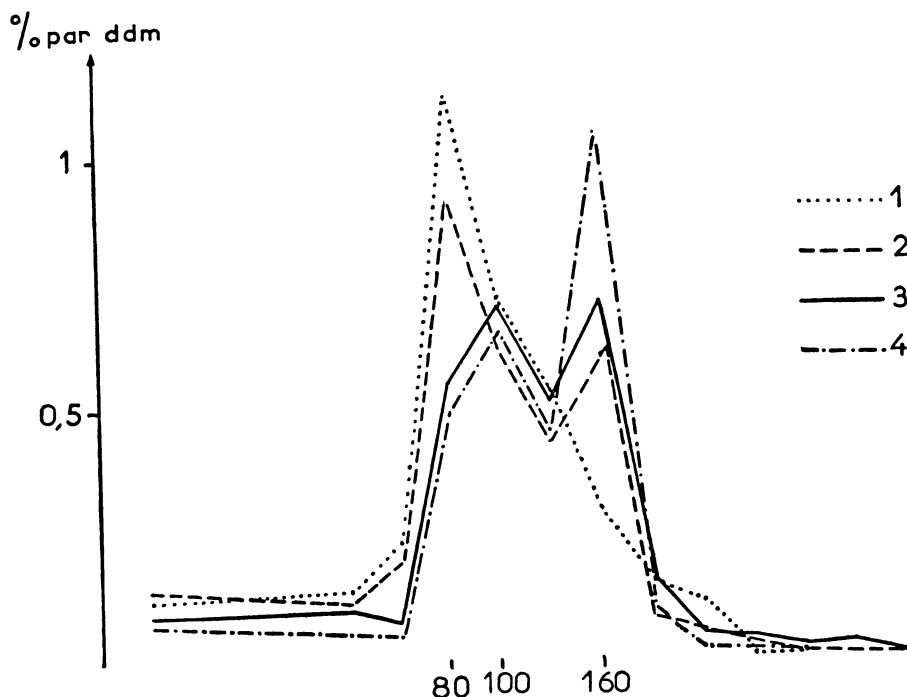


FIG. 8. — Graphiques granulométriques (pourcentages par différences de mailles) de quatre sédiments de la slikke de l'estuaire de l'Odern prélevés le long d'une perpendiculaire au schorre et au chenal.

II. Teneur en carbonate de calcium et en matière organique.

La teneur en carbonate de calcium peut être évaluée par de simples pesées avant et après dissolution du calcaire à l'aide d'acide chlorhydrique dilué.

Cette teneur, très variable, ne dépasse pas 1,3 % dans les faciès à Scrobiculaires de l'Aber. Elle est par contre de 50 à 70 % dans la slikke de l'Odern.

Les procédés d'usage courant en analyse de sols ont été retenus pour mesurer la teneur en matière organique du sédiment (matière organique totale, azote organique, carbone organique et humus).

Seule la mesure du carbone organique (méthode Anne) fournit des résultats cohérents mais les nombreuses mesures effectuées ont montré qu'il

n'était pas possible de trouver un coefficient de proportionnalité entre carbone ou azote organique et matière organique totale (rapports qui sont utilisés en pédologie).

Le rapport $\frac{\text{carbone organique (méthode Anne)}}{\text{azote organique (méthode de Kjeldhal)}}$ a aussi fourni quelques résultats intéressants.

La teneur en carbone organique, très variable, est de l'ordre de quelques grammes %.

— Dans les faciès à Scrobiculaires de l'horizon des sources de l'Aber, cette teneur varie de 1 à 3 % suivant les points.

— La teneur en carbone organique, très variable, est de l'ordre de 2,5 % dans les taches à Scrobiculaires, mais la teneur dans les taches est toujours supérieure de 5 à 30 % de sa valeur dans les faciès à Arénicoles immédiatement voisins. Le graphique de la figure 9, dressé pour des taches

