

Influence de la biodéposition de bivalves filtreurs sur les peuplements méiobenthiques d'un marais maritime

A. Dinet*, J.-M. Sornin, A. Sablière, D. Delmas et M. Feuillet-Girard

CREMA (CNRS-IFREMER), BP 5, 17137 L'HOUMEAUX France

*Adresse actuelle : Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-mer France

Résumé : L'influence de la biodéposition de bivalves filtreurs (*Crassostrea gigas* et *Mytilus edulis*) sur l'évolution des peuplements méiobenthiques d'un marais maritime de la côte atlantique française a été étudiée par un suivi de 15 mois (février 1985 - mai 1986). Les variations quantitatives de la méiofaune ont été analysées au moyen de prélevements mensuels mais aussi, à certaines périodes du cycle d'étude, par des relevés effectués tous les 2 ou 3 jours. L'explication des variations faunistiques a été recherchée au niveau des principaux paramètres physiques et chimiques du milieu, notamment relatifs à la matière organique particulaire, par des analyses en composantes principales. Sur l'ensemble du cycle, l'impact de la biodéposition sur les peuplements est difficilement perceptible en raison du facteur saisonnier, essentiellement thermique, qui influe fortement sur les phénomènes observés. Nématodes et Copépodes réagissent de façon inverse aux apports en biodépôts qui, d'une manière générale, tendent à réduire l'ensemble du méiobenthos par le biais de deux facteurs qui sont l'état d'oxydo-réduction du sédiment et la teneur en ammoniacale des eaux interstitielles.

Abstract : The influence of biodeposition by filter-feeding bivalves (*Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis*) on the evolution of salt-marsh meiobenthic communities of the French atlantic coast was studied over a 15-months period. Quantitative variations of meiofauna were analyzed monthly and, during some phases of the year cycle, at two or three-days intervals. The reasons for the recorded faunal variations were searched by principal component analysis among the main physico-chemical factors of the environment and more especially those related to the particulate organic matter of sediments. Over the concerned period, it seemed difficult to point out the subtle effects of biodeposition on meiofauna as the seasonal factor, basically thermal, was found responsible for the largest quantitative variations observed in the communities. Nematodes and harpacticoid copepods inversely reacted to the massive input of biodeposits. Finally, the most striking effect of these was a lowering of populations very likely due to the strong reduction of the substrate (negative Eh) and a rather high content of ammonium in interstitial waters.

INTRODUCTION

Dans les zones conchyliques, la biodéposition des bivalves filtreurs peut constituer, par son intensité, un problème sédimentologique dans la mesure où elle entraîne un exhaussement rapide des fonds (Sornin, 1981) et engendre d'importantes modifications des caractéristiques physico-chimiques du substrat (Dahlback & Gunarsson, 1981 ; Kusuki, 1981 ; Sornin *et al.*, 1983 ; Kaspar *et al.*, 1985 ; Kautsky & Evans, 1987). Du point de vue biologique, l'impact de ce type d'apport massif de matière organique particulaire sur le benthos a été relativement peu étudié (Tenore *et al.*, 1982 ; Mattsson & Linden, 1983 ; Radziejewska, 1986). S'il paraît évident que la structure des peuplements benthiques, i.e. leur abondance et leur composition spécifique, doit être affectée par la biodéposition, on ne sait précisément de quelle manière les organismes méiobenthiques, dont la réaction aux fluctuations de l'environnement est généralement rapide, se comportent vis-à-vis de tels apports, ni quelles sont les modifications biochimiques du substrat qui influent de façon déterminante sur le méiobenthos. Telles sont les questions qui ont guidé le présent travail, par ailleurs motivé

par l'importance économique des activités ostréicoles et mytilicoles dans la région où il a été entrepris, à savoir la zone centre-ouest du littoral atlantique français.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été effectuée dans un bassin de 1 500 m² où ont été installés 5 m² de cultures surélevées de moules (*Mytilus edulis*) et d'huîtres (*Crassostrea gigas*). La densité de culture était de 200 huîtres/m² et de 12 kg de moules/m². Le bassin expérimental, situé à proximité de La Rochelle (46°12'37"N - 01°11'69"W), était submersible par des coefficients de marée supérieurs à 80 intervenant avec une périodicité de 15 ou 30 jours. De plus, une vidange complète du bassin, par conséquent un renouvellement de l'eau entraînant une vivification, a été réalisée tous les mois.

Lors de chaque vidange, deux séries d'échantillons ont été prélevées dans les zones de cultures et dans une zone témoin non soumise à la biodéposition. Des carottages de 8 cm de diamètre ont été réservés aux analyses physico-chimiques du sédiment de surface (0 à 0,5 cm). Après mesure du pH et du potentiel Redox au moyen d'électrodes spécifiques, l'eau interstitielle a été extraite par centrifugation, le sédiment résiduel étant ensuite lyophilisé. Les sels nutritifs de l'eau interstitielle ont été dosés par une chaîne automatique Skalar selon le protocole de Strickland & Parsons (1968). Les teneurs en azote total et en carbone organique du sédiment ont été déterminées par un analyseur CHN Carlo Erba (modèle 1500) selon la procédure de Hedges & Stern (1984). Des micro-carottes de 0,7 cm² de section ont été prélevées dans chaque zone pour estimation de l'abondance des peuplements méiobenthiques. Des prospections préliminaires ayant montré que 95 % des animaux étaient confinés dans les deux centimètres superficiels du sédiment, seule cette couche a été conservée. Les échantillons dans un premier temps fixés *in toto* dans du formol neutre à 4 % ont ensuite été colorés par du Rose Bengale puis centrifugés dans une solution de Ludox HS-40 ajustée à la densité de 1,15 afin d'extraire la méiofaune selon le principe de De Jonge & Bouwman (1977). Les organismes retenus sur une maille de 40 µm ont été dénombrés sous une loupe binoculaire et identifiés au niveau des groupes zoologiques (nématodes, copépodes, etc.) ou morphologiques (nauplii).

Quatre mois après leur mise en place (6/02 au 3/06/1985), les cultures de moules ont été retirées du bassin. L'étude a donc été effectuée sur les zones suivantes : i) aire témoin soumise à la sédimentation normale des particules en suspension, ii) sédiment continuellement enrichi par les biodépôts d'huîtres et iii) zone fortement enrichie en biodépôts mais ne recevant plus d'apports nouveaux, donc en situation de retour à la normale.

Initialement, il avait été décidé de suivre un pas d'échantillonnage mensuel, calqué sur le rythme des vidanges, l'étude devant durer un an (8/02/1985 - 12/03/1986). Le dépouillement des premiers prélèvements, concernant la période du 8/02 au 4/03/1985, a cependant fait apparaître l'insuffisance de cette fréquence de relevés pour rendre compte, de façon précise, des fluctuations quantitatives de la méiofaune. Un pas d'échantillonnage plus serré,

hebdomadaire, a alors été adopté entre le 3/06 et le 16/07/1985. Cette séquence ayant confirmé la forte variabilité temporelle des peuplements méiobenthiques, une troisième stratégie consistant à effectuer des prélèvements tous les deux ou trois jours a été suivie du 14/10 au 9/12/1985 ainsi que du 7/05 au 23/05/1986. Afin de discerner les fluctuations temporelles de la variabilité spatiale des peuplements, une étude statistique de leur microrépartition a été entreprise dans le même bassin et a permis de démontrer que quatre sous-échantillons garantissaient, dans l'évaluation de la densité des organismes, une précision de 20 % sur la moyenne au seuil de probabilité $p = 0,05$ (Blanchard & Dinet, en préparation).

