

# RÉPARTITION QUANTITATIVE DE LA MÉIOFAUNE SUR LE PLATEAU CONTINENTAL DU GOLFE DE GASCOGNE. CAMPAGNE « BENTHOGAS » 1973.

Philippe Bodin

Laboratoire d'océanographie biologique - Université de Bretagne occidentale  
6, avenue Le Gorgeu - 29287 Brest Cédex

## Résumé

La répartition quantitative du méiobenthos sur la plateau continental du Golfe de Gascogne est étudiée à partir des premiers échantillons obtenus en 1973. Les variations de la densité dépendent principalement des unités biosédimentaires prospectées et de la profondeur, mais aussi des apports organiques continentaux plus que de la latitude.

## Introduction

Les travaux de méiobenthologie quantitative portant sur le plateau continental sont relativement rares; ils proviennent principalement de la côte atlantique des Etats-Unis (Tietjen, 1971; Wigley et McIntyre, 1964; Gettleson, 1976; Coull *et al.*, 1982). En France, seule la partie ouest de la Méditerranée a fait l'objet de recherches approfondies (Soyer, 1972). Il était donc intéressant de prospection la côte française de l'Océan Atlantique, où notre plateau continental est le plus vaste. En juin et juillet 1973 a eu lieu une première campagne pluridisciplinaire, « Benthogas », effectuée dans la partie sud du Golfe de Gascogne avec le navire « Job Ha Zelian ».

La plateforme aquitaine avait fait l'objet de plusieurs études bionomiques concernant la macrofaune (Monbet, 1972; Sorbe, 1972). Dans cette zone, les formations sédimentaires du plateau continental se succèdent à peu près parallèlement aux isobathes. En allant de la côte vers le large (pente moyenne de 0,3 p. 100), on rencontre d'abord un sable moyen dunaire; puis, vers l'isobathe —50 m, un sable grossier mêlé à des graviers propres, auxquels fait suite une étroite bande de sable fin gris. Un peu avant l'isobathe —100 m et jusqu'à l'isobathe — 200 m, ce sable fin fait place à un sable envasé. Cet ensemble, grossièrement disposé selon une direction nord-sud, est recoupé par des formations complexes où dominent les sables fins, en particulier au niveau de l'embouchure du bassin d'Arcachon et du Gouf de Capbreton (Fig. 1).

L'objet de cette note est de présenter les premiers résultats quantitatifs obtenus et de discuter la distribution de la méiofaune en fonction des principaux facteurs écologiques impliqués. La seconde campagne « Benthogas » a eu lieu en 1976; aussitôt son étude terminée, une analyse qualitative des Copépodes Harpacticoïdes sera effectuée sur l'ensemble des deux campagnes.

