

Projet Seine-Aval 5 **H2O**

« Habitats Hétérométriques Originaux »

Aout 2018

Coordination : Sandric Lesourd

Co-auteurs : Jean-Claude Dauvin, Yann Mear, Maxime Navon



TABLE DES MATIERES

RESUME EXECUTIF	4
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	4
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	4
RESULTATS	5
Introduction	5
1 Relation entre structure sédimentaire et la macrofaune benthique : prélèvement in situ et analyses tomographiques	6
1.1 Zone d'étude et stratégie d'échantillonnage	6
1.2 Relation macrofaune habitats en contexte hétérométrie	8
1.2.1 Paramètres abiotiques	8
1.2.2 Distribution verticale de la macrofaune	18
1.2.3 Relation faune habitat	27
2 Action bioturbatrice : expérimentations en mésocosmes	28
2.1 Procédé expérimental et protocole	28
2.2 Résultats	29
2.2.1 Configuration hétérométrie homogène	29
2.2.2 Configuration hétérométrie litée	36
3 Etude des relations entre la répartition spatiale de la macrofaune et celle des habitats sédimentaires hétérométriques à l'échelle de l'estuaire.	39
3.1 Matériels et méthodes	41
3.1.1 Zone étudiée	41
3.1.2 Données biologiques	42
3.1.3 Données environnementales	42
3.1.4 Données hydrologiques (modèle MARS 3D)	43
3.1.5 Analyses des données	44
3.2 Résultats	46
3.2.1 Facies sédimentaires	46
3.2.2 Principales caractéristiques de la macrofaune	47
3.2.3 Structure des assemblages macrobenthiques	48
3.2.4 Caractéristiques et organisation des assemblages benthiques par rapport à leur environnement hydro-morpho-sédimentaire complexe	50
4 Synthèse et discussion	53
4.1 A propos des relations macrofaune habitat à l'échelle de la baie de Seine orientale	53
4.1.1 Distribution des assemblages benthiques	54



4.1.2 Relations entre les facteurs abiotiques et la répartition des espèces	55
4.2 A propos des liens macrofaune habitats à l'échelle de la carotte	57
4.3 A propos de la bioturbation en milieux hétérométriques	60
Conclusion	62
BIBLIOGRAPHIE	65
ANNEXES	74



RESUME EXECUTIF

Le projet H2O se propose d'étudier des habitats spécifiques hétérométriques, de l'échelle de l'estuaire à l'échelle de la carotte. Les questions scientifiques structurent le Projet H2O en deux tâches, toutes organisées vers l'étude de l'hétérogénéité sédimentaire. La première concerne les parties " internes " du sédiment ou à l'interface immédiate. La suivante cherche à qualifier l'hétérogénéité spatiale à l'échelle de l'estuaire aval et de la baie de Seine, pendant la période de 1985 à l'actuel. Le programme H2O a montré l'importance des paramètres autres que sédimentaires (bathymétrie, salinité,) dans la répartition des espèces benthiques. Les modèles statistiques permettent d'expliquer que ces paramètres supportent entre 30 à 89 % de la variance. Il a également mis en évidence le fort intérêt de l'échelle de la carotte pour comprendre les interactions benthos-sédiment, ainsi que l'importance de la dimension verticale pour cette compréhension. Des corrélations entre macrofaune et granulométrie ont pu être établies. L'étude conjointe sédimentaire et biologique a mis en évidence des relations entre faciès sédimentaires et espèces. La répartition verticale des espèces a mis en évidence (1) un maxima d'abondance en surface, et (2) un autre en profondeur supporté par *Kurtiella bidentata* et *Chaetozone spp.* Une première quantification du remaniement sédimentaire par les organismes benthiques de l'estuaire de la Seine a été réalisée. Il est montré le fort potentiel bioturbateur de *L. koreni*. Le couplage in situ / expérimentation, fruit d'une démarche exploratoire aboutie, donne lieu au développement de nombreuses perspectives.

SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

- **Equipe 1** : UMR M2C, Université de Caen

Coordination scientifique : Sandric Lesourd

Autres chercheurs (ou équivalents) : Jean-Claude Dauvin, Maxime Navon, Carole BRUNAUD, Sabrina LUCAS

- **Equipe 2** : GEOCEANO, CNAM INTECHMER

Coordinateur scientifique : Yann Mear

Autres chercheurs (ou équivalents) : Anne MURAT, Emmanuel POIZOT, Sabrina LUCAS

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

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

Acteurs de l'estuaire : Patrice Tournier (GPMR), Olivier Macur (GPMR)

Scientifiques : Romaric Verney (Ifremer), Nicolas Desroy (Ifremer)



Introduction

La couverture sédimentaire de l'estuaire de la Seine est soumise à de fortes variations de nature et de structure, à des pas de temps d'ordre variable, de la saison au siècle. Les remaniements et évolutions de la couverture ont ainsi structuré de nombreux faciès ; les sédiments de l'estuaire de la Seine et des fonds proches sont ainsi largement hétérométriques. La qualité hétérométrique d'un échantillon de sédiment est essentiellement définie par un spectre de répartition plurimodal, déterminant plusieurs populations de tailles distinctes. Les faciès sédimentaires comportant, outre des sables ou des vases, des fractions très grossières, graviers, galets mous, ou débris coquilliers, sont des habitats originaux ; du point de vue de la sédimentologie, ils sont difficiles à caractériser précisément et leur implication dans la dynamique des sédiments est très mal connue. Du point de vue de la biologie, les modes de vie des populations benthiques sont mal connus.

Ce projet s'inscrit dans l'axe 2 " Caractérisation et rôle des habitats " de l'appel à projet Seine-Aval 5, dont l'objectif est l'analyse de la dynamique spatio-temporelle d'occupation des habitats par les espèces. Le projet H2O se propose d'étudier ces habitats spécifiques, à l'échelle de la carotte. Les questions scientifiques structurent le Projet H2O en deux tâches, toutes organisées vers l'étude de l'hétérogénéité sédimentaire. La première concerne les parties " internes " du sédiment ou à l'interface immédiate. La suivante cherche à qualifier l'hétérogénéité spatiale à l'échelle de l'estuaire aval et de la baie de Seine, pendant la période de 1985 à l'actuel.

La tâche 1 portera essentiellement sur l'étude des habitats hétérométriques, à l'échelle de carottes étudiées par imagerie et par prélèvement, étude complétée d'un volet expérimental en laboratoire qui viendra implémenter les données. Cette tâche comporte ainsi un volet terrain significatif, les missions à la mer ayant pour objectifs de collecter (1) dans des sédiments grossiers des carottes (2) de bonne qualité suffisamment peu perturbées pour mesurer les volumes de vie par imagerie. Ces observations seront complétées par une étude en mésocosme afin de reconstituer les caractéristiques de la bioturbation. Cette tâche est supportée par une thèse dont les questions posées sont : comment s'organise la macrofaune dans la colonne de sédiment dans un contexte de sédiments hétérométriques, quelles vont être les modalités de distribution des individus dans un sédiment hétérométrique et comment la macrofaune perturbe la colonne de sédiment ?

La tâche 2 vise à une analyse croisée des bases de données Colmatage sédiment / benthos afin de comprendre les interactions benthos / sédiments hétérométriques, à l'échelle de l'estuaire et de la partie orientale de la Baie de Seine, et selon une échelle de temps décennale. L'objectif est de déterminer l'importance de la granuométrie dans la distribution des organismes benthiques, et ceci par rapports à d'autres paramètres non sédimentaires, tels la bathymétrie ou la vitesse des courants.



1 Relation entre structure sédimentaire et la macrofaune benthique : prélèvement in situ et analyses tomographiques

1.1 Zone d'étude et stratégie d'échantillonnage

La zone d'étude se cantonne à la baie de Seine orientale, du sud du port d'Antifer à la hauteur d'Octeville-sur-mer, jusqu'à l'embouchure de la Seine, au sud du chenal de navigation au niveau des Ratelets (figure 1). Cinq zones ont été préalablement définies selon les types de faciès et les transitions entre faciès, d'après la carte des sédiments superficiels de Lesourd *et al.* (2016).

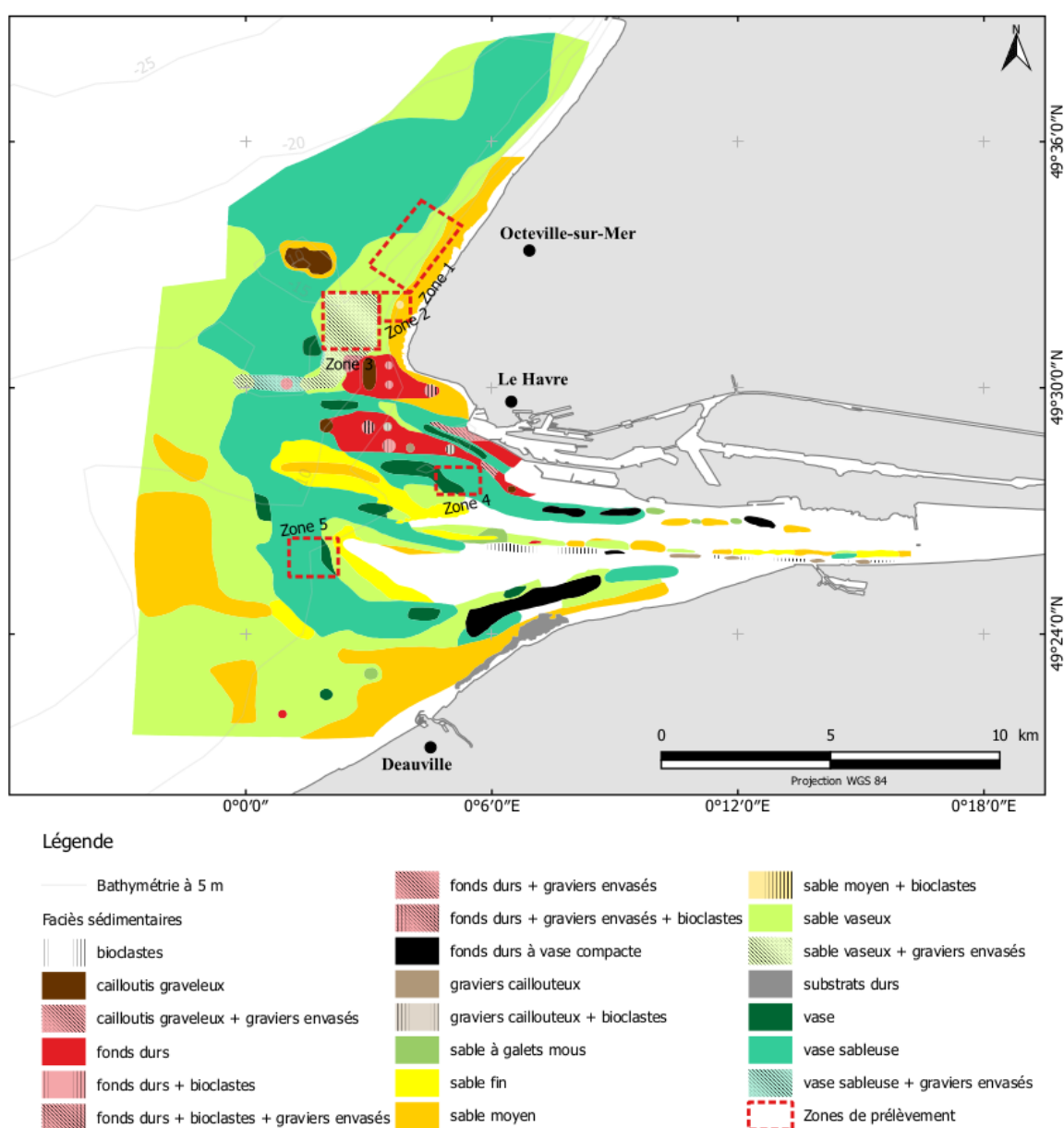


Figure 1 – Carte des zones de prélèvements avec les faciès sédimentaires de surface (Dauvin *et al.*, 2012b; Lesourd *et al.*, 2016)

A partir de ces cinq zones, une première prospection à la benne Shipek lors de la première campagne (du 17 au 20 mars 2015) a été réalisée dans le but de cibler les sites de prélèvements des carottes. Toutes zones confondues, 149 points Shipek ont été échantillonnés selon un maillage de 250 m de largeur et 390 m de longueur. Ces 149 prélèvements ont permis la sélection des points pour les prélèvements des carottes, sélection établie sur la base des observations granulométriques des échantillons selon les critères d'hétérométrie du sédiment et de présence de macrofaune. Ainsi, 11 points ont été définis pour les prélèvements des carottes : 4 points dans la zone 1, 2 points dans la zone 3, 1 point dans la zone 4 et 3 points dans la zone 5 (figure 2 et annexe la).

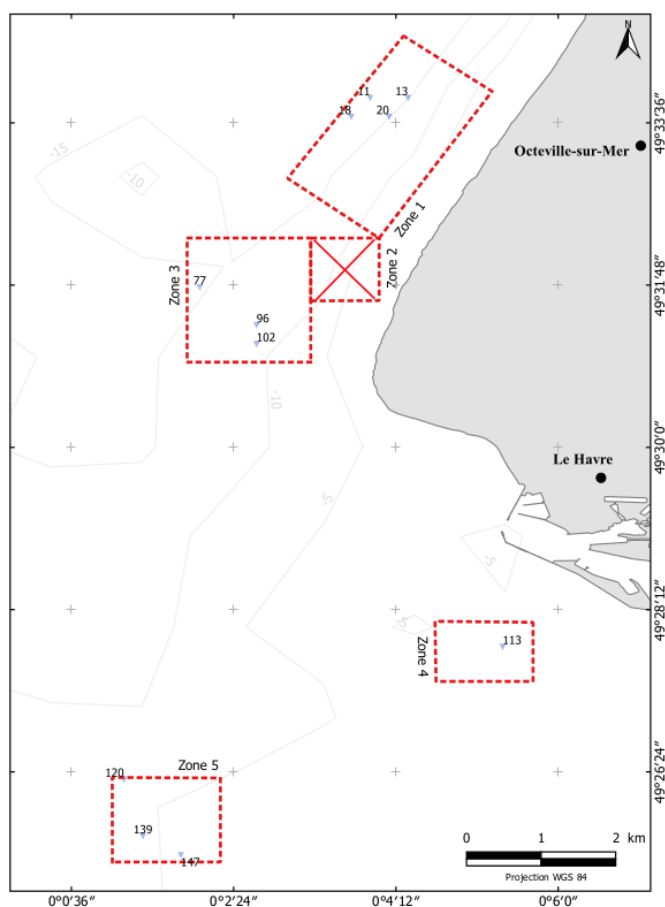


Figure 2 – Carte des points sélectionnés pour les prélèvements de carottes à la benne Flucha.

Aucun point n'a été choisi dans la zone 2. La proximité de la côte contraint un échantillonnage à marée haute du fait de la faible hauteur d'eau, l'incapacité de prélèvement à la benne sur un substrat trop dur sur le point sud-est de la zone et la ressemblance granulométrique des prélèvements avec la zone 3 ont permis d'exclure la zone 2 des prélèvements de carottes.

Les prélèvements de carottes ont été réalisés à la benne Flucha de l'INSU. Pour chaque point, 3 prélèvements ont été effectués afin d'avoir 3 carottes par point. Les carottes ont été obtenues par sous-échantillonnage des boîtes de prélèvements de la benne Flucha. Dans chaque boîte (27 cm de longueur, 24,5 cm de largeur, 42,5 cm de hauteur effective à partir de la lame de fermeture), une carotte pour l'étude de la macrofaune (16 cm de diamètre) et une carotte (8 cm de diamètre) pour les paramètres abiotiques [granulométrie, teneur en eau et matière organique, analyses des éléments chimiques par XRF (Fluorescence par

Rayon-X)] sont prélevées. Les carottes de macrofaune sont placées en circuit ouvert d'eau de mer afin de conserver une température et une oxygénation continues pour maintenir les organismes en vie et limiter leur remontée vers la surface.

Les carottes destinées à l'étude des paramètres abiotiques sont directement découpées à bord afin d'éviter la modification des paramètres jusqu'au retour au laboratoire. Chaque tranche est homogénéisée et sous-échantillonnée en 3 sous-échantillons : 1 pour l'analyse de la granulométrie avec un granulomètre laser Beckman Coulter LS 13 320, 1 pour l'analyse des éléments chimiques par XRF et 1 autre pour l'analyse de la teneur en eau et de la matière organique (totale par la technique de la perte au feu). Ce dernier est directement congelé à bord pour stopper les processus de modification de la matière organique.

Les carottes de macrofaune sont déposées à la station marine de Luc-sur-mer et mise en circuit d'eau de mer ouvert en attendant d'être scannées en position verticale au scanner du laboratoire de Cyceron, sur le site du Ganil du campus 2 de l'Université de Caen Normandie. Les carottes sont ensuite découpées en tranche de 1 cm d'épaisseur de la surface à 5 cm de profondeur, de 2 cm d'épaisseur de 5 cm à 11 cm de profondeur, puis tous les 5 cm jusqu'à la fin de la carotte. Chaque tranche est tamisée sur une maille de 500 µm et fixées au formol 10 %. Les échantillons sont triés, conservés à l'alcool 96 % et identifiés à l'espèce dans la mesure du possible. Les organismes identifiés sont comptés et mesurés sur papier millimétré.

Ce protocole est celui définitif qui a été suivi sauf pour la première campagne, celle du 17 au 20 mars. Pour cette campagne, seules les carottes de macrofaune ont été échantillonnées et découpées comme précisé ci-dessus. Les sous-échantillonnages pour les paramètres abiotiques ont été prélevés dans les tranches homogénéisées des carottes de macrofaune. Donc afin d'avoir une vision plus précise des paramètres abiotiques, le protocole a évolué en ajoutant le prélèvement d'une carotte dédiée aux paramètres abiotiques de 8 cm de diamètre dans la même boîte de prélèvement que la carotte de macrofaune associée.

Durant la campagne de mars (du 17 au 20 mars), les 3 premiers jours de mauvais temps ont pu cependant permettre la prospection des 5 zones à la benne Shipek. Aucun prélèvement n'a pu être effectué durant la campagne de juin qui a été annulée à cause de trop mauvaises conditions de mer. Seule la campagne du 1er au 3 août a été un succès avec un total de 30 carottes prélevées sur 10 points dans les 4 zones. Tous les points initialement prévus ont été échantillonnés ; Au total, 43 carottes ont pu être prélevées (43 prélèvements réussis sur 130 essais, soit un taux de réussite de 33 %) lors des 3 campagnes et sur l'ensemble des 4 zones avec dix des onze points initialement prévus . Pour des raisons de logistiques et de calendrier, 17 carottes sur les 43 ont été sélectionnées (Annexe 1b) pour être analysées .

1.2 Relation macrofaune habitats en contexte hétérométrique

1.2.1 Paramètres abiotiques

1.2.1.1 Structure interne des carottes de macrofaune

Trois faciès sédimentaires sortent de l'ensemble des 17 carottes. La figure 3 présente un scan d'une carotte type de chaque zone. Les carottes de la zone 1 et 3 [respectivement figure 3 (a) et (b)] montrent une configuration sédimentaire très proche avec une matrice sédimentaire

parsemée de graviers représentés par les parties blanches et bien distinctes sur les scans. Étant plus denses que le reste de la matrice sédimentaire, ces graviers ressortent parmi le reste du sédiment. Il n'apparaît pas y avoir de structures régulières à l'intérieur de cette matrice sédimentaire. Ces carottes correspondent au faciès des *graviers envasés*, et même si elles n'appartiennent pas à la même zone initiale ni aux mêmes faciès décrits d'après la carte de Lesourd *et al.* (2016) (figure 1), les carottes de ces 2 zones présentent le même faciès sédimentaire de *graviers envasés*. A contrario, les carottes des zones 4 et 5 [respectivement figure 3 (c) et (d)] présentent des structures sédimentaires régulières en litage. On observe une alternance de bandes blanches représentant les sédiments plus denses et donc plus grossiers, les sables, avec des bandes noires représentant les sédiments fins comme les vases au sens large. Même si certaines irrégularités sont visibles, ces litages montrent une dominance horizontale avec quelques ruptures verticales sans doutes attribuables à la macrofaune. Quand bien même ces carottes présentent un faciès en litage, les carottes de la zone 4 présentent en partie supérieure une zone sans litages qui semble être en mélange alors que les carottes de la zone 5 présentent un litage depuis l'interface eau-sédiment.

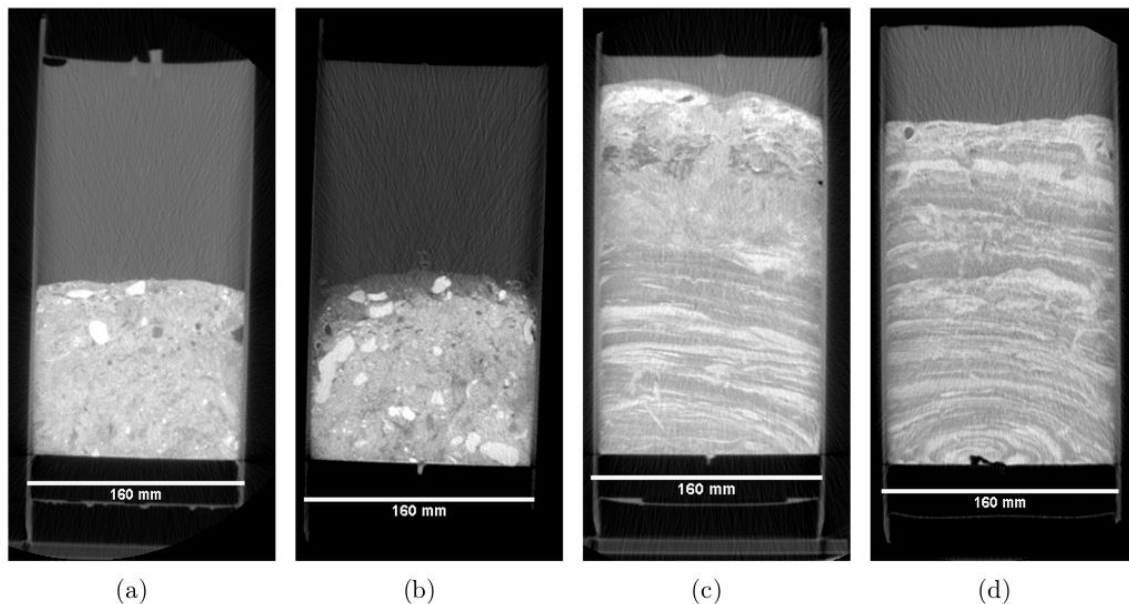


Figure 3 – Résultats des CAT-Scan de 4 carottes types de chaque zone avec en (a) la carotte H2O 163 de la zone 1, en (b) la carotte H2O 188 de la zone 3, en (c) la carotte H2O 200 de la zone 4 et en (d) la carotte H2O 197 de la zone 5

Ainsi, les 3 faciès sédimentaires se dégagent et sont représentés par :

- Les *graviers envasés* (zone 1 et 3) ;
- Les sédiments présentant un mélange en surface et une base litée, dénommé par la suite faciès *en mélange sur une base litée* (zone 4) ;
- Les sédiments *fortement lités* pour un litage depuis l'interface eau-sédiment (zone 5).

La carte présentée en figure 4 montre la répartition de ces 3 faciès sur les zones de prélèvement.

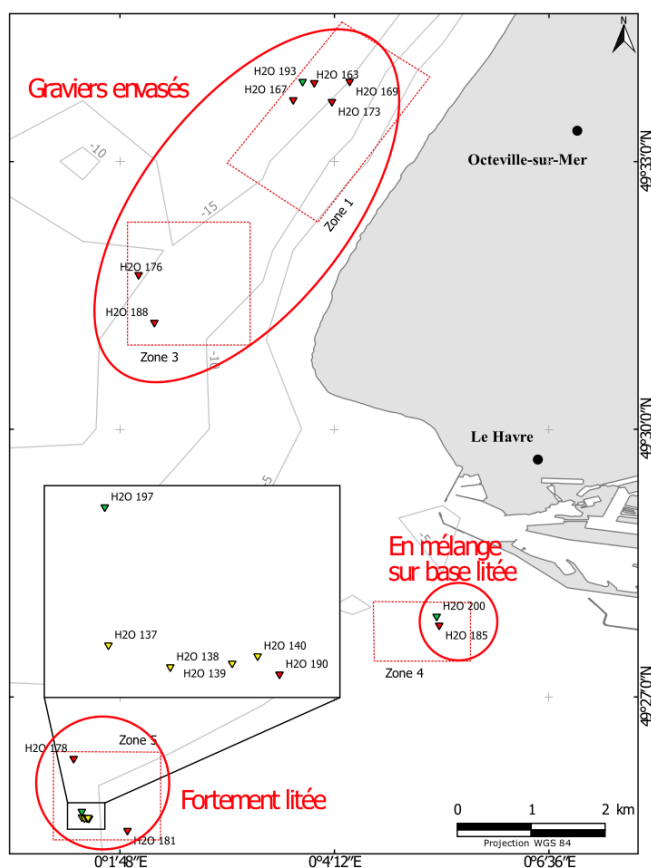


Figure 4 – Carte des 17 carottes sélectionnées pour analyse avec la répartition des 3 faciès.

1.2.1.2 Analyses par granulométrie laser

Quatre populations majeures de tailles se dégagent de l'ensemble granulométrique. La première population se situe entre les fractions les plus fines de 1,5 μm avec les argiles grossières, jusqu'à 18 μm avec les silts moyens et centrée autour de 6-7 μm . La deuxième population est centrée autour de 60 μm et se compose des vases (plus précisément des silts) depuis 18 μm aux sables très fins jusqu'à 150 μm , la troisième population se compose des sables fins (150 μm) aux sables moyens (450 μm), centrée autour de 300 μm et enfin la dernière population, centrée autour de 800 μm , même si la dispersion des courbes est très importante, se compose des sables grossiers (450 μm) aux sables très grossiers (2000 μm) et plus, comme on peut le distinguer avec certaines courbes granulométriques non fermées qui suggèrent la présence de particules de tailles supérieures à 2 mm non analysables par le granulomètre laser. Parmi ces 4 populations de taille, la population des vases grossières et sables très fins et la population des sables fins à moyens (respectivement la 2ème et 3ème population) se détachent comme les populations principales de toutes les carottes confondues (figure 5).

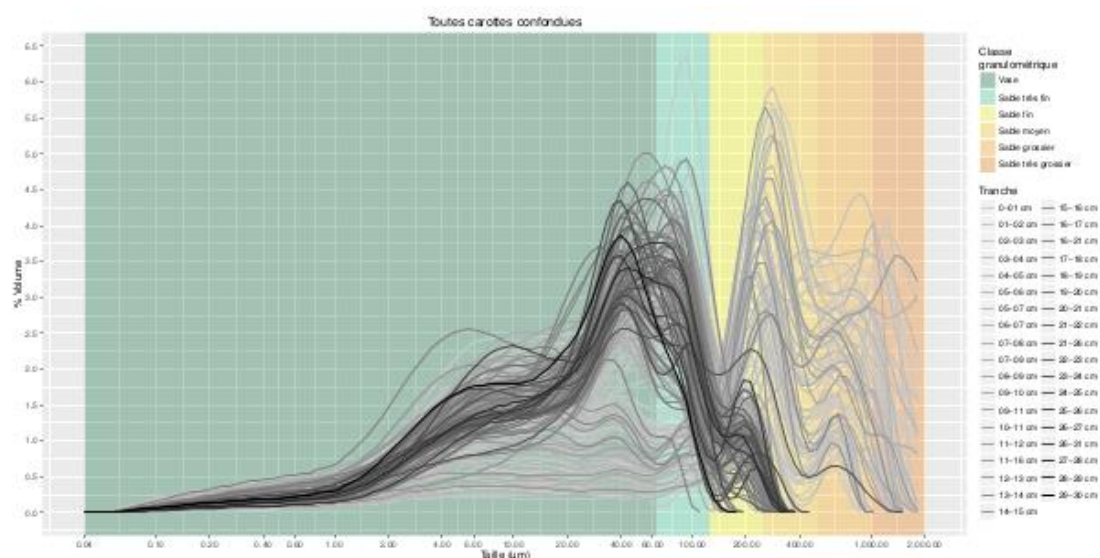


Figure 5 – Courbes des analyses par granulométrie laser de toutes les tranches de toutes les carottes confondues avec leur profondeur, du gris clair pour les tranches de surface au noir pour les tranches les plus profondes. En arrière plan des courbes, la classification granulométrique selon Wentworth (1922) est en représentation colorée.

Bien que les diagrammes ternaires permettent d'avoir une vue d'ensemble de la répartition granulométrique des échantillons et de caractériser leur texture sédimentaire, ils réduisent néanmoins la vision granulométrique complète des échantillons par le groupement en 3 classes. La figure 6 présente l'étendue du spectre granulométrique issue de la granulométrie laser de chaque tranche selon les 3 faciès en fonction de la profondeur. Les populations granulométriques identifiées sur la figure 6 peuvent ainsi être associées aux faciès identifiés.

La première population des fines (1,5 µm à 18 µm) se retrouve dans les 3 faciès. La deuxième population (18 µm à 150 µm) représente la population dominante des faciès lités (*en mélange sur base litée et fortement litée*) mais n'est pas représentative pour le faciès des *graviers envasés*. Au sein de cette population, il semble que deux sous-populations granulométriques soient présentes en mélange. Ces deux sous-populations semblent se séparer à 63 µm avec la première de 18 µm à 63 µm centrée autour de 40 µm et la deuxième sous-population de 63 µm à 150 µm centrée autour de 80 µm. La troisième population (150 µm à 450 µm) est la population dominante du faciès des *graviers envasés*. Elle est également présente pour les faciès lités mais demeure minoritaire.

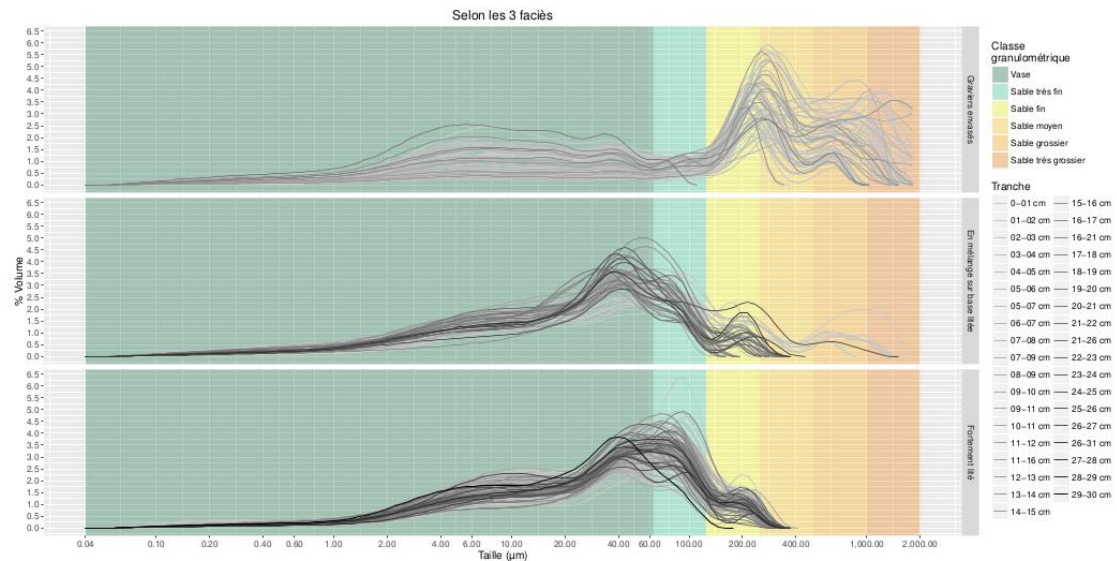


Figure 6 – Courbes des analyses par granulométrie laser de toutes les tranches de toutes les carottes confondues groupées par faciès avec leur profondeur, du gris clair pour les tranches de surface au noir pour les tranches les plus profondes. En arrière-plan des courbes, les classifications granulométriques selon Wentworth (1922) en représentation colorée.

