

Phytoplankton, tripton et microphytobenthos : échanges au cours de la marée, dans un estuaire du Nord-Finistère.

Catherine Riaux-Gobin

Centre d'Etudes Océanographiques et de Biologie marine, Station Biologique, 29211 Roscoff, France.

Résumé : Afin d'étudier des bilans particuliers en zone estuarienne à fortes amplitudes de marées, des prélèvements séquentiels ont été effectués au débouché en mer du Dourduff (Nord-Finistère) au cours de plusieurs cycles de marées, et ceci aux diverses saisons. Chlorophylle *a*, phéopigments et seston ont été mesurés en parallèle aux paramètres hydrologiques. Un maximum, unique par marée, de seston, de chlorophylle *a* et de phéopigments apparaît à marée basse. L'intensité et surtout la durée du pic varient avec le coefficient de la marée et la saison ; le maximum pigmentaire peut atteindre, lors des marées de vives-eaux, 30 fois les concentrations de marées hautes. Cependant, les rapports chl. *a*/seston, de même que chl. *a*/phéo., sont minimaux pendant ce pic, attestant la forte proportion de particules détritiques. Les dénombrements cellulaires mettent en évidence une chute du nombre de cellules phytoplanctoniques à marée basse tandis que celui des Diatomées pennées, d'origine benthique, augmente et ceci quelle que soit la saison. L'analyse des correspondances, appliquée à deux séries de prélèvements, permet d'illustrer de manière synthétique l'évolution à court terme des caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau et des particules qu'elles renferment. Les flux particuliers mettent en évidence deux maximums au cours du cycle de la marée : l'un à mi-flot et l'autre à mi-jusant. Les bilans résiduels indiquent un départ de particules vers l'aval.

Abstract : In order to study the fluxes of paniculate matter in an estuary with a large tidal range (mouth of the Dourduff river, Northern Brittany) samples for chlorophyll *a*, phaeopigments and seston were taken simultaneously with hydrological parameters at a fixed station, during several tidal cycles and at different seasons. Seston, chl. *a* and phaeo. showed a maximum at slack water, low tide. The level, and moreover, the duration of the peak differs with the tidal amplitude and the season. During spring tides the maximum chl. *a* concentration may be 30 times higher than that at high tide. The "chl. *a*/seston" and the "chl. *a*/phaeo." ratios are minimal during this peak, indicating the high percentage of detrital particles. Phytoplanktonic algae are scarce at low tide, whereas microphytobenthic pennate diatoms are abundant, whatever the season, indicating resuspension as main source of the peak. Correspondence analysis gives a synthetical illustration of the short-term changes that occur in the hydrological parameters and paniculate matter characteristics during the tidal cycle. Estimations of the integrated particle fluxes show two maxima per tidal cycle : one at mid-flood and the second at mid-ebb. This small estuary seems to export a consistent amount of panicles to the nearby Bay.

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont été consacrés à la dynamique des particules dans les "salt marshes" (cf. Nixon, 1980) ; ces zones sont le siège d'échanges actifs de matière particulaire et dissoute, particulièrement difficiles à quantifier (Dankers *et al.* 1984). Dans un estuaire, les apports d'eau douce constituent une source supplémentaire de particules et le régime hydrodynamique est plus complexe que dans un chenal de "salt marsh" possédant peu ou pas d'apports d'eau douce ; cependant, il peut être plus aisé de quantifier les transits de particules dans un chenal estuarien bien délimité et de géométrie relativement stable au cours des saisons, que dans le réseau hydrographique complexe d'un schorre.

Les variations à court terme des concentrations en seston dans les estuaires sont recensées et décrites dans diverses zones géographiques, mais, si l'origine de ces variations est souvent précisée, la composition biologique des particules en suspension est rarement définie. On regroupe généralement sous le terme de seston toutes les particules en suspension ; le terme de tripton est plus particulièrement réservé à la fraction détritique et minérale du seston (Bougis, 1974).

La turbidité en zone estuarienne et ses variations sont liées à des phénomènes physico-chimiques différents selon qu'il s'agit de zones plus ou moins profondes, soumises à des apports saumâtres plus ou moins importants et, éventuellement, à l'action des vents et des courants de marée ; ainsi la dynamique des particules est-elle liée, soit à des courants de densité horizontaux (ou verticaux) (D'Anglejan & Ingram, 1976 ; Bowden, 1963), soit à des circulations estuariennes créant des accumulations particulières (Postma, 1967 ; Meade, 1972 ; Festa & Hansen, 1978), soit à l'asymétrie des marées (Kranck, 1979) ou à des "seiches", comme dans le Saint-Laurent (Therriault & La Croix, 1976 ; Kranck, 1980) ; en zone très peu profonde, le phénomène prépondérant est la remise en suspension des particules sous l'effet des courants de marée (Gordon, 1975 ; Baillie & Welsh, 1980) ; enfin, ces accumulations peuvent être dues aux phénomènes physico-chimiques de floculation ou d'agrégation (Kranck, 1980), ou favorisées par eux. Les particules participant à ces accumulations temporaires ont diverses origines (océanique ou fluviale) et leurs concentrations sont, d'autre part, soumises aux variations saisonnières qui modulent en particulier l'importance des apports saumâtres.

Les estuaires du Nord-Finistère sont originaux de par leur morphologie de vallées submergées (cf. Auffret, 1968) qui leur vaut la dénomination de "ria" et de par le régime des marées (marnages atteignant 10 m en vives-eaux, en Baie de Morlaix) ; par ailleurs, le débit des rivières alimentant ces estuaires est peu important (quelques m^3 par secondes). Ces estuaires sont le lieu d'augmentations importantes du stock de seston à marée basse (Auffret, 1968 ; Le Fèvre-Le Hoërff, 1972 ; Riaux, 1977 ; Beslier, 1982) ; à marée haute, ces accumulations disparaissent, même en zone amont ; on ne peut donc pas à proprement parler de "bouchon vaseux". Les pigments chlorophylliens actifs contenus en abondance dans les eaux turbides exportées au jusant atteignent $40 \mu\text{g.l}^{-1}$ au Dourduff pour 300-1000 mg.l^{-1} de seston. Ces concentrations en pigments ne se retrouvent pas dans la zone turbide de certains estuaires pollués tel celui de la Weser (Wellershaus, 1981) ; par contre, dans les zones côtières possédant des vasières (slikkes) riches en microphytes benthiques, de telles concentrations en pigment sont courantes (Baillie & Welsh, 1980 ; De Jonge, 1981).

L'étude de la composition biologique des particules en suspension dans l'estuaire du Dourduff et des variations attenantes aux cycles de marée et aux saisons est dictée par la présence de nombreux parcs à huîtres en aval de la zone de prélèvement (Baie de Morlaix) ainsi que des Mysidacées (*Neomysis integer* et *Mesopodopsis slabberi*) qui pullulent à certaines phases de la marée dans cette ria

(Chevalier & Camus, 1981). Ces estuaires sont de plus des "nurseries" pour de nombreuses espèces nectoniques. Il est donc utile de mieux connaître l'importance des apports en particules en provenance d'une zone estuarienne (et surtout de microphytes), apports pouvant participer au recyclage rapide de la matière par l'intermédiaire des maillons supérieurs de la chaîne alimentaire côtière, tant pélagique que benthique (Tenore, 1976). Aussi, cette étude tente-t-elle de répondre aux questions suivantes :

- Quelle est la provenance des pigments rencontrés dans ces eaux estuariennes aux différentes phases de la marée et quelle est l'importance de la remise en suspension du sédiment sous-jacent ?
- Est-il possible d'évaluer l'importance et le sens d'un éventuel "transport résiduel" de particules, c'est-à-dire le bilan particulaire résultant de la remontée vers l'amont et du départ vers l'aval des particules au cours d'un cycle de marée ?

SITES, MATÉRIEL ET MÉTHODES

PRÉLÈVEMENTS, PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES, DÉNOMBREMENTS CELLULAIRES

Les séries de prélèvements chronologiques "au point fixe" ont été effectuées au débouché en mer du Dourduff (Fig. 1), rivière de faible débit (200 l.r^{-1} en moyenne), à bord d'une barge ostréicole de très faible tirant d'eau (50 cm). Les prélèvements d'eau se sont échelonnés à intervalles réguliers (toutes les heures, demi-heures, ou même tous les quarts d'heure en période de flot) ; des bouteilles hydrologiques horizontales de 5 l de contenance ont été utilisées. Seules les don-

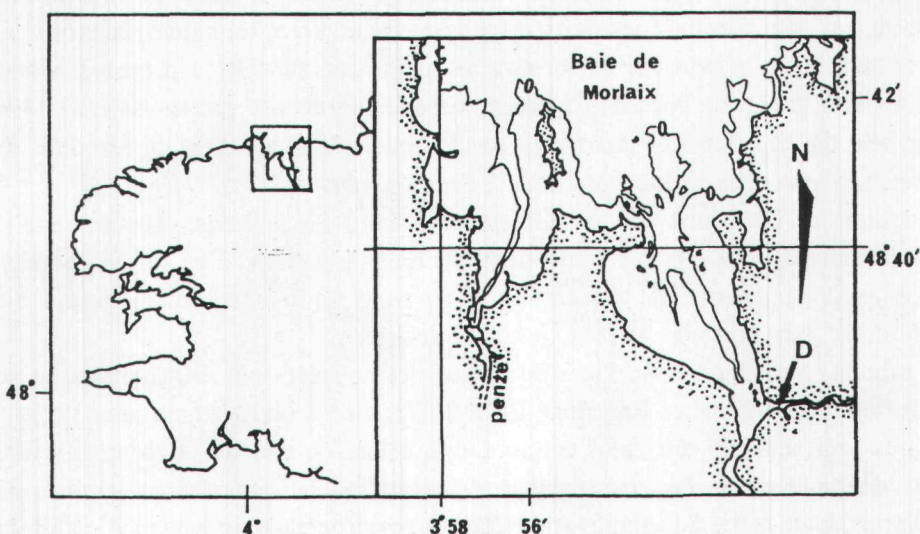


Fig. 1 - Position du point de prélèvement dans la Baie de Morlaix.

nées concernant les prélèvements de surface sont exposées ici, ce dernier choix ayant été dicté en partie par l'impossibilité de prélever à différentes profondeurs à marée basse (hauteur d'eau : 0,7 m ou moins) et par le fait qu'une véritable stratification n'apparaît qu'en période de crue et en mortes-eaux (Fig. 2) : le brassage intense dû aux courants de marée, surtout en vives-eaux, s'oppose en effet à l'établissement d'une stratification, du moins dans la zone amont de cette ria. On peut également noter la très faible largeur du prisme estuarien à la hauteur du point de prélèvement (150 m à pleine mer, 45 m à mi-marée et 6m à marée basse), ce qui justifie le choix d'une unique station de prélèvement, située dans l'axe du chenal de la rivière.

