

Projet Seine-Aval 6

CAPES

«Capacité trophique des nurseries de Poissons
de l'Estuaire de Seine»

Mai 2021

Coordination : Anik Brind'Amour

Co-Auteurs : Louise Day, Pierre Cresson, Camille Vogel, Bastien Chouquet, Jean-Philippe Pezy, Jean-Claude Dauvin, Sylvain Duhamel, Hervé Le Bris



GIP Seine-Aval
GROUPEMENT D'INTÉRÊT PUBLIC

TABLE DES MATIERES

RESUME EXECUTIF	4
REMERCIEMENTS	6
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	6
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	7
INTRODUCTION	8
CHAPITRE 1	10
1 Contexte opérationnel et bilan des prélèvements	10
CHAPITRE 2	13
2 Variabilité des différentes composantes environnementales et biologiques	13
2.1 Des conditions hydrologiques particulières pour l'année 2017	13
2.2 Variabilité spatiale et temporelle du zooplancton aux communautés benthodémersales	14
CHAPITRE 3	21
3 Qualité des habitats benthiques	21
3.1 Variabilité de la production (macro)benthique de proies de l'estuaire externe de la Seine	21
3.1.1 Quels sont les habitats de la baie de Seine les plus productifs?	22
CHAPITRE 4	28
4 Fonctionnement trophique de l'estuaire externe de la Seine	28
4.1 Eléments méthodologiques préliminaires	28
4.2 Analyse comparative des réseaux trophiques au sein de chaque habitat	29
4.2.1 Biplots isotopiques des différentes strates/saison	29
4.2.2 Analyses des indices de diversité isotopique entre les strates	30
4.3 Stratégies alimentaires & connaissances écologiques sur les différentes espèces	33
4.3.1 Eléments généraux sur l'alimentation des espèces de poissons	33
4.3.2 Contribution des différents habitats au régime alimentaire des juvéniles de poissons	37

CHAPITRE 5	40
5 Capacité trophique et efficacité de la nourricerie	40
5.1 Estimation de la variabilité temporelle (interannuelle et saisonnière) de la capacité trophique de la baie de Seine	40
5.1.1 Variabilité interannuelle (2008-2010)	40
5.1.2 Variabilité saisonnière en 2017	42
5.2 Variabilité interannuelle de la croissance sur la nourricerie	44
CONCLUSION	46
LISTE DES ILLUSTRATIONS	50
BIBLIOGRAPHIE	53
ANNEXES	58

RESUME EXECUTIF

Les estuaires sont des zones qui jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes marins, notamment au travers de leur fonction de nurserie. L'estuaire de la Seine agit ainsi comme nurserie pour plusieurs espèces de poissons, en particulier le bar, le merlan, la sole et la plie. Ces quatre espèces d'intérêt halieutique ont donc été ciblées dans le projet CAPES. Les nurseries agissent comme des zones tampons : seul un certain nombre d'individus survivra au premier été. Ce nombre est défini par les caractéristiques de la nurserie (*i.e.* capacité d'accueil). Compte tenu des profondes modifications morphologiques subies et des conséquences induites sur les différents habitats de l'estuaire externe de la Seine, il est essentiel d'en appréhender le fonctionnement de cet écosystème pour comprendre si ces modifications ont altéré le rôle de nurserie.

Dans le cadre du projet CAPES, nous avons abordé cette capacité d'accueil via le volet trophique en testant l'hypothèse que les ressources alimentaires sont limitantes et jouent un rôle de régulation des abondances de juvéniles de poissons. Nous nous sommes intéressés à la variabilité et la connectivité des différents habitats de l'estuaire externe de la Seine. Les objectifs du projet étaient (1) de décrire et quantifier la variabilité inter-habitats (Fosse Nord, Fosse Sud, Embouchure, Chenal de navigation et Vasières Nord intertidales) et temporelle (interannuelle et saisonnière) des différentes composantes biologiques (méiofaune, zooplancton, suprabenthos, macrofaune benthique et poissons) de l'estuaire externe de la Seine, (2) de décrire le fonctionnement trophique des différents habitats, afin d'identifier des habitats à fortes contributions trophiques pour les différentes espèces étudiées, et (3) d'estimer la capacité trophique à l'échelle des habitats sur plusieurs années et entre deux saisons pour identifier les habitats en limitation trophique potentielle et également la période à laquelle s'effectue cette limitation trophique (*i.e.* printemps vs fin été).

Le projet CAPES comportait un effort conséquent en termes d'échantillonnage et d'analyse de prélèvements biologiques. Ces prélèvements ont pu d'ailleurs alimenter les projets Plastic-Seine et CHOPIN (portant sur l'influence de la contamination chimique du réseau trophique et du cycle de vie de la sole). Afin de répondre à des questions sur la variabilité interannuelle, nous avons également utilisé les données du suivi du GPMH, celles issues du projet COLMATAGE (GIP SA-4) ainsi que celles provenant d'autres études antérieures (Mouny, 1998).

Globalement, l'année de l'échantillonnage de CAPES (2017) est marquée par de faibles débits, dans la continuité de ceux observés depuis un peu plus d'une décennie. Ces conditions environnementales ont des conséquences fortes, notamment sur la Fosse Nord qui a vu sa situation évoluer de zone méso-haline à zone polyhaline. Bien que certaines composantes écologiques comportent peu de données historiques pour une comparaison robuste, le constat est le même : l'année 2017 est caractérisée par de faibles valeurs (diversité, biomasses et/ou densités, productions) sur l'ensemble des composantes étudiées. Malgré ces faibles biomasses et productions, le printemps est généralement identifié comme plus productif que la fin de l'été/début automne. Par ailleurs, la variabilité spatiale inter-secteurs montre des valeurs de densités et/ou production entre 3 (zooplancton) et 100 fois (macrofaune) plus élevées sur les vasières Nord intertidales que sur les autres habitats. Ces valeurs sont particulièrement fortes au printemps. L'embouchure présente systématiquement de fortes densités de poissons et valeurs de production de la faune macrobenthique.

Un schéma d'utilisation des secteurs de l'estuaire externe de la Seine pour les quatre espèces étudiées dans le projet a été produit afin de résumer les connaissances acquises via les

résultats des modèles de mélange isotopiques que nous avons spatialisé (Figure 1). En effet, les analyses ont été réalisées, d'une part, sur les différences de signatures isotopiques entre les proies potentielles des juvéniles et les poissons selon les différents secteurs et, d'autre part, sur les différences de composition faunistique entre les contenus digestifs et les communautés benthiques. Les résultats soulignent une première différence marquée entre les poissons plats (sole et plie) et les poissons ronds (bar et merlan). Les poissons plats se nourrissent localement sur des proies disponibles principalement dans l'habitat dans lequel ils sont capturés, suggérant un comportement alimentaire nécessitant peu d'énergie pour se déplacer. Le bar se concentre dans les habitats en amont, les proies provenant des vasières intertidales du Nord de l'estuaire représentant près de la moitié de son régime alimentaire. Le merlan a une stratégie d'alimentation ubiquiste, suggérant qu'il peut cibler les proies présentant un fort gain énergétique dans les différents habitats. Par conséquent, les habitats ont été utilisés simultanément pendant la même saison ou de manière asynchrone tout au long de l'année par les juvéniles, ce qui ne suggère aucune préférence pour un habitat spécifique à l'échelle de la communauté. Une des originalités de cette approche spatialisée par traceurs trophiques (*i.e.* signatures isotopiques et/ou contenus digestifs des habitats) est qu'elle permet d'estimer la contribution trophique de habitats impossibles au chalutage comme les vasières Nord intertidales. En effet, les traceurs trophiques ont montré l'importance des vasières intertidales, en particulier pour le bar et la sole commune, avec des contributions atteignant respectivement la moitié et les deux tiers de leur alimentation.

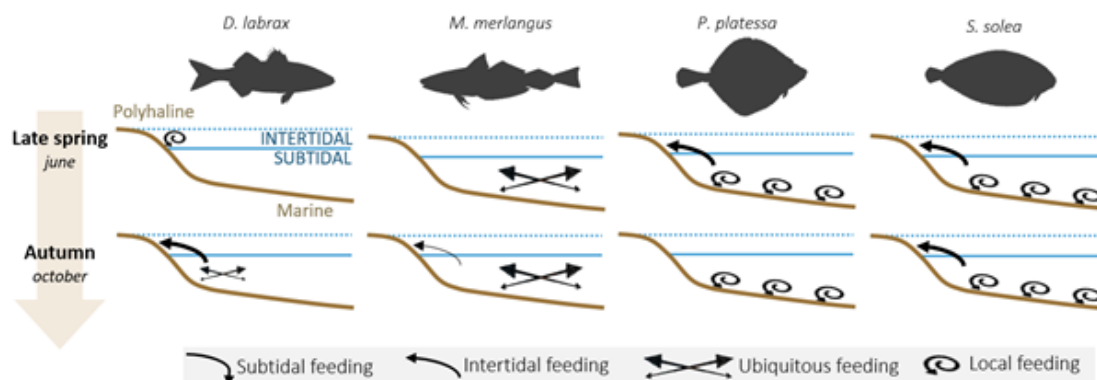


Figure 1 : Schéma bilan de l'analyse de la spatialisation des comportements alimentaires des juvéniles de poissons dans l'estuaire de Seine (Figure issue de Day, 2020)

L'analyse de la limitation trophique a nécessité de mobiliser conjointement les données portant sur différentes composantes écologiques représentant les proies potentielles des juvéniles de poissons afin d'en estimer leur production énergétique. Parallèlement, nous avons estimé la consommation des différentes cohortes de poissons ciblées par le projet nécessaire à la croissance et au maintien de l'organisme au printemps et à l'automne. Ceci a été effectué avec un modèle bioénergétique récemment développé (Tableau *et al.*, 2019) et adapté aux objectifs de CAPES. Ce modèle se présente comme un ratio, entre la consommation des prédateurs et la production (alimentaire) des proies à une période donnée sur un habitat donné. Des valeurs faibles de ce ratio indiquent que la production de proies supporte largement la consommation des juvéniles et donc une vraisemblable absence de limitation trophique. Les estimations de ce rapport sur les différents habitats aux deux périodes suggèrent une limitation trophique à l'automne, en particulier sur les vasières intertidales, où les valeurs de EE se sont avérées élevées. Parmi les habitats subtidaux, l'embouchure soutient également de fortes productions de proies et une forte consommation des juvéniles de poissons lui conférant également un rôle trophique de tout premier ordre. Cet habitat a la particularité d'être très vaste comparé aux

autres, tout en restant productif. Cette forte production de proies semble un pattern récurrent pour cet habitat (Saulnier *et al.*, 2020). Les fosses Nord et Sud sont moins productives que les vasières et l'embouchure. Elles présentent des niveaux de consommations également inférieurs, en particulier pour la Fosse Nord, connu pour sa faible production benthique (Mouny *et al.*, 1998; Saulnier *et al.*, 2020).

REMERCIEMENTS

Les membres du projet CAPES remercient le Grand Port Maritime du Havre (GPMH) et la Maison de l'Estuaire pour l'utilisation de leurs données, les équipages des navires dont le Flipper et le Théodore Monod navire de M2C Rouen.

SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

- **Equipe 1** : IFREMER,

Coordination scientifique : Anik Brind'Amour

Autres chercheurs (ou équivalents) : : Camille Vogel, Pierre Cresson

Techniciens : Margaux Denamiel, Sophie Parrad, Gaëlle Courtay, Manuel Rouquette, Marie Anaïs Lepretre (CDD recrutée dans le cadre du projet), Clémence Couvreur, Fabien Lebon, Frank Maheux, Benjamin Simon

Doctorante : Louise Day

Etudiant(e)s Master 2 : Alexandra Engler, Andréa Lemoine,

- **Equipe 2** : CSLN

Coordination scientifique : Bastien Chouquet, Sylvain Duhamel

Autres chercheurs (ou équivalents) : Pierre Balay, Chloé Dancie

Techniciens : Melissa Rey, Camille Hanin, Céline Chaignon, Séverine Dubut, Delphie Le Thoer

- **Equipe 3** : UMR MC2, Université de Caen

Coordination scientifique : Jean-Claude Dauvin

Autres chercheurs (ou équivalents) : Jean-Philippe Pezy (Postdoctorat)

- **Equipe 4** : UMR Inra / Agrocampus Ouest ESE, Rennes

Coordination scientifique : Hervé Le Bris

Technicien : Thomas Le Berre

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

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

GIP Seine-Aval : Manuel Muntoni, Elise Avenas, Nicolas Bacq

Acteurs de l'estuaire : Catherine Dehondt (FCN), Yann Joncourt (AESN), Fanny Olivier (AESN), Magali Mulo, (DREAL Normandie)

Scientifiques : Jean-Michel Olivier (Université de Lyon), Jérémy Lobry (INRAE), Sami Souissi (Université de Lille)

INTRODUCTION

Le projet CAPES s'inscrit dans les objectifs de l'axe 2 de l'Appel à Intention 6 du GIP Seine-Aval, « Influence de la disponibilité et de la qualité des habitats sur les dynamiques des populations des espèces aquatiques ». Les connaissances ainsi acquises permettent de décrire les habitats et les périodes « clé » pour la fonction de nurricerie de poissons marins. Ceci s'effectue plus précisément par l'amélioration des connaissances sur la qualité trophique des habitats et par l'estimation de l'efficacité de la fonction de nurricerie et les processus sous-jacents. Le projet CAPES vise ainsi à mieux comprendre le fonctionnement de l'estuaire externe de la Seine en lien avec la capacité trophique qu'offre les habitats de nurriceries de cet écosystème. Le projet repose sur l'étude du dynamisme trophique de l'estuaire et sur la connectivité (vue sous un angle trophique) des habitats de nurriceries présents au sein de l'estuaire de la Seine. Les connaissances ainsi produites permettent de quantifier la qualité trophique des différents habitats de nurriceries et d'en dégager des éléments sur son fonctionnement saisonnier. Les résolutions temporelles (mensuelle et interannuelle) et spatiale de CAPES s'inscrivent dans une logique de gestion spatialisée de la baie de Seine. La compréhension des processus trophiques sous-jacents au maintien de la capacité d'accueil trophique des poissons pourra servir à alimenter les mesures de gestion à l'échelle des habitats de la baie de Seine.

Depuis les 30 dernières années, l'estuaire a subi de profondes modifications morphologiques dont les conséquences ont été, pour certaines, caractérisées : réduction de l'espace disponible, réduction des surfaces intertidales, réduction du volume de l'estuaire, migration du dépôt-centre de la sédimentation vers l'aval (Delsinne, 2005), et envasement significatif de l'estuaire aval. Or, cet estuaire assure une fonction de nurricerie, indispensable au développement des jeunes poissons marins qui rejoignent ensuite les populations du large et contribuent ainsi au recrutement, et donc au renouvellement des stocks de poissons adultes. Certains travaux ont estimé à plus de 40% la perte de production de juvéniles de soles en estuaire de Seine depuis 1850 (Rochette *et al.*, 2010), la principale cause évoquée étant la forte diminution surfacique des nurriceries- estimée à près de 33% - pour cette espèce (Delsinne, 2005). En parallèle, certains habitats telles que les vasières intertidales, montrent des diminutions importantes de proies potentielles de poissons (*e.g. Hediste diversicolor*, Bessineton, 2009) affectant ainsi leur rôle trophique.

Les nurriceries agissent comme des zones d'amortissement où seul un certain nombre d'individus défini par les caractéristiques de la nurricerie survivra au premier été. Ceci met en avant une de leurs caractéristiques fondamentales: leur capacité d'accueil (Iles & Beverton, 2000). Plusieurs facteurs sont connus pour influencer sur cette capacité : des facteurs assez stables à courte échelle temporelle comme la surface couverte par un type de sédiments et une gamme de bathymétrie (Rijnsdorp *et al.*, 1992; Rochette *et al.*, 2010), mais aussi des facteurs variables comme la température, les apports terrigènes influant sur la quantité de nutriments et la salinité, la nourriture disponible ainsi que la présence de prédateurs (Gibson, 1994; Kosteki *et al.*, 2010; Tableau, 2015). Cette capacité d'accueil trophique est donc dynamique dans le temps (Nash *et al.* 2007). Parmi ces composantes, le rôle joué par le facteur trophique fait toujours l'objet de débats (Gibson, 1994). La question est alors de savoir si les ressources alimentaires sont limitantes et jouent un rôle de régulation des quantités de juvéniles de poissons et donc de la capacité d'accueil trophique de la nurricerie.

Les résultats des projets et études antérieures (SA5-MODHANOUR, SA5-ANTROPOSEINE Tecchio *et al.*, 2015) suggèrent un fonctionnement spatialisé de la baie de Seine, avec des habitats présentant de fortes contraintes anthropiques et une répartition spatiale dynamique

des juvéniles à l'échelle mensuelle. Le rapport du projet CAPES s'inscrit donc dans la lignée de ces études qui se sont focalisées sur les juvéniles de poissons et leur réseau trophique à l'échelle des habitats de la baie de Seine. Il a pour objectif principal la description et la quantification spatio-temporelle des différentes composantes biologiques et de la capacité trophique de l'estuaire aval et de la baie de Seine. Le projet s'est focalisé sur les juvéniles de quatre espèces de poissons nourricerie-dépendants : le bar, le merlan, la plie et la sole.

Le rapport se décline en cinq sections, incluant tout d'abord une première section plutôt opérationnelle dans laquelle figure le bilan de l'ensemble des opérations de terrain et des données issues du projet. Dans un deuxième temps, la variabilité temporelle et spatiale est décrite pour l'ensemble des composantes faunistiques et la variabilité environnementale. Ces premiers résultats viennent replacer l'année 2017 dans un contexte historique lorsque les données le permettent. Par la suite, une section portant sur les communautés benthiques de l'estuaire aval de la Seine est présentée avec un focus sur la variabilité temporelle de la production benthique des différents habitats à l'étude. Dans cette section, le débit en tant que variable structurant la variabilité interannuelle de la production benthique y est testée. Une quatrième section s'intéresse au fonctionnement trophique de l'estuaire aval et la baie de Seine. Y sont décrits les réseaux trophiques et la diversité isotopique associés à chaque habitat. S'y retrouve également un schéma récapitulatif de l'utilisation saisonnière des habitats à l'étude par les différentes cohortes de juvéniles des quatre espèces de poissons étudiées. Enfin, une cinquième section s'intéresse à la variabilité interannuelle de la capacité trophique (2008-2010) et la variabilité mensuelle (juin et octobre 2017) par habitat de l'estuaire aval et de la baie de Seine afin d'identifier les habitats et les périodes en limitation trophique potentielle. L'utilisation du modèle d'estimation de la capacité d'accueil trophique de *Tableau et al.* (2019) a nécessité différentes adaptations méthodologiques afin de répondre aux questions de recherche de CAPES portant sur une échelle temporelle mensuelle (au lieu d'annuelle) et à la spatialisation des consommations des juvéniles. L'efficacité de la nourricerie est également présentée sous l'angle de la variabilité interannuelle de la croissance (estimée à partir des données historiques de tailles). La conclusion du rapport replace les faits saillants du projet en lien avec les priorités de gestion et de planification spatiale de l'estuaire aval et de la baie de Seine. Elle présente également des perspectives de recherches au vu des résultats de CAPES. Le rapport comporte également trois annexes qui détaillent la production scientifique (Annexe 1) et les résultats des communautés suprabenthiques (Annexe 2) et les analyses isotopiques (Annexe 3).

Le projet CAPES a été l'occasion d'agréger les compétences scientifiques et techniques de plusieurs partenaires et a permis de porter les travaux d'une doctorante, d'un post-doctorant et de deux Master 2¹. Il a aussi profité d'un stage de césure² du projet Feamp Nourseine sur la partie de l'analyse de croissance à partir des données historiques du GPMH, et d'un complément de financement de la direction scientifique de l'Ifremer, via un projet « Intercentre ». Ce rapport reprend les principaux résultats et les réflexions issus de leurs travaux et de ceux de l'ensemble des partenaires du projet.

¹Doctorante: Louise Day

Post-doctorant: Jean-Philippe Pezy

Master 2: Andréa Lemoine et Alexandra Engler

² Stage césure : Florent Quemper

1 Contexte opérationnel et bilan des prélèvements

Des efforts importants d'échantillonnage et d'analyse de prélèvements biologiques ont été déployés par les équipes sur le terrain dans le cadre de CAPES. La zone d'étude s'étend de l'embouchure à l'est du pont de Normandie et a été découpée en 5 habitats préalablement identifiés par Tecchio *et al.* (2015 ; Fosse Nord, Fosse Sud, Embouchure, Chenal et Vasières intertidales Nord ; Figure 2). Chaque habitat comportant un nombre de stations choisi en fonction de l'historique des données sur le site et du type d'échantillonnage (*i.e.* compartiments biologiques ciblés). Ainsi, trois types de campagnes dédiées à différents compartiments biologiques ont eu lieu à deux saisons (printemps et automne) en 2017 : i) macrofaune, sédiments, Matière Organique Particulaire (MOP) et méiofaune (25 stations de benne), ii) supra-benthos et zooplancton (5 stations de traineau supra-benthique et filet à zooplancton selon un gradient aval amont de réduction de salinité comme réalisé auparavant dans le suivi des effets de la construction de Port 2000 sur le suprabenthos de la fosse nord) et iii) poissons et mégafaune benthique (47 traits de chalut à perche). Il est à noter que l'effort d'échantillonnage aux dates pressenties n'a pas permis d'atteindre les effectifs prévus pour les quatre espèces de poissons ciblées (sole, plie, merlan, bar) conduisant à la réalisation de campagnes supplémentaires (deux jours de mer), financées par le GIP-SA.

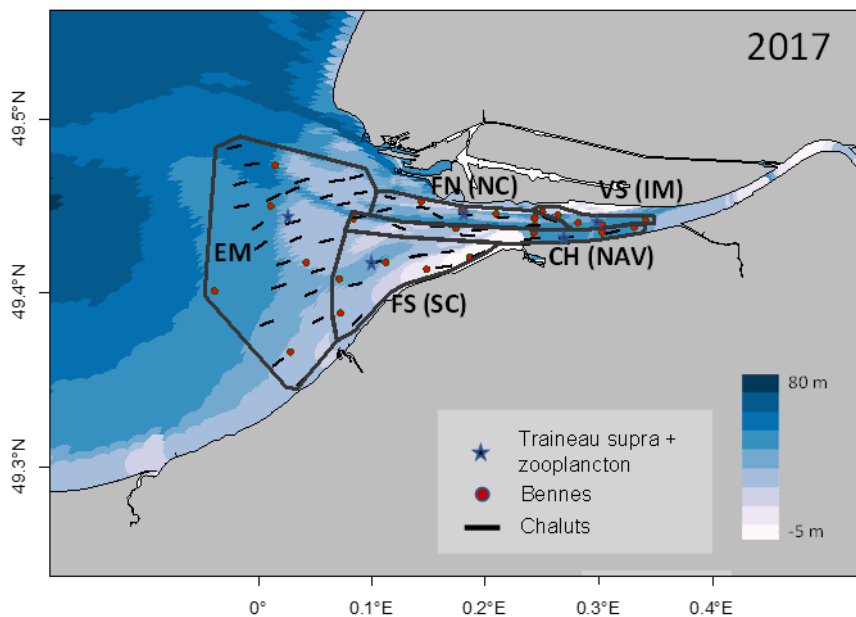


Figure 2: Distribution spatiale des stations d'échantillonnage sur lesquelles différents engins de capture ont été utilisés au cours du projet CAPES. L'ensemble des stations a été visité au printemps (mai et juin) et à l'automne (octobre) 2017. EM = Embouchure, CH (NAV) = Chenal, FN (NC) = Fosse Nord, FS (SC) = Fosse Sud, VS (IM) = Vasières intertidales

Pour les campagnes d'échantillonnage à la benne, l'échantillonnage a été effectué à l'aide d'une benne Van Veen, dont la surface de prélèvement est de 0,1 m². Un total de 25 stations (5 par habitat pour chaque saison) soit 50 prélèvements de faune benthique. Chaque station a fait l'objet de six prélèvements (réplicats): un pour récolter le sédiment et la méiofaune, et cinq pour l'échantillonnage de la macrofaune benthique et la méiofaune. A l'avenir il pourrait être fait trois réplicats sur 50 stations. La crème de vase a été échantillonnée par l'ouverture supérieure de la benne dans le 1^{er} cm de sédiments puis conditionnée en pilulier en verre pré-

brulé (450°C) fermé par une feuille d'aluminium pré-brulée (450°C) et un couvercle de matière plastique. Pour la caractérisation la communauté, le sédiment récolté à la benne sur 3 prélèvements (Mavric et al. 2012) a été tamisé séparément à bord sur un tamis à ouverture circulaire de 1 mm de diamètre. Le reliquat du tamisage a été conditionné puis fixé sur le terrain par une solution de formol à 4 % eau de mer, additionnée de phloxine, colorant rouge de la matière organique. Pour les échantillons de la macrofaune benthique destinés aux analyses isotopiques, le sédiment récolté à la benne sur deux prélèvements a été tamisé à bord sur un tamis à ouverture circulaire de 1 mm de diamètre. Le reliquat du tamisage (refus du tamis) a été conditionné dans des sachets en plastique stocké en glacière à 4°C puis ensuite congelé à -20°C dès le retour au laboratoire. Enfin, dans chaque benne, une carotte de sédiment de 3,6 cm de diamètre sur 10 cm de haut environ a été prélevée pour récolter la méiofaune. Les trois premières carottes ont été stockées puis mises en glacière à 4°C et pour ensuite être fixées à chaud par une solution de formol à 4 % en laboratoire. Les trois carottes suivantes ont été conditionnées en piluliers puis stockées en glacière à 4°C et à -20°C dès le retour au laboratoire en vue de la récolte de méiofaune pour des analyses isotopiques. Malencontreusement cette manipulation a donné lieu à des échantillons inexploitable avec comme conséquence aucune donnée isotopiques sur la méiofaune. Au sein de chaque habitat, un prélèvement d'eau de mer à 1 m au-dessus du fond a été réalisé sur la station la plus centrale, à l'aide d'une bouteille Niskin de 2,5L en vue de récolter des échantillons de Matière Organique Particulaire (MOP). Trois prélèvements ont été réalisés sur le même point. Chaque échantillon d'eau a été stocké dans un bidon en plastique mis en glacière à 4 °C et à l'abri de la lumière en attente de la filtration au retour au laboratoire. La filtration a été effectuée sur colonne à vide et l'eau a été filtrée sur filtres Wattman grillés (450°C).