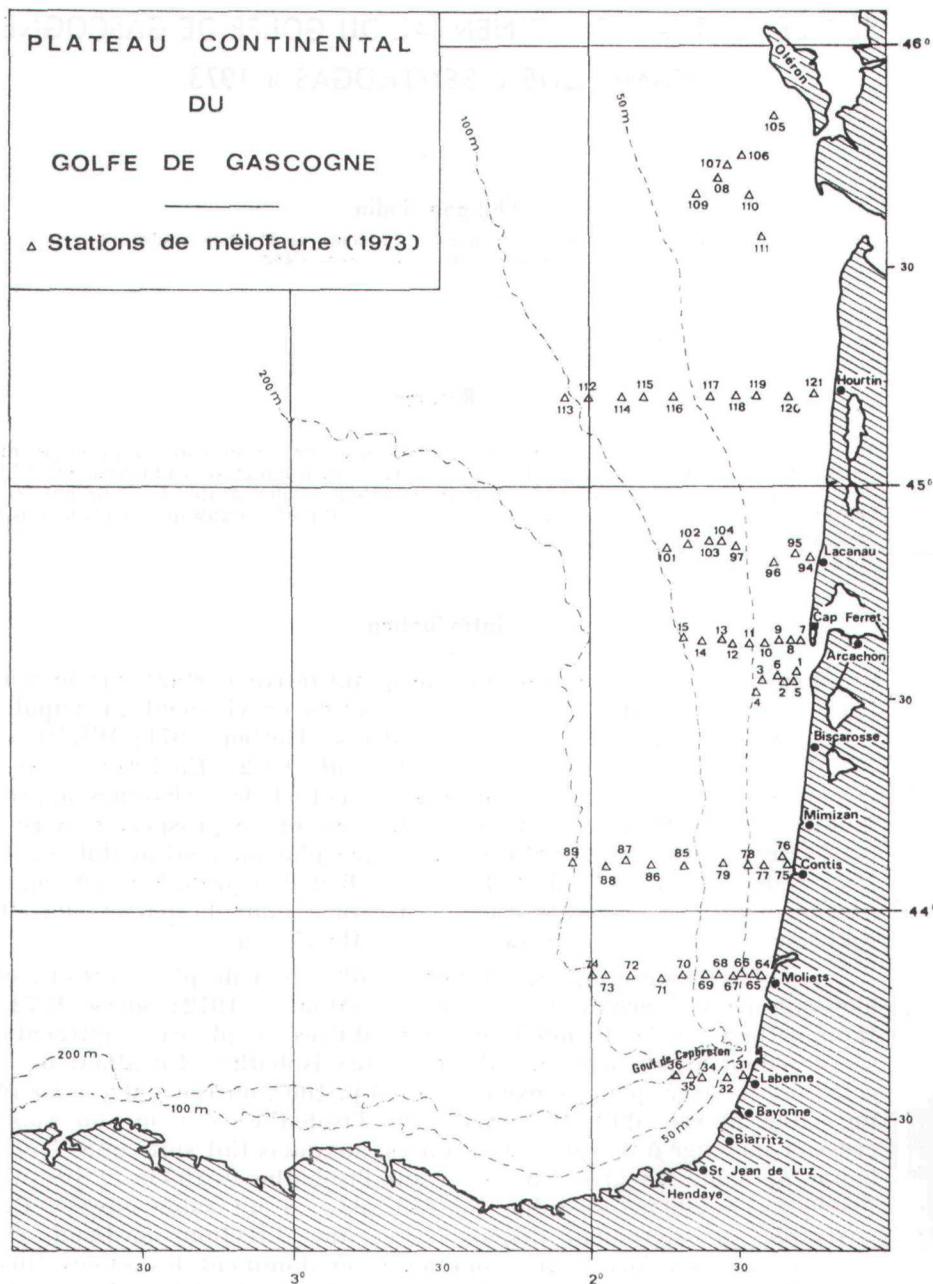


FIG. 1

### FIG. 1

Plateau continental du Golfe de Gascogne. Répartition des stations.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Au cours de la première campagne (1973), 64 prélèvements quantitatifs de méiofaune ont été recueillis le long de radiales plus ou moins perpendiculaires à la côte, conjointement avec des prélèvements de microphytobenthos et de macrofaune. Un tel ensemble de données est assez exceptionnel.

Les échantillons ont été prélevés à l'aide d'un carottier type « CREO-Rouville » (Rouville et Rosset-Moulinier, 1969) qui couvre une surface de 28,3 cm<sup>2</sup> et pénètre à 7 cm de profondeur dans le sédiment; le volume prélevé est ainsi d'environ 200 cm<sup>3</sup>.

La concentration de la méiofaune a eu lieu au laboratoire, par le procédé simple et rapide de la mise en suspension dans l'eau et de la filtration du mélange surnageant (Bodin, 1977). Trois tamis, ayant respectivement 1 mm, 100 µm et 40 µm de maille, ont servi simultanément à la filtration. Puis les animaux sont colorés au Rose Bengale et triés à la loupe binoculaire (25 X) dans une cuve de Dollfus.

Une grande partie des prélèvements (53 au total) a été fractionnée à l'aide d'une boîte de Motoda, le tri ne portant plus alors que sur le quart du volume initial, excepté pour les Copépodes Harpacticoides qui sont tous recueillis.

Pour chaque prélèvement, les densités (nombre d'individus/10 cm<sup>2</sup>) sont évaluées pour les différents groupes du méiobenthos « vrai », c'est-à-dire les Nématodes, les Copépodes (y compris les nauplii), les Tardigrades, les Acariens, les Kinorhynques, les Rotifères, les Ostracodes, etc., ainsi que pour le méiobenthos « temporaire », composé des larves et des jeunes de la macrofaune.