14 sorties ont été effectuées de 1979 à 1981, en majorité en vives-eaux et en général durant un laps de temps encadrant l'étale de basse-mer (7 h, de mi-jusant à mi-flot); deux sorties de plus de 12 h ont été réalisées afin de suivre d'éventuelles variations nycthémérales. Pour cette étude, qui concerne plus spécialement la composition spécifique du pic chlorophyllien observé à marée basse, deux séries de prélèvements seront décrits (1 en été, 1 en hiver), toutes les deux effectuées par fort coefficient de marée (> 70), afin de connaître l'impact de facteurs hydroclimatiques très différents sur ce site, pour des coefficients de marée semblables. Cependant, il sera fait référence à d'autres prélèvements pour des points précis.

Sur ces prélèvements discrets plusieurs paramètres ont été mesurés :

- les concentrations en chlorophylle *a* (chl. *a*) et en phéopigments (phéo.) par la méthode fluorimétrique de Yentsch & Menzel (1963) ; pour certains prélèvements, la distinction a été faite entre des échantillons bruts et d'autres préfiltrés sur soie de 30 μm , afin d'évaluer les parts respectives du micro et du nannoplancton.
- la teneur en seston par la mesure du poids sec sur filtres prépesés Millipore HA (de 0,45 μm de porosité), suivant la technique décrite par Banse *et al.* (1963) ; les sels ont été éliminés des filtres par l'emploi d'une solution de formiate d'ammonium en concentration isotonique à l'eau de mer.
- toutes les filtrations ont été effectuées à bord de la barge, aussitôt après les prélèvements, afin d'éviter toute dégradation pigmentaire. Les filtres destinés au dosage des pigments ont été conservés au froid (8-10° C) jusqu'au retour au laboratoire, puis congelés à -18° C jusqu'au dosage.
- salinité, température de l'eau et vitesse des courants ont été mesurés en semi-continu (courantomètre Braystoke BFM 0.10 couplé à un thermosalinomètre).
- des prélèvements ont été fixés au Lugol acide, en vue de la reconnaissance et du dénombrement des microphytes (observations au microscope inversé Leitz Diavert, avec cuves à sédimentation). Le fort pourcentage de tripton à marée basse a imposé des dilutions importantes des échantillons.

TABLEAU 1 - Moyennes et écarts-types pour certains paramètres sur 5 cycles de marée

* = vive-eau

** = morte-eau

Date	coef. marée	débit l.s ⁻¹	heures	nbre prélè- vements	T°C ±	s‰ ±	seston ± mg.l ⁻¹	Chl. a ± µg.l ⁻¹	phéo. ± µg.l ⁻¹
12/8/1980	86*	199	7h30	18	19,30 ± 0,97	28,00 ± 6,66	438,3 ± 819,0	7,99 ± 4,73	6,69 ± 6,30
18-19/8/1981	96*	110	16h30	23	18,93 ± 2,55	29,77 ± 7,90	289,7 ± 442,8	9,07 ± 5,33	8,32 ± 12,03
20/12/1979	92*	890	7h15	14	8,58 ± 0,34	15,21 ± 12,49	999,5 ± 1444,6	11,03 ± 10,57	22,34 ± 20,14
9/10/1979	98*	85	7h30	15	16,79 ± 1,25	29,31 ± 6,70	221,0 ± 377,7	4,83 ± 3,99	8,14 ± 8,52
6/5/1980	60**	585	7h30	9	11,02 ± 2,64	28,70 ± 6,76	30,4 ± 16,2	1,99 ± 0,42	1,72 ± 0,96

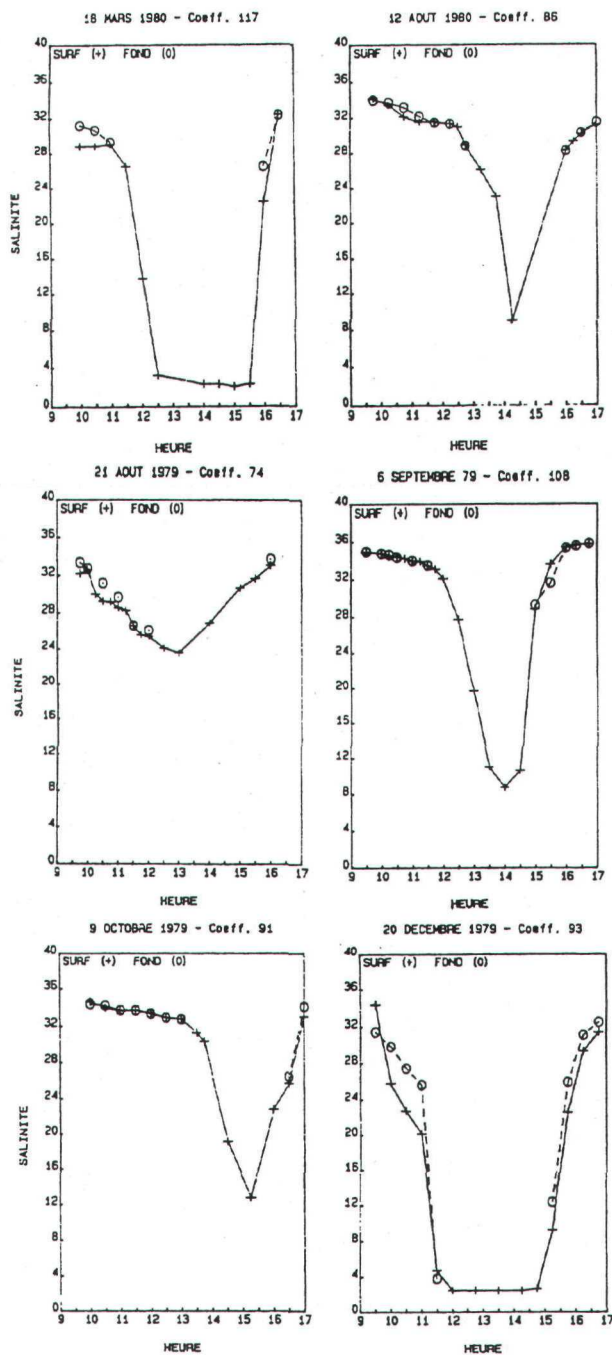


Fig. 2 - Illustration de l'homogénéité haline "surface-fond" au Dourduff, au cours de différentes marées de vives-eaux.

TRAITEMENT DES DONNÉES

Le coefficient de corrélation simple de Bravais-Pearson a été utilisé pour tester le degré de liaison entre paramètres, pour chaque série de prélèvements, après pondération des données. L'analyse des correspondances (Benzécri *et al*, 1973) a, dans un deuxième temps, permis une étude plus globale des interrelations entre paramètres.

ÉVALUATION DES FLUX ET BILANS PARTICULAIRES

Le flux particulaire suivant D'Anglejan & Ingram (1976) s'exprime par l'équation :

$$(1) \quad v \cdot [TSM] \quad \text{où } v = \text{vitesse des courants (m.s}^{-1}\text{)}$$

$$[TSM] = \text{total suspended matter (seston)}$$

$$(\text{mg.l}^{-1})$$

Les bilans résiduels particuliers permettent d'évaluer le tonnage particulaire exporté ou importé au cours d'un cycle de marée. Le calcul de ces bilans s'effectue pas à pas, par intégration du poids sestonique véhiculé par unité de temps, à travers la section de la rivière au point considéré (dite section "mouillée") dont la surface évolue également au cours des phases de la marée. Le poids résiduel est évalué par différence entre l'intégration portant sur la période de flot et celle sur la période de jusant. Cette évaluation passe par plusieurs étapes :

a) Évaluation de la "section mouillée" [x_i (m^2)], se fait pour chaque prélèvements, au temps i , par l'intermédiaire d'un modèle prédictif (Douvillé & Riaux, 1986).

b) Évaluation du débit au temps i [X_i ($\text{m}^3.\text{s}^{-1}$)]:

$$(2) \quad v_i \cdot x_i = X_i$$

$$v_i = \text{vitesse des courants au temps } i (\text{m.s}^{-1})$$

c) Évaluation du poids particulaire véhiculé lors du jusant et du flot : soit [A (mg)] pour le flot, et [B (mg)] pour le jusant :

$$(3) \quad \sum_{i=1}^j X_i \cdot t_i \cdot a_i = A$$

t_i = intervalle de temps en secondes entre chaque prélèvement du flot, ou du jusant ($i = 1$ à j)

a_i = poids sec particulaire au temps i (mg.m^{-3})

d) Évaluation du poids résiduel, [$P.R.$ (mg)], exporté vers l'aval de l'estuaire :

$$(4) \quad A - B = [P.R.]$$

RÉSULTATS

SALINITÉ, SESTON ET PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS

La salinité passe de 30-34 ‰ à marée haute à 0-7 ‰ à marée basse (Figs. 3, 4, 5, 6). Cette chute est de courte durée en été (2 h) et beaucoup plus longue en

hiver (3-4 h), et elle est en relation avec l'importance du débit d'eau douce (Tableau 1) ; de plus, cette chute est parallèle à la diminution de la hauteur d'eau. Ces deux paramètres sont affectés, de plus, par une dissymétrie, déjà notée lors d'autres prélèvements : le niveau de l'eau (de même que la salinité) augmente plus vite au flot qu'il ne descend au jusant (Riaux, 1981).

