

Projet Seine-Aval 5

BARBES

« Associations Biologiques en relation avec le transport sédimentaire : développement d'un modèle de bioturbation par les ingénieurs d'écosystèmes en estuaire de Seine. »

Novembre 2018

Coordination : Francis Orvain

Co-auteurs : Pierre Le Hir, Vona Méléder, Sandric Lesourd, Chloé Dancie, Steeven Israël, Jérôme Morelle



TABLE DES MATIERES

RESUME EXECUTIF	3
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	6
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	6
RESULTATS	7
Introduction	7
1 Cartographie des habitats sédimentaires et benthiques des zones intertidales (Tâche 1)	15
1.1 Matériel et méthodes	15
1.1.1 Stratégie d'échantillonnage	15
1.1.2 Mesures des paramètres sédimentaires	16
1.1.3 Géostatistiques	18
1.1.4 Acquisition des données satellite et traitement d'image	19
1.2 Résultats	22
1.2.1 Campagne de terrain et krigeage	22
1.2.2 Observation de la végétation microphytobenthique par satellite	27
1.3 Discussion	31
1.3.1 Qualité des cartes	31
1.3.2 Rôle majeur de la communauté macrozoobenthique comme forçage "top-down" des variations microphytobenthiques en Seine.	32
1.4 Conclusion et récapitulatif (Tâche 1)	34
2 Calibration de lois d'érosion en fonction de la bioturbation sur la base d'expériences en milieu contrôlé- Tâche 2A	36
2.1 Matériel et méthodes	36
2.1.1 Mise en place du mésocosme tidal pour culture microphytobenthique avec <i>Hediste diversicolor</i>	36
2.1.2 Mesure d'érodimétrie	38
2.1.3 Calibration de la loi d'érosion	40
2.2 Résultats	40
2.2.1 Effet de la densité sur les variables microphytobenthiques et les sels nutritifs	40
2.2.2 Effet de <i>Hediste</i> sur l'érodabilité des sédiments et de la biomasse microphytobenthique.	43
2.3 Discussion	46
2.4 Conclusion et récapitulatif (Tâche 2A)	49
3 Calibration de lois d'érosion spécifique d'une matrice biogène de surface sur la base de la littérature- Tâche 2B	50
3.1 Résultats expérimentaux d'érodimétrie	50

3.1.1	Erosion de surface	50
3.1.2	Test expérimental pour le cas de <i>Corophium volutator</i>	51
3.1.3	Résultats expérimentaux	53
3.2	Développement du modèle couplé bioturbation - érosion	54
3.2.1	Conceptualisation :	54
3.2.2	Systèmes d'équation du modèle	56
3.3	Ajustement du modèle	58
3.4	Ajustement général du modèle aux autres bioturbateurs	60
3.5	Conclusion et récapitulatif (Tâche 2B)	63
4	Mesures d'érodabilité sur l'estran intertidal de l'estuaire de la Seine et Validation des lois d'érosion et de bioturbation - Tâche 3.	64
4.1	Stratégie d'échantillonnage et descriptif de l'habitat benthique	64
4.2	Mesures d'érodabilité <i>in situ</i>	69
4.2.1	Mesure avec le courantomètre ADV et scissométrie	69
4.2.2	Erodimétrie et CSM	70
4.3	Recherche du modèle d'érodabilité final et validation des lois d'érosion <i>in situ</i>	74
4.4	Conclusion et récapitulatif (Tâche 3).	82
5	Construction d'un modèle 2DV cross-shore pour analyser le rôle de la communauté benthique sur l'évolution morpho-sédimentaire - Tâche 4.	84
5.1	Adaptation du modèle cross-shore pour l'estuaire de la Seine	84
5.2	Configuration des simulations cross-shore 2DV	87
5.3	Comparaison des résultats entre simulations abiotiques et biotiques	97
5.4	Conclusion et récapitulatif (Tâche 4).	107
	Conclusion	109
	BIBLIOGRAPHIE	112
	ANNEXE 1: MESURES EXPERIMENTALES DE COEFFICIENT DE BIODIFFUSION DE LA COQUE CERASTODERMA EDULE	118
	ANNEXE 2-A: EVOLUTION DES MASSES ERODEES (MES) EN FONCTION DE LA DENSITE D'ANIMAUX, POUR LE SPECE MELINNA PALMATA.	120
	ANNEXE 2-B: EVOLUTION DES MASSES ERODEES (CHL A) EN FONCTION DE LA DENSITE D'ANIMAUX, POUR LE SPECE MELINNA PALMATA.	121
	ANNEXE 3: RESULTATS D'ERODIMETRIE DES STATIONS A, B, C, D, E, F, G ET H	123
	ANNEXE 3: RESULTATS D'ERODIMETRIE DES STATIONS I, K, L, M, N, O ET P	124

RESUME EXECUTIF

Le projet SA5 "BARBES" visait à évaluer l'impact des organismes benthiques (macrozoobenthos et microphytobenthos) en tant qu'ingénieurs d'écosystème, ces organismes étant capables de modifier les propriétés d'érodabilité et donc la dynamique sédimentaire sur les estrans de l'estuaire de la Seine. Cette étude consistait i) à cartographier les interactions sédiment-microphytobenthos, ii) à évaluer les effets des espèces principales en laboratoire, iii) à mesurer les effets par des mesures d'érodabilité sur 15 stations le long de gradients sablo-vaseux et bathymétriques en septembre 2014 et avril 2015 et iv) à modéliser ces effets dans le modèle hydrosédimentaire MARS-3D simplifié en modèle cross-shore 2DV. Les résultats d'érodabilité en Seine montrent que les seuils critiques d'érosion se situent dans une gamme de valeurs très faibles dans cet écosystème (0.05 - 0.5 Pa aux deux saisons), si l'on compare ces valeurs à celles mesurées sur des vasières plus consolidées comme en baie de Marennes-Oléron. Un rôle majeur du benthos a été identifié en Seine mais contrairement aux écosystèmes où les forçages hydrodynamiques sont faibles et où les espèces déstabilisatrices jouent un rôle primordial sur des vases consolidées, ce sont les espèces à effet stabilisateur qui prédominent en Seine aux deux saisons et surtout la présence de ver annélide *Hediste diversicolor* (contrôlant les seuils critiques avec la concentration relative en vase) et des exopolymères associés à la sécrétion de mucus (EPS protéiques) sur les haute-slikkes de la vasière supérieure. La sécrétion d'EPS riches en carbohydrates par les diatomées benthiques vient également contrôler les flux d'érosion en masse sur les vasières de la rive Nord. Les expériences en laboratoire ont été menées avec 6 espèces macrozoobenthiques (3 mollusques, 1 crustacé amphipode et 2 vers annélides) pour paramétrer les équations de modèles mathématiques à fonction densité-dépendance pour une loi d'érosion spécifique d'une matrice biogénique à l'interface eau-sédiment correspondant aux biodépôts de ces espèces au sens large (trace, pseudofécès, déplacement de surface lié à l'adduction des valves). Ce modèle a ensuite été validé et complété par confrontation avec les données d'érodabilité in situ. De plus, les résultats obtenus avec *Hediste diversicolor* ont notamment permis de quantifier son rôle fonctionnel dans le contrôle de l'érodabilité du sédiment, avec un effet stabilisateur très net, jouant cette fois sur l'érosion en masse (en subsurface).

Une campagne de cartographie a été réalisée en avril 2015 sur les zones intertidales de l'estuaire de la Seine pour caractériser par krigeage la spatialisation des variables sédimentaires, des biomasses microphytobenthiques (chl *a*) ainsi qu'un indicateur de l'activité de la faune benthique (le pourcentage de phéopigment). L'organisation spatiale des biomasses en chl *a* coïncide bien avec celle des sédiments fins et du gradient bathymétrique. Les plus fortes concentrations en chl *a* sont inféodées à des zones de sédiments envasés de la grande crique mais aussi à des zones à mélange sablo-vaseux plus en aval de l'estuaire. Les biomasses restent faibles et les pourcentages de phéopigment dépassent les 80 % suggérant ainsi une activité de consommation primaire très structurante pour le microphytobenthos. Le secteur de la vasière Sud à Honfleur est constitué d'un estran sableux beaucoup moins riche en microphytobenthos. La quantité d'EPS carbohydrate est très élevée à la surface des sédiments intertidaux de la Seine et constitue un bon indicateur de l'activité générale du biofilm microphytobenthique. La quantité d'EPS secrétée est corrélée à la production primaire de ces microalgues (fluorimétrie PAM), les sédiments des zones de transition (mélange sablo-vaseux) étant les plus riches en EPS et les plus stables vis-à-vis de l'érodabilité. Comme observé en laboratoire, Les fractions protéiques des EPS in situ semblent directement influencées par la densité d'annélide et il existe une stimulation de

la croissance du biofilm en réponse aux effets bioirrigateurs de l'annélide *H. diversicolor*. Nos résultats suggèrent un effet synergique entre la biostabilisation par les galeries et par le biofilm sur l'érodabilité du sédiment, malgré une forte consommation par *H. diversicolor*. La technique de télédétection a également été appliquée par ailleurs pour cartographier la végétation microphytobenthique de 2005 à 2015, mettant ainsi en évidence une répartition de la biomasse en fonction de la bathymétrie mais se regroupant également au niveau des filandres, riches en nutriments et ce particulièrement dans la zone en amont du pont de Normandie et sur les vasières supérieures jusqu'à l'embouchure. L'impact des EPS microphytobenthiques et de l'ensemble de la communauté macrozoobenthique (les 6 espèces étudiées représentant plus de 95 % de la biomasse totale) a été intégré dans le modèle hydrosédimentaire cross-shore MARS-2DV adapté à la Seine pour prendre en compte les effets à long terme et la répartition spatiale spécifique de chaque membre de la communauté benthique sur la dynamique sédimentaire. Les simulations montrent le rôle fonctionnel primordial des biostabilisateurs et surtout des populations d'annélide *Hediste diversicolor* en synergie avec les microalgues benthiques.

SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

Equipe 1 : UMR BOREA . Université de Caen

Coordination scientifique : Francis Orvain

Autres chercheurs (ou équivalents) : Jérôme Morelle, Christiane Rakotomalala, Esam Awad, Steeven Israël, Guillaume Meynard, Brenda Hervieu, Christophe Roger, Sandra Sritharan, Guillaume Izabel, Pascal Claquin

Equipe 2 : DYNECO/DHYSED ; Ifremer

Coordination scientifique : Pierre Le Hir

Autres chercheurs (ou équivalents) : Florent Grasso, Bénédicte Thouvenin

Equipe 3 : EA MMS, Université de Nantes

Coordination scientifique : Vona Méléder

Autres chercheurs (ou équivalents) : Bruno Jesus, Laurent Barillé, Pierre Gernez, Marine Fernez-Paris

Equipe 4 : UMR M2C, Université de Caen

Coordination scientifique : Sandric Lesourd

Autres chercheurs (ou équivalents) : Carole Brunaud

Equipe 5 : Cellule de Suivi du Littoral Normand

Coordination scientifique : Chloé Dancie

Autres chercheurs (ou équivalents) : Bastien Chouquet

Equipe 6 : Maison de l'estuaire

Coordination scientifique : Thomas Lecarpentier

Equipe 7 : UMR EPOC, Université de Bordeaux

Coordination scientifique : Olivier Maire

Autres chercheurs (ou équivalents) : Alicia Romero Ramirez, Ludovic Pascal

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

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

Acteurs de l'estuaire : Barbara Leroy (AESN), Olivier Macur et Patrice Tournier (GPMR)

Scientifiques : Benoît Laignel* (Université de Rouen), Florian Mermillod-Blondin (Université Lyon 1)

Introduction

Contexte écologique et objectifs

Les estuaires sont constitués de différentes zones interconnectées, incluant le plus souvent un chenal principal, des deltas de jusant et des vasières latérales. Les vasières intertidales ont un rôle majeur dans le fonctionnement écologique des estuaires, car elles représentent la principale zone d'alimentation de nombreux poissons et oiseaux et constituent l'habitat d'organismes benthiques. Elles sont fortement liées à la dynamique hydro-sédimentaire estuarienne, étant tantôt source, tantôt puits de sédiment, et constituent un élément essentiel des processus biogéochimiques se déroulant au sein des estuaires. On distingue habituellement deux zones spécifiques au sein des vasières: (i) la slikke, correspondant à la partie en aval de la vasière, recouverte à chaque marée, et essentiellement composée de vase molle, sans végétation ; (ii) le schorre, correspondant à la partie haute de la vasière, recouvert uniquement lors des grandes marées et caractérisé par une végétation halophile répartie en étages. Les caractéristiques morphologiques et biogéochimiques de ces zones vont directement influencer les échanges de matière et d'énergie qui s'y déroulent.

Au cours des dernières décennies, l'estuaire de Seine, qui se caractérise par une forte pression anthropique (chenalisation du fleuve, modification morphosédimentaire liée à l'extension du port du Havre, présence de micropolluants organiques, métalliques et nutriments ; Lesourd et al 2016; Howarth et al, 1996 ; Meybeck et al, 2007 ; Cailleaud et al, 2009) a été largement altéré par les activités humaines. Les vasières sont ainsi encore présentes le long de l'estuaire, mais leur surface a été divisée par un facteur 3 depuis 1975 (Lesourd et al, 2016). L'estuaire de la Seine a subi des modifications drastiques suite à des aménagements portuaires qui ont fait disparaître deux tiers des vasières intertidales de l'écosystème estuarien et des stocks benthiques qui peuplent ses habitats. Parmi la mosaïque d'habitats qui forment l'estuaire, les vasières nues (slikkes) sont clairement identifiées comme des zones essentielles en termes de services écosystémiques, ainsi que le réseau de filandres qui semble y être particulièrement productif. Le maintien de la productivité végétale qui y réside (microphytobenthos) est donc impératif pour améliorer la qualité de ces habitats et leur disponibilité pour les populations faunistiques (Donadi et al, 2013).

Une synthèse générale de l'évolution morphosédimentaire de l'embouchure de la Seine montre les évolutions rapides depuis les 30 dernières années (Lesourd et al 2016) avec deux grandes tendances observées: 1) une forte augmentation de l'occupation spatiale des zones envasées jusqu'aux années 1990 où le taux d'occupation qui est passé de 16% à 50% en trois décennies et 2) une diminution drastique des surfaces envasées rapidement substituées par des zones riches en sable avec un taux d'occupation des surface envasées qui est descendu à 5% en 2009. La diminution des surfaces riches en vases est contrebalancé par une augmentation très nette des zones de sable et sable vaseux. Cette évolution peut être expliquée en partie par l'évolution des débits du fleuve, les aménagements du fleuve conduisant à une chenalisation plus marquée de la Seine.

L'objectif général du projet BARBES est de quantifier le rôle fonctionnel des organismes benthiques vivant dans les zones intertidales de l'estuaire de la Seine (slikkes des vasières et estrans sableux) et notamment les vasières qui subsistent afin de proposer une modélisation numérique du transport sédimentaire avec l'outil MARS intégrant les facteurs biotiques.

L'impact des organismes benthiques sur l'érodabilité des sédiments se résume en deux actions principales : 1) la bioturbation et particulièrement le remaniement associé au brassage particulaire exercé par la macrofaune benthique (Figure 1) et 2) la biostabilisation exercée par les EPS sécrétés par les microalgues benthiques colonisant le centimètre superficiel des vasières et des mélanges sablo-vaseux en périphérie.

Concernant l'effet de la faune benthique, les animaux modifient la rhéologie des sédiments par des mouvements actifs diversifiés et en relation avec leur comportement de recherche de nourriture et de locomotion. Par exemple, le broutage du tapis de microalgues nécessite un déplacement actif des animaux remaniant le substrat meuble, mais il existe aussi des formes de déplacement (enfouissement) pour se protéger contre les conditions environnementales extrêmes typiques des vasières intertidales comme les fortes variations de salinité et de température lors des phases d'émersion et/ou pour faire face à la pression érosive exercée par les courants tidaux ainsi que l'effet des vagues.

Bioturbation et biostabilisation

Les sédiments estuariens sont exposés à des mécanismes hydrodynamiques forts tels que la houle et les courants créés par le rythme des marées. Ces facteurs jouent un rôle important dans l'évolution constante du faciès de ces zones et notamment dans les phénomènes de remise en suspension et de transport sédimentaire, ainsi que le microphytobenthos (MPB) qui y est associé (de Jonge & van Beusekom, 1995). Le MPB lui-même joue un rôle dans la dynamique sédimentaire, cet effet étant abordé dans de nombreuses études (Sutherland et al, 1998; Orvain et al, 2003a ; Ubertini et al, 2015). Les communautés microphytobenthiques qui vivent dans les sédiments cohésifs sont principalement composées de microalgues benthiques épipéliques, et appartiennent majoritairement au phylum des diatomées (*Bacillariophyceae*). Contrairement aux microalgues qui restent attachées aux grains de sable par leurs EPS (dites épipsammiques), les microalgues épipéliques sont capables de déplacements à travers les sédiments pour mieux faire face à leurs besoins physiologiques. La production d'EPS par les diatomées benthiques dépend de l'habitat sédimentaire (mélange sablo-vaseux). Plus précisément, les microalgues épipéliques sont capables de migrer dans les premiers millimètres du sédiment en suivant un rythme chronobiologique. Les principaux facteurs explicatifs de cette migration sont le rythme des marées et la lumière (Perkins et al, 2001). Cette migration est réalisée grâce à la sécrétion de molécules (majoritairement anioniques) appelées EPS (« Extracellular Polymeric Substances»), qu'elles sécrètent le long de leur route de migration sur une épaisseur d'1 ou 2 mm environ à l'interface eau-sédiment. Ces molécules sécrétées au niveau du raphé des diatomés, vont former un biofilm exogène qui leur permet de se déplacer grâce à des interactions ioniques. En plus de servir à la migration, les EPS ont de multiples fonctions vitales pour les diatomées en formant la structure rigide d'un biofilm qui leur permet d'adhérer au substrat mais aussi d'être protégées face aux facteurs extérieurs.

La composition des EPS varie en fonction de la nature du sédiment, de l'âge du biofilm de MPB et de son état physiologique. Ils sont de bons indicateurs de l'état et du stade de développement du MPB. Les EPS peuvent être divisés en deux fractions principales : la fraction Colloïdale et la fraction liée. Il existe aussi une troisième fraction qui est qualifiée de résiduelle ou interne (IPS, « intracellular Polymeric Substances »). Les protocoles d'extraction des EPS ont été optimisés afin de bien séparer les différentes fractions et notamment évité les contaminations par les réserves internes riches en -1,3-glucane (Takahashi et al, 2009). Chacune des fractions est essentiellement constituée de glycoprotéines et il est classique d'évaluer la quantité de protéines et en carbohydrates qui les composent (Pierre et al 2010). Les EPS colloïdaux correspondent à la fraction qui est directement sécrétée dans le milieu, et qui forme en grande partie le biofilm. Les EPS liées sont attachées au frustule ("squelette externe siliceux") des diatomées par des liaisons ioniques et ces substances jouent un rôle dans l'adhésion et la protection. La sécrétion d'EPS par les microalgues benthiques va dépendre de différents facteurs comme la nature du substrat (vaseux, sablo-vaseux), la quantité de nutriments disponibles, la lumière et la présence de polluants (Decho 2000; McKew et al, 2010).

La bioturbation est un processus selon lequel la faune active et mobile modifie les propriétés physiques et affecte les échanges biogéochimiques et sédimentaires (Figure 2). Parmi ces processus, la façon dont la faune mélange les particules sédimentaires est bien connue et peut être mesurée par des coefficients de biodiffusion (dispersion par mélange particulaire) enregistrant les mouvements continus et rapides au sein de terriers, de tubes ou de galeries comme ceux de petits crustacés amphipodes ou de vers annélides ainsi que le pompage d'eau par les siphons des bivalves, toutes ces structures accentuant les échanges dissous en oxygénant d'une part le sédiment à travers un réseau fin de galeries et en stimulant d'autre part les flux de nutriments accessibles pour les producteurs primaires et en premier lieu le microphytobenthos présent à l'interface eau-sédiment sous forme de biofilm. Les activités liées à la mobilité de la faune et à la construction de terriers conduit à modifier la rhéologie des sédiments de surface en facilitant les phénomènes d'érosion face à des courants de marée ou à des turbulences induites par les vagues. Un animal actif comme le bivalve *Scrobicularia plana* peut alors induire une forte diminution des seuils critiques d'érosion en masse des sédiments superficiels (Orvain et al, 2012b). L'équation **Eq.0** montre l'effet de cette espèce sur le seuil critique pour l'érosion qui a été paramétrée sur la base de tests expérimentaux en canal benthique à différentes densités et pour différents états de consolidation d'un sédiment à 100% vaseux (Orvain 2005):

$$\tau_{cr} = \left(\tau_{crit(0)} - \frac{\tau_{crit(0)}}{\omega} \right) \times \exp^{-\theta n} + \frac{\tau_{crit(0)}}{\omega} \quad \text{Eq.0}$$

où ω correspond à la valeur minimale de seuil critique en cas de forte densité de *Scrobicularia*, n étant la densité de faune, θ (=3.35) le facteur de diminution du seuil critique aux densités maximales, θ (= 0.0478 m².ind⁻¹) le taux de diminution du seuil critique de τ_{crit} en fonction de la densité de bivalve et $\tau_{crit(0)}$ est la valeur critique en absence de faune.



Figure 1 : Dessin (Isabelle Vivier) illustrant les galeries et terriers des représentants de la macrofaune benthique des vasières intertidales de l'estuaire de la Seine avec de gauche à droite, le crustacé amphipode *Corophium volutator*, les mollusques bivalves *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Scrobicularia plana*, le ver annélide polychète de l'ordre des Phyllodocida *Hediste diversicolor* et le mollusque gastéropode *Peringia ulvae*, ainsi qu'un représentant des vasières subtidales à l'embouchure de la Seine le ver annélide polychète de l'ordre des terebellida *Melinna palmata*. Ce sont les 7 espèces intégrées dans le modèle final BARBES (sauf *Melinna palmata*, car nous n'avons pas observé d'effets sur l'érodabilité de cette espèce en érodimétrie).

L'auto-organisation des processus biologiques à une très petite échelle est un facteur qui façonne le paysage à une plus grande échelle. Par exemple, une expérience en nature montre que l'implantation d'un bivalve, la coque (*Cerastoderma edule*), enrichit la biomasse microphytobenthique de manière très efficace en particulier sur le bord des terriers, mais son action immédiate d'adduction des valves provoque en même temps une hausse de l'érodabilité locale (Rakotomalala et al 2015). Le bilan général au bout d'une semaine sur le terrain s'est traduit par une baisse de 1 cm en moyenne du niveau sédimentaire suite à une facilitation de l'érodabilité des sédiments, sauf au niveau des bords de terriers biostabilisés par le microphytobenthos. Les fortes irrégularités du microrelief créées par ces deux effets combinés entraînent une cascade de processus à petite échelle, l'érosion participant à accentuer encore le degré d'hétérogénéité de l'habitat. Ce type de mécanisme fin et complexe est essentiel à intégrer dans la vision dynamique. Une modélisation déterministe des processus sédimentaires à microéchelle au sein des habitats benthiques serait utile pour mieux comprendre les transferts d'échelle (à dimension fractale).

La protection naturelle créée par les ingénieurs d'écosystèmes en accentuant le degré de micro-hétérogénéité de la surface sédimentaire pourrait être un moyen de lutte efficace pour moduler le transport sédimentaire tout en fournissant un soutien à la biodiversité comme refuge ou nurserie des alevins de poissons et de l'avifaune limicole. Ceci est essentiel à considérer dans un contexte de changement global et particulièrement de l'élévation du niveau marin ainsi que l'intrusion des eaux océaniques salées en zone estuarienne. Pour établir des scénarios de restauration écologique des habitats estuariens, il est judicieux d'intégrer sous formes d'équations ces processus liés aux ingénieurs d'écosystèmes bioturbateurs des habitats benthiques qui régulent la dynamique sédimentaire à plus grande échelle ainsi que leur cycle de vie et leur dynamique de population en maîtrisant en partie l'habitat sédimentaire.



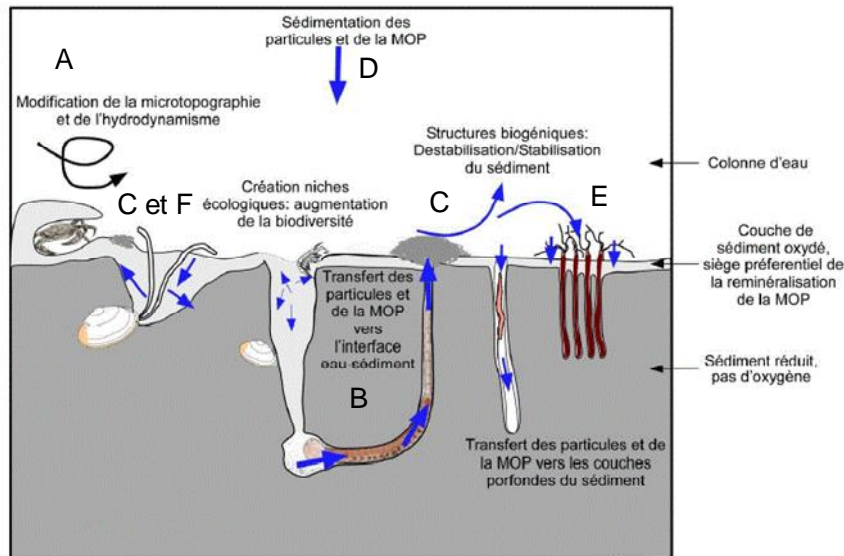


Figure 2 : Diversité des processus de bioturbation induisant une modification de l'érodabilité des sédiments (inspiré d'un schéma tiré de la thèse de Guillaume Bernard en 2013)

Les mécanismes parmi lesquels une espèce animale endogée des vasières peut modifier le transport sédimentaire sont diversifiés et non exhaustifs (Figure 2):

- A: L'impact des déformations biogéniques de l'interface eau-sédiment (coquilles, terriers, traces) se manifeste sur l'hydrodynamisme se traduisant par un accroissement des turbulences dans la couche logarithmique au fond. Les sommets des microstructures étant les plus exposées au flux hydrodynamique sont généralement sujet à l'initiation de l'érosion, sauf si une forte biostabilisation locale a lieu.
- B: Les phénomènes de bioirrigation le long des tubes et des galeries plus ou moins profondes se traduisent par un pompage actif des sels nutritifs et d'oxygène. Les flux biogéochimiques sont stimulés par la bioturbation avec une remontée vers la surface des sources d'azote, phosphore et silice. Ce mécanisme induit également une oxygénation à proximité des tubes dans les sédiments profonds en condition de réduction chimique des composés organiques. L'effet éventuel sur l'érodabilité est indirect en favorisant par exemple la production primaire microphytobenthique et la biostabilisation par les EPS associés.
- C : En milieu intertidal, une matrice biogénique de faible épaisseur et granulaire est rapidement balayée et remise en suspension à faible courant et à chaque cycle de marée en lissant le sédiment qui sera à nouveau recouvert d'une nouvelle couche biogène lors des périodes de calme (étales de pleine mer ou lors des phases d'émersion successives). De nombreux organismes déposivores viennent brouter (gastéropode), aspirer la vase (bivalve) ou gratter la surface (crustacé) pour récupérer la nourriture composée essentiellement des biofilms de diatomées benthiques et en créant des traces participant à la majorité de cette matrice biogénique. Les microstructures associées créent un degré très élevé de micro-hétérogénéité spatiale qui favorise une colonisation rapide d'une production primaire microphytobenthique (augmentation de la surface d'échange et d'exposition à la lumière). Une petite partie de cette matrice biogénique correspond aussi à la pelletisation c'est à dire le rejet du contenu du tube digestif de l'animal. Ce matériel agrège les particules sédimentaires fines en les empaquetant sous forme de pelotes fécales robustes et denses de diamètre général de l'ordre de la dizaine voir la



centaine de microns. Ces pelotes fécales souvent déposées à la surface des sédiments forme une petite quantité de matériel qui peut être charriée par les courants et mettre plusieurs semaines avant de se désagréger sous l'effet de l'action microbienne.

- D: Les filtreurs (principalement les bivalves suspensivores) peuvent également aspirer par leurs siphons inhalants l'eau du fond à marée haute pour filtrer les particules en suspension, ceci accélérant la sédimentation (dépôt). Les débits de filtration induisent un taux d'épuration de l'eau de mer participant à améliorer sa qualité. Par exemple, les coques *Cerastoderma edule* ont un taux de clairance ("clearance rate") estimé à $4.74 \cdot 10^{-4} \text{ L.gPS}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (Rueda et al 2005) qui peut être pris en compte pour modéliser un effet sur le dépôt (Rakotomalala et al, 2015).
- E: Certains vers annélides comme *Hediste diversicolor* forment des galeries profondes en sécrétant une grande quantité de mucus particulièrement riche en glycoprotéines dont les mucopolysaccharides (ex: Mucine). Le tassement induit par la formation du tube peut également participer à augmenter le niveau de consolidation entre les galeries.
- F: Le mélange sédimentaire induit par les organismes de plus grande taille et qui bioturbent le sédiment en subsurface sur une épaisseur de 1 ou 2 cm (comme les coques *Cerastoderma edule*) est un processus qui agit indirectement sur l'érodabilité également. Ces animaux mélangent le sédiment très efficacement par divers mouvements. Le litage naturellement stratifié, avec une succession éventuelle de lits non-cohésifs sableux recouvrant des lits de vases cohésives, en conditions abiotiques, forment après ce brassage d'origine biologique une matrice sablo-vaseuse globalement cohésive (si le pourcentage général de fine dépasse 30%, seuil minimum pour que le sédiment soit en régime cohésif d'après Le Hir et al, 2011) et cela peut *in fine* bloquer un sédiment sableux qui aurait pu circuler librement par charriage en surface. Le calcul de coefficient de mélange (appelée biodiffusivité, même si s'agit bien d'une dispersion particulière) peut permettre de modéliser ce processus (Annexe 1).

Stratégie d'étude pour la modélisation

L'objectif principal de ce projet est de mettre en place un nouveau modèle de déposition en insérant 1) des données relatives aux structures spatiales mesurées des ingénieurs de l'écosystème majoritaires dans l'estuaire de la Seine (macrozoobenthos et microphytobenthos) dans les zones intertidales non recouvertes par des végétaux et 2) de développer des nouvelles lois de déposition intégrant les effets de la bioturbation et biostabilisation par les organismes benthiques. L'objectif sera finalement orienté vers une modélisation générique de ces effets biologiques avec un formalisme 0D qui peut fonctionner de manière indépendante pour faire des simulations de l'évolution sédimentaire sur plusieurs sites d'intérêt de l'estuaire. Un effort particulier sera ensuite réalisé pour intégrer ce module de bioturbation (module EROBIO) dans d'autres structures spatiales de modèles avec une discrétisation spatiale raffinée comme le modèle MARS3D (projet SA5 HYMOSED) pour proposer des simulations afin de mieux appréhender le rôle complexe que peuvent jouer ces communautés.

A l'heure actuelle, des développements numériques permettent de modéliser l'impact local d'une espèce bioturbatrice (Willows et al, 1998; Orvain et al, 2003b; Orvain, 2005; Borsje et



al, 2006; Orvain et al, 2012b; van Prooijen et al, 2011) et la présence de biofilm biostabilisateur (Wood and Widdows 2002, Le Hir et al 2007) mais l'intégration synchronisée de plusieurs mécanismes par diverses espèces avec présence de biofilms dans des modèles de transport sédimentaires en 3D n'existe pas. Il existe encore moins de modèles 3D avec intégration des effets biologiques qui s'additionnent à l'ensemble des processus physiques nécessaires par ailleurs (mélange multi-classe, érosion, sédimentation, advection, consolidation etc) ou bien par des méthodes trop simples à l'heure actuelle pour refléter un réalisme à long-terme.

Seuls des mollusques ont été étudiées pour une paramétrisation d'un modèle d'érosion (Willows et al 1998, Orvain et al 2003b, Orvain 2005, van Prooijen et al. 2011) ce qui limite les possibilités de simuler des interactions biota/sédiment expliquant les successions écologiques à plus long terme. Le projet BARBES propose donc d'étendre les connaissances sur ces mécanismes à des crustacés et des annélides. Le développement d'un modèle numérique avec bioturbation et biostabilisation nécessite ainsi une logique en 4 étapes-clés (Figure 3) : 1) cartographie des variables benthiques forçantes en interaction avec l'habitat sédimentaire (Tâche 1), 2) conceptualisation/calibration de nouvelles lois mathématiques (modèle de bioturbation/érosion adimensionnel 0D en tâche 2A pour l'érosion en masse et 2B pour l'érosion de surface d'une matrice biogène), 3) validation des lois par confrontation modèle/données *in situ* (modèle 0D - tâche 3) et 4) application de scénarios limités en prenant en compte les limites d'un modèle qui doivent être connues (puisque les mécanismes complexes sont forcément simplifiés pour un modèle fonctionnel en termes de temps de calcul ou de développement) dans un premier temps avec le module de bioturbation/érosion en 0D et finalement dans le modèle mars2DV cross-shore réactualisé (Tâche 4). Le projet BARBES s'inscrit dans cette approche de développement d'un nouveau modèle calibré et validé pour l'appliquer de manière générique dans d'autres écosystèmes par la suite des développements.

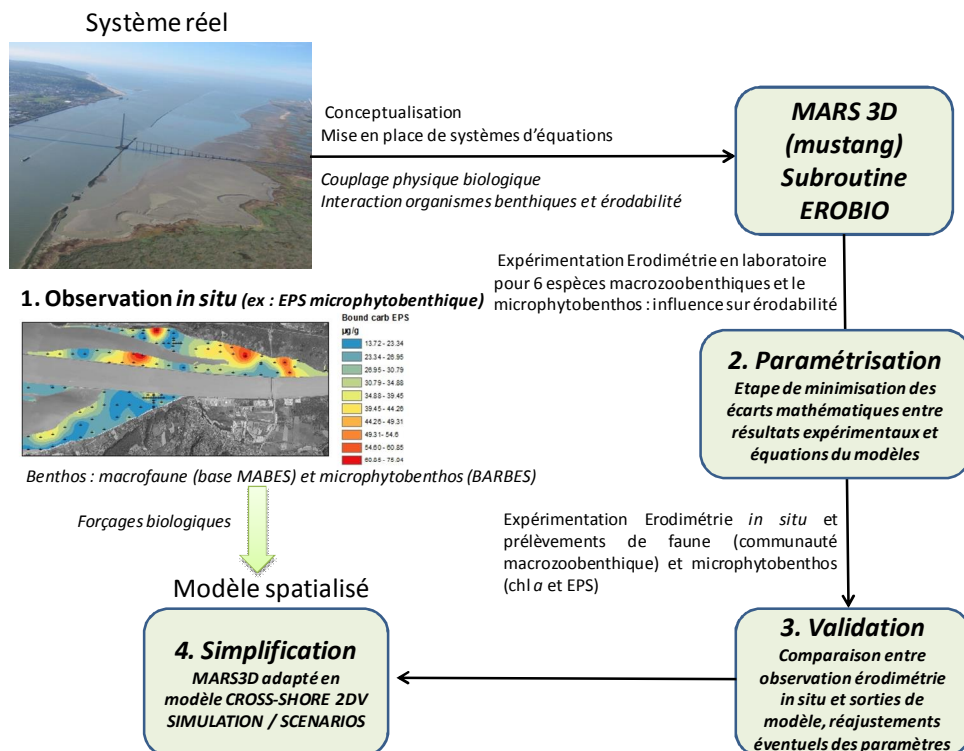


Figure 3 : Etapes de modélisation de l'influence des organismes benthiques sur l'érodabilité des sédiments des zones intertidales de l'estuaire de la Seine (les numéros désignent les tâches du projet).

Le module EROBIO décrivant les interactions bioturbation/érosion est indépendant du reste des processus sédimentaires modélisés et ce module est facilement intégrable dans différents modèles hydrosédimentaires de la même manière que cela a déjà été effectué avec succès pour les modules de bioturbation/érosion déjà développés en baie de Marennes - Oléron (Orvain et al, 2012b).



1 Cartographie des habitats sédimentaires et benthiques des zones intertidales (Tâche 1)

1.1 Matériel et méthodes

1.1.1 Stratégie d'échantillonnage

Un plan d'échantillonnage a été préalablement établi sur les vasières des trois grandes zones qui ont été étudiées ; le Havre, Honfleur et Tancarville. Les zones de la vasière Nord (Le Havre), du chenal environnemental (à l'est du Pont de Normandie), du banc de la Passe, des Ratelets, du Ratier ainsi que de la vasière Sud (Honfleur) et une zone au niveau du pont de Tancarville ont été échantillonnées pendant cette étude (Figure 4). Chaque secteur possède un minimum de quarante points d'échantillonnage, ce nombre correspond au minimum nécessaire pour réaliser un krigeage de la zone.

Dans les secteurs de grande taille les points ont été espacés d'environ 500 mètres afin de couvrir la plus grande surface possible, en prenant en compte le tracé des digues et des cours d'eau. Cet espacement est retrouvé sur les zones du Havre et de Honfleur qui vont être les deux plus grandes zones d'échantillonnage. Sur le secteur de Tancarville qui est plus restreint, les points sont espacés de 250 mètres. De plus à certains endroits des échantillonnages de point rapprochés disposer en croix sont effectués afin de étudier un gradient dans les paramètres du milieu. Enfin le plan d'échantillonnage final est composé de 158 points répartis sur les trois secteurs étudiés. Certains points ont été modifiés en coordonnées ou retirés car inaccessibles sur le terrain et parmi cette grille initiale, seul 112 points ont été prélevés.

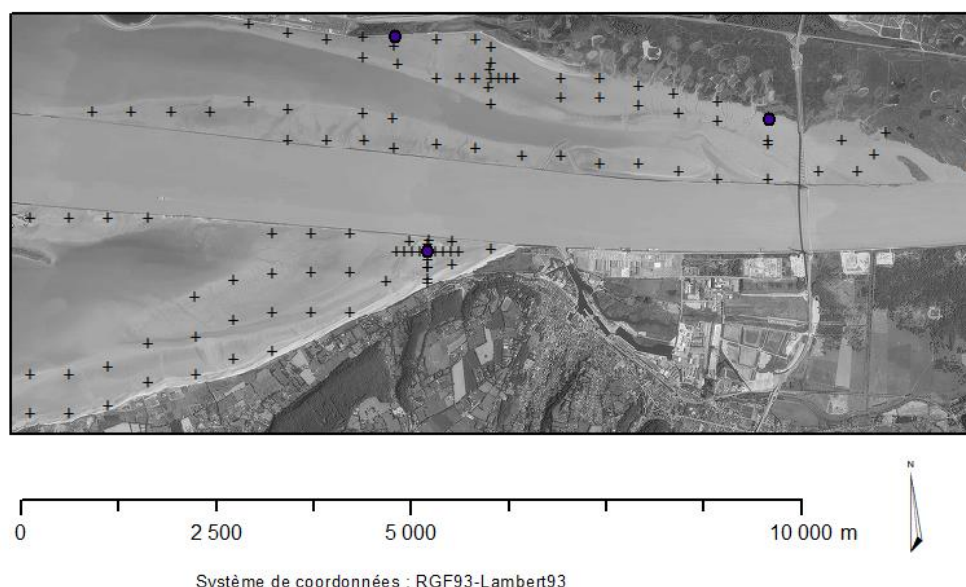


Figure 4 : Visualisation des points d'échantillonnage des sédiments et du microphytobenthos réalisés en avril 2015 (sauf la zone de Tancarville) grâce à une orthophotographie de 2014. Des points plus rapprochés les uns des autres sous forme d'une structure en petite croix ont permis un meilleur calcul des variogrammes par secteur pour optimiser le krigeage. Les 3 points marqués par des cercles noirs correspondent aux stations où des mesures de NDVI en spectroradiométrie ont permis le calibrage des images de végétation issues des satellites.



Les prélèvements d'échantillons ont été effectués lors des grandes marées de vives eaux sur une période de 6 jours, du 22 avril 2015 au 27 avril 2015, avec des coefficients compris entre 100 et 40. Les points sont atteints à pied ou en bateau pour les plus éloignés. Les prélèvements de sédiments ont été effectués à l'aide d'un disque de carottage d'une épaisseur de 1 cm et de 16 cm de diamètre pour les substrats sableux. Ce système a l'avantage d'aplanir les irrégularités de surface pour mieux maîtriser l'épaisseur du prélèvement fixé à 1 cm. Au lieu du disque, un carottier de 20 cm de hauteur et un pousse-carotte (de 16 centimètres de diamètre) ont été utilisés pour faciliter les prélèvements du premier centimètre de sédiment vaseux grâce à un anneau et une spatule. Ces méthodes ont permis de prélever une épaisseur et un volume constant de sédiment dans des sac-congélation numérotés. Sur chaque point d'échantillonnage, trois prélèvements (compris dans un m²) sont effectués afin de constituer des triplicats pour les analyses statistiques.

1.1.2 Mesures des paramètres sédimentaires

Granulométrie des sédiments et teneur en eau

Pour les mesures de teneur en eau des boîtes de pétri (préalablement pesées) ont été utilisées. Ensuite à l'aide d'une seringue de 20 ml dont l'extrémité a été coupée, 20 ml de sédiment frais ont été disposés dans chaque boîte. Une boîte de pétri a été remplie pour chaque réplicat d'échantillon, ce qui représente trois boîtes par échantillons. Elles ont ensuite été pesées avec leur contenu de sédiment frais (MF).

Les boîtes de pétri ont ensuite été placées à l'étuve pendant trois jours à 60 °C. Cela a permis d'éliminer toute l'eau contenu dans les prélèvements de sédiment frais. Une fois sec les échantillons ont été pesés (MS). Connaissant la masse vide et pleine de chaque boîte contenant les réplicats de chaque échantillons, la masse fraîche (MF) et sèche (MS) réelle de chaque échantillon a été calculée, et a été utilisée pour calculer la teneur en eau. Cette valeur a été corrigée en prenant compte la masse de sel dissoute dans l'eau contenu dans le sédiment frais. Pour le calcul de masse de sel, en considérant que la concentration en sel de l'eau de mer était de 35g.L⁻¹. La concentration en sédiment (ρ_D la densité sèche en g/L) a été calculée à partir de la teneur en eau.

La distribution des tailles de particules et de leur granulométrie a été obtenue à partir des sédiments lyophilisés avec un granulomètre Laser (Coulter LS 230). La médiane générale a été calculée à partir des histogrammes plurimodaux et le pourcentage de fines (< 63 µm) a été quantifié.

Extraction des pigments et dosage par fluorimétrie

La méthode d'analyse repose sur la propriété de la chlorophylle a (Chl a), à émettre une fluorescence dans le rouge lorsqu'elle est excitée par une lumière bleue. Le protocole suivi correspond à celui utilisé par le SOMLIT (Lorenzen 1967). Pour ces mesures des tubes eppendorf de 1,7 ml ont été remplis de sédiments frais, ils ont été congelés afin de conserver la biomasse en Chl a et en phéopigments jusqu'aux analyses. Après lyophilisation environ 1



gramme de sédiment (M_{sed}) sec a été prélevé et placé dans un tube falcon 15 ml opaque, afin de protéger la Chl a de la lumière. Pour l'extraction de la Chl a et des phéopigments 10 ml d'acétone à 70% (V_{ext}) ont été ajoutés dans les tubes contenant le sédiment sec. Puis les tubes ont été conservés 18 heures à $-20^{\circ}C$. Ensuite les tubes ont été centrifugés à $4^{\circ}C$ et à 4000 rpm pendant 5 minutes. Le surnageant a été récupéré dans une fiole qui a permis de mesurer directement la fluorescence émise par la Chl a (Fo). Puis 15 μ L d'acide chlorhydrique (0,3N) ont été ajouté à l'échantillon, qui a été laissé à l'obscurité pendant 20 secondes à une minute, afin que l'acide agisse. Cet acidification a permis de transformer la Chl a contenu dans l'échantillon en phéopigment, par une réaction d'oxydation. La fluorescence totale des phéopigments a été mesurée (Fa). Cette méthode a permis de calculer la proportion en phéopigment et en Chl a dans les échantillons, en utilisant les formules mathématiques établies par Lorenzen (1967).

$$[\text{Chlorophylle a}] = Kx \cdot (Fo/Fa)_{max} \cdot [(Fo \cdot Fa) / (Fo/Fa)_{max} \cdot 1] \cdot [V_{ext} / M_{sed}]$$

$$[\text{Phéopigments}] = Kx \cdot (Fo/Fa)_{max} \cdot Fa [1 \cdot ((Fo/Fa) \cdot 1) / (Fo/Fa)_{max} \cdot 1] \cdot [V_{ext} / M_{sed}]$$

Les valeurs de concentration en Chl a et phéopigments qui ont été obtenues était données en μ g/g de sédiment sec (M_{sed} en g de sédiment lyophilisé). Les constantes utilisées Kx et $(Fo/Fa)_{max}$ correspondent respectivement à la constante de calibration du fluorimètre et au rapport d'acidification de la Chl a pure de l'appareil.

Extraction et dosage des EPS glycoprotéiques

Pour l'extraction des deux types d'EPS (Pierre et al 2010), 5 ml de sédiment frais ont été placés dans un tube falcon de 15ml (préalablement pesés), auquel 10 ml d'eau de mer artificielle ont été ajouté. De l'eau de mer artificielle a été utilisée afin de ne pas faire éclater les cellules, ce qui aurait remis les EPS résiduels en suspension et aurait biaisé les résultats. Les tubes ont été agités pendant une heure à $4^{\circ}C$, l'eau de mer a permis de remettre en suspension les EPS colloïdaux contenu dans les échantillons. Après centrifugation le surnageant qui contenait les EPS colloïdaux a été récupéré.

Le culot contenait les EPS liés et le sédiment, il a été remis en suspension dans 10 ml d'eau de mer artificielle, puis des billes de résine DOWEX ont été ajoutées. Les tubes ont de nouveau été agités afin de bien mettre la résine en contact avec le culot. La DOWEX est une résine échangeuse d'ions (cations) qui a permis de détacher les EPS liés aux sédiments afin de les remettre en suspension. Après une seconde centrifugation les EPS liés se trouvaient dans le surnageant qui a été conservé.

Les deux types d'EPS ont ensuite subit une séparation en fonction du poids moléculaire. Pour cela 3 ml d'extrait d'EPS ont été prélevé et placé dans 7 ml d'éthanol, afin de faire précipiter la fraction de haut poids moléculaire ("HMW"). Les échantillons ont ensuite été placés au congélateur pendant 18 heures, puis ils ont été centrifugés 10 minutes à 3000 rpm. Un culot de couleur blanche a été obtenu il contient les sucres solubles HMW alors que le surnageant contenait les sucres solubles de faible poids moléculaire. Au cours de ces analyses seul les HMW ont été utilisés, le surnageant a donc été éliminé, et le culot a été mis à sécher (sous évaporateur à flux d'air ou à l'étuve). Une fois sec les échantillons ont été repris dans 3 ml d'eau milliQ (ou distillée), et ont été conservés au congélateur jusqu'aux

analyses selon les méthodes de Bradford (1976) pour les protéines et Dubois et al (1956) pour les carbohydrates.

Pour la méthode de Bradford, une gamme étalon de BSA (Bovine Serum Albumin) a été préparée. Ensuite les échantillons et la gamme de BSA (en triplicat) ont été placés dans une microplaque 96 puits, du réactif a été ajouté dans chaque puits. Après action du réactif (qui prend une couleur bleue en créant des complexes avec certains acides aminés en milieu acide) une mesure d'absorbance à 595 nm a été effectuée en spectrophotométrie (FlexStation). Grâce à la valeur d'absorbance obtenue qui était proportionnelle au taux de protéines contenu dans l'échantillon, la quantité de protéines a pu être déterminée par le calcul.

La méthode de Dubois a permis de déterminer la quantité de sucres (carbohydrates) présents dans les échantillons d'EPS. Pour cette méthode une gamme de glucose a été préparée en triplicat. Puis les échantillons et la gamme ont été placés dans les puits d'une microplaque 96 puits, du phénol à 5% et de l'acide sulfurique à 96% ont été ajouté dans chacun des puits. Les volumes des échantillons et du phénol doivent correspondre à $1/5^{\text{ème}}$ du volume d'acide sulfurique pour que le dosage soit efficace. Les sucres sont stables en milieu acide, et lorsqu'ils sont chauffés grâce à une réaction exothermique (en milieu acide) ils vont donner des furfuraldéhydes. Ces derniers vont réagir avec le phénol et former des complexes de couleur marron, dont l'absorbance a été mesurée en spectrophotométrie à 485 nm (FlexStation).

1.1.3 Géostatistiques

Les cartographies ont été effectuées à partir des package " gstat "et "geoR" avec le logiciel R (version 3.4.1). Les données obtenues (Z) suite à nos différentes analyses : la teneur en eau, les indices granulométriques, la teneur des différentes fractions d'EPS, la concentration en Chl a et en phéopigments ainsi que les pourcentage de phéopigments (par rapport aux pigments totaux) ont été utilisées pour réaliser plusieurs cartes par krigeage ordinaire. Les modèles de variogrammes ont tous été pris sphériques et les méthodes de validation croisée ont permis de tester la validité de la méthode d'interpolation spatiale et de retenir le meilleur choix de modèle. Les variogrammes ont été construits sur l'ensembles des 112 valeurs alors que le krigeage a été appliqué séparément entre le secteur du Havre et de Honfleur (pour éviter de créer des continuités artificielles de part et d'autre du fleuve). Les 2 couche SIG ont été fusionnées et exportées sous forme de raster dans ARCGIS (V.10.4) pour faire faire un SIG avec une zone d'estran appliquée comme masque et une ortho-photographie littorale (comm pers Guillaume Izabel).

Des régressions multiples ont été réalisés afin de mettre en évidence la relation d'une variable expliquée avec plusieurs autres variables explicatives ont été réalisées à l'aide du logiciel « R » via le modèle de régression linéaire multiple et le package « lmtest » pour les conditions d'application: Homogénéité des variances résiduelles (test Harrison-McCabe), indépendance spatiale (test de Durbin-Watson), normalité des résidus (test de Shapiro). Les corrélations entre variables ont également été analysées par le test de corrélation de Pearson. Enfin, une analyse de la variance (ANOVA) a été effectuée afin de retenir le modèle de régression multiple le plus explicatif.



1.1.4 Acquisition des données satellite et traitement d'image

Les images géo-référencées ont été fournies par le CNES et sont projetées en WGS84 UTM31Nord (Tableau 1). Les déformations dues au relief sont négligeables dans le cas des images satellite, la haute altitude minimisant son impact sur la déformation de l'image. Le géo-référencement s'appuie sur différents points de contrôle connus et distincts auxquels on associe manuellement des coordonnées dans un système de projection connu. Ici, nous avons sélectionné dix-huit points. Le choix des points est basé sur la facilité à repérer les points de contrôle : une jetée, la fin d'un quai dans un port, un lac, un coin de bâtiment, etc. Les neuf images SPOT du CNES ont été soumises au géo-référencement, en gardant les mêmes points de référence pour les différentes cartes. Cependant, le cadrage de la photo pouvant varier, certains points peuvent ne pas être placés sur les cartes, réduisant ainsi le nombre de points de contrôle et augmentant l'erreur moyenne. Les images Landsat présentant peu de décalage, le géo-référencement n'était pas nécessaire. Les images acquises dans le but de cartographier le microphytobenthos doivent présenter une heure d'acquisition proche de la marée basse ($t > 3h$) pour que la vase soit découverte et le biofilm développé, ainsi qu'une couverture nuageuse minimale afin d'offrir une visibilité maximale. Neuf images SPOT ont été acquises ainsi que deux du satellite Landsat 8 (Tableau 2).