### I. Variations de la densité en fonction des unités biosédimentaires

Il était intéressant de regrouper les échantillons selon les principes généraux de la classification biosédimentaire des fonds meubles établie par Chassé et Glémarec (1976). Dans ce but, les prélèvements sont répartis dans les différentes catégories biosédimentaires disposées selon une double échelle édaphique et climatique. Les limites des étages ont été établies d'après les données de la macrofaune (Bodin *et al.*, 1975). Elles pourront être précisées, ou éventuellement modifiées, à la suite de l'étude qualitative à venir. Les résultats obtenus ainsi sont rassemblés suivant une granulométrie décroissante et une profondeur croissante (Tableau I).

D'une manière générale et indépendamment des facteurs granulométriques considérés, il apparaît que les densités moyennes de la méiofaune décroissent progressivement de la côte vers le large : on passe de 1.600 ind./10 cm<sup>2</sup> dans l'étage infralittoral à 1.300 ind./

10 cm<sup>2</sup> dans l'étage circalittoral côtier et 1.000 ind./10 cm<sup>2</sup> dans l'étage circalittoral du large. Mais, dans une telle étude, on ne peut faire abstraction de la granulométrie des sédiments.

Au niveau de l'étage infralittoral, la densité moyenne du méiobenthos est plus élevée dans les sables moyens (1.900 ind./10cm<sup>2</sup>) que dans les sables fins (1.400 ind./10cm<sup>2</sup>). Ces derniers, qu'ils soient envasés ou non, ont des densités moyennes très proches l'une de l'autre. La composition faunistique présente également une différence nette entre sables moyens et sables fins : les premiers ont une proportion d'Harpacticoïdes deux fois plus importante (15 p. 100) que les seconds (7 p. 100) et ce, au détriment des Nématodes qui passent de 90 p. 100 à 69 p. 100. Le méiobenthos temporaire et les groupes autres que les Nématodes et les Harpacticoïdes (nauplii, Acariens, Tardigrades, etc.) sont aussi relativement plus importants dans les sables moyens.

TABLEAU I

Densité de la méiofaune à l'intérieur de chaque unité biosédimentaire ( $\bar{x}$  = densité moyenne,  $s$  = erreur standard, \* = nombre de données, % = pourcentage de Nématodes et de Copépodes Harpacticoïdes, N = Nématodes, H = Harpacticoïdes, Mv. = méiobenthos vrai, Mt = méiobenthos total).

		SG			SM			SF			FV			VS			
		$\bar{x}$	$s$	%	$\bar{x}$	$s$	%	$\bar{x}$	$s$	%	$\bar{x}$	$s$	%	$\bar{x}$	$s$	%	
-15 m	INFRALITTORAL																
		N	1 263	936	68,6	H	286	243	15,5		1 233	450	89,4		1 275	845	90,8
											97	65	7		91	87	6,5
		Mv	1 840	975	8*					1 379	491	5*		1 404	823	3*	
-30 m	CIRCALITTORAL CÔTIER	Mt	1 883	999						1 392	484			1 419	840		
		454	93	56,7		845	622	53,1		1 002	306	78,6		1 191	564	77,8	
		285	110	35,6		351	246	22,1		185	89	14,5		183	42	12	
		800	87	3*		1 591	959	10*		1 275	396	8*		1 531	605	2*	
-80 m	CIRCALITTORAL DU LARGE	828	86			1 617	960			1 290	407			1 549	617		
														1 138	552	3*	
														1 149	547		
-200 m										649	171	85,2		944	318	89,4	
										92	26	12,1		78	43	7,4	
														700	181	80,5	
														118	47	13,6	
										762	167	3*		1 056	346	16*	
										774	164			1 078	349		
														870	210	3*	
														908	209		