On observe un pic, unique par marée, de seston, chlorophylle *a* et phéopigments en "fin de jusant - début de flot". Ce pic peut cependant comporter des oscillations secondaires, surtout au début du flot. L'augmentation des concentrations en seston et pigments débute alors que la hauteur d'eau approche 3 m ; ce pic peut, en valeur absolue, dépasser $30 \mu\text{g.l}^{-1}$ pour la chlorophylle *a* aussi bien en été qu'en hiver ; les concentrations en seston, elles aussi, varient périodiquement : de manière générale, leur pic précède celui de la chlorophylle *a* et celui de la chlorophylle *a* NF (non filtrée) précède celui de la chlorophylle *a* F (filtrée). La chute des concentrations des différents paramètres est plus ou moins synchrone.

De manière générale, si l'on compare les résultats des deux marées de vives-eaux (été, Figs 3 et 4 et hiver, Figs 5 et 6), on remarque la similitude des phénomènes. Les valeurs notées, pour chacun des paramètres, à haute mer, peuvent servir de "niveau de base" pour une saison donnée ; par exemple, pour la chlorophylle *a*, le pic, à basse mer, atteint 30 fois la valeur du niveau de base en hiver et 4 fois en été. Le niveau de base varie au cours des saisons dans un rapport équivalent à celui qui avait été noté auparavant en Penzé, autre estuaire débouchant dans la Baie de Morlaix (Fig. 1), (Riaux, 1977).

On peut brièvement confronter ces résultats obtenus lors des forts coefficients de marée, à ceux concernant une marée de morte-eau. Le tableau 1 présente des résultats obtenus lors d'une marée de coefficient 60 ; pigments et seston varient alors dans des rapports moindres qu'en vives-eaux. La chlorophylle *a* passe de $1,8$ à $2,7 \mu\text{g.l}^{-1}$, les phéopigments passent de $0,9$ à $3,5 \mu\text{g.l}^{-1}$ et ceci alors que la hauteur d'eau passait de 5 m à 1,1 m en 7 heures de prélèvements.

On peut conclure, dès à présent, à l'importance de la valeur du coefficient de la marée et donc, *a priori*, à l'importance du rôle joué par la vitesse des courants de marée (les apports d'eaux saumâtres étant supposés constants). L'influence du coefficient de la marée sur les variations des différents paramètres semble prévaloir sur celle des successions saisonnières. Le débit de la rivière joue également un rôle important. Si l'on compare les deux séries de prélèvements hivernaux de 1979 (Tableau 1), on remarque que, pour des coefficients de marée comparables, les concentrations en seston sont beaucoup plus élevées lorsque le débit du Dourduff est important. Par ailleurs, l'augmentation pigmentaire liée à la phase descendante de la marée et à l'étalement de basse mer s'effectue brutalement, parallèlement à la chute de la salinité (Figs 3, S) et à la diminution de la sonde. Seule la durée du pic diffère au cours des saisons (4 h en hiver, 3 h en été). Cette augmentation brutale semble liée étroitement à l'hydrologie. Cependant, la relation entre la salinité et les paramètres biologiques cités n'est pas linéaire ; le phénomène n'est donc pas

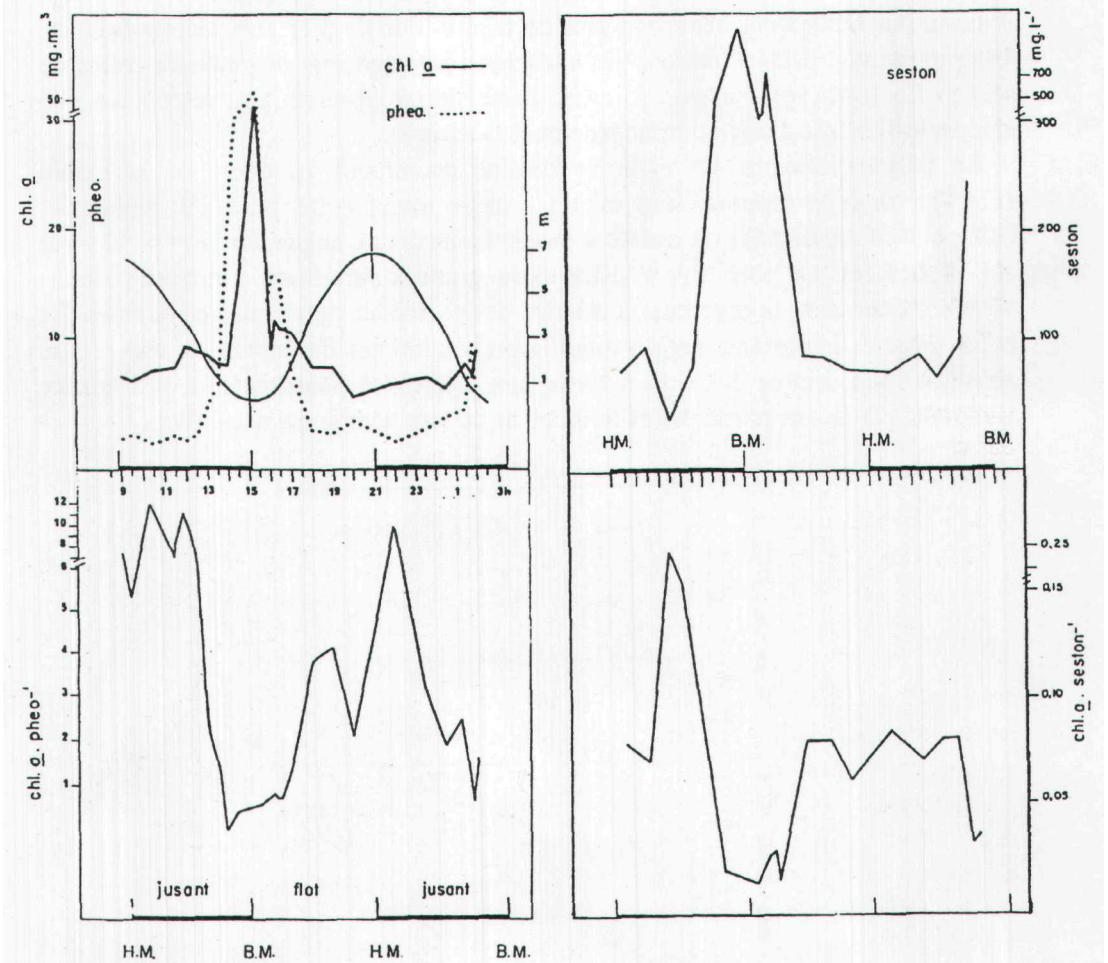


Fig. 3 - Variations au cours de cycles de marées de vives-eaux d'été, des paramètres suivants : (chl. *a*, phéo, seston, chl. *a*/phéo et chl. *a*/seston).

conservatif. D'autres données (Riaux, 1981) ont déjà fourni un élément descriptif de cette évolution non conservative des pigments comme du seston ; les relations "salinité-chlorophylle *a*" ou "salinité-seston" font apparaître un cycle net, avec dissociation des périodes de flot et de jusant alors que les valeurs de "niveau de base", à haute mer se rejoignent. Les différences "jour-nuit" sont, par contre, peu importantes.

Rapports pigmentaires

Les valeurs des rapports (chlorophylle *a*/seston) et (chlorophylle *a*/phéo-pigments), ainsi que leur évolution au cours du temps, renseignent sur la qualité des particules et sont des indices de leur origine. Tout d'abord, on peut noter

qu'un facteur 10 sépare les deux rapports chl. *a*/seston et chl. *a*/phéo (Figs 4 et 6) ; il existe pondéralement beaucoup plus de tripton que de pigments chlorophylliens. Un parallélisme évident marque les variations des pigments dégradés et celles du seston. Ceci prouve déjà que, à marée basse, le pic observé, tant sestonique que chlorophyllien, est d'origine principalement détritique.

En période estivale, un cycle se dessine clairement au cours de la marée (Fig. 4) : les deux rapports sont faibles à basse mer ($\approx 0,3$ pour chl. *a*/phéo. et $0,02$ pour chl. *a*/seston) ; on assiste à marée haute à une augmentation (≈ 10 pour chl. *a*/phéo. et $0,8$ pour chl. *a*/seston). De grandes variations temporelles interviennent donc dans la distribution relative des particules détritiques et vivantes. Le poids sec, très important, met en relief la prépondérance du tripton ; si une remise en suspension semble évidente à basse mer, restent à déterminer la provenance géographique de ces particules et le moment de leur remise en suspension.