RÉSULTATS

Paramètres physico-chimiques du sédiment

Les principales caractéristiques physico-chimiques des sédiments superficiels (0 - 0,5 cm) révèlent une évolution saisonnière principalement caractérisée par des valeurs estivales en opposition avec celles mesurées pendant le reste de l'année. Ainsi, le pH et le Eh montrent les valeurs les plus faibles entre juin et septembre. Alors que pour le pH les variations sont faibles (entre 6 et 8) sans que l'on puisse distinguer de différences entre les trois zones, le potentiel Redox accuse de fortes variations (entre + 170 mV et - 30 mV) avec des valeurs nettement plus faibles en zones de culture d'huîtres et de moules. Quatre mois après l'arrêt de ces dernières, le Eh redevient proche des valeurs mesurées en zone témoin. L'azote total et le carbone organique varient respectivement entre 0,2 et 0,45 %, et 1,6 et 3,2 %. Les valeurs mesurées sous les cultures sont généralement plus fortes qu'en zone témoin. Les teneurs en phosphore organique, comprises entre 200 et 700 $\mu\text{g.g}^{-1}$, diffèrent peu entre les trois zones étudiées, excepté en été et début d'automne où les maxima sont enregistrés en zone témoin. Les glucides solubles et insolubles suivent des variations similaires avec des valeurs faibles en été. Ils sont respectivement compris entre 1,1 et 3,7 mg.g^{-1} , et 5 et 7,5 mg.g^{-1} . Le sédiment témoin présente les valeurs les plus faibles, notamment pour les glucides insolubles. Malgré le retrait des cultures, les teneurs en glucides insolubles de la zone à moules restent élevées et ne tendent pas à se rapprocher des valeurs mesurées en zone témoin. Ce dernier type de variation est identique pour les protéines comprises entre 290 et 690 $\mu\text{g.g}^{-1}$, les valeurs les plus faibles étant estivales et principalement enregistrées dans la zone de référence. L'ammoniaque des eaux interstitielles du sédiment témoin varie faiblement avec les saisons et reste en dessous de 100 μM . En zone de cultures, les teneurs s'élèvent rapidement au-delà de 200 μM , et atteignent même 700 μM sous les moules, trois mois après leur mise en place. Inversement, dans cette zone, dès le retrait des cultures, les teneurs chutent brusquement et deviennent très proches de celles mesurées en zone témoin. Les relevés effectués lors des périodes d'échantillonnage intensif confirment ces observations, notamment les différences entre les deux saisons (automne 1985, printemps 1986) ainsi qu'entre la zone de culture d'huîtres et le sédiment témoin.

Peuplements méiobenthiques

Comme dans la plupart des substrats meubles, les peuplements de méiofaune sont essentiellement constitués par des Nématodes et des Copépodes harpacticoïdes. Les Turbellariés qui sont relativement bien représentés dans la première partie de l'étude, disparaissent de nos relevés à partir du mois de novembre 1985 (Fig. 1d). Les nauplii supposés marquer les périodes de reproduction des Copépodes accusent deux pics en automne 1985 et au printemps 1986 (Fig. 1c). La forte dominance numérique des Nématodes qui généralement caractérise les communautés méiobenthiques des biotopes vaseux se trouve inversée pendant la période estivale à l'avantage des Copépodes (Fig. 1a et 1b). Il convient de souligner que ces tendances se vérifient tant dans la zone témoin que dans les aires de biodéposition, ce qui tendrait à montrer qu'à l'intérieur d'un bassin de taille réduite, les caractéristiques sédimentaires, aussi hétérogènes soient-elles, ont finalement peu d'importance vis-à-vis de la composition faunistique des peuplements, les facteurs hydrologiques tels que température et salinité ou nutritionnels semblant à cet égard prépondérants.

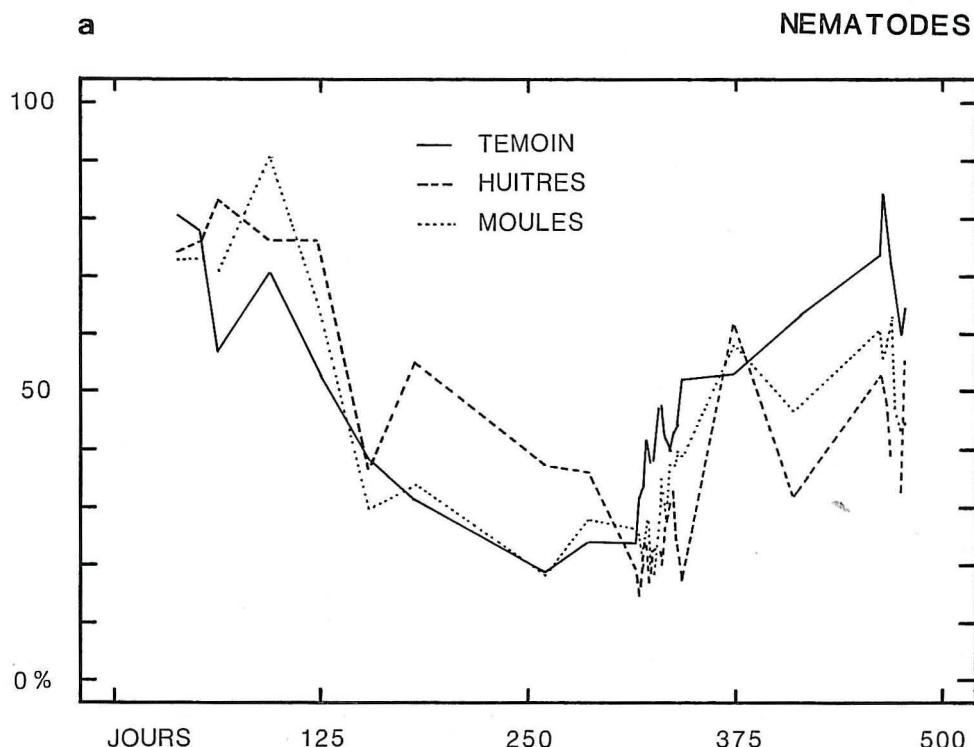


Fig. 1a : Évolution de la dominance relative des nématodes dans les trois zones du bassin expérimental.

