

Projet Seine-Aval 5 **PROUESSE**

« Production primaire de l'estuaire de la Seine »

Janvier 2018

Coordination : Pascal CLAQUIN

Co-Auteur : Jérôme MORELLE, Mathilde SCHAPIRA, Francis ORVAIN et Pascal LOPEZ



TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES	2
RESUME EXECUTIF	3
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	4
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	4
RESULTATS	5
Introduction	5
1 Matériel et méthodes	8
1.1 Stratégie d'échantillonnage	8
1.1.1 Habitat Pélagique	8
1.1.2 Habitat Benthique.	11
2 Résultats	13
2.1 Habitat Pélagique	13
2.1.1 Dynamique de la biomasse et de la production phytoplanctonique	13
2.1.2 Diversité phytoplanctonique	22
2.2 Habitat benthique	30
2.2.1 Dynamique de la biomasse et de la production	30
2.3 Excrétion sous forme d'exopolysaccharides	35
2.4 Macroalgues	37
2.5 Expériences in vitro	37
3 Discussion générale	38
3.1 Dynamique des paramètres environnementaux	38
3.2 Dynamique des communautés	39
3.3 Dynamique des paramètres photosynthétiques	45
3.4 Dynamique de la production primaire	49
3.5 Dynamique des excréments d'exopolysaccharides	52
3.6 Comparaison inter-estuarienne	60
3.7 Limites et perspectives de l'étude	61
Conclusion	64
BIBLIOGRAPHIE	66
ANNEXES	75

RESUME EXECUTIF

Les apports anthropiques provenant du bassin versant font de l'estuaire de Seine un système fortement eutrophisé où la richesse biologique est importante et qui génère une forte productivité, généralement mal estimée. En effet, les compartiments phytoplanctonique et microphytobenthique sont souvent réduits à la teneur en chlorophylle du milieu. Or, l'estimation de la biomasse chlorophyllienne ne donne qu'une image figée de ces compartiments.

Le projet PROUESSE apporte ainsi une estimation de la production primaire phytoplanctonique et microphytobenthique, et apporte des informations sur les dynamiques de ces deux compartiments et permet d'estimer la production autochtone de l'estuaire. Le couplage entre des mesures de production primaire à haute fréquence à l'aide de fluorimètres PAM (Pulse Amplitude Modulated) et de l'incorporation de carbone ^{13}C nous a permis de mesurer la production à l'échelle de l'estuaire, mensuellement, au cours de l'année 2015. A côté des mesures de production, la diversité du compartiment phytoplanctonique a été analysée en couplant la microscopie, la cytométrie en flux et la biologie moléculaire. Le projet PROUESSE a produit une quantité importante de données originales qui permettent à la fois de fournir des chiffres fiables utilisables pour la modélisation et les gestionnaires et des données fondamentales qui nous permettent de mieux comprendre le détail de processus.

Les campagnes phytoplanctoniques ont permis de mettre en évidence un rôle important des gradients de turbidité et de salinité sur la production primaire phytoplanctonique. Deux zones ont pu être caractérisées en fonction de la dynamique des paramètres abiotiques. Une zone amont, fortement influencée par le débit de la rivière, les apports nutritifs et la MTZ. Une zone avale, contrôlée par la marée et les apports de la baie. Contrairement à la zone amont, la zone photique de la zone avale est plus importante et les apports phytoplanctoniques de la baie permettent une production primaire plus importante. Nous avons notamment mis en évidence que le phytoplancton présent au fond se maintenait dans un bon état physiologique et qui représentait une ressource trophique de qualité pour le zooplancton et la faune benthique. Nos résultats montrent une production nette en zone avale qui varie de 46 et 82 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ contre 17 à 31 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ en zone amont. En tenant compte de la surface des zones étudiées, une moyenne de 64.75 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ a été estimée pour le compartiment phytoplanctonique. Ce niveau est caractéristique d'un système plutôt oligotrophe dont la production est ici limitée par la lumière directement dépendante de la turbidité. La production phytoplanctonique annuelle a été estimée à 6032 tonnes de carbone. Le microphytobenthos produit d'après nos estimations jusqu'à 22.84 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mois}^{-1}$. En considérant les surfaces intertidales, une production de 62.07 tC en septembre 2014 et 52.48 tC en avril 2015 ont été estimées. Ces valeurs pourront être utilisées afin de calibrer les modèles de la dynamique de production du microphytobenthos afin d'estimer sa production annuelle. Une estimation grossière basée sur ces deux valeurs et la dynamique de la lumière incidente permettent d'estimer la production à 525 tC /an. La production autochtone de la partie de l'estuaire étudiée, est estimée à 6557 tC an^{-1} . Le phytoplancton et le microphytobenthos représenteraient ainsi respectivement 92% et 8% de la production primaire nette.

L'analyse des excréments de carbone sous forme d'exopolysaccharides (EPS) nous a permis de montrer que 9 à 34% des EPS ont pour origine le phytoplancton et que 0,1 à 6 % le microphytobenthos. D'autre part, une quantité importante d'EPS est produite sur les vasières ; 66 et 339 mgC par m^2 en fonction de la zone.

L'étude de la diversité phytoplanctonique par biologie moléculaire nous a permis de caractériser la diversité des protistes (18S) et des bactéries (16S). Les données filtrées correspondent à 1 029 588 séquences pour le 16S et 3 052 352 séquences pour le 18S ; elles ont été rassemblées en 11 546 OTUs pour le 16S et 9 487 OTUs pour le 18S. Les premières analyses suggèrent que la diversité génétique au sein de l'estuaire est très importante. Ces analyses couplées à la cytométrie et la microscopie apportent une nouvelle vision de la diversité microbienne *lato sensu*. A côté des autotrophes, la diversité des protistes hétérotrophes est extrêmement forte. Ce compartiment joue un rôle clé dans le devenir de la matière que nous n'appréhendons pas pour le moment.

La somme d'informations et de données produites dans le projet PROUESSE nous permet de mieux appréhender le fonctionnement des producteurs primaires dans l'estuaire, une extension à la baie et à la partie dulcicole de l'estuaire permettrait d'encore mieux appréhender le rôle écologique de l'estuaire. D'autre part, nous devons explorer plus en détail les relations entre la biodiversité et la productivité en fonction des zones et des saisons et utiliser les données acquises en interaction avec les autres compartiments biologiques étudiés dans l'estuaire.

SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

- **Equipe 1** : UMR BOREA ; Université de Caen

Coordination scientifique : Pascal Claquin

Autres chercheurs (ou équivalents) : Francis Orvain, Jérôme Morelle, Jonathan Liou, Guillaume Izabel (CREC)

- **Equipe 2** : Laboratoire Environnement Ressource de Normandie, Ifremer

Coordination scientifique : Mathilde Schapira

Autres chercheurs (ou équivalents) : Philippe Riou, Sylvaine Françoise, Gaëlle Courtay, Emilie Rabiller, Olivier Pierre-Duplessix, Franck Maheux, Benjamin Simon

- **Equipe 3** : UMR BOREA ; Muséum National d'Histoire Naturelle

Coordination scientifique : Pascal Jean Lopez

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

Personnes ayant contribué au suivi du projet ou ponctuellement à un atelier de travail.

Acteurs de l'estuaire : Barbara Leroy (AESN), Claire Berville (GPMR)

Scientifiques : Jérémy Lobry (Irstea), Edith Parlanti (Université de Bordeaux), Sami Souissi (Université de Lille 1), Patrick Meire (Université d'Anvers), Pierre Le Hir (Ifremer), Florent Grasso (Ifremer), Arnaud Hugué (UMR Metis), Francis Orvain (Université de Caen), Nathalie Niquil (Université de Caen), Michel Tackx (Université de Toulouse), Gilles Billen (UPMC), Josette Garnier (UPMC).

La Maison De l'Estuaire a assuré la bonne mise en œuvre des campagnes de terrain sur le secteur de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine.

RESULTATS

Introduction

Contexte

Les estuaires, de par leur position stratégique à l'interface entre terre et mer, ont toujours été le siège de nombreuses activités humaines. L'estuaire de Seine est caractéristique des grands estuaires anthropisés. Afin de soutenir les activités locales, de nombreuses modifications ont été réalisées affectant ses caractéristiques biologiques (habitats) et physiques. Les estuaires jouent un rôle écologique de première importance. En effet, les estuaires sont des lieux de nurserie privilégiés pour de nombreuses espèces de poissons pélagiques et des zones de nourricerie pour de nombreuses espèces d'oiseaux [1,2]. Le management à long terme de ces écosystèmes soumis à des pressions anthropiques croissantes et aux changements climatiques [3] réside en une meilleure connaissance de la dynamique spatiale et temporelle des organismes à la base des réseaux trophiques pélagiques.

Les apports anthropiques provenant de l'ensemble du bassin versant font de l'estuaire de Seine un système fortement eutrophisé [4]. Néanmoins, les estuaires dont celui de la Seine sont des zones où l'importante richesse biologique génère une forte productivité. Cette productivité est généralement mal estimée. Le compartiment phytoplanctonique notamment est souvent réduit à la teneur en chlorophylle du milieu. Or, l'estimation de la biomasse chlorophyllienne ne donne qu'une image figée du compartiment phytoplanctonique, les concentrations mesurées étant la résultante de la production nette phytoplanctonique, de la dilution par les courants, de la mortalité par broutage ou sénescence, de la photoacclimatation, ainsi que d'autres facteurs biotiques ou abiotiques. L'estimation de la production primaire doit permettre d'appréhender la dynamique de la production du système étudié en amont de la biomasse chlorophyllienne, c'est-à-dire, calculer le flux d'énergie et de carbone vers les compartiments du réseau trophique supérieur.

Dans les estuaires, la production secondaire est soutenue par l'apport de matière organique qui peut avoir une origine allochtone ou autochtone. L'origine et le devenir de la matière dans les estuaires répondent à des processus extrêmement complexes et variés [5]. Parmi ces sources, les producteurs primaires jouent un rôle qui est mal évalué. Au-delà de constituer une partie des matières en suspensions (MES) de l'estuaire, les producteurs primaires représentent une source de carbone et d'azote organique de qualité pour les réseaux trophiques. En effet, à côté de la quantité, il est fondamental de prendre en compte la qualité de la matière organique. Les propriétés de la matière fraîche autochtone sont en effet différentes de celles de la matière organique détritique largement présente dans l'estuaire. D'autre part, les producteurs primaires influencent également d'autres processus tels que les mécanismes d'agrégation ou de biostabilisation des sédiments *via* les processus d'excrétion du carbone [6,7]. Les producteurs primaires influencent également la concentration en oxygène dissous *via* la photosynthèse. Ces organismes utilisent également les éléments nutritifs (N, P, Si) pour leur croissance et tendent ainsi à réduire les concentrations de ces éléments. Ces photoautotrophes sont également capables d'utiliser pour leur grande majorité des substances organiques dissoutes telles que des acides aminés, l'urée et des sucres simples pour supporter leur croissance.

Dans les estuaires trois facteurs abiotiques clés vont largement contrôler la dynamique et le niveau de la production primaire. 1 : La turbidité, dépendante des concentrations en MES,

affecte la pénétration de la lumière dans l'eau et donc l'activité photosynthétique des algues [8,9], ce qui conditionne le statut autotrophe ou hétérotrophe du système. 2. Les variations de salinité vont (i) affecter la physiologie des producteurs primaires qui peuvent présenter de forte capacité d'acclimatation et ainsi affecter la photosynthèse et les flux cellulaires de carbone [10–12] et (ii) largement contrôler la structure des assemblages et des communautés algales [13]. 3. Le temps de résidence des masses d'eau va jouer un rôle déterminant sur la dynamique de croissance du phytoplancton : les blooms étant en effet, généralement inversement corrélé au débit des rivières (e.g. [14]). Ce temps de résidence, qui reflète à la fois les variations de débit d'eau douce et le mélange turbulent lié aux marées, varie d'un ordre de grandeur entre les périodes de crue et d'étiage [15]. Au-delà de la biomasse phytoplanctonique, la diversité du phytoplancton dans un estuaire est aussi en partie déterminée par ces aspects physiques, puisqu'elle dépend de la relation entre le taux de croissance des espèces et le temps de résidence [16]. Enfin, ce temps de résidence joue également sur le degré de transformation des particules vivantes et détritiques subi lors de leur passage dans l'estuaire [17].

L'estuaire de Seine étant un système macrotidal, la production primaire doit être considérée au niveau planctonique et benthique (microphytobenthos et du macrophytobenthos). L'efficacité du transfert de la production primaire autochtone vers les niveaux trophiques supérieurs et le devenir de cette matière organique va dépendre de la qualité de cette matière en terme de digestibilité ou de dégradabilité [18]. La taille des particules (microalgues, débris de macroalgues) va également jouer un rôle prédominant dans les propriétés de transfert de cette matière vers les niveaux trophiques supérieurs [19]. La qualité de la matière et la taille des microalgues sont largement dépendantes du phylum, de la classe voire de l'espèce considérée. Ainsi la diversité des assemblages est une information essentielle pour comprendre le fonctionnement de l'estuaire mais également pour mieux appréhender la potentialité du transfert trophique. Certaines espèces, trop petites ou productrices de toxines, ne permettront pas de transfert d'énergie vers les niveaux supérieurs de l'écosystème. Parmi les producteurs primaires, le phytoplancton présente une diversité spécifique très importante. Ce groupe est très diversifié tant en termes d'espèces que de taille : plusieurs milliers d'espèces couvrant 4 décades de classe de taille. La répartition entre les organismes pico- (i.e. taille $<2 \mu\text{m}$), nano- (i.e. $2\text{--}20 \mu\text{m}$) et micro-phytoplanctoniques (i.e. $>20 \mu\text{m}$) exerce un contrôle majeur sur les cycles biogéochimiques et les réseaux trophiques pélagiques [20–22]. Par ailleurs, cette répartition est un bon indicateur de la modification des masses d'eau et ce qu'elles que soient les échelles spatiales et temporelles considérées (e.g. Thyssen et al. 2011). A moyenne échelle, les gradients thermiques, halins ou nutritifs constituent des zones hautement dynamiques où se produisent de profonds changements écologiques [24–26]. Ces gradients sont nombreux en milieux estuariens et peuvent jouer un rôle primordial sur la répartition des différentes classes de taille du phytoplancton et sur leurs contributions respectives à la production primaire totale (e.g. Liu et al. 2004; Gaulke et al. 2010; Ribalet et al. 2010; Mitbavkar et al. 2012). Ces changements au sein de la communauté phytoplanctonique peuvent avoir de lourdes conséquences sur l'ensemble du réseau trophique pélagique des estuaires et sur les cycles biogéochimiques. La matière organique issue des producteurs primaires autochtones non transmise vers les niveaux trophiques supérieurs va alimenter la boucle microbienne. Cette matière fraîche, plus labile que la matière détritique allochtone, va permettre le développement de certaines communautés bactériennes différentes de celles qui se développent sur la matière détritique.

Les données relatives à la production primaire disponibles dans l'estuaire de Seine sont parcellaires avec une faible résolution spatiale et n'ont pas été étudiées de façon

coordonnée entre les différents compartiments algaux [31,32]. De plus, les relations entre la diversité et la productivité n'ont pas été appréhendées. A notre connaissance, les dernières mesures de production primaire sur la Seine et son estuaire ont été réalisées en 1996 pour le compartiment phytoplancton et en 2003 pour le microphytobenthos sur 2 stations de la vasière nord à l'entrée de l'estuaire [32]. Concernant le macrophytobenthos des études anciennes datant des années 80 présentent la répartition des communautés de macroalgues le long de l'estuaire sans mesures de production (Cosson et Thouin, 1980). L'objectif de ce projet est ainsi d'estimer la production primaire du phytoplancton et du phytobenthos dans l'estuaire de Seine et d'analyser la diversité du compartiment phytoplanctonique.

Production primaire

Variabilité de la production primaire

La photosynthèse est un processus biologique qui converti l'énergie lumineuse en énergie chimique stockée sous forme de carbone organique. Cette production de carbone organique par les organismes photosynthétiques est appelée, production primaire [33]. La production primaire aquatique est supportée par des organismes variés (cyanobactéries, microalgues et macroalgues (pélagiques et benthiques) et embryophytes (angiospermes)) qui présentent une très grande diversité phylogénétique. La production primaire est liée à la dynamique de nombreux paramètres physiques, chimiques et biologiques. Ainsi, la biomasse sera dépendante des processus l'import et l'export des organismes photosynthétiques, de leur sédimentation, de leur sénescence, la prédation et du taux de croissance qui lui-même varie en fonction de l'intensité lumineuse, de la température, des nutriments et de la structure des communautés (fig. 1). Dans les estuaires, les pressions environnementales sont très fortes. En effet, aux paramètres précédents s'ajoutent les effets du flux de la rivière et de la marée dont le mélange va engendrer un gradient de salinité et une stratification du milieu. Les courants horizontaux et verticaux formés par la confrontation de ces deux forces vont provoquer une forte remise en suspension de matières minérales et organiques. La turbidité induite par ce phénomène va réduire la disponibilité en lumière et favoriser la lyse des cellules présentes. Le niveau de turbidité atteint son maximum en amont du gradient de salinité entraînant la formation d'une zone de turbidité maximum (MTZ).

Méthodes de mesures

La méthode la plus utilisée pour estimer la production primaire est basée sur l'incorporation d'un isotope radioactif du carbone (^{14}C) (Steeman-Nielson en 1952 et modifiée par Babin et al. en 1994). Cette méthode est très sensible et permet de mesurer directement l'incorporation de carbone inorganique dissous en matière organique. Cependant, elle nécessite des temps d'incubation longs et des précautions importantes. Elle permet uniquement de réaliser des suivis à basse fréquence temporelle et n'est pas adaptée pour suivre des variations à court-terme. Des méthodes basées sur la mesure de la variation de fluorescence de la chlorophylle *a* (chl*a*) des photosystèmes II permettent des mesures haute fréquence [36–40]. Le couplage des méthodes de mesure des paramètres photosynthétiques basées sur la variation de fluorescence avec les méthodes d'incorporation du carbone s'est avéré être une alternative intéressante pour estimer la production primaire à haute fréquence. En effet, ce couplage permet de connaître le nombre d'électrons nécessaire à la fixation d'une mole de carbone [41–44] et permet de transformer des données de fluorescence à haute fréquence en unité de carbone [44]. Ce paramètre est dépendant de certains paramètres physico-chimiques, physiologique et biologique qui vont influencer le flux d'électrons et la

fixation de carbone [41,44–47]. Ainsi, il est important d’appréhender les paramètres environnementaux en parallèle afin d’estimer le plus précisément possible la production primaire.

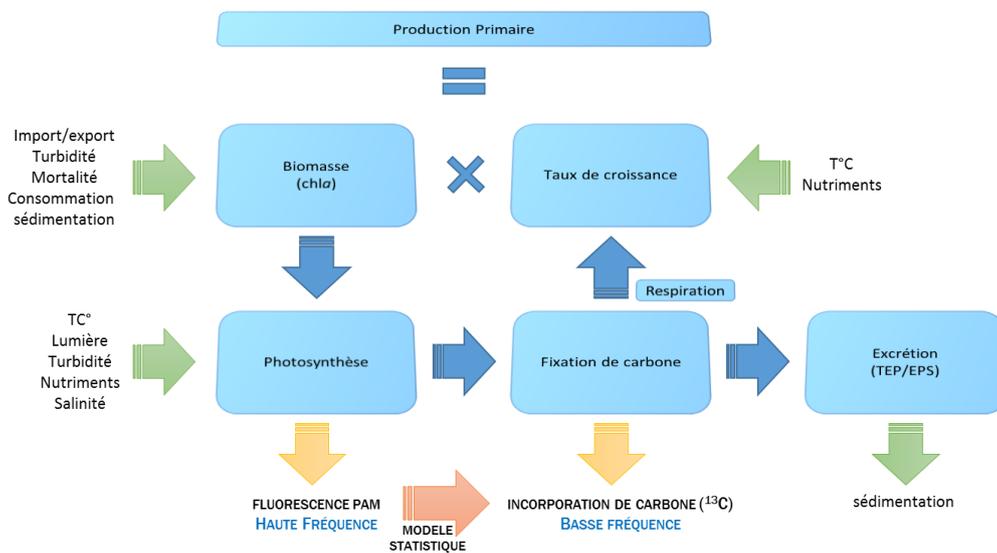


Figure 1. Facteurs de régulation de la biomasse et du taux de croissance dont le produit représente la production primaire. La biomasse réalise la photosynthèse (qui est mesurée par la fluorescence modulée PAM) et permet la fixation du carbone (qui peut être mesuré à basse fréquence par l’incorporation de carbone). Le carbone fixé est alors utilisé pour les activités biologiques ou il est excrété sous forme d’exopolysaccharides (TEP/EPS).

1 Matériel et méthodes

1.1 Stratégie d’échantillonnage

Dans les estuaires, les principaux producteurs primaires soutenant le réseau trophique sont le microphytobenthos et le phytoplancton dont 90% de la production est transférée vers les consommateurs contre 24 à 44% pour des macrophytes [48]. Ainsi, les efforts d’échantillonnages ont été portés sur ces deux compartiments (Cf. Partie VI.2.3.).

1.1.1 Habitat Pélagique

Deux stratégies d’échantillonnage ont été mises en place en 2015 afin d’étudier la variation spatiale et la variation temporelle de la production primaire phytoplanctonique (Fig. 2; Tab 1) : (1) Un échantillonnage mensuel sur 8 stations réparties le long de l’estuaire afin d’appréhender la dynamique spatiale et saisonnière du phytoplancton (biomasse, diversité, production primaire, excrétion) le long du gradient salin (campagnes PROUESSE), (2) un échantillonnage toutes les heures au cours d’un cycle de marée, en point fixe sur 3 stations contrastées, en période de crue (février) et d’étiage (juillet) afin d’appréhender la dynamique temporelle à court terme du phytoplancton (biomasse, productivité et excrétion) (campagnes SUSPENS/SYNAPSES).

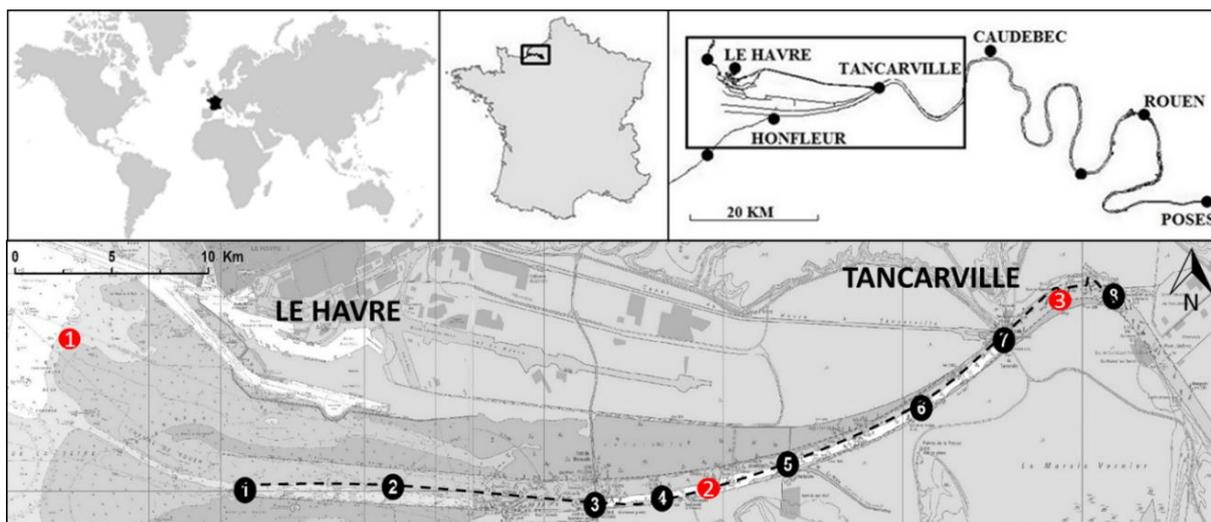


Figure 2 : Localisation des stations d'échantillonnage sur l'estuaire de la Seine pour les campagnes mensuelles (points noirs ; stations 1 à 8) échantillonnées en transect (ligne pointillée) et les campagnes journalières (points rouges avec 1 : La Carosse, 2 : Fatouville et 3 : Tancarville) échantillonnées au cours d'un cycle de marée.

Tableau 1: Coordonnées géographiques des stations d'échantillonnage.

	Label	Latitude	Longitude
PROUESSE	S1	49°26.015' N	0°06.754' E
	S2	49°25.817' N	0°11.018' E
	S3	49°25.779' N	0°16.454' E
	S4	49°25.876' N	0°18.284' E
	S5	49°26.368' N	0°27.845' E
	S6	49°27.327' N	0°25.585' E
	S7	49°28.369' N	0°27.845' E
	S8	49°28.987' N	0°31.015' E
SYNAPSES	La Carosse	49°29.110' N	0°01.600' E
	Fatouville	49°26.202' N	0°19.274' E
	Tancarville	49°28.472' N	0°28.241' E

- Dynamique saisonnière

Les campagnes mensuelles ont été réalisées de janvier à décembre 2015 à bord du NO « Delphy », Ifremer LER-N. Chaque mois, un transect le long des 8 stations a été réalisé. Afin d'échantillonner une masse d'eau stable tout au long du transect, les échantillonnages ont été réalisés en journée avec un coefficient de marée autour de 90 (Tab. 2) et pendant l'étale de marée haute. Les mesures ont ainsi été réalisées en profitant de la tenue du plein de plus de deux heures au cours de la marée haute dans l'estuaire de la Seine (Fig. 3).

Tableau 2 : Dates d'échantillonnage et coefficients de marée des campagnes PROUESSE et SUSPENS/SYNAPSES.

		Date	Coeff. marée
PROUESSE			
	Janvier	19/01/2015	80
	Février	18/02/2015	92
	Mars	05/03/2015	82
	Avril	16/04/2015	80
	Mai	13/05/2015	56
	Juin	15/06/2015	87
	Juillet	15/07/2015	80
	Août	28/08/2015	86
	Septembre	17/09/2015	75
	Octobre	12/10/2015	81
	Novembre	23/11/2015	77
	Décembre	10/12/2015	75
SYNAPSES			
Crue – Hiver	La Carosse	03/02/2015	79
	Fatouville	04/02/2015	84
	Tancarville	05/02/2015	86
	La Carosse	18/07/2015	86

Etiage –	Fatouville	16/07/2015	84
Eté	Tancarville	17/07/2015	85

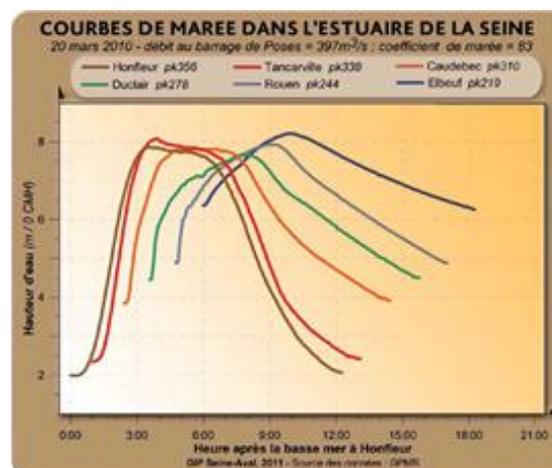


Figure 3. Courbe de marée dans l'estuaire de la Seine. Les courbes marégraphiques présentées correspondent à la hauteur d'eau mesurée par les marégraphes situés en différents points de l'estuaire de la Seine. Fascicule GIP SA.

Mesures haute fréquence

De la station 1 à la station 8, les paramètres photosynthétiques ont été mesurés en continu au niveau de la surface à l'aide de la version en « flux continu » du WATER-PAM FT (Waltz, Effeltrich, Germany). Pour cela un système de prélèvement par pompe installé sur le N.O. « Delphy », a permis d'obtenir une mesure toutes les 5 minutes. Des mesures en continue des paramètres hydrologiques (température, salinité et turbidité) de surface ont également été réalisées à l'aide d'une sonde multi-paramètres de type YSI 6600V2.

Mesures discrètes

Des profils verticaux de température, salinité, fluorescence, oxygène, PAR et turbidité ont été réalisés sur chaque station avec une sonde multi-paramètres de type Seabird. Les prélèvements d'eau ont été effectués en surface sur toutes les stations à l'aide de la pompe et en profondeur (1 mètre au-dessus du fond) sur les stations S2, S4, S6 et S8 à l'aide d'une bouteille Niskin. Avant traitement, tous les échantillons ont été préfiltrés sur une soie de 500 µm afin d'éliminer les plus gros débris. Sur chaque station, les sels nutritifs (DIN, P, Si), les MES et les paramètres biologiques (exopolysaccharides (TEP et S-EPS), biomasse phytoplanctonique (estimée sur plusieurs fractions : chl_a > 10 µm et chl_a >10µm), état physiologique (F_v/F_m)) ont été mesurés. Plusieurs méthodes ont également été mises en place en vue d'étudier la diversité du phytoplancton : la microscopie inversée pour le micro-phytoplancton, la cytométrie en flux pour le nano- et pico-phytoplancton et la biologie moléculaire. Les mesures de production primaire basée sur l'incorporation de carbone (¹³C) ont été réalisées pour les stations 2, 4, 6 et 8 et ont servi à calibrer les mesures de PAM à hautes fréquences. Les méthodes sont détaillées à la suite de ce document.

- Dynamique journalière

Les échantillonnages ont été réalisés toutes les heures au cours d'un cycle de marée (i.e. 12 heures) sur 3 stations, « La Carosse », « Fatouville » et « Tancarville » en février et juillet 2015 à bord du NO « Côtes de la Manche », CNRS-INSU (Fig. 2 et tab. 1). Pour chaque campagne, les prélèvements et mesures ont été réalisés sous des conditions de marée moyenne (coefficient ≈ 90 ; tab. 2).

Mesures à haute fréquence

La salinité et la température (°C) de surface ont été mesurées en continue grâce au thermo-salinomètre du bord (Seabird). Les mesures à haute fréquence des paramètres photosynthétiques du phytoplancton en surface, ont été réalisées à l'aide d'un WATER-PAM FT en appliquant le protocole des campagnes PROUESSE.

Mesures discrètes

Chaque heure pendant 12 heures, des profils verticaux ont été réalisés à chaque station à l'aide d'une sonde multi-paramètres de type Seabird. En parallèle, des prélèvements ont été effectués en surface et au fond à l'aide d'une bouteille Niskin. Avant traitement, tous les échantillons ont été préfiltrés sur une soie de 500 μm afin d'éliminer les plus gros débris. Les paramètres physico-chimiques et biologiques suivis au cours d'un cycle journalier sont similaires à ceux suivis mensuellement dans le cadre des campagnes PROUESSE.

Au cours des campagnes PROUESSE, suivant les paramètres étudiés, les échantillons ont été conditionnés à bord (i.e. sels nutritifs, cytométrie, flores phytoplanctoniques) ou de retour au laboratoire (i.e. filtration). Le transport des échantillons d'eau a été réalisé dans des bidons opaques de 5L et maintenus au frais durant le transport. Lors des campagnes SYNAPSES les échantillons a été traités à bord du navire.

1.1.2 Habitat Benthique.

Dans le but d'étudier la variation des paramètres photosynthétiques, deux campagnes d'échantillonnage des vasières ont été réalisées en association avec le projet GIP SA5 - BARBES en septembre 2014 et avril 2015. 15 stations (9 sur la vasière Nord nommées de A à I ; 3 sur la vasière du chenal environnemental nommées de K à M et 3 sur la vasière Sud nommées de N à P) ont été échantillonnées (Fig. 4 ; Tab.3). A chaque station, les paramètres photosynthétiques ont été mesurés en triplicat à l'aide d'un Fiber-PAM. Des prélèvements de sédiments ont également été réalisés afin de mesurer les paramètres sédimentaires (granulométrie, teneur en eau, masse volumique, densité) et les paramètres biologiques (EPS, biomasse chlorophyllienne et matière organique). Des micro-carottes ont été prélevées afin d'étudier les profils de chl_a en profondeur.

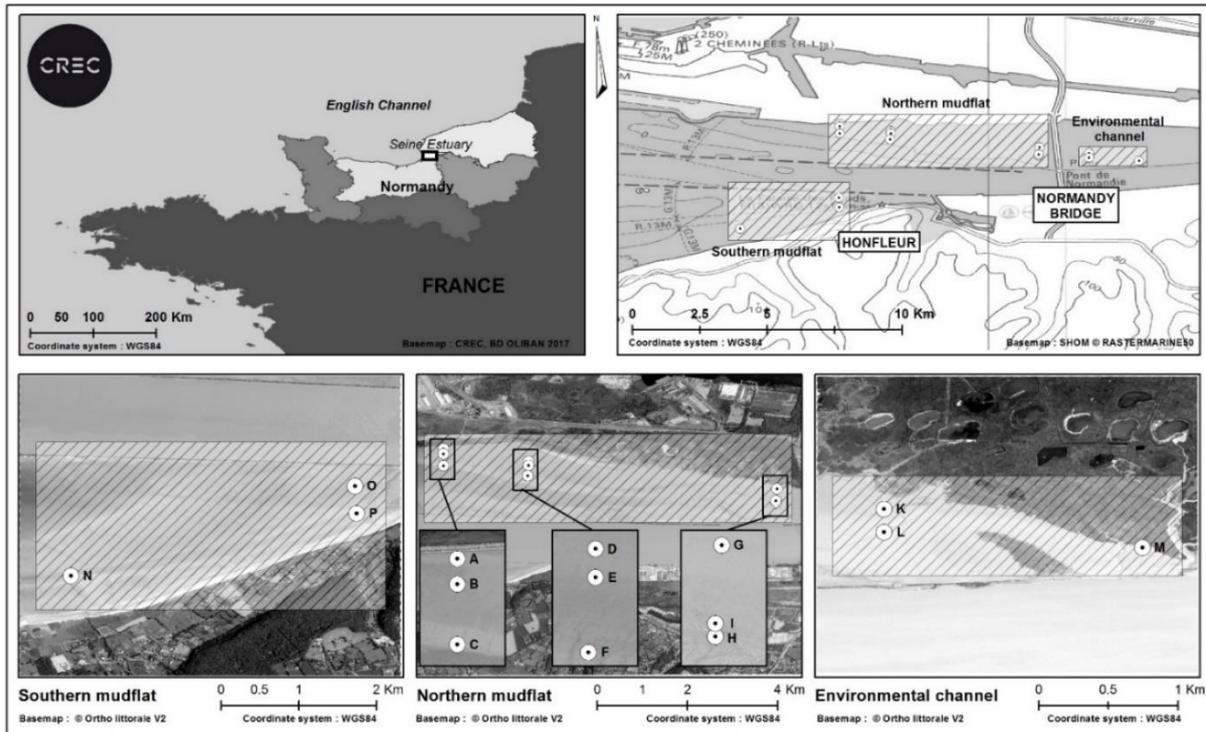


Figure 4. Localisation des stations d'échantillonnage sur l'estuaire de la Seine pour les campagnes BARBES. Vasière Nord de A à I ; Vasière Sud de N à P et chenal environnemental de K à M).