La quatrième population ($> 450 \mu\text{m}$) est uniquement présente pour le faciès des *graviers envasés* même si l'on note quelques tranches en partie supérieure appartenant à cette 4^{ème} population pour le faciès *en mélange sur base litée*. Pour l'ensemble des tranches analysées, 5 populations granulométriques sont discernables par rapport aux 4 populations initiales : $[1, 5 \mu\text{m} ; 18 \mu\text{m} [$; $18 \mu\text{m} ; 63 \mu\text{m} [$; $63 \mu\text{m} ; 150 \mu\text{m} [$; $150 \mu\text{m} ; 450 \mu\text{m} [$; $450 \mu\text{m} ; 2000 \mu\text{m} [$.

Ainsi, à partir de ces 5 populations, 6 nouvelles classes granulométriques sont définies afin de correspondre à ces populations. En effet, la classification classique de Wentworth (Wentworth, 1922) n'est pas optimale par rapport aux distributions granulométriques observées avec par exemple la coupure entre les sables fins à moyens à $250 \mu\text{m}$ qui se situe sur la population centrée à $300 \mu\text{m}$ (figure 7). Ces 6 nouvelles classes coïncident avec les classes des 5 populations granulométriques de l'ensemble des tranches avec une classe de plus sur les particules les plus fines de $0,04 \mu\text{m}$ à $1,5 \mu\text{m}$. Ces 6 nouvelles classes granulométriques sont donc : - Classe 1 $[0, 04 \mu\text{m} ; 1, 5 \mu\text{m} [$; Classe 2 $[1, 5 \mu\text{m} ; 18 \mu\text{m} [$; Classe 3 $[18 \mu\text{m} ; 63 \mu\text{m} [$; Classe 4 $[63 \mu\text{m} ; 150 \mu\text{m} [$; Classe 5 $[150 \mu\text{m} ; 450 \mu\text{m} [$; Classe 6 $[450 \mu\text{m} ; 2000 \mu\text{m} [$.

L'évolution de la granulométrie moyenne de chaque classe par faciès en fonction de la profondeur est présentée en figure 8 avec en (a) la classification granulométrique classique de Wentworth et en (b) la nouvelle classification. Cette nouvelle classification permet une représentation plus précise des vases qui sont ainsi divisées en 3 classes (1 à 3) et de suivre la proportion de chaque population en fonction de la profondeur. La proportion de chaque classe granulométrique reste relativement stable sur toute la profondeur. Aucune corrélation de ces classes granulométriques ne sort avec la profondeur (Annexe 2) bien que 2 coefficients se démarquent du reste avec un r_s de 0,64 et -0,47 respectivement pour la classe 3 et la classe 6 du faciès *en mélange sur base litée*.

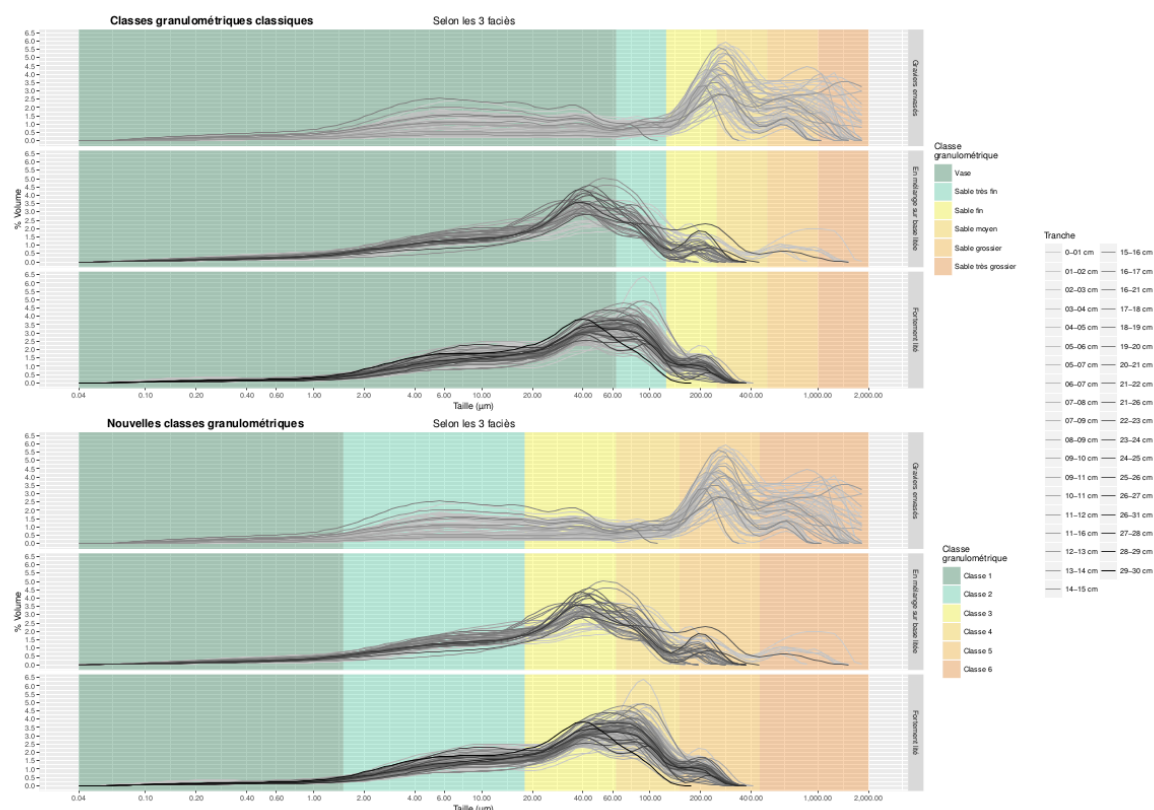
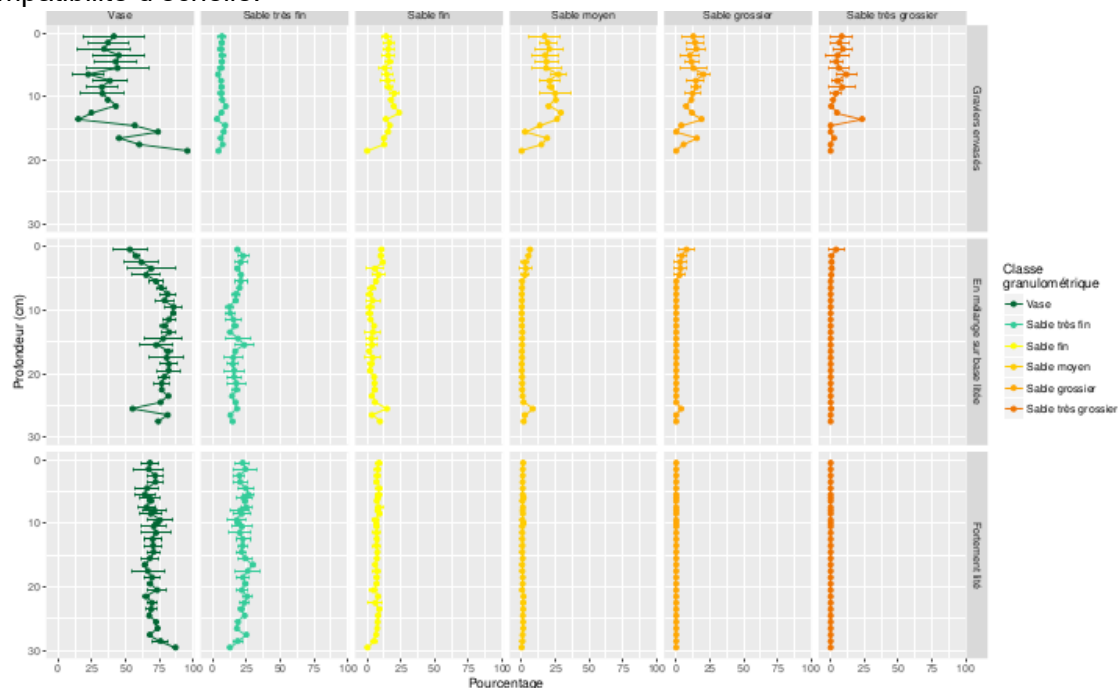


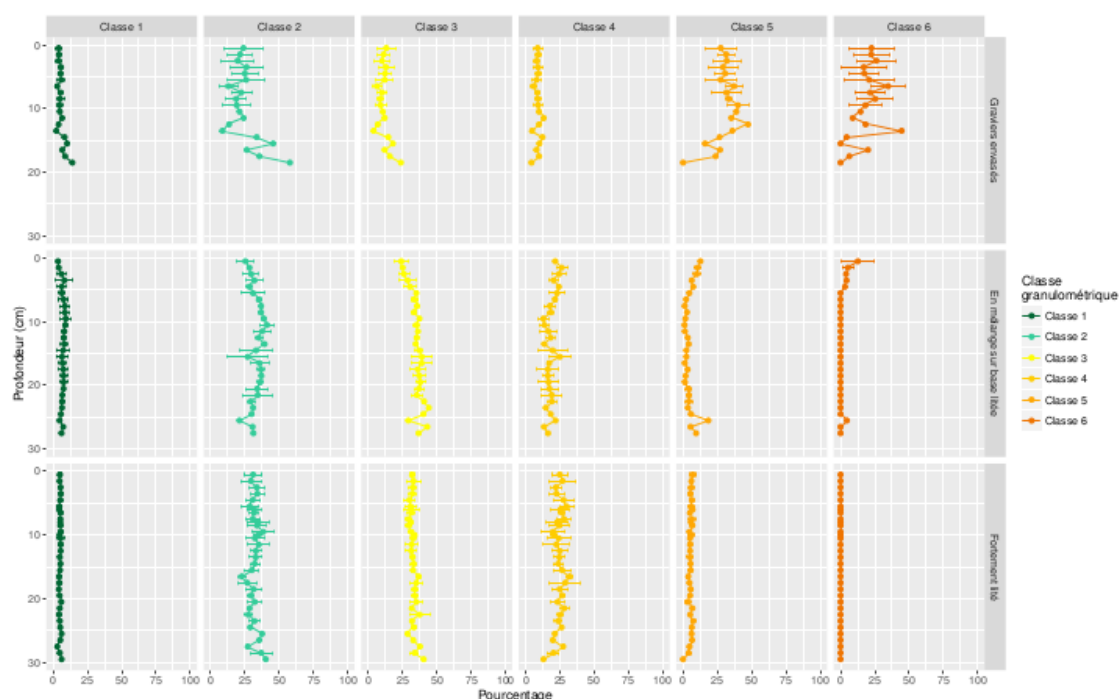
Figure 7 – Comparaisons des spectres granulométriques entre les 3 faciès selon la classification granulométrique issue de Wentworth (1922) (en haut) et la nouvelle classification granulométrique (en bas) issues des observations granulométriques des échantillons.

Les litages observés sur les CAT-Scans (figure 3 et annexe 8) ne se retrouvent pas sur les profils granulométriques moyennés (figure 8) même si une alternance entre les classes fines (2 et 3) et les classes moyennes (4 et 5) est observable sur les profils granulométriques pour chaque carotte. Cependant, la finesse des litages observés sur les CAT-Scans des faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* (annexe 8) ne se retrouve pas sur ces profils granulométriques. En effet, les carottes ont été découpées tous les centimètres. Or, ces litages ont une épaisseur inférieure au centimètre et ne sont pas purement rectilignes. Lors de la découpe, chaque tranche a également été homogénéisée pour les analyses afin d'avoir une vision globale de la tranche. En revanche, les CAT-Scans du faciès des *graviers envasés* (annexe 8) ne montrent pas de structures régulières ni de litages mais semblent montrer une matrice sédimentaire hétérométrique homogène. Les profils granulométriques des carottes de ce faciès montrent quant à eux des alternances entre les proportions des classes fines (2 et 3) et moyenne et grossière (respectivement classes 5 et 6). Cette alternance est particulièrement visible pour la plus grande des carottes prélevées dans ce faciès (H2O 176). La carotte 181 a été prélevée dans la même zone des autres carottes litées, la zone 5. Cette carotte se retrouve certes en bord de la zone mais le choix a été fait également de considérer les zones de prélèvement au vu des très fortes ressemblances des carottes. De plus il est à prendre en compte les périodes de prélèvement qui ne sont pas identiques pour toutes les carottes. Ces regroupements majoritaires sont apparus nécessaires afin de ne pas multiplier les groupes jusqu'à presque faire d'une carotte un groupe sachant leurs différences. Ainsi, la comparaison entre l'observation au scanner montrant les structures internes des carottes et les analyses par granulométrie laser prouvent leur complémentarité en montrant des structures tels les litages sous-estimés par l'analyse granulométrique et inversement dans

le cas du faciès des *graviers envasés* avec des structures non observées sur les CAT-Scans mais observées par les analyses granulométriques. Le fait de ne pas observer la finesse de litages avec les analyses granulométriques résulte dans la résolution de découpe qui est du centimètre. Une résolution plus fine de l'ordre du millimètre pourrait y remédier mais dans ce cas rendrait difficile l'observation et l'étude de la macrofaune et constituerait une incompatibilité d'échelle.



(a) Classification classique de Wentworth (1922)



(b) Nouvelle classification

Figure 8 – Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) selon les 3 faciès.

1.2.1.3 Analyses géochimiques

Pour chaque échantillon, une analyse des éléments chimiques a été réalisée par fluorescence aux rayons-X (XRF) grâce à l'appareil xSORT (Spectro Ametek) du Cnam - Intechmer de Cherbourg. Pour une seule et même mesure, l'appareil permet de mesurer la teneur de 45 éléments.

Dans le cas de cette étude, les analyses se focalisent sur l'élément S (soufre) et le Br (Brome). Le soufre intervenant dans les réactions sulfato-réductrices, la quantité de soufre est plus faible dans un sédiment oxygéné du fait de l'activité de bactéries aérobiques, limitant les réactions de sulfato-réduction (Murat *et al.*, 2016). En effet, les réactions sulfato-réductrices vont se réaliser en zone anoxique lors de la reminéralisation de la matière organique (Jørgensen, 1982; Jørgensen and Kasten, 2006). Ainsi, l'augmentation de la quantité de soufre avec la profondeur indique le passage en zone anoxique et donc l'absence d'oxygène. Le soufre agit comme un proxy de la présence d'oxygène dans le sédiment. Le brome est un élément associé à la matière organique (Price and Calvert, 1977). Associé avec le carbone organique total (COT) par un ratio Br/COT, il devient un indicateur relatif de l'origine de la matière organique, plutôt terrigène ou plutôt dérivé d'algues marines (Mayer *et al.*, 1981).

La distribution des pourcentages de soufre montre très peu de valeurs autour de 0,3 % - 0,35 % avec une première distribution sur des faibles pourcentages (< 0,3 %) et une deuxième distribution sur de plus forts pourcentage (> 0,4 %). La limite de 0,4 % indique le passage dans la zone de sulfato-réduction par l'augmentation des pourcentages de soufre et donc dans la zone anoxique. Ces valeurs de seuil à 0,4 % de soufre pour la zone anoxique sont en accord avec les valeurs trouvées par Murat *et al.* (2016) en baie de Seine orientale.

Les quantités de soufre varient entre une quantité nulle jusqu'à un maximum de 1,27 % avec une moyenne de 0,21 % ($\pm 0,24$) pour toutes les tranches confondues. La figure 9 représente les profils de la teneur en soufre en fonction de la profondeur pour les trois faciès. Le faciès *en mélange sur base litée* est significativement très différent (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,001$) des deux autres faciès *graviers envasés* et *fortement lité* qui sont eux même différent au seuil de 5 % mais non au seuil de 1 % (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} = 0,042$), avec respectivement des moyennes de 0,62 % ($\pm 0,18$), 0,11 % ($\pm 0,16$), 0,1 % ($\pm 0,08$) pour les faciès *en mélange sur base litée*, *graviers envasés* et *fortement lité*.

Les deux faciès *graviers envasés* et *fortement lité* se caractérisent par un environnement oxygéné sur la totalité de leur profondeur, excepté les prélèvements en-dessous de 13,5 cm de profondeur qui se trouvent en zone anoxique pour le faciès des *graviers envasés*. Le faciès *en mélange sur base litée* se particularise par un faciès pratiquement entièrement anoxique sauf les deux premiers centimètres pour une carotte. La variabilité de la teneur en soufre est toutefois importante pour ce faciès. Bien que les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* soient proches par leur granulométrie et leur structure sédimentaire, ils se différencient par leur zone anoxique. Les prélèvements du faciès *fortement lité* se situent en face de l'embouchure de la Seine. La présence d'oxygène sur la totalité de la profondeur pourrait s'expliquer par l'instabilité de l'environnement et le renouvellement sédimentaire fréquent par dépôt-érosion et donc de sédiment oxygéné dans lequel la respiration des communautés benthiques (macrofaune et bactéries) n'ont pas consommé tout l'oxygène disponible .

Concernant le $\text{Br}_{\text{org}}/\text{COT}$ (annexe 3), les données ne permettent pas de donner de conclusions probantes. Les valeurs du rapport pour le faciès *en mélange sur base litée* et le faciès *fortement lité* sont supérieures aux valeurs du faciès des *graviers envasés* indiquant



une matière organique plus marine que la matière organique présente dans le faciès des *graviers envasés*, plus terrigène.

1.2.1.4 Analyses de la teneur en eau et de la matière organique

Les moyennes de ces paramètres sont données sur le tableau 1. Les tests statistiques (ANOVAs, et test post-hoc de Tukey) montrent que les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* ne sont pas différents l'un de l'autre pour la teneur en eau (test post-hoc de Tukey, $p\text{-value} = 0,422$) et pour la matière organique totale (test post-hoc de Tukey, $p\text{-value} = 0,083$) alors que le faciès *graviers envasés* est différent de ces deux faciès ($p\text{-value} < 0,001$). Par contre, les faciès présentent des différences significatives (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,001$) pour le carbone organique total avec des valeurs plus fortes pour les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité*. Ces deux faciès sont plus riches en matière organique que le faciès des *graviers envasés*.

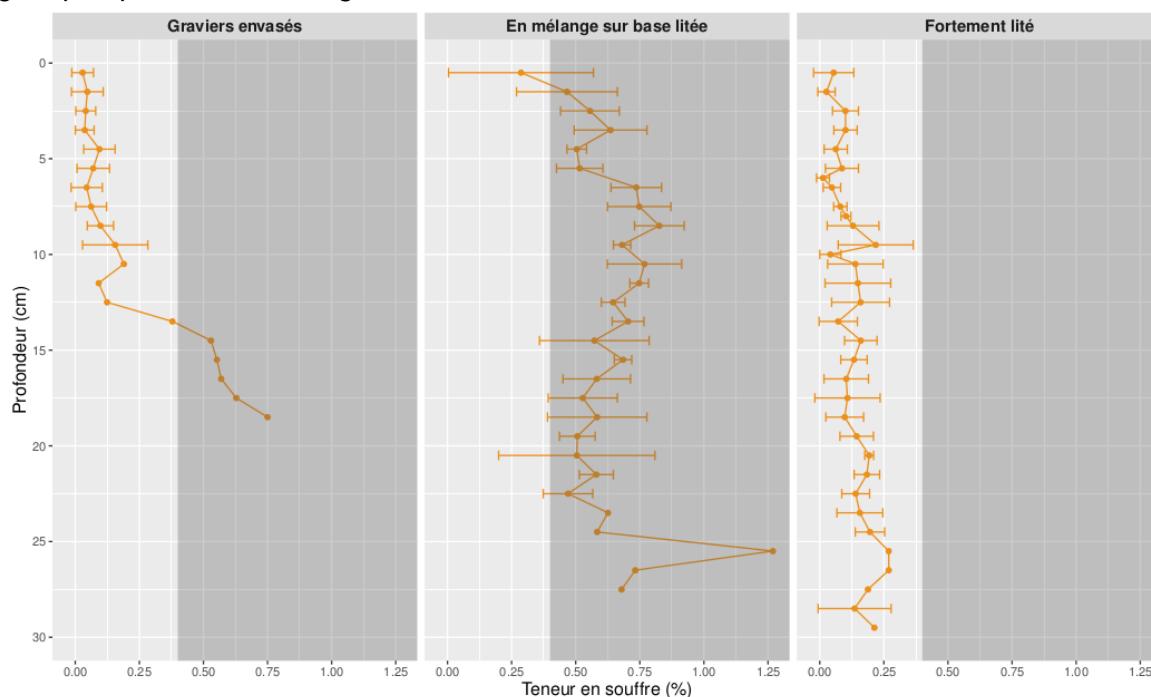


Figure 9 – Profils de la teneur en soufre (%) moyenne (\pm écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès. La partie grisée représente les valeurs supérieures à 0,4 % indiquant la zone anoxique dans laquelle s'effectuent les réactions sulfato-réductrices.

Lorsque l'on s'intéresse aux relations de ces paramètres avec la profondeur, les corrélations de Spearman ne mettent pas en évidence de fortes relations.

	Moyennes des teneurs en eau (%)	Moyennes des teneurs en matière organique (%)	Moyennes des teneurs en COT (%)
Graviers envasés	34,15 ± 9,22	3,22 ± 1,05	0,71 ± 0,23
En mélange sur base litée	70,68 ± 13,26	6,20 ± 1,43	1,13 ± 0,35
Fortement lité	67,81 ± 15,71	5,74 ± 1,37	0,93 ± 0,23
Total	59,66 ± 20,48	5,18 ± 1,76	0,91 ± 0,30

Tableau 1 – Moyennes des pourcentages de teneur en eau, en matière organique et en carbone organique total ainsi que les écarts-types pour la totalité des échantillons et pour chaque faciès

1.2.1.5 Caractérisation abiotique

L'Analyse en Composante Principale (ACP) réalisée sur les données abiotiques (granulométrie, teneur en soufre, rapport Br_{org}/COT , teneur en eau, teneur en matière organique et COT) met bien en évidence les trois faciès déjà identifiés (figure 10). Ainsi les échantillons des *graviers envasés* sont principalement expliqués par les grosses fractions granulométriques (classes 5 et 6). Les échantillons des faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* se distribuent sur l'axe 2 corrélé avec la classe granulométrique 4 ($rs = -0,79$). Excepté les variables de profondeur, les classes 1 et 4, le pourcentage de soufre et le rapport Br_{org}/COT qui sont faiblement corrélées sur l'axe 1, cet axe se caractérise très bien par les autres variables.

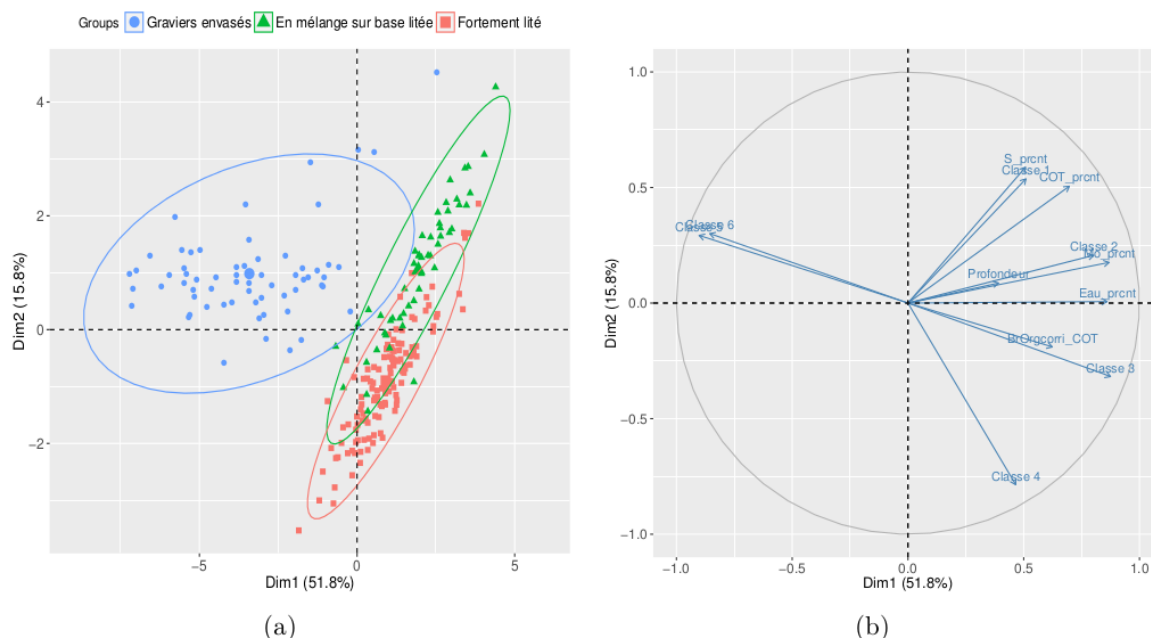


Figure 10 – Résultats de l'ACP projetée sur les axes 1 et 2. La projection des échantillons est présentée en (a) avec les échantillons des graviers envasés en bleu, en mélange sur base litée en vert et fortement lité en rose ainsi que les ellipses de confiance à 95% pour chaque faciès. En (b) sont représentées les variables des facteurs.

Ainsi l'ACP sur la totalité des prélèvements présente une distinction globale entre les faciès lités et le faciès des *graviers envasés*. Les deux faciès lités, *en mélange sur base litée* et *fortement lité* se distinguent également entre eux. La granulométrie est ainsi le facteur le plus discriminant. Afin d'affiner l'analyse des paramètres abiotiques, des ACP sont réalisées indépendamment pour chaque faciès selon les moyennes des paramètres en fonction de la profondeur (Annexe 4a et 4b)

L'analyse des différents paramètres abiotiques montre la différenciation des trois faciès principalement par leur granulométrie. Néanmoins, ces trois faciès diffèrent également par d'autres paramètres. Le faciès *en mélange sur base litée* se dénote par son environnement anoxique par rapport aux deux autres faciès. Le faciès *graviers envasés* se distingue des deux autres faciès par son rapport Br_{org}/COT , sa teneur en eau et en matière organique montrant un faciès moins riche en matière organique avec cette dernière d'origine plus terrigène que pour les deux autres faciès. Les teneurs en COT sont toutes différentes pour les trois faciès avec le faciès *graviers envasés* moins riche que les deux autres.

En regardant les profils des paramètres en fonction de la profondeur pour chacun des faciès, il ne ressort aucune forte corrélation avec la profondeur. Du point de vue granulométrique, la corrélation la plus forte concerne la classe granulométrique 3 du faciès *en mélange sur base litée* avec un r_s de 0,64. Aucune tendance avec la profondeur n'a été mise en évidence, dénotant d'une certaine stabilité de l'environnement abiotique des trois faciès.

1.2.2 Distribution verticale de la macrofaune

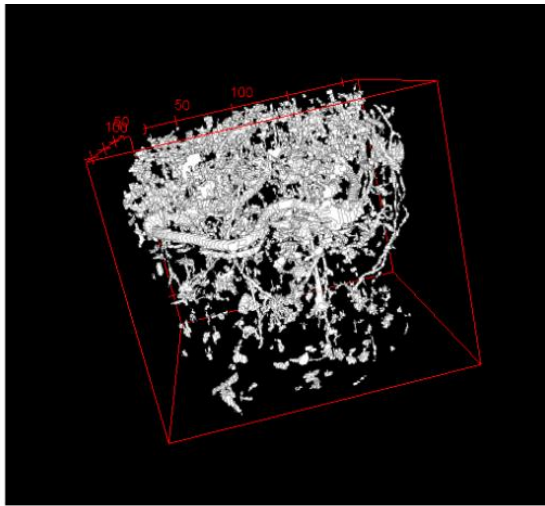
L'analyse verticale des carottes de macrofaune a pour objectif de caractériser la distribution verticale des organismes benthiques, selon 2 modalités: (1) l'observation et la quantification des volumes de vie au sein de la colonne sédimentaire et (2) le découpage des carottes permettant ensuite de caractériser la distribution de la macrofaune en termes d'abondance et de diversité spécifique.

1.2.2.1 Analyse CAT-Scan

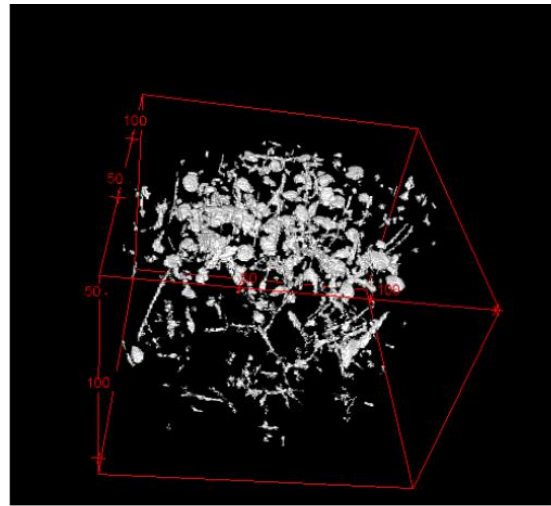
Les analyses au CAT-Scan ont été réalisées par le scanner General Electric healthcare Discovery VCT 64 PET/CT du laboratoire de Cyceron, sur le site du Ganil du campus 2 de l'Université Caen Normandie (résolution de 1,37 px/mm et une taille de voxel de $0,73 \times 0,73 \times 0,625 \text{ mm}^3$). Les images sont restituées par une matrice de 512×512 pixels en nuance de gris après reconstruction par les algorithmes du scanner. Les matières denses sont représentées en blanc et les matières moins denses en noir. Les images sont ensuite traitées à l'aide du logiciel Fiji [<http://imagej.net/Fiji>; Schindelin et al. (2012)]. Selon la division du nombre de voxels de volume de vie (les voxels attribués à des volumes de vie sont seuillés par l'utilisateur) par tranche par le nombre de voxels total de la tranche, on obtient le pourcentage de volume de vie de la tranche.

Visuellement, la quantité des volumes vides pour les faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* semblent plus importante par rapport au faciès *fortement lité* (figure 11).

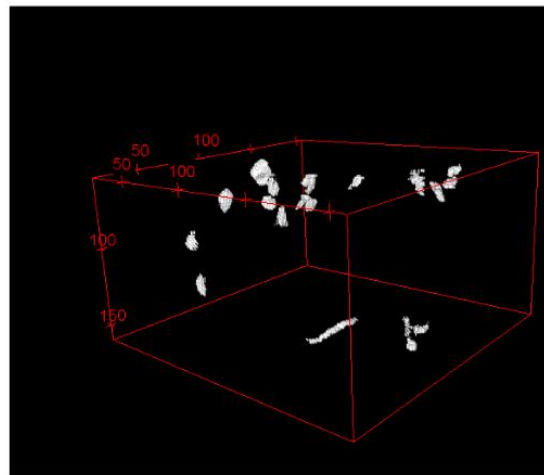




(a) *Gravieres envasés* H2O 163



(b) *En mélange sur base litée* H2O 185



(c) *Fortement lité* H2O 197

Figure 11– Représentation en trois dimensions des volumes vides pur une carotte de chacun des faciès.

Les moyennes des volumes vides en fonction de la profondeur (figure 12) montrent des maximums entre 2 et 4 cm de profondeur pour les faciès *gravieres envasés* et *en mélange sur base litée* (figure 12). Ainsi le maximum de volumes vides pour les *gravieres envasés* est de 7,75 % de volumes vides entre 2 et 3 cm de profondeur pour la carotte H2O 169. Pour le faciès *en mélange sur base litée*, on retrouve un maximum également entre 2 et 3 cm avec 3,60 % de volume vide pour la carotte H2O 185 et entre 3 et 4 cm avec 4,48 % de volume vide pour la carotte H2O 200. Le faciès *fortement lité* présente des valeurs de volume vide très faibles comparées aux deux autres faciès avec un maximum à 0,92 % de volume vide entre 7 et 9 cm de profondeur pour la carotte H2O 181.