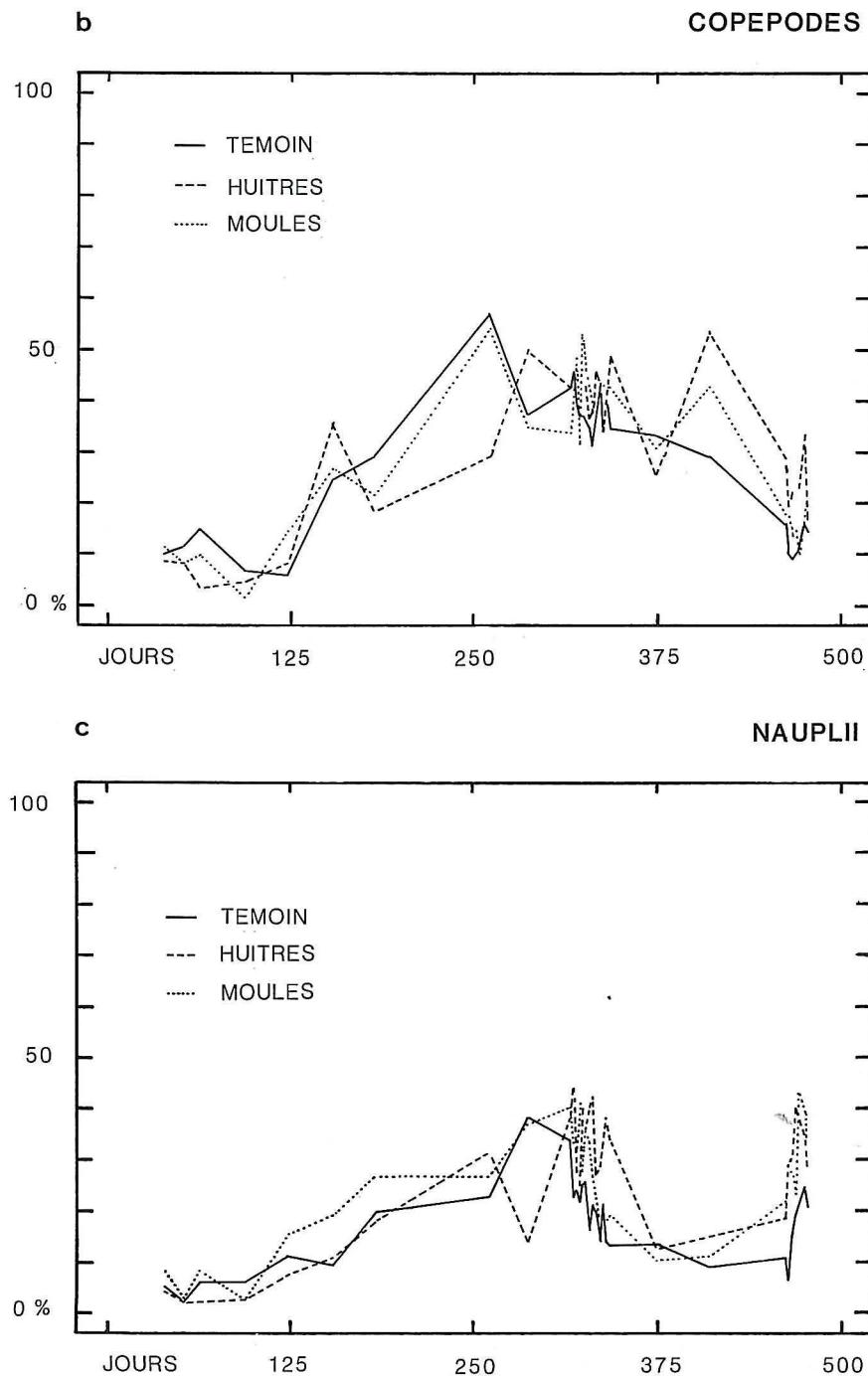


Fig. 1b et 1c : Évolution de la dominance relative des copépodes et des nauplii dans les trois zones du bassin expérimental.

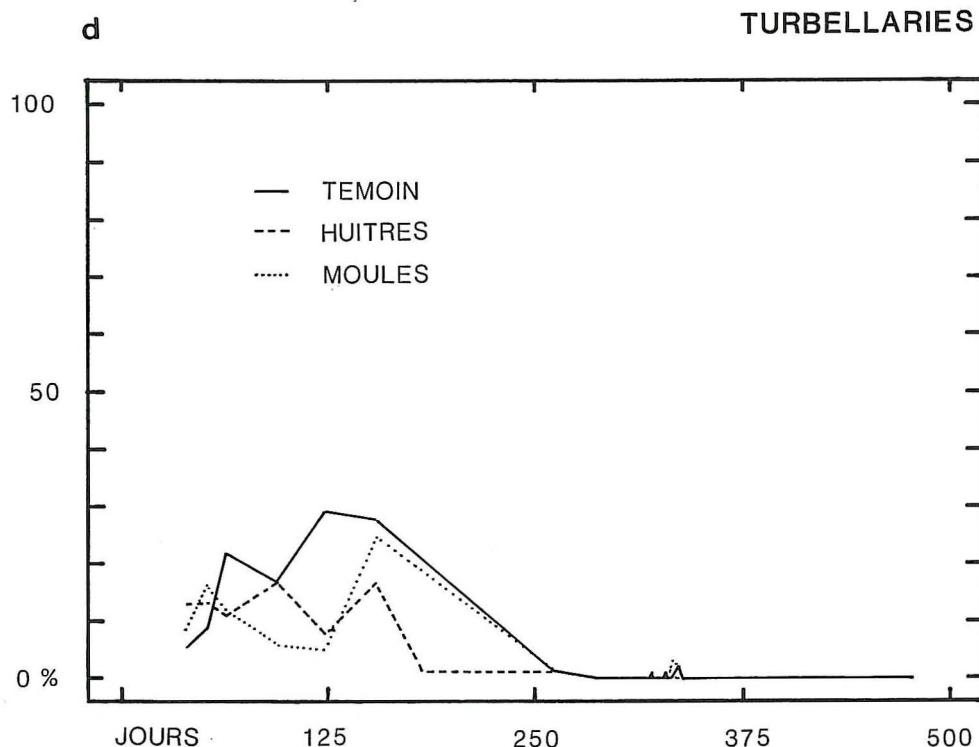


Fig. 1d : Évolution de la dominance relative des turbellariés dans les trois zones du bassin expérimental.