Pour les campagnes dédiées au supra-benthos et au zooplancton, l'estuaire de la Seine a été échantillonné sur un gradient amont-aval correspondant à une station de prélèvement par habitat (*i.e.* 5 stations / saison). Cette stratégie d'échantillonnage du suprabenthos par secteur halin a été inspirée de celle reconnue pour le suivi des effets de la construction de Port 2000 sur le suprabenthos dans le chenal nord de l'estuaire de la Seine (voir Dauvin & Pezy, 2013 ; Pezy *et al.*, 2017). Les prélèvements du supra-benthos ont été réalisés à l'aide d'un traîneau suprabenthique permettant d'échantillonner la couche d'eau en un unique niveau entre 0,10 et 0,40 m au-dessus du fond. Le filet était de vide de maille 500 µm. Les prélèvements ont été effectués lors du flot, de la station la plus en aval vers la station amont. La vitesse du bateau était de 1,5 nœuds ; le traîneau était tiré contre le courant pendant le flot afin de filtrer un maximum d'eau. La durée de chaque trait était de 5 minutes. Au niveau de chaque station un total de trois répliques a été réalisé. Les volumes d'eau filtrés en mètres cubes ont été mesurés à l'aide de volucompteur Hydro-Bios. Les prélèvements du zooplancton ont été réalisés avec un filet zooplanctonique WP2 (vide de maille 200 µm) permettant d'échantillonner la couche d'eau de manière oblique du fond vers la surface. Les prélèvements ont été faits lors du flot de la station le plus en aval vers la station amont en même temps que les prélèvements de suprabenthos. Au niveau de chaque station un total de trois répliques (trois traits obliques) a été réalisé. Les volumes d'eau filtrés en mètres cubes sont également mesurés à l'aide de volucompteur Hydro-Bios

Pour les campagnes dédiées aux chalutages, un total de 94 traits de chaluts à perche de 2 mètres (47 / saison) a été réparti sur l'ensemble de la zone d'étude. Soixante-six d'entre eux ont été réalisés dans le cadre du suivi P2000 financé par le Grand Port Maritime du Havre (GPMH), les 30 autres ont fait l'objet d'une campagne dédiée à CAPES et financés par le

programme Seine Aval. La durée de chalutage a été fixée à 10 mn en cohérence avec les données historiques sur le site, ce qui correspond à une distance chalutée d'environ 800m. La vitesse de traine est fixée à 2,5 nœuds, avec une orientation qui est toujours contraire au sens du courant de marée. Les campagnes au chalut ont été réalisées lors des marées moyennes. Le projet CAPES a pu bénéficier des données relevant du suivi GPMH s'étendant entre les mois de mai et d'octobre. Il a ainsi été possible de mobiliser des données sur un pas de temps mensuel sur une zone toutefois plus restreinte que l'échantillonnage CAPES. Les campagnes DCE au chalut à perche de 3 m ont également été utilisées pour compléter les effectifs (i.e. non comptabilisés dans les densités) lorsque ceux-ci étaient insuffisants à l'issue des campagnes. Les poissons des filandres (juvéniles de bars uniquement), c'est-à-dire dans la vasière Nord, ont été collectés lors des campagnes en marées de vive-eau pour le GPMH réalisées sur 2 journées par mois en amont et en aval du pont de Normandie. Ces données ont été mobilisées lors de l'estimation de la contribution des différents habitats au régime alimentaire des juvéniles de poissons. Elles ont donc servi dans la récupération de matériel biologique pour les analyses isotopiques et les identifications des contenus digestifs sur les juvéniles de bars. Ces données n'ont pas servi à estimer les densités de bars dans l'estuaire étant donné les différences d'engins de capture. Notifications sur l'observation de nouvelles espèces en estuaire de Seine

Les campagnes d'échantillonnage ont permis d'identifier pour la première fois sur les côtes françaises dans l'estuaire de la Seine en 2017, le mysidacé *Neomysis americana* (S.I. Smith, 1873, Figure 3). Cette espèce originaire de la côte est d'Amérique du Nord, a été signalée pour la première fois dans les eaux européennes aux Pays-Bas il y a 8 ans (Wittmann *et al.*, 2012). Aucun autre signalement entre ces deux zones, ou plus au Nord ou au Sud, n'est connu. La répartition des individus récoltés dans l'estuaire de la Seine se situant entre les Grands Ports Maritimes du Havre et de Rouen, ports accueillant des navires de commerce du monde entier renforce l'hypothèse formulée par Wittmann *et al.* (2012) d'une introduction par eau de ballast.

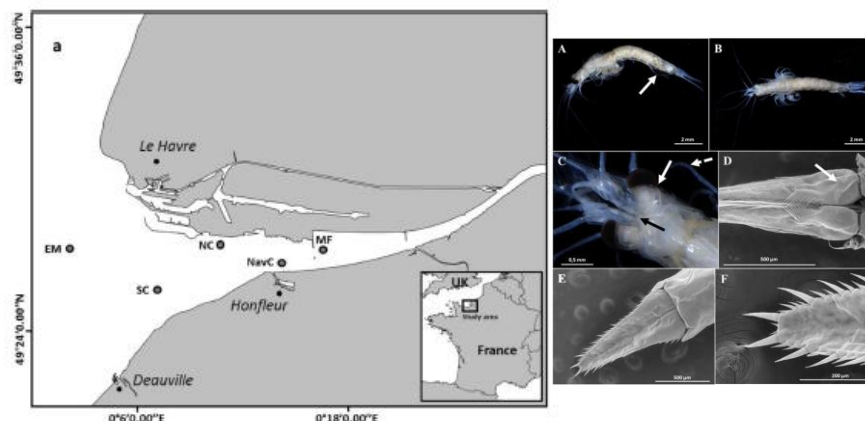


Figure 3 : Stations d'échantillonnage où *Neomysis americana* a été récoltée. Les photos de droite proviennent de la publication de Massé *et al.* (2018) et montrent les critères d'identification de l'espèce.

2 Variabilité des différentes composantes environnementales et biologiques

2.1 Des conditions hydrologiques particulières pour l'année 2017

L'échantillonnage de CAPES a eu lieu sur une année avec un été particulièrement chaud et sec à l'échelle de la France (Figure 4). Ces caractéristiques ont aussi été observées sur la Seine comme en témoignent les faibles débits sur les mois précédents et au moment des échantillonnages.

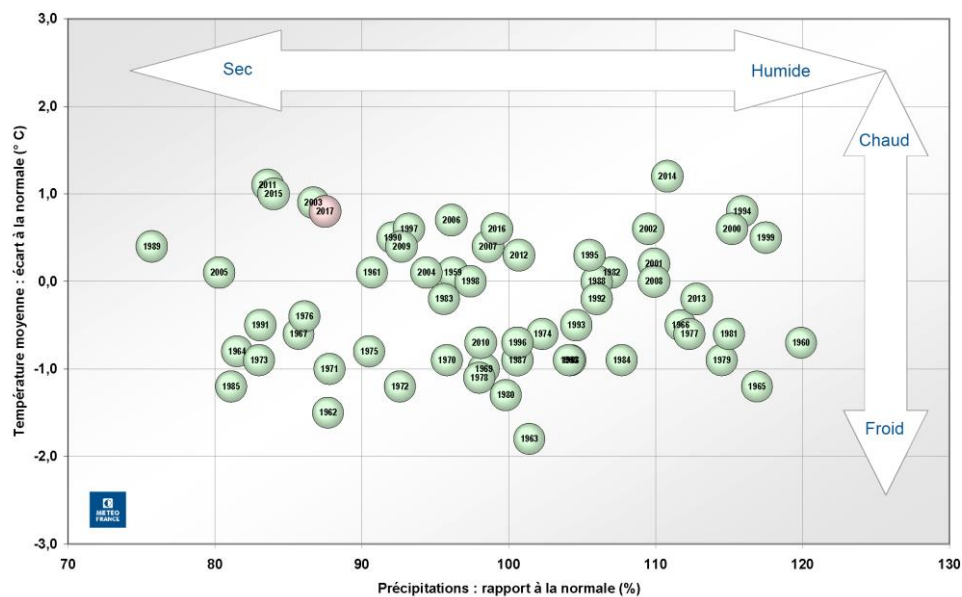


Figure 4 : Positionnement de l'année 2017 (en rose) sur une série temporelle depuis 1959 à l'échelle de la France. Les axes du graphique montrent les écarts à la moyenne des températures et des précipitations (Météo France 2019) de la série.

L'estuaire de Seine est sous influence de faibles apports d'eau douce durant la dernière décennie (2004-2015), sans crues notables (Figure 5). Les débits étant d'ailleurs très faibles de 2004 à 2012 (moins de $400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Depuis 2001, date de la dernière crue de la Seine ($2200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) le débit moyen de la Seine est faible, inférieur à $1500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, mis à part pour 2002 et 2003, où le débit maximum était légèrement supérieur à $1500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et un léger regain d'apports hydriques en 2013-2014. Les faibles débits fluviaux de la Seine, provoquent une modification de la salinité, en particulier de la Fosse Nord au niveau du fond. C'est ainsi que depuis 2001, la Fosse Nord est totalement incluse dans la zone polyhaline de l'estuaire, alors qu'en 2001 elle était en zone mésohaline. Une marinisation a également été observée dans l'estuaire de la Gironde sur la même période (Chaalali *et al.*, 2013) avec une remontée spectaculaire des copépodes marins du genre *Acartia* en estuaire alors que l'espèce estuarienne dominante *Eurytemora affinis* se cantonnait dans la partie amont de cet estuaire. Le même phénomène biologique est observé en estuaire de Seine (Souissi & Devreker, 2012).

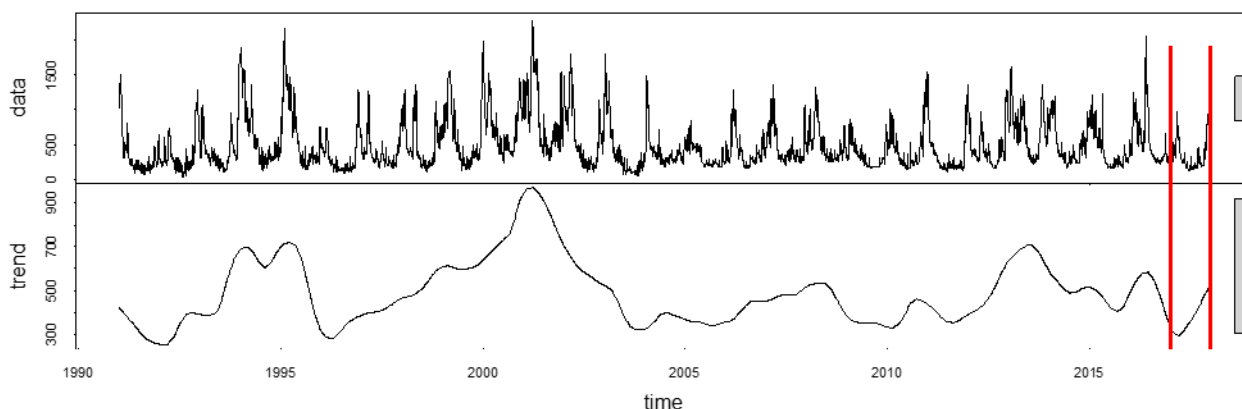


Figure 5 : Identification d'une tendance globale par moyenne mobile depuis 1990. Les lignes rouges délimitent l'année d'échantillonnage du projet CAPES (2017).

Les conséquences attendues de la construction du Port 2000 en Fosse Nord sur la nature physique étaient une augmentation des courants avec une érosion du fond (Hamm et al. 2001). Une diminution des crues depuis 2001 entraîne une sédimentation de particules surtout sableuses [63 - 200 μm] essentiellement dans la partie amont (Dauvin *et al.*, 2006 et observations récentes). L'estuaire de la Seine a une dynamique sédimentaire influencée par le volume du débit fluvial et les conditions hydrodynamiques (Avoine, 1986 ; Avoine & Crevel, 1985 ; Lesourd, 2000 ; Lesourd *et al.*, 2001, 2016). Les faibles apports d'eaux douces dans l'estuaire de Seine peuvent être considérés comme les phénomènes d'étiages historiques de ce système (avant 2001), limitant ainsi les apports de particules fines silteuses [4 - 20 μm] venant de l'amont (Lesourd, 2000 ; Lesourd *et al.*, 2001, 2016) depuis plus d'une décennie au profit des sables, s'accumulant de manière naturelle dans la Fosse Nord. L'action anthropique est donc difficile à extraire des mouvements sédimentaires naturels (Lesourd, 2000 ; Cuvilliez, 2008; Lesourd *et al.*, 2016). Même si l'impact de Port 2000 est difficile à évaluer, la réduction de la profondeur de la Fosse Nord induit probablement une diminution du volume d'eau oscillant dans cette partie de l'estuaire et un rythme de sédimentation vaseux plus soutenu en période de crue qu'en période d'étiage (Cuvilliez *et al.*, 2009, 2015).

2.2 Variabilité spatiale et temporelle du zooplancton aux communautés benthodémersales

Zooplancton

L'estuaire aval et la baie de Seine en 2017 sont peu diversifiés³. Un total de 11 taxons zooplanctoniques a été recensé dans l'ensemble des échantillons acquis sur les deux saisons. C'est le mérozooplancton (organismes ne passant que leur stade larvaire dans le plancton) avec six taxons qui est le plus diversifié, puis l'holozooplancton (organismes dont l'intégralité du cycle de vie est réalisée dans le plancton) avec cinq taxons. Les copépodes calanoïdes sont l'unique taxon commun récolté dans toutes les stations et aux deux saisons. Ils sont par ailleurs les plus abondants, suivis par leurs prédateurs, les cténaires *Mnemiopsis leidyi* et *Pleurobrachia pileus* (Tableau 1). En comparaison de la période 1995-1996 (thèse de P. Mouny), les abondances de 2017 sont très faibles, en particulier quand on se réfère à celles

³ La congélation étant la méthode de conservation utilisée ici, il est possible que certains taxons n'aient pas pu être identifiés suite à la décongélation des échantillons issus des campagnes

du calanoïde *Eurytemora affinis* qui dépassaient 200 000 ind.100 m³ (Mouny & Dauvin, 2002; Dauvin & Desroy, 2005) à cette période.

Tableau 1 : Abondance (individus. 100 m⁻³) du zooplancton échantillonné en estuaire de Seine en mai et septembre 2017.

	Mai					Septembre				
	EM	FS	FN	CH	MF	EM	FS	FN	CH	MF
Copépodes calanoïdes	428,4	243,1	6051,3	3751	15409,5	159	145,5	195,9	145	43,9
Copepodes harpacticoides						1,4				
Larves Cirripèdes				374,8				195,3		
Larves Clupéidés			3,8		4,1			0,6	0,5	
Larves poissons								4,5		
Mégaloopes décapodes marcheurs			35,9							
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	187,8	61,8				0,9	5,7	11,7		
<i>Pleurobrachia pileus</i>	4452,8	594	2479,4	141,6		129,2		554,6	407,1	
<i>Sagitta elegans</i>						1,4				
Zoés décapodes marcheurs		31,6	78,8			6	1,7			
Zoés décapodes nageurs		8,6	3,8							

Suprabenthos

Un total de 20 taxons suprabenthiques a été recensé dans l'ensemble des échantillons acquis durant les deux saisons (Annexe 2). Les amphipodes représentent le groupe ayant la plus forte richesse spécifique avec six espèces, suivis par les mysidacés (cinq espèces), les isopodes (quatre espèces), les décapodes (trois espèces) et les cumacés (deux espèces). En comparaison avec d'autres estuaires (Mees & Jones, 1997), le suprabenthos de l'estuaire aval et de la baie de Seine en 2017 peut être qualifié de peu diversifié. Les prélèvements suprabenthiques de 2017 sont ainsi particulièrement faibles en termes de richesse taxonomique et d'abondances pour l'embouchure et la Fosse Nord (Figure 6) avec une diminution qui se poursuit depuis 2004/2005, pour l'embouchure, et 2003/2004, pour la Fosse Nord, même si pour cette dernière une légère augmentation est observée (Figure 7). Néanmoins, les richesses taxonomiques et les abondances du chenal montrent une certaine stabilité du suprabenthos, suggérant que le suprabenthos de cet habitat est moins affecté par la marinisation.

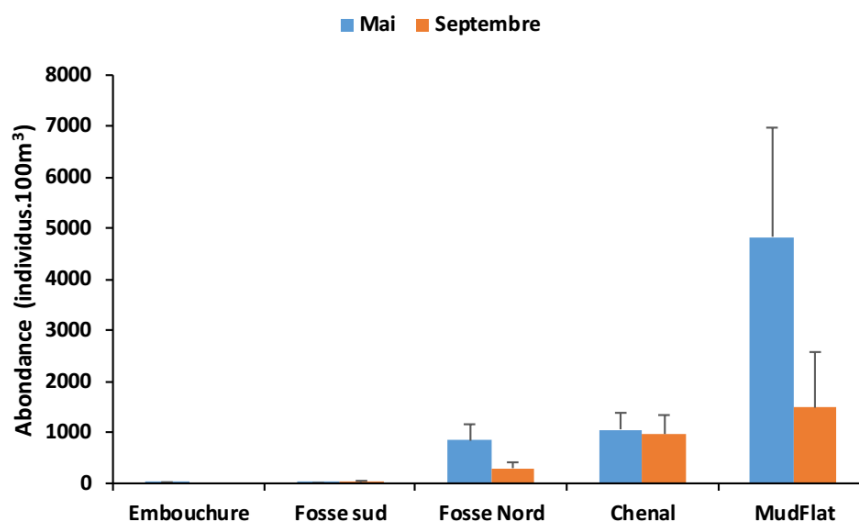


Figure 6 : Répartition des abondances des organismes suprabenthiques (ind.100 m⁻³) par habitat et saison. MudFlat : vasière intertidale.

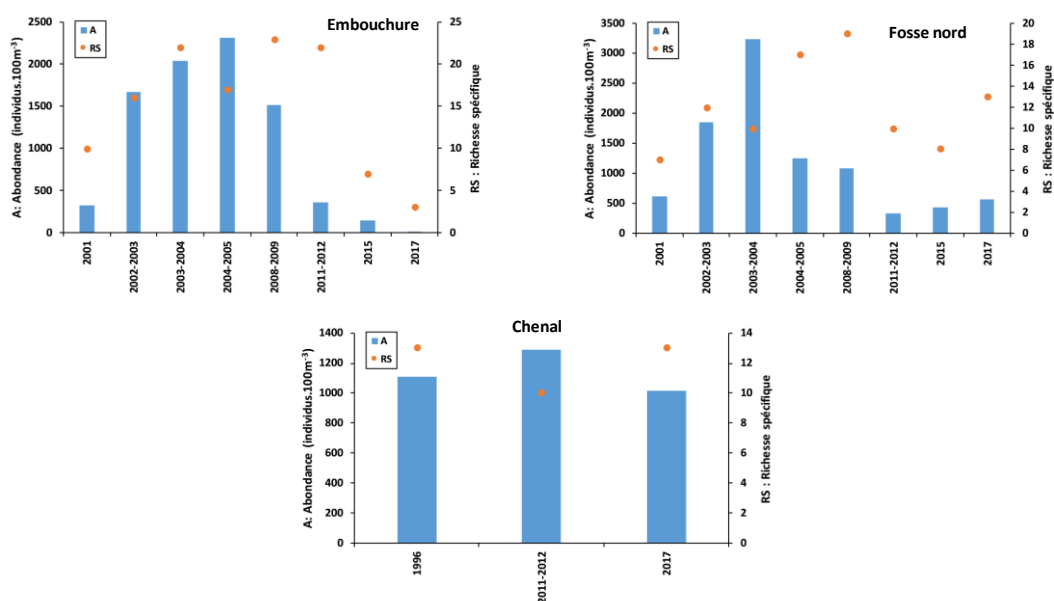


Figure 7 : Evolution des richesses taxonomiques et des abondances des organismes suprabenthiques de 2001 à 2017 pour l'embouchure, la Fosse Nord et le chenal de navigation.

L'année 2017 vient compléter le suivi du GPMH du suprabenthos depuis la fin des travaux achevés en 2005. La Fosse Nord étant maintenant incluse dans la zone polyhaline, des modifications de communauté suprabenthique sont perçues sur la richesse taxonomique, les abondances et la diversité de Shannon. Or le suprabenthos possédant des activités natatoires élevées (Wang & Dauvin, 1994 ; Zouhiri *et al.*, 1998 ; Mouny *et al.*, 1998), il peut rapidement s'adapter à des modifications des conditions abiotiques rendant difficile l'interprétation de changements communautaires face à des effets de modifications sédimentaires et hydrologiques. Il est cependant, comme le zooplancton, sensible aux variations de salinité (Dauvin & Pezy, 2013). Dans cette dernière étude, la comparaison des communautés suprabenthiques du chenal de navigation entre 2001-2012 et 1996 (Mouny, 1998) montre une composition faunistique très différente de celle de 1996, avec des abondances de l'amphipode *Gammarus* spp., très fortes en 2011-2012, tandis que la crevette blanche *Palaemon longirostris* a presque disparu et les abondances du mysidacé *Neomysis integer* ont fortement régressé. Un changement faunistique s'observe donc dans la Fosse Nord avec une raréfaction d'espèces estuariennes, voire une disparition temporaire de certaines comme la crevette blanche *Palaemon longirostris* présente en 2001 et échantillonnée de nouveau en 2015, et une colonisation par des espèces marines comme les mysidacés *Acanthomysis longirostris*, *Mysidopsis gibbosa*, *Paramysis arenosa*, *Siriella jaltensis*, les amphipodes *Caprella* spp. et *Ampelisca diadema* ainsi que le décapode *Palaemon serratus*.

Méiofaune

Les biomasses de méiofaune sont plus élevées en amont qu'en aval en mai (Figure 8). Le chenal et les vasières intertidales montrent une forte baisse en septembre. Comme elles n'avaient été estimées auparavant en estuaire de Seine, leur comparaison à des états antérieurs est impossible.

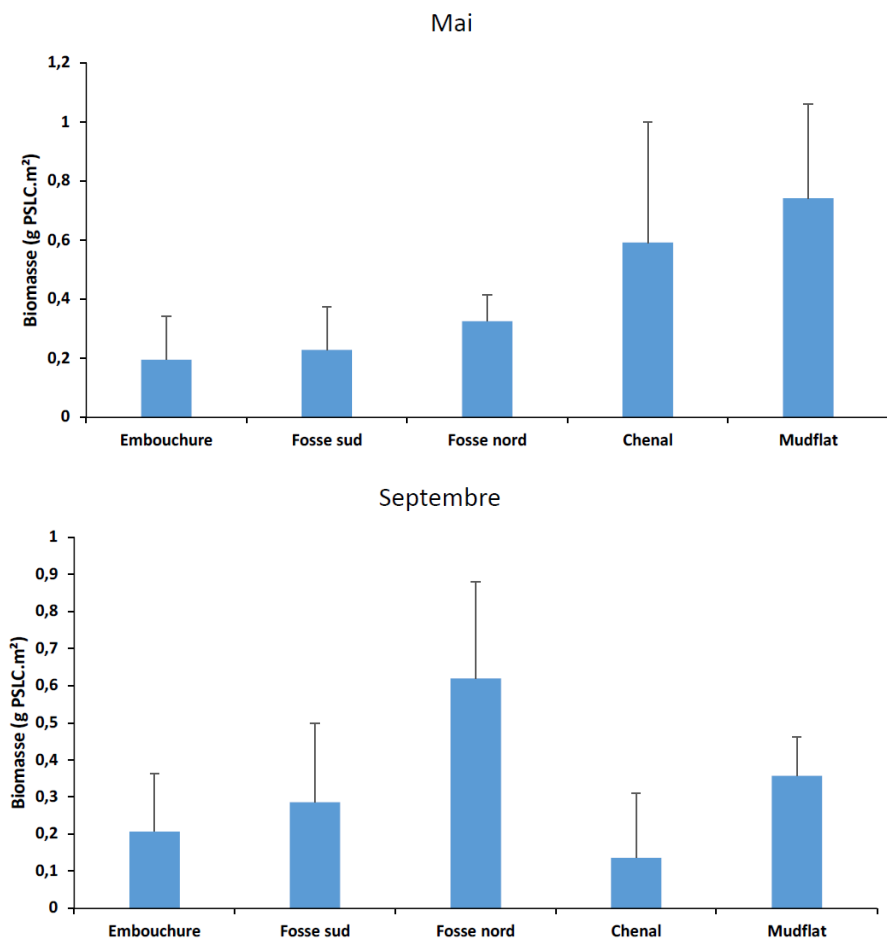


Figure 8 : Biomasses de méiofaune estimées sur les différents habitats de l'estuaire aval et de la baie de Seine lors des campagnes d'échantillonnage de mai et de septembre 2017. MudFlat : vasière intertidale.

Quelle que soit la période, les valeurs mesurées en 2017 sont en cohérence avec celles utilisées dans Tecchio *et al.* (2015) pour les modèles de réseau trophique en estuaire de Seine, et plus généralement avec celles issues de la littérature pour des sites comparables (revue de Le Guellec et Bodin, 1992 ; Chardy et Dauvin, 1992). Il est à noter que les biomasses en zone intertidale (0.55 g.PSLC m²) sont en moyenne 40% plus élevées que celles estimées en zone subtidale (0.33 g.PSLC ;m²).

Macrofaune benthique

L'analyse de la variabilité interannuelle au printemps et à l'automne de la macrofaune benthique a porté sur trois habitats de la baie de Seine (données GPMH et DCE). Une sélection de stations d'échantillonnage communes à la série historique (2000-2014) et à CAPES (2017) sur les trois habitats subtidaux de l'estuaire aval et de la baie de Seine (Embouchure, Fosse Nord et Fosse Sud) a été effectuée afin de replacer dans un contexte temporel les données issues de l'année d'échantillonnage du projet CAPES.

La comparaison de la richesse spécifique interannuelle globale (Figure 9a) est effectuée à l'aide de courbes d'accumulation d'espèces incluant l'ensemble des habitats. Une courbe est dessinée annuellement (différentes couleurs) et rend compte de l'accroissement du nombre d'espèces observées en fonction du nombre de stations d'échantillonnage. La comparaison des courbes suggère que l'année 2017 reste dans les mêmes ordres de grandeur observés pour les autres années avec toutefois des valeurs se situant dans le tiers supérieur des années

de fortes richesses. La comparaison des niveaux de richesse spécifique entre les habitats montre une certaine stabilité temporelle, avec l'habitat de l'embouchure toujours plus riche que la Fosse Sud et suivi de la Fosse Nord (Figure 9b).

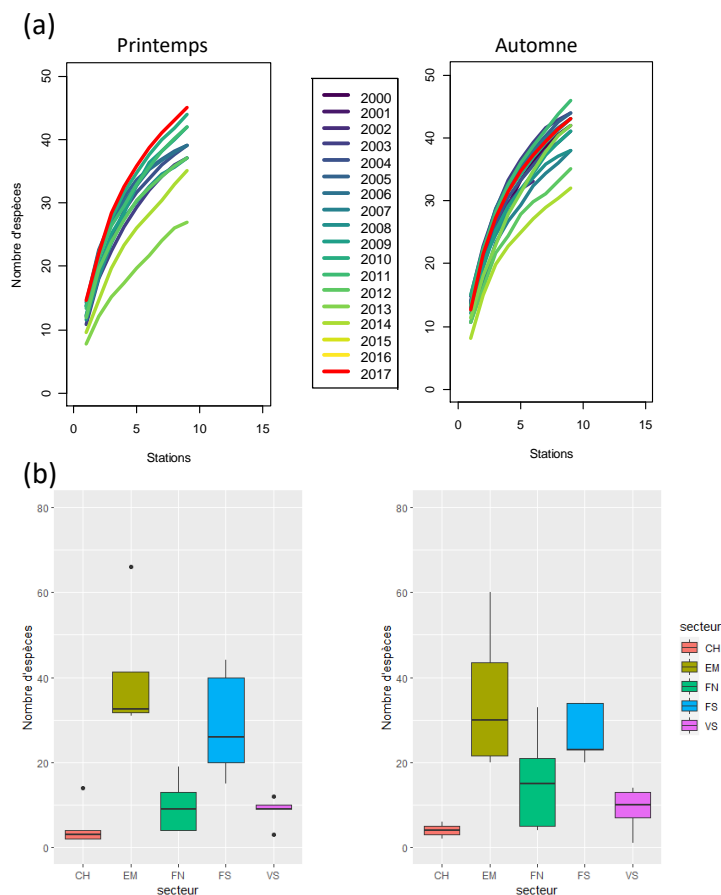


Figure 9 : Richesse spécifique annuelle observée (a) sur l'ensemble du site d'étude et (b) répartie sur chacun des habitats et illustrée par des boîtes à moustaches. Les lignes grasses indiquent la médiane de la distribution des valeurs de richesse spécifique; le bas et le haut des boîtes indiquent le premier et troisième quartiles, alors que les extrémités des moustaches sont calculées en utilisant 1.5 fois l'espace interquartile (la distance entre le 1er et le 3ème quartile) ; les points sont des valeurs aberrantes. Les données utilisées proviennent du suivi du GPMH et porte sur une sélection de stations commune à l'ensemble des années.

Les biomasses observées en 2017 sont entre 25% (Embouchure) et 80% (Fosse Sud) plus faibles que la moyenne des biomasses observées sur ces habitats depuis le début de la série (Figure 10). Les biomasses estimées sur la Fosse Nord sont en revanche plus élevées en 2017, avec une différence avoisinant les 300% en automne. L'analyse de l'évolution temporelle des biomasses montre des tendances différentes par habitat avec une certaine cohérence entre les deux saisons explorées, exception faite de la Fosse Sud où une variabilité interannuelle très forte est observée avec une diminution globale des biomasses depuis 2008 à l'automne.