Au niveau de l'étage circalittoral côtier, deux catégories édaphiques semblent plus peuplées que les autres : les sables moyens et les sables fins envasés (1.500 à 1.600 ind./cm<sup>2</sup>). Dans les sables fins propres et les vases sableuses, on ne trouve plus que 1.100 à 1.300 ind./10 cm<sup>2</sup> et dans les sables grossiers, on descend jusqu'à 800 ind./10 cm<sup>2</sup>. Ces sables grossiers paraissent donc les plus pauvres en méiofaune. Par contre, on y trouve la plus forte proportion de Copépodes Harpacticoïdes (35 p. 100), la granulométrie permettant l'installation des espèces typiquement mésopsammiques, ce qui va à nouveau de pair avec une réduction de la proportion des Nématodes. De même, les sables moyens comportent encore un fort pourcentage d'Harpacticoïdes (22 p. 100) par rapport aux sables fins et aux vases

sableuses (11 à 14 p. 100). Situé à peu près à ce niveau, la limite de 180 à 200 µm apparaît donc bien comme une valeur « critique » de la médiane granulométrique pour la méiofaune : ainsi que l'ont déjà fait remarquer certains auteurs (Delamare Deboutteville, 1960; Pollack, 1971), au-dessus de cette valeur, il est possible aux Harpacticoides mésopsammiques de s'installer, et cela correspond généralement à une réduction de l'importance des Nématodes qui peuvent même devenir minoritaires. Nous noterons également la place importante des groupes autres que les Nématodes et les Harpacticoides dans la méiofaune des sables moyens du circalittoral côtier.

Au niveau de l'étage circalittoral du large, les trois catégories sédimentaires représentées sont relativement peu peuplées : c'est le cas en particulier des sables fins propres et des vases sableuses (8 à 900 ind./10 cm<sup>2</sup>), où l'on trouve, par contre, la plus forte proportion d'Harpacticoides (12 à 14 p. 100). Mais tous les peuplements de cet étage sont largement dominés par les Nématodes (80 à 92 p. 100).

L'homogénéité des peuplements de toutes ces entités biosédimentaires peut être estimée par la valeur de l'écart-type  $s$  par rapport à la moyenne  $\bar{x}$  (Tableau I). Cette homogénéité est très variable et difficile à contrôler, eu égard à la grande disparité entre les nombres d'échantillons traités pour chaque entité. Cependant, elle semble bonne pour les peuplements des sables grossiers de l'étage circalittoral côtier et pour ceux des sables fins propres du circalittoral du large. Elle est encore relativement bonne pour les peuplements des sables fins propres de l'étage infralittoral (sauf pour les Harpacticoides), pour les peuplements des sables fins vaseux du circalittoral côtier (surtout pour les Harpacticoides) et pour les peuplements des vases sableuses du circalittoral du large. Les autres unités biosédimentaires ne présentent qu'une homogénéité faible ou mauvaise (à l'exception des Harpacticoides des vases sableuses de l'étage circalittoral côtier).

## II. Variations de la densité en fonction de la profondeur

Il est plus rationnel d'étudier l'influence de la profondeur en restant à l'intérieur des mêmes catégories biosédimentaires. Deux d'entre elles seulement, les sables fins propres et les sables fins envasés, se rencontrent sur l'ensemble de la plateforme continentale, de l'infralittoral au circalittoral du large (Tableau I).

Dans les sables fins propres, on observe une chute très nette de la densité globale de la méiofaune dans la zone la plus profonde : d'environ 1.400 ind./10 cm<sup>2</sup> dans l'infralittoral, cette densité globale passe à 1.300 ind./10 cm<sup>2</sup> dans le circalittoral côtier, pour tomber ensuite à 800 ind./10 cm<sup>2</sup> dans le circalittoral du large. La chute de densité est progressive pour les Nématodes, qui sont deux fois moins nombreux dans le circalittoral du large (649 ind./10 cm<sup>2</sup>) que dans l'infralittoral (1.233 ind./10 cm<sup>2</sup>). Par contre, les Copépodes Harpacticoides sont deux fois plus nombreux dans l'étage intermédiaire (185 ind./10 cm<sup>2</sup>) que dans les deux étages extrêmes (97 et 92 ind./10 cm<sup>2</sup>).

TABLEAU II

Densité de la méiofaune en fonction de la latitude et de  
la profondeur (x = densité moyenne de la radiale, s =  
erreur standard).

