

Projet Seine-Aval 5 **H2O**

« Habitats Hétérométriques Originaux »

Annexes du rapport de recherche

Aout 2018

Coordination : Sandric Lesourd



SOMMAIRES

Annexe 1 : Compléments à l'analyse sédimentologique p.4

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. p. 6

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. p.9

Annexe 4 : Compléments à l'analyse faunistique p.7

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. p.9

Annexe 6 – Représentations des abondances relatives des espèces de polychètes pour chacun des faciès. p. 10

Annexe 7 – Représentations des abondances relatives des espèces de bivalves pour chacun des faciès. p.11

Annexes 8 - Images des carottes sélectionnées pour analyses p.12

Annexe 9 – Liste faunistique. p.13

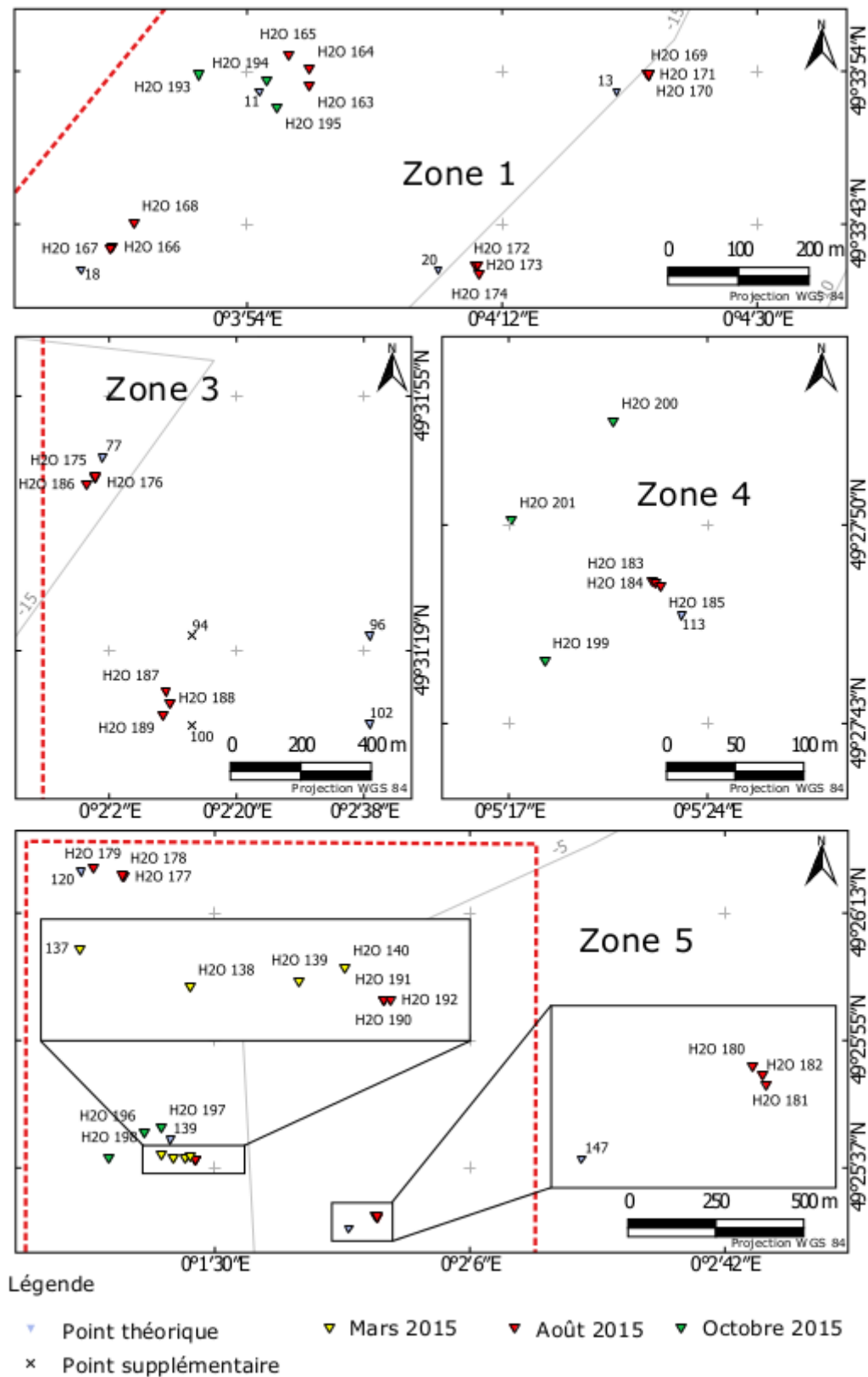
Annexe 10. Evolution du nombre de stations pour chaque assemblage benthique en relation avec leur faciès sédimentaire (campagnes 2008 et 2009). p.18

Annexe 11. Caractéristiques biotiques des 8 assemblages benthiques. p.18

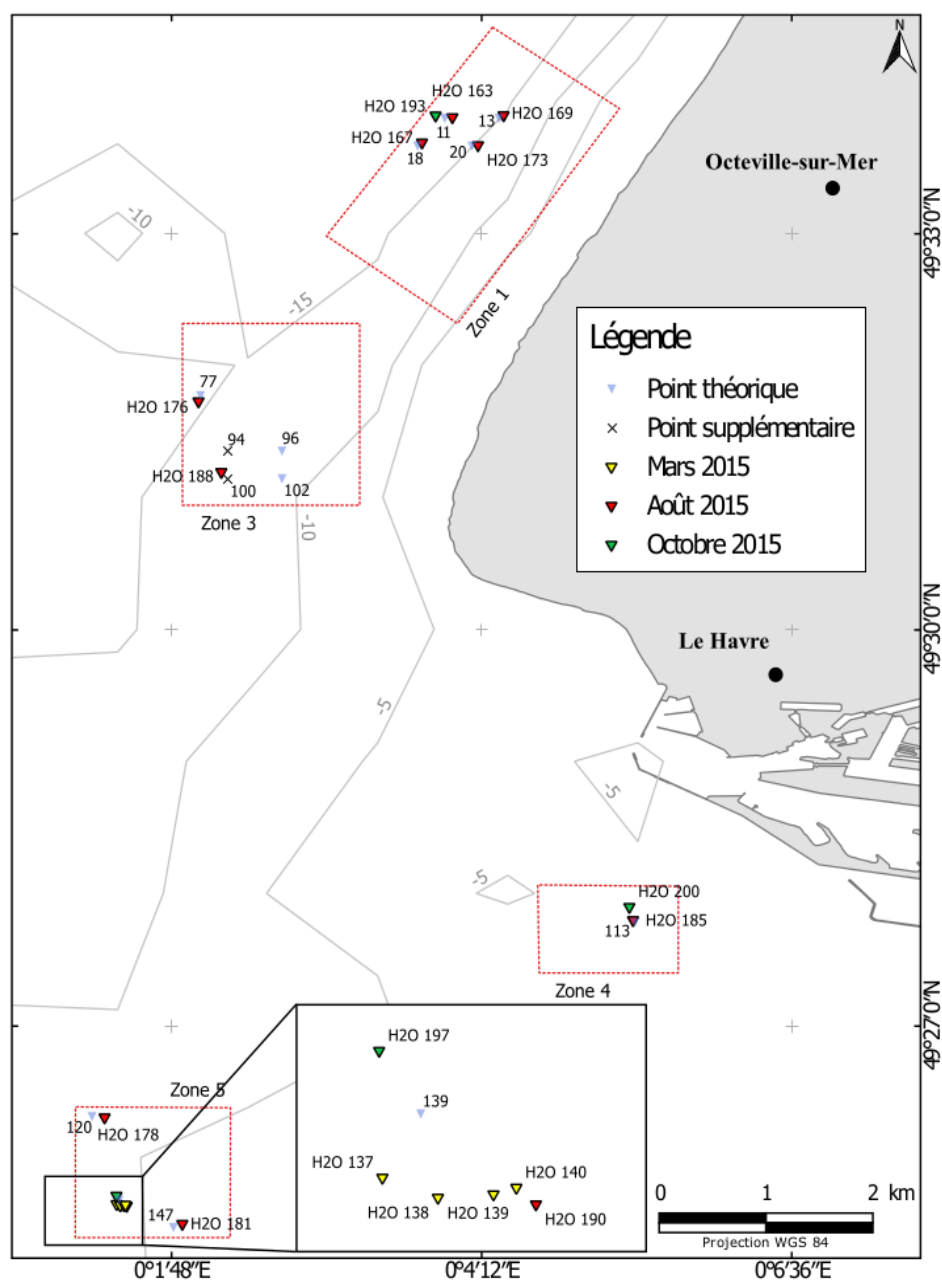
Annexe 12. Résultats obtenus par la mise en œuvre de la méthode GLM pour les espèces les plus abondantes et les espèces IndVal. AIC correspond au meilleur modèle sélectionné et DE% est la variance exprimée p.19

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
p.21

Annexe 14 : Détails méthodologiques : CAT-SCAN ; expérimentations en mésocosmes
p. 38



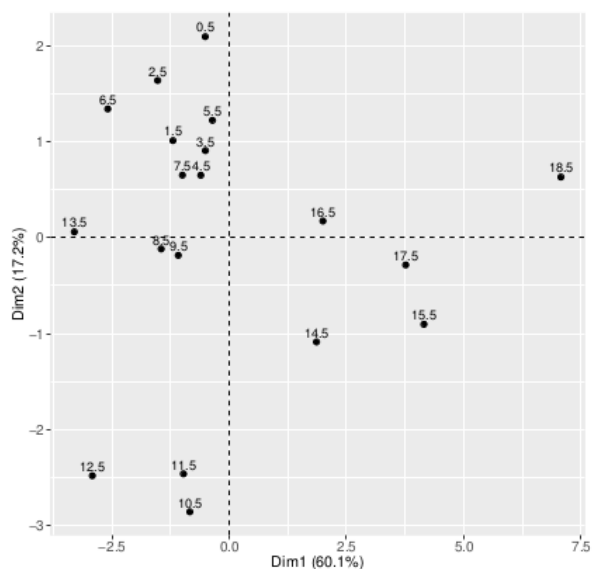
Annexe 1a - Carte de tous les prélèvements réalisés à l'aide de la benne Flucha pour les 3 campagnes.



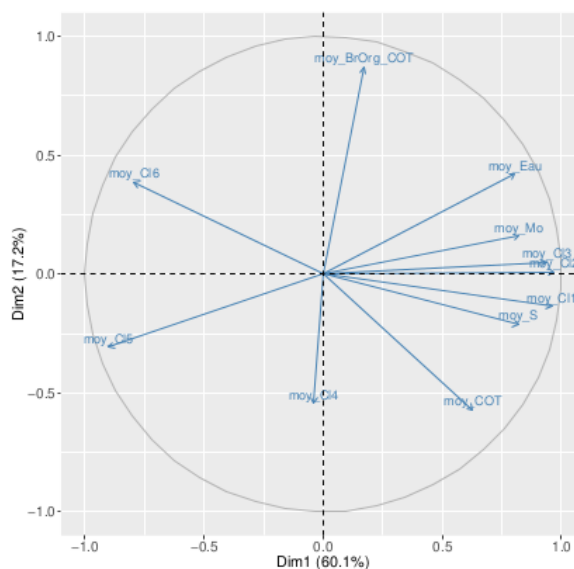
Annexe 1b – Carte des 17 prélèvements réalisés à l'aide de la benne Flucha sélectionnés pour analyse.



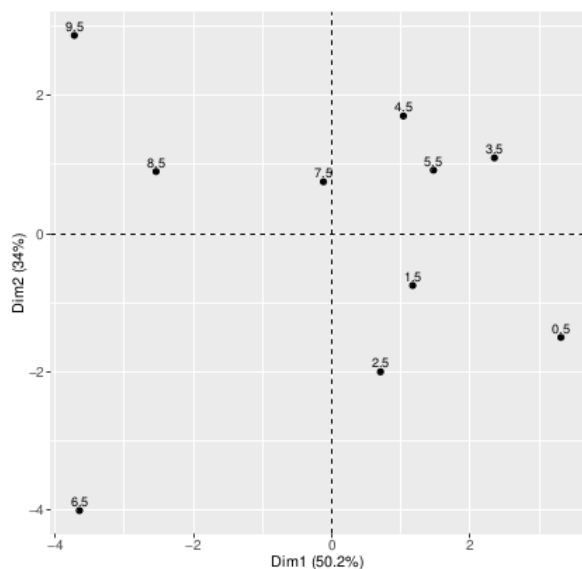
Annexe 2– Matrice des corrélations de Spearman des classes granulométriques avec la profondeur et la latitude. En partie inférieure est représentée les graphiques de chaque paramètre avec la droite de régression linéaire et l'intervalle de confiance à 5 % en gris. Le faciès des Graviers Envasés (GE) est représenté en bleu, le faciès en Mélange sur Base Litée (MBL) est représenté en vert et le faciès Fortement Lité (FL) est représenté en rose. En partie supérieure sont présentés les coefficients des corrélations de Spearman suivant les mêmes couleurs pour les faciès et en noir le coefficient de corrélation tous faciès confondus. Les densités des paramètres sont présentés par des histogrammes dans la diagonale.



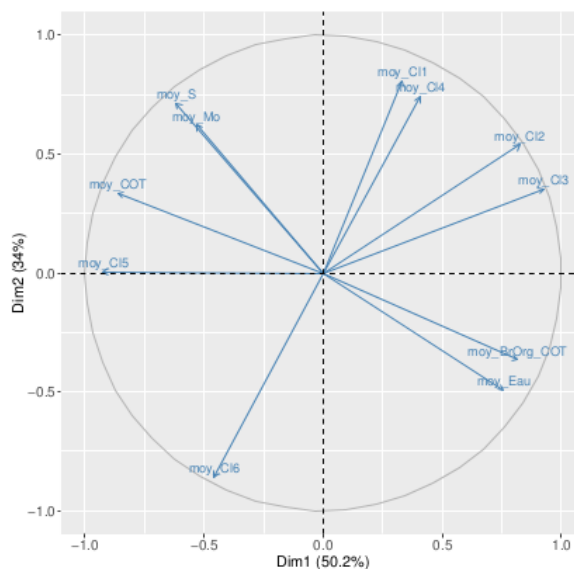
(a) *Graviers envasés*



(b) *Graviers envasés*

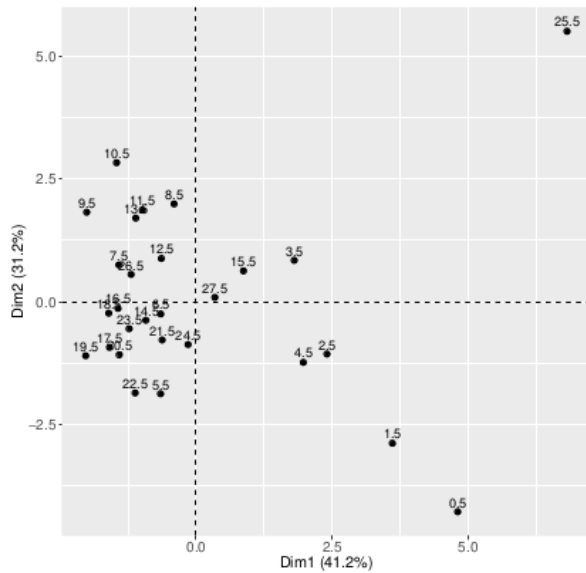


(c) *Graviers envasés des tranches de surface*

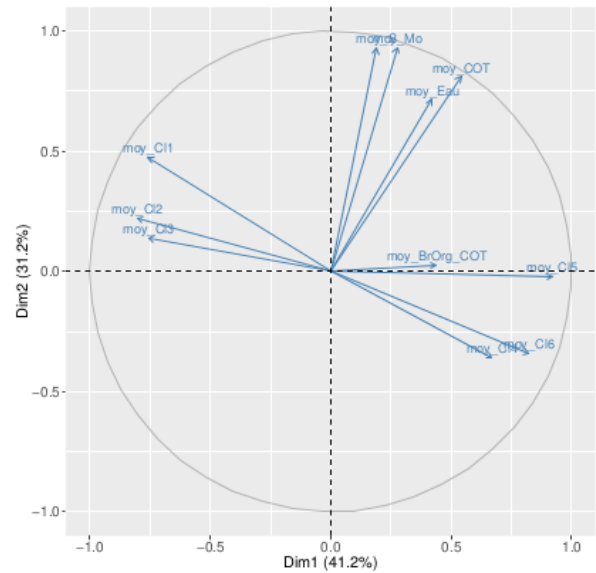


(d) *Graviers envasés des tranches de surface*

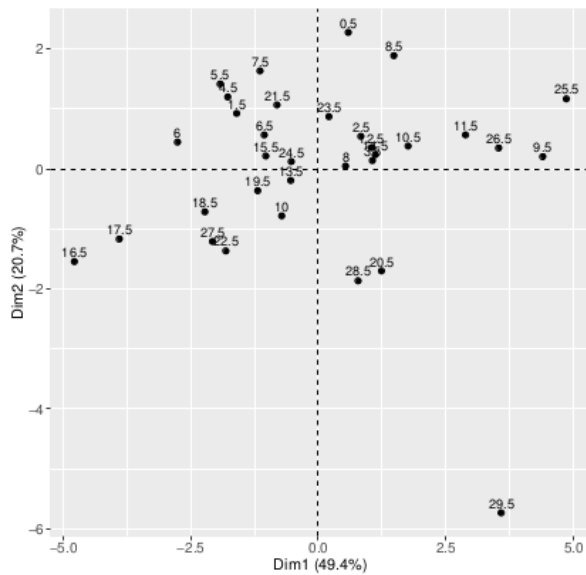
Annexe 4a – Résultats de l'ACP des échantillons du faciès graviers envasés projetée sur les axes 1 et 2. La projection des échantillons est présentée sur la gauche et les variables sont présentées sur la droite. (a) et (b) sont les résultats de l'ACP réalisée sur tous les moyennes des tranches et en (c) et (d), les résultats de l'ACP sans les tranches au-delà de 9,5 cm de la carotte H2O 176.