Du point de vue quantitatif, les densités de la méiofaune totale enregistrées dans les trois zones au temps zéro, soit avant l'installation des cultures, sont identiques (1 850 individus. 10 cm^{-2}), ce qui confirme l'homogénéité des fonds du bassin expérimental et de ses peuplements, donc la validité initiale de l'essai. Peu de temps après la mise en place des cultures (i.e., 26 jours), l'influence de la biodéposition est déjà perceptible, les zones "moules" et "huîtres" étant apparemment fertilisées par les apports organiques (Fig. 2a). Deux mois plus tard, cette tendance est cependant inversée, sans doute en raison d'une eutrophisation du milieu entraînant des conditions d'anoxie défavorables au développement des populations méiobenthiques. La poursuite des observations à un rythme sensiblement mensuel jusqu'en novembre 1985 ne permet pas de confirmer l'effet fertilisant des biodépôts, la zone témoin étant, au contraire, généralement plus peuplée (jusqu'à 8 786 individus. 10 cm^{-2} le 3/05/1985) que les aires sous cultures (2 170 individus. 10 cm^{-2} à la même date). Le retrait des poches de moules effectué le 3/06/1985 permet une réinstallation de la méiofaune dans les sédiments sous-jacents dont la richesse reste cependant, par la suite, intermédiaire entre l'aire ostréicole et la zone témoin. D'une manière générale, les fluctuations enregistrées d'un relevé à l'autre sont de forte amplitude, les densités passant fréquemment du simple au

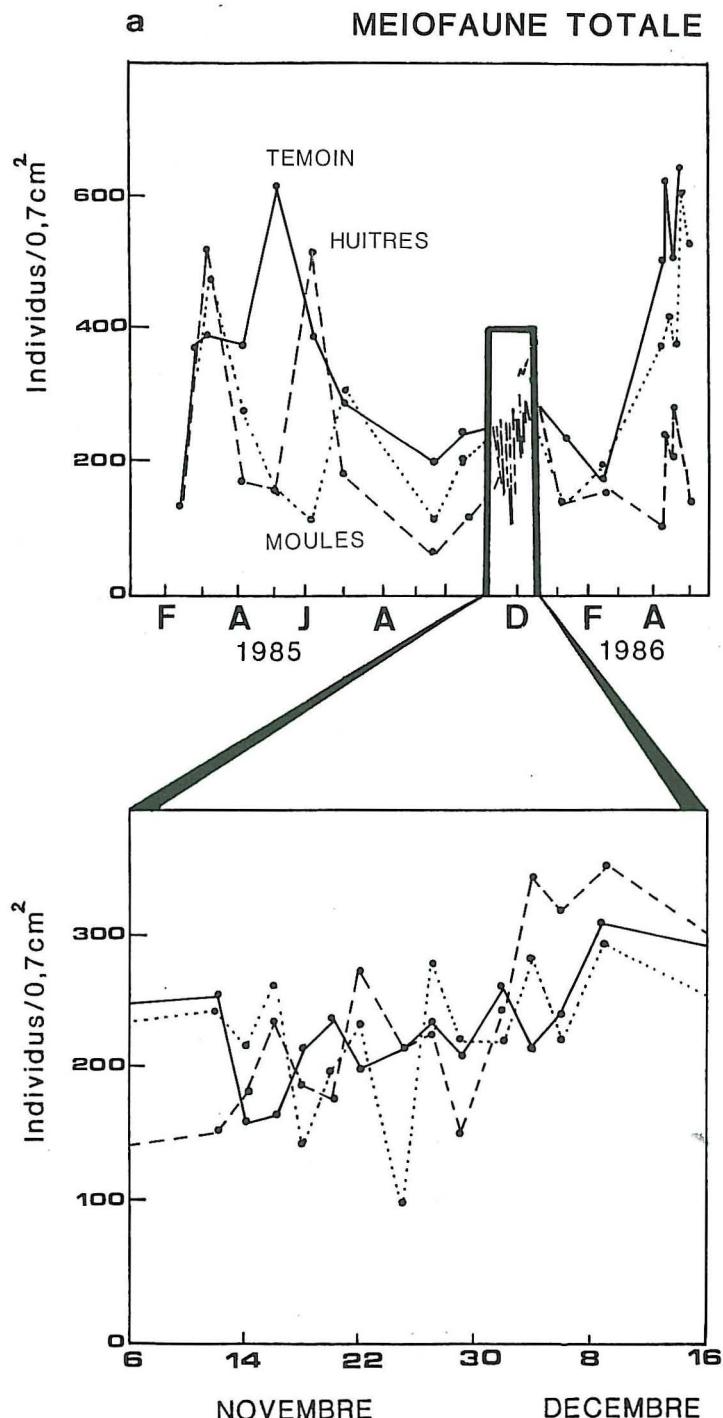


Fig. 2a : Variations saisonnières de la densité du méiobenthos total sous les cultures d'huîtres, de moules, et en zone témoign.

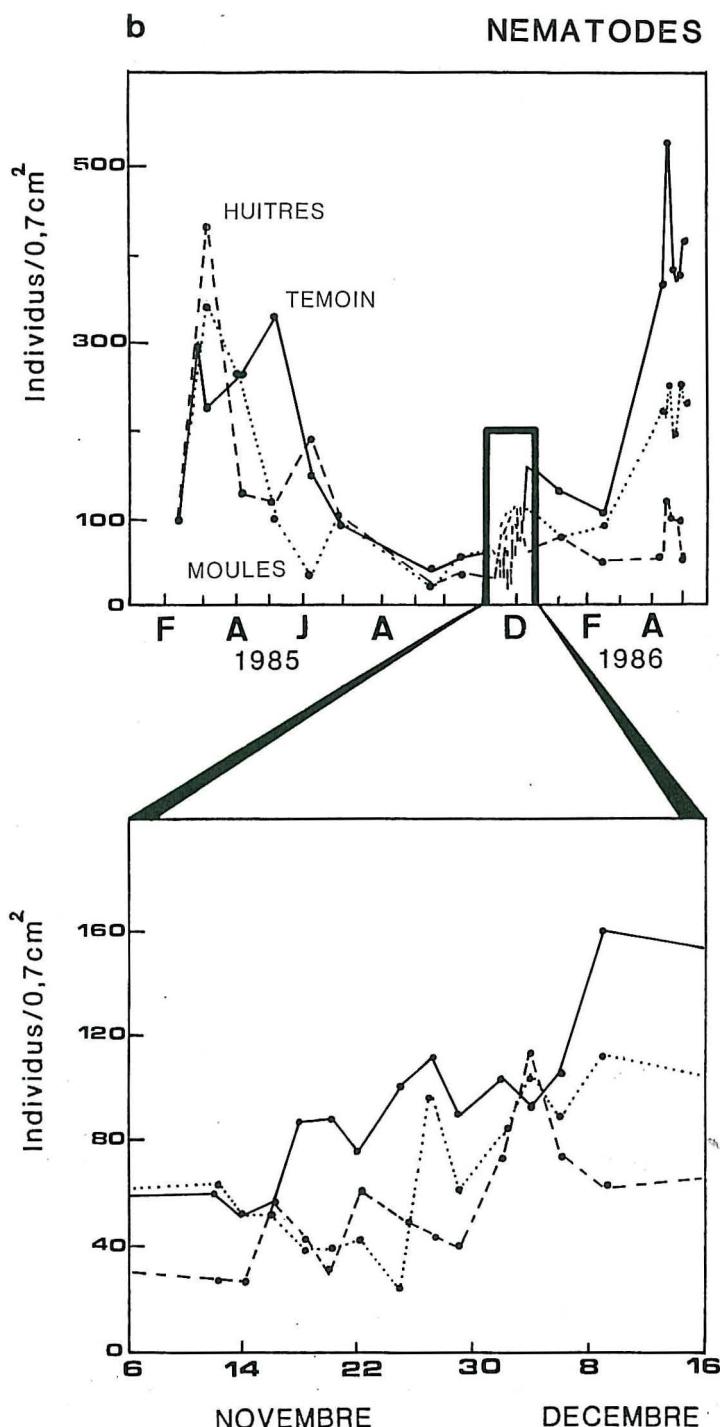


Fig 2b : Variations saisonnières de la densité des nématodes sous les cultures d'huîtres, de moules, et en zone témoin.