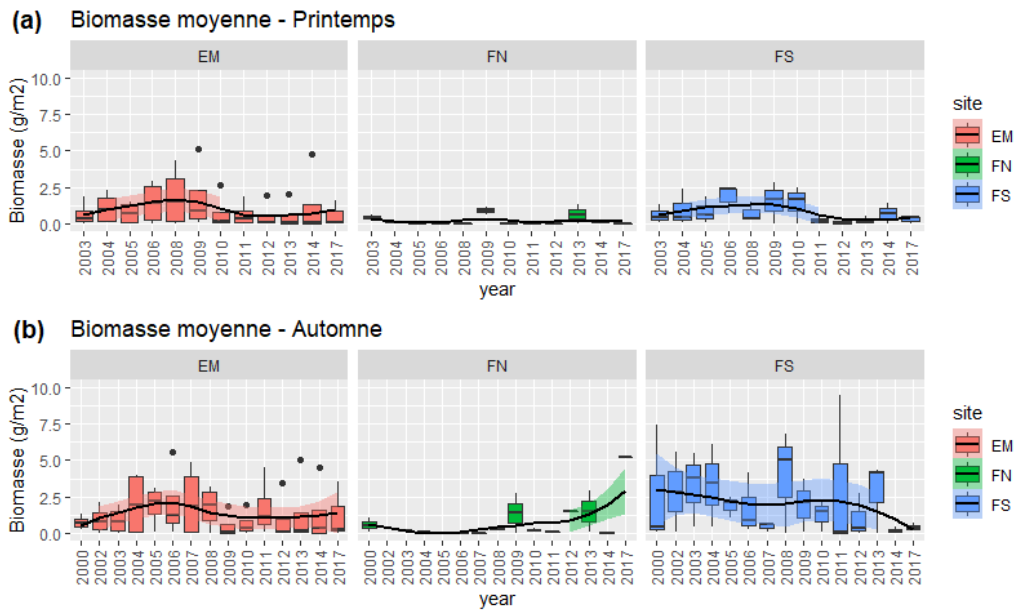


Figure 10 : Evolution temporelle des biomasses au printemps (a) et à l'automne (b) pour les trois habitats subtidaux suivis par le GPMH depuis 2000. Les graphiques représentent des boîtes à moustaches. Les lignes grasses indiquent la médiane de la distribution des valeurs de richesse spécifique; le bas et le haut des boîtes indiquent le premier et troisième quartiles, alors que les extrémités des moustaches sont calculées en utilisant 1.5 fois l'espace interquartile (la distance entre le 1er et le 3ème quartile); les points sont des valeurs aberrantes. Les lignes noires représentent une tendance estimée à partir de régressions locales (lowess) et les bandes de couleur (rouge, vert, bleu) les intervalles de confiance.

Poissons benthodémersaux

L'année 2017 a été une année où les densités de poissons ont été plutôt inférieures à la moyenne estimée entre 2000 et 2017 (Figure 11). Elles étaient particulièrement faibles pour les cohortes G0 et G1 de plies et les G0 de tacauds. Elles étaient néanmoins plus élevées pour les bars G1 et les merlans G0, ces derniers montrant des densités presque quatre fois supérieures à la moyenne.

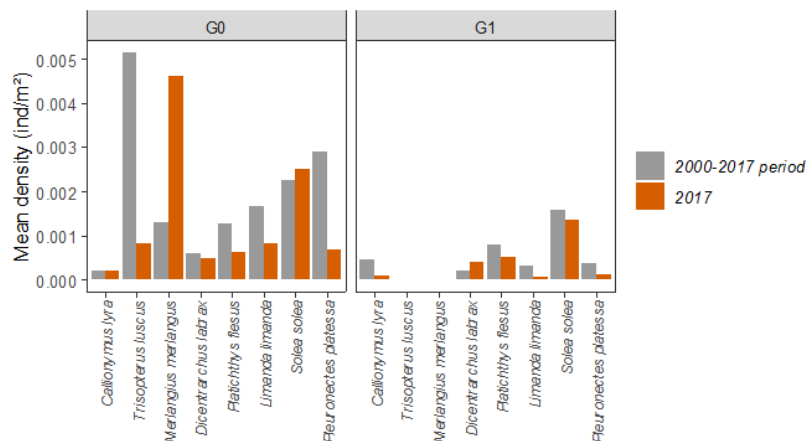


Figure 11 : Densité moyenne (moyenne des moyennes mensuelles de mai à octobre par espèce et par cohorte de poissons en nombre d'individus.m⁻²). Figure de L. Day (2020).

Une approche par cohorte a été utilisée afin d'observer la présence (ou pas) d'un amortissement des densités de juvéniles de poissons à l'issue des deux premières années passées dans l'estuaire aval et la baie de Seine. Un focus a été effectué sur la sole et la plie, deux espèces de poissons plats emblématiques de la Manche à partir des données issues du suivi historique du GPMH (Figure 12). Un pic de densités de juvéniles de plie s'observe dès le début du mois de juin, suivi d'un pic de juvéniles de sole plutôt vers le mois de juillet mais avec une variabilité entre les années.

La plie montre des mortalités plutôt fortes lors de sa première année de vie avec des diminutions de densités de l'ordre de 20 à 45% depuis l'arrivée sur la nourricerie (Figure 12). Un seuil moyen de densités de plie de $4,36 (\pm 4,21)$ ind.ha⁻¹ semble se dessiner sur l'ensemble des deux années de suivi. Ce seuil, établi à partir de la moyenne des dernières densités enregistrées annuellement peut s'apparenter à une capacité d'accueil. En 2017, ce seuil semble avoir été atteint, avec des densités de larves de plie particulièrement faibles sur la nourricerie.

La sole quant à elle montre une variabilité interannuelle beaucoup plus importante au cours de sa première année (G0) avec des pulses de densités fort probablement en lien avec les migrations estuariennes. Un seuil de densités de $3,9 (\pm 3,0)$ ind.ha⁻¹ semble toutefois se dessiner pour la sole mais ce dernier s'observe plutôt à la deuxième année de vie (G1). En effet, les juvéniles de sole supportent bien la dessalure (Champalbert *et al.*, 1992) et exploitent activement les habitats amont, et en particulier les vasières intertidales où l'échantillonnage par chalut est difficile voire impossible. La plie est quant à elle décrite comme une espèce marine exploitant plutôt les habitats marins (Gibson, 1973; Poxton & Nasir, 1985), mieux couverts par le protocole d'échantillonnage du suivi en baie de Seine. Par ailleurs, le suivi des G1 des deux espèces cache fort probablement des migrations vers des eaux plus marines.

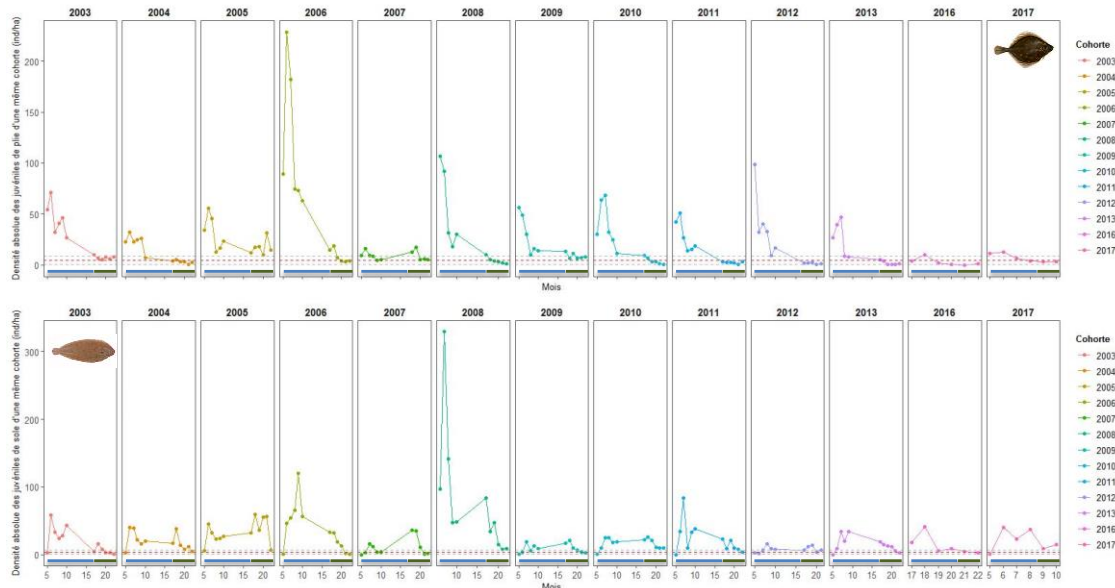


Figure 12 Evolution mensuelle des densités (individus.ha⁻¹) par cohorte de plie (haut) et de sole (bas) estimées à partir des suivis historiques du GPMH et du projet CAPES (2017). Les traits bleu et vert distinguent les G0 des G1 pour chaque espèce. L'axe des abscisses correspond à la succession des mois calendaires pour deux années, depuis mai de l'année n (5) à octobre de l'année n+1 (22) ; il est un proxy de l'âge en mois des juvéniles à partir du moment de leur arrivée sur la nourricerie. La ligne rouge pointillée indique la densité moyenne calculée à partir des densités observées au cours du dernier mois recensé sur l'ensemble de la série historique pour chaque espèce.

A retenir

- ✓ L'année 2017 fut une année sèche et chaude accompagnée globalement de faibles richesses spécifiques et/ou densités pour l'ensemble des composantes biologiques étudiées : des communautés zooplanctoniques, suprabenthiques aux communautés macrobenthiques :
- ✓ L'évolution des différentes communautés biologiques étudiées montre i) des similarités écologiques entre l'embouchure et les vasières Nord, caractérisées par de fortes biomasses et densités de macrofaune benthique et de suprabenthos au printemps et ii) des similarités entre les deux fosses se caractérisant par des valeurs de biomasses de macrofaune et méiofaune plus fortes à l'automne ;
- ✓ Les plies montrent des diminutions systématiques de densités de l'ordre de 20 à 45% au cours de leur première année passée sur la nourricerie.

CHAPITRE 3

3 Qualité des habitats benthiques

3.1 Variabilité de la production (macro)benthique de proies de l'estuaire externe de la Seine

La qualité benthique des habitats est traitée dans le projet CAPES par l'estimation de la production de proies macrobenthiques (P) selon l'approche initialement proposée par Tableau et al. (2015). Cette approche s'intéresse à la profitabilité énergétique que représente un ensemble de proies potentielles pour un poisson :

$$P = \sum_{i \in 1:I \text{ espèce proie}} \bar{B}_i \cdot \pi_i \cdot (1 + R_i) \cdot E_i \quad \text{Équation 1}$$

Avec \bar{B}_i , la biomasse moyenne annuelle de l'espèce i (en $g \cdot m^2$), $\pi_i \cdot (1 + R_i)$, la productivité (π_i) corrigée par un coefficient de régénération (R_i) (en $année^{-1}$), E_i , la densité énergétique (en $kJ \cdot g^{-1}$). Dans cette équation, est absent le coefficient d'accessibilité (A) qui permet de pondérer à la baisse la production benthique puisque tous les organismes macrobenthiques ne présentent pas tous le même degré d'accessibilité (e.g. profondeur d'enfouissement). Ce choix a été fait car ce paramètre d'accessibilité est très incertain et déterminant dans le modèle. Ne sont incluses ici que les espèces benthiques estimées comme proies potentielles, c'est-à-dire filtrées pour ne garder que les individus pouvant servir de proies aux poissons benthodémersaux. Ainsi seuls les individus avec un poids moyen individuel de 0,66 g (poids humide) ont été gardés dans les analyses. Ce seuil a été déterminé par Day *et al.* (2020) et correspond principalement à des organismes benthiques inférieurs à 16 mm identifiés comme proies potentielles des juvéniles de poissons.

L'équation estime la production totale annuelle et nécessite donc en parallèle des biomasses moyennes annuelles pour chaque espèce (i.e. \bar{B}_i). La majorité des campagnes à la mer n'ont lieu qu'une fois par année pour des raisons de coûts et de logistique. Compte tenu du fait que les biomasses des espèces de la macrofaune benthique des zones tempérées sont susceptibles de varier au cours de l'année (Beukema 1974), les estimations provenant des données issues d'un échantillonnage ponctuel sont donc potentiellement biaisées. Pour pallier les biais associés à la période de l'échantillonnage, nous avons adapté le modèle pour tenir

compte du mois de l'échantillonnage. Nous avons quantifié les variations saisonnières de biomasses des invertébrés benthiques à partir de trois séries temporelles d'une durée respective de 20 ans au niveau de 3 sites côtiers en Manche, *i.e.* Pierre Noire (PN), Rivière de Morlaix (RM) et Gravelines (GV, Saulnier et al. 2019). Cette analyse a permis de détecter des variations saisonnières significatives de la biomasse sur les trois communautés étudiées et de celles de 18 populations macrobenthiques (sur les 30 étudiées; Figure 14). Malgré des différences entre les espèces et les sites, les patrons saisonniers sont cohérents avec une biomasse minimale en fin de période hivernale et une biomasse maximale en été. Ces variations, qui s'expliquent par le recrutement des espèces macrobenthiques, ont pu être quantifiées. Cela ouvre la possibilité d'affecter un facteur de correction de la biomasse selon la date effective de l'échantillonnage et permet d'estimer les productions moyennes annuelles. Ainsi dans l'équation 1 de la production, le paramètre $\bar{B}_i = \alpha \cdot B_i$, où α est le facteur de correction mensuel et B_i est la biomasse observée pour le même mois. Cette correction a été appliquée aux estimations de production annuelle dans le cadre du projet CAPES.

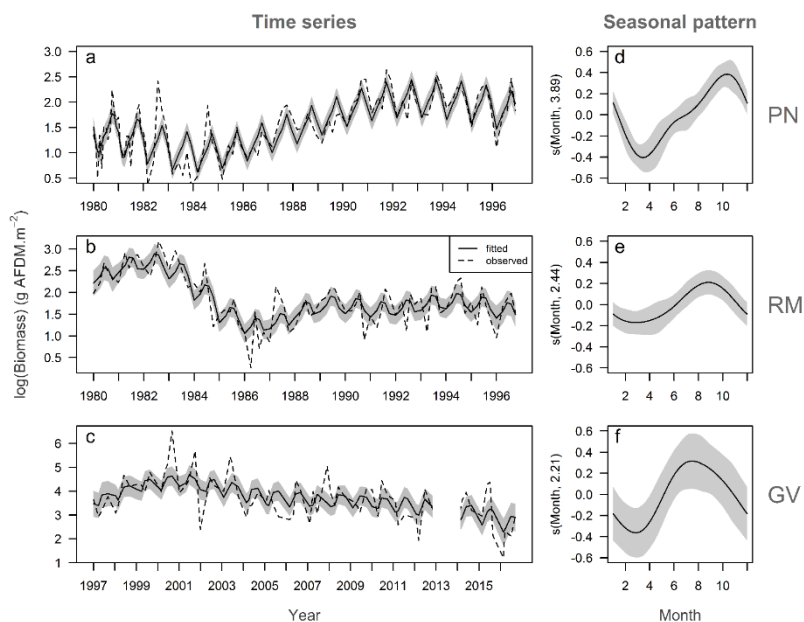


Figure 13 : Patrons de saisonnalité de la macrofaune benthique observés sur trois sites d'étude localisés en Manche et suivis sur une vingtaine d'années (in Saulnier et al., 2019). PN : Pierre Noire ; RM : Rivière de Morlaix ; GV : Gravelines.

3.1.1 Quels sont les habitats de la baie de Seine les plus productifs?

L'étude de la variabilité de la production de proies benthiques par habitat a été effectuée à partir de différents jeux de données de biomasses macrobenthiques ayant différentes précisions spatio-temporelles. La cohérence spatiale des résultats issue des différentes analyses vient appuyer la robustesse de notre interprétation. Dans un premier temps, nous avons regardé l'évolution de cette production sur trois habitats subtidiaux (Embouchure, Fosse Nord et Fosse Sud) entre 2000 et 2017 à partir d'une sélection de stations d'échantillonnage issue du suivi du GPMH. Dans un deuxième temps, nous avons estimé des productions benthiques sur une couverture spatiale plus importante mais sur trois années consécutives (données du projet Colmatage). Enfin, dans un troisième temps nous nous sommes intéressés à la variabilité saisonnière de la production benthique, incluant la production de la méiofaune et des vasières intertidales (données projet CAPES).

Variabilité interannuelle à long terme (2000-2017)

L'estimation de la production macrobenthique⁴ des proies potentielles des poissons benthodémersaux montre des tendances très similaires aux variations de biomasses (Section 2), avec l'embouchure et la Fosse Sud présentant des valeurs de productions deux fois plus élevées que celles de la Fosse Nord. Cette différence de production avec la Fosse Nord persiste et s'intensifie en automne (Figure 15). La variabilité interannuelle est bien marquée sur les fosses aux deux saisons avec des diminutions de production depuis 2011 sur la série printanière. La Fosse Sud montre une tendance globale de production à la baisse depuis le début du suivi avec une légère accélération depuis 2008. Par ailleurs, cette production impliquant une correction de la saisonnalité des biomasses et des P/B, les valeurs en automne sont entre 3 et 4 fois inférieures à celles du printemps.

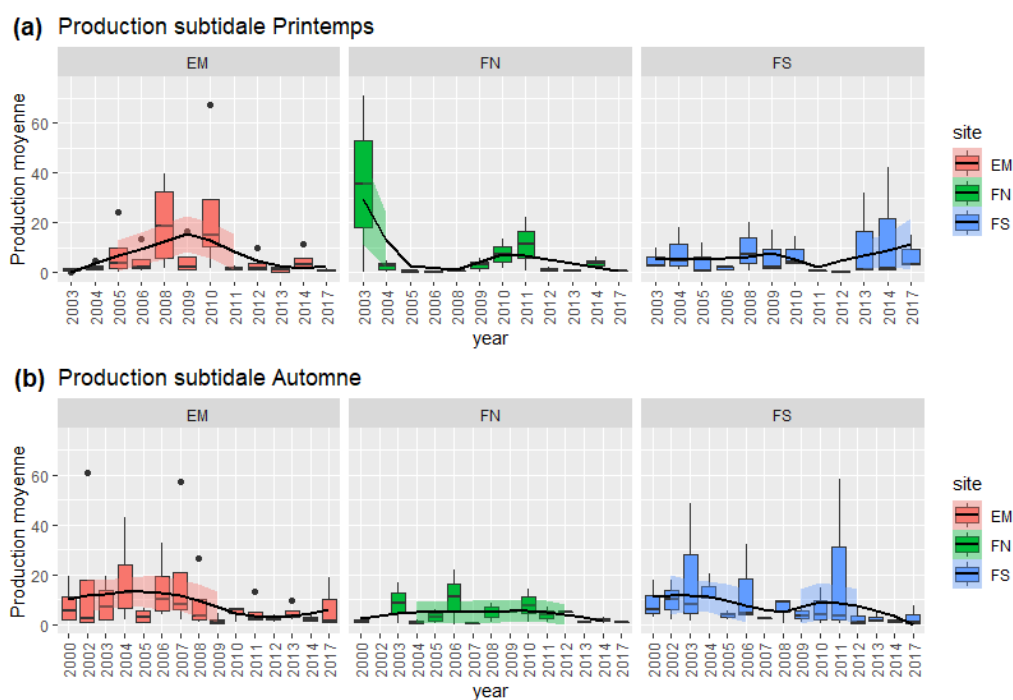


Figure 14 : Production macrobenthique moyenne estimée ($\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mois}^{-1}$) sur une sélection de stations communes à l'ensemble des années d'échantillonnage au printemps (a) et à l'automne (b). Les lignes noires représentent une tendance estimée à partir de régressions locales (lowess) et les bandes de couleur (rouge, vert, bleu) les intervalles de confiance.

Variabilité spatiale interannuelle

L'analyse de la production macrobenthique annuelle entre 2008 et 2010 issue des données acquises pendant le projet COLMATAGE porte sur des habitats légèrement différents de ceux établis dans CAPES. Les résultats présentés dans cette sous-section représentent une synthèse d'un chapitre de la thèse d'Erwan Saulnier (Saulnier, 2019). En effet, l'échantillonnage sur ces trois ans a porté sur des habitats beaucoup plus au large avec toutefois l'habitat E4 qui est comparable à celui de l'embouchure (EM) du projet CAPES. La production macrobenthique montre une variabilité interannuelle marquée de 2008 à 2010 en baie de Seine, avec des valeurs environ 2 à 3 fois plus élevée en 2008 et 2010 (752 et $673 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$, respectivement) qu'en 2009 ($262 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$). Cette tendance s'observe dans toutes les strates, bien qu'elle soit moins prononcée en particulier dans la Fosse Nord (Figure

⁴ Les productions sont corrigées selon le scénario 3 (Sc3) de la macrofaune, développé par L. Day (2020) dans le cadre de sa thèse. Ce scénario implique une correction mensuelle appliquée sur les P/B de 23% au printemps et de 2,5% en automne (détails au Tableau 3)

16). Tout comme dans la comparaison sur la série historique, la strate de l'embouchure demeure la strate la plus productive de la zone d'étude. Elle produit entre 62-74 % de la production totale de l'estuaire externe entre 2008 à 2010.

En plus de son hétérogénéité spatiale, la production montre également une forte dominance de certains taxons, en particulier les annélides (principalement des polychètes sédentaires) et, dans une moindre mesure, les mollusques (principalement des bivalves). Par conséquent, la tendance interannuelle des productions observées de 2008 à 2010 est déterminée en grande partie par les variations interannuelles de quelques espèces macrobenthiques, en particulier la polychète *Owenia fusiformis*, dont la production représentait 45 %, 23 % et 60 % du total des productions en 2008, 2009 et 2010, respectivement. Collectivement, les polychètes *Lagis koreni*, *Magelona johnstoni* et *Lanice conchilega* et les bivalves *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* représentent également un pourcentage élevé de la production macrobenthique totale de la nurricerie de la Seine (19 %, 31 % et 14 % en 2008, 2009 et 2010, respectivement). Inversement, la production des crustacés et des échinodermes (par exemple, les ophiures) était marginale (< 6 % et < 3 %, respectivement, de 2008 à 2010).

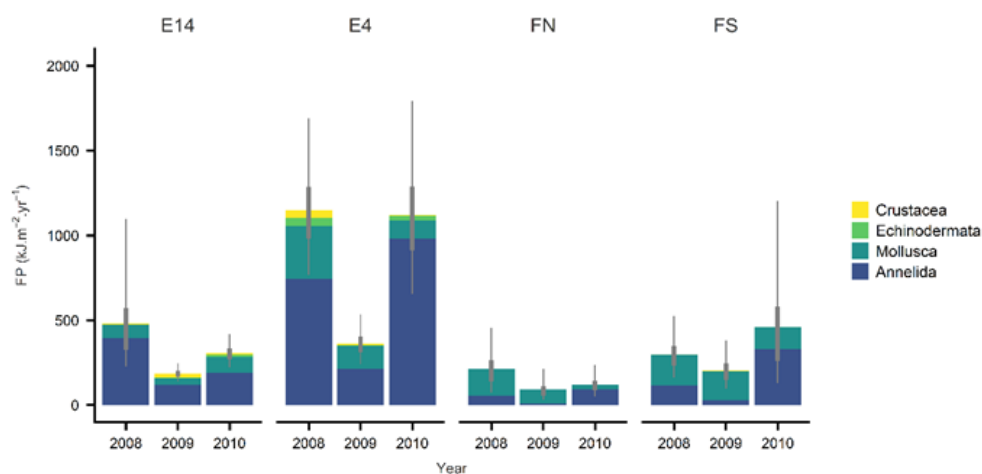


Figure 15 : Production de proies benthiques (FP, $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$) par taxon dans chaque strate du site d'étude de 2008 à 2010. Les lignes grises épaisses et fines représentent respectivement des intervalles de confiance de 50 % et 95 % estimés à l'aide de simulations de Monte-Carlo (in Saulnier *et al.*, 2019).

Variabilité spatio- saisonnière

Dans le cadre du projet CAPES l'estimation de la production de proies benthiques a intégré le compartiment de la méiofaune aux côtés de celui de la macrofaune. En effet, si les espèces d'invertébrés benthiques de la macrofaune sont couramment observées dans les contenus digestifs des poissons juvéniles benthodémersaux dans les nurriceries tempérées (Amara *et al.*, 2001 ; Dolbeth *et al.*, 2008 ; Le Mao, 1986 ; Morin *et al.*, 1999; ce projet), certaines espèces composant la méiofaune (Aarnio *et al.*, 1996 ; Andersen *et al.*, 2005 ; Pihl, 1985) s'observent également pour les plus petits individus. Par exemple, le gobie *Pomatoschistus* spp. est connu comme un consommateur de ce compartiment (Doornbos & Twisk, 1987 ; Pihl, 1985 ; Salgado *et al.*, 2004). La méiofaune se compose en grande partie de nématodes et de copépodes harpacticoïdes. Les harpacticoïdes ont été collectés dans le contenu stomacal de petits poissons juvéniles (Amara *et al.*, 2009 ; Andersen *et al.*, 2005) au début de la saison de croissance (entre mai et juin). Ils ont été inclus dans les estimations de la production en prenant 2 % de la biomasse totale de la méiofaune selon les proportions issues de la bibliographie (Chardy & Dauvin, 1992 ; Heip *et al.*, 1990). Les poids individuels moyens des

espèces nécessaires aux calculs sont également issus de la bibliographie (~1 µg, Heip *et al.*, 1984 ; Smol *et al.*, 1994 ; Widbom, 1984).

La production mensuelle a donc été estimée à partir des deux compartiments de proies potentielles. Le travail présenté dans cette partie représente une synthèse d'un chapitre du manuscrit de thèse de Louise Day (2020).

Dans l'Equation 1, la productivité (Π) ou également nommé le ratio production/biomasse (P/B) se réfère à la production de biomasse d'une population entière sur une année. Dans CAPES, nous avons dû estimer la production à deux périodes spécifiques (juin et octobre) avec une date d'échantillonnage par période. Pour ce faire, nous avons estimé le ratio P/B mensuel à l'aide d'un coefficient (β). La période de production (définie comme $dB/dt > 0$) des invertébrés benthiques dans les estuaires tempérés durant environ sept mois (mars-avril à septembre-octobre) (Beukema, 1974 ; Saulnier *et al.*, 2019), le ratio P/B n'est probablement pas constant au cours de cette période. Dans l'impossibilité de trouver des études sur les variations temporelles directes du rapport P/B pour des communautés d'invertébrés benthiques dans les estuaires tempérés, nous avons décidé d'adopter une approche de précaution en élaborant plusieurs scénarios (Tableau 3). Le premier scénario (Sc1) supposait que le rapport P/B était constant dans le temps. Le ratio annuel de production par rapport à la biomasse a simplement été divisé par le nombre de mois de la période de production (7 mois). Le second scénario (Sc2) supposait que le rapport P/B variait en fonction des variations de la biomasse relative (*i.e.* rapport entre l'estimation mensuelle et la moyenne annuelle), selon les coefficients saisonniers de Saulnier *et al.* (2020). Pour chaque mois, nous avons donc calculé le rapport de l'augmentation de la biomasse relative sur l'augmentation totale de la biomasse relative entre avril et septembre. β pour le début de la saison de croissance était la moyenne entre ce rapport en mai et juin (23 %) et β pour la fin de la saison de croissance était la moyenne entre ce rapport en août et septembre (2,5 %). La raison d'être de Sc2 était de fixer β de telle sorte que le ratio P/B soit à une valeur plus élevée au début de la saison de croissance qu'à la fin.

Dans certaines études, les copépodes harpacticoïdes montrent une saisonnalité dans leur abondance (Dahms & Qian, 2004 ; Rutledge et Fleeger, 1993) avec les densités les plus élevées pendant la saison chaude (Dahms & Qian, 2004). β pour les harpacticoïdes a été fixé de manière similaire au β pour la macrofaune dans Sc1 et Sc2. Cependant, les copépodes méiobenthiques ont un turnover plus court et se reproduisent régulièrement (Coull & Vernberg, 1975). Par conséquent, un troisième scénario a été testé (Sc3) supposant l'absence de saisonnalité dans la productivité des harpacticoïdes mais un maintien d'une saisonnalité dans la productivité des invertébrés de la macrofaune.