Tableau 3. Coordonnées géographiques des stations d'échantillonnage des campagnes sur le microphytobenthos en association avec le projet GIPSA BARBES.

Station	LongWgs8 4	LatWgs8 4	Station	LongWgs8 4	LatWgs8 4
A	0.2004	49.4516	I	0.2668	49.4412
B	0.2004	49.4506	K	0.2836	49.4416
C	0.2004	49.4482	L	0.2836	49.4401
D	0.2174	49.4491	M	0.3003	49.4391
E	0.2174	49.4483	N	0.1672	49.4162
F	0.2172	49.4462	O	0.2001	49.4267
G	0.267	49.4436	P	0.2003	49.4235
H	0.2668	49.4408			

2 Résultats

2.1 Habitat Pélagique

Remarque : la dynamique des paramètres physico-chimique est présentée en annexe.

2.1.1 Dynamique de la biomasse et de la production phytoplanctonique

- Dynamique saisonnière

Biomasse et état physiologique

A l'échelle saisonnière, la concentration en Chla est comprise entre 0.23 et 21.8 $\mu\text{g.L}^{-1}$. La distribution en surface montre de fortes concentrations de mai à septembre avec un gradient décroissant l'aval vers l'amont (Fig. 5-A).

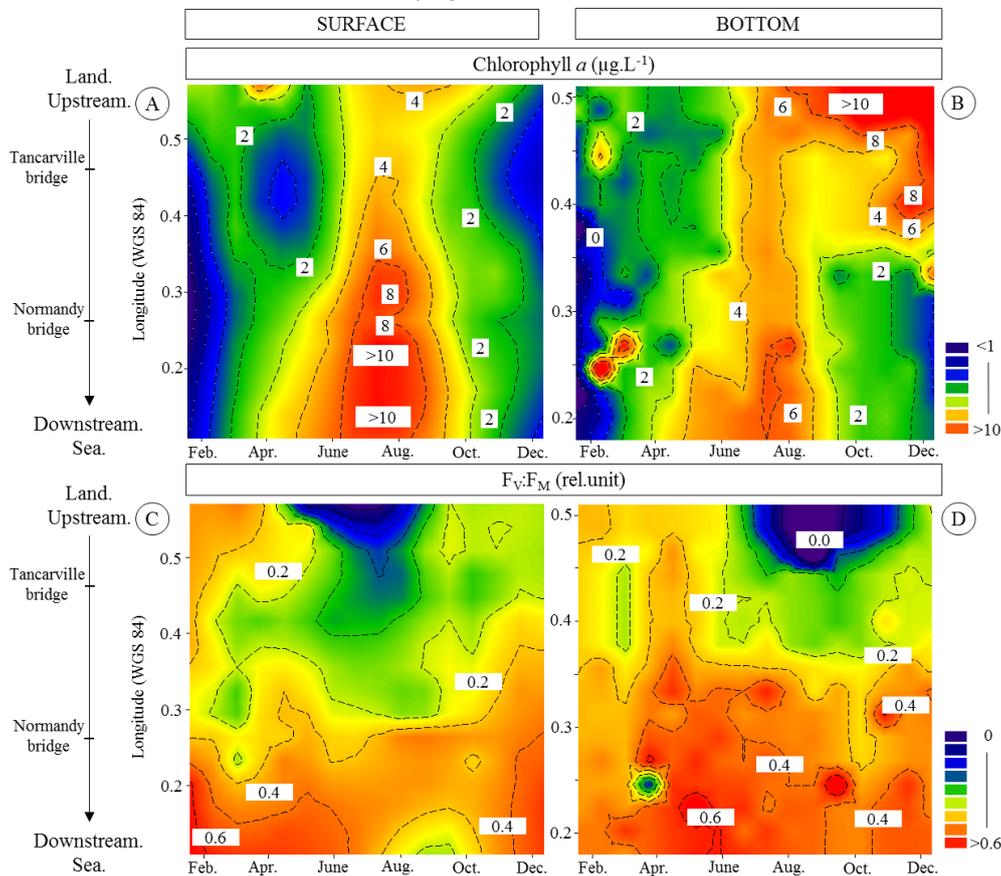


Figure 5. Evolution de la biomasse (chl α ; $\mu\text{g.L}^{-1}$) and de l'efficacité quantique du PSII ($F_v:F_M$; rel.unit) représentant l'état physiologique des cellules ($F_v:F_M$) au cours de l'année 2015 le long du gradient de salinité de l'estuaire pour les couches de surface (1m sous la surface) et de profondeur (1m au-dessus du fond).

La plus forte valeur enregistrée en surface (15.85 $\mu\text{g.L}^{-1}$) a été mesurée au site 2 en juillet et la plus basse (0.23 $\mu\text{g.L}^{-1}$) au site 4 en janvier. Au fond, le gradient est toujours observable mais avec de plus faibles valeurs (Fig 5-B). De façon surprenante, les plus fortes valeurs (> 10 $\mu\text{g.L}^{-1}$) ont été mesurées en amont en décembre. L'efficacité quantique maximale

du PSII (F_V/F_M) peut être utilisé comme indicateur de l'état physiologique des cellules (Fig. 5-C & D). En surface, les valeurs de F_V/F_M étaient fortes en hiver et au printemps avec une valeur maximale de 0.66 en mars à la station 1 et une valeur minimal (< 0.01) mesurée en juillet au site 8. Dans la zone amont (Zone B), F_V/F_M est toujours faible avec des valeurs généralement inférieures à 0.20. De façon surprenante, F_V/F_M au fond est élevé en zone A (0.41 en moyenne) alors que les valeurs de la zone B sont faibles (0.16 en moyenne). La plus forte valeur (0.64) a été mesurée en mai à la station 2 et la plus faible (< 0.01) en août au site 8. Les fortes valeurs de Chl_a mesurées en décembre dans la MTZ associées à de très faibles F_V/F_M , indiquent qu'il s'agit de matière végétale en très mauvais état. Compte tenu de ces résultats et de la saison, nous pouvons penser qu'il s'agit de débris de végétaux transportés de l'amont et non pas de phytoplancton.

Estimation de la production primaire

l' $ETR(II)_{max}$ est une mesure de la capacité photosynthétique maximale des cellules (Fig. 6). Cette mesure correspond à la production maximale d'électrons au niveau du photosystème II. Ces électrons produits iront, en suivant la chaîne photosynthétique, participer à la fixation carbone. Un pic est observé d'avril à octobre dans la zone A avec une valeur maximale de 10.8 $mmole \cdot mgchl^{-1} \cdot h^{-1}$ mesurée à la station 2 en juillet et des valeurs minimales (< 2 $mmole \cdot mgchl^{-1} \cdot h^{-1}$) mesurées d'avril à décembre en Zone B. Un gradient d' $ETR(II)_{max}$ a été observé le long du gradient de salinité et de turbidité, à l'exception de la période hivernale où les valeurs sont faibles sur l'ensemble de l'estuaire.

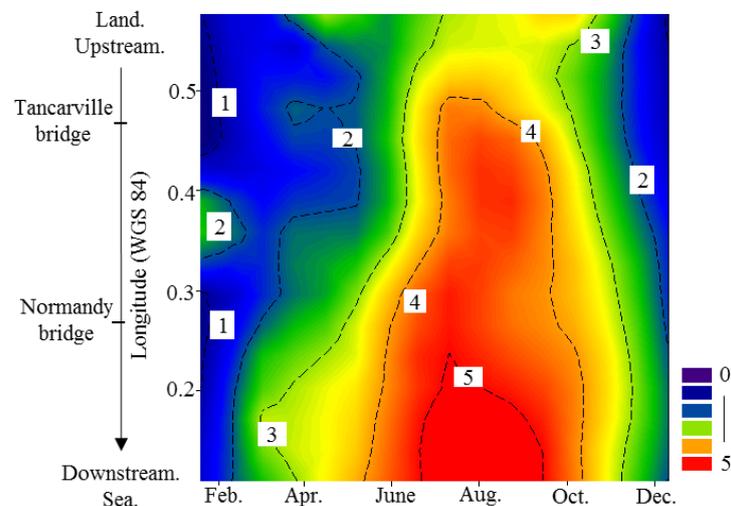


Figure 6. Dynamique en surface du taux de transport maximal des électrons ($ETR(II)_{max}$; $mmole \cdot mgchl^{-1} \cdot h^{-1}$) au cours de l'année 2015 le long du gradient de salinité de l'estuaire. Ces valeurs ont été mesurées toutes les 5 minutes sur l'ensemble du transect à chaque mois.

En couplant des mesures de PAM à haute fréquence et des mesures de ^{13}C à basse fréquence, il est possible d'estimer la production primaire à haute fréquence [44]. Ainsi, les valeurs de P_{max} obtenues via la méthode ^{13}C ont été exprimées en fonction des valeurs de $ETR(II)_{max}$ obtenues via le PAM. Le nombre d'électrons nécessaire à la fixation d'une mole de C (ϕ_e, C ; $mole \cdot moleC^{-1}$) défini par la pente de la relation P_{max} v $ETR(II)$ a pu être déterminé en fonction des stations et des saisons (Fig. 7). Il est important de souligner que l'obtention de ce paramètre est complexe et que peu d'études l'estiment mais se contentent d'utiliser des constantes peu fiables ou des mesures de productivité relatives. Les valeurs obtenues sont

comprises entre 1.56 et 24.98 mole-.molC⁻¹ avec une moyenne annuelle de 7.95 ± 4.94 mole-.molC⁻¹.

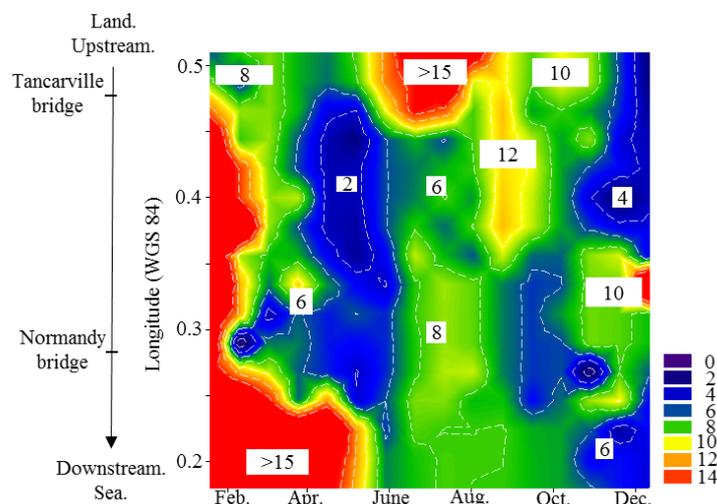


Figure 7. Dynamique du nombre d'électrons nécessaire à la fixation d'une mole de C ($\phi_{e,c}$; mole-.molC⁻¹) au cours de l'année 2015 le long du gradient de salinité de l'estuaire.

Dans cette étude, une relation statistique a été déterminée en fonction des paramètres physicochimiques dans le but d'estimer de la façon la plus précise possible la fixation de carbone à partir des données de fluorescence (PAM). Après avoir testé toutes les variables, la température et la concentration en DIN sont ressorties comme influençant de manière significative la relation entre le $ETR(II)_{max}$ et P_{max} . Ainsi, en tenant compte de la variation de ces deux paramètres, la variation de $ETR(II)_{max}$ a été utilisée pour estimer la variation de P_{max} ($p < 0.0001$) en utilisant l'équation suivante :

$$P_{max}^{sim} = 0.43 - 1.19 \cdot 10^{-2} \times ETR(II)_{max} - 9.75 \cdot 10^{-4} \times [DIN] + 1.29 \cdot 10^{-2} \times T^{\circ}C$$

Les données de P_{max}^{sim} ont ensuite été utilisées pour estimer la production primaire brute à chaque heure du jour de l'année d'échantillonnage en intégrant la profondeur tout en tenant compte de l'atténuation de la lumière en fonction de la turbidité (M&M - équation 8&9).

La dynamique annuelle de la PP a montré une forte variabilité aux échelles temporelle et spatiale. Comme attendu, la production primaire était plus forte en été. Les valeurs ont atteint 110.40 mgC.m⁻² par heure, 1.18 gC.m⁻² par jour (Tab. 4; Fig. 8) et 26.09 gC.m⁻² par mois à la station 2 en juillet. Toutes stations confondues, le mois de juillet fut le mois avec la plus importante production : moyenne de 13.15 gC.m⁻².m⁻¹. Enfin, la PP annuelle est minimale à la station 6 avec une moyenne de 17.26 gC.m⁻².y⁻¹ et maximale à la station 2 avec une moyenne de 81.53 gC.m⁻².y⁻¹.

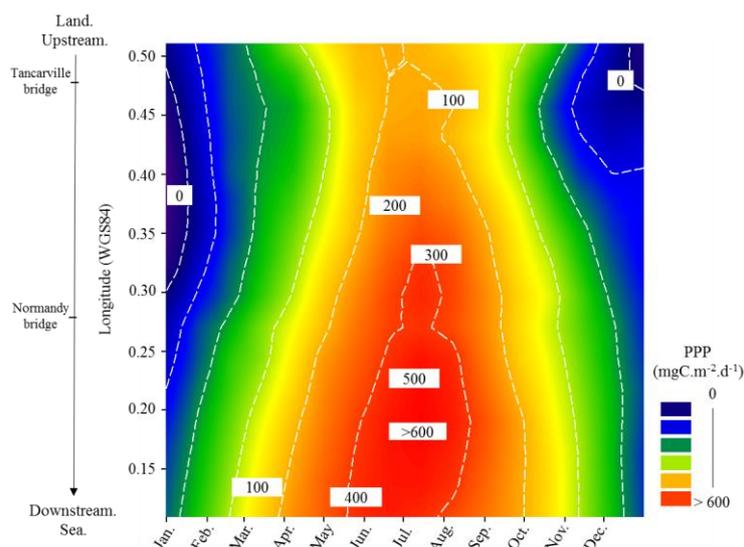


Figure 8. Dynamique journalière de la production primaire du phytoplancton (PP ; $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) le long du gradient salin de l'estuaire de la Seine de "Le Havre" (longitude 0.09) à "Tancarville" (Longitude 0.51) Pour l'année 2015.

Tableau 4. Estimation mensuelle de la production primaire phytoplanctonique ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{m}^{-1}$) à chaque station (de 1 à 8). Une production moyenne a été calculée pour chaque mois ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{m}^{-1}$; colonne de droite) et une moyenne annuelle ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$) a été calculée pour chaque station et en moyenne pour l'estuaire (dernière lignes). Les productions journalières minimale et maximale ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) sont données pour chaque station. La production ($\text{tC}\cdot\text{y}^{-1}$) a été estimée en fonction de la surface que représente chaque station dans l'estuaire.

Station	1	2	3	4	5	6	7	8	Mean ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$)
January	0.27	0.22	0.11	0.05	0.01	0.03	0.02	0.09	0.10
February	1.53	1.06	0.72	0.38	0.37	0.37	0.44	0.27	0.64
March	1.39	0.83	0.43	0.29	0.30	0.32	0.35	0.37	0.54
April	7.47	5.61	2.35	2.09	0.87	0.33	0.15	0.88	2.47
May	15.14	9.78	4.65	2.79	1.87	1.89	3.24	4.43	5.47
June	10.72	10.82	8.10	9.18	4.87	5.38	2.65	3.66	6.92
July	18.95	26.09	21.64	17.43	11.00	4.93	2.76	2.43	13.15
August	8.58	19.87	7.56	8.34	8.76	2.05	6.66	3.06	8.11
September	3.33	3.46	3.01	2.66	1.12	1.12	0.93	1.14	2.10
October	2.57	2.60	1.01	1.49	1.60	0.70	0.36	1.32	1.45
November	1.99	0.87	0.82	0.84	0.21	0.05	0.01	0.89	0.71
December	0.19	0.32	0.28	0.15	0.16	0.11	0.06	0.02	0.16
Max PP ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)	0.83	1.18	0.94	0.77	0.49	0.23	0.28	0.17	-
Min PP ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)	2E^{-3}	3E^{-3}	2E^{-3}	9E^{-4}	2E^{-4}	5E^{-4}	9E^{-5}	2E^{-4}	-
Annual PP ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$)	72.13	81.53	50.68	45.68	31.16	17.26	17.62	18.54	-
Surface (km^{-2})	44.38	23.07	9.81	4.27	3.79	2.61	2.26	2.96	-
Annual PP ($\text{tC}\cdot\text{y}^{-1}$)	3200	1881.3	497.1	195.2	118.1	45.09	39.84	54.92	64.75 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$

Afin de comprendre la variation spatiale et temporelle des performances photosynthétiques, il est intéressant d'étudier la productivité du phytoplancton (i.e. le ratio Production/Biomasse ; mgC.mgChla^{-1}). Cette productivité montre en effet, une dynamique différente de la production avec des valeurs allant jusqu'à **$19.56 \text{ mgC.mgChla}^{-1}$ par jour**. La productivité montre également une dynamique saisonnière avec des valeurs faibles en hiver sous une température inférieure à 10°C et de fortes valeurs au printemps et en été, principalement en zone A. Le gradient spatial avec des valeurs décroissantes de l'aval vers l'amont est toujours observable et peut être lié aux fortes turbidités mesurées en zone B (jusqu'à 120 NTU). Bien que l'on retrouve cette dynamique saisonnière, **les valeurs maximales ont été mesurées pendant le printemps dans la partie aval de l'estuaire** (Fig. 9).

Comme nous l'avons vu, en fonction de la station d'échantillonnage, **la production primaire brute annuelle est comprise entre 17.26 et $81.53 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$** . Ces valeurs ne permettent cependant pas de calculer une valeur moyenne de production pour l'ensemble de l'estuaire. En effet, chaque zone n'est pas représentative de l'estuaire à la même échelle, l'estuaire étant géographiquement moins large en amont qu'en aval. Ainsi la surface représentative de chaque zone a été calculée à partir d'image satellites à marée haute (période d'échantillonnage) allant de 2.3 km^2 pour la station 7 à 44.4 km^2 pour la station 1. En tenant compte de ces surfaces **un total de $6\,032 \text{ tC}$ fixés et donc une moyenne pour l'ensemble de l'estuaire de 64.75 gC.m^{-2} a pu être estimés pour l'année 2015.**

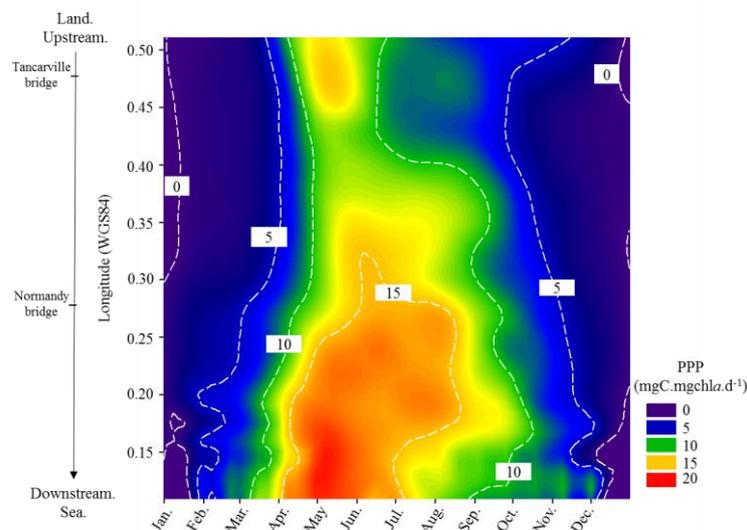


Figure 9. Dynamique de la productivité journalière du phytoplancton (PPty; $\text{mgC.mgChla}^{-1}.\text{d}^{-1}$) le long du gradient salin de l'estuaire de la Seine de "Le Havre" (longitude 0.09) à "Tancarville" (Longitude 0.51) Pour l'année 2015.

Dynamique journalière

Biomasse et état physiologique

Les concentrations en chl_a ([chl_a] ; $\mu\text{g.L}^{-1}$) et l'état physiologique des cellules (F_V/F_M) varient considérablement tout au long de la journée et entre les deux saisons. De plus, les différentes stations présentent une dynamique différente à ces deux échelles temporelles (Fig.10).

A la Carosse, les valeurs de [chl_a] sont faibles en hiver allant de 0,49 à 1,01 $\mu\text{g.L}^{-1}$ en surface et de 0,59 à 0,80 $\mu\text{g.L}^{-2}$ au fond. Malgré cela, les cellules phytoplanctoniques présentent un F_V/F_M élevé jusqu'à 0,62 avec deux diminutions enregistrées pendant le flot et le jusant. Les valeurs F_V/F_M les plus élevées (0,60 en surface et 0,62 près du fond) sont enregistrées pendant l'étalement de marée. En été, les valeurs de [chl_a] sont plus élevées (entre 5,7 et 17,4 $\mu\text{g.L}^{-1}$ en surface et entre 1,17 et 4,61 $\mu\text{g.L}^{-1}$ au fond). Une forte augmentation est enregistrée pendant le flot aux deux profondeurs. Malgré les concentrations élevées de [chl_a], F_V/F_M est plus faible pendant la période estivale. F_V/F_M augmente pendant le flot (jusqu'à 0,39 en surface et 0,50 au fond) et pendant le jusant (jusqu'à 0,37 en surface et 0,49 au fond). À Fatouville durant l'hiver, les valeurs de [chl_a] étaient faibles en surface : 0,97 à 2,55 $\mu\text{g.L}^{-1}$. Au fond, les valeurs sont faibles excepté trois pics associés aux pics de MES. Ces pics sont mesurés pendant le flot, l'étalement de marée haute et la marée basse jusqu'à des valeurs respectives de 6,23, 6,13 et 27,20 $\mu\text{g.L}^{-1}$. Les valeurs de F_V/F_M sont faibles et constantes tout au long de la journée avec des valeurs comprises entre 0,16 et 0,27 aux deux profondeurs. En été, les valeurs de [chl_a] étaient faibles près du fond excepté un pic à marée basse jusqu'à 11,72 $\mu\text{g.L}^{-1}$. Les valeurs en surface sont faibles à marée basse (<4,30 $\mu\text{g.L}^{-1}$) et augmentaient fortement à la marée montante jusqu'à 54,57 $\mu\text{g.L}^{-1}$. Les variations de F_V/F_M sont étroitement liées à la dynamique de la marée avec des valeurs comprises entre 0,15 et 0,35 en surface et entre 0,10 et 0,35 au fond. À Tancarville en hiver, les valeurs de [chl_a] sont faibles aux deux profondeurs comprises entre 1 et 2,4 $\mu\text{g.L}^{-1}$ et présentent de faibles variations. Des diminutions de F_V/F_M sont enregistrées pendant le flot et le jusant. En été, les valeurs de [chl_a] ont fortement diminué pendant le flot jusqu'à 1,8 $\mu\text{g.L}^{-1}$ en surface et 3,3 $\mu\text{g.L}^{-1}$ près du fond mais en revanche, elles ont augmenté pendant le jusant jusqu'à 6,6 $\mu\text{g.L}^{-1}$ en surface et 8,56 $\mu\text{g.L}^{-1}$ près du fond. Les valeurs F_V/F_M sont très faibles pendant la période estivale allant de 0,09 à 0,25 en surface et de 0,12 à 0,33 près du fond) et présente un haut degré de variabilité sur le cycle des marées.

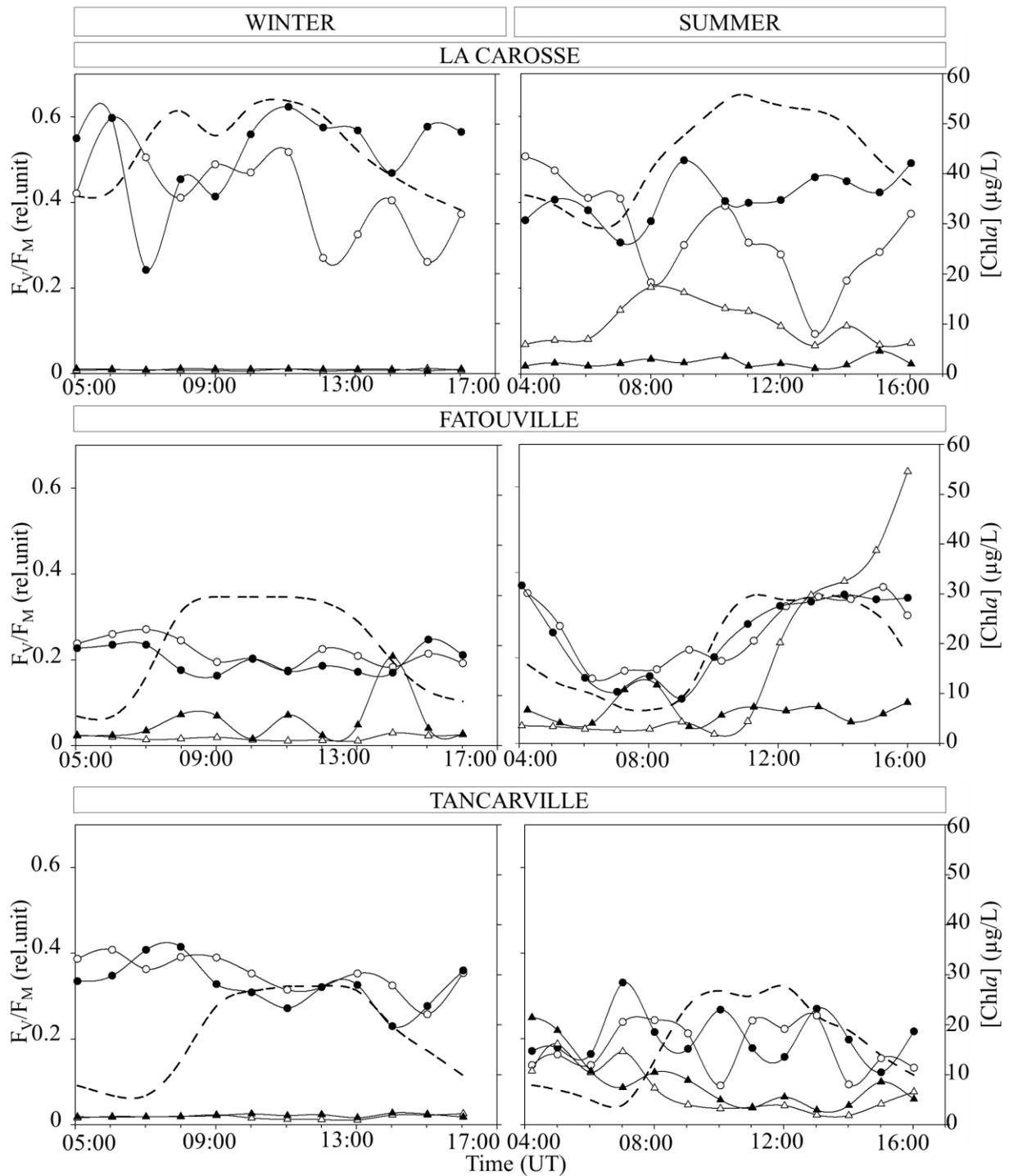


Figure 10. Dynamique de la biomasse chlorophyllienne ($[Chla]$; $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$; triangles) et de l'état physiologique (F_v/F_M ; rond) mesurée au cours d'un cycle tidal à trois stations (La Carosse, Fatouville et Tancarville). Valeurs mesurée 1m sous la surface (symboles vides) et 1 m au-dessus du fond (symbole pleins). La ligne pointillée représente la hauteur d'eau et illustre le cycle de la marée.

Estimation de la productivité primaire

La productivité primaire estimée à l'aide de mesures de rETR_m à haute fréquence temporelle (i.e. 5min) montre un haut degré de variabilité à cette échelle (Fig. 11). Il est important de noter que la variabilité à court termes (i.e. 5min) peut être supérieure à la variabilité observée à plus long terme (i.e. heure, cycle de marée). Ce phénomène est facilement observable à Tancarville en hiver et à La Carosse en été. De plus, cette variabilité semble plus élevée et plus fréquente de la fin et au début des flux de marée. En dépit de faibles F_v/F_M , les niveaux de productivité du phytoplancton dans la MTZ (Fatouville en hiver et Tancarville en été) sont dans le même ordre de grandeur que ceux mesurés sur les deux autres sites au cours des mêmes saisons. En hiver, les valeurs de productivité sont faibles avec un maximum de 63. À La Carosse, le rETR_m a diminué pendant la marée montante de 28 à 2,1 suivis par une augmentation pendant la marée haute. Une seconde diminution au début du jusant a été suivie d'une variabilité importante des valeurs. À Fatouville, les rETR_m augmentent pendant les flux de marée, lorsque les courants sont à leur maximum et diminuent pendant les étales. A Tancarville, malgré un degré élevé de variabilité, les rETR_m restent proches d'une valeur moyenne de 30,16 ($\pm 6,42$). En été, les valeurs de rETR_m sont plus élevées avec des valeurs comprises entre 7,51 et 318,88. À La Carosse, la dynamique de la productivité du phytoplancton semble plus importante à marée basse et moins importante à marée haute bien qu'une augmentation peut être observée lors de l'apparition du flot. À Fatouville, la productivité reflète la dynamique des marées, mais avec un décalage, ainsi les valeurs étaient faibles à marée basse et forte à marée haute. À Tancarville, une forte augmentation de la productivité est mesurée de la marée basse vers la marée haute mais l'étale de marée haute et la marée descendante entraîne une forte diminution. Ainsi, en été, il apparaît que les fortes productivités sont plutôt originaires de la partie aval de l'estuaire.

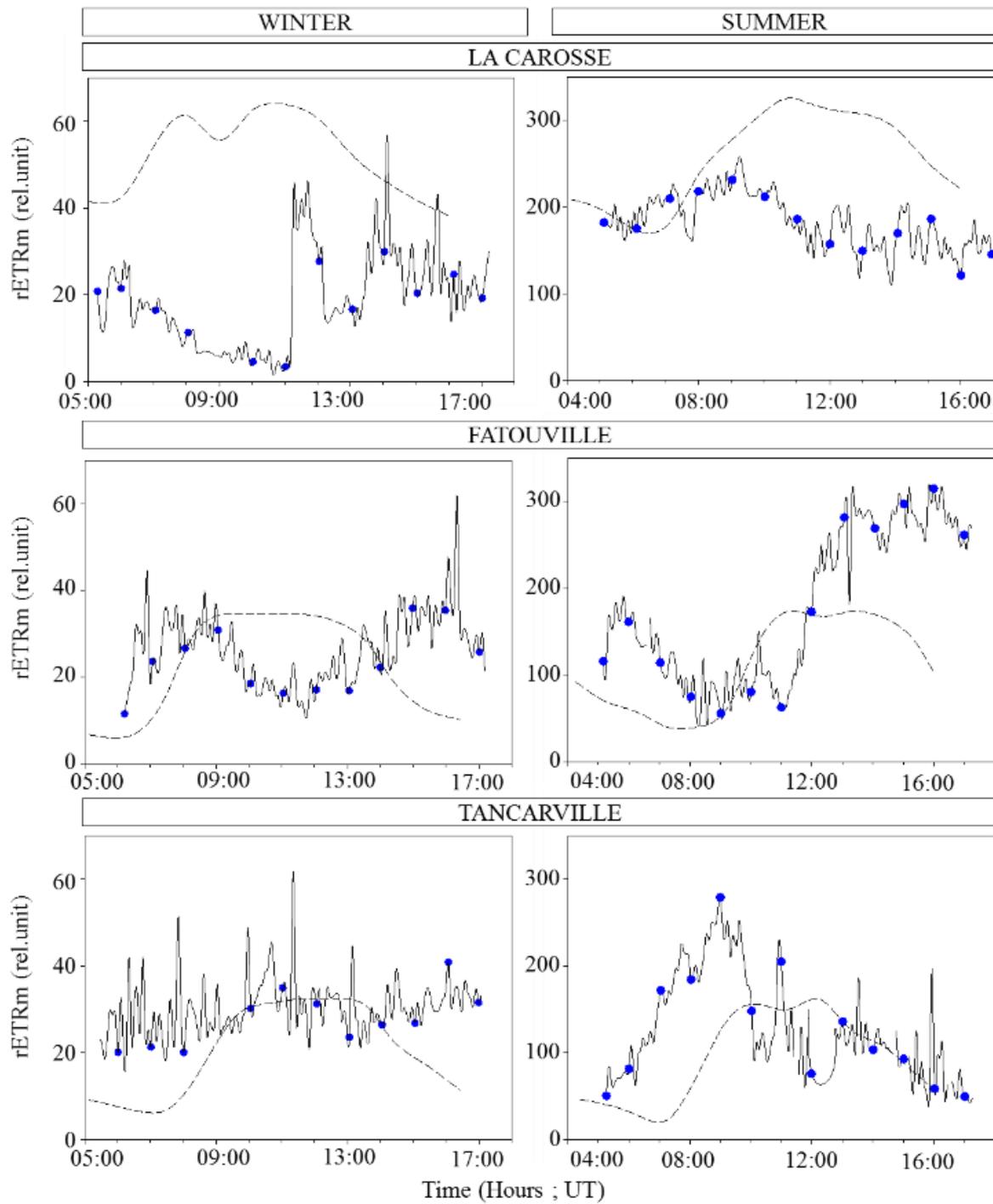


Figure 11. Dynamique de la productivité estimée à l'aide du rETRm à haute fréquence (ligne noire) en comparaison a des mesures à basse fréquence (points bleus). Valeurs mesurées 1m sous la surface au cours d'un cycle tidal à trois stations (La Carosse, Fatouville et Tancarville). La ligne pointillée représente la hauteur d'eau et illustre le cycle de la marée.