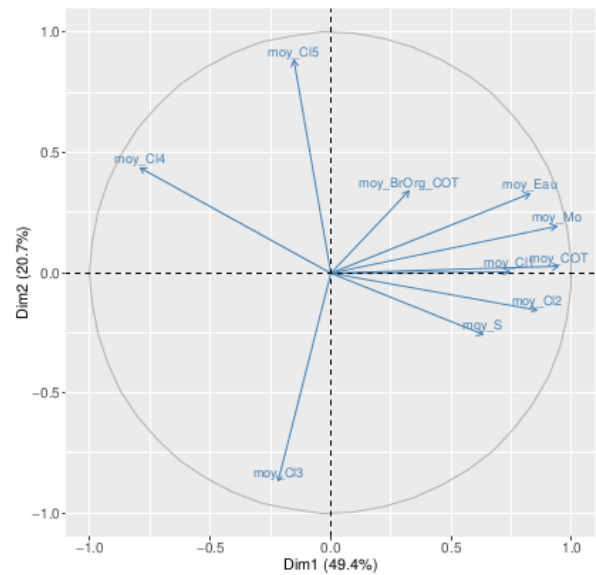
(a) *En mélange sur base litée*



(b) *En mélange sur base litée*

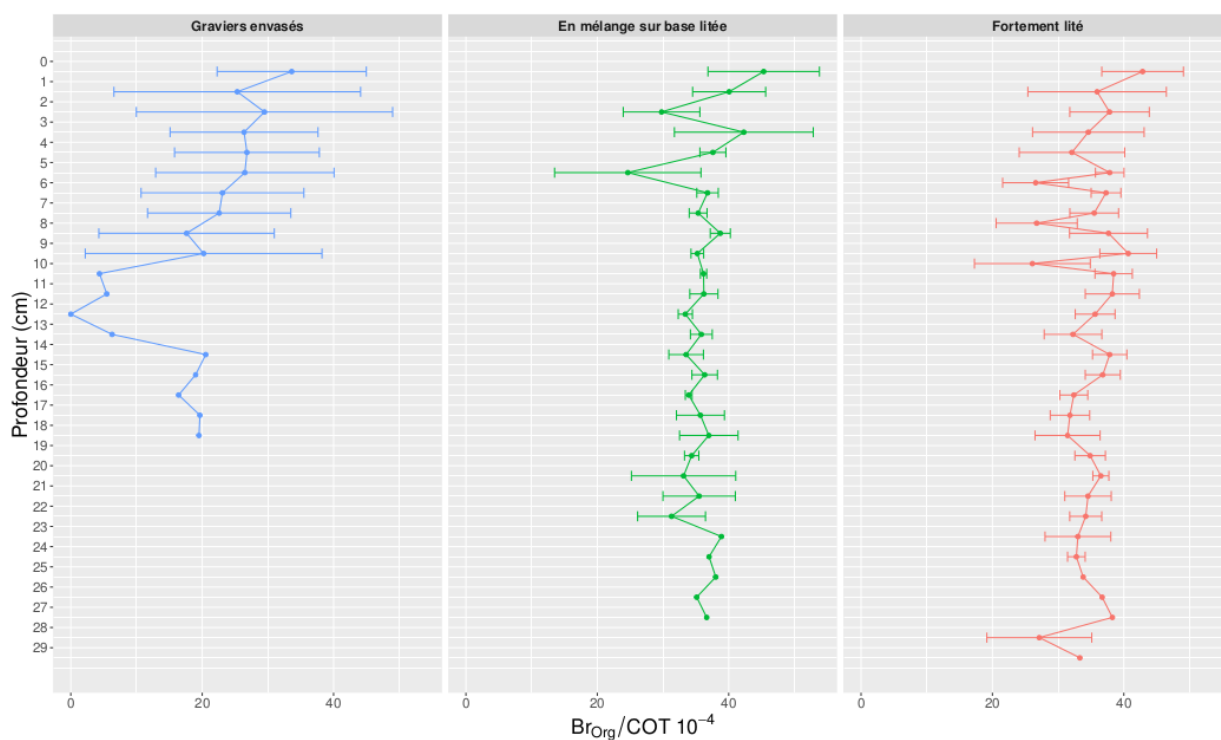


(c) *Fortement lité*



(d) *Fortement lité*

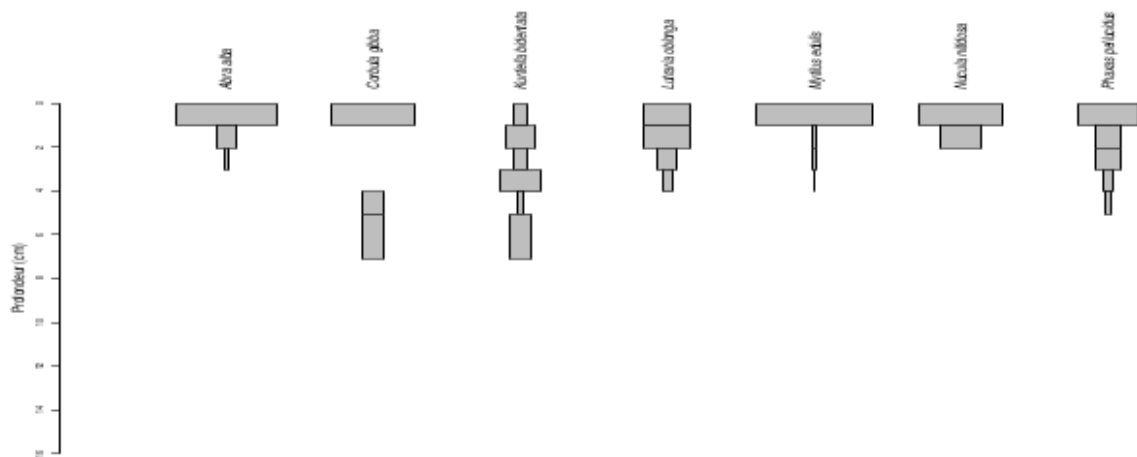
Annexe 4b – Résultats des ACP du faciès *En mélange sur base litée* projetée sur les axes 1 et 2 en (a) et (b), et en (c) et (d) pour le faciès *Fortement lité*. La projection des échantillons est présentée sur la gauche et la variable sont présentées sur la droite.



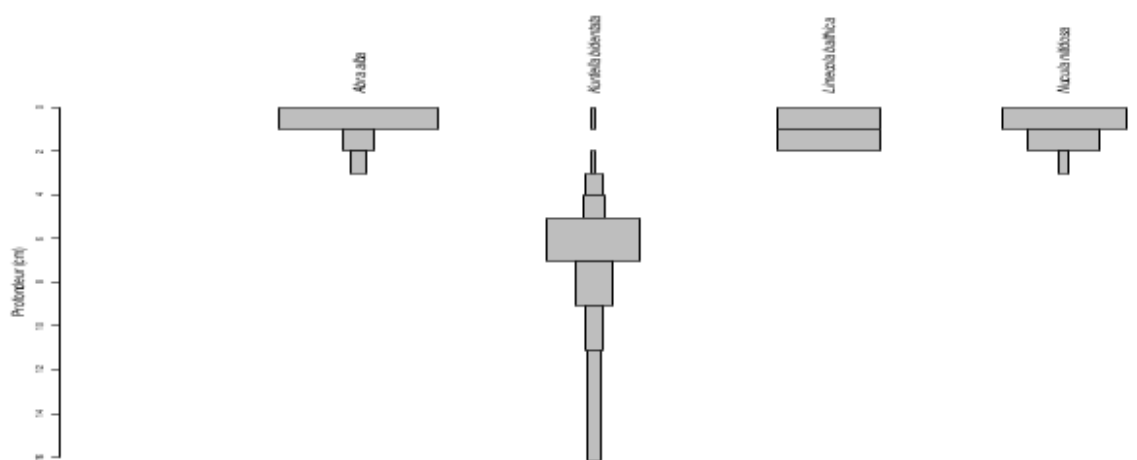
Annexe 3 – Profils des moyennes (\pm écart-types) des rapports Br_{org} / COT et l'écart-type en fonction de la profondeur selon les trois faciès.



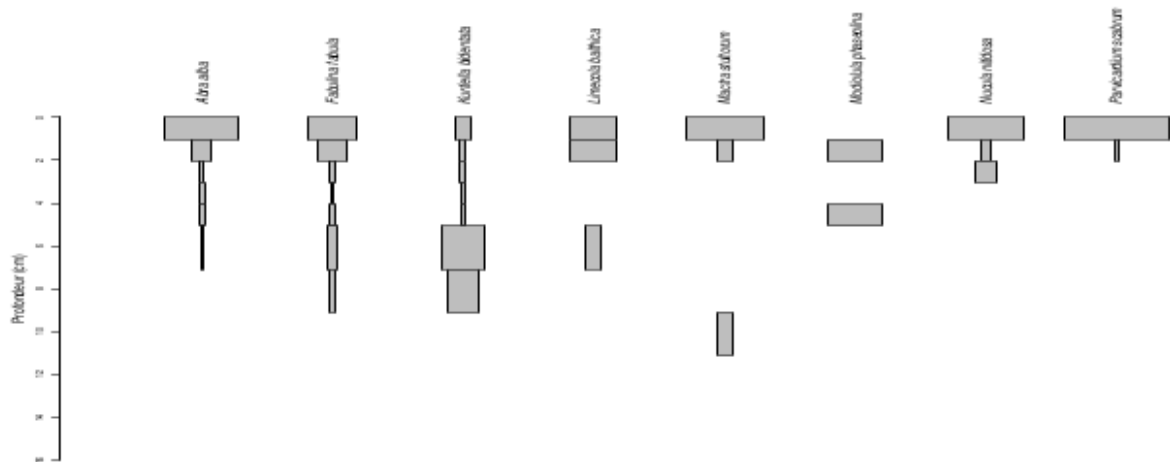
Annexe 5– Moyennes et écart-types des abondances selon la profondeur pour chacun des faciès.



(a) Graviers envasés



(b) En mélange sur base litée

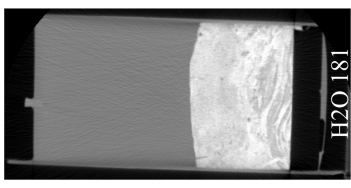
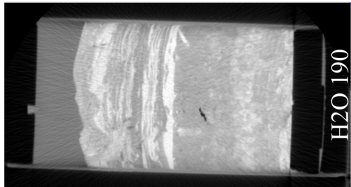
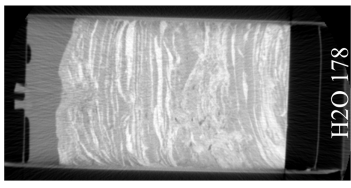
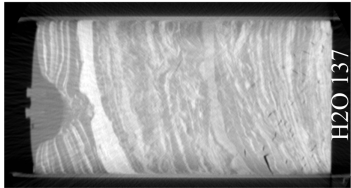
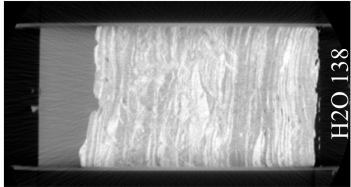
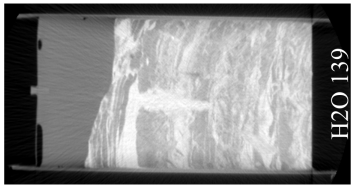
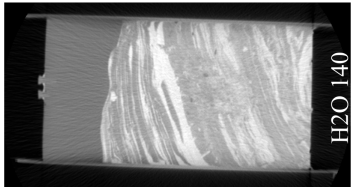
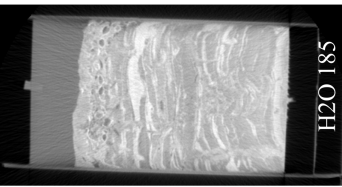
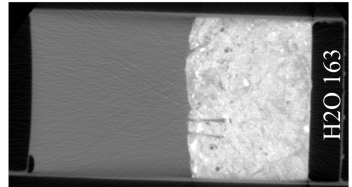
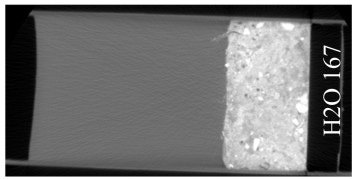
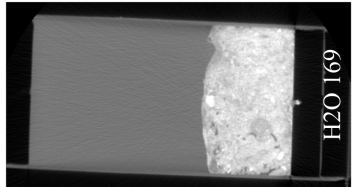
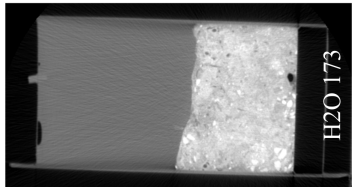
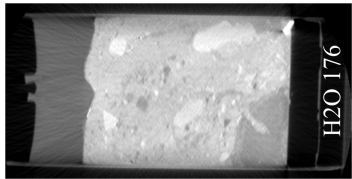
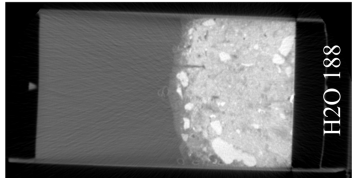
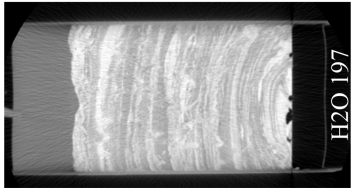
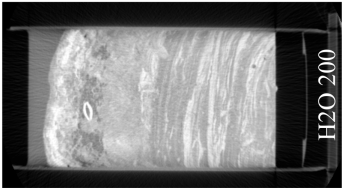
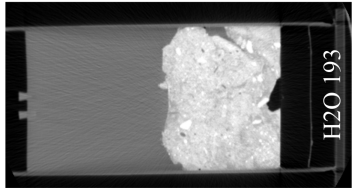


(c) Fortement lité

Annexe 7 – Représentations des abondances relatives des espèces de bivalves pour chacun des faciès. Les espèces présentes à une seule profondeur ne sont pas représentées.

Sélection des carottes pour analyses

Octobre



Mars

Août

Graviers envasés

En mélange
sur base lité

Fortement lité

Annexe 9 – Liste faunistique.

	Graviers envasés	En mélange sur base litée	Fortement lité
<i>Abludomelita obtusata</i>	0.39	0.30	
<i>Abra alba</i>	2.98	17.61	28.93
<i>Achelia laevis</i>	0.17		
<i>Acrocorda brachiata</i>	0.68	0.30	0.34
<i>Ampelisca brevicornis</i>	0.06		
<i>Ampelisca tenuicornis</i>	1.69		
<i>Ampharete baltica</i>	14.47	0.90	
<i>Amphipholis squamata</i>	0.79	1.49	
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	0.11		
<i>Aphelochaeta marioni</i>	0.96		
<i>Asbjornsenia pygmaea</i>	0.17		
<i>Capitella minima</i>	2.36		
<i>Carcinus maenas</i>		0.30	
<i>Chaetozone</i>	21.45	9.25	0.17
<i>Cheirocratus intermedius</i>	0.17		
<i>Corbula gibba</i>	0.34		
<i>Crepidula fornicata</i>	0.23		
<i>Diastylis laevis</i>	0.28		
<i>Donax vittatus</i>			0.17
<i>Ensis</i>			0.17
<i>Eteone longa</i>	1.52		0.34
<i>Eudorella truncatula</i>	1.24	1.19	
<i>Eunereis longissima</i>	0.11	0.30	
<i>Fabulina fabula</i>			6.09
<i>Glycinde nordmanni</i>	0.06		
<i>Harmothoe</i>	0.11		
<i>Hilbigneris gracilis</i>	1.58		
<i>Jasmineira elegans</i>	0.06		
<i>Kurtiella bidentata</i>	1.01	33.73	22.00
<i>Lagis koreni</i>	1.52	8.06	4.40
<i>Lanice conchilega</i>	2.25	2.99	
<i>Limecola balthica</i>		0.60	1.18
<i>Liocarcinus holsatus</i>	0.06		
<i>Lutraria lutraria</i>	0.73	0.60	
<i>Mactra stultorum</i>			1.18
<i>Magelona filiformis</i>	0.17	1.49	
<i>Melinna palmata</i>	3.04	0.90	

Annexe 9.1 – Pourcentage d'abondance relatif de chaque espèce au sein de chaque faciès. Les valeurs vides indiquent l'absence de l'espèce concernée dans le faciès. Les couleurs représentent les espèces communes à plusieurs faciès. Les espèces en rouge sont présentes dans les trois faciès, en vert, elles sont communes aux graviers envasés et en mélange sur base litée, en bleu, communes entre les graviers envasés et fortement lité, et en mauve, communes entre en mélange sur base litée et fortement lité.

	Graviers envasés	En mélange sur base litée	Fortement lité
<i>Modiolula phaseolina</i>			0.34
<i>Myrianida</i>	0.23		
<i>Mytilus edulis</i>	6.36	0.30	
Nematoda	3.94		0.17
<i>Nephtys caeca</i>	0.17		
<i>Nephtys hombergii</i>		2.69	3.05
<i>Nephtys kersivalensis</i>	0.28		4.57
<i>Notomastus latericeus</i>	0.11	0.30	
<i>Nucula nitidosa</i>	0.34	5.97	1.69
<i>Ophiura ophiura</i>	0.23	0.30	
<i>Owenia fusiformis</i>	0.56	7.16	11.34
<i>Pandora inaequalvis</i>	0.06		
<i>Pariambus typicus</i>	4.50		
<i>Parvicardium scabrum</i>			10.15
<i>Phaxas pellucidus</i>	1.46		0.17
<i>Pherusa plumosa</i>		0.30	
<i>Pholoe baltica</i>	3.60	2.39	3.55
<i>Phoronis psammophila</i>	10.98		
<i>Photis longicaudata</i>	0.11		
<i>Phtisica marina</i>	0.34		
<i>Phyllodoce maculata</i>	0.06		
<i>Phyllodoce mucosa</i>	2.20	0.60	
<i>Pinnotheres pisum</i>	0.06		
<i>Poecilochaetus serpens</i>	0.11		
<i>Protodorvillea kefersteini</i>	0.45		
<i>Sabellaria spinulosa</i>	0.06		
<i>Sagartia troglodytes</i>	0.17		
<i>Scalibregma inflatum</i>	0.62		
<i>Spiophanes bombyx</i>	0.06		
<i>Tanaopsis graciloides</i>	0.11		
<i>Terebellides stroemii</i>	1.46		
<i>Tubulanus polymorphus</i>	0.62		

Annexe 9.1 Suite

Faciès	Profondeur (cm)	Phylum	Abondance relative (%)
Graviers envasés	0,5	Annelida	38,55 %
		Mollusca	19,98 %
		Arthropoda	16,50 %
		Phoronida	15,74 %
		Nematoda	6,62 %
		Echinodermata	2,39 %
		Nemertea	0,11 %
		Cnidaria	0,11 %
	1,5	Annelida	63,94 %
		Mollusca	13,94 %
		Phoronida	12,50 %
		Arthropoda	4,33 %
		Nematoda	2,40 %
		Nemertea	1,92 %
		Echinodermata	0,96 %
	2,5	Annelida	75,00 %
		Mollusca	11,61 %
		Nemertea	4,46 %
		Echinodermata	3,57 %
		Arthropoda	3,57 %
		Phoronida	0,89 %
		Cnidaria	0,89 %
	3,5	Annelida	84,47 %
		Mollusca	9,71 %
		Phoronida	2,91 %
		Nematoda	1,94 %
		Cnidaria	0,97 %
	4,5	Annelida	94,03 %
		Mollusca	2,24 %
		Phoronida	1,49 %
		Echinodermata	1,49 %
		Nematoda	0,75 %
	6	Annelida	96,93 %
		Mollusca	1,75 %
		Phoronida	0,44 %
		Cnidaria	0,44 %
		Nemertea	0,44 %
	8	Annelida	88,00 %
		Phoronida	10,00 %
		Nematoda	2,00 %
	10	Phoronida	54,55 %
		Annelida	45,45 %

Annexe 9.2 – Pourcentage d’abondance relative des phylums pour chacun des faciès et l’ensemble des faciès

Faciès	Profondeur (cm)	Phylum	Abondance relative (%)
En mélange sur base litée	0,5	Mollusca	62,75 %
		Annelida	26,47 %
		Arthropoda	5,88 %
		Echinodermata	4,90 %
	1,5	Mollusca	56,67 %
		Annelida	40,00 %
		Echinodermata	3,33 %
	2,5	Annelida	61,11 %
		Mollusca	38,89 %
	3,5	Mollusca	56,25 %
		Annelida	43,75 %
	4,5	Mollusca	52,17 %
		Annelida	47,83 %
	6	Mollusca	66,23 %
		Annelida	33,77 %
	8	Annelida	58,82 %
		Mollusca	39,22 %
		Echinodermata	1,96 %
	10	Mollusca	100,00 %
	13,5	Mollusca	80,00 %
		Annelida	20,00 %
Fortement lité	0,5	Mollusca	81,99 %
		Annelida	17,28 %
		Echinodermata	0,37 %
		Nematoda	0,37 %
	1,5	Mollusca	69,23 %
		Annelida	30,77 %
	2,5	Annelida	58,54 %
		Mollusca	41,46 %
	3,5	Annelida	58,82 %
		Mollusca	41,18 %
	4,5	Mollusca	60,71 %
		Annelida	39,29 %
	6	Mollusca	74,07 %
		Annelida	25,93 %
	8	Mollusca	68,97 %
		Annelida	29,31 %
		Echinodermata	1,72 %
	10	Annelida	66,67 %
		Mollusca	33,33 %