## INFRALITTORAL

	N° Station & Profondeur	105 - 19 m		106 - 30 m		110 - 30 m		111 - 30 m	
SUD-OLERON	NEMATODES	2236	97 %	649	94,3 %	2767	72,7 %	1632	77,2 %
	HARPACTICOIDES	54	2,3 %	28	4,1 %	352	9,2 %	89	4,2 %
	MEIOBENTHOS VRAI	2304	FV	688	FV	3808	SM	2115	SM
	MEIOBENTHOS TOTAL	2339		692		3883		2123	
HOURTIN	N° Station & Profondeur	121 - 26 m		120 - 32 m		119 - 40 m		118 - 49 m	
	NEMATODES	307	31,1 %	431	41,7 %	1189	41,7 %	520	34,1 %
	HARPACTICOIDES	343	34,7 %	242	23,4 %	750	26,3 %	218	14,3 %
	MEIOBENTHOS VRAI	987	SM	1034	SM	2854	SM	1525	SM
LACANAU	N° Station & Profondeur	94 - 16 m		95 - 25 m		96 - 35 m		97 - 50 m	
	NEMATODES	897	90,3 %	803	47,8 %	399	31,4 %	561	70,9 %
	HARPACTICOIDES	51*	5,1 %	565	33,6 %	793	62,4 %	194	24,5 %
	MEIOBENTHOS VRAI	993	SM	1679	SM	1270	SM	791	SG
CAP FERRET	N° Station & Profondeur	7 - 20 m		8 - 31 m		9 - 40 m		10 - 51 m	
	NEMATODES	2501	98 %	2452	65,2 %	1590	80,7 %	704	68,3 %
	HARPACTICOIDES	9	0,3 %	489	13 %	153	7,8 %	219	21,2 %
	MEIOBENTHOS VRAI	2553	SM	3759	SM	1969	FV	1031	SF
POINTE D'ARCACHON	N° Station & Profondeur	1 - 18 m		5 - 26 m		6 - 36 m		4 - 60 m	
	NEMATODES	939	76,9 %	766	87,4 %	926	62,1 %	1292	66,6 %
	HARPACTICOIDES	190	15,5 %	47	5,4 %	295	19,8 %	353	18,2 %
	MEIOBENTHOS VRAI	1221	FV	876	SF	1490	SM	1941	SF
CONTIS	N° Station & Profondeur	75 - 22 m		76 - 30 m		77 - 40 m		78 - 50 m	
	NEMATODES	1970	90,4 %	765	49,3 %	397	55,4 %	708	89,5 %
	HARPACTICOIDES	164	7,5 %	640	41,3 %	253	35,3 %	68	8,6 %
	MEIOBENTHOS VRAI	2180	SF	1551	SM	717	SG	791	SF
MOLIETS	N° Station et Profondeur	64 - 18 m		65 - 32 m		66 - 49 m		67 - 55 m	
	NEMATODES	1264	94,3 %	1127	81,6 %	820	67,3 %	1306	86,3 %
	HARPACTICOIDES	49	3,6 %	172	12,4 %	253	20,7 %	105	6,9 %
	MEIOBENTHOS VRAI	1341	SF	1381	SF	1219	SM	1514	SF
LABENNE	N° Station et Profondeur	31 - 20 m		32 - 48 m		34 - 99 m		35 - 126 m	
	NEMATODES	1040	93 %	793	71,9 %	676	75,3 %	892	83,8 %
	HARPACTICOIDES	55	4,9 %	213	19,3 %	170	18,9 %	104	9,8 %
	MEIOBENTHOS VRAI	1118	SF	1103	FV	898	VS	1064	VS
	MEIOBENTHOS TOTAL	1124		1113		957		1089	

## CIRCALITTORAL COTIER

## CIRCALITTORAL DU LARGE

Dans les sables fins envasés, la densité globale est un peu plus élevée que dans les sables fins propres et, surtout, la chute au niveau du circalittoral du large est moins nette : comme pour les sables fins propres, on a environ 1.400 ind./10 cm<sup>2</sup> dans l'infra-littoral, puis la moyenne est de 1.500 ind./10 cm<sup>2</sup> dans le circalittoral côtier et on a encore 1.100 ind./10 cm<sup>2</sup> dans l'étage inférieur. Là aussi, les Nématodes diminuent régulièrement, alors que les Harpacticoïdes sont encore plus de deux fois plus nombreux (183 ind./10 cm<sup>2</sup>) dans le circalittoral côtier que dans les deux étages extrêmes.