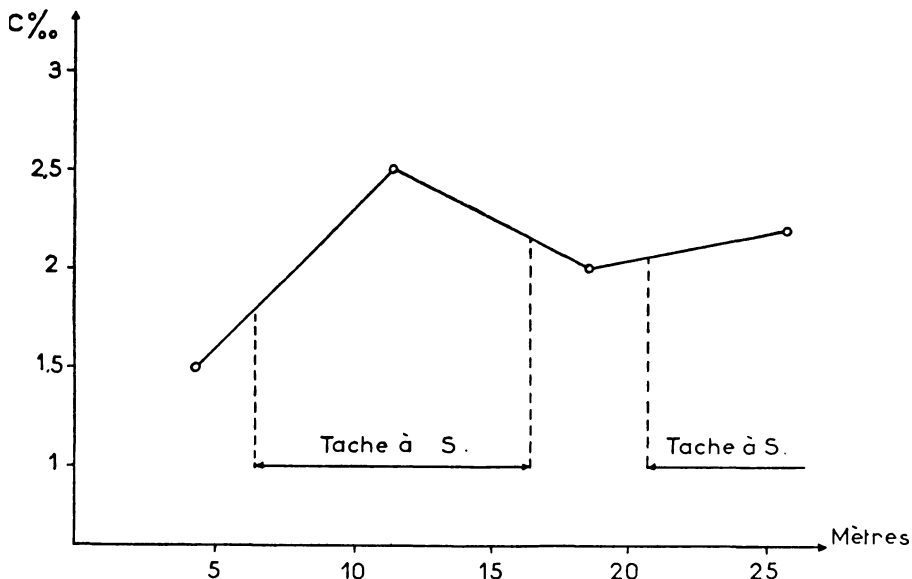


FIG. 9. — Teneur en carbone organique des sédiments dans et entre les taches à Scrobiculaires (Aber).

du fond de l'Aber situées en gros sur la même courbe de niveau (mesures du 28 juillet 1959) en fournit un exemple.

— Dans le segment sableux de l'estuaire de l'Odern où l'on rencontre les Scrobiculaires, la teneur en carbone organique, assez élevée, se tient souvent entre 5 et 8 %, atteignant même 20 % au pied du schorre d'où l'eau de ruissellement entraîne à marée basse des masses importantes de produits de décomposition de matières végétales. Il s'établit ainsi un gradient de carbone organique dans la slikke entre le chenal et le schorre. Le graphique de la figure 10 a été dressé le 4 août 1959 le long d'une perpendiculaire au schorre et au chenal, tout au long de laquelle on trouve de nombreux individus de Scrobiculaires. Le gradient y apparaît nettement.

La teneur en carbone organique décroît assez régulièrement d'amont en aval tout au long de la slikke. A 3 mètres du chenal, cette teneur est de 7 à 9 % en moyenne, en amont ; elle tombe à 2,5 % environ à la disparition du schorre, en aval.

La densité en Scrobiculaires n'est pas fonction directe de la teneur en carbone organique. Tel point dont la teneur est de 19,2 % ne montre

que de rares traces de *Scrobiculaires*, alors qu'en des points dont la teneur est de 2,5 à 3 ‰, les traces de *Scrobiculaires* sont très abondantes.

La teneur en azote étant faible et l'erreur absolue élevée, le rapport $\frac{C}{N}$ n'a pas grand sens pour un seul échantillon, mais la moyenne des rapports établis par un nombre d'échantillons suffisamment élevé présente un intérêt certain.

Les moyennes obtenues sont de 10,4 ‰ pour les biotopes à *Scrobiculaires* de l'Aber, contre 21,7 ‰ pour ceux de l'estuaire de l'Odern, soit à peu près le double. Ceci s'explique fort bien si l'on considère l'importance de la matière organique d'origine végétale fournie à la slikke par les débris du schorre.