Tableau 1: Présentation des caractéristiques des deux satellites utilisés pour l'acquisition des images en visible-infrarouge Source : CNES.fr et landsat.gsfc.nasa.gov

Satellite		SPOT 2	LANDSAT 8
Altitude		820	705
Résolution spatiale		400 m ²	900 m ²
Fréquence de passage		26 jours	16 jours
Détecteur		HRV2	OLI, TIRS
Nombre de bandes		3	11
Bandes	Bleu	-	
	Vert	XS1 500 nm . 590 nm	
	Rouge	XS2 610 nm . 680 nm	
	Infrarouge	XS3 780 nm – 890 nm	

Les images ont été traitées grâce au logiciel ENVI© version 4.7. Les images captées à partir des satellites enregistrent l'interaction du rayonnement solaire incident R_i avec la surface terrestre en passant deux fois par l'atmosphère terrestre : lorsque le rayonnement passe en direction de la terre puis qu'il est réfléchi et renvoyé vers le satellite. Les différents constituants de l'atmosphère (Ozone, oxygène, vapeur d'eau, méthane, etc) peuvent absorber ou diffuser le rayonnement électromagnétique et donc fausser les valeurs retenues. L'utilisation du module de correction FLAASH du logiciel ENVI© permet de corriger cet effet de l'atmosphère. Celui-ci nécessite dans un premier temps de convertir les valeurs brutes des images exprimées en Comptes Numériques (CN) en valeurs de radiance. Puis en renseignant la latitude, la longitude, la date et l'heure de l'acquisition, il est alors possible de



choisir entre plusieurs modèles atmosphériques, dont dépendent la vapeur d'eau présente dans la colonne atmosphérique ainsi que la température de l'air de surface. Les images satellite étant prises à des périodes similaires, le modèle atmosphérique appliqué a été le Sub Artic Summer sauf pour l'image datant du 26.03.2007 correspondant à un modèle de Middle Latitude Summer.

La correction FLAASH requiert également de renseigner la visibilité initiale de la scène choisie : la valeur moyenne choisie est de 60km, ce qui équivaut à un temps clair. Enfin, le modèle d'aérosol permet d'adapter le modèle atmosphérique choisi selon la zone d'acquisition et donc la quantité d'émissions urbaines ou industrielles l'affectant. Le modèle maritime modélise les aérosols des zones soumises aux entrées maritimes, c'est donc celui-ci qui a été retenu. Une fois ces différents paramètres rentrés et la correction atmosphérique appliquée, les images ne présentent non plus des comptes numériques mais les valeurs de réflectance corrigées.

À partir des différentes images exprimées en réflectance, l'indice de végétation normalisé (NDVI) peut alors être calculé. Allant de -1 à +1, il permet de représenter la répartition de la chlorophylle. Son calcul se base sur le pic d'absorption à 675nm de la chl a et le plateau de la courbe de réflectance au niveau de l'infrarouge.

$$\text{NDVI} = \text{Normalized Difference Vegetation Index} = (R_{750} - R_{675}) / (R_{750} + R_{675})$$

Tableau 2 : Présentation des onze images satellite Source : SPOT Images, Landsat et shom.fr. En gras nous avons identifié, les dates pour lesquelles le décalage entre l'heure de BM et de passage du satellite est le plus bas.

Date d'acquisition	Satellite	Heure d'acquisition (T.U)	Heure de basse-mer (T.U)	Coefficient de marée
16/07/2005	SPOT 2	11:14	10:41	44
22/04/2006		11:32	10:47	39
26/03/2007		11:31	9:41	46
12/05/2008		10:40	9:52	54
30/05/2009		11:05	8:55	73
31/05/2009		10:45	9:55	64
01/06/2009		10:26	10:57	58
23/04/2010		11:14	11:31	48
25/05/2011		11:24	10:04	45
18/03/2015		Landsat	10:52	15:05
27/04/2015	8	10:46	10:56	37

Le NDVI est un proxy de la biomasse végétale présente sur les 500 premiers micromètres du sédiment. Sa valeur dépend de différents paramètres (Espèces, saisons, etc.) et peut donc être difficilement convertie en chl a. Lors de l'interprétation des images obtenues, un NDVI négatif correspond à l'eau de mer turbide tandis qu'un NDVI positif correspond à la couverture végétale, aussi bien marine que terrestre. Sur les vasières, le microphytobenthos est quant à lui représenté par les valeurs comprises entre 0 et 0,3. Sur les cartes et au niveau de l'échelle de couleur, seul le NDVI compris entre 0 et 0,3 a été représenté afin de pouvoir observer précisément les différences à petite échelle. Les cartes traitées présentent de nombreuses bandes à NDVI élevé, proche ou au-delà de trois. Grâce aux campagnes d'échantillonnage, ces zones ont pu être directement observées sur le terrain, ce qui a

permis de se rendre compte de la présence de nombreux macrophytes échouées, principalement des algues vertes (probablement arrachées préalablement de zones cotières en baie de Seine). Les bandes d'absorption de ces algues étant les mêmes que celles du microphytobenthos, elles participent à l'augmentation du NDVI même si le microphytobenthos est peu présent dans ces zones. Par exemple, dans la zone de Tancarville, on observe une large bande rouge au milieu de l'estran, que l'on ne peut pas traduire par la forte présence du microphytobenthos mais bien de celle d'algues vertes installées sur une bande rocheuse.

De plus, la présence de zones rocheuses, riches en galets, peut fausser le NDVI. En effet, ces roches peuvent être recouvertes de microphytobenthos qualifié d'épilithique (en non le microphytobenthos épipélisque à la surface des vases). Cette confusion entre les macroalgues et le microphytobenthos apporte une limite à la télédétection. Ces zones présentent un NDVI proche ou supérieur à 0,3, ce qui peut venir fausser le NDVI moyen mesuré dans certaines zones. Pour éviter toute confusion, il est donc nécessaire de coupler différentes images entre elles. Grâce à l'observation sur le terrain, des zones rocheuses ont pu être délimitées, puis repérées sur une orthophotographie permettant ainsi une correction des cartes obtenues. Elles sont visibles sur l'ensemble des images présentées sur QGIS. Des polygones incluant les zones colonisées par les algues vertes ont été délimitées puis exclues des images SPOT destinées à la cartographie du microphytobenthos épipélisque. L'acquisition d'une orthophotographie datant de juillet 2014 a permis d'observer également ces zones rocheuses.

Dans le cadre de l'étude BARBES se focalisant sur le microphytobenthos en tant que stabilisateur du sédiment, le microphytobenthos épilithique et les zones de macroalgues ont été exclues grâce aux polygones tracés sous QGIS. Ainsi, la présence exclusive du microphytobenthos épipélisque a pu être mise en évidence.

Le microphytobenthos composé d'algues photosynthétiques est sensible à la quantité de lumière qu'il reçoit. La lumière a donc été directement mesurée sur 3 points (géoréférencés sur la carte en Figure 4), en parallèle de la biomasse. Le radiomètre de terrain JAZ de marque Ocean Optics permet de mesurer la radiance d'une surface prédéfinie, allant d'une longueur d'onde de 400 nm à 800 nm. Ces mesures ont été faites en même temps que le prélèvement des carottes de vase, les dates d'échantillonnages sont donc les mêmes, à savoir : le jeudi 23 avril 2015 au point A, le vendredi 24 avril 2015 au point G et le samedi 25 avril au point O.

1.2 Résultats

1.2.1 Campagne de terrain et krigeage

Les variogrammes des variables benthiques montraient bien une allure classique avec l'obtention d'un plateau stable et une semi-variance faible à distance nulle (pépite) comparée aux valeurs du plateau (Tableau 3). Le modèle de variogramme le plus adapté à nos variables était le modèle exponentiel. Cela signifie que les valeurs d'une variable se ressemblent entre elles quand on compare des points voisins (autocorrélation spatiale positive) jusqu'à ce qu'à une distance limite au delà de laquelle il y a indépendance spatiale (distance équivalente à la portée). Ce paramètre de portée peut synthétiser l'information de l'étendue des structures spatiales agrégatives sur les vasières de la Seine. Les niveaux de pépites (c'est à dire l'erreur d'échantillonnage à petite échelle) sont remarquablement faibles pour les variables pigmentaires (Figure 5 et Tableau 3) ce qui témoigne de la bonne qualité de la stratégie d'échantillonnage notamment pour les biomasses microphytobenthiques. Cette erreur est plus élevée pour les variables granulométriques pour lesquelles les cartes projetées par krigeage sont à prendre avec plus de précaution.

Il est intéressant de noter que les variables sédimentaires ont des portées relativement élevées avec un maximum de 2624 mètres atteint pour la matière organique en relation avec celle de la médiane granulométrique de 2182 mètres ainsi que celle de la fraction en vase fine de 1814 mètres. Cela signifie que les grandes structures riches en vase fine ont une circonférence moyenne de l'ordre de 2 km ce qui est particulièrement le cas sur la grande vasière nord (Figure 6). Le gradient sablo-vaseux est donc lié à la fois à un gradient amont-aval sur la rive nord et un gradient bathymétrique avec une accumulation des vases fines en haut d'estran, dans des zones mieux protégées contre les effets de l'érosion par les courants de la Seine. Ensuite parmi les ensembles sédimentaires riches en vases fines, les variables de teneur en eau forment des ensembles plus réduits en circonférence avec une portée de 630 mètres. Les valeurs de portée pour les 4 fractions d'EPS sont du même ordre de grandeur que celle de la teneur en eau.

Le diamètre des "patches" fortement concentrées en chl *a* est plus réduit avec une portée de 230 mètres et ces structures spatiales peuvent être assimilées à des lentilles qui colonisent préférentiellement les zones vaseuses. La variable qui montre la portée la plus faible est le pourcentage de phéopigment, cette variable qui une fois exprimée en pourcentage des pigments totaux permet de savoir où se localisent les zones où l'intensité du grazing par la faune dépositore est la plus marquée. Il existe certains "spots" qui sont particulièrement affectés par une forte consommation par les invertébrés benthiques relativement bas sur les vasières alors que les zones les plus riches en biomasses fraîches de chl *a* sont systématiquement réparties des zones en haut de vasière le long de la rive nord où le broutage par la faune doit être plus limité. Ce résultat témoigne de l'importance des processus de type "top-down" de la chaîne trophique, les fortes densités de faune ayant un impact négatif significatif sur la biomasse de chl *a*.



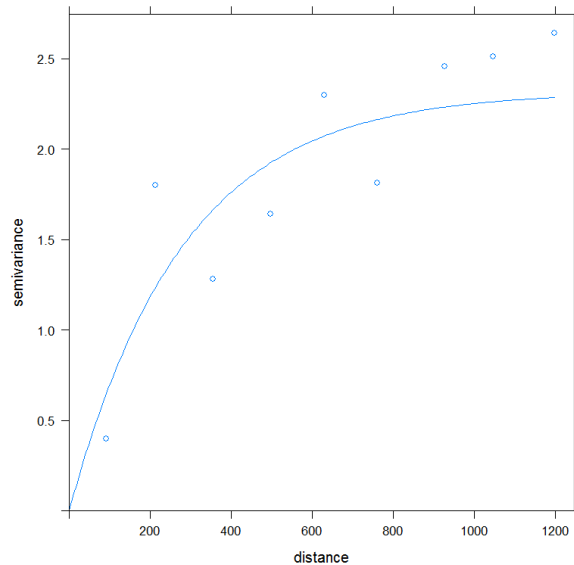


Figure 5: Semi-variogramme de biomasse chlorophyllienne en Seine.

En avril 2015, les valeurs de chlorophylle *a* étaient faibles avec une moyenne de $2.24 \pm 1.8 \text{ g.g}^{-1}$ sur le secteur du Havre et $0.94 \pm 0.84 \text{ g.g}^{-1}$ sur le secteur de Honfleur (Figure 6). Les biomasses de Chl *a* à Tancarville étaient de $1.80 \pm 1.43 \text{ g.g}^{-1}$. La variabilité spatiale était élevée sur les 3 secteurs, comme par exemple le secteur de Honfleur qui était composé à la fois de sable peu riche en microphytobenthos et de zones envasées plus enrichies. Les structures spatiales de Chl *a* montraient une présence de tâches agrégatives concentrées sur la vasière supérieure du Havre. Cette variabilité spatiale peut s'expliquer par la relation avec la nature du sédiment et la bathymétrie, la vasière Nord (Le Havre) montrant les valeurs les plus fortes. En descendant le gradient bathymétrique vers le chenal de la rive Nord de la Seine, les valeurs de Chl *a* diminuaient progressivement. Par exemple, la valeur maximale de Chl *a* de $8.14 \mu\text{g.g}^{-1}$ avait été observée à l'ouest du pont de Normandie en haut de vasière et les valeurs en bas de vasière se situaient dans une gamme de 3 à 4 g.g^{-1} .

Sur le secteur de Honfleur, la répartition des valeurs était plus uniforme avec des valeurs plus basses. La valeur maximale de ce secteur était de 3.15 g.g^{-1} près du chenal de la Seine près de la Fosse Sud sur un sable envasé à l'ouest de Honfleur. Les plus fortes concentrations en Chl *a* sont retrouvées dans les sédiments ayant la plus forte teneur en eau et la teneur en fine un peu plus élevée (environ 20%).

L'étude globale des corrélations spatiales a permis de révéler que les variables sont toutes relativement corrélées entre elles (Figure 9). La biomasse chlorophyllienne est positivement mais faiblement corrélée avec la teneur en eau et la fraction fine ($r=0.47$ et 0.51 , respectivement). La variable la mieux corrélée à la chl *a* est le pourcentage de phéopigments avec une corrélation négative ($r=-0.67$) soulignant l'importance du grazing comme forçage limitant le développement des biofilms microphytobenthiques en estuaire de Seine. Les taux de phéopigments sont parmi les plus élevés observés en comparaison avec d'autres écosystèmes estuariens comme la baie des Veys (Ubertini et al, 2012). Il est intéressant de noter que la relation est significative sur les secteurs du Havre et de Tancarville, alors qu'elle est beaucoup plus dispersée sur le secteur de Honfleur où les taux de phéopigments ainsi que les biomasses de chl *a* microphytobenthique sont plus faibles sur ce secteur sableux (Figure 7).

Tableau 3: Paramètres des modèles de variogramme pour les différentes variables krigées (classée selon un ordre croissant de la valeur de la portée)

Variable étudiée	Equation du Modèle	Pépite (% de la semi-variance maximale)	Portée (m)
Phéopigments (%)	Exponentiel	0 %	129
Chl a (µg/g)		0 %	231
Carbohydrates liés		9%	613
Protéines liées		6.4 %	617
Teneur en eau		10.4 %	630
Protéines colloïdales		4.5 %	708
Phéopigments (µg/g)		9%	858
Carbohydrates colloïdaux		0 %	869
Fraction fines	Gaussien	36 %	1814
Médiane	Exponentiel	73%	2182
Matière organique		25.6 %	2624

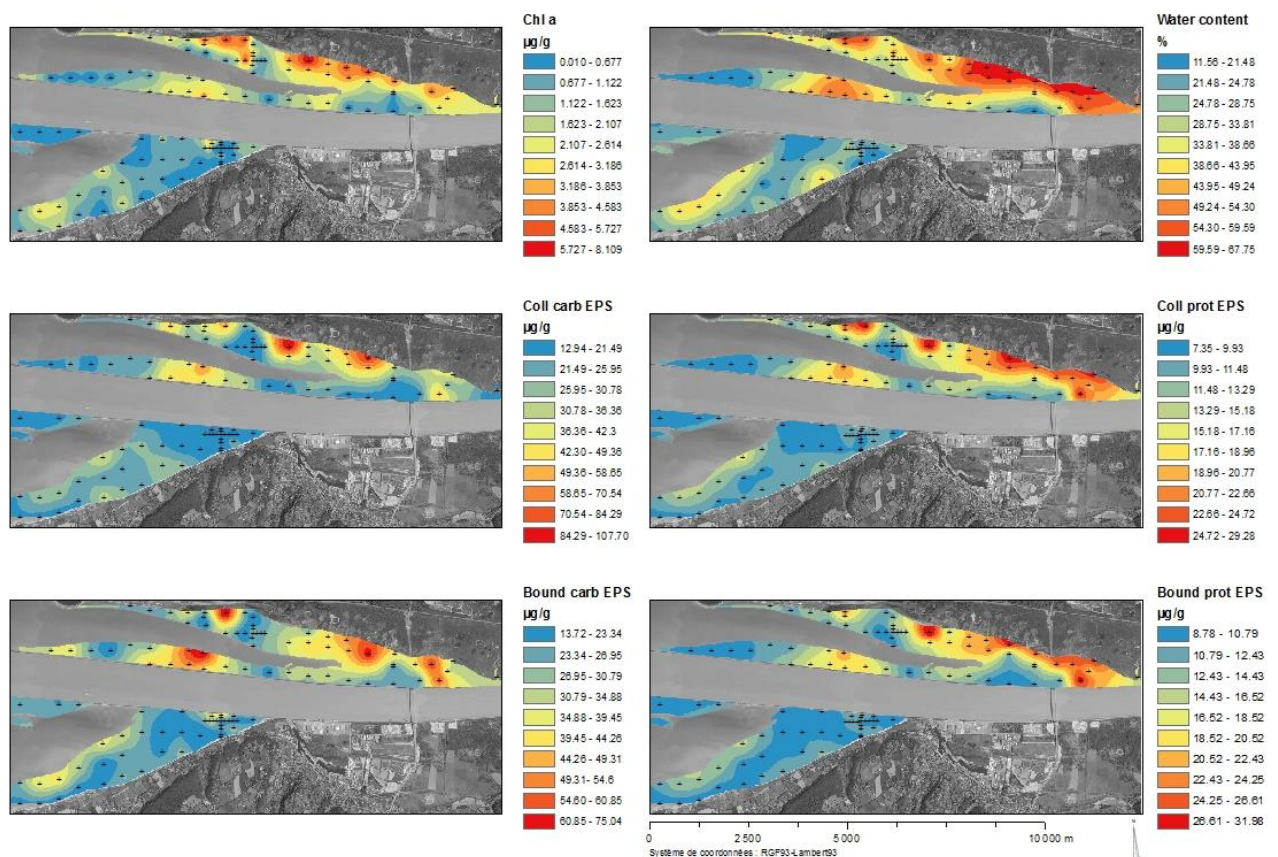


Figure 6 : Cartes krigées des composantes microphytobenthiques dans le 1^{er} cm superficiel: Biomasse chlorophyllienne (en µg/g de sédiment sec), teneur en eau des sédiments (%), et les 4 fractions des Substances ExoPolymériques (EPS en µg/g de sédiment sec) qui sont composées des CARBOHYDRATES des EPS colloïdaux et liés (plutôt d'origine microphytobenthique) et de PROTEINES des mêmes fractions (d'origine microphytobenthique et/ou du mucus sécrété par la faune benthique endogée).

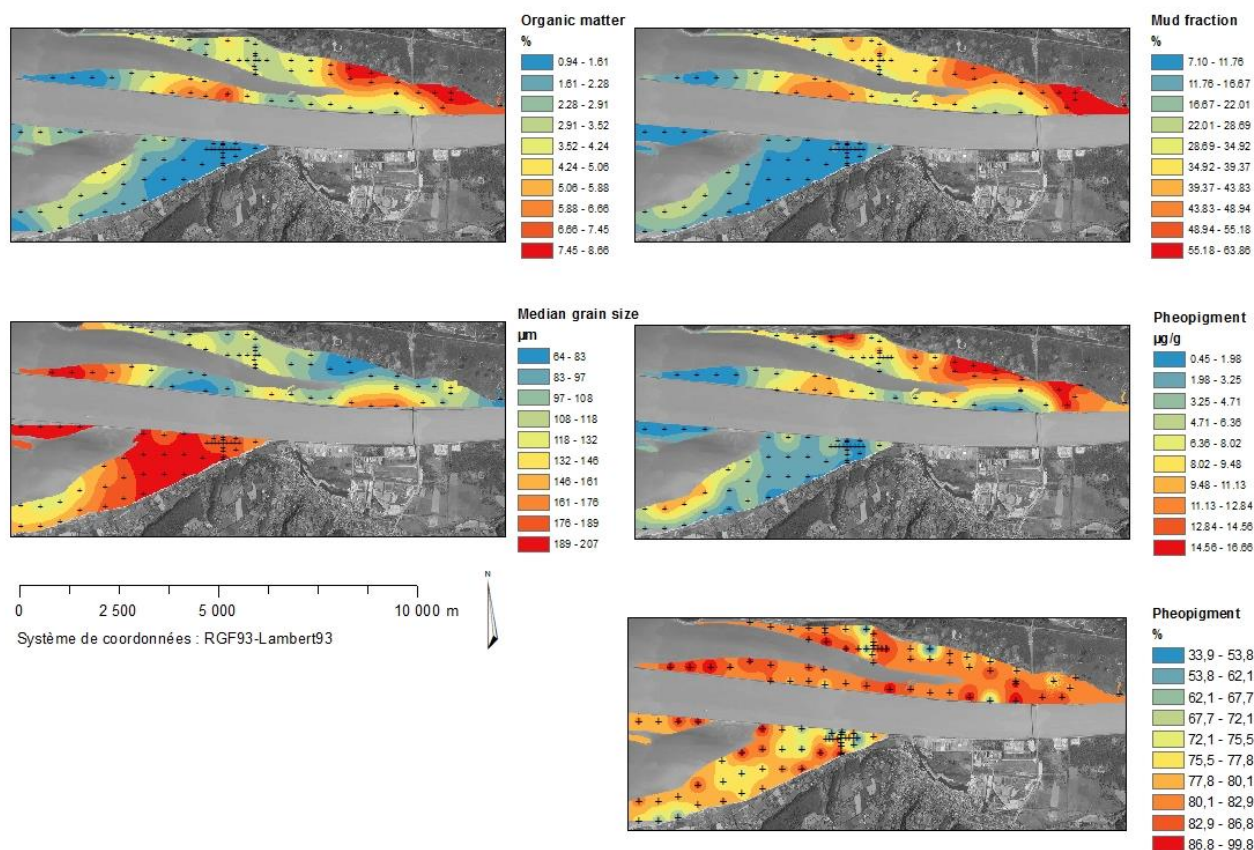


Figure 7 : Cartes krigées de la matière organique, des paramètres sédimentaires (fractions de particules fines <63 µm et médiane granulométrique en µm) et des phéopigments (issus de la photo-oxydation de la chlorophylle a) en µg/g et en pourcentage des pigments chlorophylliens totaux (% - cet indice permettant d'estimer le taux de grazing par la faune benthique essentiellement dépositivore; Cartexana et al, 2003)

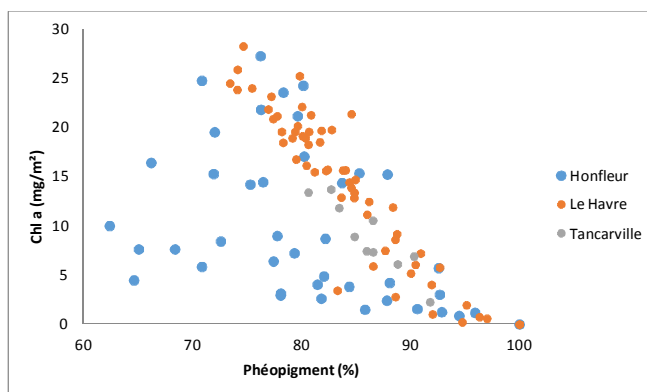


Figure 8. Corrélation entre la biomasse chlorophyllienne (mg/m²) et le pourcentage de phéopigments (r=0.67)

Concernant les fractions carbohydrates des 2 types d'EPS (colloïdaux et liés), on peut noter des valeurs faibles dans le secteur d'Honfleur, alors que les valeurs étaient plus fortes dans la vasière Nord du Havre. La structure spatiale était proche de celle déjà décrite pour la teneur en eau et en chl a (Figure 6). On observe que la structure spatiale des EPS protéiques ressemblait à celle des carbohydrates, mais, si on regarde plus dans le détail, les EPS protéiques semblaient plus dispersés et étalés autour de noyaux concentriques qui ne

sont pas exactement situés aux mêmes endroits. En effet, les fractions d'EPS sont anticorrélées entre les carbohydrates et protéines ($r < -0.3^{**}$), ce qui suggère au moins une origine biologique différente (Figure 6). Les fractions colloïdales et liées étaient bien corrélées entre elles pour les EPS protéiques ($r = 0.77^{***}$) et les EPS carbohydrates ($r = 0.89^{***}$). On retrouve un effet majeur de la teneur en eau reflétant la nature cohésive du sédiment favorisant la sécrétion d'EPS de type carbohydrate (Polysaccharides) par les biofilms microphytobenthiques. La teneur en eau (W) était le seul facteur à expliquer la variation spatiale des EPS carbohydrates après analyse de régression multiple (Tableau 4), même si une transformation log a été requise pour mieux vérifier les conditions d'application. A l'inverse, la variabilité spatiale des EPS protéiques était exclusivement expliquée par la densité sèche en sédiment *Csed* (Tableau 4).

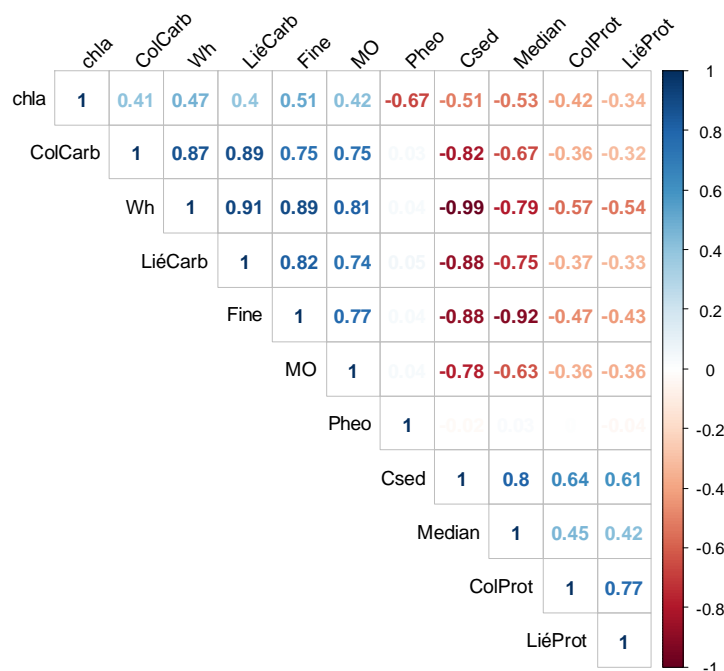


Figure 9 : Niveaux de corrélation entre toutes les variables cartographiées. Les résultats étaient meilleurs après transformation log de la biomasse en chl a et les EPS carbohydrates.

Sur la vasière Nord du Havre, les EPS semblaient globalement être produits en quantité plus élevée en haut de tran que en bas de tran. Une tâche était visible sur le banc aval le long de la digue Basse Nord. Nous retrouvons pour chaque zone la même teneur en EPS liés et en EPS colloïdaux avec environ deux fois plus de carbohydrates que de protéines. Les valeurs en EPS protéiques sont exceptionnellement fortes par rapport à d'autres écosystèmes. Cependant, comme le confirme la corrélation entre la teneur en eau et les EPS, on retrouve une variabilité entre les différentes zones de l'estuaire. Au Havre, les valeurs moyennes de carbohydrates étaient de $31.3 \pm 20.8 \text{ g.g}^{-1}$ et $37.0 \pm 24.1 \text{ g.g}^{-1}$, alors que les valeurs de protéines étaient de $15.2 \pm 6.5 \text{ g.g}^{-1}$ et $16.4 \pm 8.0 \text{ g.g}^{-1}$, pour les colloïdaux et les liés, respectivement. A Tancarville (carte non montrée), les valeurs étaient également élevées avec $41.25 \pm 22.5 \text{ g.g}^{-1}$ de carbohydrates et $19.58 \pm 12.7 \text{ g.g}^{-1}$ de protéines alors que dans les zones sableuses de Honfleur, on retrouvait $23.70 \pm 7.4 \text{ g.g}^{-1}$ de carbohydrates et $10.71 \pm 2 \text{ g.g}^{-1}$ de protéines.

Tableau 4 Equations des modèles de régression multiple (step-by step) expliquant la variation de 5 variables: Chl a et les 4 fractions d'EPS. Les variables explicatives sont : la fraction de fines, la médiane granulométrique, le pourcentage de phéopigments (Pheo en %), la teneur en eau (W), la densité sèche (CSED en g/L), le pourcentage de matière organique (MO)

Variable expliquée	Variabes explicatives testées	Modèle final	R ²
Chl a	Fines, Mediane, Pheo, W	$\log(\text{chl}a+1) = -0,0570 \times \text{Pheo} - 0,0208 \times \text{Fines} + 6,35$	0.73
EPS carb coll	Chl a, Fines, Mediane, Pheo, W, MO, CSED	$\text{Log}(\text{EPS}+1) = 0,0232 \times W + 1,725$	0.76
EPS carb liés		$\text{Log}(\text{EPS}+1) = 0,0204 \times W + 1,576$	0.83
EPS prot coll		$\text{EPS} = 0,0405 \times \text{CSED} + 86,8$	0.42
EPS prot liées		$\text{EPS} = 0,0437 \times \text{CSED} + 91,8$	0.36

1.2.2 Observation de la végétation microphytobenthique par satellite

La lumière et le NDVI ont pu être directement mesurés sur 3 points mais nous n'exposerons ici que les résultats d'un point en haut de vase près du pont de Normandie le 24 avril (Figure 10). La lumière a pu être mesurée de 7h30 à 13h10 par intervalles de 10 minutes tandis qu'une mesure de NDVI a été faite toutes les minutes, répliquée trois fois, de 7h41 à 13h08. Au moment de l'échantillonnage, la zone d'étude était déjà éclairée puisque le lever de soleil était à 6h49. L'heure de marée basse indiquée sur le graphique est référencée par rapport au port du Havre et indique 10h16 T.U.

L'éclairement augmente avec le temps, dès 8h15, celui-ci atteint $200 \text{ mol de photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Le pic maximal d'éclairement se situe entre 10h20 et 10h40, atteignant $1050 \text{ mol de photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ à 10h40. Le NDVI augmente lui aussi fortement dès 8h15 et va jusqu'à atteindre 0,297 à 9h51. Ce pic semble tout de même anormalement élevé, la valeur moyenne entre 8h40 et 10h20 étant 0,259. Les réplicats faits minute par minute sont relativement similaires, avec très peu de variations entre eux, ce qui nous indique des résultats relativement fiables. Le NDVI et la lumière semble évoluer de la même manière à partir de 10h30 puisque la lumière diminue en parallèle de la baisse du NDVI. Dans cet exemple, on voit bien la forte sensibilité de l'indice NDVI d'abord à la chronobiologie des diatomées benthiques qui migrent verticalement à la surface pendant les 30 premières minutes en saturant rapidement la couche photique en microalgues qui réalisent la photosynthèse. Les algues continuent de migrer en retournant en profondeur le long de boucles de migration pour éviter la limitation en sels nutritifs, mais la couche photique reste saturée pendant la phase d'émergence sauf lors des 30 dernières minutes car les algues retournent massivement en profondeur (sur une épaisseur de 1 mm environ). Par ailleurs, le rendement photosynthétique est plus efficace en fonction de la quantité de lumière reçue et les algues sont plus nombreuses dans la couche active du biofilm (Guarini et al 1999). On voit bien la dépendance de la biomasse photosynthétiquement active dans le biofilm (NDVI) avec la luminosité.

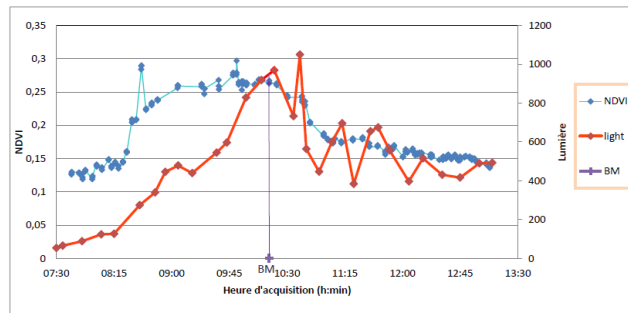


Figure 10 : Image SPOT montrant la répartition spatiale du microphytobenthos (NDVI) le 23 avril 2010.

Ce résultat permet de bien se rendre compte qu'en un point pendant quelques heures d'émergence le NDVI varie de 0.1 à 0.3. Sur les cartes satellitaires, le NDVI varie entre 0 et 0.3. Cela signifie donc que le niveau de variabilité spatiale à l'échelle globale de l'estuaire et à échelle interannuelle est du même ordre de grandeur que le niveau de variation sur un seul point au cours d'une phase d'exondation. La prise en compte des effets du décalage avec l'heure de BM (Tableau 2), et de la luminosité reçue (Figure 9) doit donc être intégrée dans des corrections pour pouvoir réellement comparer les différentes structures spatiales d'une année sur l'autre (idéalement à un modèle dynamique à haute fréquence de la dynamique microphytobenthique envisagé dans le projet PHARESEE).

Les images obtenues montrent bien la répartition hétérogène du microphytobenthos sur l'estuaire. L'image présentée ici (Figure 11) a été acquise le 23 avril 2010 à 11h14, soit 16 minutes avant l'heure de marée basse et elle semble la mieux refléter la réalité de la biomasse microphytobenthique dans la couche photique (200 µm superficiels environ). Les dix autres images ont été regroupées (Figure 11). En haut de l'estran, on observe une faible biomasse, excepté sur les derniers mètres avant le trait de côte, dans le schorre. Il est possible que les zones de schorre soient le support de très fortes biomasses microphytobenthiques, mais le NDVI est avant tout tributaire de la présence des plantes halophytes sur cette zone, impossible à discriminer du MPB.

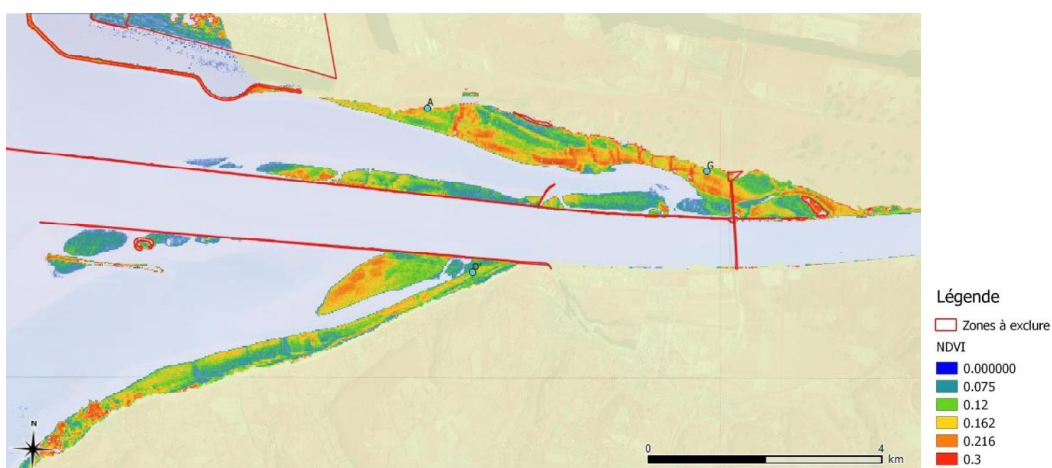


Figure 11 : Image SPOT montrant la répartition spatiale du microphytobenthos (NDVI) le 23 avril 2010.

On observe une forte ressemblance au moins des localisations générales entre les secteurs où les biomasses krigées (affectée d'une faible résolution spatiale et d'une interpolation géostatistique) sont les plus fortes (Figure 6) et les zones où les biomasses de NDVI

photosynthétiquement sont actives dans le biofilm productif (Figure 12). En effet, l'ensemble des cartes indique une répartition du microphytobenthos en fonction de la bathymétrie (Figure 10). Cependant, les cartes satellites apportent une information supplémentaire très intéressante, de part leur forte résolution spatiale. Sur la slikke, les principales filandres sont bien visibles, particulièrement sur l'image du 23 avril 2010 (Figure 11), à quelques kilomètres à l'Ouest du pont de Normandie, au centre de la vasière Nord. Les chenaux sont créés par l'eau ruisselant du haut de la estran, voire des roselières, se chargeant ainsi en nutriments durant leur descente.



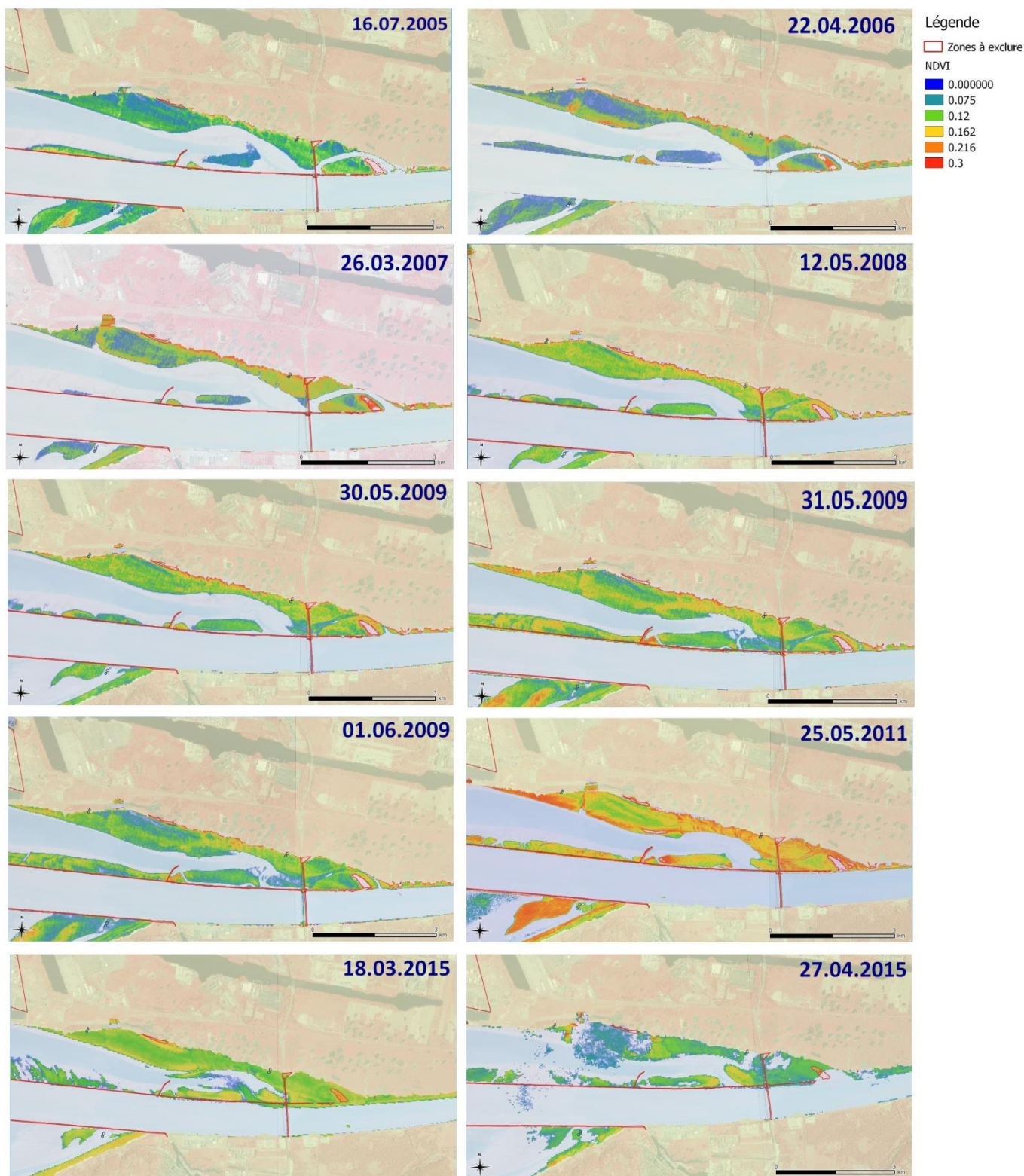


Figure 12. Répartition spatiale du microphytobenthos (NDVI) dans le secteur de la Rive Nord (Source : Images SPOT et Landsat).

Certaines cartes semblent faussées comme celle de 2011, peut-être à cause d'une très forte luminosité ou de la migration chronobiologique (fort décalage entre les heures de BM et d'acquisition; cf Tableau 2). Les heures de passage satellite coïncident fréquemment à la fenêtre d'1 heure avant ou après basse mer où le niveau de biomasse dans le biofilm (NDVI)



devrait être stabilisé, ce qui tend à valider la possibilité d'exploiter ces cartes de NDVI par la suite (Tableau 2).

Même si on retrouve fréquemment la même structure spatiale du NDVI en comparant les différentes cartes (Figure 12), il serait plus difficile de dire si le microphytobenthos était plus ou moins productif en fonction des années en se basant uniquement sur une acquisition satellitale très sensible à des variations de lumière à haute fréquence. Toutefois, ces cartes restent très utiles pour identifier surtout les zones où le biofilm microphytobenthique est productif en surface, même si la biomasse dans le biofilm (correspondant à l'indice NDVI) ne reflète pas systématiquement la biomasse totale du 1^{er} cm (voir résultats mutualisés avec le projet PROUESSE sur le microphytobenthos et qui ne sont pas exposés dans le rapport BARBES).

Il est intéressant de noter que les valeurs de NDVI en avril 2015 étaient relativement faibles, comme l'étaient celles de chl *a* du 1^{er} centimètre sur les cartes krigées. Il est donc probable qu'il existe des conditions à certaines années où le biofilm est plus productif qu'en avril 2015, comme par exemple le montre la carte d'avril 2010 et il est probable que les biomasses puissent être parfois plus fortes qu'en avril 2015.

1.3 Discussion

1.3.1 Qualité des cartes

Pour cette étude, les prélèvements ont été effectués lors des marées basses à partir d'une vive-eau et pendant une semaine à coefficient descendant (période de déchet). Certains points ont pu être échantillonnés à différents moments de la phase d'émersion. Or les diatomées benthiques possèdent un biorythme interne qui régule leur migration dans le sédiment, et ainsi que leur synthèse d'EPS (Serodio et al, 1997). En effet, des études ont montré que la teneur en sucre contenu dans les EPS peut très fortement varier entre le début et la fin de l'émersion (Orvain et al, 2003a; Hanlon et al, 2006). Cela se traduit par une variation d'un facteur 2 ou 3 de la teneur en sucre dans la composition des EPS. Une sous-estimation de la teneur en sucres pour certains points d'échantillonnage, réalisés au début de la marée basse est possible ainsi que des différences d'un jour sur l'autre à cause par exemple de la météorologie. L'effet de la pluie peut être destructeur pour le biofilm et son effet biostabilisateur associé (Tolhurst et al, 2008). Il n'y a pas eu de pluies au moins pendant les phases d'émersion des 5 jours consécutifs de la campagne. Les structures spatiales d'EPS sont clairement identifiées et montrent une relation évidente avec l'habitat sédimentaire et sa composante microphytobenthique (Figure 6). D'un point de vue analytique des EPS, nous avons amélioré les méthode de Dubois et de Bradford en mesurant les carbohydrates au luminomètre plutôt qu'au spectrophotomètre. L'intérêt est évident puisque les analyses sont réalisés en microplaque (96 puits) avec des volumes largement réduits et un gain de temps considérable. Cela a permis d'analyser 740 échantillons d'EPS et de produire des cartographies, ce qui est une première internationale.

Les géostatistiques et les techniques spatiales peuvent toujours être sujettes à la discussion. Il existe plusieurs types de krigeage (ordinaire, universel, cokrigeage), mais nos résultats de



variogrammes et de cartes (Figures 5, 6 et 7) démontrent la bonne adéquation du krigeage ordinaire et la qualité de l'échantillonnage et la confrontation avec la carte satellite du 23 avril 2015 est très démonstrative pour attester de la validité de la méthode.

1.3.2 Rôle majeur de la communauté macrozoobenthique comme forçage "top-down" des variations microphytobenthiques en Seine.

Les diatomées pélagiques vivant dans la colonne d'eau ont des abondances régulées par la richesse en nutriment de l'eau alors que l'abondance relative des espèces benthiques dépend souvent de la nature du sédiment et de la bathymétrie (van de Koppel et al, 2001). Dans le cadre des 2 projets GIP-SA5 BARBES et SA5-PROUESSE, nous avons également étudié les relations entre l'habitat sédimentaire (variables granulométriques) et la productivité primaire microphytobenthique (Morelle et al. soumis). Nos résultats soulignent la faible performance photosynthétique du microphytobenthos dans les zones sableuses et lors de dépôts de boue liquide en relation avec la structure du biofilm dans les deux conditions. Les mélanges sable-boue se sont avérés être le meilleur habitat pour la performance photosynthétique, avec un optimum d'environ 40% de vase fine. Cette étude met également en évidence la forte influence du contenu, de la structure du biofilm et de l'efficacité photosynthétique dans la dynamique de la production. La forte relation négative entre le pourcentage de phéopigment et la biomasse de chl a a également confirmé l'influence des brouteurs sur le biofilm microphytobenthique, mais pas directement sur la production primaire dont la variabilité saisonnière dépend plutôt des niveaux d'irradiance, des capacités de migration et de la température. Nos résultats de cet article mettaient également en évidence la contribution des microalgues microphytobenthiques au budget de production primaire, qui ne dépassait pas 18% du carbone fixé. Cette faible contribution pourrait être la conséquence de la réduction marquée de l'étendue des vasières provoquée par la perturbation anthropique intense de l'estuaire, ainsi qu'une probable intensification du forçage hydrodynamique sur les vasières Nord avec le rôle majeur des vagues.

En Seine, les résultats de notre cartographie montrent que le gradient bathymétrique semble également avoir un impact positif sur la biomasse microphytobenthique ainsi que la sécrétion d'EPS (les carbohydrates étant très directement liés au taux net de photosynthèse), notamment sur la vasière Nord (Figure 6). L'effet de ce facteur a déjà été identifié (Colijn, 1994; Orvain et al, 2012a). En effet, les zones les plus élevées sont plus longtemps émergées et bénéficient de plus de temps d'exposition à la lumière (Guarini et al, 2000). Les communautés microphytobenthiques épipélagiques se développent donc sur les vasières supérieures sur les zones dans lesquelles le compromis entre lumière, nutriment et teneur en eau est le plus favorable.

Les analyses statistiques, ainsi que la cartographie des variables sur les différents secteurs, ont permis de montrer une forte corrélation de la biomasse de chl a microphytobenthique avec la teneur en eau, d'une part, et le pourcentage de phéopigment, d'autre part.

En ce qui concerne l'effet de la teneur en eau, le secteur d'Honfleur est majoritairement constitué d'un estran sableux peu colonisé par le microphytobenthos. Les résultats obtenus sont en accord avec l'étude réalisée par Delgado et al (1991) qui démontre que les endroits les plus envasés et qui retiennent l'eau interstitielle à marée basse, sont également ceux où la biomasse en chlorophylle a est la plus élevée. Dans les environnements sableux, il est classique d'observer de plus faibles biomasses de diatomées plutôt épipsammiques

(Méléder et al, 2003). La structure spatiale microphytobenthique de la vasière Nord du Havre montre un fond sableux, recouverts de dépôts de vases fines d'un diamètre d'environ 2 km au sein desquels se développent des biofilms de diatomées épipéliques le long du trait de côte dans des agrégats de 250 m de diamètre environ. La teneur en eau et la nature du sédiment sont donc des facteurs qui jouent un rôle majeur sur la répartition des communautés microphytobenthiques en Seine. Il a été démontré que le MPB se développe de manière plus abondante sur les substrats riches en particules fines (Orvain et al, 2012a).

Notre étude confirme bien que la biomasse microphytobenthique des zones estuariennes est très bien corrélée avec la nature granulométrique du sédiment et/ou la teneur en eau, comme cela a été démontré en baie des Veys (Orvain et al 2012a; Ubertini et al, 2012), dans le golfe du Saint-Laurent (De Sève et al., 2010) ou en baie de Marennes-Oléron (Guarini et al, 1998). Les sédiments vaseux ont une forte capacité de rétention de l'eau (Van de Koppel et al, 2001; Ubertini et al, 2015) ce qui est favorable au développement du MPB, notamment en permettant : 1) une meilleure protection face à la dessiccation permettant aux algues épipéliques de former des biofilms en surface pendant toute la phase d'émersion, 2) une forte régénération des nutriments issu de la matière organique (reminéralisation) et 3) une faible remise en suspension associée à une forte résistance à l'érosion (Tolhurst et al, 2003).

On constate globalement que la concentration en phéopigments en $\mu\text{g/g}$ est nettement supérieure à la celle de la chl *a*. Cela est en partie expliqué par le fait que les phéopigments sont produits par dégradation de la chl *a*. Ce phénomène se traduit par l'oxydation de la chl *a* ayant plusieurs origines, soit la sénescence de la communauté microphytobenthique, soit la consommation du MPB. La consommation du biofilm par des espèces phytophages est sans doute la principale raison de ces fortes teneurs en phéopigments, puisque les biomasses de chl *a* étaient trop faibles pour être en phase de sénescence et ce phénomène est improbable en fin d'hiver. Le ratio entre concentration en phéopigment et chl *a* était ici particulièrement élevé (4.5), ce qui confirme les observations de terrain selon lesquelles les activités et les biomasses de macrofaune étaient fortes. Cet indice est souvent utilisé comme indicateur du broutage du biofilm par la faune benthique (Cartaxana et al, 2003).

Les phéopigments sont issus de la dégradation de la chl *a* et la lyse cellulaire des diatomées. Cette mortalité microalgale peut être provoquée soit par sénescence de la population soit par la consommation par des espèces dépositives (et/ou phytophages). Les concentrations en phéopigments reflètent une relation directe avec la chl *a* qui est la source primaire des phéopigments. Par contre, une fois exprimé en % de photopigments totaux, les valeurs de phéopigments permettent d'indiquer plus précisément sur le taux de dégradation de la chl *a* et donc de refléter le taux de broutage par la faune dépositore.

Le pourcentage de phéopigment est plus élevé en bas de slikke qu'en haut de slikke. Ceci peut participer à expliquer pourquoi le microphytobenthos est plus abondant en haut de vasière, en suggérant une activité de dépositorie (par broutage) plus forte en bas de slikke. Les activités de broutage sont très sensibles à la présence d'eau résiduelle à marée basse pour le gastéropode *Peringia ulvae* par exemple (Orvain et Sauriau, 2002).

Les vasières sont souvent colonisées par une faune spécialisée peu diversifiée et de très fortes biomasses d'espèces fouisseuses comme les Mollusques gastéropodes *Peringia ulvae*, les vers annélides *Nephtys sp.* et *Hediste diversicolor*, des crustacés amphipodes

Corophium volutator et des bivalves suspensivores/dépositives *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica* et *Abra tenuis* par exemple (Herman et al, 1999). La vasière Nord est particulièrement riche en macrofaune benthique et surtout les dépositives qui sont des consommateurs directs de biofilms microphytobenthiques. La forte quantité de phéopigment y est exceptionnelle par rapport aux autres écosystèmes estuariens et reflète une forte productivité primaire associée à une consommation immédiate de la biomasse, faisant diminuer très significativement le stock microphytobenthique disponible. En effet, les valeurs de chl *a* étaient très faibles (Figure 6). Ce type d'impact négatif attribué aux consommateurs primaires (top-down) a par exemple été observé en baie de Marennes-Oléron avec des faibles teneurs en chl *a* en haut de vasière intertidale à cause d'une forte pression de broutage par les bivalves *S. plana* (Guarini et al, 1998).

