

# Ecologie du copépode *Eurytemora affinis*

Une espèce au centre du réseau trophique estuarien

Coordinateurs  
Sami Souissi  
& David Devreker



**Seine-Aval**  
GROUPEMENT D'INTÉRÊT PUBLIC



# Ecologie du copépode

# *Eurytemora affinis*

Une espèce au centre du réseau trophique estuarien

Coordinateurs : Sami Souissi<sup>1</sup> & David Devreker<sup>1</sup>

Auteurs : David Devreker<sup>1</sup>, Joëlle Forget-Leray<sup>2</sup>, Sami Souissi<sup>1</sup>

Contributeurs : Anissa Ben Radhia-Souissi<sup>1</sup>, Céline Boulangé-Lecomte<sup>2</sup>, Hélène Budzinski<sup>3</sup>, Kévin Cailleaud<sup>4</sup>, Céline Dégremont<sup>5</sup>, Cédric Fisson<sup>5</sup>, Olivier Glippa<sup>1</sup>, Benoit Xuereb<sup>2</sup>

1 - Université de Lille 1, UMR CNRS 8187 LOG

2 - Université du Havre, EA 3222 LEMA

3 - Université de Bordeaux 1, UMR CNRS 5805 EPOC

4 - Total Petrochemicals, Pôle recherche et développement, Service environnement

5 - GIP Seine-Aval

«L'ensemble des photos éditées dans ce fascicule de D. Devreker, O. Glippa et S. Souissi ont été réalisées au sein du laboratoire UMR CNRS 8187 LOG de Wimereux que nous remercions.»

## Sommaire

<b>Introduction - Le zooplancton, les copépodes : petit lexique</b>	<b>4</b>	<b>Partie 3. Rôle écologique du copépode <i>Eurytemora affinis</i> dans l'estuaire de la Seine</b>	<b>24</b>
<b>Partie 1. Le copépode <i>Eurytemora affinis</i> : une espèce emblématique des écosystèmes estuariens</b>	<b>7</b>	<b>7. Ecologie d'<i>Eurytemora affinis</i> dans l'estuaire de la Seine</b>	<b>24</b>
<b>1. Caractéristiques morphologiques du cycle de vie d'<i>E. affinis</i></b>	<b>7</b>	7.1. <i>E. affinis</i> et la marée - les mécanismes de maintien de la population dans l'estuaire de la Seine en période printanière (maximum de densité)	24
1.1. Phylogénie du copépode <i>E. affinis</i>	7	7.1.1. Structure de la population	24
1.2. Détails du cycle de vie	7	7.1.2. Mécanismes de maintien, bénéfiques et coûts	25
1.3. Morphologie d'un calanoïde type	7	7.1.3. Sex-ratio et rapport 'femelle ovigère : femelle non ovigère'	27
<b>2. Répartition géographique d'<i>Eurytemora affinis</i> dans l'hémisphère nord</b>	<b>8</b>	7.2. Variabilité saisonnière de la structure de la population d' <i>E. affinis</i> et cas particulier de l'année 2005	28
<b>3. Etude théorique des paramètres du cycle de vie chez les copépodes</b>	<b>11</b>	7.2.1. Structure et densité de population	28
3.1. Méthodes d'étude	11	7.2.2. Compétition avec <i>Acartia</i> sp.	30
3.2. Développement et croissance	11	7.3. Rôle d' <i>Eurytemora affinis</i> dans l'écosystème de l'estuaire de la Seine	30
3.3. Reproduction	12	<b>8. Bioaccumulation, transfert et effets des contaminants organiques sur <i>Eurytemora affinis</i></b>	<b>32</b>
3.4. La mortalité	13	8.1. Importance de la marée	32
<b>4. <i>Eurytemora affinis</i> et son milieu, les forçages environnementaux naturels et anthropiques</b>	<b>13</b>	8.1.1. Cycle biogéochimique des PCB et HAP	32
4.1. Hydrodynamisme, turbidité et salinité	14	8.1.2. Analyse des risques liés à la disponibilité des HAP et PCB pour <i>E. affinis</i>	34
4.2. La température	16	8.2. Cycle biogéochimique des HAP, PCB et des Alkylphénols présents en Estuaire de Seine à l'échelle saisonnière	36
4.3. L'influence des activités humaines sur la morphologie et la pollution de l'estuaire	17	<b>9. Effets de la température et de la salinité sur les traits de cycle de vie d'<i>E. affinis</i> - étude au laboratoire</b>	<b>37</b>
<b>Partie 2. Méthodologies adaptés au zooplancton estuarien</b>	<b>19</b>	9.1. Effet de la température et de la salinité sur le déroulement du cycle de vie d' <i>E. affinis</i>	37
<b>5. Approche <i>in situ</i></b>	<b>19</b>	9.1.1. Le développement post-embryonnaire	37
5.1. Choix de la méthode et zone de prélèvements	19	9.1.2. La reproduction	38
5.1.1. La marée	19	9.2. Effet de la qualité de la nourriture sur la mortalité	39
5.1.2. La saisonnalité	19	9.3. Effets de la salinité et de la température sur le stress physiologique	40
5.2. Le matériel utilisé	19	<b>10. Effets des contaminants organiques présents en Seine - étude en laboratoire</b>	<b>42</b>
5.3. Comptage et détermination des différents stades de développement d' <i>E. affinis</i>	19	10.1. Transfert des contaminants	42
5.4. Mesure des contaminants et biomarqueur de l'activité enzymatique	19	10.1.1. Transfert de contaminants hydrophobes de la phase dissoute vers <i>E. affinis</i>	42
<b>6. Approche expérimentale</b>	<b>20</b>	10.1.2. Transferts de contaminants de type perturbateur endocrinien de la phase dissoute vers <i>E. affinis</i>	43
6.1. Les cultures	20	10.2. Modification de l'expression protéique d' <i>E. affinis</i> en réponse à des stress chimiques	44
6.1.1. Nourrir le zooplancton : les cultures d'algues	20		
6.1.2. Les cultures de copépodes	20		
6.2. Expériences en laboratoire	21		
6.2.1. Approche en batch	21		
6.2.2. Approche individuelle	21		
6.2.3. Comportement natatoire	21		
6.2.4. Expression protéique	22		
6.2.5. Cinétique de bioaccumulation	22		



10.3. Modification du comportement natatoire en réponse à des stress chimiques	44	<b>Encarts</b>	
<b>11. Modélisation individu-centrée de la population d'<i>E. affinis</i> à différentes échelles</b>	<b>46</b>	- Identification des stades de développement	9
<b>Conclusion</b>	<b>47</b>	- L'hydrodynamisme dans un estuaire	14
<b>Références bibliographiques</b>	<b>48</b>	- <i>Eurytemora affinis</i> : une espèce euryhaline et eurytherme	17
<b>Glossaire</b>	<b>55</b>	- Zoom sur les cultures d'algue en laboratoire	23
		- Les autres espèces zooplanctoniques importantes de l'estuaire	33
		- Principe de l'indice basé sur la survie des nauplii	39

## Introduction

### Le zooplancton, les copépodes : petit lexique

L'étymologie du mot plancton provient du grecque πλανκτός / planktós qui signifie errant. Le plancton a été décrit pour la première fois par le grec Homère qui observa les êtres vivants errant à la surface de l'eau. Par opposition au necton (poissons, invertébrés, etc.), le plancton est la fraction vivante aquatique dont l'activité natatoire\* n'est pas suffisante pour lutter contre les courants (le seston comprend toutes les particules, vivantes ou non, dérivantes avec les courants) (Figure 1). Le plancton est composé d'une partie végétale, le phytoplancton, représenté par les algues unicellulaires (par opposition aux algues macrophytes ancrées dans le substrat) et d'une partie animale, le zooplancton. Le zooplancton constitue le principal compartiment animal aquatique en termes de biomasse et de diversité (Mauchline, 1998). Il comporte un grand nombre d'espèces appartenant à de nombreux taxons différents. Certaines de ces espèces sont planctoniques toute leur vie, on parle alors d'espèces holoplanctoniques, comme les crustacés planctoniques, les cténaïres, les salpes, les chétognathes, certains mollusques, céphalopodes, vers polychètes et méduses. D'autres espèces aquatiques ont un cycle de vie passant par une phase planctonique, souvent à l'état larvaire, et une phase benthique (cycle benthopélagique) ou nectonique, souvent à l'état adulte comme les larves de poissons, de cnidaire, d'échinoderme (larve pluteus), d'annélide (larve trochophore), de mollusque (larve véligère et trochophore) et de crustacé benthique (larve zoé et mégalope) ; on parle d'espèces méroplanctoniques (Figure 2).

Le plancton est classé en fonction de la taille des espèces qui le composent :

Mégazooplancton (20-200 cm), constitué par les grosses espèces (méduses).

Macrozooplancton (2-20 cm), mysidacé, crevettes décapodes...

Mésozooplancton (0,2 mm-2 cm), copépodes, cladocère, juvéniles de mysidacés...

Microzooplancton (20-200 μm), larves nauplii, pluteus, trochophore et véligère, rotifères...

Les tailles inférieures aux organismes microzooplanctoniques sont principalement représentées par le phytoplancton, les bactéries et les virus. Une même espèce peut passer par plusieurs stades différents pendant son développement en fonction de la taille relative de sa(s) larve(s).

Parmi les taxons composant le zooplancton, le sous-embouchement des Crustacés est celui qui montre la plus grande diversité d'espèces avec la plus forte biomasse et la sous-classe des copépodes en représente la majeure partie. Humes (1994) a estimé à 11500 le nombre d'espèces de copépodes décrites à la fin des années 1993, réparties en 10 ordres, 200 familles et 1650 genres (voir classification, Figure 3) et estime que seules 15% des espèces existantes sont connues. Certains ordres se sont adaptés à des types d'habitats spécifiques (Boxshall et Halsey, 2004) : marin, saumâtre, eau douce, eau profonde, cave, systèmes karstiques et à différents modes de nutrition : omnivore, prédateur,

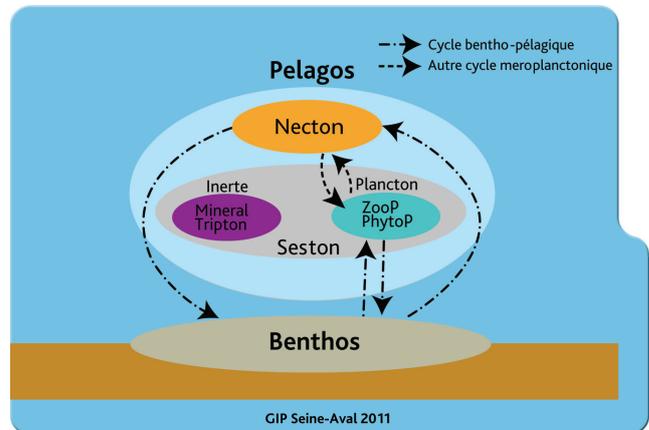


Figure 1. Compartimentations des différents groupes d'organismes vivants dans la masse d'eau et le substrat.

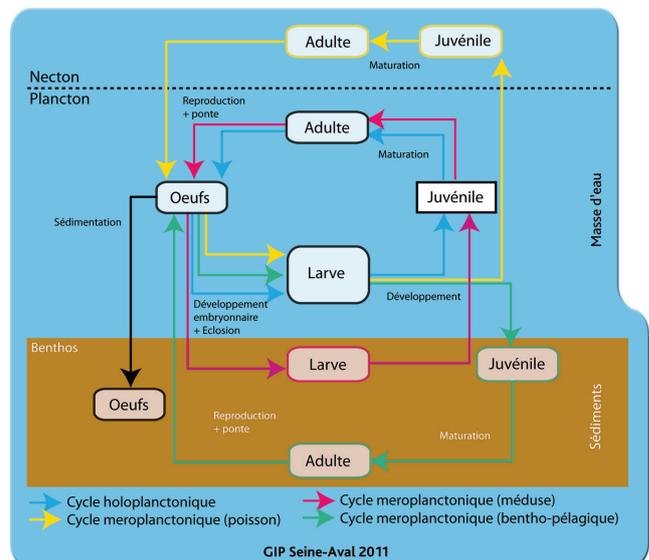


Figure 2. Cycles de vie des organismes planctoniques (holoplancton) ou présentant une phase planctonique (méroplancton).

phytoplanctonophage ou même parasite (Figure 3). En cela, l'ordre des Calanoïdes, essentiellement omnivore et phytoplanctonophage, joue un rôle majeur dans les chaînes trophiques aquatiques et inclue les espèces de copépodes les plus abondantes sur la planète en milieu marin et saumâtre. (Une description très détaillée de la phylogénie des copépodes et leur répartition est donnée dans Mauchline (1998) ou sur le site de l'observatoire de Banyuls (<http://copepodes.obs-banyuls.fr/index.php>).

Dans les écosystèmes estuariens, le zooplancton est compartimenté en fonction des masses d'eaux qu'il représente. Ainsi, dans un même écosystème, se trouvent des espèces marines, dulçaquicoles et typiquement estuariennes réparties en différents écotones selon un gradient de salinité variable dans le temps et l'espace en fonction de la marée, mais aussi des saisons. Dans ces systèmes hautement variables et stressants pour les organismes tributaires des courants de marée (forte variabilité des paramètres physico-chimiques à l'échelle de l'heure), le zooplancton montre certaines adaptations

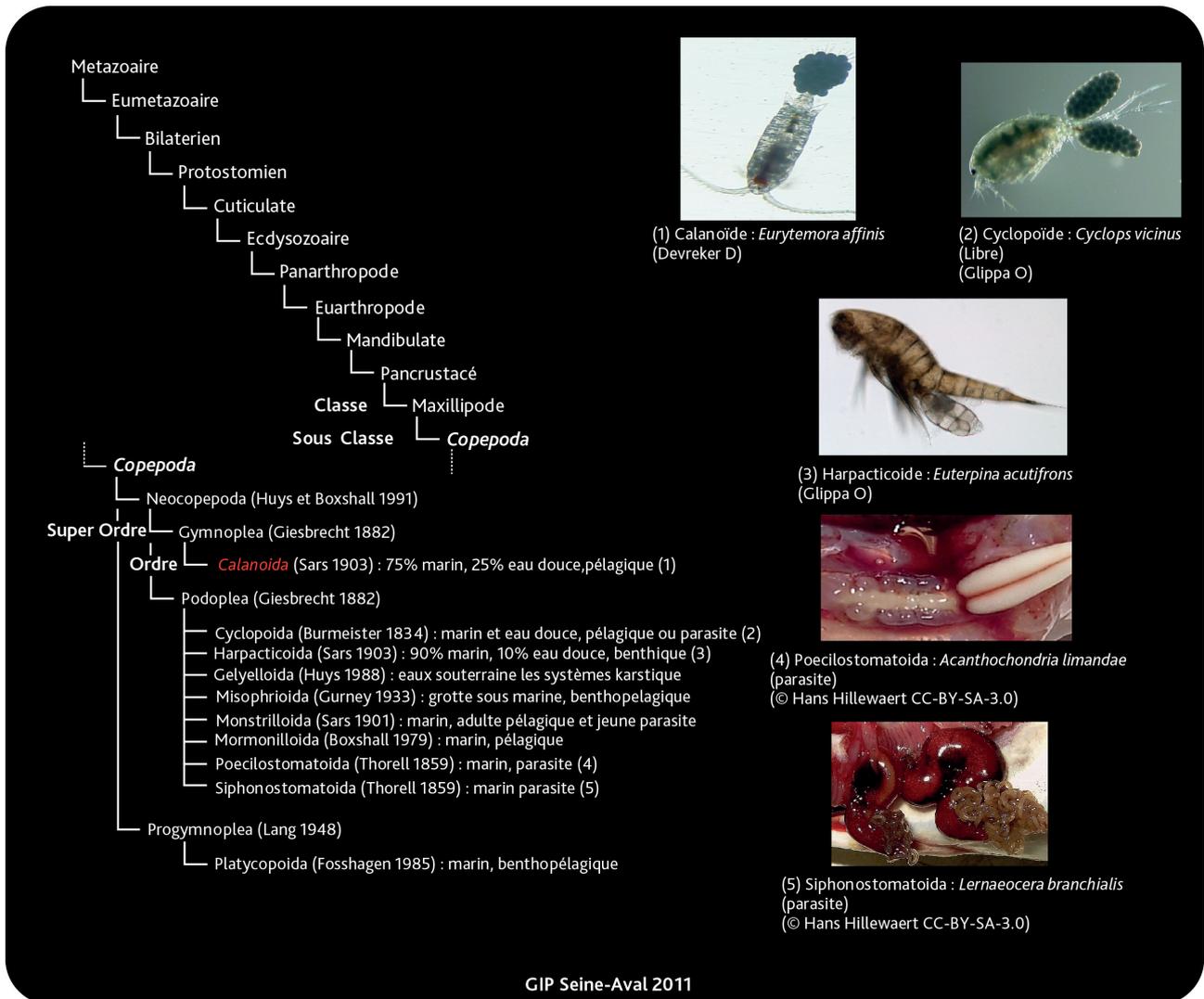


Figure 3. Phylogénie classique des copépodes avec photos d'espèces appartenant aux principales familles.

physiologiques et comportementales qui lui permettent d'y survivre. Ces adaptations diffèrent en fonction des estuaires et de leurs conditions hydrologiques spécifiques, mais aussi des espèces zooplanctoniques considérées.

*Eurytemora affinis* (Voir encart «Identification des stades de développement» p9) est l'espèce planctonique ayant la plus forte densité dans la partie oligo-mésohaline de l'estuaire de la Seine et cela durant la majeure partie de l'année (hors période estivale). De par cette abondance et l'hétérogénéité de la taille de ses stades de développement (Voir encart «Identification des stades de développement» p9), elle représente une source de nourriture majeure pour de nombreuses espèces de l'estuaire comme les mysidacés, les larves et adultes de poissons dont certains ont un intérêt commercial. Comparativement aux autres estuaires Européens et Nord-Américains, les travaux menés sur *E. affinis* et le zooplancton en général y sont récents. La dynamique des édifices biologiques de l'estuaire de la Seine, y compris celle d'*E. affinis*, a été étudiée au cours de la première phase du programme scientifique Seine-Aval (Mouny, 1998 ; Mouny & Dauvin, 2002) et a révélé pour la première fois l'importance trophique du copépode *E. affinis* dans l'estuaire de la Seine. Ces travaux ont porté

sur la dynamique de population *in situ* de l'espèce et il a fallu attendre 2002 en écotoxicologie (Forget *et al.*, 2002) et 2004 en écologie (Devreker *et al.*, 2004) au cours des phases 2 et 3 du Programme Seine-Aval pour voir les premières expériences réalisées en laboratoire sur cette population. Depuis, de nombreuses thématiques ont été abordées pour étudier cette espèce dans l'estuaire de la Seine.

Ainsi, les travaux sur l'écologie du copépode *E. affinis* dans l'estuaire de la Seine ont été amorcés dans le Programme Seine-Aval 3, en collaboration entre le laboratoire LOG (Laboratoire d'Océanographie et Géosciences) de Wimereux, le LEMA (Laboratoire d'Ecotoxicologie en Milieu Aquatique) du Havre et le LPTC (Laboratoire de Physico- et Toxico-Chimie de l'Environnement) de Bordeaux permettant ainsi une approche pluridisciplinaire écologique et écotoxicologique, *in situ* et expérimentale de cette espèce. Une grande partie de ces travaux a été dédiée à l'étude des effets des facteurs de stress naturels et anthropiques sur *E. affinis*. L'état de stress des organismes peut être observé à différents plans d'organisation : de la molécule à l'écosystème; les effets sur un plan d'organisation sont toujours précédés d'un effet sur le plan inférieur.

Différentes techniques permettent d'observer et de quantifier les effets de ces facteurs de stress : utilisation de biomarqueurs d'activité enzymatique, observation de l'expression protéomique des cellules, effet sur le cycle de vie et sur le comportement natatoire. Ainsi, une première approche *in situ* a permis de déterminer les interactions entre *E. affinis* et son milieu (paramètres environnementaux et polluants organiques) à différentes échelles spatio-temporelles, notamment l'échelle de la marée qui s'est révélée la plus pertinente (Devreker *et al.*, 2008; Cailleaud *et al.*, 2009). Les différents travaux en laboratoire ont montré les capacités de production de cette espèce ainsi que les différents détails de son cycle de vie et les effets des paramètres environnementaux naturels (Devreker *et al.*, 2007; 2009) inconnus jusqu'ici dans l'estuaire de la Seine. En parallèle, il a été mis en évidence les capacités de bioaccumulation (Cailleaud *et al.*, 2007a; 2007b), ainsi que les effets des principaux contaminants organiques présents dans l'estuaire de la Seine (PCB, HAP, Alkylphénols etc.) sur le cycle de vie (Forget-Leray *et al.*, 2005), le comportement natatoire (Cailleaud *et al.*, 2011) et l'activité enzymatique (Forget *et al.*, 2002; Cailleaud *et al.*, 2007c; Cailleaud *et al.*, 2009) de cette espèce. Néanmoins, beaucoup de travaux portant sur sa dynamique de population en conditions naturelles et les effets de la contamination sur l'état de santé de cet organisme restent à accomplir.

# Partie 1. Le copépode *Eurytemora affinis*, une espèce emblématique des écosystèmes estuariens

## 1. Caractéristiques du cycle de vie et morphologie d'*E. affinis*

### 1.1. Phylogénie du copépode *E. affinis*

Le copépode *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) appartient à l'ordre des Calanoïdes et à la famille des Temoridae (Genre, *Eurytemora*), aussi connu sous le nom d'*E. hirundoides* et *E. hirundino* (Poli & Castel, 1983; Bush & Brenning, 1992) avant les années 1990 dans certains estuaires comme la Gironde. Il est aussi synonyme de *Temora inermis* (Boeck, 1864); *Temorella affinis* (Canu, 1892); *Temorella affinis hispida* (Nordquist, 1888) (Razouls *et al.*, 2010).

### 1.2. Détails du cycle de vie

Le cycle de vie d'*E. affinis*, comme tous les copépodes Calanoïdes, est très complexe et passe par 6 stades larvaires appelés nauplius (N1-N6), 5 stades juvéniles appelés copépodites (C1-C5) et le stade adulte reproducteur (Figure 4). Les stades nauplii sont morphologiquement très différenciés des stades copépodites qui eux, sont proches des adultes. Lors de chaque mue successive, le nombre de paires de pattes et de segment augmente unitairement du stade C1 au stade C4. Bien que la maturité sexuelle soit atteinte seulement lors du passage du stade pré-adulte C5 au stade adulte, la différenciation morphologique des sexes peut être visible dès le stade C5, voir C4, au niveau de l'appendice génital. Les femelles fécondées produiront des œufs qui seront

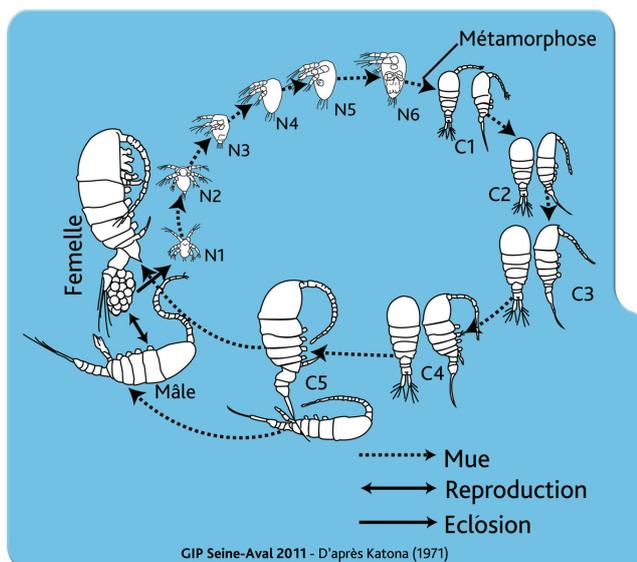


Figure 4. Détails du cycle de développement d'un copépode calanoïde. Ni correspond aux différents stades Nauplii ou larvaire, Ci correspond aux différents stades Copépodites ou juvénile (dessins compilés d'après Katona, 1971).

portés dans un sac ovigère ('egg-bearing copepod'). Le mâle est attiré par la femelle *via* la détection de ses phéromones sexuelles sécrétées dans le milieu (Katona, 1973; Lonsdale *et al.*, 1998). Le cycle reproductif passe par plusieurs phases : après fécondation des œufs, ceux-ci vont se développer dans le sac-ovigère de la femelle, c'est le développement embryonnaire (Figure 5). Une fois le développement embryonnaire terminé, les œufs éclosent pour libérer les nauplii 1. Ensuite la femelle pourra reformer un nouveau sac ovigère, soit directement soit après une re-fécondation par le mâle (Figure 5). Le temps séparant l'éclosion de la formation d'un nouveau sac est appelé temps de latence. Les détails morphologiques des différents stades (Voir encart « Identification des stades de développement » p9) aident à leur identification et facilitent la détermination d'échantillons fixés. Par contre, lors d'expériences en laboratoire (individus vivants et mobiles), une planche, plus succincte et centrée sur les principaux attributs différenciés entre les stades, doit être utilisée.

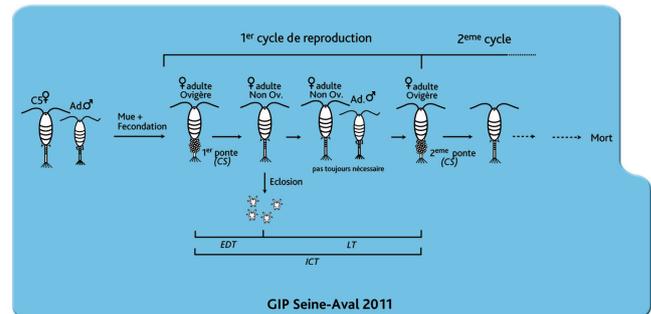


Figure 5. Différentes phases du cycle de reproduction chez le copépode *E. affinis*. EDT = développement post-embryonnaire; LT = temps de latence; ICT temps inter-ponte; CS = nombre d'œufs dans la ponte.