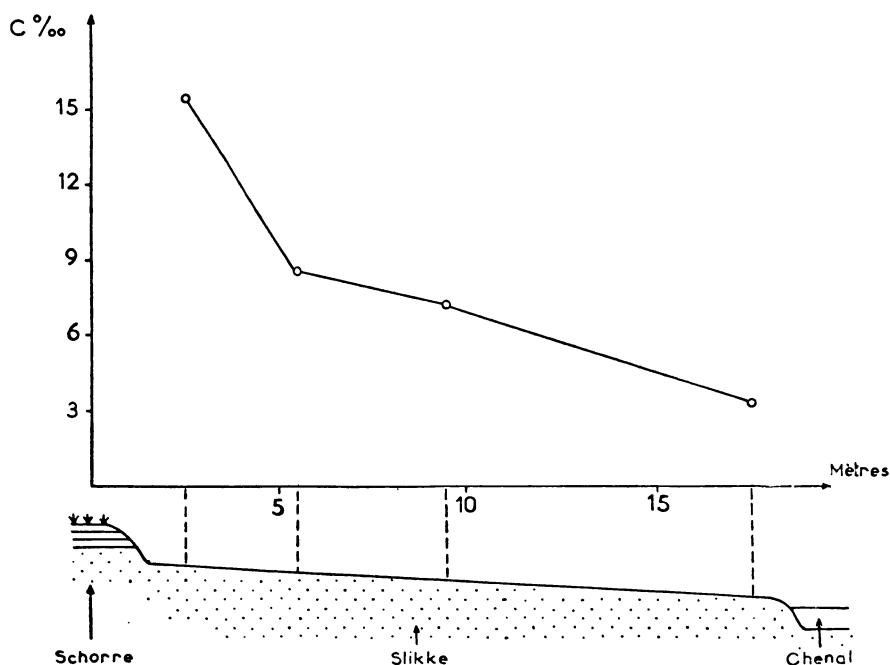


FIG. 10. — Teneur en matière organique de la slikke du pied du schorre au bord du chenal (estuaire de l'Odern).

L'étude précédente montre donc que les sédiments à *Scrobiculaires* ne peuvent pas plus être définis par une teneur élevée en matière organique que par une teneur élevée en vase.

C. LA MACROFAUNE ASSOCIÉE AUX SCROBICULAIRES

La faune des biotopes à *Scrobiculaires* a été étudiée tout d'abord sur matériel frais. L'étude des petits animaux de la macrofaune a été reprise sur matériel fixé (sable dans de l'eau formolée).

Il faut envisager cette faune dans chacun des faciès définis plus haut.

1. Faciès de l'horizon des sources de l'Aber.

La plus grande partie des individus rencontrés dans ces faciès se répartit entre quelques espèces seulement.

En tous les points se rencontrent, associés aux Scrobiculaires, de nombreux individus d'*Hydrobia ulvae* Penn.

En quelques rares stations, s'y ajoutent de rares *Arenicola marina* L.

En d'autres endroits, se rencontrent des *Nereis diversicolor* Müller, quelquefois nombreuses.

Dans ces faciès, la faune associée est donc très réduite, l'argile affleurant souvent en cette zone.

II. Faciès des taches de l'Aber.

La faune des taches est tout à fait différente de celle qui peuple l'environnement.

Les *Arenicola marina* L. sont un élément essentiel de la population des sables de l'Aber et elles sont abondantes autour des taches à Scrobiculaires, mais elles ne pénètrent presque jamais dans les taches et c'est un caractère morphologique essentiel que ces surfaces lisses, alors que tout autour le sable est hérissé de tortillons d'Arénicoles.

On rencontre dans les taches et surtout en bordure quelques rares individus de *Cardium edule* L. et de *Scoloplos armiger* Müller.

Mais, les animaux le plus régulièrement associés aux Scrobiculaires dans les taches sont les *Nereis diversicolor* Müller et les *Corophium volutator* Pall (ces deux espèces sont bien connues pour leur résistance à la dessalure). S'y ajoutent aussi quelques échantillons d'*Abra tenuis* Montagu et de *Cyathura carinata* Kröyer.

Les trois espèces essentielles des taches à Scrobiculaires sont donc *Scrobicularia plana*, *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator* mais leurs densités ne varient pas de façon parallèle. Voici quelques exemples précis.

Une tache au voisinage de la digue du polder de l'Aber a montré, outre les Scrobiculaires, des *Nereis diversicolor* et des *Corophium volutator* en quantité comparable.

Une tache au voisinage du ruisseau de l'Aber au niveau de Kerjoie a montré des Scrobiculaires groupées au centre de la tache, de très nombreuses *Nereis diversicolor* débordant largement la surface où les Scrobiculaires sont denses, mais seulement quelques rares individus de *Corophium volutator*.

Dans la vase du polder de l'Aber, les *Nereis diversicolor* sont particulièrement abondantes, les *Corophium volutator* nombreux, mais je n'ai pu récolter aucun individu de *Scrobicularia plana* (bien que de Beauchamp en ait signalés).

Donc, s'il est possible d'établir une liste des espèces principales généralement associées aux Scrobiculaires dans les faciès de taches, il n'apparaît pas possible d'établir une loi générale quant aux densités relatives en individus de chacune de ces espèces.