2.1.2 Diversité phytoplanctonique

Micro-phytoplancton

La diversité a été étudiée qualitativement et quantitativement par microscopie optique de janvier à décembre 2015 en surface pour les stations 1, 3, 5 et 7. Lors de ces observations, 40 unités taxonomiques de diatomées ont pu être observées, 13 unités de dinoflagellés, et 6 autres eucaryotes (tab. 5). Les fortes teneurs en MES n'ont pas permis d'exploiter ces derniers avec plus de précision taxonomique.

Les espèces les plus abondantes étaient : *Paralia sulcata* aux mois de janvier, novembre et décembre; *Skeletonema sp.*, en aval aux mois de février, avril, juin et aout ; *Asterionnelopsis glacialis* en février et mars ; *Rhizolenia imbricata* en octobre ; mais également une majorité de *Nitzschiaceae* et de *Chaetoceraceae* lors du printemps et de l'été.

En termes d'abondance, les diatomées sont les plus représentées dans la grande majorité des échantillons. Les plus fortes abondances sont observées de mars à octobre dans la zone aval et d'avril à juillet dans la zone amont (Figure 12-A). Les dinoflagellés sont plus abondants de mai à aout en zone A et surtout en septembre dans la zone B (Figure 12-B). Le ratio dinoflagellés / diatomées montre une abondance au moins équivalente de dinoflagellés et de diatomées en amont de juin à aout, et en aval de septembre à novembre. Au printemps, le rapport est également important au niveau des stations 3 et 5 (Figure 12-C).

Diatoms	Dinoflagellates
<i>Biddulphiales</i>	<i>Protoperidinium sp</i>
<i>Thalassiosiraceae sp.</i>	<i>Peridinium sp</i>
<i>asterionella sp.</i>	<i>Scropsiella sp.</i>
<i>Cerataulina</i>	<i>Gonyaulax sp.</i>
<i>Chaetoceros</i>	<i>Alexandrium sp.</i>
<i>Detonula sp</i>	<i>Prorocentrum sp</i>
<i>Ditylum sp.</i>	<i>Gymnodiniaceae</i>
<i>Lauderia sp</i>	<i>Gyrodinium sp</i>
<i>Leptocylindrus sp</i>	<i>Akashiwo sp</i>
<i>Licmophora sp.</i>	<i>Torodinium sp</i>
<i>Melosira sp.</i>	<i>Dinophysis sp</i>
<i>Naviculaceae sp.</i>	<i>Heterocapsa triquetra</i>
<i>Nitzschia sp.</i>	XXX
<i>Odontella sp.</i>	autres
<i>Coscinodiscus sp.</i>	<i>Euglenaceae</i>
<i>Actinoptychus sp</i>	<i>Scenedesmus sp</i>
<i>Plagiogramma sp.</i>	<i>ulothrix</i>
<i>Pleurosigma sp</i>	<i>Dictyocha sp</i>
<i>Gyrosigma sp</i>	<i>Pediastrum sp</i>
<i>Pseudonitzschia sp</i>	Ciliés
<i>Raphoneis sp.</i>	
<i>Skeletonema sp.</i>	
<i>Guinardia delicatula</i>	
<i>Guinardia flaccida</i>	
<i>Lauderia annulata</i>	
<i>Dactyliosolen fragilissima</i>	
<i>Lithodismium undulatum</i>	
<i>Paralia sulcata</i>	
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	
<i>Rhizosolenia setigera</i>	
<i>Thalasionema nitzschioides</i>	
<i>Thalassiosira levanderi</i>	
<i>Thalassiosira gravida</i>	
<i>Thalassiosira rotula</i>	
<i>Eucampia zodiacus</i>	
<i>Meuniera membranacea</i>	
<i>Brockmanniella brockmannii</i>	
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	
<i>Bacillaria paxillifera</i>	
XXX	

Tableau 5. Liste des espèces de diatomées et de dinoflagellés observées en microscopie électronique de janvier à décembre 2015 en surface des stations 1, 3, 5 et 7.

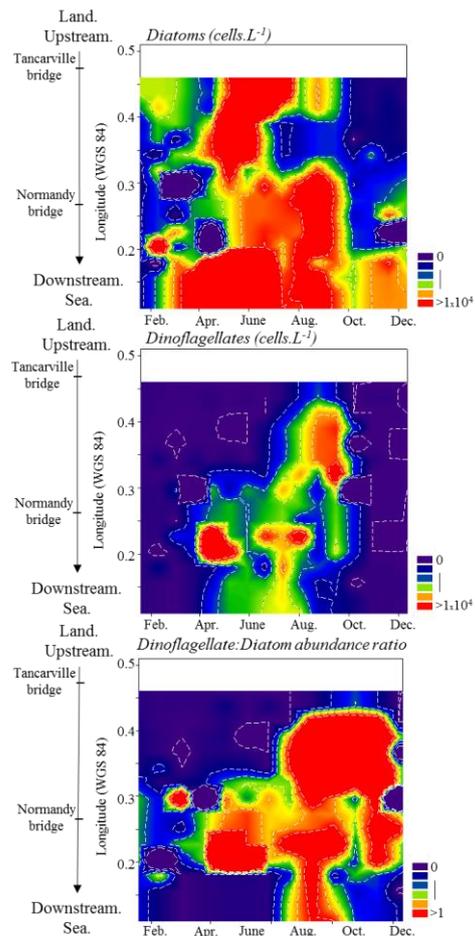


Figure 12. Abondance (A) des diatomées et (B) des dinoflagellés (B) (cellules/ml) le long du gradient salin de l'estuaire de la Seine (Stations 1, 3, 5 et 7) de Janvier à Décembre 2015 à partir des observations réalisées en microscopie optique. Le rapport de l'abondance des dinoflagellés sur celle des diatomées a également été réalisé (C)

Nano- et pico-phytoplankton

Les abondances et la composition du pico- et nanophytoplankton ont été étudiées par cytométrie en flux de janvier à septembre 2015 sur les différentes stations. Des échantillons ont été collectés en octobre, novembre et décembre. Cependant, des problèmes survenus lors de la conservation de ces échantillons ne permettent pas d'exploiter ces données de manière rigoureuse.

Identification des différentes sous-populations

Au cours de l'année 2015 différentes populations ont pu être observées par cytométrie en flux le long de l'estuaire de la Seine. Ces populations ont été discriminées sur la base de leurs caractéristiques de fluorescence et de taille. Ces résultats constituent à notre connaissance, les premières observations de ces cellules de petite taille au sein de l'estuaire de la Seine. Ainsi, deux populations de *Synechococcus* spp., ont été observées en 2015 dans l'estuaire de la Seine. Ces deux populations possèdent des signatures de taille et de

fluorescence caractéristiques des Cyanobactéries appartenant au genre *Synechococcus*. Ces deux populations, Syn_1 et Syn_2, sont discriminées suivant leur niveau de fluorescence dans l'orange ; les cellules de la population Syn_1 présentant des niveaux de fluorescence dans l'orange, marqueur de la phycoérythrine, plus élevées que les cellules appartenant au groupe Syn_2 (fig. 13).

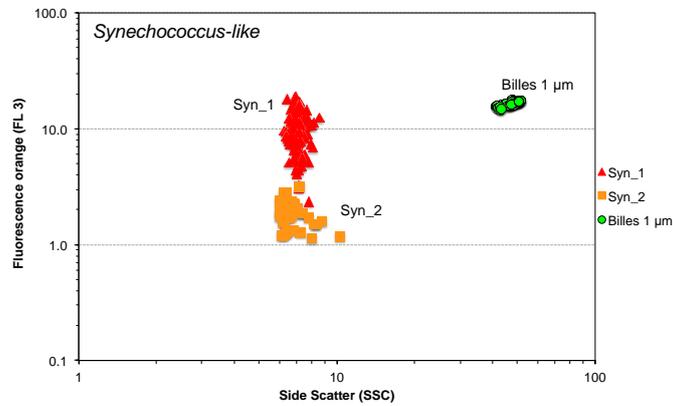


Figure 13 : Signature cytométrique des deux populations de *Synechococcus*, Syn_1 et Syn_2, observées en 2015 dans l'estuaire de la Seine. Dans chaque échantillon sont ajoutées des billes en latex auto-fluorescentes de 1 µm servant de référence de taille et de fluorescence. Sont reportées sur ce graphique la médiane des SSC et la médiane de FL3 de chacune des populations identifiées dans les différents échantillons.

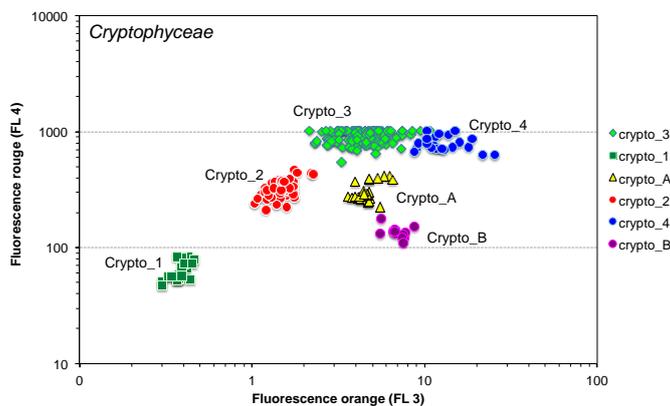


Figure 14 : Signature cytométrique des six populations de *Cryptophycées*, observées en 2015 le long de l'estuaire de la Seine. Dans chaque échantillon sont ajoutées des billes en latex auto-fluorescentes de 1 µm servant de référence de taille et de fluorescence. Sont reportées sur ce graphique la médiane des FL3 (phycoérythrine) et la médiane des FL4 (chlorophylle) de chacune des populations identifiées dans les différents échantillons.

De la même manière, plusieurs sous-populations de **Cryptophycées** ont été observées le long du gradient salin. Six populations différentes ont été identifiées, présentant des signatures cytométriques significativement différentes, sur les canaux FL3, marqueur de la phycoérythrine, et FL4, marqueur de la chlorophylle (fig. 14).

Le troisième groupe identifié par cytométrie en flux est le groupe des **Pico-eucaryotes**. Il se différencie des cryptophycées par l'absence de fluorescence dans le canal FL3, lié à l'absence de phycoérythrine dans les cellules. Une première analyse des échantillons, laissait supposer la présence de deux populations de Pico-eucaryotes, Pico-Euk_1 et Pico-Euk_2 (fig. 15). Cependant, les médianes de SSC et de FL4 de ces deux différentes sous-populations, ne sont

pas significativement différentes l'une de l'autre, et il est donc impossible de différencier ces deux sous-populations dans les différents échantillons. En conséquence, une seule population de Pico-eukaryote a été considérée dans le reste de l'étude, dont l'abondance correspond à la somme des abondances de Pico-Euk_1 et de Pico-Euk_2.

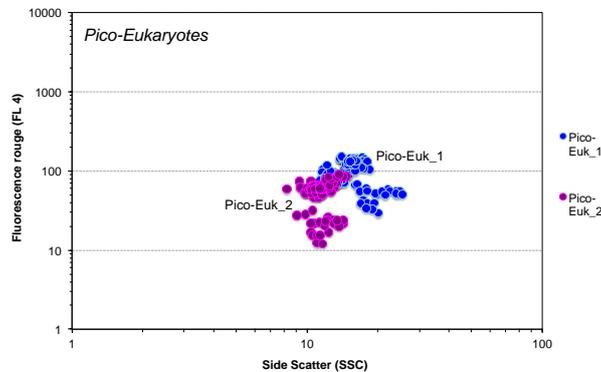


Figure 15 : Signature cytométrique des Pico-eukaryotes, observées en 2015 le long de l'estuaire de la Seine. Sont reportées sur ce graphique la médiane des SSC (taille) et la médiane des FL4 (chlorophylle) de chacune des populations identifiées dans les différents échantillons. Les populations Pico-Euk_1 et Pico-Euk_2, possèdent des signatures cytométriques très proches et il a été impossible de différencier de manières significatives ces deux sous-populations. Ainsi, seule une population de Pico-eukaryote a été considérée dans la suite de l'étude, correspondant à la somme des abondances Pico-Euk_1 et Pico-Euk_2.

Dynamique saisonnière

Au regard des abondances totales, plusieurs périodes peuvent être identifiées (fig. 16 & 17). Au mois de janvier les abondances sont relativement élevées et diminuent le long du gradient salin passant de $2,47 \times 10^4$ cell.ml⁻¹ à la station 1 à $4,6 \times 10^3$ cell.ml⁻¹ à la station 8. A cette période, les abondances sont plus élevées au fond qu'en surface sur les stations 2, 4S et 6. La population Syn_1 est la plus représentée et domine la communauté de la station 1 à la station 7. En revanche, Syn_1 n'est pas observée sur la station 8. La population Crypto_3 est présente sur toutes les stations. C'est la seule sous-population de cryptophycées qui est observée au cours de cette période. Les pico-eucaryotes sont aussi présents sur l'ensemble du gradient de salinité en surface, mais ils sont absents de la masse d'eau du fond.

Les mois de février et mars présentent des similitudes en termes d'abondance, de dynamique spatiale et de composition. Ainsi, ces deux périodes sont marquées par des abondances plus faibles que celles observées précédemment en janvier le long de l'estuaire, avec des valeurs maximales $\leq 10^4$ cell.ml⁻¹. Les abondances sont particulièrement faibles sur la partie la plus amont de l'estuaire (stations 5 à 8). Sur la partie aval (i.e. stations 1 à 5), ce sont les cellules appartenant au groupe Syn_1 qui dominent la communauté. *Synechococcus* n'est plus observé en surface à partir de la station 6. En revanche, il est encore présent en profondeur sur cette même station. Les cryptophycées sont présentes tout au long du gradient salin et dominant à partir de la station 6. Seule la sous-population Crypto_3 est présente au cours de cette période hivernale. Les pico-eukaryotes sont aussi observés sur les différentes stations et leur abondance diminue le long du gradient salin.

En avril et mai, les abondances totales de pico- et nanophytoplancton augmentent en surface et au fond dans la partie aval de l'estuaire (i.e. stations 1 à 4) avec des valeurs maximales à la station 1 de $3,1 \times 10^4$ cell.ml⁻¹ en avril et $5,8 \times 10^4$ cell.ml⁻¹ en mai. Sur ces

stations aval, les abondances totales sont plus élevées à proximité du fond qu'en surface. Les abondances restent $< 10^3$ cell.ml⁻¹ sur la partie amont de l'estuaire (i.e. stations 5 à 8), à l'exception de la station 6 qui présente des abondances élevées au fond. Au cours de cette période, ce sont les Pico-eukaryotes qui dominent la communauté sur l'ensemble du gradient salin. Les deux populations de *Synechococcus* sont observées : Syn_1 tout au long de l'estuaire, alors que Syn_2 n'est observée que sur les stations les plus en aval (1 à 4) en surface et jusque la station 6 en profondeur. Les abondances de *Synechococcus* sont cependant plus faibles en mai qu'au mois d'avril. Au mois d'avril, seule une population de cryptophycées est observée, Crypto_3 qui est présente tout au long du gradient salin. Le mois de mai se caractérise, par la présence de deux sous-populations de cryptophycées : Crypto_4, sur tout le gradient de salinité avec une abondance diminuant de l'aval vers l'amont, et Crypto_B, sur la partie aval de l'estuaire (stations 1 à 4) en surface et jusqu'à la station 6 au fond.

Les mois de juin et juillet sont marqués par l'augmentation des abondances totales dans la partie amont de l'estuaire, avec des valeurs $> 10^4$ cell.ml⁻¹, alors que les abondances se maintiennent sur la partie aval. Cette période se caractérise donc par des abondances élevées sur l'ensemble de l'estuaire avec, néanmoins une tendance à la diminution de l'aval vers l'amont. Les abondances en surface sont \geq à celles observées au fond sur chacune des stations. En juin, les cryptophycées et les pico-eukaryotes, co-dominent la communauté tout au long de l'estuaire. Au cours de cette période, 2 populations de cryptophycées sont observées : Crypto_3, sur toutes des stations avec une abondance qui diminue vers l'amont, et Crypto_A, ponctuellement sur les stations 1, 4, 6. Au mois de juillet, ce sont les cryptophycées qui dominent avec 4 sous-populations identifiées le long de l'estuaire : Crypto_1, Crypto_2 et Crypto_3, présentent sur toutes les stations (Crypto_1 étant la plus représentée) et Crypto_A, dans la partie la plus aval de l'estuaire (stations 1 à 6). Les pico-eucaryotes sont très peu représentés au cours de cette période. La population de *Synechococcus* Syn_1 est néanmoins présente tout au long du gradient de salinité avec des abondances qui diminuent de l'aval vers l'amont.

Les mois d'août et septembre sont marqués par une diminution des abondances totales dans la partie aval de l'estuaire avec des valeurs maximales inférieures à $1,6 \times 10^4$ cell.ml⁻¹, et un maintien de celles-ci dans la partie amont. En conséquence, les abondances totales du pico et nanophytoplancton varient peu au cours de ces deux périodes le long du gradient salin. Au mois d'août, ce sont les cryptophycées qui dominent la communauté avec deux populations présentes tout au long de l'estuaire : Crypto_2 et Crypto_3. Les pico-eukaryotes sont à nouveau observés tout au long de l'estuaire, et sont accompagnés par deux populations de *Synechococcus* (Syn_1 et Syn_2). A contrario, le mois de septembre se caractérise par la dominance des pico-eukaryotes sur l'ensemble des stations. Deux populations de cryptophycées, Crypto_2 et Crypto_3, et deux populations de *Synechococcus*, Syn_1 et Syn_2, sont aussi observées tout au long du gradient au cours de cette période automnale (fig. 16 & 17).

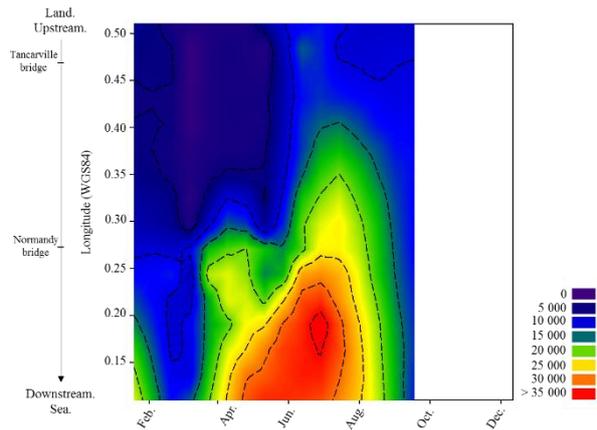


Figure 16: Abondances totales du pico-et nano-phytoplancton (cell.ml-1) observées en surface de janvier à septembre 2015 le long de l'estuaire de la Seine

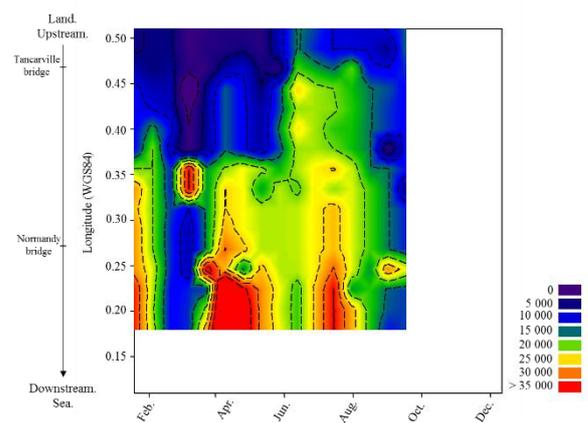


Figure 17: Abondances totales du pico-et nano-phytoplancton (cell.ml-1) observées à 1 m du fond de janvier à septembre 2015 le long de l'estuaire de la Seine pour les stations 2, 4, 6 et 8.

Biologie moléculaire

Lors de cette étude, des séquençages ont été réalisés sur l'ensemble de l'année et des stations, dans le but d'approfondir notre connaissance sur la diversité écologique du phytoplancton au sein de cet écosystème. Ainsi, des inventaires sur les micro-eucaryotes (sur la base de codes-barres de l'ARN ribosomal 18S) et sur la fraction microbienne associée (sur la base de codes-barres de l'ARN ribosomal 16S) ont été réalisés en utilisant la technologie de séquençage MiSeq d'Illumina, une technologie présentant un certain nombre d'avantages notamment sur la qualité et la longueur des séquences [49]. Les études bio-informatiques, toujours en cours, ont permis de définir des Unités Taxonomiques Opérationnelles (OTUs) qui possèdent 97% de similarité avec les séquences présentes dans les banques que ce soit pour les données 16S comme pour les données 18S. Après sous-échantillonnage, les données filtrées comptent plus de 1×10^6 séquences pour le 16S et plus de 3×10^6 séquences pour le 18S qui ont pu être rassemblées en plus de 11 000 OTUs pour le 16S et plus de 9 000 OTUs pour le 18S.

Les analyses des données 18S montrent que les Stramenopiles (dont les diatomées) sont parmi les espèces les plus abondantes, suivies par les alvéolés (Fig. 18). En ce qui concerne la diversité, les OTUs en moyenne les plus diverses pour chaque site sont les Rhizaria (25,6%) suivis par les Stramenopiles (22,8%).

Les analyses sur les données 16S mettent en avant, tant au niveau des abondances que de la diversité, les Proteobacteria suivis par les Bacteroidetes et les Actinobacteria (Fig. 19). Ces analyses nous ont également permis de mettre en avant la présence d'Archae, bien que ces données ne soient qu'indicatrices puisque les oligonucléotides utilisés pour la création des banques n'étaient pas spécifiques de l'ADN ribosomal des Archae.

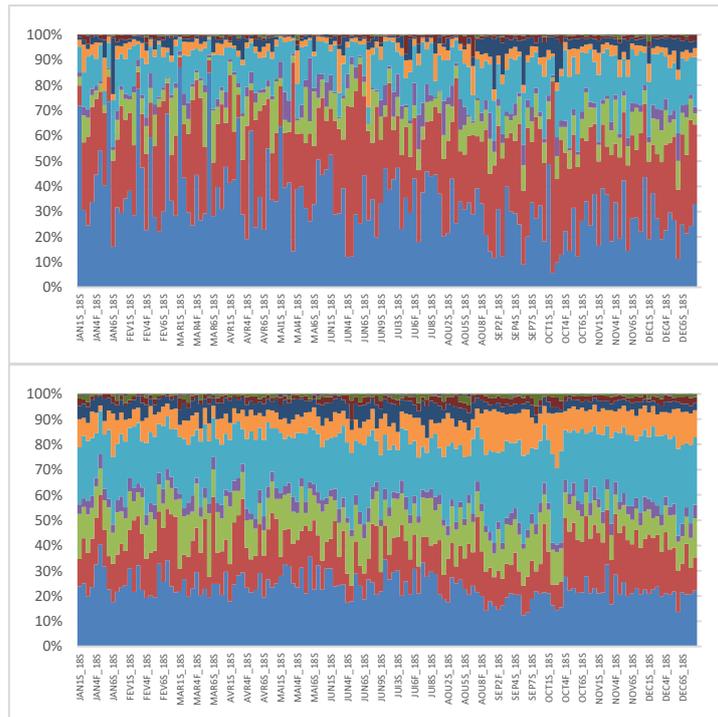


Figure 18. Evolution de l'abondance en terme de cellules.L-1 (à gauche, exprimée en %) et de la diversité en nombre d'OTU (à droite, exprimée en %) des espèces eucaryotes (18S) au cours de l'année 2015. L'axe des abscisses réuni de gauche à droite les mois de l'année (de janvier à décembre) avec pour chaque mois les différentes stations (de 1 à 8). Avec des assignations taxonomiques par classe : Stramenopiles (bleu clair), Alveolata (orange), Opisthokonta (gris), Hacrobia (jaune), Rhizaria (bleu), Eukaryota_unclassified (vert), Archaeplastida (bleu foncé), Apusozoa (maron), Amoebozoa, Excavata et Eukaryota_X.

Le tableau 6 suggère que la structure des OTUs des jeux de données 18S et 16S serait influencée par certains paramètres environnementaux. La date, la lumière, le débit et la concentration en P sont ainsi les facteurs qui permettent d'expliquer la structuration du microbiome (18S et 16S) de l'estuaire. L'importance et la complexité du jeu de données que nous avons obtenu est remarquable et nous poursuivons son exploitation. En effet, des analyses de co-occurrences entre taxons mais aussi des analyses de réseaux de type bipartite ou autres seront nécessaires pour pleinement évaluer la quantité d'information obtenue. Dans tous les cas ces données correspondent à un corpus novateur sur la Baie de Seine et mérite des analyses plus fines.

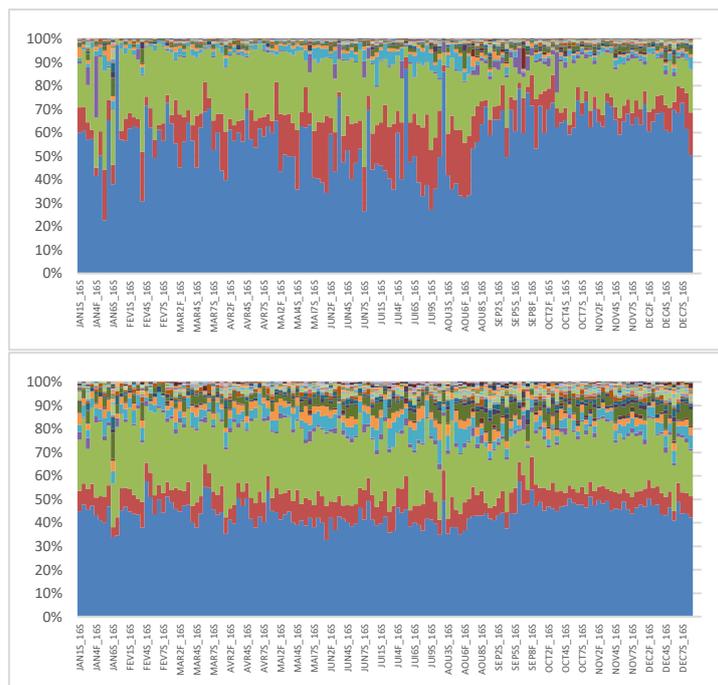


Figure 19. Evolution de l'abondance en terme de cellules.L-1 (à gauche, exprimée en %) et de la diversité en nombre d'OTU (à droite, exprimée en %) des espèces bactériennes au cours de l'année 2015. L'axe des abscisses réuni de gauche à droite les mois de l'année (de janvier à décembre) avec pour chaque mois les différentes stations (de 1 à 8). Avec de bas en haut, correspondant aux différentes couleurs, les assignations taxonomiques de plus de 46 classes de rang: Proteobacteria (bleu ciel), Actinobacteria (orange), Bacteroidetes (gris), Firmicutes (jaune), Verrucomicrobia (bleu), Bacteria_unclassified (vert).

Tableau 6: Diversité observé et indice de Shannon calculé sur les 10 OTUs des jeux de données 16S et 18S. Les facteurs en rouge ont un effet significatif.

	18S Diversité Alfa				16S Diversité Alfa			
	Observed		Shannon		Observed		Shannon	
Couche	0.984	0.627			0.968	0.627		
Site	0.599	0.402			0.702	0.405		
Date	2.30E-14	***	4.46E-10	***	< 2,2e-16	***	3.18E-10	***
Profondeur	0.858	0.676			0.830	0.676		
Température	0.261	0.235			0.193	0.227		
Irradiance	6.36E-08	***	4.25E-08	***	2.96E-09	***	2.99E-08	***
Longitude	0.474	0.052			0.486	0.051		
Débit	0.014	*	0.038	*	0.010	*	0.037	*
Salinité	0.532	0.578			0.580	0.564		
N	0.867	0.345			0.564	0.327		
P	0.017	*	0.002	**	0.0088	*	0.0019	**

2.2 Habitat benthique

2.2.1 Dynamique de la biomasse et de la production

Biomasse et Profils verticaux en chl*a*

La dynamique de la biomasse chlorophyllienne montre des schémas similaires aux deux différentes saisons mais avec des valeurs plus importantes en été (Tableau 7). En effet, en fin d'été, la vasière Sud montre une moyenne de $3.01 \mu\text{g.gPS}^{-1}$ alors qu'au printemps une moyenne de $0.32 \mu\text{g.gPS}^{-1}$ est mesurée. Dans le chenal environnemental, la moyenne estivale est de $4.07 \mu\text{g.gPS}^{-1}$ et la moyenne printanière de $3.03 \mu\text{g.gPS}^{-1}$. Globalement l'ensemble des stations de la vasière Nord (Station A à I) présente une valeur estivale moyenne de $6.05 \mu\text{g.gPS}^{-1}$ et une moyenne printanière de $2.62 \mu\text{g.gPS}^{-1}$. Ainsi, en été, le chenal environnemental est la zone la plus riche en biomasse alors qu'au printemps c'est la vasière Nord. La vasière Sud est pour les deux saisons la moins riche.

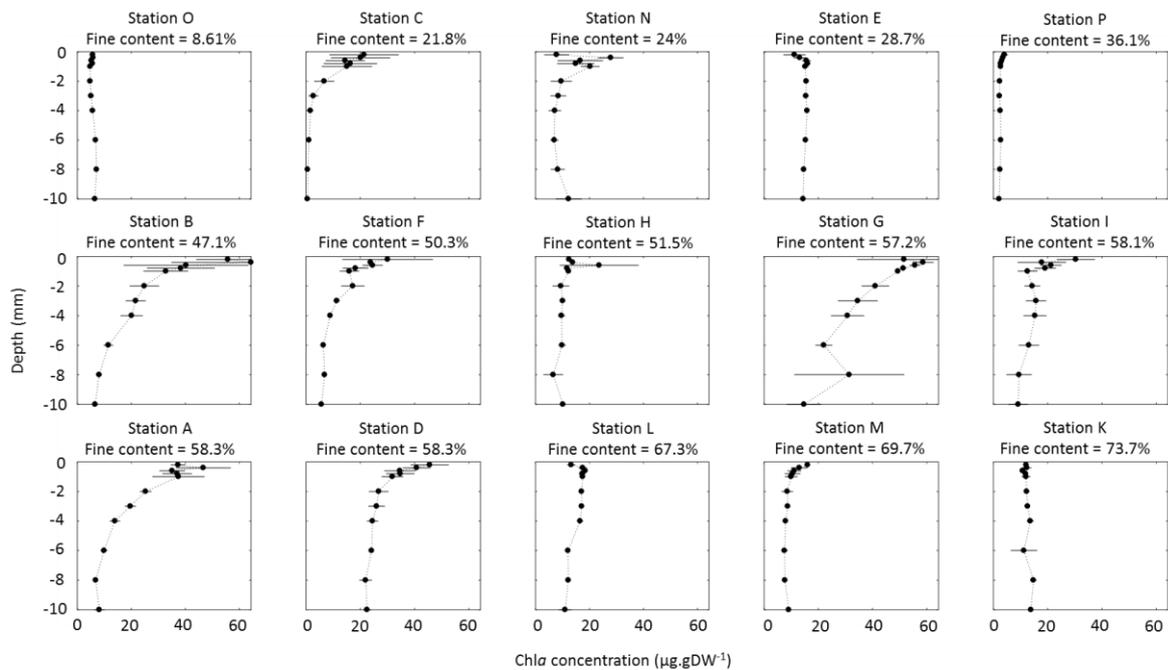


Figure 20. Profil vertical dans le centimètre supérieur (mm ; ordonnées) de la concentration en chlorophylle a ($\mu\text{g.gDW}^{-1}$; abscisse) pour chaque site d'échantillonnage en fonction de la teneur en sédiment fin (%) en fin d'été 2015. Les barres d'erreur horizontale affichent l'écart type ($n = 3$).