### 1.3. Morphologie d'un calanoïde type

La morphologie externe d'un adulte *E. affinis*, comme chez tous les calanoïdes adultes (Figure 6), est constituée dans la partie supérieure d'un céphalothorax, lui-même divisé en céphalosome contenant les pièces buccales, les antennes et les antennules et d'un métasome comprenant 5 segments qui comptent chacun une paire de pattes natatoires. La 5ème paire de pattes (Figure 6) est modifiée en appendice génital fortement différencié et asymétrique chez les mâles et servant à manipuler le spermatophore\* pendant l'accouplement (Katona, 1975). La partie inférieure du copépode est constituée par l'urosome (Figure 6) lui-même divisé en plusieurs segments, dont le nombre varie généralement entre les mâles et les femelles et se termine par la furca.

Les antennules, comme les pattes natatoires, ont un rôle essentiel dans la locomotion des copépodes. Par battements successifs, elles permettent au copépode d'effectuer des sauts sur des distances relativement importantes dans le cas d'évitement de prédateur (Buskey *et al.*, 2002), de capture de partenaire pour la reproduction

ou de proie mobile chez les copépodes carnivores (Buskey, 1998). Les antennules sont aussi essentielles dans la perception de l'environnement qui entoure le copépode. Grâce aux mécano-\* et chémorécepteurs\* qui les composent, le copépode peut détecter la présence de prédateurs ou de nourriture (Poulet *et al.*, 1986 ; Tiselius, 1992). Grâce à leur allongement et aux soies\* qui les parcourent, elles permettent aussi une meilleure flottabilité au copépode (Strickler, 1992). Chez les mâles *E. affinis*, l'antennule droite est modifiée, elle possède une articulation qui sert à saisir la femelle pendant la reproduction (Katona, 1975). Les antennes, ainsi que la partie mandibulaire, servent aussi à la locomotion mais sur des distances plus courtes et de manière continue en créant des courants autour de l'animal. Ces courants, dits alimentaires, servent aussi à amener la nourriture au niveau des pièces buccales du copépode (Yen & Strickler, 1996). Ce type de déplacement est particulièrement adapté lors du broutage du phytoplancton (Costello *et al.*, 1990).

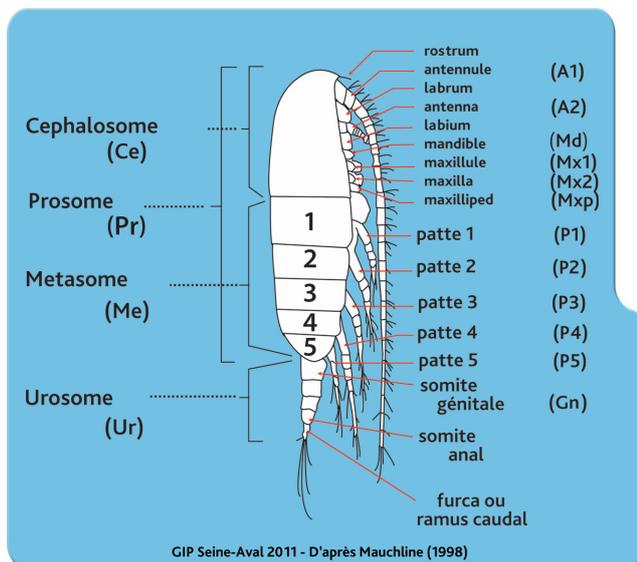


Figure 6. Morphologie externe et appendices d'un copépode calanoïde femelle adulte (transformé d'après Mauchline, 1998). Le metasome est délimité en 5 segments bien définis (1-5). Chaque segment comporte une paire de pattes (patte 1-5). La 5ème paire de pattes est généralement différenciée entre le mâle et la femelle.

## 2. Répartition géographique d'*Eurytemora affinis* dans l'hémisphère nord

En tant qu'espèce euryhaline\*, (Voir encart «*Eurytemora affinis* : une espèce euryhaline et eurytherme» p17) *E. affinis* est adaptée à de nombreux environnements ayant des salinités très variées. Elle est ainsi rencontrée dans des lacs d'eau douce (lac Ohnuma, Japon), dans de nombreux estuaires et mers saumâtres (Baie de Chesapeake, USA; estuaire de la Gironde, France; mer Baltique, Europe du Nord) et dans des milieux hypersalins (marais du Saint Laurent, Canada). *E. affinis* est toutefois principalement présente dans les estuaires de l'Hémisphère Nord (Figure 7) où elle domine généralement les autres espèces zooplanctoniques sur une période et une zone déterminées par les conditions environnementales locales.

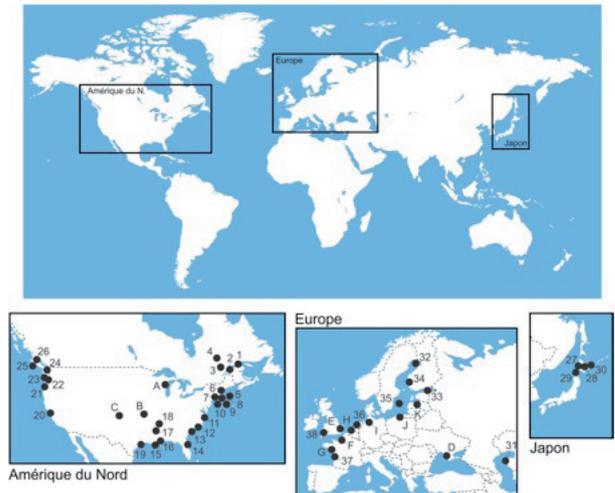


Figure 7. Différentes populations du copépode *Eurytemora affinis* réparties à travers l'hémisphère Nord :

**Amérique du Nord :** (1) Estuaire du St. Laurent, Canada; (2) Marécages du St. Laurent, Canada; (3) Rivière du Saguenay, Canada; (4) Lac St. Jean, Canada; (5) Baie de Waquoit, USA; (6) Rivière Parker; (7) Rivière Neponset; (8) Bassin à huitres; (9) Edgartown Great Pond; (10) Tisbury Great Pond; (11) Baie de Chesapeake; (12) Cape Fear; (13) Rivière Cooper; (14) Rivière St. John; (15) Baie de Fourleague; (16) Lac Pontchartrain; (17) Black Bayou; (18) Lac Beulah; (19) Estuaire du Colorado; (20) Baie de San Francisco; (21) Estuaire de la Columbia River; (22) Estuaire de la Chehalis River; (23) Grays Harbor Marsh; (24) Lac Nitinat, Canada; (25) Rivière Nanaimo, Canada; (26) Rivière Campbell, Canada; (A) Lac Michigan; (B) Lac Texoma; (C) Lac Avalon;

**Japon :** (27) Rivière Ishikari; (28) Lac Baratoka; (29) Lac Ohnuma; (30) Lac Akanko;

**Europe :** (31) Mer Caspienne; (32) Golfe de Botnie; (33) Golfe de Finlande; (34) Fjord Sällvik, Finlande; (35) Mer Baltique; (36) IJsselmeer, Pays-Bas; (37) Estuaire de la Gironde, France; (38) Estuaire de la Tamar, Angleterre; (D) Mer Noire (E) Hickling Broad, U.K. (F) Estuaire de la Seine; (G) Estuaire de la Loire; (H) l'Escaut; (I) l'Elbe; (J) Lagune de la Vistule; (K) Golfe de Riga.

Les points de (1) à (E) proviennent de Lee (2000). Les points (F) à (K) sont ajoutés pour être le plus exhaustif possible.

Bien que cette espèce soit appelée *E. affinis* dans tous les milieux où elle est étudiée, il a été démontré qu'il existait des différences génétiques (Lee, 1999) entre ces multiples populations, bien qu'elles exhibent une certaine similitude morphologique (Lee & Frost, 2002). Ceci se traduit par une très faible diversité morphologique entre les différentes populations excepté pour le clade\* Européen (Figure 8). En étudiant ces divergences génétiques, ces auteurs ont pu regrouper ces populations en différents clades corrélés à leur répartition géographique et à leur distance évolutive (Figure 9). Ils ont démontré que ces différentes populations d'*E. affinis* étaient le fruit d'invasions locales rapides (<200 ans) depuis les milieux salés vers les milieux d'eau douce avec adaptation à différentes salinités ce qui sous-entend une tolérance à l'eau douce (Lee, 1999; Lee & Frost, 2002).

Reconnaissance des stades de développement chez *E. affinis* : individus vivants ou fixés.

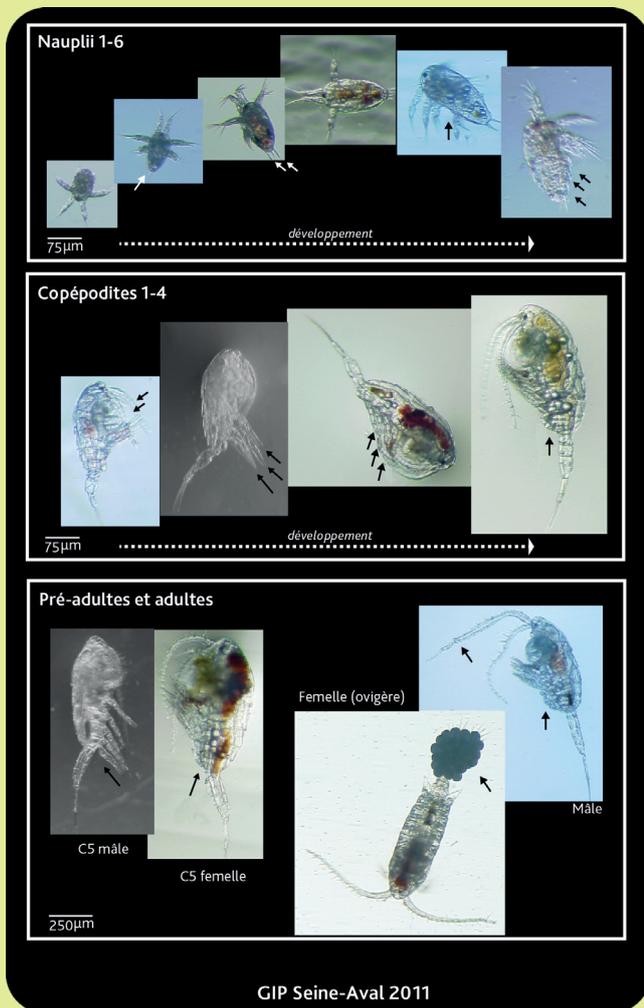


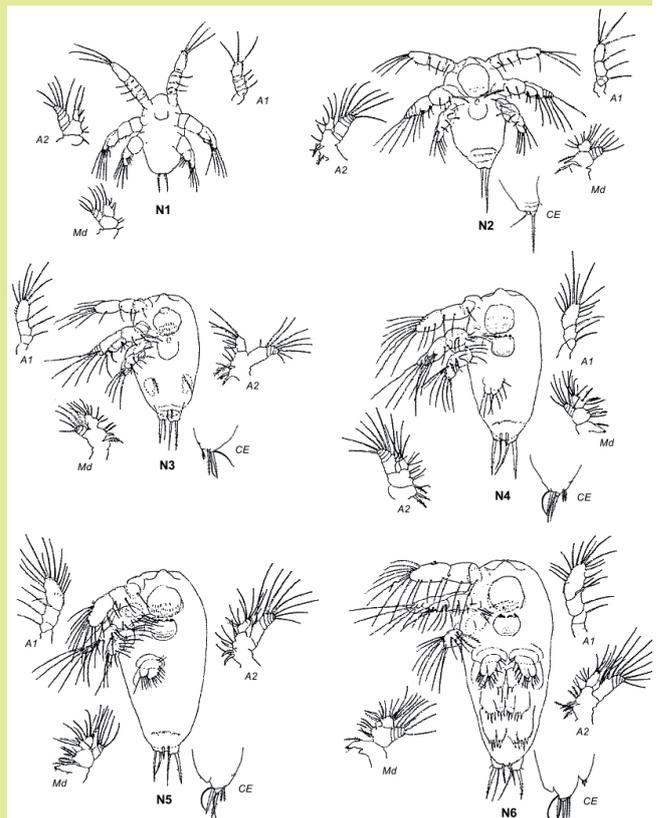
Figure A. Stades de développement d'*Eurytemora affinis* de l'estuaire de la Seine issus de cultures maintenues en laboratoire. Les photos sont prises à partir d'individus vivant (sauf C2 et C5 mâle) avec une loupe binoculaire.

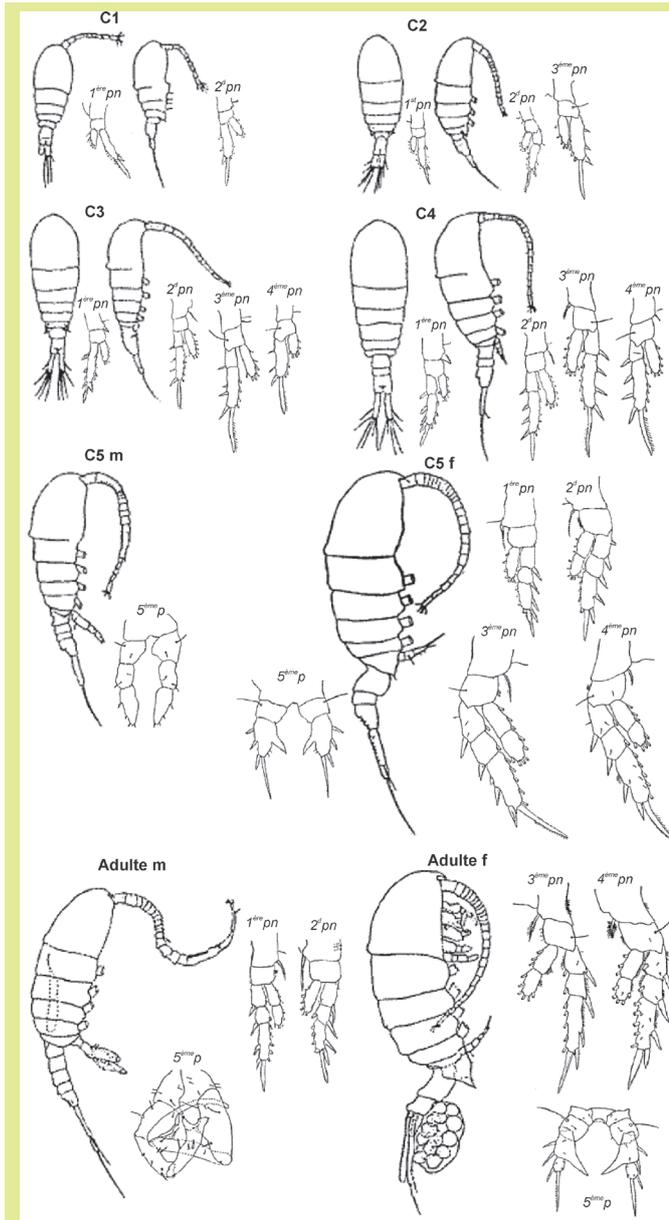
Les critères bien visibles à prendre en compte pour une identification d'individu vivant sont ici (en gras les critères morphologiques pointés par une flèche) :

- N1 : la forme ronde et soie terminale quasiment invisible ;
- N2 : les **2 soies terminales** de taille différente (une très longue, une beaucoup plus courte) ;
- N3 : les **4 soies terminales** (2 groupes de taille différente) ;
- N4 : augmentation de taille ;
- N5 : apparition d'un **embryon d'appendice** au niveau de l'abdomen ;
- N6 : apparition de **2 appendices supplémentaires**, nettement visibles, sur l'abdomen ;
- Métamorphose au stade C1** : forme copépodite avec **2 paires de pattes natatoires** ;
- C2 : **3ème paire** de pattes natatoires ;
- C3 : **4ème paire** de pattes natatoires ;
- C4 : apparition de la **5ème paire** de pattes (plus petite que les autres) qui deviendra l'appendice génital, début de différenciation sexuelle, appendice plus long et

segmenté chez le mâle que chez la femelle ;  
 C5 : forte différenciation sexuelle, le mâle reste plus fin que la femelle avec un **appendice génital** de la même taille que les autres paires de pattes; la femelle est plus imposante et une capsule transparente apparaît à la base et autour de l'urosome ;  
*Adulte* : l'adulte mâle possède une **antenne longue et géciculée** à son extrémité et l'**appendice génital** est totalement transformé en 'pince'. **Deux ailettes** apparaissent à la base du prosome de la femelle.

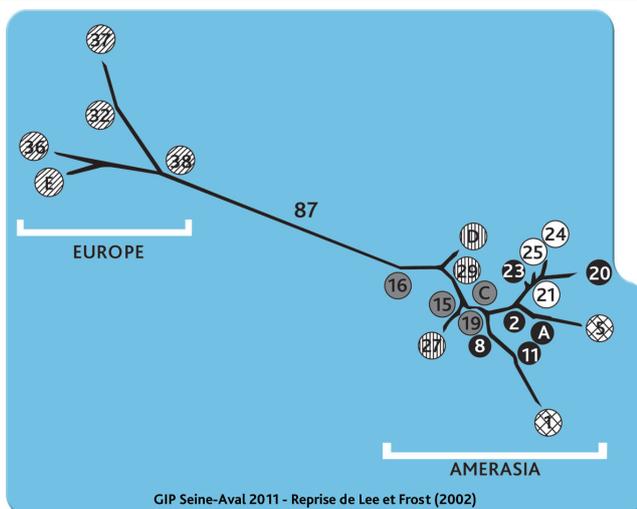
Cette identification est pratique pour des individus vivants, dont certains critères sont difficiles à observer. Ainsi, la différenciation N3-N5 n'est pas toujours évidente si le nauplius est très mobile. Le passage N3 au N4 peut être aussi subjectif si l'on considère la variabilité interindividuelle de la taille. Lorsque l'on travaille sur des échantillons fixés, il est possible d'aller plus loin dans la détermination et les détails (Figure B). Essentiellement en ce qui concerne les nauplii où la différenciation N3-N4 devient beaucoup plus aisée (observation des soies terminales en vue latérale), la différenciation N4-N6 se fera en observant la taille de l'abdomen entre l'embryon d'appendice et la fin de l'abdomen, qui représente environ la moitié de la taille du N5 et 1/3 chez le N4.





A1 : antennule  
 A2 : antenna  
 Md : mandibule  
 Ce : soies terminales  
 pn : patte natatoire  
 p : paire de pattes

Figure B. Dessins détaillés des différents stades de développement du copépode *Eurytemora affinis* (nauplii, copépodites, adultes), compilés et retravaillés à partir de Katona (1971). Une telle précision n'est accessible qu'en utilisant un microscope.



GIP Seine-Aval 2011 - Reprise de Lee et Frost (2002)

Figure 8. Phylogénie déterminée d'après la morphologie des populations d'*E. affinis*. Chaque cercle représente un clade montré en figure 7 (figure reprise de Lee et Frost, 2002).

Cette divergence des populations est aussi vérifiée par la mise en évidence d'une impossibilité d'inter fécondation entre certaines de ces populations (Lee *et al.*, données non publiées) ainsi que des différenciations dans leur tolérance à la salinité (Lee & Peterson, 2002; 2003; Beyrend-Dur *et al.*, 2009). Cette impossibilité d'interfécondité peut être due soit à une incompatibilité physique des segments génitaux entre les clades morphologiquement distincts (Europe-Autres) ou à une incompatibilité génétique produisant une première génération stérile (Lee *et al.*, données non publiées).

En prenant en considération l'ensemble des critères relatant la diversité des populations d'*E. affinis*, Lee (2000) a suggéré de considérer *E. affinis* dans son ensemble non pas comme une espèce unique mais comme un complexe d'espèces cryptiques\* (Lee, 2000).

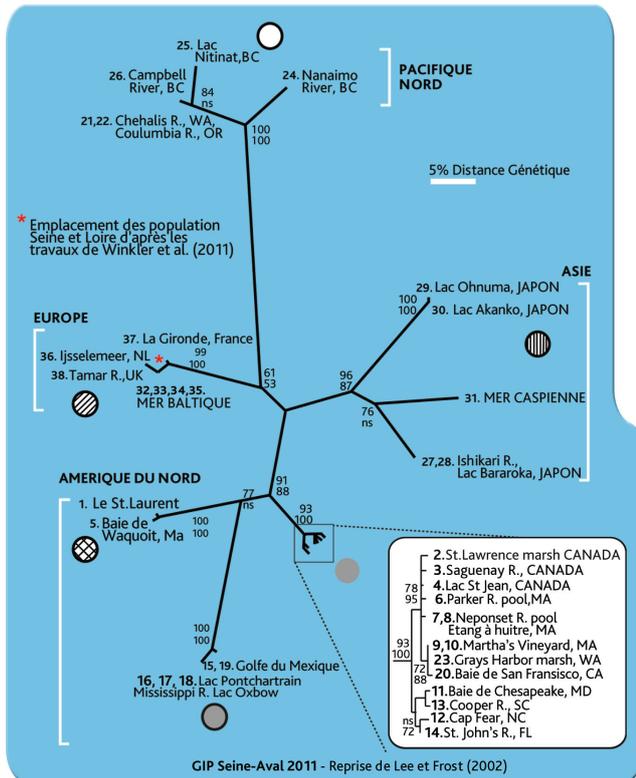


Figure 9. Phylogénie non-enracinée d'*E. affinis* d'après le séquençage des cytochromes oxydase 1 mitochondriales (COI, 652 paires de bases). Les populations sont montrées sur chaque branche, avec les numéros et lettres les référençant (figure 7). Les crochets gris (]) indiquent les 4 clades principaux, et les cercles représentent des clades et sous-clades distincts. La longueur des branches reflète la distance génétique. Les nombres aux embranchements sont les valeurs de 'bootstrap' basées sur 100 reliquats. (Figure reprise de Lee et Frost, 2002).

### 3. Etude théorique des paramètres du cycle de vie chez les copépodes

#### 3.1. Méthodes d'études

Afin d'étudier finement la dynamique de population d'une espèce de copépode, il est essentiel d'analyser les effets de chaque facteur environnemental sur chaque paramètre de son cycle de vie : reproduction, développement et mortalité. Une estimation relativement simple de la production d'œufs et de leur développement embryonnaire consiste à prélever des femelles dans leur milieu, les isoler en laboratoire ou à bord des navires de recherche, et à observer leur production d'œufs pendant un temps d'incubation fixe (souvent 24 h) pour les copépodes pondueurs libres (Laabir *et al.*, 1995 ; Devreker *et al.*, 2005) ou à compter le nombre d'œufs contenu dans le sac des femelles ovigères pour les copépodes porteurs de sacs (Ban *et al.*, 2000 ; Diàz *et al.*, 2003). La croissance des copépodes peut aussi être estimée en mesurant leur taille et poids à différentes périodes de l'année (Durbin & Durbin, 1978 ; Hirst & Lampitt, 1998). Ces méthodes permettent d'observer l'état de certains paramètres biologiques en fonction des facteurs du milieu mais ne permettent pas de dire avec certitude quel facteur est

responsable de la variation de tel paramètre biologique. Il s'agit donc d'un constat de l'état physiologique de l'espèce à un moment donné, pour un ensemble de conditions environnementales données. Pour observer l'effet d'un seul facteur, il faut pouvoir maintenir tous les autres facteurs constants ; ceci n'est possible qu'en laboratoire. A noter également que certains paramètres comme le temps de développement post-embryonnaire ainsi que la longévité des copépodes sont très difficiles à estimer *in situ* (Mauchline, 1998). Les études portant sur l'observation des paramètres du cycle de vie des copépodes dans des conditions contrôlées en laboratoire sont menées depuis de nombreuses années (Corkett & McLaren, 1970). Par ailleurs, la variabilité des paramètres du cycle de vie étant directement liée au passé récent de l'espèce dans son milieu (Laabir *et al.*, 1995 ; lanora *et al.*, 2004), il sera nécessaire de procéder à une mise en culture de l'espèce pendant plusieurs générations, dans des conditions stables, afin de diminuer cette variabilité 'sauvage' difficilement quantifiable.

#### 3.2. Développement et croissance

Il faut différencier le développement embryonnaire et le développement post-embryonnaire. Le développement embryonnaire représente le temps qui s'écoule entre la production d'un œuf et son éclosion en stade N1. Le développement post-embryonnaire représente le temps qui sépare l'apparition du N1 et l'arrivée à l'âge adulte. Ces deux paramètres sont extrêmement influencés par la température. Plusieurs équations ont été proposées pour retranscrire la variation du temps de développement embryonnaire et post-embryonnaire en fonction de la température. La plupart de ces équations ainsi que leurs avantages et inconvénients ont été répertoriés par Guerrero *et al.* (1994). Deux équations fréquemment utilisées peuvent être citées : 1) l'équation de Bělehrádek (1935) qui a été depuis admise comme assez fidèle aux données expérimentales (McLaren, 1963) et donc utilisée dans de très nombreux travaux (Ambler, 1985 ; Ough & Bayly, 1989 ; Ban & Minoda, 1991 ; Liang & Uye, 1996 ; Torres & Escribano, 2003). Toutefois, cette équation nécessite qu'un grand nombre de conditions expérimentales soit testé pour ajuster correctement les variations du développement. Les auteurs choisissent souvent de fixer l'un des paramètres de l'équation ce qui rend difficile les inter-comparaisons (Guerrero *et al.*, 1994 ; Blanco *et al.*, 1995). 2) l'équation de Tauti (1925) ou équation exponentielle qui a été déterminée comme étant bien plus adaptée que celle de Bělehrádek quand peu de températures sont testées expérimentalement, ce qui est assez souvent le cas. Toutefois, cette équation s'applique surtout pour les valeurs de températures dites « normales » pour la physiologie d'une espèce. Des températures trop extrêmes pour une espèce pouvant dérégler le fonctionnement de ses enzymes diminuent l'efficacité de cette équation (Blanco *et al.*, 1995).

Le développement post-embryonnaire est aussi très sensible aux conditions de nutrition. Dans certains cas, la qualité et la quantité de nourriture influent plus fortement que la température (Ban, 1994). Chez les Daphnies,

une femelle nourrie avec une qualité de nourriture optimale produit des descendants ayant une vitesse de développement plus rapide (Brett, 1993). Chez les copépodes, cela induit une meilleure survie des larves (Ilanora *et al.*, 2004).