Sur le secteur de Honfleur, les biomasses de faune sont fortes aussi, mais le peuplement macrozoobenthique est dominé par des bivalves suspensivores (*Cerastoderma edule*) et les suspensivores mixtes (*Macoma balthica*) et il est intéressant de noter que les pourcentages de phéopigments y sont plus faibles et que la relation négative entre % de phéopigments en biomasse de chl *a* n'est plus visible (figure 6). Pour conclure, cette relation négative forte observée sur la rive du Havre est certainement due à une dominance des dépositives dans le peuplement macrozoobenthiques (*Hediste diversicolor*, *Scrobicularia plana*, *Peringia ulvae*, *Corophium volutator*...etc). Il serait nécessaire d'étudier plus spécifiquement les corrélations entre biomasses de faune benthique dépositive et % de phéopigment dans de nouvelles études. Malheureusement, l'analyse de communauté de macrofaune benthique n'a pas été faite en avril 2015.

1.4 Conclusion et récapitulatif (Tâche 1)

Une campagne cartographique a été menée en avril 2015 dans le cadre de Tâche 1 du projet. Ces données peuvent fournir des possibilités de disposer de plusieurs couches de SIG utiles aux connaissances générales de l'écosystème et de la spatialisation des composantes microphytobenthiques. Un effort particulier a été appliqué pour fournir des cartes des EPS (ExoPolymères) produits par les microalgues benthiques. Ces EPS biostabilisateurs peuvent être intégrés dans le modèle MARS 3D en tant que variable forçante influençant l'érodabilité des sédiments. Pour les densités de faune, les données de la base MABES (Maison de l'Estuaire) issues de prélèvements faits chaque automne depuis 2000 jusqu'à aujourd'hui peuvent également permettre de renseigner les densités de bioturbateurs pour le modèle hydrosédimentaire MARS3D spatialisé, mais aussi sous forme de différents transects de la vasière.

Des données satellites ont aussi été acquises dans le cadre de cette tâche pour avoir des informations spatiales sur les biofilms actifs de microphytobenthos en surface des vasières depuis 2005. Les cartes de végétation NDVI ont été traitées pour fournir une information spatialisée (SIG) sur les biomasses microphytobenthiques au niveau des zones découvertes de l'estuaire et ces cartes sont transposables sous forme de rasters.

La distribution spatiale des biomasses de microphytobenthos prélevée en avril 2015 montrent à la fois le rôle principal du gradient bathymétrique et de la nature des sédiments, puisque l'étage supérieur de la vasière Nord est bien colonisé sur l'ensemble de la zone

intertidale (en amont et en aval du pont de Normandie). Les résultats laissent supposer un rôle significatif de la macrofaune benthique et de leurs activités trophiques montrant une forte consommation des biomasses microphytobenthiques. L'estuaire de la Seine possède des caractéristiques bien spécifiques en ce qui concerne les teneurs en phéopigments et les concentrations en EPS protéiques, avec des gammes de valeurs très élevées, certainement en lien avec une activité trophique et des biomasses de consommateurs macrozoobenthiques particulièrement élevées sur les vasières.

2 Calibration de lois d'érosion en fonction de la bioturbation sur la base d'expériences en milieu contrôlé- Tâche 2A

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à deux annélides de la macrofaune benthique, que l'on retrouve dans l'estuaire de la Seine: *Hediste diversicolor* et *Melinna palmata* afin d'évaluer l'impact de leur activité de bioturbation sur le développement du biofilm microphytobenthique et l'érodabilité des sédiments de la Seine. Nous disposons de données similaires issues d'études antérieures pour 3 Mollusques dont 2 bivalves (*Scrobicularia plana*, *Macoma balthica*) et 1 gastéropode (*Peringia ulvae*) et un crustacé amphipode *Corophium volutator*. Les résultats obtenus avec *Melinna palmata* ne sont pas présentés dans le détail dans ce rapport (Annexe 2), mais ils ne montraient pas d'effets notables sur l'érodabilité du sédiment (mais une interaction intéressante avec la croissance microphytobenthique et les flux d'érosion de la biomasse chlorophyllienne).

2.1 Matériel et méthodes

2.1.1 Mise en place du mésocosme tidal pour culture microphytobenthique avec *Hediste diversicolor*

Pour notre étude en laboratoire (UMR EPOC, station marine d'Arcachon), nous avons mis en place un mésocosme permettant de mimer le rythme tidal (Figure 13). Pour cela, deux bacs d'un volume de 0,6 m³ et de 1,07 m² de surface ont été utilisés et reliés par un système de pompes permettant de transférer l'eau d'un bassin à l'autre et contrôlé à l'aide de minuteurs, permettant ainsi de créer un rythme de marée de 6h d'exondation à la lumière, et 18h de recouvrement à l'obscurité (cette phase étant entrecoupée d'une phase de découverture nocturne). Les pompes se déclenchaient quotidiennement à 9h du matin pour vider le bassin contenant les carottes d'échantillon, puis à 15h les pompes remplissaient à nouveau le bassin, et se déclenchaient à nouveau à 21h pour une deuxième vidange et enfin un remplissage à 3h du matin. Au-dessus du bassin contenant les carottes d'échantillonnage, nous avons placé une armature de néons qui a permis d'exposer les carottes à une lumière blanche (d'une intensité de 300 μmol de photons.m⁻².s⁻¹) pendant toute la période d'exondation diurne durant 6h. Comme pour le système de pompe le toit de néon était contrôlé par un minuteur qui déclenchait l'activation des néons en début de la période d'exondation et les arrêtait à la fin de cette période. Les échantillons ont été exposés au rythme de photopériode (6h de « basse mer diurne » et 18h de « à l'obscurité » entrecoupée d'une période de marée basse nocturne de 6h). Les cultures ont duré pendant 6 jours, puis les échantillons ont été transférés afin de réaliser des mesures de prodrométrie.

Un biofilm de microphytobenthos a été prélevé *in situ* pour mettre en place une culture de MPB qui a servi à ensemercer nos carottes d'échantillonnage. Pour préparer cette culture, le premier centimètre de sédiment sur lequel se trouvait le MPB a été prélevé. Ce sédiment a été mélangé et homogénéisé puis réparti sur des plateaux (l=20cm ; L=30 cm ; h=1 cm) au-dessus desquels ont été placés des filets de nylon possédant une maille très fine et laissant passer la lumière. Les plateaux ont ensuite été placés à l'extérieur et exposés à la lumière du soleil. Puis ils ont été régulièrement hydratés à l'eau de mer afin d'éviter la dessiccation de la



culture. Lors de sa migration à la surface pour avoir accès à la lumière, le MPB se retrouve dans les mailles des filets. Une fois le biofilm suffisamment développé, les filets sont récupérés, le MPB qui se trouve est remis en suspension dans un petit volume d'eau de mer (100-200 mL) pour préparer l'inoculum. Pour *Hediste diversicolor*, les animaux ont été achetés dans un magasin d'article de pêche où cette espèce est vendue sous le nom de « pelouze » (provenance Normandie).

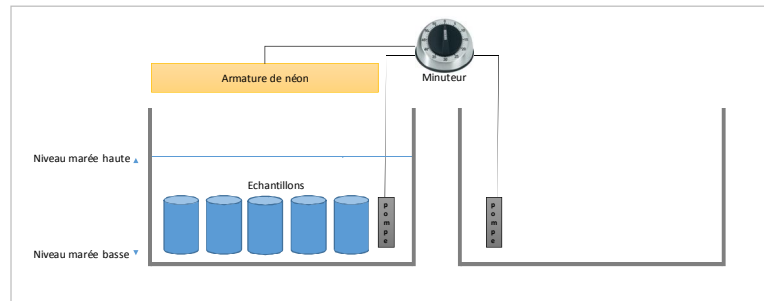


Figure 13: Schéma du dispositif expérimental

Le sédiment utilisé pour constituer le fond de nos échantillons a été prélevé dans l'estuaire de la Seine (MDE). Ce dernier a été tamisé sur une maille de 1 mm afin d'éliminer une grande partie de la macrofaune benthique. Le sédiment de Seine avait été déshydraté avant son transport jusqu'à la station marine d'Arcachon. La première étape avant son utilisation a été de le réhydrater en le laissant pendant plusieurs jours dans un bain d'eau de mer. Après réhydratation, le sédiment a été tamisé sur un tamis de maille 1 mm afin d'éliminer les particules grossières et agrégats. Cela nous a permis d'obtenir un stock homogène et abiotique de sédiment vaseux riche en vase fine (100%). Ce sédiment a ensuite été réparti à la surface de carottes de 20 cm de diamètre et de 20 cm de hauteur (fond sableux sur 10 cm). Enfin, le dernier centimètre de sédiment des carottes a été enrichi en microphytobenthos, en mélangeant le sédiment avec un inoculum de MPB provenant de notre culture. Puis un gradient de densité pour l'espèce *Hediste diversicolor* a été introduit, avec un duplicat pour chaque densité. Nous avons préparé une condition témoin sans individus, puis 1, 6, 12 et 63 individus par carottes. La surface des carottes utilisées était de 0.0314 m², donc remis en individus.m² les densités étudiées étaient les suivantes : 0 (Témoin), 40 (D1), 200 (D2), 400 (D3) et 2000 (D4) ind.m⁻². Enfin, chacune des carottes a été placée dans le mésocosme pendant 6 jours à l'issue desquels un sous-carottage d'un diamètre de 9 cm, a été effectué afin de prélever l'échantillon qui a servi aux mesures d'érodimétrie. Sur ces sous-carottages, le nombre de terriers de *H. diversicolor* a été compté afin de déterminer la densité d'animaux réellement présente sur la surface étudiée. Les résultats d'érodimétrie ont été présentés avec cette densité réelle. En parallèle, des échantillonnages ont été réalisés (en triplicat), et ceux-ci ont servi à mesurer les paramètres sédimentaires comme la teneur en eau, la teneur en chlorophylle a (Chl a), les concentrations en sels nutritifs et les teneurs en fractions d'EPS en fonction de la densité. Les protocoles pour les mesures de Chl a et les EPS sont les mêmes que lors de la campagne de terrain (partie III, pages 5-6). Une ANOVA a été effectuée sur les données des prélèvements au jour 6 correspondant aux test d'érodimétrie (pour évaluer l'effet de la densité de *Hediste*), en testant l'effet de la densité (5 modalités : témoin, D1, D2, D3 et D4) et la variabilité entre chaque duplicat d'une même densité.



2.1.2 Mesure d'érodabilité

L'érodabilité des échantillons a été évaluée après 6 jours en mésocosme pour 10 carottes (5 densités : témoin, D1, D2, D3 et D4), avec un système d'érodabilité (système ERIS ou érodabilité) (Figure 14). L'échantillon a été inséré dans le canal de l'érodabilité grâce à un porte-échantillon de diamètre 9 cm et qui permet de régler la hauteur de ce dernier, afin que sa surface soit au même niveau que celle du canal de l'érodabilité. Une fois l'échantillon mis en place, le canal est rempli avec 21 litres d'eau de mer filtrée. Le courant a été généré par une pompe (KSB, VITACHROOM-65-160/154C2), dont le débit a été contrôlé par un variateur de fréquence (HITACHI®). Au cours de l'expérience, 19 paliers de fréquences croissantes, et d'une durée de 5 min ont été appliquées à la pompe. Ceci a permis de générer un courant d'intensité dans le canal de l'érodabilité. Un débitmètre (ENDRESS-HAUSER®) a permis de suivre l'évolution du débit dans le canal en fonction de la fréquence du courant électrique appliqué à la pompe.

Un capteur de pression (ENDRESS-HAUSER®, Deltabar S-PMD70) a été placé avant et après l'échantillon afin d'obtenir une mesure de pression différentielle permettant de suivre au cours du temps les contraintes subies par l'échantillon.

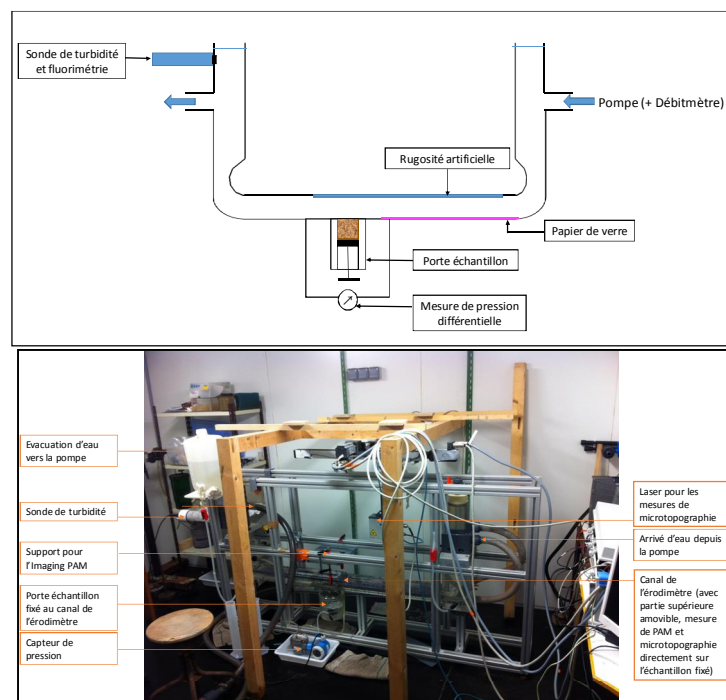


Figure 14 : Schéma du système d'érodabilité utilisé pendant notre expérience. Avec un système de pompe permettant de créer un courant d'eau dont la vitesse est contrôlée par un variateur de fréquence relié à la pompe. Un débitmètre a permis de suivre le débit tout au long de l'expérience, afin d'établir la relation entre le débit et la fréquence imposée à la pompe. Une mesure de pression différentielle a été effectuée avant et après l'échantillon de sédiment, ce qui permet ensuite de déterminer la tension de frottement très précisément au cours de chaque test. Enfin une sonde de turbidité et de fluorimétrie a permis de suivre l'évolution des MES et de la Chl a remise en suspension au cours du temps.

Une sonde de turbidité et de fluorescence a également été insérée dans le canal afin de suivre l'évolution de la Matière En Suspension (MES ou SPM pour " Suspended Particular Matter" en anglais) et la fluorescence de la biomasse en chlorophylle a au cours de

l'expérience. Afin de réaliser la calibration de la sonde, deux litres d'eau ont été prélevés aux paliers 4, 9, 14 et 19, soit toutes les 25 minutes.

Pour les dosages de SPM et Chl *a* dans l'eau, deux fois 500 ml ont été passés sur des filtres Whatman® GF/F préalablement calciné à 450°C et taré. Les filtres sur lesquels les SPM ont été filtrées, ont été passées à l'éthuve pendant 3 jours et pesés (balance à précision). Enfin, ils sont placés au four à 450°C pendant 3 heures afin d'éliminer la matière organique avant d'être de nouveau pesés. Cela a permis de déterminer la proportion en matière organique et inorganique des SPM. Les filtres contenant la Chl *a* remise en suspension, ont été placés dans des tubes opaques, dans lesquels on a ajouté 10 ml d'acétone à 70%. Après 18h à l'obscurité et à 4°C, la solution d'acétone a été récupérée et la chlorophylle *a* a été dosée suivant la méthode de Lorenzen (1967). Les résultats obtenus pour les SPM et la Chl *a* ont permis de calibrer la sonde.

Les données des différents capteurs (débitmètre, capteur de pression, sonde SPM et fluo) ont été recueillies sur un boîtier d'acquisition (DUOSENS®, OTT), et les capteurs ont fourni les données toutes les 5 secondes, à l'exception du capteur de pression qui effectuait les mesures toutes les 30 secondes. Les données reçues par le boîtier d'acquisition étaient en volt, il a donc fallu effectuer un traitement afin de convertir les données, en L/s pour le débit, en Pa pour la pression, en g/L pour les SPM et en µg/L pour la Chl *a*.

Le traitement des données a été effectué sur MATLAB®, en appliquant des algorithmes permettant de réaliser les calculs de manière efficace sur un grand nombre de données. Ce traitement a eu lieu en 5 étapes, i) conversion des unités, ii) correction des effets dilution (liés aux prélèvements d'eau), iii) élimination des données aberrantes (due aux bulles dans le système), iv) harmonisation des données afin d'avoir le même nombre de données par palier et v) application d'une moyenne mobile (indépendamment pour chaque palier).

Les données de sonde ont été converties en concentrations par des paramètres de calibration basées sur les 8 mesures de turbidité et de chl *a* sur filtres GF/F. Il était nécessaire d'appliquer des courbes de calibration indépendante pour chaque expérience, $R^2 > 0.9$, car les pentes changeaient d'un test à l'autre.

Une conversion des données de SPM (g/L) et de Chl *a* (µg/L) a été effectuée afin d'avoir des valeurs de masses érodées SPM en g/m² (et en µg/m² pour la chl *a*), en multipliant les résultats par le facteur suivant :

$$\text{SPM} = \text{MES} \times \text{Volume d'eau dans le turbidimètre (21 L)} / \text{Surface de l'échantillon étudié (} \times 0.045 \text{ m}^2\text{)}.$$

Ensuite, le seuil critique d'érosion (U_{crit}) des SPM et de la Chl *a* a été calculé, et il correspond à la contrainte (tension de frottement) minimale (en Pa) avant le début de l'érosion. Pour cela, la tension de frottement moyenne (Tau ou τ) par palier a été calculée pour les 19 paliers. Ceci a permis de calculer la vitesse de cisaillement moyenne par palier (U^* en m/s), qui est égale à $\sqrt{\tau/\rho}$ (avec la densité de l'eau de mer = 1.000 g.L⁻¹). Ensuite, la valeur de vitesse de cisaillement critique (U^*_{crit} en m/s) a été déterminée en recherchant la meilleure droite de régression (sur critère de R^2) entre les valeurs de SPM (et Chl *a*, moyenne par palier) en fonction du Log (U^*), et $U^*_{\text{crit}} = 10^{-(b/a)}$, avec « a » correspondant à la pente de la droite et « b » correspondant à l'ordonnée à l'origine. Enfin, grâce à cette



valeur de U_{crit} la valeur de τ_{crit} a pu être calculée : $\tau_{crit} = \rho \cdot (U_{crit})^2$. La valeur de seuil critique a permis de déterminer le palier critique durant lequel l'érosion des SPM ou de Chl a débute. A partir de ce palier critique, les valeurs de flux d'érosion moyen par palier des SPM et de la Chl a (en g ou $\mu\text{g}/\text{m}^2/\text{sec}$) ont été calculées à partir des pentes de SPM en fonction du temps pour chaque palier à partir du moment où la contrainte critique a été dépassée.

2.1.3 Calibration de la loi d'érosion

La loi d'érosion testée est la formulation de Partheniades pour le flux d'érosion :

$$\frac{dSPM}{dt} = E = \alpha \times \left(\frac{\tau}{\tau_{crit}(i)} - 1 \right) \quad \text{Eq.1}$$

avec τ la contrainte de frottement (en Pa, comme variable forcante issue des mesures pendant les tests d'érodimétrie), $\tau_{crit}(i)$ la tension critique pour l'érosion (variable selon le test i et donc la densité) et α la constante d'érosion en $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Nous avons testé différentes équations pour exprimer un effet de la densité de *Hediste* sur les seuils critiques (τ_{crit}) et les flux (E) avec différents type d'équation. L'équation retenue après ajustement est la suivante:

$$\tau_{crit}(i) = \log(\text{densité}(i) + 1) \times \beta + \gamma \quad \text{Eq.2}$$

La simulation de la quantité de SPM ("Suspended Particular Matter") des 10 expériences avec les densités de *Hediste* passe par la détermination des 3 paramètres: α , β et γ en appliquant un forçage équivalente à la cinétique mesurée de E avec un pas de temps calés sur les mesures des capteurs ($dt = 5$ secondes). La paramétrisation du modèle est basée sur le principe d'une minimisation la somme des carrés des écarts SCE en utilisant la méthode du simplexe (Nelder et Mead, 1965) .

$SCE = n \cdot (SPM_{mod} - SPM)^2$ avec SPM_{mod} les prédictions du modèle (masse érodée) et SPM les observations expérimentales de masses érodées (script MATLAB).

2.2 Résultats

2.2.1 Effet de la densité sur les variables microphytobenthiques et les sels nutritifs

Les résultats obtenus lors des prélèvements au jour 6 avant les mesures d'érodimétrie permettent de visualiser l'effet de la densité de *Hediste diversicolor* sur les paramètres sédimentaires. L'évolution de la teneur en eau était négative en fonction de la densité (Figure 15) avec un effet très significatif de la densité de bioturbateurs ($p < 0.001$). Plus elle était forte, plus la densité sèche (en g/L) était élevée, mais seulement jusqu'à la densité de 400 ind. m^{-2} . À partir de 2000 ind. m^{-2} , une hausse de la teneur en eau était observée, avec des valeurs plus fortes que pour le témoin. Cependant, ces résultats étaient aussi marqués par un effet très significatif de la différence entre les carottes d'une même densité ($p < 0.001$).

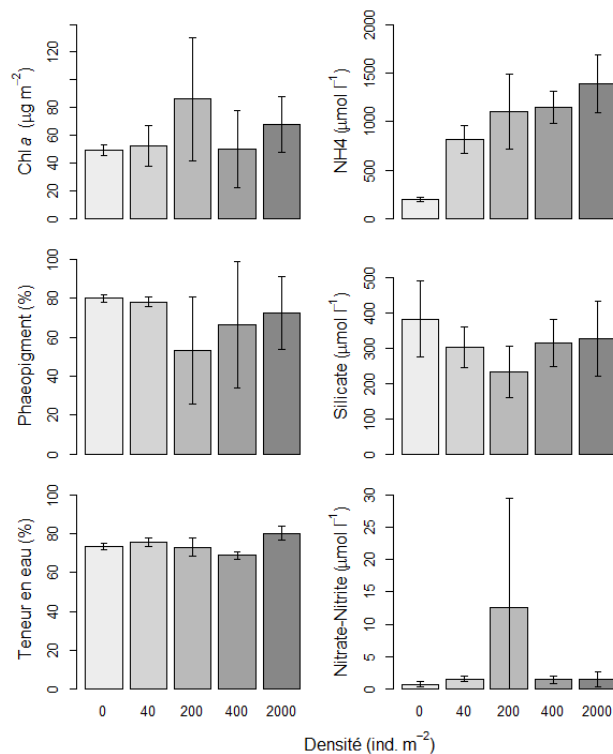


Figure 15: Variation de la biomasse chlorophyllienne, du pourcentage de phéopigment, de la teneur en eau et des sels nutritifs (ammonium, silicates et nitrates - nitrites) après 6 jours de culture en fonction de la densité de *Hediste diversicolor*.

Les résultats montraient que la densité de vers avait aussi un effet significatif sur la concentration de Chl a (Figure 16A) et l'on retrouve la plus forte concentration de Chl a avec la densité intermédiaire de 200 individus.m⁻² ($p < 0.1$). Ce résultat bien que nuancé par la forte variabilité au sein des échantillons de même densité et la variabilité au sein des échantillons, montrait qu'il pouvait y avoir dans un premier temps un effet stimulateur de la production primaire par les animaux (à vérifier par des analyses en fluorimétrie PAM non décrite ici). Au-delà d'une certaine densité, cet effet stimulateur était compensé par l'effet de la consommation du MPB qui devient plus important avec les fortes densités. Ces résultats étaient en accord avec ceux obtenus pour la concentration en silicates dans le sédiment (Figure 15), qui montraient un effet significatif de la densité de vers sur la concentration en silicates dans le sédiment ($p < 0.1$). La concentration suivait une dynamique opposée à celle de la Chl a. Les valeurs les plus basses de concentration en silicates ont été observées avec la densité intermédiaire de 200 ind.m⁻², mais cette concentration n'était pas limitante (environ 200 µmol.L⁻¹). On observe donc une diminution de la concentration en fonction de la densité, avec les valeurs les plus faibles de densité jusqu' à 200 ind.m⁻². Puis, au delà de cette valeur, la concentration en silicate a remonté en fonction de la densité, mais avec des valeurs ne dépassant pas celles du témoin. Cette observation montre bien qu'il y avait une consommation plus importante des silicates avec une densité d'animaux intermédiaire, en relation avec une stimulation probable de la croissance du biofilm de MPB à cette densité. Cela peut traduire une meilleure utilisation des silicates en présence de *Hediste*.

Les résultats de pourcentage en phéopigments (Figure 15B) montrent que, dans les conditions témoins et de faibles densités (40 ind.m⁻²), les pourcentages de phéopigments étaient élevées avec des valeurs aux alentours de 80%. Ces valeurs très élevées correspondent bien à celles déjà observées sur les cartes krigées et qui ressort comme une

spécificité bien particulière en Seine (Figure 7). Pour la densité intermédiaire (200 ind.m⁻²), on constate qu'il y avait une baisse du pourcentage en phéopigment, expliqué par l'enrichissement en chl a concomitant. Cette variabilité était due à l'activité des animaux, qui ont pu stimuler dans un premier temps la production primaire et donc augmenter le pourcentage de Chl a, ce qui a provoqué une réduction du pourcentage de phéopigments. Pour les plus fortes densités, ce pourcentage a augmenté à nouveau en revenant proche du niveau initial de 80 %, cette tendance pour la gamme de densité de 200 à 2000 ind.m⁻² étant en lien avec la diminution de la Chl a qui était probablement consommée.

Les nutriments azotés (Figure 15D) ont montré une augmentation forte de l'ammonium (jusqu'à 1.5 mmol.L⁻¹) en fonction de la densité de *Hediste* avec un effet important entre 0 et 40 ind.m⁻² et une augmentation plus faible pour les 3 densités suivantes. Pour les nitrates et nitrites, les valeurs étaient faibles (entre 1 et 2 µmol.L⁻¹) sauf pour la densité de 200 ind.m⁻² où les valeurs ont dépassé les 10 µmol.L⁻¹, malgré une forte différence entre les réplicats, témoignant d'une forte hétérogénéité à petite échelle de ces processus biogéochimiques. La croissance microphytobenthique semblait donc limitée en azote sans *Hediste*, et la bioturbation par *Hediste* a pu provoquer une stimulation de la croissance des diatomées benthiques.

Enfin, la densité d'animaux a eu un effet significatif sur la concentration en EPS liés protéiques (ANOVA; p < 0.05). Plus la densité d'animaux était élevée, plus la concentration en EPS était élevée aussi. Concernant les EPS colloïdaux protéiques, on voit nettement que la densité d'animaux avait le même effet que sur la fraction liée protéique, avec une tendance encore plus marquée (ANOVA; p < 0.001). Donc, plus la densité d'animaux présents était importante, plus la concentration en EPS protéiques était élevée avec un niveau de corrélation très significatif ($EPS_{\text{prot-liés}} = 0.0034 \times \text{Densité} + 30.0$, R = 0.965 et $EPS_{\text{prot-coll}} = 0.0071 \times \text{Densité} + 24.6$, R = 0.936).

Des résultats similaires ont été obtenus avec la fraction d'EPS colloïdaux carbohydrates, où les échantillons avec les plus fortes densités d'animaux présentaient les plus fortes concentrations en EPS colloïdaux carbohydrates (ANOVA; p < 0.05) (Figure 15).

Concernant les EPS carbohydrates (Figure 16), il était plus difficile de faire ressortir une tendance en fonction de la densité et on voit clairement que la variabilité au sein, et entre les échantillons d'un réplicat, était plus importante. Cependant, on constate que c'est pour les densités les plus élevées (400 et 2000 ind.m⁻²) que l'on trouvait la plus forte teneur en EPS liés carbohydrates.



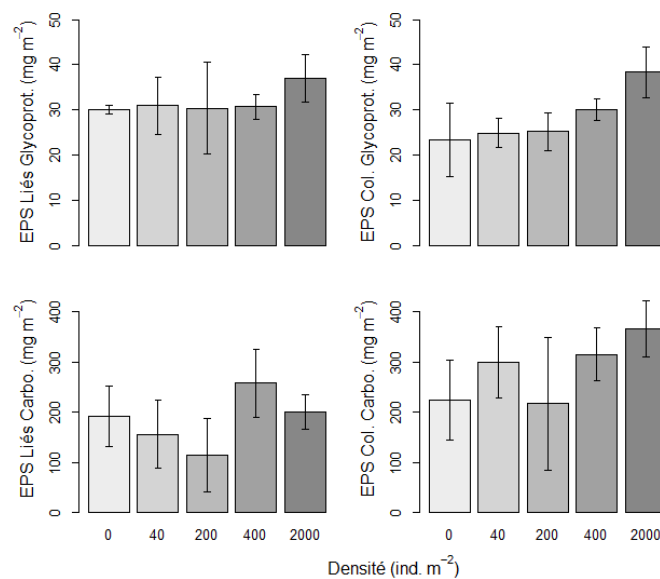


Figure 16: Variations des teneurs en EPS pour les 4 fractions (carbohydrates liés, carbohydrates colloïdaux, protéines liés, protéines colloïdales) après 6 jours de culture en fonction de la densité de *Hediste*.

2.2.2 Effet de *Hediste diversicolor* sur l'érodabilité des sédiments et de la biomasse microphytobenthique.

Un effet stabilisateur de la matrice sédimentaire a été observé en fonction de la densité de *Hediste*. Cet effet est clairement représenté sur la Figure 17a, qui montre l'évolution des flux de SPM au cours du temps, en fonction de la tension de frottement moyenne par palier et de la densité (Fig 17c). Cette tension moyenne par palier a été calculée en faisant la moyenne des valeurs obtenues à chaque palier pour les dix mesures d'érodabilité effectuées avec *H. diversicolor* (Figure 17b). Les deux courbes témoins sans faune montrent un flux d'érosion très important au cours du temps avec une valeur maximale de 21 g.m⁻² à la fin de l'expérience pour un des témoins et de 8 g.m⁻² pour le second. Il y avait donc une forte variabilité entre les échantillons en termes de quantité de matière érodée.

Ces différences s'expliquent par un seuil critique du sédiment différent d'une expérimentation à l'autre. Aux densités les plus basses, une forte augmentation des SPM est observée avec un maximum aux alentours de 20 g.m⁻² (ce qui reste faible). Cependant, nous ne pouvons pas observer de réelle dépendance entre les flux d'érosion et la densité de vers. Il y avait donc une forte variabilité entre les échantillons en termes de quantité de matière érodée. Les témoins avaient des seuils critiques d'érosion relativement bas, avec des valeurs de 0.53 Pa environ. De plus, on ne voit pas de ralentissement des flux d'érosion pendant les 5 minutes de palier à débit constant, contrairement à d'autres expérimentation avec faune bioturbatrice quand il s'agit de l'érosion d'une matrice biogène (Orvain et al 2003b). Il n'y a donc pas de plateaux visibles atteints à chaque palier de contrainte, ce qui semble mieux correspondre à l'initiation d'une érosion en masse plutôt qu'une matrice biogénique de surface (formée par des traces d'animaux). Les faibles valeurs de SPM expliquent aussi pourquoi le bruit de fond du capteur de turbidité est relativement visible avec des oscillations tout le long des cinétiques d'érosion.



La relation entre les seuils critiques d'érosion en masse détectés et la densité de *Hediste* (Figure 19) reste relativement faible mais significative ($R^2 = 0.64$; Figure 17d). Les valeurs des 3 paramètres du modèle sont les suivants:

$$= 0.00129 \text{ g.m}^{-2}.\text{s}^{-1} \text{ (Eq.1)}$$

$$= 0.0736 \text{ (Pa.[ind.m}^{-2}\text{]}^{-1}) \text{ (Eq. 2)}$$

$$= 0.5278 \text{ Pa (Eq.2)}$$

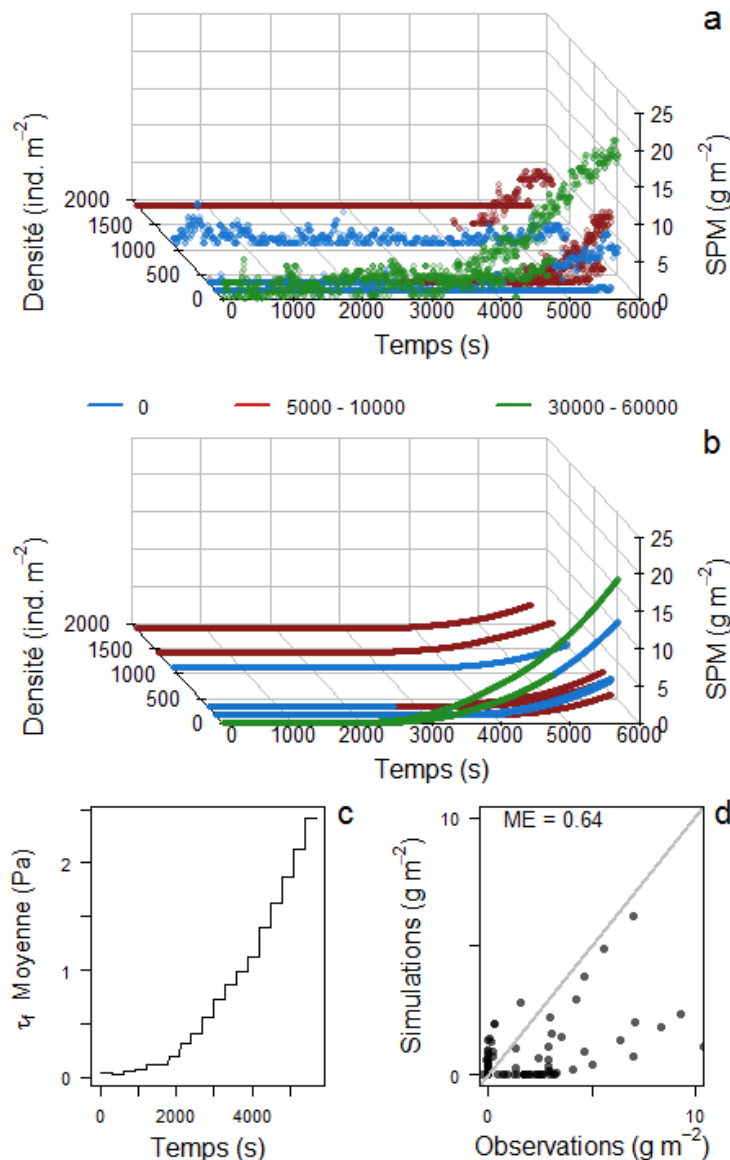


Figure 17: Variation des matières en suspension (SPM) mesurées en érodimétrie (a) en réponse à une tension de frottement de 0 à 2.4 Pa (c). Le modèle d'érosion (b) a été ajusté avec un coefficient de régression $R^2 = 0.64$ (d).

Après optimisation de la loi d'érosion, nous avons eu une nette amélioration des ajustements en intégrant une relation logarithmique positive en fonction de la densité de *Hediste* sur les seuils critiques d'érosion ($R^2 = 0.51$ avec une relation linéaire pour 0.64 avec une relation logarithmique). Le modèle ajusté permet une relative bonne reproduction des résultats de masse érodée observée. A l'inverse, pour la densité maximale de 2000 ind.m⁻², la quantité de SPM était complètement noyée dans le bruit de fond avec des valeurs très faibles et il n'y a eu que très peu d'érosion. Cela se traduit aussi par un seuil critique d'érosion élevé à 1.92 Pa et un début d'érosion à peine visible lors du dernier palier entre 5400 et 5700 secondes.

Pour l'érosion de la biomasse microalgale (chl a en Figure 18), les deux témoins et un des échantillons de faible densité ont les seuils d'érosion critiques les plus élevés pour la Chl a avec des valeurs de 0.97 ; 1.07 et 1.57 Pa respectivement (Figure 18). Pour les autres densités, un seuil d'érosion critique faible était observé pour la Chl a, avec des valeurs comprises entre 0.09 et 0.65 Pa. On constate donc que la densité de animaux avait un effet différent sur les seuils et les flux d'érosion de la Chl a. De plus, les flux d'érosion de la Chl a ne semblaient pas dépendre directement des flux d'érosion des SPM. C'est pourquoi, dans la plupart des cas, l'érosion du MPB avait commencé avant 3000 secondes alors que pour les SPM, l'érosion n'était visible qu'après 3000 secondes.

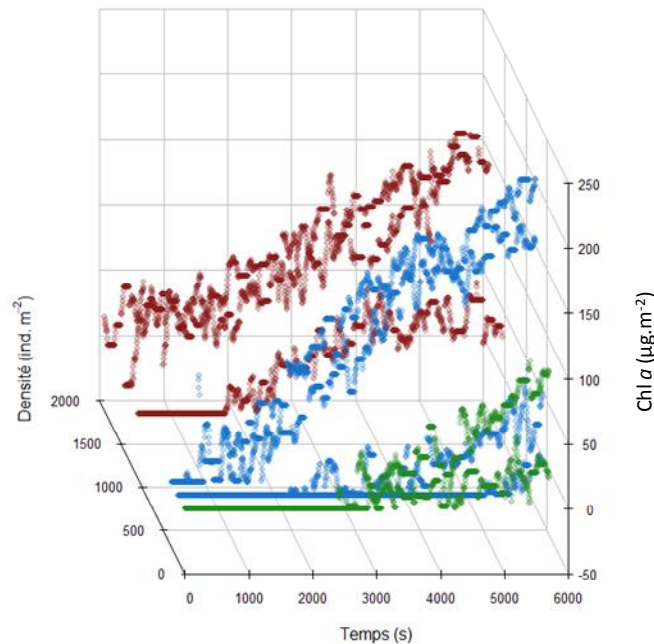


Figure 18: Cinétique de remise en suspension de la biomasse microphytobenthique dans les tests d'érodimétrie pour différentes densités de *Hediste*.

Les flux d'érosion de la biomasse en Chl a étaient plus faibles pour les témoins et les faibles densités, alors qu'ils étaient plus élevés pour les densités intermédiaires. Puis, les valeurs redescendaient pour les densités les plus élevées, les flux d'érosion du MPB suivaient une évolution en cloche en fonction de la densité (Figure 20). Cette cinétique d'érosion pour la chl a a déjà été retrouvée chez d'autres espèces comme *Peringia ulvae* (Orvain et al, 2007). Par contre les seuils d'érosion du microphytobenthos sont plus bas. Il y avait une forte variabilité entre les échantillons de même densité.

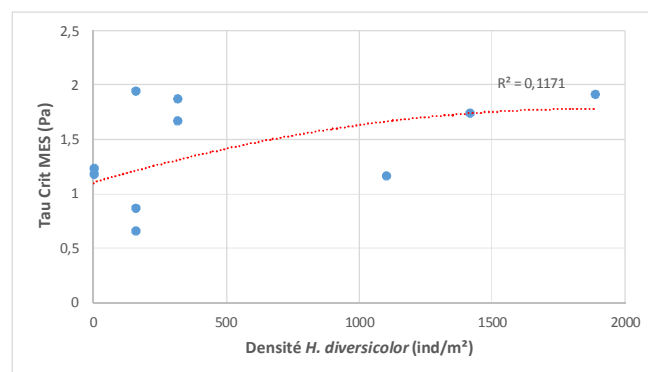


Figure 19: Variation du seuil critique d'érosion des SPM en fonction de la densité de *Hediste*.



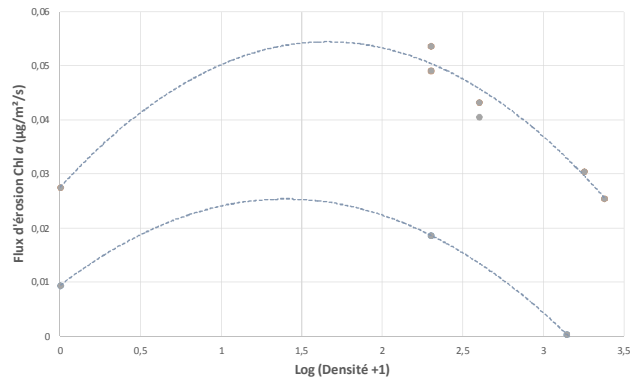


Figure 20 : Evolution en cloche des flux d'érosion de la Chl a en fonction du Log de la densité [log (n+1)] pour les échantillons en présence de *Hediste diversicolor*. Les deux courbes de tendance permettent de visualiser la forte variabilité des valeurs de flux pour des échantillons de densité similaire.

2.3 Discussion

Nos résultats montrent que la densité de *Hediste diversicolor* influencerait de manière significative la teneur en EPS sécrétées par le biofilm de MPB. Notamment, les fractions liées et colloïdales protéiques sont influencées positivement par la densité d'annélide. Les EPS protéiques sont de bons indicateurs de l'initiation d'un développement de biofilm pionnier en début de croissance (Orvain et al., 2014). La fraction liée protéique jouerait alors un rôle stabilisateur significatif afin de permettre au MPB de coloniser le sédiment. La forte concentration en EPS protéiques associées à la forte densité de bioturbateurs montrerait qu'il y ait bien eu une stimulation de la croissance du biofilm en réponse aux effets bioirrigateurs de l'annélide *Hediste*. On peut donc supposer un effet synergique entre la biostabilisation par les galeries et par le biofilm sur la stabilité du sédiment, malgré une forte consommation par *H. diversicolor*, comme cela a déjà été observé par Passarelli et al (2012). Cependant, ces valeurs croissantes de la teneur en fraction d'EPS protéiques liés, pourrait aussi être due au mucus sécrété par *Hediste diversicolor* qui a pu être compris dans cette fraction d'EPS lié protéique lors de la séparation et l'extraction de cette dernière. Pour vérifier cette hypothèse, des analyses moléculaires plus poussées sont nécessaires, mais des résultats de l'étude de Orvain et al (2014a) ont déjà suggéré que le mucus de certains animaux déposivores mobiles peut se retrouver avec cette fraction d'EPS lors de l'extraction. En outre, une étude sur la composition biochimique du mucus de vers annélides (*Sabella*) montraient une forte teneur en protéine (Stabili et al, 2011). Ces résultats confirment bien que *H. diversicolor* a un rôle biostabilisateur (Passarelli et al, 2012), ce qui constitue une exception par rapport aux résultats d'une synthèse bibliographique qui avait montré que les espèces biostabilisatrices de sédiment n'existaient que sur les sables (Le Hir et al, 2007). En effet, la macrofaune benthique est souvent considérée comme déstabilisatrice de manière directe ou indirecte en consommant le biofilm riche en EPS stabilisateur.

Dans notre étude, il est évident que malgré la consommation du MPB par cet annélide, il existe bien une interaction positive entre ces deux ingénieurs d'écosystèmes, et cette synergie semble provenir du pool d'EPS protéiques. Cette stimulation de la sécrétion d'EPS peut être expliquée par le fait que le biofilm est en permanence en phase de croissance exponentielle, lorsqu'il y a de forte densité de galeries de *Hediste diversicolor*. En effet, ce

dernier aurait été consommé aussi rapidement qu'il se était développé, pendant une phase de croissance maximale indiquée par les fortes teneurs en EPS protéiques et ces fractions d'EPS n'auraient pas été consommées par les animaux contrairement aux diatomées elles-mêmes. Des études réalisées avec des mesures d'EPS enrichis en ^{13}C ont permis de montrer que la faune et notamment *H. diversicolor* consomme préférentiellement les microorganismes hétérotrophes et autotrophes en évitant les EPS (Passarelli, 2012).

Les résultats de cette étude montrent un effet stimulateur de l'annélide sur le MPB (Figure 17A). En effet, l'activité de *Hediste diversicolor* stimulerait la croissance du biofilm par une bioirrigation qui permettrait d'apporter des apports azotés nécessaire à la croissance microphytobenthique à la surface au sein du biofilm qui peut être très rapidement limité en sels nutritifs en cas de forte colonisation. Ce processus expliquerait une augmentation de la biomasse chlorophyllienne en fonction de la densité jusqu'à un maximum à la densité de 200 ind.m⁻². Au-delà de cette densité la concentration en Chl *a* dans le sédiment diminue. Ces résultats sont dûs à deux phénomènes combinés, i) dans un premier temps la stimulation de la croissance du MPB par l'activité de fouissage de *Hediste* qui permet de remonter de nutriments dont se nourrit le MPB, par des phénomènes de bioirrigation (Braeckman et al 2010 ; Kristensen & Kostka, 2005), ii) la consommation du MPB par *H. diversicolor* qui prend le pas sur la stimulation au-delà de 200 ind.m² dans notre expérience. Cet effet combiné de ces 2 processus expliquerait pourquoi l'évolution de la concentration en Chl *a* dans le sédiment suit une courbe en cloche en fonction de la densité.

Les EPS liés et colloïdaux carbohydrates montrent une baisse des teneurs en fonction de la densité avec un minimum observé pour la densité intermédiaire de 200 ind.m⁻², puis elle remonte pour les densités les plus élevées. Ces carbohydrates sont connus pour être hydrolysés au passage de chaque marée haute (Orvain et al, 2003a ; Hanlon et al, 2006), et ils indiquent ainsi les performances photosynthétiques récentes, au cours de la dernière période d'émersion (Orvain et al, 2003a ; Agogué et al, 2013). Par ailleurs, cette dynamique des EPS carbohydrates suit celle des concentrations en silicates et leur réponse spécifiques en fonction des densités d'annélides. En effet, celle-ci montrait également une chute de valeur pour une densité intermédiaire de 200 ind.m⁻². A l'inverse, les concentrations en Chl *a* montraient un pic pour cette même densité par rapport au contrôle sans faune et aux densités maximales dans la gamme de 400 à 2000 ind.m⁻². Pour expliquer l'ensemble de ces résultats, nous émettons l'hypothèse que le processus de bioturbation par les vers, qui est connu pour augmenter l'aération et la bio-irrigation des sédiments le long de leurs galeries, permettrait aux diatomées benthiques de mieux se établir et de photosynthétiser sur une épaisseur de biofilm plus élevée. Les flux biogéochimiques des silicates seraient mieux utilisés par les diatomées benthiques dans la gamme de densité de 0 à 200 *Hediste* par m², expliquant ainsi les plus fortes valeurs de Chl *a* à ces densités (Braeckman et al, 2011 ; Kristensen & Kostka, 2005). Pour les densités les plus fortes, ce processus resterait actif, mais la consommation directe du MPB par les annélides feraient baisser la biomasse chlorophyllienne en rendant ainsi le MPB plus productif. Cela expliquerait la dynamique particulière des EPS carbohydrates, et notamment des teneurs qui augmentent entre les densités de 200 à 2000 ind.m⁻², comme c'est le cas aussi pour les silicates. Cela souligne bien la dépendance négative de la photosynthèse et donc de la production d'EPS à la biomasse microphytobenthique déjà présente, comme observé dans la littérature (De Brouwer & Stal, 2001 ; Orvain et al 2003a ; Lubarsky et al, 2011).

Les résultats de flux d'érosion de la chl a en fonction de la densité sont en accord avec la évolution en cloche de la biomasse microphytobenthique. Les flux d'érosion de la chl a sont les plus bas pour les témoins et les fortes densités et une érosion plus forte et plus précoce pour les densités intermédiaires de 200 ind.m⁻² (Figure 11). Cet ingénieur d'écosystème peut donc participer activement et de manière chronique à chaque cycle de marée à la remise en suspension de diatomées benthiques qui peuvent profiter à l'alimentation d'espèces phytophages de la colonne d'eau (suspensivores, zooplancton etc).

Ces résultats mettent bien en avant le rôle essentiel de *Hediste diversicolor* dans les flux d'érosion de SPM et de Chl a, ce qui permet de classer cette espèce dans un groupe fonctionnel vis-à-vis de son impact sur l'érodabilité du sédiment. Il existe trois groupes fonctionnels qui jouent un rôle différent sur l'érodabilité du sédiment. Le rôle de *H. diversicolor* est clairement stabilisateur avec une augmentation du seuil critique d'érosion du sédiment en fonction de la densité, ainsi qu'une diminution des flux d'érosion. Ce résultat montre bien qu'il existe des interactions complexes entre macrofaune benthique et microphytobenthos vis-à-vis de l'érodabilité des sédiments et de la matière organique associée. Il serait intéressant de refaire le même type d'expérience avec un nombre de réplicats plus grand, afin d'obtenir un modèle plus robuste et surtout avec une gamme de tension de frottement plus élevée pour mieux voir évaluer les flux d'érosion en masse.

Dans cette étude, nous avons aussi étudié une espèce de ver annélide tubicole, qui est *Melinna palmata* (Annexe 2). On peut légitimement penser que *M. palmata* se situe dans le même groupe fonctionnel que *Hediste diversicolor* vis-à-vis d'un rôle biostabilisateur des sédiments puisqu'il est tubicole. Cependant, dans notre expérience l'effet de *M. palmata* s'est avéré être très limité avec des flux d'érosion extrêmement bas et des seuils d'érosion qui variaient peu en fonction de la densité. Dans notre cas, on peut dire qu'il n'y a pas eu d'effet significatif de la densité de *M. palmata* sur l'érodabilité du sédiment. Ces résultats ne sont pas en accord avec ceux d'autres études effectuées dans le bassin d'Arcachon, qui évoquait une tendance stabilisatrice de *M. palmata* et notamment au sein des herbiers de zostère (Brenchley, 1982). D'ailleurs, l'espèce *M. palmata* est retrouvée de manière plus importante au sein des herbiers que sur les zones nues. L'étude de Brenchley (1982) évoque un effet similaire de la densité de *M. palmata* à celui des rhizomes de zostère, en augmentant la compaction du sédiment et en réduisant la vitesse de fouissage des autres espèces bioturbatrices. A priori, les interactions écologiques entre cette espèce et le reste de la communauté benthique mentionnée par cette étude ne semblent pas liées à un rôle de modification de l'érodabilité des sédiments. Cependant, le fait que nos résultats ne montrent pas d'influence stabilisatrice pourrait être imputable à la méthode d'échantillonnage utilisé pour réaliser les carottes contenant les individus de *M. palmata*. Les échantillons ayant été réalisés *in situ* le gradient de densité n'a pas été contrôlé de manière précise, et dans une zone relativement battue dans une zone intertidale du bassin d'Arcachon. On peut donc supposer qu'au moment des prélèvements le sédiment avait déjà subi une érosion de surface, ce qui peut expliquer les très faibles flux d'érosion obtenus pendant l'expérience avec un maximum de 10 g.m⁻² (Annexe 2). De plus, le sédiment du bassin d'Arcachon utilisé dans cette étude était relativement sableux avec des particules grossières. Par contre, l'effet de *M. palmata* pourrait être différent dans un sédiment composé de vases fines comme celui des vasières de l'estuaire de la Seine. Il est classique d'observer des activités de bioturbation très différentes d'un sédiment à l'autre (Orvain et al, 2003b). Nous avons d'ailleurs essayé de constituer des carottes avec *M. palmata* dans du sédiment de l'estuaire



de la Seine, mais les animaux mettaient trop de temps à reconstituer leurs tubes. Il serait intéressant de connaître l'effet de *M. palmata* sur ce type de sédiment, d'autant plus que cette espèce a été introduite récemment dans l'estuaire de la Seine ces dernières années sur les vasières subtidales et suite aux modifications morphosédimentaire de la zone (Dauvin et al, 2007).