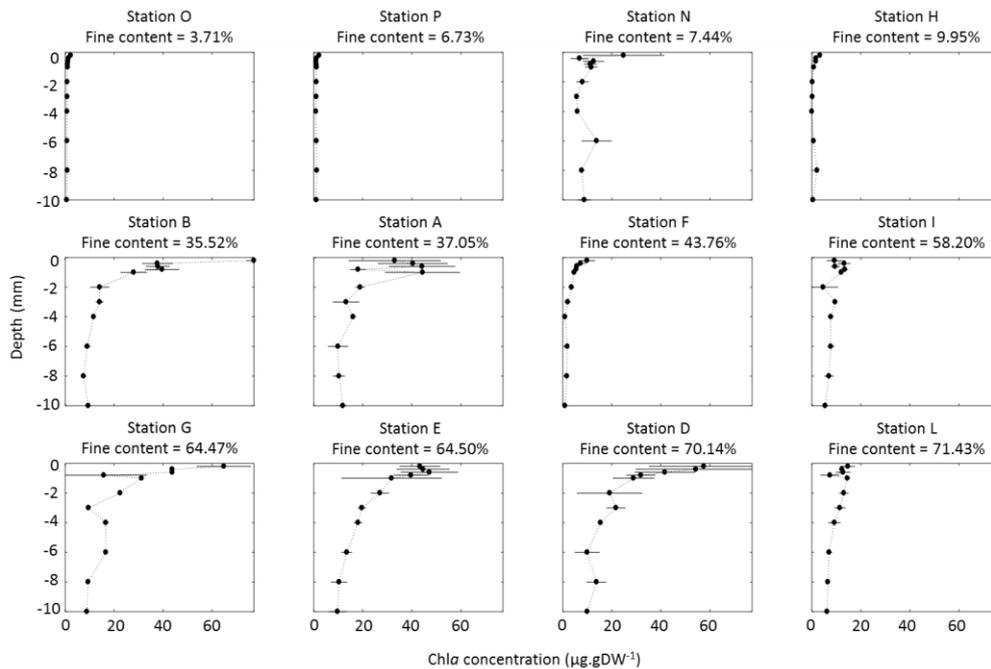


Figure 21. Profil vertical dans le centimètre supérieur (mm ; ordonnées) de la concentration en chlorophylle a ($\mu\text{g.gDW}^{-1}$; abscisse) pour chaque site d'échantillonnage en fonction de la teneur en sédiment fin (%) Au printemps 2016. Les barres d'erreur horizontale affichent l'écart type ($n = 3$).

En été, les profils de répartition de cette chlorophylle sont très variables (Fig. 20). Des profils homogènes peuvent être observés en vaseière Sud aux stations O et P et dans le chenal environnemental à la station K. Cette homogénéité est observée également aux stations M, L, E et H avec des valeurs légèrement plus importantes en surface. Enfin les profils des stations C, N, B, F, G, I, A et D présentent de fortes concentrations en surface qui diminuent de façon importante avec la profondeur. Au printemps (fig. 21) des profils homogènes sont également observés dans le chenal (station L) et en zone sableuse (stations O et P) comme en été. Des profils avec des biofilms établis sont retrouvés aux stations B, A, G, E et D. Les stations N, H, F et I présentent des profils globalement homogènes avec des valeurs légèrement supérieures en surface.

Etat physiologique

L'état physiologique des cellules est estimé *via* le rapport quantique maximal du PSII (F_V/F_M) à l'aide d'un fluorimètre de type Fiber-PAM (Cf. Annexe). Les cellules photosynthétiques semblent présenter un bon état physiologique avec des valeurs supérieures à 0.5, communément admis comme étant très bon. Seules quelques stations vaseuses en été (> 58.4% de fines) et les stations sableuses au printemps (< 35.52%) montrent des valeurs inférieures :

En été, les stations D, L, M et K présentent des valeurs respectives de 0.439, 0.363, 0.296 et 0.319

Au printemps, Les stations N, B et H présentent des valeurs respectives de 0.363, 0.307 et 0.308. Cependant ces stations ne se démarquent pas par d'autres paramètres

Productivité

La productivité est estimée *via* le $rETR_{max}$ qui est calculé à partir des courbes P-E extraites des mesures PAM. Ces valeurs ont été corrigées par l'application d'un modèle en fonction de l'atténuation de la lumière en profondeur induite par la concentration en chl *a* et la structure du sédiment (Cf. Annexe). Les valeurs corrigées sont systématiquement différentes des valeurs mesurées avec en moyenne pour $rETR_{max}$, des valeurs supérieures de 18.14% en été et de 24.25% au printemps. Ceci confirme l'intérêt de prendre en compte l'impact de l'atténuation de la lumière en fonction des composantes biotiques et abiotiques du sédiment lorsque l'on mesure les paramètres photosynthétiques des biofilms microphytobenthiques. En effet, dans notre étude les valeurs après correction varient en fonction des stations de -4.34% (station M en été) jusqu'à 60.29% (station I au printemps) pour $rETR_{max}$ et de -16.84% (station I au printemps) jusqu'à 3.58% (station A au printemps) pour l'efficacité photosynthétique α . Ainsi, une estimation précise des paramètres photosynthétiques du microphytobenthos nécessite l'application d'un modèle correctif sur les valeurs obtenues à partir des mesures initiales.

Les valeurs de $rETR_{max}$, sont très variables à l'échelle des répliquas (spatialement proches) tout comme à l'échelle saisonnière. Les valeurs sont plus fortes en fin d'été (487.5 en moyenne) qu'au printemps (456.4 en moyenne). La vasière Sud, plutôt sableuse a montré des valeurs moyennes plus faibles (477.78 en été et 320.49 au printemps) que dans la vasière Nord (485.12 en été et 503.72 au printemps) et dans le chenal environnemental (541.50 en été et 471.19 au printemps).

Un indice a été calculé (BSI pour « indice de structuration du biofilm ») pour estimer l'avancement du biofilm au niveau de sa photobiologie. Nous avons calculé cet indice en divisant la moyenne de la chl *a* dans le premier millimètre par la valeur moyenne dans les couches sous-jacentes (1-10 mm). Les valeurs fortes (> 1.5) montrent des biofilms et les valeurs les plus faibles (< 1.5) représentent des profils homogènes.

Estimation de la production primaire

Dans le but d'estimer la production primaire potentiel du MPB dans l'estuaire de Seine, le taux maximal de transport des électrons (ETR_{max} ; mmol electrons.mgchl*a*.h⁻¹) a été calculé de la façon suivante :

$$ETR_{max} = rETR_{max} \times C \times a^* \times fAQ_{PSII} \times 3.6$$

D'après Kromkamp et al. (1998), a^* est une section transversale d'absorption spécifique de la lumière par la chlorophylle qui, pour les diatomées, est de 0,008 m².(mgchl*a*)⁻¹. fAQ_{PSII} est la fraction des photons absorbés par le PSII. Nous assumons que 75,7% des photons absorbés ont été attribués aux photoréactions dans le PSII [51,52].

Tableau 7. Biomasse et paramètres photosynthétiques du microphytobenthos

Site	Chla ($\mu\text{g.gDW}^{-1}$)	Fv/F _M (rel.unit)	α (rel. unit)	δ_α (%)	rETR _m (rel. unit)	δ_{rETR_m} (%)
SUMMER						
O	4.18 ± 0.30	0.617 ± 0.01	0.55 ± 0.01	-1.81 ± 0.41	348.71 ± 61.73	31.71 ± 2.70
C	0.96 ± 0.49	0.569 ± 0.02	0.50 ± 0.02	0.25 ± 0.25	338.33 ± 27.49	21.41 ± 2.95
N	2.44 ± 1.72	0.706 ± 0.03	0.62 ± 0.03	-1.46 ± 2.70	529.53 ± 188.29	38.78 ± 2.31
E	11.15 ± 1.68	0.518 ± 0.06	0.46 ± 0.02	0.92 ± 0.28	608.21 ± 90.55	17.20 ± 9.47
P	2.42 ± 0.72	0.630 ± 0.03	0.53 ± 0.02	0.76 ± 1.25	555.11 ± 46.73	25.67 ± 1.35
B	7.01 ± 1.67	0.583 ± 0.02	0.55 ± 0.04	-1.12 ± 5.53	496.44 ± 245.13	14.97 ± 12.16
F	5.61 ± 3.05	0.600 ± 0.02	0.53 ± 0.01	-2.67 ± 2.08	501.56 ± 202.03	22.66 ± 1.19
H	3.04 ± 0.96	0.610 ± 0.09	0.65 ± 0.04	-1.22 ± 1.67	543.90 ± 141.77	18.84 ± 8.96
G	8.35 ± 1.51	0.603 ± 0.01	0.56 ± 0.02	0.23 ± 0.87	467.73 ± 62.68	14.52 ± 1.72
I	4.56 ± 3.37	0.567 ± 0.03	0.55 ± 0.05	0.22 ± 0.72	479.40 ± 191.83	10.47 ± 1.39
A	7.15 ± 0.83	0.570 ± 0.01	0.47 ± 0.00	-2.07 ± 0.86	467.50 ± 35.68	32.49 ± 2.90
D	6.62 ± 1.23	0.439 ± 0.03	0.47 ± 0.03	-0.40 ± 0.24	463.04 ± 39.13	4.60 ± 1.30
L	5.31 ± 1.19	0.363 ± 0.06	0.28 ± 0.04	1.75 ± 0.01	766.98 ± 110.35	19.58 ± 19.34
M	2.79 ± 1.16	0.296 ± 0.10	0.35 ± 0.07	-1.18 ± 0.97	288.16 ± 44.43	4.34 ± 11.11
K	4.11 ± 0.47	0.319 ± 0.16	0.35 ± 0.07	-1.06 ± 0.49	569.36 ± 40.36	-4.40 ± 17.42
Mean + SD				-0.62 ± 1.93		18.14 ± 13.34
SPRING						
O	0.29 ± 0.20	0.469 ± 0.05	0.51 ± 0.06	-0.92 ± 4.14	379.20 ± 54.34	12.93 ± 8.29
P	0.22 ± 0.14	0.579 ± 0.02	0.60 ± 0.08	-5.95 ± 5.02	370.64 ± 31.48	28.33 ± 10.06
N	0.58 ± 0.07	0.363 ± 0.09	0.49 ± 0.04	-3.07 ± 2.58	211.64 ± 78.22	18.51 ± 3.35
H	0.33 ± 0.33	0.309 ± 0.01	0.37 ± 0.06	2.06 ± 10.94	179.15 ± 14.05	27.35 ± 21.13
B	3.72 ± 2.23	0.307 ± 0.03	0.32 ± 0.03	1.60 ± 0.78	411.76 ± 167.57	2.31 ± 0.62
A	4.49 ± 0.28	0.516 ± 0.04	0.48 ± 0.07	3.58 ± 2.24	651.93 ± 171.40	11.90 ± 3.79
F	2.45 ± 0.30	0.557 ± 0.10	0.53 ± 0.08	0.16 ± 1.98	633.70 ± 154.84	12.23 ± 9.07
I	2.17 ± 0.70	0.665 ± 0.02	0.60 ± 0.06	-16.84 ± 8.88	497.77 ± 128.05	60.29 ± 25.63
G	4.51 ± 0.58	0.589 ± 0.04	0.58 ± 0.06	-7.04 ± 3.50	401.82 ± 55.14	22.09 ± 5.22
E	2.99 ± 0.90	0.646 ± 0.01	0.62 ± 0.01	-3.84 ± 1.64	693.15 ± 116.86	23.26 ± 3.48
D	4.72 ± 0.76	0.665 ± 0.01	0.66 ± 0.00	-7.72 ± 1.96	560.46 ± 61.47	27.23 ± 6.63
L	2.99 ± 1.06	0.623 ± 0.05	0.64 ± 0.04	-12.63 ± 7.36	471.19 ± 90.22	37.36 ± 17.70
Mean + SD				-4.38 ± 7.41		24.25 ± 17.51

Afin d'estimer l'incorporation maximale de carbone (P_{\max}), nous avons utilisé le facteur de $0.114 \text{ molC.}(\text{mol electron})^{-1}$ [45,53] pour convertir l'ETR_{max} ($\text{mmol electron.mgchla}^{-1}.\text{h}^{-1}$) en carbone exprimé en $\text{mgC.mgchla}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Ces valeurs de P_{\max} ont ensuite été utilisées pour estimer une vraie valeur de production intégrée sur la profondeur de la couche photique en utilisant les profils de chlorophylle à dans le premier millimètre. Ainsi, grâce aux données réelles de lumière incidentes, la production de chaque station (gC.m^{-2}) a pu être estimée chaque jour pour chacun des deux mois de prélèvement (fig.22). En considérant une exondation diurne d'environ 3 heures avant et 3 heures après la marée base, **les valeurs de production primaire sont comprises entre 5.06 et 1389 mgC.m^{-2} par jour.**

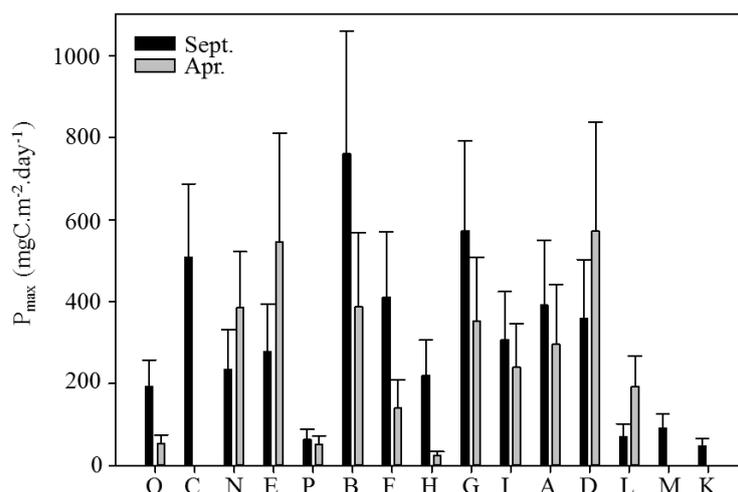


Figure 22. Histogramme de la production primaire microphytobenthique moyenne (Moy ± EC ; mgC.m⁻².d⁻¹) pour les différents sites d'échantillonnage en Septembre 2014 et en Avril 2015.

La production microphytobenthique montre des moyennes similaires en fin d'été et au printemps avec 300.4 et 270.2 mgC.m⁻².jour⁻¹ respectivement. En été, la vasière Nord montre la plus forte production avec en moyenne 423.08 mgC.m⁻².jour⁻¹ contre 163.23 mgC.m⁻².jour⁻¹ pour la vasière Sud et 69.62 mgC.m⁻².jour⁻¹ pour le chenal environnemental. Au printemps, la vasière Nord est également la zone avec la plus forte moyenne de production (319.92 mgC.m⁻².jour⁻¹) en comparaison de la vasière Sud (163.45 mgC.m⁻².jour⁻¹) et du chenal environnemental (192.85 mgC.m⁻².jour⁻¹).

En tenant compte de la surface des trois différentes vasières à marée basse (données GIP): (i) au niveau du chenal (pk 347-352), en amont du pont de Normandie: 1.29 km², (ii) la vasière Nord, en aval du pont : 4.65 km² et (iii) la vasière Sud, en aval du pont : 0.08 km². **Nous pouvons estimer la production annuelle moyenne. En assumant une moyenne pour les deux saisons représentatives de la production annuelle, nous trouvons 157.6 tC.an⁻¹ dans le chenal, 882.5 tC.an⁻¹ en vasière Nord et 12.7 tC.an⁻¹ au niveau de la vasière Sud (Tab. 8).**

Tableau 8. Estimation de la production annuelle moyenne pour chaque vasière (en gC.m⁻² et en tC). La production journalière moyenne minimale et maximale (gC.m⁻².d⁻¹) pour chaque vasière est également donnée. La production en tC.y⁻¹ a été estimée en fonction de la surface de chaque vasière.

	Chenal Env.	Vasière Nord	Vasière Sud
Max PP (gC.m ⁻² .d ⁻¹)	0.46	1.04	0.52
Min PP (gC.m ⁻² .d ⁻¹)	0.24	0.21	0.35
Annual PP (gC.m ⁻² .y ⁻¹)	159.68	189.84	122.36
Surface (km ⁻²)	1.29	4.65	0.08
Annual PP (tC.y ⁻¹)	157.64	882.53	12.71

2.3 Excrétion sous forme d'exopolysaccharides

Dynamique saisonnière

Malgré l'importance des TEP et des EPS dans les processus biologiques et écologiques [54], seules peu d'études se sont concentrées sur ces fractions biochimiques en estuaires [55]. Dans l'estuaire de la Seine, nos résultats montrent des dynamiques différentes entre les EPS dits « solubles » (S-EPS) et les TEP autant à l'échelle saisonnière que journalière.

A l'échelle saisonnière, les [TEP] ont montré d'importante variabilité spatiale et temporelle (Fig. 23 & 24). Ainsi, les valeurs sont comprises entre 2.21 et 16.48 mgXGeq.L⁻¹ en surface avec une moyenne annuelle de 6.32 mgXGeq.L⁻¹ (Fig.23) et entre 3.11 et 98.20 mgXGeq.L⁻¹ au fond avec une moyenne de 15.93 mgXGeq.L⁻¹ (Fig.24). Les valeurs maximales en TEP étaient principalement observées en hiver et au niveau de la zone de turbidité maximale. Les concentrations en TEP peuvent être convertis en carbone en utilisant un coefficient de 0.70 [53,56]. Ainsi, ce coefficient nous permet d'estimer que **le pool de TEP potentiellement disponible pour le réseau trophique est compris entre 1.55 et 68.74 mgC.L⁻¹ dans l'estuaire de Seine.**

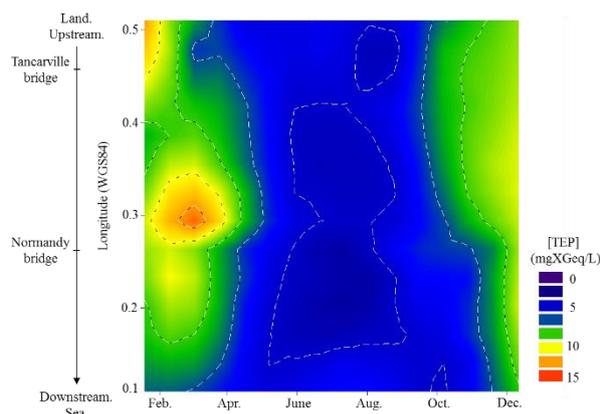


Figure 23. Dynamique des concentrations en TEP (mgXGeq.L-1) en surface (1 m en-dessous) le long du gradient salin de l'estuaire de la Seine de "Le Havre" (longitude 0.09) à "Tancarville" (Longitude 0.51) Pour l'année 2015.

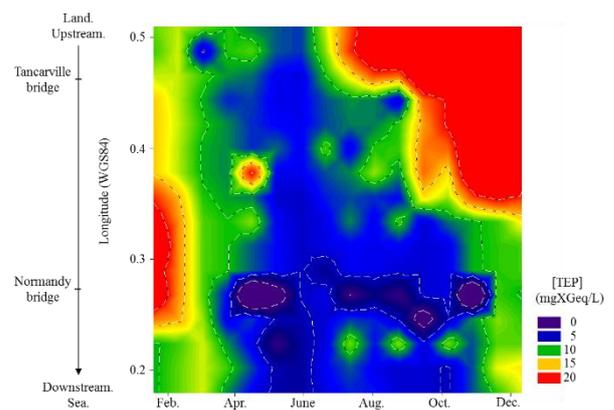


Figure 24. Dynamique des concentrations en TEP (mgXGeq.L-1) au fond (1 m au-dessus) le long du gradient salin de l'estuaire de la Seine de "Le Havre" (longitude 0.09) à "Tancarville" (Longitude 0.51) Pour l'année 2015.

La distribution en S-EPS varie différemment que celles des TEP, avec des valeurs comprises entre 1.19 et 25.22 mgGeq.L-1 pour une moyenne de 7.25 mgGeq.L-1 en surface (Fig. 25) et entre 1.19 et 60.66 mgGeq.L-1 pour une moyenne de 7.76 mgGeq.L-1 au fond (Fig. 26). Les plus fortes concentrations en EPS semblent principalement apparaître au printemps et au fond.

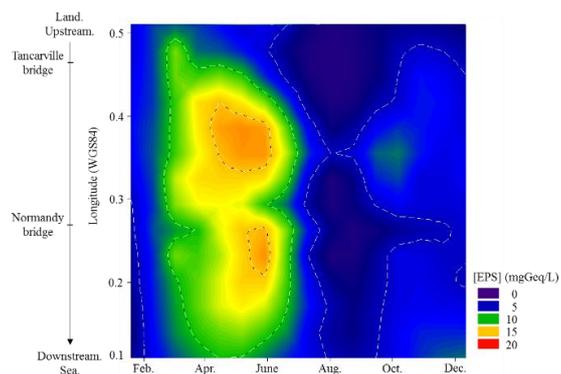


Figure 25. Dynamique des concentrations en S-EPS (mgGeq.L⁻¹) en surface (1 m en-dessous) le long du gradient salin de l'estuaire de la Seine de "Le Havre" (longitude 0.09) à "Tancarville" (Longitude 0.51) Pour l'année 2015.

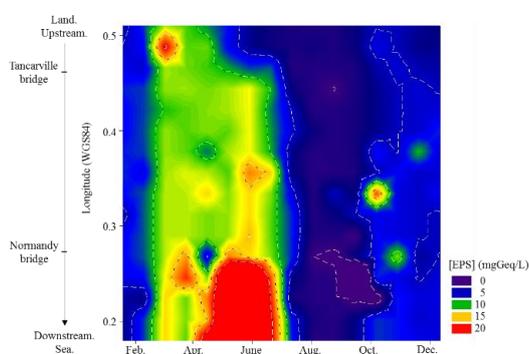


Figure 26. Dynamique des concentrations en S-EPS (mgGeq.L⁻¹) au fond (1 m au-dessus) le long du gradient salin de l'estuaire de la Seine de "Le Havre" (longitude 0.09) à "Tancarville" (Longitude 0.51) Pour l'année 2015. 5.

- Dynamique journalière

Les concentrations en TEP et en EPS montrent une importante dynamique journalière (Cf annexe). Les concentrations en TEP ([TEP]; mgXGeq.L⁻¹) étaient plus importantes au fond. En hiver la plus forte [TEP] (68.7 mgXGeq.L⁻¹) est mesurée à Fatouville et en été (32.1 mgXGeq.L⁻¹) à Tancarville. Pour l'ensemble des sites, les pics de TEP sont principalement observés lors des flux de la marée ou lors de la marée basse. Dans tous les cas, les pics de [TEP] peuvent être mis en relation avec les pics de MES aux mêmes moments. En dépit d'un fort degré de variabilité des S-EPS, avec des valeurs comprises entre 0,85 et 7,64 mgGeq.L⁻¹, les concentrations de S-EPS ([S-EPS]) sont plus importantes au fond qu'en surface et en hiver qu'en été. En hiver, la valeur la plus élevée (7,64 mgGeq.L⁻¹) est enregistrée près du fond à Tancarville à la fin de la marée descendante tandis que la valeur la plus basse (3,06 mgGeq.L⁻¹) est enregistrée en surface à La Carosse pendant la marée haute. En été, la valeur la plus élevée (6,77 mgGeq.L⁻¹) est enregistrée à proximité du fond à Tancarville lors de la reverse des courants post marée haute, tandis que la valeur la plus basse (0,85 mgGeq.L⁻¹) est enregistrée en surface à La Carosse à la fin du jusant. Le détail de ces résultats est présenté en annexe IV

2.4 Macroalgues

Suite à des observations réalisées le long de l'estuaire et à partir des renseignements obtenus auprès de la cellule du littoral et la maison de l'estuaire, il apparaît que les macroalgues sont peu représentées dans l'estuaire. En effet, seules les épis, les digues et l'îlot du ratier présentent un recouvrement macroalgal. Les sites les plus recouverts ont été échantillonnés en 2011 par la cellule du littoral et la maison de l'estuaire afin de déterminer la diversité et la richesse macroalgale. D'après de rapport de Dancie (2012), en été 2011, 6 espèces ont été recensées. Les algues vertes opportunistes, *Enteromorpha (Ulva) intestinalis* et *Ulva lactuca*, les algues brunes pérennes, *Fucus vesiculosus* et l'algue rouge opportuniste, *Porphyra sp.*

A partir des conclusions du rapport de 2011 et malgré la présence de ces zones recouvertes, la surface de l'estuaire colonisée par les macroalgues peut être considérée comme très faible en comparaison aux microalgues qui sont présentes sur l'ensemble des zones intertidales et dans la totalité de la colonne d'eau. De plus, seul 24 à 45% de la production primaire macroalgale est réutilisée pour soutenir les réseaux trophiques locaux contre 90 % pour les deux compartiments microalgaux [48]. Pour ces raisons, l'effort d'échantillonnage du projet Prouesse a été réorienté afin d'étudier de façon plus approfondie les compartiments microalgaux au détriment des macroalgues qui a été considéré comme une faible source de production de carbone autochtone à la lumière des connaissances disponibles.

2.5 Expériences in vitro

La partie terrain du projet PROUESSE repose largement sur des mesures de photosynthèse réalisées à haute fréquence à l'aide d'un PAM et des mesures à basse fréquence d'incorporation de ^{13}C . Cette approche nous permet d'obtenir une résolution fine à l'échelle spatiale et temporelle de la production primaire et nécessite d'estimer le paramètre Φ_{EC} , c'est-à-dire le nombre de moles d'électrons produit par la photosynthèse au niveau du PSII et nécessaire pour fixer une mole de carbone. Cette méthode nous impose de bien connaître les mécanismes photosynthétiques et en particulier de bien appréhender l'effet des paramètres du milieu sur les régulations transferts d'électrons afin d'interpréter au mieux nos résultats. Il n'existe actuellement aucune étude dans la littérature traitant des variations du Φ_{EC} au cours de la journée en fonction des variations de lumière et de la salinité. Nous avons ainsi complété nos connaissances sur les régulations de Φ_{EC} en fonction du rythme circadien et de la salinité. En complément nous avons suivi l'effet de salinité sur la production d'EPS. Le matériel et méthode est résumé en annexe, seuls les principaux résultats sont présentés de manière succincte en annexe de ce document (Annexe 5).

3 Discussion générale

L'objectif de cette étude était d'évaluer la dynamique spatiale et temporelle de la production primaire de l'estuaire de Seine, des compartiments phytoplanctonique et microphytobenthique. Afin de comprendre la variabilité de cette production, les paramètres physicochimiques et la diversité phytoplanctonique ont été étudiés ainsi que la dynamique d'excrétion du carbone sous forme de TEP et d'EPS. L'ensemble des résultats obtenus dans cette étude permet ainsi de caractériser les dynamiques physicochimiques et biologiques de l'estuaire de Seine.

3.1 Dynamique des paramètres environnementaux

En surface comme en profondeur, une vision précise de la dynamique des paramètres physico-chimiques au cours de l'année 2015 a pu être définie. Ainsi, la période de janvier à mars, présentaient de fortes concentrations en azote inorganique dissous (DIN) et en silicates (Si) liées à un fort débit de la Seine. A partir d'avril et jusqu'en octobre, les augmentations de la température et de l'irradiance, suivies par une augmentation de la salinité, en lien avec une diminution du débit, permettent d'identifier les saisons printanière et estivale. Enfin, à partir d'octobre, la saison hivernale a pu être caractérisée par une augmentation du débit entraînant une élévation de la turbidité et des concentrations importantes en matière en suspension (MES). En effet, au cours de cette étude, nos résultats ont mis en évidence de fortes concentrations en MES et une importante turbidité dans l'estuaire. Les dynamiques de ces deux variables, fortement corrélées entre elles, ont pu être reliées aux processus de remise en suspension de sédiments, induits par les flux de la marée à l'échelle journalière et par les variations du débit fluvial à l'échelle saisonnière. La dynamique de MES était également positivement associée aux concentrations en phosphates (P) notamment au niveau de la zone de turbidité maximale (MTZ) et lors de la remise en suspension. Ceci s'explique par le fait que les P sont adsorbés par les MES [58–60] et en conséquence les flux de P sont donc en partie contrôlés par la dynamique des matières en suspension. Cependant, les concentrations en sels nutritifs dans l'estuaire étant très importantes tout au long de l'année, aucune période de limitation potentielle de la croissance du phytoplancton par ces éléments nutritifs n'a été observée. Spatialement, les valeurs de la concentration en nutriments et la turbidité ont mis en évidence des gradients décroissants de l'amont vers l'aval alors que les valeurs de salinité suivaient un gradient croissant. Ainsi, la dynamique des paramètres physicochimiques a permis de distinguer deux zones distinctes dans l'estuaire, caractérisées par des dynamiques différentes : la zone avale (A) comprenant les stations 1 à 4 et la zone amont (B) comprenant les stations 5 à 8 (chap. 3). Afin de replacer notre étude dans un contexte pluriannuel, nous avons comparé les débits de 2015 avec ceux de la période 2000-2016. L'année 2015 n'a pas été marquée par un étiage ou une crue exceptionnelle contrairement à l'année 2016 par exemple où un épisode de crue de la Seine a pu être observé en juillet (fig. 27). Nous pouvons ainsi estimer que l'année 2015 peut être considérée comme représentative du débit moyen de l'estuaire.

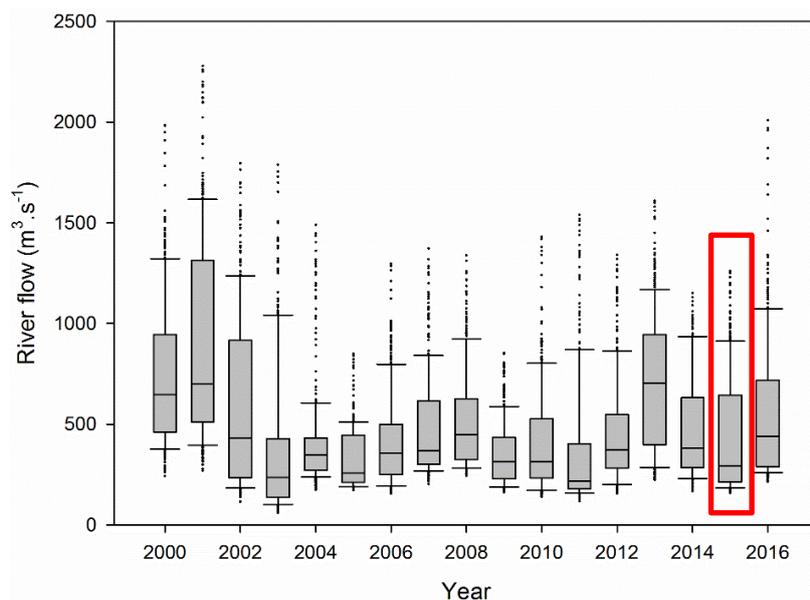


Figure 27. Diagrammes en boîte de la variation du débit de la Seine à Poses ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) pour les années 2000 à 2016. Chaque boîte représente l'ensemble des données mesurées quotidiennement au cours de l'année concernée. La boîte à moustache est délimitée par les quartiles 1 et 3 et la barre centrale représente la médiane de la série de données. Les barres externes représentent 1.5 fois l'écart interquartiles avec les valeurs extrêmes et les points situés au-delà représentent les points fuyards (outliers). L'année 2015 est identifiée dans un rectangle rouge.

Les vasières intertidales de l'estuaire ont pu être différenciées en fonction de leur structure sédimentaire à partir des mesures en septembre 2014 et en avril 2015. Ainsi, la vasière Sud a été définie comme une zone sableuse avec très peu de particules fines. Cette structure sédimentaire s'explique par le courant moyen de l'estuaire qui s'oriente au NO, emportant les particules fines vers la zone intertidale nord [61]. La vasière Nord a été définie comme sablo-vaseuse mais présentait également des zones typiquement sableuses. Enfin, le chenal environnemental, zone de faible débit et d'accumulation de particules fines, a été défini comme une zone vaseuse. En raison des forts débits hivernaux, la granulométrie a varié entre les saisons favorisant le dépôt de particules fines au Nord et donc l'apparition de zones sableuses en bas d'estran et au niveau des fosses au printemps. Ainsi, les zones sableuses ont été caractérisées par une plus faible teneur en eau, une plus forte masse volumique et une pénétration de la lumière plus importante que dans les zones vaseuses.

3.2 Dynamique des communautés

Biomasse des cellules photosynthétiques

A l'échelle saisonnière, la biomasse phytoplanctonique en surface a montré, en surface comme en profondeur, de fortes concentrations en chl a au printemps et en été, avec un gradient décroissant de l'aval vers l'amont (fig. 28 & 29). En hiver, de fortes valeurs de chl a ont été mesurées dans la MTZ, principalement en décembre. Ces fortes concentrations peuvent être en lien avec l'apport de végétaux supérieurs en provenance de l'amont de l'estuaire. Nos données suggèrent que la disponibilité en lumière, variable en fonction de la saison et de la turbidité, était le principal facteur de contrôle de cette dynamique dans

l'estuaire. Cependant le gradient de salinité qui peut induire un stress osmotique et entraîner la lyse de cellules [62–64] pourrait également être en partie responsable du gradient observé. Nos résultats à l'échelle du cycle tidal et en profondeur nous ont également montré que la biomasse chlorophyllienne provenait principalement d'un apport de la zone polyhaline qui pénètre la zone amont de l'estuaire lors de la marée montante. En effet, les débits plus faibles aux saisons printanière et estivale permettraient la migration en amont des espèces marines [65]. Dans la zone aval de l'estuaire (Honfleur), les valeurs de chl *a* mesurées 2015 sont dans la gamme des valeurs mesurées précédemment sur la même zone entre 2008 et 2014 (fig. 30). En revanche, dans la zone amont (Tancarville), la biomasse chlorophyllienne moyenne mesurée en 2015 était relativement faible par rapport à celles mesurées précédemment sur cette zone entre 2008 et 2014. Les précédentes mesures ayant été réalisées pendant des stades différents de la marée, sans échantillonner la saison hivernale, cela pourrait expliquer cette différence. En effet, notre étude a montré que les valeurs étaient très faibles en hiver et très variables en fonction du cycle tidal, notamment dans la zone amont où le cycle tidal induit de fortes remises en suspension.