Le temps de développement post-embryonnaire peut aussi être détaillé en fonction du temps de résidence dans chacun des stades de développement successif (cf. cycle de vie des copépodes). Plusieurs modèles ont été proposés pour rendre compte de la durée relative des différents stades de développement :

1. développement isochronal : à part les stades qui ne se nourrissent pas, tous les stades ont le même temps de développement (Miller *et al.*, 1977).
2. développement équiproportionnel : chaque stade de développement occupera la même proportion du développement quelle que soit la température (Corkett, 1984; Peterson & Painting, 1990).
3. développement sigmoïde : les stades nauplii qui ne se nourrissent pas ont un développement plus long que les autres nauplii et les copépodites avancés ont aussi un développement plus long que les jeunes copépodites (Peterson, 1986).
4. développement non-conformiste : modèle de développement qui ne correspond pas aux 3 autres. Il n'y a pas de règle générale (Peterson & Painting, 1990).

La durée du stade adulte est un paramètre primordial pour calculer le potentiel reproductif d'une espèce. Tout comme le temps de développement, la longévité d'un copépode dépend de l'espèce, des conditions environnementales mais aussi du sexe. La longévité d'un copépode adulte peut aller de 11 jours (*Paracalanus parvus*, Paffenhöfer, 1991) jusqu'à plus de 60 jours (*Eucalanus hyalinus*, Paffenhöfer, 1991). Le sex-ratio obtenu à l'issu du développement post-embryonnaire d'une population est très variable en fonction des espèces. Il est rarement de 1 : 1 mais plutôt en faveur des femelles dans les mers et océans (Hirst et Kiørboe, 2002). Les facteurs influençant la détermination du sex-ratio sont encore très peu connus chez les copépodes, toutefois certains auteurs ont suggéré que la température pouvait jouer un rôle important (Katona, 1970 ; Lee *et al.*, 2003 ; Devreker *et al.*, 2007).

Le taux de croissance augmente généralement avec la température et il est très influencé par la qualité et la quantité de nourriture (Hirst & Bunker, 2003). Ceci est directement lié au fait que plus la température est élevée, plus l'activité métabolique est élevée et plus la transformation d'énergie en poids sera favorisée (Gillooly *et al.*, 2001). Toutefois, la taille du céphalothorax des copépodes adultes diminue souvent avec l'augmentation de la température (Ban, 1994) ce qui semble être contradictoire avec la loi précédemment citée. Ceci est dû au fait que la prise de poids ne peut être faite qu'entre deux mues; elle est donc dépendante du temps de développement qui, lui, diminue avec la température (Mauchline, 1998). Il y aura donc un trade-off\* entre la vitesse de la prise de poids et la

vitesse de développement qui évoluera en fonction de la température et de la nourriture (Vidal, 1980a; 1980b).

Au stade adulte, il n'y a théoriquement plus de prise de poids puisqu'il n'y a plus de mue. Par contre, la transformation de l'énergie en poids peut être interprétée chez la femelle par le biais de la production d'œufs, c'est la fécondité poids-dépendante ( $g \cdot jour^{-1}$ ) (Hirst et Bunker, 2003).

### 3.3. Reproduction

La reproduction, ou le nombre de descendants produit pendant la vie d'une femelle est le paramètre qui définit la croissance brute d'une population et se trouve donc être l'un des principaux paramètres contrôlant la dynamique de population. Chez la majorité des espèces de copépode calanoïdes, la production d'œufs n'est pas continue mais est constituée de différentes portées successives. La fécondité d'une femelle est habituellement exprimée en taux journalier de production d'œufs ( $œufs \cdot femelle^{-1} \cdot jour^{-1}$ ). Elle dépend de la taille des portées et du temps séparant deux portées. Elle est généralement estimée en fonction du nombre d'œufs moyen produit par une population de femelle pendant un laps de temps donné. Toutefois, la production d'œufs n'est pas forcément constante et peut tendre à diminuer avec l'âge de la femelle (Diel & Tande, 1992 ; Jamieson & Santer, 2003). Il devient alors primordial d'estimer la fécondité des femelles pendant la durée totale de leur vie, un protocole d'observation individuel est alors mieux adapté.

Chez les copépodes qui portent leurs œufs dans un sac jusqu'à leur éclosion, la taille de la portée est simplement représentée par le nombre d'œufs présent dans le sac. Le temps séparant deux portées successives est déterminé, si la fécondation n'est pas limitante, par le temps de développement embryonnaire des œufs et par le temps nécessaire à la maturation de nouveaux œufs dans les oocytes. Chez les copépodes qui pondent leurs œufs directement dans le milieu, ce temps sera plus court puisqu'il dépend uniquement du temps de maturation des œufs ; le développement embryonnaire se fera le plus souvent dans la colonne d'eau. Ainsi, le taux de ponte, ou fécondité, chez les copépodes à ponte libre est généralement 7,5 fois plus important que chez les copépodes porteurs d'œufs (Kiørboe et Sabatini, 1994). Le temps de maturation et le temps de développement embryonnaire sont des paramètres ayant une grande incidence sur le taux de ponte d'une espèce.

La taille de la portée est généralement liée au volume du céphalothorax de la femelle (Hirche *et al.*, 1997) et donc à la température et à la nourriture. Plus le céphalothorax d'une femelle est volumineux, plus ses oviductes\* seront volumineux et plus elle pourra produire d'œufs dans une portée. Cette relation est plus marquée chez les espèces portant leurs œufs que chez celles à ponte libre. En effet, la taille d'une portée est aussi liée à la taille des œufs. Il a été démontré que chez les insectes femelles d'une même espèce et de même taille, plus les œufs sont petits, et

plus la taille de la portée est grande (Berrigan, 1991). Chez les copépodes, les pondéurs libres produisent en général de plus petits œufs par rapport à leur taille (0,4% du volume du céphalothorax) que les porteurs de sac (1,1% du volume du céphalothorax) (Mauchline, 1988).

Toutefois, le recrutement d'une population ne dépend pas uniquement de la fécondité des femelles. Il a souvent été démontré que dans certaines conditions, tous les œufs d'une portée ne vont pas éclore, ou du moins pas immédiatement (Ianora, 1998), c'est le succès d'éclosion. Le succès d'éclosion est souvent affecté par la qualité de la nourriture (Ceballos et Ianora, 2003 ; Shin *et al.*, 2003). La présence d'aldéhydes produits par certaines espèces de diatomées (Ianora *et al.*, 2004) diminue drastiquement le succès d'éclosion lors d'un bloom de diatomées sans pour autant diminuer le nombre d'œufs produit (Miralto *et al.*, 2003). De même, certains œufs n'éclosent pas immédiatement mais restent en dormance quand les conditions environnementales ne sont plus assez favorables pour l'espèce (Alekseev & Lambert 2001). Dans ce cas, les œufs peuvent rester en dormance enfoui dans du sédiment et rester viables pendant plusieurs dizaines d'années (Marcus *et al.*, 1994), le maximum ayant été estimé à plus de 330 ans (Hairston *et al.*, 1995). La production d'œufs de dormance peut être induite principalement par la température et le changement de régime lumineux (Ban, 1992; Avery, 2005).

Même en cas d'éclosion, la qualité des nauplii produits (taux de survie après éclosion), peut aussi être déterminante pour le recrutement (Carotenuto *et al.*, 2006). La taille des œufs peut intervenir ici comme facteur déterminant de la survie des larves en fonction de leur quantité de réserve (quantité de carbone) (Wyngaard, 1986). Il existera alors un 'trade-off' entre la taille des œufs et la quantité d'œufs produit. Ce 'trade-off' fait alors partie de la stratégie reproductrice de l'espèce pour obtenir le meilleur 'fitness\*' en fonction des conditions environnementales (Hairston & Bohonak, 1998). Un faible nombre d'œufs produit par femelle sera généralement associé à un meilleur recrutement (Vargas *et al.*, 2006).

### 3.4. La mortalité

Pour certains auteurs, la mortalité a un plus grand impact sur le contrôle de la taille des populations que la fécondité (Ohman & Wood, 1995). Toutes les phases de développement d'un copépode n'ont toutefois pas le même taux de mortalité, le plus fort taux étant généralement mesuré chez les œufs de copépodes à ponte libre et les premiers stades nauplii avec une diminution du taux jusqu'à l'âge adulte (Poulet *et al.*, 1995a). La mortalité des œufs peut être causée par cannibalisme ou par prédation directe. Chez les espèces porteuses d'œufs, le taux de mortalité des œufs peut aussi être associé à la prédation sur les femelles ovigères même si des œufs de copépodes ont déjà été retrouvés viables après leur passage dans le tractus digestif d'un poisson (Flinkman *et al.*, 1994). La mortalité à l'âge adulte peut être liée à la sénescence, c'est à dire l'affaiblissement des fonctions vitales au cours du temps. Le taux de mortalité des adultes sera alors dépendant des facteurs environnementaux qui

accélèrent ou ralentissent la sénescence. Elle peut aussi être liée au parasitisme, aux maladies ou à la prédation. La prédation a été estimée pour 2/3 à 3/4 de la mortalité naturelle des copépodes (Hirst & Kiørboe, 2002).

La mortalité peut aussi être associée à la présence d'espèces d'algues toxiques qui peuvent agir soit directement sur la survie des adultes (Marinho da Costa & Fernandez, 2002) ou par un effet maternel sur la viabilité des nauplii (Ianora *et al.*, 2004). Des malformations sur des nauplii ont déjà été observées chez les femelles du copépode *Calanus helgolandicus* nourries exclusivement avec certaines espèces de diatomées (Poulet *et al.*, 1995b).

La mortalité au cours du développement (ou pendant la phase adulte) est un paramètre couramment utilisé pour observer la gamme de tolérance d'une espèce et donc le type d'habitat dans lequel elle est adaptée. En observant, entre autre, la mortalité des femelles adultes, Halsband-Lenk *et al.* (2002) ont démontré que des espèces congénères du genre *Temora* et *Calanus* vivant dans des zones thermiques différentes ont des gammes de tolérances à la température différentes. Chinnery et Williamson (2004) démontrent le même processus sur des congénères du genre *Acartia* en observant la mortalité au cours du développement de nauplii dans différentes conditions de température.

Les copépodes possèdent une certaine tolérance au stress qu'ils rencontrent dans leur environnement mais jusqu'à une certaine limite. Une espèce possède donc des conditions optimales dans lesquelles les performances de ses traits d'histoire de vie lui permettent de supplanter d'autres espèces. Ces conditions optimales correspondent alors à la niche écologique de l'espèce de copépode (ou d'une population de l'espèce). Autour de cet optimum, ses traits d'histoire de vie sont moins performants jusqu'à ce que les conditions deviennent trop stressantes et désavantagent l'espèce en question par rapport à d'autres espèces qui sont mieux adaptées. Les fluctuations des paramètres environnementaux dues à la saisonnalité ou à des changements sur une plus grande échelle se traduisent par des variations spatio-temporelles de la dynamique de population des espèces de copépodes qui tendent toujours à se maintenir dans les conditions qui leurs sont les plus favorables.

## 4. *Eurytemora affinis* et son milieu, les forçages environnementaux naturels et anthropiques

Les estuaires sont des zones écologiques fragiles soumises à l'action des marées et bénéficiant de l'interface entre terre et mer. La formation d'une zone de mélange entre les eaux douces et les eaux salées engendre un gradient de salinité, plus ou moins prononcé en fonction du régime hydrodynamique, et permet la présence d'un continuum d'espèces le long de ce gradient qui en font des écosystèmes uniques. La diversité spécifique y est toutefois moins importante qu'en milieu marin du fait du stress important subi par les organismes. Ce stress

est généré par la forte variabilité spatio-temporelle des paramètres environnementaux à différentes échelles.

Ce sont aussi des zones de transitions pour la matière organique du continent vers la mer. Cette matière organique est constamment remise en suspension par la présence de forts courants, la rendant disponible aux espèces vivant dans la masse d'eau. Dans les estuaires macrotidaux comme l'estuaire de la Seine, une grande partie de cette matière organique, ainsi que certaines espèces planctoniques, se retrouvent concentrées dans une zone de piégeage des particules appelée 'bouchon vaseux' où est concentré le cortège de contaminants associés aux particules ainsi qu'à la phase dissoute. Ainsi, quand la pollution ne limite pas la croissance et le développement des populations animales et que la surpêche ne les surexploite pas, la biomasse produite est exceptionnellement importante. Le zooplancton est notamment présent en grande abondance et se place à la base des réseaux trophiques estuariens. Les écosystèmes estuariens sont ainsi à l'origine de nombreuses chaînes alimentaires, et sont des zones de reproduction et de nourrissage irremplaçables pour un grand nombre d'espèces halieutiques d'intérêt commercial (Ray, 2005; Marchal *et al.*, 2006). Toutefois, malgré le grand intérêt écologique des estuaires, les aménagements engendrés par l'activité humaine sont souvent associés à une dégradation de ces écosystèmes.

#### 4.1. Hydrodynamisme, turbidité et salinité

L'estuaire présente un marnage maximal de 8m en période de vives-eaux dans sa partie la plus aval (Le Havre) diminuant en allant vers l'amont et en période de mortes-eaux. C'est un estuaire macrotidal, partiellement à fortement mélangé, possédant 2 cycles de marée par jour (semi-diurne) (Voir encart «L'hydrodynamisme dans un estuaire» p14, Le Hir & Jacinto, 2001). Lors de son intrusion dans l'estuaire, l'onde de marée subit une importante déformation du fait de la diminution des profondeurs et de la convergence des rives. Il en découle une asymétrie de l'onde de marée ce qui a pour conséquence de renforcer la vitesse des courants de flot par rapport à celle du jusant et donc de rendre la durée du flot plus courte que la durée du jusant (Le Hir *et al.*, 2001).

L'estuaire de la Seine est délimité par la zone d'influence de la marée dynamique qui se ressent jusqu'au barrage de Poses (point Kilométrique 202, distance depuis Paris) (Figure 10). L'intrusion saline, quant à elle, ne se fait ressentir que jusqu'à Vieux-Port (pK 325), avec une salinité de 0,5, et délimite trois zones :

#### Quelques caractéristiques hydrodynamiques des estuaires

Les estuaires peuvent être découpés en différentes zones en fonction des forçages hydrodynamiques qui s'y exercent. Ces forçages sont de 2 sortes :

1. la marée dynamique qui correspond à la pénétration de l'onde de marée dans l'estuaire provoquant un marnage dont l'intensité diminue de l'aval vers l'amont.
2. la marée saline correspond à la pénétration de l'eau de mer dans l'estuaire se traduisant par une dilution de la salinité d'aval en amont.

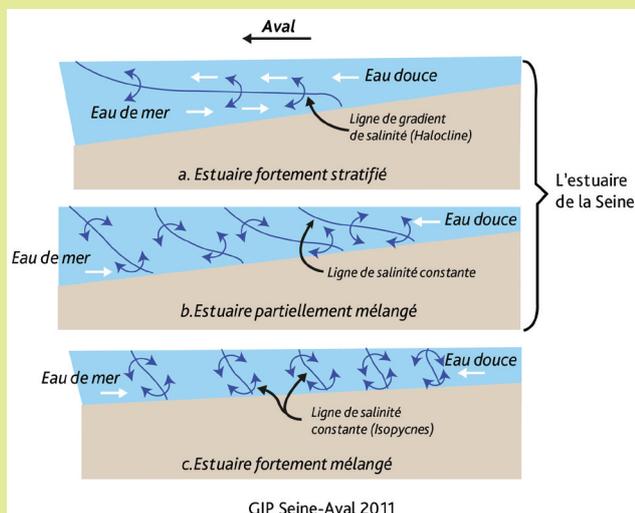


Figure C : Classification des estuaires : hydrodynamisme et cycle de marée

Les limites d'intrusion saline et de la marée dynamique varient en fonction de l'hydrologie du bassin versant (débit du fleuve, intrusion d'eau douce) et des cycles lunaires (intensité des marées, intrusion saline).

#### Hydrodynamisme

- Pas de mélange, l'eau de mer, plus lourde, reste au fond sans se mélanger à la masse d'eau douce, le passage d'une masse d'eau à l'autre est visible par la pycnocline. C'est un estuaire stratifié (a).
- Mélange partiel, les 2 masses d'eau se mélangent ; il en résulte un gradient de salinité vertical et horizontal. C'est un estuaire partiellement mélangé (b). C'est le cas de l'estuaire de la Seine, dans la plupart des conditions d'hydrodynamisme.
- Enfin, le mélange des 2 masses d'eau est total, il en résulte un gradient uniquement horizontal, la masse d'eau étant uniformément mélangée sur la verticale. C'est un estuaire fortement mélangé (c).

#### Marée

- On définit les marées diurnes lorsqu'il n'y a qu'un cycle (marée haute+marée basse) par 24h.
- Semi-diurne : 2 cycles par 24h. C'est le cas de l'estuaire de la Seine.
- Intermédiaire lorsque la durée des cycles est inégale.

- L'estuaire amont ou estuaire fluvial (zone d'eau douce  $<0,5$ ) : de Poses à Vieux-Port
- L'estuaire moyen (zone du gradient de salinité) qui comprend la zone oligohaline ( $5 > S > 0,5$ ), la zone mésohaline ( $18 > S > 5$ ) et la zone polyhaline ( $30 > S > 18$ ) : de Vieux-Port au Havre (pk 371)
- L'estuaire aval ou estuaire marin (zone d'eau salée  $>30$ ) : du Havre à la baie de Seine

L'estuaire moyen est la zone de mélange des eaux douces et salées. Sa limite amont représente la limite d'intrusion de l'eau de mer, la zone de faible salinité ('Low Salinity Zone'). La stratification verticale de la salinité y est toujours bien marquée en marée de vives eaux, surtout en période de crue. En mortes eaux, les eaux sont très stratifiées en crue, alors qu'en période d'étiage, les variations verticales de salinité sont très faibles. Cette zone est aussi la zone de formation du bouchon vaseux (zone oligo-mésohaline) et la zone de maximum de densité du copépode *E. affinis*.

Les limites spatiales de ces trois zones sont dépendantes du débit de la Seine et varient donc en fonction des saisons et de la marée. Le débit annuel moyen de la Seine est de  $480 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  avec des valeurs maximales pouvant atteindre  $2300 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  en période de crue (définies par des débits  $>800 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) et des valeurs minimales pouvant tomber à  $75 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  en période de fort étiage (définie par des débits  $<250 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ). Les débits de l'estuaire connaissent ainsi une variation saisonnière, avec des valeurs maximales en hiver et minimales en été, mais aussi une variabilité pluriannuelle avec une périodicité de 7-8 ans (analyse de Spectres de Fourier) (Figure 11). On retrouve ainsi des périodes de 3-4 ans avec des débits moyens plutôt élevés (1993-1994, 2001-2004, 2006-2008) suivies de période de 3-4 ans avec des débits moyens beaucoup plus faibles (1996-1998, 2003-2005). On peut aussi observer des événements extrêmes avec des valeurs de débits très élevés comme en hiver 1994-1995 et 2000-2001. Les débits sont calculés quotidiennement au barrage de Poses par le Service de Navigation de la Seine (SNS) mais aussi mensuellement à plusieurs points dans l'estuaire, notamment dans la zone oligo-mésohaline (Tancarville) où les concentrations en *E. affinis* sont maximales.

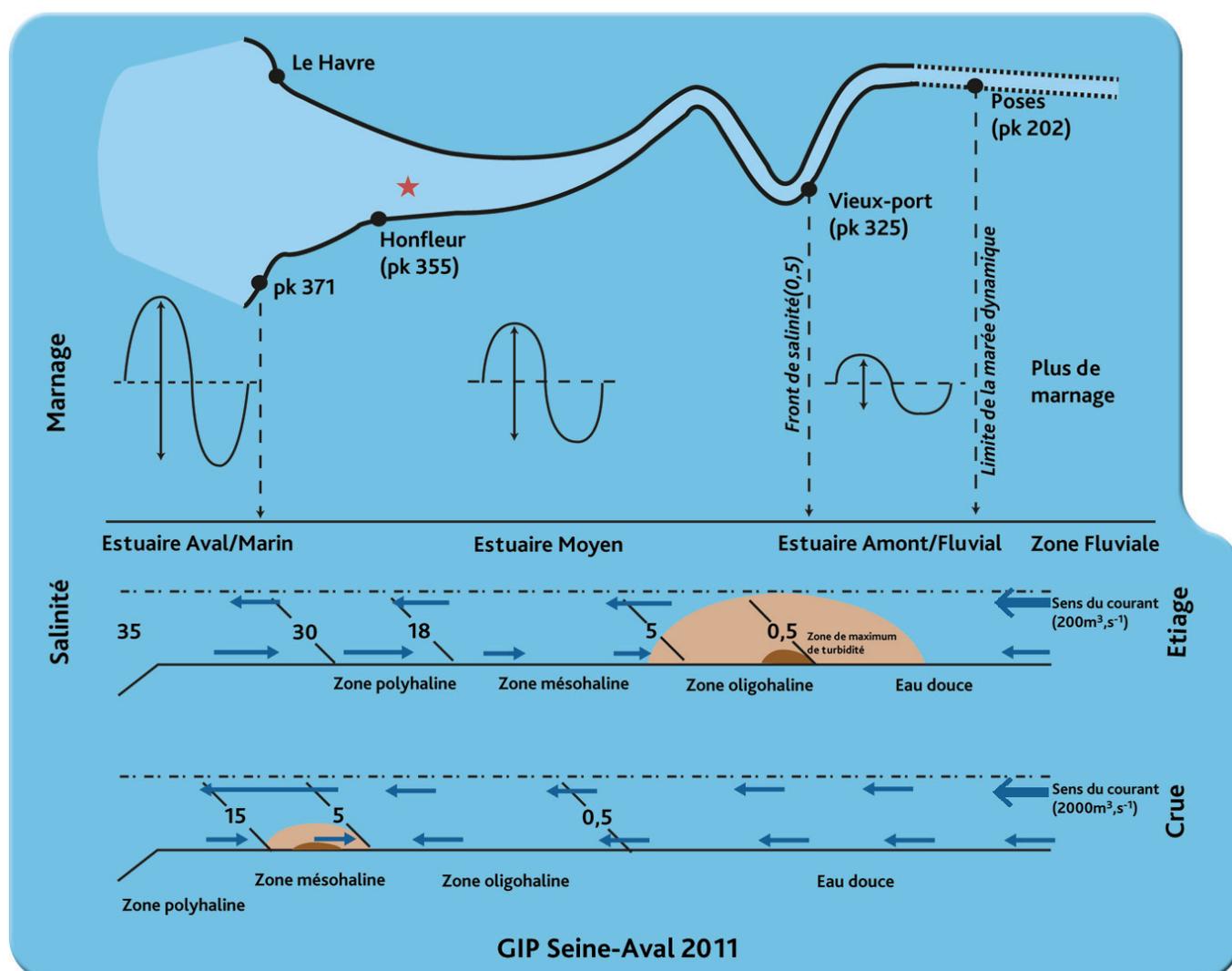


Figure 10. Schématisation de l'hydrodynamisme de l'estuaire de la Seine : découpage des masses d'eau de transition (zones polyhaline, mésohaline, oligohaline et eau douce, source GIP Seine-Aval), évolution du marnage et de la salinité en fonction de ce découpage et position du bouchon vaseux en fonction du régime hydrologique. L'étoile rouge représente un point de prélèvement de référence pour l'étude de la dynamique du zooplancton en estuaire de Seine depuis 2002 (pk 352).

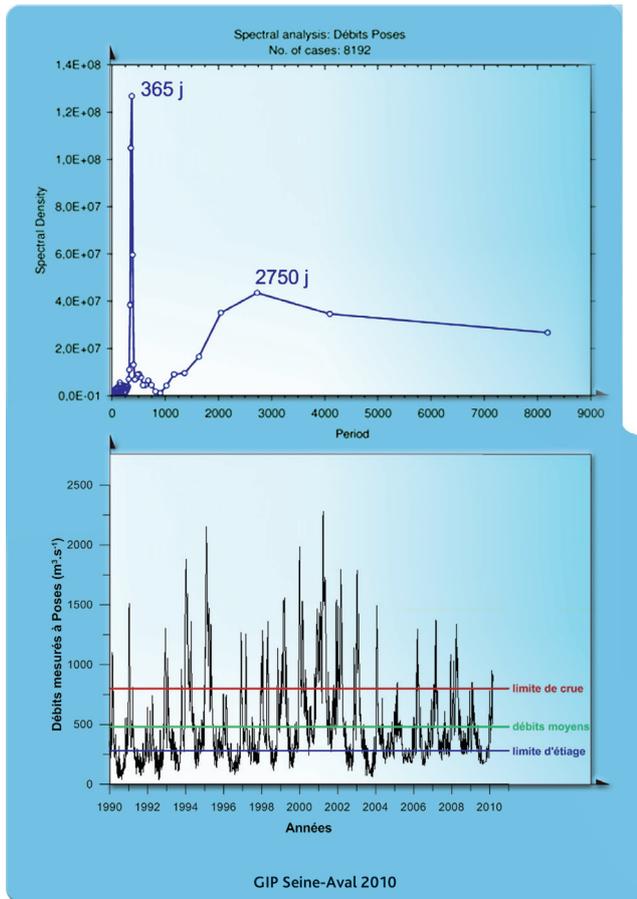


Figure 11. Débits de l'estuaire de la Seine mesurés quotidiennement à Poses de 1990 à 2010. Les lignes verte, rouge et bleue représentent respectivement le débit moyen, la limite de crue et la limite d'étiage. La figure supérieure représente l'analyse du spectre de Fourier de cette série et montre deux fréquences remarquables de 1 et 7,5 ans.

Le bouchon vaseux se forme dans la partie oligo-mésohaline en fonction des courants et du gradient de salinité à partir des sédiments apportés par les eaux continentales (Dupont *et al.*, 2001 ; Figure 10). La présence de matière en suspension y est donc très importante et peut atteindre des valeurs supérieures à 5 g.L<sup>-1</sup> en hiver (Devreker *et al.*, 2010). Sa position dans l'estuaire varie en fonction des marées et des débits et se trouvera plus en amont et plus concentré en période d'étiage et plus en aval et plus dilué en période de crue.