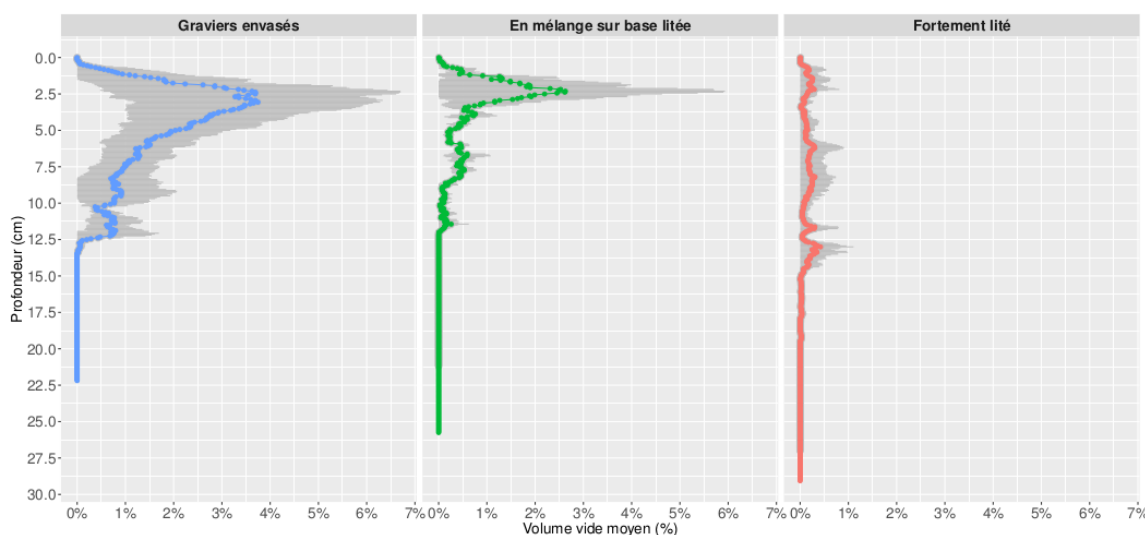


Figure 12 – Volumes de vie moyens en fonction de la profondeur pour chacun des faciès. En gris sont représentés les écart-types.

Ainsi, le faciès *fortement lité* est significativement différent des faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* (test de Kruskal-Wallis, respectivement $p\text{-value} < 0,001$ et $p\text{-value} < 0,005$) ainsi que les faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* entre eux (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,001$). Les trois faciès montrent ainsi une occupation des volumes vides différente avec un maximum entre 2 et 4 cm de profondeur pour les faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* avec une moyenne de 3 à 4 %. Le faciès *fortement lité* se distingue par les faibles volumes vides tout au long de la profondeur ne dépassant pas 1 % en moyenne.

1.2.2.2 Analyse des populations benthiques

Au travers des dix sept carottes sélectionnées pour les analyses, cent soixante quatre tranches ont été découpées. Pour les individus présents dans plusieurs tranches, leur position est attribuée à la tranche contenant la tête de l'individu (Hines and Comtois, 1985). Pour les organismes n'ayant pas de tête à proprement parlé comme les bivalves, leur position est attribuée à la tranche contenant la plus grosse partie du corps de l'individu.

- Analyse des abondances

Du point de vue des abondances, dans le cas des polychètes, seuls les individus contenant une tête ont été dénombrés. Sur l'ensemble des tranches de tous les faciès, un total de 2 709 individus ont été identifiés. Le faciès des *graviers envasés* représente 65,63 % (1 778 individus) de l'abondance totale, le faciès *en mélange sur base litée*, 12,40 % (336 individus) et le faciès *fortement lité*, 21,97 % (595 individus). Aucun individu n'est présent au-delà de 16 cm de profondeur. On retrouve 92,51 % des individus dans les sept premiers centimètres de profondeur et 98,38 % dans les neuf premiers centimètres. Dans ces sept premiers centimètres, deux maxima d'abondance se distinguent, le premier de la surface à deux centimètres de profondeur avec près de 60 % des individus et le deuxième maximum entre 5 et 7 cm de profondeur avec près de 15 % des individus (figure 13). Ces abondances ont ensuite été moyennées par tranche pour chaque faciès, les carottes étant considérées

comme un réplikat du faciès dans lequel il a été prélevé. Le profil particulier à 2 maxima se retrouvent pour les trois faciès.

On constate cependant que, même si les moyennes suivent le même profil pour les trois faciès, avec un maximum en surface et entre 5 et 7 cm, il y a une énorme variabilité au sein des carottes de chaque faciès (tableau 2 et annexe 5). On se rend également compte que les individus présents en-dessous de 10 cm de profondeur sont associés aux prélèvements du faciès *en mélange sur base litée* et qu'aucun individu n'est présent au-delà des 10 cm de profondeur pour les deux autres faciès. Il n'y a pas de corrélations significatives entre le pourcentage de volume de vides et l'abondance de la macrofaune.

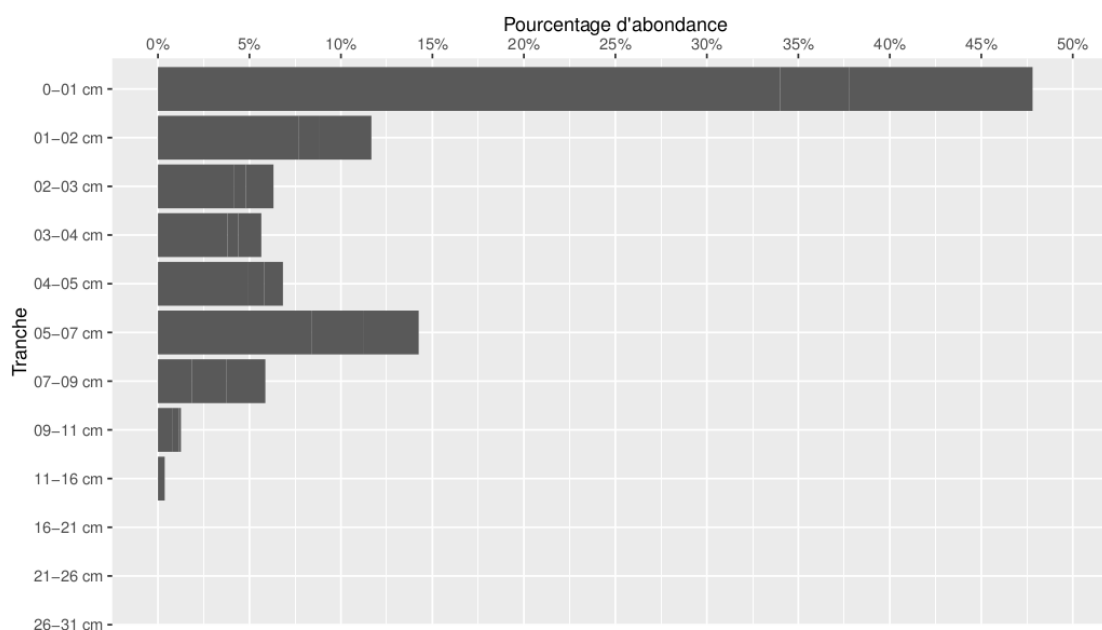


Figure 13– Proportion relative des individus selon la macrofaune pour tous les faciès confondus.

Profondeur (cm)	Graviers envasés	En mélange sur base litée	Fortement lité
0-1 cm	6,98 ± 14,57	4,25 ± 6,91	7,56 ± 15,22
1-2 cm	2,89 ± 3,81	2,00 ± 1,77	3,00 ± 3,17
2-3 cm	2,11 ± 1,88	2,25 ± 1,49	2,05 ± 1,57
3-4 cm	2,51 ± 3,29	2,67 ± 1,86	1,79 ± 1,23
4-5 cm	3,72 ± 7,71	3,29 ± 2,50	1,47 ± 1,12
5-7 cm	9,50 ± 20,22	7,70 ± 10,03	3,86 ± 7,15
7-9 cm	4,55 ± 5,94	6,38 ± 10,04	5,27 ± 6,97
9-11 cm	5,50 ± 5,07	9,00	0,50 ± 0,55
11-16 cm	0	3,33 ± 4,04	0

Tableau 2 – Moyennes (± écart-types) du nombre d'individus par profondeur pour chacun des faciès.

- Analyses faunistiques

Les analyse faunistiques ont été effectuées à l'aide des paramètres faunistiques usuels qui sont la richesse spécifique (S), l'indice de diversité de Shannon (H') et l'indice de l'équitabilité de Pielou (J'). Parmi tous les échantillons, 72 taxa ont été identifiés. Tous n'ont

pu être identifiés à l'espèce pour diverses raisons comme par exemple l'état de l'individu ne permettant pas une identification sûre. Ainsi, les 72 taxa sont composés de 64 identifications à l'espèce, 5 identifications au genre, 1 identification à la famille (Spionidae), 1 au rang de l'ordre (Actiniaria) et 1 au rang du phylum (Nematoda). Sachant que les identifications à la famille Spionidae et l'ordre Actiniaria sont représentés respectivement par 1 seul individu (0,04 % de l'abondance totale), ils ne sont pas pris en compte dans les analyses. Certains individus sont identifiés uniquement au genre. C'est le cas de *Nephtys spp.* Représentant 0,18 % de l'abondance totale (5 individus) qui sont supprimés pour les analyses alors que les individus des *Nephtys* qui ont pu être identifiés à l'espèce ont été conservés. Les *Chaetozone* ont également été identifiés au genre et sont considérés comme une entité taxonomique pour les analyses tout comme *Ensis* représenté par 1 individu et *Harmothoe* par 2 individus. Le phylum des Nematoda est également considéré comme une entité taxonomique pour les analyses. Les noms des espèces ont été actualisés par la base de données WoRMS (WoRMS Editorial Board, 2016) à la date du 24 août 2016.

Sur les 72 taxa, la richesse spécifique est de 69 taxa pour la totalité des prélèvements. Le faciès des *graviers envasés* est le plus diversifié avec 59 taxa et un indice de Shannon de 4,25. Les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* sont proches en termes de diversité avec respectivement 25 et 20 taxa et un indice de Shannon de 3,23 et 3,07. L'équitabilité est semblable pour les 3 faciès (de 0,69 à 0,72) et montre que les faciès ne sont pas dominés par une seule espèce.

Pour compléter l'analyse de la diversité, des diagrammes rang-fréquence ont été utilisés (figure 14) ils montrent des courbes concaves vers le haut indiquant des communautés équilibrées avec un nombre d'espèce d'abondance moyenne sans dominance d'un petit groupe d'espèces. Toutefois, le faciès des *graviers envasés* se distingue des deux autres faciès au niveau de la fin de la courbe. En effet, les deux faciès lités montrent une augmentation des espèces rares par l'inflexion en fin de courbe et donc, d'après l'interprétation de Frontier (1969) indiquerait des communautés et un écosystème moins stable que le faciès des *graviers envasés*.

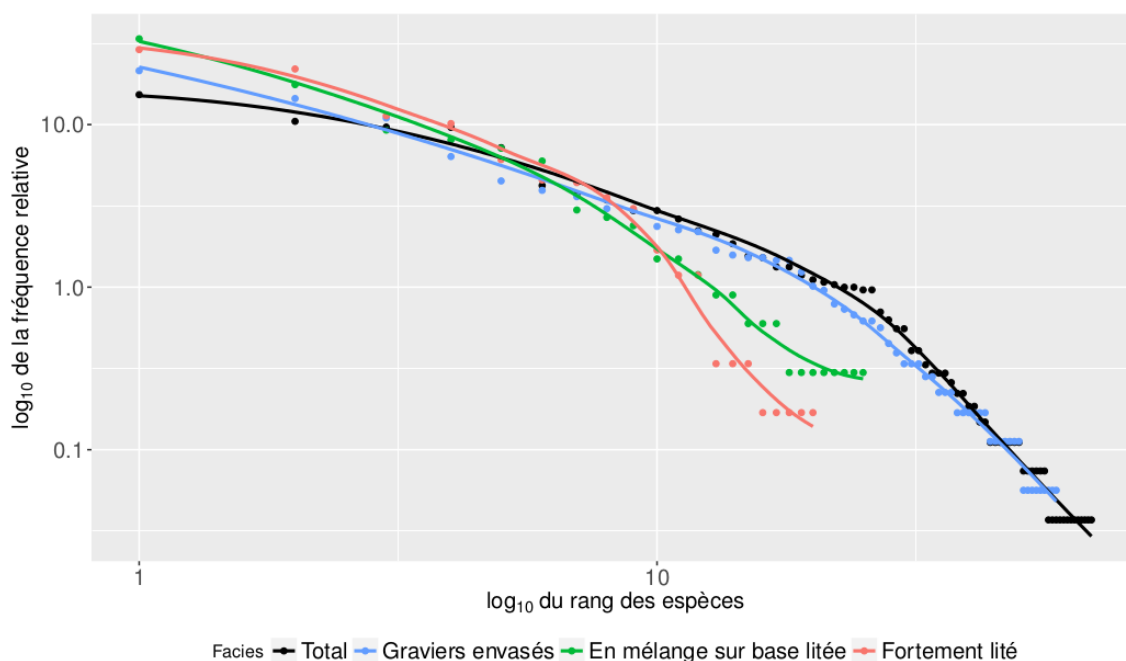


Figure 14 – Diagrammes rang-fréquences réalisés pour chacun des faciès et la totalité des échantillons.

Le pourcentage d'abondance relative de chaque espèce par faciès est présenté en annexe 9. Ainsi, parmi toutes les espèces, on retrouve 42 espèces présentes dans un seul faciès (34 pour les *graviers envasés*, 2 pour *en mélange sur base litée* et 6 pour *fortement lité*). Huit espèces sont présentes dans les trois faciès et 19 sont présentes dans deux faciès : 13 dans les *graviers envasés* et *en mélange sur base litée*, 4 dans les *graviers envasés* et *fortement lité* et 2 dans *en mélange sur base litée* et *fortement lité*. Parmi l'ensemble des espèces, 11 ont une abondance relative par faciès supérieur à 5 % (annexe 9). Le faciès *graviers envasés* est dominé par les Chaetozone (21,45 %), les Ampharete baltica (14,47 %) et les Phoronis psammophila (10,98 %), ces derniers étant présents uniquement dans ce faciès. Le faciès *en mélange sur base litée* est quant à lui dominé par le bivalve *Kurtiella bidentata* représentant 33,73 % de l'abondance totale de ce faciès, un autre bivalve *Abra alba* (17,61 %), les Chaetozone (9,25 %) et les *Owenia fusiformis* (7,16 %). Enfin, pour le faciès *fortement lité*, on retrouve les mêmes espèces dominantes que le faciès *en mélange sur base litée* avec les *Abra alba* (28,93 %), les *Kurtiella bidentata* (22 %), les *Owenia fusiformis* (11,34 %) puis les Parvicardium scabrum avec 10,15 % de l'abondance totale du faciès, et uniquement présent de ce faciès.

Les profils des indices de diversité calculés sur les abondances moyennes par profondeur pour chacun des faciès (figure 15) montrent une décroissance globale des trois paramètres en fonction de la profondeur. On remarque cependant des valeurs plus importantes de l'équitabilité entre 1,5 et 2,5 cm de profondeur, et ceci pour les trois faciès. Ce profil se retrouve pour l'indice de diversité mais seulement pour le faciès *graviers envasés*, alors que pour le faciès *en mélange sur base lité* il décroît constamment et pour le faciès *fortement lité*, il reste constant et décroît à partir de 6 cm de profondeur. Ces profils montrent donc un maximum de diversité avec une bonne représentation de chaque espèce entre 1,5 et 2,5 cm de profondeur pour le faciès des *graviers envasés*. Le faciès *en mélange sur base litée* montre une diversité plus importante en surface, qui décroît avec la profondeur mais avec une bonne représentativité des espèces présentes ($0,73 < J' < 0,91$) jusqu'à 6 cm de profondeur, et la dominance de quelques espèces en profondeur. Le faciès *fortement lité* présente une diversité constante jusqu'à 6 cm de profondeur mais son équitabilité augmente jusqu'à cette profondeur, indiquant une surface sédimentaire dominée par un nombre d'espèces plus petit qu'en profondeur avec une diversité certes légèrement plus faible mais une meilleure représentativité de chaque espèce en terme d'abondance.



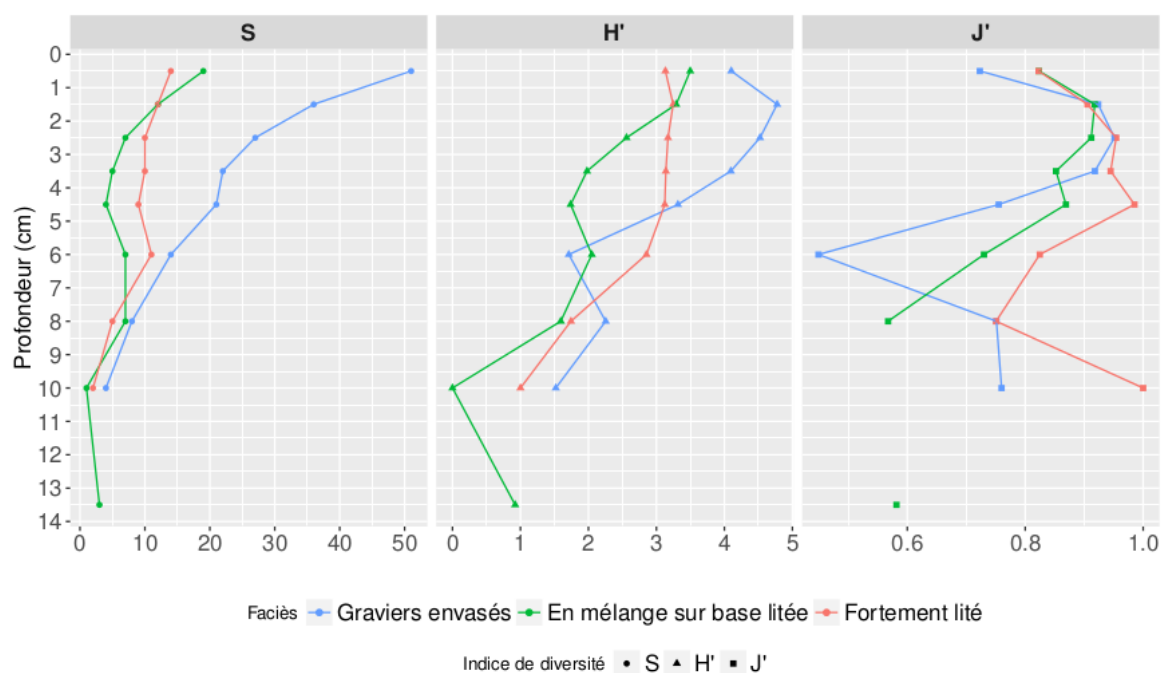


Figure 15 – Richesse spécifique (S), indice de Shannon (H') et équitabilité de Pielou(J') calculés sur les abondances moyennes de chaque espèce par profondeur pour chaque faciès.

Selon la répartition en fonction de la profondeur, les polychètes et bivalves sont les phylums dominants (figure 16). Les polychètes restent le groupe majoritaire sur toute la profondeur pour le faciès des *gravieres envasés* sauf à la base des carottes où les phoronides représentent 54,55 % des individus. En surface, on retrouve l'ensemble des phylums identifiés. Pour les deux autres faciès, les bivalves dominent sur presque toute la profondeur, excepté entre 2 et 3 cm de profondeur où les polychètes sont majoritaires par rapport aux bivalves. Ils sont également majoritaires entre 3 et 4 cm et 10 cm de profondeur pour le *faciès fortement lité*. Les pourcentages de chaque phylum en fonction de la profondeur pour chacun des faciès sont présentés dans l'Annexe 9.

Concernant ces deux groupes, les annexes 6 et 7 présentent la distribution verticale de chaque espèce des polychètes et des bivalves en fonction de la profondeur pour chacun de faciès. La largeur des barres grisées correspond à l'abondance relative de l'espèce à la profondeur de la barre. Ainsi, pour une espèce donnée, la somme des barres représente 100 % de l'abondance de l'espèce dans le faciès concerné. Les pourcentages de l'abondance relative de chaque espèce en fonction de la profondeur pour chacun des faciès sont représentés en annexe 9 dans les tableaux 9.3 pour les polychètes et J.4 pour les bivalves. Afin de rendre plus lisible les figures, seules les espèces étant présentes à plusieurs profondeurs sont représentées.



Figure 16 – Pourcentage d'abondance relative des phylums en fonction de la profondeur pour chacun des faciès.

Concernant les polychètes, bien que la majorité des individus se situe proche de la surface (figure 13), certaines espèces ont leur maximum d'abondance plus en profondeur. Ainsi, les Chaetozone présentent une abondance maximale à 6 cm de profondeur dans le faciès des *graviers envasés* et 8 cm de profondeur dans le faciès *en mélange sur base litée*. L'espèce *Pholoe baltica*, présente dans les trois faciès montre une distribution différente pour le faciès *en mélange sur base litée* où son maximum d'abondance se partage entre la surface et 6 cm de profondeur alors qu'elle est plutôt inféodée à la surface dans les deux autres faciès *graviers envasés* et *fortement lité*. *Lagis Koreni* montre également un profil différent avec une présence plus importante proche de la surface pour le faciès *graviers envasés* alors qu'elle est plus en profondeur pour les deux autres faciès avec un maximum d'abondance entre 5 et 8 cm pour le faciès *en mélange sur base litée* et un maximum à 8 cm de profondeur pour le faciès *fortement lité*. Pour les espèces de bivalves, comme pour les polychètes, beaucoup sont inféodés à la surface et ce quelque soit le faciès. C'est notamment le cas pour les *Abra alba* et *Nucula nitidosa* qui ont leur maximum d'abondance entre 0 et 1 cm de profondeur pour les trois faciès. Une autre espèce maintient sa distribution en profondeur pour les trois faciès, *Kurtiella bidentata*. Cette espèce présente des maxima d'abondance entre 5 et 9 cm de profondeur pour les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* et légèrement plus variable pour le faciès *graviers envasés*, entre 3 et 4 cm de profondeur.

Afin d'analyser la similarité entre les différentes profondeurs par rapport au cortège d'espèces identifiées, une analyse multivariée d'ordination multidimensionnelle non métrique (nMDS) (Clarke, 1993) a été effectuée. Les résultats de l'analyse sont présentés par la figure 17. L'analyse montre trois principaux groupes encerclés sur la figure. Les profondeurs du faciès des *graviers envasés* représentent un groupe (ellipse de gauche, labels en bleu) alors que les profondeurs des deux autres faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* sont regroupées (ellipse centrale, labels en vert et rose). On note cependant que la profondeur FL.09-11cm est isolée des groupes et représente un groupe en elle même. Ces

regroupements ont été testés grâce à une analyse de similarité (ANO- SIM) (Clarke, 1993). Cette analyse permet de tester les regroupements issus d'analyses de similarité. Elle permet de montrer que les individus d'un groupe sont plus semblables que les individus des autres groupes. Ainsi, les trois groupes identifiés sont significativement différents (ANOSIM, $p\text{-value} < 0,005$). A l'intérieur de ces trois principaux groupes, sept sous-groupes ont également été mis en évidence (ANOSIM, $p\text{-value} < 0,005$) et sont représentés par des polygones ou un trait lorsqu'il n'y a que 2 éléments dans le groupe, à l'intérieur des ellipses (figure 17). De cette façon, on retrouve un premier groupe des profondeurs de surface dans le faciès des *graviers envasés*, de la surface jusqu'à 5 cm de profondeur. Ce groupe des échantillons de surface se distingue également dans les deux autres faciès avec un groupe des profondeurs jusqu'à 2 cm de profondeur pour le faciès en mélange sur base litée et jusqu'à 7 cm de profondeur pour le *faciès fortement litée*. Les profondeurs supérieures se regroupent ensuite avec les échantillons entre 5 et 11 cm de profondeur pour le faciès *graviers envasés* et entre 2 et 9 cm pour le faciès *en mélange sur base litée* avec dans ce même groupe les échantillons entre 7 et 9 cm du *faciès fortement litée*. Puis les échantillons profonds forment le groupe entre 9 et 11 cm pour le faciès *en mélange sur base litée* et le groupe 09-11 cm du *faciès fortement litée* reste isolé.

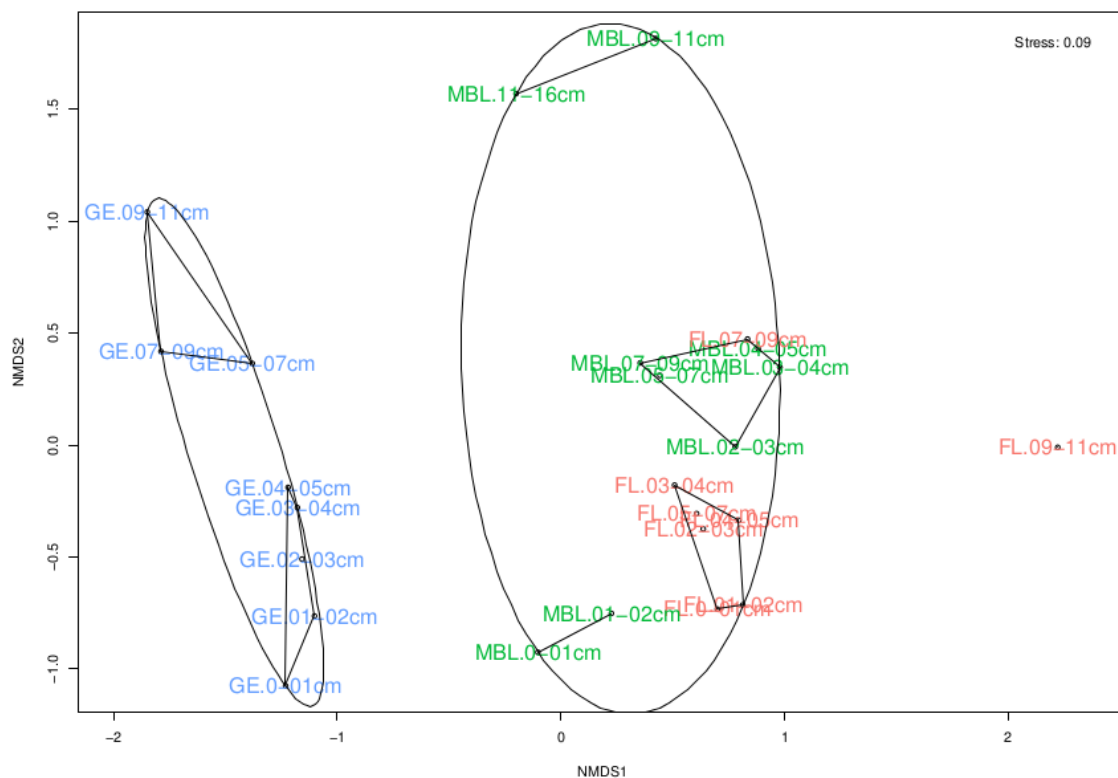


Figure 17 – nMDS réalisée à partir des données d'abondances moyennées par tranche pour chacun des faciès. Chaque faciès est représenté par une couleur, bleu pour graviers envasés (GE), vert pour en mélange sur base litée (MBL) et rose pour fortement litée (FL). Les profondeurs sont associées au nom de chaque faciès.

- Analyses des tailles

Pour tous les faciès, on observe une tendance à l'augmentation des tailles des individus en fonction de la profondeur à l'exception de l'espèce de petite taille *Kurtiella bidentata* qui présente une taille constante sur toutes les profondeurs à laquelle elle est trouvée.

1.2.3 Relation faune habitat

Afin de mettre en évidence une éventuelle relation entre la macrofaune et son habitat, une analyse multivariée a été réalisée sur les données d'abondances moyennes par profondeur et par faciès contraintes par les paramètres abiotiques moyennés de la même manière. L'analyse utilisée est une Analyse Canonique de Redondance (ACR) sur données transformées (transformation-based Redundancy Analysis, Legendre and Legendre, 2012). Lorsque deux paramètres abiotiques sont fortement corrélés entre eux ($r_s > |0,80|$), l'un des deux paramètres est supprimé puisqu'ils apportaient des informations redondantes dans l'analyse (Dormann *et al.*, 2013). Les résultats de la *tb-RDA* effectuée sur la totalité des paramètres abiotiques (la profondeur, les classes granulométriques 1, 2, 4 et 5, les pourcentages de teneur en eau, en COT et en soufre, et le rapport Br_{org}/COT) montrent que l'ensemble des paramètres abiotiques expliquent 66,44 % de la variance totale des abondances d'espèces ($R^2 = 0,66$ et $R^2_{adj} = 0,46$, test par permutation, $p\text{-value} < 0,001$).

La combinaison de paramètres abiotiques la plus parcimonieuse est composée du paramètre de profondeur, des classes granulométriques 1, 4 et 5, de la teneur en COT et de la teneur en soufre, expliquant 61,38 % de la variance totale ($R^2 = 0,61$ et $R^2_{adj} = 0,49$, test par permutation, $p\text{-value} < 0,001$) avec 46,54 % de la variance sur les deux premiers axes (figure 18). La distribution des échantillons de macrofaune selon ces six paramètres présente une séparation de la communauté macrobenthique des *graviers envasés* et des faciès lités (*en mélange sur base litée* et *fortement lité*) sur l'axe horizontal et une séparation selon l'axe vertical selon la profondeur. On a donc une structuration de la communauté macrobenthique selon deux gradients principaux. Un premier gradient selon la granulométrie avec en opposition les classes 4 et 5, séparant le faciès des *graviers envasés* des faciès lités. Le second gradient se fait majoritairement par la profondeur et également par la classe granulométrique 1 et la teneur en soufre séparant les espèces de surface des espèces plus profondes.

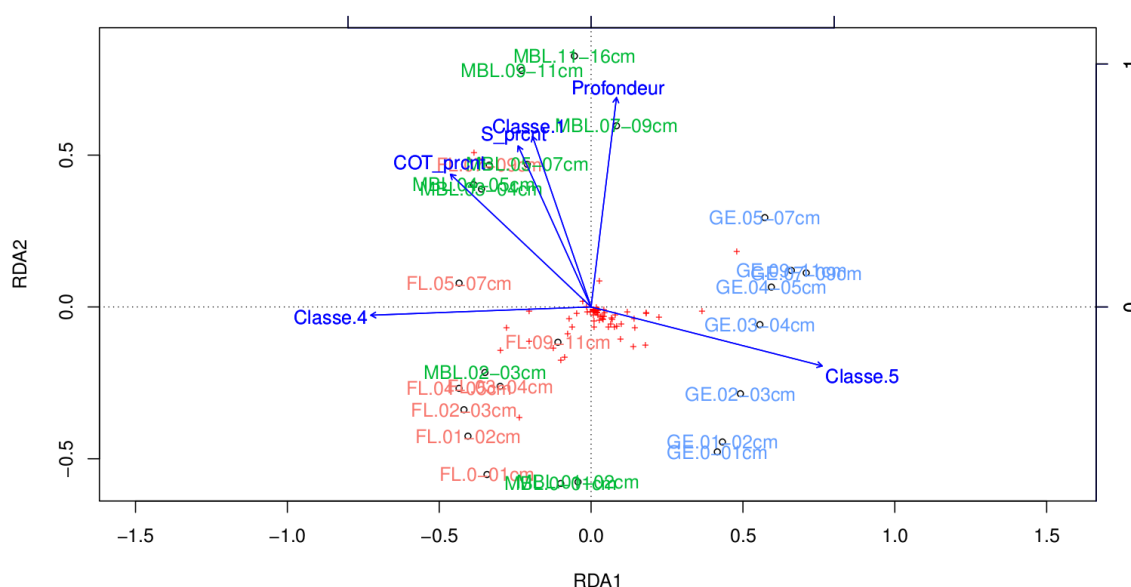


Figure 18 – Représentation de la *tb-RDA* de la macrofaune contrainte par la combinaison des paramètres abiotiques la plus parcimonieuse d'après la méthode "Forward selection". Ces paramètres environnementaux sont représentés par les flèches bleues. Chaque faciès est représenté par une couleur, bleu pour graviers envasés (GE), vert pour en mélange sur base litée (MBL) et rose pour fortement lité (FL). Les profondeurs sont associées au nom de chaque faciès.

2 Action bioturbatrice : expérimentations en mésocosmes

2.1 Procédé expérimental et protocole

Le procédé expérimental suit une méthode largement utilisée, l'emploi de traceurs, des luminophores, pour suivre le trajet d'une particule sédimentaire. Le principe général de la méthode, qui a été mise en place en collaboration avec le laboratoire EPOC, à la station marine d'Arcachon de l'Université de Bordeaux 1, consiste à déposer des luminophores à la surface du sédiment dans lequel des organismes ont préalablement été introduits. Après un laps de temps défini selon les objectifs scientifiques, le sédiment est découpé en tranche et les luminophores sont dénombrés dans chacune des tranches. De cette manière, des profils verticaux du nombre de luminophores sont obtenus en fonction de la profondeur et permettent d'observer le remaniement sédimentaire induit par les organismes présents dans le sédiment. A partir de ces profils, l'utilisation d'un modèle du remaniement sédimentaire biodiffusif et advectif (Maire, 2006), permet de quantifier ce remaniement et d'obtenir un coefficient de bioturbation exprimé en $\text{cm}^2.\text{an}^{-1}$.