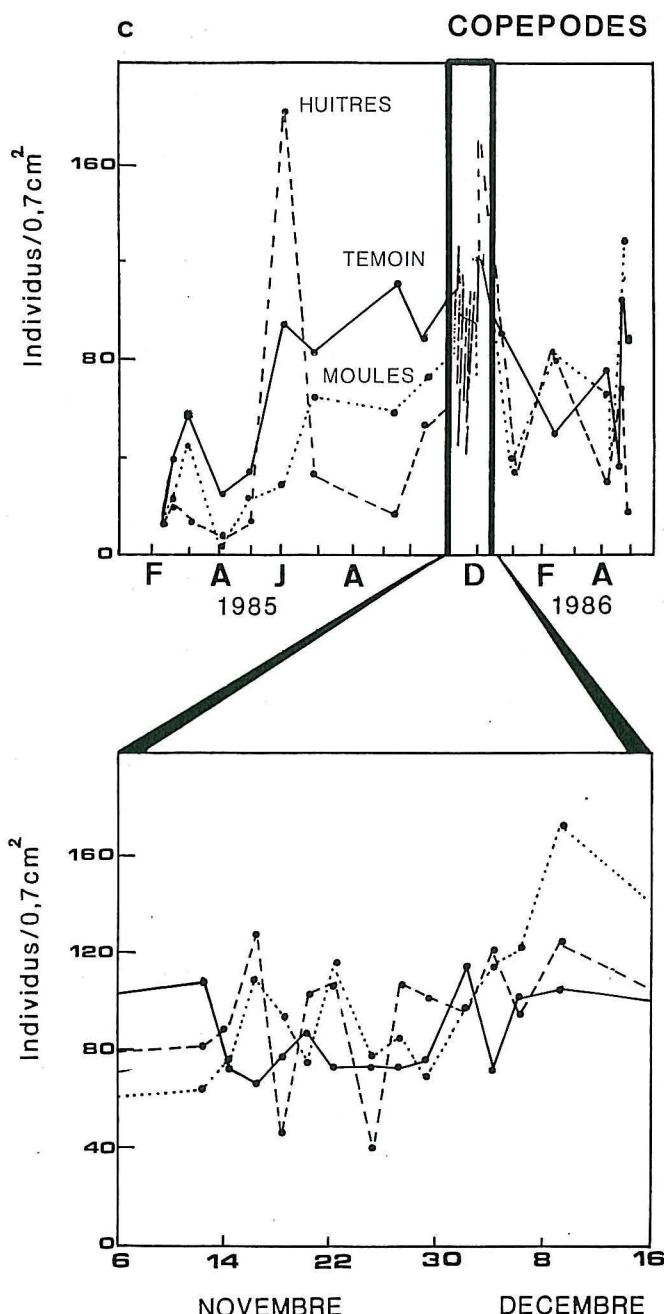


Fig 2c : Variations saisonnières de la densité des copépodes sous les cultures d'huîtres, de moules, et en zone témoin.

double. C'est dans le but de mieux cerner l'échelle temporelle de cette variabilité qu'un pas d'échantillonnage de 48 heures a été suivi pendant la période automnale. Les prélèvements correspondants révèlent également une forte variabilité à court terme des densités, non imputable à l'hétérogénéité spatiale des peuplements, les limites de cette dernière ayant été antérieurement définies (Blanchard & Dinet, en préparation). Pendant cette période d'échantillonnage intensif, le méiobenthos total ou encore la faune des Copépodes n'atteignent pas une abondance significativement supérieure dans l'une des trois zones (Figs. 2a et 2c). La nématofaune de la zone témoin semble cependant en moyenne plus dense que celle des aires recevant les biodépôts (Fig. 2b). Une inhibition du développement des populations nématologiques pourrait être due, dans ces aires, à l'accumulation et au relargage de sels ammoniaqués. Sur l'ensemble du cycle annuel, l'antagonisme des deux paramètres est en effet assez nettement marqué (Fig. 3) (corrélation $r = 0,722$; $p 0,01$). Au terme de nos observations, soit après 439 jours de suivi, le fait le plus marquant est la nette régression quantitative des peuplements méiofauniques soumis à la biodéposition des huîtres par rapport à ceux de la zone témoin. Si l'on en juge par les caractéristiques de son peuplement, l'aire recevant les biodépôts de moules, non renouvelés depuis juin 1985, n'a pas retrouvé son état initial mais se situe à un stade intermédiaire entre les zones "huîtres" et témoin (Figs. 2a et 2b).

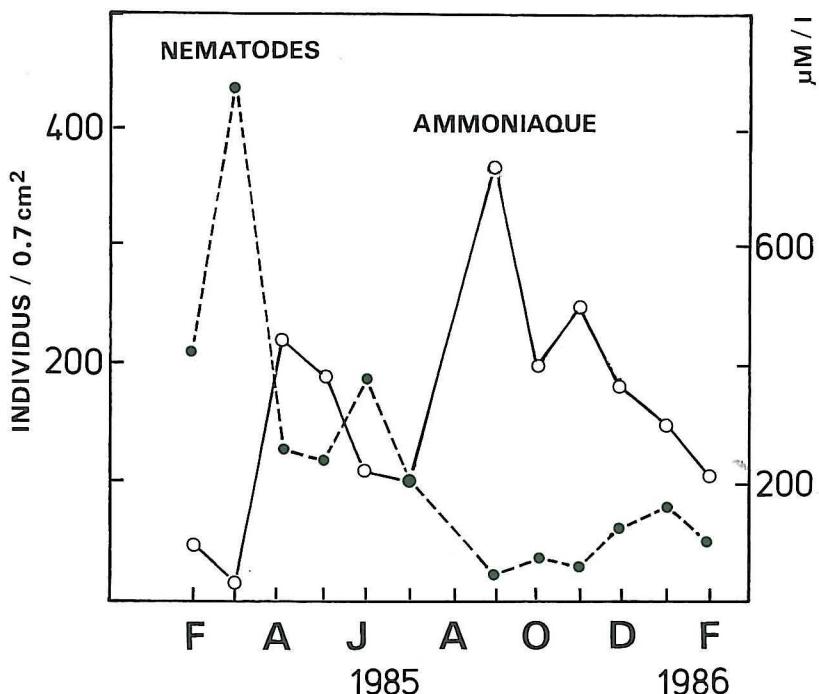


Fig. 3 : Évolution comparée de l'abondance de la nématofaune et de la concentration en ammoniaque dans les eaux interstitielles de la zone "huîtres".