Cette zone de maximum de turbidité de l'estuaire joue un rôle particulièrement important pour les organismes zooplanctoniques et le réseau trophique en général. De par la très forte turbidité qu'il engendre, il limite l'intrusion de la lumière dans l'eau et réduit ainsi la production primaire du phytoplancton. A l'opposé, il favorise le développement des populations bactériennes associées aux particules. En réponse, certaines espèces du zooplancton, comme les copépodes, ont un régime plus opportuniste basé sur un mélange entre phytoplancton, bactéries hétérotrophes et débris de végétaux qui composent le bouchon vaseux.

La forte réduction de luminosité dans la colonne d'eau peut aussi procurer aux petites espèces de zooplancton, comme les copépodes, une zone de refuge contre les prédateurs visuels (poissons et probablement mysidacés (Ramcharan & Sprules, 1986)). En outre, cela bouleverse les rythmes nyctéméraux\* bien connus en milieu marin selon lesquels le zooplancton migre la nuit vers la surface pour se nourrir et migre le jour vers le fond pour se protéger des prédateurs visuels. Selon certains auteurs, les rythmes de migration du zooplancton dans les estuaires seraient réglés plus favorablement sur les cycles lunaires et la marée que sur les cycles lumineux (Morgan *et al.*, 1997; Devreker *et al.*, 2008).

La salinité a une importance spécifique dans les milieux estuariens. En effet, ce sont les rares écosystèmes, avec les systèmes lagunaires, à voir la salinité fluctuer de plusieurs unités à l'échelle de quelques heures lors des marées. Ainsi, dans l'estuaire de la Seine, la salinité peut varier de 0,5 à 20 dans la zone oligo-mésohaline au cours d'un cycle de marée (cycle de 12h = système semi-diurne). Cette salinité aura un impact très important sur la répartition des espèces zooplanctoniques en fonction de leur niveau de tolérance (Voir encart «*Eurytemora affinis* : une espèce euryhaline et eurytherme» p17). Ainsi, les gradients horizontaux de salinité sont à l'origine de la répartition spatiale du zooplancton dans les estuaires. Des espèces à affinité marine sont retrouvées dans la partie polyhaline (le copépode *Temora longicornis*), des espèces typiquement estuariennes dans la partie méso- et oligohaline (les copépodes *Acartia* sp. et *E. affinis*) et des espèces à affinité d'eau douce dans la partie oligohaline (le copépode *Acanthocyclops robustus*). Comme la limite spatiale de ces zones dépend du débit, la position de chaque population zooplanctonique va aussi varier le long de l'estuaire en fonction des débits.

#### 4.2. La température

Dans l'estuaire de la Seine, les températures sont plus froides que celles de la mer en hiver (masses d'eau continentale plus froides que les masses d'eau marine) et plus chaudes en été (masses d'eau continentale plus chaudes que les masses d'eau marine). Comme pour les débits, la température varie à l'échelle saisonnière mais aussi pluriannuelle avec des années plus chaudes que d'autres. L'été 2003 a ainsi été particulièrement chaud avec des températures de l'eau atteignant 27°C dans l'estuaire à Tancarville. A l'opposé, certains hivers peuvent se montrer très froids comme en 1991 avec 3,5°C relevée dans l'eau et en 2005 où les températures sont restées à 4,5°C jusqu'à mi-mars alors que d'habitude, elles remontent à partir de fin février (Figure 12). La température a un effet sur le métabolisme des organismes zooplanctoniques (consommation d'O<sub>2</sub>, accélération ou ralentissement du développement, augmentation ou diminution de la quantité d'œufs produits, taux de mortalité, etc.), et a donc un effet sur la succession des espèces dans le temps en fonction de leur préférendum.

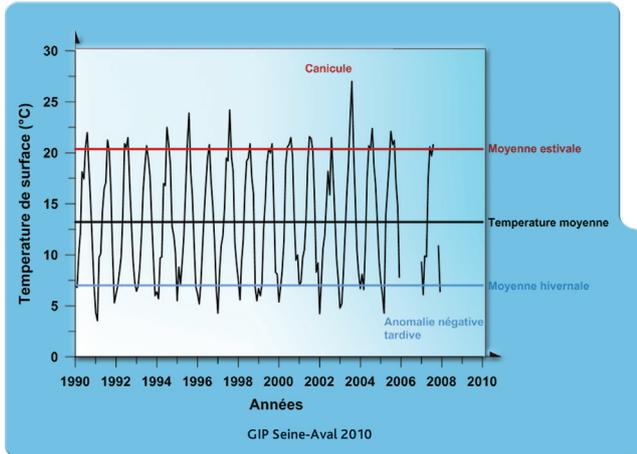


Figure 12. Variation de la température de surface dans l'estuaire de la Seine, mesurée mensuellement à Tancarville de 1990 à 2008. Les lignes noire, rouge et bleue représentent respectivement les moyennes globale, estivale et hivernale calculées pour cette période.

#### 4.3. L'influence des activités humaines sur la morphologie et la contamination de l'estuaire

L'estuaire de la Seine est situé à l'exutoire du bassin versant de la Seine (79 000 km<sup>2</sup>) et correspond aux 160 derniers kilomètres du fleuve. Il est délimité par le barrage de Poses en amont (barrage le plus en aval sur la Seine et limite d'influence de la marée dynamique), et la partie orientale de la baie de Seine en aval. Outre la métropole parisienne (10 millions d'habitants) qui contribue fortement aux apports amont de contaminants, l'estuaire de la Seine accueille deux agglomérations riveraines majeures : Rouen (400 000 habitants) et Le Havre (250 000 habitants) ; deux ports maritimes d'importance internationale : Rouen et Le Havre ; quatre zones industrielles majeures : Elbeuf, Rouen, Port Jérôme, Le Havre ; et est bordé par de nombreux terrains agricoles. Ces différentes activités sont autant de sources de contaminants arrivant à l'estuaire :

- industrielles : métaux lourds, eau chaude (eau utilisée pour le refroidissement de turbine), produits pharmaceutiques, etc.
- urbaines : bactéries, ammoniac, phosphore, produits pharmaceutiques, etc.
- agricoles : pesticides, engrais (sels nutritifs : dérivés azotés et phosphorés responsables de l'eutrophisation), etc.

#### *Eurytemora affinis* : une espèce euryhaline et eurytherme

La présence de sel dans l'eau rend le milieu extérieur plus ou moins concentré que le milieu interne des cellules de l'organisme. Par osmose\*, si deux milieux aqueux séparés par une membrane semi-perméable ont des concentrations différentes en soluté, alors l'eau traversera la membrane pour homogénéiser la concentration entre les deux milieux, augmentant ou diminuant le volume d'un des deux compartiments. Par ailleurs, les animaux aquatiques doivent maintenir une concentration en soluté stable dans leur cellule pour survivre. Chez les copépodes, comme chez de nombreux animaux pluricellulaires, ce maintien de la concentration intracellulaire se fait activement par osmorégulation en excréant ou en prélevant de l'eau ou des ions dans le milieu. Pour les espèces non adaptées au milieu estuarien, les changements de salinité trop rapides et dans des gammes trop élevées ne permettent pas une osmorégulation efficace et provoquent l'éclatement ou la lyse\* des cellules par osmose et donc la mort de l'organisme.

Chez les copépodes estuariens, l'osmorégulation doit être rapide et doit couvrir une large gamme de salinité. Leur concentration interne est hyper-osmotique en milieu d'eau douce et hypo-osmotique en milieu marin. Les mécanismes impliqués dans l'osmorégulation chez les copépodes estuariens ne sont pas encore tous connus. Il a été suggéré que la glande maxillaire des copépodes pouvait être impliquée dans les échanges d'ions (Marshall & Orr, 1972), mais cela n'a pas pu être prouvé. Comme l'a démontré Burton (1991a), les copépodes peuvent aussi directement ajuster la concentration intracellulaire par la synthèse ou la dégradation d'acides aminés libres tels que l'alanine, la proline et la glycine, ce qui nécessite la synthèse de certaines protéines (Burton,

1991b). Sous conditions de stress, l'homéostasie et les fonctions cellulaires sont préservées par la mise en place de mécanismes hautement conservés au cours de l'évolution. Toutefois, l'osmorégulation a un coût énergétique important. Les copépodes sont ainsi plus tolérants aux variations de salinité quand ils ont mangé que lorsqu'ils ont jeûné (Farmer & Reeve, 1978). On peut aussi observer une augmentation de la consommation en oxygène, marqueur de l'activité métabolique (Gaudy *et al.*, 2000), dans des salinités non optimales pour l'espèce de copépode (Pagano & Gaudy, 1986). Chez *Tigriopus californicus*, un copépode pouvant survivre et se reproduire dans une très large gamme de salinités, le coût de l'osmorégulation a été estimé à 11,5% du budget énergétique journalier (Goolish & Burton, 1989).

La température, quant à elle, va définir la vitesse des réactions biochimiques (activité enzymatique) du métabolisme. Une réponse au stress thermique provoqué par la variation de température est la production de protéines de stress thermiques, aussi appelées heat shock proteins (HSP). Les différentes familles de HSP classées en fonction de leur poids moléculaire (100, 90, 70, 60 KDa) parmi lesquelles HSP90 et HSP70 sont les plus représentées et les plus étudiées. La synthèse de ces protéines est également induite en réponse à une grande variété de stress environnementaux tels que les changements de salinité, l'anoxie, les rayonnements UV, la contamination chimique et les infections pathogènes (Sorensen *et al.*, 2003 ; Mouneyrac & Roméo, 2011). Ces protéines sont codées par les gènes du même nom et dont le niveau d'expression varie en fonction du niveau de stress thermique de l'organisme.

Ce bassin abrite également un grand nombre d'industries implantées le long de ses berges et qui profitent de cette voie navigable vers le reste du globe. L'implantation des ports et des industries est aussi liée au développement de la population du bassin versant. Ce développement économique et urbain nécessite de nombreux aménagements au niveau des rives. Ces activités anthropiques engendrent un risque de perturbation du fonctionnement de l'écosystème estuarien à travers la pollution et la modification hydro-morpho-sédimentaire de l'estuaire (Lesueur & Lesourd, 1999; Morin *et al.*, 2010).

L'estuaire a ainsi vu son volume se réduire de 2 milliard de m<sup>3</sup> à 840 millions de m<sup>3</sup> par endiguement et approfondissement du chenal de navigation entre 1677 et 1978. S'en sont suivis une augmentation de la concentration en matière en suspension et une modification de l'hydrodynamisme ayant pour conséquence une migration du bouchon vaseux dans l'estuaire et une modification du gradient de salinité et potentiellement de la répartition des espèces zooplanctoniques le long de l'estuaire.

L'impact des rejets de sels nutritifs dans la Seine (*via* l'ensemble du bassin versant) se verra plus au niveau côtier que dans l'estuaire où la photosynthèse est limitée par une couche euphotique peu épaisse. Les rejets d'ammoniac urbain ont toutefois un impact sur la prolifération de bactéries nitrifiantes, consommatrices en oxygène, ce qui diminue le taux d'oxygène dans les eaux de l'estuaire. Ceci peut provoquer une forte anoxie des eaux en aval de Rouen. Ce phénomène est aujourd'hui en baisse en raison de l'amélioration du traitement des effluents urbains de l'agglomération parisienne. Le zooplancton est connu pour être sensible à la concentration d'oxygène et peut disparaître des eaux qui possèdent une concentration trop faible (Sautour & Castel, 1995; Tackx *et al.*, 2004).

Les contaminants chimiques sont nombreux dans l'estuaire de la Seine et peuvent se décliner en plusieurs catégories dont les métaux lourds (Pb, Cu, Cd, Zn, Ag, Fe, etc.) (Boust *et al.*, 1999; Chiffolleau *et al.*, 2001; Cossa et Ficht, 1999; Gonzalez *et al.*, 1999), les polluants organiques (PCB(1), HAP(2), APEO(3), triazines) (Abarnou *et al.*, 2000; Tronczynski *et al.*, 1999) et les produits pharmaceutiques (antibiotiques, hormones, antidouleur, anticonvulsant...):

- Certains produits pharmaceutiques rejetés dans l'estuaire de la Seine (dérivé hormonal : l'éthinylestradiol), accumulés par le zooplancton, sont connus pour influencer la maturation sexuelle chez les poissons (MacGree *et al.*, 2010) qui s'en nourrissent (Martin-Robichaud *et al.*, 1994).
- La présence de certains métaux lourds (Cu, Cd, Pb, Zn) peut influencer sur la production de vitellogéline chez les copépodes calanoides (Hwang *et al.*, 2010). De plus, les copépodes peuvent bioaccumuler certains métaux lourds les rendant disponibles aux maillons supérieurs de la chaîne trophique (Fisher *et al.*, 2000). Toutefois, aucun test n'a été effectué sur les copépodes dans l'estuaire de la Seine (seulement des mesures, Chiffolleau *et al.*, 2001).

- Les polluants organiques persistants sont des substances chimiques faiblement biodégradables qui possèdent des propriétés physico-chimiques qui leur confèrent un fort potentiel de bioaccumulation par les organismes. Parmi ces composés, les polychlorobiphényles (PCB) sont des molécules chlorées ubiquistes particulièrement rémanentes et bien qu'interdits en France depuis 1987, ils sont encore très présents à l'heure actuelle dans les écosystèmes aquatiques. Les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) sont issus de la combustion de la matière organique et sont connus pour leurs propriétés cancérigènes. Des contaminants plus hydrophiles tels que des surfactants anioniques (alkylphénols polyéthoxylé, AEPO) ont été associés à des perturbations endocrines. Enfin, les produits phytosanitaires (insecticides : carbamates; herbicides: triazines, diuron...) sont également très présents dans les milieux aquatiques et représentent, bien que leur demi-vie\* soit très réduite, une toxicité importante (neurotoxicité, perturbation endocrine...). Leur interaction avec le zooplancton, et particulièrement *E. affinis*, est bien documentée dans l'estuaire de la Seine.

En plus des forçages anthropiques locaux, les estuaires subissent des forçages à plus large échelle comme les changements globaux qui incluent les changements climatiques. Ceux-ci ont un effet sur les températures, mais aussi sur les précipitations et donc les débits des fleuves, ce qui impacte les populations zooplanctoniques. Des modèles prévoient ainsi une diminution des débits moyens de la Seine de 28% pour les 50 années à venir (Ducharne *et al.*, 2009).

- (1) Polychlorobiphényles
- (2) Hydrocarbures aromatiques polycycliques
- (3) Alkylphénols-polyéthoxylés



## Partie 2. Méthodologies adaptées à l'étude du zooplancton estuarien

### 5. Approche *in situ*

L'étude du zooplancton dans son milieu est rendue très complexe par la forte variabilité des paramètres environnementaux et du fait que le zooplancton évolue dans le temps et l'espace avec ces paramètres. Il n'existe pas, à l'heure actuelle, de protocole standard d'étude du zooplancton dans les estuaires. L'expérience acquise sur l'estuaire de la Seine permet néanmoins de proposer une stratégie d'échantillonnage adaptée à ce milieu.

#### 5.1. Choix de la méthode et de la zone de prélèvement

##### 5.1.1. La marée

Le but est de déterminer la répartition de l'ensemble de la population d'*E. affinis* au cours d'un cycle de marée. Il sera possible ensuite d'en déduire les interactions existantes entre cet organisme et les facteurs environnementaux fluctuant à l'échelle de la marée tels que la salinité, l'hydrodynamisme et, dans une moindre mesure à cette échelle, la température. Enfin, cette démarche est essentielle pour établir un protocole fiable pour étudier la dynamique de population de cette espèce à l'échelle inter-saisonnière puisque celle-ci intègre les processus intervenant à l'échelle de la marée.

Dans un estuaire, la répartition spatio-temporelle des communautés planctoniques est dépendante de l'hydrodynamisme et donc de la salinité. Pour étudier la dynamique d'une population évoluant au gré de ces paramètres, il est nécessaire de « fixer » une composante pour faciliter les comparaisons de densités de copépodes. En fixant l'espace de prélèvement, il est donc plus aisé de comparer les densités de copépodes sur différentes échelles de temps, allant de la journée aux saisons. Les prélèvements sont donc faits en mode Eulérien qui consiste à se placer dans un point fixe et à observer les fluctuations du milieu au cours du temps. La position des populations de copépodes pouvant aussi varier sur la verticale de la colonne d'eau, les prélèvements doivent se faire à plusieurs profondeurs. Une étude préliminaire a démontré que les prélèvements effectués en profondeur intermédiaire n'apportaient pas d'informations supplémentaires par rapport aux prélèvements de fond et de surface (Devreker, 2002). Les travaux de Mouny (1998) ont montré des densités élevées d'*Eurytemora affinis* en période printanière dans la zone oligo-mésohaline (salinité de 0 à 18) préférentiellement en amont du bouchon vaseux. Pour un suivi à l'échelle de la marée, il est ainsi préférable de prélever au mois de mai, légèrement en amont du pont de Normandie (au point pK 352 (49°26'100"N , 00°17'050"E) (Figure 10).

##### 5.1.2. La saisonnalité

Le protocole d'étude de la dynamique de population d'*E. affinis* à l'échelle inter-saisonnière a été adapté du protocole d'étude à l'échelle de la marée. Les prélèvements

sont également faits au cours de cycles de marée sur le même point fixe mais à différentes dates situées à des périodes 'critiques' pour la dynamique de population du zooplancton (fin hiver, printemps, été). Les méthodes de prélèvement sont identiques aux 2 échelles étudiées pour permettre une inter-comparaison des résultats. Néanmoins, la variabilité de certains paramètres physiques et biologiques étant plus marquée au cours de l'année que lors d'un cycle de marée, plus de paramètres physiques et biologiques doivent être mesurés. Ainsi, la concentration en chlorophylle *a* et en matière en suspension (MES) ainsi que les espèces phytoplanctoniques ont été aussi observées.

#### 5.2. Le matériel utilisé

Les prélèvements de plancton ont été effectués à l'aide d'une bouteille Niskin 5 L puis filtrés sur une maille de 40µm. La bouteille Niskin a l'avantage de pouvoir prélever un volume fixe et de permettre de mieux contrôler la profondeur de prélèvement et de ne pas abimer les organismes. Les facteurs physiques tels que la salinité, la température et la profondeur de prélèvement ont été mesurées à l'aide d'une sonde CTD Seabird CBE 25 attachée au même treuil que la bouteille Niskin mais un mètre en dessous. La vitesse du courant a été mesurée grâce à une sonde ADCP.

#### 5.3. Comptage et détermination des différents stades de développement d'*E. affinis*

Au laboratoire, les échantillons de zooplancton ont été re-concentrés et le formaldéhyde a été remplacé par de l'eau saumâtre le temps du dépouillement. Tous les échantillons ont été colorés pour faciliter la détection des copépodes dans le sédiment. Le comptage et la détermination de l'espèce *Eurytemora affinis* ont été exhaustifs, aucun sous échantillonnage n'a été effectué.

#### 5.4. Mesure des contaminants et biomarqueur de l'activité enzymatique

La disponibilité des contaminants présents dans la masse d'eau pour les maillons supérieurs de la chaîne trophique estuarienne (décapodes planctoniques, poissons) dépend, entre autres de la quantité de contaminant que les copépodes peuvent bioaccumuler dans leurs tissus. Cette quantité a été mesurée au cours de cycles de marée et en fonction des saisons dans l'estuaire de la Seine sur le site de prélèvement décrit au chapitre 4.a. (voir Figure 10). Le stress biologique associé à la présence de ces contaminants dans les tissus des copépodes et à la variation des paramètres environnementaux (température et salinité) est mesuré par l'activité enzymatique dans ces tissus (Activité AChE et GST).

Les glutathion S-transférases (GST) représentent une famille d'enzymes multifonctionnelles essentiellement cytosoliques, impliquées dans des opérations diverses de

transports et de biosynthèses intracellulaires (George, 1990). Une grande variété de composés chimiques induit les GST, dont certains inducteurs des cytochromes P450 tels que les hydrocarbures polycycliques aromatiques et les PCB. Contrairement à la GST, l'acétylcholinestérase (AChE) ne joue aucun rôle dans la détoxification chez les êtres vivants. Cette enzyme est, pour sa part, impliquée dans les mécanismes de transmission de l'influx nerveux à travers l'organisme. Parmi les nombreuses molécules susceptibles d'inhiber l'AChE, les composés organophosphorés (ou organophosphates) et les carbamates, tous deux utilisés comme matière active dans la préparation d'insecticides, sont les plus puissants.

L'extraction et la mesure des contaminants se fait dans 3 phases : particulaire, dissoute et dans le copépode *E. affinis* en suivant des protocoles spécifiques à chaque phase et contaminant. Les copépodes sont soit issus d'expérience en laboratoire (cinétique de bioaccumulation) ou *in situ* (en fonction des saisons ou de la marée).

## 6. Approche expérimentale

Si l'approche *in situ* permet d'observer l'effet de l'ensemble des facteurs environnementaux sur la dynamique de population des espèces, l'effet de paramètres isolés sur le cycle de vie des organismes (stress) ne peut être étudié qu'en laboratoire. Dans cette approche, les réactions des paramètres du cycle de vie et du comportement ont été observées en présence de facteurs de stress naturel (température et salinité) et anthropique (contaminant). Leur état de stress a été défini par l'utilisation de biomarqueur d'activité enzymatique, par l'observation de l'expression du protéome cellulaire ou par des indicateurs biologiques comme la mortalité.

## 6.1. Les cultures

Les cultures de copépodes sont nécessaires pour obtenir des individus 'standardisés' dont la variabilité des traits d'histoire de vie due au passé environnemental est diminuée. Il est donc possible, en utilisant ces individus cultivés, de tester les effets de différentes conditions expérimentales avec un minimum de biais.

### 6.1.1. Nourrir le zooplancton : les cultures d'algues

Deux espèces d'algues ont été choisies pour nourrir *E. affinis* : *Rhodomonas marina* (Figure 13A) et *Isochrysis galbana* (Figure 13B) qui sont des algues couramment utilisées en aquaculture (Lavens & Sorgeloos, 1996). Ces algues ont été spécialement choisies car leurs tailles conviennent très bien à la nutrition des nauplii comme des adultes d'*E. affinis*. Ces deux algues sont également riches en lipides et en protéines. *R. marina* est une algue flagellée qui supporte des diminutions de salinité. *I. galbana* est facile à cultiver et est riche en DHA (Docosahexaenoic acid) qui est un acide gras oméga-3 essentiel.

### 6.1.2. Les cultures de copépodes

Les cultures de copépodes sontensemencées à partir d'individus sauvages prélevés dans l'estuaire de la Seine. Des femelles ovigères sont isolées dans des aquariums équipés de pondeurs (Figure 14A), les aquariums sont ensuite disposés en salle thermostatée (Figure 14B). Après 2 à 4 jours d'incubation (en fonction de la température), les pondeurs sont retirés ; l'aquarium ne contient alors que des nauplii du même âge ( $\pm 1$  j). Les aquariums sont équipés de bulleurs pour un apport constant d'oxygène et pour permettre un brassage de la masse d'eau (évite la sédimentation trop rapide des algues) et sont remplis d'eau à salinité fixée, maintenus à température fixe et nourris

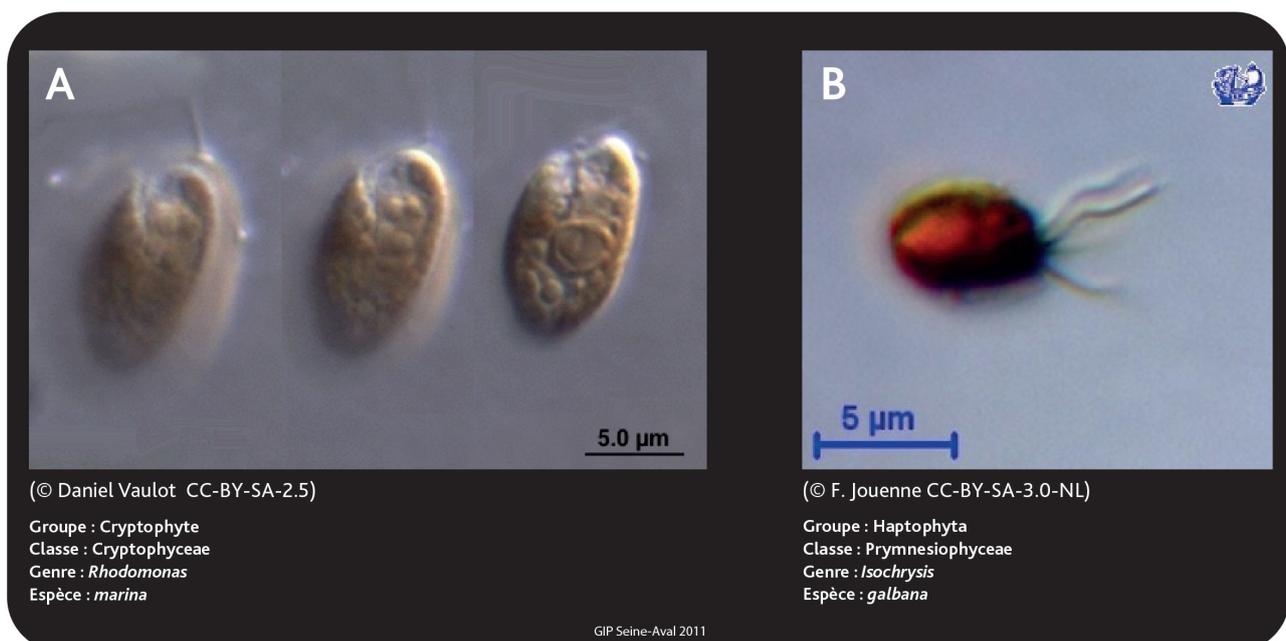


Figure 13. A. Cellules de *Rhodomonas marina* et sa classification. Figure 13. B. Cellules d'*Isochrysis galbana* et sa classification.

avec un mélange des deux espèces d'algues *R. marina* et *I. galbana*. Le cycle lumineux est fixé à 12N : 12J (Nuit : Jour). Pour accroître le volume des populations cultivées, les nauplii peuvent être récupérés à chaque nouvelle génération et transférés dans des aquariums plus grands.