Dans le cas de cette étude, quatre séries d'expérimentations ont été réalisées, suivant le même protocole. La granulométrie est le seul paramètre à avoir été modifié. Ainsi, les quatre expérimentations se scindent en deux conditions granulométriques. Les deux premières séries expérimentales ont été réalisées avec un sédiment hétérométrique homogène, c'est-à-dire qu'il a préalablement été mélangé afin qu'il n'y ait pas de structuration du sédiment. Les deux dernières séries expérimentales sont également réalisées en conditions hétérométriques mais dans ce cas, le sédiment est organisé en litage. Pour chacune des deux configurations expérimentales, deux mélanges sédimentaires sont testés (tableau 3). Les organismes, préalablement mesurés, sont ensuite déposés à la surface du sédiment.

		Vase ($< 63 \mu\text{m}$)	Sable très fin [100 ; 160 μm [Sable fin [160 ; 315 μm [Sable moyen à grossier [400 ; 1000 μm [
En mélange	Exp 1	30 %	70 %		
	Exp 2	40 %	20 %	20 %	20 %
Litée	Exp 3	•	•		
	Exp 4	•		•	

Tableau 3 – Composition granulométrique des sédiments utilisés pour les expérimentations. Les points (•) représentent la granulométrie de chaque couche pour les expérimentations en litage.

L'ajout des luminophores se fait au moins un jour après l'enfouissement des organismes. Pour les expérimentations des configurations en mélange (Exp 1 et 2), 10 g de luminophores sont déposés à la surface du sédiment. Les luminophores, d'une densité de 2,65 g.m^{-3} semblable à celle du sédiment, sont utilisés suivant deux couleurs afin de distinguer deux gammes de taille. Les luminophores avec une fluorescence vertes seront dénommés luminophores verts par la suite, correspondent aux tailles les plus fines, entre 40 μm et 100 μm , et les luminophores rouges pour les plus grosses gamme de taille, de 125 μm à 400 μm . Après 15 jours d'incubation à l'obscurité totale et sans apport supplémentaire de nourriture que celui de l'eau de mer non filtrée, les carottes sont vidées de leur eau surnageante et congelées à -20°C . Chaque carotte est ensuite découpée transversalement tous les 2 mm ou 5 mm selon les espèces. Le sédiment des tranches est ensuite congelé pour être lyophilisé.



Lorsque plus aucun luminophore n'est visible dans le sédiment de la carotte, le découpage est interrompu. Les luminophores sont ensuite comptés à l'aide d'un logiciel développé par Olivier Maire (Maire *et al.*, 2008) du laboratoire EPOC de l'Université de Bordeaux 1 à la station marine d'Arcachon. A partir d'une zone d'intérêt (ROI), les pixels correspondant à la fluorescence des luminophores (la distinction des couleurs entre vert et rouge est possible) sont dénombrés et un pourcentage des pixels correspondant aux luminophores par rapport au total de pixels contenus dans la ROI est calculé. On obtient ainsi un profil de luminophores en fonction de la profondeur.

A partir de ces profils et d'une routine MATLAB (Maire *et al.*, 2008), des profils verticaux sont modélisés (Maire, 2006) et permettent d'obtenir un coefficient de biodiffusion (Db) et d'advection (Vb) en $\text{cm}^2.\text{an}^{-1}$. A partir des connaissances des communautés macrobenthiques de la baie de Seine et de la bibliographie, six espèces de l'endofaune ont été sélectionnées et introduites selon les densités moyennes (nombre d'individu au m^2) à maximales issues des données d'abondances des campagnes 2008 et 2009 du projet Seine-Aval COLMATAGE et également selon les possibilités de récolte et d'abondance des espèces au moment des expérimentations : Une ophiure : *Acrocnida brachiata* ; Deux bivalves : *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* ; Trois polychètes, deux sédentaires : *Owenia fusiformis* et *Lagis koreni*, un errant *Nephtys spp.*

2.2 Résultats

2.2.1 Configuration hétérométrique homogène

A partir des photos des luminophores, trois profils sont obtenus. On obtient un profil des luminophores verts, correspondant aux fines particules, un profil des luminophores rouges, correspondant aux plus grosses particules et un profil total, correspondant à la somme des luminophores verts et rouges. Les profils de chaque espèce sont présentés en figure 19 pour l'expérience 1 et en figure 20 pour l'expérience 2.



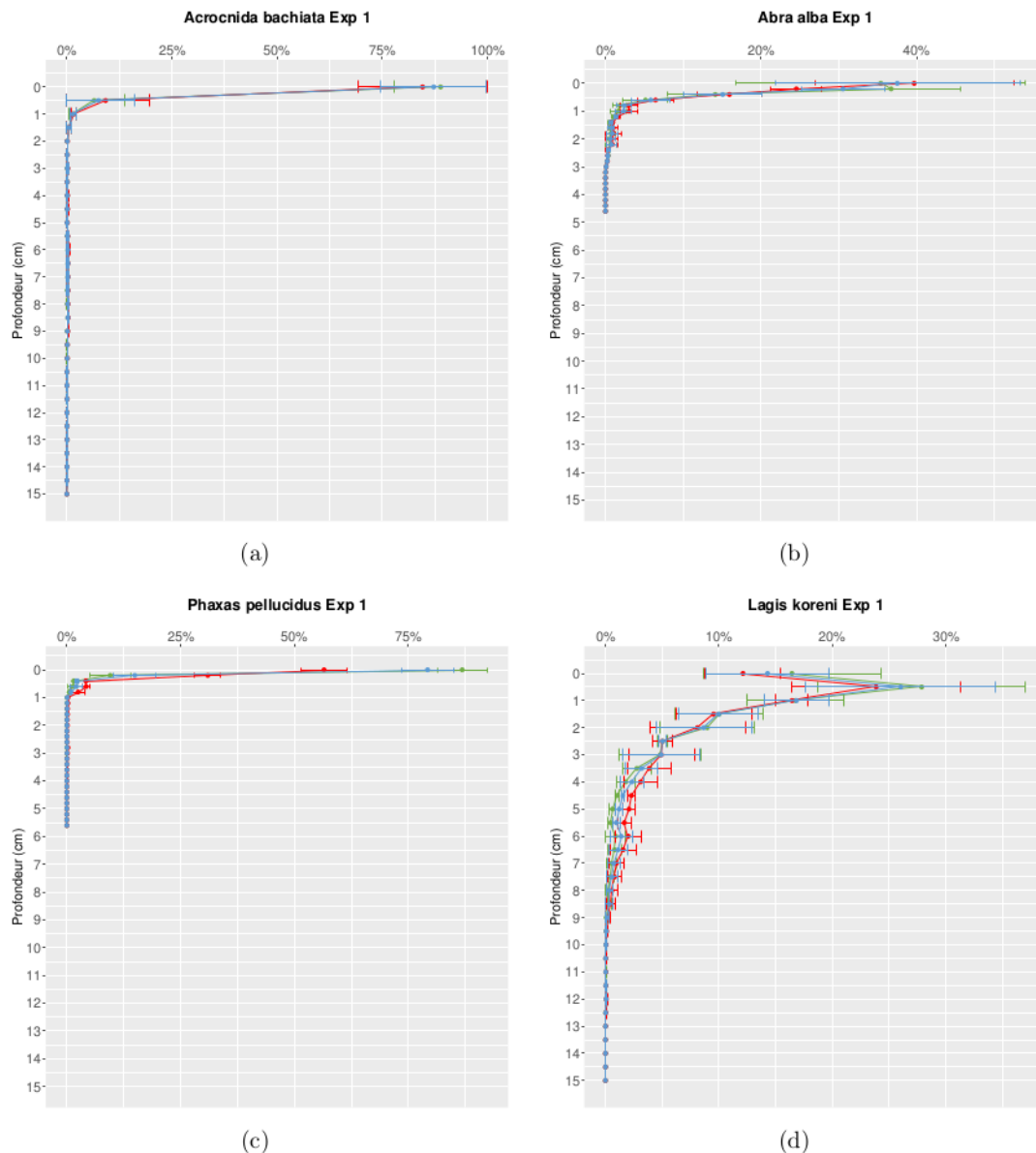


Figure 19– Profils des moyennes (\pm écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 1 [$< 63 \mu m$; $160 \mu m$] avec en vert le profil des luminophores vert, en rouge les luminophores rouges et en bleu le total des luminophores. En (a) *Acrocnida brachiata*, (b) *Abra alba*, (c) *Phaxas pellucidus* et (d) *Lagis Koreni*

Les profils des luminophores de l'expérience 1 se divisent en deux groupes. Le premier groupe [figures 19 (a), (c) ...] correspond aux profils peu perturbés montrant une décroissance très rapide du nombre de luminophores en fonction de la profondeur, et le deuxième groupe correspond aux profils avec une diminution du nombre de luminophores en fonction de la profondeur moins forte et une quantité de luminophore plus en profondeur dans les premiers centimètres de sédiment. Ce deuxième groupe de profils est représenté par les espèces *Abra alba* [figure 19 (b)], *Lagis koreni* [figure 19 (d)] et *Owenia fusiformis*. Pour *Abra alba* et *Owenia fusiformis*, les profils montrent une pénétration de luminophores jusqu'à 2,5 cm, et la pénétration des luminophores pour *Lagis koreni* est bien plus importante avec une pénétration jusqu'à environ 8 cm et un profil montrant une advection à 0,5 cm de profondeur. L'advection se définit comme un flux vertical descendant. Dans le cas des *Lagis koreni*, il s'agit d'un recouvrement de la surface du sédiment par du sédiment plus profond suite à un rejet par les organismes. Les espèces du premier groupe de profil qui est représenté par les trois autres

espèces [*Acrocnida brahciata*, *Phaxas pellucidus* et *Nephtys spp.*, respectivement figure 19 (a), (c)] montrent une absence de luminophores au-delà du premier centimètre de sédiment.

Pour l'expérience 2, avec une granulométrie plus grossière (figures 20), les mêmes types de profils se dégagent des espèces à ceci près que, dans cette configuration, excepté les *Lagis koreni*, qui présentent des profils avec une pénétration des luminophores jusqu'à 6 cm de profondeur et une forte advection, les profils des autres espèces sont semblables et montrent une décroissance rapide de la quantité de luminophores indiquant un faible remaniement de la surface sédimentaire. Les espèces ayant une pénétration des luminophores en profondeur dans la première expérience (*Abra alba* et *Owenia fusiformis*) montrent dans celle-ci des profils très proches des espèces qui n'avaient que peu perturbé la surface sédimentaire contenant les luminophores.

Les polychètes *Nephtys spp.* ont la particularité d'avoir une deuxième couche de luminophores en profondeur du fait de leur mode vie mobile. Au niveau de cette deuxième couche de luminophore, les deux conditions sédimentaires (Exp 1 et Exp 2) présentent les mêmes types de profils avec une pénétration des luminophores vers le haut sur environ 3 cm. Cette modification de la couche profonde de luminophores indique une activité des individus présents à cette profondeur. En revanche, l'absence de perturbation de la couche de luminophores de surface montre qu'une fois que les individus sont enfouis dans le sédiment, ils ne sont pas forcément remontés jusqu'à la surface.

Les calculs des coefficients de biodiffusion (Db) et d'advection (Vb) confirment le fort comportement bioturbateur des *Lagis koreni* observé sur les profils avec des valeurs entre $19,72 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ et $37,80 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour l'expérience 1 et des valeurs jusqu'à $25,57 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour l'expérience 2 (tableau 4). Cette forte capacité de remaniement sédimentaire avait déjà été notée visuellement sur les carottes des expérimentations (figure 21). Les photos de la figure 21 montrent bien les perturbations engendrées par *Lagis koreni*. L'advection est également visible pour l'expérience 2 sur le zoom d'une des carottes [figure 21 (c)]. Cependant, il est à noter une forte variabilité entre les réplicats indiquée par les écart-types importants de l'expérience 1, alors que ces écart-types sont relativement faibles pour l'expérience 2. Les coefficients de bioturbation sont également en moyenne plus importants pour les luminophores de petite taille (verts) par rapport aux luminophores de plus grosse taille (rouges). Cette différence est d'autant plus flagrante pour l'expérience 2 avec un Db de $25,75 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour les luminophores verts et $0,49 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour les luminophores rouges.

Cependant, la différence entre les deux expérimentations se note dans les Vb qui restent faibles pour l'expérience 1 et sont très forts pour l'expérience 2 excepté pour les luminophores verts. Pour cette espèce, on se retrouve donc avec de forts Db pour l'expérience 1 et les luminophores verts dans les deux expériences, mais avec de forts Vb uniquement pour l'expérience 2 avec les luminophores rouges et l'ensemble des luminophores. Les autres espèces montrent des coefficients de bioturbation très inférieurs aux coefficients observés pour *Lagis koreni*. *Acrocnida brachiata*, *Phaxas pellucidus* et les luminophores de surface de *Nephtys spp.* ont des Db inférieurs à 1 et ce pour les deux configurations sédimentaires (Exp 1 et Exp 2). Ces Db sont similaires aux Db du témoin et montrent un remaniement sédimentaire non discernable pour ces espèces. *Abra alba* montre également des Db inférieurs à 1 mais pour les luminophores rouges et l'ensemble des luminophores alors que les Db des luminophores verts sont de $1,55 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour l'expérience 1 et $1,23 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour l'expérience 2 mais ce dernier avec un fort écart-type ($\pm 1,52$). Ces mêmes ordres de grandeurs se retrouvent également pour les *Owenia fusiformis* avec un Db maximal de $1,87 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour les luminophores verts. En revanche, les Db de l'expérience 2 sont tous inférieurs à ceux de l'expérience 1 avec un Db maximal de $0,85 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ toujours pour les luminophores verts. Les



Db d'une valeur supérieure à 1 se retrouvent également chez les *Nephtys spp.* pour la couche profonde avec un Db maximal pour les luminophores verts de l'expérience 1 à $2,12 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ et un Db maximal de $3,34 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ pour les luminophores rouges de l'expérience 2. Les Db de l'expérience 2 sont tous supérieurs au Db de l'expérience 1 pour la couche profonde des *Nephtys spp.*

Le phénomène d'advection, déjà décrit pour *Lagis koreni* se retrouve seulement chez *Abra alba*, *Phaxas pellucidus* et *Nephtys spp.* pour la couche profonde. Pour *Abra alba*, ce phénomène est présent sur les luminophores rouges et le total dans l'expérience 1 et seulement pour les luminophores verts de l'expérience 2.

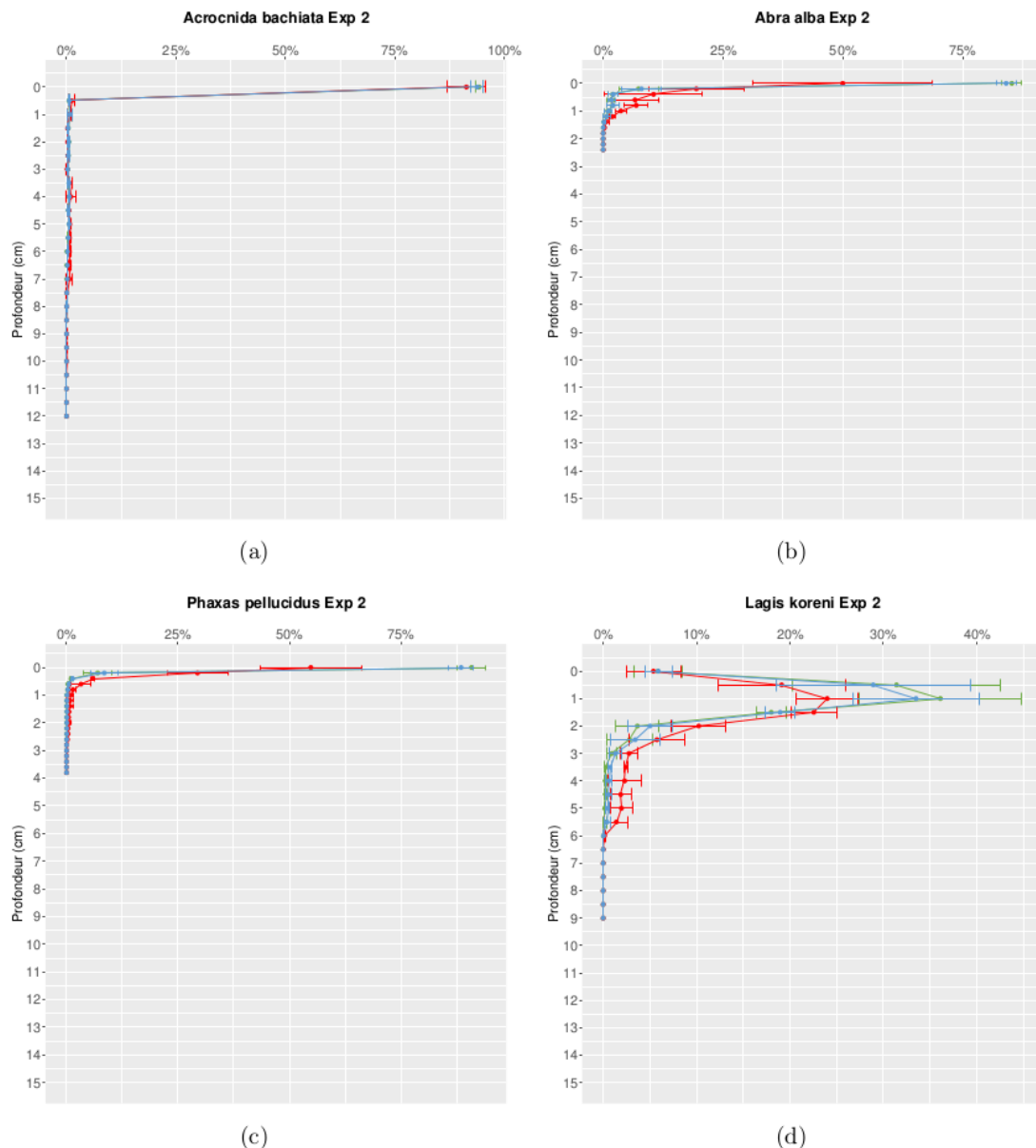


Figure 20 – Profils des moyennes (\pm écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 2 [$< 63 \mu\text{m}$; $1000 \mu\text{m}$] avec en vert le profil des luminophores vert, en rouge les luminophores rouges et en bleu le total des luminophores. En (a) *Acrocnida brachiata*, (b) *Abra alba*, (c) *Phaxas pellucidus* et (d) *Lagis Koreni*.

On retrouve également de l'advection pour *Phaxas pellucidus* uniquement pour les luminophores verts de l'expérience 2. Les coefficients d'advection restent néanmoins très faibles et sont du même ordre de grandeur que ceux observés chez le témoin. Ce coefficient d'advection chez le témoin n'était pas attendu et s'explique par le fait d'avoir mélangé les

luminophores à du sédiment afin qu'il ne s'agglomère pas au contact de l'eau. *Nephtys spp.* présentent des Vb cette fois-ci plus important pour la couche profonde. Ces coefficients d'advection se retrouvent uniquement pour l'expérience 2 pour les luminophores rouges et le total et ont des valeurs autour de 4 avec toutefois une forte variabilité ($\pm 7,03$ et $\pm 4,33$, respectivement pour les luminophores rouges et le total).

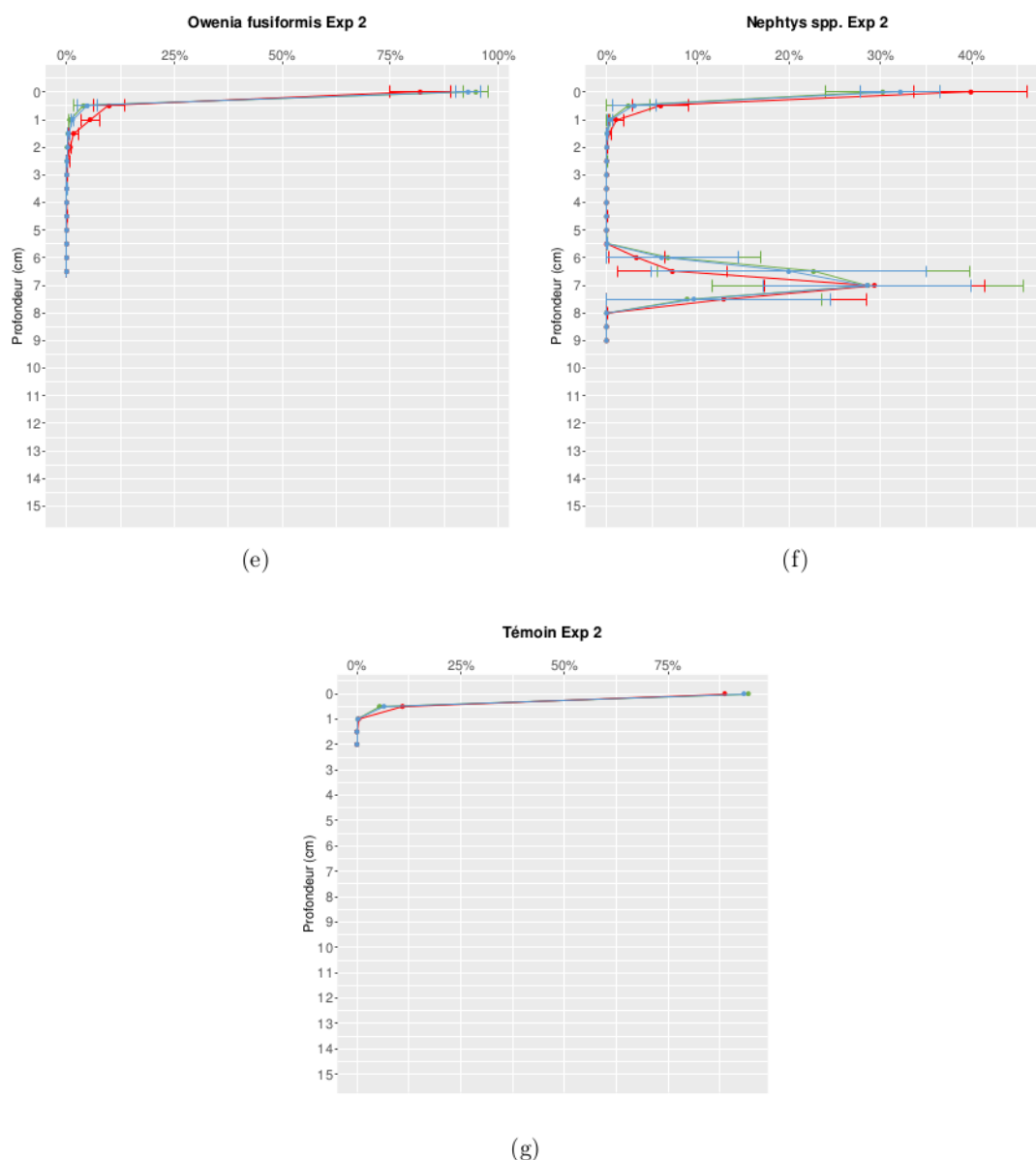


Figure 20 – Suite des profils des moyennes (\pm écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 2 avec en (e) *Owenia fusiformis*, (f) *Nephtys spp.* et (g) le témoin.

De manière générale, les luminophores de petite taille (verts) sont ceux pour qui le coefficient de bioturbation est le plus fort par rapport aux luminophores rouges pour une même espèce, et ce même lorsque les coefficients sont très faibles (par exemple *Phaxas pellucidus*) excepté pour la couche profonde de *Nephtys spp.* pour qui les coefficients de bioturbations sont plus importants pour les luminophores rouges dans l'expérience 2. La comparaison entre les deux conditions granulométriques (Exp 1 pour un mélange vase et sables très fins à fins,

et Exp 2 pour un mélange de vase et sables fins à moyens-grossiers) montre des coefficients dans les mêmes ordres de grandeur. On note cependant pour l'espèce *Lagis koreni* une forte advection pour les luminophores rouges dans l'expérience 2 qui n'est pas présente lors de l'expérience 1. La couche en profondeur des *Nephtys spp.* présente aussi des coefficients d'advection pour les luminophores rouges pour l'expérience 2 qui ne sont pas présents dans l'expérience 1 et également des coefficients de bioturbation plus forts dans cette expérience avec les luminophores rouges.

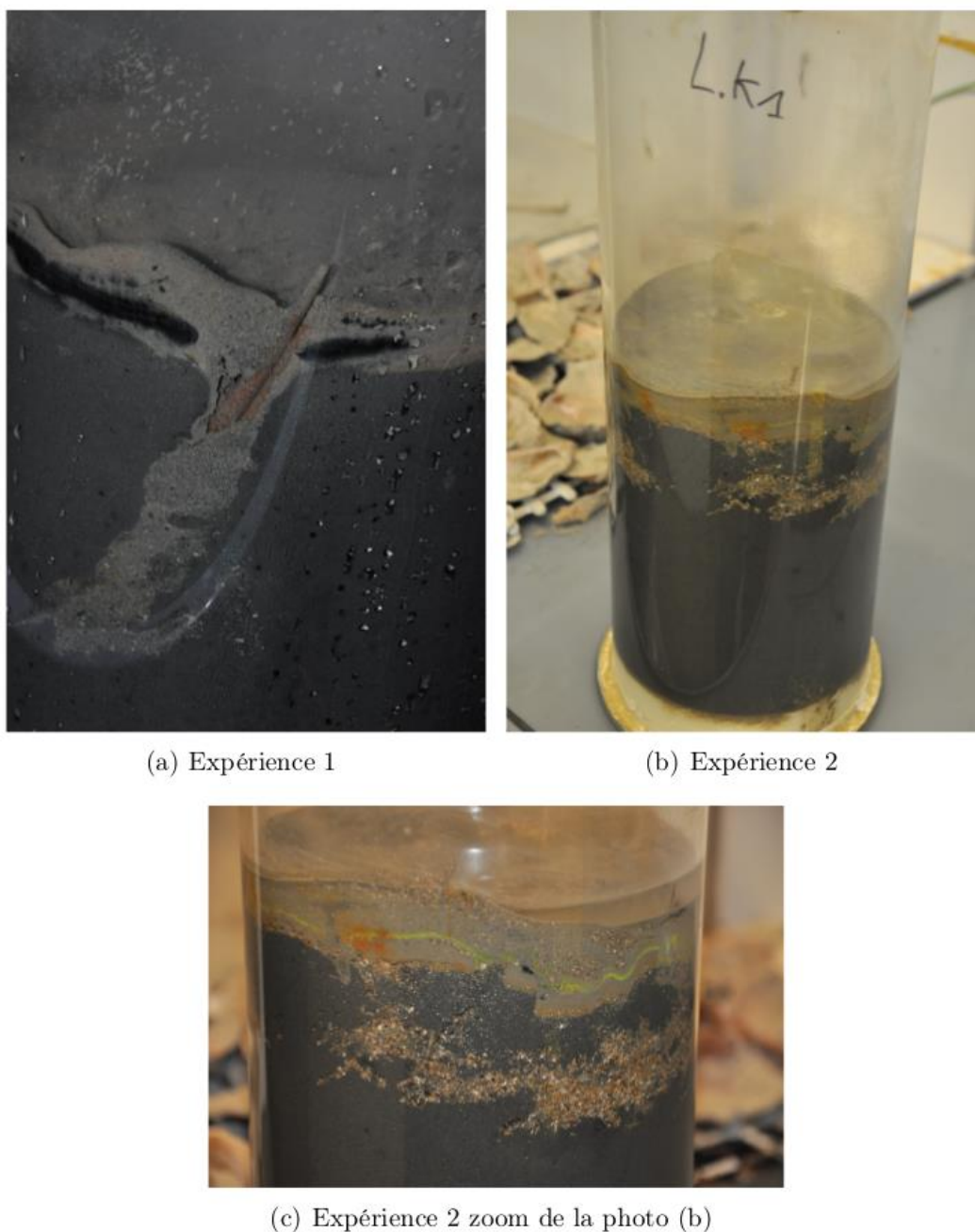


Figure 21 – Photographies des carottes expérimentales de *Lagis Koreni* en configuration hétérométrique homogène.

Les comparaisons (ANOVA à un facteur) des coefficients (Db et Vb) entre les deux expérimentations pour chaque espèce et chaque couleur de luminophores montrent un effet significatif de la granulométrie uniquement chez *Abra alba*, *Lagis koreni*, *Owenia fusiformis* et *Nephtys* spp. pour la couche de surface (tableau 5). Hormis *Lagis koreni* où un effet de la granulométrie est significatif que pour le coefficient d'advection des luminophores rouges et du total, les coefficients de biodiffusion sont significatifs pour les luminophores rouges chez *Abra alba* et *Owenia fusiformis* alors que ce sont les coefficients des luminophores verts qui sont significativement différents pour la couche de surface des *Nephtys* spp. L'absence de différences significatives et les faibles coefficients de biodiffusion chez *Acrocnida brachiata* et *Phaxas pellucidus* montrent un comportement peu bioturbateur pour ces deux espèces. Les deux configurations granulométriques testées n'ont pas influencé ce comportement. Les résultats chez *Abra alba* et *Owenia fusiformis* montrent que la granulométrie n'a pas d'effet sur la bioturbation des particules fines (luminophores verts) mais sur les particules plus grosses (luminophores rouges), avec pour conséquence une plus faible bioturbation sur les plus grosses particules de l'expérience 2.

		Expérience 1		Expérience 2	
		Db (cm ² .an ⁻¹)	Vb	Db (cm ² .an ⁻¹)	Vb
		(± écart-type)	(± écart-type)	(± écart-type)	(± écart-type)
<i>Acrocnida brachiata</i>	Vert	0,86 ± 0,61	0	0,51 ± 0,10	0
	Rouge	0,65 ± 0,35	0	0,44 ± 0,02	0
	Total	0,97 ± 0,72	0	0,43 ± 0,04	0
<i>Abra alba</i>	Vert	1,55 ± 0,87	0	1,23 ± 1,52	0,09 ± 0,15
	Rouge	0,88 ± 0,36	0,81 ± 0,70	0,12 ± 0,02	0
	Total	0,97 ± 0,39	0,62 ± 0,54	0,12 ± 0,02	0
<i>Phaxas pellucidus</i>	Vert	0,55 ± 0,00	0	0,52 ± 0,13	0,12 ± 0,21
	Rouge	0,12 ± 0,03	0	0,11 ± 0,01	0
	Total	0,17 ± 0,05	0	0,11 ± 0,02	0
<i>Lagis koreni</i>	Vert	37,80 ± 25,48	1,21 ± 1,27	25,57 ± 0,08	1,41 ± 0,70
	Rouge	19,72 ± 11,39	1,32 ± 1,12	0,49 ± 0,11	22,81 ± 4,44
	Total	26,17 ± 15,81	0,82 ± 1	2,68 ± 0,28	22,73 ± 5
<i>Owenia fusiformis</i>	Vert	1,87 ± 0,65	0	0,85 ± 0,21	0
	Rouge	1,12 ± 0,32	0	0,49 ± 0,11	0
	Total	1,38 ± 0,36	0	0,55 ± 0,10	0
<i>Nephtys</i> spp. Surface	Vert	0,43 ± 0,15	0	0,85 ± 0,21	0
	Rouge	0,48 ± 0,17	0	0,49 ± 0,11	0
	Total	0,47 ± 0,17	0	0,55 ± 0,10	0
<i>Nephtys</i> spp. Profondeur	Vert	2,12 ± 1,88	0	2,85 ± 1,95	0
	Rouge	1,46 ± 1,40	0	3,34 ± 3,34	4,09 ± 7,03
	Total	1,97 ± 1,91	0	2,32 ± 2,40	4,30 ± 4,33
Temoin	Vert	0,33	0,83	0,73	0
	Rouge	0,13	0,85	0,54	0
	Total	0,33	0,71	0,58	0

Tableau 4 – Coefficients moyens de bioturbation (± écart-type) (Db) et d'advection(Vb) calculés d'après les profils de luminophores pour les expériences 1 et 2 et pour chacune des espèces selon les différentes tailles de luminophores



2.2.2 Configuration hétérométrique litée

Les profils de luminophores de l'expérience 3 sont présentés en figure 22. Les profils montrent l'alternance entre les luminophores verts et les luminophores rouges représentant les litages. Cette alternance est très flagrante pour les espèces *Owenia fusiformis*, *Nephtys spp.* et le témoin. Cependant, il est à noter que les pics respectifs de chaque couleur de luminophore ne correspondent pas avec leur position de dépôt. Par exemple, les luminophores verts ont été déposés à la surface du sédiment sur la première couche de vase d'un centimètre. En-dessous de cette couche de vase, ont été déposés les luminophores rouges sur la couche de sable sous-jacente d'un centimètre également et ainsi de suite. Ainsi, on devrait retrouver un pic de luminophores verts en surface, un pic de luminophores rouges à 1 cm de profondeur, un pic de luminophores verts à 2 cm de profondeur, un rouge à 3 cm et ceci jusqu'à 6 cm de profondeur. Il est plausible d'attribuer cette modification à la macrofaune introduite dans les carottes bien qu'il a été montré que certaines espèces testées sont peu bioturbatrices mais cette inversion des pics de luminophores est aussi présente chez le témoin et suggère plutôt un effet méthodologique de l'expérimentation. Par conséquent, le modèle utilisé pour le calcul des coefficients de biodiffusion (Db) et d'advection (Vb) n'a pas pu être adapté à la configuration en litage et le calcul de ces coefficients n'a pu se faire. En revanche, les analyses granulométriques confirment la persistance des litages initiaux avec la première couche de vase suivie de la couche sableuse et ainsi de suite (figure 23). La figure 23 représente les profils de la fraction vaseuse des répliquats de chaque espèce pour l'expérience 3 (a) et l'expérience 4 (b). Ainsi les analyses granulométriques corroborent l'effet méthodologique supposé lors de l'analyse des profils de luminophores.