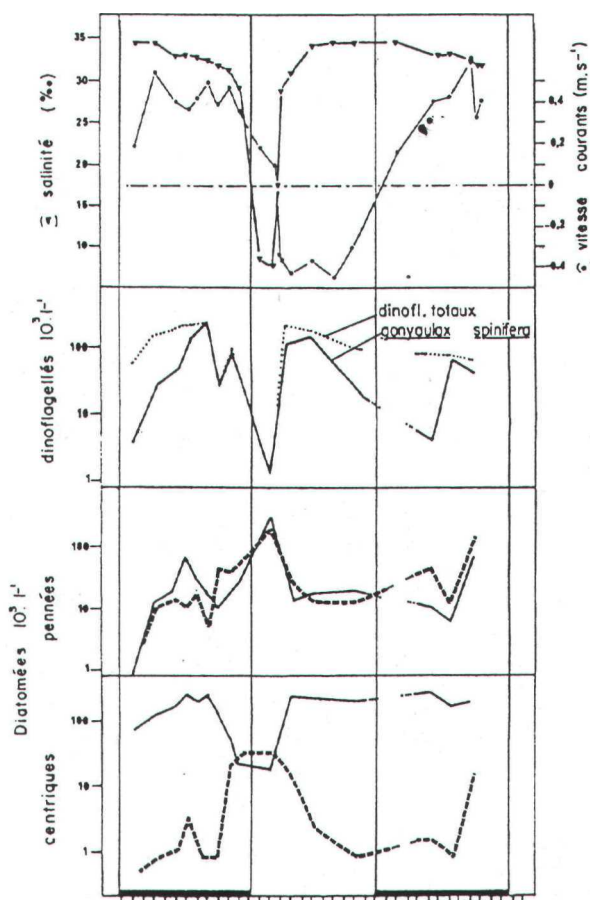


Fig. 4 - Variations au cours de cycles de marées de vives-eaux d'été des paramètres suivants : \blacktriangledown salinité, \bullet vitesse des courants et dénombrements d'organismes : ——— vivants, --- détritiques.

En période hivernale (Fig. S), seston et phéopigments sont en concentrations plus importantes qu'en été. Ceci se traduit par des valeurs très faibles des rapports (0,25 pour chl. a/phéo. et 0,015 pour chl. a/seston). De plus, ces deux rapports évoluent en sens opposé l'un de l'autre : s'il y a bien augmentation proportionnelle du seston par rapport aux pigments dits "actifs" (chl. a) à marée basse, il y a alors moins de phéopigments que de chlorophylle ; bien qu'il y ait dominance de la fraction détritique tout au long du cycle (rapport toujours inférieur à l'unité), il apparaît à marée basse une population particulière dont la fraction chlorophyllienne est relativement importante.

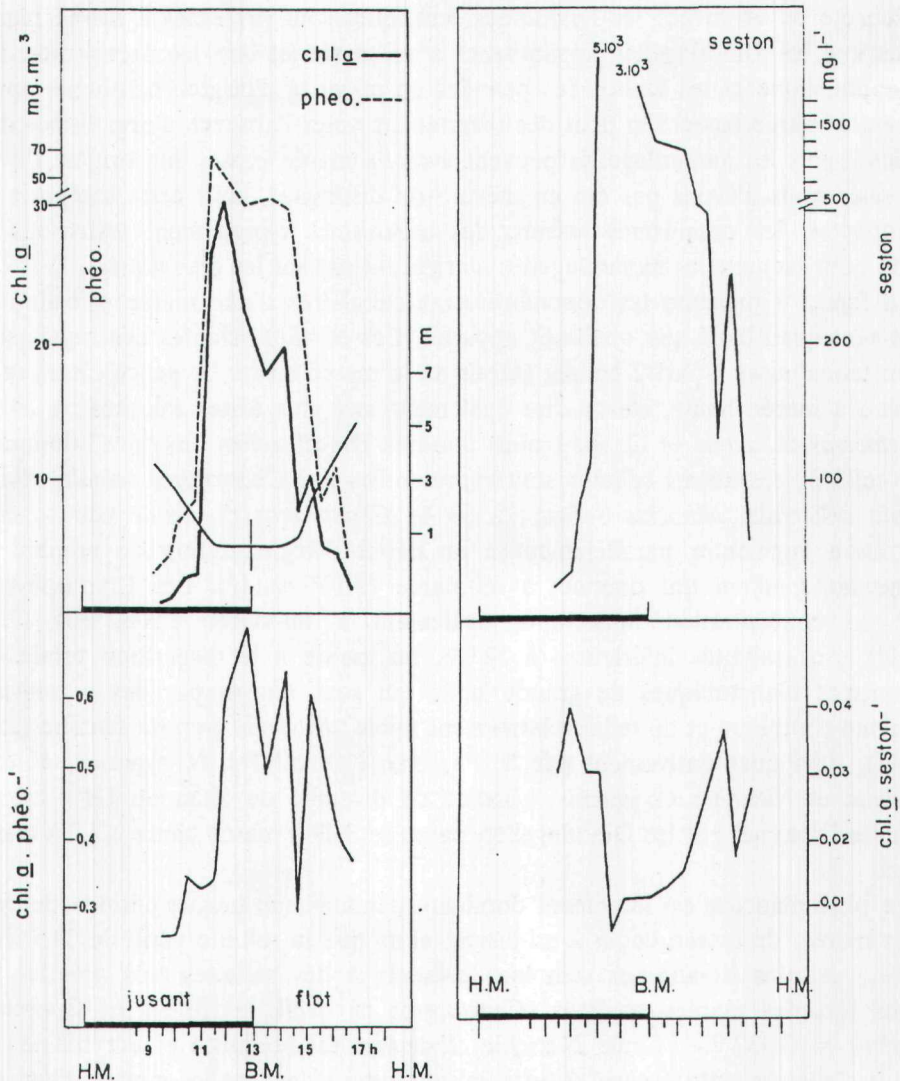


Fig. 5 - Variations au cours d'un cycle de marée de vive-eau d'hiver (mêmes figurés que pour la figure 4).

DÉNOMBREMENTS CELLULAIRES ET SUCCESSIONS D'ESPÈCES AU COURS DE LA MARÉE

Les dénombrements cellulaires ont permis de suivre la composition floristique des masses d'eau au cours des différents cycles de marée. Plusieurs catégories de microphytes ont été recensées : Bacillariophycées, Euglénophycées, Dinoflagellés et nannoflagellés divers ; il apparaît une forte dominance des Diatomées (centriques et pennées), des Dinoflagellés et des nannoflagellés (en particulier de très nombreuses Cryptophycées). La distinction entre frustules de Diatomées vivantes et frustules vides, d'origine détritique, a permis également de différencier les masses d'eau. Une succession apparaît clairement au cours d'un cycle de marée, que ce soit en été ou en hiver : les Diatomées centriques sont présentes à marée haute, tandis que les Dinoflagellés apparaissent à mi-marée et que les organismes d'origine détritique et les Diatomées pennées en majorité d'origine benthique apparaissent à marée basse. On peut dès maintenant noter l'absence d'organismes dulcicoles ; seuls les nannoflagellés peuvent avoir, à marée basse, une origine fluviale, mais nous n'avons pas été en mesure de distinguer, pour cette catégorie de microphytes, les organismes marins, des organismes typiquement estuariens — raison pour laquelle les nannoflagellés ne figurent pas sur les graphiques.

La figure 4 présente les dénombrements cellulaires d'une marée estivale ; un cycle tant quantitatif que qualitatif apparaît. Les cellules vivantes centriques sont majoritaires mises à part 2 heures autour de la marée basse. Le genre *Chaetoceros* domine à marée haute, c'est-à-dire également aux plus fortes salinités ; à 34 ‰ *Chaetoceros* cf. *debile* et *C. sp. 1* ainsi que des Dinoflagellés dits "nus" dominent (10^5 cell.l⁻¹) ; les autres cellules sont représentées par *Chaetoceros sociale*, *Rhizosolenia delicatula*, *Nitzschia seriata* ; à 33 ‰ *Chaetoceros* cf. *debile* voit sa concentration augmenter parallèlement à un début d'augmentation du nombre de *Gonyaulax spinifera* qui domine, à mi-marée ($3 \cdot 10^5$ cell.l⁻¹). Les Cryptophycées sont en concentration importante également à mi-marée (33-32 ‰) ($3 \cdot 10^5$ cell.l⁻¹). Aux salinités inférieures à 32 ‰, on assiste à la disparition totale des organismes planctoniques de grande taille qui sont relayés par des organismes d'origine benthique et de taille relativement faible ; *Navicula gregaria* domine ($2 \cdot 10^5$ cell.l⁻¹), suivi quantitativement par *N. Phyllepta* (10^5 cell.l⁻¹), *N. pygmaea*, *N. digitoradiata* et *Nitzschia* cf. *gracilis*. L'indice de diversité de Shannon (H'), calculé pour les Diatomées et les Dinoflagellés, passe de 3,29 à marée haute à 2,2 à marée basse.