Tableau 2 : Résumé des scénarios de production utilisés avec les coefficients β associés au début et à la fin de la saison de croissance. M: macrofaune; h: harpacticoïdes (copépodes méiobenthiques). D'après Day (2020).

	Brief description	β		References
		Beginning	End	
Sc1	Productivité (P/B ratio) constant dans le temps <i>i.e.</i> aucune saisonnalité	$\frac{1}{7}$ pour les deux périodes M et h		
Sc2	Productivité (P/B ratio) variant dans le temps pour la macrofaune (M) et les copépodes harpacticoïdes (h)	23 % M et h	2.5 % M et h	Beukema, 1974; Dahms and Qian, 2004; Saulnier et al., 2018
Sc3	Productivité (P/B ratio) variant dans le temps seulement pour la macrofaune (M)	M: 23 % h: $\frac{1}{7}$	M: 2.5 % h: $\frac{1}{7}$	Beukema, 1974; Coull and Vernberg, 1975; Saulnier et al., 2018

Les scénarios relatifs à la saisonnalité du ratio P/B ont fortement influencé les estimations de la Production Alimentaire (*i.e.* production de proies) au cours des deux périodes, c'est-à-dire au début et à la fin de la saison de croissance des poissons juvéniles en nurserie (Figure 17). Dans le scénario 1 (pas de saisonnalité dans le rapport P/B), les estimations de la production étaient du même ordre de grandeur pour les deux périodes. Les estimations de la production à la fin de la saison de croissance étaient légèrement plus élevées qu'au début. Sous le scénario 2 (P/B varie selon les saisons) et le scénario 3 (P/B varie selon les saisons uniquement pour les espèces de la macrofaune), les estimations de la production étaient largement plus élevées au début de la saison de croissance qu'à la fin. Les différences entre les périodes ont été accentuées sous le scénario 2, car la productivité des harpacticoïdes était également plus élevée au début de la saison de croissance, contrairement au scénario 3 (Figure 17).

Toutefois, pour les scénarios les plus vraisemblables, c'est-à-dire avec une correction pour la saisonnalité de la macrofaune benthique (Sc2 et Sc3, Figure 17), les habitats les plus productifs sont encore une fois l'embouchure et les vasières intertidales, notamment



printemps. La production des copépodes harpacticoïdes représentent jusqu'à 50% de la production benthique totale des vasières intertidales.

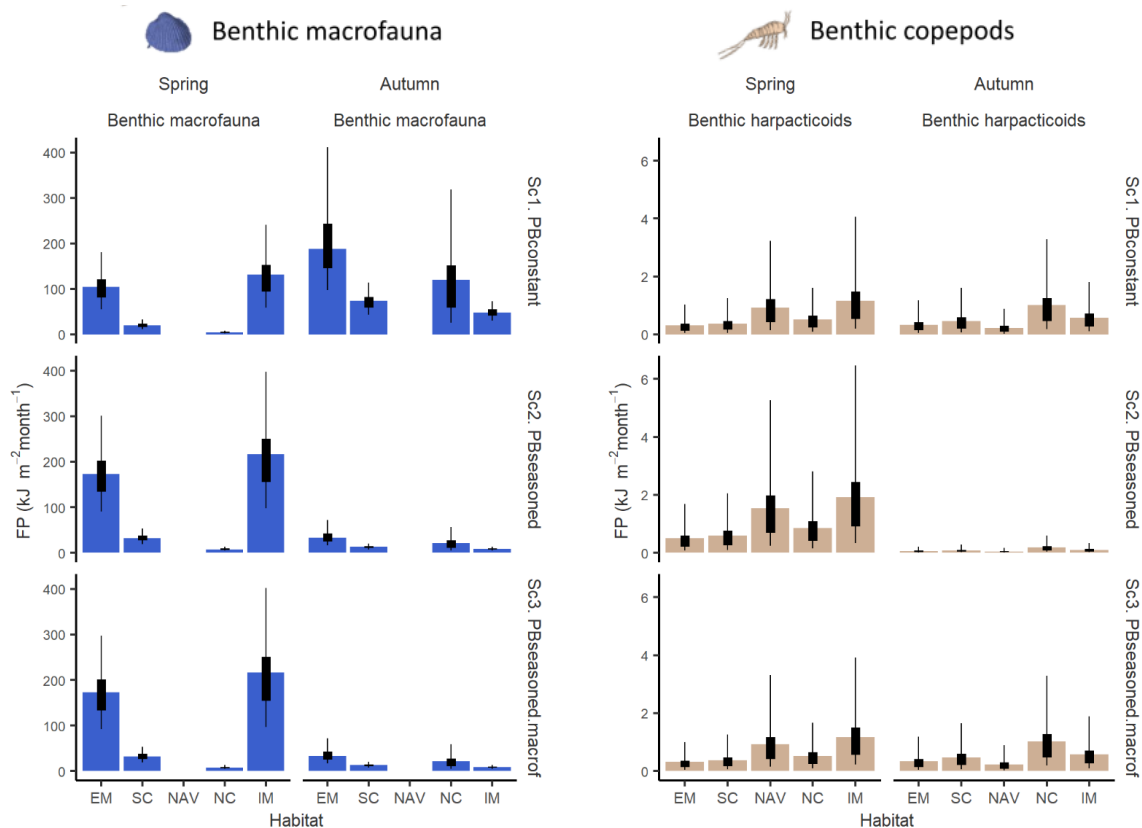


Figure 16 : Production de proies rapportée à la surface de l'habitat (en $\text{kJ m}^{-2} \text{mois}^{-1}$) au début et à la fin de la saison de croissance des poissons juvéniles. Scénario 3 : estimation tenant compte de la saisonnalité de la production de la macrofaune (bleu), mais pas de celle des copépodes harpacticoïdes (marron). Les lignes noires épaisses représentent 50 % de l'intervalle de confiance et les lignes noires fines, l'intervalle de confiance de 95 % de la production totale estimée par les simulations de Monte Carlo. Le début de la saison de croissance des poissons juvéniles dans la nurricerie correspond à la fin mai/juin (ici printemps) et la fin la période de forte croissance en septembre/octobre (ici automne) (Day, 2020). EM : Embouchure ; SC : South Channel ; NAV : Navigation Channel ; NC: North Channel; IM: Intertidal Mudflats.

A retenir

- ✓ La production macrobenthique disponible pour les juvéniles de poissons est empreinte d'une saisonnalité : le printemps est généralement identifié comme plus productif que la fin de l'été/début automne ;
- ✓ La variabilité spatiale inter-habitats montre des valeurs de densités et/ou production entre 3 (zooplancton) et 100 fois (macrofaune) plus élevées sur les vasières intertidales que sur les autres habitats. Ces valeurs sont particulièrement fortes au printemps. L'embouchure présente systématiquement de fortes densités de poissons et valeurs de production de la faune macrobenthique ;
- ✓ Le projet CAPES a pu estimer la production de la méiofaune benthique. Sous l'hypothèse que la biomasse des copépodes harpacticoïdes compte pour plus de 2% de la biomasse de la méiofaune, il a été estimé que ces copépodes représentent en moyenne 1% de la production benthique totale des vasières intertidales.

4 Fonctionnement trophique de l'estuaire externe de la Seine

4.1 Éléments méthodologiques préliminaires

Le fonctionnement trophique de l'estuaire aval et externe de la baie de Seine a été appréhendé dans ce travail par l'utilisation couplée de deux techniques complémentaires, l'analyse des contenus digestifs des 4 espèces de poissons et l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote.

L'analyse des contenus stomacaux permet une analyse précise de l'ingestion, notamment car il est possible d'identifier les proies à des niveaux taxonomiques précis (sous réserve de l'état de digestion) et de les dénombrer. Cette technique souffre cependant d'une faible résolution temporelle. Du fait de la digestion, seule l'alimentation immédiate peut être prise en compte. Cela peut donc induire à une surestimation de certaines proies anecdotiques, ou de proies possédant des tissus durs. Une vision robuste de l'alimentation basée sur les contenus stomacaux demande donc un effectif assez important (Baker *et al.*, 2014).

D'un autre côté, l'approche isotopique se base sur l'intégration de la composition des proies dans les tissus du prédateur. Elle informe donc sur l'alimentation moyenne sur une période plus longue, mais ne permet généralement pas une aussi grande précision taxonomique. L'approche la plus classique en écologie trophique couple le carbone et l'azote, du fait des propriétés différentes de ces deux éléments. Le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) varie peu entre deux niveaux trophiques. Il est donc possible d'utiliser cet élément comme un marqueur de l'origine de la matière organique. Dans un estuaire, il est ainsi possible de discriminer l'importance des sources terrigènes (généralement marquées par des valeurs très négatives) de la production phytoplanctonique marine ou du microphytobenthos dans les vasières (Liénart *et al.*, 2017; Savoye *et al.*, 2003). Au contraire, le rapport isotopique de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) varie de manière plus importante avec le niveau trophique. Des valeurs élevées pour ce rapport seront donc le reflet d'un niveau trophique élevé. La quantification de l'importance des proies n'est par ailleurs pas directe, et nécessite l'utilisation de modèles, dits de mélanges, qui permettent de retrouver la contribution relative de différentes proies au régime alimentaire d'un prédateur, sur la base de leurs compositions isotopiques respectives (Phillips *et al.*, 2014). La démarche couplant l'analyse des isotopes stables et celle des contenus stomacaux est devenue assez classique (*e.g.* Cresson *et al.*, 2014). Cependant, de par la possibilité de mesurer les mêmes grandeurs ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) sur l'ensemble des composants du réseau trophique, depuis les producteurs primaires jusqu'aux consommateurs (invertébrés et juvéniles de poissons ici), l'approche isotopique permet une vision d'ensemble intégrée dans le temps et l'espace des flux de matière au sein du réseau trophique de l'estuaire de Seine.

4.2 Analyse comparative des réseaux trophiques au sein de chaque habitat

4.2.1 Biplots isotopiques des différentes strates/saison

Au total, près d'un millier d'individus, appartenant à 8 groupes taxonomiques (7 groupes d'invertébrés et poisson) ont été inclus dans le volet d'analyses isotopiques de ce travail (Annexe 3). Concernant les poissons, les analyses ont été réalisées sur le muscle dorsal, conformément à l'approche la plus classique (Pinnegar & Polunin, 1999). Pour les invertébrés, ils ont été disséqués de manière à retirer les tissus dont l'analyse pourrait biaiser les résultats (cuticule des crustacés, coquilles de bivalves etc.). Si nécessaire, plusieurs individus comparables ont été regroupés afin d'atteindre la masse nécessaire à la réalisation d'une analyse.

Pris globalement, les résultats montrent tout d'abord un gradient marqué pour l'azote. Les valeurs les plus faibles sont observées pour les bivalves (en moyenne $9,67 \pm 1,37 \text{ ‰}$) et les échinodermes ($9,88 \pm 0,37 \text{ ‰}$), conformément à la position de ces groupes à des niveaux trophiques bas. Pour autant, ces deux groupes diffèrent concernant leur signature en carbone, avec des valeurs clairement plus faibles pour les bivalves ($-19,48 \pm 1,41 \text{ ‰}$) que pour les échinodermes ($-16,81 \pm 0,95 \text{ ‰}$). Les valeurs isotopiques pour les gastéropodes ($-17,81 \pm 1,63 \text{ ‰}$) sont par ailleurs comparables à celles des échinodermes. Les crustacés ont un $\delta^{15}\text{N}$ moyen plutôt faible ($12,67 \pm 2,86 \text{ ‰}$), mais l'écart-type élevé témoigne de la grande diversité des comportements trophiques au sein de ce groupe comme en attestent les valeurs élevées mesurées des crevettes *Palaemon longirostris* ($\delta^{15}\text{N} = 16,32 \pm 0,92 \text{ ‰}$) ou *Crangon crangon* ($14,35 \pm 1,71 \text{ ‰}$) prédatrices d'amphipodes ou de mysidacés. Au contraire, la valeur la plus faible pour ce groupe est mesurée pour un individu de l'espèce de cumacé *Diastylis bradyi* ($6,28 \text{ ‰}$). Cette valeur serait cohérente avec la consommation de diatomées déjà observée chez une autre espèce de ce genre (Blazewicz-Paszkowycz & Ligowski, 2002). Ce groupe a également une valeur très peu négative en carbone ($-13,78 \text{ ‰}$), qui est cohérente avec la consommation de diatomées du microphytobenthos (Riera, 2007). La dispersion des valeurs pourrait aussi témoigner de l'importance de la détritivorie au sein de ce groupe. Enfin, les valeurs les plus élevées sont retrouvées pour les poissons et les céphalopodes. La signature du bar ($15,79 \pm 1,02 \text{ ‰}$) est largement plus élevée que celle des autres espèces de poisson (sole : $13,67 \pm 0,96 \text{ ‰}$; merlan : $13,54 \pm 1,79 \text{ ‰}$; plie : $12,82 \pm 0,85 \text{ ‰}$) et des céphalopodes ($13,77 \pm 1,95 \text{ ‰}$). Ces valeurs sont cohérentes avec l'alimentation de ces espèces : notamment pour les poissons, basée sur la consommation de proies de niveau trophique intermédiaire ou élevé, tel que les crustacés ou les poissons pour le bar et le merlan, ou de niveau plus faible pour la plie et la sole (cf. Section 4.3 sur l'analyse des contenus stomacaux). Concernant le $\delta^{13}\text{C}$, trois patrons sont observés. Les deux espèces de poissons plats ont des signatures plutôt élevées ($-17,82 \pm 1,13 \text{ ‰}$ pour la plie, $-18,14 \pm 1,17 \text{ ‰}$ pour la sole) (Figure 18). Cela est également cohérent avec la nature benthique et avec les proies de ces espèces. Au contraire, le bar a une signature parmi les plus négatives ($-19,09 \pm 1,69 \text{ ‰}$), qui pourrait tracer une alimentation sur un réseau trophique plus dépendant des apports fluviaux et / ou des proies pélagiques. Enfin, le merlan a des signatures isotopiques intermédiaires ($-18,01 \pm 1,70 \text{ ‰}$), cohérentes avec la capacité des espèces prédatrices d'être globalement généralistes, et ainsi de pouvoir se situer au sommet des différentes voies trophiques d'un écosystème (Rooney *et al.*, 2006).

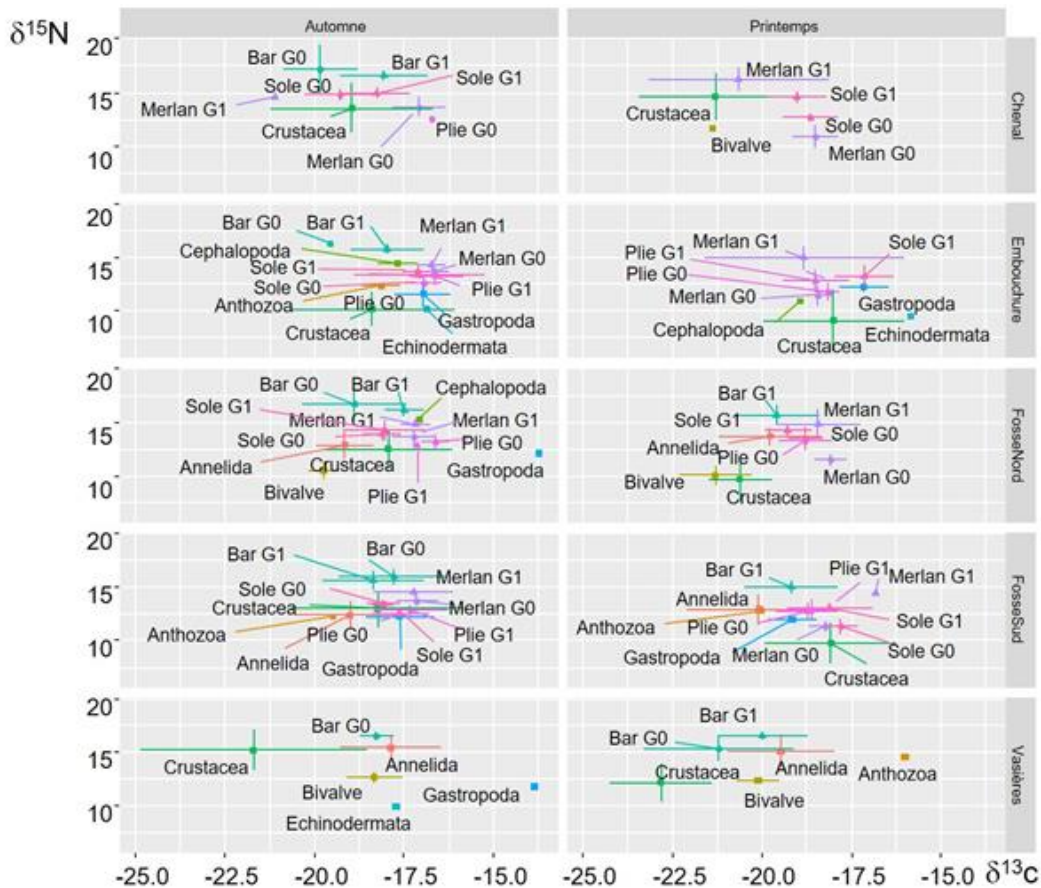


Figure 17 : Compositions isotopiques moyennes (carbone $\delta^{13}\text{C}$ en abscisses, azote $\delta^{15}\text{N}$ en ordonnées) pour les invertébrés et les poissons (G0 et G1 séparées), aux deux saisons et dans les 5 habitats.

4.2.2 Analyses des indices de diversité isotopique entre les strates

En partant du principe que les signatures isotopiques sont un reflet de l'alimentation, la diversité isotopique peut donc être vue comme un reflet de la diversité trophique (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007). Il est donc possible de définir des indices basés sur les isotopes stables, qui permettent de décrire la structure trophique des assemblages ou de quantifier sa diversité et sa redondance (Layman *et al.*, 2007 ; Brind'Amour & Dubois, 2013 ; Cucherousset & Villéger, 2015). Ici aussi, la possibilité de disposer à la fois de données qualitatives décrivant la composante trophique (compositions isotopiques) et quantitatives permettant d'appréhender l'importance relative de chaque espèce ou groupe d'espèces (biomasses) est une véritable valeur ajoutée de ce projet. Il y a en effet assez peu de jeu de données similaires disponibles dans la littérature, notamment si l'on considère les assemblages macrobenthiques.

Trois types d'indices sont disponibles et permettent de décrire différentes facettes de la diversité trophique. (1) L'indice de richesse isotopique (IRic, pour Isotopic Functional Richness dans ce rapport) apporte une information sur la largeur de la niche isotopique, donc par extension de la niche trophique. Des valeurs faibles pour cet indice peuvent être le reflet d'une sous-utilisation des ressources disponibles. (2) L'indice de divergence isotopique (IDiv et IDis dans ce rapport) informe sur la manière dont l'espace isotopique est occupé par les espèces. Des valeurs fortes pour cet indice indiquent que les espèces à forte biomasse occupent des positions extrêmes de l'espace isotopique. Ecologiquement parlant, cela traduit une prédominance des espèces spécialistes. Au contraire, des valeurs faibles témoignent d'une

concentration de la biomasse au sein de quelques espèces généralistes, situées au milieu de l'espace. Enfin (3), les indices d'équitabilité isotopique (IEve et IUni, dans ce rapport) témoignent de l'homogénéité de la répartition des espèces dans l'espace isotopique. Des valeurs fortes pour ces indices peuvent être synonymes de forte productivité, stabilité et résilience des communautés (Rigolet *et al.*, 2015). Dans cette approche, il est classique de transformer la représentation isotopique classique (e.g. Figure 19) en y incluant la biomasse dans la taille des points. Dans le cas présent, cette représentation permet tout d'abord de confirmer les différences de diversité faunistique entre habitats, et notamment la plus grande diversité spécifique dans l'embouchure aux deux saisons. Ces représentations illustrent également l'importance des bivalves *Barnea candida* et *Cerastoderma edule* dans les deux fosses en automne, et dans la Fosse Sud au printemps, dont les biomasses sont supérieures d'un ordre de grandeur à celles des autres espèces (Figure 19a). Le retrait de ces espèces dominantes permet de mettre en évidence l'importance d'autre espèces, comme *Owenia fusiformis* et *Mytilus edulis* dans l'embouchure, *Tritia reticulata* dans l'embouchure et la Fosse Sud ou *Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana* dans les vasières intertidales de l'amont (Figure 19b). Par rapport aux descriptions de la communauté présentées dans les chapitres précédents, il convient cependant de se rappeler que seules les espèces pour lesquelles des données de biomasse et des données isotopiques ont été mesurées sont incluses.

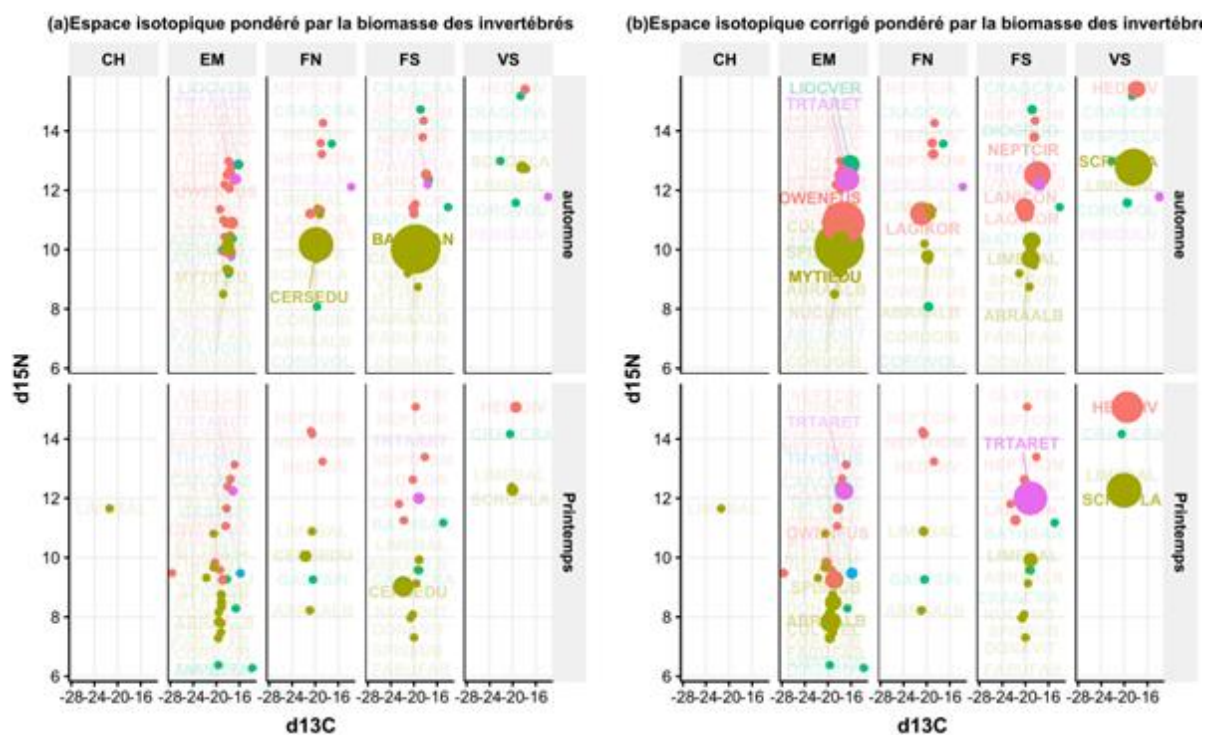


Figure 18 : Biplot fonctionnel des communautés benthiques aux deux saisons et dans les 5 habitats (CH : Chenal, EM : Embouchure, FN : Fosse Nord ; FS : Fosse Sud, VS : Vasières avec (graphique de droite) ou sans (à gauche) les espèces ultra dominantes (*C. edule* et *B. candida*)). La taille du point et la transparence de son étiquette est proportionnelle à la biomasse de chaque espèce. Les espèces sont référencées par les 4 premières lettres de leur nom de genre et les 3 premières lettres de leur nom d'espèce. Par exemple, OWENFUS désigne le polychète *Owenia fusiformis*.

L'analyse des indices isotopiques permet aussi de préciser le fonctionnement trophique propre à chaque habitat (Figure 20). Ainsi, la valeur la plus élevée observée pour la richesse isotopique dans l'embouchure au printemps est cohérente avec la diversité taxonomique observée dans cet habitat, où coexistent des espèces de plusieurs groupes trophiques, et où les productions primaires terrestres et marines peuvent alimenter les réseaux trophiques. Les valeurs plus élevées observées au printemps pour cet indice dans l'embouchure et la Fosse

Sud sont également cohérentes avec l'augmentation attendue de production à cette saison. Au contraire, la diminution massive de richesse isotopique observée dans les vasières, qui s'accompagne par ailleurs d'une augmentation des deux indices de divergence est cohérente avec une baisse de diversité trophique dans cet habitat, du fait de la dominance quasi exclusive d'*Hediste diversicolor* et de *Scrobicularia plana*.

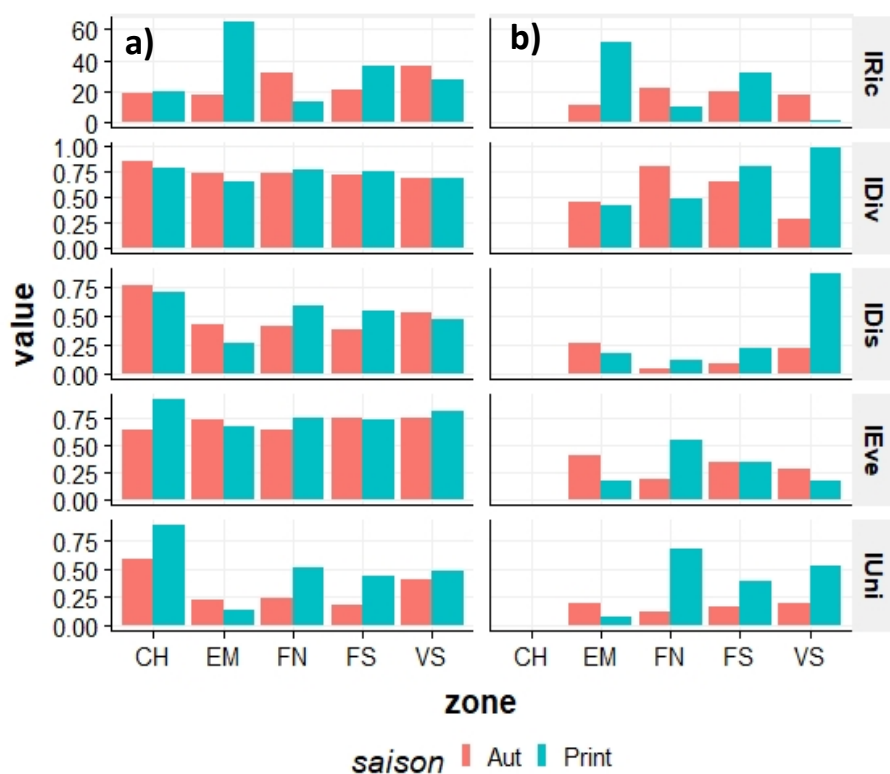


Figure 19 : Indices fonctionnels isotopiques calculés sur les espèces de la macrofaune benthique, (a) non pondérés ou pondérés (b) par la biomasse, aux deux saisons (rouge : automne, bleu : printemps) et dans les 5 habitats. L'absence d'indices pondérés dans le chenal est due à l'absence de données de biomasse dans cet habitat.

De même, les valeurs très faibles pour les indices d'équitabilité observées en automne sont très largement forcées par le déséquilibre de biomasse dans l'assemblage, soit du fait de la dominance de certaines espèces (Fosses Nord et Sud), soit du fait des faibles biomasses des espèces pour lesquelles nous avons des données (Embouchure et Vasières). Cet effet de la biomasse est confirmé par la diminution des valeurs lorsque les biomasses sont prises en compte. Il y a donc assez peu de redondance trophique au sein de l'ensemble des habitats en automne. Au contraire, les valeurs plus élevées au printemps, notamment dans les fosses (IUni et IEve) et les vasières (IUni) seraient là aussi cohérentes avec une plus grande production à cette saison. Pour les vasières, les fortes productions printanières peuvent s'expliquer par les fortes biomasses de *S. plana* et d'*H. diversicolor* au printemps.