## 6.2. Expériences en laboratoire

Ces expériences consistent à observer, dans des conditions contrôlées, la reproduction, le développement, la mortalité, le comportement de cette espèce ainsi que son expression protéique en fonction de différents facteurs environnementaux. La gamme des facteurs testés est toujours directement liée à celle que peut rencontrer *E. affinis* soit lors d'un cycle de marée pour la salinité soit lors d'un cycle saisonnier pour la température. Les conditions clés pour la dynamique de population d'*E. affinis* dans l'estuaire de la Seine sont ainsi 10°C et 15°C (les températures de croissance *in situ* de la population) et 7°C et 20°C qui sont les moyennes hivernales et estivales (Figure 11) que rencontre *E. affinis* dans l'estuaire de la Seine. A noter que 20°C est la température au-delà de laquelle la densité *in situ* de la population d'*E. affinis* diminue fortement (Mouny *et al.*, 1998). Les salinités testées ont été 5, 15 et 25 pour couvrir la gamme de salinité rencontrée par *E. affinis* lors d'un cycle de marée. Les expériences sont menées soit en salle thermostatée soit en chambre d'incubation.

### 6.2.1. Approche en batch

L'approche en batch (ou en groupe) permet d'observer quelques paramètres primordiaux (nombre d'œufs par sac, temps de développement) sur un grand nombre d'individus. Cette méthode est relativement aisée à mettre en place. Des sous-cultures de copépodes ont été initiées dans des bécards avec des conditions de salinité

ou de températures différentes. Cette méthode a été utilisée pour tester les effets des températures 7°C à une salinité de 5 et 20°C à des salinités de 5, 15 et 25 sur la reproduction et le développement d'*E. affinis*. Les mesures biologiques sont effectuées à partir de la deuxième génération (F2) élevée dans ces conditions pour permettre l'acclimatation des copépodes. Les temps de développements moyens sont alors calculés au moment où 50% des individus sont passés au stade supérieur (médiane). Les femelles ovigères sont prélevées dès leur apparition, mesurées et leurs œufs comptés.

### 6.2.2. Approche individuelle

Pour mesurer simultanément les valeurs moyennes, mais également les variances d'un grand nombre de paramètres biologiques, il faut utiliser une autre méthode plus précise mais plus lourde à mettre en place. Ce protocole consiste à isoler individuellement la descendance de plusieurs femelles acclimatées. Chaque copépode isolé doit être observé à intervalle régulier défini en fonction de la vitesse de développement ou du taux de production d'œufs. Cette méthode a été utilisée pour tester les effets des températures 10°C et 15°C et des salinités 5, 15 et 25 sur le développement post-embryonnaire, sur un grand nombre de paramètres de la reproduction en fonction du vieillissement des femelles (nombre d'œufs, développement embryonnaire, temps de maturation des œufs) ainsi que sur la mortalité des larves.

### 6.2.3. Comportement natatoire

Le comportement natatoire des copépodes définit leur capacité à se reproduire et à se nourrir. Ces deux fonctions étant à la base de leur dynamique de population, il devient important de comprendre quels effets auront les contaminants présents dans la Seine sur le comportement natatoire des copépodes.

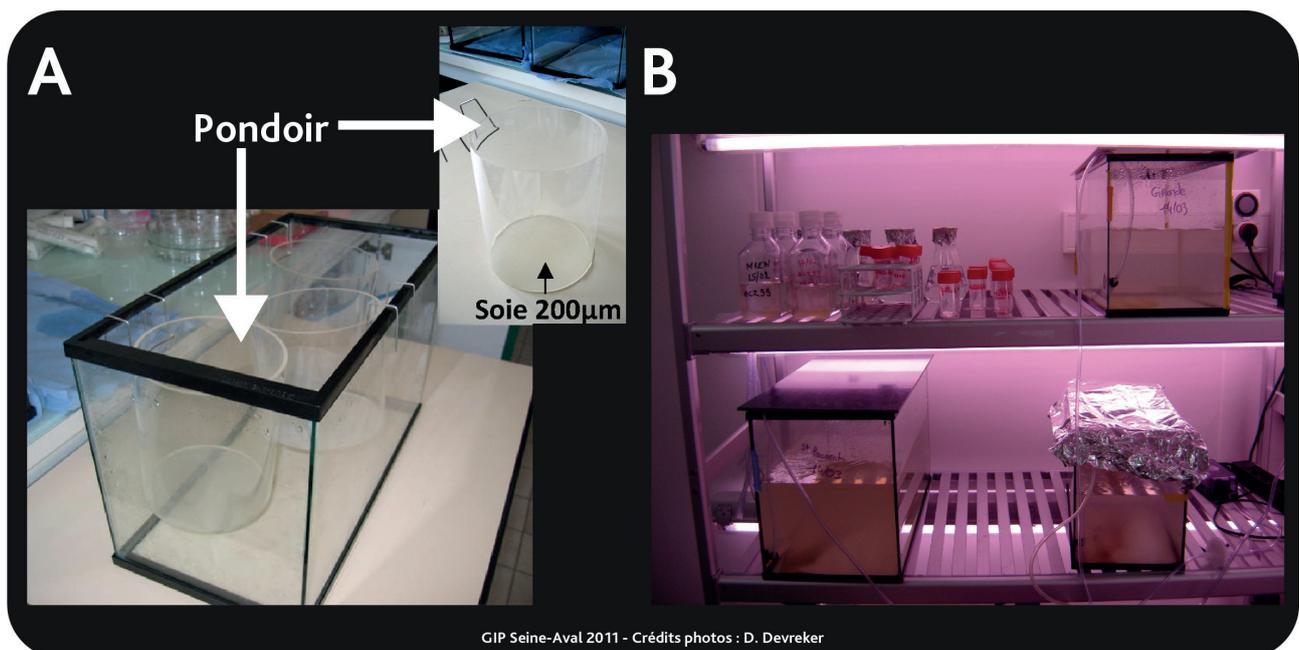
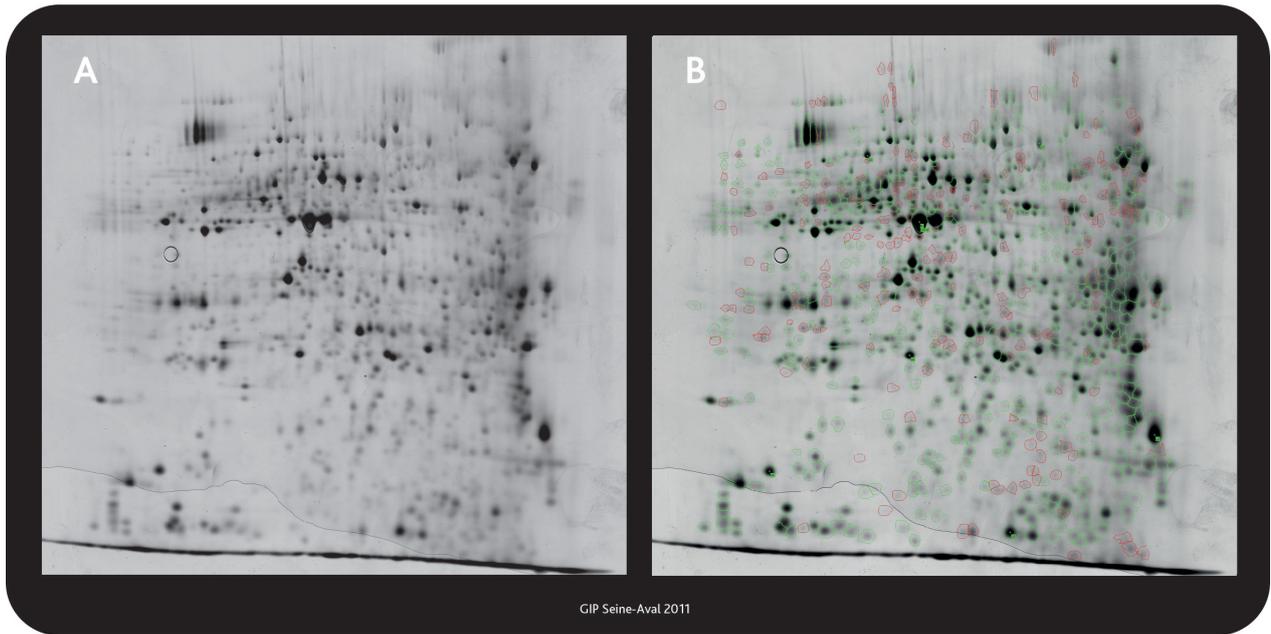


Figure 14. A. Aquarium de 35 litres équipé de 3 pondoirs à femelles ovigères muni d'une soie de 200µm de vide de maille pour séparer les nauplii des adultes. Figure 14.B. Dispositif de culture de copépode en chambre thermostatée à 15°C avec cycle lumineux de 12N :12J.



GIP Seine-Aval 2011

Figure 15. Profil protéique scanné d'*Eurytemora affinis* en 2D.

L'analyse du comportement natatoire du copépode *E. affinis* repose sur des techniques de capture des mouvements du copépode par une caméra. L'analyse numérique de ces déplacements permet de travailler directement sur différents paramètres caractérisant le comportement natatoire des copépodes, la vitesse et la trajectoire, en condition témoin et après ajout de contaminant dans le dispositif expérimental.

#### 6.2.4. Expression protéique

Un nombre conséquent de copépodes, après plusieurs jours d'acclimatation en laboratoire, a été exposé durant 86h à différents types de contaminants en exposition simple ou en mélange (30mg de copépodes par condition). A la fin des expositions, les copépodes sont conservés et stockés à -80°C, avant l'extraction des protéines et leur migration selon le principe de l'électrophorèse à 2 dimensions (Pi, PM) :

Les protéines possèdent une charge électrique qui varie en fonction du pH du milieu. Le pI d'une protéine (point isoélectrique) est le pH pour lequel la charge nette de la protéine est nulle. Chaque protéine migre jusqu'à ce qu'elle atteigne un pH égal à son pI indépendamment de sa taille.

Puis, intervient la migration des protéines sur gel en acrylamide agissant comme un tamis moléculaire, indépendamment de leur charge.

Les profils protéiques obtenus sur gel sont tels que sur la Figure 15.

Une fois 'nettoyés' (identification manuelle des taches et des spots légers), le logiciel repère la présence et l'intensité de tous les spots présents sur les gels. Certains spots sont ainsi considérés comme étant spécifiques à une seule condition s'ils sont présents sur au moins quatre reliquats de cette condition et absent sur l'autre condition. Des spots sont considérés comme étant communs à deux conditions s'ils sont présents sur au moins quatre reliquats de chaque condition.

#### 6.2.5. Cinétique de bioaccumulation

La concentration en contaminants dans les tissus des copépodes est mesurée au cours du temps en fonction de la concentration de ces contaminants dans le milieu; voir paragraphe 5.4.

Zoom sur les cultures d'algues

Les algues sont cultivées en salle thermostatée à  $16^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$  dans des ballons de 2 L à 20 L (Figure D) contenant de l'eau de mer filtrée à  $1\ \mu\text{m}$  et autoclavée à  $121^{\circ}\text{C}$  pendant 20 min avec addition de milieu de culture (Le milieu de culture utilisé pour *I. galbana* est le f/2 (milieu de Guillard, Guillard et Ryther 1962) et celui pour *R. marina* est le Conway enrichi en acide borique  $\text{H}_3\text{BO}_3$  (Walne, 1966)). Les ballons sont oxygénés à l'aide de pompes à air munies d'un filtre à particules. L'éclairage doit être fourni par des tubes fluorescents avec un cycle lumineux de 10N : 14J (Nuit : Jour) à 2500 lux. Le repiquage des algues se fait lorsque leur concentration devient trop importante dans les ballons, ce qui pourrait inhiber leur croissance. Le repiquage peut se faire entre ballons de volume égal (entre petits volumes) pour maintenir un stock d'algues constant ou de petits volumes vers

les grands pour augmenter la production (nourrir les cultures). Le repiquage ne se fait jamais des grands volumes vers les petits. Le repiquage doit être fait tous les 5-10 jours en fonction de l'espèce d'algue et du volume à repiquer. Des souches mères doivent être conservées dans des tubes à essai, elles sont repiquées toutes les deux semaines. Les cultures souches sont utilisées pour relancer des cultures neuves en cas de mortalité dans les autres cultures.

Pour nourrir les copépodes, les algues sont centrifugées dans des tubes à hémolyse, le surnageant est vidé (eau + milieux de culture propices au développement bactérien) et remplacé par de l'eau à la même salinité que la culture (ou très proche) filtrée et autoclavée. La centrifugation est très importante pour les cultures à plus de  $15^{\circ}\text{C}$ .

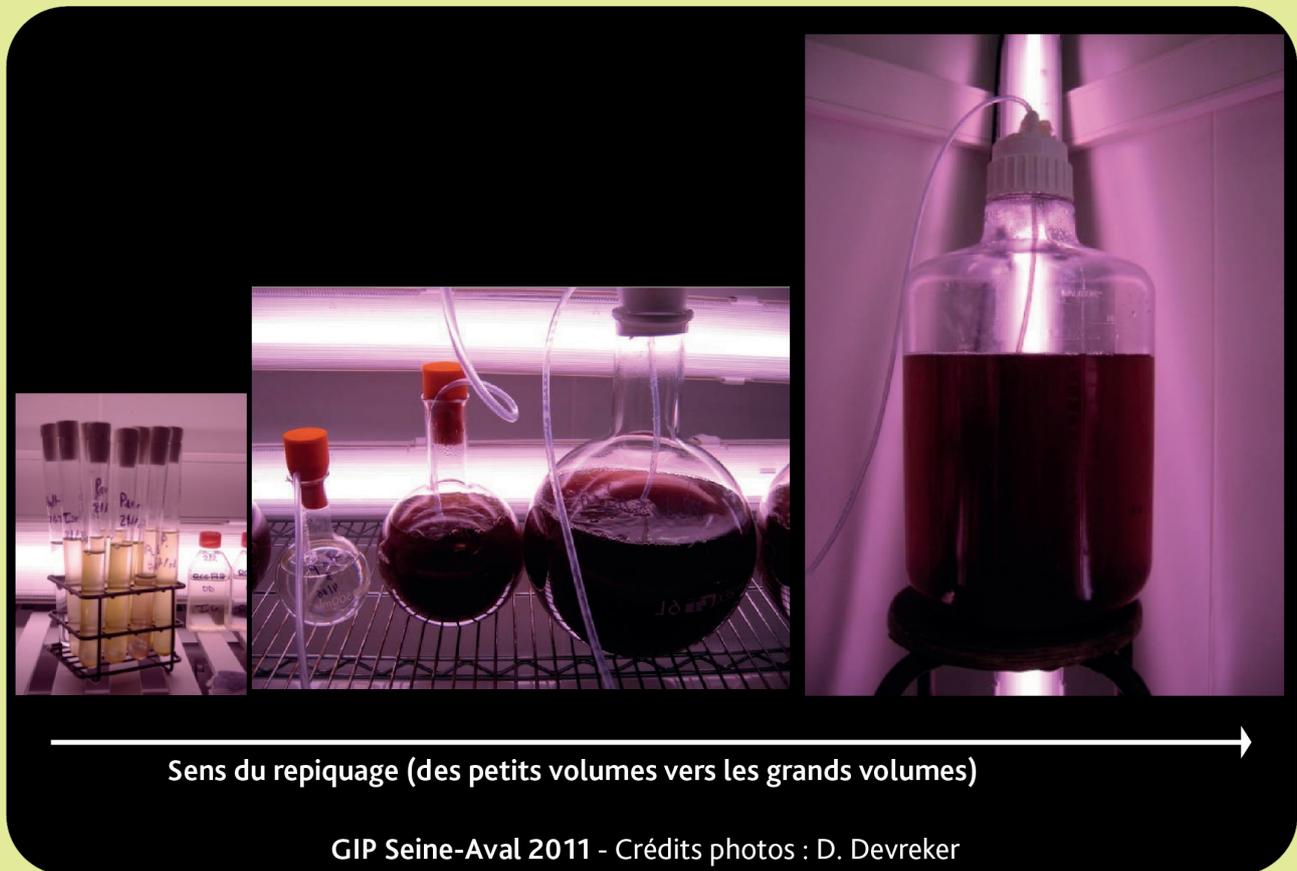


Figure D. Culture de *Rhodomonas marina* à différents volumes de repiquage.

## Partie 3. Rôle écologique du copépode *Eurytemora affinis* dans l'estuaire de la Seine

### 7. Ecologie d'*Eurytemora affinis* dans l'estuaire de la Seine

Les premiers travaux sur le zooplancton de l'estuaire de Seine en 1996 (Mouny, 1998) ont constitué la première base de données sur la présence et les densités du copépode *E. affinis* en estuaire de Seine, ainsi que sur son importance vis-à-vis des autres communautés vivantes et du réseau trophique de cet estuaire.

#### 7.1. *Eurytemora affinis* et la marée - les mécanismes de maintien de la population dans l'estuaire de la Seine en période printanière (maximum de densité)

##### 7.1.1. Structure de la population

Les premières données sur la dynamique de population à l'échelle de la marée ont montré, en 1997, que les densités maximales sont atteintes au fond et autour de la basse mer (Figure 16). Très peu d'individus sont présents au moment de la pleine mer lorsque la salinité dépasse 25 au niveau du Pont de Normandie.

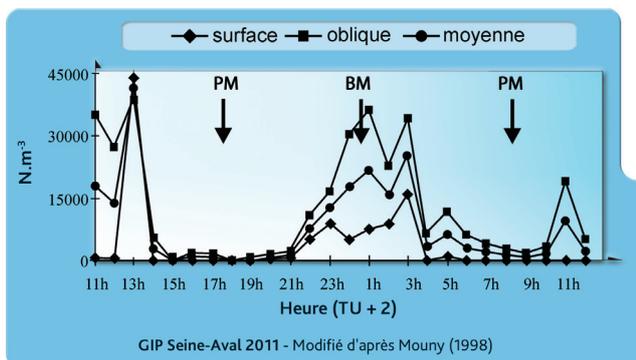


Figure 16. Variation de la densité de *E. affinis* (copépodites + adultes) au cours de deux cycles de marée en fonction de la profondeur dans l'estuaire de la Seine au niveau du Pont de Normandie. PM : Pleine Mer; BM : Basse Mer. Le prélèvement 'oblique' correspond à la remontée lente du filet, la densité du copépode est alors intégrée sur toute la colonne d'eau.

Des études plus récentes confirment ces observations (Figure 17A) mais montrent également que la structure de la population du copépode *Eurytemora affinis* fluctue fortement à l'échelle de la marée. Au fond, la variation de la structure de la population est symétrique entre le flot et le jusant (Figure 17B). Les pré-adultes et les adultes (C5-Adultes) sont les plus abondants au début du jusant et représentent jusqu'à 50% de la population. Leur proportion diminue au cours du jusant en faveur des nauplii (N1-N6) qui représentent la majorité de la population à marée basse. Au cours du flot, la proportion de nauplii diminue en faveur des adultes. La proportion des stades copépodites dans la population est moins variable au cours de la marée. En surface, les proportions des dif-

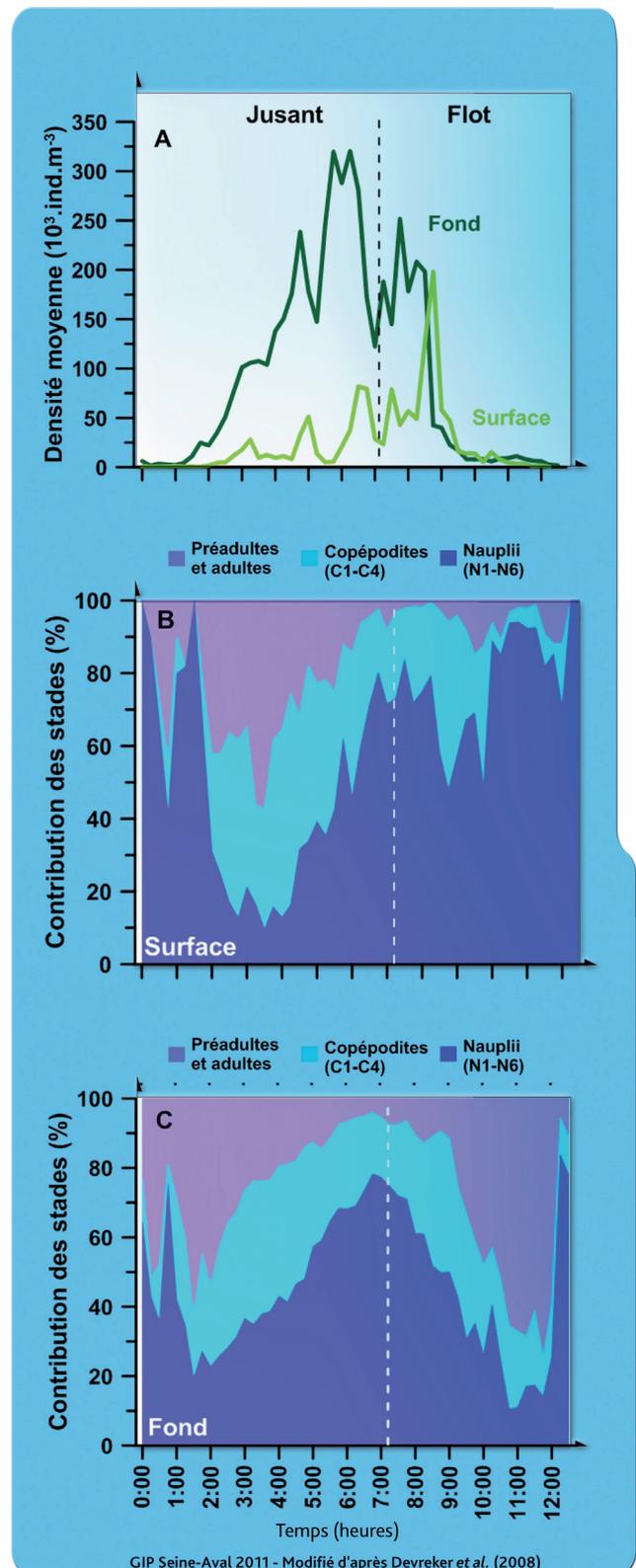


Figure 17. Variation des densités (A) et de la structure (B) (C) de la population du copépode *E. affinis* lors d'un cycle de marée en fond et surface dans l'estuaire de la Seine au niveau du Pont de Normandie.

férents stades de développement sont superposées à une densité globale bien plus faible des copépodes qu'au fond (Figure 17C). Les copépodites et les stades adultes y sont moins abondants que les nauplii pendant le flot, alors que les nauplii sont relativement moins abondants à marée basse et pendant le jusant (Devreker *et al.*, 2008).

L'hydrodynamisme de l'estuaire de la Seine est en majorité responsable de cette structuration (Schmitt *et al.*, 2011). Castel & Viega (1990) ont suggéré que l'hydrodynamisme est le seul facteur responsable de la répartition spatiale d'*E. affinis* dans l'estuaire de la Gironde à proximité du bouchon vaseux. Au contraire, dans l'estuaire de la Seine, comme dans d'autres estuaires Européen et Nord Américain, la structuration de la population d'*E. affinis* en fonction de la marée fait appel à des processus plus complexes. La salinité, qui fluctue avec le mélange des masses d'eaux continentale et marine sous l'influence directe de l'hydrodynamisme à l'échelle de la marée, joue un rôle dans la répartition de la population d'*E. affinis*. D'une façon générale, la population d'*E. affinis* se maintient majoritairement dans la zone oligo-mésohaline même si toute la population d'*E. affinis* n'est pas concentrée au même endroit de l'estuaire de la Seine. Les nauplii sont préférentiellement concentrés dans une zone de salinité inférieure à 5 alors que les adultes sont distribués sur une

gamme de salinité plus large et plus élevée allant jusqu'à 15 (Figure 18; Devreker *et al.*, 2008). Cette gamme se situe dans les optimums de salinité pour la reproduction et le développement.

### 7.1.2. Mécanismes de maintien, bénéfices et coûts

La répartition des nauplii dans les faibles salinités, bien qu'ils soient connus pour tolérer des salinités entre 2,5 et 20 (Devreker *et al.*, 2004) montre que la distribution différentielle des stades de développement serait plutôt influencée par l'hydrodynamisme et les mécanismes de maintien des adultes que par une préférence stricte à une gamme de salinité. Les nauplii seraient agrégés dans les faibles salinités comme des particules passives (Le Hir *et al.*, 2001 ; Castel & Viega, 1990). En revanche, les adultes et les copépodites seraient capables de coloniser un habitat plus important, tout en restant dans la gamme de tolérance de l'espèce (5-20) avec un comportement actif de migration vers le fond en début de flot juste après la période de remise en suspension (Figure 19). Les faibles densités rencontrées aux salinités > 20 montrent la limite de répartition de l'espèce dans l'estuaire de la Seine.