Le phytoplancton est largement dominant pendant une longue période de cycle de la marée, de marée haute à mi-jusant, alors que la salinité varie de 34,5 ‰ à 32 ‰ ; certains organismes semblent présents à des salinités très précises, du moins lors des marées étudiées (*Chaetoceros* cf. *debile* = 33 ‰ et *Gonyaulax spinifera* = 31-32 ‰). Seule *Nitzschia closterium* est ubiquiste et euryhaline ; on trouve d'ailleurs cette espèce, à cette saison, aussi bien dans les masses d'eau que dans les sédiments et à toutes salinités (Riaux, 1980). En été, le pic de chlo-

rophylle a "active" à marée basse n'est semble-t-il pas lié à la pullulation d'organismes planctoniques euryhalins ou dulcicoles, mais à l'apparition de cellules en provenance d'un sédiment. Cependant, les seules cellules dénombrées à marée basse ne peuvent pas expliquer totalement l'augmentation très importante du pic chlorophyllien à cette période de la marée ; en effet, les effectifs des Diatomées benthiques ne varient que d'un facteur 5 et, par ailleurs, il s'agit de petites cellules (en moyenne 10-30 μm de long). De nombreux agrégats non identifiables, et présents dans le seston, peuvent comporter des débris de macrophytes ; de même les pelotes fécales des crustacés planctoniques, nombreux à marée basse (Mysidacées, Copépodes,...), peuvent également contenir des pigments chlorophylliens contribuant à générer la concentration importante notée à basse mer.

L'hypothèse d'une remise en suspension à marée basse du sédiment et du microphytobenthos qu'il contient est également appuyée par les variations temporelles des frustules vides de Diatomées. La présence dans les masses d'eau du jusant, et en concentrations égales, de Diatomées benthiques vivantes et détritiques est significative à cet égard. *Navícula gregaria*, *N. phyllepta* et *N. pygmaea* sont typiquement inféodées aux vases estuariennes tempérées, leur présence dans l'eau surnageante de cette ria prouve l'existence d'un "vannage" du sédiment directement sous-jacent par les courants de marée ; les microphytes évoluant au sein du sédiment se dégradent sur place, il n'est donc pas étonnant de retrouver en quantités équivalentes frustules vivants et détritiques. On note également une augmentation, qui survient très précisément à l'étale de jusant, de Diatomées centriques détritiques et presque uniquement de l'espèce *Melosira sulcata* : ceci mérite quelques remarques. La présence de ces frustules à l'état détritique peut résulter de la "resuspension" d'organismes planctoniques sédimentés au cours des marées ou des saisons précédentes. Cependant, il est étonnant de ne retrouver que cette espèce parmi les Diatomées centriques ; ceci peut être attribuable soit à une origine euryhaline (cependant on note l'absence totale de cette espèce à l'état vivant dans les eaux du jusant), soit à une origine franchement benthique (cette espèce est, en effet, retrouvée, bien qu'en très mauvais état physiologique, dans le microphytobenthos des slikkes du Dourduff, de même que *Podosira stelliger*), soit enfin à la constitution robuste du frustule de cette espèce permettant une meilleure résistance au bris ou à la dissolution, au regard d'espèces planctoniques plus fragiles. On ne peut donc guère conclure sur les causes de l'accumulation préférentielle de cette Diatomée centrique détritique dans les sédiments vaseux de cet estuaire. Par contre, ceci appuie l'hypothèse d'une reprise de sédiment par les courants de fin de jusant et de la dispersion des particules benthiques dans les masses d'eau qui s'écoulent vers l'aval.

En période hivernale (Fig. 6), il existe très peu de Diatomées centriques vivantes ; par contre, beaucoup de cellules détritiques (vides) apparaissent à basse mer (centriques et pennées) (20.10^4 cell. l^{-1}). La diversité spécifique des Diatomées pennées vivantes à basse mer est importante ($H' : 3,3$). Ce sont toujours *Navícula*

TABLEAU 2 - Matrice des corrélations simples (coefficient de Bravais-Pearson). Vive-eau d'hiver. Seuils de probabilité : 0,52 à $P = 0,05$ et 0,66 à $P = 0,01$ (signification des abréviations : voir légende de la figure 8).

Seston																	
Chl. <i>a</i> NF	.87																
Phéo. NF	.95	.93															
Hauteur d'eau	-.62	-.76	-.76														
Vitesse des courants	.37	.25	.25	-.22													
T° C	-.45	-.54	-.54	-.58	-.42												
S ‰	-.62	-.82	-.78	-.91	-.08	.52											
Benth. vivantes	.39	.49	.54	-.64	-.25	-.60	.82										
Benth. détritiques	.14	.23	.29	-.49	-.14	-.25	-.60	.82									
<i>N. gregaria</i>	.36	.46	.45	-.55	-.28	-.41	-.72	.91	.71								
<i>N. phyllepta</i>	.26	.38	.44	-.58	-.33	-.32	-.73	.95	.86	.79							
Euglènes	.85	.79	.77	-.53	.37	-.31	-.59	.35	.22	.45	.16						
Phyto. vivant	.30	.37	.35	.05	.16	-.06	-.12	-.09	-.35	-.14	-.16	.15					
Phyto. détritique	.51	.63	.61	-.76	.05	-.29	-.83	.72	.73	.73	.63	.68	-.18				
Nanno. flag.	.36	.41	.43	-.13	-.05	-.25	-.45	.53	.35	.61	.37	.47	.41	.40			
Ciliés	-.46	-.45	-.44	.41	-.44	.69	.25	.07	.28	.00	.18	-.25	-.25	-.05	.03		
	Sest.	Ch.nf	ph.nf	H.E.	V.C.	T°C	S‰	Ben	Ben.	N.gr.	N.ph.	Eugl.	Phy	Phy.	N fla	Cili.	

TABLEAU 3 - Matrice des corrélations simples (coefficient de Bravais-Pearson). Vive-eau d'été. Seuils de probabilité : 0,50 à P = 0,05 et 0,62 à P = 0,01 (signification des abréviations : voir tableau 5).

Seston													
Chl. <i>a</i> NF	.74												
Chl. <i>a</i> F	.85	.86											
Phéo. NF	.99	.74	.87										
Phéo. F	.92	.71	.74	.91									
Hauteur eau	- .62	- .68	- .58	- .64	- .75								
Vitesse courants	- .04	.02	- .07	- .04	- .19	- .17							
T° C	.54	.41	.38	.51	.77	- .60	- .45						
S ‰	- .36	- .30	- .29	- .36	- .68	.52	.54	- .91					
Benth. vivantes	.20	.23	.16	.20	.48	- .40	- .54	.79	- .95				
Benth. détritiques	.35	.31	.27	.35	.59	- .60	- .33	.84	- .90	.85			
Phyto. vivant	- .60	- .18	- .42	- .60	- .61	.28	.34	- .45	.49	- .37	- .41		
Phyto. détritique	.87	.66	.71	.86	.98	- .69	- .18	.78	- .69	.58	.69	- .64	
	Sest.	Ch.nf	Ch.f	ph.nf	ph.f	H.E.	V.C.	T° C	S ‰	Ben	Ben.	Phy	Phy.

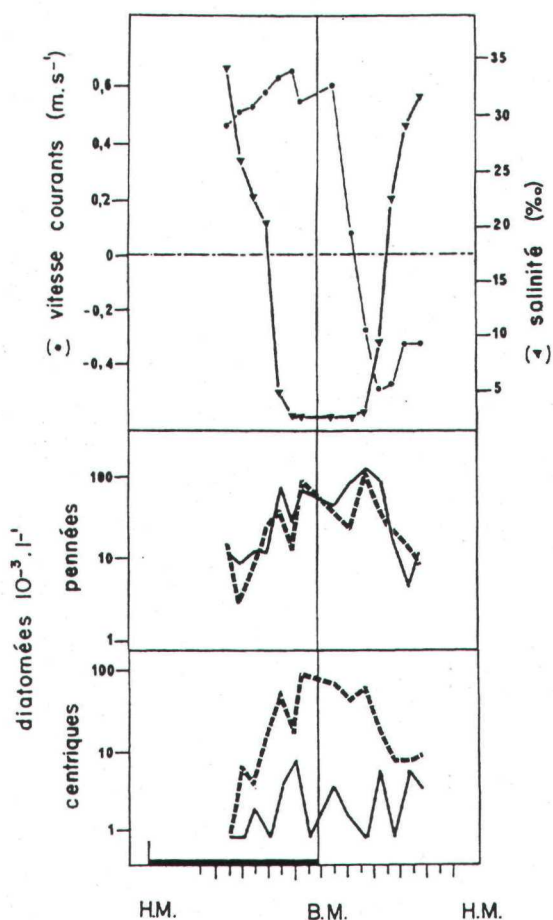


Fig. 6 - Variations au cours d'un cycle de marée de vive-eau d'hiver (mêmes figurés que pour la figure 4).

phyllepta et *N. gregaria* qui dominent à basse mer. Ces deux derniers points rejoignent les observations effectuées sur les peuplements microphytobenthiques des "slikkes" du Dourduff (Riaux, 1983). L'absence de phytoplancton à marée haute, en période hivernale, justifie le "niveau de base" chlorophyllien très bas à cette époque. Par contre, les nannoflagellés dominent à basse mer, ce qui pourrait appuyer le fait que le rapport $\text{chl. } a \text{ NF/chl. } a \text{ F}$ est souvent plus bas à basse mer qu'à haute mer.