4.3 Stratégies alimentaires & connaissances écologiques sur les différentes espèces

4.3.1 Eléments généraux sur l'alimentation des espèces de poissons

Au total, le travail d'analyse des contenus stomacaux a porté sur un total de plus de 1 600 individus (Tableau 3). Les pourcentages de vacuité sont relativement faibles (systématiquement inférieurs à 10% lorsque l'on considère conjointement l'ensemble des microhabitats de l'estuaire), ce qui est cohérent avec l'importance trophique de l'estuaire de Seine pour les juvéniles, qui y trouvent une ressource alimentaire importante. Les informations détaillées figurent dans le tableau Annexe 3.

Tableau 3 : Récapitulatif de l'effort d'échantillonnage des contenus stomacaux, par espèce et par saison. Le tableau détaillé, présentant les valeurs par espèce, saison, zone et groupe d'âge figure en Annexe 3.

Espèce	Saison	Estomacs non vides	Estomacs vides	Total	Vacuité (%)
Bar	Printemps	135	12	147	8.2
	Automne	257	18	275	6.5
	Total	392	30	422	7.1
Merlan	Printemps	113	9	122	7.4
	Automne	252	26	278	9.4
	Total	365	35	400	8.8
Plie	Printemps	138	1	139	0.7
	Automne	130	6	136	4.4
	Total	268	7	275	2.5
Sole	Printemps	299	3	302	0.7
	Automne	241	4	245	1.6
	Total	541	7	547	1

De manière générale, et pour l'ensemble des espèces à l'exception de la sole G0, le nombre de proies par estomac est largement plus élevé au printemps qu'en automne (Figure 21). Cela est en cohérence avec les estimations de production benthique près de 2 fois supérieures au printemps (Section 3.1.1) et pourrait être le reflet d'une disponibilité plus importante de proies à cette saison. Il est également possible que la plus petite taille des proies à cette saison (B. Chouquet, obs. pers.) implique la consommation d'un plus grand nombre de proies pour atteindre les besoins

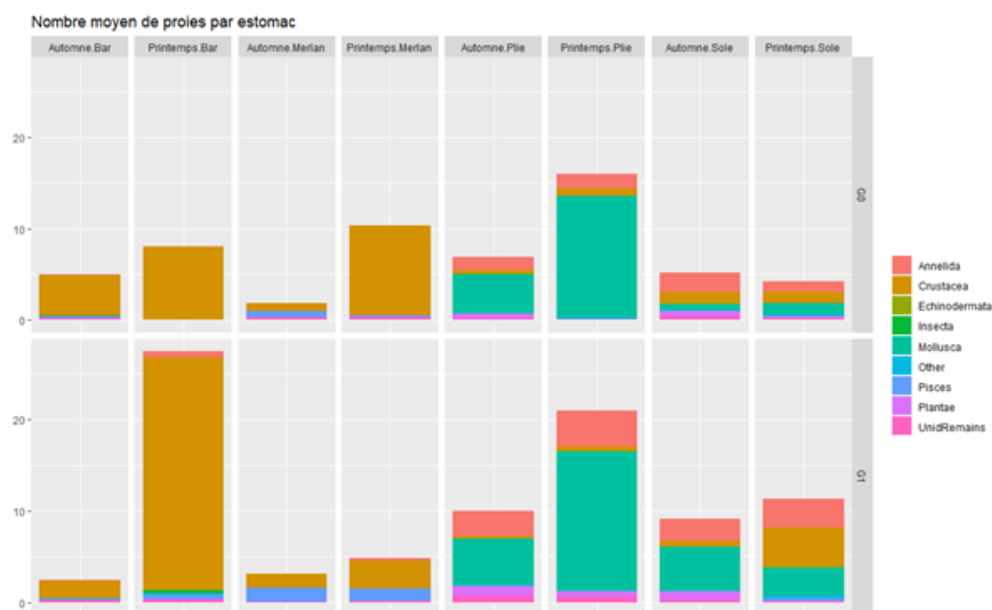


Figure 20 : Nombre moyen de proies par estomac (nombre total de proies divisé par le nombre d'estomacs non vides) selon les saisons et les espèces. Le groupe « other » regroupe 7 phyla qui représentent une part minoritaire de l'alimentation (i.e. bryozoaires, cnidaires, foraminifères, nématodes, plathelminthes et spongiaires). UnidRemains : résidus dont l'état de digestion était trop avancé pour permettre l'identification et l'inclusion dans les groupes taxonomiques.

L'analyse des contenus stomacaux permet de mettre en évidence des différences majeures d'alimentation entre les espèces, et sépare clairement les poissons ronds des poissons plats (Figure 22). L'alimentation des poissons plats se base plutôt sur les mollusques et les annélides. L'alimentation de la sole est marquée par des variabilités saisonnières et ontogéniques fortes alors celle de la plie est basée sur les bivalves, avec peu d'effet de la saison, de la zone ou de l'ontogénie. Pour les poissons ronds, l'alimentation est principalement basée sur les crustacés et les poissons. Les crustacés représentent plus de 50% des proies identifiables pour ces deux espèces. L'ontogénie est le principal facteur de variation de l'alimentation pour les deux espèces même si l'alimentation du merlan est plus variable que celle du bar. Des variations ontogéniques, spatiales et saisonnières sont par contre observées pour les deux espèces lorsque les proies sont considérées au niveau taxonomique le plus bas possible.

Pour le **bar**, la part des crustacés varie peu entre G0 et G1 (~90% des proies totales) mais les espèces consommées sont différentes. Les G0 basent ainsi leur alimentation essentiellement sur les amphipodes gammaridés (25 % de la totalité des proies des G0 dans tous les habitats aux deux saisons), les copépodes calanoides (21%) et les autres copépodes (11%). Dans la mesure où la majorité des G0 ont été collectés dans les vasières (110 individus sur 213), ce régime alimentaire global est largement forcé par le patron observé dans cet habitat. Les crustacés sont en effet la proie principale dans tous les habitats pour les deux stades, mais les G0 consomment plutôt des mysidacés dans le chenal (33%), la Fosse Nord (18%) et sont des proies secondaires dans la Fosse Sud (8%) où les cirripèdes sont principalement consommés (29%). Pour les G1, les proies principales sont les amphipodes corophiidés (29% au total, dont 27% pour *Corophium volutator*) et l'isopode *Lekanesphaera* sp. (14%), auquel il convient de rajouter l'ensemble des malacostracés qui n'ont pu être déterminés plus précisément (9%). Ici également, l'influence des vasières est forte puisque ces deux proies sont essentiellement retrouvées dans les estomacs des poissons collectés dans cet habitat. Les corophiidés représentent ainsi 62% des proies consommées dans cet habitat, et

Lekanesphaera sp., 34%. Dans les autres habitats, les groupes principaux dans l'alimentation sont les crangonidés, notamment *Philocheras* sp. dans le chenal (50%), l'ensemble des crangonidés (20%) dans l'embouchure (20%), la Fosse Nord (18%) et la Fosse Sud (17%) et les mysidacés (19 % dans la Fosse Nord, 15% dans la Fosse Sud). Il n'y a par ailleurs ni de variation saisonnière majeure de l'importance des crustacés : ils représentent toujours plus de 80% de l'alimentation des bars des deux groupes aux deux saisons, et notamment la totalité des proies observées dans les estomacs des G0 au printemps.

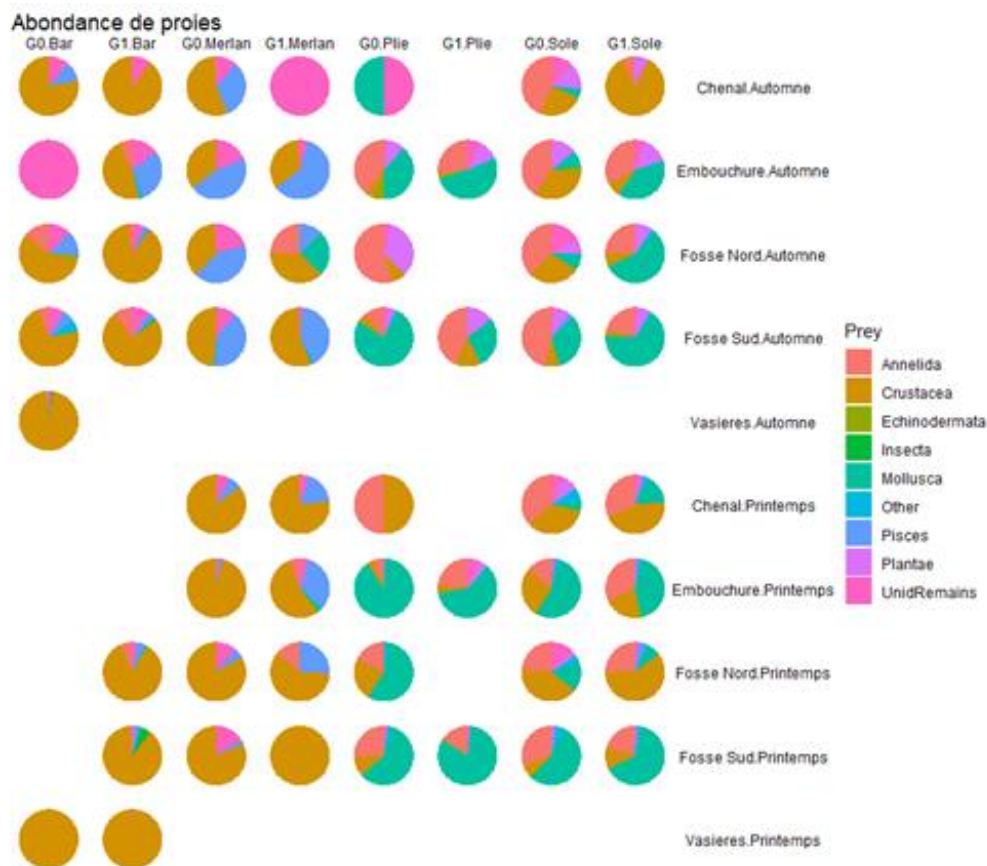


Figure 21 : Variation spatiale, saisonnière et ontogénique de l'alimentation des 4 espèces en baie de Seine. Le groupe « other » regroupe 7 phyla qui représentent une part minoritaire de l'alimentation (i.e. bryozoaires, cnidaires, foraminifères, nématodes, plathelminthes et spongiaires). L'alimentation est exprimée en pourcentage d'abondance⁵

Pour le **merlan**, les crustacés représentent 80% des proies pour les G0 (dont 25% de brachyours, et 18% de calanoides) et 54% pour les G1. Les groupes consommés par les G1 sont les crangonidés (~25% de l'alimentation totale), les mysidacés (6%), ou les caridés (5%). Les poissons sont aussi une proie importante, notamment pour les G1 où ce groupe représente environ 40% des proies, même si le niveau de dégradation ne permet pas une identification plus précise. La différence entre bar et merlan réside également dans la variation saisonnière de l'alimentation des merlans. Au printemps, les crustacés sont une proie majeure, qui représente 95 et 63 % de l'alimentation des G0 et des G1 respectivement. L'importance de la piscivorie varie également entre les saisons : la consommation de poissons est ainsi moins importante au printemps (2 et 26 % de l'alimentation des G0 et de G1) qu'en automne (39 et 47%).

⁵Le pourcentage d'abondance se calcule comme le nombre total de proies d'un phylum compté dans les estomacs d'un ensemble (ici la combinaison de l'espèce de prédateur, de la saison, de la zone et du groupe d'âge) divisé par le nombre total de proies retrouvé dans les estomacs de cet ensemble.

Pour **les poissons plats**, l'alimentation se base quasi exclusivement sur les mollusques et les annélides. Les mollusques représentent notamment la part majeure de l'alimentation des plies (76 et 66 % de l'alimentation des G0 et des G1), complétée par les annélides (13 et 21 %). Les mollusques principalement consommés sont des bivalves, dont une grande part n'est pas identifiable (22% et 11% pour les G0 et les G1), car la **plie** consomme souvent le siphon qui dépasse du sédiment (B. Chouquet, obs. pers.). La consommation est importante toute l'année, même si la consommation de bivalves augmente au printemps pour les deux groupes. Les espèces de bivalves *Mya* sp. (21% pour les G0 et 5% pour les G1), *Cerastoderma edule* (17% et 23%), *Phaxas pellucidus* (8% et 5%), *Abra alba* (1% et 11 %) sont également consommés. Ces chiffres montrent l'effet limité de l'ontogénie au niveau taxonomique élevé, mais montrent au contraire que certaines espèces de bivalves disparaissent de l'alimentation avec la croissance. Il y a également peu d'effet spatial et temporel vu que les bivalves sont toujours les proies principales dans l'alimentation des G0 (de 40 à 90%) et des G1 (de 50 à 80%), dans tous les habitats et aux deux saisons. Les seules exceptions sont pour les G0 de la Fosse Nord et les G1 de la Fosse Sud en automne où les annélides dominent. Cependant, la faible diversité alimentaire dans ce cas (24 proies retrouvées au total dans 23 estomacs pour les G0, 7 proies dans 4 estomacs pour les G1) rend ce résultat peu représentatif.

Les soles ont au contraire une alimentation plus diversifiée. Les annélides (35% et 27 % pour les G0 et les G1), les crustacés (26% et 27 %) et les mollusques (21 et 36 %) ont une contribution importante à l'alimentation de cette espèce. En conséquence, peu de proies ont des contributions importantes lorsqu'on les considère à des niveaux taxonomiques fins. Seuls la polychète *Polydora ciliata* (14% pour G0), les bivalves non déterminés (12% pour les G0 et 15% pour les G1), et *C. edule* (10% pour les G1) contribuent à plus de 10 % à l'alimentation des G0. Cette variabilité se retrouve également au niveau saisonnier. Un patron alimentaire comparable est quand même observé : une proie principale en automne - les annélides (42%) pour les G0 et les mollusques (52%) pour les G1 – et la consommation en proportion équivalente (30 à 40%) de crustacés, d'annélides et de mollusques pour les deux groupes au printemps.

Par ailleurs, l'analyse comparative de l'abondance relative des proies dans les estomacs des poissons plats et dans l'environnement, réalisée dans le cadre du stage de M2 d'Alexandra Engler (Engler, 2019), permet d'affiner cette différence alimentaire entre soles et plies. Elle montre en effet que chez la plie, la prépondérance des bivalves n'est pas liée à la présence de cette proie dans l'environnement, vu que la part des bivalves dans l'alimentation est toujours supérieure à la part dans l'environnement. Graphiquement (Figure 23), les bivalves se situent toujours en haut à droite de la ligne médiane. Au contraire, pour les soles, la plupart des proies sont proches de la ligne, ce qui témoigne d'une alimentation assez opportuniste, basée sur les proies présentes dans l'environnement, conformément à ce qui a pu être montré dans d'autres nourriceries (Darnaude *et al.*, 2001; Kopp *et al.*, 2013). Ces différences pourraient s'expliquer par des différences morphologiques, sensorielles ou comportementales, qui permettraient une plus grande plasticité trophique pour les soles.

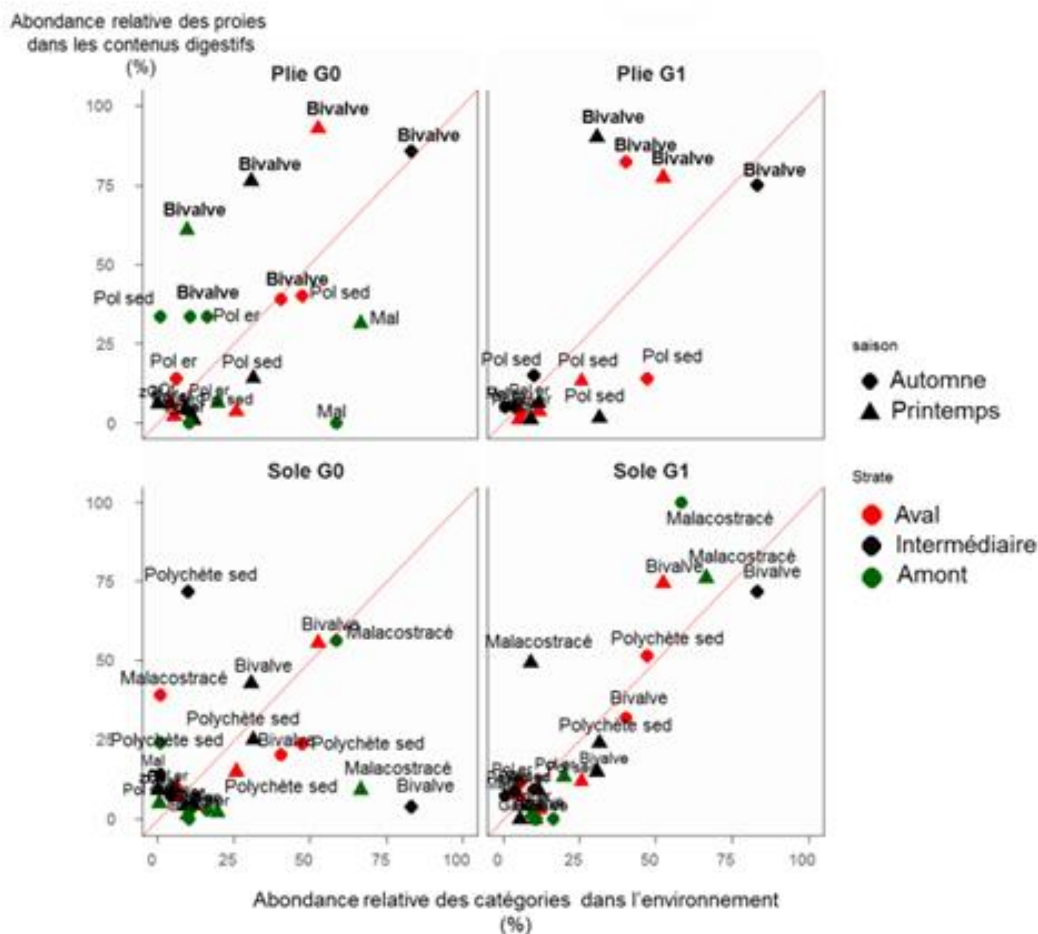


Figure 22 : Comparaison des abondances relatives dans l'environnement (en abscisses) et dans les contenus digestifs (en ordonnées). Les points situés au-dessus de la droite oblique représentent les groupes dont l'abondance est plus élevée dans les contenus stomacaux et ceux situés en dessous, les groupes dont l'abondance est plus élevée dans l'environnement

4.3.2 Contribution des différents habitats au régime alimentaire des juvéniles de poissons

L'échantillonnage réalisé dans le cadre du projet CAPES cumule des données dans chaque habitat sur la composition des communautés benthiques, les signatures isotopiques des poissons et des invertébrés et l'alimentation des poissons. Il permet de mieux comprendre l'importance relative de chaque habitat dans l'alimentation des 4 espèces, en utilisant opportunément les propriétés propres à chaque analyse (contenus digestifs, isotope stable), notamment leurs résolutions temporelles et taxonomiques différentes. Le travail présenté dans cette partie représente une synthèse d'un chapitre de la thèse de Louise Day (2020). L'approche vise à comprendre comment l'environnement (appréhendé par la diversité taxonomique ou isotopique des proies) se reflète dans l'alimentation des poissons, via leurs contenus stomacaux, ou leurs signatures isotopiques. Ces approches impliquent cependant que la communauté des proies potentielles montre des différences taxonomiques ou isotopiques entre habitats ou le long d'un gradient. L'utilisation de modèles de mélange isotopique a également permis de quantifier l'importance relative de chacun des habitats dans l'alimentation des poissons. Adapté au cas présent, l'hypothèse d'utilisation de ces modèles est que plus un habitat contribue à l'alimentation d'un poisson, plus le poisson aura une

signature isotopique proche de celle des invertébrés dans cet habitat, après prise en compte des facteurs de fractionnement entre proie et prédateur. Cet outil est puissant car il permet par exemple d'attester la consommation de proies dans un habitat pour une espèce pêchée dans un autre habitat. Elle impose néanmoins l'existence d'un contraste isotopique suffisant pour différencier les habitats. C'est seulement entre les deux fosses qu'il n'a pu être établi, elles ont donc été regroupées en un même ensemble.

A l'image des résultats obtenus pour l'alimentation, l'analyse du chevauchement / similarité entre contenus stomacaux et communautés benthiques sépare de nouveau les poissons ronds des poissons plats. Ainsi pour la sole et la plie, les pourcentages de similarité sont la plupart du temps les plus forts pour les cases sur la diagonale. Les pourcentages de similarité au sein d'un habitat s'échelonnent entre 60 et 98%, ce qui confirme une alimentation locale (Figure 24).

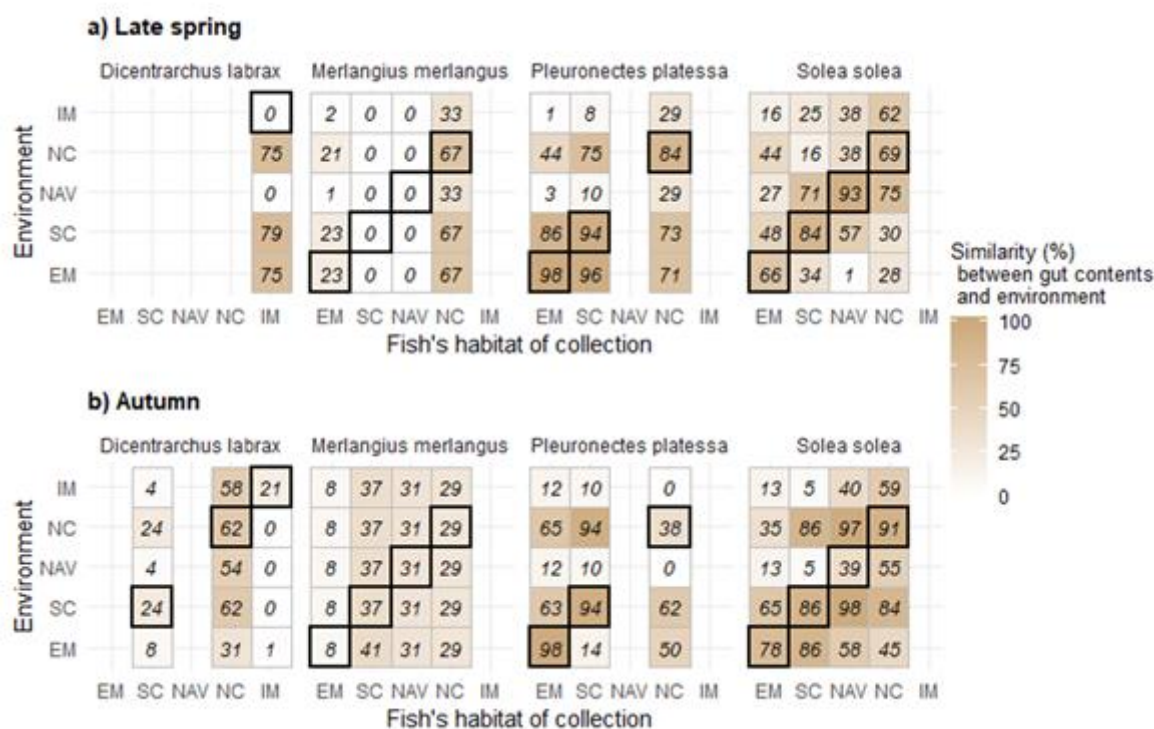


Figure 23 : Pourcentage de similarité entre contenu stomacal (sur l'axe horizontal) et communauté benthique (macro- et suprabenthos, axe vertical). La diagonale (case avec une bordure plus épaisse) représente l'alimentation locale. Figure issue de Day et al. (2020).

L'approche isotopique permet cependant de mettre en évidence un gradient spatio-temporel pour la plie. Au printemps, les vasières intertidales contribuent fortement à l'alimentation des poissons collectés en amont, alors que les poissons collectés en aval dépendent fortement de l'embouchure. En automne, les deux approches donnent des patrons similaires. Les plies collectées dans l'embouchure et la Fosse Nord s'alimentent dans l'embouchure, alors que les poissons collectés dans la Fosse Sud s'alimentent dans les deux fosses. Cette alimentation locale est assez cohérente avec les capacités de déplacement plus limitée pour ces deux espèces. Au contraire les capacités de déplacement des poissons ronds leur permettent de diversifier les habitats dans lesquels ils s'alimentent (Figure 25). Pour le merlan, il y a peu de similarité entre la composition faunistique des proies dans l'estomac et celle des communautés benthiques : quel que soit l'habitat de capture, la similarité est globalement équivalente avec tous les habitats. Le patron est moins marqué mais reste comparable chez le bar. L'approche isotopique permet d'affiner un peu ce patron, et montre notamment une contribution un peu

plus importante de l'embouchure et des fosses, alors que les vasières ont une contribution trophique importante (40 à 50%) pour les bars capturés dans tous les habitats.

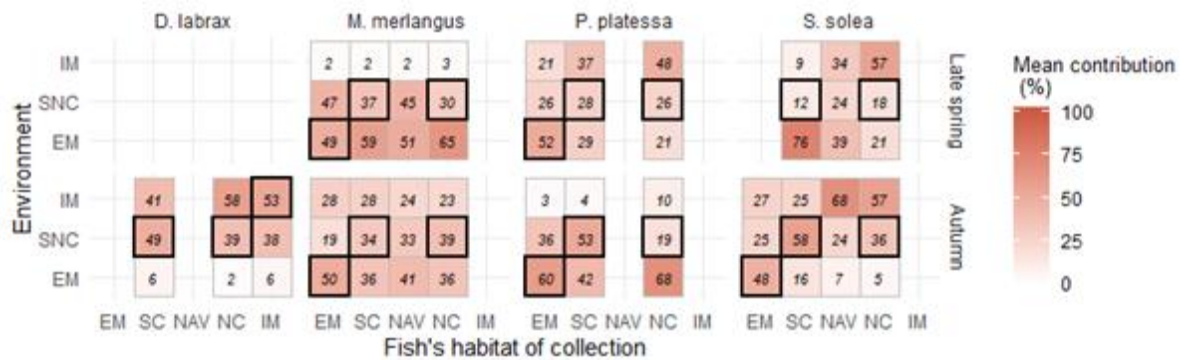


Figure 24 : Contribution des habitats à l'alimentation des juvéniles. Les valeurs représentent la médiane des distributions postérieures calculées à l'aide de modèles bayésiens de mélanges isotopiques.

A retenir

- ✓ Les résultats des indices isotopiques soulignent une forte production printanière sur l'ensemble des habitats et d'une faible redondance trophique en automne, probablement engendrée par un déséquilibre de biomasses dans les assemblages ;
- ✓ L'embouchure est un habitat avec de fortes richesses taxinomique et isotopique où coexistent des espèces de plusieurs groupes trophiques, notamment au printemps où les productions primaires terrestres et marines alimentent différents les réseaux trophiques ;
- ✓ L'analyse des comportements alimentaires des quatre espèces de CAPES soulignent une différence marquée entre les poissons plats (sole et plie) et les poissons ronds (bar et merlan). Les poissons plats se nourrissent localement sur des proies disponibles principalement dans l'habitat dans lequel ils sont capturés, alors que le bar se concentre dans les habitats en amont, les vasières intertidales représentant près de la moitié de son régime alimentaire. Le merlan a une stratégie d'alimentation plutôt ubiquiste

5 Capacité trophique et efficacité de la nourricerie

Dans le cadre du projet CAPES, l'estimation de la capacité trophique des habitats de nourricerie est effectuée à partir d'un modèle bioénergétique adapté aux zones côtières qui sont caractérisées par des processus densités-dépendants et des surfaces disponibles relativement restreintes et bien identifiées géographiquement (Tableau *et al.*, 2019). Dans ce modèle la capacité d'accueil trophique est définie par l'Efficacité d'Exploitation (EE en%) représentant la part de la production de proies macrobenthiques qui est consommée annuellement par la communauté des prédateurs épibenthiques dans une nourricerie (Section 3). Elle est utilisée comme un indice de limitation alimentaire (Evans 1984; Collie 1987; Vinagre & Cabral 2008; Chevillot *et al.*, 2018; Tableau *et al.*, 2019 ; Saulnier *et al.*, 2020), et se calcule comme un ratio entre la consommation (FC, Equation 2) des juvéniles de poissons et d'autres prédateurs épibenthiques et la production alimentaire benthique totale (en kJ.an⁻¹) incluant (Equation 1) la méiofaune et la macrofaune benthique : $EE = (FC/FP) * 100$. Ainsi, la consommation annuelle de nourriture pour un prédateur a été estimée comme suit :

$$FC = \sum_{j \in 1:J \text{ espèce prédatrice}} P_j \cdot \frac{1}{q_j} \cdot DC_j \cdot E_j \cdot \frac{1}{K} \quad \text{Équation 2}$$

Avec P_j , la production de biomasse de l'espèce j ; q_j , la capturabilité de l'engin pour l'espèce j ; DC_j , la proportion de macro-invertébrés dans le régime de l'espèce j ; E_j , la densité énergétique de l'espèce (kJ.g⁻¹) j ; K , l'efficacité de conversion brute.