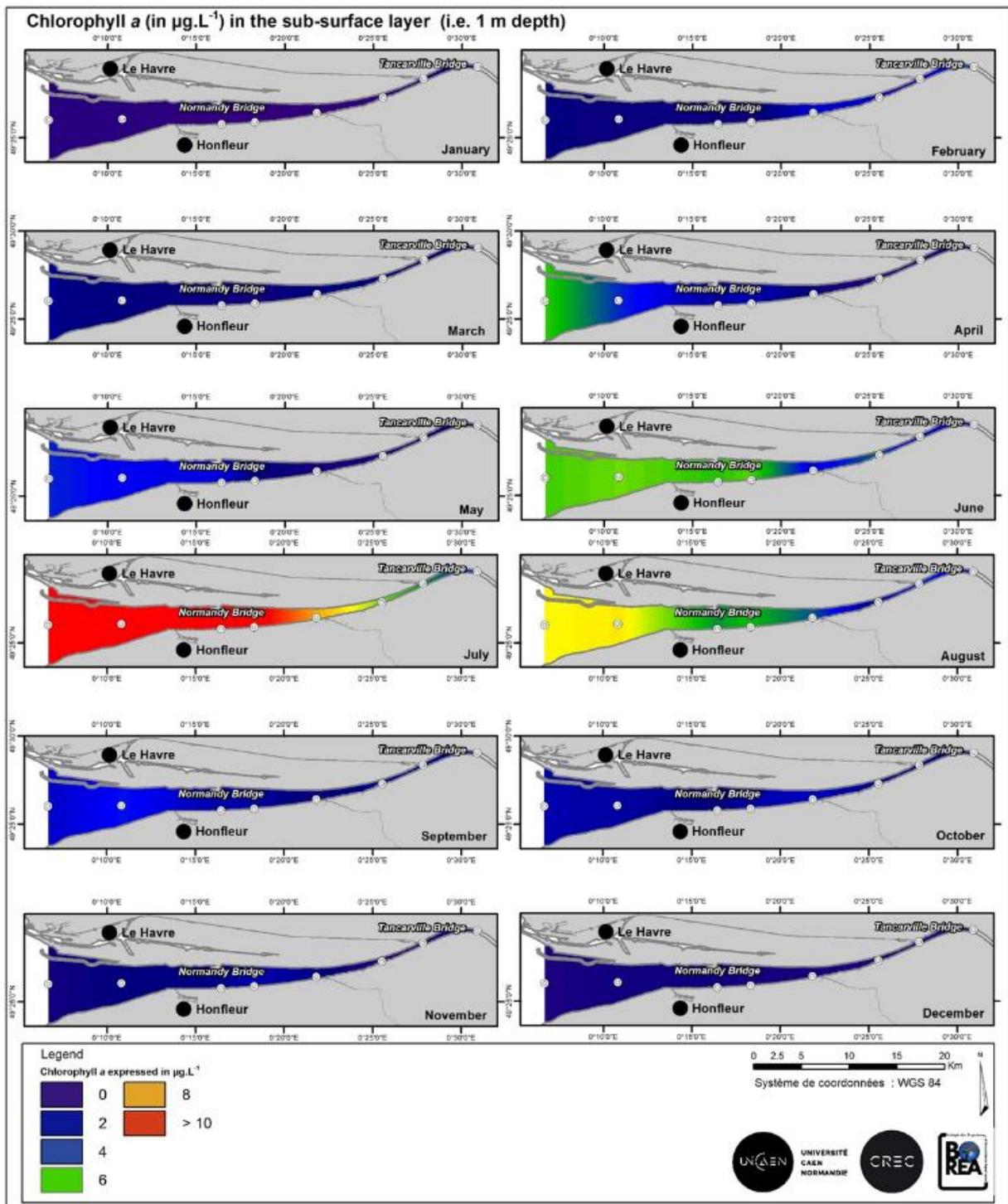


Figure 28. Variations de la biomasse en chl a ($\mu\text{g.L}^{-1}$) en sub-surface (-1m) pour chaque mois de l'année 2015. Les points blancs sur les cartes représentent les stations d'échantillonnage.

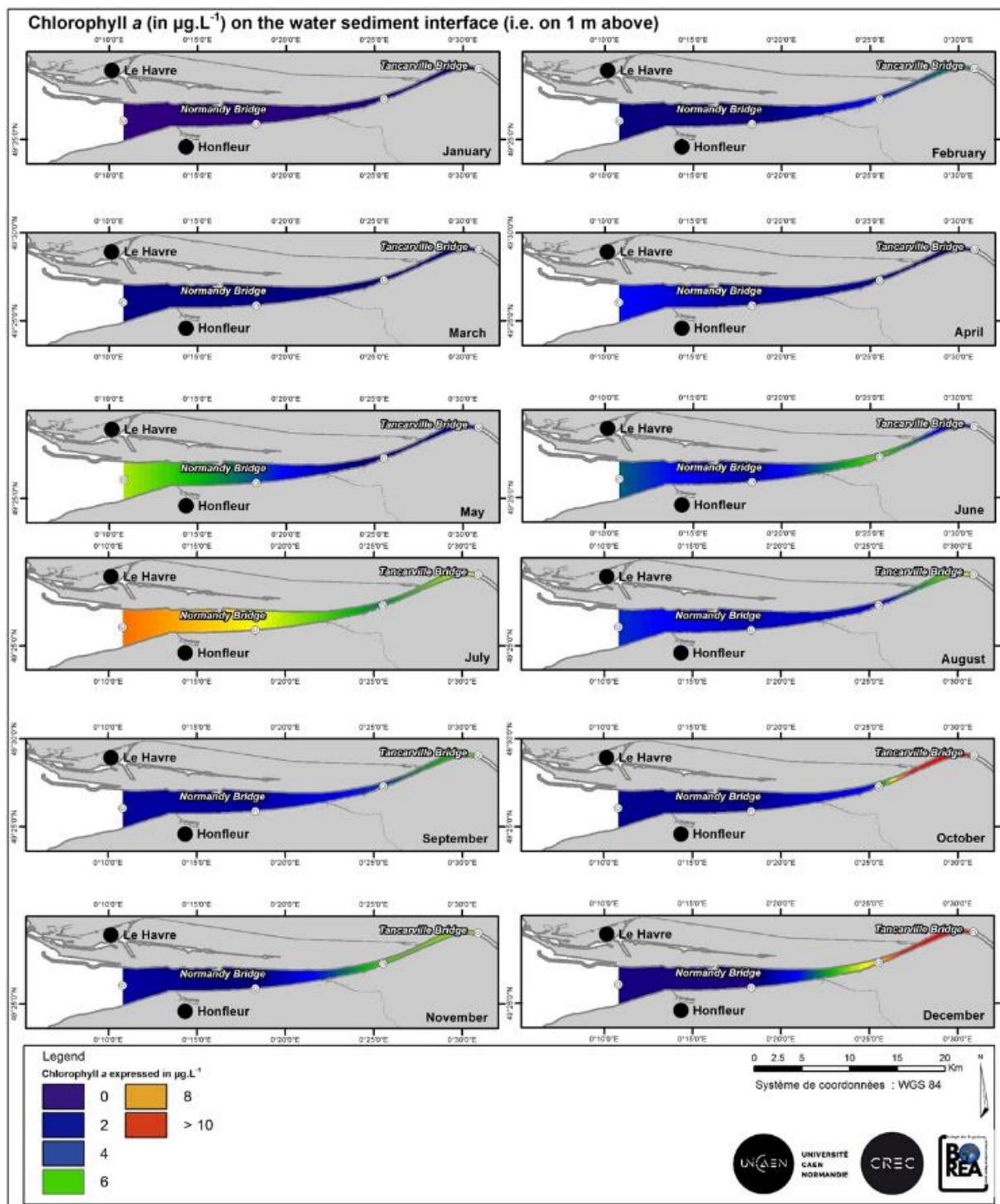


Figure 29. Variations de la biomasse en chl a ($\mu\text{g.L}^{-1}$) en profondeur (1m au-dessus du sédiment) pour chaque mois de l'année 2015. Les points blancs sur les cartes représentent les stations d'échantillonnage.

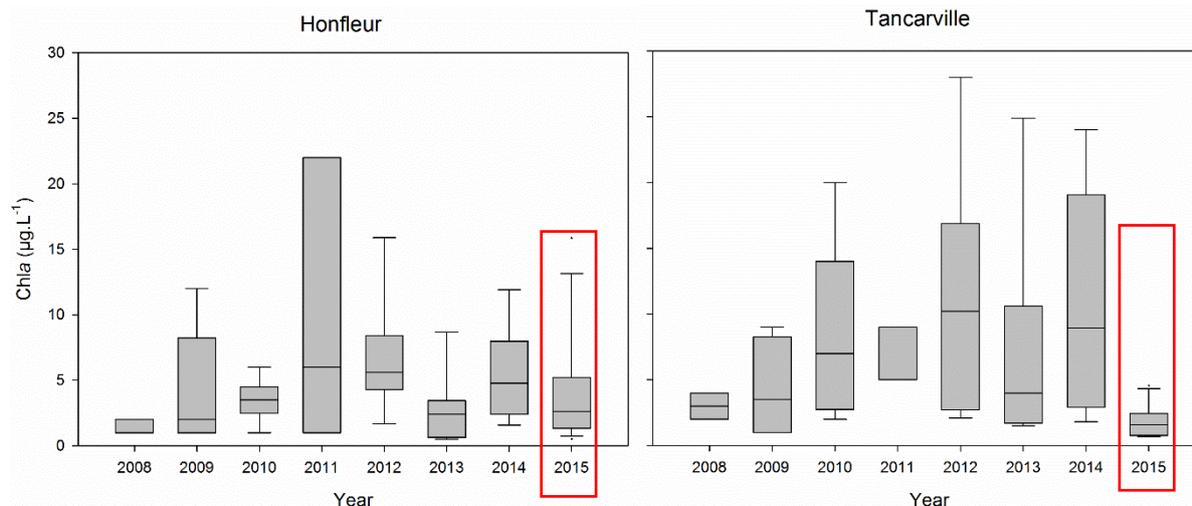


Figure 30. Diagrammes en boîte de la variation de la concentration en chl a ($\mu\text{g.L}^{-1}$) mesurée en aval (Honfleur) et en amont (Tancarville) de l'estuaire de Seine pour les années 2008 à 2015. Chaque boîte représente l'ensemble des données mesurées quotidiennement au cours de l'année concernée. La boîte à moustache est délimitée par les quartiles 1 et 3 et la barre centrale représente la médiane de la série de données. Les barres externes représentent 1.5 fois l'écart interquartiles avec les valeurs extrêmes et les points situés au-delà représentent les points fuyards (outliers). L'année 2015 est identifiée dans un rectangle rouge.

Les valeurs de la biomasse microphytobenthique échantillonnée en Septembre 2014 et en avril 2015 étaient plus importantes en été. Spatialement, les plus fortes biomasses ont été mesurées sur le chenal environnemental en été et sur la vasière Nord au printemps. Les plus faibles biomasses étant systématiquement observées sur la vasière Sud. Bien que nos résultats confirment en partie que la teneur en chl a est corrélée positivement à la teneur en eau (Paterson *et al.* 2000), ils confirment également que les zones fortement vaseuses peuvent être limitantes pour la croissance microphytobenthique et que le milieu sablo-vaseux serait le plus favorable [66]. Les profils de répartition de cette chlorophylle étaient cependant très variables. Des profils homogènes ont pu être observés en vasière Sud et dans le chenal environnemental confirmant que la bonne pénétration de la lumière dans le sable favorise une répartition homogène [67,68]. *A contrario*, en milieu vaseux, ces profils peuvent illustrer la difficulté pour les cellules microphytobenthiques de se déplacer dans une vase fluide. En vasière Nord, de fortes concentrations en surface qui diminuent de façon importante avec la profondeur ont été observées, traduisant la présence de biofilms bien établis et confirmant les conditions favorables des zones sablo-vaseuse.

Diversité des communautés phytoplanctoniques

Les fortes densités de chl a coïncident avec une forte richesse spécifique qui diminue de l'aval vers l'amont dû au gradient salin. Cette hypothèse est en accord avec le grand nombre d'unités taxonomiques identifiées comme du phytoplancton d'origine marine. Ainsi, l'estuaire de Seine semble principalement soutenu par des espèces phytoplanctoniques d'origine marine, dont la richesse spécifique et l'abondance diminuent avec le gradient de salinité. Cela confirme l'opinion de Cloern & Dufford (2005) selon laquelle la diversité des écosystèmes estuariens serait soutenue par l'immigration et la dispersion. Ce schéma de distribution semble étroitement lié au concept d'écocline proposé par Attrill & Rundle (2002) et déjà observé dans l'estuaire de l'Escaut [71]. Ainsi, si l'estuaire est représenté par un modèle à deux écoclines, il

semble que, cette étude ait étudié l'écozone marine alors que l'écozone d'eau douce serait située en amont, dans la partie oligohaline non échantillonnée de l'estuaire (salinité < 1‰). En effet, la faible observation d'espèces d'eau douce pourrait être liée aux limites de la stratégie d'échantillonnage qui se terminait par la MTZ. Or, la survie des espèces d'eau douce dans la MTZ est très faible [72]. D'autant plus que dans l'estuaire de Seine, le copépode *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) est largement présent dans la zone oligohaline (jusqu'à 2×10^5 ind.m⁻³) et semble se nourrir principalement du phytoplancton d'origine fluviale [73].

Lors de cette étude, très peu d'espèces de dinoflagellés ont été observées (un pic printanier (avril-mai) dominé par *Gonyaulax* sp. et un pic estival (juillet à septembre) dominé par *Scropsiella* sp. et *Prorocentrum* sp.). Les principales unités taxonomiques observées étaient des diatomées dont l'assemblage était dominé par *Skeletonema* sp., *Nitzschia* sp. et *Paralia sulcata*. Cet assemblage a déjà été observé dans l'estuaire de la rivière Pearl [74] et peut être relié à la tolérance de ces genres et espèces aux conditions dynamiques et à leur nature euryhaline. En effet, les espèces appartenant aux genres *Skeletonema* et *Nitzschia* sont euryhalines et eurythermales, leurs taux de croissance sont importants dans des conditions eutrophes [74]. De même, *P. sulcata* possède une large répartition pélagique et benthique, littorale et subtidal, saumâtre et marine [75]. De plus, *P. sulcata* est une espèce adaptée aux faibles luminosités, ainsi le mélange vertical et la remise en suspension dans les estuaires créent des conditions favorisant son développement, la rendant plus compétitrice par rapport aux autres espèces présentes [76]. D'autres genres de diatomées telles que *Dytilum* sp., *Rhizoslenia* sp. et *Chaetoceros* sp., typiques des eaux côtières et estuariennes [71,72] ont également été observés dans la zone aval. Ainsi, il semble que les gradients de l'estuaire (salinité, turbidité) jouent un rôle fondamental dans la structure des communautés de microphytoplancton favorisant les espèces les plus compétitrices face aux variations de la salinité et de la disponibilité en lumière. Enfin la production semble liée à la richesse spécifique du microphytoplancton (fig.31)

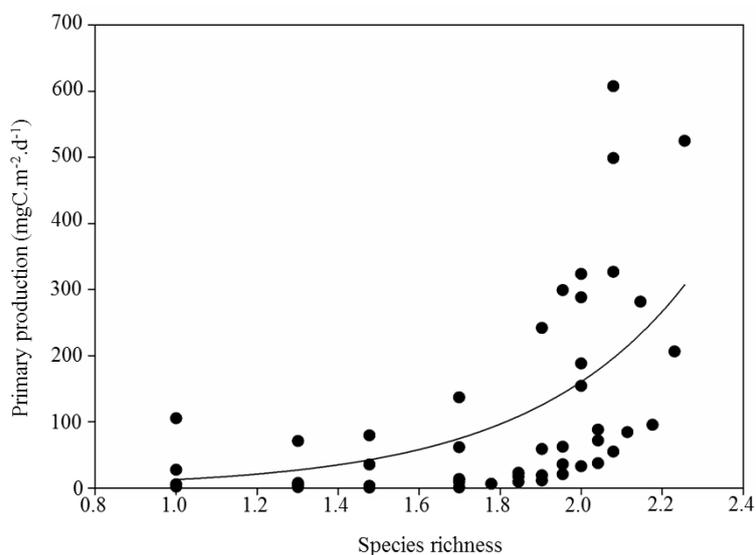


Figure 31. Dynamique de la production primaire (mgC.m⁻².jour⁻¹) en fonction de la richesse spécifique (i.e. nb d'espèce/échantillon) obtenue grâce aux observations au microscope du micro-phytoplancton.

En raison des conditions de faible luminosité dans les estuaires, les petites cellules devraient se développer beaucoup plus efficacement grâce à leur rapport surface/volume élevé [77]. Or, dans notre étude, aucune différenciation claire n'a été observée entre les

concentrations en chl *a* fractionnées par taille. Cependant, les mesures du pico- et nanophytoplancton ont montré des abondances plus élevées que le micro-phytoplancton allant jusqu'à 50×10^3 cell.L⁻¹ avec en moyenne 13×10^3 cell.L⁻¹. Ces résultats pourraient avoir un fort impact sur la structure des réseaux trophiques et les flux de carbone dans les estuaires. Une succession saisonnière claire a été observée avec une dominance de *Synechococcus* sp. pendant l'hiver (janvier à mars), puis de Pico-eucaryotes au printemps (avril à juin) et de *Cryptophyceae* en été (juillet à septembre). La faible abondance de *Synechococcus* sp. s'explique par le fait que cette cyanobactérie se développe de manière préférentielle dans les zones euphotiques bien éclairées, ce qui n'est pas le cas pour les écosystèmes estuariens, dynamiques et turbides [78]. La présence des pico-eucaryotes au printemps est conforme à des études antérieures qui démontrent les capacités halotolérantes de ces organismes [25]. De la même manière, des études précédentes montrent que les *Cryptophyceae* prospèrent dans toutes sortes d'habitats marins, saumâtres et d'eau douce [79] et grâce à leurs pigments accessoires, les phycobilines, elles peuvent s'acclimater à de faibles intensités [80]. La présence de phytoplancton pico-nano dans l'estuaire de Seine a souligné la contribution significative de ces petites cellules à la biomasse et donc à la production primaire estuarienne et devrait être explorée de façon plus approfondie.

Lors de cette étude, nous avons également réalisé des séquençages sur l'ensemble de l'année d'échantillonnage et des stations dans le but d'approfondir notre connaissance sur la diversité écologique du phytoplancton au sein de cet écosystème. Ces premières analyses suggèrent que la diversité génétique au sein de l'estuaire de Seine est très importante et que la fraction autotrophe n'est pas forcément la plus diversifiée. En effet, cette diversité pourrait, même pour les espèces majoritaires, correspondre à des organismes tant procaryotes qu'eucaryotes qui n'ont, jusqu'à présent, que rarement ou jamais été étudiés. Il est intéressant de noter que certains des organismes correspondent à des séquences identifiées à partir d'analyses réalisées dans des baies (Shenhu, Sansha), des rivières (Danube), des lacs (Kusaki), des estuaires (Columbia), des golfes (Mexique ou Finlande) ou des zones marines pauvres en oxygène.

3.3 Dynamique des paramètres photosynthétiques

Etat physiologique des cellules

A l'échelle saisonnière, dans la zone aval (Zone A), les valeurs de l'efficacité quantique maximale du PSII (F_v/F_M) mesurées en surface étaient faibles en été et fortes le reste de l'année. Les faibles valeurs mesurées peuvent être liées au stress provoqué par les fortes irradiances [81]. En effet, l'activation de mécanismes de photoprotection comme le cycle des xanthophylles, peut conduire à une augmentation du quenching non-photochimique dans le but de protéger les cellules contre la production de ROS (Reactive Oxygen Species) qui altère les photosystèmes [82,83]. De plus, le mélange vertical et longitudinal dans les estuaires peut engendrer un environnement avec de fortes fluctuations lumineuses. Dans les environnements de ce type, les cellules phytoplanctoniques ont besoin d'équilibrer leur appareil photosynthétique pour maximiser la photoprotection aux fortes irradiances et l'efficacité photosynthétique aux faibles irradiances. Ainsi, lorsque la lumière diminue, la concentration en pigments des antennes collectrices augmente et la concentration en pigments photoprotecteurs diminue [84]. De ce fait, si les cellules acclimatées à de faibles niveaux de lumière se retrouvent en surface, elles présenteront de faibles valeurs de F_v/F_M en



surface. De plus, en zone A, le F_V/F_M a montré des valeurs plus élevées dans la couche d'eau salée en profondeur. Ce résultat suggère que, malgré les concentrations élevées de MES au fond et la très faible pénétration de la lumière, les cellules de phytoplancton peuvent survivre et maintenir un état physiologique élevé. Ceci pourrait s'expliquer par les capacités des cellules à s'acclimater rapidement aux variations de lumière, notamment par la réorganisation des antennes collectrices lors d'une baisse d'irradiance [46,85,86]. Cette couche d'eau profonde correspond à de l'eau marine dont le temps de résidence varie de 5 à 18 jours [87,88]. Ainsi, cette observation suggère que ces cellules photosynthétiques pourraient rapidement revenir à un état productif élevé, dès qu'elles auront à nouveau accès à la lumière. De plus, ce résultat implique que la matière organique de la couche inférieure de l'estuaire de Seine serait probablement non pas composée uniquement de détritiques, mais aussi de cellules phytoplanctoniques vivantes. Cette observation pourrait avoir des implications majeures sur le transfert trophique entre les organismes pélagiques et benthiques dans cette partie de l'estuaire. Dans la zone amont (Zone B) les valeurs de F_V/F_M étaient faibles toute l'année sur l'ensemble de la colonne d'eau, traduisant les stress importants auxquels sont soumis les organismes dans la zone amont de l'estuaire : forte turbidité, faible disponibilité en lumière, stratification, fort gradient de salinité. Les valeurs légèrement plus élevées de janvier en avril pourraient être attribuées à des espèces d'eau douce, adaptées à ces conditions [89]. D'autre part, la présence de cyanobactéries pourrait expliquer les faibles niveaux de F_V/F_M mesurés. En effet, les régulations particulières de l'absorption de lumière, connues sous le nom de « transition d'état », sont importantes chez les cyanobactéries et peuvent entraîner une sous-estimation de leur état physiologique [90].

Les fortes valeurs de F_V/F_M mesurées sur les zones intertidales de l'estuaire traduisent un bon état physiologique des biofilms microphytobenthiques. Seules quelques stations vaseuses ont présenté des valeurs plus faibles en été pouvant être attribuées aux mauvaises conditions de croissance dans ce milieu. Cependant, d'autres paramètres non mesurés pourraient être responsables de ces faibles valeurs tels que la richesse spécifique, la prédation ou l'état d'avancement de la marée au moment de la mesure. Ainsi, des expériences complémentaires seraient nécessaires afin d'appréhender le rôle de ces différents facteurs sur la variabilité de ce paramètre.

Capacité photosynthétique des cellules

A l'échelle journalière, la capacité photosynthétique a été exprimée en fonction du taux de transport maximal relatif des électrons au niveau du PSII ($rETR_{max}$), mesuré à haute fréquence (i.e. 5 min) au cours d'un cycle tidal. Les résultats confirment la variation très rapide de ce paramètre, dont les tendances peuvent être ainsi sur- ou sous-estimées à basses fréquences puisque la variabilité à court terme (i.e. 5min) peut être supérieure à la variabilité à plus long terme (i.e. heure, cycle de marée). Ainsi, nous recommandons l'utilisation de mesures à haute fréquence afin d'interpréter la dynamique des paramètres photosynthétiques avec précision, la haute fréquence étant plus en adéquation avec l'échelle de temps à laquelle varie ces paramètres.

En dépit de faibles F_V/F_M , les valeurs de $rETR_{max}$ dans la MTZ ont montré que l'activité photosynthétique des cellules vivantes est possible dans ce milieu extrême malgré le niveau élevé de stress. De plus, nos observations au cours du cycle tidal nous montrent qu'en hiver, malgré de faibles valeurs, il apparaît qu'une capacité photosynthétique importante est véhiculée de la zone amont vers la zone aval de l'estuaire. La composition différente de la communauté entre les masses d'eau douce et salée pourrait expliquer ce résultat. En effet,



pendant l'hiver, une production primaire élevée en eau douce a été reportée dans d'autres systèmes estuariens où elle a été attribuée à des communautés spécifiques de phytoplancton d'eau douce [63,89,91]. A nouveau, la présence de cyanobactéries dans la partie aval de l'estuaire pourrait également expliquer les faibles $rETR_{max}$ mesurés dans cette zone. En effet, les cyanobactéries présentent une productivité plus faible que le phytoplancton eucaryote [92,93]. De plus, les mesures PAM peuvent avoir conduit à une sous-estimation de la productivité des cyanobactéries, car la lumière bleue utilisée est faiblement absorbée par cette fraction procaryotique du phytoplancton [94]. En été, les valeurs de $rETR_{max}$ sont plus élevées. Cependant, nos résultats ont montré que lors des courants de marée, il y a une diminution des capacités photosynthétiques. L'augmentation de MES, la réduction de la pénétration de la lumière et/ou une altération des cellules dues aux contraintes associées à l'hydrodynamique de ces courants [63,95], entrainerait ainsi une diminution des capacités photosynthétiques. Nos résultats ont également montré qu'une meilleure capacité photosynthétique est observée dans la zone mésohaline en comparaison avec celle mesurée dans la zone polyhaline. Cette observation suggère que la croissance du phytoplancton aurait pu se produire à l'intérieur même de l'estuaire où les concentrations en nutriments et la disponibilité en lumière sont simultanément favorables.

A l'échelle saisonnière, les valeurs de $rETR$ ont été utilisées pour estimer ETR . Deux méthodes ont été appliquées. La première méthode estimant ETR^{a^*} [41,44,45,96] et la deuxième estimant $ETR(II)$ [97]. Nos résultats ont montré que les valeurs de ETR^{a^*} étaient supérieures à celles de $ETR(II)$ et que les deux méthodes étaient faiblement corrélées entre elles. Cette dichotomie entre les deux méthodes peut être en lien avec l'estimation du a^* , utilisée dans le calcul du ETR^{a^*} , qui correspond à une absorption moyenne de tous les pigments incluant des pigments non photosynthétiques et photo-protecteurs, mais aussi le "Package effect" [51,98]. De plus, l'estimation de $ETR(II)$ étant basée sur des mesures de σ_{PSII} à une longueur d'onde précise (440 nm dans cette étude), cela ne représente donc pas le PAR total [97]. Ainsi, les deux approches présentent des biais qui ont conduit à une faible corrélation entre les deux méthodes dont l'importance est dépendante des espèces étudiées, des différents groupes pigmentaires phytoplanctoniques [51] ou encore des conditions de croissance [96,99]. Il est apparu que les valeurs $\phi_{e,C}$ obtenues à l'aide de $ETR(II)$ étaient cependant mieux adaptées pour transformer les données de fluorescence variable en unités de carbone, sans avoir à tenir compte des variations journalières du $\phi_{e,C}$. Ce résultat nous permet de mettre en avant qu'il est possible d'estimer la production primaire à haute fréquence, en utilisant des mesures autonomes de fluorescence variable à partir de navires d'opportunité ou d'amarrage (Napoléon & Claquin 2012; Lawrenz et al. 2013; Silsbe et al. 2015; Claquin et al, in prep.) sans tenir compte d'une variation quotidienne potentielle du $\phi_{e,C}$. Cependant, l'étalonnage à basse fréquence de $\phi_{e,C}$ reste tout de même nécessaire en fonction des caractéristiques propres aux masses d'eau, aux différents écosystèmes et aux saisons.

Afin de caractériser la production primaire phytoplanctonique de l'estuaire de Seine, la méthode $ETR(II)$ [97] a donc été utilisée pour mesurer les paramètres photosynthétiques et estimer le $\phi_{e,C}$. Les résultats de $ETR(II)_{max}$ ont montré des valeurs décroissantes le long du gradient de salinité de l'estuaire, à l'exemption de la période hivernale pendant laquelle les valeurs étaient faibles sur l'ensemble de l'estuaire. Ainsi, malgré les faibles valeurs de F_v/F_m mesurées en été et en surface, une forte capacité photosynthétique ($ETR(II)_{max}$) a été mesurée, ce qui permet d'expliquer les forts niveaux de biomasse observés. De plus, de fortes valeurs de $ETR(II)_{max}$ ont été observées en amont de la MTZ, dans la zone de faible salinité. Ce résultat suggère une forte capacité photosynthétique des espèces phytoplanctoniques situées en amont de la MTZ. Afin de confirmer cette suggestion, une



campagne de prélèvement a été réalisée le 1^{er} septembre 2015 dans le but d'échantillonner la partie de l'estuaire située entre Honfleur et Rouen. Les résultats de cette campagne montrent des valeurs de $rETR_{max}$ croissantes entre la MTZ (Tancarville) et le port de Rouen (Fig. 32). Bien qu'obtenus lors d'un stade de marée différent de celui des campagnes saisonnières, ces résultats confirment les fortes capacités photosynthétiques des espèces phytoplanctoniques dulçaquicoles de la Seine en amont de la MTZ. La diminution de la chl a observée dans la partie dulçaquicole pourrait être attribuée à la sédimentation des cellules, bien plus importante dans cette zone que le long du gradient salin de l'estuaire.

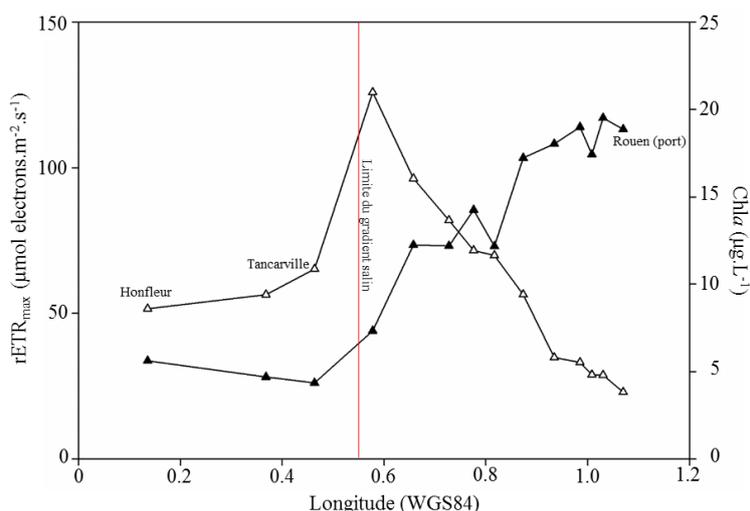


Figure 32. Evolution de la concentration en chl a (triangles vides ; $\mu\text{g.L}^{-1}$) et du taux relatif maximal de transport des électrons au niveau du PSII ($rETR_{max}$; triangles pleins : $\mu\text{mol electrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en Seine de Honfleur (WGS84 : 49.2557 ; 0.1358) à Rouen (WGS84 : 49.4429 ; 1.0698). La limite du gradient salin (ligne rouge) représente également la limite de l'étude réalisée dans ce manuscrit.

Les mesures de $rETR_{max}$ réalisées sur les zones intertidales ont été corrigées par l'application d'un modèle permettant d'intégrer l'atténuation de la lumière en profondeur. En effet, une estimation précise des paramètres photosynthétiques du microphytobenthos nécessitait l'application de ce modèle correctif prenant en compte l'impact de cette atténuation en fonction des composantes biotiques (i.e. répartition de la chl a en profondeur) et abiotiques (i.e. granulométrie du sédiment) du milieu. Les valeurs de $rETR_{max}$, étaient très variables à l'échelle des répliquas (spatialement proches) tout comme à l'échelle saisonnière. Les valeurs étaient plus fortes en Septembre, au niveau de la vasière Nord et du chenal environnemental. Ceci pouvant s'expliquer par l'hydrodynamisme de l'estuaire de Seine, favorisant les apports nutritifs au Nord [15] et par l'aspect accumulateur du chenal, pouvant favoriser la disponibilité en nutriments et donc le développement du microphytobenthos [102]. Cependant, la granulométrie du sédiment ne peut être considérée comme l'unique facteur pouvant influencer les valeurs de $rETR_{max}$. L'état du biofilm ou encore la pression des consommateurs peuvent également être des facteurs importants de régulation de la capacité photosynthétique du microphytobenthos. Des études complémentaires seront nécessaires pour obtenir des explications supplémentaires.

Dynamique de $\phi_{e,C}$.

En couplant des mesures de PAM à haute fréquence ($ETR(II)_{max}$) et des mesures de ^{13}C à basse fréquence (P_{max}) [44], il a été possible d'estimer la dynamique de $\phi_{e,C}$. Les valeurs obtenues comprises entre 1,56 et 24,98 mol e $^{-}$.molC $^{-1}$ avec une moyenne annuelle de $7,95 \pm 4,94$ mol e $^{-}$.molC $^{-1}$ étaient relativement faibles pour des études *in situ* en comparaison à la littérature [44,47]. De précédentes études ayant montré de fortes valeurs du paramètre $\phi_{e,C}$ lors de limitation en sels nutritifs [44,52], nous pouvons supposer que l'absence de limitation en nutriments dans l'estuaire peut expliquer les faibles valeurs obtenues et confirme l'importance des sels nutritifs dans la relation ETR/C. Ainsi, comme l'ont montré Behrenfeld et al. (2004), en conditions nutritives optimales, l'appareil photosynthétique semble capable de s'acclimater plus facilement aux variations environnementales. Cependant, les valeurs supérieures à 6 indiquent la mise en place de voies alternatives des électrons. En effet, lors de perturbations environnementales ou d'ajustements métaboliques, les flux alternatifs des électrons (AEF : réaction de Mehler, transports cycliques autour du PSI et/ou du PSII, photo-respiration, réduction des nitrates, etc) sont impliqués dans la modulation du ratio ATP/NADPH en fonction des demandes métaboliques, afin d'optimiser les performances photosynthétiques et la croissance [103–105]. Ainsi, de nombreux électrons provenant du flux linéaire entre le PSII et l'incorporation de carbone peuvent prendre des voies alternatives et générer un biais dans l'estimation de la fixation du carbone à partir de la variation du $ETR(II)_{max}$. Cela montre l'importance d'estimer et de comprendre les variations du $\phi_{e,C}$. Ainsi, les sources des variations, qu'elles soient méthodologiques, environnementales ou physiologiques ne nous permettent pas d'estimer un $\phi_{e,C}$ constant dans l'estuaire. Dans ce contexte, il est important de continuer à étudier la relation ETR/C en fonction des paramètres environnementaux.