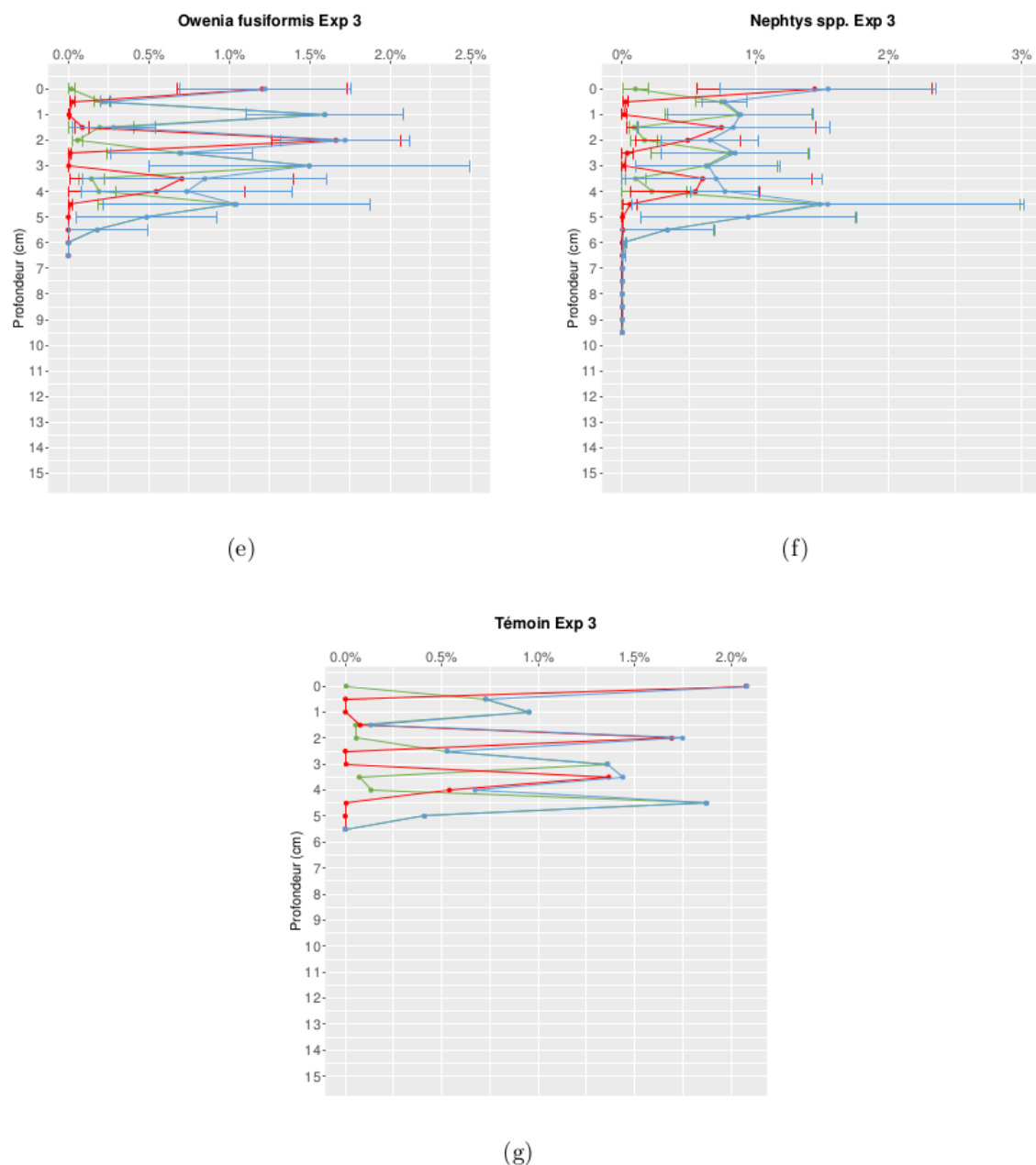


Figure 22 – Suite des profils des moyennes (\pm écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 3 (e) *Owenia fusiformis*, (f) *Nephtys spp.* et (g) le témoin.

Ces profils granulométriques permettent de mettre en évidence la modification des litages induit par la macrofaune introduite. Pour certaines espèces (*Acrocnida brachiata*, *Phaxas pellucidus*, *Owenia fusiformis* et *Nephtys spp.*), les profils granulométriques reproduisent l'alternance entre une forte abondance de vase correspondant au litage vaseux, et une faible abondance de vase correspondant au litage sableux. Les profils de ces espèces sont proches du profil granulométrique du témoin. Pour les deux autres espèces, *Abra alba* et *Lagis koreni*, on peut observer certaines modifications dans la série de litage particulièrement dans les tranches de surface jusqu'à environ 2 cm pour *Abra alba* et environ 3-4 cm pour *Lagis koreni*. Les observations visuelles sur les carottes sont cependant plus spectaculaires que les profils granulométriques dans le cas des *Lagis koreni*, montrant une déstructuration des litages très importantes. Les profils de ces dernières sont particulièrement modifiés en surface avec une tendance à la disparition du premier litage sableux et ce dans les deux expérimentations (Exp

3 et Exp 4). Afin de tester l'influence de la macrofaune sur les litages, les profils granulométriques de chaque réplicat de chaque espèce sont comparés au profil du témoin par une corrélation de Spearman (tableau 6).

Espèce	Luminophores	p-value Db	p-value Vb
<i>Acrocnida brachiata</i>	Vert	0,383	
	Rouge	0,350	
	Total	0,338	
<i>Abra alba</i>	Vert	0,767	0,374
	Rouge	0,021*	0,116
	Total	0,019*	0,117
<i>Phaxas pellucidus</i>	Vert	0,808	0,495
	Rouge	0,508	
	Total	0,138	
<i>Lagis koreni</i>	Vert	0,452	0,792
	Rouge	0,062	0,001***
	Total	0,062	0,002**
<i>Owenia fusiformis</i>	Vert	0,061	
	Rouge	0,032*	
	Total	0,019*	
<i>Nephtys</i> spp. surface	Vert	0,049*	
	Rouge	0,902	
	Total	0,516	
<i>Nephtys</i> spp. fond	Vert	0,665	
	Rouge	0,418	0,374
	Total	0,854	0,160

Tableau 5 – Résultats des ANOVAs entre les deux expérimentations (Exp 1 et Exp 2) pour les coefficients de bioturbation (Db) et d'advection (Vb). Les p-value des tests significatifs à 5 % sont symbolisés par une étoile, ceux significatifs à 1 % par 2 étoiles et ceux significatifs à 0,1 % par 3 étoiles.

Ainsi lorsque la corrélation est forte et significative, ceci indique que le profil testé est très proche du profil du témoin et donc qu'il n'y a eu que très peu de modifications. En revanche, lorsque la corrélation n'est pas significative et que le coefficient de corrélation est faible, alors le profil testé n'est pas proche du profil du témoin et l'on peut en déduire que la granulométrie a été modifiée par rapport à l'état initial.

Les corrélations entre les profils granulométriques des carottes contenant des organismes et ceux du témoin montrent des corrélations significatives pour au moins un réplicat de chaque espèce dans au moins une expérience. Hormis *Abra alba* et *Owenia fusiformis* qui ont plus de corrélations significatives dans l'expérience 3 que dans l'expérience 4, les autres espèces montrent une modification des litages plus faible dans la configuration sédimentaire de l'expérience 4. *Acrocnida brachiata* et *Nephtys* spp. sont les seules espèces à présenter tous leurs profils de l'expérience 4 comme identiques aux témoins suggérant aucune modification de la granulométrie, alors que pour l'expérience 3, *Nephtys* spp. n'a qu'un réplicat différent du témoin et *Acrocnida brachiata* en a deux, avec un décalage des litages en profondeur et une augmentation de la fraction vaseuse en surface [figure 23 (a)]. *Abra alba* et *Owenia fusiformis* présentent toutes deux un seul réplicat différent du témoin pour l'expérience



3 et deux différents pour l'expérience 4. Dans les deux expériences, les profils différents de ceux du témoin pour *Abra alba* montrant un décalage du litage vers le haut tout en conservant la succession du litage. Quant aux *Owenia fusiformis*, les profils différents du témoin révèlent un décalage du litage vers le bas dans les deux expériences. Seul un réplicat dans chaque expérience correspond au profil du témoin pour *Phaxas pellucidus*. Les profils différents présentent également un décalage vers le haut des litages et particulièrement entre 3 et 4 cm dans les deux expériences.

Même si pour ces 5 espèces des différences ont été observées par rapport aux témoins dans les deux expériences, les profils conservent néanmoins la structure initiale en litage montrant une modification minime de la structure sédimentaire. Par contre, l'espèce *Lagis koreni* se différencie des autres espèces par la modification des litages. Un seul réplicat de l'expérience 4 n'est pas différent du profil du témoin. Pour les autres, l'absence de corrélation confirme les observations mentionnées précédemment montrant l'envasement des deux premiers centimètres de surface par une proportion de vase encore importante entre 1 et 2 cm de profondeur alors qu'il y avait initialement un litage de sable à cette profondeur, et ce dans les deux expériences. Au-delà de 2 cm, l'alternance d'une couche de vase avec une couche de sable se retrouve mais en décalage avec le témoin. Ce décalage est présent dans les deux expérimentations avec toutefois des profils différents entre le réplicat 1 et les réplicats 2 et 3 dans l'expérience 3 alors que les réplicats différents du témoin dans l'expérience 4 produisent la même évolution des profils.

L'analyse des tailles des individus a montré une différence significative entre les individus de l'expérience 3 ; il est donc possible que cette différence soit attribuable à la taille des individus de ce réplicat.

3 Etude des relations entre la répartition spatiale de la macrofaune et celle des habitats sédimentaires hétérométriques à l'échelle de l'estuaire.

Le macrofaune caractéristique des fonds meubles joue un rôle important dans les écosystèmes marins dans le cycle biogéochimique des nutriments, le métabolisme des polluants, la dispersion et l'enfouissement des sédiments les plus fins (Snelgrove, 1998). Le macrobenthos est également considéré comme un bon indicateur des variations environnementales naturelles et anthropiques (Dauer, 1993; Dauvin, 1993, 2012; Bessa *et al.*, 2014). De plus, les espèces macrobenthiques sont caractérisées par une mobilité limitée et une courte durée de vie (moins de quelques années et moins d'un an pour le plus grand nombre) pour observer des perturbations occasionnelles qui disparaissent d'une année sur l'autre. Cette durée de vie peut cependant être assez longue pour observer des perturbations cumulées pendant plusieurs années (Dauvin, 1993; Borja *et al.*, 2000).

Les communautés macrobenthiques des fonds meubles sont composées de nombreuses espèces (parfois > 100 espèces par m²) qui présentent des tolérances et des réponses différentes aux conditions environnementales (Dauvin, 1998; Dauvin *et al.*, 2010). Elles sont donc couramment utilisées pour évaluer la santé des écosystèmes grâce à l'application d'indices marqueur du statut de la qualité écologique du site étudié (Borja *et al.*, 2000, 2009; Rombouts *et al.*, 2013). Ceci permet de mettre en place des aires marines protégées (Ysebaert et Herman, 2002) et d'optimiser les études environnementales du domaine marin (Van den



Eede *et al.*, 2014). Les études de la communauté benthique présentent donc un grand intérêt pour l'analyse de la structure et de l'évolution des écosystèmes côtiers.

Les caractéristiques sédimentaires sont également essentielles dans la description et la qualification environnementale des fonds marins, en particulier pour leurs rôles clé dans l'étude des espèces benthiques vivantes (Snelgrove, 1999; Trush *et al.*, 2003, 2005; Anderson, 2008 Van Colen *et al.*, 2009). On a traditionnellement supposé que la répartition de la macrofaune est principalement liée à la nature des sédiments (Gray, 1974). Bien que cette relation soit variable, la taille des grains semble jouer un rôle clé (Snelgrove et Butman, 1994; Thrush *et al.*, 2005; Chapman et Tolhurst, 2007; Anderson, 2008; Shumchenia et King, 2010; Gimenez *et al.*, 2014). Néanmoins, l'étude concertée de la taille des particules sédimentaires et de la distribution de la macrofaune ne conduit pas nécessairement à des relations significatives entre les animaux et les sédiments pour plusieurs raisons. Tout d'abord, les échantillons de sédiments peuvent ne pas être représentatifs des conditions réelles d'organismes benthiques qui sont exposés à un environnement naturel (c'est-à-dire des échantillons de faune et de sédiments prélevés séparément (Holland et Elmore, 2008). Deuxièmement, les techniques utilisées pour caractériser les sédiments peuvent également expliquer le manque de relations entre les animaux et les sédiments. En effet, comme les sédiments sont souvent hétérogènes et que les variables sédimentaires sont basées uniquement sur la taille des grains, aucune description détaillée des sédiments n'est disponible. Les paramètres tels que la teneur en eau, la résistance au cisaillement, l'épaisseur de la couche de surface ne sont jamais pris en compte. Troisièmement, l'analyse statistique choisie pour tester les relations entre les animaux et les sédiments, ainsi que les échelles spatiales et temporelles retenues, peuvent également fausser la description de ces relations (Izsak et Price, 2001; Thrush *et al.*, 2005; Brown *et al.*, 2011). Enfin, d'autres facteurs peuvent influencer la distribution de la macrofaune et interagir avec les sédiments tels que le contenu en matière organique, la disponibilité alimentaire, les interactions biologiques et trophiques ou l'abondance microbienne dans l'environnement (Anderson, 2008; Mamouridis *et al.*, 2011; Akoumaniaki *et al.*, 2013 Von Bertrab *et al.*, 2013; Conde *et al.*, 2013). D'autre part, si la structure des sédiments peut influencer la macrofaune, l'inverse est également vrai. En effet, la macrofaune benthique joue un rôle important dans le remaniement des sédiments (Snelgrove, 1998). La bioturbation peut modifier les conditions physico-chimiques des sédiments (François *et al.*, 1997; Mermillod Blondin, 2004, 2005; Gilbert *et al.*, 2007), alors que la présence d'espèces d'ingénieurs peut modifier le flux et la nature des sédiments (Friedrichs *et al.*, 2000; Bouma *et al.*, 2007).

Il apparaît donc que les relations entre le benthos et les sédiments en fonction des conditions hydrodynamiques (marées et vagues) soulèvent encore beaucoup de questions (Murat *et al.*, 2016) sur la façon d'étudier la nature des relations entre la macrofaune et les sédiments.

Depuis les années 1950, les études de Holme (1961, 1966), Cabioch (1968) et Gentil et Cabioch (1997) ont mis en évidence la correspondance entre l'environnement sédimentaire et la macrofaune benthique à l'échelle de l'ensemble de la Manch. Dans les zones soumises aux forts courants de marée se trouvent des communautés spécifiques des sédiments grossiers (galets, graviers et sables grossiers) caractérisées par *Branchiostoma lanceolatum*, *Glycymeris glycymeris* et *Psammechinus miliaris* tandis que dans les baies et les estuaires, zones à faibles courants de marée, apparaissent différents faciès tels que ceux à *Abra alba*-*Lagis Koreni* ou *Macoma Balthica* (Gentil et Cabioch, 1977; Dauvin, 2015). Dans la partie orientale de la baie de Seine, les premières études de cartographie du macrobenthos ont également montré une répartition bio-sédimentaire des communautés en réponse à un



gradient hydrodynamique organisé du large à la côte (Gentil et Cabioch, 1997; Ghertsos, 2002). Des études utilisant des observations quantitatives ont porté sur la structure de la communauté d'*Abra alba* dans des sédiments sableux plus ou moins envasés de la partie orientale de la baie de Seine (Thiébaud *et al.*, 1997; Ghertsos *et al.*, 2000, 2001; Barnay, 2003; Alizier, 2011). Malgré une organisation spatiale relativement permanente, l'analyse a montré que les variables sédimentaires jouaient peu de rôle (Ghertsos *et al.*, 2000, 2001). À l'inverse, les facteurs biologiques tels que la concurrence, la prédation, la variabilité interannuelle du recrutement et la nature des ressources ont été cités comme facteurs importants dans la structuration des communautés benthiques (Thiébaud *et al.*, 1997; Ghertsos *et al.*, 2000, 2001; Barnay, 2003; Alizier, 2011). La chenalisation de la Seine et les dragages fréquents effectués dans le port du Havre et au niveau de la voie de navigation du port de Rouen ont entraîné des changements morpho-sédimentaires importants de la partie orientale de la baie et un envasement progressif de certaines régions sous-marines au cours des dix dernières années (Lesourd *et al.*, 2001, Garnaud *et al.*, 2003, Marmin *et al.*, 2014). En outre, le développement de l'infrastructure portuaire du Havre (2002-2005) pour créer un nouveau port, Port 2000, dans la chaîne nord de l'estuaire a augmenté la pression anthropomorphique humaine sur l'estuaire de la Seine (Dauvin *et al.*, 2006, 2010).

A partir de la base de données établie en associant les résultats obtenus en septembre 2008 et 2009 (Alizier, 2011), un lien entre la répartition spatiale des espèces benthiques, les assemblages et de nombreuses variables environnementales sélectionnées a été recherché. Ce lien devrait permettre d'expliquer la partie réelle de chaque facteur abiotique dans la structuration spatio-temporelle des assemblages benthiques et des communautés dans cette partie de la Manche sous la forte influence estuarienne de la Seine.

3.1 Matériels et méthodes

3.1.1 Zone étudiée

La zone d'étude est située dans la partie orientale de la baie de Seine et dans la partie inférieure de l'estuaire de la Seine. Elle s'étend au nord jusqu'au port d'Antifer et à l'ouest jusqu'à une ligne rejoignant les ports d'Ouistreham et d'Antifer. Cette zone occupe une superficie d'environ 400 km² (figure 24). La profondeur maximale y est d'environ 20 m.

Dans cette baie, la circulation générale de l'eau est principalement contrôlée par plusieurs facteurs naturels tels que les courants de marée, la géométrie du littoral, la bathymétrie et les débits de la Seine (de 100 à 2 300 m³s⁻¹). D'autres forçages influencent de manière significative la circulation de l'eau, comme les houles et les vents à basse profondeur et la morphologie de l'estuaire qui est de plus en plus modifiée par l'homme (Le Hir *et al.*, 1986, 2001; Tecchio *et al.*, 2016).

Ces facteurs environnementaux montrent une grande variabilité dans les sédiments sableux et vaseux en raison de l'influence de la circulation de la Seine et du régime mégatidal (marée de 7 m à l'embouchure de l'estuaire de la Seine). L'évolution de la dynamique sédimentaire correspond à une extension des dépôts et à un envasement associé aux apports de suspensions par la Seine (Lesourd *et al.*, 2003). Ces variations d'envasement se produisent à différentes échelles spatio-temporelles, de l'échantillon à la station et à la région, ce qui implique des échantillonnages adaptatifs et des stratégies spécifiques d'analyse de la macrofaune vis-à-vis de l'hétérogénéité sédimentaire (Janson, 2007; Desroy *et al.*, 2007).



Notre étude prend en compte 41 stations communes d'échantillonnage benthiques (2008-2009), stations échantillonnées par Alizier (2011). Pour toutes ces stations, les données biologiques sont associées aux données sédimentaires (figure 24).

3.1.2 Données biologiques

La macrofaune a été échantillonnée à l'aide d'une benne Van Veen de 0,1 m². Quatre répliquats ont été prélevés à chaque station et tamisés sur un tamis de maille circulaire de 1 mm. Le tamisat a été fixé dans de l'eau de mer à 10% de solution de formaldéhyde neutralisée par du tétraborate de di-sodium. En laboratoire, les organismes ont été triés, identifiés à l'espèce si possible et comptés. Le registre mondial des espèces marines consulté en avril 2015 a été utilisé pour harmoniser les noms d'espèces (<http://www.marinespecies.org/>).

3.1.3 Données environnementales

3.1.3.1 Données sédimentologiques

Des échantillons de sédiments ont été prélevés à chaque station avec une benne Shipek de 0,04 m². Un échantillon d'environ 10 g de sédiments a été recueilli et stocké à -20 ° C. Selon la nature du sédiment, une sélection a été faite : lorsque l'échantillon comprenait une fraction supérieure à 2 mm, une analyse de colonne de tamisage AFNOR a été effectuée (15 tamis); Sinon, les échantillons ont été réalisés par diffractométrie laser (Coulter LS 230) de 0,04 µm à 2 mm). Cinq classes granulométriques ont été conservées pour l'étude : gravier > 2 mm, sable grossier > 0,500-2 mm, sable moyen > 0,250-0,500 mm, sable fin > 0,063-0,250 mm et fraction fine (vase) 0-0,063 mm.



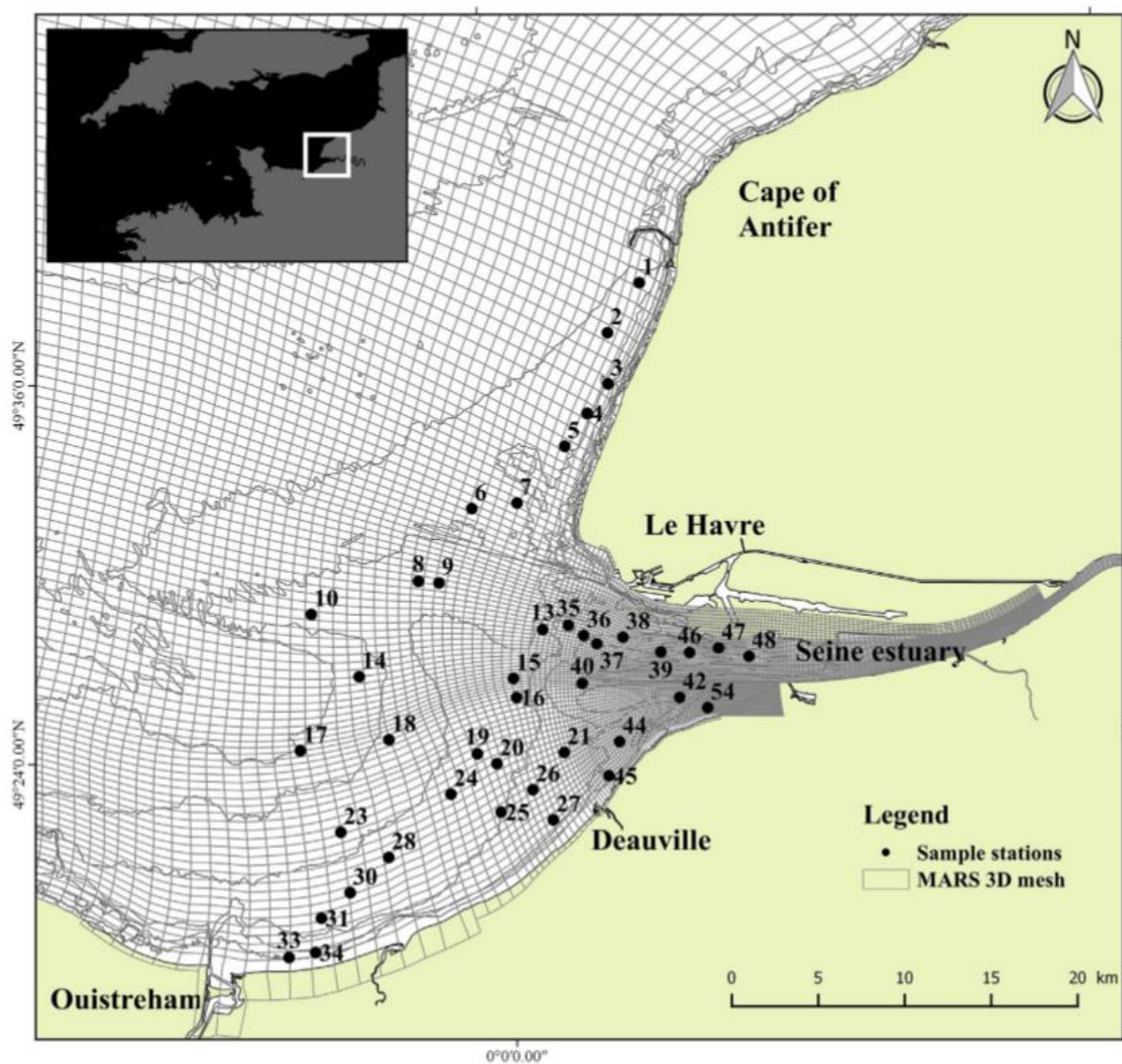


Figure 24. Localisation des 41 stations communes pendant les campagnes 2008 et 2009 et grille du modèle MARS 3D.

3.1.3.2 Matière organique

La teneur en matière organique a été évaluée par perte au feu après chauffage séquentiel des échantillons dans un four à moufle (Luczak *et al.*, 1997) en utilisant l'équation suivante :

$$OM\% = [(DW60 - DW500) / DW60] \cdot 100 \quad (1)$$

où OM% désigne la perte de matière à 500 ° C, DW60 est le poids sec après séchage à 60 ° C pendant 72 h, et DW500 est le poids sec de l'échantillon après chauffage à 500 ° C pendant 6 h (les deux en g).

3.1.4 Données hydrologiques (modèle MARS 3D)

La bathymétrie du SHOM a été utilisée dans cette étude. Les profondeurs mesurées au cours des campagnes d'échantillonnage ont été corrigées en tenant compte de la marée à

un moment déterminé et en fonction de la position du transducteur du vaisseau océanographique.

Les variations temporelles des facteurs hydrologiques ont été calculées à l'interface eau-sédiment pour la salinité (pour une période d'1 mois avant la mission) et pour la vitesse de la masse d'eau (pour une période de 3 mois avant la mission). Ces calculs ont été réalisés à partir du modèle MARS 3D (Lazure et Dumas, 2008; Kervella *et al.*, 2012; Lemoine, 2014). Les valeurs de salinité ont été regroupées en cinq classes : zone d'eau douce ($<0,5$), zone oligohaline ($0,5-5$), zone mesohaline ($5-18$), zone polyhaline ($18-30$) et zone euhaline (> 30). La vitesse de la masse d'eau a été subdivisée en six classes: <0.3 , $0.3-0.5$, $0.5-1$, $1-1.5$, $1.5-2$, $> 2 \text{ m.s}^{-1}$.

Pour chaque facteur et pour toutes les classes ainsi déterminées un pourcentage temporel a été calculé et affecté à une zone correspondant spatialement à une station d'échantillonnage (figure 24). Ce facteur a ensuite été inclus dans le jeu de données recueilli et utilisé dans les différents traitements statistiques.

3.1.5 Analyses des données

3.1.5.1 Définition du faciès sédimentologique hétérométrique

Dans cette étude, les faciès hétérométriques ont été classés selon cinq classes de taille de particule identifiées à chaque station en suivant la définition proposée par Holland et Elmore en 2008. Un faciès hétérométrique est ainsi défini à partir de trois classes granulométriques dominantes : les graviers, le sable et la fraction fine (vase).

Un échantillon de sédiments est ainsi considéré comme hautement hétérométrique lorsque la classe de grains dominante est $< 90\%$ et qu'une classe secondaire sableuse (sable grossier, sable moyen ou sable fin) est inférieure à 70% . Lorsque cette classe secondaire était comprise entre 70 et 90% , le sédiment est qualifié de faiblement hétérométrique. Lorsque la classe dominante présente un pourcentage supérieur à 90% , l'échantillon est considéré comme unimodal et ne présente donc aucune hétérométrie. L'étude est basée sur la seule définition existante qui fixe des seuils et ces derniers n'ont pas été discutés. Cette notion de sédiment hétérométrique mériterait un travail complémentaire mais qui n'était pas proposé dans H20.

3.1.5.2 Données biologiques

Une matrice de similarité de Bray-Curtis a été générée sur la base d'une matrice d'abondance de toutes les espèces logarithmique ($x + 1$). La classification agglomérative hiérarchique (CLUSTER) employant la variance minimale de Ward a été prise en compte en utilisant la matrice de similarité d'abondance pour produire un dendrogramme (Ward, 1963). Le test de corrélation de Mantel a été utilisé pour définir le nombre de groupes optimaux du dendrogramme (Mantel, 1967). Cette technique compare la matrice de similarité initiale avec une matrice binaire calculée à partir de groupes d'échantillons de différents niveaux. Le niveau présentant la corrélation la plus élevée, a été choisi comme représentatif du nombre optimal de groupes. Ainsi, chaque groupe significatif, définissant différents assemblages benthiques, a été caractérisé par sa richesse en espèces (S), sa densité ($N_{ind} .0.4 \text{ m}^{-2}$), l'indice de diversité de Shannon (H') et l'indice de stabilité de Pielou (J').



Toutes les espèces n'ont pas pu être identifiées jusqu'au rang spécifique c'est pour cette raison que c'est la richesse taxonomique qui a été interprétée dans H2O ; nous avons gardé le symbole S pour Species. Il s'agit du nombre de taxa pour les trois répliqués de chaque station, et ceci pour 2008 et 2009.

L'indice de Shannon (H') permet d'exprimer la diversité d'une population. Il s'exprime avec la formule suivante : $H' = - \sum_{i=1}^S p \log_2 p$

Où : S correspond au nombre total d'espèces ; pi est le pourcentage d'importance de l'espèce, correspondant à $P_i = \frac{n_i}{N}$

ni étant le nombre d'individus d'une espèce et N le nombre total d'individus de toutes les espèces.

H' est compris entre 0 et log (S). Plus il est proche de 0 moins l'échantillon est diversifié et plus une espèce est dominante, alors que quand il se rapproche de log (S) les espèces ont une abondance plus proche, l'échantillon est donc plus diversifié.

Cet indice est souvent accompagné par l'indice d'équitabilité de Pielou (J') :

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}$$

J' est compris entre 0 et 1, quand il se rapproche de 0 il y a dominance d'une espèce alors que quand il se rapproche de 1 les individus sont équitablement répartis dans les espèces.

Les principales espèces indicatrices et le pourcentage d'indication associé ont été déterminés pour chaque assemblage benthique significatif en utilisant la méthode IndVal afin d'identifier les espèces qui influencent le plus la structure du dendrogramme (Dufrêne et Legendre, 1997).