Annexe 9.2 . Suite

Faciès	Espèce	0,5 cm	1,5 cm	2,5 cm	3,5 cm	4,5 cm	6 cm	8 cm	10 cm	13,5 cm
Graviers envasés	<i>Ampharete baltica</i>	66,15 %	18,29 %	6,23 %	5,84 %	3,50 %				
	<i>Aphelocheata marioni</i>		23,53 %	17,65 %	23,53 %	35,29 %				
	<i>Capitella minima</i>	14,29 %	21,43 %	14,29 %	21,43 %	16,67 %	4,76 %	7,14 %		
	<i>Chaetozone</i>	1,05 %	2,36 %	4,72 %	8,40 %	22,31 %	51,18 %	8,14 %	1,84 %	
	<i>Eteone longa</i>	70,37 %	11,11 %	11,11 %	3,70 %	3,70 %				
	<i>Eunereis longissima</i>				50,00 %		50,00 %			
	<i>Glycinde nordmanni</i>		100,00 %							
	<i>Harmothoe</i>	50,00 %	50,00 %							
	<i>Hilbigneris gracilis</i>	50,00 %	10,71 %	10,71 %	10,71 %	7,14 %	3,57 %	3,57 %	3,57 %	
	<i>Jasmineira elegans</i>			100,00 %						
	<i>Lagis koreni</i>	37,04 %	37,04 %	11,11 %	11,11 %	3,70 %				
	<i>Lanice conchilega</i>	45,00 %	22,50 %	20,00 %	7,50 %	2,50 %		2,50 %		
	<i>Magelona filiformis</i>	33,33 %				33,33 %	33,33 %			
	<i>Melinna palmata</i>	31,48 %	3,70 %	9,26 %	3,70 %	5,56 %	31,48 %	11,11 %	3,70 %	
	<i>Myrianida</i>	100,00 %								
	<i>Nephtys caeca</i>	33,33 %	33,33 %	33,33 %						
	<i>Nephtys kersivalensis</i>			60,00 %		20,00 %	20,00 %			
	<i>Notomastus latericeus</i>		50,00 %			50,00 %				
	<i>Owenia fusiformis</i>	70,00 %	30,00 %							
	<i>Pholoe baltica</i>	59,38 %	21,88 %	9,38 %	9,38 %					
	<i>Phyllodoce maculata</i>	100,00 %								
	<i>Phyllodoce mucosa</i>	51,28 %	20,51 %	12,82 %	10,26 %	2,56 %	2,56 %			
	<i>Poecilochaetus serpens</i>	50,00 %					50,00 %			
	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	12,50 %	25,00 %	12,50 %	12,50 %		12,50 %	25,00 %		
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	100,00 %								
	<i>Scalibregma inflatum</i>		18,18 %	9,09 %	18,18 %	54,55 %				
	<i>Spiophanes bombyx</i>					100,00 %				
Faciès	Espèce	0,5 cm	1,5 cm	2,5 cm	3,5 cm	4,5 cm	6 cm	8 cm	10 cm	13,5 cm
En mélange sur base litée	<i>Terebellides stroemii</i>	80,77 %	11,54 %	3,85 %	3,85 %					
	<i>Ampharete baltica</i>	66,67 %	33,33 %							
	<i>Chaetozone</i>		3,23 %				12,90 %	80,65 %		3,23 %
	<i>Eunereis longissima</i>									100,00 %
	<i>Lagis koreni</i>	3,70 %	3,70 %	18,52 %	14,81 %	29,63 %	22,22 %	7,41 %		
	<i>Lanice conchilega</i>	60,00 %	10,00 %	30,00 %						
	<i>Magelona filiformis</i>	100,00 %								
	<i>Melinna palmata</i>	100,00 %								
	<i>Nephtys hombergii</i>	22,22 %	11,11 %	22,22 %	11,11 %	11,11 %	11,11 %	11,11 %		
	<i>Notomastus latericeus</i>		100,00 %							
	<i>Owenia fusiformis</i>	16,67 %	20,83 %	4,17 %	4,17 %	8,33 %	41,67 %	4,17 %		
	<i>Pherusa plumosa</i>				100,00 %					
	<i>Pholoe baltica</i>	37,50 %					50,00 %	12,50 %		
	<i>Phyllodoce mucosa</i>		50,00 %				50,00 %			
Fortement lité	<i>Chaetozone</i>				100,00 %					
	<i>Eteone longa</i>			50,00 %			50,00 %			
	<i>Lagis koreni</i>			3,85 %	3,85 %	11,54 %	26,92 %	53,85 %		
	<i>Nephtys hombergii</i>	27,78 %	5,56 %	16,67 %	11,11 %	5,56 %	5,56 %	16,67 %	11,11 %	
	<i>Nephtys kersivalensis</i>	33,33 %	14,81 %	22,22 %	7,41 %	7,41 %	14,81 %			
	<i>Owenia fusiformis</i>	34,33 %	17,91 %	16,42 %	17,91 %	4,48 %	8,96 %			
	<i>Pholoe baltica</i>	47,62 %	23,81 %	4,76 %	4,76 %	9,52 %	9,52 %			

Annexe 9.3. Pourcentages relatifs d'abondance de chaque espèce de POLYCHETES en fonction de la profondeur et pour chacun des faciès. Les valeurs grisées représente les espèces présentes uniquement à une profondeur pour le faciès concerné. Les espèces en gris-bleu présentes uniquement dans le faciès concerné. Ainsi les espèces avec la combinaison gris-bleu et la valeur grisée sont des espèces qui ont été trouvées à une unique profondeur dans un seul faciès.

Faciès	Espèce	0,5 cm	1,5 cm	2,5 cm	3,5 cm	4,5 cm	6 cm	8 cm	10 cm	13,5 cm
Graviers envasés	<i>Abra alba</i>	81,13 %	15,09 %	3,77 %						
	<i>Ashjornsenia pygmaea</i>	100,00 %								
	<i>Corbula gibba</i>	66,67 %				16,67 %	16,67 %			
	<i>Crepidula fornicata</i>	100,00 %								
	<i>Kurtiella bidentata</i>	11,11 %	22,22 %	11,11 %	33,33 %	5,56 %	16,67 %			
	<i>Lutraria lutraria</i>	38,46 %	38,46 %	15,38 %	7,69 %					
	<i>Mytilus edulis</i>	92,92 %	4,42 %	1,77 %	0,88 %					
	<i>Nucula nitidosa</i>	66,67 %	33,33 %							
	<i>Pandora inaequalis</i>	100,00 %								
En mélange sur base litée	<i>Phaxas pellucidus</i>	50,00 %	19,23 %	19,23 %	7,69 %	3,85 %				
	<i>Abra alba</i>	77,97 %	15,25 %	6,78 %						
	<i>Kurtiella bidentata</i>	1,77 %		1,77 %	7,96 %	10,62 %	45,13 %	17,70 %	7,96 %	7,08 %
	<i>Limecola balthica</i>	50,00 %	50,00 %							
	<i>Lutraria lutraria</i>	100,00 %								
	<i>Mytilus edulis</i>	100,00 %								
	<i>Nucula nitidosa</i>	60,00 %	35,00 %	5,00 %						
	<i>Abra alba</i>	67,84 %	16,96 %	3,51 %	4,68 %	4,68 %	2,34 %			
	<i>Donax vittatus</i>	100,00 %								
Fortement lité	<i>Ensis</i>						100,00 %			
	<i>Fabulina fabula</i>	44,44 %	27,78 %	5,56 %	2,78 %	5,56 %	8,33 %	5,56 %		
	<i>Kurtiella bidentata</i>	13,08 %	5,38 %	5,38 %	3,08 %	4,62 %	39,23 %	29,23 %		
	<i>Limecola balthica</i>	42,86 %	42,86 %				14,29 %			
	<i>Mactra stultorum</i>	71,43 %	14,29 %						14,29 %	
	<i>Modiolula phaseolina</i>		50,00 %			50,00 %				
	<i>Nucula nitidosa</i>	70,00 %	10,00 %	20,00 %						
	<i>Parvicardium scabrum</i>	96,67 %	3,33 %							
	<i>Phaxas pellucidus</i>				100,00 %					

Annexe 9.4. Pourcentages relatifs d'abondance de chaque espèce des BIVALVES en fonction de la profondeur et pour chacun des faciès. Les valeurs grisées représente les espèces présentes uniquement à une profondeur pour le faciès concerné. Les espèces en gris-bleu présentes uniquement dans le faciès concerné. Ainsi les espèces avec la combinaison gris-bleu et la valeur grisée sont des espèces qui ont été trouvées à une unique profondeur dans un seul faciès.

	2008	2009	Changing station
High heterometric facies			
H1	14	10	−4
H2	7	3	−4
H3	—	13	+13
Total	21	26	+5
Low heterometric facies			
L1	11	9	−2
L2	6	3	−3
Total	17	12	−5
No heterometric facies			
N1	2	—	−2
N2	1	1	0
N3	—	2	+2
Total	3	3	0
Total number of stations	41	41	41

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

High heterometric sediment assemblages	Acronym	Indicator Species and their contribution	S	N	H'	J'
H1	Corb.gib Melin.pal Amp.ten Med.fra Chae.gib	Corbula gibba (88%) Melinna palmata (87%) Ampelisca tenuicornis (82%) <i>Mediomastus fragilis (80%)</i> <i>Chaetozone gibber (77%)</i>	47	3048	3.38	0.31
H2	Sig.mat Neph.ass Ens.dir Owe.fus Tel.fab	Sigalion mathildae (77%) Nephtys assimilis (72%) <i>Ensis directus (60%)</i> <i>Owenia fusiformis (55%)</i> <i>Tellina fabula (54%)</i>	57	4891	3.65	0.33
H3	Mac.bal Cera.edu Neph.cir Barn.can	Macoma balthica (53%) Cerastoderma edule (51%) <i>Nephtys cirrosa (35%)</i> <i>Barnea candida (27%)</i>	48	2350	3.56	0.32
Low heterometric sediment assemblages						
L1	Leu.inc Pha.pell Tub.poly Eum.bah	Leucothoe incisa (100%) Phaxas pellucidus (99%) <i>Tubulanus polymorphus (98%)</i> <i>Eumida bahusensis (95%)</i>	49	2740	3.53	0.32
L2	Neph.cir	Nephtys cirrosa (80%)	37	1135	3.06	0.28
No heterometric sediment assemblages						
N1	Ens.dir Mag.fili Owe.fus	Ensis directus (100%) Magelona filiformis (100%) <i>Owenia fusiformis (100%)</i>	40	2932	3.36	0.31
N2	Cera.edu Mac.bal	Cerastoderma edule (100%) Macoma balthica (100%)	10	169	2.08	0.19
N3	Aphe.mar Neph.cir	Aphelocheata marioni (71%) Nephtys cirrosa (65%)	10	135	2.05	0.19

Annexe 11. Caractéristiques biotiques des 8 assemblages benthiques. S, richesse de l'espèce; N, densité (ind.0.4 m⁻²); H', index de Shannon index and J', index de Pielou. In gras, les espèces ayant la plus forte influence sur la structure du dendogramme.

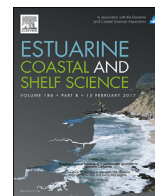
Species	Intercept	gravel	vcsand	csand	msand	fsand	vfsand	mud	Mud_soft_pebbles
Barn.can*	-2.32							0.18***	1.24***
Amp.ten*	-3.99				-0.03	-0.01	-0.01	-0.003	-0.48
Melin.pal*	-5.33	0.01							-1.25
Cera.edu*	-7683.6	0.59	-0.04		0.28***	0.28***		0.29***	
Tub.poly*	-3.05			0.17**		0.10***		0.09***	-1.05**
Lan.con	-3.75	0.01		0.25***	0.01	0.09*	0.03	0.09*	
Eteo.lon	-29.9	0.28***	0.7***		0.34***	0.34***	0.3***	0.31***	
Ens.dir*	-76.88	0.18	1.25***		0.81***	0.76***	0.71***	0.73***	
Neph.cir*	-151.70		0.12*		0.024		0.08*	0.016	
Owe.fus*	-19.88	0.26*	0.51**		0.36**	0.32**	0.34**		-1.73
Sig.mat*	2.99			-0.15***				-0.09***	
Med.fra*	-204.6	1.91*	2.19*	2.03*	2.02*	2.02*	2.04*	2.05*	-1.56**
Lag.kor	-22.95	0.3**	0.77***		0.39***	0.34***	0.41***	0.36***	-0.86*
Mac.bal*	-2.83					0.015			
Mag.john	-4.88	-0.35			0.11**	0.14***	0.09*	0.05	
Aphe.mar*	0.46					0.02		0.05***	
Mag.fili	3.95				0.012**	0.0008		0.057	
Eum.bahu*	7.76								
Tel.fab*	-11.88				0.06*			0.05*	
Leu.inc*	-10.38				0.07**	0.08***		0.05*	
Acro.bra	-0.69						0.08***		
Kurt.bid	-9.48				0.09	0.07*	0.09**	0.1**	
Chae.gib*	0.68			0.17*		0.07		0.07*	
Caull.lala	2.1		0.3***						
Spiop.bom	-3.13				0.06*	0.07**		0.03	-0.81*
Pha.pell*	-0.8	-0.07*							
Neph.ass*	-1.86			-0.11*		0.06***			
Abr.alb	-6.02								1.34*
Corb.gib*	-3.65							0.03*	
Neph.hom	-0.15			-0.06	-0.01	-0.03*		-0.01	

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. Les espèces sont listées dans l'ordre de la variance décroissante et les espèces and IndVal sont spécifiées par *. Amp.ten = *Ampelisca tenuicornis*, Echi.cor = *Echinocardium cordatum*, Tub.poly = *Tubulanus polymorphus*, Lan.con = *Lanice conchilega*, Eteo.lon = *Eteone longa*, Lag.kor = *Lagis koreni*, Mag.john = *Magelona johnstoni*, Acro.bra = *Acrocnida brachiata*, Kurt.bid = *Kurtiella bidentata*, Caull.lala = *Caullerlala alata*, Spiop.bom = *Spiophanes bombyx*, Abr.alb = *Abra alba*, Neph.hom = *Nephtys hombergii*. Valeur significatives : 0,05 : une étoile – 0,01 : 2 étoiles - 0,001 3 : étoiles



Contents lists available at ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecss

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^{a,*}, Sabrina Lucas^{a,b,c}, Maxime Navon^a, Sandric Lesourd^a, Yann Mear^{b,c}, Emmanuel Poizot^{b,c}, Sandrine Alizier^d

^a Normandie Université, UNICAEN, UNIROUEN, Laboratoire Morphodynamique Continentale et Côtière, CNRS UMR 6143 M2C, 24, rue des Tilleuls, F-14000 Caen, France

^b CNAM/INTECHMER, BP 324, F-50103 Cherbourg-Octeville, France

^c Laboratoire Universitaire Sciences Appliquées de Cherbourg (LUSAC), EA 4253, BP 324, F-50103 Cherbourg-Octeville, France

^d Université de Lille1, Station Marine, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, UMR 8187 LOG, 28 Avenue Foch, BP 80, F-62930 Wimereux, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 12 April 2016

Received in revised form

29 November 2016

Accepted 6 March 2017

Available online 12 March 2017

Keywords:

Spatial structures

Bay of seine

English channel

Macrofauna environmental relationships

Redundancy analyses

Generalized linear models

ABSTRACT

It has been traditionally assumed that the distribution of the macrofauna is mainly related to the nature of the sediment and that the grain size plays a key role. Therefore in some cases such as in the coastal environment submitted to input of fine particles coming from land via estuary, the sediment is not the major factor explaining the spatial distribution of benthic species, assemblages and communities. In fact, sediment samples may not be representative of real life conditions of benthic organisms which are exposed to natural environment and three-dimensional structure of habitat and heterogeneity of sediments with several grain size classes. Based on data acquired in September 2008 and 2009 from the benthic sampling surveys in the eastern part of the Bay of Seine which is characterized by the dominance of heterometric sediment, the main aim of this paper is to study for the first time the existing link between the spatial distribution of the benthic species and assemblages and selected environmental variables such as sedimentary, hydrodynamic and morphometric data, to explain the real part of each abiotic factors in the spatio-temporal structuration of the benthic assemblages in this area at the mouth of the Seine estuary. Redundancy Analyses had permitted to distinguish six assemblages in relation to heterometry of the sediment; current speed, bathymetry and salinity. Generalized Linear Models permitted to explain between 30 and 89% of the variance within the chosen environmental factors. The species with a large distribution at the eastern part of the Bay of Seine were those showing the lowest percentage of explained variance while the species which were located in few stations were those showing the highest percentage of explained variance.

© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The soft-bottom macrofauna plays an important role in marine ecosystems, being involved in nutrient cycling, the metabolism and dispersal of pollutants, as well as burial of sediments and secondary production (Snelgrove, 1998). Macrobenthic invertebrates are also considered as a good indicators of natural and anthropogenic variations in the environment (Dauer, 1993; Dauvin, 1993, 2012; Bessa et al., 2014). Moreover, macrobenthic species are characterized by

limited mobility and a short life span (less than several years and mainly no more than one year), allowing us to observe the impact of occasional disturbances which disappear from one year to the next, but also long enough to observe cumulative disturbances over several years (Dauvin, 1993; Borja et al., 2000). On the other hand, the macrobenthos is able to react to variations and disturbances of the water column and seabed. Soft-bottom macrobenthic communities are made up of a large number of species (sometimes >100 species per m²) which exhibit different tolerances and responses to environmental conditions (Dauvin, 1998; Dauvin et al., 2010). Consequently, these communities are commonly used to assess ecosystem health through indices of ecological quality status

* Corresponding author.

E-mail address: jean-claude.dauvin@unicaen.fr (J.-C. Dauvin).

(Borja et al., 2000, 2009; Rombouts et al., 2013) and to establish networks of marine protected areas (Ysebaert and Herman, 2002) and marine planning (Vanden Eede et al., 2014). Benthic community studies are therefore of great interest for analysing the structure and evolution of coastal ecosystems. While the macrobenthos allows us to characterize marine habitats, sedimentary characteristics are also essential in the description of seabed systems, in particular for its key role in controlling the distribution of benthic species (Snelgrove, 1999; Trush et al., 2003, 2005; Anderson, 2008; Van Colen et al., 2009). It has been traditionally assumed that the distribution of macrofauna is mainly related to the nature of the sediment (Gray, 1974). However, this relationship is of variable importance, and grain size also appears to play a crucial role (Snelgrove and Butman, 1994; Trush et al., 2005; Chapman and Tolhurst, 2007; Anderson, 2008; Gimenez et al., 2014). Nevertheless, for several reasons, animal-sediment relationships cannot necessarily be inferred from the study of particle size and macrofauna distribution. Firstly, sediment samples may not be representative of the real habitats of benthic organisms under natural conditions (i.e. fauna and sediment samples collected separately, three-dimensional structure of habitats and heterogeneity of sediments with several different grain-size classes (Holland and Elmore, 2008). Secondly, the different techniques used to characterize sediments may also explain the lack of observed relationships between fauna and sediment type. Indeed, as sediments are often heterogeneous, with sedimentary parameters based on the grain-size distribution, detailed descriptions of the sediment are impractical. Parameters such as water content, shear strength, thickness or bedding are rarely taken into account. Thirdly, the statistical analysis used to test the animal-sediment relationships, as well as the choice of spatial and temporal scales, can also skew the description of these relationships (Izsak and Price, 2001; Trush et al., 2005; Brown et al., 2011). Moreover, other factors may influence the macrofauna distribution and interact with the sediments, such as organic matter content, food availability, biological and trophic interactions or microbial abundance in the environment (Anderson, 2008; Mamouridis et al., 2011; Akoumaniaki et al., 2013; Von Bertrab et al., 2013; Conde et al., 2013). On the other hand, while the sediment structure can influence macrofauna, the converse is also true. Indeed, benthic macrofauna plays an important role in sediment reworking (Snelgrove, 1998): bioturbation can modify the physicochemical conditions of the sediment (François et al., 1997; Gilbert et al., 2007), whereas the presence of engineer species can alter the benthic-pelagic flux and nature of the sediment (Friedrichs et al., 2000; Bouma et al., 2007). Thus, since benthos-sediment relationships depend on hydrodynamic conditions (tides and waves), many questions (Murat et al., 2016) remain on how to study the relationships between macrofauna and sediments.