III. Faciès de l'estuaire de l'Oder.

Nereis diversicolor est très abondamment représenté avec les Scrobiculaires. On trouve aussi partout *Corophium volutator* en densité variable, cette densité étant d'ailleurs maxima en des points où les Scrobiculaires sont absentes.

S'y ajoutent aussi des *Carcinus maenas* Penn., nombreux à ce niveau de l'estuaire. Les *Arenicola marina* L. sont par contre totalement absentes, elles apparaissent quelques centaines de mètres en aval dans la partie plus marine de l'estuaire alors que *Scrobicularia plana* et *Nereis diversicolor* ont totalement disparu.

Conclusion

Dans les faciès à Scrobiculaires, on trouve donc un nombre d'espèces limité, ces espèces étant souvent représentées par un nombre d'individus élevé.

Les deux espèces les plus fréquemment rencontrées associées aux *Scrobicularia plana* Da Costa sont *Nereis diversicolor* Müller et *Corophium volutator* Pall. ; toutes deux connues pour leur grande euryhalinité et leur fréquence dans les faciès saumâtres.

La répartition de ces trois espèces n'est pas parallèle et ceci traduit des aptitudes écologiques un peu différentes vis-à-vis des modes dessalés.

Une troisième espèce de milieu saumâtre : *Hydrobia ulvae* Penn. se trouve assez fréquemment associée aux Scrobiculaires, mais beaucoup moins constamment que les deux espèces précédentes.

On ne peut donc pas donner le nom d'association à la juxtaposition fréquente des espèces citées ci-dessus. Cette juxtaposition semble uniquement déterminée par des conditions de milieu particulièrement exigeantes : dessalure et variations importantes de la salinité.

Enfin, on ne rencontre pas d'*Arenicola marina* L. dans les biotopes à Scrobiculaires, cette règle pouvant souffrir quelques rares exceptions.

D. UN ASPECT DE LA BIOLOGIE DES SCROBICULAIRES : LES POSSIBILITÉS D'ENFOUISSEMENT

La biologie des Scrobiculaires est bien connue dans son ensemble. Il me paraît cependant intéressant de relater le résultat de quelques expériences sur l'enfouissement de ces animaux.

En effet, les Scrobiculaires extraites du substrat et placées à sa surface tentent de reprendre leur position normale dans le sédiment.

I. Expériences au laboratoire.

Des Scrobiculaires sont placées à la surface de divers sédiments prélevés en des lieux où se rencontrent en abondance ces animaux.

Sans entrer dans le fastidieux détail des expériences ainsi poursuivies, les résultats obtenus ont été les suivants :

— Les Scrobiculaires s'enfouissent lentement et d'autant plus lentement qu'elles sont plus grosses. Des études parallèles ont été menées avec des *Cardium edule* : alors que ceux-ci s'enfoncent en quelques instants, les Scrobiculaires mettent des heures à disparaître plus ou moins complètement de la surface du sédiment.

— Les sédiments les plus favorables à l'enfouissement des Scrobiculaires sont les sables à partie fine importante.

— Les sables grossiers sont très difficilement pénétrés et la pénétration est encore plus difficile si la partie fine qui accompagne ces graviers est enlevée.

L'explication est la suivante : lors des premiers essais de pénétration, le pied des Scrobiculaires s'enrobe de fines particules sableuses agglutinées par une substance muqueuse ; ce voile protège le pied qui, s'il est nu, se lèse superficiellement au contact des grains volumineux.

— La pénétration est fort lente dans l'argile compacte, mais elle reste possible.

Au laboratoire donc, la pénétration est lente mais elle est presque toujours possible. Elle est particulièrement difficile dans l'argile à peu près pure et dans les graviers.

II. Expériences sur le terrain.

Plusieurs expériences ont été réalisées suivant le principe suivant : des Scrobiculaires extraites du sédiment sont marquées à l'aide d'un jeu de

signes colorés peints sur les valves. Les individus ainsi marqués sont disposés à la surface du sédiment en des points facilement repérables et leur devenir est observé au cours des heures suivantes et des basses mers suivantes.