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La forte amplitude des variations faunistiques contraste avec la relative stabilité des conditions sédimentaires hormis celles relatives au cycle des saisons. En d'autres termes, il est difficile, par un simple examen des relevés bruts, de déterminer les facteurs qui évoluent le plus au cours du cycle et entre les zones, et par conséquent de désigner ceux qui sont déterminants vis-à-vis de la structure des communautés méiobenthiques. C'est dans ce but que des analyses en composantes principales (ACP) ont été effectuées sur différents ensembles de données.

En ne retenant que les relevés mensuels, l'ACP conduite sur 15 variables (Fig. 4) révèle que la variabilité principale (axe 1) des données sédimentaires concerne l'azote total (N), le carbone organique (C), les protéines (P) et, à un degré moindre, le phosphore organique total (PO) soit, en définitive, l'ensemble des paramètres relatifs à la matière organique dissoute et/ou particulaire. L'axe 2, essentiellement déterminé par la température au pôle posi-

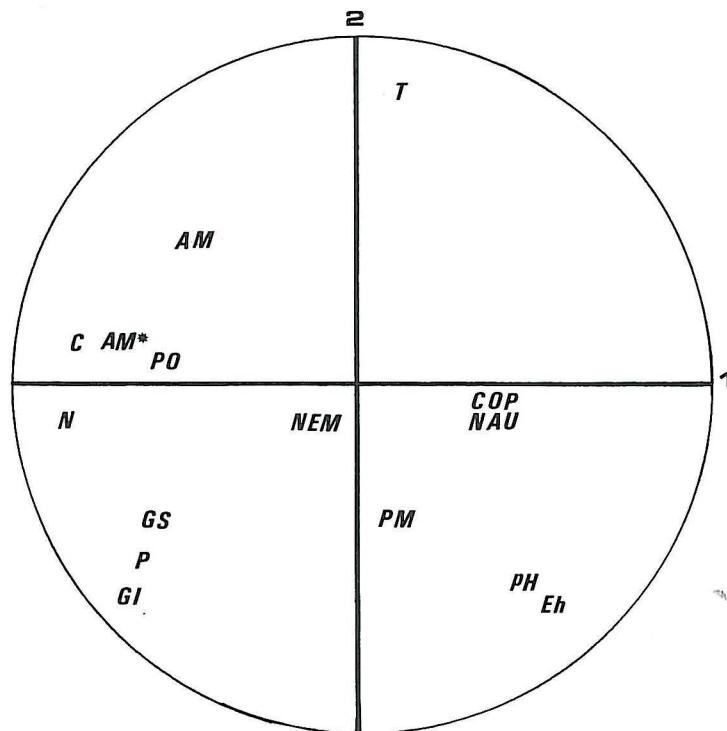


Fig. 4 : Plan factoriel 1 : 2 de l'analyse en composantes principales. Projection des variables mesurées lors des prélevements mensuels. T = température ; AM = ammoniaque ; AM* = ammoniaque échangeable ; C = carbone organique ; N = azote total ; PO = phosphore organique ; PM = phosphore minéral ; GS = glucides solubles ; GI = glucides insolubles ; P = protéines ; pH ; Eh = potentiel Redox. Variables supplémentaires : NEM = nématodes ; COP = copépodes ; NAU = nauplii. Contribution relative des deux premiers axes : 33,7 % et 20,8 %.

tif, traduit le phénomène des saisons et peut donc être considéré comme étant un axe trivial. Si l'on ne considère que les périodes d'échantillonnage intensif, l'ACP corrobore l'interprétation des deux premiers axes. Cependant, la projection des observations dans le plan d'inertie 1 : 2 (Fig. 5) isole nettement, d'une part les substrats, la zone "moules" étant intermédiaire entre les zones "huîtres" et témoin, d'autre part, les deux périodes de relevés à pas de 48 heures. Sur l'ensemble des observations annuelles, et par rapport aux variables explicatives physico-chimiques, les variables biologiques introduites en variables supplémentaires se projettent au centre des axes 1 et 2 (Fig. 4). Par contre, sur les périodes d'échantillonnage intensif (Fig. 6), Nématodes et Copécopes s'écartent nettement et en sens inverse du centre du plan factoriel 1 : 2 sans pour autant être proches des axes. Il semblerait donc qu'aucun des deux ensembles de facteurs définissant ces axes n'influe de façon décisive sur les peuplements mais que leur synergie ait des effets inverses pour les Nématodes et les Copécopes, ces derniers étant liés aux faibles températures et à l'abondance de matières organiques et les premiers à des conditions opposées.

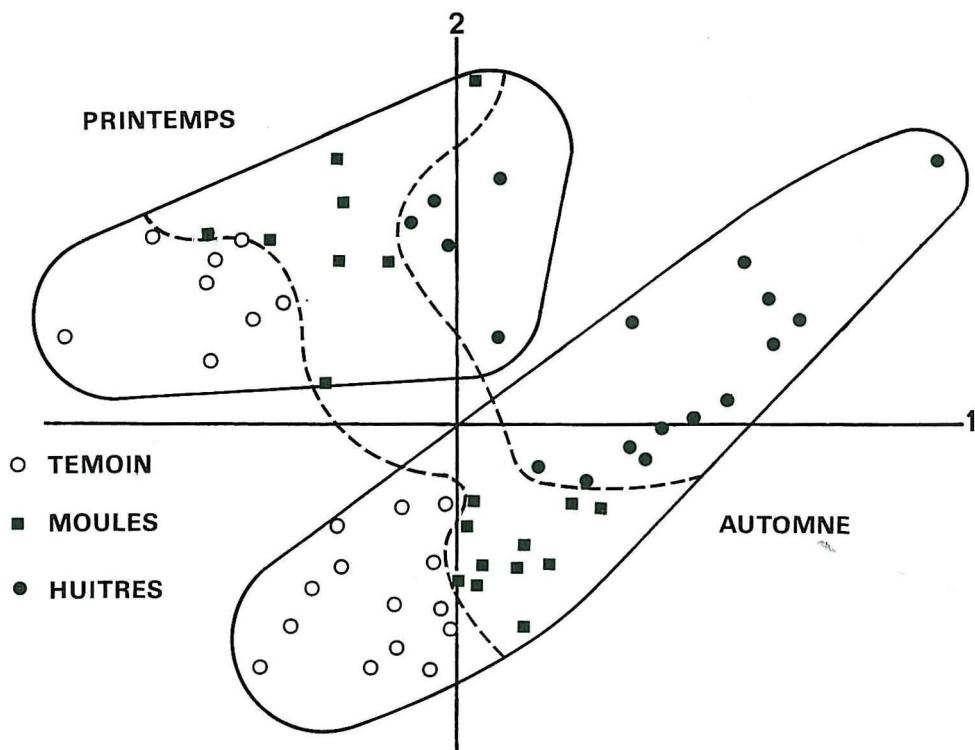


Fig. 5 : Projection des observations dans le plan factoriel 1 : 2 de l'ACP effectuée sur le jeu des données relatives aux périodes d'échantillonnage intensif. Contribution relative des deux premiers axes : 29,1 % et 25,9 %.