Since the 1950s, the studies of Holme (1961, 1966), Cabioch (1968) and Gentil and Cabioch (1997) have highlighted the relationships between sedimentary environments and benthic macrofauna at the scale of the whole English Channel. In offshore zones with strong tidal currents, communities developed on pebbles, gravels and coarse sands are characterized by *Branchiostoma lanceolatum*, *Glycymeris glycymeris* and *Psammecinus miliaris*. By contrast, in bays and estuaries in zones with weak tidal currents, we find different facies of the *Abra alba* - *Lagis koreni* muddy fine sand community, as well as the *Macoma balthica* community in estuarine mud (Gentil and Cabioch, 1997; Dauvin, 2015). In the Eastern part of the Bay of Seine, early mapping studies of the macrobenthos also showed a bio-sedimentary distribution of communities in response to an inshore-offshore hydrodynamic gradient (Gentil and Cabioch, 1997; Ghertsos, 2002). Studies using quantitative observations have focused on the structure of the *Abra*

alba community in more or less silty sand sediments in the eastern part of the Bay of Seine (Thiébaud et al., 1997; Ghertsos et al., 2000, 2001; Barnay, 2003; Alizier, 2011).

Despite a relatively stable spatial pattern with time, analyses show that sedimentary parameters play only a minor role (Ghertsos et al., 2000, 2001). Conversely, biotic factors such as competition, predation, inter-annual variability in recruitment and the nature of resources have been cited as important factors in structuring benthic communities (Thiébaud et al., 1997; Ghertsos et al., 2000, 2001; Barnay, 2003; Alizier, 2011). The channelling of the Seine, along with the frequent dredging in Le Havre harbour and in the navigation channel of Rouen harbour, have resulted in major morpho-sedimentary changes of the eastern part of the bay and a gradual silting up of some subtidal areas over the last ten years (Lesourd et al., 2001, 2016; Garnaud et al., 2002; Marmin et al., 2014). Moreover, the Le Havre infrastructure development project (2002–2005) to create a new harbour, known as “Port 2000”, in the north channel of the estuary, has increased the anthropogenic pressure on the morpho-dynamics of the Seine estuary (Dauvin et al., 2006, 2010).

Based on data acquired in September 2008 and 2009 from sampling surveys in the eastern part of the Bay of Seine (Alizier, 2011), our main aim here is to study for the first time in this area the link between the spatial distribution of benthic species/assemblages and selected environmental factors such as sedimentary, hydrodynamic and morphometric parameters. Based on these data, we set out to explain the contribution of each abiotic factor in forming the spatio-temporal distribution of the benthic assemblages and communities in this part of the English Channel under a strong estuarine influence of the River Seine.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study area is located in the eastern Bay of Seine and the lower part of the Seine estuary; it extends from Antifer harbour in the north to Ouistreham in the west, covering an area of ~400 km² (Fig. 1). The maximum water depth is ~20 m. The general water circulation in this bay is controlled by several natural factors: tidal currents, coastline geometry, bathymetry and the Seine River flow (from 100 to 2300 m³ s⁻¹). Other forcing's significantly influence water circulation, such as swell and winds in shallow waters and the estuary morphology, which is increasingly modified by human activities (Le Hir et al., 1986, 2001; Tecchio et al., 2016).

These factors show a high variability in sandy and muddy sediments due to the influence of the Seine river flow and the megatidal regime (tidal range ~ 7 m at the mouth of the Seine estuary). The evolution of sedimentary dynamics corresponds to an extension of the area of deposition and a silting up associated with the downstream movement of the silt plug (Lesourd et al., 2003). Moreover, these variations occur at different spatio-temporal scales, ranging from samples to sites, which imply the use of sampling and analysis strategies adapted for studying macrofauna in view of the heterogeneous nature of the sediments (Janson, 2007; Desroy et al., 2007).

Our study takes into account 41 benthic sampling stations (COLMATAGE campaigns of 2008 and 2009) out of the 55 stations considered by Alizier (2011), in which benthic macrofaunal data are associated with sediment data (Fig. 1). The stations included here cover the whole eastern part of the Bay of Seine including areas to north and south of the Seine estuary. Stations in the navigation channel of Rouen harbour were excluded since they were only sampled in 2008.

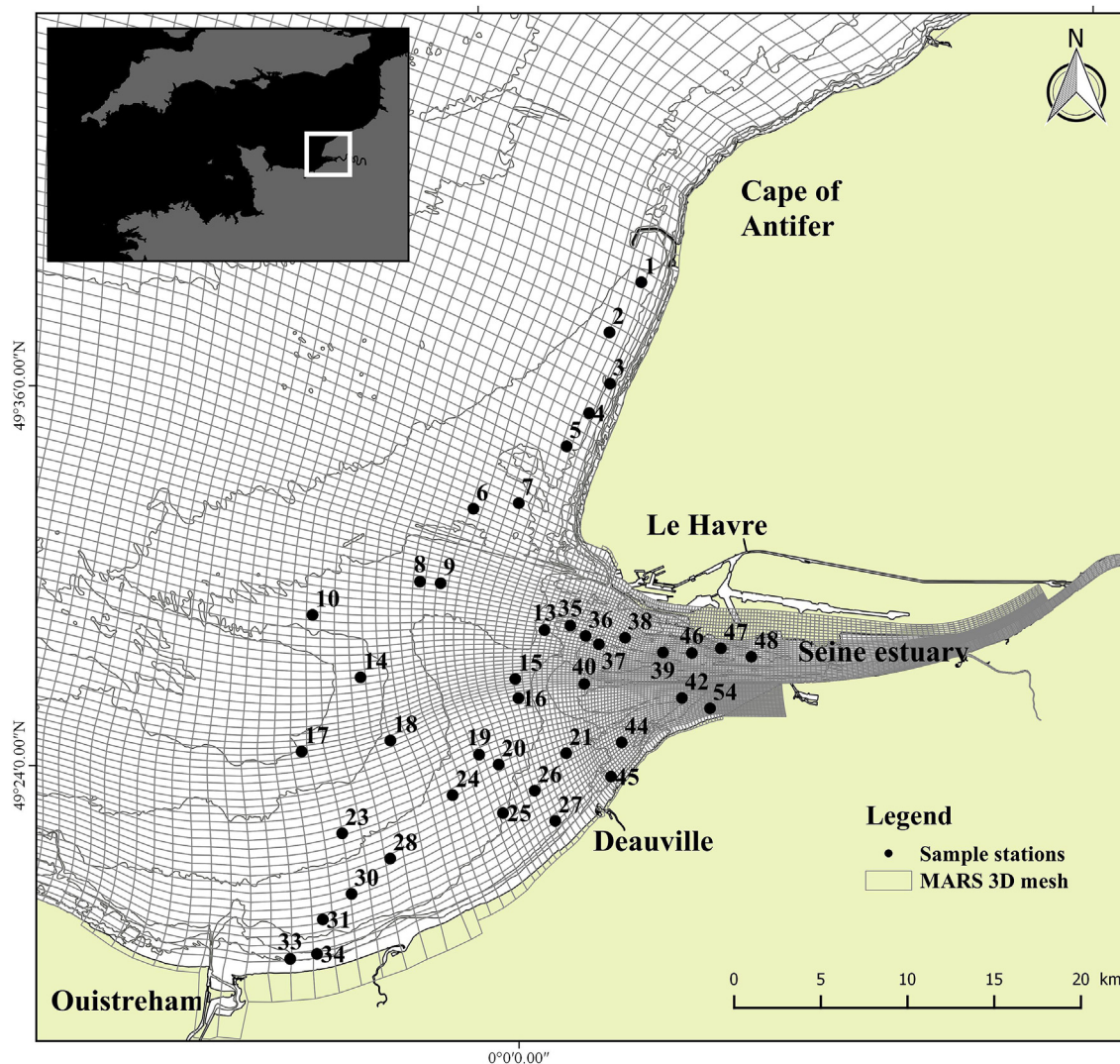


Fig. 1. Map showing location of the 41 common stations sampled during the 2008 and 2009 COLMATAGE campaigns, with grid of the 3D MARS model.

2.2. Biological data

Macrofauna was sampled using a 0.1 m² Van Veen grab. Four replicates were taken from each station and sieved on a 1 mm circular mesh. The sediment was fixed in a 10% solution of formaldehyde in seawater neutralized with sodium tetraborate. In the laboratory, organisms were sorted, identified to the species level where possible and counted. The World Register of Marine Species consulted in April 2015 was used to harmonize species names (<http://www.marinespecies.org/>).

2.3. Environmental data

2.3.1. Sedimentological data

Sediment samples were collected at each station with a fifth Van Veen grab. A sample of 100–500 g of sediment was collected in the grab for particle-size analysis and then stored at –20 °C. Analyses were performed using an AFNOR sieve column (15 sieves). Five main sediment classes were selected: gravel >2 mm, coarse sand >0.500–2 mm, medium sand >0.250–0.500 mm, fine sand >0.063–0.250 mm and mud <0.063 mm.

2.3.2. Organic matter

The organic matter content was determined by loss-on-ignition after sequential heating of the samples in a muffle furnace (Luczak et al., 1997) using the following equation:

$$\text{OM\%} = [(DW_{60} - DW_{500})/DW_{60}] \cdot 100 \quad (1)$$

where OM% denotes the loss-on-ignition at 500 °C, DW₆₀ is the dry weight after drying at 60 °C for 72 h, and DW₅₀₀ is the dry weight of the sample after heating to 500 °C for 6 h (both in g).

2.4. Hydrological data with MARS 3D model

The bathymetry of the ‘Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, SHOM’ was used in this study. The water depths measured during the sampling campaigns were corrected by taking into account the water level at a given time and depending on the position of the transducer of the Oceanographic Vessel.

Temporal variations in hydrological factors were generated at the bottom layer, over the last month for salinity and the last three months for current speed before both surveys, using the MARS 3D model (Lazure and Dumas, 2008; Kervella et al., 2012; Lemoine,

2014). Salinity was grouped into five classes: freshwater zone (<0.5), oligohaline zone (0.5–5), mesohaline zone (5–18), polyhaline zone (18–30) and euhaline zone (>30). Current speed was divided into six classes: <0.3, 0.3–0.5, 0.5–1, 1–1.5, 1.5–2, >2 m s⁻¹.

For each factor, a temporal percentage for each class was calculated in each square of the resolution grid covering a sampling station (Fig. 1) and then included in the environmental matrix.

2.5. Data analyses

2.5.1. Sedimentological data: definition of heterometric facies

Sediment composed of a mixture of any two of the basic particle-size classes with a ratio of 9:1 or lower is considered as heterogeneous (Holland and Elmore, 2008). Folk's diagram (Folk, 1954) can be used to quantify the different textural classes based on percentages of gravel, sand and mud. Out of the 15 possible classes, we assume that 10 are heterogeneous.

Therefore, in our study, heterometric facies are defined in terms of five particle-size classes identified at each station following the criteria of Holland and Elmore (2008). Heterometric facies are recognized according to the three dominant classes: gravel, sand and mud. A sediment sample is considered as highly heterometric (*high heterometry*) when the dominant grain class is <90% and a subclass of sand (coarse sand, medium sand or fine sand) <70%. When a subclass makes up between 70 and 90%, the sediment is (low heterometry). When a dominant class represents >90% (often corresponding to sand in the eastern part of the Bay of Seine), the sample is classified as unimodal and named as '*no heterometry*'.

2.5.2. Biological data

A Bray-Curtis similarity matrix was generated based on a log(x+1) transformed all species-abundance matrix. A hierarchical agglomerative classification (CLUSTER) employing Ward's minimum variance was performed using the abundance similarity matrix to produce a dendrogram (Ward, 1963).

Mantel's correlation test was used to define the number of optimal groups of the dendrogram (Mantel, 1967). This technique compares the original similarity matrix with a binary matrix calculated from cut groups at different levels. The cut level corresponding to the highest correlation is chosen as the optimal number of groups. Thus, each significant group defining different benthic assemblages is characterized by its species richness (S), density (N. ind 0.4 m⁻²) Shannon's diversity index (H') and Pielou's evenness index (J').

The main indicator species and associated percentage covered by the indicator value is determined for each significant benthic assemblage using the IndVal method to identify the species which most influence the dendrogram structure (Dufrêne and Legendre, 1997).

2.5.3. Macrofauna and environmental data

Canonical ordination was used to identify the spatial structure of the species assemblages in response to an environmental explanatory matrix. We chose to use Redundancy analysis (RDA) because this approach enables transformation of the species matrix and posterior projection into a Euclidean space (Legendre and Gallagher, 2001). RDA triplots were constructed by using site scores based on the weighted sum of species (wa) as a counterbalance or midpoint between the descriptors used in the analysis and the environmental constraints. Collinearity between environmental variables were assessed by computing variance inflation factors (VIF), so that the values of the variables were lower than 10, as recommended by Borcard et al. (2011). Then, we used forward selection (Blanchet et al., 2008) to determine which environmental variables significantly explained the distribution of the

assemblages.

Then, Generalized Linear Models (GLM) were carried out considering the most frequently occurring and abundant species of the two sampling campaign years and the IndVal species, in order to reveal relationships between species abundances and environmental variables. The GLM generalizes linear regressions by relating the linear model to the response variable via a link function, and by allowing the magnitude of the variance of each measurement to be a function of its predicted value. The distribution family used in this study is a quasi-Poisson model with a logarithmic link. Moreover, model selection was based on minimizing the Akaike Information Criterion (AIC) in order to obtain the highest model likelihood.

All statistical analyses were performed using the R environment (R.3.1.2, www.r-project.org) with the vegan, cluster and labdsv packages.

3. Results

3.1. Sedimentary facies

Fig. 2 represents the three groups of sedimentary facies following the definition given in Holland and Elmore's review (2008). Moreover, this classification was completed by differentiating facies weakly or highly heterogeneous sediment, i.e. respectively '*Low heterometry*' and '*High heterometry*' (Fig. 2A). In 2008, half of the stations were defined as '*High heterometry*' (i.e. two dominant classes: muddy sand or sandy mud sediment) which were localized in the north of Bay of Seine between Le Havre Harbour and the Cape of Antifer, along the coast from Ouistreham to Deauville and at the Seine's mouth (Fig. 2B). The other stations were defined as '*Low heterometry*': i.e. sand percentage is superior to 90% with two modes – fine sand and medium sand, except for three stations, two in the west near Ouistreham and one in the Seine estuary, that were unimodal (*no heterometry*): i.e. sand percentage superior to 90% with 70% of fine sand (Table 1). In 2009, '*Low heterometric*' facies decreased (–5) to the advantage of '*High heterometric*' facies (+5) (Table 1); nevertheless 15 changes of heterometric facies were observed between 2008 and 2009 surveys (Fig. 2B and C). Eight stations '*Low heterometric*' were became '*High heterometric*' with an increase of fine particles (two offshore, five in the centre and the south of external Seine's estuary and one in the internal estuary); three stations '*High heterometric*' showed their percentage of fine particle decreasing and became '*Low heterometric*' (one offshore, one in the external estuary and one in the estuary); two stations near Ouistreham were dominated by fine sand (unimodal distribution) and became '*High heterometric*' (Fig. 2C), suggesting a siltation of this zone in one year and lastly two stations '*High heterometric*' in the external estuary becoming unimodal (sand percentage > 90% with fine sand percentage > 70%).

Thus, this different heterometric facies represents 93% of the sampled stations and allow to identify a spatial gradient from the offshore '*Low heterometric*' facies (dominated by fine and medium sand) to the '*High heterometric*' sediment near the coast: between Le Havre and Cape of Antifer, at the mouth of the Seine estuary and along the southern coast of the Bay of Seine. Among the highly heterometric sediments, two sub-groups were highlighted: sandy-mud sediment (at the north and the south of Bay of Seine) and muddy-sand sediment (in the mouth of the Seine estuary).

3.2. Main characteristics of the macrofauna

A total of 190 species are identified in the 41 subtidal stations sampled in 2008 (183 species) and 2009 (168 species) (Fig. 1). A

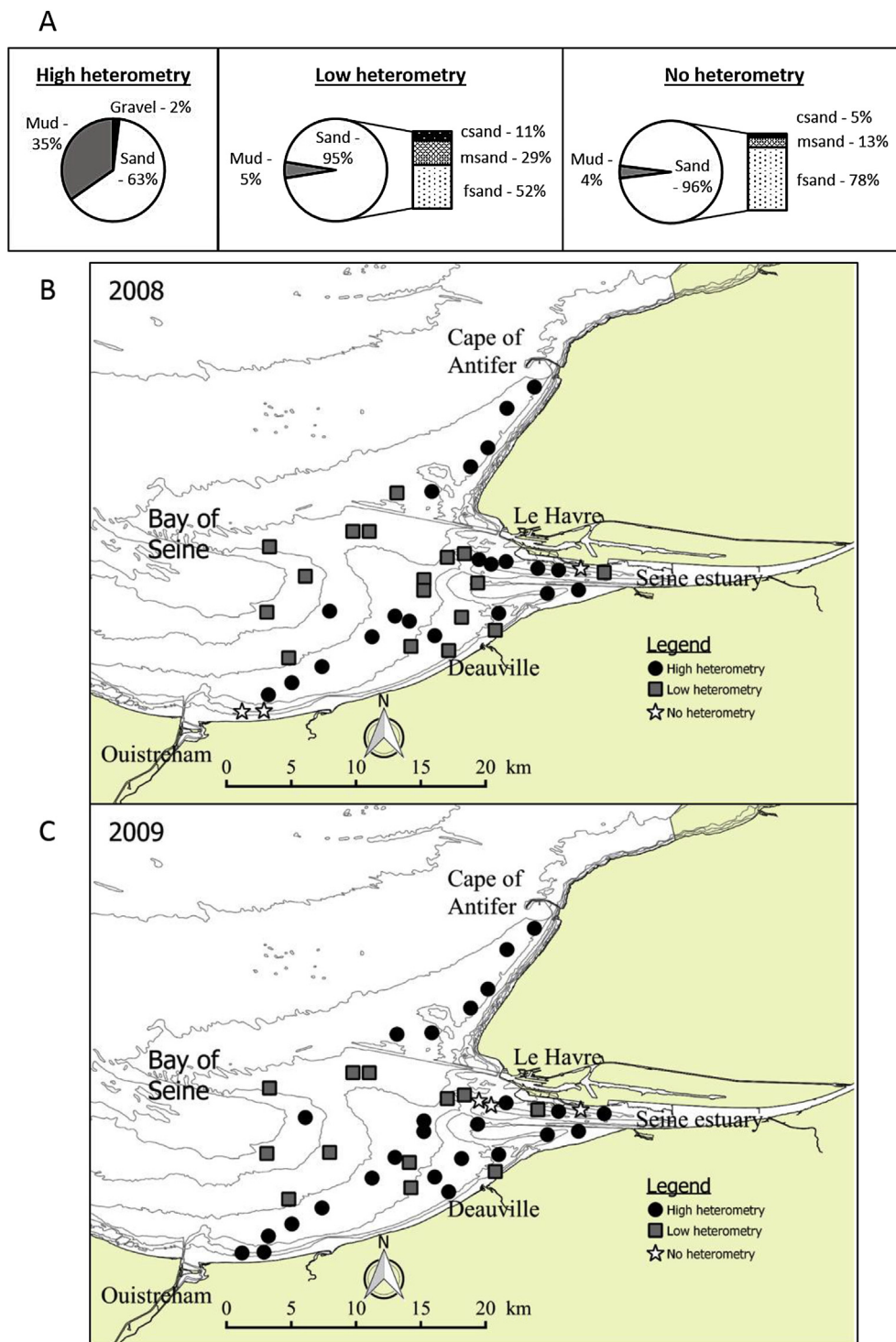


Fig. 2. (A) Mean grain-size percentage of each sedimentary group defining the three facies: high heterometry, Low heterometry and No heterometry. Spatial mapping of sedimentary facies (B) in 2008 and (C) in 2009 according to the three groups of sediment facies: High Heterometry (round), Low heterometry (squares) and no heterometry (stars).

total of 161 species are common to both surveys (Table 2), and these species correspond to 82% of the total abundance recorded in 2008 and 2009. The species found only in 2008 or 2009 are mainly rare, with abundances ranging from 1 to 20 individuals per 0.4 m² and their occurrence ranging from one to five stations. On the whole, the results show a high stability of species composition between the survey years.