Couplage ETR/C

Dans cette étude, la relation ETR/C a été testée en intégrant la variation annuelle des paramètres physicochimiques afin de pouvoir estimer la fixation de carbone à partir des données de fluorescence modulée. Après avoir testé toutes les variables environnementales, la température et la concentration en DIN sont ressorties comme les facteurs influençant de manière significative la relation entre le $ETR(II)_{max}$ et P_{max} . Ce résultat est en accord avec les observations précédentes qui ont étudié les paramètres qui influent cette relation. En effet, une forte influence de la température, des nutriments et de la disponibilité en lumière a été précédemment montrée [44,47]. Ainsi, en tenant compte de la variation de ces deux paramètres, les données de $ETR(II)_{max}$ ont été transformées en données de production (P_{max}^{sim}). Les données de P_{max}^{sim} ont ensuite été utilisées pour estimer la production primaire dans la couche euphotique, à chaque heure du jour de l'année d'échantillonnage, en utilisant une équation qui intègre l'atténuation de la lumière en profondeur en fonction de la turbidité.

3.4 Dynamique de la production primaire

Dynamique de la production primaire phytoplanctonique

La dynamique annuelle de la production primaire (PP) se caractérise par une forte variabilité temporelle et spatiale. Comme attendu, la production primaire était plus forte au printemps et en été, périodes pendant lesquelles les faibles débits de la rivière engendrent une plus faible



turbidité et donc une meilleure pénétration de la lumière. De plus, les températures et les niveaux de lumière sont plus favorables à la photosynthèse lors de ces deux saisons. A l'échelle temporelle, les valeurs ont atteint 0,11 gC.m⁻² par heure, 1,18 gC.m⁻² par jour et 26,09 gC.m⁻² en juillet (Fig. 33). Le mois de juillet fut le mois avec la plus importante production, présentant une moyenne de 13,15 gC.m⁻².m⁻¹. Ces valeurs sont en accord avec les valeurs retrouvées dans la littérature, dans des estuaires de même latitude [106–110]. La PP annuelle était minimale à la station 6 avec une moyenne de 17,26 gC.m⁻².y⁻¹ et maximale à la station 2 avec une moyenne de 81,53 gC.m⁻².y⁻¹.

La productivité du phytoplancton (i.e. le ratio Production/Biomasse ; mgC.mgChl a⁻¹) a montré des valeurs allant jusqu'à 19,56 mgC.mgChl a⁻¹ par jour. La dynamique saisonnière de la productivité a également montré des valeurs faibles en hiver, lorsque la température était inférieure à 10°C, et de fortes valeurs au printemps et en été, principalement dans la zone A. Le gradient spatial avec des valeurs décroissantes de l'aval vers l'amont est toujours observable et peut à nouveau être lié au gradient de turbidité le long de l'estuaire. Contrairement à la production, les valeurs maximales de productivité ont été mesurées pendant le printemps dans la partie aval de l'estuaire [111]. Comme cette augmentation est principalement observée dans le panache de l'estuaire, l'origine de la production peut être définie comme estuarienne et/ou côtière. Généralement, dans les études réalisées sur les systèmes côtiers, une diminution de la productivité est observée à la fin du printemps ou au début de l'été, en lien avec la consommation des nutriments qui deviennent alors limitants. Cependant, dans l'estuaire, les nutriments ne sont pas limitants et c'est principalement la disponibilité en lumière qui limite la croissance. En été, les valeurs de productivité les plus importantes ont été quant à elles mesurées dans la partie mésohaline de l'estuaire alors que la zone côtière était moins productive. Cette observation nous montre l'importance de la production autochtone de l'estuaire en particulier au cours de la période estivale.

En 2015, la production primaire annuelle de l'estuaire de Seine était comprise entre 17,26 et 81,53 gC.m⁻².y⁻¹ en fonction des stations considérées (Tab. 9). Ces valeurs ne permettent cependant pas de calculer une valeur moyenne de production pour l'ensemble de l'estuaire. En effet, étant donné que l'estuaire est plus large en amont qu'en aval, les différentes zones de l'estuaire représentent des surfaces différentes. Ainsi, la surface de chaque zone, considérée comme représentative d'une station, a été calculée à partir d'images satellites prises à marée haute. Les surfaces ainsi calculées s'échelonnaient entre 2,3 km² autour de la station 7 et 44,4 km² au niveau de la station 1. En tenant compte de ces surfaces, un total de 6 032 tC fixées et donc une moyenne rapportée au mètre carré pour l'ensemble de l'estuaire de 64,75 gC.m⁻² ont pu être estimés pour l'année 2015.

Dynamique de la production primaire microphytobenthique

La production primaire microphytobenthique de l'estuaire a été estimée en transformant les valeurs de ETR_{max} en unité de carbone [45,50–53]. Ces valeurs ont ensuite été intégrées sur la couche photique et la production de chaque station (gC.m⁻²) a été estimée pour les deux saisons d'échantillonnage.

Les valeurs de production primaire étaient comprises entre 5 et 1389 mgC.m⁻² par station et par jour avec des moyennes de 300,4 et 270,2 mgC.m⁻².j⁻¹ en septembre et en avril respectivement. Ces résultats sont en accord avec l'étude menée par Spilmont et al. (2006) au cours de laquelle des valeurs comprises entre 2,4 et 869 mgC.m⁻² par jour avaient été relevées sur la vasière Nord de l'estuaire de Seine. De plus, ces valeurs sont également

comparables aux valeurs estimées dans de nombreux autres estuaires (e.g. De Sousa et al. 1998; Colijn et al. 1984; Barranguet & Kromkamp 2000; Underwood & Kromkamp 1999).

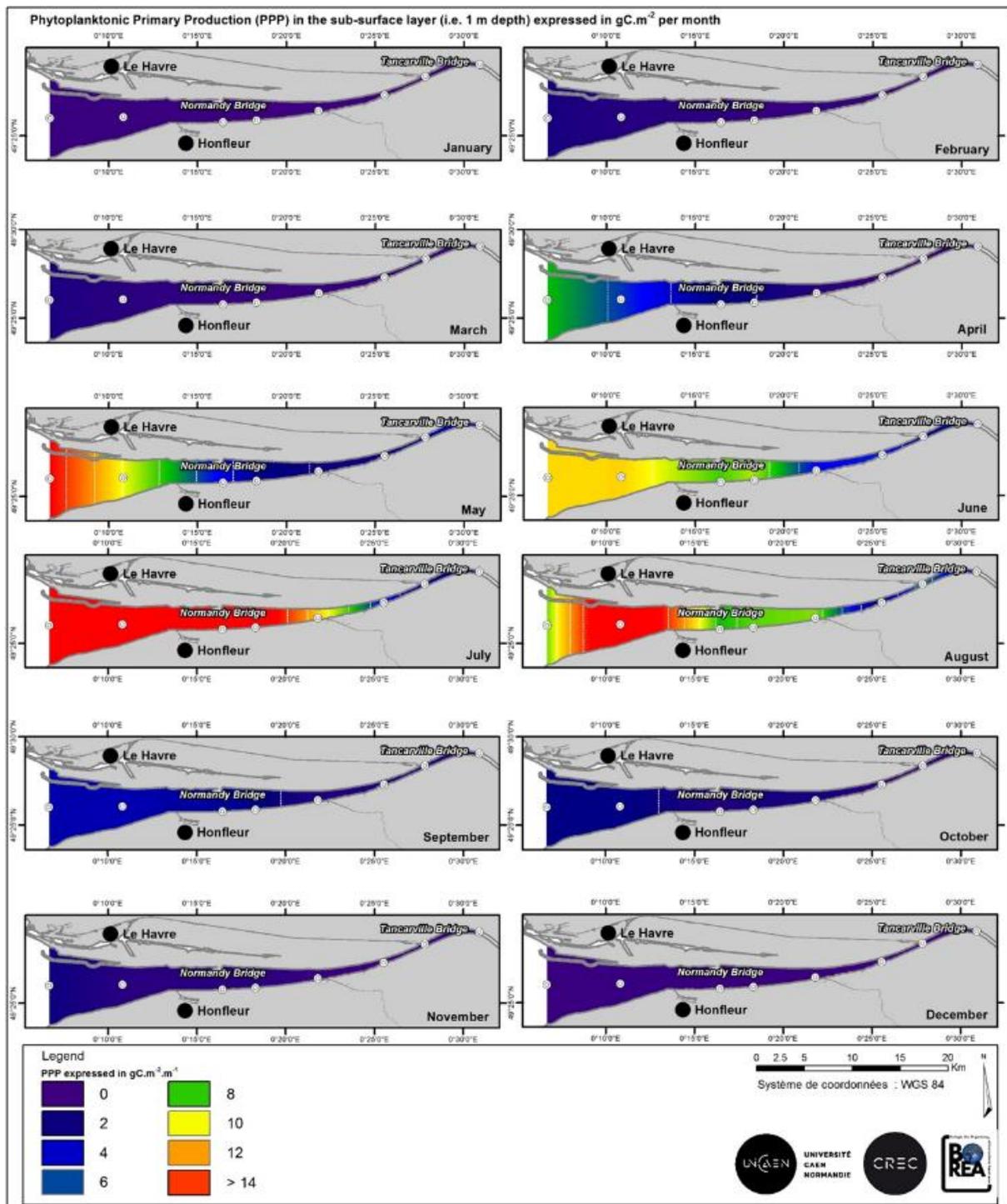


Figure 33. Variations de la production primaire ($\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$) pour chaque mois de l'année 2015. Les points blancs sur les cartes représentent les stations d'échantillonnage.

La vasière Nord présentait la plus forte moyenne de production aux deux saisons : les plus faibles moyennes de production étant observées sur la vasière sud au printemps et dans le chenal en été. Cette observation confirme que les environnements sablo-vaseux seraient plus favorables à la production microphytobenthique. En effet, la meilleure pénétration de la

lumière dans les environnements sableux peut être néfaste lorsque les intensités lumineuses sont très fortes et engendre des processus de photoinhibition si le microphytobenthos n'a pas une capacité de photoacclimatation suffisante. Lorsque les intensités lumineuses sont plus faibles, l'atténuation importante de la lumière, en présence de sédiment fin, est fortement limitante pour la photosynthèse et donc pour la production, ce qui pourrait expliquer les faibles valeurs observées dans le chenal environnemental en été.

En comparaison avec nos résultats de la production primaire phytoplanctonique de l'estuaire de Seine aux mêmes périodes, comprises entre 1,1 à 3,5 gC.m⁻² en septembre et entre 0,3 à 7,5 gC.m⁻² en avril, le microphytobenthos semble être plus productif avec des valeurs comprises entre 1,4 et 22,8 gC.m⁻².m⁻¹ en septembre et entre 0,7 et 17,2 gC.m⁻².m⁻¹ en avril (tab. 9). Cependant, en considérant les surfaces productives, la production primaire totale estimée pour le microphytobenthos, variant entre 62,07 tC en Septembre 2014 et 52,48 tC en avril 2015, était faible comparé à celle du phytoplancton, qui selon nos estimations, variait de 281 tC en septembre et à 500 tC en avril 2015. En effet, en considérant ces deux compartiments comme les seuls producteurs primaires autochtones, la contribution relative du microphytobenthos à la production primaire autochtone estuarienne totale serait donc de 18% en septembre et de 10% en avril, ce qui est beaucoup moins important que ce qui a pu être estimé dans d'autres systèmes estuariens (cf. tab. 4 dans Underwood & Kromkamp 1999).

3.5 Dynamique des excréations d'exopolysaccharides

Dynamique des particules exopolymériques transparentes (TEP)

Malgré l'importance des TEP et des EPS dans les processus biologiques et écologiques [54], seules peu d'études se sont concentrées sur ces fractions biochimiques dans les estuaires [55]. D'après Malpezzi et al. (2013), bien que leur production soit entièrement biologique, la distribution des exopolysaccharides dans des zones dynamiques telles que les estuaires, serait principalement contrôlée par les processus environnementaux. De plus, la formation des TEP est en partie abiotique, en lien avec les propriétés de coagulation des précurseurs, le taux de rencontre avec les particules sédimentaires, le pH, les concentrations en cations, ou encore la concentration et la nature des précurseurs présents [114]. Dans l'estuaire de Seine, les valeurs de la concentration en TEP dans la colonne d'eau étaient comprises entre 2,21 et 16,48 mgXGeq.L⁻¹ en surface avec une moyenne annuelle de 6,32 mgXGeq.L⁻¹ (fig. 34), et entre 3,11 et 98,20 mgXGeq.L⁻¹ à proximité du fond avec une moyenne annuelle de 15,93 mgXGeq.L⁻¹ (fig. 35). Ainsi, dans l'estuaire de Seine, le pool de carbone potentiellement disponible pour le réseau trophique sous la forme de TEP a été estimé entre 1,5 et 70 mgC.L⁻¹ (tab. 9). Ces valeurs sont fortes comparées aux valeurs reportées dans la littérature, où les valeurs maximales sont de 1.54 mgXGeq.L⁻¹ [55], 2.82 mgXGeq.L⁻¹ [89], 11 mgXGeq.L⁻¹ [114] ou encore 14.8 mgXGeq.L⁻¹ [115]. Cependant, plusieurs aspects pourraient expliquer ces fortes valeurs.

Tout d'abord, les TEP sont connues pour être liées aux matières en suspension à cause des processus d'agrégation et de sédimentation [114,116]. Dans notre étude, les plus fortes valeurs de TEP ont été mesurées au fond et notamment dans la partie amont, au niveau de la MTZ, qui peut présenter une charge particulaire très importante jusqu'à plus de 2 g.L⁻¹. Or, il a déjà été montré que la MTZ était une zone présentant de très fortes concentrations en TEP dans les estuaires, qui constituaient une fraction très importante des particules organiques de carbone (POC) dans cette zone [55,89]. En effet, en lien avec leurs propriétés

collantes [114,117], associées au gradient salin et à la turbulence, la formation de TEP est fortement stimulée dans la MTZ. En effet, le mélange des eaux douces et salées affecte la concentration des ions et des cations qui constituent les sels, ce qui pourrait jouer un rôle important dans le raccordement des polysaccharides et former des particules gélifiantes telles que des TEP [118]. Ainsi, ces hypothèses pourraient expliquer les fortes valeurs mesurées et la dynamique des TEP dans l'estuaire de Seine. D'autant plus que nos concentrations en TEP étaient principalement associées à la dynamique des MES pendant les courants de marée et la marée basse. De plus, la forte turbidité et le colmatage subséquent des filtres lors de la filtration, pourrait être à l'origine de la rétention de précurseurs des TEP ($< 0,4 \mu\text{m}$) sur les filtres, ces derniers pourraient ainsi représenter jusqu'à 89 % des valeurs mesurées [119]. Ainsi, il serait intéressant de réaliser une étude complémentaire afin de tester cette hypothèse.

Malgré ce lien avec les paramètres environnementaux, les TEP sont principalement d'origine biologique et pourraient donc être également liées aux paramètres biologiques [6,115,120–122]. Cependant, dans notre étude, comme dans d'autres études [123,124], aucune corrélation n'a été retrouvée entre les TEP et la dynamique du phytoplancton (productivité, biomasse). Au contraire, la dynamique des TEP était inversement corrélée à celle de la chl *a*. Cette observation serait ainsi en accord avec les études qui montrent que les TEP sont principalement excrétées lors de la sénescence du phytoplancton plutôt que lors de sa croissance [6,125]. D'autant plus qu'une relation négative a été observée entre les TEP et le F_V/F_M . Bien que certains haptophytes (i.e. *Phaeocystis globosa*) ou dinoflagellés (i.e. *Lepidodinium chlorophorum*; Claquin et al. 2008) soient considérés comme d'importantes sources de précurseurs des TEP, il est admis que les diatomées en sont la principale et que leur capacité de production dépend de la composition de la communauté [114,126]. Annane et al. (2015) suggèrent que *Skeletonema sp.*, *Thalassiosira sp.* et *Chaetoceros sp.* seraient les principales sources de TEP dans l'estuaire du Saint-Laurent. Ces trois genres ont été observés dans l'estuaire de Seine, mais leur occurrence n'était pas corrélée avec les fortes concentrations en TEP. Selon nos résultats, les espèces majoritairement présentes lors de fortes concentrations en TEP étaient *Paralia sulcata*, *Rhizosolenia imbricata* et *Nitzschia sp.* Cependant, ces espèces étaient également présentes lors de périodes de faibles concentrations en TEP, ce qui nous permet de supposer que l'apparition d'espèces connues comme grands producteurs de TEP n'est pas suffisante pour expliquer la dynamique des TEP dans un écosystème aussi dynamique qu'un estuaire. Cette affirmation est renforcée par une relation positive des TEP avec la silice et une relation négative avec l'abondance des diatomées. De plus, aucune relation directe n'a pu être mise en évidence entre la dynamique des TEP et celle des populations pico et nano-phytoplanctoniques identifiées dans l'estuaire de Seine.

Ainsi, la répartition des TEP semble fortement liée à la dynamique des MES et à la turbidité, alors que leur production pourrait être liée à l'activité microbienne. En effet, l'activité microbienne est très importante en estuaire, notamment dans la MTZ, et ces bactéries pourraient produire des TEP dans la colonne d'eau [89,127,128]. De plus, une forte fraction des TEP pourrait également être reliée aux apports allochtones de matière organique qui peuvent véhiculer de fortes concentrations de matériel détritique et de bactéries hétérotrophes [129].



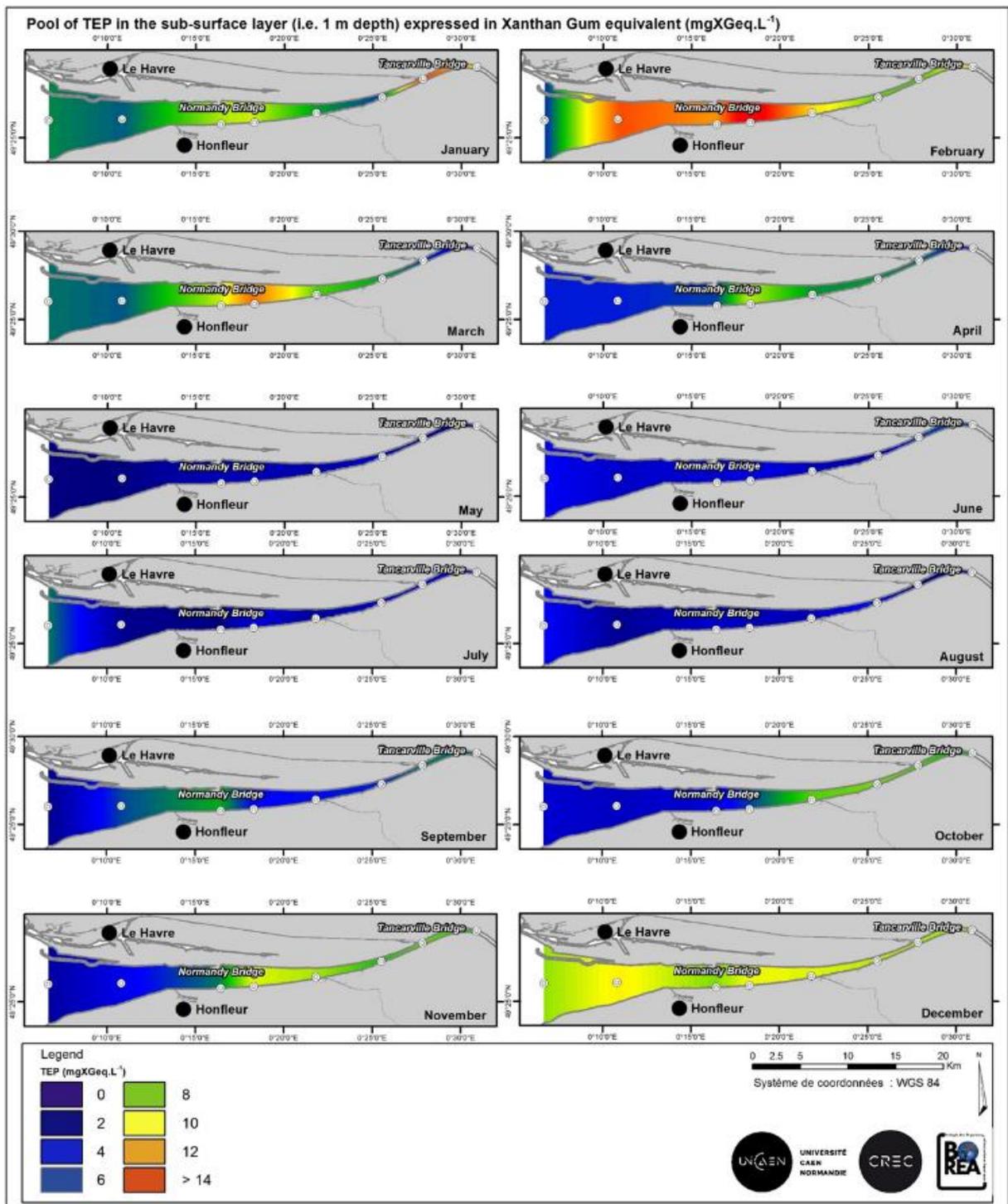


Figure 34. Variations des concentrations en TEP (mgXGeq.L^{-1}) mesurée en sub-surface (-1 m) pour chaque mois de l'année 2015. Les points blancs sur les cartes représentent les stations d'échantillonnage.

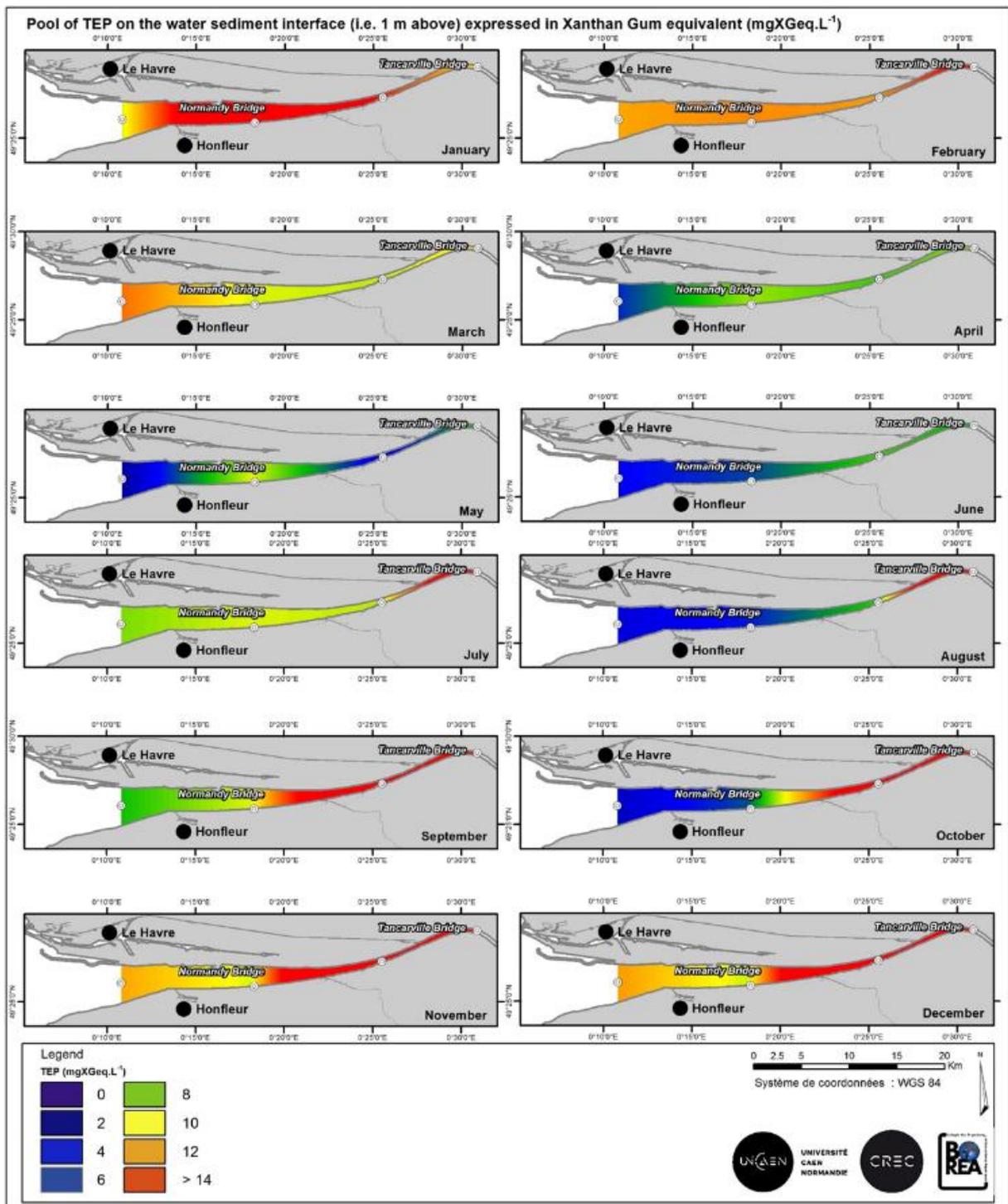


Figure 35. Variations des concentrations en TEP (mgXGeq.L⁻¹) mesurées en profondeur (1m au-dessus du sédiment) pour chaque mois de l'année 2015. Les points blancs sur les cartes représentent les stations d'échantillonnage.

Dynamique des substances polymériques extracellulaires (EPS)

La distribution en EPS variait différemment de celle des TEP avec des valeurs comprises entre 0 et 39,54 mgGeq.L⁻¹ pour les EPS solubles (S-EPS) et entre 0,24 et 14,18 mgGeq.L⁻¹ pour les EPS liés (B-EPS) en surface (fig. 36) et entre 0 et 74,32 mgGeq.L⁻¹ pour les EPS solubles (S-EPS) et entre 0,23 et 17.11 mgGeq.L⁻¹ pour les EPS liés (B-EPS) au fond (fig. 37). Ainsi, dans l'estuaire de Seine, le pool de carbone potentiellement disponible pour le réseau trophique sous la forme d'EPS a été estimé entre 0 et 33,2 mgC.L⁻¹ (Tab. 9).

A la différence des TEP, aucune relation n'a été observée entre les teneurs en EPS et la turbidité ou les concentrations en MES, à l'échelle spatiale et saisonnière. Ceci s'explique par le fait que les EPS font partie de la fraction dissoute et de ce fait leurs caractéristiques de sorption sont faibles. Ainsi, la distribution des EPS pourrait plus facilement être reliée aux paramètres biologiques. Les EPS sont connues pour être produites dans le but de protéger les cellules contre, par exemple, des enzymes digestives, des substances toxiques [130] mais aussi pour lutter contre le stress osmotique [131], contrainte majeure en estuaires, ou encore faciliter la flottaison des cellules [130]. En effet, les cellules phytoplanctoniques de la baie qui sont amenées par la marée dans l'estuaire sont soumises à la stratification et à une diminution de la salinité pouvant entraîner une libération d'EPS pour diminuer leur densité et lutter contre le stress osmotique. De plus, la production d'EPS par le phytoplancton est connue pour être très variable en fonction de l'espèce productrice, du stade de croissance et des conditions environnementales [132,133]. En effet, la limitation en phosphore [134,135] ou en azote [136] semble favoriser l'excrétion d'EPS.

Dans cette étude, les fortes concentrations en EPS ont été mesurées au printemps et pourraient être liées au bloom printanier. Les genres les plus représentés au sein de la communauté phytoplanctonique de l'estuaire lors de cette période étaient principalement *Skeletonema sp.*, (de février à août) et *Nitzschia sp.* (Présents toute l'année). Par conséquent, *Skeletonema sp* qui est connu pour produire de grandes quantités d'EPS [137] pourrait être responsable de l'augmentation d'EPS. En outre, de précédentes études ont montré que la réduction du contenu en phosphate pourrait activer la production d'EPS pour différentes espèces dont les cellules appartenant au genre *Skeletonema sp.* [138]. Ainsi, ce résultat pourrait être lié à la diminution en P mesurée d'avril à juillet dans la zone aval de l'estuaire. Cette hypothèse est renforcée par la relation négative observée entre les EPS et les P et par la relation positive observée entre les concentrations en EPS et les abondances de diatomées. Cependant, la relation positive observée entre les EPS et les *Cryptophyceae* pourrait également suggérer une contribution du pico- t du nanophytoplancton dans les pools d'EPS. Cette hypothèse pourrait être confirmée par de futures études en culture sur l'excrétion d'EPS par ce compartiment du phytoplancton. L'absence d'EPS en été pourrait par ailleurs confirmer l'origine estuarienne de la biomasse phytoplanctonique estivale évoquée précédemment, dont les cellules seraient plus adaptées au gradient salin. Par ailleurs, la consommation de ce pool carbonée par les bactéries, dont l'activité métabolique est fortement stimulée par les températures estivales, pourrait également expliquer les faibles teneurs en EPS observées dans l'estuaire au cours de cette période. Cependant, il a été montré que contrairement aux TEP, l'origine des S-EPS n'est pas principalement phytoplanctonique et pourrait être reliée aux groupes microphytobenthique, zoo-planctoniques, zoo-benthiques et principalement aux bactéries [139,140].



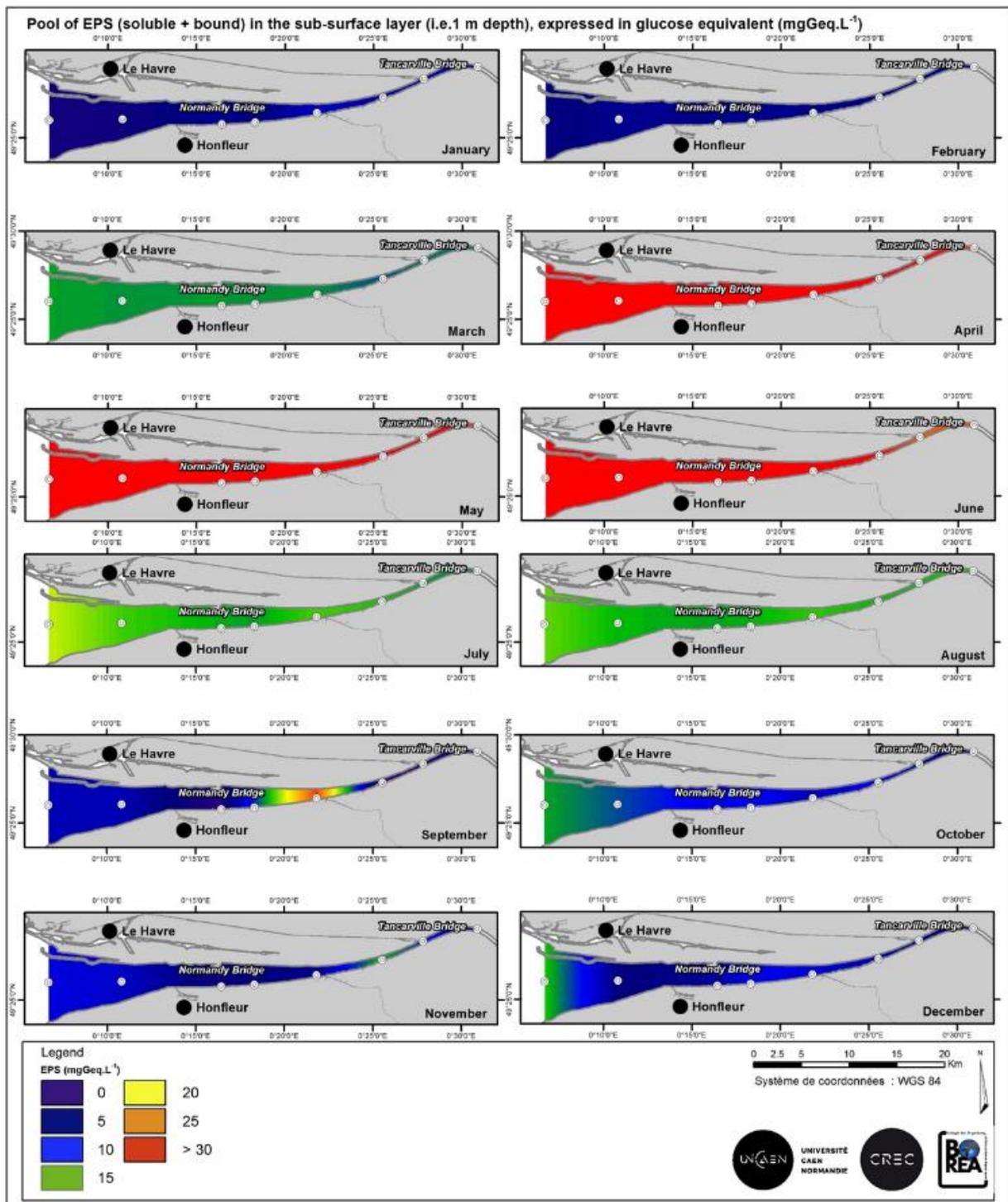


Figure 36. Variations des concentrations en EPS (mgGeq.L⁻¹) mesurée en sub-surface (-1 m) pour chaque mois de l'année 2015. Les points blancs sur les cartes représentent les stations d'échantillonnage.