L'enfouissement, toujours lent, n'est pas instantané, mais il a toujours lieu sur place sans déplacements latéraux préalables à la surface du sédiment. Les individus en expérience attendent en général la marée haute suivante pour s'enfoncer ; à la marée basse suivante, tous les animaux sont plus ou moins enfouis et d'autant plus profondément que le substrat est plus fin (sans toutefois être argileux) et se signalent déjà par leur trace caractéristique.

Dans l'argile de l'Aber, la pénétration est très lente. Au cours d'une expérience, 24 heures après le dépôt des animaux à la surface de l'argile, ceux-ci s'étaient enfoncés d'1/2 à 3 cm seulement, alors qu'en ce point on les rencontre normalement à une profondeur de 4 à 6 cm.

Tant au laboratoire que sur le terrain donc, l'enfouissement des Scrobiculaires adultes dans le substratum est particulièrement laborieux.

Il reste possible dans tous les types de sédiments, ce qui est en rapport avec le fait que les Scrobiculaires se rencontrent dans des types granulométriques variés ; mais est particulièrement difficile dans les milieux extrêmes : graviers et argile.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Un certain nombre de biotopes à Scrobiculaires ont été étudiés. Au premier abord, ils apparaissent variés et semblent appartenir à des faciès marins (Aber) ou fluvio-marins (estuaire de l'Odern) .

L'euryhalinité des Scrobiculaires s'avère très grande : possibilité de supporter la sursalure et surtout une dessalure extrêmement importante. Les eaux associées aux sédiments à Scrobiculaires sont saumâtres ou peuvent le devenir très facilement.

Les sédiments à Scrobiculaires présentent des caractéristiques granulométriques communes et, en particulier, l'existence constante de trois maxima sur 160 μ , 80-100 μ et 250-315 μ . La composition de ces sédiments est, par ailleurs, très variable, allant d'un sable très grossier à un sable très vaseux. La teneur en vase, très variable (0 à 30 %), ne peut entrer dans la définition des faciès à Scrobiculaires.

La teneur des sédiments en carbonate de calcium varie beaucoup (0 à 75 %) ainsi que la teneur en carbone organique (1 à 20 %).

La macrofaune associée à *Scrobicularia plana* Da Costa, quelquefois riche en individus est toujours assez pauvre en espèces : les deux principales sont *Nereis diversicolor* Müller et *Corophium volutator* Pall., espèces connues pour leur euryhalinité.

On peut donc dire que les biotopes à *Scrobicularia plana* correspondent à des sédiments à 3 maxima où la teneur en vase ne joue qu'un rôle secondaire, dont les eaux associées sont constamment ou temporairement saumâtres et dont la surface est recouverte d'une mince couche d'eau à marée basse, pendant tout ou partie de l'émersion.

En ce qui concerne le problème des faunes saumâtres et l'appartenance des Scrobicularia à ces faunes, on ne saurait laisser les Scrobiculaires dans la liste des espèces saumâtres puisqu'elles peuvent vivre dans des milieux temporairement non dessalés (voire sursalés), présentant alors des conditions fort voisines d'un faciès véritablement marin. On ne saurait, par ailleurs, retirer complètement les Scrobiculaires des espèces saumâtres : l'étude écologique des Scrobiculaires de la région de Roscoff ne les a jamais montrées, en effet, dans des biotopes où la chlorinité est constamment celle d'un véritable milieu marin.

Il apparaît souhaitable de ranger cette espèce à mi-chemin dans une catégorie spéciale d'animaux fouisseurs occupant des zones normalement saumâtres ou le devenant fréquemment. On peut également ranger dans ce groupe *Nereis diversicolor* et *Corophium volutator*. Ces animaux ont en commun une grande euryhalinité et une préférence marquée pour les milieux dessalés.

La structure de l'Aber de Roscoff est d'ailleurs paradoxale ; bien qu'appartenant sans conteste au domaine marin, sa nature de baie fermée et l'apport d'eau douce à divers niveaux en font une zone dont le sédiment est localement et plus ou moins temporairement imbibé d'eau saumâtre, sans qu'il soit permis de parler de faciès saumâtre à propos de ces points.

Parmi les biotopes à Scrobiculaires étudiés, les taches de l'Aber sont particulièrement intéressantes.