5.1 Estimation de la variabilité temporelle (interannuelle et saisonnière) de la capacité trophique de la baie de Seine

5.1.1 Variabilité interannuelle (2008-2010)

En utilisant l'approche présentée succinctement ci-dessus, nous avons calculé la production alimentaire macrobenthique annuelle (FP) et la consommation annuelle (FC) des poissons juvéniles et des invertébrés prédateurs pendant trois années consécutives (2008-2010). Nous avons également calculé l'efficacité d'exploitation (EE) et l'avons utilisée comme indice de limitation alimentaire. Les résultats ont révélé des variations interannuelles substantielles de la consommation (FC ~2-3 fois plus élevée en 2008 et 2010 qu'en 2009; Figure 26). La consommation des jeunes poissons de l'année suit une tendance assez similaire. En outre, les invertébrés prédateurs ont consommé autant de nourriture que les juvéniles, ce qui souligne la nécessité de prendre en compte tous les prédateurs épibenthiques dominants lors de l'estimation de la pression de prédation globale sur les proies macrobenthiques (voir Figure 3 de Saulnier *et al.* 2020). Enfin, l'efficacité de l'exploitation de l'ensemble de la communauté des prédateurs épibenthiques a atteint ~30 % en 2009, ce qui est relativement élevé malgré l'approche conservatrice de la modélisation. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que la production benthique pourrait avoir limité la production de poissons juvéniles pendant la période d'étude, au moins en 2009.

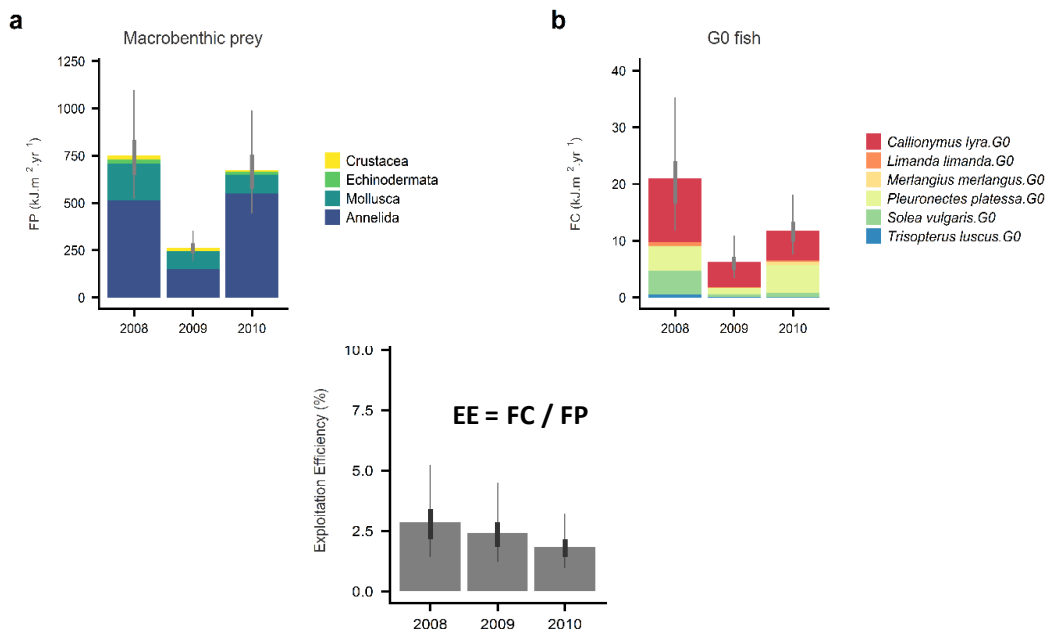


Figure 25 : Variabilité interannuelle de la production benthique et consommation des juvéniles (G0) de plusieurs espèces nourriceries-dépendantes (Figure modifiée de Saulnier *et al.*, 2020)

Présentés à l'échelle des strates, les habitats de fortes consommations correspondent aux habitats de fortes productions (cf. Section 3), notamment sur l'embouchure (Figure 27). La Fosse Nord ressort comme un habitat où en particulier les soles vont consommer la macrofaune benthique. Il est à noter que pour ce jeu de données de trois ans, la consommation sur les vasières n'a pas été réallouée.

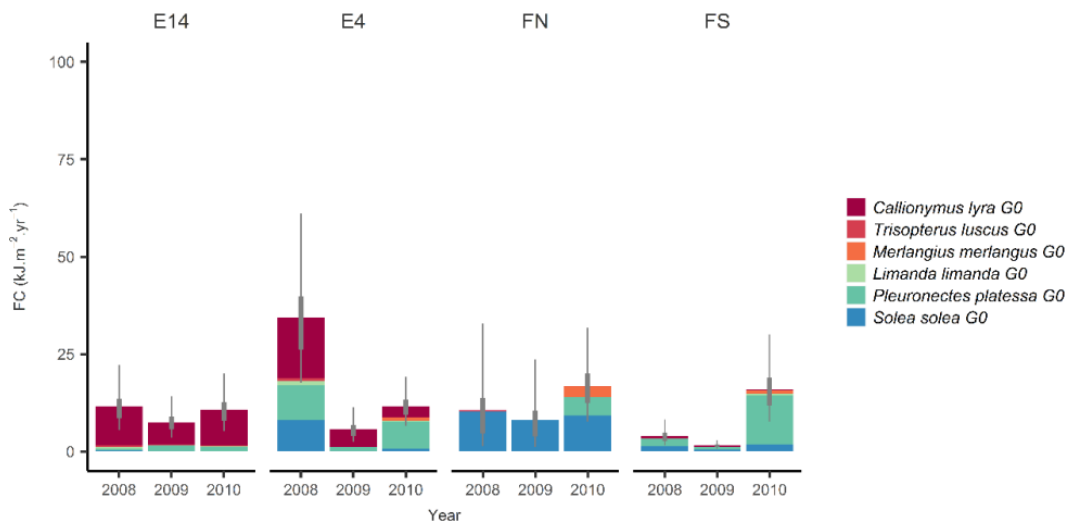


Figure 26 : Consommation des juvéniles de poissons estimée sur quatre habitats similaires à ceux de CAPES, à l'exception du E14 situé au large de la baie de Seine, sur trois années consécutives (Figure issues de Saulnier *et al.*, 2020).

L'approche développée par Tableau *et al.*, (2019) et utilisée dans le cadre du projet pour estimer la variabilité interannuelle (Saulnier *et al.*, 2020) dans chaque habitat suppose que la consommation se produit localement, c'est-à-dire qu'elle a lieu dans l'habitat où le poisson a été capturé. Un apport méthodologique fort de CAPES a été de réfuter cette hypothèse, en estimant la contribution des différents secteurs au régime alimentaire des juvéniles de poissons (Section 4.3.2) et en pondérant (grâce aux sorties de modèles de mélange

isotopiques) la consommation de poissons par la contribution de chaque habitat à l'alimentation de la cohorte de poissons (Day, 2020.). Cette pondération permet en outre d'estimer une consommation sur des habitats qui ne comportent aucun trait de chalut (e.g. vasières intertidales). C'est cette approche qui a été utilisée pour estimer la variabilité saisonnière de la capacité trophique en 2017.

5.1.2 Variabilité saisonnière en 2017

Globalement, les estimations d'EE sont plus élevées à la fin de la période de croissance pour les poissons G0 et au début pour les poissons G1 (Figure 28). Les vasières intertidales présentent des EE parmi les plus élevées pour les G0 et les G1. Les poissons G0 montrent des estimations d'EE entre 1 à 100 fois plus élevées (selon le scénario de production alimentaire) à la fin de la période de croissance qu'à son début. L'EE n'a jamais dépassé 15% au début de la période de croissance alors qu'elle atteint par exemple plus de 80% dans l'un des scénarios (Sc2). A noter que les valeurs très fortes dans le chenal de navigation (NAV) sont dues à la quasi absence de production de macrofaune dans cet habitat et la faible production méiofaunique. Pour la communauté de poissons G1, les différences entre les deux périodes sont plus visibles dans Sc1, l'EE atteignant parfois des valeurs d'EE ~ 75% (dans la Fosse Nord) par rapport aux deux autres scénarios où les valeurs d'EE sont du même ordre de grandeur (~ 40%). Il est à noter que les résultats des scénarios 2 et 3 sont très similaires, car seule la production des espèces de macrofaune est incluse dans le ratio EE de la communauté de poissons G1. Bien que ces valeurs soient difficilement interprétables en absolues, l'appréciation en relatif et les ordres de grandeur soutiennent les différences de EE entre les deux saisons.

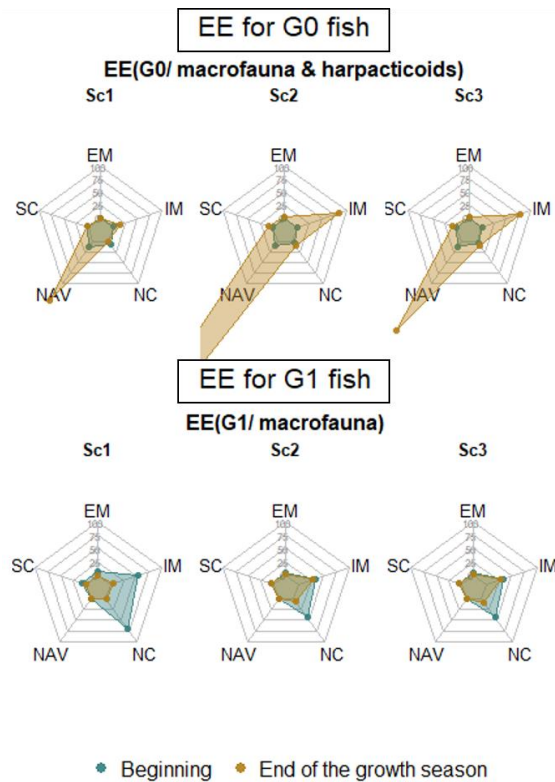


Figure 27 : Estimation de l'EE moyenne pour les poissons G0 sur les deux compartiments de proies (harpacticoïdes et macrofaune) et G1 sur les proies de la macrofaune uniquement dans chaque habitat au début (bleu) et à la fin (marron) de la période de croissance selon deux scénarios de production (cf. tableau 3). Les intervalles de confiance ne sont pas représentés ici pour une meilleure clarté.

La capacité trophique a été estimée à travers l'efficacité d'exploitation (EE) à deux périodes potentiellement sensibles aux interactions proie-juvénile : la fin du printemps (~ juin), juste après l'installation des juvéniles sur la nourricerie et au début de l'automne (~ octobre), soit la fin de période de forte croissance des juvéniles. Au printemps, les estimations de EE pour les G0 sont plus faibles (en moyenne 20 %), malgré quelques disparités spatiales entre les habitats. L'hypothèse d'une forte pression de prédation exercée par l'arrivée massive de juvéniles de poissons à la fin du printemps (e.g. pour la plie : Nash & Geffen, 2012) n'est donc pas soutenue par ce résultat.

L'étalement de l'arrivée des juvéniles lié à la période de fraie des géniteurs réduit probablement la pression de prédation exercée sur les communautés de proies et la compétition interspécifique. Ainsi à leur arrivée, les juvéniles se nourrissent principalement de méiofaune, du fait de la taille de leur bouche (Aarnio *et al.*, 1996 ; Gee, 1989). La taille des proies ingérées augmente avec la croissance des poissons. Le passage de la méiofaune à la macrofaune est ainsi souvent décrit chez les poissons plats autour de 40 mm (Aarnio *et al.*, 1996 ; Andersen *et al.*, 2005 ; Gee, 1989 ; Pihl, 1985). La pression est supposée plus forte en août, au vu du pic de densité observé pour l'ensemble de la communauté de G0 en 2017. Ainsi les changements ontogéniques dans l'alimentation combinés à l'étalement des arrivées peuvent conduire à une réduction de la compétition interspécifique et ainsi une réduction de la pression de prédation exercée sur un compartiment de proies au printemps.

La période automnale est supposée être une période sensible car la production en proies diminue (Beukema, 1974; Saulnier *et al.*, 2019) et car la fin de la période estivale est marquée par une diminution de la croissance journalière (e.g. rapport de F. Quemper, Ciotti *et al.*, 2013 ; van der Veer *et al.*, 2016). Les estimations de EE pour les G0 sont en effet supérieures par rapport au printemps (~ 22 % en moyenne et, jusqu'à 110 % localement dans les vasières intertidales). Les densités d'individus sont plus faibles à cette période, dû à une certaine mortalité durant l'été mais les besoins énergétiques individuels proportionnels à la taille induisent une consommation plus importante qu'au printemps. Cette période est également plus faible en terme de production de proie (résultats CAPES, Figure 17). Ainsi, ces valeurs de EE peuvent traduire une limitation trophique pour les prédateurs étroitement dépendant des invertébrés macrobenthiques, comme les poissons plats. En outre, les estimations de EE pour les juvéniles G1 à cette même période sont du même ordre de grandeur. En cette période, les deux cohortes se nourrissent sur la même assiette de proies comme l'indiquerait le recouvrement de leurs niches isotopiques (cf. stage d'A. Engler).



5.2 Variabilité interannuelle de la croissance sur la nourricerie

Dans NOURSEINE (FEAMP 2017-2020), projet complémentaire à CAPES et dont les résultats viennent alimenter la réflexion autour de la notion de capacité trophique limitante développée dans CAPES, nous avons l'ambition d'estimer la croissance journalière des juvéniles des quatre espèces ciblées par le projet aux deux périodes d'échantillonnage à partir de l'analyse des otolithes. Les résultats obtenus dans le cadre de ce second projet sont présentés ci-après. Dans le cas où le processus responsable des phénomènes de mortalité densité-dépendante dans les nourriceries est la limitation trophique, on pourrait s'attendre à ce que la croissance (et/ou la condition physiologique des individus) soit affectée par ce manque de ressources trophiques. La méthode initialement envisagée (lecture d'otolithes) n'a pas donné les données escomptées pour les espèces ciblées dans le projet. De nombreuses incohérences sont apparues dans les estimations d'âge journalier via la lecture des otolithes par rapport à la biologie connue des espèces considérées. En particulier, le rétro-calcul de l'âge des juvéniles de l'année ne correspondant pas à la période de reproduction de l'espèce ou des correspondances taille-âge très incertaines. Il a donc été décidé de se reporter sur les données de tailles collectées mensuellement de la série de données du GPMH et de la DCE (Stage de césure de F. Quemper sur le projet Feamp-Nourseine). L'estimation de la pente de l'évolution de la taille en fonction du temps suggère des taux de croissance journalier estivaux de $0,580 \text{ mm.j}^{-1}$ ($\pm 0,132$) et de $0,776 \text{ mm.j}^{-1}$ ($\pm 0,129$) pour la plie et la sole respectivement. Ces résultats sont en cohérence avec les taux de croissance individuels mesurés par Amara *et al.* (2001), variant entre 0,55 et 0,81 mm.j^{-1} pour la plie et entre 0,5 à 0,67 mm.j^{-1} pour la sole.

Nous avons estimé la variabilité interannuelle de la croissance mensuelle en effectuant une analyse de regroupement hiérarchique sur la longueur moyenne mensuelle des juvéniles de plie et de sole (Figure 29). Trois groupes d'années (2001-2005, 2005-2010, 2011-2017) présentant des courbes de croissance annuelle différentes ont pu être identifiés pour la plie, avec une tendance à la diminution de la croissance (*i.e.* pentes plus faibles) et des tailles nettement plus faibles dans les années récentes. En revanche, les courbes de croissance des soles ont un aspect moyen très similaire avec des croissances journalières mensuelles légèrement plus faibles sur la période intermédiaire. Il est à noter que certaines courbes de croissance diminuent en automne (Figure 29). Ces résultats s'apparentent à des migrations de juvéniles G0 de grandes tailles, induisant une diminution des tailles moyennes. Des analyses complémentaires sont en cours afin d'expliquer ces évolutions.

Les différences de croissance journalières mensuelles observées pour la plie sont pour le moment inexplicables mais semblent coïncider avec les diminutions de densités également observées sur les années récentes et avec une période de faible production benthique printanière (2011-2017). Il serait intéressant de vérifier les effets d'une potentielle limitation trophique en analysant plus précisément les données de production benthiques historiques en lien avec les croissances journalières mensuelles moyennes.



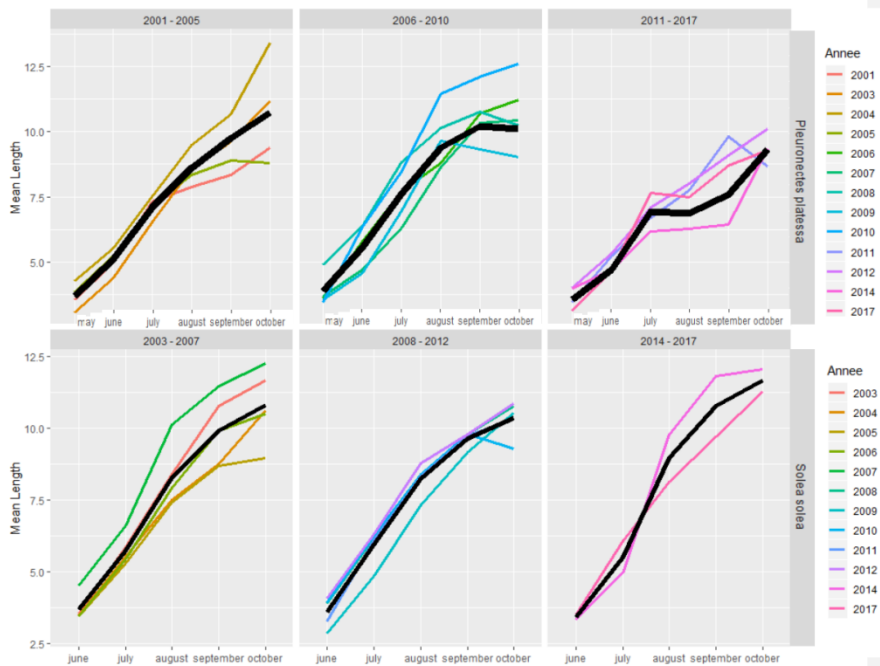


Figure 28 : Courbe de la croissance de la plie (haut) et de la sole (bas) définie par la distribution des tailles en fonction des mois. Les courbes sont classées en catégories telles qu'identifiées par une analyse de regroupement hiérarchique sur la longueur moyenne mensuelle des juvéniles (G0). Le nombre de groupes a été identifié avec l'aide du critère de Calinski. La ligne noire représente la courbe moyenne de chaque groupe (Figure issue du rapport de stage de F. Quemper).

Bilan du chapitre sur la capacité trophique de l'estuaire aval et externe de la baie de Seine

- ✓ Fortes suspicions sur l'atteinte d'une limitation trophique en estuaire aval et externe de la baie de Seine ;
- ✓ Limitation trophique perceptible sur les G0 et plus particulièrement en automne, lorsque les besoins énergétiques des juvéniles sont élevés et que la production benthique est faible ;
- ✓ Limitation trophique plus importante sur les vasières intertidales du Nord de l'estuaire aval ;
- ✓ La croissance journalière mensuelle moyenne des plies montre des signes d'affaiblissement depuis les années 2011.

CONCLUSION

Le projet CAPES visait à répondre aux questionnements des gestionnaires sur « l'influence de la disponibilité et de la qualité des habitats sur les dynamiques des populations des espèces aquatiques ». Les connaissances acquises lors du projet ont permis de décrire les habitats et les périodes « clé » pour la fonction de nourricerie des juvéniles de quatre espèces de poissons marins d'intérêt halieutique. Elles ont aussi permis d'estimer la qualité trophique des différents habitats de l'estuaire aval et de la baie de Seine et d'en dégager des éléments sur son fonctionnement saisonnier.

Schéma d'utilisation des habitats de l'estuaire aval et externe de la Seine

Un schéma d'utilisation des habitats de L'estuaire aval et la baie de Seine pour les quatre espèces étudiées dans le projet a été produit, afin de résumer les connaissances acquises via les résultats des modèles de mélange que nous avons spatialisés (voir Figure 1). En effet, les analyses ont été réalisées, d'une part, sur les comparaisons entre signatures isotopiques des proies potentielles sessiles ou peu mobiles caractérisant l'habitat et celles des juvéniles de poissons et, d'autre part, sur les comparaisons entre les compositions faunistiques des communautés benthiques et celles des contenus digestifs des juvéniles capturés dans les différents habitats. Les résultats soulignent une première différence marquée entre les poissons plats (sole et plie) et les poissons ronds (bar et merlan) : les poissons plats se nourrissent localement sur des proies disponibles principalement dans l'habitat dans lequel ils étaient capturés, suggérant un comportement alimentaire nécessitant peu d'énergie pour se déplacer. Pour les poissons ronds, le bar est concentré dans les habitats en amont, les vasières Nord intertidales représentant près de la moitié de son régime alimentaire. Le merlan a une stratégie d'alimentation ubiquiste, suggérant qu'il peut cibler les proies présentant un fort gain énergétique dans les différents habitats. Par conséquent, l'ensemble des habitats ont été utilisés simultanément pendant la même saison ou de manière asynchrone tout au long de l'année par les poissons juvéniles étudiés, ce qui suggère des préférences d'habitat en alternance à l'échelle de la communauté. Une des originalités de cette approche spatialisée par traceurs trophiques (*i.e.* signatures isotopiques et/ou contenus digestifs des habitats) est qu'elle permet d'estimer la contribution trophique de habitats impossibles au chalutage comme les vasières Nord intertidales. En effet, les traceurs trophiques ont démontré l'importance des vasières Nord intertidales, en particulier pour le bar et la sole commune, avec des contributions atteignant respectivement la moitié et les deux tiers de leur alimentation.

Les vasières Nord intertidales: un habitat à préserver

L'utilisation des courants par les juvéniles pour accéder aux ressources trophiques des vasières Nord intertidales avait déjà été démontrée dans l'estuaire de la Seine et dans d'autres estuaires (Cabral, 2000 ; Laffaille *et al.*, 2001 ; Morin *et al.*, 1999). Dans le projet CAPES, la contribution de cet habitat à l'alimentation des juvéniles a été estimée à près de la moitié de l'alimentation printanière des juvéniles de soles et de bars pour les individus situés dans les habitats proches des vasières. Ces dernières présentent un cortège d'espèces capables de supporter l'émersion comme *Corophium volutator*, *Hediste diversicolor* ou encore *Scrobicularia plana*. Ces espèces ont des productivités élevées (ratio P/B de *C. volutator* supérieur à 5 an⁻¹) ou de fortes biomasses printanières et/ou estivales (Tage - Moreira, 1995 ; baie du Mont Saint Michel - Meziane & Retière, 2001). Cette production subit une très forte pression de prédation avec des valeurs d'Efficacité d'Exploitation (EE) par les juvéniles G0

estimée par exemple à 84% en automne 2017. Dans ce cas, on estime que 84% de la production totale de la communauté de macrofaune benthique des vasières est consommée par les juvéniles. Sachant que d'autres prédateurs consomment potentiellement ces ressources (e.g. oiseaux, Fujii 2012, McLusky & Elliott 2004), il est fort probable qu'à cette saison, l'intégralité de la production de macrofaune de cet habitat soit consommée et que la capacité maximale trophique soit atteinte. Cet habitat de petite surface joue donc un rôle primordial dans la capacité trophique de la nourricerie de Seine mais également dans d'autres nourriceries où elles sont également exploitées par les juvéniles de poissons (Kostecki *et al.*, 2012; Le Pape *et al.*, 2013). L'estuaire de la Seine subit depuis la fin du 19^{ième} siècle un comblement des parties intertidales se traduisant par une diminution marquée des surfaces intertidales au profit des surfaces du domaine subtidal (Delsinne, 2005). Sous l'hypothèse d'une stabilité i) dans la composition spécifique au sein des habitats et ii) de la productivité des espèces macrobenthiques, nous estimons donc que les vasières Nord intertidales ont perdu près de 80% de leur production benthique printanière. Cette perte de qualité qui s'accroît depuis les années 1960, souligne l'urgence de maintenir les surfaces actuelles et les conditions environnementales (e.g. taux d'envasement) permettant l'installation des communautés typiques de ces habitats (*Hediste diversicolor* – *Corophium volutator* et à *Scrobicularia plana*).

Parmi les habitats subtidaux, l'embouchure soutient également de fortes productions de proies, une forte consommation des juvéniles de poissons. Cet habitat montre de faibles valeurs de EE c'est-à-dire que la production de proies supporte largement la consommation des juvéniles, lui conférant également un rôle trophique de tout premier ordre. Cet habitat a la particularité d'être très vaste comparé aux autres, tout en restant productif. Cette forte production de proies semble un pattern récurrent pour cet habitat (Saulnier *et al.*, 2020). Les fosses Nord et Sud constituées de différents habitats sont moins productives que les vasières et l'embouchure. Elles présentent des niveaux de consommations également inférieurs. La faiblesse de la production benthique est connue dans la fosse Nord (Mouny *et al.*, 1998; Saulnier *et al.*, 2020) et pourrait s'expliquer par les fortes variations de salinité ou par la proximité au port du Havre.

Adaptations méthodologiques du modèle d'estimation de capacité trophique et pistes d'améliorations opérationnelles

Le modèle de capacité trophique de Tableau *et al.* (2019) estime la pression de prédation des juvéniles sur les ressources alimentaires présentes dans les nourriceries côtières. Ce modèle intègre la production de proies et la consommation des juvéniles à une échelle annuelle. Il a donc été nécessaire d'adapter ce modèle pour répondre à l'objectif d'estimation de la capacité trophique à l'échelle d'un habitat et d'une période mensuelle (juin et octobre).

La première adaptation porte sur la spatialisation de la consommation de poissons sur différents habitats. Ceci s'est effectué en combinant les estimations du modèle non spatialisé avec les sorties des modèles de mélange isotopique estimant la contribution des habitats à l'alimentation des juvéniles de poissons.

La deuxième adaptation concerne la production de proies et plus particulièrement la mensualisation du ratio production sur biomasse. Au vu de la diversité d'espèces macrobenthiques, le choix d'une mensualisation à l'échelle de la communauté est apparu comme le plus réaliste et parcimonieux. La littérature sur la saisonnalité des ratios P/B des populations et de la production de la macrofaune benthique à l'échelle de la communauté étant peu étoffée (Beukema, 1974; Saulnier *et al.*, 2019), différents scénarios ont été élaborés par précaution avec différentes valeurs de coefficients pour mensualiser le ratio P/B. De nouvelles pistes

d'analyses sont d'ailleurs encore à explorer. Ce travail a permis de constater l'absence de connaissances sur les ratios P/B mensuels des espèces de la macrofaune benthique. Parallèlement, la dernière adaptation a été l'ajout du compartiment méiobenthique, et plus précisément des copépodes harpacticoides comme proies potentielles des juvéniles. Cet ajout était essentiel pour l'estimation de la capacité trophique au printemps, quand les poissons se nourrissent activement sur ce compartiment. L'ajout du suprabenthos aurait aussi été un ajout notable, notamment pour les poissons « ronds ». L'alimentation du bar, des gobies ou des gadidés repose en effet pour partie sur ces proies (Laffaille *et al.*, 2001), que l'on retrouve en abondance dans le chenal de navigation de l'estuaire de Seine (Dauvin & Desroy, 2005; Mouny *et al.*, 1998). Les fortes densités de merlan observées dans cet habitat à l'automne 2017 pourraient être liées à cette abondance.