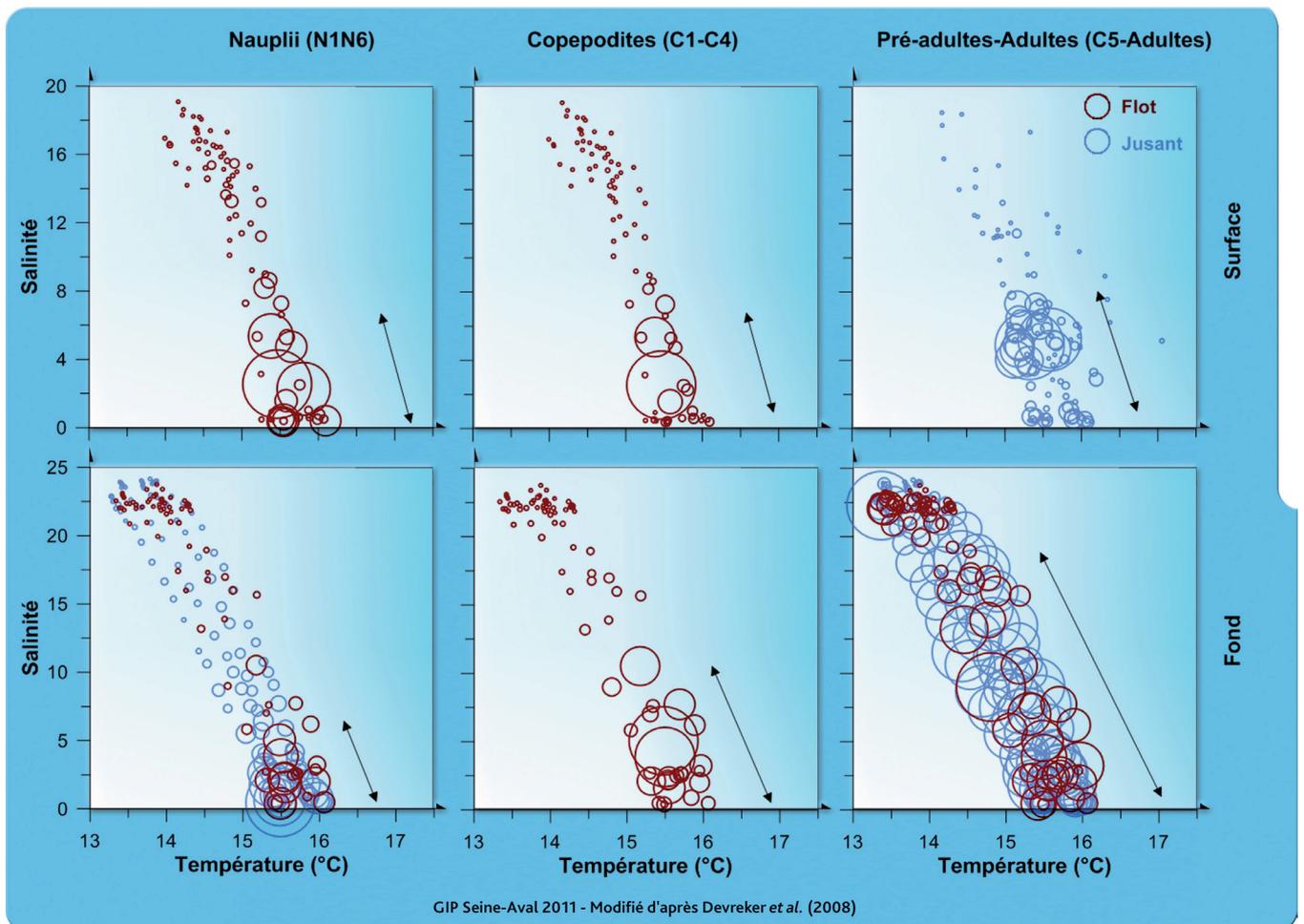


Figure 18. Diagramme de la densité des différents groupes de stade de développement du copépode *E. affinis* en fonction de la température et de la salinité en surface et au fond de l'estuaire de la Seine au niveau du pont de Normandie (période printanière). La taille des cercles est proportionnelle à l'abondance, les cercles rouges représentent le flot, les bleus représentent le jusant. Les flèches délimitent les conditions de maximum d'abondance.

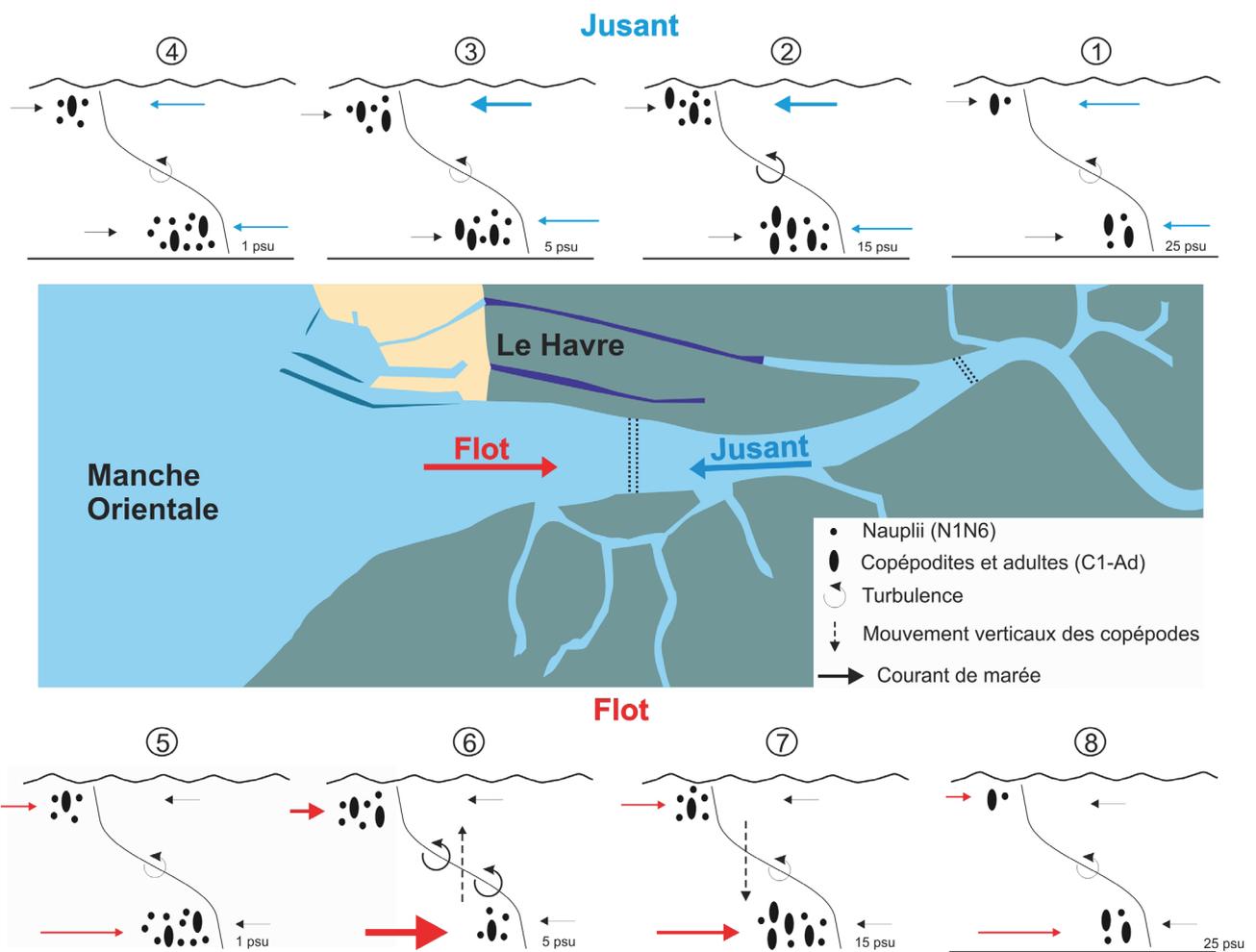
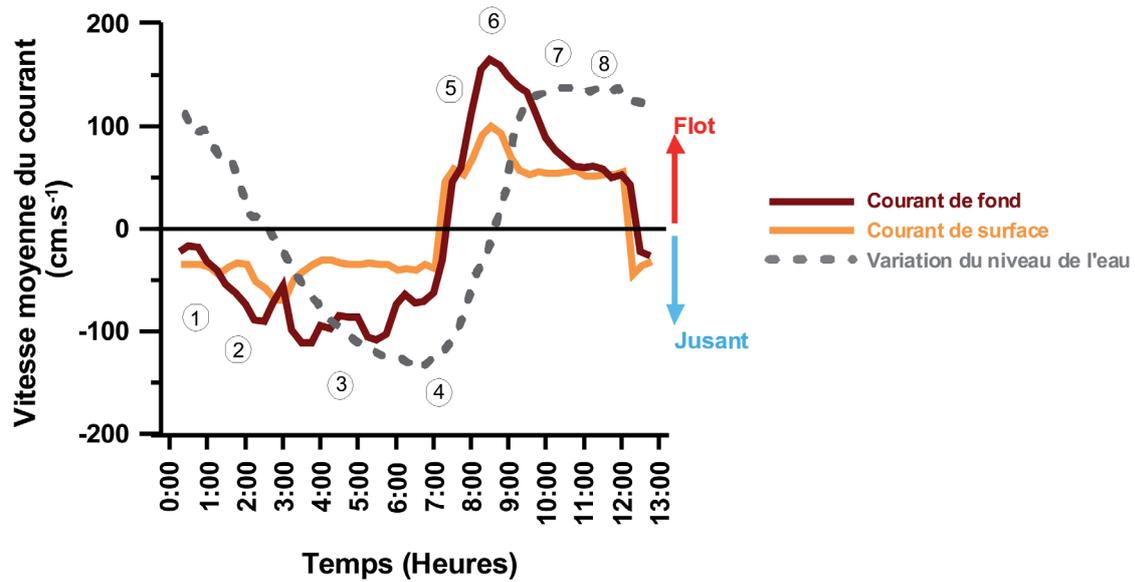


Figure 19. Variation du niveau de l'eau, des courants moyens de marée de fond et surface et séquences de la dynamique de répartition de la population du copépode *E. affinis* lors d'un cycle de marée dans l'estuaire de la Seine (étude sur 5 cycles de marée).

Ce comportement actif leur permet d'éviter de se retrouver dans des salinités trop élevées, supérieures à 20, conditions qui semblent plus stressantes pour cette population que les salinités faibles au vu des résultats obtenus en laboratoire (Devreker *et al.* 2007; 2009). Il n'y a pas ou peu de migration active des adultes et copépodites lors du jusant. Ce mécanisme, défini à partir d'une observation directe à haute fréquence de la répartition spatio-temporelle des individus lors de cycle de marée (Schmitt *et al.*, 2011), est relativement différent du schéma synthétique qui inclut une migration active vers la surface en période de flot proposé par Morgan *et al.* (1997) et repris pour la Seine par Mouny (1998). Ce mécanisme étant inféodé aux stades adultes et copépodites, les nauplii sont beaucoup plus tributaires de l'hydrodynamisme que les adultes. En contrepartie, les nauplii présentent une bonne survie dans les très faibles salinités et une survie suffisante dans les fortes salinités (Devreker *et al.*, 2004) pour être transportés vers l'embouchure (jusant) et la baie de Seine et revenir dans la zone oligo-mésohaline de l'estuaire (flot) lors d'un cycle de marée de mortes eaux ou même lors de crue moyennement importante. Le temps de passage d'une masse d'eau à une autre étant en adéquation avec les temps d'acclimatation utilisés lors d'expériences en laboratoire (quelques heures), ceci pourrait minimiser la mortalité due au stress engendré par les fortes salinités.

Ces mécanismes de maintien qui impliquent une plus forte concentration de la population vers le fond de l'estuaire peuvent aussi représenter une certaine protection contre les prédateurs visuels (mysidacés : *Neomysis integer*, décapodes : *Crangon crangon*, poissons : *Potamoschistus* sp.) et donc présenter un bénéfice supplémentaire pour la population. L'efficacité de la prédation des mysidacés étant moins bonne dans l'obscurité (Fulton, 1982), la forte turbidité qui existe dans le fond de l'estuaire pourrait fortement minimiser l'efficacité de prédateur visuel vers le fond de l'estuaire. De même, en tant qu'espèce opportuniste, *E. affinis* pourraient optimiser son alimentation dans cet environnement riche en apports organiques divers (Heinle *et al.*, 1977). Toutefois, certains prédateurs d'*E. affinis* se concentrent près du fond où la turbulence est forte. Sachant que le taux de rencontre entre prédateurs et proies est en effet sensiblement amélioré dans un environnement turbulent par rapport à un environnement calme (Kiørboe & Saiz, 1995), et substantiellement avec l'augmentation de la densité des proies, "un risque de perte" d'*E. affinis* lié à la prédation est important. La forte abondance d'*E. affinis* dans la zone de faible salinité et au fond de l'estuaire laisse penser que cette stratégie écologique qui consiste à éviter les pertes liées à l'advection serait favorable pour l'espèce même en présence de grand risque de prédation.

### 7.1.3. Sex-ratio et rapport 'femelle ovigère:femelle non ovigère'

Dans l'estuaire de la Seine, le sex-ratio\* (femelles : mâles) d'*E. affinis* est en faveur des mâles (Devreker *et al.* 2008 ; Figure 20). La variation du sex-ratio au cours du cycle de marée est similaire entre la surface et le fond. Les mâles sont trois fois plus nombreux que les femelles avec une augmentation de la proportion des femelles autour de la marée haute et basse. Au fond et à marée basse, les femelles sont deux fois plus nombreuses que les mâles.

Dans les populations diploïdes, le sex-ratio joue un rôle primordial pour la dynamique de population en déterminant le niveau de mélange des gènes (Milchtaich, 1992) et la stratégie reproductrice. Dans les marais salés de l'estuaire du St Laurent (Québec), Castonguay & Fitzgerald (1990) ont exclu la possibilité que le déséquilibre du sex-ratio soit dû à une prédation sélective sur les femelles. En cultures, *E. affinis* présente également un sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles et ceci en absence de prédateurs (Devreker *et al.*, 2007). Certaines études ont suggéré un effet de la température sur le sex-ratio des copépodes calanoïdes en laboratoire (Katona, 1970; Lee *et al.*, 2003 ; Devreker *et al.*, 2007). Toutefois, les causes exactes d'un tel déséquilibre du sex-ratio sont toujours un sujet de débat. Si le déséquilibre du sex-ratio se maintient dans l'estuaire pendant une longue période, il pourra avoir d'autres implications dans la reproduction de cette espèce. Par exemple, une proportion plus élevée de mâles pourra augmenter la probabilité de rencontre femelle mâle, même si les vitesses élevées du courant et la forte turbulence pourraient empêcher le mâle de détecter les phéromones produites par les femelles (Katona, 1973). Puisque l'on observe souvent des femelles sauvages avec plusieurs spermatozoaires, cela prouverait que la fécondation n'est pas un facteur limitant dans l'estuaire de la Seine.

Concernant les femelles, les femelles ovigères (Figure 5) sont plus abondantes que les femelles non ovigères (Devreker *et al.*, 2008 ; Figure 20). Comme pour le sex-ratio, la répartition des femelles ovigères et non-ovigères est influencée par le cycle de marée et la profondeur. Au fond, les femelles ovigères sont clairement prédominantes mais le rapport devient plus équilibré autour de la

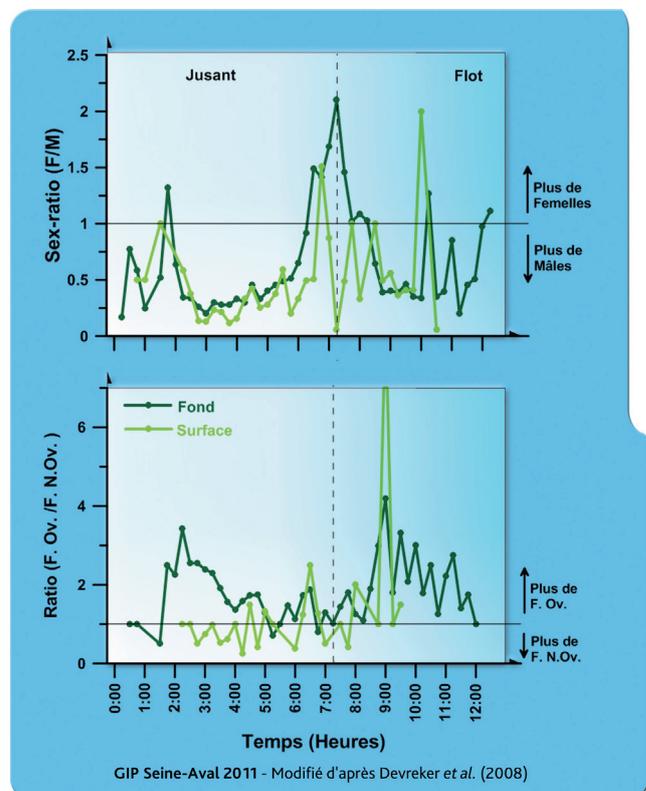


Figure 20. Variation moyenne du sex-ratio (F/M) et du rapport 'femelle ovigère/femelle non-ovigère' (F. Ov./F. N.Ov.) du copépode *E. affinis* calculé sur 4 cycles de marée successifs dans l'estuaire de la Seine.

marée basse. En surface, les femelles non-ovigères sont relativement plus nombreuses que près du fond.

## 7.2. Variabilité saisonnière de la structure de la population d'*E. affinis* et cas particulier de l'année 2005

La première étude sur la dynamique annuelle du copépode *E. affinis* en 1996 a montré des abondances maximales au milieu du printemps (Avril-Mai) et minimales en été lorsque la température atteint 20°C (Figure 21). Les données de ces travaux ont aussi été les premières à montrer que la position de la population d'*E. affinis* dans l'estuaire de la Seine pouvait varier en fonction des saisons (Figure 22).

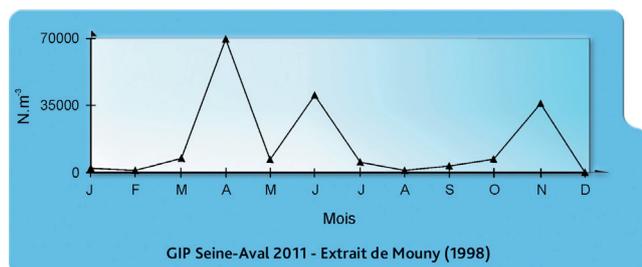


Figure 21. Variation des densités moyennes d'*E. affinis* (copépodites+adultes) dans la zone mésohaline de l'estuaire de la Seine en 1996 (extrait de Mouny, 1998).

### 7.2.1. Structure et densité de population

Une étude annuelle de la population d'*E. affinis* menée en 2005 a montré que cette année était caractérisée par une anomalie négative de la température de l'eau à la fin de l'hiver (Devreker *et al.*, 2010). Les abondances maximales ont été mesurées à 250 000 ind.m<sup>-3</sup> en mars et elles ont fortement chuté après avril (Figure 23A) alors que la phénologie classique d'*E. affinis* dans l'estuaire de la Seine montre une augmentation au début du printemps.

A l'échelle inter-saisonnière, la dynamique de population des copépodes dans un estuaire est influencée par deux paramètres principaux : 1) La température qui va influencer sur les paramètres de cycle de vie des copépodes (Devreker *et al.*, 2007; 2008). 2) l'hydrodynamisme qui varie en fonction des périodes de précipitation ou de sécheresse définissant les périodes de crue ou d'étiage; et en fonction des cycles lunaires qui définissent les périodes de mortes eaux et de vives eaux. Le gradient de salinité, qui définit la répartition des espèces dans l'estuaire, varie lui-même en fonction de l'hydrodynamisme de l'estuaire.

#### La température

Le premier facteur ayant un impact sur la dynamique de population d'*E. affinis* à l'échelle inter-saisonnière est la température. Les interactions entre trait d'histoire de vie et température ont un effet direct sur la dynamique *in situ* d'*E. affinis*. Les quelques travaux antérieurs dans la Seine ont montré de fortes valeurs de la densité d'*E. affinis* et plus particulièrement des valeurs maximales au cours du printemps quand les températures sont comprises entre 10 et 15°C (Mouny, 1998, Figure 21). La température hivernale moyenne était alors proche de 7°C. Par conséquent, l'augmentation de température entre la fin

de l'hiver et le début du printemps semble associée à l'augmentation de la densité de population. C'est en effet à ces températures qu'a été observé en laboratoire le meilleur succès d'éclosion accompagné d'un bon taux de production d'œufs ainsi qu'une faible mortalité au cours du développement. Par la suite, les températures estivales au moins égales à 20°C montrent notamment une réduction du fitness au niveau du taux de recrutement dans la population, caractérisé par une baisse du taux de survie lors du développement de l'œuf jusqu'au stade adulte observé en laboratoire. Cette diminution de la survie pendant le développement des œufs jusqu'au stade adulte pour des températures égales ou supérieures à 20°C a déjà été observée chez un autre copépode calanoïde, *Arctodiaptomus salinus*, pourtant adapté à des conditions plus chaudes qu'*E. affinis* (Jiménez-Melero *et al.*, 2007). Les températures hivernales tardives inférieures à 5°C ainsi que le décalage du réchauffement des eaux de l'estuaire observés en 2005 ont entraîné un décalage net dans la phénologie de la production primaire et vraisemblablement dans le recrutement de la population d'*E. affinis*. Ce phénomène semble provoquer un déficit important et immédiat en abondance de nauplii, dont la proportion a diminué fortement dans la population dès le début du printemps alors que l'abondance des femelles ovigères reste élevée (Figure 23CD). Ceci pourrait être dû à une plus forte production d'œufs de diapause\* dont la présence dans l'estuaire a été confirmée par Glippa *et al.* (2011) ; ou à la production d'œufs non viables. Cette situation semble toutefois assez exceptionnelle jusqu'ici, les températures hivernales inférieures à 5°C se sont déjà produites mais toujours pendant les mois de janvier voir début février, jamais aussi tardivement (Figure 12). L'impact des changements climatiques sur la dynamique thermique de l'estuaire sera à surveiller dans le futur.

#### L'hydrodynamisme

En plus de l'anomalie thermique négative observée en fin de l'hiver 2005, une anomalie du débit caractérisée par une période d'étiage particulièrement marquée en hiver (la limite de crue a à peine été franchie), au début du printemps et à la fin de l'automne par rapport aux années précédentes (Figure 11), a eu pour effet de maintenir la population dans une zone plus en amont. Dans une situation similaire de débit printanier particulièrement faible due à de fortes précipitations hivernales, Kimmel *et al.* (2006) ont observé une remontée de l'habitat d'*E. affinis* dans les zones d'eaux douces de la Baie de Chesapeake pendant le printemps. Ils ont ainsi émis l'hypothèse que la position ainsi que l'abondance de la population d'*E. affinis*, inférieure ou supérieure à la moyenne, peuvent être prédites à partir des précipitations hivernales dont l'intensité peut dépendre de la variabilité naturelle des conditions climatiques régionales ou des conséquences des actions de l'homme sur le climat. Bien que l'hydrodynamisme ait eu un impact sur la répartition spatiale de la population, les adultes ont toujours montré une capacité à se maintenir dans une zone de salinité plus élevée que les nauplii (Figure 23B), augmentant ainsi la taille de leur habitat. Toutefois, la diminution de l'intervalle de salinité dans laquelle la population d'*E. affinis* évolue à l'échelle inter-saisonnière (Figure 23B) suggère bien une réduction de la taille de l'habitat 'optimal', cantonné à des zones de salinités plus faibles, associées à la diminution du débit.

De même, bien que la population d'*E. affinis* soit inféodée à la zone oligo-mésohaline de l'estuaire de la Seine, il ne faut pas oublier que cette espèce tend à envahir les milieux d'eau douce (Lee, 1999) et peut utiliser les estuaires comme interface de transition du point de vue évolutif. De nombreuses introductions d'espèces se sont produites au

cours des derniers siècles et continuent à s'opérer encore maintenant. Il serait donc possible de voir évoluer la zone de distribution de cette espèce à long-terme et même de voir ce phénomène accéléré par 1) les modifications anthropiques jouant sur l'hydrodynamisme de l'estuaire de la Seine, par aménagement des berges, creusement du

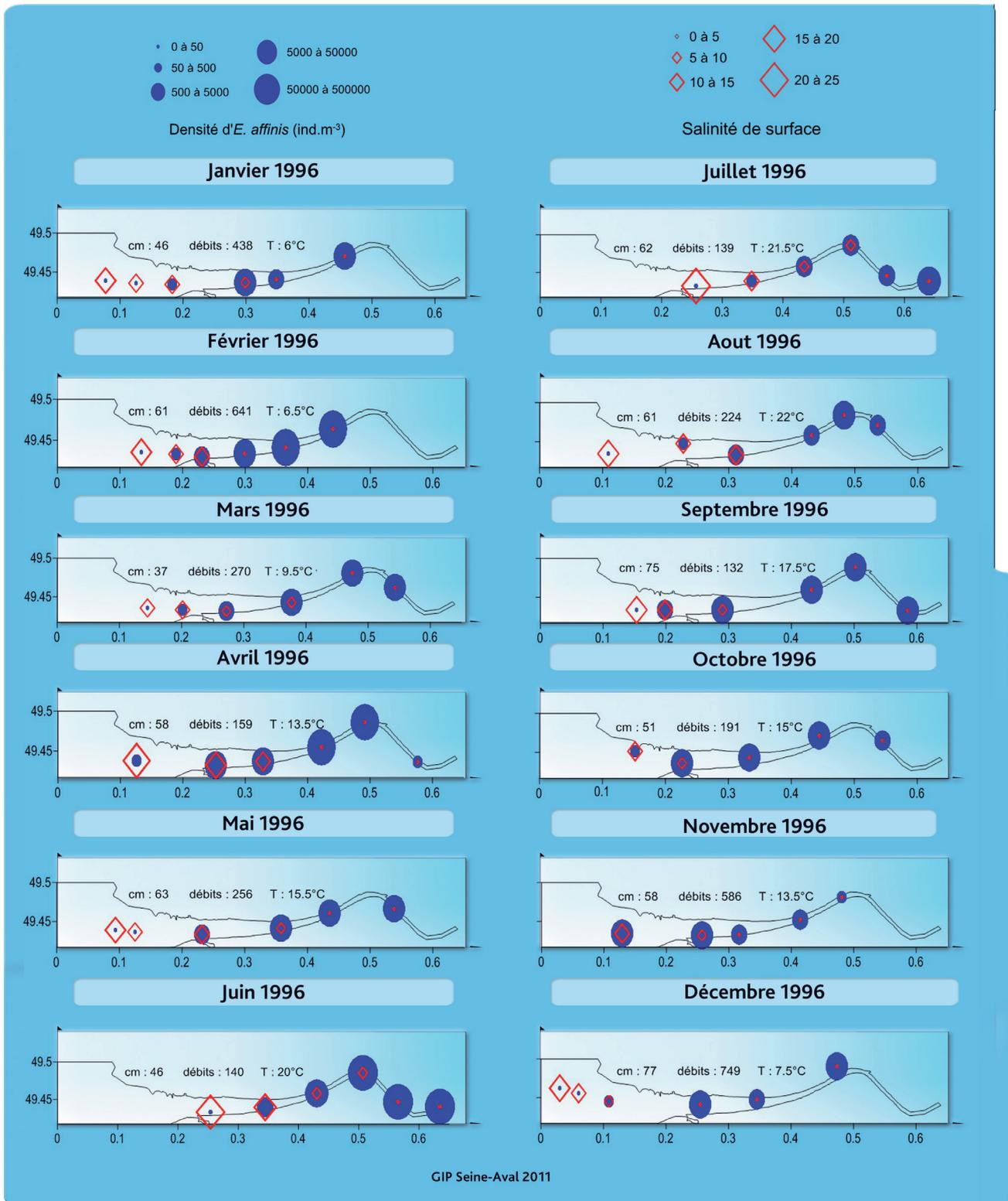


Figure 22. Variation spatio-temporelle des densités d'adultes et copépodites d'*E. affinis* (prélèvements filet WP2 200 $\mu$ m, obliques) en 1996 dans l'estuaire de la Seine. La taille des cercles est proportionnelle à la densité de copépode (ind.m<sup>-3</sup>) et celle des losanges à la salinité. cm : coefficient de marée, débit en m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>, T : température de surface.