On peut donc dire que les densités de la méiofaune sont semblables et évoluent à peu près de la même manière en fonction de la profondeur dans les différents peuplements de sables fins, que ceux-ci soient propres ou envasés, avec, cependant, une chute plus prononcée de la densité des Nématodes dans les sables fins propres du circalittoral du large.

Ces résultats confirment les quelques données de la littérature sur le gradient de densité de la méiofaune en relation avec la profondeur (Tietjen, 1971; Soyer, 1972; Marinov, 1981; Coull *et al.*, 1982), bien que ces données soient critiquables du fait qu'elles ne tiennent généralement pas compte de la nature des unités biosédimentaires comparées.

Il faut remarquer enfin que l'homogénéité quantitative semble de plus en plus grande quand la profondeur augmente, ce qui peut être imputable à la stabilité croissante de l'interface eau-sédiment avec la profondeur.

### III. Variations de la densité en fonction de la latitude

Le tableau II rassemble les densités aux différentes stations regroupées par radiales, ainsi que le pourcentage des Nématodes et des Copépodes Harpacticoïdes par rapport au méiobenthos vrai (y compris les nauplii). Les stations y ont été rangées par ordre de profondeur croissante : jusqu'à une profondeur d'environ 30 m, on se situe dans l'étage infralittoral, la zone comprise entre 30 et 80 m environ appartient au circalittoral côtier, et au-delà de 80 à 90 m on trouve l'étage circalittoral du large. Les prélèvements effectués au large de l'embouchure de la Gironde (n° 110 et 111) ont été regroupés sur la radiale « sud-Oléron ».

Ce système de classement par radiales ne montre pas de différence significative entre le nord et le sud de cette plateforme aquitaine. En effet, si l'on cherche à suivre les variations de densité de la méiofaune à l'intérieur d'un même étage et pour une même catégorie sédimentaire (SG, SM, SF, SV, FV ou VS), on s'aperçoit que ces densités sont indépendantes de la latitude.

En revanche, on observe des différences notables selon la configuration du littoral en face duquel on se trouve. C'est ainsi que les densités les plus élevées se situent en face de l'embouchure de la Gironde et en face de la sortie du bassin d'Arcachon. Il est probable que cette richesse quantitative s'explique par l'abondance des apports organiques dans ces secteurs.

## CONCLUSIONS

Les densités moyennes (349 à 1.883 ind./10 cm<sup>2</sup>) de la méiofaune du plateau continental du Golfe de Gascogne (Tableau I) sont légèrement supérieures à celles qui ont été enregistrées en Méditerranée : 56 à 614/10 cm<sup>2</sup> (Soyer, 1972), en Mer Noire : moyenne 129/10 cm<sup>2</sup>, maximum 1.175/10 cm<sup>2</sup> (Marinov, 1981), dans le Golfe du Mexique : 519 à 896/10 cm<sup>2</sup> (Gettleson, 1976), en Atlantique, au large du Massachusetts : 117 à 988/10 cm<sup>2</sup> (Wigley et McIntyre, 1964) et au large de la Caroline du Nord : 352 à 849/10 cm<sup>2</sup> (Tietjen, 1971). Ces densités sont proches des valeurs notées par Coull *et al.* (1982) au large de la Caroline du Sud : 7 à 2.465/10 cm<sup>2</sup>.

Conformément aux données de la littérature (Tietjen, 1971; Marinov, 1981; Coull *et al.*, 1982), la densité de la méiofaune diminue plus ou moins rapidement selon un gradient bathymétrique. Mais l'étude de la distribution des densités ne peut se faire valablement qu'en fonction des unités biosédimentaires établies provisoirement à l'aide de la macrofaune : cette étude montre que la pauvreté relative du circalittoral du large est probablement plus un problème d'éloignement de la côte qu'un problème de granulométrie : une raréfaction des apports nutritifs en provenance des étages supérieurs est sans doute à l'origine des faibles densités enregistrées à ce niveau.