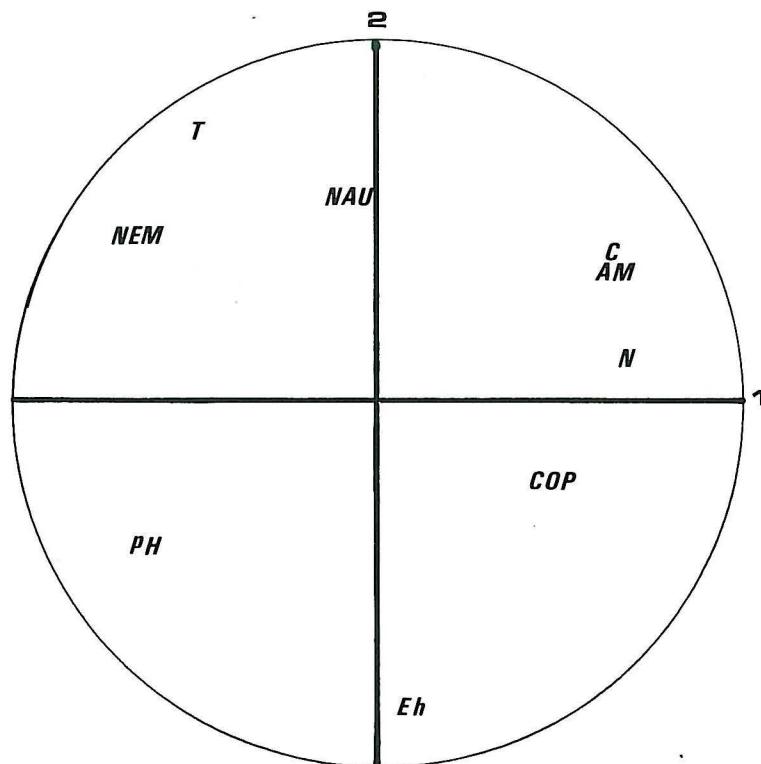


Fig. 6 : Projection des variables dans le plan factoriel 1 : 2 de l'ACP effectuée sur le jeu des données relatives aux périodes d'échantillonnage intensif. T = température ; AM = ammoniaque ; C = carbone organique ; N = azote total ; pH ; Eh = potentiel Redox. Variables supplémentaires : NEM = nématodes ; COP = copépodes ; NAU = nauplii. Contribution relative des deux premiers axes : 29,1 % et 25,9 %.

Pour tenter de préciser l'importance relative de ces facteurs, les valeurs brutes (densités) relatives aux Copépodes et aux Nématodes ont été reportées dans le plan factoriel 1 : 2 ce qui a permis d'établir, par le tracé de courbes d'isodensités, une "cartographie" de nos observations. Celle-ci met en évidence une zone d'abondance maximale nettement décalée vers le pôle positif de l'axe 2 pour les Nématodes (Fig. 7a). Chez les Copépodes, les densités les plus élevées apparaissent plutôt centrées vers le pôle négatif de ce même axe 2 (Fig. 7b). Il faut remarquer que, dans les deux cas, l'axe 1 principalement lié à la matière organique dissoute et surtout au NH_4 est peu discriminant vis-à-vis de l'évolution distincte des deux taxons, cependant, la situation des noyaux de densités élevées par rapport à cet axe est analogue, ce qui signifie que les peuplements peuvent atteindre leur maxima de développement dans une gamme relativement large de températures mais non de NH_4 , ce facteur ayant probablement une action répressive au-delà d'un certain seuil. Il est à noter que, outre l'influence prépondérante de l'ammonium qui explique à lui seul 40 % de la variance, le potentiel Redox agit aussi manifestement sur les communautés méiofauniques,

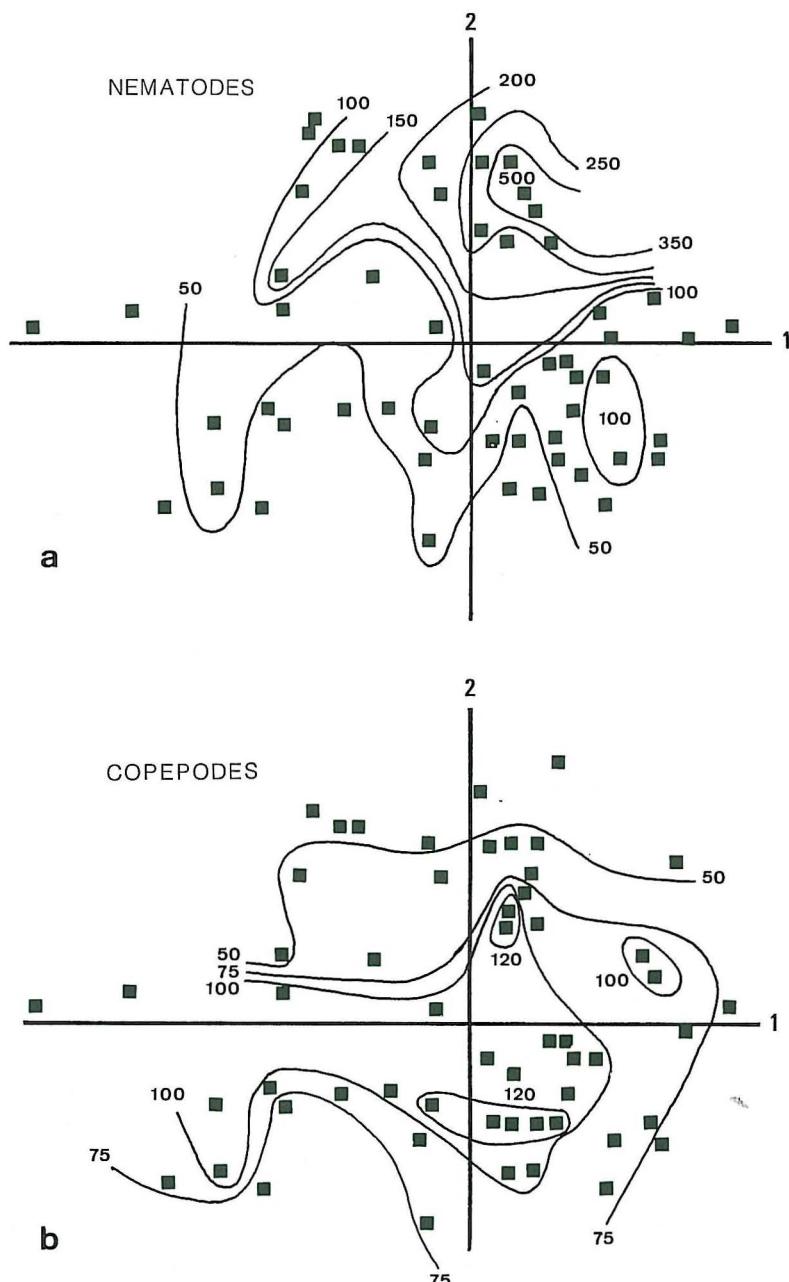


Fig. 7 : Premier plan factoriel (axes 1 et 2) de l'ACP conduite sur l'ensemble des relevés de l'étude. Projection des observations et courbes d'isodensités établies d'après les valeurs correspondantes de l'abondance des nématodes (a) et des copépodes (b). Contribution relative des deux premiers axes : 39,1 % et 26,9 %.

plus particulièrement sur la copépodofaune dont les densités chutent lorsque les conditions deviennent réductrices (Eh fortement négatifs).