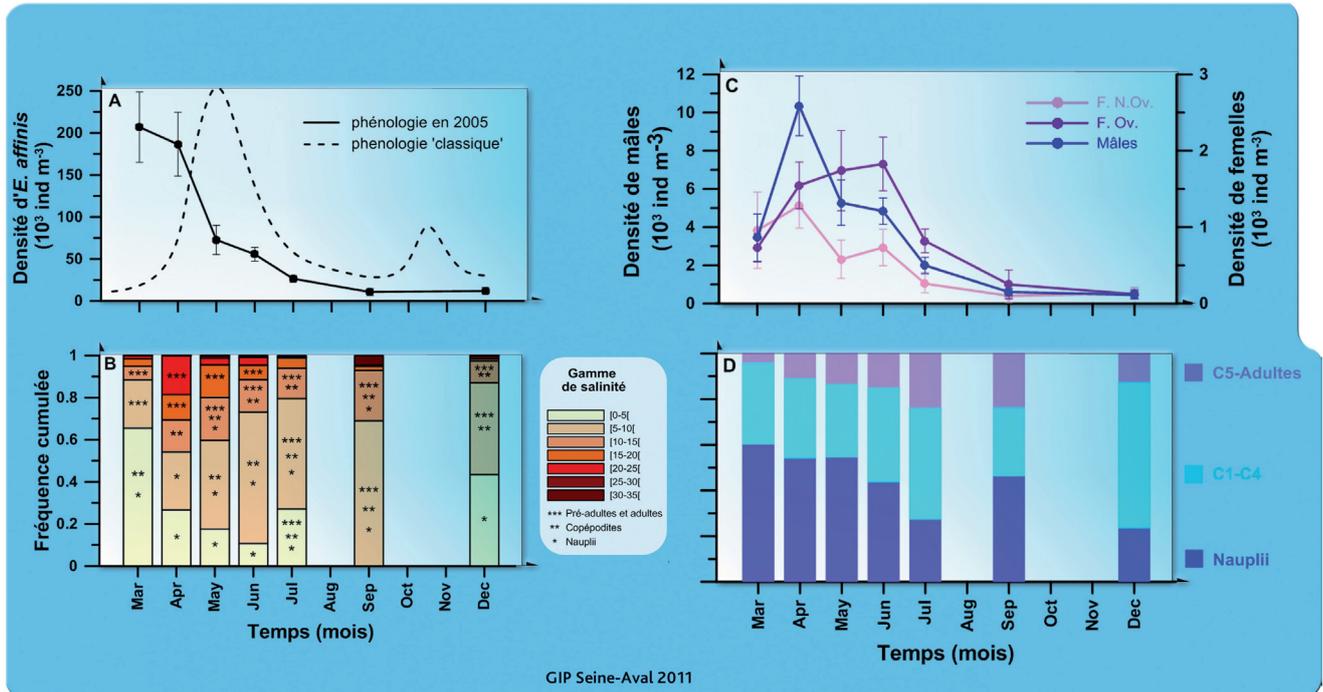


Figure 23. A. Abondance moyenne du copépode *E. affinis* en 2005 et phénologie classique en absence d'anomalie des facteurs environnementaux. B. Abondance moyenne des stades adultes avec distinction entre mâle, femelle ovigère et femelle non ovigère en 2005. C. Abondance relative des copépodes en fonction de la gamme de salinité avec dominance de chaque groupe de stade de développement en 2005. D. Abondance relative des groupes de stade de développement en 2005.

chenal, etc., 2) des changements climatiques qui tendent, dans certains cas, à diminuer le débit des fleuves et à faire remonter les zones de mélanges en amont.

### 7.2.2. Compétition avec *Acartia* sp.

Même si *E. affinis* domine les populations planctoniques pendant la majorité de l'année, elle laisse sa place dans la partie mésohaline de l'estuaire à une autre espèce de copépode calanoïde à l'approche de l'été. En 2005, la présence du copépode *Acartia* sp. (Voir encart «Les autres espèces zooplanctoniques importantes de l'estuaire» p33) a effectivement été observée dès le mois de juin à des densités beaucoup plus faibles qu'*E. affinis* mais dans des salinités plus fortes (Figure 24AB). A partir de juillet, *Acartia* sp. remplace peu à peu *E. affinis* dans la zone mésohaline de l'estuaire jusqu'à la fin de l'été (Figure 25). *Acartia* sp. semble être une espèce au centre de la chaîne trophique de l'estuaire de la Seine mais dans un autre habitat qu'*E. affinis* et qui méritera donc d'être plus amplement étudiée dans le futur. Notamment si la tendance du réchauffement climatique contribue à renforcer la présence d'*Acartia* sp. au détriment d'*E. affinis* dans la zone mésohaline de l'estuaire, et cela sur des périodes de plus en plus longues, cela ferait de ces deux espèces des sentinelles de l'impact du réchauffement climatique sur l'écosystème de l'estuaire de la Seine. En outre, le copépode *Acartia tonsa*, espèce dominante du complexe *Acartia* sp. dans l'estuaire de la Seine a été introduit en Europe vers le milieu du 20ème siècle, et est connu pour avoir de forte capacité de colonisation des milieux estuariens à tendance chaude tels que la Gironde (David *et al.*, 2006) et les lagunes Méditerranéennes (Cervetto *et al.*, 1999). La distribution géographique d'*E. affinis*, quant à elle, trouve sa limite Sud dans l'estuaire de la Gironde.

### 7.3. Rôle d'*Eurytemora affinis* dans l'écosystème de l'estuaire de la Seine

La répartition d'*E. affinis* dans l'estuaire (forte densité vers le fond), qui découle directement de son adaptation comportementale pour éviter l'advection\* dans les fortes salinités, a un impact de première importance sur la dynamique du réseau trophique dans l'estuaire de la Seine. C'est effectivement au fond que se concentre également la majorité des prédateurs d'*E. affinis*, comme le mysidacé *Neomysis integer* ou le décapode *Palaemon longirostris* (Mouny *et al.*, 1998). Toutefois, l'estimation de la densité de la population d'*E. affinis* dans les derniers centimètres de la colonne d'eau nécessite le développement de nouvelles techniques d'observation (Zhang *et al.*, 2006) du fait de l'extrême turbidité qui règne à cette profondeur. L'importance de la pression de prédation sur la population d'*E. affinis* dans l'estuaire de la Seine a déjà été abordée par le passé (Mouny, 1998). Cette étude, basée sur l'analyse des contenus stomacaux des prédateurs potentiels d'*E. affinis*, a montré l'importance de ce copépode pour les maillons supérieurs de la chaîne trophique de l'estuaire comme le mysidacé *Neomysis integer*, les décapodes *Palaemon longirostris* et *Crangon crangon* et certaines espèces de poissons comme *Potamoschistus* sp. (Gobiid) ou des poissons à intérêts commerciaux (Figure 26). Toutefois, seule la prédation exercée sur les adultes avait été considérée alors que plusieurs études ont démontré qu'il pouvait exister une certaine sélection des prédateurs, notamment des mysidacés, sur les stades plus petits (Winkler & Greve, 2004). Devreker *et al.* (2004) ont démontré que les nauplii peuvent certainement survivre à une advection dans une eau de très faible ou de très forte salinité dans l'estuaire de la Seine, la prédation sélective serait l'une des principales causes de leur mortalité

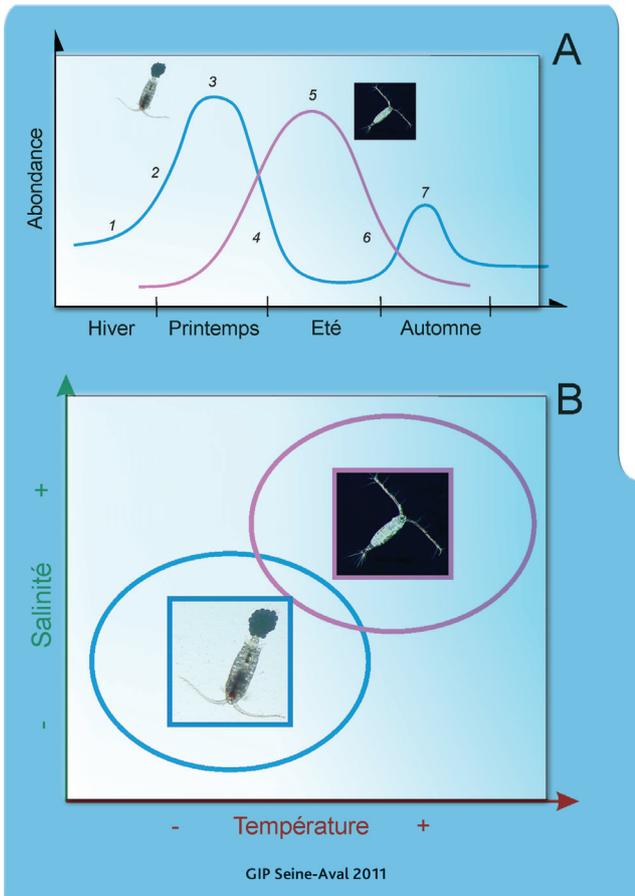


Figure 24. A. Phénologie des copépodes *Eurytemora affinis* et *Acartia* sp. dans l'estuaire moyen de la Seine au cours d'une année sans anomalies négatives des conditions environnementales. 1. Période hivernale, faible densité de copépodes, dominance d'*E. affinis*. 2. Croissance démographique d'*E. affinis* liée à l'augmentation de la température et de la reproduction. 3. Période de maximum d'abondance d'*E. affinis*. 4. croissance démographique d'*Acartia* sp. au détriment d'*E. affinis* (température >18°C, réduction du débit). 5. Période de maximum d'abondance d'*Acartia* sp. 6. Chute démographique d'*Acartia* sp. 7. Pic d'abondance automnale d'*E. affinis*. B. Préférendum de salinité et température des copépodes *E. affinis* et *Acartia* sp. dans l'estuaire de la Seine.

ainsi que de celle des copépodites dont l'abondance est beaucoup plus faible. Cette prédation sélective est très importante à prendre en compte dans les modèles de réseau trophique car elle a un effet direct sur la structure de la population à l'échelle inter-saisonnière (Fulton, 1982). Ce processus joue un rôle primordial dans la dynamique de population d'*E. affinis* dans l'estuaire de la Seine en temps que facteur de mortalité stade dépendant.

En tant que principal consommateur primaire, *E. affinis* pourrait exercer un contrôle sur les populations phytoplanctoniques mais aussi sur les populations de bactéries dans l'estuaire de la Seine. Toutefois, Boak & Goulder (1983) ont estimé que la pression de broutage d'*E. affinis* sur les populations de bactéries dans l'estuaire du Humber (Angleterre) ne représenterait que 0,03% des bactéries attachées et 0,04% des bactéries libres et n'avait donc que très peu d'impact sur leur population. Si on suppose que

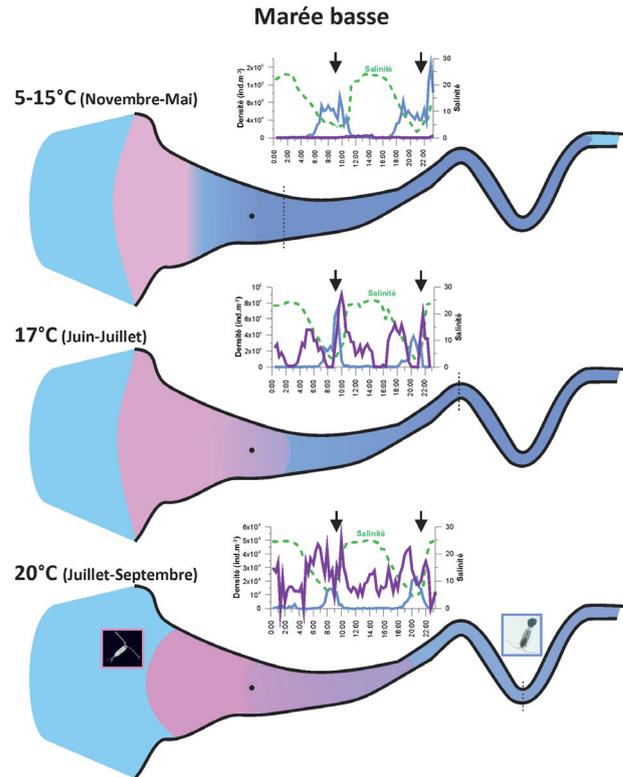


Figure 25. Schématisation de la répartition des populations du copépode *Acartia* sp. (en violet) et *E. affinis* (en bleu) à marée basse à différentes périodes clefs d'une année. Les traits en pointillés représentent les fronts de salinités à marée basse. Les courbes représentent la variation des densités au cours d'un cycle de marée au niveau du point de prélèvement fixe 'pont de Normandie' (point noir) et les flèches noires indiquent la marée basse.

la matière en suspension (MES) renferme une importante source de nourriture potentielle pour *E. affinis* (bactéries associées aux particules, déchets organiques), l'avantage de rester au fond de l'estuaire serait également associé à une stratégie trophique. La majeure partie des échanges de carbone, des maillons inférieurs de la chaîne trophique vers les maillons supérieurs, s'amorcerait dans le fond de l'estuaire. De plus, les adultes ne sont pas les seuls stades de développement à avoir un impact sur le broutage du phytoplancton. Les nauplii, même s'ils sont beaucoup plus petits que les stades adultes, participent significativement à la pression de broutage sur le phytoplancton en raison de leur forte densité (Merrell & Stoeker, 1998). Il est également possible que leur régime alimentaire diffère de celui des adultes car ils n'ont pas la même capacité de sélectivité que ceux-ci (Allan *et al.*, 1977 ; Richman *et al.*, 1977). En outre, les nauplii n'ont pas la possibilité de se nourrir sur des particules d'aussi grande taille que les adultes, comme de grandes cellules phytoplanctoniques (diatomées) ou des bactéries associées aux particules détritiques de grandes tailles. La pression de broutage pourrait s'exercer sur des compartiments biologiques différents avec une intensité différente ce qui aurait un impact sur le bilan trophique de l'estuaire de la Seine comme suggéré par Tackx *et al.* (2003) pour l'estuaire de l'Escaut.

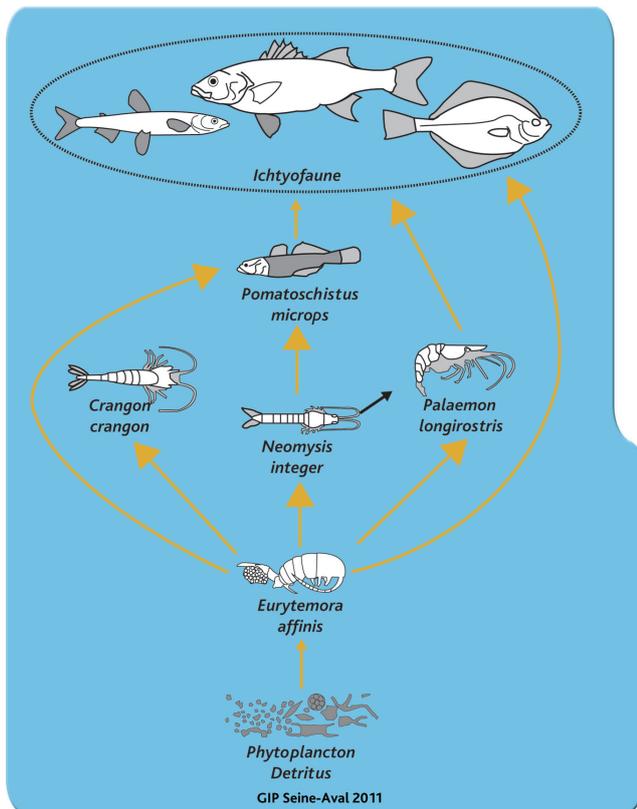


Figure 26. Réseau trophique simplifié de l'estuaire moyen de la Seine basé sur le copépode *E. affinis*. Pour plus de détails sur les autres maillons de la chaîne trophique en estuaire de Seine se reporter à Dauvin et al. (2002; 2010).

Tous ces mécanismes complexes d'interaction biotique\* et abiotique\* montrent à quel point la dynamique d'un copépode estuarien est difficile à synthétiser. Les chaînes trophiques sont tributaires des conditions hydrodynamiques et varient donc en fonction du régime de marée (cycles lunaires) et des conditions météorologiques de chaque saison (température, précipitations, etc.). Ces interactions pourraient avoir un impact sur les bilans de carbone de l'estuaire de la Seine. Pourtant, les bilans de carbone réalisés jusqu'ici pour l'estuaire de la Seine (Garnier et al., 2001) ont eu tendance à sous-estimer l'apport des communautés planctoniques. Compte tenu de la forte densité d'*E. affinis* dans l'estuaire de la Seine (au moins pendant le pic saisonnier) ainsi que de son rôle dans la biotrans-

Tableau 1. Paramètres physico-chimiques mesurés lors de chaque prélèvement pendant un cycle de marée (Fcop: fraction de carbone organique particulaire, COD: carbone organique dissout).

Prélèvements (heures)	Profondeur (m)	Salinité	T°(C)	Vitesse du courant (cm.s <sup>-1</sup> )	Turbidité (mg.L <sup>-1</sup> )	Fcop (mg.L <sup>-1</sup> )	COD (mg.L <sup>-1</sup> )
10:15	Surface	10,8	15,3	14,4	40	99	3,4
	Fond	10,8	22,0	13,4	30	75	2,3
12:15	Surface	9,6	12,1	14,8	25	48	4,0
	Fond	9,6	22,9	13,3	35	56	3,5
14:15	Surface	7,6	2,8	16,0	80	52	3,3
	Fond	7,6	18,1	13,8	100	444	3,4
18:05	Surface	5,6	0,4	15,5	34	154	3,4
	Fond	5,6	0,5	15,5	80	398	2,7

formation de la matière organique (brouillage), un bilan global de la contribution de la population d'*E. affinis* dans le budget de carbone de l'estuaire est nécessaire. Cette biomasse de copépodes pourrait représenter une source de carbone non seulement disponible pour les prédateurs mais aussi pour la production bactérienne qui décompose les carcasses de copépodes morts (Tang et al., 2006). Un tel bilan de carbone basé sur le biovolume que représente la population d'*E. affinis* dans l'estuaire doit aussi prendre en compte les sources de variations de l'hydrodynamisme précédemment citées.

## 8. Bioaccumulation des contaminants organiques et transfert vers *Eurytemora affinis*

La présence de contaminants (HAP, PCB et AP, voir chapitre 4.3.) et leurs cycles biogéochimiques dans la colonne d'eau de l'estuaire de la Seine (contenus dans la phase dissoute et en plus grande quantité dans la phase particulaire) et dans le compartiment biologique (*E. affinis*) a été étudiée dans la zone oligohaline de l'estuaire de la Seine (au niveau du pont de Tancarville) (Cailleaud et al., 2007a, b).

### 8.1. Importance de la marée

#### 8.1.1. Cycle biogéochimique des PCB et HAP

Des échantillons d'eau et de copépodes ont été prélevés en surface et en profondeur en fonction des variations de salinité observées (Tableau 1). Les résultats obtenus montrent de faibles variations en PCB dissous, aussi bien en surface qu'en profondeur, au cours du cycle de marée avec toutefois des concentrations toujours plus élevées en surface. Les concentrations en PCB dans la phase dissoute sont maximales quand la salinité est la plus faible et inversement. De plus, les plus fortes concentrations en PCB dissous en surface et en profondeur sont mesurées quand la charge particulaire de l'eau est maximale ce qui suggère des échanges entre la phase dissoute et la phase particulaire lors de la remise en suspension des particules sédimentées. Dans la phase particulaire, de faibles variations de la contamination en PCB sont observées au cours du cycle de marée, aussi bien en surface qu'en profondeur.

Les autres espèces zooplanctoniques importantes de l'estuaire

*Acartia* sp. (Dana, 1846) : copépode calanoïde, compétiteur d'*Eurytemora affinis* dans la partie mésohaline de l'estuaire de la Seine en été. A la différence d'*E. affinis*, ce copépode pond ses œufs directement dans la colonne d'eau. Il est aussi connu pour avoir une affinité plus importante pour le phytoplancton qu'*E. affinis*.



*Temora longicornis* (Müller, 1785) : copépode calanoïde de la partie polyhaline de l'estuaire. Ce copépode est très commun des côtes du Nord de l'Europe et de l'Amérique du Nord (Atlantique). Il pond ses œufs dans la colonne d'eau toute l'année avec un pic d'activité reproductrice au printemps.



*Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863) : copépode cyclopoïde de la partie oligohaline-eau douce de la Seine. Il porte 2 sacs d'œufs au lieu d'un seul chez *E. affinis* et est aussi épibenthique\*. Commun dans les lacs et les rivières. Les femelles peuvent porter plus de 100 œufs par portée.



*Neomysis integer* (Leach, 1814) : mysidacé, l'un des principaux prédateurs d'*E. affinis* dans l'estuaire de la Seine ainsi que dans de nombreux autres estuaires du Nord de l'Europe et de l'Amérique du Nord. Très abondante dans la partie mésohaline, on peut néanmoins la rencontrer dans les eaux oligohalines. C'est une espèce suprabenthique\*.



*Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) = crevette grise : décapode crangonidé présente dans la partie poly-mésohaline de l'estuaire de la Seine. Très commune dans le sud de la Mer du Nord et la Manche, elle peut être rencontrée jusqu'en Méditerranée. Cette espèce migre entre la baie de Seine et l'estuaire en fonction des températures lors de son cycle de vie. C'est une espèce épibenthique, à intérêt commercial.



*Palaemon longirostris* (Milne Edwards, 1937) = crevette rose/blanche - bouquet : décapode palaemonidé présente dans la partie méso-oligohaline de l'estuaire de la Seine. C'est une espèce assez commune dans les estuaires du Nord de l'Europe. Sa reproduction est plutôt estivale et les femelles portent leurs œufs. Sa taille moyenne est de 5cm. C'est une espèce épibenthique, à intérêt commercial.



Comme pour les PCB, de faibles variations de la teneur en HAP dans la phase dissoute sont observées pendant le cycle de marée, aussi bien en surface qu'en profondeur. La phase dissoute prélevée en surface présente néanmoins des niveaux de contamination en HAP plus importants que celle du fond, particulièrement pour les composés de faibles poids moléculaire tels que le naphthalène ce qui peut suggérer une source de contamination de l'estuaire de la Seine par des apports atmosphériques. De plus, comme pour les PCB, une augmentation de la concentration en HAP dans la phase dissoute est observée quand la salinité diminue ce qui est cohérent avec les expériences réalisées par Means (1995) et Tremblay *et al.* (2005). Une augmentation de la teneur en HAP particulaires est observée quand la salinité de l'eau diminue et quand la vitesse des courants est maximale aussi bien en surface qu'en profondeur. Ainsi, lorsque la vitesse du courant augmente, une augmentation importante de la charge particulaire est observée dans la colonne d'eau, notamment en profondeur. Ces variations de la charge particulaire de l'estuaire, induites par la remobilisation des sédiments sont essentiellement contrôlées par la vitesse des courants. Des résultats similaires ont été rapportés dans d'autres estuaires (Sandford *et al.*, 1991; Ko *et al.*, 2003). En surface, la contamination en PCB augmente d'un facteur 2 et la contamination en HAP, d'un facteur 5. En profondeur, des augmentations d'un facteur 5 et d'un facteur 10 ont respectivement été calculées pour les PCB et les HAP. De plus, les profils de distribution des congénères de PCB présentent des variations au cours du cycle de marée. Ainsi, pendant les périodes où le courant est maximal, une augmentation des hexa- et des heptachlorobiphényles et une diminution des tétrachlorobiphényles sont observées dans les eaux brutes (phase dissoute + phase particulaire) prélevées en profondeur. Ces différences de profils de contamination par les PCB peuvent indiquer une source de contamination de la colonne de

l'estuaire liée à la remise en suspension de sédiments. En surface, les profils de distribution des différents congénères restent constants pendant tout le cycle de marée. De même, les profils de distribution des différents congénères de HAP sont restés constants pendant tout le cycle, aussi bien en surface qu'en profondeur.

Pour le compartiment biologique, les copépodes prélevés en surface et ceux prélevés en profondeur ne présentent pas des niveaux de contamination différents en PCB au cours du cycle de marée, excepté lors du premier prélèvement pour lequel les copépodes prélevés en surface sont moins contaminés. Des niveaux de contamination en PCB constants sont par ailleurs mesurés pendant tout le cycle, aussi bien chez les copépodes prélevés en surface que pour ceux prélevés en profondeur. En opposition, des variations de la contamination en HAP sont détectées chez les copépodes pendant le cycle de marée, notamment pour ceux prélevés en profondeur. Cependant, aucune relation n'a pu être établie entre les variations de concentrations en HAP chez *E. affinis* et les concentrations de ces contaminants dans la colonne d'eau. Deux explications peuvent être envisagées :

- la durée de temps très faible entre chaque prélèvement qui ne permet pas forcément d'observer les processus de transferts de contaminants (accumulation / élimination) entre la colonne d'eau et les copépodes.
- l'échantillonnage pendant la marée qui peut mettre en jeu différentes populations de copépodes qui ne sont pas exposées à des concentrations identiques en contaminants.