Régulation des G0 à l'automne

Il a été suggéré que la capacité trophique n'atteint son maximum qu'à un moment donné au cours de la saison de croissance (Chevillot *et al.*, 2017 ; Pihl, 1985). Le projet CAPES suggère l'automne comme saison à laquelle la limitation trophique semble agir. Les invertébrés benthiques côtiers, principale proie des poissons benthodémersaux sur les nourriceries (Amara *et al.*, 2001 ; Dolbeth *et al.*, 2008 ; Morin *et al.*, 1999), présentent des variations saisonnières de leur biomasse et de leur production (Section 3.2.1 ; Beukema, 1974 ; Saulnier *et al.*, 2019). Au printemps, l'augmentation de la température, de la durée du jour et de la disponibilité des nutriments entraîne une augmentation de la production primaire alimentant la production secondaire d'invertébrés benthiques (combinaison de la croissance et du recrutement). A cette période, la production des copépodes harpacticoides est également élevée, notamment sur les habitats Nord (*i.e.* Fosse Nord et vasières Nord intertidales) de l'estuaire. Les blooms printaniers peuvent aussi affecter la structure du réseau trophique côtier et estuarien (Vinagre *et al.*, 2012). A l'inverse, en automne, une combinaison de perte de poids, de mortalité et de diminution des ressources alimentaires entraîne une baisse de la production d'invertébrés benthiques (Saulnier *et al.*, 2019). En même temps, les poissons juvéniles présentent également des variations saisonnières de leur distribution spatiale liées à leur tolérance écologique au contexte physico-chimique estuarien (Amorim *et al.*, 2018) et aux variations de leurs préférences alimentaires avec l'ontogénie (Section 4.3.1 ; Lawson *et al.*, 2018). Les arrivées successives des différentes cohortes de juvéniles d'espèces de poissons nourriceries-dépendantes au cours de l'été, combinées à leur forte croissance (et donc à l'augmentation de leurs besoins énergétiques) présentent de fortes pressions sur les ressources alimentaires à l'automne. Ces processus viendraient expliquer les fortes valeurs d'EE suggérant ainsi une limitation trophique sur certains habitats de l'estuaire aval et la baie de Seine (cf. supra).

Les conclusions du projet CAPES sont basées sur une seule année avec un débit fluvial inhabituellement faible. Il est toutefois admis que le débit fluvial influence les réseaux trophiques estuariens et côtiers (Kostecki *et al.*, 2010; Vinagre *et al.*, 2011) et l'utilisation de l'habitat par les poissons juvéniles (Le Pape *et al.*, 2003). Une fréquence accrue de forts étiages estivaux peut-être attendue dans le contexte du changement climatique (Vinagre *et al.*, 2019). Nous pourrions donc nous attendre à ce que la tendance observée en 2017 se répète dans les années à venir.

Perspectives

Les premières analyses sur l'évolution temporelle de la production de la macrofaune benthique en estuaire aval et baie de Seine indiquent une diminution significative de la production sur la fosse Sud. Au vue de l'importance écologique de cet habitat, il serait important d'identifier les



causes de cet appauvrissement et d'en déduire des conséquences sur la capacité trophique de l'écosystème. Ceci pourrait s'effectuer par l'analyse conjointe des données historiques des suivis ichthyologiques et benthiques du GPMH afin d'estimer la variabilité interannuelle de la capacité trophique (à partir de 2000) sur l'estuaire de Seine.

Une évolution potentielle du modèle d'estimation d'EE repose sur l'ajout d'oiseaux comme prédateurs de la macrofaune benthique. Étant donné la forte dépendance alimentaire de certaines espèces d'oiseaux (e.g. échassiers, sternes), qui peut représenter jusqu'à 18% de la biomasse benthique disponible (Mendonça *et al.* 2007), il apparaît maintenant essentiel d'inclure cette composante dans la fraction prédatrice des communautés benthiques. En effet, tout changement de biomasse et/ou de production benthique estuarienne est susceptible d'avoir un impact sur les populations de prédateurs, et ceci est particulièrement important pour les zones intertidales les plus productives (Vasières Nord), par rapport aux zones subtidales.

Le modèle de capacité trophique suppose une croissance constante (un paramètre par espèce) durant la période de forte croissance. Cependant, ce paramètre évoluant (Amara, 2003 ; Ciotti *et al.*, 2014 ; Teal *et al.*, 2008), des estimations mensuelles ont été faites à partir des courbes de croissance pour estimer la croissance spécifique moyenne au cours de la période ciblée. Selon les résultats sur l'évolution mensuelle de la taille des juvéniles de plie et de sole entre 2000 et 2015, les plies montreraient une diminution du taux de croissance dans les années récentes à l'inverse des soles. Il apparaît essentiel de creuser ce phénomène spécifique à la plie afin d'identifier les causes potentielles environnementales (physiques et/ou biologiques). La poursuite de recherche d'effets physiologiques d'une potentielle limitation trophique doit s'effectuer par l'acquisition de données de croissances mensuelles. De nouveaux essais pourraient être tentés avec l'expérience acquise otolithométrie.

Certains paramètres du modèle de capacité trophique (e.g. mortalité) nécessitent de couvrir spatialement l'intégralité de l'aire de distribution des juvéniles de poissons en estuaire-baie de Seine. En effet, s'appuyer sur des données avec une plus large couverture spatiale permet alors de mieux comprendre les processus de mortalité/émigration, pour les espèces clés de la nurricerie. Ce problème de couverture spatiale pourrait vraisemblablement expliquer la forte variabilité des densités de soles G0 (Figure 12). Ceci suggère à terme une révision de la couverture spatiale du suivi de poissons tel qu'actuellement pratiqué en estuaire de Seine.

L'estimation de la production de biomasses par les communautés benthiques est une composante déterminante de la capacité trophique de l'estuaire aval de la Seine. Nous avons montré l'importance trophique des vasières intertidales, or avec les modifications potentiellement engendrées par le réchauffement climatique (e.g. élévation du niveau de la mer), il apparaît essentiel d'améliorer les connaissances liées au fonctionnement des vasières subtidales et de leur importance trophique pour les juvéniles de poissons.

L'adaptation des écosystèmes côtiers et estuariens aux effets du changement global est un questionnement majeur des recherches actuelles. Le couplage des connaissances acquises par le projet CAPES avec des approches mécanistes (e.g. modèle de transfert d'énergie dans le réseau trophique) permettrait de décomposer les processus et de les lier à des paramètres environnementaux modifiés par les changements globaux (e.g. température, fortes crues et modifications sédimentaires,...). Ces approches passent également par le couplage de modèles prédictifs hydro-sédimento-climatique en lien avec la faune benthique.



LISTE DES ILLUSTRATIONS

- Figure 1 : Schéma bilan de l'analyse de la spatialisation des comportements alimentaires des juvéniles de poissons dans l'estuaire de Seine (Figure issue de Day, 2020) _____ 5
- Figure 2: Distribution spatiale des stations d'échantillonnage sur lesquelles différents engins de capture ont été utilisés au cours du projet CAPES. L'ensemble des stations a été visité au printemps (mai et juin) et à l'automne (octobre) 2017. EM = Embouchure, CH (NAV) = Chenal, FN (NC) = Fosse Nord, FS (SC) = Fosse Sud, VS (IM) = Vasières intertidales _____ 10
- Figure 3 : Stations d'échantillonnage où *Neomysis americana* a été récoltée. Les photos de droite proviennent de la publication de Massé et al. (2018) et montrent les critères d'identification de l'espèce. _____ 12
- Figure 4 : Positionnement de l'année 2017 (en rose) sur une série temporelle depuis 1959 à l'échelle de la France. Les axes du graphique montrent les écarts à la moyenne des températures et des précipitations (Météo France 2019) de la série. _____ 13
- Figure 5 : Identification d'une tendance globale par moyenne mobile depuis 1990. Les lignes rouges délimitent l'année d'échantillonnage du projet CAPES (2017). _____ 14
- Figure 6 : Répartition des abondances des organismes suprabenthiques (ind.100 m⁻³) par habitat et saison. MudFlat : vasière intertidale. _____ 15
- Figure 7 : Evolution des richesses taxonomiques et des abondances des organismes suprabenthiques de 2001 à 2017 pour l'embouchure, la Fosse Nord et le chenal de navigation. _____ 16
- Figure 8 : Biomasses de méiofaune estimées sur les différents habitats de l'estuaire aval et de la baie de Seine lors des campagnes d'échantillonnage de mai et de septembre 2017. MudFlat : vasière intertidale. _____ 17
- Figure 9 : Richesse spécifique annuelle observée (a) sur l'ensemble du site d'étude et (b) répartie sur chacun des habitats et illustrée par des boîtes à moustaches. Les lignes grasses indiquent la médiane de la distribution des valeurs de richesse spécifique; le bas et le haut des boîtes indiquent le premier et troisième quartiles, alors que les extrémités des moustaches sont calculées en utilisant 1.5 fois l'espace interquartile (la distance entre le 1er et le 3ème quartile) ; les points sont des valeurs aberrantes. Les données utilisées proviennent du suivi du GPMH et porte sur une sélection de stations commune à l'ensemble des années. _____ 18
- Figure 10 : Evolution temporelle des biomasses au printemps (a) et à l'automne (b) pour les trois habitats subtidiaux suivis par le GPMH depuis 2000. Les graphiques représentent des boîtes à moustaches. Les lignes grasses indiquent la médiane de la distribution des valeurs de richesse spécifique; le bas et le haut des boîtes indiquent le premier et troisième quartiles, alors que les extrémités des moustaches sont calculées en utilisant 1.5 fois l'espace interquartile (la distance entre le 1er et le 3ème quartile) ; les points sont des valeurs aberrantes. Les lignes noires représentent une tendance estimée à partir de régressions locales (lowess) et les bandes de couleur (rouge, vert, bleu) les intervalles de confiance. _____ 19
- Figure 11 : Densité moyenne (moyenne des moyennes mensuelles de mai à octobre par espèce et par cohorte de poissons en nombre d'individus.m⁻²). Figure de L. Day (2020). _____ 19
- Figure 12 Evolution mensuelle des densités (individus.ha⁻¹) par cohorte de plie (haut) et de sole (bas) estimées à partir des suivis historiques du GPMH et du projet CAPES (2017). Les traits bleu et vert distinguent les G0 des G1 pour chaque espèce. L'axe des abscisses correspond à la succession des mois calendaires pour deux années, depuis mai de l'année n (5) à octobre de l'année n+1 (22) ; il est un proxy de l'âge en mois des juvéniles à partir du moment de leur arrivée sur la nourricerie. La ligne rouge pointillée indique la densité moyenne calculée à partir des densités observées au cours du dernier mois recensé sur l'ensemble de la série historique pour chaque espèce. _____ 20
- Figure 14 : Patrons de saisonnalité de la macrofaune benthique observés sur trois sites d'étude localisés en Manche et suivis sur une vingtaine d'années (in Saulnier et al., 2019). PN : Pierre Noire ; RM : Rivière de Morlaix ; GV : Gravelines. _____ 22
- Figure 15 : Production macrobenthique moyenne estimée (kj.m⁻².mois⁻¹) sur une sélection de stations communes à l'ensemble des années d'échantillonnage au printemps (a) et à l'automne (b). Les lignes noires représentent une tendance estimée à partir de régressions locales (lowess) et les bandes de couleur (rouge, vert, bleu) les intervalles de confiance. _____ 23

Figure 16 : Production de proies benthiques (FP, $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$) par taxon dans chaque strate du site d'étude de 2008 à 2010. Les lignes grises épaisses et fines représentent respectivement des intervalles de confiance de 50 % et 95 % estimés à l'aide de simulations de Monte-Carlo (in Saulnier et al., 2019).	24
Figure 17 : Production de proies rapportée à la surface de l'habitat (en $\text{kJ m}^{-2} \text{mois}^{-1}$) au début et à la fin de la saison de croissance des poissons juvéniles. Scénario 3 : estimation tenant compte de la saisonnalité de la production de la macrofaune (bleu), mais pas de celle des copépodes harpacticoides (marron). Les lignes noires épaisses représentent 50 % de l'intervalle de confiance et les lignes noires fines, l'intervalle de confiance de 95 % de la production totale estimée par les simulations de Monte Carlo. Le début de la saison de croissance des poissons juvéniles dans la nurricerie correspond à la fin mai/juin et la fin la période de forte croissance en septembre/octobre (Day, 2020). EM : Embouchure ; SC : South Channel ; NAV : Navigation Channel ; NC: North Channel; IM: Intertidal Mudflats.	27
Figure 18 : Compositions isotopiques moyennes (carbone $\delta^{13}\text{C}$ en abscisses, azote $\delta^{15}\text{N}$ en ordonnées) pour les invertébrés et les poissons (G0 et G1 séparées), aux deux saisons et dans les 5 habitats.	30
Figure 19 : Biplot fonctionnel des communautés benthiques aux deux saisons et dans les 5 habitats (CH : Chenal, EM : Embouchure, FN : Fosse Nord ; FS : Fosse Sud, VS : Vasières avec (graphique de droite) ou sans (à gauche) les espèces ultra dominantes (<i>C. edule</i> et <i>B. candida</i>). La taille du point et la transparence de son étiquette est proportionnelle à la biomasse de chaque espèce. Les espèces sont référencées par les 4 premières lettres de leur nom de genre et les 3 première lettres de leur nom d'espèce. Par exemple, OWENFUS désigne le polychète <i>Owenia fusiformis</i> .	31
Figure 20 : Indices fonctionnels isotopiques calculés sur les espèces de la macrofaune benthique, (a) non pondérés ou pondérés (b) par la biomasse, aux deux saisons (rouge : automne, bleu : printemps) et dans les 5 habitats. L'absence d'indices pondérés dans le chenal est due à l'absence de données de biomasse dans cet habitat.	32
Figure 21 : Nombre moyen de proies par estomac (nombre total de proies divisé par le nombre d'estomacs non vides) selon les saisons et les espèces. Le groupe « other » regroupe 7 phyla qui représentent une part minoritaire de l'alimentation (i.e. bryozoaires, cnidaires, foraminifères, nématodes, plathelminthes et spongiaires). UnidRemains : résidus dont l'état de digestion était trop avancé pour permettre l'identification et l'inclusion dans les groupes taxonomiques.	34
Figure 22 : Variation spatiale, saisonnière et ontogénique de l'alimentation des 4 espèces en baie de Seine. Le groupe « other » regroupe 7 phyla qui représentent une part minoritaire de l'alimentation (i.e. bryozoaires, cnidaires, foraminifères, nématodes, plathelminthes et spongiaires). L'alimentation est exprimée en pourcentage d'abondance	35
Figure 23 : Comparaison des abondances relatives dans l'environnement (en abscisses) et dans les contenus digestifs (en ordonnées). Les points situés au-dessus de la droite oblique représentent les groupes dont l'abondance est plus élevée dans les contenus stomacaux et ceux situés en dessous, les groupes dont l'abondance est plus élevée dans l'environnement	37
Figure 24 : Pourcentage de similarité entre contenu stomacal (sur l'axe horizontal) et communauté benthique (macro- et suprabenthos, axe vertical). La diagonale (case avec une bordure plus épaisse) représente l'alimentation locale. Figure issue de Day et al. (2020).	38
Figure 25 : Contribution des habitats à l'alimentation des juvéniles. Les valeurs représentent la médiane des distributions postérieures calculées à l'aide de modèles bayésiens de mélanges isotopiques.	39
Figure 26 : Variabilité interannuelle de la production benthique et consommation des juvéniles (G0) de plusieurs espèces nurriceries-dépendantes (Figure modifiée de Saulnier et al., 2020)	41
Figure 27 : Consommation des juvéniles de poissons estimée sur quatre habitats similaires à ceux de CAPES, à l'exception du E14 situé au large de la baie de Seine, sur trois années consécutives (Figure issues de Saulnier et al., 2020).	41
Figure 28 : Estimation de l'EE moyenne pour les poissons G0 sur les deux compartiments de proies (harpacticoides et macrofaune) et G1 sur les proies de la macrofaune uniquement dans chaque habitat au début (bleu) et à la fin (marron) de la période de croissance selon deux scénarios de production (cf. tableau 3). Les intervalles de confiance ne sont pas représentés ici pour une meilleure clarté (Figure de Day, 2020.)	42

Figure 29 : Courbe de la croissance de la plie (haut) et de la sole (bas) définie par la distribution des tailles en fonction des mois. Les courbes sont classées en catégories telles qu'identifiées par une analyse de regroupement hiérarchique sur la longueur moyenne mensuelle des juvéniles (G0). Le nombre de groupes a été identifié avec l'aide du critère de Calinski. La ligne noire représente la courbe moyenne de chaque groupe (Figure issue du rapport de stage de F. Quemper). _____ 45

Tableau 1 : Abondance (individus. 100 m⁻³) du zooplancton échantillonné en estuaire de Seine en mai et septembre 2017. _____ 15

Tableau 2 : Résumé des scénarios de production utilisés avec les coefficients β associés au début et à la fin de la saison de croissance. M: macrofaune; h: harpacticoïdes (copépodes méiobenthiques). D'après Day (2020). __ 26

Tableau 3 : Récapitulatif de l'effort d'échantillonnage des contenus stomacaux, par espèce et par saison. Le tableau détaillé, présentant les valeurs par espèce, saison, zone et groupe d'âge figure en Annexe 3. _____ 33

BIBLIOGRAPHIE

- Aarnio, K., Bonsdorff, E., and Rosenback, N. 1996. Food and feeding habits of juvenile flounder *Platichthys flesus* (L.), and turbot *Scophthalmus maximus* (L.) in the a land archipelago, northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 36: 311–320
- Amorim, E., Ramos, S., Elliott, M., and Bordalo, A.A. 2018. Dynamic habitat use of an estuarine nursery seascape: Ontogenetic shifts in habitat suitability of the European flounder (*Platichthys flesus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 506: 49–60
- Amara, R., Laffargue, P., Dewarumez, JM., Maryniak, C., Lagardère, F., Luczac, C. 2001. Feeding ecology and growth of 0-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern bight of the North Sea). *Journal of Fish Biololy* 58: 788-803
- Amara, R. 2003. Seasonal ichthyodiversity and growth patterns of juvenile flatfish on a nursery ground in the southern bight of the North Sea (France). *Environmental Biology of Fishes* 67: 191–201.
- Amara, R., Selleslagh, J., Billon, G., and Minier, C. 2009. Growth and condition of 0-group European flounder, *Platichthys flesus* as indicator of estuarine habitat quality. *Hydrobiologia* 627: 87–98
- Andersen, B.S., Carl, J.D., Grønkjaer, P., and Støttrup, J.G. 2005. Feeding ecology and growth of age 0 year *Platichthys flesus* (L.) in a vegetated and a bare sand habitat in a nutrient rich fjord. *Journal of Fish Biology* 66: 531–552
- Avoine, J., 1986. Evaluation des apports fluviatiles dans l'estuaire de la Seine in: La baie de Seine (GRECO-MANCHE). Actes de colloques 117-124
- Avoine, J. & Crevel, L., 1986. Influence des transports fluviatiles en baie de Seine. Actes de Colloque IFREMER 4, 125-134
- Baker, R., Buckland, A., Sheaves, M., 2014. Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. *Fish and Fisheries* 15: 170–177
- Bearhop, S., Adams, CE., Waldron, S., Fuller, RA., MacLeod, H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007-1012
- Beukema, J.J. 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 8, 94–107
- Blazewicz-Paszkwowycz, M., Ligowski, R. 2002. Diatoms as food source indicator for some Antarctic Cumacea and Tanaidacea (Crustacea). *Antarctic Science* 14: 11-15.
- Brind'Amour, A., Dubois, SF. 2013. Isotopic Diversity Indices: How Sensitive to Food Web Structure? *PLoS ONE* 8(31): e84198. doi:10.1371/journal.pone.0084198
- Cabral, H.N. (2000). Comparative feeding ecology of sympatric *Solea solea* and *S. senegalensis*, within the nursery areas of the Tagus estuary, Portugal. *Journal of Fish Biology* 57: 1550–1562
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., Sautour, B., 2013. Climate-cause abrupt shifts in a European macrotidal estuary. *Estuaries & Coasts* 36: 1193-1205
- Chardy, P., and Dauvin, J.-C. 1992. Carbon Flows in a Subtidal Fine Sand Community from the Western English Channel: A Simulation Analysis. *Marine Ecology Progress Series* 81: 147–161
- Chevillot, X., Drouineau, H., Lambert, P., Carassou, L., Sautour, B., and Lobry, J. 2017. Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web? *PLoS ONE* 12, e0173752
- Chevillot, X., Tecchio, S., Chaalali, A., Lassalle, G., Selleslagh, J., Castelnaud, G., David, V., Bachelet, G., Niquil, N., Sautour, B., Lobry, J. 2018. Global changes jeopardize the trophic carrying capacity and functioning of estuarine ecosystems. *Ecosystems* 22: 473–495
- Ciotti, B.J., Targett, T.E., Burrows, M.T. 2013. Decline in growth rate of juvenile European plaice (*Pleuronectes platessa*) during summer at nursery beaches along the west coast of Scotland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70: 720–734
- Ciotti, B.J., Targett, T.E., Nash, R.D.M., Geffen, A.J. 2014. Growth dynamics of European plaice *Pleuronectes platessa* L. in nursery areas: A review. *Journal of Sea Research* 90: 64–82
- Collie, J.S. 1987. Food consumption by yellowtail flounder in relation to production of its benthic prey. *Marine Ecology Progress Series* 36: 205–213
- Coull, B.C., and Vernberg, W.B. 1975. Reproductive periodicity of meiobenthic copepods: Seasonal of continuous? *Mar. Biol.* 32, 289–293.

- Cresson, P., Ruitton, S., Ourgaud, M., Harmelin-Vivien, M., 2014. Contrasting perception of fish trophic level from stomach content and stable isotope analyses: a Mediterranean artificial reef experience. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 452: 54–62
- Cucherousset, J., Villéger, S. 2015. Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators*, 56: 152 - 160
- Cuvilliez, A., 2008. Dynamiques morphologique et sédimentaire d'une slikke et d'un schorre dans un estuaire macrotidal anthropisé (Seine-France). Thèse de l'Université de Rouen, Géologie, sédimentologie-morphologie, 265 p.
- Cuvilliez, A., Deloffre, J., Lafite, R. & Bessineton, C., 2009. Morphological responses of an estuarine intertidal mudflat to constructions since 1978 to 2005: The Seine estuary (France). *Geomorphology* 104:165-174
- Cuvilliez, A., Lafite, R., Deloffre, J., Lemoine, M., Lemoine, M., Langlois, E., Sakho, I., 2015. River flow control on intertidal mudflat sedimentation in the mouth of a macrotidal estuary. *Geomorphology* 239:174-181
- Dahms, H.-U., and Qian, P.-Y. 2004. Life histories of the Harpacticoida (Copepoda, Crustacea): a comparison with meiofauna and macrofauna. *Journal of Natural History* 38: 1725–1734
- Darnaude, A., Harmelin-Vivien, M., Salen-Picard, C., 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *Journal of Marine Biological Association UK* 81: 119–127.
- Dauvin, J.C., Desroy, N. 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia* 540: 13-27
- Dauvin, J.C., Desroy N., Janson A.L., Vallet C. & Duhamel S., 2006. Recent changes in estuarine benthic and suprabenthic communities resulting from the development of harbour infrastructure. *Marine Pollution Bulletin* 53: 80-90
- Dauvin, J.C. & Pezy, J.P. 2013. Long-term changes of the Seine estuary suprabenthos (1996-2012). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 448: 93-103
- Day, L., Le Bris, H., Saulnier, E., Pinsivy, L., and Brind'Amour, A. 2020. Benthic prey production index estimated from trawl survey supports the food limitation hypothesis in coastal fish nurseries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 235: 106594.
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., and Le Bris, H. 2020. Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn. *Estuaries and Coasts*. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00823-z>
- Day, L. 2020. Fonctionnement et capacité trophique des nourriceries côtières et estuariennes : exemple de la Seine. Mémoire de thèse. Agrocampus Ouest, 214 p.
- Delsinne, N. 2005. Evolution pluri-millénaire à pluri-annuelle du prisme sédimentaire d'embouchure de la Seine: facteurs de contrôle naturels et d'origine anthropique. Mémoire de thèse 186 p.
- Dolbeth, M., Martinho, F., Leito, R., Cabral, H., and Pardal, M.A. 2008. Feeding patterns of the dominant benthic and demersal fish community in a temperate estuary. *Journal of Fish Biology* 72: 2500–2517
- Doornbos, G., and Twisk, F. 1987. Density, growth and annual food consumption of gobiid fish in the saline Lake Grevelingen, The Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 21, 45–74.
- Engler, A. 2019. Variabilité spatiale et temporelle de l'alimentation des juvéniles de sole et de plie en Baie de Seine. (Thèse de Master 2). Sorbonne Université, Paris. 44 p.
- Evans, S. 1983. Production, predation and food niche segregation in a marine shallow soft-bottom community. *Marine Ecology Progress Series* 10: 147–157
- Fujii, T. 2012. Climate Change, Sea-Level Rise and Implications for Coastal and Estuarine Shoreline Management with Particular Reference to the Ecology of Intertidal Benthic Macrofauna in NW Europe. *Biology* 1: 597-616
- Gee, J.M. 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zoological Journal of the Linnean Society* 96: 243–261
- Gibson, R.N. 1973. The intertidal movements and distribution of young fish on a sandy beach with special reference to the plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 12: 79–102.
- Gibson, R.N. (1994). Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32: 191–206
- Glé, C., Del Amo, Y., Sautour, B., Laborde, P., and Chardy, P. 2008. Variability of nutrients and phytoplankton

- primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 642–656
- Hamm, L., Romana, L.A., Lerat, F. 2001. Maintien des fonctionnalités biologiques de la vasière Nord de l'estuaire de Seine. Actes de Colloque IFREMER 29: 157-167
- Heip, C., Herman, R., and Vincx, M. 1984. Variability and productivity of meiobenthos in the Southern Bight of the North Sea. Rapport et Process-Verbaux Des Reunions. Conseil International Pour l'Exploration de La Mer 183: 507–521
- Heip, C., Huys, R., Vincx, M., Vanreusel, A., Smol, N., Herman, R., Herman, P.M.J. 1990. Composition, distribution, biomass and production of North Sea meiofauna. *Netherlands Journal of Sea Research* 26: 333–342
- Kopp, D., Le Bris, H., Grimaud, L., Nérot, C., Brind'Amour, A. 2013. Spatial analysis of the trophic interactions between two juvenile fish species and their preys along a coastal–estuarine gradient. *Journal of Sea Research* 81: 40–48
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J.-M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O. 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64: 54–60
- Kostecki, C., Roussel, J., Desroy, N., Roussel, G., Lanshere, J., Le Bris, H., Le Pape, O. 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: contributions of intertidal primary production and freshwater particulate organic matter. *Marine Ecology Progress Series* 449: 221–232
- Laffaille, P., Lefeuvre, J.-C., Schricke, M.-T., Feunteun, E. 2001. Feeding ecology of 0-group sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries* 24: 116
- Layman, CA., Arrington, DA., Montant, CG., Post, DM. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42–48
- Lawson, C.L., Suthers, I.M., Smith, J.A., Schilling, H.T., Stewart, J., Hughes, J.M., and Brodie, S. 2018. The influence of ontogenetic diet variation on consumption rate estimates: a marine example. *Scientific Reports* 8: 10725
- Le Guellec, C., and Bodin, P. 1992. Meiobenthos of the Bay of Saint-Brieuc (North Brittany, France). I: Quantitative distribution in subtidal and intertidal zones. *Oceanologica Acta* 15 (6): 661-671
- Le Mao, P. 1986. Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the Rance Estuary (France). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 66: 391–401
- Le Pape, O., Désaunay, Y., and Guérault, D. 2003. Relationship between interannual variations of the river plume and the extent of nursery grounds for the common sole (*Solea solea*, L.) in Vilaine Bay. Effects on recruitment variability. *Journal of Sea Research* 50: 177–185
- Le Pape, O., Modéran, J., Beaunée, G., Riera, P., Nicolas, D., Savoye, N., Harmelin-Vivien, M., Darnaude, A.M., Brind'Amour, A., Le Bris, H., et al. 2013. Sources of organic matter for flatfish juveniles in coastal and estuarine nursery grounds: A meta-analysis for the common sole (*Solea solea*) in contrasted systems of Western Europe. *Journal of Sea Research* 75: 85–95
- Lemoine, A. 2018. Condition physique des juvéniles de sole (*Solea solea*) et de plie (*Pleuronectes platessa*) dans l'estuaire de Seine. Rapport de stage de M2. Université de Tours, 74 p.
- Lesourd, S. 2000. Processus d'envasement d'un estuaire macrotidal : zoom temporel du siècle à l'heure; application à l'estuaire de la Seine. Thèse de l'Université de Caen Basse Normandie, 280 pp.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Brun-Cottan, C., J., Auffret, P., J., Poupinet, N. & Laignel, B. 2001. Morphosedimentary evolution of the macrotidal seine estuary subjected to human impact. *Estuaries* 24: 940-949.
- 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 Geosciences* 348, 442-450
- Liénart, C., Savoye, N., Bozec, Y., Breton, E., Conan, P., David, V., Feunteun, E., Grangeré, K., Kerhervé, P., Lebreton, B., 2017. Dynamics of particulate organic matter composition in coastal systems: a spatio-temporal study at multi-systems scale. *Progress in Oceanography* 156: 221–239.
- Massé C., Chouquet B., Dubut S., Durand F., Gouillieux B. & Dancie C. 2018. Premier signalement de l'espèce non indigène *Neomysis americana* (Crustacé : Mysidacé) dans l'estuaire de la Seine (Normandie, France). Les cahiers naturalistes de l'Observatoire Marin, An Aod. 10 pp (publié en ligne le 18/05/18).
- Mavrič, B., Urbanič, G., Lipej, L. and Simbourn, N. 2013. Influence of sample size on ecological status assessment using marine benthic invertebrate-based indices. *Marine Ecology* 34: 72-79.
- Mees, J., Jones, M. 1997. The hyperbenthos. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 35: 221-255