Ces taches sont réparties à des niveaux élevés. Elles présentent un certain nombre de caractères qui les différencient des zones environnantes. Morphologiquement, ces taches apparaissent légèrement bombées, la chlorinité de l'eau interstitielle est faible et sa teneur en oxygène dissous particulièrement élevée par rapport au reste de l'Aber. La teneur en eau du sédiment est plus forte que dans l'environnement et la teneur en matière organique plus élevée, la granulométrie accuse un enrichissement très net en parties fines. Leur faune est spéciale.

Cependant, ces taches diffèrent entre elles et l'étude des sédiments qui les composent montre que chacune d'elles appartient au faciès granulométrique général de la partie de l'Aber où on la rencontre.

On peut fournir une interprétation assez approchée de cet ensemble de particularités. Il est hors de doute, tout d'abord, que ces taches sont la conséquence directe d'un apport d'eau douce continentale en profondeur, apport commandé par la structure géologique de l'Aber. Cette arrivée massive d'eau douce entraîne l'abaissement de la chlorinité et probablement l'oxygénation élevée de l'eau interstitielle. Elle explique aussi la haute teneur en eau des sédiments et la couche d'eau superficielle qui persiste à marée basse. Il est possible, mais c'est là une hypothèse, que cette humidité superficielle joue le rôle de piège pour les éléments fins entraînés par le vent des zones voisines, après dessiccation superficielle du sédiment (sommets des ripple-marks par exemple). L'enrichissement en éléments fins se ferait évidemment aux dépens du stock sableux disponible dans la zone considérée (« vase » près de la digue du polder, sables fins au niveau de Kerjoie, etc.). La matière organique formant probablement un film autour des grains les plus fins, l'enrichissement en éléments fins explique l'enrichissement en matière organique. Le pouvoir de rétention en eau augmentant avec la finesse du sédiment, il y a là un deuxième facteur expliquant la haute teneur en eau des sédiments des taches.

En ce qui concerne l'écologie des Scrobiculaires, les conclusions obtenues, valables pour une petite région autour de Roscoff, devraient être complétées par une étude écologique sur une longueur de côte beaucoup plus grande. Une telle étude permettrait de voir si les facteurs de répartition des Scrobiculaires, mis en évidence localement, peuvent être intégrés à une plus grande échelle.

(Station Biologique de Roscoff, Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie Comparées de la Sorbonne et Institut des Hautes Etudes de Tananarive.)

Summary

The author studied many biotopes with *Scrobicularia plana* around Roscoff.

Some facies of sandy-muddy strands and some estuarine facies are described here. Their levels are high but the surface of the sediment remains always damp at low tide.

The ecological conditions of these facies (granulometry and chemical characters, physical characters of the interstitial waters, macrofauna associated with them) are determined.

The granulometrical diagrams of the sediments with *Scrobicularia* show constant maxima but the importance of the fine elements varies much and a biotope with *Scrobicularia* should not be defined by a high mud content.

The interstitial water, with a variable oxygenation, is characterized by a strong disposition to lowering salinity, besides this one may be extreme. Because of their high euryhalinity, *Scrobicularia* can live in media whose salinity is temporarily or constantly lowered. *Scrobicularia plana* must be placed between the species of the properly brackish faunas and those of the properly marine ones as is also the case of *Nereis diversicolor* and *Corophium valuator*, two species most often associated with *Scrobicularia*.

Laboratory trials and experiences on the spot show that adult *Scrobicularia* can always burrow but they do very slowly, particularly in gravels and clay.