Polychaetes are the most diverse group in terms of dominance,

with 71 and 67 species recorded in 2008 and 2009, respectively (37.9% of total number of species, Fig. 3A); for these two survey years, respectively, crustaceans account for 68 and 62 species (35.7%), molluscs for 35 and 29 species (17.5%) and echinoderms 9 and 8 species (4.7%).

A total of 316,918 individuals was counted in 2008, as against 161,188 individuals in 2009 (Fig. 3B). Therefore, the abundances were divided by two between the survey years, resulting mainly

Table 1

Evolution of number of stations for each benthic assemblage in relation to sedimentary facies between 2008 and 2009.

	2008	2009	Changing station
High heterometric facies			
H1	14	10	−4
H2	7	3	−4
H3	—	13	+13
Total	21	26	+5
Low heterometric facies			
L1	11	9	−2
L2	6	3	−3
Total	17	12	−5
No heterometric facies			
N1	2	—	−2
N2	1	1	0
N3	—	2	+2
Total	3	3	0
Total number of stations	41	41	41

from a large decline in polychaete abundance while other groups remained relatively stable in abundance over the same period (Fig. 3B) (Table 2).

The species showing the highest abundances are the polychaetes *Owenia fusiformis* and *Aphelocheata marioni* which represented 46% in 2008 and 36% in 2009 of the total of recorded individuals, followed by the bivalve *Abra alba*, and two other polychaetes: *Magelona johnstoni* and *Chaetozone gibber* (Table 2). The species showing the highest occurrence were the polychaete *Nephtys hombergii*, then the bivalve *Abra alba*, then the polychaetes *Magelona johnstoni*, *Lagis koreni*, *Siophanes bombyx*, *Lanice conchilega* and *Eteone longa*.

3.3. Structure of the macrobenthic assemblages

Fig. 4A–F presents the spatial structure of the benthic assemblages in relation to the three sedimentary facies defined above; moreover, Table 3 lists the indicator species of the eight benthic assemblages, as well as the biotic characteristics (richness, density, Shannon's and Pielou's indices) of the species assemblages. In 2008, highly heterometric facies were characterized by two benthic assemblages (Fig. 4A): *Corbula gibba* – *Melinna palmata* – *Ampelisca tenuicornis* gravelly muddy sand assemblage (H1 – Table 3) and *Sigalion mathildae* – *Nephtys assimilis* with *Owenia fusiformis* muddy sand assemblage (H2 – Table 3). These benthic assemblages were distributed throughout the eastern Bay of Seine without structural spatial pattern with a proportion of two thirds of H1 assemblage and a third of H2 assemblage (Fig. 4A). In 2009, these two benthic assemblages decreased by 25% to the advantage of a new benthic assemblage: *Macoma balthica* – *Cerastoderma edule* sandy mud assemblage (H3 – Table 3) which represented 50% of high heterometric stations (Fig. 4B). This benthic assemblage appearance was linked to the increase of fine particles in the bay between 2008 and 2009.

Concerning to the low heterometric facies (Fig. 4C and D), two benthic assemblages were highlighted in 2008: *Leucothoe incisa* – *Phaxas pellucidus* fine to medium sand assemblage (L1) and *Nephtys cirrosa* medium to fine sand assemblage (L2 – Table 3). L1 assemblage was located in the southern part of the eastern Bay of Seine whereas L2 assemblage was situated in the centre of the Bay of Seine, at the mouth of the Seine estuary and near Deauville. In 2009, these two benthic assemblages were decreased because five stations had changed of sedimentary facies (from 'Low to High heterometry', see Fig. 2B). Nine stations showed a L1 assemblage and only three stations a L2 assemblage offshore the mouth of the Seine estuary mainly on medium sand.

Lastly, three benthic assemblages were distinct in the unimodal fine sand sediment (Table 3): *Ensis directus* – *Magelona filiformis* assemblage identified only in 2008 at the south west part of the eastern Bay of Seine (N1), *Macoma balthica* – *Cerastoderma edule* assemblage in the estuary (N2) (only one station in 2008 and 2009) and *Aphelocheata marioni* – *Nephtys cirrosa* assemblage (N3) in the North Channel of the Seine estuary identified only in 2009 (Fig. 4E–F).

All benthic assemblages showed significant indicator species with contribution >50% (Table 3); species having contribution to 100% were present in three assemblages (L1, N1 and N2). For biotic characteristics, an offshore-inshore heterometric gradient was highlighted. High heterometric benthic assemblages had a high species richness (mean ~ 50 species) and a high number of individuals (mean of ~3400 ind.0.4 m^{−2}) while the values were low for the non-heterometric facies (mean species richness ~20 species and ~1000 ind.0.4 m^{−2}). The Low heterometric benthic assemblages showed intermediate values (mean species richness 42 species and ~1900 ind.0.4 m^{−2}). Shannon's diversity index (H') ranged from 2.05 to 3.65, while Pielou's evenness index (J') ranged from 0.19 to 0.33 (Table 3).

3.4. Characteristics and spatial distribution of benthic assemblages in relation to their complex hydrodynamic, morphometric and sedimentary environment

3.4.1. Redundancy analyses

Fig. 5A–C represented the three redundancy analysis (RDA) of each heterometric facies (Fig. 4) and showed a significant effect of environmental variables on community structure (three permutation test: $p = 0.001$). Only the RDAs with IndVal species had been exposed because the coefficients of determination R^2 (0.5 and adjusted $R^2 > 0.35$) were higher for these RDAs than those with all species.

The first RDA corresponded to high heterometric facies with the three benthic assemblages (grey shades with points as in Fig. 4A–B). Horizontal axis 1 (explaining 56% of the variance) was positively correlated with the duration when the environment was polyhaline (score: 0.95), the duration for which the current speed was >1 ms^{−1} (score: 0.67) and the percentage of mud (score: 0.43) and negatively correlated with the duration for which the environment was euhaline (score: −0.95), the bathymetry (score: −0.76) and other sediment parameters (coarse sand, medium sand, fine sand and gravel; Fig. 5A). This first axis confirmed the important role of the hydrodynamic environmental variables for the benthic community structure. In the positive side, H3 sandy mud assemblage was found while in the negative side, the two other muddy sand benthic assemblages H1 and H2 were present. The most important environmental variables for the vertical axis A2 (explaining 31% of the variance) were the bathymetry (score: −0.60) which distinguished H2 muddy sand assemblage with a dominance of fine sand (i.e. 45%) and H1 gravelly muddy sand assemblage where the depth exceeded 5 even 12 m and a high heterometric coarser sediment.

In the second RDA (Fig. 5B), the two benthic assemblages of low heterometric facies were represented with environmental variables (square). Horizontal axis 1, explaining 91% of the variance, was positively correlated with the duration for which the current speed was >0.5 ms^{−1} (score: 0.63) and >1 ms^{−1} (score: 0.51) and negatively correlated with the bathymetry (score: −0.76), the duration for which the environment was euhaline (score: −0.56), the percentage of coarse sand (score: −0.63) and the duration for which the current speed was inferior to 0.3 ms^{−1} (score: −0.41). For the low heterometric facies (Fig. 5B), the first axis highlighted the offshore-coast gradient with the bathymetry and the current speed as being

Table 2

Occurrence and total abundance of the species recorded in 2008 and 2009 in the 41 common stations of both campaigns.

	2008		2009	
	Occurrence	Total abundance	Occurrence	Total abundance
<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1844	31	115,790	27	22,879
<i>Aphelocheata marioni</i> (Saint-Joseph, 1894)	24	30,158	30	36,000
<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	39	20,378	33	19,282
<i>Magelona johnstoni</i> Fiege, Licher & Mackie, 2000	36	19,398	32	9563
<i>Chaetozone gibber</i> Woodham and Chambers, 1994	26	18,066	30	6817
<i>Ampharete baltica</i> Eliason, 1955	26	14,098	26	2961
<i>Magelona filiformis</i> Wilson, 1959	25	7910	23	6163
<i>Pholoe</i> spp	30	7244	30	2426
<i>Cauleriella alata</i> (Southern, 1914)	26	6332	22	2012
<i>Lagis koreni</i> Malmgren, 1866	35	5522	31	1464
<i>Kurtiella bidentata</i> (Montagu, 1803)	27	5212	32	5176
<i>Phaxas pellucidus</i> (Pennant, 1777)	29	4268	28	3159
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	13	4192	14	2523
<i>Ampelisca tenuicornis</i> Lilljeborg, 1855	19	3588	27	2183
<i>Spiophanes bombyx</i> (Claparède, 1870)	35	3498	27	508
<i>Mediomastus fragilis</i> Rasmussen, 1973	22	3268	12	1075
<i>Tubulanus polymorphus</i> Renier, 1804	30	3244	27	3496
<i>Pariambus typicus</i> (Krøyer, 1844)	26	2726	22	361
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck (1818)	40	2708	35	2965
<i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	4	2394	3	489
<i>Thyone fusus</i> (O.F. Müller, 1776)	12	2200	8	86
<i>Eumida bahusiensis</i> Bergstrom, 1914	27	1968	29	908
<i>Ensis directus</i> (Conrad, 1843)	23	1884	14	253
<i>Fabulina fabula</i> (Gmelin, 1791)	19	1824	18	1259
<i>Eteone longa</i> (Fabricius, 1780)	31	1796	29	764
<i>Glycinde nordmanni</i> (Malmgren, 1866)	26	1686	28	2216
<i>Acrocnida brachiata</i> (Montagu, 1804)	22	1362	25	1050
<i>Nucula nitidosa</i> Winckworth, 1930	22	1334	20	778
<i>Cerastoderma edule</i> (Linnaeus, 1758)	6	1228	8	2396
<i>Ampelisca brevicornis</i> (Costa, 1853)	24	1138	27	1498
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas, 1766)	32	986	29	2719
<i>Abludomelita obtusata</i> (Montagu, 1813)	24	974	23	716
<i>Spio decoratus</i> Bobretzky, 1870	27	974	21	272
<i>Diastylis laevis</i> Norman, 1869	21	918	19	346
<i>Lumbrineris</i> spp	20	836	20	724
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	12	794	15	763
<i>Venerupis corrugata</i> (Gmelin, 1791)	9	758	5	44
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843	25	692	24	518
<i>Photis longicaudata</i> (Bate and Westwood, 1862)	16	680	20	758
<i>Corbula gibba</i> (Olivier, 1792)	19	586	16	122
<i>Urothoe elegans</i> (Bate, 1857)	6	534	7	423
<i>Notomastus latericeus</i> Sars, 1851	23	532	19	392
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	22	512	23	690
<i>Nephtys cirrosa</i> Ehlers, 1868	29	476	28	1385
<i>Glycera tridactyla</i> Schmarda, 1861	25	472	15	127
<i>Thracia phaseolina</i> (Lamarck, 1818)	16	462	16	554
<i>Scoloplos (Scoloplos) armiger</i> (Müller, 1776)	16	378	11	266
<i>Eunereis longissima</i> (Johnston, 1840)	25	342	21	188
<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)	10	330	8	264
<i>Capitella minima</i> Langerhans, 1881	11	326	2	14
<i>Sthenelais boa</i> (Johnston, 1833)	20	316	15	257
<i>Echinocardium cordatum</i> (Pennant, 1777)	17	312	17	366
<i>Scalibregma celticum</i> Mackie, 1991	21	290	27	599
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	20	284	16	158
<i>Chaetozone christiei</i> Chambers, 2000	16	280	4	19
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	10	258	3	29
<i>Sigalion mathildae</i> Audouin & Milne Edwards in Cuvier (1830)	12	242	16	182
<i>Poecilochaetus serpens</i> Allen, 1904	14	234	11	174
<i>Phyllodoce rosea</i> (McIntosh, 1877)	16	234	2	7
<i>Philocheras bispinosus</i> (Hailstone, 1835)	21	224	28	206
<i>Ensis magnus</i> Schumacher, 1817	12	212	5	16
<i>Ericthonius punctatus</i> (Bate, 1857)	13	200	7	58
<i>Antalis vulgaris</i> (da Costa, 1778)	12	194	11	293
<i>Leucothoe incisa</i> Robertson, 1892	24	192	17	127
<i>Processa</i> spp	17	176	15	197
<i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758)	24	172	16	236
<i>Euspira nitida</i> (Donovan, 1804)	22	150	19	124
<i>Pisidia longicornis</i> (Linnaeus, 1767)	12	146	3	30
<i>Petricolaria pholadiformis</i> (Lamarck, 1818)	4	128	4	209
<i>Lutraria</i> spp	15	128	15	150
<i>Anoplodactylus petiolatus</i> (Krøyer, 1844)	10	124	15	131
<i>Bathyporeia tenuipes</i> Meinert, 1877	8	124	6	100
Syllidae	11	124	5	13

Table 2 (continued)

	2008		2009	
	Occurrence	Total abundance	Occurrence	Total abundance
<i>Diastylis bradyi</i> Norman, 1879	19	120	12	110
<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus, 1758)	15	120	5	18
<i>Tellimya ferruginosa</i> (Montagu, 1808)	9	118	13	84
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden, 1861)	6	116	2	32
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	8	114	8	67
<i>Megaluropus agilis</i> Hoek, 1889	9	104	9	101
<i>Terebellides stroemii</i> Sars, 1835	8	100	6	216
<i>Ophiura ophiura</i> (Linnaeus, 1758)	13	100	11	61
<i>Gastrosaccus sanctus</i> (Van Beneden, 1861)	7	98	4	8
<i>Perioculodes longimanus</i> (Bate and Westwood, 1868)	12	88	15	138
<i>Tritia pygmaea</i> (Lamarck, 1822)	12	84	8	29
<i>Bodotria scorpioides</i> (Montagu, 1804)	13	80	17	72
<i>Upogebia deltaura</i> (Leach, 1815)	12	80	7	29
<i>Eudorella truncatula</i> (Bate, 1856)	8	78	13	145
<i>Acteon tornatilis</i> (Linnaeus, 1758)	7	66	4	13
<i>Limecola balthica</i> (Linnaeus, 1758)	4	64	5	51
<i>Nephtys assimilis</i> Ørsted, 1843	14	62	14	85
<i>Tryphosa nana</i> (Krøyer, 1846)	11	62	5	10
<i>Harmothoe</i> spp	9	60	1	2
<i>Spirobranchus</i> spp	3	56	9	312
<i>Atylus vedlomensis</i> (Bate and Westwood, 1862)	7	56	9	86
<i>Liocarcinus</i> spp	11	52	17	82
<i>Cheirocratus intermedius</i> G.O. Sars, 1894	7	50	8	115
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	8	48	8	100
<i>Polycirrus</i> spp	7	48	9	66
<i>Spio martinensis</i> Mesnil, 1896	5	46	7	90
<i>Pinnotheres pisum</i> (Linnaeus, 1767)	9	44	1	2
<i>Eteone flava</i> (Fabricius, 1780)	1	44	0	0
<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern, 1914	6	42	1	5
<i>Aricidea</i>	3	38	5	85
<i>Liocarcinus marmoreus</i> (Leach, 1814)	11	38	8	23
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	1	36	1	2
<i>Malmgreniella</i> spp	8	32	9	23
<i>Psammechinus miliaris</i> (P.L.S. Müller, 1771)	5	32	1	4
<i>Marphysa bellii</i> (Audouin and Milne Edwards, 1833)	8	30	7	103
<i>Corophiidae</i>	8	30	5	59
<i>Achelia echinata</i> Hodge, 1864	1	30	1	2
<i>Polydora</i> spp	5	28	10	203
<i>Sabella pavonina</i> Savigny, 1822	5	28	2	4
<i>Paranaitis kosteriensis</i> (Malmgren, 1867)	7	26	5	24
<i>Macropodia linnaesi</i> Forest & Zariquiey-Alvarez, 1964	6	26	4	20
<i>Bathyporeia elegans</i> Watkin, 1938	1	24	4	21
<i>Acidostoma obesum</i> (Bate, 1862)	5	24	5	17
<i>Maldanidae</i>	2	24	1	6
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1866)	8	22	6	15
<i>Gastrosaccus spinifer</i> (Goës, 1864)	7	22	2	7
<i>Leucothoe lilljeborgi</i> Boeck, 1861	4	20	3	13
<i>Urothoe poseidonis</i> Reibish, 1905	6	20	4	11
<i>Crepidula fornicata</i> (Linnaeus, 1758)	4	20	4	8
<i>Bodotria arenosa</i> Goodsir, 1843	3	20	2	4
<i>Eualus cranchii</i> (Leach, 1817 [in Leach, 1815–1875])	2	20	0	0
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	6	18	4	27
<i>Jasmineira elegans</i> Saint-Joseph, 1894	3	18	3	12
<i>Phyllodoce longipes</i> Kinberg, 1866	4	18	2	7
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	3	18	0	0
<i>Oxydromus flexuosus</i> (Delle Chiaje, 1827)	4	18	0	0
<i>Donax vittatus</i> (da Costa, 1778)	4	16	5	36
<i>Iphinoe trispinosa</i> (Goodsir, 1843)	4	16	2	12
<i>Haplostylus normani</i> (G.O. Sars, 1877)	6	16	3	9
<i>Thia scutellata</i> (Fabricius, 1793)	2	14	5	73
<i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758	3	14	8	19
<i>Liocarcinus holsatus</i> (Fabricius, 1798)	6	14	1	2
<i>Nereimyra punctata</i> (Müller, 1788)	3	12	3	99
<i>Anthozoa</i>	1	12	1	10
<i>Aphrodita aculeata</i> Linnaeus, 1758	3	12	1	2
<i>Ebalia tumefacta</i> (Montagu, 1808)	3	12	1	2
<i>Apolochus neapolitanus</i> (Della Valle, 1893)	3	12	0	0
<i>Anchialina agilis</i> (G.O. Sars, 1877)	5	10	2	4
<i>Schistomysis kervillei</i> (G.O. Sars, 1885)	3	10	1	2
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	1	6	7	75
<i>Stenothoe marina</i> (Bate, 1856)	1	6	5	41
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	2	6	6	31
<i>Mactra stultorum</i> (Linnaeus, 1758)	3	6	4	8

(continued on next page)

Table 2 (continued)