Bien que *Melinna palmata* ne semble pas avoir d'effet significatif sur l'érosion du sédiment dans notre étude, on observe un effet de la densité d'animaux sur les flux d'érosion de la Chl *a*. En effet, comme pour *Hediste diversicolor*, c'est en présence des densités intermédiaires d'animaux (1194 et 2984 ind.m⁻²) que les flux d'érosion de la Chl *a* étaient les plus élevés. Les mêmes mécanismes qu'en présence de *H. diversicolor* semblent être à l'origine de ces résultats, c'est à dire une stimulation de la croissance du MPB dans un premier temps pour les densités faibles et intermédiaires. Puis, la consommation devient plus forte que l'effet stimulateur, en présence des densités élevées de *M. palmata*. Cependant, le phénomène de bioturbation à l'origine de la stimulation de la croissance du MPB par *M. palmata* est sans doute différent de celui de *H. diversicolor*. En effet, *M. palmata* n'appartient à aucun groupe fonctionnel de biodiffuseurs décrit par François et al (1999), Gérino et al (2003), Solan and Whigham (2005) et Kristensen et al (2012). C'est pourquoi dans l'étude de Massé (2014), un nouveau groupe fonctionnel est proposé pour décrire l'espèce, les « surface conveyor ». L'activité de prospection de *M. palmata* avec ses tentacules lors de la recherche de nourriture, va créer une zone à micro-échelle autour de son tube sans redistribution verticale des nutriments, et cette zone est caractérisée par un sédiment légèrement moins cohésif (Massé, 2014).

2.4 Conclusion et récapitulatif (Tâche 2A)

Des expériences d'érodimétrie ont été menées avec les vers annélides *Hediste diversicolor*. Les cinétiques d'érosion des sédiments cohésifs ont été obtenues en réponse à un forçage par paliers avec tensions de frottement augmentant de façon croissante. Les variations des paramètres d'érodabilité ont été analysées pour plusieurs densités de bioturbateurs entre 0 et 2.000 ind.m⁻². Contrairement à d'autres espèces macrozoobenthiques, il n'y pas de formation de couche granulaire qui serait très facilement érodable avec de fortes densités de bioturbateurs, comme cela était le cas pour des mollusques dans des études antérieures de ce type. Seule l'initiation d'une érosion en masse a été observée sans érosion de surface préalable.

L'érosion était très tardive pour les fortes densités de *Hediste* puisqu'il fallait dépassait 1.5 Pa pour initier l'érosion, alors que les contrôles montraient une érosion plus précoce et avec un seuil critique de 0.5 Pa environ. La paramétrisation a donné la relation suivante:

$$\tau_{crit} (Pa) = \log(N + 1) \times 0.0706 + 0.5278$$

avec N la densité de vers annélides.

Cette relation doit maintenant être testée et réajustée dans des conditions variables de terrain sur l'estuaire de la Seine, pour voir si elle se manifeste aussi avec des mélanges sablo-vaseux et avec le reste de la communauté macrozoobenthique.

L'impact positif de *Hediste* sur la résistance à l'érosion (biostabilisation) est aussi le résultat d'une interaction forte avec la croissance du microphytobenthos. Il y a une influence directe



de la densité de *Hediste* sur la concentration en EPS (et en particulier les fractions protéiques). Le microphytobenthos cultivé montrait des biomasses de chl a au bout de 6 jours de culture beaucoup plus élevée avec 200 ind.m⁻² de vers que sans bioturbateur. Les concentrations en NH₄⁺ augmentent aussi très significativement avec la densité de vers. Les concentrations en nitrates-nitrites sont maximales avec la densité de 200 ind.m⁻². Les flux de ces nutriments azotés semblent donc bien exercer une influence stimulatrice pour le MPB par des processus de bioirrigation des galeries de *Hediste* qui permettent une meilleure colonisation microphytobenthique. Au contraire, les silicates sont les plus faibles avec cette densité suggérant une assimilation directe de ces nutriments pour les biofilms les plus développés.

On peut décrire une véritable relation synergique entre les vers et le MPB vis-à-vis de la biostabilisation des sédiments cohésifs de la seine. Les EPS stabilisateurs et d'origine microphytobenthique et / ou du mucus animal sont les plus élevés avec les fortes densités de *Hediste*.

Dans la démarche de modélisation (Figure 3), il faut désormais intégrer les effets connus des autres espèces macrozoobenthiques qui induisent une érosion d'une fine couche de surface préalable à l'érosion en masse. Il est nécessaire de trouver un formalisme avec un système d'équation et des algorithmes communs pour toutes les espèces étudiées, ce qui implique de reprendre complètement le travail de paramétrisation ancien pour formuler un nouveau modèle unique. La formation d'une couche fine pourra ainsi être implémentée (module EROBIO) en supplément de l'impact biostabilisateur observé pour *Hediste diversicolor* sur l'érosion en masse. Ce travail de paramétrisation est une étape cruciale pour aider à prendre en compte simultanément les effets de l'ensemble de la communauté macrozoobenthique, avant l'étape de validation *in situ*.

3 Calibration de lois d'érosion spécifique d'une matrice biogène de surface sur la base de la littérature- Tâche 2B

3.1 Résultats expérimentaux d'érodimétrie

3.1.1 Erosion de surface

Cette tâche de modélisation a consisté à reprendre d'anciens résultats sur plusieurs espèces pour les harmoniser et reparamétrer un modèle avec un seul et même jeu d'équations en vue de les intégrer par la suite dans le modèle hydrosédimentaire 3D (Clé "EROBIO" du module SEDIM). L'objectif est bien de paramétrer les influence plurispécifiques de la communauté de la Seine vis-à-vis de la mise en place d'une couche fine facilement érodée ("biogenic fluff layer" en anglais). Cet impact bioturbateur multispécifique est à considérer en supplément de l'influence directe de *Hediste* et des EPS microphytobenthiques sur l'érosion en masse (Tâche 2A).

Les données expérimentales concernant l'érosion de surface sont issues de 5 études antérieures pour intégrer 5 espèces des vasières intertidales:

1) *Peringia ulvae*:

Un jeu de données (cinétiques d'érosion de SPM) de l'article de Orvain et al (2003) a été repris pour paramétrer le modèle avec 10 tests en canal benthique.

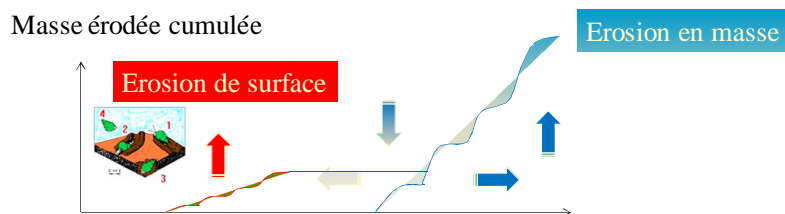
2) *Macoma balthica*: Les données ont été digitalisées à partir de l'article de Willows et al (1998) avec 7 tests en canal de type "Carousel" (EROMES). Les valeurs de contrainte ont pu être calculées pour appliquer un forçage dans le modèle ajusté.

3) *Scrobicularia plana*: 1 des deux jeux de données (avec vases consolidées) a été repris de l'article de Orvain (2005) avec 10 tests en canal benthique.

4) *Corophium volutator*: 1 jeu de 36 tests d'érodimétrie avait été réalisé en 2004 au NIOZ (Yerseke) en testant l'effet de la densité en *Corophium* ainsi que la culture de microphytobenthos en mésocosme tidal dans 2 conditions différentes (non publié).

5) *Cerastoderma edule*:

Le jeu de 20 tests d'érodimétrie avec des densités de coques juvéniles et adultes a été repris pour développer le nouveau modèle de bioturbation (Rakotomalala et al, 2015).



Erosion en masse: Erodabilité dépend de l'état de consolidation et de la fraction en vase. Les facteurs biologiques peuvent affecter les seuils critiques d'érosion en masse et les flux d'érosion en profondeur (EPS)

Erosion de la couche granulaire de surface : Propriétés d'érodabilité spécifiques et dépendantes de l'activité de bioturbation de surface (seuil critique faible et flux d'érosion dépendant de la densité de bioturbateur et/ou de la durée de la phase de bioturbation)

Figure 21 : Illustration schématique de l'érosion séquentielle de l'érosion de surface (biodépôts) avant l'érosion en masse, en réponse à un forçage croissant de papiers à frottement imposé en test d'érodimétrie.

3.1.2 Test expérimental pour le cas de *Corophium volutator*

Pour illustrer le type d'expérimentation qui fut développé, nous avons choisi de développer le matériel et méthodes pour le cas de *Corophium volutator*. Pour les autres espèces, les expérimentations suivaient le même esprit.

Un large volume de sédiment (granulométrie riche en vase à 80% et en sable très fin (20%) a été prélevé sur l'estran. Le sédiment a ensuite été tamisé à 1 mm au laboratoire afin de retirer toute la macrofaune présente, puis, il a été mis à l'obscurité pendant un mois. Le sédiment de surface provient du même site. Des dizaines de milliers de petits crustacés, *Corophium volutator* ont été prélevés sur le site. Nous avons ensuite conservé les animaux

dans des aquariums avec de la vase en stabulation et un courant continu pour une durée ne dépassant jamais 4 jours.

Les expérimentations consistaient en 4 réplicats de manipulations dont les facteurs fixes étaient la densité de *Corophium volutator* et la présence ou non d'inoculât de microphytobenthos (MPB). La densité était décliné en 5 valeurs (0- 1,000- 5,000- 10,000- 20,000 ind.m²), chacune étant testées avec et sans MPB pour un total de 40 manipulations. Le MPB était prélevé sur le même site que le sédiment puis isolé. La technique d'isolation des diatomées consistait à couvrir la vase récoltée par trois couches de filet (aux mailles de 63 microns). Après 24 heures à marée basse et sous lumière artificielle, les diatomées avaient migré et s'étaient accumulées sur les filets. En rinçant les filet avec 4 litres d'eau de mer filtrée, dans lesquels on ajoute 3 litres de sédiment tamisé compact on obtient une couche de surface que l'on utilisera pendant l'expérimentation. Le même volume d'eau de mer avait été filtrée pour le sédiment sans MPB afin d'avoir des couches de surface ayant la même teneur en eau.

La vase a été introduite dans des carottiers (30 cm de longueur et 20 cm de diamètre) en commençant par le sédiment tamisé, puis nous terminions avec 1 L du sédiment préparé cité ci-dessus. Nous comptons ensuite *Corophium volutator* afin d'obtenir la densité voulue pour ensuite les ajouter dans les différents carottiers, celles-ci étaient surmontées d'un filet (100 microns) afin d'éviter la fuite des animaux durant les conditions de marée haute.

Chacun des carottiers de sédiment étaient introduites dans un mésocosme durant 6 jours. Le système de ce mésocosme reposait sur la méthode décrite par Orvain et al (2003a). Ce système consiste en deux bacs échangeant l'eau de mer entre eux grâce à deux pompes activées elles-mêmes par des minuteurs. Il y a alternance de deux phases, 6h de lumière et une exposition à l'air (marée basse) entre 08:00 et 14:00 tous les jours (Figure 13). Le reste du temps à l'obscurité et à marée haute. Une plaque de plexiglas surmontait le mésocosme, lui-même mis à l'extérieur afin d'obtenir une luminosité optimale dans les mêmes conditions que sur le terrain.

Après 6 jours, et à la fin de période de marée basse, les carottiers sont retirés du mésocosme et un échantillon de 9 cm de diamètre et de 10 cm de profondeur est prélevé et inséré dans l'érodimètre dans le but d'évaluer l'érodabilité d'un sédiment.

Une fois l'échantillon installé de telle sorte que sa surface émerge au niveau du bas du canal sans qu'il n'y ait d'effet de bord, le système est fermé hermétiquement puis rempli avec 10 L d'eau de mer filtrée. L'ensemble est un grand circuit fermé dans lequel un régulateur de fréquence va contrôler une pompe qui sera à l'origine de la circulation d'eau.

Durant l'expérimentation, 17 paliers de vitesse de courant seront appliqués à l'échantillon, chaque palier durant 2 minutes. Pendant toute la durée de la manipulation, la Matière En Suspension (SPM en g.L⁻¹) sont mesurés dans la colonne d'eau grâce à deux instruments de mesure. Afin de mesurer leur concentration, 3 échantillons d'eau sont récupérés au cours de la manipulation puis filtrés avec des filtres Whatman (GF/F) pour la SPM. Ces filtres sont pré-chauffés à 450°C puis tarés, à la suite de la filtration il sont chauffés à 50°C pendant 3 jours puis pesés.



Les données fournies par le capteur de turbidité ont subi plusieurs étapes de traitement sous MATLAB. Il a fallu extraire les données correspondant aux heures de prélèvement d'eau de l'échodimètre afin de fournir une relation entre turbidité (en Volt) et SPM (g.L^{-1}). La droite d'équation fournit des paramètres de calibration qui a permis la conversion des données en SPM (g.L^{-1}). Les données ont également été corrigées pour prendre en compte la dilution ayant lieu au moment des prélèvements, car lorsqu'un L d'eau de mer est prélevé, le volume total reste à 15L avec un apport d'eau claire pour compenser. Les données ont ensuite été filtrées palier par palier (traitement de routine avec définition visuelle des bornes acceptables). Une moyenne mobile a ensuite été calculée (sur 9 données) mais en veillant à ce que les données d'un palier n'interfèrent pas sur le lissage des données d'un palier suivant. Les données de SPM (en g.L^{-1}) ont été converties en masse érodée (SPM en g.m^{-2}) en multipliant par le volume d'eau de mer (21 L) et en divisant par la surface du porte-échantillon (soit $\times 0.045^2 \text{ m}^2$).

3.1.3 Résultats expérimentaux

On peut remarquer une augmentation des masses érodées (SPM) avec le temps avec un maximum d'environ 160 g/m^2 à partir de 28 minutes (Figure 22A et 22B) pour l'ensemble des courbes. Un seuil critique d'érosion a été dépassé à 4 minutes environ et ce paramètre semble donc commun à toutes les expériences sans dépendre de l'intensité de bioturbation. Ces figures nous montrent que les masses de sédiment érodées ont tendance à augmenter avec la densité de *Corophium volutator*. On remarque, en effet, que sur chaque figure, les densités d'animaux les plus faibles entraînent, surtout en début d'érosion, soit vers 500 secondes, des masses érodées plus faibles. Cependant, il n'y a pas de différences majeures suivant l'inoculum de MPB (Figure 22A et 22B). On observe la présence de paliers avec une stabilisation des flux d'érosion, en particulier au début de l'augmentation des SPM.

On peut noter une forte différence entre les réplicats autour d'une courbe moyenne, qui a rendu difficile la mise en place d'un modèle sur la base des données individuelles (soient 36 manipulations, car 4 n'étaient pas exploitables). Nous avons donc rassemblé les manipulations par densité tout en gardant la séparation MPB/sans MPB en calculant une cinétique moyenne de 4 réplicats (Figure 23).

On observe clairement une hausse des masses érodées (M) et donc des flux d'érosion avec la densité de *Corophium volutator*. De plus, on remarque une très légère différence suivant l'inoculum ou non de MPB. Les courbes ont une allure légèrement plus convexe, sans MPB, ce qui signifie une augmentation plus rapide des SPM que lors de l'inoculation. La présence de microphytobenthos servait à alimenter en algues les animaux pendant les élevages pour stimuler une activité de bioturbation proche du milieu naturel. Les biofilms formés par les microalgues benthiques sont susceptibles de stabiliser le sédiment. Les flux d'érosion semblent être légèrement plus forts sans microphytobenthos. L'effet de la densité de *Corophium* sur les flux d'érosion est beaucoup plus marqué avec une différence maximale de 40 g.m^{-2} environ entre les témoins et les résultats avec le maximum de faune.

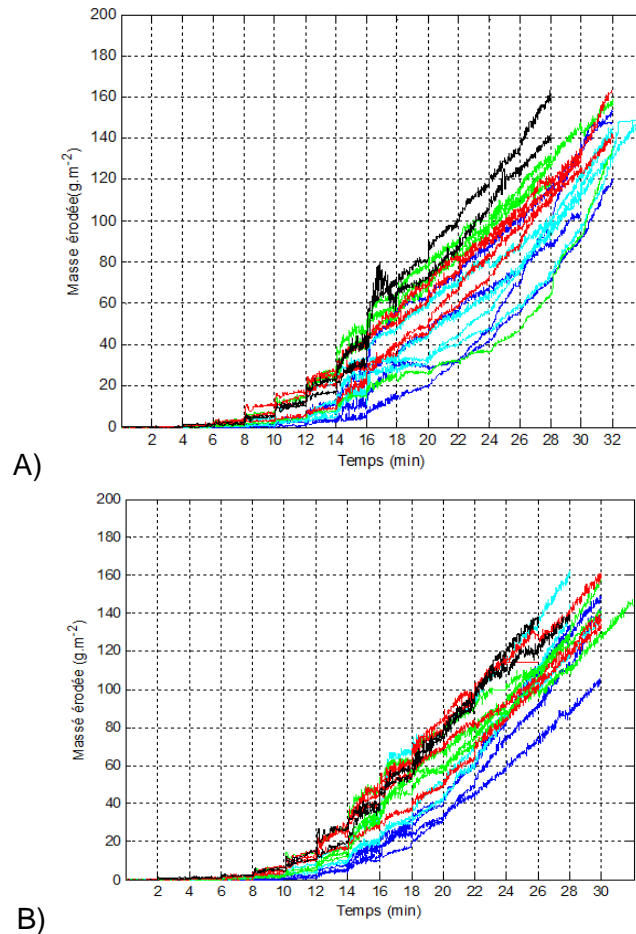


Figure 22 : Evolution des masses de sédiment érodées (Concentration de SPM (convertie en g.m⁻²) obtenues en érodimétrie en réponse à un taux de frottement augmentant pas à pas toutes les 2 minutes. Les données sont affichées séparément (A : sédiment inoculé en MPB; B : sédiment non inoculé en MPB). Il y a 4 réplicats pour chaque densité de *Corophium* (Bleu: 0 ind.m⁻²; Bleu cyan: 1000 ind.m⁻²; Vert: 5000 ind.m⁻²; Rouge: 10.000 ind.m⁻²) excepté pour la plus haute densité avec seulement 2 réplicats (Noir: 20.000 ind.m⁻²).

3.2 Développement du modèle couplé bioturbation - érosion

3.2.1 Conceptualisation :

La remise en suspension du sédiment dépend de l'érodabilité (c'est-à-dire la résistance du sédiment à l'érosion). Pour un sédiment abiotique, l'érodabilité englobe deux variables (Mehta et al, 1982) : le seuil critique d'érosion (c'est à dire la tension de frottement en Pa valeur minimale à appliquer pour que l'érosion débute) et le taux d'érosion (en kg.m⁻².s⁻¹). La variable forçante du modèle est Tau, la tension de frottement (en Pa) mesurée pour chaque expérience (et augmentant à chaque palier de 2 minutes). En général, les 2 variables dépendent de la nature de sédiment (taille des grains de sable/vase et état de consolidation).

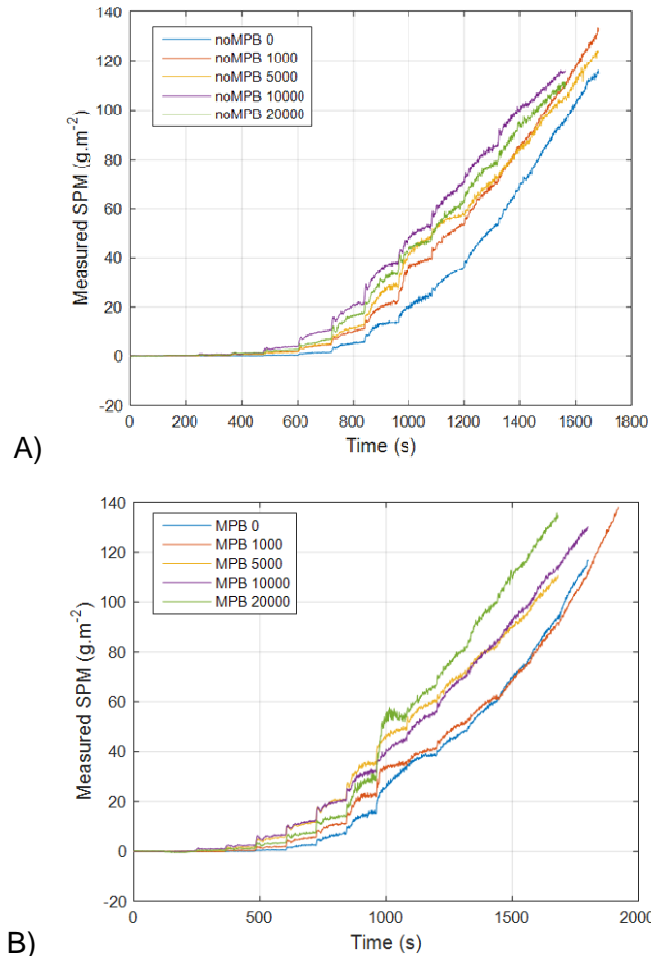


Figure 23 Evolution des masses érodées moyenne (M) de *Corophium volutator* sans (A) et avec inoculum de MPB (B).

Pour un sédiment remanié par l'activité de bioturbation par la faune, l'influence de la densité peut se manifester par un effet sur le seuil critique d'érosion (effet stabilisateur ou déstabilisateur) ou bien par un effet sur le flux d'érosion (Plus il y a de faune bioturbatrice, plus les flux d'érosion sont élevés dans ce cas). La création d'une matrice biogénique de surface dépend de la densité de faune (avec une relation asymptotique ou linéaire en fonction de la densité selon le groupe fonctionnel de bioturbateur). En cherchant le meilleur ajustement possible entre les valeurs de SPM prédites par le modèle et les valeurs observées, nous avons cherché à paramétrer à la fois la relation entre la densité et la quantité de sédiment remanié en surface ($Abtb$ en $g.m^{-2}.s^{-1}$), puis à reproduire la cinétique d'érosion spécifique de cette couche biogène. Dans la présentation des équations (partie suivante), nous avons décidé de montrer les équations retenues pour décrire les effets de la bioturbation sur l'érodabilité (modèle 0D matlab).

La figure 24 schématise les différents compartiments et flux à prendre en compte pour le modèle. La colonne d'eau et sédiment constitue deux boîtes différentes du modèle. La variable SPM (convertie en $g.m^{-2}$) représente le stock de matière érodée alimenté par l'érosion. Le compartiment $htrace$ (en m) est la hauteur de sédiment bioturbé par *Corophium volutator*. Il n'y a qu'un flux ($flusve$ en $g.m^{-2}.s^{-1}$), représentant le transport de matière de $htrace$ vers la colonne d'eau.

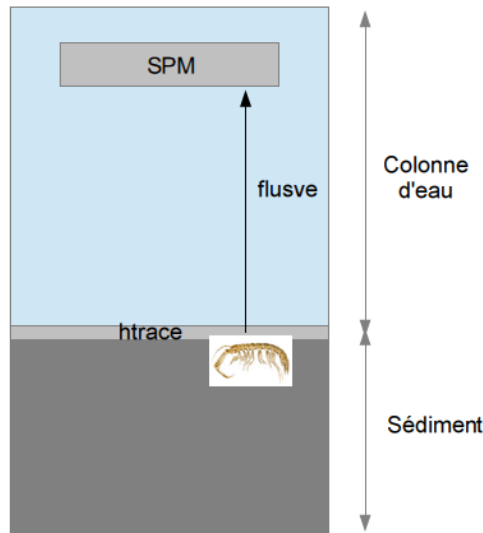


Figure 24 : Schéma de conceptualisation de *Corophium volutator*

3.2.2 Systèmes d'équation du modèle

Dans le modèle initial qui était 1DV (développé pour le mollusque Gastéropode *Peringia ulvae*; Orvain *et al.* 2003b), 3 termes mathématiques étaient utilisés, décrivant les flux entre une couche de surface formée par l'activité de bioturbation de la faune (*htrace*), la masse érodée (SPM en g.m^{-2}) de la colonne d'eau et transféré par érosion du fond vers l'eau et la couche de sédiment. Une fois discrétisé la couche d'eau et de sédiment en 1DV, ce modèle était capable de simuler à la fois l'érosion d'une couche de surface d'origine biologique et la couche de sédiment sous-jacente. L'équation pour calculer SPM la masse de sédiment érodé en (g.m^{-2}) était la suivante:

$$\frac{dSPM}{dt} = E_{bed} + E_{btb} - D \quad \text{Eq. 3}$$

avec E_{bed} (en $\text{g.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) le flux de matière en suspension d'une érosion en masse ; E_{btb} , le flux provenant uniquement d'une érosion de sédiment bioturbé, dite de type érosion de surface (en $\text{g.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et D le flux de dépôt du sédiment (en $\text{g.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Nous avons simplifié ces équations étant donné que nous avons étudié la remise en suspension du sédiment par *Corophium volutator* sans intervention de l'érosion en masse (Orvain *et al.* 2003b). En ignorant les flux de dépôt et d'érosion en masse dans ce modèle OD développé en MATLAB, l'équation se résume alors à :

$$\frac{dSPM}{dt} = +E_{btb} \quad \text{Eq. 4}$$

La variable auxiliaire *htrace* (en m) est initialisée suivant l'équation suivante $htrace(0) = Abtb(0) \times c_{sedbtb}$, avec c_{sedbtb} la masse volumique du sédiment bioturbé (en supposant une valeur de 100.000 g.m^{-3}) et la variable d'état $Abtb(i)$ la quantité de sédiment bioturbé (g.m^{-2}). La résolution numérique était choisie explicite et cette variable dépend donc des stocks de matière du pas de temps précédent et le flux de matière était donc recalculé à chaque itération (i) du temps t_i avec un pas de temps d'enregistrement du capteur de turbidité de l'expérience (1 seconde) par l'équation 4.

La loi d'érosion commune est tirée de l'article de Orvain et al (2012b):

$$\frac{dSPM}{dt} = E_{btb} = \alpha \times Abtb_{i-1} \times \left(\frac{\tau_f}{\tau_{crit}(i)} - 1 \right) \quad \text{Eq. 5}$$

avec τ_f la contrainte de cisaillement mesurée pendant l'expérimentation en érodimétrie (variable forçante du modèle) et α , une constante d'érosion (en s^{-1}). $\tau_{crit-btb}$ est le seuil critique d'érosion initial (en Pa) est déterminé pendant la paramétrisation.

Pour *Corophium* qui appartient au groupe fonctionnel des déposivores de surface (A, figure 26), la fonction de dépendance de la quantité de sédiment remanié (biodépôts $Abtb_0$ c'est à dire au temps initial avant le début de l'érosion) à la densité est la même que celle d'origine pour *Peringia ulvae* (Orvain et al, 2003b):

$$Abtb_0 = \beta \times [1 - e^{-\gamma \cdot n \cdot t}] + \varepsilon \quad \text{Eq. 6}$$

avec β la quantité maximale de biodépôts en $g \cdot m^{-2}$ (pour les densités maximales), γ la vitesse de bioturbation individuelle (équivalent à la vitesse de recouvrement de la surface sédimentaire par des biodépôts, en $m^2 \cdot ind^{-1} \cdot s^{-1}$) et ε la quantité d'agrégats de sédiments recouvrant la surface n'étant pas formé par *Corophium*, ce pool de matière participant à l'érosion précoce de sédiment (E_{btb}).

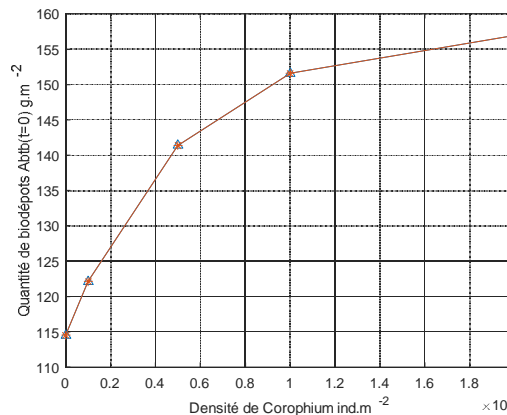


Figure 25 : Relation densité dépendante de l'équation 5 avec les paramètres ajustés pour *Corophium volutator*.

La paramétrisation du modèle (α , β , γ et $\tau_{crit-btb}$) est basée sur une minimisation du critère de la somme des carrés des écarts SCE. $SCE = \sum (SPM_{mod} - SPM)^2$ avec SPM_{mod} les prédictions du modèle (SPM) et SPM les observations expérimentales de masses érodées. La méthode de minimisation choisie sous MATLAB est celle du simplexe avec 10,000 itérations (Nelder et Mead, 1965).

Quatre paramètres de bioturbation sont à minimiser, $\tau_{crit-btb}$ qui se définit par la constante d'érosion (s^{-1}), β la quantité de sédiment bioturbé (en $g \cdot m^{-2}$), τ_{crit} (en Pa), la résistance du sédiment à une contrainte de cisaillement.

3.3 Ajustement du modèle

L'ensemble des paramètres sont décrits dans le tableau 5. *Corophium volutator* est un petit organisme abondant sur les vasières, plutôt sur les abords des chenaux ou en haut ou en bas d'estran sur des zones riches en vase mais ainsi que dans les mélanges sablo-vaseux. mais dont les petits terriers en forme de U sont de tailles millimétriques à l'interface eau-sédiment. Nous avons observé que cette espèce n'induit pas de modification des paramètres de l'érosion en masse contrairement au ver annélide *Hediste diversicolor* (crit). En revanche, elle structure bien les flux d'érosion de surface. Il existe clairement une corrélation entre la densité des animaux et la quantité de biodépôts érodés [A_{btb0}]. Ce crustacé amphipode a donc un effet déstabilisateur sur le sédiment de surface, de même que pour le bivalve de la superfamille des Tellinidae *Macoma balthica* (Willows et al, 1998) et le gastéropode prosobranche *Peringia ulvae* (Orvain et al, 2003b).

Tableau 5: Liste des paramètres du modèle de création et érosion des biodépôts en les regroupant par groupe fonctionnel (voir figure 25). Les paramètres sont: $\tau_{crit-btb}$ en Pa le seuil critique d'érosion des biodépôts, k la constante d'érosion (en s^{-1}), τ_{min} - τ_{max} les tensions de frottement minimales et maximales pour définir la période d'activité de bioturbation (en Pa), $Q_{btb-max}$ la quantité maximale de sédiment érodé aux densités élevées (en $g.m^{-2}$) et λ le taux de sédiment remanié par individu (en $kg.ind^{-1}.s^{-1}$).

Groupe fonctionnel		A : Dépositore de surface			B : Suspensivore et suspensivore mixte	
Densité max testée		50,000	20,000	1,500	500	1500
Processus	Espece étudiée	<i>Peringia ulvae</i>	<i>Corophium volutator</i>	<i>Macoma balthica</i>	<i>Scrobicularia plana</i>	<i>Cerastoderma edule</i>
Erosion des biodépôts	crit-btb	0.007	0.1153	0.115	0.07	0.0085
		1.565×10^{-6}	1.93×10^{-4}	1.88×10^{-4}	1.83×10^{-5}	1.88×10^{-6}
Création des biodépôts	Période d'activité	Emersion et étale de pleine-mer	Emersion et étale de pleine-mer	Emersion et étale de pleine-mer	Emersion, étale de pleine-mer et début du flot	Phase d'immersion
	Durée de bioturbation testée en érodimétrie (secondes)	5x3600	5x3600	4x3600	5x3600	5000
	min - max	0 - 0.01	0 - 0.01	0 - 0.01	0 - 0.1	0.01-2
		23.5	43.36	80.7	-	-
		1.220×10^{-10}	4.655×10^{-10}	1.203×10^{-9}	2.314×10^{-10}	2.0321×10^{-10}
Filtration	CR	-	-	-	?	4.74×10^{-4}
	filt	-	-	-	?	1
	R ²	0.84	0.975	0.98	0.78	0.599



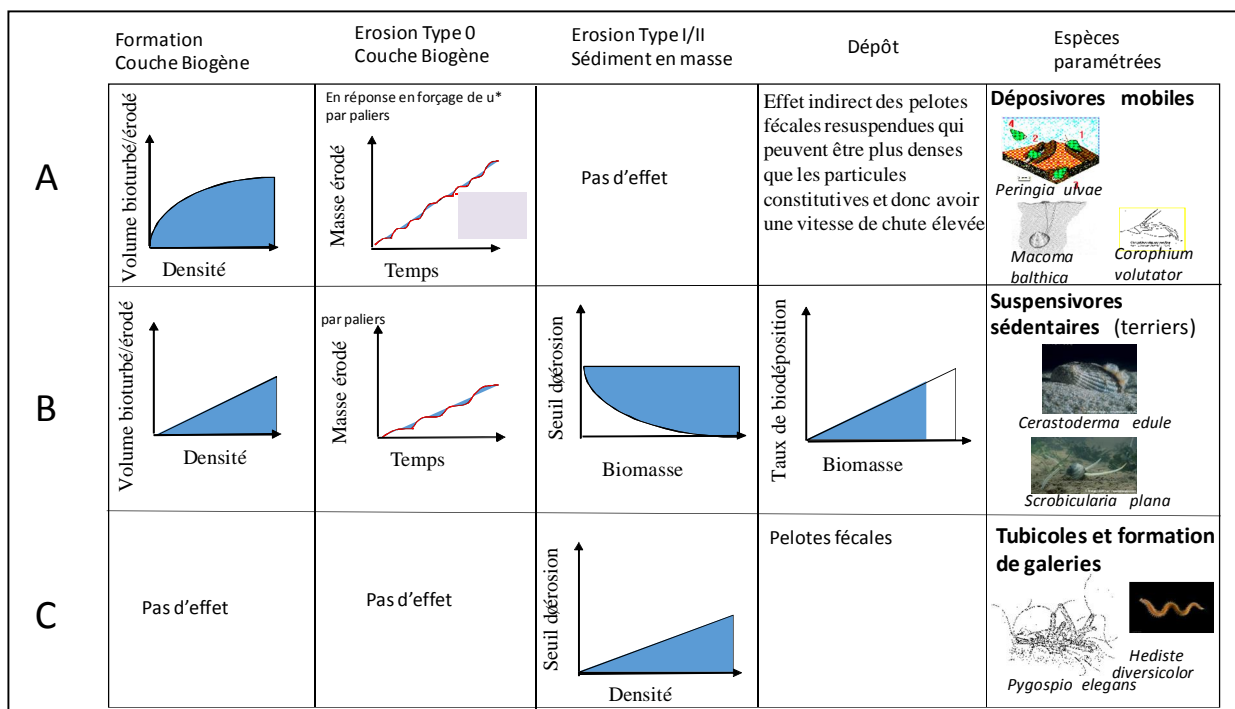


Figure 26 : Schéma représentant l'effet de différentes espèces étudiées sur la dynamique et l'érosion de la matrice sédimentaire, et ces espèces peuvent être classées en trois grands groupes fonctionnels qui ont des impacts très différents sur l'érodabilité du sédiment. (A) : Les dépositores mobiles comme *Peringia ulvae* ; *Macoma balthica* et *Corophium volutator*. (B) : Les suspensivores sédentaires comme *Cerastoderma edule* et *Scrobicularia Plana*. (C) : Les espèces tubicoles et galéicoles comme *Pygospio elegans* et *Hediste diversicolor*

On peut considérer que ces 3 espèces appartiennent au même groupe fonctionnel vis à vis d'une bioturbation de surface, lié certainement à un comportement trophique proche (petits organismes dépositores de surface consommateurs directs de biofilms microphytobenthiques). Ces effets varient quantitativement suivant les espèces, *Corophium volutator* est capable de remettre en suspension jusqu'à 43.4 g.m⁻² de sédiment lors d'une marée, valeur proche de celle pour le petit bivalve *Macoma balthica* (de 80.7 g.m⁻²) par Willows et al (1998). Le gastéropode *Peringia ulvae* a un effet similaire mais plus réduit avec en moyenne 20 g.m⁻² de masse érodée pour une densité de 50,000 ind.m⁻². Contrairement à cette espèce, *Corophium volutator* ne montre pas d'interaction avec le microphytobenthos dans le contrôle de l'érodabilité.

Cela peut s'expliquer certainement par une efficacité très nette de ce crustacé dans le broutage de biofilm microphytobenthique, alors que l'activité de bioturbation du gastéropode devient très limitée en cas de présence de biofilm microphytobenthique (Orvain et al, 2004). le gastéropode *Peringia* très mobile cherche à limiter ses déplacements et donc son activité de bioturbation quand elle rencontre des fortes concentrations en biomasse microalgale dont elle se nourrit ("Foraging behaviour"). En effet, si il n'est pas nécessaire de faire beaucoup de déplacements pour trouver de la nourriture à la surface des sédiments, ce gastéropode a tendance à rester sur place. L'abondance en biofilm microphytobenthique entraîne donc une baisse du comportement de reptation qui sert au broutage des diatomées benthiques par la radula de ce prosobranch.

Le modèle permet de simuler l'aspect général des cinétiques d'érosion mesurées (R² = 0.975). L'effet du microphytobenthos et de son interaction éventuelle avec la bioturbation par

Corophium, apparaît réellement négligeable pour expliquer les flux d'érosion du sédiment, puisque nous avons testé une paramétrisation indépendante pour les 2 séries avec et sans inoculum de MPB ajouté dans le sédiment et aucune amélioration significative de l'ajustement n'a été obtenue.

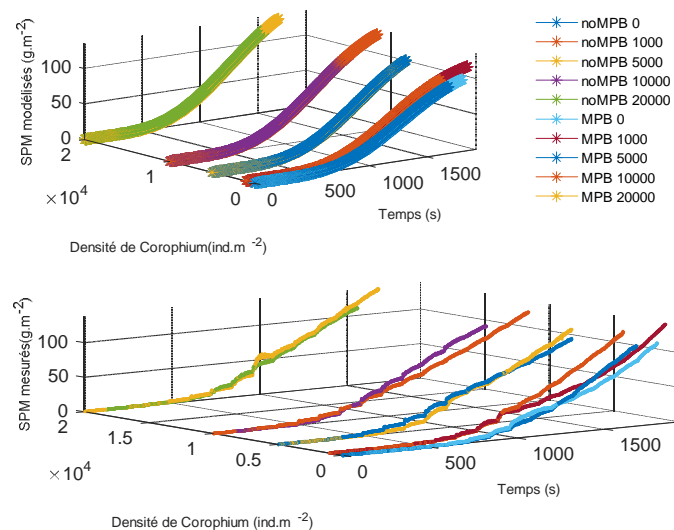


Figure 27 : Comparaison entre les cinétiques d'érosion prédites par le modèle et les mesures expérimentales pour des densités croissantes de *Corophium volutator* de 0 à 20,000 ind.m⁻².

3.4 Ajustement général du modèle aux autres bioturbateurs

Sur le même principe que pour *Corophium*, l'ensemble des données expérimentales pour les autres espèces (Tableau 5) ont été revues pour ajuster le modèle avec le même formalisme et les mêmes simplifications. Ce long travail a permis d'obtenir des résultats satisfaisants. On retrouve notamment de nombreuses similitudes, comme un seuil critique d'érosion faible et constant (ne dépendant pas de la densité de bioturbateurs), des flux d'érosion qui augmentent en fonction de la densité, la réduction des flux d'érosion à forte contrainte, quand l'érosion du volume fini de biodépôts est érodé, processus bien décrit par la loi d'érosion de l'Equation 5. Le même jeu d'équation complet a été appliqué pour 2 autres bioturbateurs : *Peringia ulvae* (Figure 28) et *Macoma balthica* (Figure 29). Entre ces trois espèces (regroupées dans le groupe A), le bivalve *Macoma balthica* apparaît le plus efficace pour modifier les flux d'érosion et cette espèce peut avoir un impact à long terme important par ce type de processus (Wood et Widdows, 2002), alors que l'impact bioturbateur exercé par *Peringia ulvae* peut être négligé en termes d'impact morphosédimentaire à long-terme sur l'évolution des vasières intertidales (Orvain et al, 2012b).

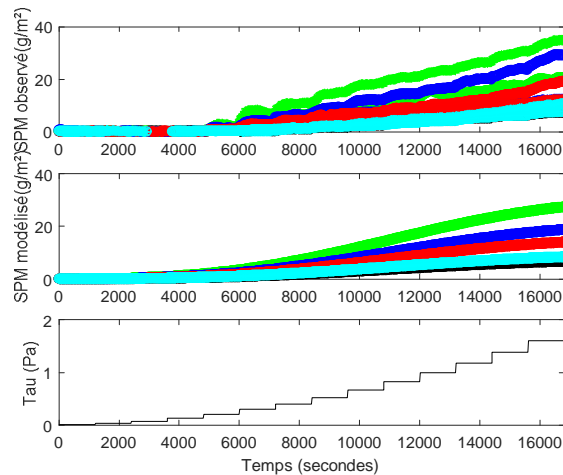


Figure 28: Comparaison entre les MES observées en canal benthique avec le gastéropode *Peringia ulvae* par Orvain et al. (2003) et les prédictions du modèle développé dans le cadre du projet BARBES en réponse à un forçage de frottement de 0 à 1.4 Pa et pour un sédiment vaseux à concentration sèche de 320 g/L sans faune (en noir), avec 1,000 ind.m⁻² (en bleu cyan), 5,000 ind.m⁻² (en rouge), 10,000 ind.m⁻² (en bleu) et 50,000 ind.m⁻² (en vert).

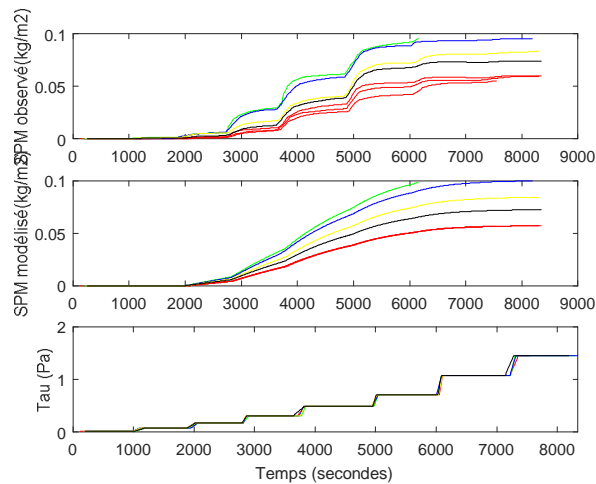


Figure 29: Comparaison entre les SPM observées par Willows et al. (1998) et digitalisées et les prédictions du modèle développé dans le cadre du projet BARBES en réponse à un forçage de frottement de 0 à 1.5 Pa et pour un sédiment vaseux sans faune (en rouge), avec 250 ind.m⁻² (en noir), 500 ind.m⁻² (en jaune), 1,000 ind.m⁻² (en bleu) et 1,500 ind.m⁻² (en vert).

Au cours de ces ajustements (Figures 30 et 31), une des équations a du être modifiée pour les 2 bivalves *Scrobicularia plana* et *Cerastoderma edule* comme déjà vu dans les articles associés (Orvain et al, 2012b; Rakotomalala et al, 2015). Dans ce cas particulier, l'équation 6 devient simplement linéaire :

$$Abtb_0 = \gamma \times \text{densité} + \varepsilon \quad \text{Eq. 7}$$

Il apparaît donc qu'on peut différencier 2 groupes fonctionnels pour le processus de formation de biodépôts facilement érodés comme cela était discuté dans l'article de Orvain (2005) en fonction du type de bioturbation (Figure 26): soit avec un effet de saturation de surface pour les déposivores de type *Peringia ulvae* qui finit par recouvrir 100% de la surface à densité élevée sans modifier à nouveau l'érodabilité du sédiment (si l'animal bioturbe à nouveau un sédiment déjà bioturbé), soit une absence de saturation de surface pour des animaux qui continuent de rester actif même à marée haute et dont le taux de remaniement

sédimentaire reste proportionnel à la densité de bioturbateurs. L'effet de la *Scrobiculaire* sur l'impact morphosédimentaire semble être le plus fort des 5 espèces étudiées, en confirmant les résultats d'une étude antérieure (Orvain et al, 2012b).

Sur ce schéma (Figure 26), nous avons ajouté un troisième groupe fonctionnel de bioturbateurs qui ne produisent pas de biodépôts facilement érodables en surface, mais dont les galeries et tubes sont susceptibles de consolider le sédiment sur une épaisseur importante (sur plusieurs centimètres) en affectant alors le seuil critique d'érosion en masse de la matrice sédimentaire générale, comme cela a été observé dans le chapitre IV pour le ver annélide *Hediste diversicolor* (Tâche 2A du projet BARBÈS).

Le cas de la coque est un peu particulier (Figure 31) car l'effet de la filtration sur la sédimentation doit être pris en compte pour appliquer le modèle d'érosion, puisque les individus filtrent le sédiment qu'elles ont contribué à remettre en suspension dans l'érodimètre, et cet effet ne peut pas être négligé car le même volume d'eau recircule de nombreuses fois sur les filtreurs. Le bilan net entre ces 2 effets antagonistes est plus favorable à l'effet positif sur l'érosion (comme observé *in situ* par Donadi et al (2013) et lors d'un test d'une semaine réalisé dans le havre de Montmartin sur mer. Dans l'article de Rakotomalala et al (2015), le modèle avait été appliqué pour quantifier les flux d'érosion de la chl a microphytobenthique et les données avaient été corrigées en amont de la paramétrisation pour l'effet de la filtration. Dans le cas de la nouvelle paramétrisation BARBES, les données brutes ont été reprises en SPM et une équation supplémentaire a été intégrée pour simuler le dépôt en se basant sur un taux de clairance extrait de littérature de $4.74 \times 10^{-4} \text{ L/g}_{\text{PScoques}}/\text{s}$ (Rueda et al, 2005). On a repris l'équation générale Eq. 3 pour les flux d'érosion et de dépôts simultanés et on a appliqué l'équation 8 pour calculer les flux de dépôt et le taux de filtration FR (en $\text{g.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) : $D = FR = \text{SPM} \times \text{CR} \times \text{Biomasse}$ ($\text{g}_{\text{PS COQUE}}$).

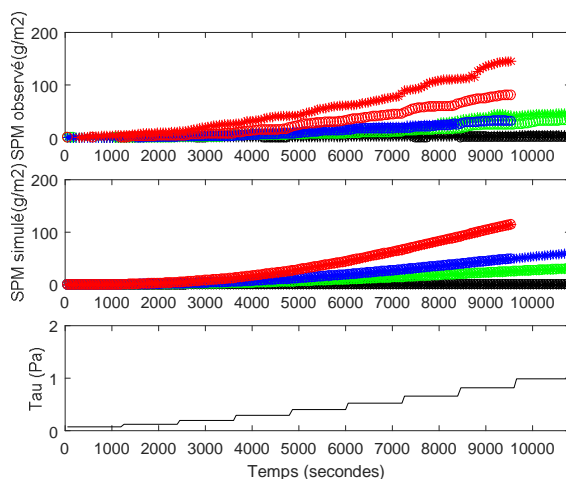


Figure 30 : Comparaison entre les SPM observées en canal benthique pour le bivalve *Scrobicularia plana* par Orvain (2005) et les prédictions du modèle développé dans le cadre du projet BARBES en réponse à un forçage de frottement de 0 à 1 Pa (seules les données avant l'érosion en masse ont été conservées pour l'ajustement). Les mesures ont eu lieu pour un sédiment vaseux à densité sèche de 380 g/L sans faune (en noir), avec 108 ind.m⁻² (en vert), 215 ind.m⁻² (en bleu) et 502 ind.m⁻² (en rouge).

Sur la base des observations en érodimétrie, le processus de filtration s'est arrêté à un moment à cause de l'accélération du processus d'érosion qui a fini par provoquer un enfouissement des coques en profondeur dans le sédiment pour éviter d'être arrachées.

C'est pourquoi on peut voir une reprise des flux d'érosion plus forte pour une tension critique pour la filtration de 1 Pa (τ_{crit}). L'ajustement général était un peu moins bon en augmentant la valeur de ce paramètre.

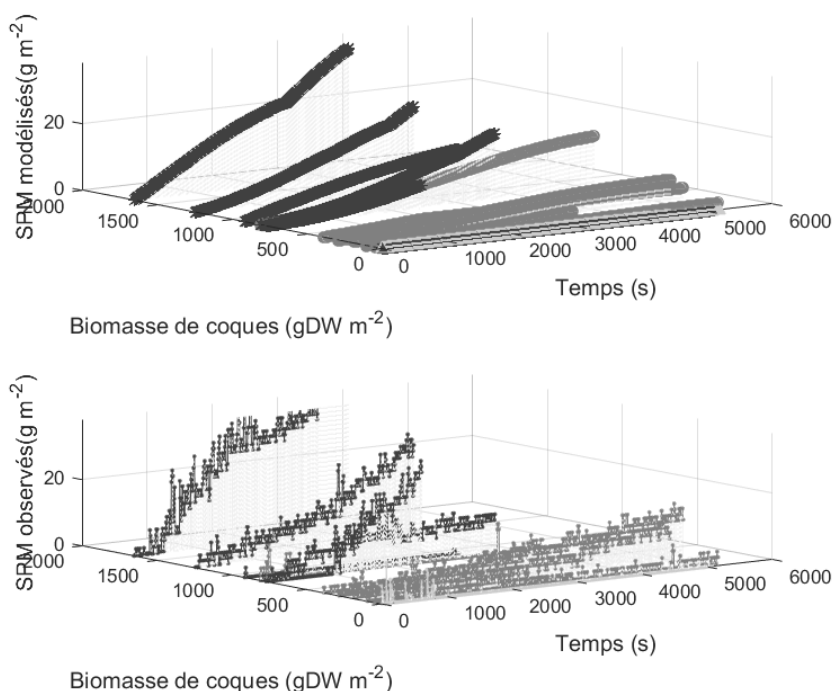


Figure 31 : Comparaison entre les cinétiques d'érosion prédites par le modèle et les mesures expérimentales pour des biomasses croissantes de coques juvéniles et adultes *Cerastoderma edule* de 0 à 1,500 gPS.m⁻² pour un sédiment sablo vaseux (50%/50%).

3.5 Conclusion et récapitulatif (Tâche 2B)

Concernant l'érosion de surface, de nombreuses espèces ont pu être étudiées par le passé dont un gastéropode (*Peringia ulvae*), 3 bivalves (*Macoma balthica*, *Scrobicularia plana* et *Cerastoderma edule*) et un crustacé (*Corophium volutator*). Toutes ces espèces forment le cortège principal d'espèces inféodées aux vasières intertidales européennes et en particulier celles de l'estuaire de la Seine.

Ces espèces peuvent également exercer un rôle déstabilisateur sur l'érosion en masse en faisant baisser les seuils critiques, comme cela avait été observé pour la scrobiculaire *S. plana*. Cependant, ce processus semble ne pas exister pour les autres espèces (sauf peut-être la coque, mais les études sur le sujet doivent être approfondies, Rakotomalala et al. 2015). Il reste donc une incertitude quant à la nécessité d'intégrer ou de développer de nouvelles expériences pour mieux identifier le rôle des 2 bivalves *S. plana* et *C. edule* sur la déstabilisation de l'érosion en masse des sédiments de l'estuaire de la Seine. Par contre, l'ensemble des données disponibles sur l'érosion de surface (biodépôts et traces) ont été extraites à partir d'études antérieures, synthétisées et digitalisées pour tester de nouvelles lois d'érosion revues et corrigées pour former désormais un système d'équation unique et commun à toutes les espèces: le module EROBIO. Ce module développé avec des équations reparamétrées peut désormais permettre d'envisager un modèle global de l'influence de la bioturbation exercée par l'ensemble de la communauté de macrofaune benthique sur l'érodabilité des sédiments cohésifs. Ce module peut être appliqué seul pour

simuler les effets des différentes espèces bioturbatrices sur les flux d'érosion de surface, mais il a aussi été directement implémenté en FORTRAN pour être intégré dans le modèle MARS3D (dans la routine SEDIM). Dans le modèle MARS3D, ce type d'érosion ne se supplante pas aux lois générales prenant en compte les effets des facteurs de consolidation et de la granulométrie sur l'érodabilité, mais sont bien des flux supplémentaires pris en compte à part. Le nouveau modèle MARS incluant le module EROBIO peut simuler à la fois les effets des facteurs physiques (consolidation, mélange sablo-vaseux) sur l'érosion en masse, celle des facteurs biologiques de biostabilisateur (*Hediste* et EPS) jouant sur l'érosion en masse, mais aussi l'influence des activités de biodéposition et de déposition sur l'érosion de surface.