Les plus grandes densités de Copépodes Harpacticoïdes ont été signalées dans l'étage circalittoral côtier, c'est-à-dire entre 30 et 80 m environ, quelle que soit l'unité biosédimentaire considérée. C'est peut-être à ce niveau qu'est réalisé le meilleur compromis entre la stabilité de l'interface eau-sédiment et la quantité de nourriture disponible pour ce groupe.

Du point de vue de la granulométrie, ce sont les sables moyens qui semblent quantitativement les plus riches en méiofaune. Les sables grossiers sont beaucoup plus pauvres, mais renferment la plus forte proportion de Copépodes Harpacticoïdes.

Enfin, l'influence de la latitude sur la répartition quantitative de la méiofaune ne semble pas déterminante. En revanche, les apports organiques de certains points de l'arrière-pays peuvent expliquer les fortes densités enregistrées au large, en particulier pour les Nématodes.

## Summary

The quantitative distribution of the meiobenthos on the Bay of Biscay continental shelf were studied from the first samples got in 1973. Density variations depended mainly on the investigated biosedimentary communities and on the depth, but also on the continental organic inputs "more than on the latitude.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BODIN, ph., 1977. — Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des sédiments meubles de la zone intertidale des côtes charentaises (Atlantique). *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, sér. A, Zool.*, 104, pp. 1-120 + 31 pp. de tableaux.
- BODIN, Ph., BOUCHER, D., BOUCHER, J.M., CHASSÉ, C., GLÉMAHEC, M., GROS, ph., LAGARDÈRE, F., LAGARDÈRE, J.P., MENESGUEN, A. et SORBE, J.C., 1975. — Benthos néréitique du Golfe de Gascogne. Biologie de l'interface eau-sédiment. *Rapport R.C.P. n° 313*, 19 pp.
- CHASSÉ, c. et GLÉMAREC, M., 1976. — Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie bibrésidémentaire. *J. Rech. Océanogr.*, 1 (3), pp. 1-16.
- COULL, B.c., zo, z., TIETJEN, J.H. and WILLIAMS, B.S., 1982. — Meiofauna of the Southeastern Untied States continental shelf. *Bull. Mar. Sci.*, 32 (1), pp. 139-150.
- DELMARE DEBOUTTEVILLE, c., 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Vie Milieu*, suppl. IX, pp. 1-740.
- GETTLESON, D.A., 1976. — An ecological study of the benthic meiofauna and macrofauna of a soft bottom area outer continental shelf. *Ph. thesis, Texas A. and M. Univ.*, 257 pp.
- MARINOV, T., 1981. — Résultats des recherches sur le méiobenthos du plateau continental de la Mer Noire. *Rapp. Comm. int. Mer Méditerranée*, 27 (2), pp. 145-146.
- MONBET, Y., 1972. — Etude bionomique du plateau continental au large d'Arcachon (Application de l'analyse factorielle). *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Aix-Marseille*, 98 pp.
- POLLOCK, L.w., 1971. — Ecology of intertidal meiobenthos. *Smiths. Contr. Zool.*, n° 76, pp. 141-148.
- ROUVILLOIS, A. et ROSSET-MOULINIBR, M., 1969. — Mise au point d'un petit carottier pour le prélèvement sans perturbation de la partie superficielle des sédiments marins. *Cah. Océanogr.*, 21 (10), pp. 933-941.
- SORBE, J.c., 1972. — Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichtyofaune chalutable du plateau continental sud-Gascogne. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Aix-Marseille*, 125 pp.
- SOYER, J., 1972. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. V. — Densités et biomasses du méiobenthos. *Vie Milieu*, 22 (2B), (1971), pp. 351-424.
- TIETJEN, J.H., 1971. — Ecology and distribution of deep-sea meiobenthos off North Carolina. *Deep Sea Res.*, 18, pp. 941-957.
- WIGLEY, R.L. and MCINTYRE, A.D., 1964. — Some quantitative comparisons of offshore meiobenthos and macrobenthos south of Martha's Vineyard. *Limnol. Oceanogr.*, 9 (4), pp. 485-493.