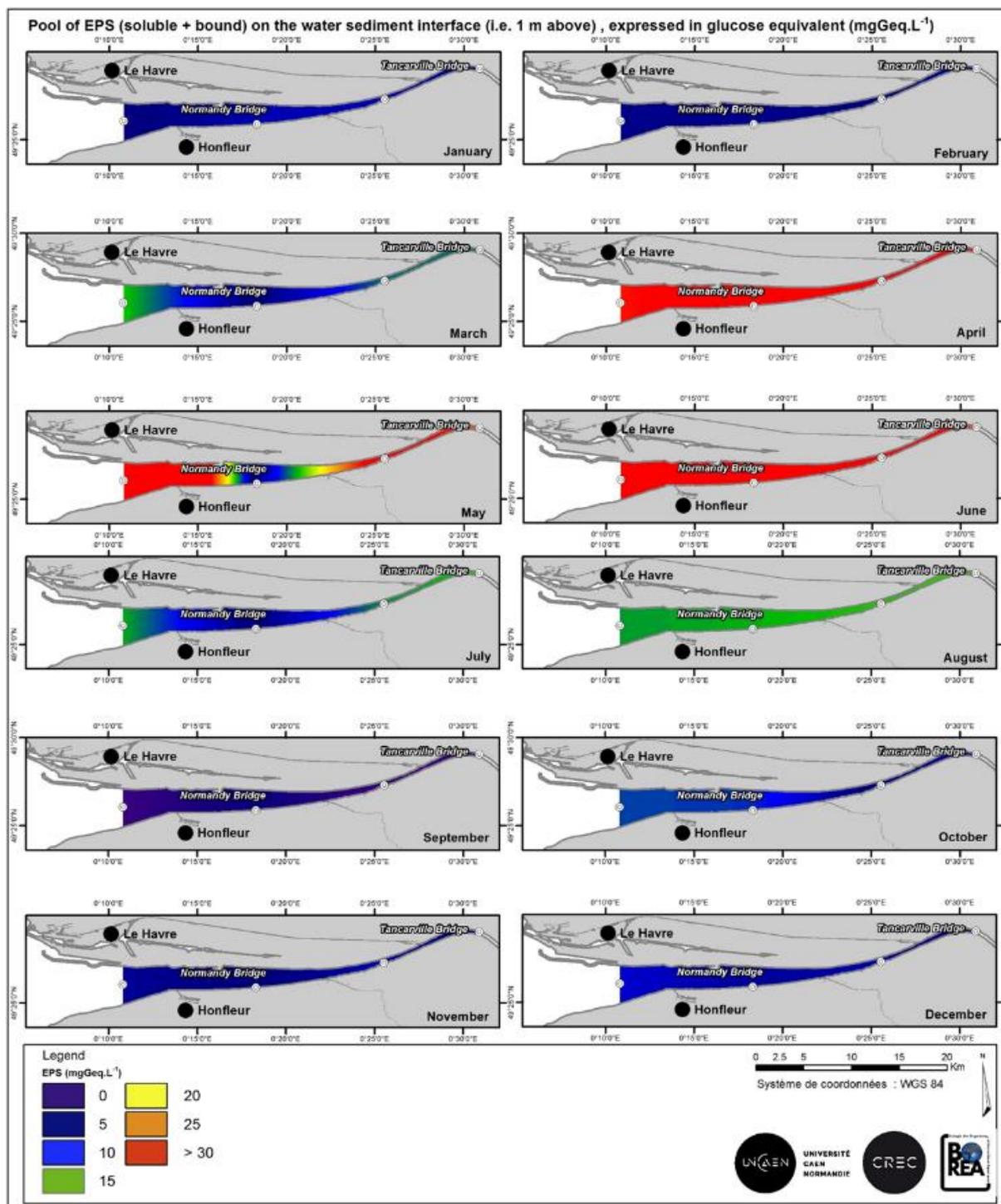


Figure 37. Variations des concentrations en EPS (mgGeq.L⁻¹) mesurées en profondeur (1m au-dessus du sédiment) pour chaque mois de l'année 2015. Les points blancs sur les cartes représentent les stations d'échantillonnage.

Sur les vasières intertidales de l'estuaire, les concentrations en EPS étaient plus importantes en automne qu'au cours du printemps. En termes de variabilité spatiale, la vasière Sud présentait des concentrations en EPS plus faibles que celles mesurées sur la vasière Nord et dans le chenal environnemental. Sur ces deux dernières zones, les concentrations en EPS étaient équivalentes au printemps, alors qu'en été les plus fortes concentrations en EPS étaient mesurées au niveau du chenal. Ainsi, ces résultats semblent confirmer que les

concentrations en EPS seraient corrélées avec la proportion de sédiments fins [66]. En effet, en présence de sédiments fins, les diatomées benthiques sont susceptibles de devoir faire de longues distances pour atteindre la surface de ces couches fluides et par conséquent, excréter de grandes quantités d'EPS. Cependant, les EPS sont également connues pour jouer des rôles dans la réduction de la dessiccation du biofilm et pour être excrétés lors de stress physiologiques [7,141].

La répartition des biofilms sur la zone intertidale étant très hétérogène, une généralisation spatiale basée sur nos 15 stations d'échantillonnage est difficile. Grâce au projet BARBES (GIP-SA5), au cours de la campagne d'avril, la répartition de la chl a et des EPS sur les vasières intertidales ont été déterminées sur 150 sites d'échantillonnage, dont les 15 sites étudiés lors de notre étude [142]. Ce projet a permis de confirmer significativement les relations qu'il existe entre la répartition spatiale des EPS d'une part et l'habitat sédimentaire et la répartition de la chl a d'autre part (Fig. 38). Il faut cependant tenir compte du fait que pour cette étude, les prélèvements ont été effectués en une semaine pendant les marées basses de vive-eau. Comme les diatomées benthiques possèdent un biorythme interne qui régule leur migration dans le sédiment, et donc leur synthèse d'EPS [143], la teneur en sucre contenu dans les EPS peut varier d'un facteur 2 ou 3 entre le début et la fin de l'émersion [144]. Ainsi, les sites ayant été échantillonnés sur l'ensemble du temps d'émersion, certains sites peuvent présenter des différences en lien avec cette régulation ou à cause de la variabilité météorologique [145].

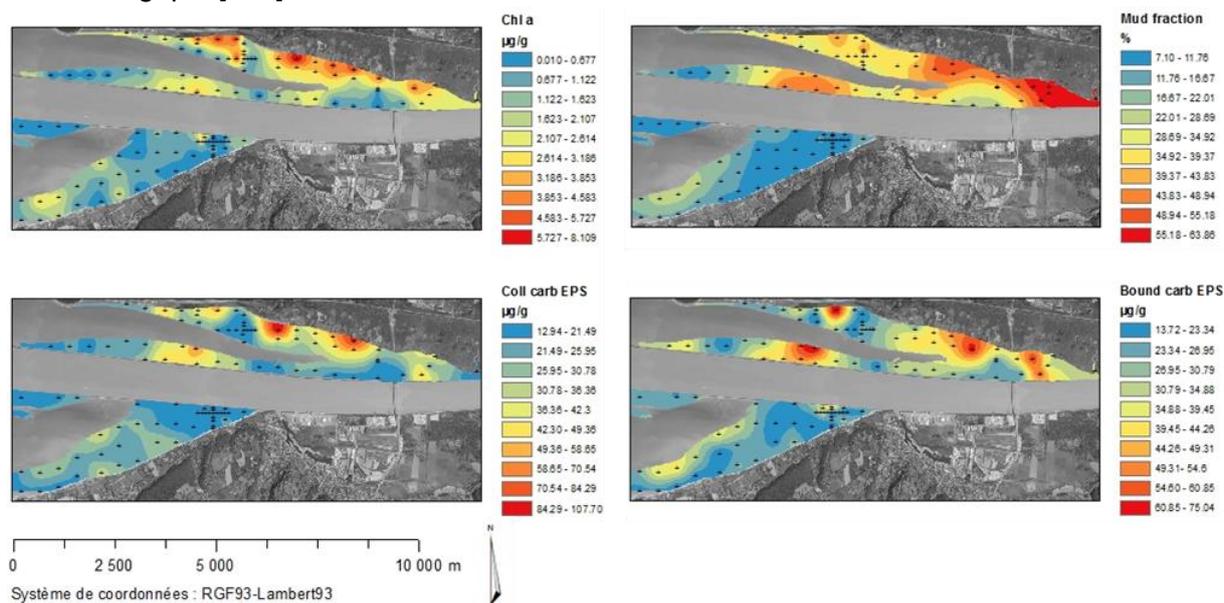


Figure 38. Cartes des composantes microphytobenthiques dans le 1er cm superficiel. Avec la biomasse chlorophyllienne (en $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de sédiment sec), la granulométrie (fractions de particules fines $>63 \mu\text{m}$; %), et les fractions des Substances Exopolymériques (EPS en $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de sédiment sec) qui sont composées des carbohydrates des EPS colloïdaux (« Coll carb EPS ») et liés (« Bound carb EPS »). Les cartes ont été réalisées par krigeage ordinaire [142].

Ainsi, au cours de cette étude, entre 66 et 339 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}$ (Tab. 9) ont été mesurés sous forme d'EPS au niveau des différentes stations de l'estuaire de Seine. Cependant, seul 7,21 % de la zone estuarienne étudiée est constituée de vasières et le MPB subtidal est inexistant dû aux fortes turbidités et à la profondeur qui limitent la pénétration de la lumière. De plus, le MPB est principalement actif pendant l'émersion de jour sur une très fine couche sédimentaire alors que le système pélagique est actif pendant toute la période diurne sur une profondeur plus importante (pour $7,6 \times 10^6 \text{ m}^2$ de vasières, il y a $930 \times 10^6 \text{ m}^3$ d'eau).

Dans le but d'estimer la part des compartiments phytoplanctonique et microphytobenthique dans le pool d'EPS, nous avons calculé une production potentielle d'EPS microphytobenthique en assumant une production de $1,8 \text{ mg Geq.mgChl a.h}^{-1}$ [146]. Ainsi, pour une émergence diurne de 6 heures et un temps de résidence de 5 à 18 jours [87,88], le pool d'EPS originaire du MPB représenterait entre 0,44 et 1,61% du pool mesuré dans la colonne d'eau au cours de cette étude. Cependant, les concentrations en EPS estimées par ce moyen sont inférieures à celles mesurées sur les vasières. En estimant que le pool d'EPS sédimentaire mesuré est entièrement remis en suspension, la contribution du MPB dans le pool d'EPS serait alors comprise entre 1,7 et 6,1 %. Pour le phytoplancton, en assumant une production 40% plus faible [147] soit $1,08 \text{ mgGeq.mgChl a.h}^{-1}$, le pool d'EPS originaire de ce compartiment représenterait entre 9,34 et 33,62 % du pool mesuré. Ainsi, par ces estimations, nous pouvons confirmer qu'une large part de du pool EPS est produite par d'autres organismes non autotrophes tels que les groupes zoo-planctoniques, zoo-benthiques et le compartiment bactérien qui jouerait un rôle significatif

3.6 Comparaison inter-estuarienne

La moyenne annuelle de production primaire phytoplanctonique de l'estuaire de Seine pour l'année 2015 a été estimée à **65 gC.m².y⁻¹**. Cette valeur est faible par rapport aux gammes de valeurs données dans la littérature. En effet, celles-ci sont comprises entre 19 et $547 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ pour une moyenne de $190 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ sur 45 estuaires différents [148] et entre -105 et $1890 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ avec une moyenne de $225 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ sur 131 écosystèmes estuariens et côtiers [48]. Il est évident que la comparaison entre estuaires est à relativiser avec prudence : estuaire est unique de par sa position géographique, sa bathymétrie, son hydrodynamisme ou sa morphologie, ces caractéristiques physiques conditionnant fortement les facteurs physico-chimiques contrôlant la production (e.g. irradiance, température, turbidité). Cependant, selon la classification de Nixon (1995), notre valeur de production annuelle caractériserait l'estuaire de Seine comme oligotrophe. Plusieurs facteurs pourraient expliquer la différence que nous observons avec les autres estuaires étudiés.

Tout d'abord, il est important de noter que l'effort d'échantillonnage dans cette étude s'est concentré jusqu'à la limite amont du gradient salin de l'estuaire et non jusqu'à la limite définie par l'influence de la marée. Or, comme nous l'avons vu, la production en amont de la MTZ, peut être très importante [150] et contribuer de façon non négligeable au carbone particulaire réutilisé par le réseau trophique [17]. La partie dulcicole de l'estuaire représentant plus de 45 km^2 pourrait ainsi changer le rang de la classification de l'estuaire. De plus, nos estimations sont basées sur des échantillonnages réalisés durant la tenue du plein à marée haute. Or, la production peut également varier à très courte échelle de temps en raison des variations environnementales induites par la marée. En effet, nos résultats nous ont permis d'observer que les valeurs moyennes de $rETR_{\text{max}}$ sont supérieures d'environ 20% lorsqu'elles prennent en compte la variation journalière en comparaison avec la valeur mesurée lors de la tenue du plein. A la production phytoplanctonique s'ajoute la production microphytobenthique. Or les résultats obtenus au cours de cette étude ont montré que la productivité du microphytobenthos pouvait être très importante et que sa production pouvait atteindre 20% de la production autochtone totale de l'estuaire. En tenant compte de ces observations, la valeur de la production primaire annuelle de l'estuaire pourrait être considérablement augmentée. Ainsi, des études approfondies complémentaires sont désormais nécessaires afin d'accéder à des valeurs encore plus précises de cette production primaire.

Il est également important de tenir compte de la variabilité annuelle de cette production. En effet, il a été observé des productions 5 fois plus faibles inter-annuellement dans la baie du Massachusetts [151]. Bien que les valeurs de débits et de chl a mesurées lors des années précédentes ne permettent pas de situer l'année 2015 comme exceptionnelle, d'autres variables telles que la température, l'irradiance ou les vents pourraient également influencer la variabilité interannuelle. Ainsi, l'une des perspectives de cette étude serait d'acquérir des données pluriannuelles avant de caractériser l'estuaire.

Enfin, la méthode d'échantillonnage peut également être une source importante de variation des valeurs de production entre estuaires [48] et certaines estimations ont pu être surestimées. Dans cette étude, la méthode d'échantillonnage mise en place avait pour objectif d'estimer la dynamique spatiale et temporelle de la production primaire en utilisant des mesures à haute fréquence spatiale. Ainsi, 8 stations ont été échantillonnées et plus de 40 mesures par transect ont été réalisées avec la technologie PAM sur le continuum du gradient salin. Or, certaines estimations reportées dans la littérature sont basées sur une ou deux stations, ce qui ne permet pas d'accéder à la variabilité que nous avons pu observer. De plus, nous avons échantillonné à intervalle mensuel alors qu'il est récurrent d'observer dans la littérature des estimations basées sur des échantillonnages saisonniers, bien souvent réalisés au printemps et/ou en été. Or, nous avons pu observer que la production primaire automnale et hivernale est très faible et ne peut être estimée par extrapolation d'échantillonnages printaniers et estivaux. Enfin, notre méthode d'estimation de la production, basée sur l'intégration en profondeur de la production en fonction de l'atténuation de la lumière induite par la turbidité, a considérablement diminué la valeur de production. Or, la turbidité est l'un des facteurs limitants les plus influents dans les écosystèmes estuariens. Ainsi, nous pouvons suggérer que les études ayant estimé une production estuarienne sans intégrer correctement cette variable avec la profondeur peuvent avoir surestimé la production du système en cas de turbidité importante.

3.7 Limites et perspectives de l'étude

Production primaire nette et brute

Traditionnellement, les méthodes de production d'O₂ et la fixation de ¹⁴C ou ¹³C ont été utilisées pour estimer la production primaire brute (GPP pour « Gross Primary Production ») ou la production primaire nette (NPP pour « Net Primary Production ») et le débat est toujours ouvert pour savoir quel paramètre ces méthodes mesurent vraiment. La GPP est définie comme l'énergie intracellulaire disponible résultant des réactions photosynthétiques comme indiqué par le taux de transport des électrons entre PSI et PSII pendant la photopériode. La NPP est, quant à elle, considérée comme l'énergie intracellulaire stockée en terme de fixation nette du carbone pendant la photopériode (et donc ne tient pas compte du stockage d'énergie, des coûts d'énergie associés aux processus métaboliques et de la respiration) [152]. Lors de l'utilisation des méthodes d'incorporation du carbone, une certaine part de la production est utilisée pour la respiration et/ou l'excrétion. De ce fait, les temps d'incubation jouent un rôle important pour comprendre la relation entre NPP et GPP. De manière conventionnelle, il est admis que les temps d'incubation courts (< 2 h) donnent des estimations proches de GPP alors que des temps d'incubation longs (24h) donnent des estimations de la NPP [153]. Cependant, certaines études ont montré la possibilité d'estimer la NPP avec des incubations de 2h [154,155]. Ainsi, le consensus actuel est que les incubations courtes (de 1 à 3h)



quantifient quelque chose d'intermédiaire entre la GPP et la NPP au sens strict [156]. Le temps d'incubation, au cours de cette étude, variait entre 2h et 4h. Ainsi, nous suggérons que nos mesures de ^{13}C , sur lesquelles ont été basées nos estimations de la production primaire phytoplanctonique, peuvent être incluses dans ce consensus. Actuellement, aucune méthodologie ne permet *in situ* de quantifier de manière fiable la NPP, car il est difficile de séparer la respiration phytoplanctonique de celle des hétérotrophes. Des mesures de MIMS (Membrane Intel Mass Spectrometer) peuvent permettre d'y accéder (Claquin *et al*, 2004), mais ce type d'approche n'est pas applicable en milieu estuarien.

Diversité génétique et protistes hétérotrophes

Les premiers résultats sur la diversité génétique de l'estuaire ont suggéré que la diversité des protistes hétérotrophes de l'estuaire était bien plus importante que les résultats attendus et pourrait avoir une place et un rôle très important dans le fonctionnement de l'estuaire. En effet, la matière organique dissoute, produite par l'excrétion du phytoplancton et l'activité du zooplancton, est consommée efficacement par les bactéries hétérotrophes. La biomasse bactérienne qui en résulte est consommée par le nanoplancton hétérotrophe et retourne ainsi dans le réseau trophique. Un premier effet de l'activité bactérienne est donc la production d'une biomasse exploitable, produite à partir de carbone organique particulaire ou dissout qui serait autrement exporté en profondeur, par sédimentation ou convection (Carlson *et al* 1994). Ainsi, la production bactérienne peut limiter les exportations de matière organique et jouer un rôle déterminant dans les flux de CO_2 . De plus, dans les écosystèmes estuariens, recevant d'importants apports allochtones terrestres, benthiques, naturels et anthropiques, la production bactérienne peut être très importante et excéder la production primaire. De plus, une proportion importante du bactério-plancton est attachée aux particules qui sont alors directement consommées par des ciliés ou le meso-zooplancton et accroissent ainsi la productivité. Le couple bactéries-protistes régénère les éléments minéraux issus de la matière organique détritique. Ceux-ci s'ajoutant aux apports directs aggravent ainsi l'eutrophisation du milieu. Dans les cas extrêmes, l'activité bactérienne se traduit par une demande en oxygène telle, qu'elle conduit à l'anoxie où pratiquement seuls les procaryotes peuvent subsister. Ainsi, aux vues de nos premiers résultats, des études approfondies sur le couplage de ce compartiment avec celui des producteurs primaires seraient intéressantes. Notamment en étudiant la production bactérienne afin de pouvoir caractériser la dynamique spatiale et temporelle des différents degrés d'hétérotrophie ($\text{PP}_{\text{bact}} > \text{PP}$) et d'autotrophie ($\text{PP}_{\text{bact}} < \text{PP}$) de l'estuaire.

Consommateurs primaires

Le maintien du fonctionnement des écosystèmes tels que les estuaires est important, notamment puisque ces systèmes sont très productifs en termes de production secondaire. Cette productivité peut être attribuée à plusieurs facteurs tels que l'important apport de carbone fixé par les producteurs primaires [157] et l'efficacité du transfert de cette énergie aux compartiments trophiques supérieurs. D'autant plus que le régime omnivore de nombreuses espèces estuariennes contribue à l'efficacité du transfert des producteurs primaires vers les consommateurs [158]. De plus, récemment, la meilleure qualité nutritionnelle des espèces phytoplanctoniques estuariennes, en comparaison aux espèces d'eaux douces ou aux espèces océaniques, a été mise en avant et pourrait expliquer la forte production des compartiments supérieurs des réseaux trophiques de ces systèmes [159]. Ainsi, l'étude du

couplage entre les producteurs et les consommateurs primaires est une approche importante pour caractériser le fonctionnement des écosystèmes estuariens. Cet aspect a récemment été abordé sur l'estuaire de Seine avec par exemple le projet GIP SA5 – ZOOGLOBAL qui met en évidence le rôle trophique de la population des copépodes du genre *E.affinis* (très dominant en Seine) et du microzooplancton dont l'activité de broutage quotidienne consommerait jusqu'à 10 % du stock de chl a. Selon leurs résultats préliminaires, en terme de carbone, cette consommation représenterait quotidiennement jusqu'à 16% de la production primaire par *E.affinis* et jusqu'à 20% par le microzooplancton [160]. D'autre part, le projet GIP SA5 – BARBES a permis de mettre en évidence l'impact de l'ensemble de la communauté macrozoobenthique (les 6 espèces étudiées représentant plus de 95 % de la biomasse totale) sur la dynamique sédimentaire. Les résultats, intégrés dans le modèle hydro-sédimentaire cross-shore MARS-2DV adapté à la Seine, montrent notamment le rôle fonctionnel des populations d'*Hediste diversicolor* en synergie avec le microphytobenthos [142].

Modélisation

Bien que ce travail ait permis d'estimer pour la première fois la production primaire le long du gradient salin et des vasières de l'estuaire de Seine, le grand nombre de facteurs qui influence la production primaire tels que ceux traités dans cette étude, mais également ceux qui n'ont pas été abordés, tels que la fraction bactérienne ou le rôle des consommateurs primaires, ne permettent pas d'appréhender totalement la dynamique spatiale et temporelle de la production primaire. D'autant plus que la variabilité des variables forçantes est très importante à très petite échelle spatiale et temporelle. De ce point de vue, seule la mise en place d'outils de modélisation pourrait permettre d'estimer cette dynamique dans son intégralité. Cependant les modèles physiologiques spécifiques restent rares spécifiquement en estuaire [161–164]. Les modèles sont particulièrement intéressants pour améliorer la compréhension des cycles biogéochimiques dans les écosystèmes. Notamment, parce qu'ils permettent de compléter les mesures réalisées sur le terrain, en fournissant une description mécanistique des interactions biogéochimiques, sur une large gamme d'échelles qui ne peuvent être appréhendées par des observations *in situ*.

Le couplage de modèles biogéochimiques, le modèle Seneque/Riverstrahler et le modèle ECO-MARS3D, qui intègrent la Seine, son estuaire et la baie de Seine, a été réalisé récemment [165] pour analyser la dynamique de blooms en baie de Seine. Cependant, aucun modèle n'a actuellement pu être validé correctement dans l'estuaire de Seine en raison de l'absence de données sur la dynamique spatiale et temporelle de la production primaire avant ce travail. Dès à présent, les données obtenues dans cette étude pourraient permettre de conceptualiser, d'alimenter et de calibrer de tels modèles.

Automatisation d'un milieu turbide

A l'heure actuelle, une mise en synergie des dynamiques d'acquisition de connaissances, souvent menées de manière indépendante, apparaît indispensable pour mieux suivre, comprendre et gérer les écosystèmes. Ainsi, le suivi en continu, des variables forçantes de l'estuaire de Seine permettrait d'avoir une vision intégrée du système. Actuellement, plusieurs réseaux automatisés permettent de suivre différents paramètres, de façon plus ou moins automatisée, sur l'ensemble de la Seine et de son estuaire : le réseau CARBOSEINE, le réseau SYNAPSES, la Boué D4-La Carosse (future bouée SCENE) et la bouée instrumentée SMILE. Actuellement, le projet PHRESQUE vise à harmoniser et compléter ces différents réseaux, afin d'équiper le continuum Seine de l'un des réseaux de



suivi de la qualité de l'eau des plus performants à l'échelle mondiale. En effet, le méta-réseau PHRESQUES permettra de suivre 10 paramètres (Température, O₂, conductivité, pH, turbidité, biomasse algale, pCO₂ & CDOM, sels nutritifs (N & P), météo, courants et MES) et de caractériser le fonctionnement de l'hydro-système sur près de 400 km.

Compte tenu de l'importance de la production primaire sur l'ensemble du fonctionnement de l'estuaire et pour les réseaux trophiques des écosystèmes de ce continuum, il serait intéressant d'envisager la perspective de mettre en place des méthodes d'estimation de cette production, dans ce type de réseaux. Ce type de mesures a été mis en place sur la bouée SMILE (UniCaen/Ifremer), installée en baie de Seine, qui est équipée d'un FRRF ACT2 Chelsea-Instrument permettant de réaliser, depuis mars 2016, des courbes ETR/PAR à haute fréquence (toutes les 2 heures pour l'instant). Ainsi, le développement de ce type de mesures automatisées sur d'autres bouées du réseau PHRESQUES et dans d'autres écosystèmes côtiers et estuariens, serait une avancée considérable sur la caractérisation de la production primaire, à une résolution très fine, dans ces milieux très dynamiques dont l'importance écologique et a été largement démontrée.

Conclusion

Le projet PROUESSE a produit une quantité importante de données originales qui permettent à la fois de fournir des chiffres fiables utilisables pour la modélisation et les gestionnaires, et des données fondamentales qui nous permettent de mieux comprendre en détail des processus complexes en particulier sur l'écologie des microalgues et sur les régulations des paramètres photosynthétiques. Les principaux objectifs du projet ont été atteints. Nous avons caractérisé et estimé la dynamique de la production primaire dans l'estuaire de Seine ainsi que celle des excréments de TEP et d'EPS. La production à différentes échelles temporelles et spatiales du phytoplancton et du microphytobenthos a été estimée de manière fiable par des approches innovantes. La synthèse de ces résultats est présentée ci-dessous (Tab. 9).

L'étude de la diversité phytoplanctonique nous a permis de caractériser en utilisant les outils moléculaires la diversité des protistes et des bactéries. Les résultats montrent que la diversité génétique au sein de l'estuaire est très importante. Ces analyses couplées à la cytométrie en flux, et à la microscopie apportent une nouvelle vision de la diversité microbienne *lato sensu*. A côté des autotrophes, la diversité des protistes hétérotrophes est extrêmement forte. Ce compartiment joue un rôle clé dans le devenir de la matière que nous n'appréhendons pas pour le moment.

La somme d'informations et de données produites dans le projet PROUESSE nous permet de mieux appréhender le fonctionnement des producteurs primaires, une extension à la baie et à la partie dulcicole de l'estuaire permettrait d'encore mieux appréhender le rôle écologique de l'estuaire. D'autre part, nous devons explorer plus en détail les relations entre la biodiversité et la productivité en fonction des zones et des saisons et utiliser les données acquises en interaction avec les autres compartiments biologiques étudiés dans l'estuaire.

Tableau 9. Synthèse des estimations de production primaire et d'excrétion de carbone (TEP, EPS) des compartiments phytoplanctonique et microphytobenthique de l'estuaire de Seine. Les données sur la production microphytobenthique ont été estimées en calculant la moyenne des mois d'Avril et Septembre.

Compartiment	Production			Excrétion		
	Stations	gC.m ⁻² .an ⁻¹	tC.an ⁻¹	Profondeur	TEP mgC.L ⁻¹	S-EPS mgC.L ⁻¹
Phytoplancton	1	72.13	3200	Sub-surface	Entre 1.5 et 11.5	Entre 0.18 et 20.58
	2	81.53	1881.3			
	3	50.68	497.15			
	4	45.68	195.26			
	5	31.16	118.15	Interface eau/sédiment	Entre 2.2 et 70	Entre 0 et 33.2
	6	17.26	45.09			
	7	17.62	39.84			
	8	18.54	54.92			
	Estuaire	64.75	6032			
	Vasières	gC.m⁻².m⁻¹	tC.m⁻¹			mgC.m⁻²
Microphytobenthos	Vasière Sud	4.90	0.39	Zone intertidale	/	entre 66 et 339
	Vasière Nord	11.15	51.81			
	Chenal environnemental	3.94	5.08			
	Estuaire	6.66	57.28			

BIBLIOGRAPHIE

1. Ayadi H, Abid O, Elloumi J, Bouaïn A, Sime-Ngando T. Structure of the phytoplankton communities in two lagoons of different salinity in the Sfax saltern (Tunisia). *Journal of Plankton Research*. 2004;26:669–679.
2. Kaiser MJ. *Marine ecology: processes, systems, and impacts*. Oxford University Press; 2011.
3. Dauvin J, Bachelet GUY, Bellan G. SCIENTIFIC ADVANCES IN POLYCHAETE Biodiversity and biogeographic relationships of the polychaete fauna in French Atlantic and Mediterranean waters. English [Internet]. 2006;70:259–267. Available from: <http://scientiamarina.revistas.csic.es/index.php/scientiamarina/article/viewArticle/130>.
4. Billen G, Garnier J, Ficht A, Cun C. Modeling the response of water quality in the Seine river estuary to human activity in its watershed over the last 50 years. *Estuaries*. 2001;24:977–993.
5. Savoye N, David V, Morisseau F, Etcheber H, Abril G, Billy I, Charlier K, Oggian G, Derriennic H, Sautour B. Estuarine, Coastal and Shelf Science Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary : The Gironde Estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Elsevier Ltd; 2012;1–13.
6. Klein C, Claquin P, Alexandrine P, Napoléon C, Le Roy B, Véron B. Dynamics of soluble extracellular polymeric substances and transparent exopolymer particle pools in coastal ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*. 2011;427:13–27.
7. Orvain F, De Crignis M, Guizien K, Lefebvre S, Mallet C, Takahashi E, Dupuy C. Tidal and seasonal effects on the short-term temporal patterns of bacteria, microphytobenthos and exopolymers in natural intertidal biofilms (Brouage, France). *Journal of Sea Research*. Elsevier B.V.; 2014;.
8. Cole JJ, Caraco NF, Peierls BL. Can phytoplankton maintain a positive carbon balance in a turbid, freshwater, tidal estuary? *Limnology and Oceanography*. 1992;37:1608–1617.
9. Irigoien X, Castel J. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: The Gironde (SW France). *Estuar Coast Shelf Sci*. 1997;44:507–517.
10. Guillard RRL, Ryther JH. Studies of marine planktonic diatoms: I. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Canadian Journal of Microbiology*. NRC Research Press; 1962 Apr;8:229–239.
11. Kirst GO. Salinity tolerance of eukaryotic marine algae. *Annual review of plant biology*. Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA; 1990;41:21–53.
12. Olsen S, Paasche E. (Bacillariophyceae) in response to changed chemical composition of the growth medium. *British Phycological Journal*. 1986;21:183–190.
13. Bazin P, Jouenne F, Friedl T, Deton-Cabanillas A-F, Le Roy B, Véron B. Phytoplankton Diversity and Community Composition along the Estuarine Gradient of a Temperate Macrotidal Ecosystem: Combined Morphological and Molecular Approaches. *PLoS ONE* [Internet]. 2014;9:e94110. Available from: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0094110>.
14. Reynolds CS. Environmental requirements and habitat preferences of phytoplankton: Chance and certainty in species selection. *Botanica Marina*. 2012. p. 1–17.
15. Le Hir P, Silva Jacinto R, Thouvenin B, Guézennec L, Bassoulet P, Cugier P, Leboulenger F, Hocdé R, Lesueur P, Romana LA. Courants, vagues et marées : les mouvements de l' eau. *Fascicule Seine-Aval*. 2001;1.2:1–31.
16. Ferreira JG, Wolff WJ, Simas TC, Bricker SB. Does biodiversity of estuarine phytoplankton depend on hydrology? *Ecological Modelling*. 2005;187:513–523.
17. Etcheber H, Taillez A, Abril G, Garnier J, Servais P, Moatar F, Commarieu MV. Particulate organic carbon in the estuarine turbidity maxima of the Gironde, Loire and Seine estuaries: Origin and lability. *Hydrobiologia*. 2007;588:245–259.
18. McCallister SL, Bauer JE, Canuel E a. Bioreactivity of estuarine dissolved organic matter: A combined geochemical and microbiological approach. *Limnology and Oceanography*. 2006;51:94–100.
19. Barnes C, Irigoien X, De Oliveira JAA, Maxwell D, Jennings S. Predicting marine phytoplankton community size structure from empirical relationships with remotely sensed variables. *Journal of Plankton Research* [Internet]. 2011;33:13–24. Available from: <http://www.plankt.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/plankt/fbq088>.
20. Li WKW. Primary Production of Prochlorophytes, Cyanobacteria, and Eukaryotic Ultraphytoplankton - Measurements from Flow Cytometric Sorting. *Limnology and Oceanography*. 1994;39:169–175.