ANALYSE DES DONNÉES ET CALCUL DES FLUX

Les matrices des corrélations simples (coefficients de Bravais-Pearson) sur les

données réduites (Tabi. 2 et 3) précisent les relations entre paramètres et la prépondérance de certains facteurs sur l'évolution à court terme de ces paramètres. Ces matrices confirment la cohérence des successions du phytoplancton et des microphytes benthiques vis-à-vis de l'hydrologie de cette ria. En hiver comme en été, on note l'existence de nombreuses relations linéaires significatives entre paramètres ; il y a des liaisons très "significatives" entre les paramètres physico-chimiques (S ‰ et sonde) et la quasi totalité des paramètres biologiques. Ceci illustre les grands changements attribuables au balancement des marées ; l'observateur, basé en un point géographique donné, voit défiler des masses d'eau aux caractères très différents tant d'un point de vue chimique que biologique. Pigments et seston sont également fortement liés, surtout à basse mer, ce qui prouve une origine commune du tripton et des microphytes. De plus, les Eugléniens en hiver et les Diatomées centriques détritiques à toute saison, de même que les Diatomées pennées, sont de bons traceurs des changements hydrobiologiques. On peut noter la relation existant en été entre le phytoplancton vivant et le stock global de particules en suspension, alors qu'en hiver cette relation est inexistante. Ceci matérialise les floraisons phytoplanctoniques estivales liées aux salinités élevées et contribuant pour une large part au seston de ces mêmes masses d'eau, alors qu'en hiver le seston est d'origine détritique et sans relation avec un phytoplancton inexistant à marée haute. Seule la vitesse des courants n'est reliée à aucun autre paramètre, du moins de façon directe. La nature même de ce paramètre (qui est une fonction du temps) peut influencer sur la signification des coefficients calculés. Cependant, plusieurs hypothèses peuvent être avancées au sujet de l'absence de relation linéaire entre la vitesse des courants et les autres paramètres : 1) simple décalage temporel entre la remise en suspension en amont du point de prélèvements, et le passage de cette masse turbide dans l'estuaire; 2) réponse non instantanée à l'augmentation des vitesses de courants ; 3) remises en suspension favorisée par la phase de décélération (Gordon, 1975). Un seul pic de turbidité se développe par marée; ce maximum sestonique se trouve lié au maximum de la vitesse du courant de jusant et au début de la phase de décélération ainsi qu'aux arrivées d'eaux dessalées en provenance de l'amont. Cependant, les microphytes benthiques estuariens vivants dénombrés à cet instant prouvent bien l'origine sédimentaire (et non fluviale) de ces particules. La renverse des courants au début du flot est très brusque et le niveau de l'eau monte très vite à cette période ; ceci caractérise une asymétrie déjà décrite qui s'oppose au développement d'un deuxième pic de seston en relation avec le deuxième maximum de vitesse des courants à mi-flot. Cependant, l'existence quasi permanente d'oscillations, spécialement à mi-flot, peut être l'indice de ce deuxième pic, que l'on rencontre bien développé dans d'autres régimes hydrologiques (Meade, 1972).

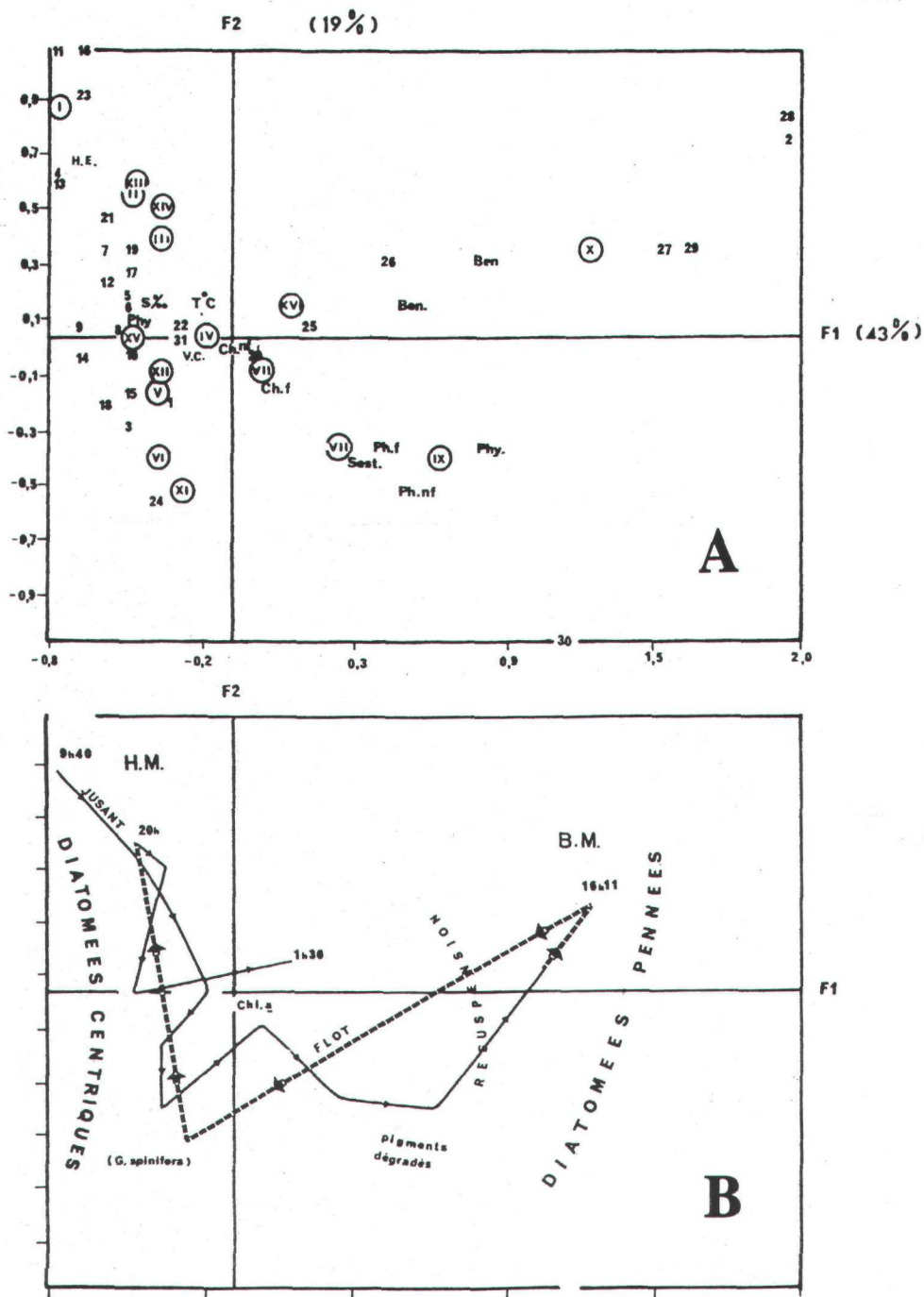


Fig. 7 - Analyse des Correspondances - vive-eau d'été (cf. Fig. 4).
A) Présentation globale du plan F1-F2.
B) Interprétation.

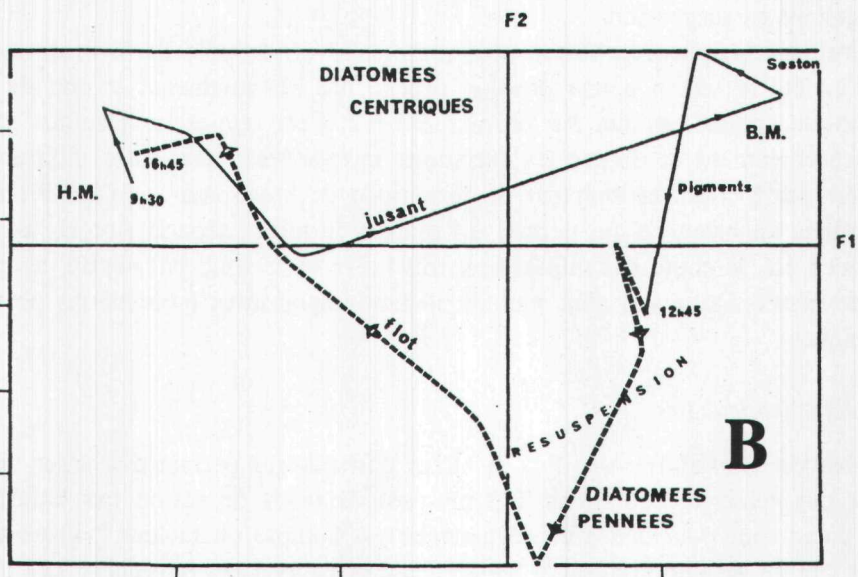
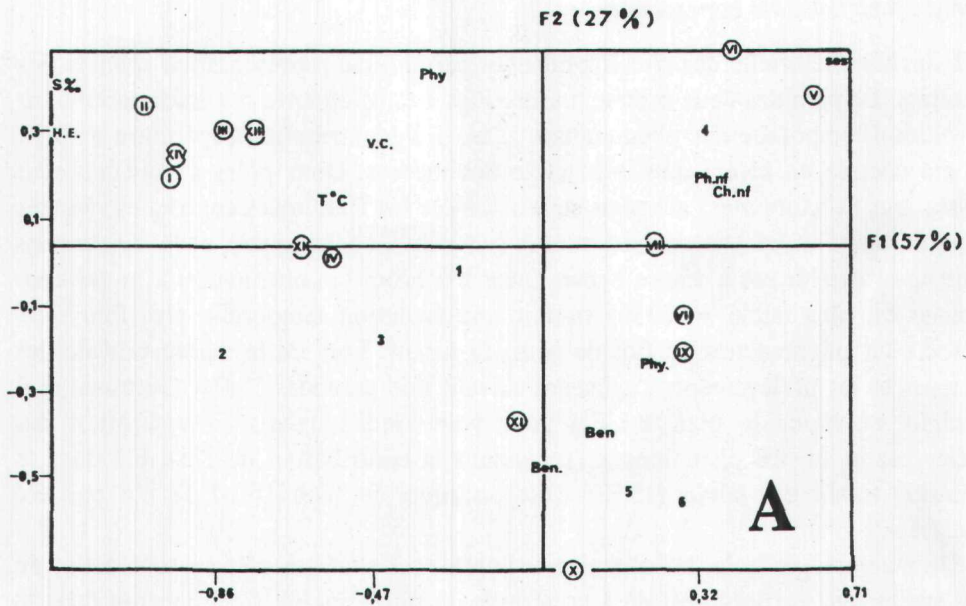


Fig. 8 - Analyse des Correspondances - vive-eau d'hiver (cf. Fig. 5).