- Mendonça, V.M., Raffaelli, D.G., Boyle, P.R. 2007. Interactions between shorebirds and benthic invertebrates at Culbin Sands lagoon, NE Scotland: Effects of avian predation on their prey community density and structure. *Scientia Marina* 71: 579-591.
- Meziane, T., and Retière, C. 2001. Role of biotic interactions on seasonal migrations of the macrozoobenthos living in the upper tidal-flat of the Mont-Saint-Michel bay, France. *Oceanologica Acta* 24: 569–575
- Moreira, F. 1995. Diet of Black-Headed Gulls *Larus ridibundus* on Emerged Intertidal Areas in the Tagus Estuary (Portugal): Predation or Grazing? *Journal of Avian Biology* 26: 277.
- Morin, J., Riou, P., Bessineton, C., Vedieu, C., Lemoine, M., Simon, S., and Le Pape, O. 1999. Study of eastern bay of seine and Seine estuary nurseries. Synthesis of knowledge. Identification of a nursery in estuary of the Seine. Analyzes functionality of the estuary like nursery (Ifremer. 86 p. <https://archimer.ifremer.fr/doc/1999/rapport-1576.pdf>)
- Mouny P., 1998. Structure spatio-temporelle du zooplancton et du suprabenthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des espèces principales dans la chaîne trophique pélagique. Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, tome 1, 239 p.
- Mouny P., Dauvin J.C., Bessineton C., Elkaim B. & Simon S., 1998. Spatio-temporal patterns of the biological components from the Seine estuary: first results. *Hydrobiologia*, 373/374, 333-347.
- Mouny, P., Dauvin, J.C. 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 12: 13-22
- Nash, R.D.M., and Geffen, A.J. 2012. Mortality through the early life-history of fish: What can we learn from European plaice (*Pleuronectes platessa* L.)? *Journal of Marine Systems* 93: 58–68
- Nash, R.D.M., Geffen, A.J., Burrows, M.T., and Gibson, R.N. 2007. Dynamics of shallow-water juvenile flatfish nursery grounds: application of the self-thinning rule. *Marine Ecology Progress Series* 344: 231–244.
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips D (2007) A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 429–436
- Pezy, J.P., Baffreau, A., Dauvin, J.C. 2017. What are the factors driving long-term changes of the suprabenthos in the Seine estuary? *Marine Pollution Bulletin* 118: 307-318
- Pezy JP, Raoux, A., Timsit, O, Dauvin, JC. 2018. A rapid well-established population of the invader mysid *Neomysis americana* (S.I. Smith, 1873) in the Seine estuary. *Marine biodiversity* 1: 8. <https://doi.org/10.1007/s12526-018-0914-5>
- Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens, B.X., Ward, E.J. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology* 92: 823–835
- Pihl, L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Marine Ecology Progress Series* 22: 169–179
- Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* 13: 225–231
- Poxton, M.G., and Nasir, N.A. 1985. The distribution and population dynamics of O-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) on nursery grounds in the Firth of Forth. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 21: 845–857
- Quemper, F. 2019. Croissance des juvéniles de plie (*Pleuronectes platessa*) et de sole (*Solea solea*) de la nurserie de l'estuaire de Seine. Rapport de stage de césure. AgroSup Dijon, 21 p.
- Riera, P., 2007. Trophic subsidies of *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Crepidula fornicata* in the Bay of Mont Saint Michel (France): A $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 33–41
- Rigolet, C., Thiébaud, E., Brind 'Amour, A., Dubois, S.F. 2015. Investigating isotopic functional indices to reveal changes in the structure and functioning of benthic communities. *Functional Ecology* 29: 1350-1360
- Rijnsdorp, A.D., Van Beek, F.A., Flatman, Millner, R.M., Riley, J.D., Giret, M., De Clerck, R. 1992. Recruitment of sole stocks, *Solea solea* (L.), in the Northeast Atlantic. *Netherlands Journal of Sea Research* 29: 173-192
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O. (2010). Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research* 64: 34–44
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., Moore, J.C., 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442: 265–269.
- Rutledge, P.A., and Fleeger, J.W. 1993. Abundance and seasonality of meiofauna, including harpacticoid copepod species, associated with stems of the salt-marsh cord grass, *Spartina alterniflora*. *Estuaries* 16: 760.



- Salgado, J.P., Nogueira Cabral, H., and Costa, M.J. 2004. Feeding ecology of the gobies *Pomatoschistus minutes* (Pallas, 1770) and *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) in the upper Tagus estuary, Portugal. *Scientia Marina* 68: 425–434
- Saulnier, E., Brind'Amour, A., Tableau, A., Rufino, M.M., Dauvin, J.C., Luczak, C., and Le Bris, H. 2019. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnology and Oceanography* 64: 935–949
- Saulnier, E. 2019. Estimer la production macrobenthique et sa consommation pour comprendre la limitation trophique au sein des nourriceries côtières. Thèse de doctorat. Agrocampus Ouest. 240 p.
- Saulnier E., Le Bris H., Tableau A., Dauvin J.C, Brind'Amour A. 2020. Food limitation of juvenile marine fish in a coastal and estuarine nursery. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* 241 106670.
- Savoie, N., Aminot, A., Tréguer, P., Fontugne, M., Naulet, N., Kérouel, R., 2003. Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology Progress Series* 255: 27–41.
- Smol, N., Willems, K.A., Govaere, J.C.R., and Sandee, A.J.J. (1994). Composition, distribution and biomass of meiobenthos in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). In *The Oosterschelde Estuary (The Netherlands): A Case-Study of a Changing Ecosystem*, P.H. Nienhuis, and A.C. Smaal, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 197–217.
- Souissi, S., Devreker, D. 2012. Ecologie du copépode *Eurytemora affinis*. Une espèce au centre du réseau trophique. Fascicule Seine-Aval, Rouen, France, 2.8, 60 p.
- Tableau, A., Le Bris, H., and Brind'Amour, A. 2015. Available Benthic Energy Coefficient (ABEC): a generic tool to estimate the food profitability in coastal fish nurseries. *Marine Ecology Progress Series* 522: 203–218
- Tableau, A., Le Bris, H., Saulnier, E., Le Pape, O., and Brind'Amour, A. 2019. Novel approach for testing the food limitation hypothesis in estuarine and coastal fish nurseries. *Marine Ecology Progress Series* 629: 117–131
- Teal, L.R., de Leeuw, J.J., van der Veer, H.W., and Rijnsdorp, A.D. 2008. Effects of climate change on growth of 0-group sole and plaice. *Marine Ecology Progress Series* 358: 219–230
- Tecchio, S., Rius, A.T., Dauvin, J.-C., Lobry, J., Lassalle, G., Morin, J., Bacq, N., Cachera, M., Chaalali, A., Villanueva, M.C., et al. 2015. The mosaic of habitats of the Seine estuary: Insights from food-web modelling and network analysis. *Ecological Modelling* 312: 91–101
- van der Veer, H.W., Jung, A.S., Freitas, V., Philippart, C.J.M., and Witte, J.I.J. 2016. Possible causes for growth variability and summer growth reduction in juvenile plaice *Pleuronectes platessa* L. in the western Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 111: 97–106
- Vinagre, C., and Cabral, H.N. 2008. Prey consumption by the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 45–50
- Vinagre, C., Salgado, J., Cabral, H.N., and Costa, M.J. 2011. Food Web Structure and Habitat Connectivity in Fish Estuarine Nurseries—Impact of River Flow. *Estuaries and Coasts* 34: 663–674
- Vinagre, C., Salgado, J.P., Mendonça, V., Cabral, H., and Costa, M.J. 2012. Isotopes reveal fluctuation in trophic levels of estuarine organisms, in space and time. *Journal of Sea Research* 72: 49–54
- Vinagre, C., Madeira, C., Dias, M., Narciso, L., and Mendonça, V. 2019. Reliance of coastal intertidal food webs on river input – Current and future perspectives. *Ecological Indicators* 101: 632–639
- Wang, Z., Dauvin, J.C., Thiébaud, E. 1994. Preliminary data of the near-bottom meso- and macrozooplanktonic fauna from the eastern Bay of Seine: faunistic composition, vertical distribution and density variation. *Cahier de Biologie Marine* 35: 157–176
- Widbom, B. 1984. Determination of average individual dry weights and ash-free dry weights in different sieve fractions of marine meiofauna. *Marine Biology* 84: 101–108
- Wittmann, K.J., Vanagt, T.J., Faase, M.A., Mees, J. 2012. A new transoceanic invasion? First records of *Neomysis americana* (Crustacea: Mysidae) in the East Atlantic. *Open Marine Biology Journal* 6: 62–66
- Zouhiri, S., Vallet, C., Mouny, P., Dauvin, J.C. 1998. Spatial Distribution and Biological Rhythms of Suprabenthic Mysids from the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 78: 1181–1202

ANNEXES

Annexe 1 : Liste des rapports et articles produits dans le cadre du projet CAPES et à partir desquels les résultats et discussions présentées dans ce rapport final sont issues.

Auteur : Anik Brind'Amour

Rapports disponibles sur demande

- Chouquet, B., Dubut, S. et Pezy, JP. Rapport d'intervention - mai 2017 : Volets Macrofaune Benthique, Méiofaune, Sédiments, M.O.P. 17 p.
- Chouquet, B. 2018. Rapport d'intervention - septembre 2017 : Volets Macrofaune Benthique, Méiofaune, Sédiments, M.O.P. 14 p.
- Day, L. 2020. Fonctionnement et capacité trophique des nourriceries côtières et estuariennes : exemple de la Seine. Mémoire de thèse. Agrocampus Ouest, 214 p.
- Duhamel, S. Bauchet, R., Hanin, C., Rey, M., Balay, P., Dancie, C., Lebourg, E., Le Thoer, D., Morvan, E. et Robin, E. Rapport d'intervention – Campagnes de printemps 2017 : Volet halieutique. 21 p.
- Duhamel, S., Bauchet, R., Hanin, C., Rey, M., Balay, P., Beaucamp, M., Fouche, E. et Morvan, E. 2018. Rapport d'intervention – Campagnes d'automne 2017 : Volet halieutique. 19 p.
- Engler, A. 2018. Variabilité spatiale et temporelle de l'alimentation des juvéniles de sole et de plie en baie de Seine. Rapport de stage de M2, Université Sorbonne, 44 p.
- Lemoine, A. 2018. Condition physique des juvéniles de sole (*Solea solea*) et de plie (*Pleuronectes platessa*) dans l'estuaire de Seine. Rapport de stage de M2. Université de Tours, 74 p.
- Quemper, F. 2019. Croissance des juvéniles de plie (*Pleuronectes platessa*) et de sole (*Solea solea*) de la nourricerie de l'estuaire de Seine. Rapport de stage de césure. AgroSup Dijon, 21 p.
- Maheux, F et Simon, B. 2017. Rapport des campagnes benthiques effectuées par le LERN. 12 p.
- Pezy, JP et Dauvin, JC. 2018. Rapport d'échantillonnage et d'analyses des communautés zooplanctoniques, suprabenthiques et de la méiofaune du projet CAPES. 50 p.

Publications scientifiques

- Day, L., Le Bris, H., Saulnier, E., Pinsiv, L., and Brind'Amour, A. 2020. Benthic prey production index estimated from trawl survey supports the food limitation hypothesis in coastal fish nurseries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 235, 106594.
- Day, L., Brind'Amour, A., Cresson, P., Chouquet, B., and Le Bris, H. 2020. Contribution of Estuarine and Coastal Habitats Within Nursery to the Diets of Juvenile Fish in Spring and Autumn. *Estuaries and Coasts*. <https://doi.org/10.1007/s12237-020-00823-z>
- Massé C., Chouquet B., Dubut S., Durand F., Gouillieux B. & Dancie C. 2018. Premier signalement de l'espèce non indigène *Neomysis americana* (Crustacé : Mysidacé) dans l'estuaire de la Seine (Normandie, France). *Les cahiers naturalistes de l'Observatoire Marin, An Aod*. 10 pp (publié en ligne le 18/05/18).
- Pezy JP, Raoux, A., Timsit, O, Dauvin, JC. 2018. A rapid well-established population of the invader mysid *Neomysis americana* (S.I. Smith, 1873) in the Seine estuary. *Marine biodiversity* 1:8. <https://doi.org/10.1007/s12526-018-0914-5>
- Saulnier, E., Brind'Amour, A., Tableau, A., Rufino, M.M., Dauvin, J., Luczak, C., and Le Bris, H. 2019. Seasonality in coastal macrobenthic biomass and its implications for estimating secondary production using empirical models. *Limnology and Oceanography* 64, 935–949.
- Saulnier E., Le Bris H., Tableau A., Dauvin J.C, Brind'Amour A. 2020. Food limitation of juvenile marine fish in a coastal and estuarine nursery. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* 241 106670.

Annexe 2 : Liste de tous les taxons récoltés en 2017 dans les cinq stations d'échantillonnage du suprabenthos.

Auteur : Jean-Philippe Pezy

Taxons		EM	FS	FN	CH	MF
Amphipode	<i>Abludomelita obtusata</i>		X		X	
	<i>Atylus vedlomensis</i>		X			
	<i>Bathyporeia elegans</i>				X	
	<i>Corophium volutator</i>			X	X	X
	<i>Gammarus</i> spp.			X	X	X
	<i>Orchomenella nana</i>			X	X	
Isopode	<i>Anthura gracilis</i>			X		X
	<i>Idotea neglecta</i>				X	
	<i>Sphaeroma rugicauda</i>					X
Mysidacé	<i>Gasrosaccus spinifer</i>	X	X		X	
	<i>Mesopodopsis slabberi</i>		X	X	X	X
	<i>Neomysis americana</i>			X	X	X
	<i>Neomysis integer</i>			X	X	X
	<i>Schistomysis ornata/kervillei</i>	X	X	X	X	
Cumacé	<i>Diastylis laevis/bradyi</i>			X		
	<i>Pseudocuma simile</i>			X		
Décapode	<i>Crangon crangon</i>	X	X	X	X	X
	<i>Palaemon longirostris</i>				X	X
	<i>Processa modica</i>			X		
TOTAL		3	6	12	13	9



Annexe 3 : Détails des résultats isotopiques, par groupe taxonomique ou espèce pour les poissons, zone, saison et stade

Auteur : Pierre Cresson

Groupe	Zone	Saison	Stade	Effectif	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
					Moyenne	écart-type	Moyenne	écart-type
Annélides	Embouchure	Automne	-	27	-18.07	0.88	11.53	0.98
		Printemps	-	21	-19.11	2.44	10.82	1.87
	Fosse Nord	Automne	-	7	-19.16	0.81	12.87	1.21
		Printemps	-	7	-19.78	1.44	13.68	0.81
	Fosse Sud	Automne	-	15	-19.01	1.56	12.38	1.33
		Printemps	-	7	-20.09	2.00	12.88	1.43
	Vasières	Automne	-	8	-17.87	1.40	15.40	0.99
		Printemps	-	8	-19.47	1.48	15.07	1.56
Anthozoaires	Embouchure	Automne	-	2	-18.14	0.53	12.38	0.22
	Fosse Sud	Automne	-	1	-19.50	-	12.27	-
		Printemps	-	1	-20.03	-	12.80	-
	Vasières	Printemps	-	1	-15.99	-	14.56	-
Bivalves	Chenal	Printemps	-	1	-21.38	-	11.66	-
	Embouchure	Automne	-	31	-17.99	0.64	9.84	0.89
		Printemps	-	38	-19.53	0.95	8.35	0.83
	Fosse Nord	Automne	-	8	-19.75	0.43	10.50	0.76
		Printemps	-	14	-21.28	1.01	10.07	0.91
	Fosse Sud	Automne	-	27	-19.47	0.98	9.80	0.54
		Printemps	-	29	-20.34	1.62	9.19	1.08
	Vasières	Automne	-	10	-18.33	0.78	12.65	0.49
Printemps		-	4	-20.11	0.59	12.33	0.23	
Céphalopodes	Embouchure	Automne	-	2	-17.68	0.57	14.45	0.17

		Printemps	-	1	-18.93	-	10.91	-
	Fosse Nord	Automne	-	1	-17.08	-	15.26	-
Crustacés	Chenal	Automne	-	12	-18.96	2.27	13.57	2.29
		Printemps	-	19	-21.29	2.15	14.64	2.16
	Embouchure	Automne	-	10	-18.39	2.27	10.19	1.58
		Printemps	-	8	-18.01	1.97	9.14	2.87
	Fosse Nord	Automne	-	20	-17.95	1.78	12.53	1.87
		Printemps	-	9	-20.61	0.89	9.65	2.07
	Fosse Sud	Automne	-	7	-18.24	2.42	12.98	1.70
		Printemps	-	8	-18.08	1.84	9.77	1.91
	Vasières	Automne	-	24	-21.71	3.16	15.18	1.89
		Printemps	-	8	-22.81	1.43	12.15	1.80
<hr/>								
Echinodermes	Embouchure	Automne	-	1	-16.86	-	10.20	-
		Printemps	-	1	-15.84	-	9.47	-
	Vasières	Automne	-	1	-17.73	-	9.98	-
<hr/>								
Gastropodes	Embouchure	Automne	-	8	-16.97	0.78	11.61	1.18
		Printemps	-	3	-17.16	0.70	12.25	0.40
	Fosse Nord	Automne	-	1	-13.75	-	12.12	-
	Fosse Sud	Automne	-	3	-17.63	0.95	12.20	0.31
		Printemps	-	13	-19.15	0.68	12.00	0.28
	Vasières	Automne	-	1	-13.86	-	11.78	-
<hr/>								
Bar	Chenal	Automne	G0	2	-19.85	1.04	17.18	2.26
			G1	3	-18.06	1.22	16.59	0.51
	Embouchure	Automne	G0	1	-19.56	-	16.36	-
			G1	10	-17.98	1.03	15.78	0.38
	Fosse Nord	Automne	G0	10	-18.89	1.46	16.76	1.68
			G1	7	-17.51	0.55	16.15	0.55

		Printemps	G1	21	-19.58	1.17	15.67	0.93
	Fosse Sud	Automne	G0	10	-17.81	1.50	15.98	0.70
			G1	10	-18.37	1.43	15.66	0.88
		Printemps	G1	22	-19.18	1.30	15.06	0.60
	Vasières	Automne	G0	9	-18.28	0.48	16.46	0.34
		Printemps	G0	17	-21.21	2.08	15.29	1.12
			G1	4	-19.99	1.26	16.52	0.38
Merlan	Chenal	Automne	G0	10	-17.09	0.75	13.65	0.89
			G1	1	-21.10	-	14.54	-
		Printemps	G0	9	-18.51	0.62	10.91	1.09
			G1	13	-20.65	2.52	16.22	1.06
	Embouchure	Automne	G0	10	-16.67	0.42	13.71	0.44
			G1	10	-16.74	0.40	14.25	0.54
		Printemps	G0	10	-18.43	0.36	11.46	1.00
			G1	12	-18.13	1.25	14.91	1.13
	Fosse Nord	Automne	G0	10	-17.24	0.59	13.63	0.75
			G1	2	-17.19	0.41	14.90	0.11
		Printemps	G0	10	-18.08	0.46	11.51	0.54
			G1	5	-18.43	1.19	14.89	1.37
	Fosse Sud	Automne	G0	10	-17.15	0.58	13.77	0.58
			G1	10	-17.25	1.11	14.52	0.43
		Printemps	G0	10	-18.24	0.44	11.32	0.47
			G1	1	-16.82	-	14.44	-
Plie	Chenal	Automne	G0	1	-16.74	-	12.62	-
	Embouchure	Automne	G0	11	-16.96	0.53	12.63	0.56
			G1	12	-16.61	0.78	13.19	0.84
		Printemps	G0	10	-18.17	0.33	11.86	0.82



			G1	17	-18.50	0.94	12.82	1.03
	Fosse Nord	Automne	G0	12	-16.62	0.39	13.20	0.70
			G1	1	-17.14	-	12.88	-
		Printemps	G0	8	-18.79	0.73	13.34	0.99
	Fosse Sud	Automne	G0	16	-17.34	1.02	12.87	0.53
			G1	4	-17.63	0.81	12.51	0.26
		Printemps	G0	10	-18.63	0.75	12.89	0.95
			G1	19	-18.74	0.88	12.76	0.81
<hr/>								
Sole	Chenal	Automne	G0	13	-19.27	1.02	14.84	0.56
			G1	3	-18.27	0.92	14.98	0.57
		Printemps	G0	5	-18.65	0.76	12.72	0.33
			G1	12	-19.02	0.84	14.57	0.61
	Embouchure	Automne	G0	12	-17.14	0.42	13.72	0.55
			G1	14	-17.53	0.45	13.36	0.36
		Printemps	G1	18	-17.14	0.83	13.24	1.04
	Fosse Nord	Automne	G0	12	-18.06	1.14	14.29	0.97
			G1	12	-18.12	0.52	13.91	0.58
		Printemps	G0	8	-18.79	0.48	13.57	1.09
			G1	15	-19.28	0.66	14.29	0.49
	Fosse Sud	Automne	G0	11	-18.10	0.46	13.52	0.21
			G1	13	-18.10	0.31	13.37	0.39
		Printemps	G0	6	-17.81	0.52	11.33	0.74
			G1	20	-18.11	1.18	13.06	0.36

Tableau A4.2 : Détail de l'effort d'échantillonnage des contenus stomacaux.

Espèce	Saison	Age	Zone	Estomacs vides	Estomacs non vides	Total	Vacuité
	Automne	G0	Chenal	0	2	2	0%
			Embouchure	0	1	1	0%
			Fosse Nord	5	45	50	10%
			Fosse Sud	7	43	50	14%
			Vasières	0	50	50	0%
		Total G0		12	141	153	8%
		G1	Chenal	0	3	3	0%
			Embouchure	0	19	19	0%
			Fosse Nord	3	47	50	6%
			Fosse Sud	3	47	50	6%
		Total G1		6	116	122	5%
	Total Automne			18	257	275	7%
	Printemps	G0	Chenal	0	0	0	NA
			Embouchure	0	0	0	NA
			Fosse Nord	0	0	0	NA
			Fosse Sud	0	0	0	NA
			Vasières	9	51	60	15%
Bar		Total G0		9	51	60	15%

		G1	Chenal	0	0	0	NA
			Embouchure	0	0	0	NA
			Fosse Nord	2	48	50	4%
			Fosse Sud	0	32	32	0%
			Vasières	1	4	5	20%
		Total G1		3	84	87	3%
Total Printemps				12	135	147	8%
Total Bar				30	392	422	7%
Merlan	Automne	G0	Chenal	10	40	50	20%
			Embouchure	3	46	49	6%
			Fosse Nord	5	45	50	10%
			Fosse Sud	8	42	50	16%
			Vasières	0	0	0	NA
		Total G0		26	173	199	13%
		G1	Chenal	0	1	1	0%
			Embouchure	0	37	37	0%
			Fosse Nord	0	2	2	0%
			Fosse Sud	0	39	39	0%
		Total G1		0	79	79	0%
Total Automne				26	252	278	9%

Printemps	G0	Chenal	0	8	8	0%
		Embouchure	5	44	49	10%
		Fosse Nord	1	9	10	10%
		Fosse Sud	1	12	13	8%
		Vasières	2	0	2	100%
	Total G0		9	73	82	11%
	G1	Chenal	0	18	18	0%
		Embouchure	0	16	16	0%
		Fosse Nord	0	5	5	0%
		Fosse Sud	0	1	1	0%
		Vasières	0	0	0	NA
	Total G1		0	40	40	0%
	Total Printemps		9	113	122	7%
Total Merlan			35	365	400	9%

Plie	Automne	G0	Chenal	0	1	1	0%
			Embouchure	0	29	29	0%
			Fosse Nord	4	19	23	17%
			Fosse Sud	2	34	36	6%
			Vasières	0	0	0	NA
		Total G0		6	83	89	7%

	G1	Chenal	0	0	0	NA	
		Embouchure	0	43	43	0%	
		Fosse Nord	0	0	0	NA	
		Fosse Sud	0	4	4	0%	
	Total G1		0	47	47	0%	
Total Automne			6	130	136	4%	
	Printemps	G0	Chenal	0	1	1	0%
		Embouchure	1	31	32	3%	
		Fosse Nord	0	12	12	0%	
		Fosse Sud	0	36	36	0%	
		Vasières	0	0	0	NA	
	Total G0		1	80	81	1%	
	G1	Chenal	0	0	0	NA	
		Embouchure	0	30	30	0%	
		Fosse Nord	0	0	0	NA	
		Fosse Sud	0	28	28	0%	
		Vasières	0	0	0	NA	
	Total G1		0	58	58	0%	
Total Printemps			1	138	139	1%	
Total Plie			7	268	275	3%	

Sole	Automne	G0	Chenal	0	18	18	0%
			Embouchure	0	30	30	0%
			Fosse Nord	0	38	38	0%
			Fosse Sud	2	40	42	5%
			Vasières	0	0	0	NA
		Total G0	2	126	128	2%	
		G1	Chenal	0	3	3	0%
			Embouchure	0	43	43	0%
			Fosse Nord	1	28	29	3%
			Fosse Sud	1	41	42	2%
		Total G1	2	115	117	2%	
	Total Automne		4	241	245	2%	
Printemps	G0	Chenal	0	45	45	0%	
		Embouchure	1	24	25	4%	
		Fosse Nord	0	32	32	0%	
		Fosse Sud	2	28	30	7%	
		Vasières	0	0	0	NA	
		Total G0	3	129	132	2%	
		G1	Chenal	0	23	23	0%
		Embouchure	0	53	53	0%	



	Fosse Nord	0	63	63	0%
	Fosse Sud	0	31	31	0%
	Vasières	0	0	0	NA
	Total G1	0	170	170	0%
	Total Printemps	3	299	302	1%
Total Sole		7	540	547	1%
<hr/>					
Total général		79	1565	1644	5%
<hr/>					

POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

GIP Seine-Aval
Hangar C - Espace des Marégraphes
CS 41174
76176 ROUEN Cedex 1
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 :

Brind'Amour A. (Coord.), Day L., Cresson P., Vogel C., Chouquet B., Pezy J.P., Dauvin J.C., Duhamel S., Le Bris H., 2021. Projet CAPES : CAPacité trophique des nourriceries de Poissons de l'Estuaire de Seine. Rapport de recherche du programme Seine-Aval 6, 70 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 :