Ce nouveau modèle peut maintenant être testé par des comparaisons directes à des mesures d'érodabilité de terrain dans l'estuaire de la Seine pour être, soit directement validé sans modifications, soit réajusté si nécessaire. Cette étape de validation permettra notamment de savoir quel est le résultat de l'interaction *in situ* entre les effets antagonistes de certaines espèces (comme *Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana*) sur l'érosion en masse. En effet, ces espèces étudiées de manière isolée montrent l'une, un effet stabilisateur, et l'autre, un effet déstabilisateur sur l'érosion en masse. Sur le terrain, est-ce qu'un effet domine sur l'autre ou bien est-ce que ces effets s'annulent ? Pour répondre à cette question, il est nécessaire d'étudier le comportement rhéologique et l'érodabilité des sédiments de l'estuaire de la Seine pour quantifier la contribution des facteurs biotiques et abiotiques nécessaires à intégrer dans le modèle final.

4 Mesures d'érodabilité sur l'estran intertidal de l'estuaire de la Seine et Validation des lois d'érosion et de bioturbation - Tâche 3.

4.1 Stratégie d'échantillonnage et descriptif de l'habitat benthique

Au cours de deux campagnes communes avec le projet PROUESSE GIP SA5 (fin septembre 2014 et avril 2015 en parallèle de la campagne de cartographie, chapitre III), 15 stations ont été échantillonnées selon un gradient haut d'estran - bas d'estran et amont-aval pour effectuer des mesures d'érodabilité (Figure 31). Les protocoles de mesures microphytobenthiques et sédimentaires ont déjà été décrites en chapitre III. En septembre 2015, l'échantillonnage de la macrofaune benthique a aussi été effectué par les partenaires de la CSLN et de la MDE avec 3 carottiers TASM par station. Le tamisage sur 1 mm a été effectué sur le site.

Un gradient sablo-vaseux est présent de la station O, la plus sableuse (8.61 % de particules fines en été et 3.71 % au printemps), à la station K, la plus vaseuse en été (73.70 %) et M au printemps (75.68 %) située toutes deux dans le chenal environnemental (Tableau 6). Ainsi, la vasière sud, qui comprend les stations O, N et P, peut être considérée comme une zone intertidale sableuse avec pour les trois stations à moins de 36.1 % de particules fines en été et moins de 7.44 % au printemps. Cela s'explique par le courant moyen de l'estuaire qui s'oriente au NO et emporte donc les particules fines vers la zone intertidale nord. Les stations C et E en été et C et H au printemps, situées au nord, sont également considérées



comme sableuses malgré qu'elles soient situées sur la vasière Nord. La présence de la fosse nord au niveau des radiales ABC et DEF a potentiellement pu entraîner, par son fort débit, le balayement des particules fines et favoriser la mise en place de zones sableuses. L'augmentation hivernale du débit, a également pu augmenter le transport des particules fines au printemps vers le bas de l'estran (Station C et H). La station E est beaucoup plus riche en vase fine en avril 2015 qu'en septembre 2014 (Tableau 6). Les stations K, L et M sont considérées comme vaseuses avec une proportion de particules fines supérieures à 67.3 % en été qui s'explique par leur localisation au niveau du chenal environnemental, zone de faible débit et d'accumulation de particules de petite taille. Les teneurs en eau dans le centimètre superficiel des stations K et L sont élevées car nous avons constaté une couche de surface de crème de vase au-dessus d'une vase consolidée sur les stations du chenal environnemental. La station M proche d'une filandre est une vase plus consolidée et plus stable. Au printemps, les stations L et M ont un pourcentage de fine supérieur à 71.4 % mais la station K présente un pourcentage de 38.7 % qui s'explique là encore par les débits en hivernaux qui érodent une partie du chenal. Les autres stations qui indiquent un pourcentage de particules fines compris entre 47.1 et 58.3 % en été sont considérées comme sablo-vaseuses.

Les résultats de biomasse et de densité de la communauté benthique prélevées sur les mêmes sites en septembre 2014 ne sont pas décrits dans le détail ici, mais de manière synthétique (Figures 32 et 33) pour illustrer les différences spatiales de la contribution des espèces principales aux biomasses totales (représentées par diamètres de bulles) ainsi que pour les densités (Tableau 8). On peut d'abord se rendre compte que les biomasses totales sont de l'ordre de 1 à 30 g/m² sur l'ensemble des secteurs, mais que la communauté n'est pas la même. Globalement, ce sont les bivalves qui dominent en biomasse, surtout dans les secteurs de Honfleur, mais aussi sur les zones de transition sablo-vaseuse de la vasière Nord du Havre (Figure 32). Les biomasses les plus élevées sont observées sur le secteur de Honfleur sur la station N avec un faciès à dominance de sable fin (à 76% et 24 % de fines) à dominance de coque *Cerastoderma edule*. Les faciès riches en sable sont classiquement plus diversifiées et riches en bivalves et les milieux plus riches en vases sont fréquemment plus riches en annélides qui supportent les milieux asphyxiques des vasières.



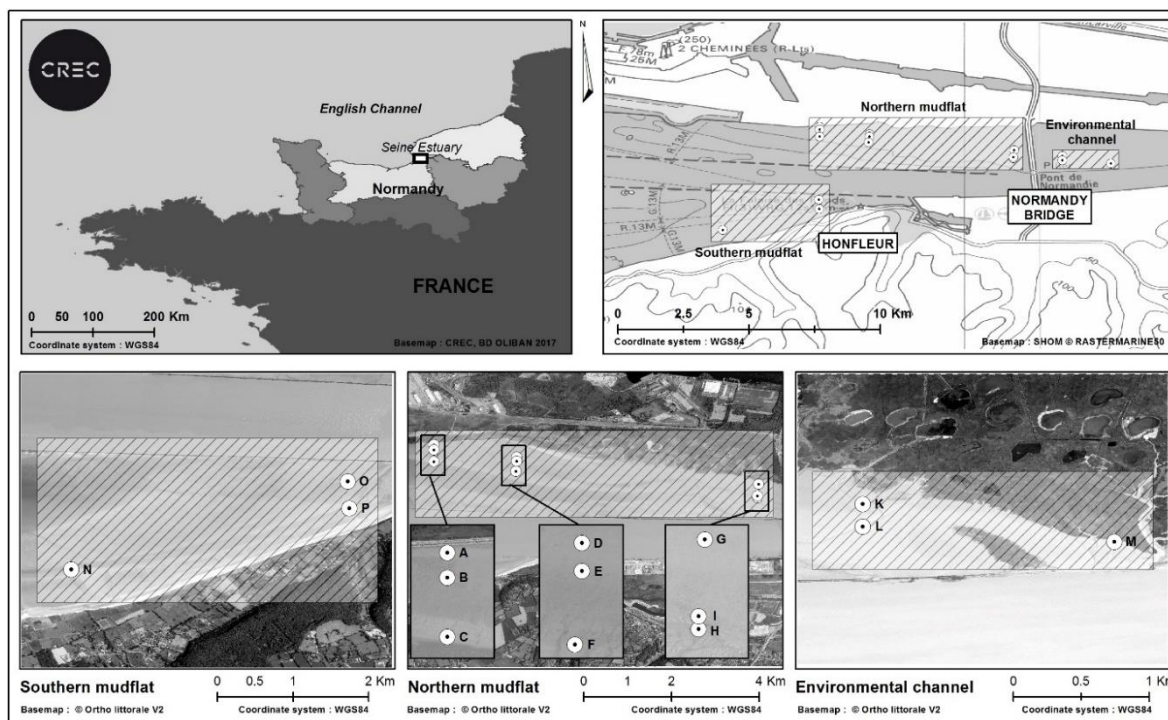


Figure 32 : Localisation des 15 stations échantillonnées sur 3 secteurs: (1) la vasière Nord (avec 3 radiales: A, B, C - D, E, F - G, H, I), (ii) le chenal environnemental (K, L, & M) (iii) L'estran sableux de Honfleur (N, O, & P).

Tableau 6. Caractéristiques du sédiment des sites échantillonnés classés par ordre croissant du pourcentage de fraction fine dans le sédiment avec les valeurs moyennes (n=3).

Site	<63µm (%)	Médiane (µm)	Matière organique (%)	Teneur en eau (%)	Densité sèche (kg.m ⁻³)
SEPTEMBRE 2014					
O	8.61	172.00	0.66	26.14	1566
C	21.80	167.60	0.75	28.85	1510
N	24.00	133.20	0.18	34.35	1392
E	28.70	122.80	1.14	27.61	1534
P	36.10	102.80	1.2	33.54	1404
B	47.10	69.12	1.47	54.63	1089
F	50.30	62.47	1.61	49.59	1168
H	51.50	60.09	0.52	81.58	839
G	57.20	53.61	0.4	122.64	625
I	58.10	50.85	0.37	77.29	874
A	58.30	51.22	1.54	56.99	1057
D	58.30	48.64	2.18	66.19	1003
L	67.30	41.33	4.13	201.24	418
M	69.70	41.01	2.42	69.40	935
K	73.70	35.85	3.9	198.68	423
AVRIL 2015					
O	3.71	202.72	1.56	27.3	1537
C	4.01	215.29	1.08	24.9	1597
P	6.73	208.97	1.09	34.7	1381
N	7.44	209.74	2.35	30.6	1464
H	9.95	51.72	1.36	40.9	1284
B	35.52	128	4.22	150.0	534
A	37.05	117.4		185.0	449
F	43.76	79.02	2.99	56.8	1058
I	58.20	205.13	6.40	99.5	732



G	64.47	42.76	8.25	172.8	480
E	64.50	44.77	5.00	102.5	717
D	70.14	38.33	2.68	120.1	634
L	71.43	42.21	6.43	114.4	658
M	75.67	36.13	6.80	97.7	741

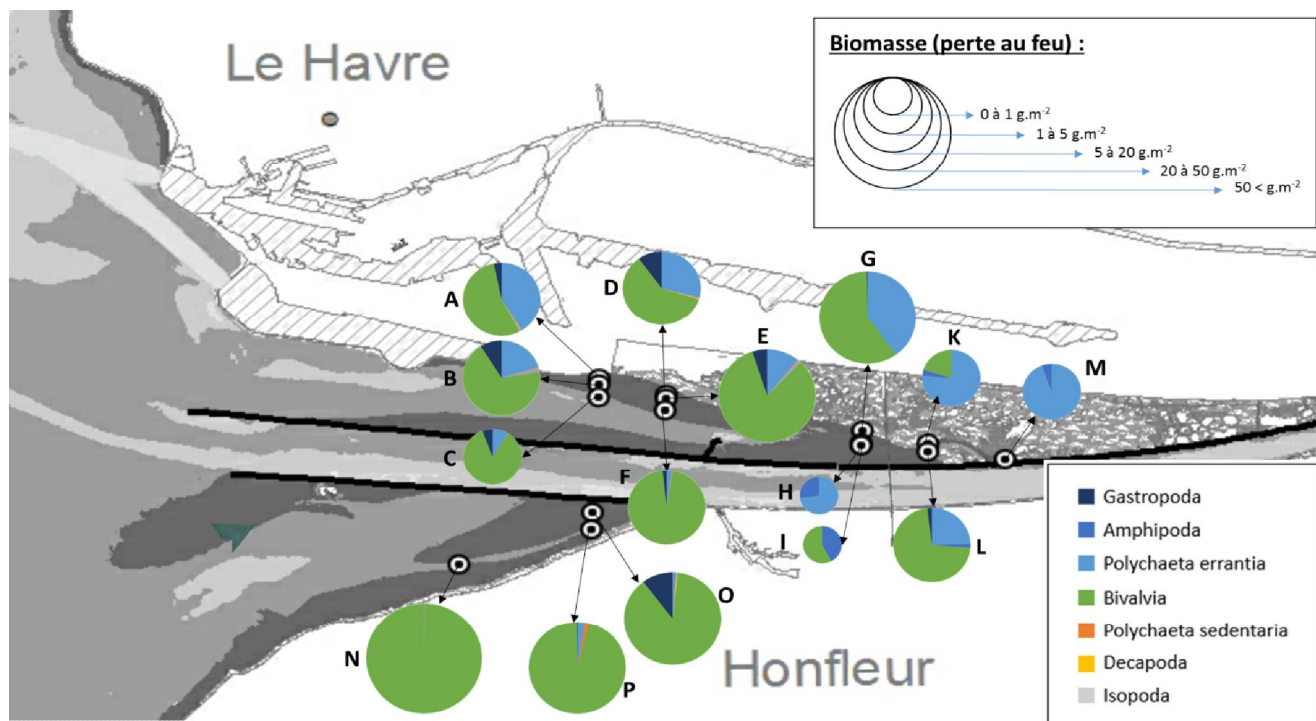


Figure 33 : Diagramme des biomasses totales de faune benthique sur les 15 stations réparties en fonction des groupes taxonomiques.

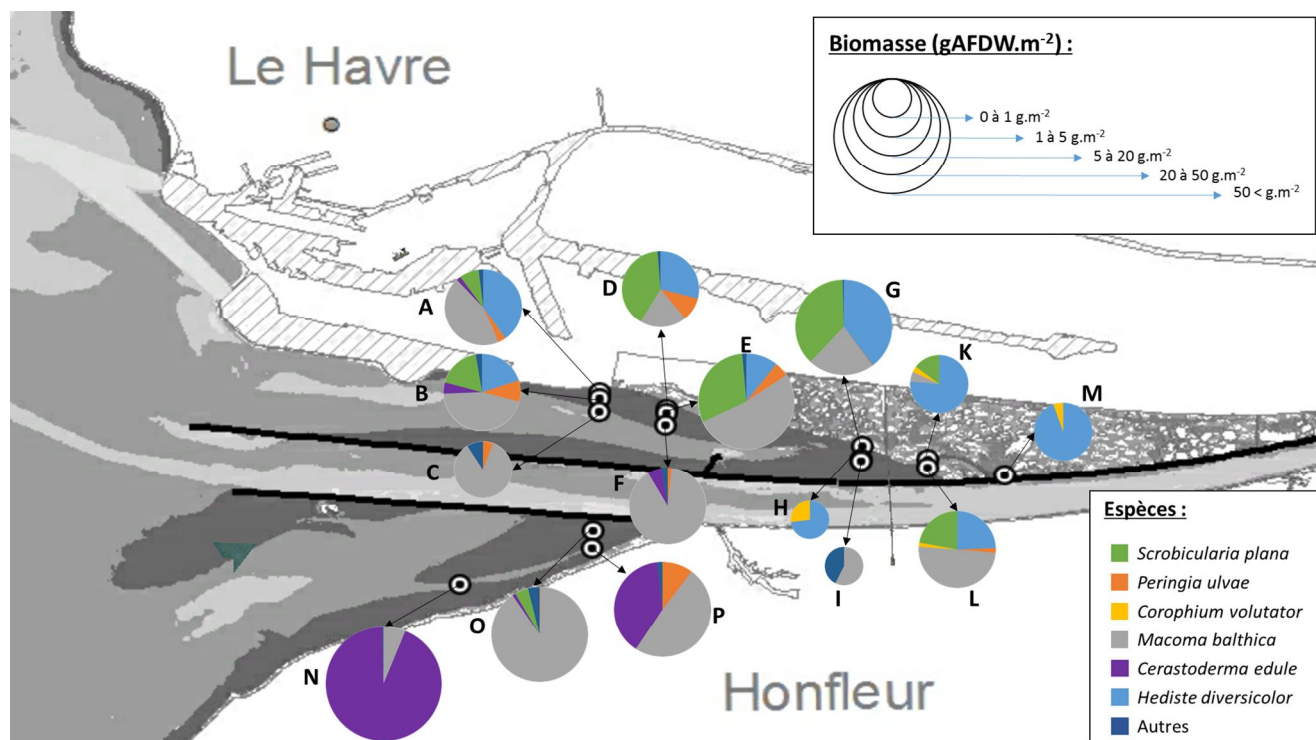


Figure 34 : Diagramme des biomasses totales de faune benthique sur les 15 stations réparties par espèce.



Les tellinidae comme *Macoma balthica* sont dans les zones de transition sablo-vaseuses et elles accompagnent classiquement les faciès colonisés par les coques (N et P) de la zone de Honfleur. La troisième station de ce secteur (O) est la plus pauvre en vase des 2 campagnes et elle est aussi dominée par *Macoma*. Ce bivalve domine également l'assemblage d'espèce sur les zones un peu plus envasées que ne supporte pas la coque. Sur la rive nord, le secteur le plus en aval montre de fortes biomasses également et les stations A, B, C sont toutes les trois dominées par *Macoma balthica*, qui est aussi l'espèce dominante sur les stations de moyen et bas d'estran (E et F) de la radiale plus située vers l'est en se rapprochant du pont de Normandie. Au niveau du pont de Normandie, les stations de bas d'estran montrent des biomasses particulièrement faibles. Ces zones sont particulièrement instables et sujettes à l'érosion par le fort hydrodynamisme de la Seine. L'espèce dominante reste *Macoma* à cause de la forte présence de sable fin.

Le bivalve *Macoma* possède une forte mobilité dans les sédiments de subsurface et elle est capable de résister à l'érosion. Les densités de *Peringia ulvae* peuvent être fortes dans le secteur sud (près de 20,000 ind.m⁻² en station O) et dans la vasière (jusqu'à 3,600 ind.m⁻²). L'annélide *Hediste diversicolor* devient totalement dominant sur le secteur de la vasière et notamment le chenal environnemental (K, L et M), mais aussi au niveau du haut de vasière au niveau du pont de Normandie (station D, E, G et H) avec le bivalve *Scrobicularia plana* qui l'accompagne souvent (sauf dans le point plus proche des filandres où *Hediste* se retrouve seule avec *Corophium* et quelques hydrobies dans une vase très cohésive. *Corophium* apprécie les zones envasées des stations K, H et M, alors que les hydrobies se retrouvent sur tous types de faciès en étant plus dispersées spatialement, cette espèce étant très mobile au gré des courants.

L'ensemble des caractéristiques microphytobenthiques ont été décrites (biomasse, production primaire et sécrétion d'EPS sur les mêmes stations (projet PROUESSE, carte krigée du chapitre III) et les résultats de chl a, phéopigments et surtout les 4 fractions EPS ont été testés en corrélation pour évaluer le rôle biostabilisateur du microphytobenthos.

Tableau 7: Biomasses (gPSSC/m²) et densités (ind/m²) des 6 espèces dominantes de la zone intertidale de l'estuaire de la Seine. Les valeurs en gras montrent les espèces dominant les biomasses et les densités (gras italique) pour chaque station en septembre 2014.

Espèces	<i>Macoma balthica</i>		<i>Hediste diversicolor</i>		<i>Scrobicularia plana</i>		<i>Cerastoderma edule</i>		<i>Peringia ulvae</i>		<i>Corophium volutator</i>	
	BIOM	DENS	BIOM	DENS	BIOM	DENS	BIOM	DENS	BIOM	DENS	BIOM	DENS
Sites												
A	8,55	317	7,77	1250	1,58	133	0,81	33	0,62	1550	0,0117	17
B	7,49	183	3,32	1100	3,01	283	1,72	133	1,49	3683	0	0
C	1,69	117	0	33	0	0	0	0	0,11	200	0	17
D	3,86	300	5,68	883	7,90	150	0	0	1,96	3633	0	0
E	12,16	267	2,53	650	7,16	83	0	0	1,16	2383	0	0
F	10,53	283	0	0	0	0	1,53	33	0,203	267	0	0
G	4,63	133	8,35	1467	7,88	267	0	0	0,055	200	0	17
H	0,119	30	2,14	525	8,50	145	0	0	0	0	0,218	1475
I	0,038	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
K	0,262	17	3,66	817	0,71	67	0	0	0	0	0,162	1467
L	6,89	233	3,38	917	3,06	67	0	0	0,268	0	0,247	1467
M	0	0	3,57	683	0	0	0	0	0	17	0,208	950
N	9,62	415	0	0	0	0	111,17	785	0	0	0,0045	5
O	11,57	233	0	0	0	0	20,18	167	2,43	19217	0	0
P	27,53	667	0	0	1,38	17	0,72	33	0,083	1867	0	0

4.2 Mesures d'érodabilité *in situ*

4.2.1 Mesure avec le courantomètre ADV et scissométrie

Les mesures en ADV ont été réalisées sur le site H le 08/10/2014 (Coefficient de 109) en partie basse de slikke. A cet endroit, la vasière présente un caractère nettement érosif, en laissant apparaître un substratum noir et compact, avec par endroit 1 cm de vase molle piégée dans les dépressions.

L'ADV est un Nortek Vector 64 Hz dont le tripode est positionné à 6 cm au-dessus du fond. L'objectif étant de caractériser la vitesse des courants, il a été programmé pour un burst de 10 mesures toutes les 300 secondes. L'ADV a fonctionné durant 2 marées. L'appareil est posé au-dessus d'une zone de vase molle (Figure 35), qui a été prélevée pour fin d'analyse granulométrique (Coulter LS 13320) et rhéologique. La rigidité initiale τ_y est mesurée avec un viscosimètre de type Fann 35SR12 (Lesourd, 2000).



Figure 35: Photographie de l'ADV équipé sur la station H.

Les valeurs de z_0 ont été estimées à partir de Karman Prandtl (Soulsby, 1983), avec un z_0 de 0.1 mm (vases) ; les valeurs de U_{0-crit} sont estimées à partir des formulations de Migniot (1968) :

$$U_{crit}^* = 0.009 \times \tau_y^{0.5} \text{ pour } \tau_y \leq 3 \text{ Pa (vases plastiques)}$$

, ce qui donne une estimation de tension critique d'érosion de 1.3 Pa ($U_{0-crit} = \tau_y / \rho \times U_{crit}^*$).

Le flux d'érosion est calculé à partir de la formulation de Partheniades (1962) avec une valeur obtenue de $E = 0.5 \text{ g.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Cette valeur est bien plus forte que celle obtenue en érodimétrie pour la station H (Tableau 8), mais celle-ci correspond à une mesure rhéologique du sédiment à une échelle centimétrique, plus en profondeur que la couche fine de vase fluide qui a été érodée dans le canal.

Les essais menés avec le viscosimètre donnent des valeurs de $\tau_y = 173,1$ et $146,08$ Poises, soit $\tau_y = 17,3$ et $14,6$ Pa. Une valeur moyenne de $\tau_y = 15,95$ Pa, arrondie à 16 Pa, est choisie pour caractériser la rigidité initiale de cette vase. Cette valeur est assez forte par rapport à de la crème de vase associée au bouchon vaseux (environ 5 Pa Lesourd, 2000) mais est

conforme aux valeurs de crème de vase de zone intertidale, susceptible d'un tassement plus significatif en raison de l'émersion.

Les hauteurs d'eau montrent une double tenue du plein caractéristique des grands coefficients de marée. Les vitesses maximales sont de l'ordre de $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (non montré), mais durant une courte durée (5 mn). La vitesse décroît ensuite rapidement ($0.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), selon un schéma classique. La tenue de la deuxième pleine mer implique également, pour les 2 marées, un pic de vitesse éphémère de l'ordre de $0,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Au moment du jusant, les vitesses sont très faibles (moins de $0,2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) et n'augmentent pas. En effet les vitesses des courants ne sont importantes que en surface, tel que observé dans des études antérieures (Lesourd, 2000; Figure 36). La vidange des masses d'eau se réalise sur les tranches d'eau de surface, tandis que la tranche d'eau près de l'interface eau sédiment (l'ADV est positionné à 6 cm au-dessus du fond) demeure relativement immobile.

La variation de contrainte de cisaillement (Figure 36) montre des variations rapides avec un maximum rapide au flot qui atteint des pics à 3 Pa, mais la plupart du cycle ensuite est caractérisé par contraintes inférieures à 1 voire 0.5 Pa. A partir d'une rigidité initiale moyenne de $\tau_y = 16 \text{ Pa}$ (soit $\tau_{crit} = 1,3 \text{ Pa}$ les valeur de flux d'érosion estimés *in situ* atteignent globalement $0,001 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ avec un maxima au flot à $0,0016 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Il faut noter que ces flux sont très ponctuels, assujettis au pic de vitesse de flot (au début du flot, soit environ 35 mn) ou au moment de l'établissement de deuxième marée haute. Ce flux correspond à environ 15 à 20 mm de durée d'érosion des vases par marée.

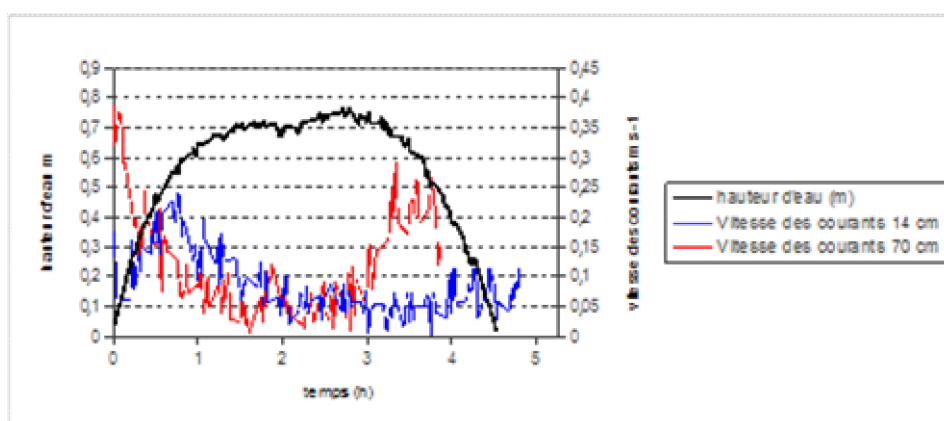


Figure 36 : Mesure des courants selon 2 profondeurs, sur le site de la vasière Nord, 1998. Mesure station SAM, Lesourd 2000.

4.2.2 Erodimétrie et CSM

En septembre 2014, des carottes d'érodimétrie ont été prélevées sur les 15 stations (par 3) et ramenées à la maison de l'estuaire où le sédiment a été immédiatement transféré dans le porte-échantillon de l'érodimètre pour un test d'érodimétrie sur le même principe que décrit en chapitre IV.

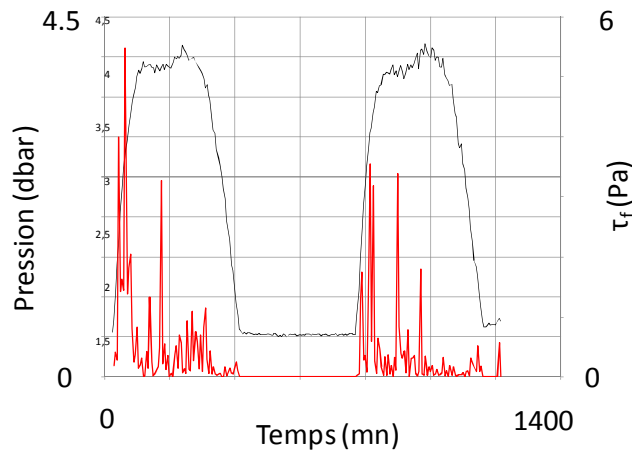


Figure 37: Variation de la tension de frottement τ_f (en Pa) en rouge et de la pression en noir (dbar) relative à la hauteur d'eau.

En avril 2015, lors de la campagne de cartographie (chapitre III), nous ne pouvions refaire des tests d'érodabilité en plus de l'étude cartographique. Nous avons, malgré tout, fait des mesures d'érodabilité grâce à un CSM (Cohesive Strength Meter) prêté pour l'occasion par Franck Gilbert (UMR ECOLAB, CNRS, Toulouse). Le principe du CSM consiste à appliquer des jets d'eau dans une petite chambre (2.8 cm de diamètre à la base sur une hauteur de 6 cm) placée sur la surface sédimentaire directement sur le site (Tolhurst et al. 1999). LE CSM inclut un système de tuyaux hydrauliques et pneumatiques connectés à une bouteille d'air comprimé de 3L à 210 bars. Le tout est intégré dans une valise portable (13 kg) avec une chambre placée sur le sédiment, remplie d'eau de mer et équipée de capteur (transmissomètre optique à infra-rouge). Les systèmes électroniques sont directement intégrés avec une carte mémoire dans la valise. Le jet est contrôlé par un système solénoïde. La réalisation d'un test *in situ* prend environ 15 minutes. Le détail de la détermination du seuil critique pour l'érosion et de la méthodologie est basée sur des calibrations et des intercomparaisons avec des mesures en canal d'érodabilité avec différents types de sédiments (Tolhurst et al, 1999).

En érodabilité (septembre 2014), les seuils critiques et les flux d'érosion ont pu être estimés et ont permis la paramétrisation de lois d'érosion. L'ensemble des planches de résultats sont en annexes 3 et 4). Des tests de corrélation ont été appliqués après évaluation des seuils et des flux pour faire ressortir les variables les plus explicatives et pour guider la recherche d'équations pour un modèle mathématique.

Plusieurs lois d'érosion ont ensuite été testées (comme la loi de Partheniades en 1965, Eqs 1 et 2) ou celles de Mehta et al (1982) ou d'autres équations. Les tests de paramétrisation ont été appliqués par la méthode du simplexe pour retrouver le meilleur ajustement d'équations possible.

En avril 2015, les seuils critiques ont également été évalués avec le CSM. Des tests statistiques de corrélation ont été effectués lors des 2 campagnes pour évaluer les facteurs sédimentaires, microphytobenthiques ou de la macrofaune benthique les plus explicatifs de l'érodabilité *in situ*.

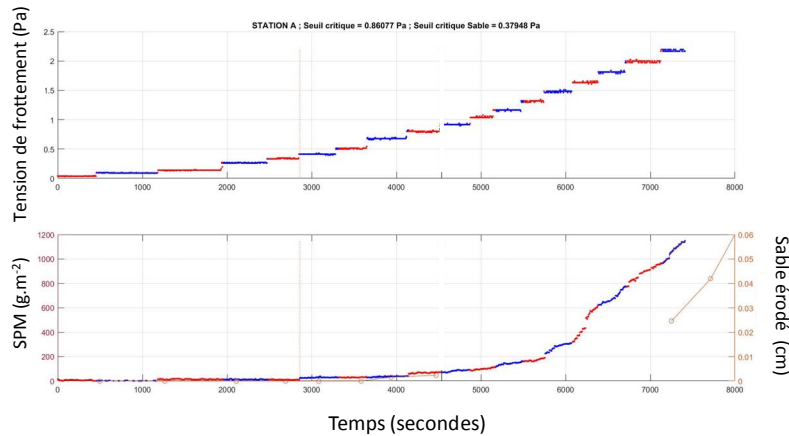


Figure 38 : Résultats de l'expérience d'érodimétrie menée en septembre 2014 sur la station A. Les résultats montrent : A) en haut, la cinétique imposée de tension de frottement et B) en bas la cinétique de SPM (matières en suspension en g.m^{-2}) en alternance de rouge et bleue et l'épaisseur érodée de sable (axe de droite) avec 1 cercle visible par palier. Le seuil critique de la vase a été déterminé à 0.46 Pa (ligne fine verticale) et celui du sable à 0.38 Pa.

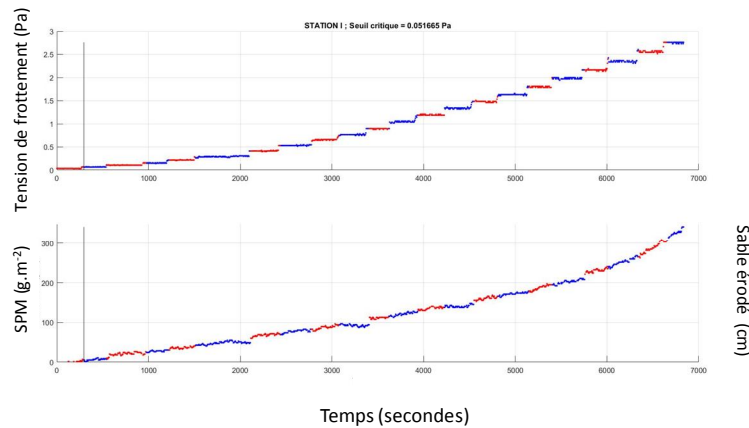


Figure 39: Résultats de l'expérience d'érodimétrie menée en septembre 2014 sur la station I. Les résultats montrent : A) en haut, la cinétique imposée de tension de frottement et B) en bas la cinétique de SPM (matières en suspension en g.m^{-2}). Le seuil critique de la vase a été déterminé à 0.05 Pa (ligne verticale).

Les mesures d'érodimétrie montrent les flux d'érosion en haut de vase sur la station A avec un seuil critique d'érosion relativement élevé de 0.46 Pa (Figure 38) et un flux d'érosion à $[\tau_{0-crit} + 0.5]$ estimé à $0.12 \text{ g.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Pour des sédiments plus riches en sable observés en descendant la radiale (Tableau 8), le seuil était plus élevé (0.63 Pa), mais les flux d'érosion de la vase étaient plus faibles. Globalement, les cinétiques d'érosion de la vase et du sable (Annexes 3 et 4) étaient similaires pour les stations avec mélange sablo-vaseux (stations A, B, C, D, E, F, P et N). Cela permet de choisir dans le modèle 3D à appliquer une dépendance forte de l'érosion du sable à celle de la vase. Les fractions de fine étaient supérieures à 20% et on peut faire l'hypothèse que le régime cohésif dominait le comportement d'érodabilité. Seule la station 0 dans le secteur de Honfleur possède une fraction de fine plus faible (8%) et elle montre un caractère très atypique. Aucune augmentation de turbidité n'a été enregistrée dans l'érodimètre et même une diminution en réponse à l'augmentation de l'hydrodynamisme. Ce résultat est étonnant car l'eau de mer utilisée était filtrée. Il est possible que la forte densité de coque de l'échantillon avait participé à provoquer une bioresuspension immédiate dans l'eau du canal dès le remplissage (dégorgement). Par la suite la diminution de la turbidité peut s'expliquer par une filtration de l'eau de mer par ces coques sur cette station 0.

Les stations C et P (Annexes 3 et 4) particulièrement riches en sable ont montré un charriage du sable rapide et pour des tensions de frottement très faibles. Les seuils critiques d'érosion étaient particulièrement bas (<0.05 Pa). Les seuils critiques augmentaient avec un enrichissement en vase pour atteindre des seuils dépassant la valeur de 0.6 Pa pour les vases les plus résistantes à l'érosion en station F et G (mélange sablo-vaseux).

Pour certaines stations particulièrement riches en vases (H, I, K, L), le seuil critique était particulièrement faible (< 0.1 Pa) ce qui est lié à la présence de crème de vase à la surface de la vase consolidée (Figure 39). On peut voir par exemple pour la station H, une érosion très précoce de cette vase fluide avec un flux très bas, mais une érosion brutale d'un sédiment plus consolidé en fin d'expérience avec un seuil de l'ordre de 2 Pa (alors que le seuil initial était inférieur à 0.1 Pa). La station M, montre une vase un peu plus consolidée mais le seuil reste malgré tout faible (0.25 Pa). Les valeurs de flux ont été calculées à 1 Pa et à la valeur de $[\tau_{0-crit} + 0.5]$ pour rechercher des corrélations et retenir le meilleur ajustement (Figure 41). De meilleures corrélations avec les paramètres sédimentaires relatifs à la compaction ont été obtenues avec le flux mesuré à 1 Pa, ce qui est un argument en faveur d'un choix de loi d'érosion de type Partheniades (basé sur un rapport de tension) plutôt qu'une équation dépendant de l'écart de la tension de frottement par rapport au seuil critique. Les flux d'érosion les plus élevés ont été mesurés en station K, malgré un seuil critique faible (< 0.1 Pa).

Tableau 8: Paramètres d'érodabilité estimées à partir des résultats d'érodabilité en septembre - octobre 2014 et mesuré au CSM en avril 2015

Paramètres	Flux d'érosion de SPM à 1 Pa	Flux d'érosion de SPM à $[\tau_{0-crit} + 0.5]$	Flux d'érosion du sable	Seuil d'érosion de la vase	Seuil d'érosion du sable	Seuil critique CSM (AVRIL 2015)
SITES	$\text{g.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$		cm.s^{-1}	Pa	Pa	Pa
A	0,083	0,120	0,025	0,465	0,379	0.064
B	0,172	0,090	0,039	0,636	0,636	0.050
C	0,036	0,030	0,048	0,073	0,070	0.360
D	0,460	0,250	0,007	0,132	0,206	-
E	0,208	0,080	0,008	0,283	0,216	0.114
F	0,110	0,090	0,037	0,329	0,531	0.053
G	0,100	0,090	-	0,610	-	0.120
H	0,026	-	-	0,089	-	0.171
I	0,049	0,037	-	0,052	-	0.115
K	0,745	0,500	-	0,078	-	-
L	1,177	0,400	-	0,097	-	-
M	0,250	-	-	0,251	-	0.085
N	0,151	0,150	0,033	0,103	0,103	0.071
O	0,090	-	0,070	0,174	0,174	0.057
P	0,028	0,060	0,034	0,161	0,160	0.126

4.3 Recherche du modèle d'érodabilité final et validation des lois d'érosion *in situ*

L'étude des corrélations pour expliquer la variation de l'érodabilité *in situ* révèle que les seuils critiques pour l'érosion ne sont pas bien expliqués par la variation des différentes variables sédimentaires disponibles (Figure 40). Les 2 seules corrélations significatives étaient celles observées avec la densité de *Scrobicularia plana* ($r = 0.72$), puis un effet un peu plus faible avec *Hediste diversicolor* (la densité de Scrobiculaire étant elle-même corrélée à celle de *Hediste*). Ce résultat très encourageant valide la pertinence des résultats obtenus en laboratoire avec l'effet biostabilisateur de *Hediste* identifié (chapitre IV). Par contre, aucun effet des EPS n'est apparent si on se base sur l'estimation des seuils d'érodabilité.

Concernant les flux d'érosion (Figure 40), les corrélations étaient meilleures et la variable la mieux corrélée était les EPS liés carbohydrates ($r = 0.90$) ou les EPS colloïdaux carbohydrates ($r = 0.89$) et le pourcentage de matière organique ($r = 0.89$), les deux EPS étant fortement auto-corrélés. En testant ces 3 variables en régression multiple, l'explication par les EPS carbohydrates liés était la seule qui restait significative ($P < 0.001$). Cet effet viendrait aussi de l'observation d'un effet synergique entre *Hediste* et les EPS carbohydrates liés produits par les biofilms microphytobenthiques pour expliquer un rôle biostabilisateur, comme observé en laboratoire avec un effet positif de la présence des galeries sur la croissance des diatomées benthiques (en lien avec les flux dissous de silicates et/ou de composés azotés). Toutes ces corrélations ont également été analysées par des graphiques pour s'assurer qu'une relation non-linéaire ne pouvait pas ressortir pour mieux expliquer les seuils et les flux. Aucune autre relation n'est ressortie à cette étape.

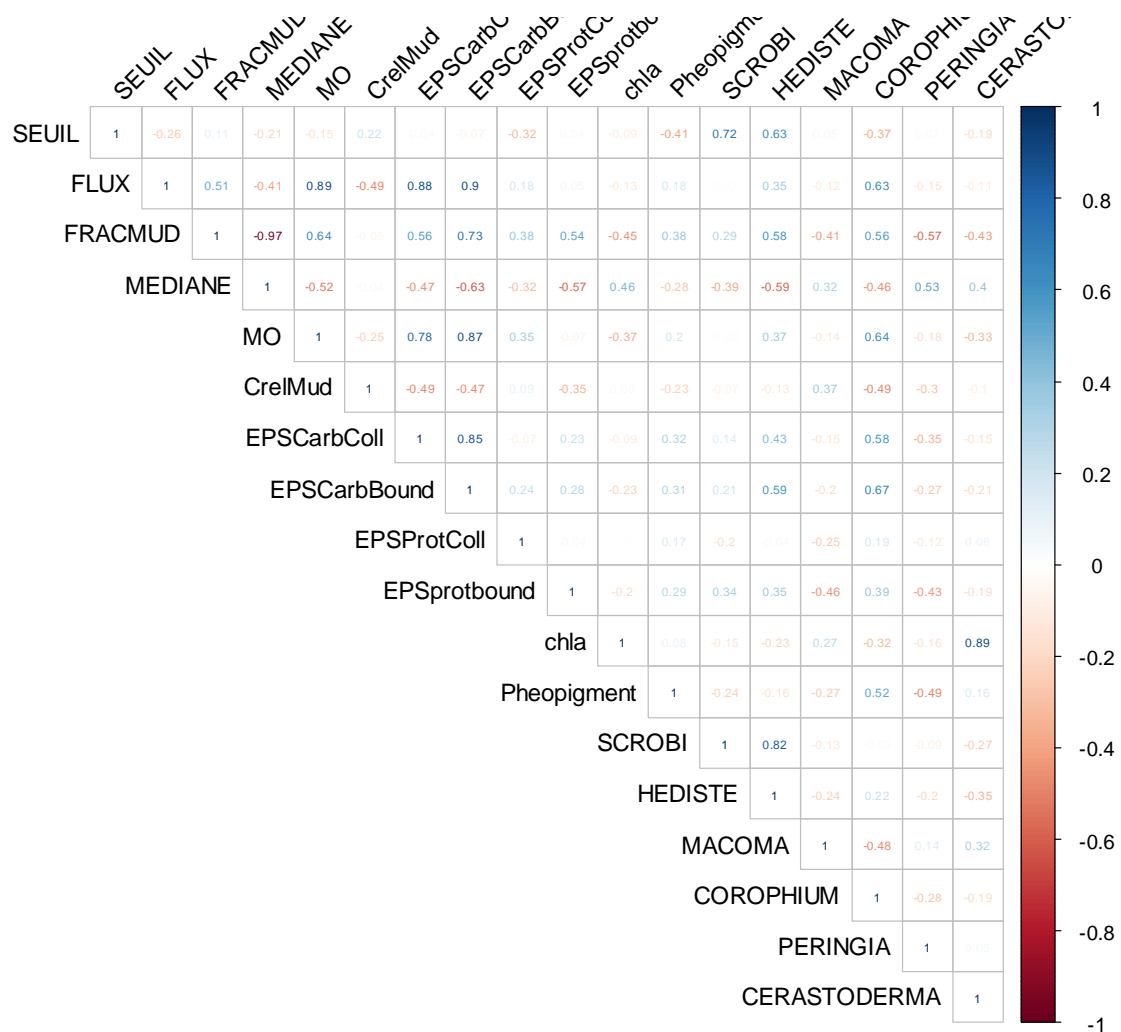


Figure 40 : Matrice de corrélation montrant la corrélation des seuils critiques d'érosion et des flux d'érosion (Ligne 1) et les flux d'érosion (ligne 2) aux autres variables.

En observant cette fois les données de seuil critique pour l'érosion obtenues en avril 2015 avec les mesures au CSM (Figure 41), il n'a pas été possible de tester l'effet des vers annélides puisque les prélèvements de de macrofaune benthique n'ont pas été effectués pour cette deuxième campagne de terrain (ils ont lieu seulement à l'automne chaque année). Par contre, un effet des EPS protéiques est apparu comme la meilleure corrélation apparente pour expliquer la variabilité spatiale du seuil critique d'érosion. Le niveau de corrélation reste faible mais il est le plus significatif de l'ensemble des variables testées ($R = 0.49^*$).

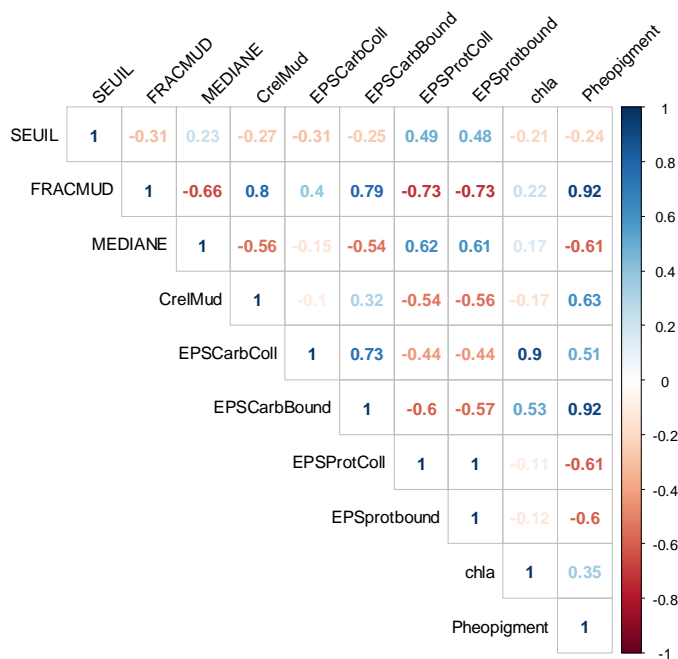


Figure 41 : Matrice de corrélation montrant la corrélation des seuils critiques d'érosion mesuré au CSM en avril 2015 avec les autres variables mesurées.

Les EPS protéiques (différents des EPS carbohydrates secrétés par les diatomées benthiques) semblent traduire l'effet du mucus protéique secrétés par des vers *Hediste* comme cela avait très nettement été observé en laboratoire (chapitre IV).

Cette fois, la représentation graphique fait ressortir d'autres tendances non-linéaires intéressantes à souligner. On peut visualiser la relation déjà identifiée par les corrélations (Figure 42A), mais le diagramme du seuil critique en fonction du pourcentage de phéopigments (Figure 42B) fait ressortir une relation qui suit une fonction de type exponentielle positive plus significative ($R^2 = 0.65$). On peut attribuer cet effet à la faune déposivore, comme semblaient le montrer l'analyse des cartes krigées (Chapitre III) qui révélaient que les biomasses microphytobenthiques des cartes krigées étaient négativement corrélées aux % de phéopigment, certainement à cause d'un fort grazing par la faune dominée par les annélides *Hediste* sur les vasières de la rive nord. L'impact à la fois des EPS protéiques et du % de phéopigments pour expliquer une augmentation du seuil critique d'érosion sont 2 indicateurs qui vont dans le même sens, c'est-à-dire un rôle probable de la biostabilisation par le ver *Hediste*, en accord avec les observations déjà faites en laboratoire et lors de la campagne d'érodimétrie *in situ* d'avril 2014 (rôle direct de *Hediste*).

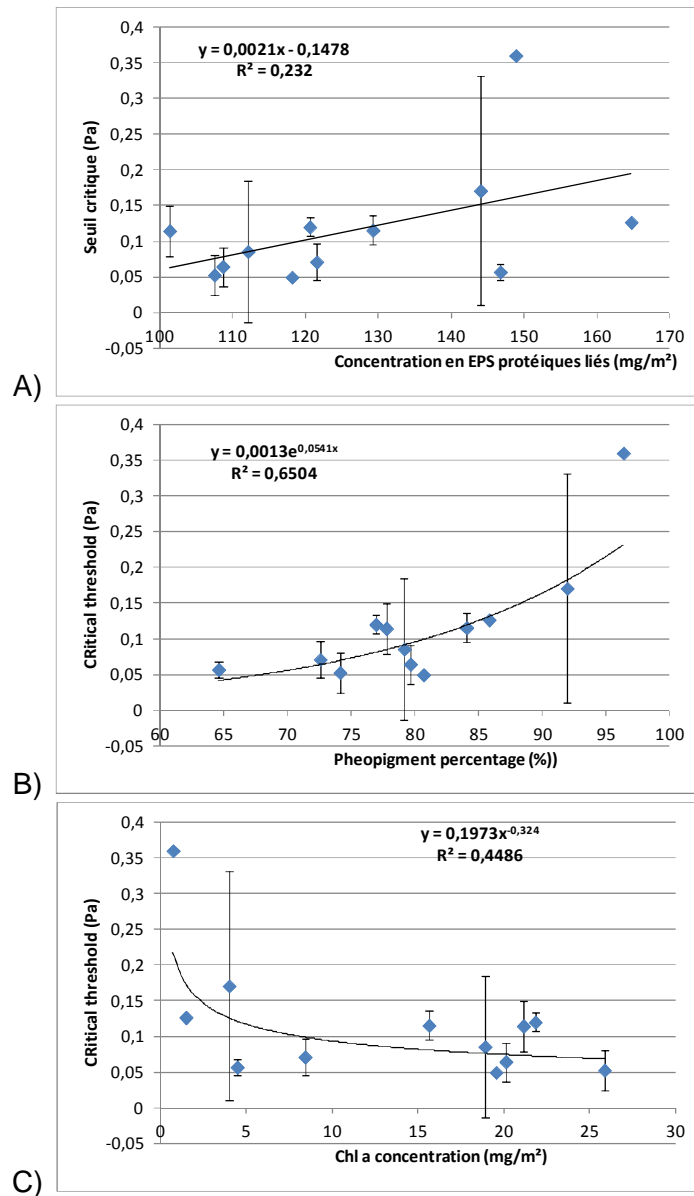


Figure 42 : Variation des seuil critiques pour l'érosion mesurés au CSM en fonction A) de la concentration EPS liés, B) du pourcentage de phéopigments et C) de la concentration en chl a microphytobenthique. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types.

Le rôle du grazing se manifeste également par une relation négative (puissance) du seuil critique en fonction du stock de chl a microphytobenthique (Figure 42C).

Pour valider un modèle d'érosion dépendant des communautés benthiques, nous avons testé toutes ces variables avec différentes combinaisons pour faire un ajustement global sur les cinétiques d'érosion complètes en érodimétrie (Figure 43).