Afin de pouvoir caractériser une ou plusieurs espèces décrivant un type d'habitat la méthode IndVal (Indicator Value) de Dufrêne et Legendre (1997) a été utilisée. Cette méthode consiste à déterminer les espèces qui représentent les caractéristiques d'un habitat. En général une bonne espèce indicatrice se trouve principalement dans un seul groupe ainsi que dans la majorité des sites de ce groupe.

$$\text{IndVal}_{ij} = \text{Spécificité}_{ij} \times \text{Fidélité}_{ij} \times 100$$

IndValij : Indicator value pour une espèce « i » en relation avec un site « j », Spécificitéij : proportion de sites « j » avec l'espèce « i » et Fidélitéij : proportion du nombre d'individus (abondance) d'une espèce « i » au sein d'un site « j ».

Les espèces caractéristiques d'un habitat ne sont pas forcément les espèces dominantes d'autant que nous avons montré que les espèces dominantes sont présentes sur tout l'ensemble des stations échantillonnées de l'habitat sablo-vaseux. Comme précédemment si nous avons travaillé sur l'ensemble de la baie de Seine, nous aurions une concordance entre dominantes et caractéristiques ce ne sont pas les mêmes espèces dans les graviers que dans les sables et les vases sableuses. Il convient de redire que nous avons travaillé sur un ensemble d'habitats sablo-vaseux, il est vrai hétérométrique, mais ne présentant pas tous les faciès sédimentaires présents en baie de Seine ni en Manche.



3.1.5.3 Relation entre les données macrofaunistiques et les données environnementales

L'ordination canonique a été utilisée pour identifier la structure spatiale des assemblages d'espèces en réponse à une matrice explicative rassemblant les données environnementales. Les analyses de redondance (RDA) ont été choisies car elles permettent de transformer la matrice d'espèces et la projection postérieure sur un espace euclidien (Legendre et Gallagher, 2001). Les triplots RDA ont été construits en utilisant les scores du site en fonction de la somme pondérée des espèces (wa) comme contrepoids entre les descripteurs utilisés dans l'analyse. La collinéarité entre les variables environnementales a été évaluée en calculant les facteurs d'inflation de variance (VIF), de sorte que les valeurs des variables soient toutes inférieures à 10, comme cela a été recommandé par Borcard *et al.* (2011). Ensuite, la sélection directe (Blanchet *et al.*, 2008) a été utilisée pour déterminer quelles sont les variables environnementales qui ont le plus largement expliqué la répartition des assemblages. Par la suite, des modèles linéaires généralisés (GLM) ont été élaborés compte tenu de l'apparition et de l'abondance relative des espèces au cours des deux campagnes de prélèvement. Le GLM généralise la régression linéaire en permettant au modèle linéaire d'être lié à la variable de réponse via une fonction de liaison et en permettant à la variance de chaque mesure d'être une fonction de sa valeur prédite. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées en utilisant l'environnement R (R.3.1.2, www.r-project.org) avec les paquets suivants: *vegan*, *cluster* et *labdsv*.

3.2 Résultats

3.2.1 Facies sédimentaires

La figure 25 représente les trois groupes de faciès sédimentaires suivant la définition donnée dans la revue bibliographique réalisée par Holland et Elmore (2008). Cette classification a été complétée par la différenciation des faciès faiblement ou hautement hétérogène, c'est-à-dire respectivement « faiblement hétérométrique » et « fortement hétérométrique » (figure 25A).

En 2008, la moitié des stations ont été définies comme « forte hétérométrie » (c.-à-d) avec deux classes dominantes (sable envasé ou vase sableuse) Ces stations étaient localisées au nord de la baie de Seine entre le Havre et le Cap d'Antifer, le long de la côte De Ouistreham à Deauville et à l'embouchure de la Seine (figure 25B). Les autres stations ont été définies comme « faiblement hétérométrique ». Dans ce dernier cas, le pourcentage de sable est supérieur à 90% avec deux modes: sable fin et sable moyen. Seules exceptions, trois stations, deux à l'ouest près d'Ouistreham et une dans l'estuaire de la Seine, qui présente des sédiments unimodaux (pas d'hétérométrie) avec un pourcentage de sable supérieur à 90% (annexe 10).

En 2009, les faciès faiblement hétérométriques ont diminué (-5) au profit des faciès fortement hétérométriques (+5) (annexe 10). Néanmoins, 15 changements de faciès hétérométriques ont été observés entre les campagnes de 2008 et 2009 (figure 25B et C). Huit stations faiblement hétérométriques étaient devenues fortement hétérométriques avec une augmentation des particules fines (deux au large, cinq dans le centre et le sud de l'estuaire de la Seine et une dans l'estuaire interne); Trois stations fortement hétérométriques ont vu leur pourcentage de particules fines diminuer et sont devenues faiblement hétérométriques (une au large, une dans l'estuaire externe et une dans l'estuaire); Deux stations près d'Ouistreham caractérisées par du sable fin (distribution unimodale) sont fortement hétérométriques (figure



25C), ce qui suggère un envasement de cette zone en un an et enfin deux stations fortement hétérométriques dans l'estuaire externe sont devenues unimodales (> 90% de sable).

Ainsi, les différents faciès hétérométriques représentent 93% des stations échantillonnées et permettent d'identifier un gradient spatial des faciès "faiblement hétérométriques" (dominé par le sable fin et moyen) au sédiment fortement hétérométrique près de la côte : entre Le Havre et Cape of Antifer, à l'embouchure de l'estuaire de la Seine et le long de la côte sud de la baie de Seine. Parmi les sédiments fortement hétérométriques, deux sous-groupes ont été mis en évidence : les sédiments sableux (au nord et le sud de la baie de Seine) et les sédiments de sable envasé (à l'embouchure de l'estuaire de la Seine).

3.2.2 Principales caractéristiques de la macrofaune

Au total, 200 espèces ont été identifiées dans les 41 stations subtidales échantillonnées en 2008 et 2009 dans la partie orientale de la baie de Seine (figure 24). Au total, 163 espèces étaient fréquentes pour les deux jeux de données et ces espèces correspondaient à 82% de l'abondance totale enregistrée en 2008 et 2009. Les espèces trouvées uniquement en 2008 ou 2009 étaient principalement rares. Leur abondance allant de 1 à 20 individus par 0,4 m² et leur occurrence se situant entre une et cinq stations. Les résultats ont montré principalement une forte stabilité de la composition spécifique au cours des deux années.

En termes de dominance, les polychètes étaient le groupe le plus diversifié avec 71 et 67 espèces en 2008 et 2009, respectivement (37,9% des espèces totales, figure 26A), crustacés 68 et 62 espèces (35,7%), mollusques 35 et 29 espèces (17,5%) et les échinodermes 9 et 8 espèces (4,7%).

Au total, 155 625 individus ont été comptés en 2008 contre seulement 68 929 en 2009 (figure 26B). Par conséquent, les abondances ont été divisées par deux entre les deux années, résultant principalement d'une forte diminution de l'abondance du polychaete tandis que d'autres groupes étaient relativement stables en abondance au cours des deux années (figure 26B).

Les espèces les plus fréquemment rencontrées ont été les polychètes *Aphelocheata marioni* et *Owenia fusiformis* trouvés respectivement en 2008 et 2009 dans 68% et 66% des sites, suivis du bivalve *Abra alba* et des autres Polychaetes : *Magelona johnstoni* et *Chaetozone gibber*



3.2.3 Structure des assemblages macrobenthiques

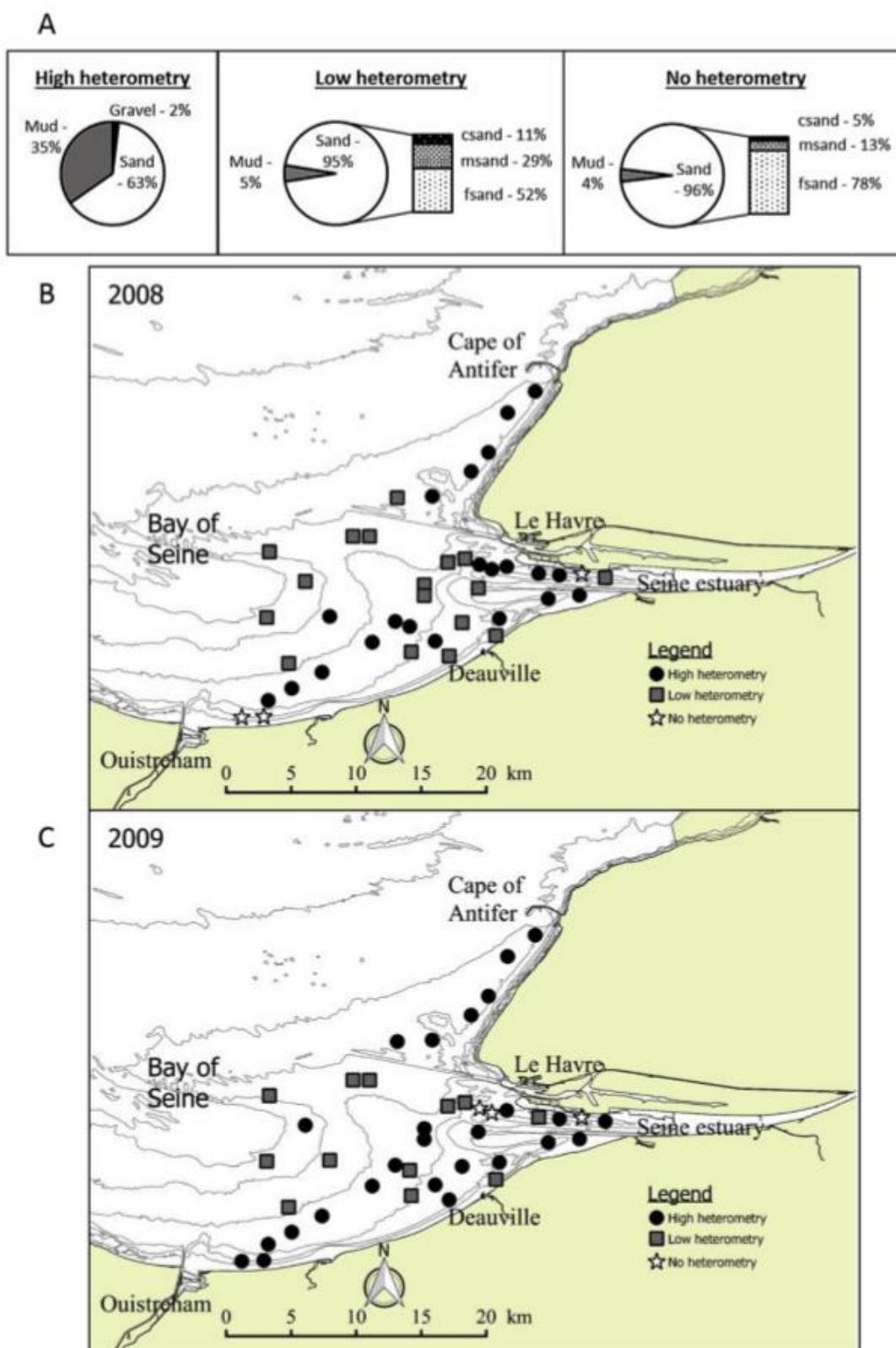


Figure 25. (A) Pourcentage moyen de granulométrie de chaque groupe sédimentaire, définissant les trois faciès: hétérométrie élevée, hétérométrie faible et pas d'hétérométrie. (B) Cartographie spatiale des faciès sédimentaires en 2008 et (C) en 2009 selon les trois groupes de sédiments : hétérométrie élevée (rond), hétérométrie faible (carré) et pas d'hétérométrie (étoile).



Les assemblages benthiques ont été représentés spatialement par rapport aux trois faciès sédimentaires définis ci-dessus (figure 27A-F). En 2008, les faciès hautement hétérométriques ont été caractérisés par deux assemblages benthiques (figure 27A) : *Corbula gibba* - *Melinna palmata* - *Ampelisca tenuicornis* assemblage de sable envasé à graviers (H1) et *Sigalion mathildae* - *Nephtys assimilis* avec *Owenia fusiformis* assemblage de sable envasé (H2). Ces assemblages benthiques ont été retrouvés dans l'est de la baie de Seine sans qu'aucun motif spatial structurel ne puisse être mis en évidence avec une proportion de deux tiers pour l'assemblage H1 et d'un tiers pour l'assemblage H2 (figure 27A). En 2009, ces deux assemblages benthiques ont diminué de 25% au profit d'un nouvel assemblage benthique : *Macoma Balthica* - *Cerastoderma edule* ensemble de sable envasé (H3) qui représentait alors environ 50% des stations fortement hétérométriques (figure 4B). Cet aspect de l'assemblage benthique a été relié à l'envasement généralisé de la baie entre 2008 et 2009. En ce qui concerne les faciès faiblement hétérométriques (figure 25C, D), deux assemblages benthiques ont été mis en évidence en 2008: *Leucothoe incisa* - *Phaxas pellucidus*, assemblage de sable fin à moyen (L1) et assemblage de sable fin à *Nephtys cirrosa* (L2) L'assemblage L1 était localisé dans la partie sud de la baie orientale de Seine, alors que l'assemblage L2 était plutôt retrouvé au centre de la baie de Seine, à l'embouchure de l'estuaire de la Seine et à proximité de Deauville. En 2009, ces deux assemblages benthiques ont diminué parce que cinq stations avaient changé de faciès sédimentaires en passant d'une faible hétérométrie à une forte hétérométrie (figure 25B). Neuf stations ont montré un assemblage L1 et seulement trois stations un assemblage L2 au large de l'embouchure de la Seine.

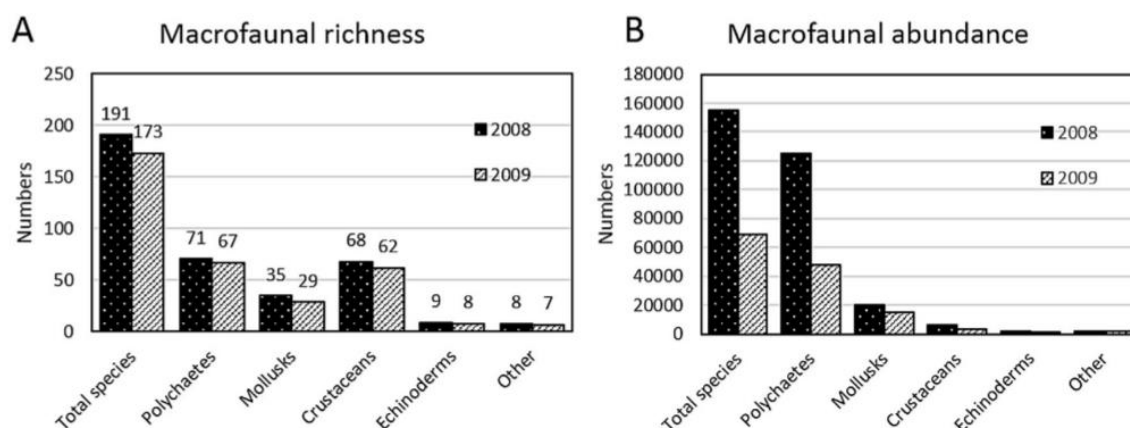


Figure 26. Richesse macrofaunistique et abondance des principaux groupes benthiques en 2008 et 2009.

Enfin, trois assemblages benthiques ont été mis en évidence en correspondance avec un sédiment de sable fin unimodal : *Ensis directus* - *Magelona filiformis* assemblage identifié seulement en 2008 dans la partie sud-ouest de l'est de la baie de Seine (N1), *Macoma Balthica* - *Cerastoderma edule* assemblage localisé dans l'estuaire (N2) (une seule station en 2008 et en 2009) et *Aphelocheata marioni* - *Nephtys cirrosa* assemblage (N3) dans le chenal nord de l'estuaire de la Seine identifié seulement en 2009 (figure 27E-F).

Tous les assemblages benthiques ont montré des espèces indicatrices significatives avec une contribution supérieure à 50%. De plus, trois assemblages benthiques (L1, N1 et N2) ont montré des espèces ayant une contribution égale à 100%.

Pour les caractéristiques biotiques, un gradient hétérométrique large-littoral a été mis en évidence. Les assemblages benthiques à forte hétérométrie sédimentaire ont une forte richesse en espèces (moyenne ~ 50 espèces) et un nombre élevé d'individus (moyenne de ~

3,400 ind.0,4 m²), tandis que les valeurs étaient faibles pour les faciès non hétérométriques (richesse moyenne des espèces ~ 20 espèces et moins de 1000 ind.0,4 m²). Les assemblages benthiques à faible hétérométrie sédimentaire ont montré des valeurs intermédiaires (richesse moyenne de 42 espèces et ~ 1,900 ind.0,4 m²). L'indice de diversité de Shannon (H') variait de 2,05 à 3,65, tandis que l'indice de stabilité de Pielou (J') variait de 0,19 à 0,33 (Tab. 3).

3.2.4 Caractéristiques et organisation des assemblages benthiques par rapport à leur environnement hydro-morpho-sédimentaire complexe

3.2.4.1 Analyses de redondance

La figure 28A-C représente les trois analyses de redondance (RDA) de chaque faciès hétérométrique (figure 27) et met en évidence un effet significatif des variables environnementales sur la structure de la communauté (test de trois permutations ; $p = 0,001$). Seuls les RDA avec des coefficients de détermination R^2 (0,5 et $R^2 > 0,35$) ont été prises en compte.



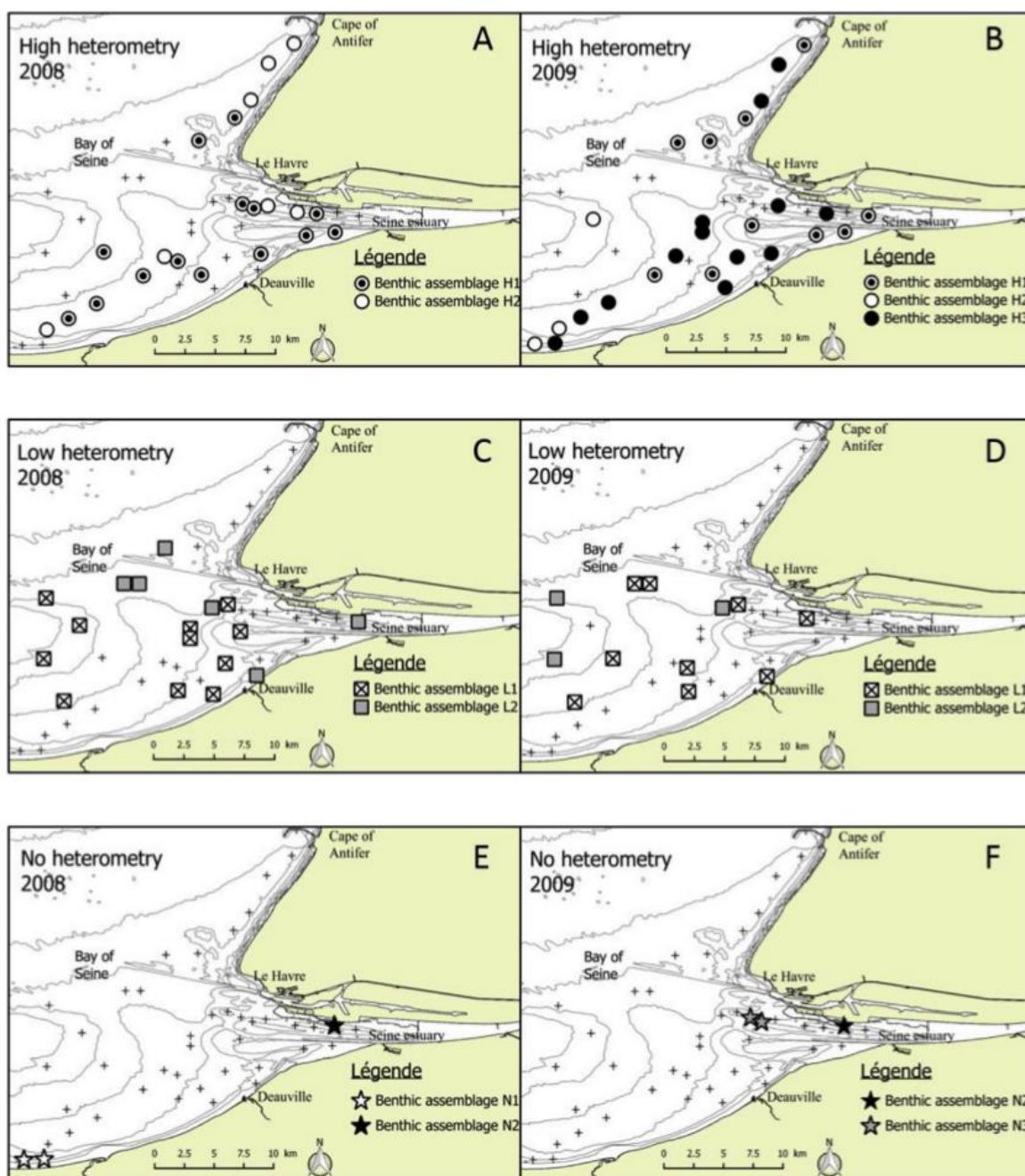


Figure 27. Carte des huit assemblages benthiques identifiés (A) en 2008 et (B) 2009 selon les faciès de sédiments hétérométriques.

La première RDA correspond à des faciès hétérométriques élevés avec les trois assemblages benthiques (nuances grises avec points comme à la figure 27A-B). L'axe horizontal 1 (expliquant 56% de la variance) est corrélé positivement avec l'environnement polyhalin (score : 0,95), la durée pour laquelle la vitesse actuelle était $> 1 \text{ ms}^{-1}$ (score: 0,67) et le pourcentage de fraction fine (score: 0,43). Cet axe est corrélé négativement avec l'environnement euhalin (score : -0,95), la bathymétrie (score: -0,76) et d'autres paramètres granulométriques (sable grossier, sable moyen, sable fin et gravier; figure 28A). Ce premier axe a confirmé le rôle important des variables environnementales et hydrodynamiques pour la structure de la communauté benthique. L'assemblage de sable envasé H3 s'oppose aux deux autres assemblages benthiques de sable envasés respectivement notés H1 et H2. Les variables environnementales les plus importantes pour l'axe vertical A2 (expliquant 31% de la

variance) sont la bathymétrie (score : -0,60) qui distinguent l'assemblage de sable envasé H2 avec une dominance du sable fin (45%) et un assemblage de sable graveleux (fortement hétérométrique) H1 pour lequel la profondeur a dépassé 5 et à même atteint jusqu'à 12 m.

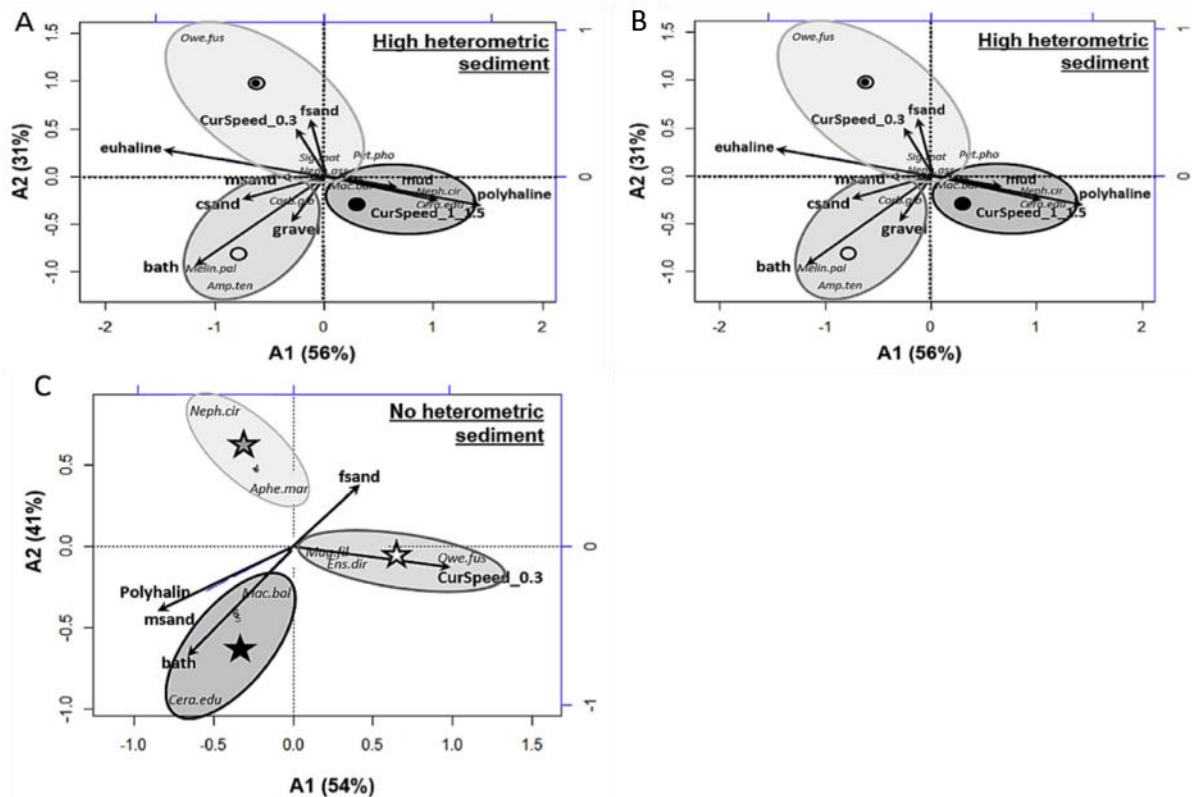


Figure. 28. Analyse de redondance des espèces IndVal pour (A), des sédiments à forte hétérométrie, (B) sédiments faiblement hétérométriques et (C) absence d'hétérométrie, avec des variables environnementales statistiques sélectionnées. Etiquettes : gravier =% gravier, csand =% sable grossier, msand =% sable moyen, fsand =% sable fin, vase =% vase, bath = bathymétrie, polyhaline = milieu polyhaline (18-30 mg.l-1), euhaline = Environnement euhalin (30-40 mg.l-1), CurSpeed_0.3 = vitesse courant <0,3 m.s-1, CurSpeed_1.5 = vitesse courant 1-1,5 m.s-1, CurSpeed_1.5_2 = vitesse courant 1,5-2 m.s-1. Voir les références acronymes des espèces dans le tableau 3.

Dans la deuxième RDA (Figure 28B), les deux assemblages benthiques de faciès faiblement hétérométriques ont été représentés avec des variables environnementales (carré). L'axe horizontal 1 expliquant 91% de la variance est corrélé positivement avec la durée pour laquelle la vitesse de la masse d'eau est $> 0,5 \text{ ms}^{-1}$ (score: 0,63) et $> 1 \text{ ms}^{-1}$ (score: 0,51) et corrélée négativement avec la bathymétrie (score: -0,76), la durée pendant laquelle l'environnement était euhalin (score: -0,56), le pourcentage de sable grossier (score: -0,63) et la durée pour laquelle la vitesse était inférieure à $0,3 \text{ ms}^{-1}$ (score : -0,41). Pour les faciès faiblement hétérométriques (Figure 28B), le premier axe met en évidence le gradient noté du large vers la côte avec la bathymétrie et la vitesse des courants étant les variables environnementales les plus importantes pour caractériser la structure de la communauté benthique. L'assemblage de sable fin à moyen de L2 a été trouvé s'oppose à l'assemblage L1 de sable fin à moyen. Dans ce RDA, l'axe vertical A2 explique seulement 6% de la variance et toutes les variables environnementales prise en compte présentent un score supérieur à 0,5. Ils informent seulement sur la structure de l'assemblage L1 où une différence a été observée entre les espèces trouvées dans le sable fin (*Phaxas pellucidus*) et le sable moyen (*Tubulanus polymorphus*). En outre, il a été noté que seules les trois sous-classes de sable étaient présentes dans cette RDA confirmant que le pourcentage de fraction fine (vase) et de gravier

n'avait aucune influence sur la structure de la communauté benthique des faciès faiblement hétérométriques.

Le troisième et dernier RDA concernait le sédiment de sable fin unimodal où trois assemblages ont été identifiés (figure 28E, F). L'axe horizontal A1 explique 54% de la variance totale. Il est corrélé positivement avec la durée pour laquelle la vitesse de la masse d'eau est inférieure à 0,3 ms⁻¹ (score : 0,98) et corrélée négativement avec la durée pendant laquelle l'environnement était polyhalin (score: 0,87), le pourcentage de sable moyen (score : -0,69) et la bathymétrie (score : -0,67). Cet axe souligne l'existence du gradient côte-large avec deux stations dans le sud de la baie de Seine dominé par l'assemblage N1 et les deux zones de l'estuaire dominées par l'assemblage N2 et l'assemblage N3. La variable environnementale la plus importante pour l'axe vertical A2 (expliquant 41% de la variance) est la bathymétrie (score : -0,67) qui distingue les deux assemblages benthiques de l'estuaire de la Seine.

3.2.4.2 *Modèle linéaire généralisé (GLM)*

Pour la première fois, des modèles linéaires généralisés (GLM) ont été utilisés pour identifier les relations entre les facteurs abiotiques et les schémas spatiaux des principales espèces échantillonnées dans les sédiments constitués de sables envasés de la partie orientale de la baie de Seine (annexe 11). Le GLM a été construit pour les espèces les plus abondantes, c'est-à-dire pour un total de 30 espèces (annexe 11). Ces modèles mettent en évidence les relations entre l'abondance des espèces et les variables environnementales sélectionnées. Les variables environnementales les plus importantes ont été les variables sédimentaires (envasement dans 70% des modèles, sable fin dans 63% des modèles et sable moyen dans 53% des modèles) suivies de la faible vitesse de la masse d'eau (56% des modèles) et de la bathymétrie (47% des modèles). Les variables de salinité ont été trouvées dans quelques modèles et une vitesse de courant supérieure à 1,5 m s⁻¹ n'a jamais été un paramètre discriminant. Le pourcentage de déviance expliquée par le modèle GLM varie de 30 à 89%.

En outre, la plupart des espèces indicatrices des huit assemblages benthiques identifiés par rapport à leur hétérométrie sédimentaire (figure 27) ont montré un pourcentage élevé de déviance expliquée (> 40%) et dans de nombreux cas (> 55%), à l'exception du bivalve *Corbula gibba* et du polychaete *Chaetozone gibber* pour l'assemblage H1, du polychaete *Nephtys assimilis* pour l'assemblage H2 et le bivalve *Phaxas pellucidus* pour l'assemblage L1.

4 Synthèse et discussion

4.1 A propos des relations macrofaune habitat à l'échelle de la baie de Seine orientale

Les analyses statistiques sélectionnées dans la publication de Dauvin et al. (2017) ont été choisies après une analyse critique des différentes techniques permettant de faire le lien entre les facteurs environnementaux et la distribution des espèces et des assemblages benthiques pendant la première partie du post-doctorat de Sabrina Lucas. Elles s'inspirent



également des analyses choisies dans le cadre du mémoire de Master 2 de Lucie Camanez 'Relation animal-sédiment et variabilité des communautés benthiques en baie de Seine orientale' soutenu en 2014, mémoire qui avait été fourni en appui de cette première démarche basée sur les campagnes PECTOW réalisées tous les 5 ans dans toute la partie orientale de la baie de Seine depuis 1986, la dernière avec le soutien du GIP-Seine-Aval ayant eu lieu en 2016. Les analyses traitées dans la tâche 2 de H2O étaient tant qu'à elles ciblées 41 stations communes échantillonnées pendant les campagnes COLMATAGE de 2008 et 2009. Le modèle GLM est puissant et souvent sélectionné pour étudier les relations facteurs du milieu/benthos (voir par exemple les travaux réalisés dans le projet INTERREG CHARM). Rappel, en statistiques le modèle linéaire généralisé (MLG) (GLM en anglais) est une généralisation de la régression linéaire entre deux variables. Le GLM généralise la régression linéaire en permettant au modèle linéaire d'être relié à la variable réponse via une fonction lien en autorisant l'amplitude de la variance de chaque mesure d'être une fonction de sa valeur prévue. Les modèles linéaires généralisés ont été formulés par John Nelder et Robert Wedderburn comme un moyen d'unifier les autres modèles statistiques y compris la régression linéaire, la régression logistique et la régression de Poisson. Ils proposent une méthode itérative dénommée méthode des moindres carrés repondérés itérativement pour l'estimation du maximum de vraisemblance des paramètres du modèle. L'estimation du maximum de vraisemblance reste très utilisée et est la méthode par défaut dans de nombreux logiciels de calculs statistiques. D'autres approches incluant les statistiques bayésiennes et la méthode des moindres carrés convenant aux réponses à variance stabilisées, ont été développées mais sont peu performants pour les liens benthos/ environnement dans les milieux côtiers, de plus quand le nombre de données comme dans le cas traité ici sur les stations des campagnes COLMATAGE peu adapté.