A) Présentation globale du plan F1-F2

B) Interprétation

1: Nannoflagellés ; 2: Ciliés ; 3: Cyanophycées ;

4: Euglénophycées ; 5: *Navicula phyllepta* et 6: *N. gregaria*.

Analyse factorielle des correspondances

L'analyse factorielle des correspondances permet une représentation spatiale des résultats. Le plan des deux premiers axes (Figs 7 et 8) apporte des informations sur l'évolution temporelle des phénomènes. L'axe F 1 (contribution supérieure à 40 %, en été comme en hiver) illustre le cycle des marées. Deux pôles s'individualisent (basse mer et haute mer) auxquels sont associées les Diatomées centriques vivantes à marée haute et les Diatomées pennées (vivantes et détritiques), et les Diatomées centriques détritiques à marée basse. L'axe F 2 (dont la contribution à la variance globale est plus faible \approx 20 %) traduit une évolution temporelle plus fine ; elle dissocie les phénomènes du flot de ceux du jusant. Lors de la marée estivale, les facteurs et les prélèvements s'agencent suivant une parabole ("effet Guttman") ; il faudrait examiner le plan F 1-F 3 pour voir s'individualiser la cyclisation des prélèvements et des phénomènes (cependant la contribution de l'axe F 3 dans la variance totale est faible (13 %) c'est pourquoi le plan (F 1-F 3) n'a pas été analysé).

De manière générale, les organismes benthiques sont associés au tout début du flot tandis que le tripton est lié à la période de fin de jusant. Ceci pourrait être dû à la remise en suspension en fin de jusant marquée par le maximum de turbidité, puis par la sédimentation des particules inorganiques lourdes à l'étale de jusant, alors que les particules organiques (Diatomées vivantes en particulier) resteraient plus longtemps en suspension.

En hiver, chl. *a*, phéo. et seston sont regroupés vers le pôle de la basse mer, alors qu'en été le seston a une position proche des phéopigments et non de la chl. *a* dont le "poids" est nul sur ce plan F 1-F 2. Ceci rejoint les résultats présentés précédemment et illustre les variations saisonnières. Une autre différence saisonnière est à citer : la longueur de la période de basse mer sur l'axe F 1 est plus marquée en hiver, ce qui permet à l'analyse de mieux séparer flot et jusant, tandis qu'en été, la chute des salinités est très brève et ce sont, par contre, les périodes de marée haute qui sont biologiquement importantes (successions phyto-planctoniques).

Flux et bilans particuliers

L'évaluation quantitative des flux et bilans particuliers permet d'aborder l'importance des échanges estuariens. Les mesures de poids de seston par unité de volume d'eau sont ponctuelles et ne tiennent pas compte du facteur "vitesse des courants", ni du volume total de la masse d'eau véhiculant ces particules. Les plus fortes concentrations en seston apparaissent à marée basse alors que la "section mouillée" est très faible et que la vitesse des courants s'amortit avant la "renverse". Les variations de poids de matière sèche particulière au cours du temps reflètent donc mal les variations globales intervenant dans les estuaires à fortes marées. Le calcul des flux particuliers et surtout des bilans permet de mieux appré-

hender les phénomènes (voir formulation et unités dans l'introduction). Le tableau 4 présente quelques calculs de bilans; aucune figure n'illustre les résultats concernant flux et bilans que l'on peut décrire brièvement :

En période estivale, alors que le débit de la rivière est faible ($< 200 \text{ l.s}^{-1}$), et que le phytoplancton est abondant en Baie de Morlaix, le flux, tant particulaire que plus spécifiquement chlorophyllien, augmente assez régulièrement jusqu'à l'étalement de marée basse ; après une chute à l'étalement, un deuxième pic apparaît en début de flot. Par contre, les bilans (intégrations par unité de volume et de temps) atteignent des maximums à mi-marée. Ceci est dû, en partie, à la richesse en phytoplancton des masses d'eau marines en provenance de la Baie. Mise à part la dissymétrie déjà notée entre les périodes de flot et de jusant (la renverse des courants est tardive à basse mer), les bilans particuliers semblent en faveur d'un export de particules au jusant (Tabl. 4).

TABLEAU 4 - Bilans résiduels de seston et de chlorophylle *a*
* bilans calculés pour une même hauteur d'eau au flot et au jusant.
** bilans calculés pour 12 h de marée. Le signe + désigne les départs de particules vers l'aval.

	Seston (g)*	Chi. a (mg)*	Seston (g)**	CM. a (mg)**
Flot	- 58.10 ⁶	- 6.10 ⁶	- 62. 10 ⁶	- 9.10 ⁶
Été (08.08.81) Jusant	+ 78.10 ⁶	+ 6.10 ⁶	+ 78. 10 ⁶	+ 6,4. 10 ⁶
Bilan résiduel	+ 20.10 ⁶	Bilan équilibré	+ 16. 10 ⁶	- 2,6. 10 ⁶
Flot	- 22.10 ⁶	- 70.10 ⁴		
Hiver (20.12.79) Jusant	+ 58.10 ⁶	+ 68. 10 ⁴		
Bilan résiduel	+ 36. 10 ⁶	- 2. 10 ⁴		

TABLEAU 5 : Signification des chiffres, symboles et abréviations correspondant à la figure 7 et au tableau 3.

1 <i>Nitzschia closterium</i>	12 <i>Rhizosolenia delicatula</i>	23 Dinoflagellés	Ch.f Chl. <i>a</i> (nanno)
2 <i>N. cf. gracilis</i>	13 <i>R. srubsolei</i>	24 <i>Gonyaulax spinifera</i>	ph.nf Phéopigments (nanno + micro)
3 <i>N. longissima</i>	14 <i>R. stolterfothii</i>	25 Ciliés	ph.f Phéopigments (nanno)
4 <i>N. sp.</i>	14 <i>R. pungens</i>	26 <i>Navicula phyllepta</i>	H.E. Hauteur d'eau
5 <i>N. cf. seriata</i>	16 <i>R. setigera</i>	27 <i>N. gregaria</i>	V.C. Vitesse des courants
6 <i>Chaetoceros cf. debile</i>	17 <i>Thalassionema mitschiioides</i>	28 <i>N. digitoradiata</i>	T°C Température
7 <i>C. sp.1</i>	18 <i>Thalassiosira cf. levanderi</i>	29 <i>N. pygmaea</i>	‰ Salinité
8 <i>C. sp.2</i>	19 <i>Skeletonema costatum</i>	30 <i>N. crabro</i>	Ben Diatomées benthiques (vivantes)
9 <i>C. danicum</i>	20 <i>Paralia sulcata</i>	31 <i>Amphora sp.</i>	Ben. Diatomées benthiques (détritiques)
10 <i>C. sociale</i>	21 <i>Leptocylindrus sp.</i>	Sest Seston	Phy Diatomées planctoniques (vivantes)
11 <i>C. didymus</i>	22 Nannoflagellés	Ch.nf Chl. <i>a</i> (nanno + micro)	Phy. Diatomées planctoniques (détritiques)

mieux adaptés, puisqu'ils tiennent compte du débit ; mais une des difficultés pour l'évaluation des bilans résiduels réside dans l'obtention de données pondérales assez nombreuses, suivant un maillage de prélèvement très serré dans le temps. Ceci rejoint les remarques émises par Dankers *et al.* (1984).

Cette première approche met en évidence, pour le stock particulaire global qui transite dans cet estuaire, deux maximums au cours du cycle de la marée : l'un à mi-flot et l'autre à mi-jusant. Ceci minimise quantitativement le phénomène de remise en suspension à marée basse. Les calculs de bilans résiduels mettent en évidence dans la plupart des cas, au Dourduff, un départ de particules vers l'aval à chaque cycle complet de marée. Cependant, on observe en période hivernale un bilan négatif en ce qui concerne les particules chlorophylliennes, tandis qu'en été le bilan est équilibré.

CONCLUSION

Un estuaire, même à forte dominance marine, comme tel est le cas ici, est un milieu éminemment variable ; cependant, malgré la complexité des changements, un équilibre s'établit. En effet, les phénomènes physico-chimiques intervenant dans ce milieu "triphasique" (marin, fluvatile, sédimentaire) aboutissent à des réponses bien précises des particules, reproductibles d'une marée à la suivante, s'il y a persistance des principaux paramètres sur plus de 12 heures (débit, pluviosité, température...), (cf. Riaux, 1981). Par contre, le schéma des variations ne peut pas être décrit rigoureusement et n'est pas reproductible d'un mois sur l'autre et à plus forte raison d'une saison à l'autre.

Pour ce qui est des microphytes, il n'y a pas de mélanges conservatifs, résultats d'une dilution, comme ceci se passe pour certains sels nutritifs ; chaque masse d'eau a sa propre flore. Un paramètre permet cependant une certaine interpénétration des différentes flores : la vitesse des courants, qui évolue avec les phases de la marée et module les remises en suspension et la sédimentation des particules.