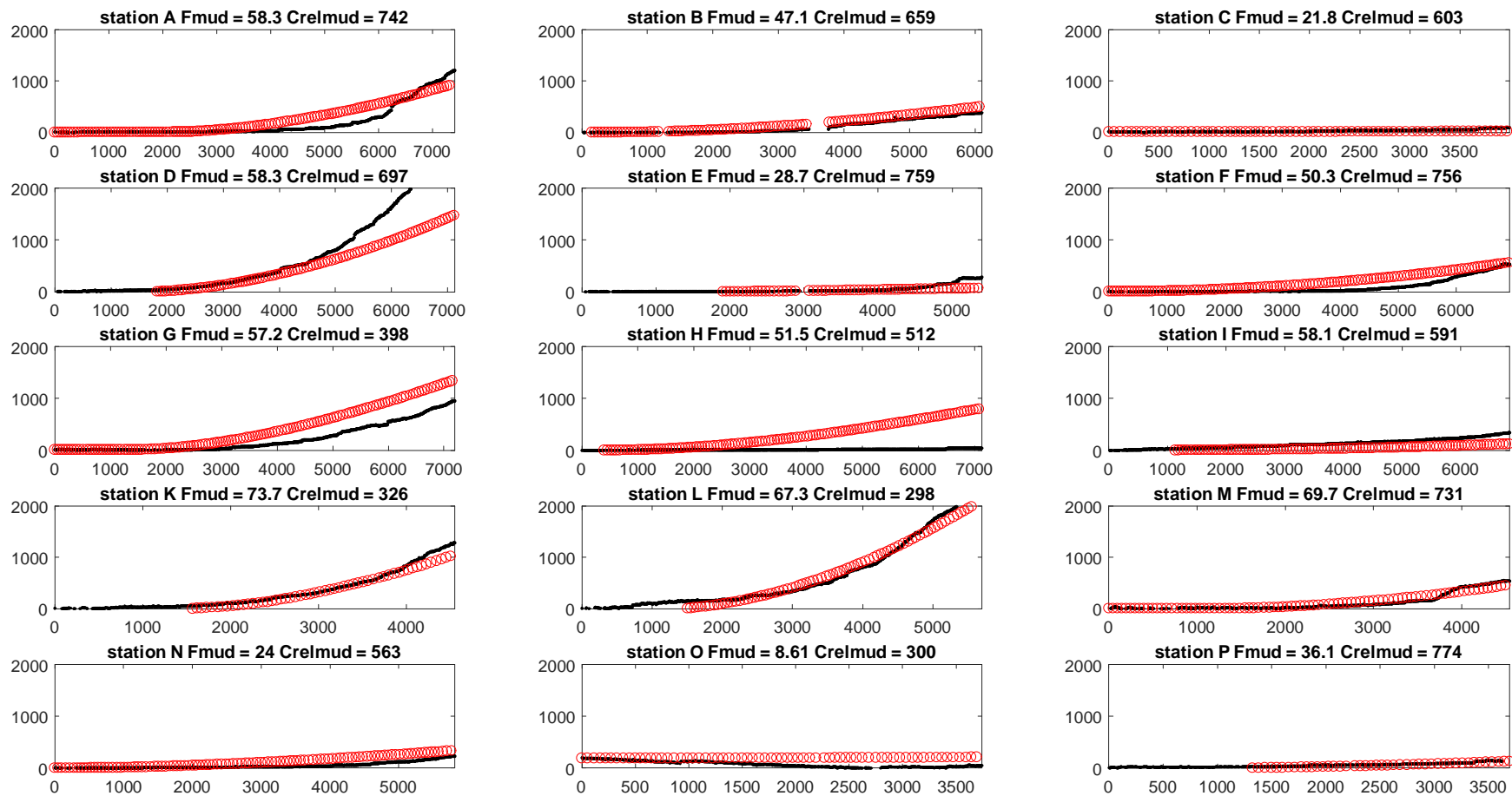


Figure 43: Comparaison entre les cinétiques d'érosion mesurées (SPM en g.m^{-2}) en érodimétrie en fonction du temps (secondes) sur les 15 stations de la campagne de septembre 2014 avec le modèle d'érosion final avec les équations 10 et 11 (biostabilisation par Hedsite+ EPS et effet de la consolidation). Les courbes noires montrent les résultats expérimentaux et les courbes rouges les simulations par le modèle avec un $R^2 = 0.79$. Nous avons ajouté les valeurs de Fraction de vase fine (Fmud en %) et de la concentration relative en vase (Crelmud en g/L).

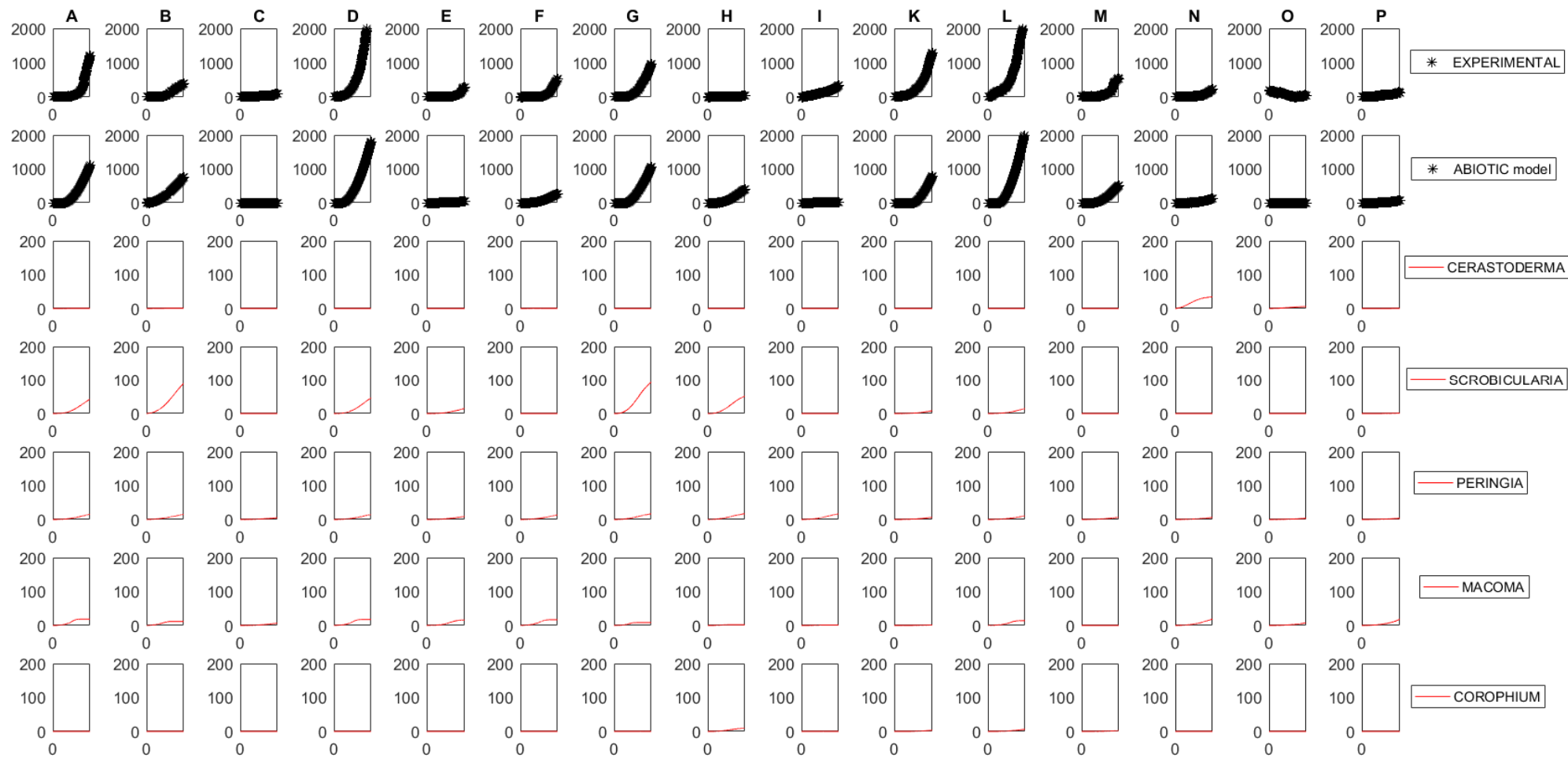


Figure 44: Représentation des simulations des SPM en g.m⁻² obtenue avec les 6 modèles d'érosion développés avec : 1) Les résultats expérimentaux (1^{ère} ligne de 15 graphiques pour chaque station du suivi), 2) le modèle avec l'impact biostabilisateur de *Hediste* et des EPS sur l'érosion en masse et avec les prédictions par le modèle final validé *in situ* avec un R² = 0.79 (2^{ème} ligne de 15 graphiques intitulée "Abiotique" car sans érosion de surface de la matrice biogénique, mais uniquement avec érosion en masse et biostabilisation par *Hediste* et EPS), et 3) la simulation du modèle d'érosion de surface des biodepôts des 5 espèces en utilisant les lois calibrées en laboratoire dans la tâche 2B et en utilisant comme forçage les valeurs de biomasses ou de densité mesurées sur les 15 stations du suivi avec : *Cerastoderma edule* (3^{ème} ligne de graphiques), *Scrobicularia plana* (4^{ème} ligne de graphiques), *Peringia ulvae*, *Macoma balthica* et *Corophium volutator*. Les échelles sont différentes en ordonnée entre chaque espèce pour mieux voir l'érosion des biodepôts prédite par le modèle sur chaque station.

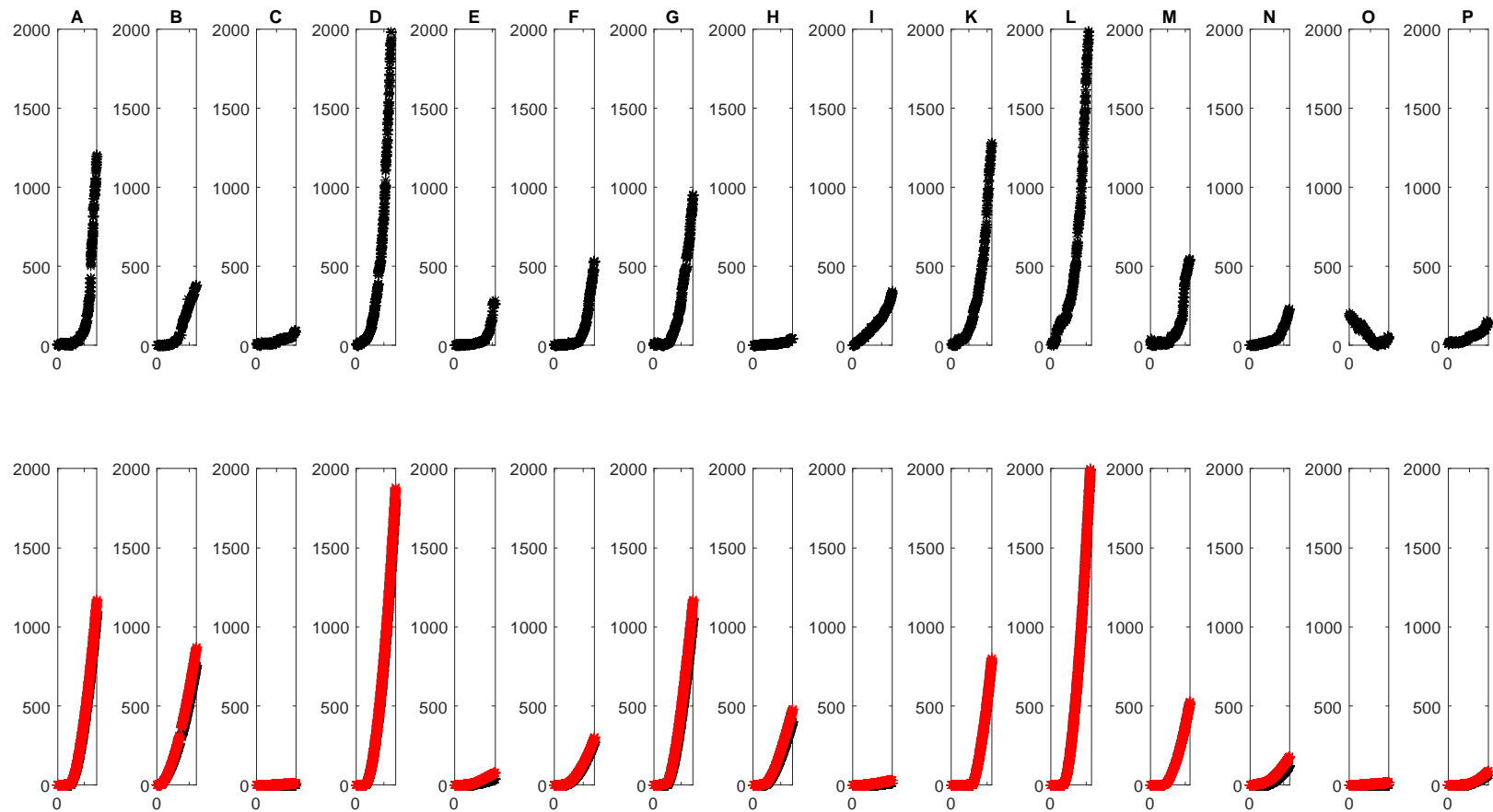


Figure 45: Représentation des simulations (SPM en g/m²) des différents 6 modèles d'érosion cumulés avec: 1) Les résultats expérimentaux (1^{ère} ligne de 15 graphiques de SPM en fonction du temps du test d'érodimétrie pour chaque station du suivi) et 2), en bas, la simulation des SPM par le modèle d'érosion avec i) l'impact biostabilisateur de *Hediste* pris seul et l'effet des EPS sur les flux d'érosion (courbe en noir des 15 graphiques de la 2^{ème} ligne avec un R² = 0.79 en comparaison avec les mesures expérimentales au-dessus) et ii) en rouge les simulations regroupant l'ensemble des effets de la communauté macrozoobenthique (biodépôts) c'est à dire l'effet de *Hediste* mais aussi la production de biodépôts par les autres espèces présentes sur les 15 stations et cumulés (R² = 0.81). Les écarts entre la courbe noire et la courbe rouge au-dessus sont très faibles mais visibles sur certaines stations comme la station O par exemple).



Sur la base des différentes relations qui sont apparues, de nombreux tests de paramétrisation ont été effectués. Le modèle final retenu après validation (c'est à dire la loi d'érosion qui fournit le meilleur ajustement sur les données expérimentales *in situ* par méthode de simplexe : cf tâches de calibration 2A et 2B) est le suivant. La première équation montre le flux d'érosion en fonction de la contrainte de frottement, le seuil critique pour l'érosion et les EPS carbohydrates liés (en $\mu\text{g} \cdot \text{g}_{\text{sediment}}^{-1} \cdot \text{sec}^{-1}$):

$$\frac{d\text{SPM}}{dt} = E = (0.0045 \cdot 10^{-3} \times \text{EPS}_{\text{carbLiés}} - 0.0553 \cdot 10^{-3}) \times \left(\frac{\tau}{\tau_{\text{crit}}(i)} - 1 \right)^{0.5} \quad \text{Eq.8}$$

La tension critique pour l'érosion de ce modèle dépend elle-même de la densité de faune biostabilisatrice

$$\tau_{\text{crit}}(i) = [1.595 \cdot 10^{-4} \times \text{HEDISTE} + 1.0404 \cdot 10^{-4} \times \text{CrelMud}] \quad \text{Eq. 9}$$

Ce modèle peut être appliqué en connaissant *CrelMud* (en $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, Eq. 10), la concentration relative en vase (très utile pour évaluer le degré de consolidation de la vase dans un mélange sablo-vaseux) et la densité de *Hediste diversicolor* sur le site:

$$\text{CrelMud} = \rho_D \times \left[\frac{(1 - F_s)}{(1 - F_s \times (\rho_D / \rho_S))} \right] \quad \text{Eq. 10}$$

avec ρ_D la densité sèche en sédiment (en $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) et ρ_S la densité du sédiment ($2600 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$) et F_s , la fraction de sable.

Ce modèle est globalement très bien ajusté et réussit à prédire les résultats d'érodimétrie sur 15 faciès représentatif de la diversité sédimentaire des vasières intertidales de la Seine (Figure 43). On peut comprendre avec l'équation 9 que le rôle respectif des facteurs physiques (consolidation) et biologiques (biostabilisation) expliquent environ 50% de la variation du seuil critique chacun. L'ajustement général sur l'ensemble des données de SPM des 15 test d'érodimétrie est $R^2 = 0.65$, ce qui signifie qu'on peut expliquer grâce à ce modèle 65% de la variabilité observée de l'érosion.

De manière étonnante par rapport aux résultats de corrélations initiaux, nous avons trouvé un ajustement bien meilleur en substituant la densité de *Hediste* par les EPS protéiques liés qu'elles secrètent à travers le sédiment (Figures 41 et 42). Le R^2 est de 0.79 avec ce modèle amélioré et il apparaît donc plus robuste puisqu'on arrive à expliquer 80% de la variabilité avec seulement 2 variables, l'une physique et l'autre biologique. L'équation 8 devient alors:

$$\frac{d\text{SPM}}{dt} = E = (0.0059 \cdot 10^{-3} \times \text{EPS}_{\text{carbLiés}} + 6.2 \cdot 10^{-5}) \times \left(\frac{\tau}{\tau_{\text{crit}}(i)} - 1 \right)^{0.5} \quad \text{Eq. 11}$$

Et l'équation 9 devient:

$$\tau_{\text{crit}}(i) = [0.0084 \times \text{EPS}_{\text{ProtLiés}} + 1.5 \cdot 10^{-4} \times \text{CrelMud}] \quad \text{Eq. 12}$$

L'avantage de choisir ce formalisme (Eq. 12) est de pouvoir utiliser les cartes krigées des EPS protéiques (Figure 6) pour une application en 3D avec une forte précision spatialisée que les cartes de population de *Hediste*. Néanmoins, le premier modèle reste plus facile à appliquer avec l'équation 9 si on souhaite modifier les conditions initiales du modèle en fonction des cartes de population suivies pendant les 14 années de suivi de densité de *Hediste diversicolor* par la CSLN de 2000 à 2014 pour évaluer précisément le rôle potentiel de ce facteur biologique sur l'évolution morphosédimentaire de la vasière avec MARS3D et explorer des scénarios pour comparer différentes situations extrêmes.

L'effet majeur intégré dans le modèle d'érosion est donc bien le rôle positif des densités de *Hediste* et le rôle positif des EPS liés sur le taux d'érosion. Nous avons aussi utilisé ce cas d'étude de validation pour ajouter les 6 systèmes d'équations (EROBIO) décrivant le processus de création et d'érosion des biodépôts par les autres bioturbateurs de la communauté, qui peuvent éventuellement jouer un rôle mineur mais supplémentaire en contribuant localement à une évolution morphosédimentaire particulière, surtout dans certaines stations particulièrement riches en *Macoma*, *Scrobicularia* ou *Cerastoderma* (qui sont les 3 plus gros contributeurs à la déstabilisation du sédiment de surface par la formation de biodépôts). La planche de la figure 44 montre l'apport spécifique des autres espèces bioturbatrices dont le rôle bioturbateur semble mineures par rapport à celui de *Hediste* qui intervient directement dans l'équation principale de la loi d'érosion en masse, mais ces petites quantités de sédiment érodées de manière chronique à chaque marée peuvent être également implémentées comme termes érosifs supplémentaires dans le bilan sédimentaire et ce processus peut finir par un jouer un rôle non négligeable comme par exemple *Scrobicularia* qui peut être responsable de l'érosion de 100 g.m⁻² environ à chaque cycle de marée en station G et B par exemple (Figure 44). Une fois tous les termes érosifs additionnés au modèle d'érosion général, l'ajustement général, après prise en compte des 5 espèces formant des biodépôts de surface, s'améliore encore avec $R^2 = 0.81$ (Figure 45). Cela valide donc la démarche de considérer ces petites quantités érodées pour mieux décrire la cinétique générale d'érosion.

4.4 Conclusion et récapitulatif (Tache 3).

Des mesures d'érodabilité ont été effectuées sur les zones intertidales de l'estuaire de la Seine lors de 2 campagnes. Les mesures d'érodabilité ont été faites en septembre 2014 avec un érodimètre (Unicaen) et en avril 2015 avec le CSM (Cohesive Strength Meter). Lors de ces 2 campagnes, 15 stations ont été positionnées à différents étages bathymétriques et en amont et aval du pont de Normandie sur les secteurs de la vasière Nord et l'estran sableux de Honfleur. La gamme de sédiments testés était large avec des dominances sableuses à Honfleur jusqu'aux sédiments les plus cohésifs de la zone sur l'estran de la grande crique et à proximité du chenal environnemental. Sur ces sédiments, les 6 espèces majoritaires qui furent étudiées dans la tâche 2 (en laboratoire) sont très majoritaires et représentent à elles-seules plus de 95% des biomasses et des abondances de l'ensemble de la communauté macrozoobenthique de l'estuaire lors de la campagne de septembre 2014. La même constatation est à faire si l'on regarde les 15 années antérieures de suivi de faune benthique depuis 2000 (archives de la base MABES).



Sur une station en basse-slikke sous le pont de Normandie, un ADV a aussi été déployé en septembre 2014 pour quantifier les contraintes de cisaillement, qui ont atteint des pics de 3 Pa au flot).

Le résultat principal de cette tâche est une confirmation *in situ* des tendances observées en laboratoire vis-à-vis de l'érosion en masse puisque parmi l'ensemble des variables mesurées sur les mêmes sites (granulométrie, microphytobenthos et faune benthique), la densité en vers annélides *Hediste diversicolor* constitue le facteur principal avec la concentration relative en vase (CRELMUD) pour expliquer la variation des seuils critiques d'érosion. En ce qui concerne les flux d'érosion, ils sont également variables d'un site à l'autre et le facteur le plus explicatif (et elle-seule) est la concentration en EPS carbohydrates. On peut expliquer ceci par un effet combiné et synergique entre les galeries formées par les vers et les biofilms de microphytobenthos en surface des vases et des mélanges sablo-vaseux de transition. Les sédiments cohésifs sont occupés par les terriers de ces annélides et les biofilms microphytobenthiques (particulièrement abondants dans les mélanges sablo-vaseux).

Les effets des autres membres de la faune benthique, comme le bivalve *Scrobicularia plana* connu pour remanier le sédiment cohésif en profondeur et le déstabiliser, semblent jouer très peu de rôle en estuaire de Seine, malgré ses fortes abondances et sa cohabitation quasiment systématique avec le ver *Hediste diversicolor*. Les 2 effets antagonistes qui existent entre ces 2 espèces lors des observations de laboratoire (Tâche 2) semblent disparaître une fois ces deux espèces mises ensemble en cohabitation dans le milieu naturel. L'effet majoritaire est finalement en faveur de la biostabilisation exercée par *Hediste* et qui semble annuler la potentielle déstabilisation exercée par la scrobiculaire *S. plana*.

Le seuil critique semble aussi dépendre directement de la concentration en EPS protéiques si on retire dans le modèle de régression l'effet direct de la densité de *Hediste*. Ces EPS liés peuvent correspondre au mucus des animaux et reflèterait alors directement l'un des rôles possibles de la bioturbation sur les propriétés rhéologiques. La richesse en EPS protéiques des sédiments superficiels peut aussi correspondre à une étape pionnière de la croissance microphytobenthique (Orvain et al. 2014a). De plus, la pression de grazing exercée par les déposivores dont *Hediste*, contribuerait à maintenir le MPB dans un état pionnier de début de croissance et de recolonisation continue d'un biofilm. Finalement, ces EPS protéiques peuvent donc être aussi bien attribués aux vers annélides qu'au microphytobenthos. De manière globale, on peut conclure que ces 2 ingénieurs d'écosystèmes semblent jouer un rôle synergique en Seine en terme d'érodabilité avec un effet biostabilisateur très clair.

En tous cas, les flux d'érosion de la vase sont positivement corrélés aux EPS carbohydrates. Ceci correspond plutôt à une influence déstabilisatrice que "stabilisatrice". La richesse en EPS carbohydrates est clairement imputable aux sécrétions d'exopolymères microphytobenthiques. Leurs effets positifs sur les flux d'érosion peuvent s'expliquer en lien avec les processus déjà décrits (biostabilisation par *Hediste* et MPB). Contrairement à l'idée reçue, l'effet des biofilms de MPB jouerait plutôt sur les flux d'érosion (processus de stabilisation en profondeur) que des effets déstabilisateurs de surface (seuils critiques). Ce résultat va donc bien aussi dans un sens de biostabilisation que pourrait exercer le MPB qui sécrète une grande quantité d'EPS dans les 5 premiers millimètres de sédiment lors de la migration verticale vers le bas par les diatomées benthiques avant le retour de la marée. Par contre, même si ils sont résistants à l'érosion, ces sédiments montrent des flux d'érosion très

élevés. Les sites avec des sédiments colonisés par des biofilms et résistant à l'érosion peuvent être sujets à l'érosion qu'en cas d'évènements relativement extrêmes avec un dépassement de seuils critiques très élevés (τ_{crit}). Dans de tels cas, les flux d'érosion sont forcément très forts. Cela peut paradoxalement provoquer des effets apparaissant finalement déstabilisateurs à long-terme si les contraintes de frottement deviennent très élevées (en cas de vague fréquentes). L'érosion est plus rare, mais quand elle a lieu, elle est très forte (on peut la qualifier de "catastrophique" ou "événementielle", pour l'opposer à des événements d'érosion dits chroniques ayant lieu pour des forçages hydrodynamique dépendant du cycle de marée). A long terme, et avec une configuration avec beaucoup de vagues, on peut imaginer que l'effet de la biostabilisation puisse parfois se traduire par des érosions plus forte (et encore renforcé par la biostabilisation).

Les choix pour les équations décrivant les interactions physique-biologie dans le modèle MARS 3D ont finalement été les suivants: 1) un effet classique de la consolidation et du mélange sablo-vaseux à travers la variable CRELMUD (concentration relative en vase; Grasso et al. 2015), 2) un effet supplémentaire de la densité de vers annélides jouant sur les seuils critique également (avec la relation obtenue *in situ* en septembre 2014), 3) un effet des EPS carbohydrates d'origine microphytobenthique et positif sur les flux d'érosion et 4) les effets supplémentaires (mais minoritaires... voir négligeables) de la bioturbation de surface exercée par le reste de macrofaune benthique (mollusques et crustacés) avec le module EROBIO (Tâche 3D). Cette dernière option a été prise en compte puisque les petits flux d'érosion de surface et précoces en cas de colonisation par des populations de mollusques semble aussi améliorer très légèrement l'ajustement des cinétiques d'érosion simulées confrontées à celles observées en érodimétrie *in situ*. Avec ces choix, la validation montre que 81% de la variabilité générale des cinétiques d'érosion est bien expliquée (et 19% d'erreur résiduelle).

5 Construction d'un modèle 2DV cross-shore pour analyser le rôle de la communauté benthique sur l'évolution morpho-sédimentaire - Tâche 4.

5.1 Adaptation du modèle cross-shore pour l'estuaire de la Seine

A l'heure actuelle, très peu de modèles intègrent l'impact local de la macrofaune benthique sur l'érodabilité (Willows et al. 1998, Orvain et al. 2003b, Orvain 2005, Borsje et al. 2006, Orvain et al. 2012b, van Prooijen et al. 2011) et la présence de biofilms biostabilisateurs (Wood and Widdows 2002, Le Hir et al. 2007). L'intégration synchronisée de plusieurs mécanismes par des espèces différentes avec, en plus, présence de biofilms dans des modèles de transport sédimentaires en 3D n'existe pas du tout. Il existe encore moins de modèles 3D avec intégration des effets biologiques qui s'additionneraient à l'ensemble des processus physiques nécessaires par ailleurs (mélange multi-classe, érosion, sédimentation, advection, consolidation etc). Les campagnes de terrain (Tâche 3) concernant les interactions entre microphytobenthos, EPS et biostabilisation sont également inédites de par l'effort d'échantillonnage proposé et les méthodes envisagées (érodimétrie, méthode



de l'extraction des EPS optimisés récemment dans le cadre du projet ANR VASIREMI : Takahashi et al. 2009, Pierre et al. 2010; Orvain et al. 2014a). Le travail en érodimétrie pour paramétrer de nouvelles lois d'érosion en fonction de la bioturbation par des annélides tubicoles est une première au niveau international. Avant le projet BARBES, seuls des mollusques avaient fait l'objet de ce type d'étude (Willows et al. 1998, Orvain et al. 2003b, Orvain 2005, Ubertini et al. in prep). L'interaction d'autres types d'espèces (annélides, crustacés) ouvre les possibilités de simuler des interactions biota/sédiment expliquant les successions écologiques à plus long terme et à l'échelle de la communauté.

Dans un esprit de gestion du littoral, combinée avec les notions de services écosystémiques, restauration écologique et de conservation de la biodiversité, il y a actuellement un intérêt général à connaître très prononcé à évaluer très précisément les processus biogéochimiques et écologiques qui peuvent être utilisés pour la protection côtière en vue de maintenir un équilibre durable entre des habitats interconnectés au sein d'un écosystème estuarien. Des modifications structurelles d'un habitat écologique ont toujours un impact majeur sur les habitats adjacents par un fonctionnement écologique imbriqué, ce qui régule les capacités de résilience et les équilibres écologiques d'un écosystème en évolution constante. En terme de transport sédimentaire, un effet à petite échelle se traduit forcément par une modification à grande échelle qui est parfois difficile d'anticiper. Le transfert de connaissance de processus locaux décrit par des lois mathématiques mécanistiques peuvent être insérées dans des outils numériques spatialisés à grande échelle comme les modèles de transport sédimentaire MARS3D capables d'anticiper des changements morphologiques au delà de simples effets directs locaux, mais bien à l'échelle de l'écosystème (Wood and Widdows 2002, Borsje et al. 2006, Le Hir et al. 2007).

Des processus biologiques favorisant l'accrétion sédimentaire et la formation d'habitats écologiques diversifiés peuvent fournir des solutions acceptables (avec, en plus, un rôle dans le maintien de la biodiversité fonctionnelle). Des solutions douces sont actuellement privilégiées face aux aménagements du littoral « bétonné », mais il reste à bien comprendre l'ensemble des conséquences en cascade écologique de tels scénarios. on peut imaginer l'exploitation des modèles intégrant les composantes biologiques pour mieux explorer ce type de question ou de possibilités d'aménagement (régulation des pêches et des stocks, connectivité larvaire intégrant l'advection physique nécessaire à la survie des larves et le succès de leur recrutement sur les vasières, ensemencement localisé de juvéniles...).

L'objectif final du projet BARBES était donc bien de modéliser l'influence du biota et d'évaluer la contribution des facteurs biologiques à la régulation de la dynamique sédimentaire à une grande échelle spatiale et temporelle. Le modèle MARS3D est développé depuis les années 90 pour produire une modélisation hydrosédimentaire réaliste et répondre aux enjeux et aux besoins sociétaux nécessitant une bonne compréhension des processus physiques et écologiques et donc capable de produire des scénarios exploratoires précis à grande échelle spatio-temporelle. Les politiques de gestion de l'estuaire visent tout particulièrement à freiner les phénomènes d'érosion et de déclin et réduction des surfaces de vasières intertidales qui sont des habitats remarquables en termes de richesse productive et de soutien au réseau trophique de l'écosystème dans sa globalité.

Le paramétrage et la configuration curviligne du modèle MARS3D a été validé par l'équipe Ifremer-Dyneco-Dhysed (projet SA5 HYMOSED) afin d'étudier désormais la dynamique

hydro-morpho-sédimentaire et son devenir complexe (projet SA6 MORPHOSEINE). Ce modèle sera aussi le support pour intégrer les processus biologiques benthiques et notamment la production primaire microphytobenthique, son rôle de soutien du réseau trophique (consommation par la faune) et le devenir biogéochimique de la matière organique (Projet SA6 PHARESEE).

Au delà des observations de terrain du projet BARBES (Tâche 1) utile au SIG "Habitat fonctionnel" du GIPSA, l'objectif de modélisation 3D est un challenge très ambitieux qui permet de comprendre l'impact des populations macrozoobenthiques et microphytobenthiques, face aux facteurs physiques régulant le système estuarien. Ce type de modèle appliqué dans d'autres écosystèmes révèle un impact des facteurs biologiques très significatif et très largement sous-estimé dans les modèles abiotiques (Wood and Widdows, 2002; Borsje et al, 2006; Le Hir et al, 2007; van Prooijen et al, 2011; Orvain et al, 2012b).

Nous avons opté pour une démarche plus facile pour produire des scénarios réalistes en proposant un nouvel outil adapté à l'estuaire de la Seine pour la première fois : le modèle CROSS-SHORE 2DV. Il s'agit d'une simplification du modèle MARS3D pour représenter le profil morpho-sédimentaire le long de radiales transversales au trait de côte. Ce type de modèle peut permettre de conserver le meilleur niveau de réalisme en ce qui concerne le forçage hydrodynamique et les conditions morphologiques en interaction par des extractions numériques des valeurs de frottement et de turbidité du modèle MARS 3D choisies en certaines mailles (i,j) en bas d'estran. La propagation du forçage physique a du être optimisé pour être couplé à l'évolution morphodynamique de la vasière en réponse de l'érodabilité aux facteurs de consolidation et de biostabilisation.

Cet outil cross-shore permet de multiplier les simulations numériques avec des temps de calculs très courts (< 45 minutes pour une année entière) et donc de mieux évaluer le rôle des caractéristiques du sédiment (consolidation, mélange sablo-vaseux) et des peuplements benthiques sur le contrôle de l'érodabilité. Cet outil est donc celui qui semble finalement idéal pour identifier de manière plus réaliste et plus facile à interpréter afin de faire le bilan des contributions des facteurs physiques et biologiques à la dynamique morpho-sédimentaire, avant de passer à une étape ultime 3D (avec lequel on ne peut envisager que 1 ou 2 scénarios pour une ou deux années simulées). Le nouveau modèle CROSS-SHORE 2DV permet aussi d'envisager des comparaisons inter-estuariennes très intéressantes.

Etant donné les temps de calcul nécessaires pour le modèle 3D, il est difficile d'envisager de multiplier les scénarios exploratoires pour comprendre les résultats et préciser les interprétations à grande échelle. Nous avons donc opté pour le choix d'un modèle CROSS-SHORE développé avant tout pour BARBES, mais, au delà de ce projet, ce nouvel outil pourra servir à tout scientifique cherchant à travailler sur des processus physiques ou biologiques à l'échelle des vasières de l'estuaire de la Seine au cours de futurs projets. Ce nouvel outil numérique est donc bien complémentaire au modèle MARS3D en étant simplifié et réduit à l'échelle d'une radiale.

5.2 Configuration des simulations cross-shore 2DV

Jusqu'à présent, les modèles cross-shore 2DV (Le Hir et al. 2007 avec un modèle de la série SIAM) ont été développés pour restituer les processus hydrosédimentaires en supposant une uniformité dans le sens parallèle au littoral (longshore), ce qui permet d'ignorer les gradients longshores (de vitesses, de concentrations). Une telle modélisation est a priori adaptée pour la description des phénomènes hydrosédimentaires et des contrastes sur un domaine d'estran, sous réserve de la validité de l'hypothèse ci-dessus. En conséquence, les courants calculés dans la direction long-shore sont nuls dans ces anciens modèles Cross-shores (comme s'il y avait des murs perpendiculaires à la côte). Une telle modélisation est adaptée pour des domaines semi-fermés où les courants cross-shore sont dominants, comme par exemple le cas de la vasière de Brouage dans le Bassin de Marennes Oléron (Le Hir et al., 2007; Orvain et al., 2012b).

Dans le cas de la Seine et pour simuler une réponse morpho-sédimentaire réaliste au forçage physique caractéristiques de ce site, il a fallu écrire une nouvelle version du code MARS-3D, décrivant les dimensions "cross-shore" et verticale (dans la colonne d'eau et de sédiment) en mode 2DV. Ce nouveau modèle cross-shore permet de restituer la propagation de la marée et les courants associés depuis le large, ainsi que le transport des matières en suspension, qu'elles résultent d'une érosion locale ou de l'advection depuis le large où une concentration à la limite est donnée (lorsque le flux est "entrant" dans le domaine). Le code de calcul reste exactement le même que pour un domaine 3D, et pour simplifier fonctionne dans un domaine horizontal fermé sur 3 côtés, le côté "ouvert", où sont données les conditions aux limites externes, n'ayant ici qu'une maille opérationnelle pour le calcul. Le frottement, les vagues et l'apport de turbidité de l'extérieur sont directement extraits du modèle MARS3D sur une durée de simulation fixée à 1 an et appliqué comme forçage physique.

Le modèle MARS-2DV a été adapté pour mieux représenter les processus sur un estran tel que ceux rencontrés dans l'estuaire de la Seine :

- d'une part il est forcé en marée du large par un signal extrait d'une simulation 3D de l'estuaire pendant un an, en un point du chenal de navigation nord du Havre (près du nouvel épi sur la Digue Basse Nord). Ainsi la déformation de la marée au Havre, avec sa "tenue du plein" caractéristique a pu être reconstituée.
- d'autre part la variabilité de la concentration en suspension dans le chenal de navigation (donc en condition limite pour notre modélisation cross-shore), au gré des marées, de leurs variations d'amplitude et des variations du débit de la Seine (et donc du positionnement du bouchon vaseux) a été respectée, en extrayant le signal matière en suspension (valeur moyenne sur la verticale) fourni par le modèle 3D développé dans le cadre du projet SA5 HYMOSED. La période du 1er août 2014 au 31 juillet 2015 a été retenue.
- enfin, pour mieux représenter les processus d'érosion/dépôt sur l'estran, la contrainte de cisaillement locale a été forcée égale à celle calculée dans le chenal de navigation au large (fosse subtidale) au même moment de la marée par le modèle 3D, mais proportionnelle à la hauteur d'eau locale. L'approximation paraît raisonnable dans la mesure où, pendant une majeure partie du temps, le cisaillement sur le fond rapporté à la hauteur d'eau équilibre la pente de la surface libre (conservation de la quantité de mouvement intégrée sur la verticale) ; cette dernière est essentiellement long-



shore dans le cas de l'estuaire de la Seine : l'hypothèse retenue consiste à supposer que la pente long-shore de la surface libre est uniforme entre le chenal et le bord, ce qui est réaliste. Une telle schématisation permet de restituer une moindre contrainte sur le haut estran que sur son flanc inférieur, et ce d'autant plus que le haut estran est recouvert d'eau en fin de marée montante, lorsque le courant de flot a déjà largement diminué dans le chenal (de même le haut estran se découvre avant le pic de jusant).

La contrainte fournie par le modèle 3D étant calculée avec une rugosité de fond importante, elle a été réduite (facteur 0.7) mais de façon uniforme et constante.

L'action des vagues et l'effet de la consolidation ont pris en compte comme dans le modèle MARS3D.

Deux types de configuration d'estran ont été testés (Figure 46) :

- 1) PROFIL A: une pente naturelle réaliste s'approchant d'un profil proche de celui où les altimètres ont été déployés dans le projet HYMOSED.
- 2) PROFIL B: une pente plus douce et un profil bathymétrique simple

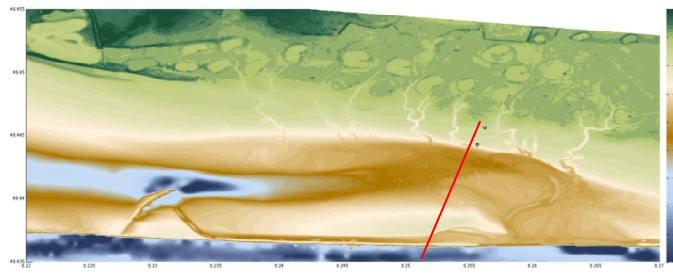
La résolution spatiale est de 100 m en d_i comme en d_j , et la largeur totale de l'estran est d'environ 3 km (avec une seule rupture de pente visible à la maille en $i = 30$).

Les figures suivantes illustrent la caractérisation physique de l'estran restituée par le modèle (paramétrisation dans le rapport final HYMOSED et Grasso et al. 2016). Le profil du fond a été choisi avec une pente d'estran variable : l'estran inférieur est beaucoup plus pentu que l'estran supérieur (Figure 46), s'approchant ainsi du cas de figure des radiales proches du pont de Normandie (Figure 48).

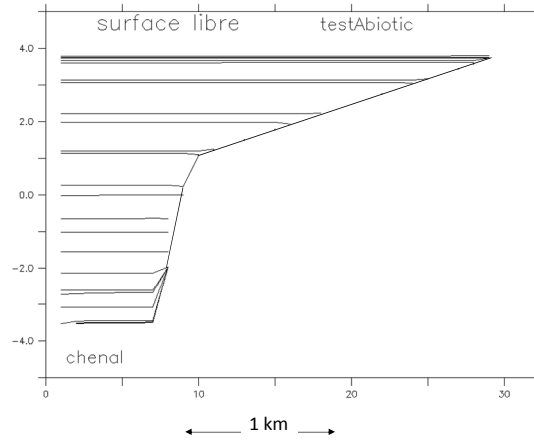
Les variations de frottement en bas d'estran (Figure 47) atteignent des valeurs proches de celles observées *in situ* et qui atteignent au maximum en bas de slikke des valeurs de l'ordre de 4.5 Pa au début du flot et qui diminue rapidement pour atteindre une valeur de 3 Pa environ au jusant (Figure 37, chapitre VII).

La figure 48A montre que le profil initial n'était pas en équilibre, et qu'il subit une érosion en bas d'estran, et une sédimentation dans toute la moitié supérieure pendant le 1^{er} hiver et qu'il se rengraisse au cours du deuxième été pour s'éroder un peu au deuxième hiver. La figure 48B révèle une évolution saisonnière de l'élévation du fond à - 4.5 m, y compris dans le chenal (en noir) en période d'étiage (de janvier à mars le point est en érosion). La tendance aux niveaux -2.2 et à 0 m est à un comblement très lent et progressif alors que la vase supérieure évolue très peu en 2 ans de mesure (Figure 48B).

PROFIL A



Élévation (m)



PROFIL B

Élévation (m)

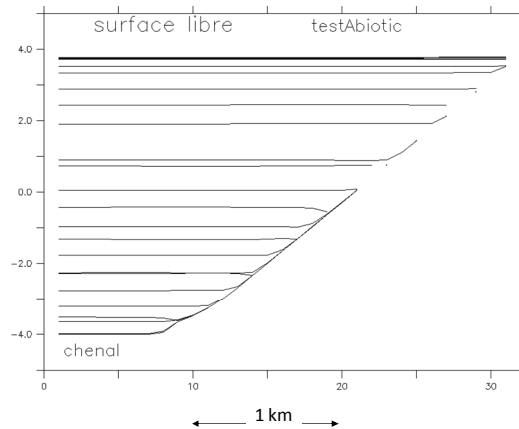


Figure 46: Carte issue du projet HYMOSED illustrant par une ligne rouge la radiale où ont été posés les altimètres. Les profil cross-shore testés avec représentation du fond et de la surface libre à différents instants d'une marée de vive eau : A) Profil basé sur mesures sur le transect HYMOSED (sous le pont de Normandie) et B) profil plus simple et sans rupture de pente. Les variations de hauteur libres sont représentées à différents moments du cycle de marée en la basse-mer et la pleine-mer.



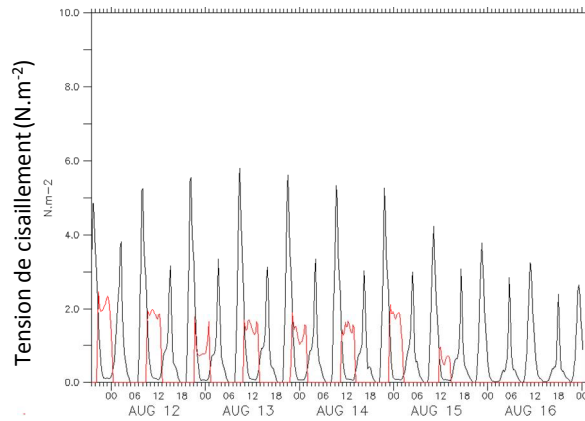


Figure 47: forçages hydrodynamiques pendant un cycle Vive-eau / Morte-eau avec contrainte de cisaillement sur le fond à la limite du chenal an bas d'estran (en noir), et sur l'estran (en rouge : mi-estran).

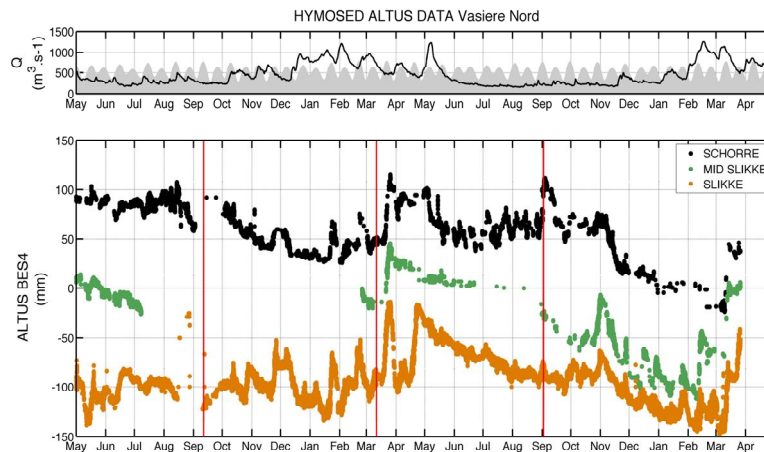


Figure 48 : Débit de la Seine, marées et mesures altimétriques le long d'un transect cross-shore sur la vasière Nord entre Mai 2014 et Avril 2016. Les valeurs initiales ont été volontairement décalées par ALTUS afin de facilement les dissocier.

Dans le modèle, plusieurs classes granulométriques peuvent être incluses avec des lois d'érosion appliquée pour chaque classe (Grasso et al. 2016). Nous avons testé deux types de sédiment : SED-A : 100% de vase fine ($D_{50} = 10 \mu\text{m}$) et SED-B : 75% de vase fine + 15 % de sable fin ($D_{50} = 100 \mu\text{m}$) + 10% de sable moyen ($D_{50} = 1 \text{ mm}$). Dans chaque maille horizontale du modèle, la colonne d'eau est discrétisée en 10 couches SIGMA . sont formulées sur la base des travaux du projet GIPSA-5 DYMOSED (Grasso et al. 2016). Cependant, les paramètres ont été adaptés pour les besoins du modèle CROSS-SHORE 2DV avec influence biologique. Les paramètres ont été modifiés sur la base des résultats d'érodinomie (Tâche III). La loi générale est la suivante :

$$\text{Si } \tau > \tau_{\text{crit}} \text{ alors } E = E_0 \times \left(\frac{\tau}{\tau_{\text{crit}}} - 1 \right)^n$$

Sinon $E = 0$ Eq. 13

avec E le taux d'érosion, E_0 la constante d'érosion, τ_{crit} le seuil critique d'érosion et n un paramètre de calibration.

Pour représenter les processus relatifs aux mélanges sable-vase, le flux d'érosion dépend de la fraction en masse de vase f_m (Panagiotopoulos et al. 1997, Le Hir et al. 2008, Ubertini et al 2015).

Pour la proportion de vase fine $f_m < 0.3$, le sédiment est défini comme non-cohésif : $n = n_{sable}$ (=1.6) et le seuil critique du sediment est défini comme non-cohésif et il est calculé comme $\tau_{crit-sable}$ selon le critère de Shields [Soulsby, 1997] et E_0 équivaut à $E_{0-sable}$, dérivé de mesures d'érodabilité measurements [Le Hir et al., 2008], c'est à dire :

$$E_{0-sable} = \tau_{crit-sable}^{n-sable} \cdot \min(0.27 ; 10^3 \cdot D_{50} - 0.01)$$

Eq. 14

Le développement de cette équation pour les sediments non-cohésifs est détaillée dans l'étude de Grasso et al. (2016) où la D_{50} est la taille médiane de la classe de sable dans la couche érodée.

Pour une fraction de vase fine $f_m > 0.7$, le sédiment est considéré comme cohésif avec $n = n_{vase}$ et le seuil critique : $\tau_{crit-MUD} = \tau_{crit-MUD}$ avec le seuil critique d'érosion dépendant à la fois de la concentration relative en vase CRELMUD (qui prend en compte l'état de consolidation de la vase jouant un rôle de ciment entre les grains de sable) et la densité de vers *Hediste*. Les valeurs de seuil critique sont calculées exactement en suivant le résultat de la paramétrisation *in situ* (érodimétrie - Tâche III).

$$\tau_{crit-MUD} = 0.00160 \times HEDISTE + 0.00104 \times CRELMUD$$

Eq. 15

Cette relation est différente de la loi utilisée dans le modèle MARS3D (Grasso et al. 2016) :

$$\tau_{crit-MUD} = 0.00001 \times CRELMUD^2$$

avec
$$CRELMUD = \frac{CMUD}{1 - \theta_{SAND}}$$

En ce qui concerne le taux d'érosion E_{0-vase} , il est calculé sur la base de valeurs abiotiques réalistes : $0.0015 \text{ kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et en gardant également l'effet positif des EPS en complément :

$$E_{0-vase} = 0.0015 + 4.29 \cdot 10^7 \times EPS$$

Eq. 16

Le paramètre fourni ici comme coefficient de biostabilisation est issu de la valeur paramétrée dans la Tâche III (c'est à dire $4.25 \cdot 10^{-3} \text{ [kg/m}^2\text{/s]/[\mu\text{g/g}]}$ de l'équation 8), mais cette valeur a été convertie à partir des valeurs de EPS carbohydaté liés, exprimées initialement comme des teneurs en EPS ($\mu\text{g.g}^{-1}$ sediment sec) alors que dans le modèle la variable EPS du modèle est exprimée en mg.m^{-2} . Le coefficient devient alors $4.29 \cdot 10^7$ pour la concentration en sédiment moyen $[128-831] \text{ kg.L}^{-1}$ mesurés en Seine et l'épaisseur de prélèvement de sédiment pour l'extraction d'EPS $e = 0.1 \text{ dm}$. La variable $n_{vase} = 0.5$ (voir équation 8 issue des observations en érodimétrie, Tache 3).

Pour les sédiments de transition ($0.3 < f_m < 0.7$), les paramètres d'érosion sont interpolés linéairement entre les valeurs des paramètre (n , E_0 , τ_{crit}) des 2 types de régime (comme proposé par Le Hir et al. 2011).

Les concentrations en EPS sont fixées à 500 mg.m^{-2} au début de la simulation (1^{er} août 2014) et en supposant que la quantité d'EPS est plus forte en haut d'estran qu'en bas

d'estran suivant un gradient bathymétrique (en s'approchant des observations cartographiées dans la tâche 1). Par la suite, on a simplement supposé une variation saisonnière sous forme d'une sinusoïdale pour avoir une quantité nulle en hiver. L'effet biostabilisateur des EPS devient donc nulle dans les conditions hivernales (Figure 48). Pour la faune le même signal saisonnier a été appliqué selon une fonction sinusoïdale. Les densités spécifiques des populations macrozoobenthiques ont été choisies sur la base des observations de septembre 2014 (Tableau 10) et les niveaux bathymétriques ont été choisis pour former des ceintures d'habitats benthiques).



Tableau 10 : Densités et niveaux d'élévation sédimentaire pour représenter de manière simple la communauté macrozoobenthique des simulations biotiques.

Genre et espèce	Densité (ind.m ⁻²)	Etage inférieur (m)	Etage supérieur (m)
<i>Scrobularia plana</i>	720	-2.6	+3.5
<i>Macoma balthica</i>	400	-3.0	+1.5
<i>Hediste diversicolor</i>	1000	-2.0	+3.0
<i>Corophium volutator</i>	1500	+1.0	+2.0
<i>Cerastoderma edule</i>	1000	-1.0	+2.0
<i>Peringia ulvae</i>	2000	-2.0	+3.0

Pour les simulations "biotiques", le choix des densités fixées dans les simulations reste simple avec une variation saisonnière suivant une sinusoïdale (Figure 49), les maximums étant supposés en août-septembre et le minimum en février. Bien entendu, les cartes des populations de 2000 à 2014 pourront être appliquées pour un forçage plus réaliste. Les niveaux bathymétriques minimum et maximum pour les implantations des 5 populations et des EPS microphytobenthiques ont été placés en fonction de connaissances générales de la biologie des espèces et de leurs préférences. Des données de dynamique de population et de structure de communauté plus détaillées seront utiles pour les tests de sensibilité du modèle cross-shore 2DV. La quantité de biodépôts produits pendant les phases d'émersion et aux étales de pleine-mer se comportent bien et les quantités de sédiments remaniés en surface à chaque marée, puis érodées semblent relativement réaliste par rapport aux observations en canal (chapitre VI - Tâche 2B et chapitre VII - Tâche 3).