Ainsi afin de mettre en évidence une relation potentielle entre la faune et les facteurs de l'environnement, une Analyse Canonique de Redondance (ACR ou RDA en anglais) (Legendre & Legendre, 2012) a été réalisée entre les données d'abondance de la macrofaune (variables réponses) et les données granulométriques et autres variables de l'environnement : vitesse du courant, salinité... (Variables explicatives). La première étape de cette méthode d'analyse est une série de régressions linéaires des variables d'abondance sur les variables environnementales : cette partie de l'analyse consiste à expliquer les variables d'abondances en fonction des variables sédimentaires et des autres variables liées aux caractéristiques de l'environnement de la partie orientale de la baie de Seine. A partir des régressions linéaires sont ensuite calculées plusieurs analyses en composantes principales à la fois sur les valeurs prédites et les résidus. La RDA a été réalisée après que les données d'abondance des espèces aient été transformées par la méthode de Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001). La significativité de ces analyses a été testée par permutation. Lors de ces analyses, le niveau d'intégration pris en compte est celui de l'assemblage faunistique.

Les méthodes sélectionnées et utilisées dans la tâche 2 ne sont pas originales en tant que telles mais l'originalité est sa première utilisation sur les relations macrofaune/environnement dans la partie orientale de la baie de Seine.

4.1.1 Distribution des assemblages benthiques

Bien que la zone étudiée ait été soumise à de fortes conditions hydrodynamiques, à un apport élevé de contaminants de la Seine et à une forte action anthropique, les principaux

assemblages benthiques liés à l'hétérométrie des sédiments semblent demeurer relativement cohérents pour les deux jeux de données obtenus en 2008 et 2009.

En suivant la définition de Holland et Elmore (2008), c'est-à-dire en considérant que le sédiment qui est un mélange de deux des classes de taille de base (vase, sable, graviers) avec un rapport de 9: 1 ou inférieur est hétérogène, la plupart (85%) des stations d'échantillonnage ont présenté une hétérométrie sédimentaire. C'est surtout le cas des sédiments superficiels de la partie orientale de la Baie de Seine où les sédiments sont mal triés et sans vasière subtidale authentique ou sable fin unimodal dans la zone subtidale de l'estuaire de la Seine (Méar *et al.*, 2006; Lesourd *et al.*, 2016).

Une stabilité spatiale des assemblages benthiques est en place depuis au moins trois décennies, avec la présence de deux communautés imbriquées et de leurs faciès caractéristiques dans la partie orientale de la baie de Seine, à savoir la communauté *Macoma Balthica-Cerastoderma edule* et la communauté koreni *Abra alba*-Lagis. La comparaison de nos données 2008-2009 (figure 27) avec celles acquises à la fin des années 1980 et 1991 (Thiébaud *et al.*, 1997), a montré une forte ressemblance entre les deux études.

Les six assemblages identifiés par les analyses de redondance pour les données de 2008-2009 sont cohérents avec l'hétérométrie des sédiments. La vitesse actuelle, la bathymétrie et la salinité avec un fort gradient côtier-offshore ont été les facteurs environnementaux les plus importants pour expliquer la structuration des assemblages benthiques dans la partie orientale de la baie de Seine. Toujours dans une telle zone complexe estuarienne, la répartition des assemblages benthiques est le résultat de plusieurs facteurs environnementaux, s'inscrivant dans les caractéristiques des sédiments qui sont eux même les résultats de l'interaction entre l'hydrodynamique (courants réguliers et courants de marée) et l'apport plus ou moins régulier des matières en suspension. Dans de telles eaux estuariennes et littorales, les augmentations ordinaires de la salinité et de la profondeur créent un gradient côtier qui joue un rôle dans la répartition spatiale des organismes benthiques et de leurs assemblages.

4.1.2 Relations entre les facteurs abiotiques et la répartition des espèces

Les cinq modèles les plus explicatifs (> 75% de la variance expliquée) sont toutes des espèces indicatrices d'assemblages benthiques (les bivalves *Barnea candida* et *Cerastoderma edule*, l'amphipode *Ampelisca tenuicornis*, le polychaete *Melinna palmata* et le nemertien *Tubulanus polymorphus*). *C. edule* et *B. candida* ont été positivement corrélés avec les plus fines particules (sable moyen à vase) et seulement avec le pourcentage de fraction fine pour *B. candida*. Cette espèce bivalve est caractéristique de la zone estuarienne, son abondance varie inversement avec la profondeur. *M. palmata* était un exemple d'espèces abondantes où les variables sédimentaires ne sont pas significatives, à l'exception de la corrélation positive avec la vase fluide. Mais une relation a cependant été mise en évidence (positivement corrélée) avec la profondeur et les périodes de faibles vitesses de la masse d'eau. *A. tenuicornis* a été significativement corrélée (positivement) avec la profondeur et la faible vitesse des courants, mais cependant pas avec les variables sédimentaires significatives. L'échinoderme *Echinocardium cordatum* a été trouvé dans les sédiments de sable envasé et a été positivement corrélé avec la profondeur et négativement avec des faibles vitesses de courant, montrant une préférence pour les sédiments mixtes de sable envasé dans la baie orientale de Seine, zone située à l'abri de l'influence de l'eau douce amenée par la Seine.



Les modèles les moins significatifs (<40% de la variance expliquée), impliquent des espèces très abondantes avec de fortes occurrences telles que le bivalve *Abra alba* et les polychètes *Nephtys hombergii* et *Spiophanes bombyx*. L'espèce *A. alba* a été positivement corrélée à la présence de vase fluide, de galets de vase non indurée et à des faibles courants, mais était présente dans 87% des stations. Le même modèle a été trouvé pour *N. hombergii*, qui est positivement corrélé avec une localisation dans une zone euhaline et était présent dans 91% des stations. *S. bombyx* a été trouvé dans des sédiments constitués principalement de sable moyen, où les courants faibles sont largement majoritaires (présence dans 76% des stations).

Trois groupes de modèles d'espèces peuvent donc être mis en évidence :

(1) Un premier groupe dont les modèles explicatifs représentaient plus de 70% de la distribution des espèces benthiques et le nombre de variables significatives est supérieur à 7. Ces espèces sont caractéristiques d'un environnement hydro-sédimentaire particulier et présentaient une faible occurrence comme *B. candida*, *C. edule* et *M. palmata*.

(2) Un deuxième groupe où les modèles expliquent moins de 40% de la distribution des espèces benthiques avec seulement trois variables environnementales. Ce groupe rassemble des espèces présentant de grandes distributions écologiques dans la partie orientale de la baie de Seine. Les espèces ont été trouvées dans tous les types de sédiments à fond meuble.

(3) Un troisième groupe, où les modèles expliquent entre 40% et 70% de la variance, rassemble des espèces plus ou moins abondantes avec peu d'occurrence, comme le bivalve *Macoma Balthica*, l'amphipode *Leucothoe incisa* ou avec une forte apparition comme les polychaètes *Magelona johnstoni*, *Lagis Koreni*, *Lanice conchilega* et *Eteone longa* (annexe 11 et 12).

Notre approche était à l'origine basée sur la recherche des niches écologiques au sens d'Odum (1959): " la niche écologique, c'est la profession de l'espèce alors que l'habitat en est l'adresse", que nous avons généralisée comme zone préférentielle des espèces selon l'ensemble des paramètres de l'environnement : type sédimentaire, salinité, oxygène... Notre étude s'est donc attachée à rechercher les liens entre la distribution des espèces par rapport à son environnement. En quelque sorte nous avons recherché les zones préférentielles des espèces de macrofaune, c'est la première fois qu'une telle démarche est tentée en baie de Seine.

Nous avons bien mis en évidence trois catégories d'espèces et celles pour lesquelles les % de variance expliquée par les variables de l'environnement sont celles caractéristiques de quelques stations. En revanche, les espèces à large répartition et qui sont souvent les espèces dominantes comme le polychète *Lagis koreni* n'ont pas de lien fort avec leur environnement. Cela paraît assez logique, il ne faut pas oublier que nous ne travaillons pas sur l'ensemble du gradient bio-sédimentaire de la baie de Seine fortement lié aux courants avec des zones de graviers pour des courants forts du large et des zones sablo-vaseuses face à l'estuaire dans des zones de plus faible courant. Des espèces présentes donc une affinité générale pour les fonds sablo-vaseux et s'installent de façon plus ou moins importantes et de façon plus ou moins longues sur toute la zone d'échantillonnage de COMATAGE (et aussi de PECTOW qui sont les mêmes). En bref, l'exercice qui a été fait pourrait être renouvelé pour deux autres jeux de données : prendre l'ensemble des stations de la baie de Seine ou cumuler toutes les données acquises dans la partie orientale de la baie de Seine, pour voir si des structures à plus petite échelle sont observables. En effet, depuis le début de nos observations



commencées en 1986, les assemblages faunistiques montrent la persistance de trois principaux noyaux d'abondance, le premier le long des côtes du Pays de Caux, le second au débouché en mer de la Seine et le troisième le long des côtes du Pays-d'Auge. Les analyses réalisées sur un petit jeu de données seulement 41 stations ne permettent pas de démontrer la ou les variables explicatives de cette structuration en patches d'abondance. L'échelle d'observation comme signalé à plusieurs reprises n'est sans doute pas pertinente. Enfin nous avons signalé que dans cet écosystème complexe de la partie orientale de la baie de Seine, les relations sédiment-distribution locale des espèces sont chaotiques et que les modèles utilisés ne permettent pas de reproduire de façon satisfaisante les liens entre vivant et non vivant.

Compte tenu des forçages naturels et anthropiques dans l'estuaire et la partie orientale de la baie de Seine, il est difficile voire impossible de proposer des évolutions des assemblages et communautés. En revanche, il serait possible et cela a déjà été fait (voir Rombouts et al., 2012) ROMBOUTS, I., BEAUGRAND, G. & DAUVIN, J.C., 2012. Potential changes in distribution of macro-benthic fauna from the English Channel simulated under climate change scenarios. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 99, 153-161., de modéliser les probabilités de présence des principales espèces des fonds sablo-vaseux de la partie orientale de la baie de Seine. D'ailleurs cette démarche de scénario de probabilités de présence d'espèce de macrofaune est actuellement réalisée dans le cadre de l'ANR TROPHIK coordonnée par Nathalie NIQUIL, DR CNRS, UMR BOREA. Enfin, il peut être ajouté que depuis que les observations du benthos ont commencé dans la partie orientale de la baie de Seine au début des années 1980, le polychète tubicole vasicole *Melinna palmata* inconnue au début du suivi mais présentes en fortes populations dans les petits estuaires bretons et la rade de Cherbourg s'est bien implantée dans la zone d'étude et forme même un faciès particulier de la communauté à *Abra alba* *Lagis koreni* : voir la cartographie des habitats marins qui vient d'être publiée : BAFFREAU, A., CHOUQUET, B., DANCIE, C., DUHAMEL, S., FOVEAU, F., HACQUEBART, P., NAVON, M., PEZY, J.P., POISSON, A., MARMIN, S., DAUVIN, J.C., 2017. Mapping benthic communities: an indispensable tool for the preservation and the management of the Bay of Seine eco-socio-system. *Regional Studies of Marine Sciences* 9, 162-173.

4.2 A propos des liens macrofaune habitats à l'échelle de la carotte

Le choix de ces espèces s'est décidé par rapport à leur répartition en baie de Seine, leur abondance et également leur taille macroscopique sans être pour autant trop volumineuses pour des expérimentations en carotte. En effet, par leurs abondances et leurs associations à certains types sédimentaires, ces espèces sont depuis longtemps caractéristiques de biofaciès sédimentaires au point de nommer ces bio-faciès par ces espèces depuis les premières prospections du macrobenthos à l'échelle de la baie de Seine (Gentil, 1976b) et confirmés par de nombreuses études ultérieures (Gentil and Cabioch, 1997; Janson, 2007; Alizier, 2011), ce qui fait d'elles des espèces emblématiques de la baie de Seine orientale. On retrouve par exemple la communauté des sables fins à très fins à *Abra alba* - *Lagis koreni* avec comme espèces caractéristiques *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* pour les bivalves, les polychètes *Owenia fusiformis*, *Lagis koreni*, *Nephtys hombergii* et *Lanice conchilega* et deux espèces d'ophiures, *Ophiura ophiura* et *Acrocnida brachiata*.



L'apport de la tomographie a montré la structuration de ces faciès sédimentaires qui ne peuvent être identifiés par les analyses faciologiques et granulométriques. Cette méthode d'imagerie a ainsi permis de bien caractériser les trois faciès types : un faciès dénommé graviers envasés avec des particules sédimentaires grossières mélangées à une matrice sédimentaire fine, sans structuration régulière sur la profondeur, et deux faciès très lités. Présentant une structure litée commune, ces deux faciès se distinguent néanmoins au niveau de leur partie supérieure. L'imagerie a montré que les prélèvements de la zone 4 avaient une première couche sédimentaire en mélange, sans litage (faciès *en mélange sur base litée*), alors que les prélèvements de la zone 5 sont lités depuis la surface jusqu'en profondeur (*faciès fortement lité*). Les hypothèses posées sur l'absence de bioturbation dans les carottes litées reposent sur l'instabilité de cet habitat lité et un renouvellement sédimentaire fréquent par dépôt-érosion. Ainsi les organismes en place subiraient ce dynamisme sédimentaire, soit par recouvrement de sédimentaire, les obligeant à remonter, soit par érosion, et dans ce cas, effacerait les traces biogène, voire déplacerait les organismes eux-mêmes.

Le maximum des volumes de vie en partie supérieure de la colonne sédimentaire se retrouve également en terme d'abondance et de richesse spécifique de la macrofaune. Les résultats montrent un profil commun aux trois faciès identifiés avec un maximum d'abondance entre la surface et 2 cm de profondeur et 92,51 % de l'abondance totale dans les sept premiers centimètres de sédiment. Ce résultat était attendu et déjà bien admis dans la communauté scientifique (Clavier, 1984; Hines and Comtois, 1985; Schaffner, 1990; Flach and Heip, 1996; Mucha and Costa, 1999; Mucha *et al.*, 2004). Cependant, le deuxième maximum d'abondance entre 5 et 7 cm, mis en évidence au sein des trois faciès, n'avait pas été identifié auparavant.

Certaines espèces se sont démarquées des autres par une occupation de la colonne sédimentaire en profondeur telles que les *Kurtiella bidentata* ou les *Chaetozone* spp. Les profondeurs de vie sont comparables entre les deux faciès lités mais montrent des distributions des profondeurs de vie plus faibles pour le faciès des *graviers envasés*, particulièrement pour l'espèce *Kurtiella bidentata*. La plus faible profondeur de vie dans les *graviers envasés* peut s'expliquer par les contraintes physiques inféodées à la tailles des particules sédimentaires plus difficiles à déplacer et expliquerait la différence de profondeur de vie selon le type de sédiment (Hines and Comtois, 1985). Cependant, la question de la présence aussi profonde de cette espèce de petite taille reste problématique. Pour certains, la pression de prédation est le facteur principal déterminant la profondeur moyenne à laquelle se trouvent les bivalves (de Goeij *et al.*, 2001) ou encore leur taille (Clavier, 1984; Hines and Comtois, 1985). Cependant, les *Kurtiella bidentata* ont une taille constante tout au long de la profondeur et donc le facteur taille n'explique pas la distribution de cette espèce mais par contre se confirme pour les autres espèces de bivalves mesurées. Il est aisé de penser que le prélèvement crée un stress pour les organismes et peut induire un comportement de fuite en profondeur en analogie avec la fuite face à un prédateur. En effet, la présence de prostomiums d'*Owenia fusiformis*, de *Melinna palmata*, ou autres polychètes tubicoles suspensivores ou dépositivores de surface, montrent un retrait de ces individus pendant le prélèvement ou le découpage des carottes alors qu'en milieu naturel, ces espèces vivent avec leur prostomium à l'interface eau-sédiment. Cependant, certains auteurs considèrent ces déplacements comme minimes et n'affectant que les individus des couches les plus profondes ne modifiant pas la distribution de toute la faune (Hines and Comtois, 1985; Mermillod-Blondin *et al.*, 2003). Afin de vérifier ces hypothèses, il serait intéressant de procéder à des cinétiques d'observation



par CAT-Scans permettant de comparer l'occupation de la colonne sédimentaire par les organismes au cours du temps. Les analyses abiotiques ont montré une stabilité des paramètres tout au long de la profondeur.

L'analyse du soufre a cependant mis en évidence un faciès presque entièrement anoxique, le faciès *en mélange sur base litée* alors que le faciès *fortement lité* qui est assez proche du point de vue abiotique présente quant à lui un milieu oxique sur toute la profondeur. De plus, ce faciès *fortement lité* présente des pourcentages de volumes vides plus faibles et dominé par les bivalves. Le fait d'être en présence d'un faciès complètement oxique d'après les valeurs de soufre, sur toute la profondeur montre un dépôt récent de matériel frais ; cela atteste que le dépôt n'a pas encore atteint un état d'équilibre dans lequel les réactions sulfato-réductrices ont pu s'établir (Michaud *et al.*, 2010). Cette couche oxique est décrite comme n'excédant pas le premier centimètre (Janson, 2007), comme dans le cas du faciès *en mélange sur base litée*. Pour un milieu compact de granulométrie fine en sortie d'estuaire, la discontinuité redox peut se situer entre 3 et 5 cm de profondeur et limiter la distribution des organismes aux 5 premiers centimètres (Mazik *et al.*, 2008), mais l'on retrouve ce profil granulométrique pour les deux faciès lités. De plus, les litages montrent un dépôt relativement régulier de sédiment. Il est ainsi possible que ce faciès, situé dans l'embouchure de la Seine représente un habitat temporellement instable dans le temps (Lesourd *et al.*, 2003; Janson, 2007) remanié en permanence, ne permettant pas aux organismes vivants de s'installer dans cet habitat. Ces dépôts se forme à l'échelle de la marée et sont donc assimilés à des tidalites. L'ensemble des couches observées sur les carottes se sont ainsi déposées durant une vive-eau.

Les résultats des diagrammes rang-fréquences vont également dans ce sens. Les courbes des faciès lités montrent une augmentation de la pente en fin de courbe et le début d'un point d'inflexion indiquant une augmentation des espèces représentées par de très faibles effectifs. L'apparition d'une partie concave vers le bas en fin de courbe montre un écosystème qui n'est pas en état d'équilibre mais encore en évolution.

Un point de vue non considéré dans l'étude concerne la variabilité saisonnière de la macrofaune. Les prélèvements des différentes dates échantillonnées ont été regroupés, ce qui a pour conséquence de masquer la variabilité saisonnière de la macrofaune tels que les recrutements estivaux (Janson, 2007). Dans l'idée de la poursuite d'un travail sur le sujet de la distribution verticale de la macrofaune, une observation à une plus grande fréquence temporelle pourrait apporter une vision sur l'occupation verticale de la macrofaune selon la saison et par conséquent permettrait d'évaluer l'influence des variations de densités de population (nombre d'individu au m²) sur cette distribution verticale.

Ceci amène également la question des interactions inter- et intra-spécifiques au sein de la profondeur, paramètre qui n'a également pas été pris en compte dans ce travail. En effet, la présence de terriers ou galeries augmente la surface eau-sédiment pour les échanges et flux chimiques (de Montety *et al.*, 2003; Rosenberg and Ringdahl, 2005; Maire, 2006; Mazik *et al.*, 2008) et peut ainsi modifier la profondeur de la zone redox (Solan and Kennedy, 2002; Mermillod-Blondin *et al.*, 2003).



4.3 A propos de la bioturbation en milieux hétérométriques

Les résultats ont montré qu'une espèce se distingue parmi les cinq autres par sa capacité bioturbatrice très importante avec un Db moyen maximal de $37,80 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ pour les particules de petite taille. Cette espèce, *Lagis Koreni* est connue pour être une espèce à forte bioturbation remobilisant les 5-6 premiers centimètres de sédiment, par une advection verticale des particules sélectionnées (Gordon, 1966; Rhoads, 1967; Ronan, 1977; Bromley, 1990). La conséquence de son activité bioturbatrice est une homogénéisation de la couche sédimentaire sur les 5 premiers centimètres. Gordon (1966) a estimé le remaniement sédimentaire de *Pectinaria gouldii* à 600 g de sédiment par an et par individu en milieu intertidal.

Les cinq autres espèces peuvent être considérées comme très faiblement bioturbatrices voire non bioturbatrices dans le cadre de ces expérimentations. C'est le cas pour *Acrocnida brachiata* et *Phaxas pellucidus* qui présentent des coefficients de biodiffusion inférieurs à $1 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ n'excédant pas $0,5 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ pour *Phaxas pellucidus* et avec des coefficients d'advection faibles voire nuls pour l'expérience 2.

Il n'a pas été trouvé de référence bibliographique sur l'intensité du remaniement sédimentaire induit par *Phaxas pellucidus*. Néanmoins, les faibles valeurs de bioturbation obtenues pour cette espèce démontrent un comportement immobile. Ainsi, sans stress, les mouvements réduits de l'espèce n'impactent guère la structure sédimentaire.

Abra alba et *Owenia fusiformis* présentent des coefficients de biodiffusion supérieurs à $1 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ dans l'expérience 1 et également dans l'expérience 2 mais seulement pour *Abra alba* avec les luminophores verts. Les résultats chez *Abra alba* coïncident avec des résultats d'autres études sur la bioturbation d'*Abra* spp. avec des coefficients de biodiffusion entre $0,17$ et $15,70 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ (Maire, 2006), entre $0,96$ et $4,47 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ (Braeckman et al., 2010). Ces coefficients sont supérieurs dans d'autres études, avec un coefficient de biodiffusion moyen de $0,59 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ ($\pm 0,09$) (Bernard et al., 2012), avec des densités du même ordre de grandeur pour les études de Braeckman et al. (2010) (382 ind./m^2 pour les plus faibles densités) et Bernard et al. (2012) (500 ind./m^2), mais bien moindre que l'étude de Maire (2006) avec $1\,470 \text{ ind./m}^2$. L'activité de bioturbation de cette espèce résulte de sa recherche de nourriture par la prospection de ses siphons inhalants à la surface du sédiment qui lui permettent d'ingérer les particules nutritives. La rétractation des siphons lors de l'activité de nutrition ou provoquée par un stress peut également induire le transport de particules sédimentaires (donc de luminophores) en profondeur (Maire, 2006).

De manière générale, les coefficients de biodiffusion sont plus importants pour les luminophores verts (40 à $100 \mu\text{m}$). La dominance de coefficients de biodiffusion plus importants pour les luminophores verts indique une préférence par les organismes étudiés pour les particules de petites tailles de granulométrie vaseuse. La question est de savoir si cela est effectivement une sélection active de particules d'une taille précise ou si le déplacement préférentiel de particules plus fines résulte d'un processus indirect. Des études sur des polychètes Terebellidés (Jumars et al., 1982; Maire et al., 2007) ont montré une sélection des particules sédimentaires plus fines. Ils ont mis en évidence la différence de sélection de particules selon leur utilité. Soit les particules sont ingérées, soit elles participent à la construction du tube, avec une efficacité plus importante sur les particules fines du fait que des particules plus grosses entraînant un effort et une résistance plus importants que les particules fines. C'est en effet la conséquence des contraintes physiques plus fortes (poids,



volume, résistance au déplacement etc.) sur les grosses particules qui facilite le déplacement des particules plus fines.

La différence significative des coefficients d'advection pour ces deux expériences montre l'absence de déplacement direct des particules de grosse taille. Les faibles Db ($0,49 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1} \pm 0,11$) pour les luminophores rouges associés à un Db des luminophores verts et Vb élevés (respectivement $25,57 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1} \pm 0,08$ et $22,81 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1} \pm 4,44$) montrent que les luminophores rouges ont été recouverts par des particules sédimentaires fines sans que ces derniers ne soient déplacés directement.

Les deux bivalves testés sont caractérisés comme des spécialistes de substrat par Alexander *et al.* (1993). Ils définissent les bivalves spécialistes de substrat (« substrate specialists ») comme des organismes capable de creuser rapidement pour une gamme restreinte de granulométrie correspondant à leur préférendum et étant incapables de creuser dans des granulométries extrêmes à cette gamme.

Ainsi, *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* sont décrits comme ne creusant pas dans des sédiments supérieurs aux sables moyens (250 à 500 μm), avec leur optimum dans les vases (< 63 μm) pour *Abra alba* et des sables fins (125 μm) aux vases (< 63 μm) pour *Phaxas pellucidus*. Ainsi le comportement de ces deux espèces de bivalves peut être modifié par les classes granulométriques utilisés ne correspondant pas aux optima des espèces.

Les différentes expérimentations ont ainsi montré que *Lagis Koreni* se distingue des cinq autres espèces par son fort potentiel de bioturbation par convoyage vers le haut. Elle a montré des coefficients de biodiffusion élevés, en particulier pour les particules de petite taille, mais également des coefficients d'advection important notamment dans la configuration de granulométrie la plus grossière. Elle a aussi montré sa capacité à déstructurer la colonne sédimentaire en homogénéisant les premiers centimètres de sédiment. En dehors de *Lagis Koreni*, les autres espèces sont actives mais avec de faibles impacts sur la colonne sédimentaire à l'échelle d'une carotte et selon le temps expérimental. Bien que les coefficients de biodiffusion soient supérieurs au témoin et que la structure sédimentaire soit également différente du témoin après les 15 jours d'incubation des organismes, cette structure sédimentaire initiale est toujours présente et proche du témoin. Toutes les espèces ont montré leur préférence pour les petites particules, favorisée par un transport plus efficace et moins coûteux en énergie que les grosses particules plus difficiles au transport.

Il faut également prendre en considération l'échelle expérimentale correspondant à une carotte de 14,4 cm de diamètre. En effet, l'activité des organismes d'une carotte est intégrée sur la surface entière de la carotte. Pour des espèces qui se sont montrées peu bioturbatrice à l'échelle de la carotte comme *Phaxas pellucidus* ou *Acrocnida brachiata*, il est possible que leur potentiel bioturbateur soit très localisé et plus important à l'échelle d'un individu qu'à l'échelle de la carotte. Par conséquent, la faible bioturbation de certaines espèces peut être en partie la conséquence d'une échelle spatiale expérimentale trop importante.

Les réplicats par espèce ont montré une réponse différente pour une même expérience avec parfois une très forte variabilité. Il y a donc une importante variabilité au sein d'une même espèce qui suggère une multiplication des expériences pour une espèce et la même configuration sédimentaire afin de déterminer une tendance générale de bioturbation d'une espèce.



La tâche 1 du projet H2O a une vocation préliminaire et surtout innovante en intégrant une dimension très peu prise en compte dans les relations faune-sédiment : la structuration verticale. De plus, l'échelle d'observation choisie s'est centrée sur l'individu et non sur une échelle régionale telle que la Baie de Seine dans son ensemble. Ainsi le travail effectué ouvre des voies d'étude pour de futurs travaux et ne permettent pas en tant que extrapolation à l'échelle de la Baie de Seine, telle que nécessiterait une cartographie.

Conclusion

Il est classiquement associé une distribution des populations benthiques en fonction de la nature des sédiments et bien souvent sur le critère de données granulométriques simples, telle la teneur en fine. En fait, dans les environnements côtiers, et particulièrement les estuaires, les sédiments ne sont pas les seuls paramètres expliquant la répartition du benthos, tel que l'a montré la tâche 1 du programme H2O pour l'estuaire de la Seine. Il a été ainsi montré les relations entre les espèces benthiques et leurs assemblages avec l'hydrodynamique (vitesse des courants, salinité) et la bathymétrie. Les analyses redondantes ont permis de distinguer six assemblages en relation avec ces paramètres. Les modèles statistiques permettent d'expliquer que ces paramètres supportent entre 30 à 89 % de la variance. Les espèces avec une large distribution spatiale sont celles montrant les plus bas pourcentages de variance, tandis que les espèces localisées dans un petit nombre de stations sont celles montrant le plus de variance expliquée, ce qui implique de forts effets locaux dans la distribution des espèces.

La répartition des assemblages et des espèces dominantes n'a pu être expliquée que partiellement. Ceci est dû à la complexité du milieu étudié avec en particulier la texture extrêmement complexe du sédiment et son hétérométrie, mais aussi les principaux facteurs abiotiques (salinité, profondeur, vitesse actuelle) qui pourraient être déterminants dans un tel écosystème estuarien mégatidal. Il apparaît donc nécessaire d'intégrer dans la base de données mise en place des facteurs abiotiques supplémentaires pour augmenter le pourcentage d'explication. Il reste cependant à définir quels sont ces paramètres. La revue bibliographique réalisée dans le cadre de cette étude n'a pas permis de les mettre en évidence.

Si la relation entre espèces benthiques et leur environnement apparaît chaotique dans un tel écosystème complexe et impossible à modéliser de manière parfaite, les données non publiées obtenues par Lucie Camenez (Master 2, 2014) ont montré que des prélèvements réalisés suivant une grille régulière sur une durée de plusieurs années (six campagnes entre 1986 et 2011) dans le même zone de la partie orientale de la baie de Seine, permettaient d'obtenir de meilleurs résultats que lorsque c'est un ensemble de données disparates qui est étudié. Par conséquent, dans l'avenir, il est préférable d'organiser une campagne avec un nombre dense de stations au lieu de privilégier un nombre limité de stations avec trois ou cinq réplicats de macrofaune. Cette approche sera testée dans les prochaines années en relation avec le suivi de l'influence des nombreuses activités humaines dans cette partie de la baie de Seine pour tester l'exactitude des deux hypothèses suggérées précédemment.

Le programme H2O a mis en évidence le fort intérêt de l'échelle de la carotte pour comprendre les interactions benthos-sédiment, ainsi que l'importance de la dimension verticale pour cette compréhension.

Les premiers écueils étaient techniques et méthodologiques ; il s'agissait tout d'abord de pouvoir échantillonner des carottes dans des faciès grossiers. Au terme de nombreux tentatives (33 % de réussite à la benne Flusha), un échantillonnage conséquent a pu être réalisé. Par ailleurs une méthodologie a été développée pour l'étude des carottes au scanner ou les expérimentations en mésocosme.

Dans le cadre de H2O (tâche 2), 3 faciès ont été caractérisés. Le problème initial de la météorologie, empêchant toute manipulation sur les zones pressenties, a obligé à une solution de secours, c'est à dire réaliser des échantillonnages dans des zones plus abritées de la houle. Cet aspect est devenu un atout du projet, car les faciès échantillonnés ont permis de donner des critères de comparaison avec ce faciès *gravier envasés* et ainsi de mieux interpréter les données.

Les faciès sédimentaires ont pu être caractérisé en 3 dimensions, en utilisant un scanner médical. Si les scanner médicaux étaient connus pour l'étude des faciès sédimentaires, ils n'avaient pas été mis en œuvre en estuaire. Même si la technique est perfectible (problèmes de résolution, altération des images en raison de la qualité des PVC), l'échelle d'étude reste pertinente pour l'étude du benthos et celle du sédiment associé, tandis que l'aspect 3D est un plus par rapport à la radiographie au RX.

Des corrélations entre macrofaune et granulométrie ont pu être établies, notamment avec les classes $[0, 04 \mu\text{m} - 1, 5 \mu\text{m}]$, $[63 \mu\text{m} - 150 \mu\text{m}]$ et $[150 \mu\text{m} - 450 \mu\text{m}]$. Ces corrélations, difficiles à mettre en œuvre à l'échelle de la Seine et de la Baie de Seine, ont été rendues possibles par (1) l'échelle d'étude permettant un positionnement conjoint des échantillonnages granulométriques associés à l'individu, (2) une étude par microgranulométrie laser et (3) l'établissement de classifications granulométrique propres à cette étude et cette zone permettant de discriminer correctement les populations de taille.