21. Worden AZ, Nolan JK, Palenik B. Assessing the dynamics and ecology of marine picophytoplankton: The importance of the eukaryotic component. *Limnology and Oceanography*. 2004;49:168–179. .
22. Vault D, Eikrem W, Viprey M, Moreau H. The diversity of small eukaryotic phytoplankton (???) in marine ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews*. 2008;32:795–820. .
23. Thyssen M, Beker B, Ediger D, Yilmaz D, Garcia N, Denis M. Phytoplankton distribution during two contrasted summers in a Mediterranean harbour: Combining automated submersible flow cytometry with conventional techniques. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2011;173:1–16. .
24. Bouvier TC, Giorgio PA del. Compositional changes in free-living bacterial communities along a salinity gradient in two temperatre estuaries. *American Society of Limnology and Oceanography*. 2002;47:453–470. .
25. Schapira M, Buscot M-J, Pollet T, Leterme SC, Seuront L. Distribution of picophytoplankton communities from brackish to hypersaline waters in a South Australian coastal lagoon. *Saline systems*. 2010;6:2. .
26. Schapira M, Buscot MJ, Leterme SC, Pollet T, Chapperon C, Seuront L. Distribution of heterotrophic bacteria and virus-like particles along a salinity gradient in a hypersaline coastal lagoon. *Aquatic Microbial Ecology*. 2009;54:171–183. .
27. Liu H, Dagg M, Campbell L, Urban-Rich J. Picophytoplankton and bacterioplankton in the Mississippi River plume and its adjacent waters. *Estuaries*. 2004;27:147–156. .
28. Gaulke AK, Wetz MS, Paerl HW. Picophytoplankton: A major contributor to planktonic biomass and primary production in a eutrophic, river-dominated estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* [Internet]. Elsevier Ltd; 2010;90:45–54. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2010.08.006>.
29. Ribalet F, Marchetti A, Hubbard KA, Brown K, Durkin CA, Morales R, Robert M, Swalwell JE, Tortell PD, Armbrust EV. Unveiling a phytoplankton hotspot at a narrow boundary between coastal and offshore waters. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [Internet]. 2010;107:16571–16576. Available from: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1005638107>.
30. Mitbavkar S, Rajaneesh KM, Anil AC, Sundar D. Picophytoplankton community in a tropical estuary: Detection of Prochlorococcus-like populations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Elsevier Ltd; 2012;107:159–164. .
31. Garnier J, Servais P, Billen G, Akopian M, Brion N. Lower Seine River and Estuary (France) Carbon and Oxygen Budgets during Low Flow. *Estuaries*. 2001;24:964–976. .
32. Spilmont N, Davoult D, Migné A. Benthic primary production during emersion: In situ measurements and potential primary production in the Seine Estuary (English Channel, France). *Marine Pollution Bulletin*. 2006; .
33. Falkowski PG, Raven J. *Aquatic photosynthesis* 2nd edition Princeton University Press. New Jersey, USA. 2007; .
34. Steeman-Nielson E. The use of radioactive carbon (C14) for measuring organic production in the sea. *J. Conseil, Conseil Perm. Intern. Exploration Mer*. 18: 117-140.. 1965. On the determination of the activity in 14C-ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr.* 1_0 (suppl.): R247. 1952;252. .
35. Babin M, Morel A, Gagnon R. An Incubator Designed for Extensive and Sensitive Measurements of Phytoplankton Photosynthetic Parameters. *Limnol. Oceanogr.* 1994;39:694–702. .
36. Samuelsson G, Oquist G. A Method for Studying Photosynthetic Capacities of Unicellular Algae Based on in vivo Chlorophyll Fluorescence. *Physiologia Plantarum*. 1977;40:315–319. .
37. Cullen JJ, Renger EH. Continuous Measurement of the DCMU-Induced Fluorescence Response of Natural Phytoplankton Populations. *Marine Biology*. 1979;20:13–20. .
38. Vincent WF, Neale PJ, Richerson PJ. Photoinhibition: algae responses to bright light during diel\stratification and mixing in a tropical alpine lake. *J. Phycol.* 1984;20:201–211. .
39. Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis research*. Springer; 1986;10:51–62. .
40. Falkowski PG, Fujita Y, Ley a, Mauzerall D. Evidence for Cyclic Electron Flow around Photosystem II in *Chlorella pyrenoidosa*. *Plant physiology*. 1986;81:310–312. .
41. Barranguet C, Kromkamp J. Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series*. 2000;204:39–52. .
42. Hancke K, Hancke TB, Olsen LM, Johnsen G, Glud RN. Temperature effects on microalgal photosynthesis-light responses measured by O2 production, pulse-amplitued-modelated fluorescence and 14C assimilation. 2008;514:501–514. .
43. Marchetti A, Juneau P, Whitney FA, Wong CS, Harrison PJ. Phytoplankton processes during a mesoscale iron enrichment in the NE subarctic Pacific: Part II-Nutrient utilization. *Deep-Sea Research Part II: Topical*

- Studies in Oceanography. 2006;53:2114–2130. .
44. Napoléon C, Claquin P. Multi-Parametric Relationships between PAM Measurements and Carbon Incorporation , an In Situ Approach. *PLoS one*. 2012;7:1–12. .
 45. Morris EP, Kromkamp JC. Influence of temperature on the relationship between oxygen- and fluorescence-based estimates of photosynthetic parameters in a marine benthic diatom (*Cylindrotheca closterium*). *European Journal of Phycology*. 2003 May;38:133–142. .
 46. Behrenfeld MJ, Prasil O, Babin M, Bruyant F. in Search of a Physiological Basis for Covariations in Light-Limited and Light-Saturated Photosynthesis1. *Journal of Phycology*. 2004 Feb;40:4–25. .
 47. Lawrenz E, Silsbe G, Capuzzo E, Ylöstalo P, Forster RM, Simis SGH, Prášil O, Kromkamp JC, Hickman AE, Moore CM, Forget M-H, Geider RJ, Suggestt DJ. Predicting the electron requirement for carbon fixation in seas and oceans. *PLoS one*. 2013 Jan;8:e58137. .
 48. Cloern JE, Foster SQ, Kleckner a. E. Phytoplankton primary production in the world’s estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences*. 2014;11:2477–2501. .
 49. Loman NJ, Misra R., Dallman TJ, Constantinidou C, Gharbia SE, Wain J, Pallen MJ. Performance Comparison of Benchtop High-Throughput Sequencing Platforms. *Nature Biotechnology* [Internet]. 2012;30:434–439. Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/nbt.2198>.
 50. Kromkamp J, Barranguet C, Peene J. Determination of microphytobenthos PSII quantum efficiency and photosynthetic activity by means of variable chlorophyll fluorescence. *Marine Ecology Progress Series*. 1998;162:45–55. .
 51. Johnsen G, Sakshaug E. Biooptical characteristics of PSII and PSI in 33 species (13 pigment groups) of marine phytoplankton, and the relevance for pulse-amplitude-modulated and fast-repetition-rate fluorometry 1. *Journal of Phycology*. 2007 Dec;43:1236–1251. .
 52. Napoléon C, Raimbault V, Claquin P. Influence of Nutrient Stress on the Relationships between PAM Measurements and Carbon Incorporation in Four Phytoplankton Species. *PLoS ONE*. 2013;8. .
 53. Claquin P, Probert I, Lefebvre S, Veron B. Effects of temperature on photosynthetic parameters and TEP production in eight species of marine microalgae. *Aquatic Microbial Ecology*. 2008;51:1–11. .
 54. Bhaskar P V, Bhosle NB. Microbial extracellular polymeric substances in marine biogeochemical processes. *Current Science*. 2005;88. .
 55. Annane S, St-Amand L, Starr M, Pelletier E, Ferreyra GA. Contribution of transparent exopolymeric particles (TEP) to estuarine particulate organic carbon pool. *Marine Ecology Progress Series*. 2015;529:17–34. .
 56. Engel A, Passow U. Carbon and nitrogen content of transparent exopolymer particles (TEP) in relation to their Alcian Blue adsorption. *Marine Ecology Progress Series*. 2001;219:1–10. .
 57. Dancie C. Evaluation des peuplements benthiques et macralgaux des substrats durs intertidaux de la réserve naturelle de l’estuaire de la Seine. 2012. .
 58. Morris AW, Bale AJ, Howland RJM. Nutrient distributions in an estuary: Evidence of chemical precipitation of dissolved silicate and phosphate. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 1981;12:205–216. .
 59. Sharp JH, Culbertson CH, Church TM. The chemistry of the Delaware estuary. General considerations. *Limnology and Oceanography* [Internet]. 1982;27:1015–1028. Available from: http://www.aslo.org/lo/toc/vol_27/issue_6/1015.html.
 60. Némery J, Garnier J. Origin and fate of phosphorus in the Seine watershed (France): Agricultural and hydrographic P budgets. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2007;112:1–14. .
 61. Le Hir P, Ficht A, Jacinto RS, Lesueur P, Dupont J-P, Lafite R, Brenon I, Thouvenin B, Cugier P. Fine Sediment Transport and Accumulations at the Mouth of the Seine Estuary (France). *Estuaries*. 2001;24:950. .
 62. Lionard M, Muylaert K, Van Gansbeke D, Vyverman W. Influence of changes in salinity and light intensity on growth of phytoplankton communities from the Schelde river and estuary (Belgium/The Netherlands). *Hydrobiologia*. 2005;540:105–115. .
 63. Servais P, Garnier J. Organic carbon and bacterial heterotrophic activity in the maximum turbidity zone of the Seine estuary (France). *Aquatic Sciences*. 2006;68:78–85. .
 64. Hernando M, Schloss IR, Malanga G, Almandoz GO, Ferreyra GA, Aguiar MB, Puntarulo S. Effects of salinity changes on coastal Antarctic phytoplankton physiology and assemblage composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* [Internet]. Elsevier B.V.; 2015;466:110–119. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2015.02.012>.
 65. Josselyn MN, West JA. Temporal Dynamics of an Estuary: San Francisco Bay. In: Cloern JE, Nichols FH, editors. Dordrecht: Springer Netherlands; 1985. p. 139–152. .
 66. Ubertaini M, Lefebvre S, Rakotomalala C, Orvain F. Impact of sediment grain-size and biofilm age on

- epipellic microphytobenthos resuspension. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Elsevier; 2015;467:52–64. .
67. Jesus B, Brotas V, Marani M, Paterson DM. Spatial dynamics of microphytobenthos determined by PAM fluorescence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2005;65:30–42. .
 68. Cartaxana P, Ruivo M, Hubas C, Davidson I, Serôdio J, Jesus B. Physiological versus behavioral photoprotection in intertidal epipellic and epipsammic benthic diatom communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Elsevier; 2011;405:120–127. .
 69. Cloern J, Dufford R. Phytoplankton community ecology: Principles applied in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*. 2005;285:11. .
 70. Attrill MJ, Rundle SD. Ecotone or ecocline: Ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2002;55:929–936. .
 71. Muylaert K, Sabbe K, Vyverman W. Changes in phytoplankton diversity and community composition along the salinity gradient of the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Elsevier Ltd; 2009;82:335–340. .
 72. Muylaert K, Sabbe K, Vyverman W. Spatial and temporal dynamics of phytoplankton communities in a freshwater tidal estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2000. p. 673–687. .
 73. Cailleaud K, Forget-Leray J, Souissi S, Lardy S, Augagneur S, Budzinski H. Seasonal variation of hydrophobic organic contaminant concentrations in the water-column of the Seine Estuary and their transfer to a planktonic species *Eurytemora affinis* (Calanoid, copepod). Part 2: Alkylphenol-polyethoxylates. *Chemosphere*. 2007;70:281–287. .
 74. Huang L, Jian W, Song X, Huang X, Liu S, Qian P, Yin K, Wu M. Species diversity and distribution for phytoplankton of the Pearl River estuary during rainy and dry seasons. *Marine Pollution Bulletin*. 2004;49:588–596. .
 75. McQuoid MR, Nordberg K. The diatom *Paralia sulcata* as an environmental indicator species in coastal sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2003;56:339–354. .
 76. Hobson LA, McQuoid MR. Temporal variations among planktonic diatom assemblages in a turbulent environment of the southern Strait of Georgia, British Columbia, Canada. *Marine Ecology Progress Series*. 1997;150:263–274. .
 77. Kiorboe T. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology*. 1993. p. 2–72. .
 78. Partensky F, Blanchot J, Vaulot D. Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters : a review. *Bulletin de l'Institut océanographique*. 1999;19:457–475. .
 79. Klaveness D. Ecology of the Cryptomonadida: a first review. Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge. 1988;105–133. .
 80. Hammer A, Schumann R, Schubert H. Light and temperature acclimation of *Rhodomonas salina* (Cryptophyceae) : photosynthetic performance Light and temperature acclimation of *Rhodomonas salina* (Cryptophyceae) : photosynthetic performance. *Aquatic Microbial Ecology*. 2002;29:287–296. .
 81. Holm-Hansen O, Amos AF, Hewes CD. Reliability of estimating chlorophyll a concentrations in Antarctic waters by measurement of in situ chlorophyll a fluorescence. *Marine Ecology Progress Series*. 2000;196:103–110. .
 82. Dubinsky Z, Stambler N. Photoacclimation processes in phytoplankton: Mechanisms, consequences, and applications. *Aquatic Microbial Ecology*. 2009;56:163–176. .
 83. Goss R, Jakob T. Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae. *Photosynthesis research* [Internet]. 2010;106:103–122. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20224940>.
 84. Alderkamp A-C, de Baar HJW, Visser RJW, Arrigo KR. Can photoinhibition control phytoplankton abundance in deeply mixed water columns of the Southern Ocean? *Limnology and Oceanography* [Internet]. 2010;55:1248–1264. Available from: <http://doi.wiley.com/10.4319/lo.2010.55.3.1248>.
 85. Geider RJ, Greene RM, Kolber Z, MacIntyre HL, Falkowski PG. Fluorescence assessment of the maximum quantum efficiency of photosynthesis in the western North Atlantic. *Deep-Sea Research Part I*. 1993;40:1205–1224. .
 86. Shelly K, Heraud P, Beardall J, Al ET. note interactive effects of PAR and uv-b radiation on PSII electron transport in the marine alga *dunaliella tertiolecta* (chlorophyceae) To better understand the interactions between PAR and UV-B radiation in microalgae. *Journal of Phycology*. 2003;512:509–512. .
 87. Brenon I, Hir P Le. Modelling the Turbidity Maximum in the Seine Estuary (France): Identification of Formation. 1999;525–544. .
 88. Even S, Mouchel JM, Servais P, Flipo N, Poulin M, Blanc S, Chabanel M, Paffoni C. Modelling the impacts

- of Combined Sewer Overflows on the river Seine water quality. *Science of the Total Environment*. 2007;375:140–151. .
89. Malpezzi MA, Sanford LP, Crump BC. Abundance and distribution of transparent exopolymer particles in the estuarine turbidity maximum of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*. 2013;486:23–35. .
 90. Campbell DA, Hurry V, Clarke a K, Gustafsson P, Oquist G. Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation. *Microbiology and molecular biology reviews* : MMBR. 1998;62:667–683. .
 91. Lehman PW. The influence of phytoplankton community composition on primary productivity along the riverine to freshwater tidal continuum in the San Joaquin River, California. *Estuaries and Coasts*. 2007;30:82–93. .
 92. Masojidek J, Grobbelaar J, Pechar L, Koblizek M. Photosystem II electron transport rates and oxygen production in natural waterblooms of freshwater cyanobacteria during a diel cycle. *Journal of Plankton Research*. 2001;23:57–66. .
 93. Macintyre HL, Kana TM, Anning T, Geider RJ. Review Photoacclimation of photosynthesis Irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*. 2002;38:17–38. .
 94. Glover HE, Phinney DA, Yentsch CS. Photosynthetic characteristics of picoplankton compared with those of larger phytoplankton populations, in various water masses in the Gulf of Maine. *Deep Sea Research Part B. Oceanographic Literature Review*. 1985;32:759. .
 95. Cloern JE, Cole BE, Wong RLJ, Alpine AE. Temporal dynamics of estuarine phytoplankton: A case study of San Francisco Bay. *Hydrobiologia*. 1985;129:153–176. .
 96. Napoléon C, Fiant L, Raimbault V, Claquin P. Study of dynamics of phytoplankton and photosynthetic parameters using opportunity ships in the western English Channel. *Journal of Marine Systems*. Elsevier B.V.; 2013;128:146–158. .
 97. Schreiber U, Klughammer C, Kolbowski J. Assessment of wavelength-dependent parameters of photosynthetic electron transport with a new type of multi-color PAM chlorophyll fluorometer. *Photosynthesis research*. 2012 Sep;113:127–144. .
 98. Fujiki T, Taguchi S. Variability in chlorophyll a specific absorption coefficient in marine phytoplankton as a function of cell size and irradiance. 2002; .
 99. Hancke K, Hancke TB, Lasse M, Olsen LM, Johnsen G, Ronnie N. Temperature effects on Microalgal Photosynthesis-Light responses measured by O₂ production , Pulse-Amplitude-Modulated Fluorescence , and 14C assimilation. *Journal of Phycology*. 2008;44:501–514. .
 100. Silsbe GM, Oxborough K, Suggett DJ, Forster RM, Ihnken S, Komárek O, Lawrenz E, Prášil O, Röttgers R, Šicner M, Simis SGH, Van Dijk MA, Kromkamp JC. Toward autonomous measurements of photosynthetic electron transport rates: An evaluation of active fluorescence-based measurements of photochemistry. *Limnology and Oceanography: Methods*. 2015;13:138–155. .
 101. Houliet E, Simis S, Nenonen S, Ylöstalo P, Seppälä J. Basin-scale spatio-temporal variability and control of phytoplankton photosynthesis in the Baltic Sea: The first multiwavelength fast repetition rate fluorescence study operated on a ship-of-opportunity. *Journal of Marine Systems*. Elsevier B.V.; 2017;169:40–51. .
 102. Underwood GJC, Kromkamp J. Primary Production by Phytoplankton and Microphytobenthos in Estuaries. *Advances in Ecological Research*. 1999;29:93–153. .
 103. Nogales J, Gudmundsson S, Knight EM, Pálsson BO, Thiele I. Detailing the optimality of photosynthesis in cyanobacteria through systems biology analysis. *PNAS*. 2011;109:2678_2683. .
 104. Endo T, Asada K. Photosystem I and Photoprotection: Cyclic Electron Flow and Water-Water Cycle. *Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment*. 2008. p. 205–221. .
 105. Johnson X, Alric J. Central carbon metabolism and electron transport in *Chlamydomonas reinhardtii*: Metabolic constraints for carbon partitioning between oil and starch. *Eukaryotic Cell*. 2013;12:776–793. .
 106. Magnien RE, Summers RM, Sellner KG. External Nutrient Sources, Internal Nutrient Pools, and Phytoplankton Production in Chesapeake Bay. *Estuaries*. 1992;15:497. .
 107. van Spaendonk JCM, Kromkamp JC, de Visscher PRM. Primary production of phytoplankton in a turbid coastal plain estuary, the Westerschelde (The Netherlands). *Netherlands Journal of Sea Research*. 1993;31:267–279. .
 108. Sorokin YI, Sorokin PY. Plankton and primary production in the Lena River estuary and in the south-eastern Laptev Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* [Internet]. 1996;43:399–418. Available from: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0272771496900785>.

109. Ning X, Vaultot D, Liu Z, Liu Z. Standing stock and production of phytoplankton in the estuary of the Chang-jiang (Yangste River) and the adjacent East China Sea . *Marine Ecology Progress Series*. 1988;49:141–150. .
110. Hama J, Handa N. Variability of the biomass, chemical-composition and productivity of phytoplankton in kinu-ura bay, Japan during the rainy-season. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 1994;39:497–509. .
111. Hunter-Cevera KR, Neubert MG, Olson RJ, Solow AR, Shalapyonok A, Sosik HM. Physiological and ecological drivers of early spring blooms of a coastal phytoplankter. *Science. American Association for the Advancement of Science*; 2016;354:326–329. .
112. De Sousa ECPM, Tommasi LR, David CJ. Microphytobenthic primary production, biomass, nutrients and pollutants of Santos Estuary (24degreeS, 46degree20'W). Sao Paulo, Brazil. 1998;41:27–36. .
113. Colijn F, de Jonge V, Jonge V De. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 1984;14:185–196. .
114. Passow U. Transparent exopolymer particles (TEP) in aquatic environments. *Progress in Oceanography*. 2002;55:287–333. .
115. Radić T, Kraus R, Fuks D, Radić J, Pečar O. Transparent exopolymeric particles' distribution in the northern Adriatic and their relation to microphytoplankton biomass and composition. *Science of the Total Environment*. 2005;353:151–161. .
116. Thornton D. Diatom aggregation in the sea: mechanisms and ecological implications. *European Journal of Phycology*. 2002;37:149–161. .
117. Engel A. The role of transparent exopolymer particles (TEP) in the increase in apparent particle stickiness (alpha) during the decline of a diatom bloom. *Journal of Plankton Research [Internet]*. 2000;22:485–497. Available from: <http://www.plankt.oupjournals.org/cgi/doi/10.1093/plankt/22.3.485>.
118. Bar-Zeev E, Passow U, Romero-Vargas Castrillón S, Elimelech M. Transparent exopolymer particles: From aquatic environments and engineered systems to membrane biofouling. *Environmental Science and Technology*. 2015;49:691–707. .
119. Villacorte LO, Ekowati Y, Calix-Ponce HN, Schippers JC, Amy GL, Kennedy MD. Improved method for measuring transparent exopolymer particles (TEP) and their precursors infresh and saline water. *Water Research [Internet]*. Elsevier Ltd; 2015;70:300–312. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.watres.2014.12.012>.
120. Hong Y. Studies on Transparent Exopolymer Particles (Tep) Produced in the Ross Sea (Antarctica) and By Phaeocystis Antarctica (Prymnesiophyceae). 1997;376:368–376. .
121. Beauvais S, Pedrotti ML, Villa E, Lemée R. Transparent exopolymer particle (TEP) dynamics in relation to trophic and hydrological conditions in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 2003;262:97–109. .
122. Wurl O, Holmes M. The gelatinous nature of the sea-surface microlayer. *Marine Chemistry*. 2008;110:89–97. .
123. Garcia CM. Hydrodynamics and the spatial distribution of plankton and TEP in the Gulf of Cadiz (SW Iberian Peninsula). *Journal of Plankton Research*. 2002;24:817–833. .
124. Corzo A, Rodriguez-Galvez S, Lubian L, Sangra P, Martinez A, Morillo JA. Spatial distribution of transparent exopolymer particles in the Bransfield Strait, Antarctica. *Journal of Plankton Research*. 2005;27:635–646. .
125. Chowdhury C, Majumder N, Jana TK. Seasonal distribution and correlates of transparent exopolymer particles (TEP) in the waters surrounding mangroves in the Sundarbans. *Journal of Sea Research. Elsevier B.V.*; 2016;112:65–74. .
126. Passow U, Alldredge AL. Distribution, size and bacterial colonization of transparent exopolymer particles (TEP) in the ocean. *Marine Ecology Progress Series. JSTOR*; 1994;185–198. .
127. Azam F, Fenchel T, Field JG, Graf JS, Meiyer-Reil LA, Thingstad F. The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine Ecology*. 1983;10:257–263. .
128. Middelburg JJ, Herman PMJ. Organic matter processing in tidal estuaries. *Marine Chemistry*. 2007;106:127–147. .
129. Heip CHR, Goosen NK, Herman PMJ, Kromkamp J, Middelburg JJ, Soetaert K. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries [Internet]. *Oceanography and Marine Biology*. 1995. Available from: <http://vliz.be/imis/imis.php?module=ref&refid=8311>.
130. Wotton RS. The essential role of exopolymers (EPS) in aquatic systems. *Oceanography and marine biology: an annual review. Aberdeen University Press*; 2004;42:57–94. .
131. Liu H, Buskey EJ. Hypersalinity Enhances the Production of Extracellular Polymeric. *Production*. 2000;77:71–77. .

- Photosynthetic Production of a Marine Phytoplankton Population Using a Stable ^{13}C Isotope. *Marine Biology*. 1983;73:31–36. .
153. Marra J. Approaches to the Measurement of Plankton Production. *Phytoplankton Productivity* [Internet]. Blackwell Science Ltd; 2002. p. 78–108. Available from: <http://dx.doi.org/10.1002/9780470995204.ch4>.
 154. Williams PJB, Robinson C, Sndergaard M, Bentley TL, Lefevre D, Richardson K. observations with the diatom *Skeletonema costatum*. *Journal of Plankton Research*. 1996;18:1961–1974. .
 155. Pei S, Laws EA. Does the ^{14}C method estimate net photosynthesis? Implications from batch and continuous culture studies of marine phytoplankton. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* [Internet]. 2013;82:1–9. Available from: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0967063713001453>.
 156. Hancke K, Dalsgaard T, Sejr MK, Markager S, Glud RN. Phytoplankton Productivity in an arctic fjord (West Greenland): Estimating electron requirements for carbon fixation and oxygen production. *PLoS ONE*. 2015;10:1–23. .
 157. Österblom H, Hansson S, Larsson U, Hjerne O, Wulff F, Elmgren R, Folke C. Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems (New York. Print)*. 2007;10:877–889. .
 158. Costanza R, Arge R, Groot R De, Farberk S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O’Neill R V, Paruelo J, Raskin RG, Suttontk P, van den Belt M. The value of the world ’ s ecosystem services and natural capital. *Nature*. 1997;387:253–260. .
 159. Winder M, Carstensen J, Galloway AWE, Jakobsen HH, Cloern JE. The land-sea interface: A source of high-quality phytoplankton to support secondary production. *Limnology and Oceanography* [Internet]. 2017; Available from: <http://doi.wiley.com/10.1002/lno.10650>.
 160. Souissi S. ZOOGLOBAL project : Etude du ZOOplancton et de ses habitats estuariens dans un contexte de changement GLOBAL. 2017. .
 161. Cole BE, Cloern JE. An empirical model for estimating phytoplankton productivity in estuaries. *Marine Ecology Progress Series*. 1987;36:299–305. .
 162. Arhonditsis GB, Paerl HW, Valdes-Weaver LM, Stow CA, Steinberg LJ, Reckhow KH. Application of Bayesian structural equation modeling for examining phytoplankton dynamics in the Neuse River Estuary (North Carolina, USA). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2007;72:63–80. .
 163. Lucas L V., Cloern JE, Koseff JR, Monismith SG, Thompson JK. Does the Sverdrup critical depth model explain bloom dynamics in estuaries? *Journal of Marine Research* [Internet]. 1998;56:375–415. Available from: <http://www.ingentaselect.com/rpsv/cgi-bin/cgi?ini=xref&body=linker&reqdoi=10.1357/002224098321822357>.
 164. Arndt S, Lacroix G, Gypens N, Regnier P, Lancelot C. Nutrient dynamics and phytoplankton development along an estuary-coastal zone continuum: A model study. *Journal of Marine Systems* [Internet]. Elsevier B.V.; 2011;84:49–66. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2010.08.005>.
 165. Passy P, Le Gendre R, Garnier J, Cugier P, Callens J, Paris F, Billen G, Riou P, Romero E. Eutrophication modelling chain for improved management strategies to prevent algal blooms in the Bay of Seine. *Marine Ecology Progress Series*. 2016;543:107–125. .
 166. Aminot A, Kérouel R. Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines. *Méthodes d’analyse en milieu marin*. 2007. .
 167. Lorenzen CJ. A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*. 1966 Apr;13:223–227. .
 168. Genty B, Harbinson J, Briantais J, Baker NR, Lane C. The relationship between non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and the rate of photosystem 2 photochemistry in leaves. *Photosynthesis research*. 1989;25:249–257. .
 169. Juneau P, Harrison PJ. Comparison by PAM Fluorometry of Photosynthetic Activity of Nine Marine Phytoplankton Grown Under Identical Conditions. *photochemistry and photobiology*. 2005;649–653. .
 170. Schreiber U, Klughammer C, Kolbowski J. High-end chlorophyll fluorescence analysis with the MULTI-COLOR-PAM . I . Various light qualities and their applications . 2011;1–21. .
 171. Eilers PHC, Peeters JCH. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling*. 1988 Sep;42:199–215. .
 172. Passow U, Alldredge AL. A dye-binding assay for the spectrophotometric measurement of transparent exopolymer particles (TEP). *Limnology and Oceanography*. 1995;40:1326–1335. .
 173. Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers Pa, Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*. ACS Publications; 1956;28:350–356. .
 174. Lund JWG, Kipling C, Le Cren ED. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the

- statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*. 1958;11:143–170. .
175. Vault D, Courties C, Partensky F. A simple method to preserve oceanic phytoplankton for flow cytometric analyses. *Cytometry*. 1989;10:629–635. .
 176. Olson RJ, Zettler ER, DuRand MD. Phytoplankton analysis using flow cytometry. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers Boca Raton, FL; 1993;175–186. .
 177. Marie D, Partensky F, Vault D, Brussaard C. Enumeration of phytoplankton, bacteria, and viruses in marine samples. *Current protocols in cytometry*. Wiley Online Library; 1999;11. .
 178. Perkins RG, Honeywill C, Consalvey M, Austin HA, Tolhurst TJ, Paterson DM. Changes in microphytobenthic chlorophyll a and EPS resulting from sediment compaction due to de-watering: opposing patterns in concentration and content. *Continental Shelf Research*. 2003 Apr;23:575–586. .
 179. Jesus B, Mendes CR, Brotas V, Paterson DM. Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution: Modelling the productive biomass and improving ground truth measurements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2006 May;332:60–74. .
 180. Van Kooten O, Snel JFH. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*. 1990;25:147–150. .
 181. Welschmeyer NA. Fluorometric analysis of chlorophyll a in the presence of chlorophyll b and pheopigments. *Limnology and Oceanography*. 1994;39:1985–1992. .
 182. Chiovitti A, Molino P, Crawford SA, Teng R, Spurck T, Wetherbee R. The glucans extracted with warm water from diatoms are mainly derived from intracellular chrysolaminaran and not extracellular polysaccharides. *European Journal of Phycology*. Taylor & Francis Ltd; 2004 May;39:117–128. .
 183. Takahashi E, Ledauphin J, Goux D, Orvain F. Optimising extraction of extracellular polymeric substances (EPS) from benthic diatoms: comparison of the efficiency of six EPS extraction methods. *Marine and Freshwater Research*. 2009. p. 1201–1210. .
 184. Pierre G, Graber M, Rafiliposon BA, Dupuy C, Orvain F, de Crignis M, Maugard T. Biochemical Composition and Changes of Extracellular Polysaccharides (ECPs) Produced during Microphytobenthic Biofilm Development (Marennes-Oléron, France). *Microbial Ecology*. 2012;63:157–169. .
 185. Bradford MM. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*. Elsevier; 1976;72:248–254. .
 186. Forster RM, Kromkamp JC. Modelling the effects of chlorophyll fluorescence from subsurface layers on photosynthetic efficiency measurements in microphytobenthic algae. *Marine Ecology Progress Series*. 2004;284:9–22. .
 187. Kühl M, Jørgensen BB. The light-field of microbenthic communities- radiance distribution and microscale optics of sandy coastal sediments. *Limnology and Oceanography*. 1994;39:1368–1398. .
 188. Falkowski PG, Raven JA. *Aquatic photosynthesis*. 2, illustr ed. Princeton University Press 2007, editor. Princeton University Press; 2007. .
 189. Kaiblinger C, Dokulil MT. Application of fast repetition rate fluorometry to phytoplankton photosynthetic parameters in freshwaters. *Photosynthesis research*. 2006 Apr;88:19–30. .
 190. Babin M, Morel A, Claustre H, Bricaud A, Kolber Z, Falkowski PG. Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems. *Deep Sea Research*. 1996;43:1241–1272. .
 191. Ralph PJ, Ryan KG, Martin A, Fenton G. Melting out of sea ice causes greater photosynthetic stress in algae than freezing in. *Journal of Phycology*. 2007;43:948–956. .
 192. Wilhelm C, Büchel C, Fisahn J, Goss R, Jakob T, LaRoche J, Lavaud J, Lohr M, Riebesell U, Stehfest K, Valentin K, Kroth PG. The Regulation of Carbon and Nutrient Assimilation in Diatoms is Significantly Different from Green Algae. *Protist*. 2006;157:91–124. .
 193. Rijstenbil JW, Mur LR, Wijnholds JJ, Sinke JJ. Impact of a temporal salinity decrease on growth and nitrogen metabolism of the marine diatom *Skeletonema costatum* in continuous cultures. *Marine biology*. Springer; 1989;101:121–129. .

ANNEXES

Claquin P. (coord.), Morelle J., Schapira M, Orvain F., Lopez P., 2018. Projet PROUESSE : « PRODUCTION PRIMAIRE DANS L'ESTUAIRE DE LA SEINE », Annexes du rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 108 p.

1. Méthodes
 - a. Habitat pélagique
 - b. Habitat benthique
 - c. Correction des données PAM sur le microphytobenthos
2. Caractérisation de l'habitat pélagique
3. Caractérisation de l'habitat benthique
4. Expérimentations *in vitro*

POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

Groupement d'Intérêt Public Seine-Aval
Pôle Régional des Savoirs
115, Boulevard de l'Europe
76100 ROUEN
Tél : 02 35 08 37 64
gipsa@seine-aval.fr

En cas d'utilisation de données ou d'éléments de ce rapport, il devra être cité sous la forme suivante :

Claquin P. (coord.), Morelle J., Schapira M, Orvain F., Lopez P., 2018. Projet PROUESSE : « Production primaire de l'estuaire de la Seine », Rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 76 p.

Le GIP Seine-Aval ne saurait être tenu responsable d'évènements pouvant résulter de l'utilisation et de l'interprétation des informations mises à disposition.
Pour tout renseignement, veuillez contacter le GIP Seine-Aval.

Les membres financeurs du GIP Seine-Aval sont :