Les sous-routines 'erobio' ont été écrites dans le module 'Sedim' du modèle MARS3D pour respecter la conservation de la masse en calculant un flux provenant de la couche de surface à marée basse et quand les courants sont faibles à marée haute (sauf pour la coque non représentée ici). Ces biodépôts s'accumulent au cours des quelques heures de la marée avant d'alimenter un flux érosif vers la colonne d'eau en plus du flux général de l'érosion en masse de la couche de surface du sédiment. Les espèces concernées sont les bivalves *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica*, le crustacé amphipode *Corophium volutator* et le gastéropode *Peringia ulvae*.

Dans le modèle, les quantités de biodépôts produites et érodées sont donc plus élevées l'été que l'hiver et en particulier pendant les phases de vives eaux plus dynamiques (Figure 50). La distribution temporelle des EPS ne prend pas en compte la dynamique du cycle mortes-eaux / vives-eaux.



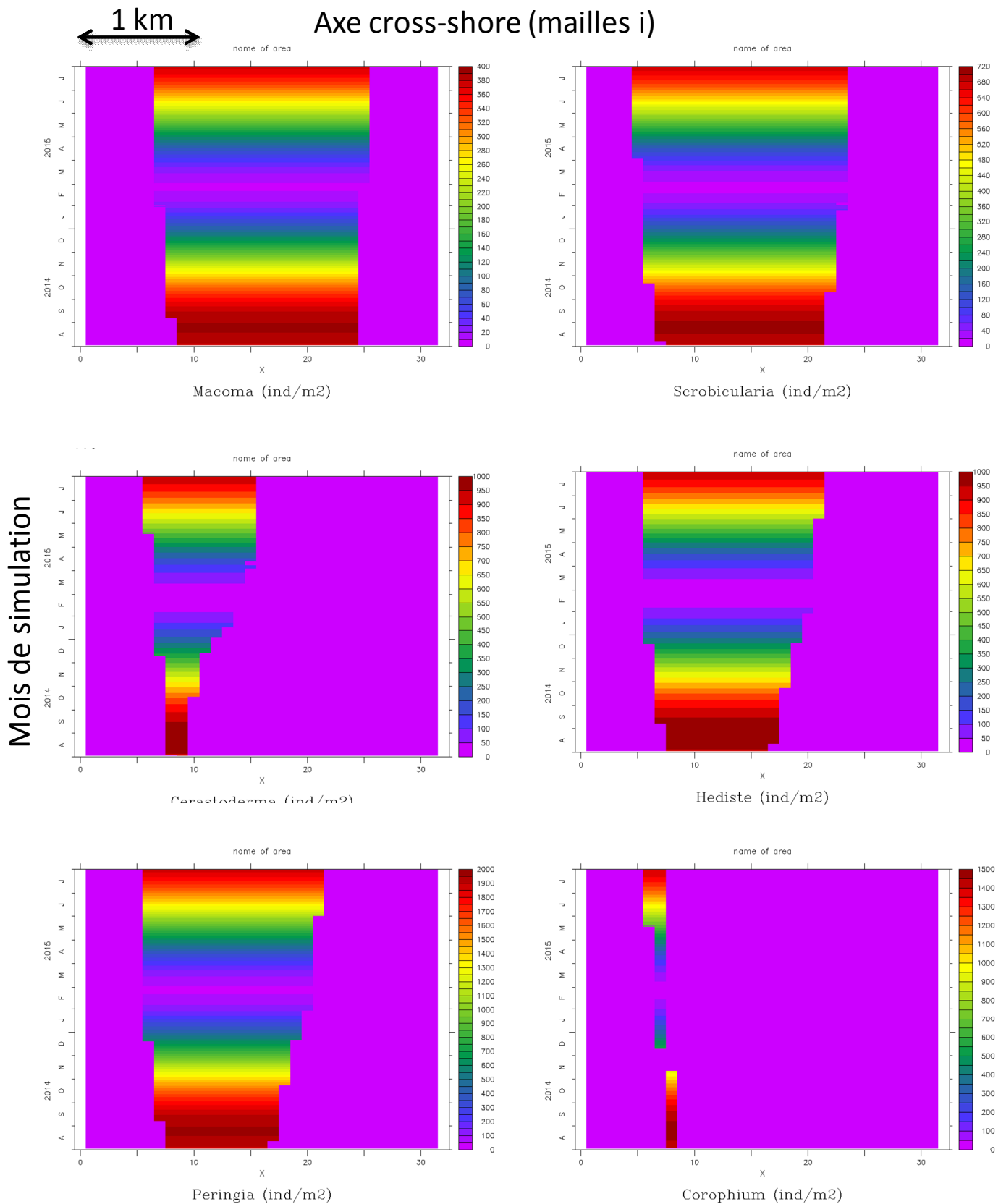


Figure 49. Variation des forçages biotiques en fonction de l'axe i de 1 à 30 mailles (en abscisse) au cours de l'année de simulation d'août 2014 à juillet 2015 (en ordonnée). Ces figures montrent l'implantation de 6 populations de faune benthique simulées comme forçage du modèle biotique avec des niveaux de densité maximums en été (août) et une occupation de certains étages bathymétriques favorable à l'implantation de ces espèces en se basant sur résultats de la base de données (CSLN - MDE). La maille $i = 0$ m se trouve dans la fosse subtidale et la maille $i = 30$ m se trouve en haut de vasière.



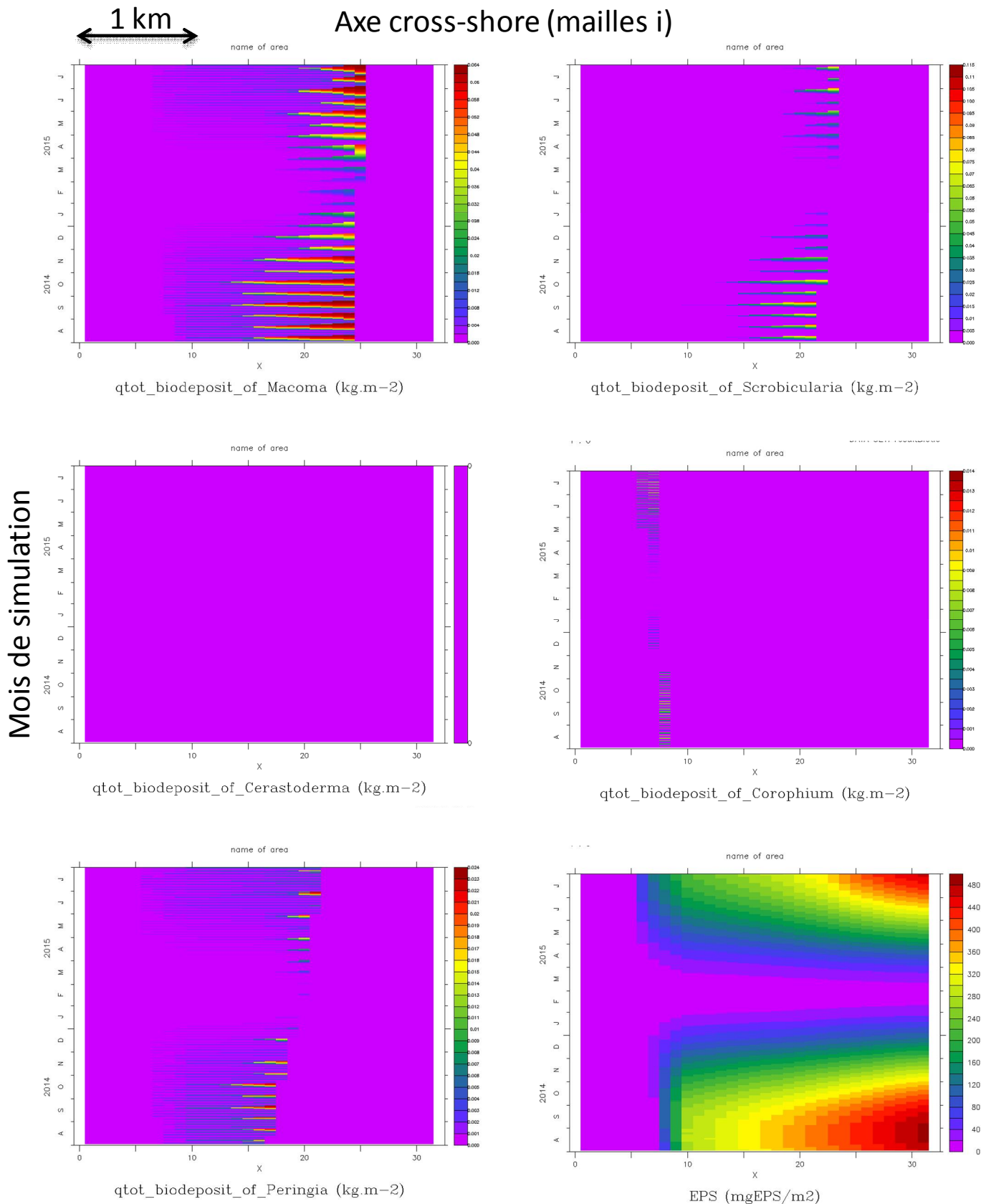


Figure 50. Evolution temporelle des quantités de biodépôts au cours d'une année de simulation biotique (avec 100% de vase) pour les 5 espèces qui déstabilisent le sédiment par remaniement actif de surface: *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Corophium volutator* et *Peringia ulvae*. On voit la production de biodépôts par ces invertébrés à marée basse et leur érosion à marée haute et la variation des quantités de biodépôts en fonction de la durée de la marée basse (cycle Morte-eau / Vive-eau). Le ver annélide *Hediste* ne produit pas de biodépôts dans le modèle et ceux de la coque sont produits à marée haute et donc immédiatement érodés sans accumulation visible à la surface des sédiments. Le diagramme en bas à droite représente la variation spatio-temporelle des EPS carbohydrates liés sécrétés par le microphytobenthos sur la slikke.



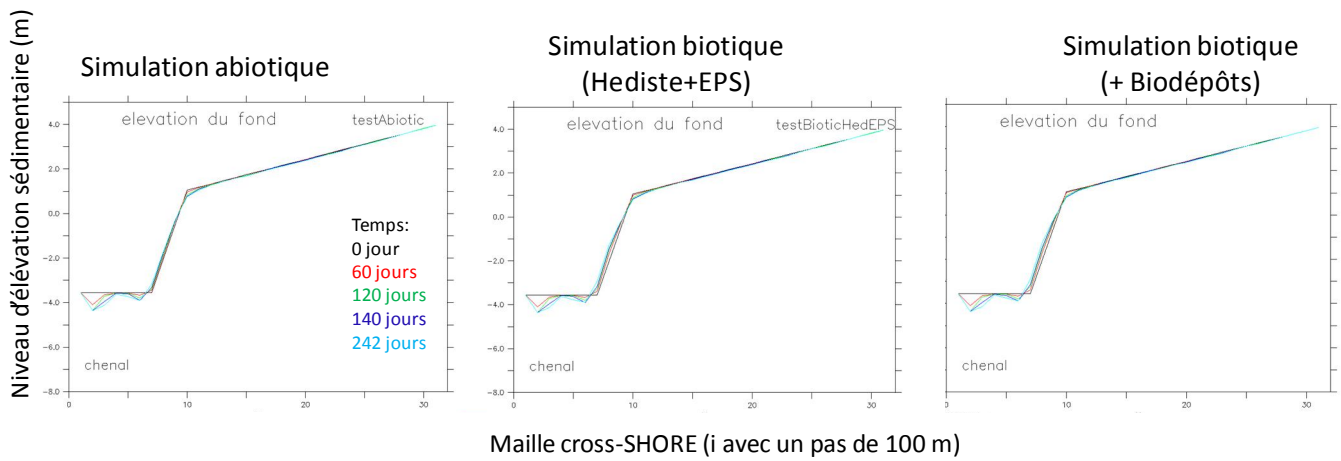


Figure 51 : Variation du profil d'estran pendant 1 an à différents moments pour le profil A (Figure 46) et consolidation, vagues et mélange sablo-vaseux (75% vase, 15% sable fin et 10% sable moyen): A gauche, pour la simulation abiotique, Au centre avec les effets biostabilisateurs exercés par *Hediste diversicolor* et les EPS du microphytobenthos; et à droite avec les effets stabilisateurs (*Hediste* et EPS) et les effets cumulés déstabilisateurs de la faune benthique.

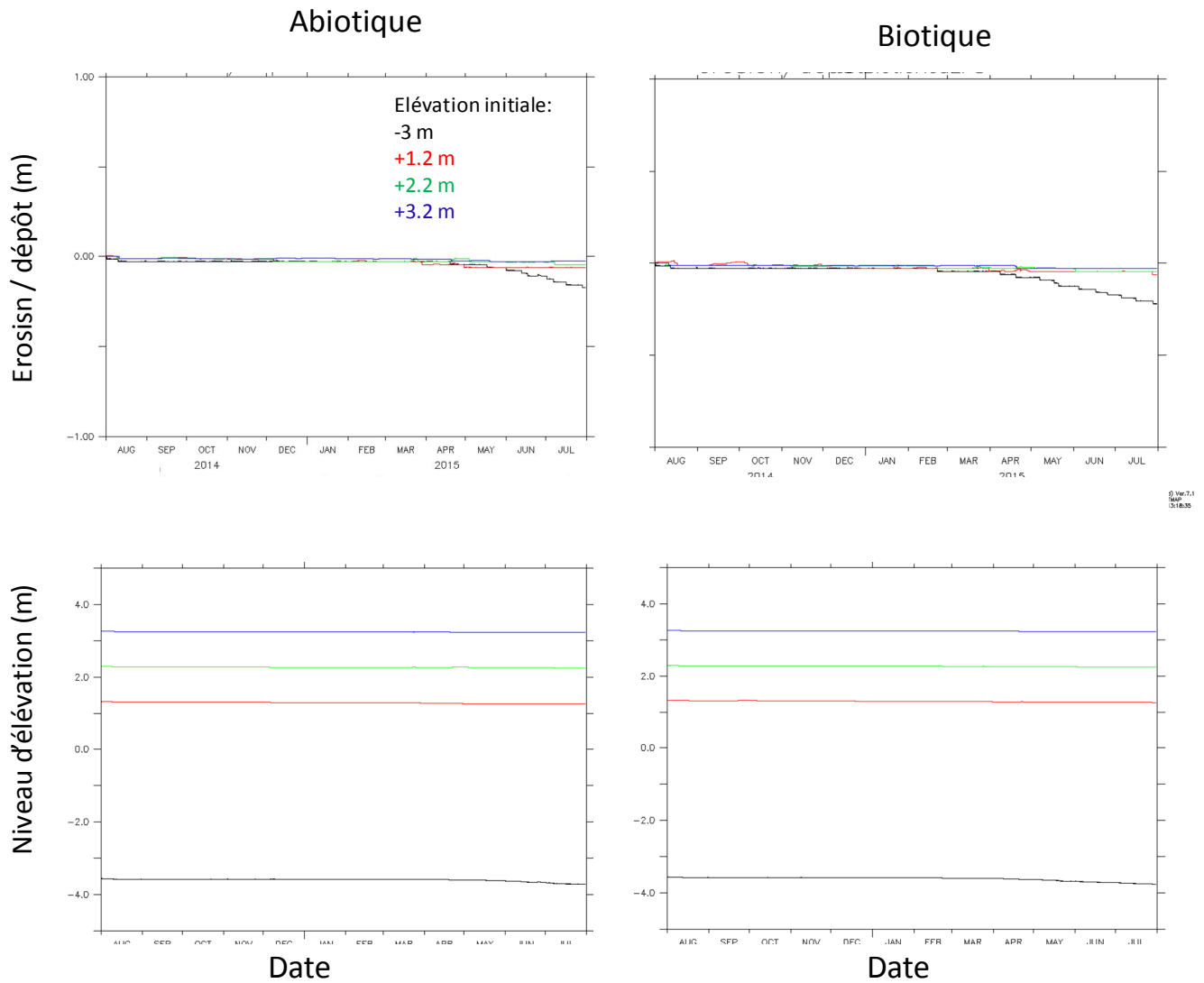


Figure 52 : Comparaison de l'évolution pendant 1 an de l'élévation sédimentaire entre la version abiotique (à gauche) et biotique (à droite): Niveau d'érosion dépôt relatifs (en haut) et absolus (en bas) à partir de la simulation présentée en Figure 51.



5.3 Comparaison des résultats entre simulations abiotiques et biotiques

D'abord, la simulation abiotique (Figure 51) sur un profil proche du transect de mesures (HYMOSED) montre un morpho-dynamisme qui reste stable et proche de l'équilibre avec peu de variations au cours de l'année. Seul le fond sédimentaire à la limite du chenal montre une légère diminution de l'élévation du sédiment (de l'ordre de 30 cm érodé - Figure 52).

Aux niveaux les plus hauts de la vasière (> 0 m), aucune variation n'est observée au cours de l'année simulée (Figure 52). Avec l'influence bioturbatrice, on n'observe pas de différence significative en termes de profil bathymétrique et d'élévation sédimentaire (Figure 52). Quand on compare le budget sédimentaire avec et sans biota, on voit cependant une différence très nette dans la quantité de vase (Figure 53). Dans les deux cas, une perte de vase est observée, mais la présence d'organismes favorise la rétention de sédiments fins sur la vasière. La différence au bout de 1 an représente 1.10^6 kg de vase perdue en plus sans faune et EPS microphytobenthique, sur le transect modélisé (Figure 53).

Une fois rapportée à la surface de vasière et pour une concentration fixe à 500 kg.L^{-1} , cela se traduirait par une épaisseur de vasière perdue de 6.7 mm de vasière perdue à cause de l'absence de biote. Il est probable que cet impact visible sur la quantité de vase ne se répercute pas sur le profil sédimentaire à cause des processus de consolidation qui sont modélisés ici.

On a également réalisé deux types de scénarios avec biota pour mieux comprendre la contribution des stabilisateurs et déstabilisateurs : 1) avec présence exclusive des 2 biostabilisateurs jouant sur l'érosion en masse (*Hediste* et EPS) et 2) présence de tous les organismes dont la faune bioturbatrice déstabilisatrice par production de biodépôts (figure 50). La production déstabilisatrice de biodépôts induit un impact sur le budget de vase fine qui est nettement moins significatif que les effets biostabilisateurs exercés par la synergie entre l'annélide *Hediste* et le microphytobenthos. La différence entre les 2 simulations biotiques avec et sans faune déstabilisatrice est très légère par rapport aux effets seuls des biostabilisateurs. L'effet déstabilisateur représente environ 20% de l'impact biotique sur le budget sédimentaire et fait diminuer l'impact biologique en agissant contre l'effet de la biostabilisation.

Nous avons aussi cherché à mieux comprendre ces résultats pour interpréter le rôle potentiel des organismes sur le budget sédimentaire, par rapport à d'autres facteurs. Tout d'abord, nous avons cherché à savoir si la perte de vasière, qui s'accélère en hiver dans les 3 simulations (biotiques et abiotiques - Figure 53), ne pourrait pas être contrebalancée par un effet biologique permanent en hiver (au lieu d'une variation sinusoïdale selon un rythme saisonnier). En effet, cette accélération de l'érosion en hiver semble être liée à au forçage hydrodynamique dans la simulation abiotique et en particulier à cause du rythme et de la force des vagues (Figure 48). On peut voir que dans la simulation abiotique, une grande quantité de vase est perdue entre le jour 100 et le jour 250 de la simulation (c'est-à-dire de début novembre 2014 jusqu'en avril 2015).

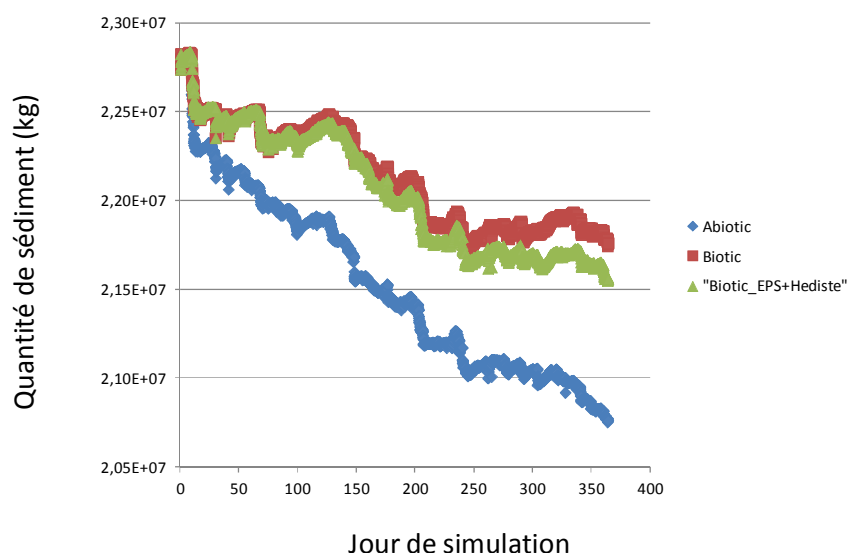


Figure 53 : Variation de la quantité de vase fine (en kg) lors de l'année simulée avec un sédiment mixte et le profil A (même simulation que la figure 51). On peut voir des différences entre la simulation abiotique (bleue) et les 2 simulations biotiques sont celle en rouge (avec seulement les effets des biostabilisateurs) et celle en vert (avec les effets supplémentaires liés à la production de biodépôts par la faune mobile).

Dans le cas de la simulation abiotique, cette perte de vase est beaucoup plus prononcée (Figure 53). Par contre, le budget sédimentaire pour les 2 autres classes granulométriques (sable fin et sable moyen) montre une diminution de la quantité de sable similaire à celle observée pour la vase, mais aucune différence n'apparaît entre la simulation biotique et abiotique pour le sable (figure non montrée). Lors de l'application du forçage biologique (Figure 49), nous avons fait l'hypothèse que les effets biologiques de *Hediste* et des EPS microphytobenthiques ne se maintenaient pas en hiver. Cependant, l'influence biologique est mal connue en hiver. Dans nos observations en laboratoire et *in situ* lors des 2 campagnes sur le terrain, les effets de *Hediste* se voyaient toujours et semblaient être principalement causés par la présence des galeries qui apporteraient une meilleure résistance à l'érosion grâce au mucus sécrété par les vers annélides, mais aussi à un renforcement de la consolidation des particules entre les galeries. Il est donc possible que l'effet biostabilisateur principal de cette espèce ne soit pas véritablement lié à une activité biologique de bioturbation active (comportement et mobilité) mais bien à la simple présence de leurs terriers. Dans ce cas, on peut imaginer que l'effet biostabilisateur exercé par les populations de cet annélide persiste également en hiver même si les températures sont faibles. De nouvelles expérimentations (Février 2018 - Projet GIPSA6 PHARESEE) confirment la formation de galeries par les populations de *Hediste* visible à la surface des vasières. Il semble aussi que les biofilms microphytobenthiques et leurs EPS ne soient pas inexistantes en hiver.

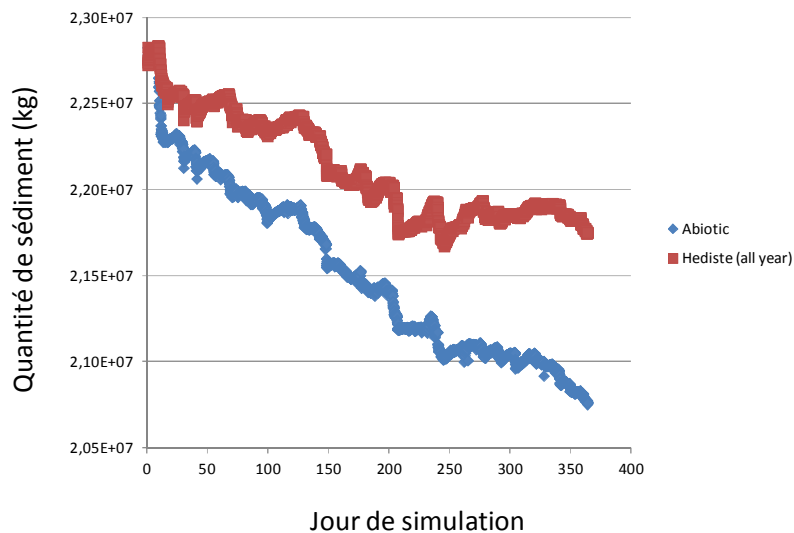


Figure 54: Variation de la quantité de vase (bilan sédimentaire) pour les mêmes conditions (mélange sablo-vaseux et profil A) mais avec une influence biostabilisatrice constante au long de l'année (et égale à son maximum estival jusqu'en hiver).

Nous avons donc utilisé le modèle pour tester l'hypothèse d'une influence biostabilisatrice qui resterait permanente tout au long de l'année et sans aucune variation saisonnière (Figure 54). On ne voit pas de différences entre ces nouvelles simulations biotiques et les simulations initiales (Figure 53). L'érosion très nette des sédiments entre novembre et avril serait donc bien liée exclusivement au forçage par les vagues et non pas à une disparition de l'influence biologique à la mauvaise saison. En effet, la persistance d'un effet biologique ne permet pas de freiner l'érosion en hiver provoquée par les vagues dans les nouvelles simulations biotiques.

Pour mieux comprendre la contribution des effets biologiques face aux contraintes physiques (comme l'influence des vagues par exemple), nous avons fait tourner le modèle cross-shore 2DV en retirant l'effet des vagues et sa composante dans le calcul du frottement au fond. Seule la composante de la marée contribue au calcul du frottement dans ce cas (Figure 55). Les simulations montrent une très grande différence avec les simulations avec vagues. Pendant toute l'année, on voit une augmentation de la quantité de vase liée à un comblement de la vasière, même en hiver alors que l'influence biostabilisatrice est réduite (à cause de la variation saisonnière selon une fonction sinusoïdale). Dans ce cas, on ne voit pas de différences selon les saisons et l'accumulation de vases fines se fait toute l'année, sans différence visible en hiver. L'impact de la biostabilisation par *Hediste* et les EPS est alors beaucoup moins visible que dans les simulations avec vagues (Figure 53), même si l'accrétion de la vasière est encore plus franche dans la simulation biotique (Figure 56).

Au bout d'un an, on voit une différence entre $2,55 \times 10^7$ et $2,52 \times 10^7$ kg de bilan sédimentaire entre les simulations biotiques et abiotiques, respectivement. L'écart entre les 2 valeurs est donc seulement de 3×10^5 kg de vase, soit 2 mm une fois rapportée en épaisseur de couche sédimentaire. Les différences sur le profil morpho-sédimentaire se manifeste surtout par une accumulation au niveau $i = 5$ et $i = 10$ (là où la pente est la plus forte en bas d'estran). La seule différence visible en terme d'élévation sédimentaire se manifeste en bas d'estran à la limite du chenal.

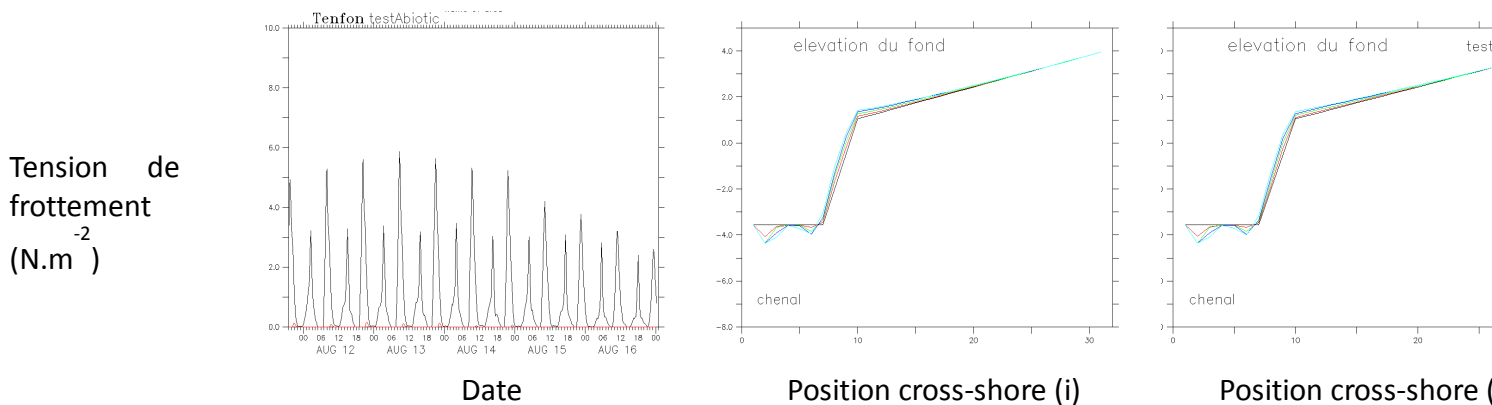


Figure 55: Variation de la tension de frottement au cours de 8 cycles de marée en haut de vasière (niveau bathymétrique de +3.0m) et au centre de la vasière (niveau de 0.0 m). Comparaison de l'évolution annuelle du profil morpho-sédimentaire extrait du modèle cross-shore 2DV entre les versions biotiques (au centre) et abiotique (à droite).

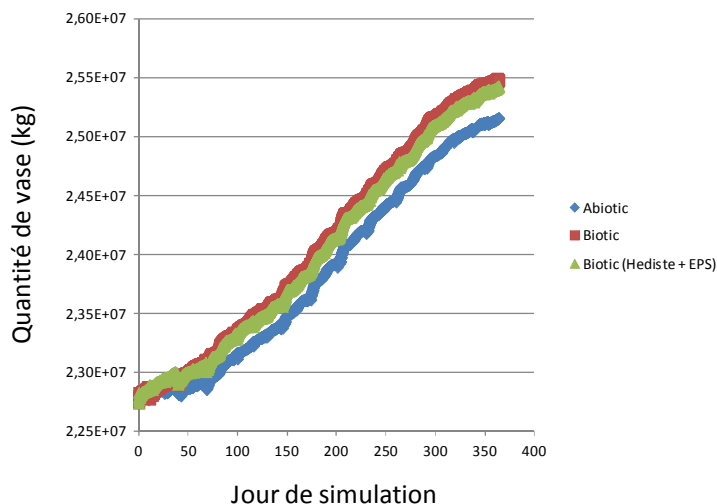


Figure 56: Variation de la quantité globale de vase accumulée sur le transect (bilan sédimentaire) pour les mêmes conditions que sur la figure 53 (mélange sablo-vaseux et profil A) mais sans vague.

Tableau 11: Bilans sédimentaires et leurs différences pour comparer les effets biologiques à l'effet des vagues pour des simulations à partir du modèle cross-shore 2DV, avec le profil A (Figure 45) et un mélange sablo-vaseux (75% Vase - 15% sable fin - 10% sable moyen). Signification des termes : Biot = Biotique ; Abiot = Abiotique; AV = Avec Vagues; SV = Sans Vagues.

Bilan sédimentaire (1 an)		Ecart de budget entre les 2 simulations
Run "Biot-AV" 2.18×10 ⁷ kg (~ 6.7 mm)	Run "Abiot-AV" 2.08×10 ⁷ kg (~ 6.7 mm)	+1×10 ⁶ kg (~ 6.7 mm)
Run "Abiot-AV" 2.08×10 ⁷ kg (~ 6.7 mm)	Run "Abiot-SV" 2.55×10 ⁷ kg (~ 6.7 mm)	-4.7×10 ⁶ kg (~ 31.5 mm)
Run "Biot-SV" 2.52×10 ⁷ kg (~ 6.7 mm)	Run "Abiot-SV" 2.55×10 ⁷ kg (~ 6.7 mm)	+3×10 ⁵ kg (~ 2 mm)

Il est intéressant de confronter les effets biologiques et les effets des vagues sur les budgets sédimentaires (Tableau 11). L'impact biologique correspond à 20% de celui de l'effet des vagues. Il est intéressant de noter que la contribution des facteurs biologiques de 20% correspond à ceux d'une étude récente sur des mélanges sablo-vaseux dans le golfe de Finlande en mer Baltique (Joensuu et al. 2017).

Nous avons ensuite réalisé de nouvelles simulations en utilisant le même profil (A), mais en considérant cette fois une seule classe granulométrique: 100% de vase fine. Les résultats sont très différents (Figure 57) puisque l'on peut observer des profils très différents entre les versions biotiques et abiotiques, même sur les profils morpho-sédimentaires. Le profil morpho-sédimentaire montre clairement une érosion plus prononcée entre les mailles $i = 15$ et $i = 25$ sur la partie supérieure de l'estran, c'est à dire là où l'influence biostabilisatrice a lieu.

Par contre, ce n'est pas l'influence biostabilisatrice exercée par la population de vers *Hediste diversicolor* qui semble avoir un impact majeur dans ce nouveau cas (Figure 57). En effet, de août jusqu'en novembre, les effets biostabilisateurs exercés par *Hediste* se manifestent, mais à partir de novembre l'érosion devient très rapide à cause des vagues et elle est encore plus efficace sur le profil de la simulation biotique par rapport à la simulation abiotique et en particulier aux étages supérieurs (Figure 57). Le profil morpho-dynamique s'en trouve alors affecté aux étages les plus bas de la vasière avec une pente plus prononcée entre les mailles $i = 5$ et $i = 10$ dans la simulation biotique.

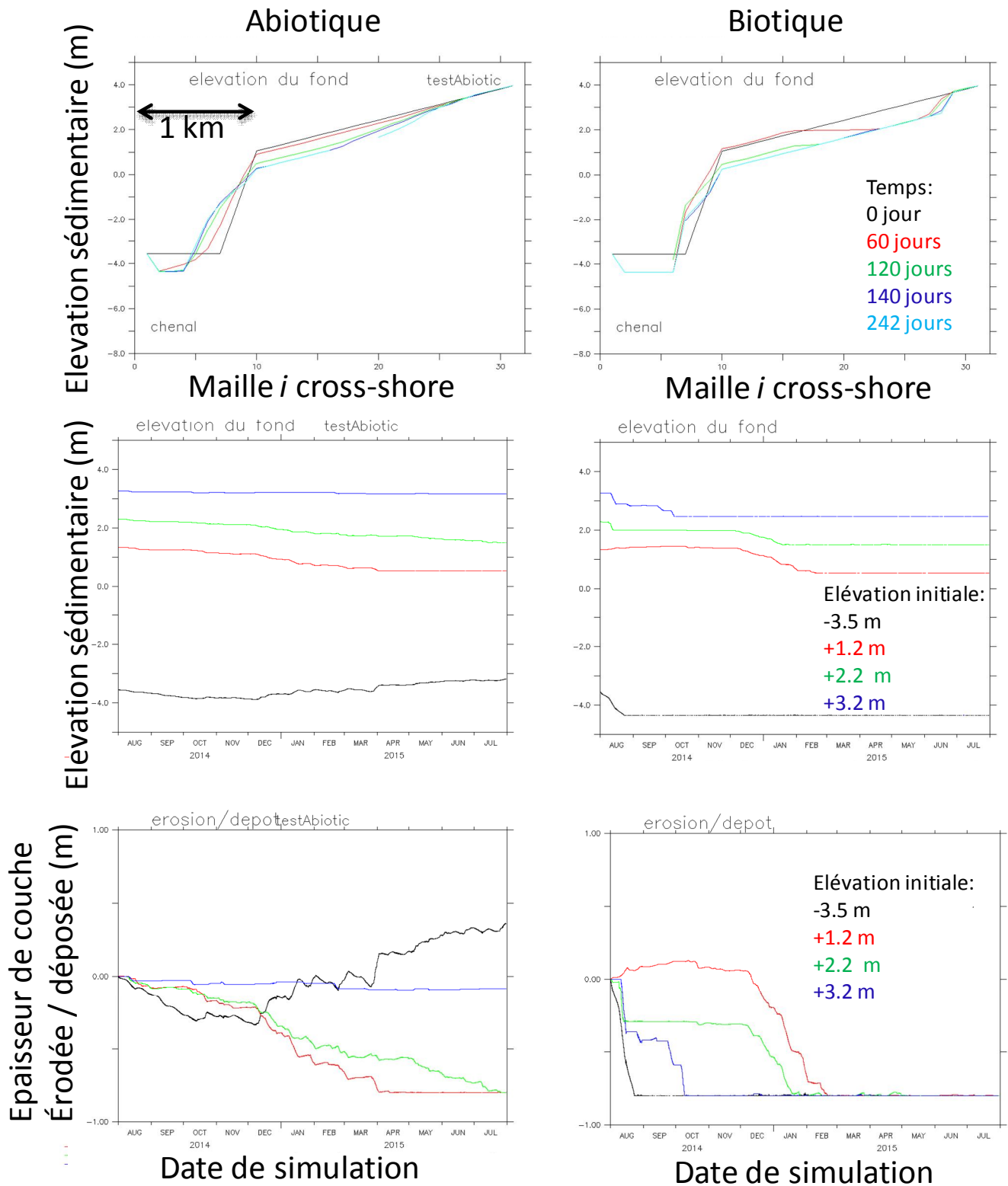


Figure 57: Comparaison des simulations abiotiques (gauche) et biotiques (droite) avec le profil A et un sédiment riche en vase fine (100%) : en haut, représentation du profil du transect à différents temps de simulation; Au dessous, comparaison de l'évolution annuelle du profil morpho-sédimentaire du modèle cross-shore 2DV en niveau absolu (au milieu) et en niveau relatif pour examiner l'épaisseur des couches érodées ou déposées (en bas).

Dans cette simulation, le rôle positif des EPS sur les flux d'érosion semble aussi participer à cet effet inattendu avec un rôle amplificateur de l'érosion et une perte de vase qui est très visible sur le profil en hiver (de l'ordre de 10 cm).

Le profil bathymétrique s'en trouve alors affecté aux étages les plus bas (de $i = 5$ à $i = 10$), malgré l'absence d'influence locale des communautés biologiques à ces étages. La pente du profil est très largement accentuée sur la partie inférieure de l'estran dans la simulation biotique.

Si on analyse plus en détail et à chaque niveau de la simulation biotique, la cinétique d'érosion / dépôt, on peut voir qu'au niveau initial +1.2 m, il y a d'abord une augmentation de l'épaisseur s'accumulant sur place grâce aux phénomènes de biostabilisation. Mais la perte de vase par érosion finit par arracher ces couches préalablement déposés et stabilisés par les organismes à la belle saison, et les flux d'érosion sont finalement encore plus élevés dans la simulation biotique que dans la simulation abiotique à cette période (peut-être aussi à cause de l'arrêt hivernal des processus de biostabilisation). La perte de vase dans la simulation abiotique à l'étage +1.2 m, est très rapide en décembre et février alors qu'elle reste beaucoup plus modérée dans la simulation abiotique où elle s'étend jusqu'en avril. Le bilan au bout d'un an finit par induire une érosion plus significative dans la simulation biotique que celle abiotique. Il en est de même aux étages supérieurs, avec une érosion hivernale finalement plus brutale dans la simulation biotique, malgré les premiers mois montrant clairement un effet positif de la biostabilisation.

Ces résultats paradoxaux sont relativement difficiles à interpréter, mais ils montrent bien que les interactions complexes entre facteurs physiques et biologiques rendent le diagnostic difficile à faire à long-terme et seule une analyse par modélisation peut permettre d'accéder à ces bilans sédimentaires. Le bilan global au bout d'un an est même plus défavorable à la simulation biotique que celle abiotique avec une différence de 2.00×10^7 kg de vase pour le cas abiotique et 0.8×10^7 kg pour le cas biotique (Figure 58) avec 100 de vases fines.

Les résultats des simulations avec mélange sablo-vaseux (Figure 53) semblent finalement plus réalistes et montrent mieux l'impact biostabilisateur exercés par les organismes benthiques. Cependant, il reste des améliorations à apporter au modèle quant aux interactions complexes entre le type de sédiment (proportion de vase/sable) et la sécrétion d'EPS biostabilisateurs, car il semble que les mélanges avec 40% de vase sont les milieux les plus propices au microphytobenthos pour sécréter des EPS (Tâche 1 - Morelle et al, article soumis). Il faudrait pouvoir produire un modèle sédimentaire plus complexe en termes de couplage physique-biologie et capable de simuler les flux de carbone biologiques, tels que les processus de production primaire microphytobenthique et la sécrétion des EPS en lien avec les variables biogéochimiques et le devenir des nutriments issus de la reminéralisation bactérienne. Seul ce type de modèle pourrait nous permettre de mieux appréhender et simuler la sécrétion des EPS et leur influence biostabilisatrice dans cet environnement très spécifique et en particulier dans les mélanges mixtes. Le modèle actuel à la fin du projet GIPSA 5 BARBES ne permet pas encore d'aller jusqu'à ces raffinements, mais ces mécanismes devraient être élucidés grâce aux avancées futures du projet GIPSA 6 PHARESEE sur ces thèmes de flux de matières et d'énergie au sein des compartiments benthiques en relation avec la dynamique sédimentaire.



Les zones de transition entre vasières et estrans sableux sont donc les habitats les plus propices à la résistance à l'érosion grâce aux effets biologiques. Nos résultats préliminaires vont bien dans ce sens en utilisant le modèle cross-shore 2DV, mais cet outil numérique ne permet pas encore d'évaluer l'impact précis de la sécrétion d'EPS renforcée dans les sédiments mixtes (Ubertini et al. 2015). Il est envisageable de réaliser des simulations avec le modèle MARS3D en utilisant les cartes krigées pour configurer les forçages biologiques et ces simulations devraient aussi permettre de mieux évaluer l'influence de cette interaction complexe entre proportion de vase/sable et biostabilisation par les EPS à long-terme.

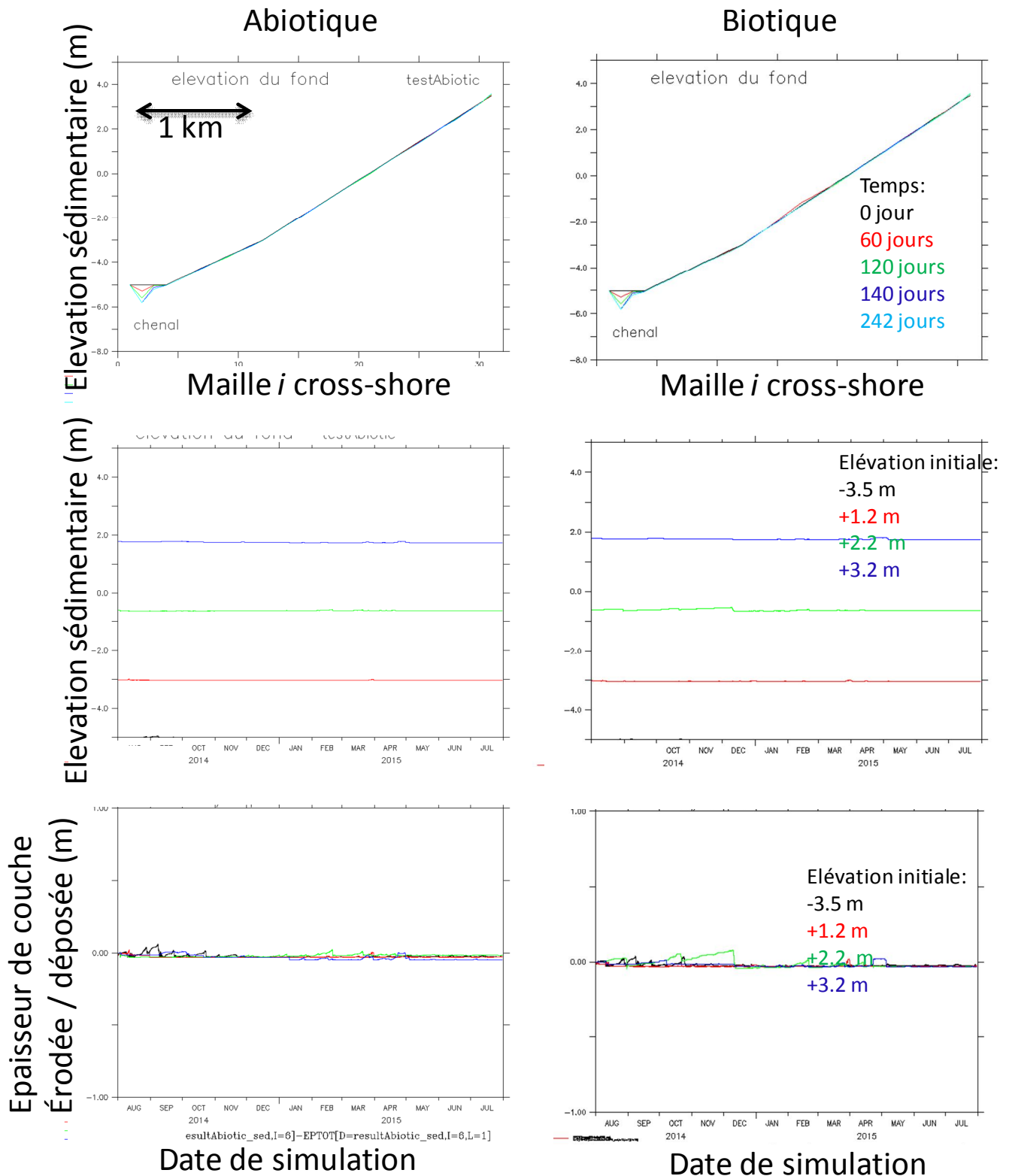


Figure 58 : Comparaison des simulations abiotiques (gauche) et biotiques (droite) avec le profil B et un mélange sablo-vaseux (75% de vase, 15% de sable fin et 10% de sable moyen) : en haut, représentation du profil du transect à différents temps de simulation; Au-dessous, comparaison de l'évolution annuelle du profil morpho-sédimentaire du modèle cross-shore 2DV en niveau absolu (au milieu) et en niveau relatif pour examiner l'épaisseur des couches érodées ou déposées (en bas).

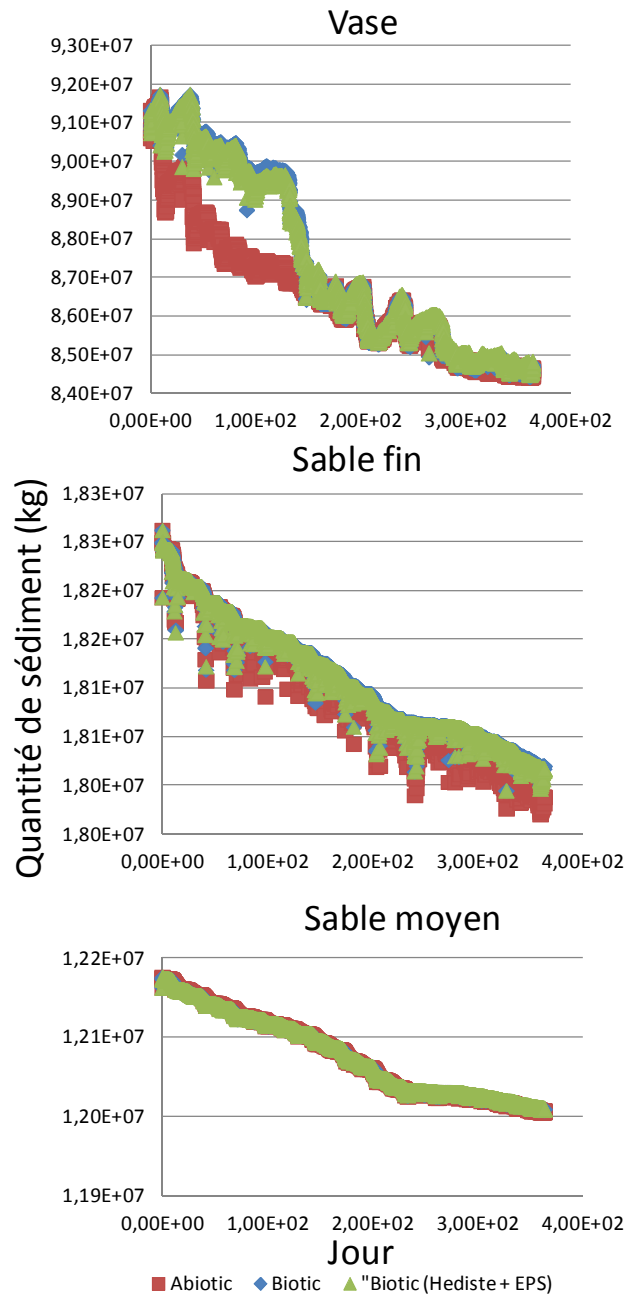


Figure 59 : Variation de la quantité totale de sédiment érodé pour les 3 classes du mélange sabo-vaseux au cours de l'année de simulation dans le modèle cross-shore avec le profil simple (profil B) et dans 3 conditions : 1) Abiotique (rouge), 2) biotique (bleue) et 3) biotique (avec seulement les effets biostabilisateurs).

Pour pouvoir généraliser l'effet de la biostabilisation à d'autres vasières, nous avons élargi le champ des explorations par modèle en réitérant l'ensemble des simulations avec un profil de vasière plus simple (profil B). Nous avons par exemple effectué des simulations avec vagues et mélange sablo-vaseux (le cas l'effet biologique est le plus manifeste) en appliquant un estran plus simple en terme de morphodynamique (Profil B de la figure 45).

Dans ce cas, l'impact biologique se manifeste d'août à novembre, mais cette influence se manifeste uniquement pour la quantité de vase qui est mieux retenue sur la vasière (Figure 59). De la même manière que pour le profil A, l'effet induit sur l'équilibre du profil morphodynamique n'est pas apparent, sans doute à cause de la consolidation. La présence des populations de *Hediste* joue là encore un rôle essentiel pour éviter de perdre de trop grandes quantités de vase sur l'estran. Cependant, cette différence visible en été et en automne finit par disparaître et la vase retenue grâce aux effets biologiques finit par être tout de même érodée en hiver à cause de l'influence des vagues. On peut observer une légère différence entre budget global de sable fin entre la simulation abiotique et la simulation biotique, alors qu'aucune différence n'apparaît en ce qui concerne le sable moyen (Figure 59).

5.4 Conclusion et récapitulatif (Tâche 4).

Pour conclure sur l'ensemble de ces simulations cross-shore 2DV, l'influence biologique est la plus efficace dans le cas des mélanges sablo-vaseux (75% de vase, 15% de sable fin et 10% de sable moyen), pour un profil proche des mesures sur la vasière nord à l'est du pont de Normandie (projet SA5-HYMOSED), avec forçage par les vagues ainsi que les processus naturels de consolidation. Par contre, les phénomènes de biostabilisation ne suffisent pas à retenir suffisamment de vase pour maintenir l'engraissement des vasières à long-terme. Les autres configurations testées (100% de vase ou profil bathymétrique simple) montrent une quasi-absence d'influence biologique à long terme. En terme de bilan quantitatif, on voit une influence biostabilisatrice des organismes benthiques et l'effet dominant est bien celui des populations de ver *Hediste* qui renforcent la résistance à l'érosion, comme le confirment les tendances observées lors des tests d'érodimétrie (Tache 2). La différence imputable à la biologie est de l'ordre de 20% si l'on compare à l'influence des vagues. L'effet des vagues reste le facteur majoritaire pour expliquer la perte de vase sur les vasières nord de l'estuaire de la Seine. En supprimant les effets des vagues, la vasière est en accrétion dans les résultats de simulation. Un test de modélisation a aussi été fait en gardant un effet biostabilisateur permanent même en hiver, et cela ne change pas le bilan morpho-sédimentaire à long-terme, car les effets biostabilisateurs ne suffisent pas à la vase sur la slikke supérieure à résister à l'assaut des vagues en hiver.