La reconnaissance et le dénombrement des microphytes planctoniques, effectués en parallèle aux autres mesures, permet d'attribuer une origine aux masses d'eau qui en sont les vecteurs. Les microphytes sont considérés ici comme des "marqueurs passifs" d'une origine soit terrigène, fluvatile (potamo-plancton), soit sédimentaire (microphytobenthos remis en suspension), soit encore marine (phyto-plancton) ; mais ceci ne préjuge pas, non plus, de la biologie de certains organismes qui passent seuls d'une phase à l'autre. Il serait donc intéressant de poursuivre cette étude afin de dissocier, s'il y a lieu, les effets d'une remise en suspension passive, de ceux dus à une migration active de certains organismes.

La présence à marée basse, dans les masses d'eau saumâtre, de Diatomées pennées (benthiques) estuariennes prouve l'origine benthique des particules transportées par ces masses d'eau. Ces observations rejoignent celles de Baillie & Welsh (1980), et mettent en valeur l'importance des remises en suspension par les

courants de marée dans de tels sites. Oertel & Dunstan (1981), sur un site côtier de Géorgie, décrivent également des remises en suspension de sédiment durant le cycle de la marée.

Certains auteurs ont montré l'importance de la fréquence des prélèvements tels Moll & Rohlf (1981), et en particulier sur des sites comportant des sortes de "seiches", oscillations très régulières se surimposant au cycle de la marée (Kranck, 1980 ; Sinclair *et al.*, 1981). Rappelons que, au cours de ce travail, l'échantillonnage a été calqué sur le phénomène, c'est-à-dire que la fréquence des prélèvements a été augmentée en début de flot, période pendant laquelle l'évolution hydrologique est très rapide.

Si l'origine sédimentaire du pic de chlorophylle *a* et de seston à marée basse est établie, les cellules microphytobenthiques remises en suspension et dénombrées dans les eaux turbides ne peuvent cependant pas expliquer, à elles seules, les concentrations importantes (plus de 30 $\mu\text{g.l}^{-1}$) en chlorophylle *a* particulière ; un apport détritique provenant de la banquette à *Salicornia* et *Obione* proche n'est pas exclu. Ceci met en cause l'efficacité même du dosage fluorimétrique de la chlorophylle *a* ; ne surestime-t-on pas, dans un tel milieu, les concentrations en chlorophylle *a* dite "active" ? D'autres méthodes, telle la méthode par Chromatographie liquide haute pression (HPLC) (cf Mantoura & Llewellyn, 1983), permettraient la reconnaissance et l'évaluation quantitative d'autres pigments, tels la chlorophylle *c* et les nombreux phéopigments et caroténoïdes, certaines associations pigmentaires pouvant être de véritables marqueurs de leur origine.

REMERCIEMENTS

Je remercie A. Sournia pour sa lecture critique du manuscrit, C. Le Roux et J.-L. Douvillé pour leur aide dans l'obtention des données courantologiques et dans le traitement des données, ainsi que N. Guyard pour la mise en forme du manuscrit.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AUFFRET, G.-A., 1968. Contribution à l'étude sédimentologique de la ria de la Penzé (Finistère). Thèse 3^e cycle, Paris, 127 pp et annexes.
- BAILLIE, P.W. & B.L. WELSH, 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipellic algae in an estuary. *Estuar, coast. mar. Sci.*, 10: 165-180.
- BANSE, C.P., C.P. FALLS & L.A., HOBSON, 1963. A gravimetric method for determining suspended matter in sea water using Millipore filters. *Deep-Sea Res.*, 10: 639-642.
- BENZECRI, J.-P. & coll., 1973. *L'analyse des données*. Tome I : La *taxinomie*, Tome II : *L'analyse des correspondances*. Dunod, Paris, vol. I, 615 pp, vol II, 619 pp.
- BESLIER, A., 1982. Les caractères hydrosédimentaires de la rivière de Morlaix. *Trav. Stat. BioL Roscoff*, N.S., 28: 57 pp.

- BOUGIS, M., 1974. *Ecologie du plancton marin*. Tome I : *Le phytoplancton*. Masson, Paris, 196 pp.
- BOWDEN, K.F., 1963. The mixing processes in a tidal estuary. *Int. J. Air Wat. Poll.*, 7: 343-356.
- CARLSON, D.J., D.W., TOWNSEN, A.L. HILYARD & J.F. EATON, 1984. Effect of an intertidal mudflat on plankton of the overlying water column. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 41: 1523-1528.
- CHEVALIER, C. & P. CAMUS, 1981. Variabilité à court terme de l'abondance des poissons et crustacés dans une ria de Bretagne nord. Incidences des facteurs abiotiques et biotiques (Résultats préliminaires). *ISTPM Station Biologique Roscoff*.
- DANKERS, N., M. BINSBERGEN, K. ZEGERS, R. LAANE & M.R. VAN DER LOEFR 1984. Transportation of water, particulate and dissolved organic and inorganic matter between a salt marsh and the Ems-Dollard Estuary, the Netherlands, *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 19:143-165.
- D'ANGLEJAN, B.F., & R.G. INGRAM, 1976. Time-depth variation in tidal flux of suspended matter in the Saint Lawrence estuary. *Estuar. coast. mar. Sci.*, 4 : 401-416.
- DOUVILLÉ, J.-L. & C. RIAUX, 1986. Estimation des paramètres fondamentaux de la dynamique d'un estuaire à marées. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 71: 65-77.
- FESTA, J.F. & D.V. HANSEN, 1978. Turbidity maxima in partially mixed estuaries: a two-dimensional numerical model. *Estuar. coast. mar. Sci.*, 7: 347-359.
- GORDON, CM., 1975. Sediment entrainment and suspension in a turbulent tidal flow. *Mar. Geol.*, 18 : M57-M64.
- JONGE, V.N. DE 1981. Mobilization of benthic Diatom populations from tidal flats. In : *Lower organisms and their role in the food web*, edited by G. Rheinheimer, H. Flügel, J. Lenz & B. Zeitzschel. *Kieler Meeresforsch.*, 5: 279-280.
- KRANCK, K., 1979. Dynamics and distribution of suspended particulate matter in the St Lawrence estuary, *Naturaliste can.*, 106: 163-173.
- KRANCK, K., 1980. Variability of particulate matter in a small coastal inlet. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 37 : 1209-1215.
- LE FÈVRE-LEHOËRFF, G., 1972. Populations planctoniques d'un estuaire à marée : la rivière de Morlaix, leurs relations avec les conditions hydrologiques. Thèse 3^e cycle. Paris. 212 pp.
- MANTOURA, R.F.C. & C. LLEWELLYN, 1983. The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Anal. chim. Acta*, 151: 297-314.
- MEADE, R.H., 1972. Transport and deposition of sediments in Estuaries. *Geol. Soc. of America Mem.*, 133:91-120.
- MOLL R.A. & F.J. ROHLF, 1981. Analysis of temporal and spatial phytoplankton variability in a long island salt marsh. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51:133-144.
- NIXON, S.W., 1980. Between coastal marshes and coastal waters - a review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. In : *Estuarine and wetland processes with emphasis on modeling*, edited by P. Hamilton & K.B. Mac Donald. Plenum Publishing Corporation, N.Y., 10013: 437-525.
- OERTEL, G.F. & W.M. DUNSTAN, 1981. Suspended sediment distribution and certain aspects of phytoplankton production of Georgia, U.S.A. *Mar. Geol.*, 40:171-197.
- POSTMA, H., 1967. Sediment transport and sedimentation in the estuarine environment. In : *Estuaries*, edited by Lauff, 158-179.
- RIAUX, C., 1977. Contribution à l'étude de facteurs déterminant l'évolution de la biomasse phytoplanktonique dans l'estuaire de la Penzé (Nord-Finistère). Evolution comparée des phénomènes dans l'eau et les sédiments sous-jacents. Thèse 3^e cycle. Paris. 137 pp et annexes.
- RIAUX, C., 1980. Peuplement de diatomées épipéiques d'une slikke de Bretagne Nord. Importance du genre *Cocconeis* Ehr. *Cryptogamie Algologie*, 1: 265-279.
- RIAUX, C., 1981. Tidal variations in phytoplankton biomass and seston in a northern brittany estuary : "ebb-flood" asymmetry. *Kieler Meeresforsch.*, 5 : 274-277.
- RIAUX, C., 1983. Structure d'un peuplement estuarien de diatomées épipéiques du Nord-Finistère. *Oceanol. Acta*, 6:173-183.
- SINCLAIR, M., D.V. SUBBA RAO & R. COUTURE, 1981. Phytoplankton temporal distribution in estuaries. *Oceanol Acta*, 4: 239-246.
- TENORE, K.R., 1976. Food chain pathways in detrital feeding benthic communities : a review, with new observations on sediment resuspension and detrital recycling. In : *Ecology of marine benthos* edited by B.C. COULL , B.W. Baruch library in marine science, 6, Univ. of South Carolina Press, Columbia, S.C.

- THERRIAULT, J.C., & G. LACROIX, 1976. Nutrients, chlorophyll and Internal tides in the St Lawrence estuary. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 33: 2747-2757.
- WELLERSHAUS, S., 1981. Turbidity maximum and mud shoaling in the Weser estuary, *arch. hydrobiol.*, 92 : 161-198.
- YENTSCH C.S. & D.W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 19: 1221-1231.