La macrofaune est répartie selon la profondeur essentiellement sur les premiers centimètres, comme connu dans la littérature. Le programme H2O a permis de quantifier cette répartition verticale en estuaire de Seine, en termes d'abondance, de richesse et de biomasse. Il a été mis en évidence un autre maxima d'abondance, inédit, à une profondeur spécifique, de l'ordre de la dizaine de centimètre, avec deux espèces d'affinité profonde : *Kurtiella bidentata* et *Chaetozone spp.*. Est-ce une préférence sédimentaire ou est-ce lié à l'accès à l'interface eau-sédiment ? La question reste ouverte.

L'étude conjointe sédimentaire et biologique a mis en évidence des relations entre sédiment et espèces certes, mais aussi entre le benthos et les processus sédimentaires à l'origine du dépôt. Le faciès *lité*, de type tidalite et associés à des dépôts récents, en remaniement permanent, est caractéristiques des processus sédimentaires dans cette zone, associant forte disponibilité sédimentaire et régime macrotidal. Il est associé à une grande profondeur d'oxygénation et une pauvreté en abondance et en richesse. Une fois ce faciès stabilisé, il autorise l'implantation pérenne du benthos qui perturbera la partie superficielle du dépôt (ce qui donnera le faciès en *mélange sur base litée*).

Une première quantification du remaniement sédimentaire par les organismes benthiques de l'estuaire de la Seine a été réalisée. De plus, de nouvelles quantifications ont peut-être apportées pour certaines espèces. Il s'agit d'une première quantification du remaniement sédimentaire pour *L. koreni*, *P. pellucidus*, *A. brachiata* et *O. fusiformis*. Les



chiffres évoluent de 0,44 (*A. brachiata*) à 37,8 cm².an⁻¹ (*L. koreni*). Les autres résultats (*A. alba*, *Nephtys spp.*) sont en accord avec la littérature. Il est montré le fort potentiel bioturbateur de *L. koreni*, véritable bulldozer de la Seine, qui est capable de profondément remanier les structures sédimentaires de manière à faire d'un faciès lité un faciès homogène. Cela permet de donner des informations précieuses dans le cadre des interprétations des faciès sédimentaires. Il a été également démontré un transport préférentiel des particules de petites tailles

Le projet H2O, par le biais de nouvelles méthodologies, que ce soit en analyse de terrain, par les analyses statistiques à l'échelle de la baie de Seine ou par l'approche en mésocosme, est un projet de recherche innovant à l'échelle de la Manche. Le couplage in situ / expérimentation, fruit d'une démarche exploratoire aboutie, donne lieu au développement de nombreuses perspectives. Hormis le fait de pousser les analyses sur certaines données (analyses par CAT-Scan, paramètres abiotiques, dont biochimie, évaluation de la variabilité intra-faciès), il paraît également intéressant de prendre en compte des interactions spécifiques entre espèces (facilitation, compétition, commensalisme, mutualisme...). De plus, certains aspects n'ont pu être abordé dans un projet de trois ans : variabilité saisonnière, modification face à un événement, variation du temps expérimental, cinétique expérimentale, Effet des densités de populations, expérimentations plurispécifiques... Il pourrait ainsi se dessiner une estimation du potentiel de bioturbation à l'échelle de la baie de Seine.



BIBLIOGRAPHIE

- Akoumaniaki, I., Papaspyrou, S., Kormas, K.R., Nicolaidou, A., 2013. Environmental variation and macrofauna response in a coastal area influenced by land runoff. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 19, 34-44.
- Alexander, R.R., Stanton, R.J., Dodd, J.R., 1993. Influence of Sediment Grain Size on the Burrowing of Bivalves : Correlation with Distribution and Stratigraphic Persistence of Selected Neogene Clams. *PALAIOS* 8, 289.
- Alizier, S., 2011. Echelles spatio-temporelles d'observation des relations macrobenthos/sédiments: organisation et changements à long-terme (1988–2009) des communautés benthiques subtidales de la partie orientale de la baie de Seine. PhD Thesis, Université de Lille 1, France.
- Anderson, M.J., 2008. Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *Journal of Experimental and Marine Biology and Ecology* 366, 16-27.
- Attrill, M.J., Rundle, S.D., 2002. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 55, 929-936.
- Barnay, A.S., 2003. Structure des peuplements de sables fins plus ou moins envasés en Manche: échelles spatiales et biodiversité. (PhD Thesis), Université Pierre & Marie Curie (Paris VI).
- Bernard, G., Grémare, A., Maire, O., Lecroart, P., Meysman, F.J., Ciutat, A., Deflandre, B., Duchêne, J.C., 2012. Experimental assessment of particle mixing fingerprints in the deposit-feeding bivalve *Abra alba* (Wood). *Journal of Marine Research* 70, 689–718.
- Bessa, F., Goncalves, S.C., Franco, J.N., André, J.N., Cunha, P.P., Marques, J.C., 2014. Temporal changes in macrofauna as response indicator to potential human pressures on sandy beaches. *Ecological Indicators* 41, 49–57.
- Blanchet, H., Lavesque, N., Ruellet, T., Dauvin, J.C., Sauriau, P.G., Desroy, N., Desclaux, C., Leconte, M., Bachelet, G., Janson, A.L., Bessineton, C., Duhamel, S., Jourde, J., Mayot, S., Simon, S., de Montaudouin, X., 2008. Use of Biotic Indices in semi-enclosed coastal ecosystems and transitional waters habitats - Implications for the implementation of the European Water Framework Directive. *Ecol. Indic.* 8, 360-372.
- Bonifacio, P., Bourgeois, S., Labrune, C., Amouroux, J.M., Escoubeyrou, K., Buscail, R., Romero-Ramirez, A., Lantoine, F., Vétion, G., Bichon, S., Desmalades, M., Rivière, B., Deflandre, B., Grémare, A., 2014. Spatiotemporal changes in surface sediment characteristics and benthic macrofauna composition off the Rhône River in relation to its hydrological regime. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 151, 196-209.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York
- Borja, A., Franco, J., Perez V., 2000. A marine biotic index to establish ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* 40, 1100-1114.



- Borja, A., Miles, A., Occhipinti-Ambrogi, A., Berg, T., 2009. Current status of macroinvertebrate methods used for assessing the quality of European marine waters: implementing the Water Framework Directive. *Hydrobiologia* 633, 181-196.
- Bouchet, V.M.P., Sauriau, P.G., Debenay, J.P., Mermillod-Blondin, F., Schmidt, S., Amiard, J.C., Dupas, B., 2009. Influence of the mode of macrofauna-mediated bioturbation on the vertical distribution of living benthic foraminifera : First insight from axial tomodesitometry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 371, 20–33.
- Bouma, T.J., Olenin, S., Reise, K., Ysebaert, T., 2007. Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses *Helgolander Marine Research* 63, 95–106.
- Bouma, T.J., Olenin, S., Reise, K., Ysebaert, T., 2009. Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments : Posing hypotheses. *Helgoland Marine Research* 63, 95–106.
- Braeckman, U., Provoost, P., Gribsholt, B., Van Gansbeke, D., Middelburg, J., Soetaert, K., Vincx, M., Vanaverbeke, J., 2010. Role of macrofauna functional traits and density in biogeochemical fluxes and bioturbation. *Marine Ecology Progress Series* 399, 173– 186.
- Bromley, R.G., 1990. Trace Fossils : Biology and Taphonomy. Number 3 in Special topics in palaeontology, Unwin Hyman, London ; Boston.
- Brown, C.J., Smith, S.J., Lawton, P., Anderson, J.T., 2011. Benthic habitat mapping: a review of progress towards improved understanding of the spatial ecology of the seafloor using acoustic techniques. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 92, 502-520.
- Butler, A. J., 1994. Populations and Communities. In: *Marine Biology* (ed.) Hammond, L. S. & Synnot, R. N.) Melbourne, Longman Cheshire. pp. 152-167.
- Cabioch, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine* 9, 493-720.
- Cabioch, L., 1985. La baie de Seine. *Actes de Colloques* 4, 1-531.
- Chapman, M.G., Tolhurst, T.J., 2007. Relationships between benthic macrofauna and biogeochemical properties of sediments at different spatial scales and among different habitats in mangrove forests. *Journal of Experimental and Marine Biology and Ecology* 343, 96-109.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117–143.
- Clavier, J., 1984. Distribution verticale de la macrofaune benthique dans un sédiment fin non exondable. *Cahiers de biologie marine* 25, 141–152.
- Conde, A., Novais, J.M., Dominguez, J., 2013. Multivariate analysis applied to agglomerated macrobenthic data from an unpolluted estuary. *Marine Environmental Research* 87-88, 112-121.
- Dauer, D., 1993. Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine Pollution Bulletin* 26, 249-257.
- Dauvin J.C., 1993. Le benthos: témoin des variations de l'environnement. *Océanis* 19, 25-53.
- Dauvin, J.C., 1992. Cinétique du recrutement d'*Owenia fusiformis* en baie de Seine. *Oceanologica Acta* 15, 187-196.
- Dauvin, J.C., 1998. The fine sand *Abra alba* Community of the Bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz Oil Spill. *Marine Pollution Bulletin* 36, 669-676.

Dauvin, J.C., 2012. Are the Eastern and Western Basins of the English Channel Two Separate Ecosystems? *Marine Pollution Bulletin* 54, 463-471.

Dauvin, J.C., 2015. History of benthic research in the English Channel: from general patterns of communities to habitat mosaic description. *Journal of Sea Research* 100, 32-45.

Dauvin, J.C., Bellan, G., Bellan-Santini, D., 2010. Benthic indicators: from subjectivity to objectivity – Where is the line? *Marine Pollution Bulletin* 60, 947–953.

Dauvin, J.C., Desroy, N., Janson, A.L., Vallet, C., Duhamel, S., 2006. Recent changes of estuarine benthic and suprabenthic communities in response to harbour infrastructural development. *Marine Pollution Bulletin* 53: 80-90.

Dauvin, J.C., Méar, Y., Murat, A., Poizot, E., Lozach, S., Beryouni, K., 2013. Spatio-temporal patterns of the brittle-star *Ophiothrix fragilis* in the eastern Bay of Seine. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 131, 171-181.

Dauvin, J.C., Ruellet, T., Thiébaud, E., Gentil, F., Desroy, N., Janson, A.L., Duhamel, S., Jourde, J., Simon, S., 2007. The presence of *Melinna palmata* (Annelid Polychaete) and *Ensis directus* (Mollusc Bivalve) as indicators of environmental changes in the Bay of Seine. *Cahiers de Biologie Marine* 48, 391–401.

de Goeij, P., Luttikhuisen, P.C., van der Meer, J., Piersma, T., 2001. Facilitation on an intertidal mudflat : The effect of siphon nipping by flatfish on burying depth of the bivalve *Macoma Balthica*. *Oecologia* 126, 500–506.

de Montety, L., Long, B., Desrosiers, G., Crémer, J.F., Locat, J., Stora, G., 2003. Utilisation de la scanographie pour l'étude des Sediments : Influence des paramètres physiques, chimiques et biologiques sur la mesure des intensités tomographiques. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40, 937–948.

De Sousa, F.M., Gilbert, E.R., de Camargo, M.G., Pieper, W.W., 2013. The spatula distribution of the subtidal benthic macrofauna and its relationship with environmental factors using geostatistical tools: a case study in Trapandé Bay, southern Brazil. *Zoologia* 30, 55-65.

Desroy, N., Janson, A.L., Denis, L., Charrier, G., Lesourd, S., Dauvin, J.C., 2007. The intra-annual variability of soft-bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine estuary. *Hydrobiologia* 588, 173-188.

Desroy, N., Olivier, F., Retière, C., 1997. Effects of Individual Behaviors, Inter-Individual Interactions with Adult *Pectinaria Koreni* and *Owenia fusiformis* (Annelida, Polychaeta), and Hydrodynamism on *Pectinaria Koreni* Recruitment. *Bulletin of Marine Science* 60, 547–558.

Dobbs, F.C., Scholly, T.A., 1986. Sediment processing and selective feeding by *Pectinaria koreni* (Polychaeta : Pectinariidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser* 29, 165–176.

Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity : A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27–46.

Dufour, S.C., Desrosiers, G., Long, B., Lajeunesse, P., Gagnoud, M., Labrie, J., Archambault, P., Stora, G., 2005. A new method for three-dimensional visualisation and quantification of biogenic structures in aquatic sediments using axial tomodensitometry. *Limnology and Oceanography : methods* 3, 372–380.



Dufrène, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345-366.

Dutertre, M., Hamon, D., Chevaleir, C., Errhold, A., 2013. The use of the relationships between environmental factors and benthic macrofaunal distribution in the establishment of a baseline for coastal management. *ICES Journal of Marine Science* 70, 294-308.

Fisson, C. (coord.), 2014. Qualité des eaux de l'estuaire de la seine. Fascicule Seine-Aval. , Rouen, France, 3.2., 52 pp.

Flach, E., Heip, C., 1996. Vertical distribution of macrozoobenthos within the sediment on the continental slope of the Goban Spur area (NE Atlantic). *Marine ecology progress series*. Oldendorf 141, 55–66.

François, F., Poggiale, J.C., Durbec, J.P., Stora, G., 1997. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheoretica* 45, 295–319.

Friedrichs, M., Graf, G., Springer, B., 2000. Skimming flow induced over a simulated polychaete tube lawn at low population densities. *Marine Ecology Progress Series* 192, 219-228.

Frontier, S., 1969. Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. Technical Report. ORSTOM. Nosy-Bé.

Garnaud, S., Lesueur, P., Lesourd, S., Brun-Cottan, J.C., 2002. Caractérisation des variations saisonnières des sédiments superficiels en Baie de Seine orientale: fluctuations dominées par les crues de la Seine (France). *Comptes Rendus Geoscience Académie des Sciences Paris* 334, 323-330.

Gentil, F., Cabioch, L., 1997. Carte des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine et Manche centrale. Observatoire Océanologique de Roscoff edition (1 carte +18 pp.).

Ghertsos, K., 2002. Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine à plusieurs échelles d'observation. PhD Thesis, Université des Sciences et Technologies de Lille, France.

Ghertsos, K., Luczak, C., Dauvin, J.C., 2001. Identification of global and local components of spatial structure of marine benthic communities: example from the Bay of Seine. *Journal of Sea Research* 45, 63-77.

Ghertsos, K., Luczak, C., Dewarumez, J.M., Dauvin, J.C., 2000. Influence of spatial scale of observation on temporal change in biodiversity and trophic structure of fine sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1481-1487.

Gilbert, F., 2003. Bioturbation et Biogéochimie Des Sédiments Marins Côtiers : Cycle de L'azote et Devenir de La Matière Organique. Demande d'Habilitation à Diriger des Recherches. Université de la Méditerranée.

Gilbert, F., Hulth, S., Grossi, V., Poggiale, J.C., Desrosiers, G., Rosenberg, R., Gérino, M., François-Carcaillet, F., Michaud, E., Stora, G., 2007. Sediment reworking by marine benthic species from the Gullmar Fjord (Western Sweden): importance of biovolume. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 348, 133-144.



- Gimenez, L., Venturini, N., Kandratavicius, N., Hutton, M., Lanfranconi, A., Rodríguez, M., Brugnoli, E., Muniz, P., 2014. Macrofaunal patterns and animal–sediment relationships in Uruguayan estuaries and coastal lagoons (Atlantic coast of South America). *Journal of Sea Research* 87, 46–55.
- Gogina, M., Glockzin, M., Zettler, M.L., 2010. Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 1. Causal analysis. *Journal of Marine Systems* 79, 112–123.
- Gordon, D.C., 1966. The Effects of the Deposit Feeding Polychaete *Pectinaria Gouldii* on the Intertidal Sediments of Barnstable Harbor. *Limnology and Oceanography* 11, 327–332.
- Gray, J.S., 1974. Animal sediment relationships. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 12, 223–261.
- Hines, A.H., Comtois, K.L., 1985. Vertical distribution of infauna in sediments of a subestuary of central Chesapeake Bay. *Estuaries* 8, 296–304.
- Holland, K.T., Elmore, P.A., 2008. A review of heterogeneous sediments in coastal environments. *Earth-Science Reviews* 89, 116–134.
- Holme, N.A., 1961. The bottom fauna of the English Channel. Part I. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 41, 397–461.
- Holme, N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. Part II. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 46, 401–493.
- Izsak, C., Price, A.R.G., 2001. Measuring β -diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale. *Marine Ecology Progress Series* 215, 69–77.
- Janson, A.L., 2007. Evolution de la biodiversité benthique des vasières subtidales et de l'estuaire de la Seine en réponse à la dynamique sédimentaire: de l'approche descriptive à l'approche fonctionnelle. PhD Thesis, University of Rouen, France.
- Jørgensen, B.B., 1982. Mineralization of organic matter in the sea bed—the role of sulphate reduction. *Nature* 296, 643–645.
- Jørgensen, B.B., Kasten, S., 2006. Sulfur Cycling and Methane Oxidation, in : Schulz, P.D.H.D., Zabel, D.M. (Eds.), *Marine Geochemistry*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 271–309.
- Jourde, J., Alizier, S., Dancié, C., Dauvin, J.C., Desroy, N., Dubut, S., Gentil, F., Grall, J., Hanin, C., Lanshere, J., Thiébaud, E., 2012. First and repeated records of the tropical–temperate crab *Asthenognathus atlanticus* Monod, 1932 (Decapoda: Brachyura) in the eastern part of the Bay of Seine (eastern English Channel, France). *Cahiers de Biologie Marine* 53, 525–532.
- Jumars, P.A., Self, R.F., Nowell, A.R., 1982. Mechanics of particle selection by tentaculate deposit-feeders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 64, 47–70.
- Kervella, Y., Khojasteh Pour Fard, I., Le Hir, P., Renault, E., Lemoine, J.P., 2012. Modélisation hydrodynamique tridimensionnelle en coordonnées curvilignes non-orthogonales de l'estuaire de la Seine. XIIèmes Journées Nationales Génie Côtier – Génie Civil Cherbourg, 12–14 juin 2012. DOI:10.5150/jngcgc.2012.010-K © Editions Paralia CFL. Available online <http://www.paralia.fr>

- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C., Banta, G., 2012. What is bioturbation ? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series* 446, 285–302.
- Lagadeuc, Y., 1990. Processus hydrodynamiques, dispersion larvaire et recrutement en régime mégatidal. Exemple de *Pectinaria koreni* (annélide polychète) en baie de Seine (Manche). PhD, Université des Sciences et Techniques de Lille Flandres-Artois, France.
- Lazure, P., Dumas, F., 2008. An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in Water Resources*, 31, 233-250.
- Le Hir, P., Ficht, A., Silva Jacinto, R., Lesueur, P., Dupont, J.P., Brenon, I., Thouvenin, B., Cugier, P., 2001. Fine sediment transport and accumulation at the mouth of the Seine estuary (France). *Estuaries*, 24 (6B), 950-963.
- Le Hir, P., Salomon, J.C., Le Provost, C., Chabert d'Hières, G., Mauvais, J.L., 1986. Approche de la circulation résiduelle en Baie de Seine. *Actes de colloque Ifremer, France* 4, 63-72.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species Data. *Oecologia* 129, 271-280.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical Ecology. Number 24 in *Developments in environmental modelling*, Elsevier, Amsterdam. third english edition edition.
- Lemoine, J.P., 2014. Analyse par modélisation de l'impact de l'élévation du niveau marin sur les niveaux de pleine mer dans l'estuaire de la Seine. Documents Seine-Aval, Rouen, France.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Brun-Cottan, J.C., Auffret, J.P., Poupinet, N., Laignel, B., 2001. Morphosedimentary evolution of a macrotidal estuary subjected to human impact; the example of the Seine (France). *Estuaries* 24, 940-949.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Brun-Cottan, J.C., Garnaud, S., Poupinet, N., 2003. Seasonal variations in the characteristics of superficial sediments in a macrotidal estuary (the Seine inlet, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 3–16.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Fisson, C., Dauvin, J.C., 2016. Sediment evolution in the mouth of the Seine estuary (France) : A long-term monitoring during the last 150 years. *Comptes Rendus Geoscience* 348, 442–450.
- Lontoc-Roy, M., Dutilleul, P., Prasher, S.O., Han, L., Brouillet, T., Smith, D.L., 2006. Advances in the acquisition and analysis of CT scan data to isolate a crop root system from the soil medium and quantify root system complexity in 3-D space. *Geoderma* 137, 231–241.
- Luczak, C., M. Janquin, and A. Kupka. 1997. Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment. *Hydrobiologia* 345, 87-94
- Maire, O., 2006. Développement et applications de protocoles automatisés d'acquisition et de traitement d'image pour l'étude de l'influence des paramètres environnementaux sur l'écophysiologie des invertébrés benthiques. Ph.D. Thesis.
- Maire, O., Duchêne, J.C., Amouroux, J.M., Grémare, A., 2007. Activity patterns in the terebellid polychaete *Eupolymnia nebulosa* assessed using a new image analysis system. *Marine Biology* 151, 737–749.
- Maire, O., Lecroart, P., Meysman, F., Rosenberg, R., Duchêne, J.C., Grémare, A., 2008. Quantification of sediment reworking rates in bioturbation research : A review. *Aquatic Biology* 2, 219–238.

Mamouridis, V., Cartes, J.C., Parra, S., Fanelli, E., Saiz Salinas, J.I., 2011. A temporal analysis on the dynamics of deep-sea macrofauna: Influence of environmental variability off Catalonia coasts (western Mediterranean). *Deep-Sea Research I* 58, 323–337.

Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27 209-220.

Marmin, S., 2013. Impacts biosédimentaires des expérimentations de clapage en baie de Seine sur la communauté des sables moyens propres à *Nephtys cirrosa*. PhD Thesis, University of Caen, 249 pp.

Marmin, S., Dauvin, J.C., Lesueur, P., 2014. Collaborative Approach for the Management of Harbour-Dredged Sediment in the Bay of Seine (France). *Ocean and Coastal Management*, 102, 328-339.

Mayer, L.M., Macko, S.A., Mook, W.H., Murray, S., 1981. The distribution of bromine in coastal sediments and its use as a source indicator for organic matter. *Organic Geochemistry* 3, 37–42.

Mazik, K., Curtis, N., Fagan, M.J., Taft, S., Elliott, M., 2008. Accurate quantification of the influence of benthic macro- and meio-fauna on the geometric properties of estuarine muds by micro computer tomography. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354, 192–201.

Méar, Y., Poizot, E., Murat, A., Lesueur, P., 2006. Fine-grained sediment spatial distribution on the basis of a geostatistical analysis: example of the Eastern Bay of the Seine (France). *Continental Shelf Research*, 26, 2335-2351.

Mermillod-Blondin, F., François-Carcaillet, F., Rosenberg, R., 2005. Biodiversity of benthic invertebrates and organic matter processing in shallow marine sediments : An experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315, 187– 209.

Michaud, E., Aller, C., R., Stora, G., 2010. Sedimentary organic matter distributions, burrowing activity, and biogeochemical cycling : Natural patterns and experimental artifacts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 90, 21–34.

Mucha, A.P., Costa, M.H., 1999. Macrozoobenthic community structure in two Portuguese estuaries: Relationship with organic enrichment and nutrient gradients. *Acta Oecologica* 20, 363–376.

Mucha, A.P., Vasconcelos, M.S., Bordalo, A.A., 2004. Vertical distribution of the macrobenthic community and its relationships to trace metals and natural sediment characteristics in the lower Douro estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 59, 663–673.

Murat A., Méar Y., Poizot E., Dauvin J.C., 2016. Silting up and development of anoxic conditions controlled by the engineer species *Ophiothrix fragilis* (eastern Baie de Seine, English Channel)? *Continental Shelf Research* 118, 11-22.

Olivier, F., C. Vallet, J. C. Dauvin & C. Retière, 1996b. Drifting in post-larvae and juveniles in an *Abra alba* (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199, 89-109.

Olivier, F., N. Desroy & C. Retière, 1996a. Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren) (An- nelida: Polychaeta) post-larval populations: results of flume experiments. *Journal of Sea Research* 36, 217-226.

- Orland, C., Queirós, A.M., Spicer, J.I., McNeill, C.L., Higgins, S., Goldworthy, S., Zananiri, T., Archer, L., Widdicombe, S., 2016. Application of computer-aided tomography techniques to visualize kelp holdfast structure reveals the importance of habitat complexity for supporting marine biodiversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 477, 47–56.
- Price, N.B., Calvert, S.E., 1977. The contrasting geochemical behaviours of iodine and bromine in recent sediments from the Namibian shelf. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 41, 1769–1775.
- Queirós, A.M., Birchenough, S.N.R., Bremner, J., Godbold, J.A., Parker, R.E., Romero-Ramirez, A., Reiss, H., Solan, M., Somerfield, P.J., Van Colen, C., Van Hoey, G., Widdicombe, S., 2013. A bioturbation classification of European marine infaunal invertebrates. *Ecology and Evolution* 3, 3958–3985.
- Reise, K., 1981. High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 34, 413–425.
- Rhoads, D.C., 1967. Biogenic reworking of intertidal and subtidal sediments in Barnstable Harbor and Buzzards Bay, Massachusetts. *The Journal of Geology* 75, 461–476.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Artigas, L.F., Dauvin, J.C., Gevaert, F., Goberville, E., Kopp, D., Lefebvre, S., Luczak, C., Spilmont, N., Travers-Trolet, M., Villanueva, M. C., Kirby, R.R., 2013. Evaluating marine ecosystem health: case studies of indicators using direct observations and modelling methods. *Ecological Indicators* 24, 353–363.
- Ronan, T.E., 1977. Formation and paleontologic recognition of structures caused by marine annelids. *Paleobiology* 3, 389–403.
- Rosenberg, R., Ringdahl, K., 2005. Quantification of biogenic 3-D structures in marine sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326, 67–76.
- Salvo, F., Dufour, S.C., Archambault, P., Stora, G., Desrosiers, G., 2013. Spatial distribution of *Alitta virens* burrows in intertidal sediments studied by axial tomodesitometry. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93, 1543–1552.
- Schaffner, L.C., 1990. Small-scale organism distributions and patterns of species diversity : Evidence for positive interactions in an estuarine benthic community. *Marine ecology progress series*. Oldendorf 61, 107–117.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J.Y., White, D.J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P., Cardona, A., 2012. Fiji : An open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods* 9, 676–682.
- Snelgrove, P. V. R., and Butman, C. A. 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effects. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 32, 111–177.
- Snelgrove, P., 1998. The biodiversity of macrofaunal organism in marine sediments. *Biodiversity and Conservation* 7, 1123–1132.
- Snelgrove, P., 1999. Getting to the bottom of marine biodiversity: Sedimentary habitats. *BioScience* 49, 129–138.
- Solan, M., Kennedy, R., 2002. Observation and quantification of in situ animal-sediment relations using time-lapse sediment profile imagery (t-SPI). *Marine Ecology Progress Series* 228, 179–191.

Tecchio, S., Chaalali, A., Raoux, A., Tous Rius, A., Lequesne, J., Girardin, V., Lassalle, G., Cachera, M., Riou, P., Lobry, J., Dauvin, J.C., Niquil, N., 2016. Evaluating ecosystem-level anthropogenic impact in a naturally stressed transition environment: the case of the Seine estuary *Ecological Indicators* 61, 833-845.

Thiébaud, E., Cabioch, L., Dauvin, J.C., Retière, C., Gentil, F., 1997. Spatio-temporal persistence of the *Abra alba*-*Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern bay of Seine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77, 1165-1185.

Thiébaud, E., Dauvin, J.C., Wang, Z., 1996. Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (eastern English Channel). *Marine Ecology Progress Series* 138, 63-70.

Trush, S.F., Hewitt, J.E., Herman, P.M.J., Ysebaert, T., 2005. Multi-scale analysis of species–environment relationships. *Marine Ecology Progress Series* 302, 13-26.

Trush, S.F., Hewitt, J.E., Norkko, A., Nicholls, P.E., Funnell, G.A., Ellis, J.I., 2003. Habitat change in estuaries: predicting broad-scale responses of intertidal macrofauna to sediment mud content. *Marine Ecology Progress Series* 263, 101-112.

Van Colen, C., Montserrat, F., Verbist, K., Vincx, M., Steyaert, M., Vanaverbeke, J., Herman, P.M.J., Degraer, S., Ysebaert, T., 2009. Tidal flat nematode responses to hypoxia and subsequent macrofauna-mediated alterations of sediment properties. *Marine Ecology Progress Series* 381, 189-197.

Vanaverbeke, J., Merckx, B., Degraer, S., Vincx, M., 2011. Sediment-related distribution patterns of nematodes and macrofauna: two sides of the benthic coin? *Marine Environmental Research* 71, 31-40.

Vanden Eede, S., Laporte, L., Deneudt, K., Stienen, E., Derous, S., Degraer, S., Vincx, M., 2014. Marine biological valuation of the shallow Belgian coastal zone: A space-use conflict example within the context of marine spatial planning. *Ocean and Coastal Management* 96, 61-72.

Von Bertrab, M.G., Krein, A., Stendera, S., Thielen, F., Hering, D., 2013. Is fine sediment deposition a main driver for the composition of benthic macroinvertebrate assemblages? *Ecological Indicators* 24, 589-598.

Ward, J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimise an objective function. *Journal of the American Statistics Association* 58, 236-244.

Wentworth, C.K., 1922. A Scale of Grade and Class Terms for Clastic Sediments. *The Journal of Geology* 30, 377–392.

WoRMS Editorial Board, 2016. World Register of Marine Species.

Ysebaert, T., Herman, P.M., 2002. Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series* 244, 105-124.

ANNEXES

Lesourd S.. (coord), 2018. Projet H2O « Habitats Hétérométriques Originaux». Annexes du rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 43 p.

Annexe 1 : Compléments à l'analyse sédimentologique

Annexe 1a - Carte de tous les prélèvements réalisés à l'aide de la benne Flucha pour les 3 campagnes.

Annexe 1b – Carte des 17 prélèvements réalisés à l'aide de la benne Flucha sélectionnés pour analyse.

Annexe 2– Matrice des corrélations de Spearman des classes granulométriques avec la profondeur et la latitude.

Annexe 3 – Profils des moyennes (\pm écart-types) des rapports Brorg /COT et l'écart-type en fonction de la profondeur selon les trois faciès.

Annexe 4 : Compléments à l'analyse faunistique

Annexe 4a – Résultats de l'ACP des échantillons du faciès graviers envasés projetée sur les axes 1 et 2.

Annexe 4b – Résultats des ACP du faciès En mélange sur base litée projetée sur les axes 1 et 2 en (a) et (b), et en (c) et (d) pour le faciès Fortement lité. La projection des échantillons est présentée sur la gauche et la variable sont présentées sur la droite.

Annexe 5– Moyennes et écart-types des abondances selon la profondeur pour chacun des faciès.

Annexe 6 – Représentations des abondances relatives des espèces de polychètes pour chacun des faciès.

Annexe 7 – Représentations des abondances relatives des espèces de bivalves pour chacun des faciès.

Annexes 8 - Images des carottes sélectionnées pour analyses

Annexe 9 – Liste faunistique.

Annexe 10. Evolution du nombre de stations pour chaque assemblage benthique en relation avec leur faciès sédimentaire (campagnes 2008 et 2009).

Annexe 11. Caractéristiques biotiques des 8 assemblages benthiques.

Annexe 12. Résultats obtenus par la mise en œuvre de la méthode GLM pour les espèces les plus abondantes et les espèces IndVal. AIC correspond au meilleur modèle sélectionné et DE% est la variance exprimée

Annexe 13. Publication : Does the hydrodynamic, morphometric and sedimentary environment explain the structure of soft-bottom benthic assemblages in the Eastern Bay of Seine (English Channel) ? Jean-Claude Dauvin, Sabrina Lucas, Maxime Navon, Sandric Lesourd, Yann Mear, Emmanuel Poizot, Sandrine Alizier - Estuarine, Coastal and Shelf Science – 2017

Annexe 14 : Détails méthodologiques : CAT-SCAN ; expérimentations en mésocosmes,

POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

Groupelement 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 :

Lesourd S.. (coord), Dauvin J-C, Mear Y., Navon M., 2018. Projet H2O « Habitats Hétérométriques Originaux ». 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 :