On peut conclure que les vasières nord en aval du pont de Normandie montrent une influence biologique proche des simulations (Figures 52 et 53) avec des mélanges sablo-vaseux et un profil bathymétrique favorable à une biostabilisation optimale par les populations d'annélide et les EPS sécrétés par le microphytobenthos. Ces effets biologiques se maintiennent probablement à leur maximum en remontant vers l'aval jusqu'au pont de Normandie et jusqu'à la zone de la grande crique, puisque le profil étudié (A) est supposé représenté au mieux un transect sur cette zone. Par contre, nos résultats de modélisation, ainsi que les quantités d'EPS cartographiées (Tache 1), laissent supposer que les zones plus riches en vase plus en aval (comme au niveau du chenal environnemental, par exemple) sont moins favorables à une influence de la biostabilisation par les populations de vers *Hediste* et les EPS microphytobenthiques. Les effets des mollusques déstabilisateurs par la création de biodépôts sont des effets très faibles qui n'affectent qu'une faible pellicule de sédiment érodée à cause de leur bioturbation de surface sur les vasières et ces

processus peuvent faire légèrement diminuer l'influence biostabilisatrice (20% de moins avec biodépôts).

Conclusion

Le projet SA5-BARBES a permis de répondre aux objectifs initiaux, tout d'abord en ayant permis d'identifier et d'évaluer précisément le rôle des communautés benthiques dans le contrôle potentiel de l'érodabilité sur les zones intertidales de l'estuaire de la Seine. On pouvait s'attendre initialement à trouver un rôle majoritairement déstabilisateur de la communauté macrozoobenthique, en se basant sur la simple théorie et les observations faites dans d'autres écosystèmes (Orvain et al, 2012b). Les études sur les sédiments, la faune benthique et le microphytobenthos de l'estuaire de la Seine nous a permis de hiérarchiser les processus benthiques spécifiques à cet écosystème en termes d'impact morphosédimentaires et écologiques. Ce travail a permis d'évaluer un rôle biostabilisateur important en Seine qu'il est nécessaire d'approfondir encore, grâce à une amélioration des connaissances sur la dynamique des populations de *Hediste diversicolor*, par exemple, ou bien des interactions entre les producteurs primaires microphytobenthiques et leurs consommateurs. Les populations de cet annélide favorisent très significativement la résistance de la vase sur les slikkes. Leur présence permet de limiter partiellement l'érosion de la vasière, qui est très élevée en hiver à cause du forçage par les vagues.

Dans une étude antérieure (Orvain et al. 2012b), il a été montré que les populations du bivalve *Scrobicularia plana* sont très denses sur les vasières de Montportail-Brouage en baie de Marennes-Oléron. Cet ingénieur d'écosystème y joue un rôle déstabilisateur très important qui se traduit par un bilan négatif sur l'élévation sédimentaire avec une érosion nette supérieure à 0.5 m au bout d'un an, malgré la prise en compte des effets physiques et érosifs des vagues (qui sont plus limités qu'en Seine). Ce sont les effets biologiques érosifs qui sont responsables de cette érosion grâce aux ingénieurs d'écosystème et en particulier les scrobiculaires. La conclusion de cette étude était que l'action bioturbatrice de ces populations de bivalve était même susceptible d'empêcher l'accrétion d'un schorre. Par son action bioturbatrice, le bivalve favoriserait le maintien de son habitat optimum en haut de vasière en empêchant le développement de la végétation halophyte pionnière de bas-schorre. En effet, les populations de *S. plana* ne peuvent se maintenir dans le schorre et elles sont quasiment absentes en cas de colonisation par les halophytes pionnières du bas-schorre, que sont les spartines. Ce bivalve a donc un intérêt écologique et évolutif à lutter contre l'accumulation de vases fines sur les vasières supérieures et la progression d'un schorre.

Pour faire le lien avec les résultats du projet BARBES sur les vasières intertidales Nord (grande vasière), les communautés benthiques sont ici dominées par les populations de l'annélide *Hediste diversicolor* et les populations du bivalve *Scrobicularia plana* sont bien présentes mais elles y sont moins fortes qu'en baie de Marennes-Oléron et elles ne dominent pas la communauté macrozoobenthique. Ce sont donc les effets stabilisateurs exercés par l'annélide qui s'exercent le mieux en synergie avec l'action du microphytobenthos qui freinent l'érosion des sédiments fins. Cependant, les effets prononcés des vagues restent dominants et sont responsables d'un bilan favorable à l'érosion dans les résultats des simulations fournis par le modèle MARS-2DV. C'est surtout le cas dans la partie aval de l'estuaire. L'effet biologique peut freiner ces phénomènes érosifs en aval du pont de Normandie mais ne suffisent pas à compenser complètement l'effet destructif des vagues. Dans la zone amont, à l'est du pont de Normandie et en particulier dans la grande vasière à proximité du chenal environnemental, les sédiments fins sont moins susceptibles



d'être érodés à cause des actions des vagues qui sont atténuées dans cette zone intertidale. Les effets biostabilisateurs en haute slikke, révélés dans notre étude, doivent donc s'exercer de manière plus significative et peuvent contribuer à accélérer l'accrétion de la vasière en amont du pont de Normandie. Contrairement à ce qui est observé en baie de Marennes-Oléron, les populations du bivalve *Scrobicularia plana* de l'estuaire de Seine ne peuvent pas jouer un rôle érosif significatif et le bilan reste favorable aux effets biostabilisateurs qui dominent. La végétation d'halophytes peut alors se développer sans frein car les effets érosifs des vagues et celui par les scrobiculaires y sont affaiblis. La colonisation par le schorre est donc a priori accentuée par les actions biostabilisatrices exercées par les annélides *Hediste diversicolor* et le MPB de la slikke. L'évolution du profil doit donc plus ressembler aux résultats des simulations du modèle MARS-2DV sans vagues (Fig. 56). Le schorre fournit lui même un habitat favorable aux populations du ver annélide *Hediste diversicolor* et du MPB. L'action biostabilisatrice du ver est donc un phénomène qui permet à cette population d'annélide d'occuper des surfaces intertidales en évolution positive sur la haute-slikke et le schorre. Pour conclure sur la comparaison d'écosystème, on peut suggérer que l'ingénieur d'écosystème dominant en baie de Marennes-Oléron, c'est à dire la scrobiculaire, favorise le maintien de sa propre niche écologique en facilitant l'érosion des sédiments fins et en limitant la progression d'un schorre alors qu'en estuaire de seine où les effets des vagues sont beaucoup plus marqués, la communauté biologique est dominée par une espèce biostabilisatrice *Hediste diversicolor* permettant de lutter contre les effets érosifs d'origine abiotique sur la vasière nue. En facilitant l'extension d'un schorre, les spartines peuvent coloniser les vasières supérieures, ces plantes étant elles-mêmes des espèces particulièrement efficaces pour protéger le milieu contre l'érosion (Bouma et al. 2016). L'effet de la végétation halophyte n'a pas été étudiée dans ce projet, mais on pourrait imaginer ajouter ces interactions dans de nouvelles simulations dans le futur.

On peut supposer qu'un changement de communauté macrozoobenthique au cours du temps et notamment l'intrusion marine associée à une hausse de salinité de l'environnement estuarien peut modifier les équilibres. La scrobiculaire est une espèce euryhaline qui est particulièrement favorisée dans les zones avec les gradients les plus forts de salinité. Si ces populations remontent en amont à cause de la variation de salinité dans le contexte du changement global, on pourrait voir apparaître une dominance de communauté par les scrobiculaires qui remonteraient l'estuaire et pourraient permettre de limiter au moins l'extension du schorre dans les zones amont du pont de Normandie. De tels changements sont difficiles à anticiper puisque les annélides *Hediste diversicolor* sont également euryhalines et ces 2 espèces cohabitent bien, mais il est probable que les équilibres entre ces deux espèces évoluent à l'avenir et cela induirait de forts changements en termes d'impact morphosédimentaire, puisque les vers sont les plus efficaces en terme de biostabilisation des sédiments alors que les scrobiculaires sont les plus efficaces en termes d'impact positif sur l'érodabilité des vases.

Les principaux objectifs du projet ont été atteints avec plusieurs étapes qui sont apparues comme de véritables challenges. D'abord les cartographies de l'ensemble des composantes microphytobenthiques dont les 4 fractions d'EPS, les stocks et la dégradation en phéopigment par les activités de grazing apparaissent comme une première internationale. Ces cartes disponibles en SIG apporteront de nombreuses informations exploitables pour les futurs projets concernant le fonctionnement général des estrans intertidaux de la Seine.

La stratégie de modélisation avec un effort particulier sur les étapes de calibration des lois d'érosion par des ajustements à des données expérimentales en milieu contrôlé (simplifié) et *in situ* (validation) a permis des améliorations des connaissances sur les processus benthiques dans l'estuaire de la Seine.

La somme d'informations et de données produites dans le projet SA5-BARBES nous permet de bien appréhender le fonctionnement des communautés benthiques et de leurs interactions avec leurs habitats sédimentaires, et nous permet d'appliquer et d'explorer les premières simulations du modèle MARS 2DV cross-shore pour tester sa sensibilité avec divers scénarios et pour permettre *in fine* une transposition en 3D. Le modèle MARS2DV cross-shore est un outil qui nous permet d'optimiser l'exploration des scénarios sur différents profils morpho-sédimentaires de manière très complémentaire au modèle global MARS3D avec des temps de calcul très court (< 1h pour 1 une année simulée). Cet outil original permettra de mieux guider la gestion de cet écosystème en soulignant le rôle fonctionnel primordial des communautés benthiques et notamment du microphytobenthos et des populations d'invertébrés benthiques comme les annélides *Hediste diversicolor* qui participent par leur bioturbation à la pérennité de leur milieu. Les espèces benthiques rendent leur milieu physique plus aptes à accueillir une biodiversité riche, productive et diversifiée, mais cette étude laisse suggérer l'importance d'améliorer les mesures de protection de ces habitats et de leur populations biologiques, pour maintenir des services écosystémiques indispensables, non seulement en termes de soutien trophique, mais aussi en tant qu'ingénieurs d'écosystèmes permettant de limiter les phénomènes d'érosion et la perte des vasières intertidales.

BIBLIOGRAPHIE

- Agogué H., Mallet C., Orvain F., De Crignis M., Mornet F., Dupuy C., 2014. Bacterial Dynamics in a Microphytobenthic Biofilm: A Tidal Mesocosm Approach. *Journal of Sea Research* 92: 36 - 45. doi:10.1016/j.seares.2014.03.003.
- Bernard G., 2013. Mesures expérimentales et modélisation du remaniement sédimentaire dans le bassin d'Arcachon. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux. pp. 1-226.
- Borsje B.W., de Vries M.B., Hulscher S.J.M.H., de Boer G.J., 2008. Modeling large-scale cohesive sediment transport affected by small-scale biological activity. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 78, 468-480.
- Bouma, T.J., van Belzen, J., Balke, T., van Dalen, J., KLaassen, P., Hartog, A.M., Callaghan, D.P., Hu, Z., Stive, M.J.F., Temmerman, S., Herman, P.M.J., 2016. Short-term mudflat dynamics drive long-term cyclic salt marsh dynamics. *Limnology & Oceanography* 61, 2261. 2275.
- Braeckman U, Provoost P., Gribsholt B., Van Gansbeke D., Middelburg J.J., Soetaert K., Vincx M., Vanaverbeke J., 2010. « Role of Macrofauna Functional Traits and Density in Biogeochemical Fluxes and Bioturbation ». *Marine Ecology Progress Series* 399 (janvier): 173-86. doi:10.3354/meps08336.
- Brenchley G. A., 1982. Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 60, 17-33.
- Bradford M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein using the principle of protein dye binding. *Analytical Biochemistry* 72, 248. 254.
- Cartaxana P., Jesus B., Brotas V., 2003. Pheophorbide and pheophytin a-like pigments as useful markers for intertidal microphytobenthos grazing by *Hydrobia ulvae*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 293-297.
- Cadée, N., 1993. The uptake and release of material by the cockle *Cerastoderma edule* L. in the Western Scheldt Estuary, SW Netherlands.
- Cailleaud K., Budzinski H., Pehulet L., LeMenach K., Souissi S. & Forget-Leray J., 2009. Influence of a tidal cycle on sediment resuspension and on the bioavailability and toxicity of hydrophobic organic contaminants in the water column of the Seine Estuary. *Chemosphere Environmental Pollution* 157, 64-71.
- Colijn, d. J. (1994). Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104, 185-196.
- Dauvin J-C, Ruellet T., Thiebaut E., Gentil F., Desroy N., Janson A.L., Duhamel S., Jourde J., Simon S., 2007. The presence of *Melinna palmata* (Annelida: Polychaeta) and *Ensis directus* (Mollusca: Bivalvia) related to sedimentary changes in the Bay of Seine (English Channel, France). *Cah.Biol.Mar.* 48:391-401.
- De Brouwer J.F.C., Stal L.J., 2001. Short-term dynamics in microphytobenthos distribution and associated extracellular carbohydrates in surface sediments of an intertidal mudflat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218, 33-44.
- Decho A.W., 2000. Microbial biofilms in intertidal systems: an overview. *Cont. Shelf. Res.* 20, 1257-1273.
- De Jonge, V.N., Van Beusekom J.E.E., 1995. Wind- and tide-induced re-suspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems estuary. *Limnol. Oceanogr.* 40, 766-778.
- Delgado M., de Jonge V.N., Peletier H., 1991. Experiments on resuspension of natural microphytobenthos populations. *Mar. Biol.* 108,: 321-328.
- De Sève M.A., Poulin P, Pelletier E, Lemarchand K., 2010. Benthic diatom communities from two salt marshes of the St. Lawrence estuary (Canada). *Journal of Water Science* 23, 349-358.

Donadi S., Weerman E.J., Heide T. Van Der Zee E.M., Van De Koppel J., Van De Olf H., Veer H.W. Van Der Eriksson B.K., 2013. Non-trophic Interactions Control Benthic Producers on Intertidal Flats. *Ecosystems*. 16, 1325-1335.

Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebers P.A., Smith F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28, 350-356.

François F., Dalegre K., Gilbert F., Stora G., 1999) Variabilité spécifique à l'intérieur des groupes fonctionnels: étude du remaniement sédimentaire de deux bivalves *Veneridae Ruditapes decussatus*, et *Venerupis aurea*. *CR Acad Sci Ser III Sci Vie* 322:339. 345

Gerino M., Stora G., François-Carcaillet F., Gilbert F., Poggiale J.-C., Mermillod-Blondin F., Desrosiers G., Vervier P., 2003. Macro-invertebrate functional groups in freshwater and marine sediments : a common mechanistic classification. *Vie Milieu* 53(4), 221-231.

Grasso F., Le Hir, P. Bassoulet, P., 2015. Numerical modelling of mixed-sediment consolidation. *Ocean Dyn.* 65, 607-616.

Grasso F., Verney R., Le Hir P., Thouvenin B., Schulz E., Kervella Y., Khojasteh I., Pour Fard, Lemoine J.P., Dumas F., Garnier V.. Suspended sediment dynamics in the macrotidal Seine estuary (France) - Part 1: *In situ* measurement analysis and numerical modeling of turbidity maximum dynamics. Submitted to *Journal of Geophysical Research*.

Guarini J.M., Blanchard, G.F., Gros, P., Gouleau, D., Bacher, C., 2000. Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 195, 291. 303.

Guarini, J.-M., Blanchard, G.F., Bacher, C., Gros, P., Riéra, P., Richard, P., Gouleau, D., Galois, R., Prou, J., Sauriau, P.-G. 1998. Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 166, 131-141.

Guarini J.-M., Sari, N., Moritz, C., 2008. Modelling the dynamics of the microalgal biomass in semi-enclosed shallow-water ecosystems. *Ecol. Modell.* 211, 267. 278.

Hanlon A. R. M., Bellinger B., Haynes K., Xiao G., Hofmann T.A., Gretz M.R., Ball A.S., Osborn A.M., Underwood G.J.C., et others. 2006. « Dynamics of extracellular polymeric substance (EPS) production and loss in an estuarine, diatom-dominated, microalgal biofilm over a tidal emersion-immersion period ». *Limnology and oceanography* 51 (1): 79-93.

Herman, P. M. J., Middelburg, J.J., van de Koppel, J., Heip, C.H.R., 1999. The ecology of estuarine macrobenthos. *Adv. Ecol. Res.* 29, 195-240.

Howarth R. W., Billen G., Swaney D., Townsend A., Jaworski N., Lajtha K., Downing J. A., Elmgren R., Caraco N., Jordan T., Berendse F., Freney J., Kudeyarov V., Murdoch P., Zhu Z. L., 1996. Regional nitrogen budgets and riverine N&P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: Natural and human influences. *Biogeochemistry* 35, 75-139.

Joensuu M., Pilditch C.A., Harris R., Hietanen S., Pettersson H., Norkko A. Sediment properties, biota, and local habitat structure explain variation in the erodibility of coastal sediments. *Limnology & Oceanography*, doi: 10.1002/lno.10622

Kristensen E. & Kostka J.E. (2005) Macrofaunal burrows and irrigation in marine sediment: microbiological and biogeochemical interactions. In *Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments*, Kristensen, E., Haese, R.R., and Kostka, J.E. (eds), *Coastal and Estuarine Studies* 60. American Geophysical Union, Washington DC., pp.125-157

Kristensen E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C., Banta, G., 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 446, 285. 302.



- Le Hir P., Monbet Y., Orvain F., 2007. Sediment erodability in sediment transport modelling : can we account for biota effects ? *Continental shelf Research* 27, 1116-1142.
- Le Hir P., Cann P., Jestin H., Waeles B., Bassoulet P. (2008). Erodibility of natural sediments: experiments on sand/mud mixtures from laboratory and field erosion tests. *Sediment and Ecohydraulics: In INTERCOH-2005*, T. Kusuda, H. Yamanishi, J. Spearman and J.Z. Gailani (Editors). 137-153.
- Le Hir P., Cayocca, F., Waeles, B., 2011. Dynamics of sand and mud mixtures: A multiprocess-based modelling strategy. *Cont. Shelf Res.* 31, 135. 149.
- 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 doctorat, Caen. 280 pp.
- 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.
- Lorenzen, C. (1967). Determination of chlorophyll and pheopigments: Spectrophotometric equations. *Limnol.Oceanogr.* 12:343-346.
- Lubarsky H. V, Hubas C., Chocholek M., Larson F., Manz W., Paterson D.M., Gerbersdor, S.U., 2010. The stabilisation potential of individual and mixed assemblages of natural bacteria and microalgae. *PloS one* 5, e13794.
- Maire O., Duchêne, J.-C., Bigot, L., Grémare, A., 2007. Linking feeding activity and sediment reworking in the deposit-feeding bivalve *Abra ovata* with image analysis, laser telemetry, and luminophore tracers. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 351, 139-150.
- Maire O., Lecroart, L., Meysman, F. Rosenberg, R. , Duchêne, J.C., Grémare, A., 2008. Quantification of sediment reworking rates in bioturbation research : A review. *Aquat. Biol.* 2: 219-238.
- Mariotti, G., Fagherazzi, S., 2012. Modeling the effect of tides and waves on benthic biofilms. *J. Geophys. Res.* 117.
- Massé, C., 2014. Effets de la bioturbation sur la diversité des communautés bactériennes du sédiment : approches expérimentale et in-situ : de *Melinna palmata* aux communautés de la vasière Ouest-Gironde. Bordeaux. <http://www.theses.fr/2014BORD0039>.
- McKew, B. T., Taylor, J.D., McGenity T.J., Underwood G.J. (2011). Resistance and resilience of benthic biofilm communities from a temperate saltmarsh to desiccation and rewetting. *The international society for microbial ecology journal*, 5, 30-41. Nature Publishing.
- Mehta A.J., Parchure T.M., Dixit J.G., Ariathurai R., 1982. Resuspension potential of deposited beds. In: Kennedy, V.S. (Ed.), *Estuarine comparisons*, Academic Press, New York, pp. 591-609.
- Méléder V, Barillé L, Launeau P, Carrère V, Rincé Y. 2003. Spectrometric constraint in analysis of benthic diatom biomass using monospecific cultures. *Remote Sen. Environ.* 88 (4), 386-400.
- Meybeck M., Lestel L., Bonte P., Moilleron R., Colin J.-L., Rousselot O., Herve D., de Ponteves C., Grosbois C., Thevenot D.R., 2007. Historical perspective of heavy metals contamination (Cd, Cr, Cu, Hg, Pb, Zn) in the Seine River basin (France) following a DPSIR approach (1950. 2005). *Science of the Total Environment* 375, 204-231.
- Migniot C., 1968. Etude des propriétés physiques de différents sédiments très fins et de leur comportement sous des actions hydrodynamiques. *Houille blanche* 7, 591-620.
- Morelle J., Clauquin P., Orvain F., soumis à Plos One. Microphytobenthic primary production estimation in heterogeneous mudflats in an anthropized estuary (Seine estuary, France).
- Nelder, J.A., Mead, R., 1965. A simplex method for function minimization. *Comput. J.* 7, 308-313.

- Orvain F., 2005. A model of sediment transport under the influence of surface bioturbation : generalisation to the facultative suspension-feeder *Scrobicularia plana*. Marine Ecology Progress Series 286: 43-56.
- Orvain F., Galois R., Barnard C., Sylvestre A., Blanchard G., Sauriau P.-G., 2003a. Carbohydrate Production in Relation to Microphytobenthic Biofilm Development: An Integrated Approach in a Tidal Mesocosm. Microbial Ecology 45 (3): 237-51. doi:10.1007/s00248-002-2027-7.
- Orvain F, Lefebvre S., Montepini J., Sébire M., Gangnery A., Sylvand. B., 2012a. Spatial and Temporal Interaction between Sediment and Microphytobenthos in a Temperate Estuarine Macro-Intertidal Bay. Marine Ecology Progress Series 458 : 53-68. doi:10.3354/meps09698.
- Orvain F., Le Hir P., Sauriau P.-G., 2003b. A model of fluff layer erosion and subsequent bed erosion in the presence of the bioturbator, *Hydrobia ulvae*. Journal of Marine Research 61 (6): 821-49.
- Orvain F., Le Hir P., Sauriau P.-G., Lefebvre S., 2012b. Modelling the effects of macrofauna on sediment transport and bed elevation: application over a cross-shore mudflat profile and model validation. Estuarine Coastal and Shelf Science, 108, 64-75
- Orvain F., Guizien K., Lefebvre S., Bréret M., Dupuy C., 2014. Relevance of Macrozoobenthic Grazers to Understand the Dynamic Behaviour of Sediment Erodibility and Microphytobenthos Resuspension in Sunny Summer Conditions. Journal of Sea Research 92: 46-55. doi:10.1016/j.seares.2014.03.004.
- Orvain F, Sauriau PG (2002). Environmental and behavioural influences of crawling activity of *Hydrobia ulvae*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 272, 191-216.
- Orvain F, Sauriau PG, Le Hir P, Guillou G and Paillard M (2007). Biological effects on spatio-temporal variations of sediment erodibility on an intertidal mudflat of the Bay of Marennes-Oléron (France). Continental Shelf Research, 27, 8, 1153-1173.
- Orvain F., Sauriau P.-G., Sygut A., Joassard L., Le Hir P., 2004. Roles of *Hydrobia ulvae* bioturbation and the physiological stage of microphytobenthic mats in resuspended sediment and pigment fluxes. Marine Ecology Progress series, 278, 205-223.
- Panagiotopoulos, I., Voulgaris, G., Collins, M.B., 1997. The influence of clay on the threshold of movement of fine sandy beds. Coastal Engineering 32, 19. 43.
- Partheniades E., 1965. Erosion and deposition of cohesive soils. J. Hydr. Div. ASCE 91, 105-139.
- Passarelli C. 2013. Composition, rôles et devenir des exopolymères dans les biofilms des sédiments marins côtiers. Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Passarelli C., Hubas C., Segui N.S., Grange J., Meziane T., 2012. Surface Adhesion of Microphytobenthic Biofilms Is Enhanced under *Hediste Diversicolor* (O.F. Müller) Trophic Pressure. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 438 (décembre): 52-60. doi:10.1016/j.jembe.2012.10.005.
- Perkins R.G., Underwood G.J.C., Brotas V., Snow V., Jesus B., Ribeiro L., 2001. Responses of microphytobenthos to light: primary production and carbohydrate allocation over an emersion period. Mar. Ecol. Prog. ser. 223, 101-112.
- Pierre G., Graber M., Orvain F., Dupuy C., Maugard T., 2010. Biochemical Characterization of extracellular polymeric substances extracted from an intertidal mudflat using a cation exchange resin. Biochemical systematic and Ecology, 38, 917-923.
- Rakotomalala C., Grangeré K., Ubertini M., Forêt M., Orvain F., 2015. Modelling the Effect of *Cerastoderma Edule* Bioturbation on Microphytobenthos Resuspension towards the Planktonic Food Web of Estuarine Ecosystem. Ecological Modelling 316: 155-67. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.08.010.
- Rueda J., Smaal A., Scholten H., 2005. A growth model of the cockle (*Cerastoderma edule* L.) tested in the Oosterschelde estuary (The Netherlands). J. Sea Res. 54, 276. 298.

- Solan M. & Wigham, B.D., 2005. Biogenic particle reworking and bacterial-invertebrate interactions in marine sediments. In *Interactions between macro-and microorganisms in marine sediment*, Kristensen, E., Haese, R.R., and Kostka, J.E. (eds), Coastal and Estuarine Studies 60. American Geophysical Union, Washington DC. pp. 105-124
- Soulsby R., 1983. The bottom boundary layer of shelf seas. In: John, B. (Ed.), *Physical Oceanography of Coastal and Shelf Seas*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Stabili, L., Schirosi, R., Di Benedetto, A., Merendino, A., Villanova, L., Giangrande, A., 2011. First insights into the biochemistry of *Sabella spallanzanii* (Annelida: Polychaeta) mucus: a potentially unexplored resource for applicative purposes. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 91, 199. 208.
- Sutherland T. F., C. L. Amos, Grant J., 1998. The effect of buoyant biofilms on the erodibility of sublittoral sediments of a temperate microtidal estuary. *Limnology and Oceanography* 43 (2): 225-35.
- Serôdio J., da Silva J.-M., Catarino F., 1997. Non destructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using *in vivo* chlorophyll a fluorescence. *J. Phycol.* 33, 542-553.
- Takahashi E, Ledauphin J, Goux D, Orvain F (2009). Optimising extraction of extrapolymeric substances (EPS) from benthic diatoms : comparison of the efficiency of six EPS extraction methods, *Marine and Freshwater Research*, 60, 1-10.
- Tolhurst T.J., Jesus B, Brota V, Paterson D.M., 2003. Diatom migration and sediments armouring - an example from the Tagus Estuary, Portugal. *Hydrobiologia* 503, 183-193.
- Tolhurst, T.J., Black, K.S., Shayler, S.A., Mather, S., Black, I., Baker, K. et al., 1999. Measuring the in situ shear stress of intertidal sediments with the cohesive shear stress (CSM). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49, 281-294.
- Tolhurst, T.J., Watts, C.W., Vardy, S., Saunders, J.E., Consalvey, M.C., Paterson, D.M., 2008. The effects of simulated rain on the erosion threshold and biogeochemical properties of intertidal sediments. *Continental Shelf Research* 28, 1217. 1230.
- Ubertini M, Lefebvre S, Gangnery A, Grangeré K, Le Gendre R, Orvain F (2012). Spatial variability of benthic-pelagic coupling in an estuary ecosystem: Consequences for microphytobenthos resuspension phenomenon. *PLoS ONE* 7(8): e44155. doi:10.1371/journal.pone.0044155
- Ubertini, M, Lefebvre S., Rakotomalala C., Orvain F. 2015. Impact of Sediment Grain-Size and Biofilm Age on Epipellic Microphytobenthos Resuspension. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 467: 52-64. doi:10.1016/j.jembe.2015.02.007.
- Van de Koppel J. H., 2001. Do alternate stable states occur in natural ecosystems? Evidence from a tidal flat. *Ecology* 82, 3449-3461
- Van Prooijen B.C., Montserrat F., Herman P.M.J., 2011. A process-based model for erosion of *Macoma balthica*-affected mud beds. *Cont. Shelf Res.* 31, 527. 538
- Weerman E. J., J. Van Belzen, M. Rietkerk, S. Temmerman, S. Kéfi, P. M. J. Herman, et J. Van de Koppel. 2012. Changes in diatom patch-size distribution and degradation in a spatially self-organized intertidal mudflat ecosystem. *Ecology* 93 (3): 608-18.
- Willows R. I., Widdows J., Wood R.G., 1998. Influence of an infaunal bivalve on the erosion of an intertidal cohesive sediment: a flume and modeling study. *Limnology and Oceanography* 43 (6): 1332-43.
- Wood R., Widdows J., 2002. A model of sediment transport over an intertidal transect, comparing the influences of biological and physical factors. *Limnol. Oceanogr.* 47, 848. 855.





ANNEXE 1: MESURES EXPERIMENTALES DE COEFFICIENT DE BIODIFFUSION DE LA COQUE CERASTODERMA EDULE

(en collaboration avec **Olivier Maire**, station marine d'Arcachon, UMR EPOC)

La méthodologie suivie est proche de celle employée pour déterminer les coefficients de biodiffusion (mélange sédimentaire aléatoire) pour d'autres bivalves comme *Abra alba* dans différentes conditions environnementales (Maire et al 2008). Les organismes ont été placés en eau courante (faible débit) dans des tubes de 9 cm rempli de sédiment de type mélange sablo-vaseux prélevé en baie des Veys à la pointe de Brévand. Trois échantillons ont été préparés et les animaux ont été laissés en incubation pendant 6 jours dans le système avec un apport d'eau de mer non filtrée (bassin d'Arcachon) après avoir déposé une couche de luminophore en surface. Les luminophores (ECO-TRACE, environmental tracing system, densité = 2.5 g/cm³, diamètre = 35 µm) ont été placés pour recouvrir le sédiment avec une quantité de 16% du volume de la section de surface (0.5 cm). Pour chacun des 3 échantillons, 5 coques étaient placés par échantillon sur une surface de 70 cm² en les classant en fonction de la taille (échantillon A : L < 5mm ; échantillon B : 0.5 cm < L < 2 cm ; échantillon C : L > 2cm).

Les échantillons (9 cm de diamètre) ont été sectionnés frais au bout des 6 jours avec une résolution verticale tous les 0.5 cm de 0 à 2.5 cm et lyophilisés. On pèse 4g environ de sédiment éparpillé dans une boîte de pétri (diamètre de 5 cm) et photographie avec un NIKON D100 (Maire et al 2007). L'analyse d'image permet d'évaluer la proportion de pixel correspondant au luminophore par rapport à la surface totale. Le modèle de biodiffusion verticale (exponentiel) est le suivant :

$$\frac{C}{C_0} = e^{-\frac{z}{D}} + \frac{C_0}{C_0}$$

Les calculs de coefficient de biodiffusivité ont été réalisés en résolvant cette équation avec les paramètres correspondant aux mesures grâce à un script MATLAB avec une méthode de minimisation d'un critère des moindres carrés. Par exemple, nos mesures ont révélé que 98 % des luminophores ajoutées en surface étaient toujours dans le premier demi-centimètre après 6 jours pour la plus petite classe de taille d'animaux (Tableau A2-1). Les coques ont par ailleurs été mesurées au pied à coulisse et pesées après passage à l'étuve pendant 3 jours à 60°C (Tableau A2-1).



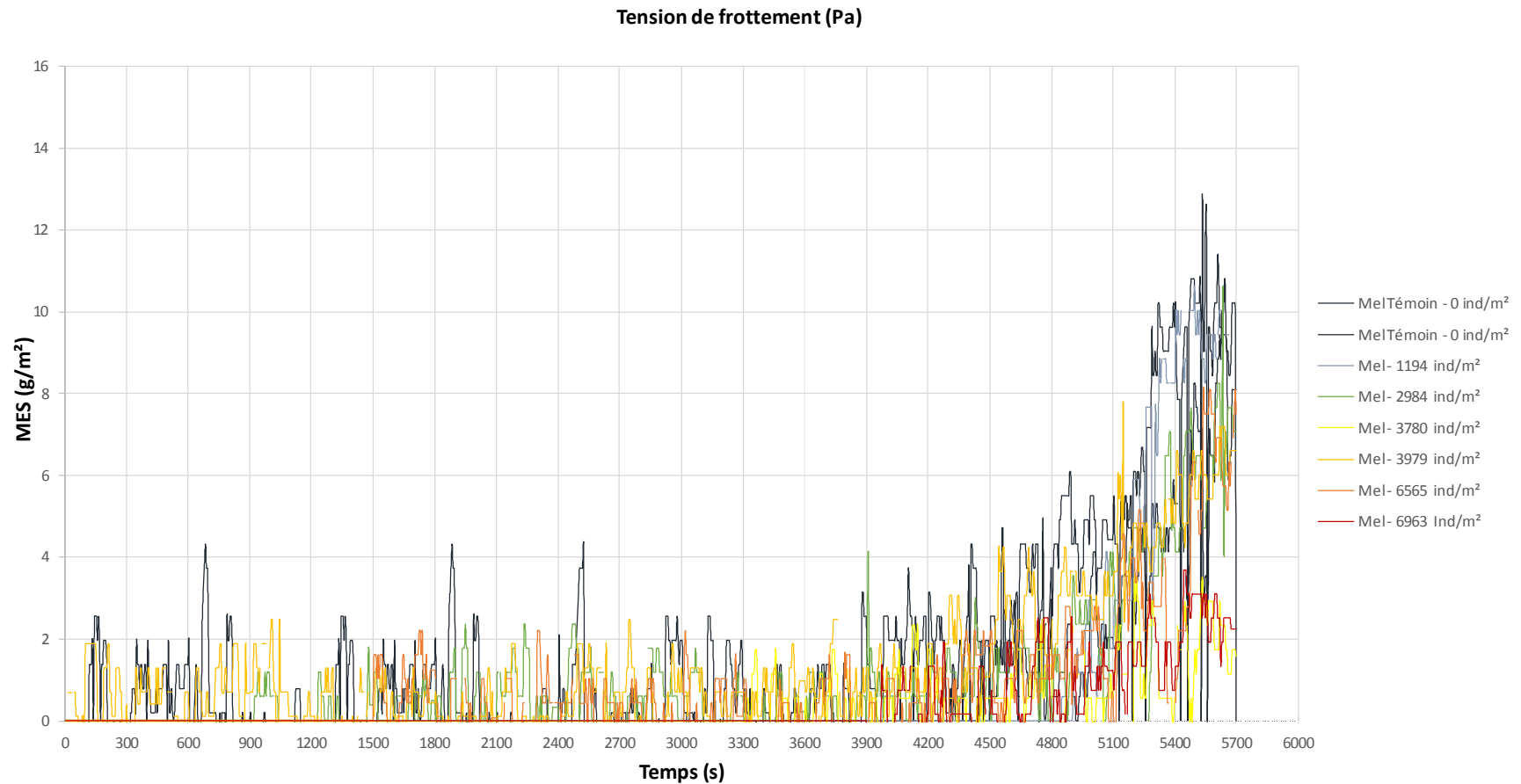
Tableau A1-1 : Les résultats biométriques de la population de coques et les résultats de la distribution verticale des luminophores

		A (petites)	B (moyennes)	C (grandes)
Surface (cm ²)		70		
Largeur médiane des coques (mm)		9.02 ± 1.86	20.64 ± 0.87	27.94 ± 1.94
Nombre de coques par échantillon		5	5	5
Biomasse de coques cumulée (g DW)		0.0774	0.831	2.064
Section du profil vertical	0-0.5 cm	98.8 %	60.8 %	63.31
	0.5-1 cm	1.1	35 %	29.02
	1 . 1.5 cm	0.1	3.7 %	7.01
	1.5 . 2 cm	0	0.1 %	1.47
	2 . 2.5 cm	0	0 %	0.17
	2.5 . 3 cm	0	0 %	0
Db (cm ² /an)		1.71	10.88	10.21 (non retenu)
Db (cm ² /an/gAFDW)		<u>17.6</u>		

Les valeurs obtenues avec les plus grandes coques (C) n'ont pas été retenues car un artefact est associé à la densité très forte dans le système expérimental qui fait que les animaux les uns sur les autres ne bougeaient plus autant que dans un milieu naturel. Les résultats de cet échantillon n'ont pas été considérés pour estimer le rapport biodiffusivité / Biomasse. Les valeurs de Db trouvées de 1.71 cm²/an et 10.88 cm²/an ce qui est relativement élevé par rapport à des valeurs obtenues pour d'autres bivalves dans la littérature, comme *Abra alba* (Db = 22.7 cm²/an; Maire et al 2007), *Ruditapes decussatus* (Db = 0.51 cm²/an ; François et al, 1999) ou *Venerupis aurea* (Db = 0.27 cm²/an; François et al, 1999). Les suspensivores sont plutôt considérés comme peu actifs en termes de déplacement et de remaniement sédimentaire. Les coques sont cependant très actives dans cette étude en termes de déplacement avec des valeurs de Db pouvant atteindre près de 11 cm²/an, ce qui est plus élevé que celle retenue pour certains bivalves déposivores. Il est probable que l'activité trophique de type « foraging stratégie » associée à un type de « jardinage écologique » expliquerait que l'énergie dépensée dans les mouvements bioturbateurs lui permet de mieux profiter de la ressource trophique d'origine microphytobenthique en stimulant à la fois la production la croissance des biofilms et leur resuspension. La valeur finale de 17.6 cm²/an/g_{DW} de coques a été appliquée pour estimer des valeurs relatives pour différentes biomasses maximales de coques caractéristiques de la baie des Veys dans les simulations de la discussion générale.

ANNEXE 2-A: EVOLUTION DES MASSES ERODEES (MES) EN FONCTION DE LA DENSITE D'ANIMAUX, POUR L'ESPECE MELINNA PALMATA.

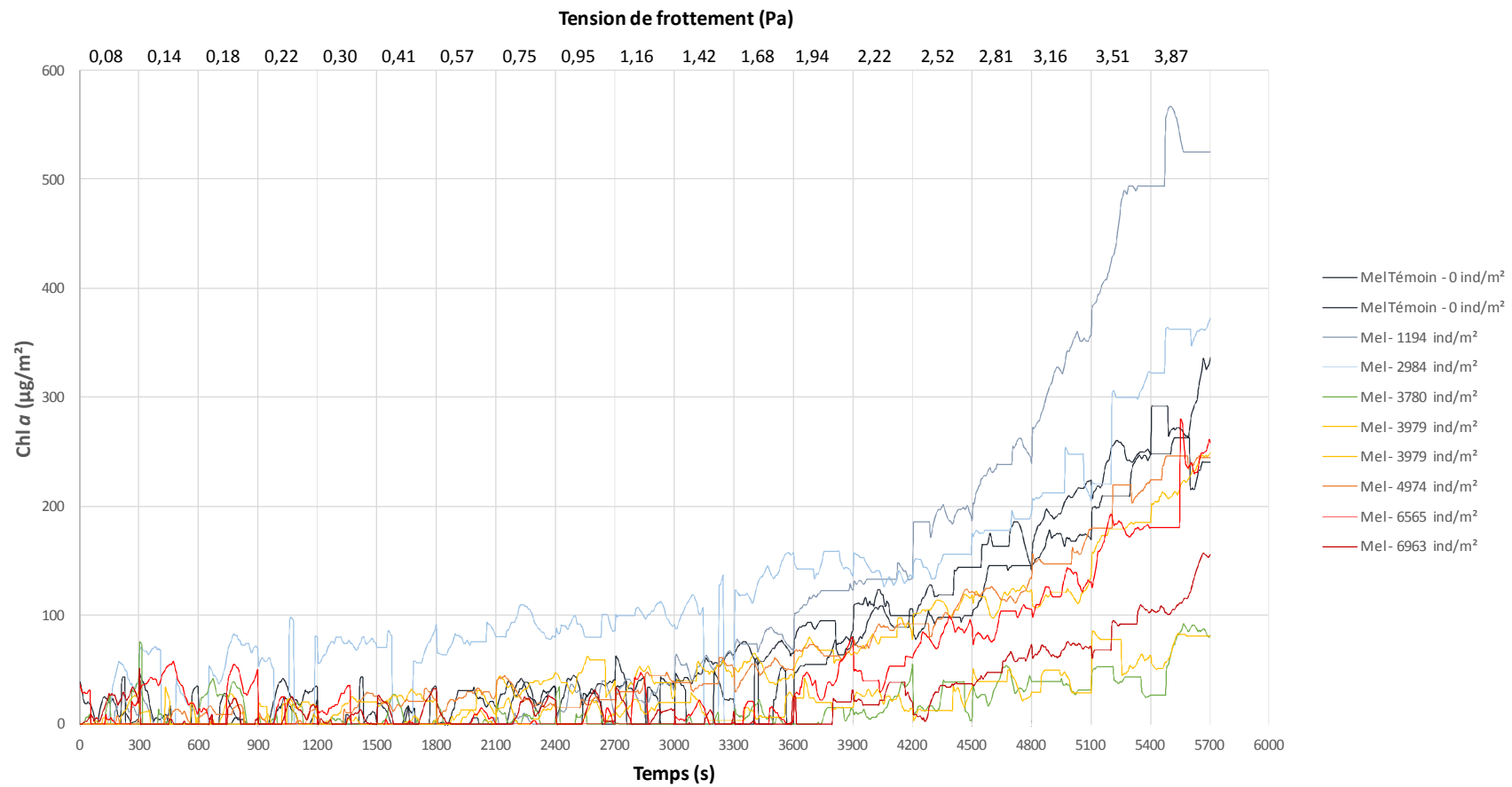
Evolution des masses érodées (SPM) en $g.m^{-2}$ au cours du temps (échelle du bas, un palier = 300 secondes), en fonction de la tension de frottement moyenne par palier (échelle du haut) et en fonction de la densité d'animaux, pour l'espèce *Melinna palmata*.



ANNEXE 2-B: EVOLUTION DES MASSES ERODEES (CHL A) EN FONCTION DE LA DENSITE D'ANIMAUX, POUR L'ESPECE MELINNA PALMATA.

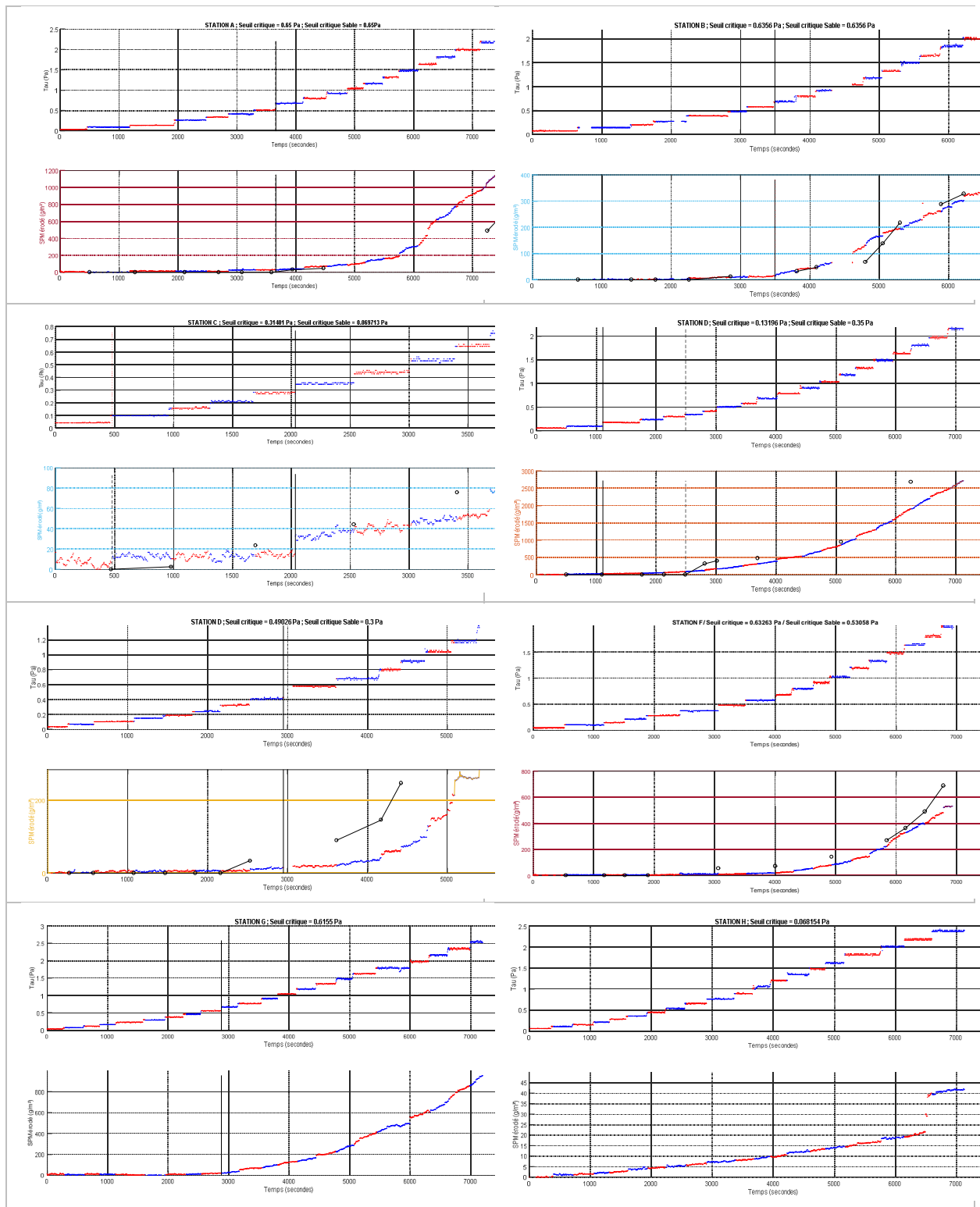
ANNEXE 2: B) Evolution des masses érodées (Chl *a*) en g.m² au cours du temps (échelle du bas, un palier = 300 secondes), en fonction de la tension de frottement moyenne par palier (échelle du haut) et en fonction de la densité d'animaux, pour l'espèce *Melinna palmata*.





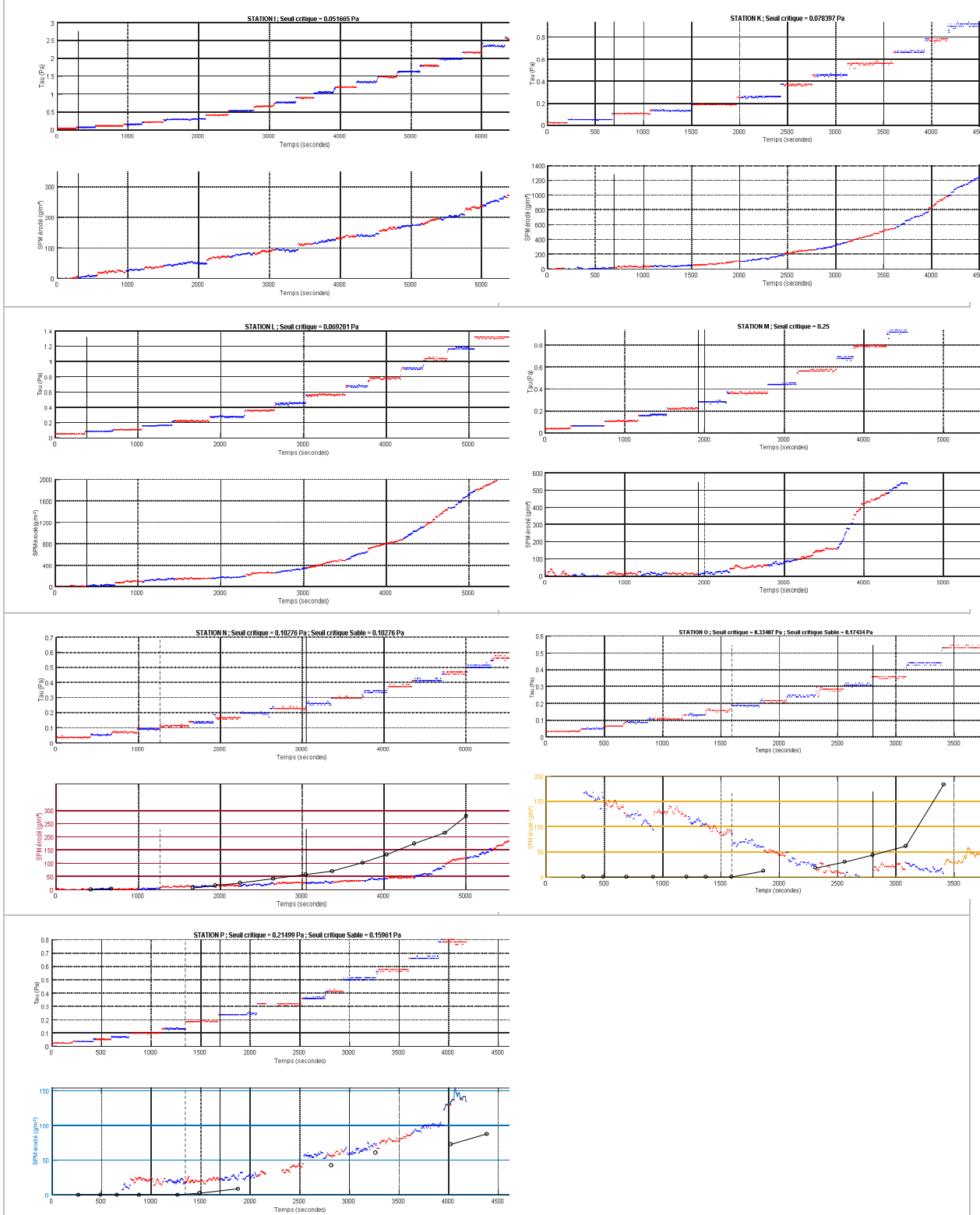
ANNEXE 3: RESULTATS D'ERODIMETRIE DES STATIONS A, B, C, D, E, F, G ET H

Résultats d'érodimétrie des stations A, B, C, D, E, F, G et H avec les cinétiques de tension de frottement et de turbidité. Le forçage hydrodynamique appliqué est montré à chaque fois sur le diagramme du haut alors que la cinétique d'érosion des matières en suspension (SPM en $g.m^{-2}$) est montrée avec une alternance de paliers bleus et rouges dans le diagramme du bas. L'érosion de la fraction sableuse (sur les stations A, B, C, D, E et F) est également illustrée par des marqueur noirs. Les barres verticales montrent la détermination du seuil critique pour l'érosion de la vase (ligne verticale noire) ou du sable (en tireté).



ANNEXE 3: RESULTATS D'ERODIMETRIE DES STATIONS I, K, L, M, N, O ET P

Résultats d'érodimétrie des stations I, K, L, M, N, O et P avec les cinétiques de tension de frottement et de turbidité. Le forçage hydrodynamique appliqué est montré à chaque fois sur le diagramme du haut alors que la cinétique d'érosion des matières en suspension (SPM en $g.m^{-2}$) est montrée avec une alternance de paliers bleus et rouges dans le diagramme du bas. L'érosion de la fraction sableuse (seulement pour les station N, O et P du secteur d'Honfleur) est également illustrée par des marqueur noirs. Les barres verticales montrent la détermination du seuil critique pour l'érosion de la vase (ligne verticale noire) ou du sable (en tireté).



POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

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

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

Orvain F. (coord.), Le Hir P., Méléder V., Lesourd S., Dancie C., Israël S., Morelle J., 2018. Projet BARBES « Associations Biologiques en relation avec le transport sédimentaire : développement d'un modèle de bioturbation par les ingénieurs d'écosystèmes en estuaire de Seine ». Rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 123 p.

Le GIP Seine-Aval ne saurait être tenu responsable d'événements 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 :