	2008		2009	
	Occurrence	Total abundance	Occurrence	Total abundance
<i>Nymphon brevistrode</i> Hodge, 1863	2	6	4	8
<i>Liocarcinus depurator</i> (Linnaeus, 1758)	3	6	2	7
<i>Ampelisca typica</i> (Bate, 1856)	3	6	2	4
<i>Phyllodoce laminosa</i> Savigny in Lamarck (1818)	2	6	1	4
<i>Moerella donacina</i> (Linnaeus, 1758)	3	6	0	0
<i>Pagurus bernhardus</i> (Linnaeus, 1758)	3	6	0	0
<i>Phascolion (Phascolion) strombus strombus</i> (Montagu, 1804)	1	6	0	0
<i>Nototropis falcatus</i> (Metzger, 1871)	2	4	2	27
<i>Phyllodoce lineata</i> (Claparède, 1870)	2	4	6	17
<i>Anapagurus hyndmanni</i> (Bell, 1846)	2	4	3	9
<i>Amphicteis gunneri</i> (M. Sars, 1835)	1	4	2	7
<i>Galathea intermedia</i> Lilljeborg, 1851	1	4	1	6
<i>Haustorius arenarius</i> (Slabber, 1769)	2	4	1	2
<i>Parvicardium scabrum</i> (Philippi, 1844)	2	4	1	2
<i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1813 [in Leach, 1813–1814])	1	4	0	0
<i>Pherusa plumosa</i> (Müller, 1776)	1	4	0	0
<i>Pista elongata</i> Moore, 1909	2	4	0	0
<i>Acanthocardia echinata</i> (Linnaeus, 1758)	1	2	4	23
<i>Pontocrates arenarius</i> (Bate, 1858)	1	2	1	17
<i>Ophiura albida</i> Forbes, 1839	1	2	2	7
<i>Pandora albida</i> (Röding, 1798)	1	2	2	7
<i>Hypereteone foliosa</i> (Quatrefages, 1865)	1	2	2	4
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	1	2	2	4
<i>Pseudocuma (Pseudocuma) simile</i> G.O. Sars, 1900	1	2	2	4
<i>Corystes cassivelaunus</i> (Pennant, 1777)	1	2	1	2
<i>Pista cristata</i> (Müller, 1776)	1	2	1	2
<i>Allomelita pellucida</i> (Sars, 1882)	1	2	0	0
<i>Atelecyclus rotundatus</i> (Olivier, 1792)	1	2	0	0
<i>Idotea linearis</i> (Linnaeus, 1766)	1	2	0	0
<i>Melanella alba</i> (da Costa, 1778)	1	2	0	0
<i>Nephtys caeca</i> (Fabricius, 1780)	1	2	0	0
<i>Ophiothrix fragilis</i> (Abildgaard in O.F. Müller, 1789)	1	2	0	0
<i>Pandalina brevistrois</i> (Rathke, 1843)	1	2	0	0
<i>Polititapes rhomboides</i> (Pennant, 1777)	1	2	0	0
<i>Pterocirrus macroceros</i> (Grube, 1860)	1	2	0	0
<i>Schistomysis ornata</i> (G. O. Sars, 1864)	1	2	0	0
<i>Siriella jaltensis</i> Czerniavsky, 1868	1	2	0	0
<i>Solen marginatus</i> Pulteney, 1799	1	2	0	0
Gammaridae	0	0	2	50
Gnathiidae	0	0	4	15
<i>Hippolyte varians</i> Leach, 1814 [in Leach, 1813–1814]	0	0	2	10
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869	0	0	2	7
<i>Vaunthompsonia cristata</i> Bate, 1858	0	0	3	6
<i>Aora typica</i> Krøyer, 1845	0	0	1	5
<i>Neoamphitrite</i> Hesse, 1917	0	0	1	2
TOTAL		316,918		161,188

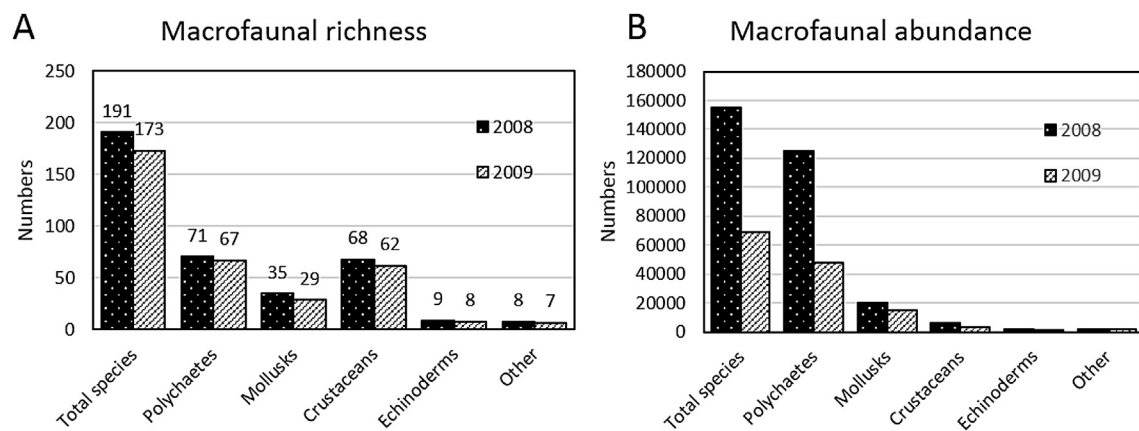


Fig. 3. Macrofaunal richness and abundance of main zoological groups in 2008 and 2009.

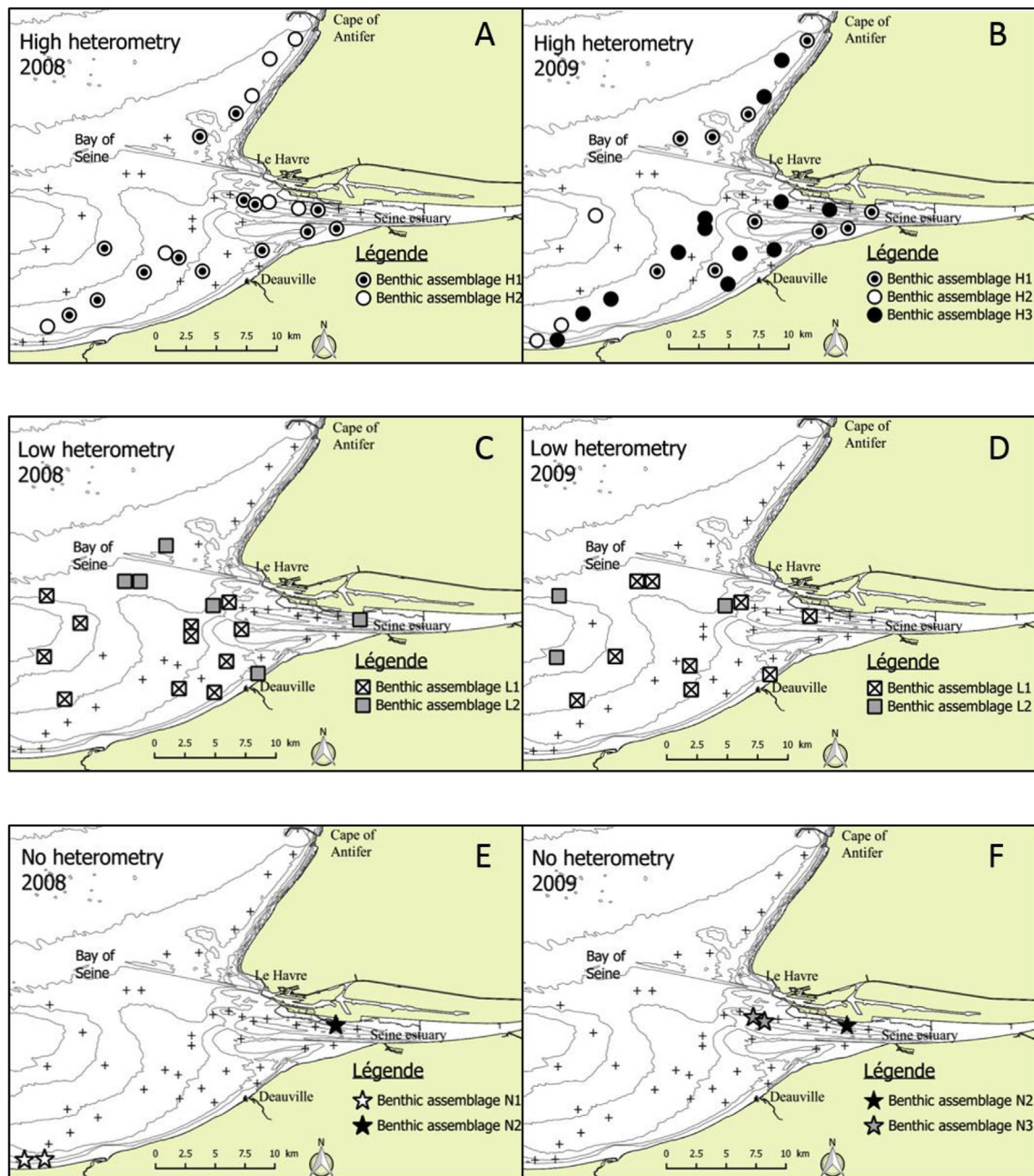


Fig. 4. Map of the eight benthic assemblages identified (A) in 2008 and (B) in 2009 according to heterogeneous sediment facies.

the environmental variables the most important to characterize the benthic community structure. In the positive side, L2 medium to fine sand assemblage was found while in the negative side, L1 fine to medium sand assemblage was present. In this RDA, the vertical axis A2 explained only 6% of variance and any score of environmental variables are greater than 0.5; they informed only on the structure of the L1 assemblage where a difference was observed between the species found in fine sand (such as *Phaxas pellucidus*) and medium sand (such as *Tubulanus polymorphus*). Moreover, it was noted that only the three sub-classes of sand were present in this RDA confirming that the percentage of mud and gravel had no influence on the benthic community structure of low heterometric facies.

Finally, a third RDA concerns the unimodal fine sand facies associated with three identified assemblages (Fig. 4E and F).

Horizontal axis A1 (explaining 54% of the variance) is positively correlated with current speeds $<0.3 \text{ m s}^{-1}$ (score: 0.98) and negatively correlated with the development of polyhaline conditions (score: -0.87), the percentage of medium sand (score: -0.69) and bathymetry (score: -0.67). This axis reflects the offshore-inshore gradient, with two stations in the southern Bay of Seine dominated by assemblage N1 (positive side) and both estuarine zones dominated by assemblages N2 and N3 (negative side). The most important environmental variable for the vertical axis A2 (explaining 41% of variance) is bathymetry (score: -0.67), which distinguishes the two benthic assemblages in the Seine estuary.

3.4.2. Generalized linear model (GLM)

For the first time, Generalized Linear Models are used here to identify the relationships between abiotic factors and the spatial

Table 3
Biotic characteristics of the eight benthic assemblages. S, species richness; N, density (ind. 0.4 m⁻²); H', Shannon's diversity index and J', Pielou's evenness index. In bold: species which most influence the dendrogram structure.

High heterometric sediment assemblages	Acronym	Indicator Species and their contribution	S	N	H'	J'
H1	Corb.gib Melin.pal Amp.ten Med.fra Chae.gib	<i>Corbula gibba</i> (88%) <i>Melinna palmata</i> (87%) <i>Ampelisca tenuicornis</i> (82%) <i>Mediomastus fragilis</i> (80%) <i>Chaetozone gibber</i> (77%)	47	3048	3.38	0.31
H2	Sig.mat Neph.ass Ens.dir Owe.fus Tel.fab	<i>Sigalion mathildae</i> (77%) <i>Nephtys assimilis</i> (72%) <i>Ensis directus</i> (60%) <i>Owenia fusiformis</i> (55%) <i>Tellina fabula</i> (54%)	57	4891	3.65	0.33
H3	Mac.bal Cera.edu Neph.cir Barn.can	<i>Macoma balthica</i> (53%) <i>Cerastoderma edule</i> (51%) <i>Nephtys cirrosa</i> (35%) <i>Barnea candida</i> (27%)	48	2350	3.56	0.32
Low heterometric sediment assemblages						
L1	Leu.inc Pha.pell Tub.poly Eum.bah	<i>Leucothoe incisa</i> (100%) <i>Phaxas pellucidus</i> (99%) <i>Tubulanus polymorphus</i> (98%) <i>Eumida bahusiensis</i> (95%)	49	2740	3.53	0.32
L2	Neph.cir	<i>Nephtys cirrosa</i> (80%)	37	1135	3.06	0.28
No heterometric sediment assemblages						
N1	Ens.dir Mag.fili Owe.fus	<i>Ensis directus</i> (100%) <i>Magelona filiformis</i> (100%) <i>Owenia fusiformis</i> (100%)	40	2932	3.36	0.31
N2	Cera.edu Mac.bal	<i>Cerastoderma edule</i> (100%) <i>Macoma balthica</i> (100%)	10	169	2.08	0.19
N3	Aphe.mar Neph.cir	<i>Aphelocheata marioni</i> (71%) <i>Nephtys cirrosa</i> (65%)	10	135	2.05	0.19

patterns of the main species sampled in muddy fine sand sediments of the eastern Bay of Seine (Table 4). The GLMs are built for the most abundant species and the IndVal species (Table 4), i.e. for a total of 30 species (Table 4). These models highlight the relationships between species abundance and the selected environmental variables. The most significant environmental variables are sedimentary facies (mud in 70% of models, fine sand in 63% of models, and medium sand in 53% of models) followed by low current speed (in 56% of models) and bathymetry (in 47% of models). Salinity conditions have an effect in few models and high current speeds >1.5 m s⁻¹ are not reflected in any of the models. The percentage of variance explained by the GLM model ranges from 30 to 89%. IndVal species produce models that can be interpreted by reference to the results presented graphically on the RDA plots (Fig. 5).

Moreover, most of the indicator species of the eight benthic assemblages identified in relation to their degree of sediment sorting (Fig. 4; Table 3) show a high percentage of explained variance (>40%) in more than 55% of cases, except for the bivalve *Corbula gibba* and the polychaete *Chaetozone gibber* in the H1 assemblage, the polychaete *Nephtys assimilis* in the H2 assemblage and the bivalve *Phaxas pellucidus* in the L1 assemblage.

4. Discussion

4.1. Spatial distribution of benthic assemblages from the eastern Bay of Seine

Numerous quantitative surveys have been carried out on the macrobenthos in the eastern part of the Bay of Seine since the middle of the 1980s (Thiébaud et al., 1997; Ghertsos et al., 2000, 2001; Barnay, 2003; Alizier, 2011). These surveys show that the macrobenthos maintains a relatively stable spatial pattern, i.e. is very resilient, in spite of the effects due to the discharge of the Seine

River and multiple sources of pollutants (Fisson, 2014) associated with human activities (Dauvin et al., 2006, 2010; Marmin et al., 2014; Dauvin, 2015), such as the Port 2000 harbour extension at Le Havre, sediment dredging in the navigation channels, the sea disposal of sediment from the two main maritime harbours (Le Havre and Rouen) and granulate extraction. Three main patches of species richness and abundance have appeared through time, located between Le Havre harbour and the Cap d'Antifer, at the mouth of the Seine estuary and along the Calvados coast near Deauville (Thiébaud et al., 1997; Alizier, 2011). The abundance of benthic species dominated by the Polychaetes *Owenia fusiformis* and *Lagis koreni* reaches among the highest values known for shallow waters of the North-eastern Atlantic (Thiébaud et al., 1997).

In response to the gradual silting up in the subtidal zone at the mouth of the estuary (Lesourd et al., 2016), new species have been recently recorded for the Bay of Seine such as the polychaete *Melinna palmata* (Dauvin et al., 2007), which has developed dense populations to become one of the dominant populations of the muddy fine sand community at the end of the years 2000 (Alizier, 2011), while rare populations of rare species such as the crab *Asthenognathus atlanticus* have been recorded in the eastern part of the Bay of Seine since 2008 (Jourde et al., 2012).

Previous statistical analyses taking into account sedimentary variables show that sediment characteristics play only a minor role in explaining the stability of benthic assemblages such as the *Abra alba* more or less silty/fine sand community in this area of the Bay of Seine (Thiébaud et al., 1997; Ghertsos et al., 2000, 2001). The stability is likely due to the fact that the dominant species of the community shows a benthic-pelagic development with high numbers of larvae able to establish high-density benthic populations. The regular grid sampling of 40–73 stations every winter since 1986 (i.e. six available surveys from 1986 to 2011) shows that the top eight species (the polychaetes *Owenia fusiformis*, *Magelona*

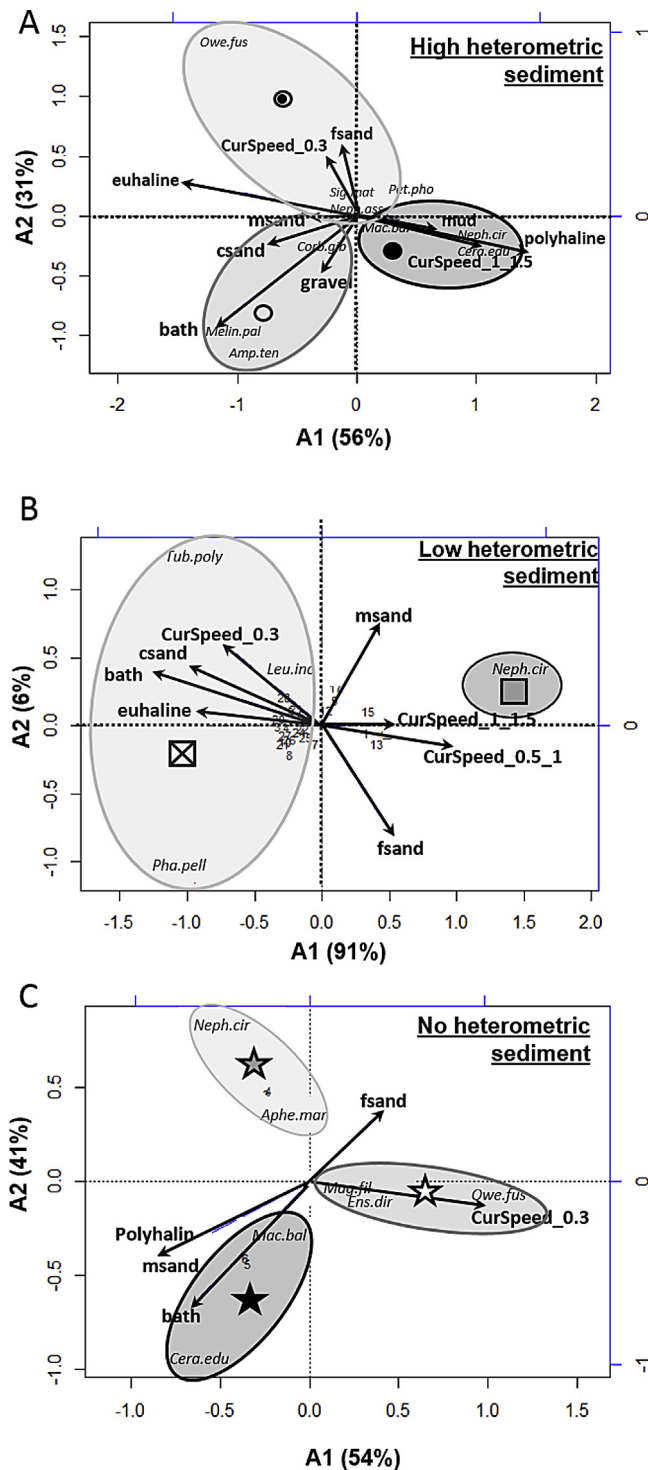


Fig. 5. Redundancy analysis of IndVal species for (A) High Heterometry, (B) Low Heterometry and (C) No Heterometry, with selected statistical environmental variables. Labels: gravel = %gravel, csand = %coarse sand, msand = %medium sand, fsand = %fine sand, mud = %mud, bath = bathymetry, polyhaline = polyhaline environment (18–30), euhaline = euhaline environment (>30), CurSpeed_0.3 = current speed < 0.3 m s⁻¹, CurSpeed_1.5_2 = current speed 1–1.5 m s⁻¹, CurSpeed_0.5_1 = current speed 0.5–1 m s⁻¹. See acronym references of species in Table 3.

filiformis, *Lagis koreni* and *Nephtys hombergii*, the bivalves *Abra alba*, *Kurtellia bidentata* and *Phaxas pellucidus* and the ophiurid *Acrocnida brachiata*) have remained the same over the last 25 years. Indeed,

all these species have a benthic–pelagic cycle (Thiébaud et al., 1997; Dauvin et al., 2007; unpublished data).

Samples acquired in September 2008 and 2009 in the framework of the PhD project of S. Alizier (2011) confirm the summer dominance of the same benthic–pelagic species and the distribution of benthos in three main patches always at the same locations. Apart from the sedimentary variables, we also investigate here the possible link between the spatial distribution of benthic species/assemblages and other selected variables such as salinity, bathymetry and current speed.

4.2. Distribution of benthic assemblages in relation to their complex hydrodynamic, morphometric and sedimentary environment

Although the area is subject to strong hydrodynamic conditions and intense anthropogenic changes due to the works of the Le Havre and Rouen harbours, the main benthic assemblages correlated to the heterogeneous nature of the sediment appear to remain relatively consistent between 2008 and 2009, and consistent with the previous benthic spatial distribution (Thiébaud et al., 1997). The benthic assemblages in the eastern part of the Bay of Seine appear very resilient (Marmin, 2013).