Peu de travaux peuvent être confrontés aux observations présentes, l'impact de la biodéposition des bivalves filtreurs ayant été principalement analysé au niveau du compartiment macrofaunique (Mattsson & Linden, 1983) et pas toujours de façon quantitative (Kaspar *et al.*, 1985). L'étude la plus complète fournissant les points de référence les plus sérieux est due à Tenore *et al.* (1982) et concerne les zones mytilicoles du nord-ouest espagnol. Selon ces auteurs, l'importante biodéposition consécutive aux cultures massives de moules affecte peu les peuplements benthiques sous-jacents tant du point de vue qualitatif que quantitatif. Il semble que la surcharge organique constituée par les biodépôts bénéficie principalement à l'épifaune vivant sur les dispositifs de culture, en l'occurrence des radeaux supportant des lignes. En augmentant la sédimentation sestonique et en induisant des conditions réductrices à l'interface eau-sédiment, ces dispositifs ont une influence néfaste sur les peuplements benthiques dont l'abondance est très inférieure (environ deux ordres de grandeur) à celle enregistrée dans le cadre de la présente étude dont les conditions sont, il est vrai, très différentes de celles du travail de Tenore *et al.*, (1982), i.e., bassin fermé de dimensions réduites et faible hauteur d'eau. Pour une part, l'impact de la biodéposition est, dans les deux cas, identique puisqu'il se traduit par une raréfaction des peuplements méiobenthiques apparemment due à l'état d'oxydo-réduction du sédiment et à l'élévation de la teneur en ammoniaque des eaux interstitielles. Dans une étude conduite dans des moulières de la Mer Baltique, Radziejewska (1986) observe de façon ponctuelle un phénomène inverse, c'est-à-dire un enrichissement de la méiofaune sous l'effet de la biodéposition des bivalves. Cette observation n'est pas pour autant en contradiction avec les résultats du présent travail qui montrent que les biodépôts peuvent effectivement favoriser le développement du méiobenthos, mais de façon temporaire, ici, en début d'expérience. Quantitativement, la réponse faunique aux apports organiques particulaires est identique à celle observée par Gee *et al.* (1985), à savoir, fertilisation des populations de Copépodes et réduction de la nématofaune. Cette réponse s'avère cependant extrêmement variable dans le temps, y compris aux courtes échelles d'observation pendant lesquelles la position de la redoxcline peut changer et par là-même régler l'abondance des peuplements benthiques (Mattsson & Linden, 1983). Ces fluctuations à court terme suggèrent l'intervention, dans les mécanismes de fertilisation et d'apauvrissement successifs des fonds, d'agents biotiques intermédiaires, bactéries, microphytes et autres protistes qui constituent la base alimentaire des méiobenthontes (Fenchel, 1972 ; Montagna, 1984) et dont les floraisons pourraient partiellement expliquer les variations constatées. D'autres facteurs, hydrologiques et édaphiques, interviennent aussi, probablement de façon prépondérante, sur l'état des peuplements des marais qui sont des milieux surtout physiquement contrôlés et par conséquent, intrinsèquement très fluctuants. L'impact de la biodéposition des colonies de bivalves filtreurs sur la méiofaune sous-jacente ne peut donc être correctement apprécié que par l'analyse fine de la composante temporelle des phénomènes, ce qui nécessite non seulement l'intégration de l'étude sur des périodes assez longues, au moins supérieures à un cycle annuel, mais aussi un resserrement des pas d'échantillonnage afin de faire la part des influences entre processus biologiques et contrôles physico-chimiques au sein des peuplements.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DAHLBACK, B. & L.A.H. GUNARSSON, 1981. Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture. *Mar. Biol.*, 63 : 269-275.
- DE JONGE, V.N. & L.A. BOUWMAN, 1977. A simple density separation technique for quantitative isolation of meio-benthos using the colloidal silica Ludox-TM. *Mar. Biol.*, 42 : 143-148.
- FENCHEL, T., 1972. Aspects of decomposer food chains in marine benthos. *Verh. dt. zool. Ges.*, 65 : 14-22.
- GEE, J.M., R.M. WARWICK, M. SCHANNING, J.A. BERGE & W.G. AMBROSE Jr., 1985. Effects of organic enrichment on meiofaunal abundance and community structure in sublittoral soft sediments. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 91 : 247-262.
- HEDGES, J.I. & J.H. STERN, 1984. Carbon and nitrogen determinations of carbonate containing solids. *Limnol. Oceanogr.*, 29 (3) : 657-663.
- KASPAR, H.F., P.A. GILLESPIE, I.C. BOYER & A.L. MCKENZIE, 1985. Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlboro Sounds, New Zealand. *Mar. Biol.*, 85 : 127-136.
- KAUTSKY, N. & S. EVANS, 1987. Role of biodeposition by *Mytilus edulis* in the circulation of matter and nutrients in a Baltic coastal system. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 38 : 201-212.
- KUSUKI, Y., 1981. Fundamental studies of the deterioration of oyster growing grounds. *Bull. Hiroshima Fish. exp. Stn.*, 11 : 1-93.
- MATTSSON, J. & O. LINDEN, 1983. Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L. (Bivalvia), cultured on hanging long-lines. *Sarsia*, 68 : 97-102.
- MONTAGNA, P., 1984. *In situ* measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 18 : 119-130.
- RADZIEJOWSKA, T., 1986. On the role of *Mytilus edulis* aggregations in enhancing meiofauna communities off the southern Baltic coast. *Ophelia*, Suppl. 4 : 211-218.
- SORNIN, J.-M., 1981. Influences des installations conchylicoles sur l'hydrologie et sur la morphologie des fonds. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 45 (2) : 127-139.
- SORNIN, J.-M., M. FEUILLET, M. HÉRAL & J.-M. DESLOUS-PAOLI, 1983. Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation des matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. mollusc. Study.*, 12 A : 185-197.
- STRICKLAND, J.D.H. & T.R. PARSONS, 1968. Determination of reactive nitrate. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167 : 71-76.
- TENORE, K.R., L.F. BOYER, R.M. CAL, J. CORRAL, C. GARCIA-FERNANDEZ, N. GONZALEZ, E. GONZALEZ-GURRIARAN, R.B. HANSON, J. IGLESIAS, M. KROM, E. LOPEZ-JAMAR, J. MCCLAIN, M.M. PAMATMAT, A. PÉREZ, D.C. RHOADS, G. DE SANTIAGO, J. TIETJEN, J. WESTRICH & H.L. WINDOM, 1982. Coastal upwelling in the rias bajas, NW Spain : contrasting the benthic regimes of the Ria de Arosa and de Muros. *J. mar. Res.*, 40 (3) : 701-772.