Because of their own ecological conditions, the spots with *Scrobicularia* of the Aber are very different from the neighbouring facies with *Arenicola*. An attempt of general interpretation of the conditions is proposed.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMOUREUX, L., 1959. — Quelques enclaves d'eau douce en plein milieu marin. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 249, 15, pp. 1406-1408.
- DE BEAUCHAMP, P., 1914. — Les grèves de Roscoff. *L'homme, Paris*, 270 p.
- BOURCART, J. et FRANCIS-BŒUF, CL., 1939. — Sur la véritable signification des sables vaseux et des vases sableuses. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 209, pp. 568-570.
- BOURCART, J. et FRANCIS-BŒUF, CL., 1942. — La vase. *Hermann, Paris. Actualités Scientifiques et Industrielles*, 67 p.
- BRAJNIKOV, B., FRANCIS-BŒUF, CL. et ROMANOVSKY, V., 1943. — Techniques d'études des sédiments et des eaux qui leur sont associées. *Hermann, Paris. Actualités Scientifiques et Industrielles*, 110 p.
- BRUCE, J.-R., 1928. — Physical factors on the sandy beach. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 15, pp. 535-552.
- CORNET, R. et MARCHE-MARCHAD, I., 1951. — Inventaire de la faune marine de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff, Supplément 5*, 80 p.
- DAUTZENBERG, P. et FISCHER, P., 1924. — Les Mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff, fasc. 3*, pp. 1-180.
- DEMOLON, L., 1952. — Dynamique du sol. *Dunod, Paris*, 520 p.
- FISCHER, E., 1928. — Recherches de Bionomie et d'Océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. *Ann. Inst. Océanogr.* V, pp. 201-429.
- FRANC, A., 1960. — Classe des Bivalves, in P.P. Grassé. *Traité de Zoologie*, V, fasc. 2, pp. 1845-2164.
- FRANCIS-BŒUF, CL., 1946. — Les sables de l'Aber et leur milieu intérieur. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 223, pp. 483-485.
- FRANCIS-BŒUF, CL., 1947. — Sur la teneur en oxygène dissous du milieu intérieur des vases fluvio-marines. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 225, pp. 392-394.
- GUÉRIN, M., 1960. — Observations écologiques sur *Convoluta roscoffensis* Graff. *Cah. Biol. Mar.* I, n° 2, pp. 205-220.
- HADERLIE, E.C. and CLARK, R.B., 1959. — Notes on the intertidal fauna of some sandy and muddy beaches in the Bristol Channel and Severn Estuary. *Proc. Bristol Nat. Soc.* 29 (5), pp. 459-483.
- HARVEY, H.W., 1949. — Chimie et biologie de l'eau de mer. *Presses Universitaires de France, Paris*, 177 p.
- HOLME, N.A., 1949. — The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe estuary. *J. Mar. Biol. Ass.* XXVIII, pp. 189-237.
- JOUBIN, L., 1908. — Etudes sur les gisements de Mollusques comestibles des côtes de France. La côte Nord du Finistère. *Bull. Inst. Océanogr.*, 115, 20 p.
- MONOD, T., 1924. — La région de la Basse Seulle. Etude bionomique. *Trav. Stat. Biol. Roscoff, fasc. 4*, pp. 1-74.
- NICLOUX, M., 1930. — Le dosage de l'oxygène dissous dans l'eau de mer. *Bull. Inst. Océanogr.*, 563, 20 p.
- PENNAK, R.W., 1951. — Comparative ecology of the interstitial fauna of fresh water and marine beach. *Année Biologique*, 27, pp. 449-480.
- PRENANT, M., 1932. — L'analyse mécanique des sables littoraux et leurs qualités écologiques. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 84, pp. 581-595.

- PRENANT, M., 1955. — Maxima caractéristiques des graphiques granulométriques des sables de la zone des marées des côtes bretonnes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 241, 10, pp. 1062-1065.
- PRENANT, M., 1958. — Ecologie des sables intercotidaux et traduction approximative des données granulométriques en nombre de grains. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, 10, pp. 1582-1585.
- PRENANT, M., 1960. — Etudes écologiques sur les sables intercotidaux. I. - Questions de méthode granulométrique. Application à trois anses de la Baie de Quiberon. *Cah. Biol. Mar.* I, n° 3, pp. 295-340.
- PRENANT, M. et DUVAL, L., 1926. — Documents sur les variations de la salure dans quelques estuaires de la région de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 4, pp. 75-91.
- RIVIÈRE, A., 1937. — Contribution à l'étude géologique des sédiments sableux. *Ann. Inst. Océan.* 17, fasc. 4, pp. 213-240.
- RULLIER, F., 1959. — Etude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 10, 350 p.
- SPOONER, G. and MOORE, M.B., 1940. — The ecology of the Tamar estuary, VI. *J. Mar. Biol. Ass.*, 24, pp. 283-330.
- SMITH, J., 1955. — Salinity variation in interstitial water of sand at Kames Bay, Millport, with reference to the distribution of *Nereis diversicolor*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 34, pp. 33-46.
- WELSCH, J., 1919. — L'argile à Scrobiculaires des marais maritimes du Centre Ouest de la France. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, XIX, pp. 46-61.
- YONGE, C.M., 1953. — Aspects of life on muddy shores. In *Essays in marine Biology. Oliver and Boyd*, pp. 29-49.