Following Holland and Elmore (2008), who define a heterogeneous sediment as a mixture of any two of the basic size classes with a ratio of 9:1 or lower, most of the sampling stations yield sediments with a heterometric particle-size distribution (85% of the sediments sampled during the surveys in 2008 and 2009). This is mainly the case for superficial sediments in the eastern part of the Bay of Seine, where there is a lack of unimodal sediment, particularly in the subtidal area of the Seine estuary without any real subtidal mudflats or pure fine sand (Méar et al., 2006; Lesourd et al., 2016).

The spatial distribution of benthic assemblages has been stable for at least three decades, with the persistence of two imbricated communities and their associated facies in the eastern part of the Bay of Seine, i.e. the *Macoma balthica*–*Cerastoderma edule* community and the *Abra alba*–*Lagis koreni* community. Our data from 2008 and 2009 (Fig. 4; Table 3) show a strong resemblance with data acquired at the end of the 1980s (Thiébaud et al., 1997) and in 1991. The following features appear to be in common between these sets of data: (1) the *Lagis koreni* assemblage (offshore Deauville), (2) the *Acrocnida brachiata* assemblage along the coast between Le Havre and Cap d'Antifer, as well as between Ouistreham and Deauville, (3) the *Phaxas pellucidus*–*Chaetozona gibber* assemblage offshore from the mouth of the Seine, associated with (4) the intensification of a new species, the polychaete *Melinna palmate*, in the Bay of Seine. In addition, a comparison with previous data reveals that the *Owenia fusiformis* assemblage was observed only in 1987 between Deauville and Ouistreham, while the occurrence of *Ensis directus* has been recorded in recent years, and the *Tubulanus polymorphus* assemblage was observed in the outer part of the bay only in 1988. The associated groups that result from this hierarchical mapping based on the 2008–2009 surveys can be explored in more detail by the *a posteriori* application of IndVal (Dufrêne and Legendre, 1997), an approach which links the most indicative species to each group obtained from mapping. The Indicator Species belong to two categories: (1) species with low occurrence such as *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* and *Barnea candida*, which are characteristic of one type of assemblage and habitat, and (2) species with a high occurrence at the scale of the sampled area, such as *Owenia fusiformis* and *Tubulanus polymorphus* (Tables 2 and 3).

It should be noted that, in such a complex estuarine habitat, it is very difficult to identify the exact environmental parameters responsible for the observed biological distributions. Classically, the large-scale distribution of benthic communities in the English

Channel has been considered to depend on sediment texture (Cabioch, 1968; Gentil and Cabioch, 1997; Dauvin, 2015). This hypothesis was supported by Thiébaud et al. (1997) for the eastern part of the Bay of Seine and by Dauvin et al. (2013) for the Bay of Veys in the western part of the Bay of Seine. Once the spatial distribution has been described, the next question concerns the identification of the factors or processes that govern the observed distribution. There are very few, if any, general rules underpinning the dynamics of marine benthic invertebrate populations or the structure of assemblages (Butler, 1994). The possible factors controlling the observed spatial distributions can be broadly separated into two main categories, namely biotic and abiotic processes. The former involve processes such as variations in recruitment and mortality. The control of spatial distribution by abiotic processes is more debatable since such processes might also be linked to biotic factors. For example, variations in sediment grain size, making an environment more or less favourable to certain species, are primarily governed by water circulation. At the same time, water circulation and to some extent wind speed indirectly influence recruitment, resuspension and dispersal of individuals (Vanaverbeke et al., 2011).

The six assemblages identified by Redundancy analysis of the 2008–2009 surveys are consistent with the degree of heterogeneity of the sediments. Current speed, bathymetry and salinity with a strong inshore-offshore gradient are the most important environmental factors explaining the distribution pattern of benthic assemblages in the eastern part of the Bay of Seine. Nevertheless, in such a complex estuarine area, the distribution of benthic assemblages is the result of several environment factors, which are themselves linked to sediment characteristics related to hydrodynamic conditions (regular swell and tidal currents), plus the irregular input of suspended matter and fine particles (Seine floods). In such estuarine and coastal waters, the normal increase of salinity and water depth creates an inshore-offshore gradient which plays a role in the spatial distribution of benthic organisms and their assemblages. The influence of the Vilaine and Loire estuaries along the French Atlantic coast also induces marked gradients in the environmental conditions, and can explain 16% of the spatial distributions of microbenthic species in the nearshore areas (Dutertre et al., 2013). Similar types of gradient, i.e. the ecocline model (Attrill and Rundle, 2002), have been pointed out by De Sousa et al. (2013) using geostatistical tools, with hydrodynamics, depth, organic matter and mud showing correlation with subtidal benthic macrofauna in Trapandé Bay (southern Brazil). The influence of water discharge from the Rhône River into the northern part of the western Mediterranean has allowed us to distinguish two main spatial patterns of benthic macrofauna composition corresponding to the delta front/prodelta and the distal zone, in relation to the quality and quantity of sedimentary organic components coming from freshwater ecosystems (Bonifacio et al., 2014).

Generally speaking, we can explain the assemblage distributions by comparing them with the estuarine-influenced conceptual model of Cabioch (1985). The estuarine area is subject to intense benthic-pelagic coupling, and is shallower than other parts of the bay. This coupling is regulated to some extent by the availability of sufficient nutritional resources through other processes, including, for example, competition between species during settlement (Lagadeuc, 1990). In such an environment, post larval transport in the eastern part of the Bay of Seine towards the mouth of the estuary would be consistent with our knowledge of ecosystems (Olivier et al., 1996a,b; Thiébaud et al., 1996), and could ensure the long-term persistence of such benthic-pelagic species.

The role of sediments in controlling the structure of benthic assemblages and communities, as well as animal-sediment

relationships, has been classically highlighted in numerous publications on the benthos (see the review by Snelgrove and Butman, 1994). More recent studies continue to stress the correlation between sediment and benthos around the world, including estuarine areas, by means of statistical analyses. Gimenez et al. (2014) pointed out that sediment type is correlated with the macrofaunal abundance of Uruguayan estuaries and coastal lagoons on the Atlantic coast of South America.

Macrofauna distribution patterns on the Belgian coast of the North Sea have been related mainly to the water column processes, i.e. Suspended Particulate Matter loading, food availability and hydrodynamic stress (Vanaverbeke et al., 2011). These authors identified more diverse communities in coarser than in finer sediments. The spatial distribution of macrofauna in the western Baltic Sea shows that the main communities (*Hydrobia ulvae*-*Scoloplos armiger* communities) are located in shallow waters along the German coast, while the *Lagis koreni*-*Kurtellia bidentata* community is located offshore. Finally, the *Capitella capitata*-*Halicryptus spinolosus* community in the south of the studied area is associated with sediments having high total organic matter contents and low dissolved oxygen (Gogina et al., 2010). The main abiotic factors explaining the distribution of these three communities are the median grain size, salinity, water depth, degree of sorting and permeability (Gogina et al., 2010). The correlations between benthic macrofauna and 16 natural abiotic variables have been studied in five shallow-water areas off South Britain, in the northern Bay of Biscay (Dutertre et al., 2013). Ten major species assemblages were identified from the biological and physical characteristics. The 16 abiotic variables explain 51% of the spatial variation of the macrofauna, with morpho-sedimentological factors (sediment characteristics, bathymetry, current velocity and wave agitation) and hydrological factors (salinity, oxygen saturation and Chlorophyll *a* concentration) contributing 26% and 25%, respectively (Dutertre et al., 2013).

To study the relationship between species distribution and abiotic factors, Anderson (2008) analysed the assemblage structure and species distribution of the twenty most abundant taxa in mud habitats along a gradient comprising 10 sites on the intertidal flats of the Auckland region of New Zealand. Using a regression spline model and canonical analysis of principal coordinates, this author proposed a quantitative model of asymmetric non-linear animal-sediment relationships to predict species turnover along the mud gradient. Such a modelling approach has been adopted to study the sediment and salinity gradients in the case of the intertidal species of the Scheldt estuary (Ysebaert and Herman, 2002).

4.3. Relationships between abiotic factors and species distribution

The five most significant explanatory models for species distribution (explaining > 75% of variance) are all based on indicator species belonging to benthic assemblages (the bivalves *Barnea candida* and *Cerastoderma edule*, the amphipod *Ampelisca tenuicornis*, the polychaete *Melinna palmata*, and the nemertean *Tubulanus polymorphus*). *C. edule* and *B. candida* are positively correlated with the finer size classes (medium sand to mud), while *B. candida* is only correlated with mud. This bivalve species is characteristic of estuarine environments because its abundance varies inversely with water depth. *M. palmata* provides an example of an abundant species where the sedimentary variables are not significant, except for the positive correlation with fluid mud. But the species model is positively correlated with depth and periods of low current speed. *A. tenuicornis* is significantly positively correlated with water depth and low current speed, but not with significant sedimentary variables. The sea urchin *Echinocardium cordatum* is found in sandy mud sediment and is positively

Table 4

Result of Generalized Linear Model (GLM) for the most abundant species and IndVal species. AIC corresponds to the best model selection and DE% is the explained deviance. Species are listed in order of decreasing deviance % and IndVal species is mentioned by *. See acronym references of species in Table 2. Other species: Amp.ten = *Ampelisca tenuicornis*, Echi.cor = *Echinocardium cordatum*, Tub.poly = *Tubulanus polymorphus*, Lan.con = *Lanice conchilega*, Eteo.lon = *Eteone longa*, Lag.kor = *Lagis koreni*, Mag.john = *Magelona johnstoni*, Acro.bra = *Acrocnida brachiata*, Kurt.bid = *Kurtiella bidentata*, Caull.ala = *Caullerula alata*, Spiop.bom = *Spiophanes bombyx*, Abr.alb = *Abra alba*, Neph.hom = *Nephtys hombergii*.

Species	Intercept	gravel	vcsand	csand	msand	fsand	vfsand	mud	Mud_soft_pebbles
Barn.can*	−2.32							0.18***	1.24***
Amp.ten*	−3.99				−0.03	−0.01	−0.01	−0.003	−0.48
Melin.pal*	−5.33	0.01							−1.25
Cera.edu*	−7683.6	0.59	−0.04		0.28***	0.28***		0.29***	
Tub.poly*	−3.05			0.17**		0.10***		0.09***	−1.05**
Lan.con	−3.75	0.01		0.25***	0.01	0.09*	0.03	0.09*	
Eteo.lon	−29.9	0.28***	0.7***		0.34***	0.34***	0.3***	0.31***	
Ens.dir*	−76.88	0.18	1.25***		0.81***	0.76***	0.71***	0.73***	
Neph.cir*	−15170		0.12*		0.024		0.08*	0.016	
Owe.fus*	−19.88	0.26*	0.51**		0.36**	0.32**	0.34**		−1.73
Sig.mat*	2.99			−0.15***				−0.09***	
Med.fra*	−204.6	1.91*	2.19*	2.03*	2.02*	2.02*	2.04*	2.05*	−1.56**
Lag.kor	−22.95	0.3**	0.77***		0.39***	0.34***	0.41***	0.36***	−0.86*
Mac.bal*	−2.83					0.015			
Mag.john	−4.88	−0.35			0.11**	0.14***	0.09*	0.05	
Aphe.mar*	0.46					0.02		0.05***	
Mag.fili	3.95				0.012**	0.0008		0.057	
Eum.bahu*	7.76								
Tel.fab*	−11.88				0.06*			0.05*	
Leu.inc*	−10.38				0.07**	0.08***		0.05*	
Acro.bra	−0.69						0.08***		
Kurt.bid	−9.48				0.09	0.07*	0.09**	0.1**	
Chae.gib*	0.68			0.17*		0.07		0.07*	
Caull.ala	2.1		0.3***						
Spiop.bom	−3.13				0.06*	0.07**		0.03	−0.81*
Pha.pell*	−0.8	−0.07*							
Neph.ass*	−1.86			−0.11*		0.06***			
Abr.alb	−6.02								1.34*
Corb.gib*	−3.65							0.03*	
Neph.hom	−0.15			−0.06	−0.01	−0.03*		−0.01	

Significant values in bold: 0.05*; 0.01**. 0.001***.

correlated with depth and negatively with low current speed, showing a preference for sandy-mud mixed sediment in the eastern Bay of Seine without any influence of freshwater from the River Seine.

The less significant species models (<40% of explained variance) involve very abundant species with high occurrence, such as the bivalve *Abra alba*, and the polychaetes *Nephtys hombergii* and *Spiophanes bombyx*. *A. alba* is positively correlated with the presence of fluid mud, soft mud pebbles and periods of low current speed, but is recorded at 87% of the stations. The same model applies to *N. hombergii*, which is correlated positively with euhaline environmental conditions and is found at 91% of the stations. *S. bombyx* is present in more or less medium sand sediments with long periods of low current speed and is recorded at 76% of the stations.

Thus, three groups of species models can be identified. A first group (1) with explanatory models accounts for over 70% of the benthic species distribution and associated with more than seven significant variables. These species are characteristic of a particular hydro-sedimentary environment and show a low occurrence, such as in the case of *B. candida*, *C. edule* and *M. palmata*. A second group (2) where models explain less than 40% of the benthic species distribution, associated with only three environmental variables. This group includes species show a widespread ecological distribution in the eastern Bay of Seine and are found in all types of soft-bottom sediments. Finally, a third group (3), where models explain between 40% and 70% of the variance, including more or less abundant species with low occurrence, such as the bivalve *Macoma balthica* and the amphipod *Leucothoe incisa*. Some high-occurrence species are also included in this group, such as the polychaetes

Magelona johnstoni, *Lagis koreni*, *Lanice conchilega* and *Eteone longa* (Table 3).

The aim of this study is to address the question: does the hydrodynamic, morphometric and sedimentary environment explain the spatio-temporal structure of the soft-bottom benthic species and assemblages in the Eastern Bay of Seine? The distribution of assemblages and dominant species can be partially explained by taking into account the texture of the sediment and its degree of sorting, as well as some main abiotic factors (salinity, depth and current speed) that could be determinant in such a complex estuarine and megatidal ecosystem. Two hypotheses can be proposed: 1) additional abiotic factors are required to increase the percentage of explanation; and 2) the animal-sediment relationships in such a complex ecosystem are chaotic and impossible to model satisfactorily.

Nevertheless, unpublished data obtained by Lucie Camenez during her six months Masters 2 internship in 2014 show that the species distribution models are better when a single campaign is taken into account than when pooling all the data recorded in the six campaigns between 1986 and 2011. This latter compilation is based on to a regular grid of samples (40–73) collected every five years in the same area of the eastern Bay of Seine. The poor performance of the model [produced from the compilation] is due to the increased probability of capturing individuals of species in a wide range of environmental conditions. During a single campaign, the macrofauna species distributions are the result of hydrological and hydrodynamic events occurring just before the sampling. As a consequence, it would be better to organize a campaign with a dense coverage of stations than to have a limited number of stations with three or five macrofauna replicates. This approach will

Fluid_mud	bath	mesohaline	polyhaline	euhaline	CurSpeed_0.3	CurSpeed_0.5_1	CurSpeed_1_1.5	CurSpeed_1.5_2	AIC	DE%
−0.15	−0.64***		−0.33						352	89
	0.27***				0.06*	0.15**	−0.51		674	83
0.95***	0.2***				0.07*	0.15*	−1.54		694	81
		57	76.4	76.6	0.06***				711	78
	0.11**					−0.16***	−1.05		683	75
0.84***						−0.13***	−0.65		574	65
						−0.09**			582	61
					0.08**				599	60
	0.17***	111	151	151	0.023*		0.38**		428	60
0.25					−0.06*	−0.27***	−0.67		1252	58
			−1.08*		0.005				265	47
0.83***	0.18***				0.04	−0.03			644	57
0.37				−0.06**	−0.04	−0.14*			781	56
		−0.95					0.73***		79	55
			−0.1*						953	53
	0.12**	2.59			0.04	0.009	−2.33		1084	52
	0.10***					−0.062***	−2.189		771	49
0.54					−0.05	−0.26*	−0.71		567	48
0.59***	−0.21**			0.11*	0.04*				601	47
	0.15***				0.06***				166	44
	0.21***								566	44
	0.16***				0.06***				802	40
						−0.16***			964	39
									817	39
0.41*					0.03*				626	36
	0.14***				0.05***				705	35
			−0.16*						66	34
−0.41*						0.07**			978	33
	0.14***				0.05**				389	31
				0.06***					569	30

be adopted in the next few years in view of the numerous human activities in this part of the Bay of Seine (Marmin et al., 2014; Dauvin, 2015) to test the accuracy of the hypotheses suggested before.

Acknowledgements

The authors are grateful to the crews of the Research Vessel “Côtes de la Manche” and all persons who participated in the campaigns, especially our Ifremer colleagues for their assistance during the 2008 and 2009 COLMATAGE sampling campaigns, and Nicolas Bacq and Jean-Philippe Lemoine (Seine Aval Public Interest Group, GIPSA, Rouen), for their help in providing the database MABES (Macrobenthos of the Bay and Seine Estuary) and their help with the MARS 3D modelling. This study was undertaken as part of the Seine-Aval programme (COLMATAGE project, 4th programme, France; and H2O project, 5th programme, France), coordinated by the GIPSA and the Haute-Normandie region of France. Sabrina Lucas benefitted from a one-year post-doctoral grant from the H2O project. The authors wish to thank Michael Carpenter for correcting the English style and grammar.

References

- Akoumianiaki, I., Papaspyrou, S., Kormas, K.R., Nicolaidou, A., 2013. Environmental variation and macrofauna response in a coastal area influenced by land runoff. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 19, 34–44.
- 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. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 366, 16–27.
- Atrill, M.J., Rundle, S.D., 2002. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 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.
- Bessa, F., Gonçalves, 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. *Ecol. Indic.* 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., Labruno, C., Amouroux, J.M., Escoubeyrou, K., Buscail, R., Romero-Ramirez, A., Lantoin, 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. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 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. *Mar. Pollut. Bull.* 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.
- Bouma, T.J., Olenin, S., Reise, K., Ysebaert, T., 2007. Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgol. Mar. Res.* 63, 95–106.
- 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. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 92, 502–520.
- Butler, A.J., 1994. Populations and communities. In: Hammond, L.S., Synnot, R.N. (Eds.), *Marine Biology*. Longman Cheshire, Melbourne, pp. 152–167.

- Cabioch, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.* 9, 493–720.
- Cabioch, L., 1985. La baie de Seine. *Actes Colloq.* 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. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 343, 96–109.
- Conde, A., Novais, J.M., Dominguez, J., 2013. Multivariate analysis applied to agglomerated macrobenthic data from an unpolluted estuary. *Mar. Environ. Res.* 87–88, 112–121.
- Dauer, D., 1993. Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Mar. Pollut. Bull.* 26, 249–257.
- Dauvin, J.C., 1992. Cinétique du recrutement d'*Owenia fusiformis* en baie de Seine. *Oceanol. Acta* 15, 187–196.
- Dauvin, J.C., 1993. Le benthos: témoin des variations de l'environnement. *Océanias* 19, 25–53.
- Dauvin, J.C., 1998. The fine sand *Abra alba* community of the Bay of Morlaix twenty years after the Amoco Cadiz oil spill. *Mar. Pollut. Bull.* 36, 669–676.
- Dauvin, J.C., 2012. Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? *Mar. Pollut. Bull.* 54, 463–471.
- Dauvin, J.C., 2015. History of benthic research in the English Channel: from general patterns of communities to habitat mosaic description. *J. Sea Res.* 100, 32–45.
- 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. *Mar. Pollut. Bull.* 53, 80–90.
- 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. *Cah. Biol. Mar.* 48, 391–401.
- Dauvin, J.C., Bellan, G., Bellan-Santini, D., 2010. Benthic indicators: from subjectivity to objectivity – where is the line? *Mar. Pollut. Bull.* 60, 947–953.
- Dauvin, J.C., Méar, Y., Murat, A., Poizot, E., Lozach, S., Beryouni, K., 2013. Spatio-temporal patterns of the brittle-star *Ophiotrix fragilis* in the eastern Bay of Seine. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 131, 171–181.
- De Sousa, F.M., Gilbert, E.R., de Camargo, M.G., Pieper, W.W., 2013. The spatial 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.
- Dufrène, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366.
- Dutertre, M., Hamon, D., Chevalier, 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 J. Mar. Sci.* 70, 294–308.
- Fisson, C., 2014. Qualité des eaux de l'estuaire de la seine (coord.). Fascicule Seine-Aval, Rouen, France, p. 52, 3.2.
- Folk, R.L., 1954. The distinction between grain size and mineral composition in sedimentary rock nomenclature. *J. Geol.* 62, 344–359.
- 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 Biotheor.* 45, 295–319.
- Friedrichs, M., Graf, G., Springer, B., 2000. Skimming flow induced over a simulated polychaete tube lawn at low population densities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 192, 219–228.
- 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 Geosci. Académie Des. Sci. 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 édition (1 carte +18 pp.).
- Ghertso, 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.
- Ghertso, 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 J. Mar. Sci.* 57, 1481–1487.
- Ghertso, 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. *J. Sea Res.* 45, 63–77.
- 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. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 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). *J. Sea Res.* 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. *J. Mar. Syst.* 79, 112–123.
- Gray, J.S., 1974. Animal sediment relationships. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 12, 223–261.
- Holland, K.T., Elmore, P.A., 2008. A review of heterogeneous sediments in coastal environments. *Earth Sci. Rev.* 89, 116–134.
- Holme, N.A., 1961. The bottom fauna of the English Channel. Part I. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 41, 397–461.
- Holme, N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. Part II. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 46, 401–493.
- Izsak, C., Price, A.R.G., 2001. Measuring β -diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 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.
- Jourde, J., Alizier, S., Dancé, 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). *Cah. Biol. Mar.* 53, 525–532.
- 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. XII^{èmes} Journées Natl. Génie Côtier – Génie Civ. Cherbog. 12–14. <http://dx.doi.org/10.5150/jngcgc.2012.010-K> © Editions Paralia CFL. Available online: <http://www.paralia.fr>.
- Lagadeuc, Y., 1990. Processus hydrodynamiques, dispersion larvaire et recrutement en régime mégatidal. Exemple de *Pectinaria koreni* (annelide 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). *Adv. Water Resources* 31, 233–250.
- 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, vol. 4. Actes de colloque Ifremer, France, pp. 63–72.
- Le Hir, P., Ficht, A., Silva Jacinto, R., Lesueur, P., Dupont, J.P., Brenon, I., Thouvenin, B., Gugié, P., 2001. Fine sediment transport and accumulation at the mouth of the Seine estuary (France). *Estuaries* 24 (6B), 950–963.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species Data. *Oecologia* 129, 271–280.
- Lemoine, J.P., 2014. Analyse par modélisation de l'impact de l'élevation du niveau marin sur les niveaux de pleine mer dans l'estuaire de la Seine. Documents Seine-Aval, Rouen, France. http://seine-aval.crihan.fr/web/attached_file/componentid/kmelia324/attachmentid/33334/lang/fr/name/elevation_niveau_marin_GIPSA2014.pdf.
- 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 of the superficial sediments in a macrotidal estuary: the Seine inlet, France. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 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 Geosci.* 348, 442–450.
- Luczak, C., Janquin, M., Kupka, A., 1997. Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment. *Hydrobiologia* 345, 87–94.
- 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 Res.* 58, 323–337.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 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, p. 249.
- Marmin, S., Dauvin, J.C., Lesueur, P., 2014. Collaborative approach for the management of harbour-dredged sediment in the Bay of Seine (France). *Ocean Coast. Manag.* 102, 328–339.
- 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). *Cont. Shelf Res.* 26, 2335–2351.
- Murat, A., Méar, Y., Poizot, E., Dauvin, J.C., 2016. Silting up and development of anoxic conditions controlled by the engineer species *Ophiotrix fragilis* (eastern Baie de Seine, English Channel). *Cont. Shelf Res.* 36, 217–226.
- Olivier, F., Desroy, N., Retière, C., 1996a. Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren) (Annelida: polychaeta) post-larval populations: results of flume experiments. *J. Sea Res.* 36, 217–226.
- Olivier, F., Vallet, C., Dauvin, J.C., Retière, C., 1996b. Drifting in post-larvae and juveniles in an *Abra alba* (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 199, 89–109.
- 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. *Ecol. Indic.* 24, 353–363.
- Snelgrove, P., 1998. The biodiversity of macrofaunal organism in marine sediments. *Biodivers. Conserv.* 7, 1123–1132.

- Snelgrove, P., 1999. Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats. *BioScience* 49, 129–138.
- Snelgrove, P.V.R., Butman, C.A., 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effects. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 32, 111–177.
- 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. *Ecol. Indic.* 61, 833–845.
- Thiébaud, E., Dauvin, J.C., Wang, Z., 1996. Tidal transport of *Pectinaria koreni* post-larvae (Annelida: polychaeta) in the bay of seine (eastern English Channel). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 138, 63–70.
- 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. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 77, 1165–1185.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 263, 101–112.
- Trush, S.F., Hewitt, J.E., Herman, P.M.J., Ysebaert, T., 2005. Multi-scale analysis of species–environment relationships. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 302, 13–26.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 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? *Mar. Environ. Res.* 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 Coast. Manag.* 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 macro-invertebrate assemblages. *Ecol. Indic.* 24, 589–598.
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimise an objective function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58, 236–244.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244, 105–124.

Annexe méthodologie

CAT-Scan

La radiographie classique en 2D, bien qu'intéressante, présente deux inconvénients majeurs. Le premier est le fait que la radiographie d'une carotte entière est projetée sur un seul et même plan perdant ainsi l'information de profondeur et donc les informations sur les volumes. Le deuxième inconvénient correspond à la réponse non linéaire des rayons X par les objets. C'est-à-dire qu'entre la densité optique et les coefficients linéaires d'atténuation des rayons X, il y a une dépendance non linéaire et donc une source d'erreurs pour la détermination quantitative de la densité de l'échantillon passé (Duliu, 1999). Dans le but de pallier à ces inconvénients, une technique a été développée dans les années 1970 (Hounsfield, 1973) appelée tomographie axiale transverse informatisée abrégée par CAT-scan ou CT-Scan pour respectivement Computed Aided Tomography Scan et Computed Tomography Scan (Cnudde and Boone, 2013).

Le principe général reste le même qu'avec l'utilisation classique de la radiographie mais en utilisant une source de rayons X rotative. Il y a eu plusieurs générations de scanner rotatifs et les scanners de 4^{ème} génération ont une rotation hélicoïdale de la source de rayons X permettant une analyse des objets scannés dans toutes les directions et produisent des images sans artefacts (Duliu, 1999).

Les rayons X sont atténués en traversant l'objet scanné et réceptionnés par les détecteurs en sortie de l'objet. L'intensité du rayonnement est ainsi analysée informatiquement, ce qui permet la reconstitution en 3D de l'objet à partir de l'ensemble des signaux reçus. Ainsi, chaque élément de l'image reconstituée correspond à une valeur de l'absorption des rayons X par l'objet (Crémer et al., 2000).

L'image est ensuite restituée en niveau de gris et plus un matériau est dense, plus son coefficient d'absorption sera important. Ceci est dû à l'effet Compton qui traduit une relation linéaire entre la densité et l'Intensité Tomographique (IT). Ainsi, sur les images reconstituées par un algorithme avec une échelle de gris de 4096 valeurs, les matériaux denses seront représentés avec des nuances de gris proches du blanc, la totalité des rayons X ayant été absorbée, et les matériaux moins denses seront représentés par des nuances de gris proches du noir, jusqu'à complètement noir pour l'air (Holyer et al., 1996; Michaud et al., 2003). Les images généralement sont des matrices de 512×512 pixels. Mais l'avantage du CAT-scan est d'avoir des images en volume et donc les images sont composées de voxels,

c'est-à-dire des pixels avec une profondeur, en 3D. Chaque voxel de l'image est une valeur moyenne du coefficient d'atténuation.

Grâce à des logiciels permettant la lecture des fichiers DICOM (format des fichiers de sortie du CAT-Scan), il est possible de mettre en évidence les structures d'intérêt telles que les structures biogènes visibles par leur plus faible densité qu'elles soient remplies d'eau ou par l'organisme vivant composé de tissus mous. OSIRIS[®] (Ligier et al., 1994) est un des logiciels dédiés à l'analyse d'imagerie médicale utilisé dans les études des structures biogènes (Mermillod-Blondin et al., 2003; Michaud et al., 2003; Dufour et al., 2005; Rosenberg et al., 2007; Bouchet et al., 2009). Ainsi, à partir des IT données par le CAT-Scan, le logiciel permet de réaliser plusieurs calculs destinés à quantifier les structures observées en terme de surface, de volume. Il est donc également possible de seuiller les images et de faire ressortir uniquement les objets intéressants.

Les valeurs de seuil sont définies par l'utilisateur. Le seuillage est effectué pendant l'analyse d'image et est fonction de chaque carotte. En effet, chaque carotte étant de composition différente, proportion de sable, de vase ou graviers envasés, les valeurs d'absorption des rayons X sont propres à la carotte. Il n'a donc pas été possible d'automatiser le seuillage des images issues du scanner.

Connaissant le volume des structures biogènes, ou du moins des structures d'une densité sélectionnée, le ratio des pixels de ces structures sur le total de pixels détermine l'espace occupé par ces structures. Il est donc possible de connaître ce pourcentage en fonction de la profondeur si le calcul est effectué pour chaque tranche.

Appliqué aux structures biogènes, ce pourcentage d'espace occupé en fonction de la profondeur permet d'en déduire la distribution verticale de la macrofaune. L'inconvénient de la méthode est donc qu'il faut répéter l'opération manuellement pour chaque section. Afin d'éviter cette manipulation fastidieuse, Dufour et al. (2005) ont développé un programme de calcul automatique sous Matlab ® (disponible sur demande) pour quantifier les structures biogènes sur toute une carotte. Osiris a également l'inconvénient d'être sous licence et seulement disponible pour les systèmes d'exploitation Macintosh ®.

Il y a plusieurs autres logiciels permettant d'analyser les données issues de CAT-Scan (Cnudde and Boone, 2013). Davey et al. (2011) ont utilisé ImageJ, logiciel libre, dédié à l'analyse et le traitement d'image. Il a l'avantage d'être donc Open source, d'être automatisable par l'intermédiaire de macro et de fournir de multiples « plugins ». A l'aide de l'un d'entre eux, « particle analyser », dans leur étude sur les rhizomes des prés salés, ils ont déterminé l'abondance et le diamètre (au millimètre) des racines et rhizomes présents dans la carotte. Une évolution de ImageJ, FiJi a été développée sur la spécificité d'analyse et de traitement d'image pour la biologie (Schindelin et al., 2012).

Les images au CAT-Scan ont l'autre avantage d'avoir une bonne résolution jusqu'à 100 µm par pixel (Dufour et al., 2005). Cette très bonne résolution permet de mettre en évidence des structures biogènes invisibles à l'œil nu et donc non prises en compte avec d'autres techniques de rayons X. Toutefois, selon l'appareil utilisé, la résolution n'est pas la même. Perez et al. (1999) ont analysé, sur des carottes en position verticale, environ 100 sections verticales de 1,5 mm d'épaisseur pour obtenir la résolution maximale de chaque voxel. Ils ont utilisé le rayonnement d'intensité et d'énergie maximale du scanner du fait de la forte densité du sédiment qui requière une pénétration maximale des rayons X. Ils ont ainsi pu observer des tubes d'organismes jusqu'à 1,5 mm de diamètre. En effet, plus un matériau est dense et plus l'énergie nécessaire pour l'observer doit être grande (Boespflug et al., 1994; Dulu, 1999). Par exemple, une carotte constituée à plus de 81,5 % de sable ne permettra pas d'acquérir d'image au scanner du fait de la trop haute atténuation des rayons X par les particules les plus grosses (Perez et al., 1999). L'atténuation du signal due aux interactions avec les matériaux traversés comme le type de sédiment représente un inconvénient de la technique. Par conséquent, les atténuations sont le résultat de l'absorption cumulée de tous les constituants du sédiment et donc il faudrait connaître la densité, les compositions chimiques et minérales de chacun d'entre eux pour appliquer une correction retrouver les valeurs d'HU, ce qui apparaît irréaliste dans le cas d'études sédimentologiques (Duchesne et al., 2009). Les scanners médicaux disposent de pré-réglages en fonction du type de tissus que l'on souhaite observer. Pour des os, le réglage du scanner sera autour de 140 KeV et 100 à 265 mA. On retrouvera la même gamme de réglage pour les analyses de carottes sédimentaire (Dufour et al., 2005; Mermillod-Blondin et al., 2003; Davey et al., 2011).

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. Afin de conserver au mieux la structure sédimentaire des carottes, elles sont scannées en position verticale avec une source irradiante de 140 KeV et 650 mA pour une 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)] qui est une distribution du logiciel ImageJ. A partir de ce logiciel, les CAT-scans des carottes sont redécoupés pour être disposés en vue transversale et pour ainsi être traités selon la profondeur. On obtient un pile d'image sur toute la hauteur de la carotte. A l'aide du plugin 3D Objects Counter (OC) [http://imagej.net/3D_Objects_Counter ; Bolte and Cordelières (2006)] et à partir des images sur lesquelles les couleurs ont été inversées pour le traitement par 3D OC qui s'effectue sur les voxels blanc, les voxels attribués à des volumes de vie sont seuillés par l'utilisateur. Le plugin permet de sélectionner un seuil de contraste et également de filtrer la taille minimale et maximale des objets. Ainsi tous les objets n'étant pas constitués d'au moins deux voxels n'ont pas été

sélectionnés, ce qui représente un cube de 9 voxels de côté pour un total de 27 voxels. Le plugin applique ce seuil à toutes les images de la pile et identifie chaque objet. C'est-à-dire que tous les voxels en contacts les uns avec les autres, que cela soit au niveau d'une image mais également avec les images qui suivent, vont former un seul et même objet. Le plugin sort ainsi une liste de objets identifiés. Le nombre de voxel de volume de vie par tranche est ensuite calculé par l'option Voxel Counter de Fiji. Par la division du nombre de voxel de volume de vie par tranche par le nombre voxel total de la tranche, on obtient le pourcentage de volume de vie de la tranche.

expérimentations en mésocosmes

Il existe de nombreuses méthodes pour quantifier le remaniement sédimentaire Maire et al. (2008). Dans le cas de cette étude, 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 $\text{cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$.

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 avec du sédiment hétérométrique mais dans ce cas, le sédiment est organisé en litage. Pour chacune des deux configurations expérimentales, deux mélanges sédimentaires sont testés.

Les mésocosmes utilisés pour les expérimentations sont des carottes sédimentaires représentées par des tubes de plexiglas de 15 cm de diamètre externe, soit un diamètre interne de 14,4 cm. Ce qui représente une surface de $162,86 \text{ cm}^2$. A l'intérieur des carottes, le sédiment marin, préalablement tamisé sur 1 mm et conditionné en eau douce à l'obscurité pour le défauner, est déposé en quantité suffisante pour une vingtaine de centimètres de hauteur. Pour les expérimentations en configuration homogénéisée, le sédiment de la première expérimentation (Exp 1) se compose de 30 % de vase ($< 63 \mu\text{m}$) et 70 % de sables très fins ($[100 \mu\text{m} ; 160 \mu\text{m}]$). Pour la deuxième série expérimentale (Exp 2), la fraction de vase est conservée (40 %) et la fraction sableuse est un mélange de 40 % sables très fins à fins ($[63 \mu\text{m} ; 315 \mu\text{m}]$) et de 20 % sables moyens à grossiers ($[400 \mu\text{m} ; 1000 \mu\text{m}]$). Le sédiment est ensuite introduit dans les carottes et recouvert d'eau de mer. Les carottes restent au repos jusqu'à ce que le sédiment soit tassé et que le niveau de l'interface eau-sédiment soit stable. Le procédé pour les expérimentations en configuration litée est le même jusqu'à la réalisation des litages. Une base de sédiment homogénéisé est placée dans le fond des carottes. Les litages sont ensuite réalisés par congélation de tranche de sédiment de 1 cm d'épaisseur du même diamètre que les tubes des carottes. Les litages sont constitués d'une alternance entre une couche de sable et une couche de vase pour un total de six tranches, soit 6 cm d'épaisseur, et donc trois couches de chaque granulométrie. La granulométrie utilisée reprend celle des expériences 1 et 2. Ainsi, l'expérience 3 (Exp 3) correspond à la granulométrie de l'expérience 1 mais en configuration litée et l'expérience 4 à celle de l'expérience 2.

Une fois le sédiment stabilisé, les carottes sont placées en circuit d'eau de mer ouvert non filtré à 12°C et à l'obscurité complète. Le choix de la température de 12°C se justifie par la fréquence des températures issue des données SOMLIT (Service d'Observation en Milieu Littoral) de la bouée de Luc-sur-mer entre le 4 janvier 2007 et le 28 mai 2014 (<http://somalit-db.epoc.u-bordeaux1.fr/bdd.php>). Il s'avère que les données des températures de la baie de Seine montrent que les températures les plus fréquentes sont autour de 12°C et 18°C. Les premières expérimentations ayant été mise en place en hiver, afin d'éviter un choc thermique aux organismes, la température de 12°C a été sélectionnée pour l'ensemble des expérimentations. Les organismes, préalablement mesurés, sont ensuite déposés à la surface du sédiment. 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 jaunes, 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. Ainsi, pour éviter un éventuel biais de sélection des particules sédimentaires par les organismes, les proportions de luminophores entre les deux tailles correspondent à la granulométrie du sédiment mis en place dans les carottes. Possédant une tension active très forte, les luminophores s'agglomèrent au contact de l'eau. Pour palier à ce problème, ils sont mélangés à une petite quantité de sédiment.

Pour les expérimentations en configuration litée, 6 g de luminophores sont ajoutés entre chaque litage. L'eau surnageante est retirée des carottes pour le dépôt de la première tranche du litage de 1 cm d'épaisseur. Puis, les luminophores sont déposés à la surface de cette tranche. Ensuite, la deuxième tranche, correspondant au deuxième litage, est déposée par dessus la première tranche et les luminophores. Les luminophores correspondant à cette deuxième tranche sont déposés à leur tour et ainsi de suite jusqu'à la sixième tranche, celle de surface. Le litage est ainsi formé par une alternance de 3 couches sableuses avec 3 couches vaseuses pour un total de 6 cm d'épaisseur. Sur cette dernière tranche, les luminophores ne sont pas déposés immédiatement. Les carottes sont remises en eau et laissées ainsi pendant un jour afin que les tranches décongèlent. Les luminophores sont ensuite déposés à la surface de cette dernière tranche. Cette fois-ci, les luminophores n'ont pas été mélangés à une petite partie de sédiment. En effet, après plusieurs essais, une solution a été trouvée pour faire perdre leur tension active aux luminophores et les rendre hydrophiles. Dans un pilulier rempli d'eau, ils sont mélangés par un agitateur magnétique pendant une nuit et peuvent ensuite être déposés sans être mélangés à du sédiment. Les organismes peuvent enfin être introduits dans les carottes.

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. A cette étape, le sédiment des tranches des expérimentations en litage est sous-échantillonné afin de faire une analyse par granulométrie laser. Une fois le sédiment lyophilisé, l'échantillon est ensuite broyé pour casser les agglomérats dus à la lyophilisation en faisant attention de ne pas casser les grains de sédiment et ainsi éviter qu'un luminophore cassé en plusieurs morceaux soit comptés comme des luminophores différents alors qu'ils en représentent un seul en réalité. Les sédiments broyés sont ensuite étalés dans une boîte de pétri et photographiés sous lampe UV afin que les luminophores soient fluorescents et se distinguent du reste du sédiment. Les photos sont réalisées avec un appareil photo reflex Nikon D5000 de 12 millions de pixel. Les photos ont ainsi une résolution du pixel de 31,48 µm de longueur sur 32,30 µm de largeur.

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 pour Region Of Interest), 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 $\text{cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$.

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 leur 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*.

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)., 2018. Projet H2O « Habitats Hétérométriques Originaux». Annexe du rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 43 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 :