### 8.1.2. Analyse des risques liés à la disponibilité des HAP et PCB pour *E. affinis*

Pour observer les risques induits par les variations de la biodisponibilité des HAP et des PCB dans la colonne d'eau de l'estuaire de la Seine sur la biocénose, des biomarqueurs d'exposition, l'AChE(1) (Figure 27A) et la GST(2) (Figure 27B) ont été mesurés chez *E. affinis*. Une analyse statistique des résultats obtenus montre des différences significatives dans les niveaux d'expression de ces deux biomarqueurs au cours du cycle de marée. L'activité AChE la plus élevée est mesurée lors du deuxième prélèvement chez des copépodes prélevés en surface comme en profondeur alors que des niveaux d'activités AChE plus faibles sont mesurés lors des autres prélèvements.

Ces variations d'activité AChE peuvent être dues, soit à des adaptations physiologiques en réponse aux variations de la salinité, soit à la contamination de la colonne d'eau par des inhibiteurs de l'activité AChE. En effet, les niveaux d'activité AChE les plus importants sont observés quand les concentrations en PCB et en HAP dans la colonne d'eau sont les plus faibles. De plus, les activités AChE mesurées chez les copépodes prélevés en surface sont toujours significativement supérieures à celles des copépodes prélevés en profondeur (en moyenne de 31%). La différence maximale d'activité AChE entre les copépodes prélevés en profondeur et ceux prélevés en surface est observée lors du dernier prélèvement, lorsque la concentration en HAP et PCB dans la colonne d'eau est maximale.

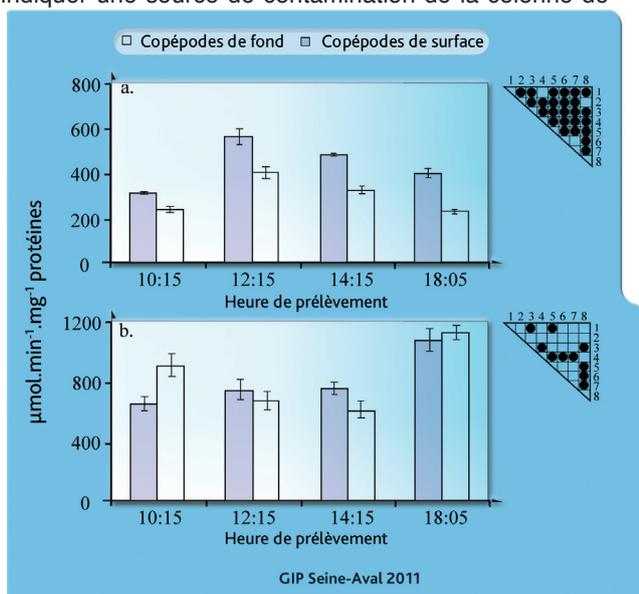


Figure 27. Variations des activités AChE (A) et GST (B) ( $n=4$ ) chez des copépodes prélevés en surface et près du fond pendant un cycle de marée (1, 2, 3, 4 = copépodes prélevés près du fond entre 10:15 et 18:05; 5, 6, 7, 8 = copépodes prélevés en surface entre 10:15 et 18:05). Les cercles noirs indiquent les différences significatives ( $p < 0,05$ ; test de Kruskal-Wallis).

L'activité GST a également été analysée au cours du cycle de marée chez les copépodes prélevés en surface et en profondeur. Quelques variations sont observées, excepté pour le dernier prélèvement pour lequel aussi bien les copépodes prélevés en profondeur que ceux prélevés en surface présentent des niveaux croissants d'activité GST (respectivement +80% et +40%). L'activité GST est impliquée dans les mécanismes de détoxification qui sont induits par des contaminants tels que les PCB et les HAP.

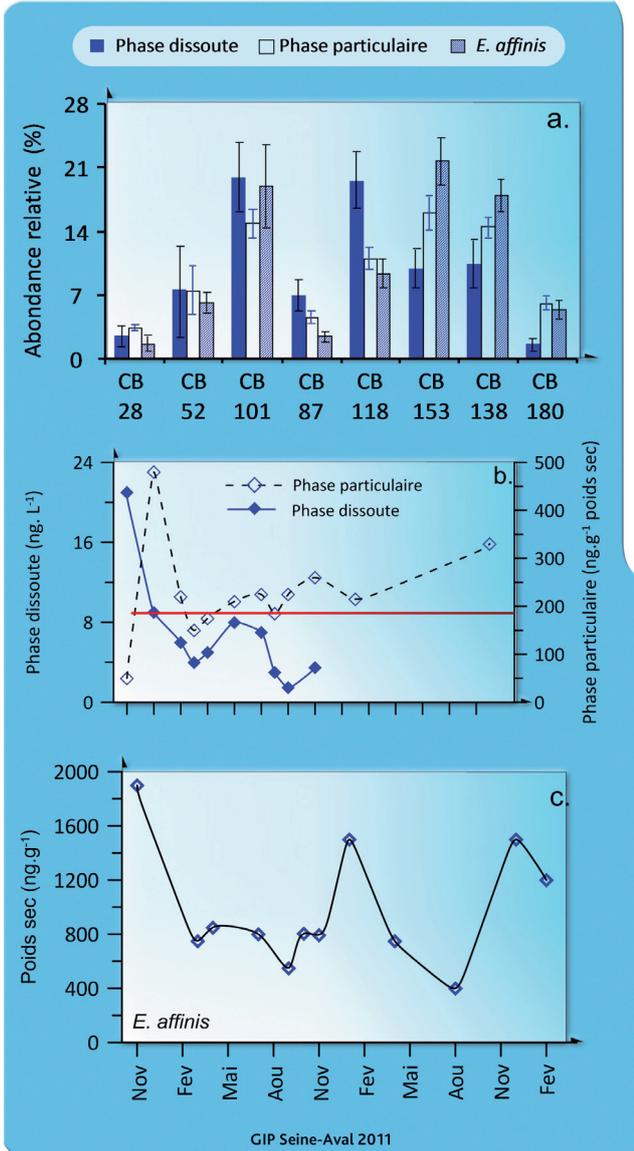


Figure 28. Empreintes de contamination moyenne (moyenne  $\pm$  écart-type) par les PCB (a) observées dans la phase dissoute, dans les MES et chez *E. affinis*. Les PCB sont présentés en fonction de leur poids moléculaire croissant. Variations saisonnières de la concentration totale (moyennes  $\pm$  écart-type) en PCB, dans la phase dissoute ( $\text{ng.L}^{-1}$ ) (b), dans la MES ( $\text{ng.g}^{-1}$ ) (b) et chez *E. affinis* ( $\text{ng.g}^{-1}$ ) (c). [Somme des PCB : congénères 8, 18, 29, 50+28, 52, 104, 44, 66, 101, 87, 154+77, 118, 188, 153, 105, 138, 126, 187, 128, 200, 180, 170, 195, 206 et 209]. La ligne rouge montre le seuil de toxicité pour la phase particulaire (Long et al., 1995).

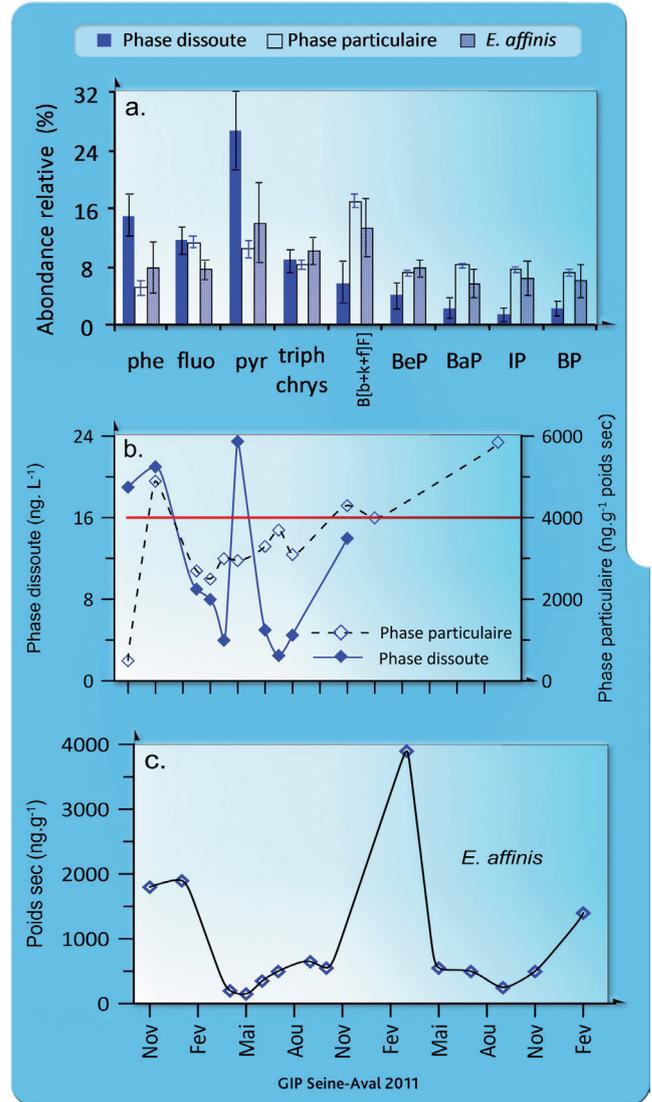


Figure 29. Empreintes de contamination moyenne (moyenne  $\pm$  écart-type) par les HAP (a) observées dans la phase dissoute, dans les MES et chez *E. affinis*. Les HAP sont présentés en fonction de leur poids moléculaire croissant. Variations saisonnières de la concentration totale (moyennes  $\pm$  écart-type) en HAP parents dans la phase dissoute ( $\text{ng.L}^{-1}$ ) (b), dans la MES ( $\text{ng.g}^{-1}$ ) (b) et chez *E. affinis* ( $\text{ng.g}^{-1}$ ) (c). [Somme des HAP: Phe, An, 1, 2, 3 et 9 méthylphénanthrène, 2 méthylantracène, Fluo, Pyr, BaA, Triph + Chrys, (B)[b+j+k]F), BaP, BeP, Per, IP, DaA+DaC and BP]. La ligne rouge montre le seuil de toxicité pour la phase particulaire (Long et al., 1995).

De plus, les niveaux les plus élevés d'activité GST chez les copépodes prélevés en surface et en profondeur sont mesurés quand les concentrations en HAP et en PCB dans la colonne d'eau sont maximales. Ces résultats sont en accord avec des études précédentes qui ont montré une induction de l'activité GST chez *Perna viridis* et chez *Mytilus edulis* après une exposition à des HAP (Cheung et al., 2002; Gowland et al., 2002).

## 8.2. Cycle biogéochimique des HAP, PCB et des Alkylphénols présents en estuaire de Seine à l'échelle saisonnière

Les résultats montrent une contamination importante de l'estuaire de la Seine aussi bien en PCB (Figure 28) qu'en HAP (Figure 29). Ces contaminants ont été détectés à la fois dans la phase dissoute (de 2 à 21 ng.L<sup>-1</sup> pour les PCB, de 3 à 24 ng.L<sup>-1</sup> pour les HAP) (Figure 28b et 29b) et dans la phase particulaire (de 58 à 463 ng.g<sup>-1</sup> pour les PCB, de 499 à 5819 ng.g<sup>-1</sup> pour les HAP) (Figure 28b et 29b) de la colonne d'eau. La phase particulaire représente le principal réceptacle pour ces contaminants (de 81 à 99 % de la contamination en HAP et de 47 à 89 % de la contamination en PCB). Ces niveaux de concentration sont caractéristiques d'un milieu urbain très industrialisé et sont à titre indicatif dix fois supérieurs aux concentrations mesurées dans la baie de Chesapeake (Gustafson et Dickhut, 1997) ou dans les eaux côtières de Singapour (Wurl et Obbard, 2006). Des variations saisonnières de la contamination en PCB et en HAP ont également pu être observées en estuaire de Seine, essentiellement pour le compartiment particulaire. Ainsi, des augmentations de la teneur en PCB et HAP particuliers ont pu être mesurées pour toutes les périodes hivernales correspondant à des périodes de crues, accompagnées d'une remise en suspension importante du sédiment et d'un apport particulaire dû à des phénomènes d'érosion.

En se basant sur les seuils de toxicité définis par Long *et al.* (1995) pour les PCB et HAP particuliers (ligne rouge Figure 28b et 29b), les teneurs en HAP particuliers mesurées en période hivernale sont fortement susceptibles d'occasionner des effets nocifs sur les organismes aquatiques. Suivant les mêmes critères, les teneurs en PCB particuliers en estuaire de Seine sont susceptibles d'occasionner des effets nocifs sur les organismes aquatiques pendant toute l'année. Par ailleurs, des teneurs élevées en PCB et en HAP ont été mesurées chez *Eurytemora affinis* (de 383 à 1785 ng.g<sup>-1</sup> pour les PCB et de 165 à 3866 ng.g<sup>-1</sup> pour les HAP) (Figure 28c et 29c). Des pics de contaminations aussi bien en HAP qu'en PCB sont observés chez *E. affinis* pendant les périodes hivernales. Ces teneurs, particulièrement élevées, en PCB et HAP caractérisent une capacité importante de cette espèce à bioconcentrer\* ces classes de contaminants (facteur de bioconcentration de 13 300 à 91 300 pour les PCB et de 960 à 17 200 pour les HAP). Les concentrations en PCB et HAP mesurées chez ce copépode en estuaire de Seine sont bien supérieures aux teneurs habituellement mentionnées pour ces contaminants chez les espèces du microzooplancton.

La présence d'alkylphénols (AP) et d'alkylphénols polyéthoxylés (APE) a été également recherchée en estuaire de Seine (Figure 30). Les résultats indiquent une contamination importante de la phase dissoute de l'estuaire de la Seine par les AP et les APE, avec une contamination totale comprise entre 399 et 2214 ng.L<sup>-1</sup>. De légères variations saisonnières ont été observées, avec des concentrations plus élevées en hiver et en été qu'au printemps et en automne (Figure 30b). Ces différences peuvent s'expliquer par des variations saisonnières de l'activité de dégradation bactérienne (Jonkers *et al.*, 2005) mais également par des variations de l'efficacité du traitement des eaux par la station d'épuration de Tancarville. De plus, les pics de production biologique en estuaire de

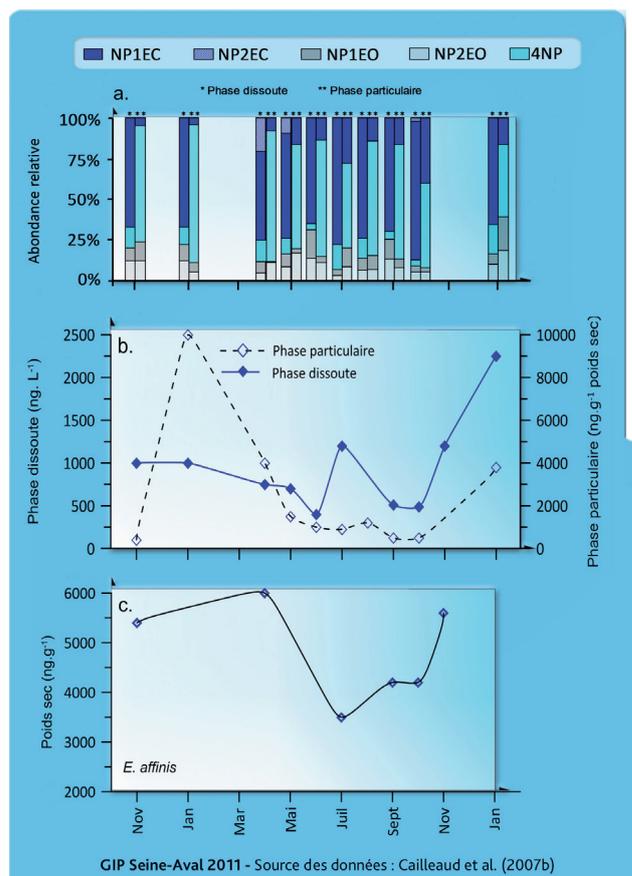


Figure 30. Variations saisonnières des profils de distribution des différents alkylphénols polyéthoxylés dans la phase dissoute (\*) et dans la MES (\*\*) (a). Variations saisonnières de la concentration totale en alkylphénols polyéthoxylés (moyenne  $\pm$  écart-type) dans la phase dissoute (ng.L<sup>-1</sup>) (b), dans la MES (ng.g<sup>-1</sup>) (b) et dans le copépode *E. affinis* (ng.g<sup>-1</sup>) (c).

Seine sont liés aux variations de température et sont donc observés au printemps et en automne. Les variations saisonnières de la concentration en AP et APE sont similaires à celles observées pour les PCB et les HAP, ce qui peut suggérer l'implication de processus physiques liés à l'hydrodynamisme (dilution, adsorption/désorption...) dans ces variations.

Le calcul d'un ratio entre la concentration d'un contaminant dans le milieu et sa valeur de PNEC associée (Predicted No Effect Concentration : définie à partir de valeurs de DL50 de la littérature) permet d'évaluer le risque induit par cette substance sur les organismes aquatiques. En se basant sur les valeurs de PNEC pour le 4-NP, définies par l'Union Européenne (2005) (0,33  $\mu$ g.L<sup>-1</sup>), et définies par Fenner *et al.* (2002) pour le NP1EC, le NP1EO et le NP2EO (2; 0,11; 0,11  $\mu$ g.L<sup>-1</sup>, respectivement), le risque associé à la présence d'APE et d'AP dans la phase dissoute de l'estuaire de la Seine a pu être calculé. Au cours du suivi effectué entre novembre 2002 et janvier 2004, le ratio entre la concentration en AP/APE dissous et leurs valeurs de PNEC respectives était toujours supérieur à 1. Le risque global imputé aux AP/APE dissous en estuaire de Seine est donc très important. De même, à partir de la PNEC sédiment fixée par l'Union Européenne (2005) pour le 4-NP (180  $\mu$ g.kg<sup>-1</sup>), le risque associé aux particules a également pu être calculé.

Sur la période étudiée, le ratio entre la concentration en 4-NP dans les MES et la valeur de PNEC associée était compris entre 2 et 39. Le risque imputé au 4-NP adsorbé sur les particules, pour les organismes aquatiques est très important et même supérieur au risque induit par les AP et APE dissous.

Par ailleurs, le dosage de ces contaminants chez le copépode *E. affinis* (Figure 30c) a permis de mettre en évidence un transfert important de ces substances vers le compartiment biologique. Parmi les cinq composés analysés, le 4-NP (251-2477 ng.g<sup>-1</sup>) et le NP2EO (2890-6013 ng.g<sup>-1</sup>) ont été détectés dans tous les échantillons analysés. Peu de données sont disponibles dans la littérature concernant la bioaccumulation des AP et APE dans des matrices naturelles, en particulier chez les invertébrés. Toutefois, Verslycke *et al.* (2005) ont rapporté des teneurs en NP2EO comprises entre 220 et 981 ng.g<sup>-1</sup> chez des mysidacés.

## 9. Effets de la température et de la salinité sur les traits de cycle de vie d'*E. affinis* - étude au laboratoire

### 9.1. Effets de la température et de la salinité sur le déroulement du cycle de vie d'*E. affinis*

#### 9.1.1. Le développement post-embryonnaire

Devreker *et al.* (2007) et Devreker (2007) ont montré l'effet de la température et de la salinité sur le développement post-embryonnaire d'*E. affinis* de l'estuaire de la Seine. Pour une augmentation de la température de 7°C à 20°C, le temps de développement passe de 44 à 11 jours (Tableau 2 et Figure 31). Les différences de temps de développement et de mortalité au cours du développement entre les salinités 5 et 15 sont très faibles pour la population de l'estuaire de la Seine. Par contre, une augmentation de salinité de 15 à 25 engendre une augmentation du taux de mortalité et du temps de développement moyen. Une augmentation de température fait augmenter

Tableau 2. Temps de résidence dans les stades nauplii et copépodites, temps de développement total et durée de vie (jours) pour le copépode *E. affinis* de l'estuaire de la Seine avec différenciation entre les 2 sexes dans différentes conditions de salinité, température et nourriture. Modifié à partir de Devreker *et al.*, 2007.

Nourriture	Température	Salinité	Nauplii (j)		Copépodites (j)		Développement (j)		Durée de vie (j)	
			mâles	féelles	mâles	féelles	mâles	féelles	mâles	féelles
<i>R. marina</i> et <i>I. galbana</i>	7°C	15					44,0 <sup>b</sup>			
		5	9,72	12,43	15,53	22,15	25,25	56,71	69,2	
	10°C	15	11,20	11,49	15,97	22,69	27,16	54,76	69,3	
		25	11,92	14,30 <sup>a</sup>	17,76 <sup>a</sup>	26,22 <sup>a</sup>	29,68 <sup>a</sup>	29,75	54,45	
		5	7,91	8,34	9,24	16,25	17,15	57,62	57,62	
	15°C	15	7,64	8,28	9,67	15,92	17,31	57,30	51,62	
		25	8,56	10,02	10,13	18,58	18,68	47,44	46,52	
20°C		15				11,10 <sup>b</sup>				
<i>I. galbana</i> et <i>N. occulata</i>	15°C	15	10,59		21,49	27,54	32,08	58,51	59,64	

a: fort taux de mortalité (>50%)

b: sans distinctions mâles et femelles

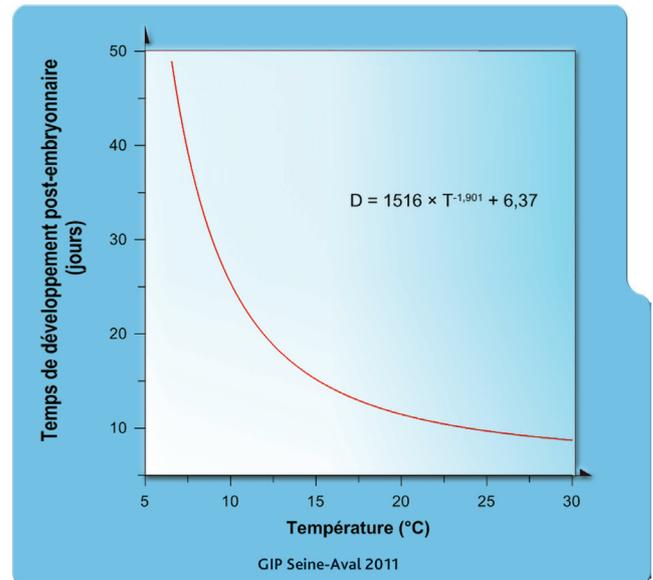


Figure 31. Temps de développement post-embryonnaire (jours) en fonction de la température (°C) du copépode *E. affinis* de l'estuaire de la Seine, mâles et femelles mélangés. La fonction puissance (qui prédit le développement en fonction de la température) est déterminée à partir des données expérimentales montrées dans le tableau 1 sur un modèle proche de l'équation de Bělehrádek (1935) (Voir encart «Les autres espèces zooplanctoniques importantes de l'estuaire» p33).

de façon quasi identique les temps de résidence dans chaque stade (Figure 32). *E. affinis* a plutôt un développement de type équi-proportionnel voir isochronal du stade N3 au C4. La qualité de la nourriture affecte aussi négativement le temps de développement d'*E. affinis* puisque l'utilisation d'une algue de 'faible qualité' comme *Nanochloropsis occulata* à la place de *Rhodomonas marina* double le temps de développement à 15°C.

Le temps de développement est généralement plus long pour les copépodites que pour les nauplii. Quand les copépodes ont un temps de développement lent, la probabilité de mourir pendant le développement augmente, particulièrement dans les salinités élevées.

La longévité d'*E. affinis* de l'estuaire de la Seine est d'avantage affectée par la salinité que par la température. Cependant, des études effectuées sur d'autres copépodes calanoïdes ont montré que la longévité diminue fortement quand la température augmente (Smyly, 1980 ; Uye, 1981 ; Ianora, 1998).

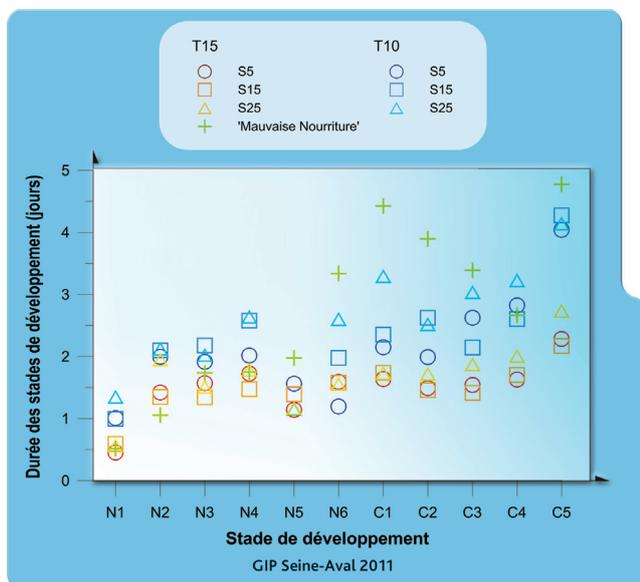


Figure 32. Durée (jours) des différents stades de développement du copépode *E. affinis* de l'estuaire de la Seine dans différentes conditions expérimentales.

Chez les deux sexes, la longévité à l'état adulte est plus importante à 10°C qu'à 15°C et plus faible avec une qualité de nourriture inférieure. La longévité des femelles adultes détermine la période de reproduction du cycle de vie et donc du nombre d'œufs produits faisant de la longévité un paramètre très important pour la dynamique de population (Gehrs & Robertson, 1975 ; Peterson, 2001).

### 9.1.2. La reproduction

Les paramètres reproducteurs montrent une forte variabilité à l'échelle individuelle (Tableau 3). La température et la salinité affecte la taille des pontes (CS), le temps de développement embryonnaire (EDT) et le temps de latence entre 2 pontes (ICT) et, par conséquent, le taux journalier de production d'œufs (EPR) d'*E. affinis*. EDT et ICT augmentent quand la température diminue comme observé dans d'autres études (Poli & Castel 1983 ; Ban & Minoda 1991 ; Matias-Peralta *et al.*, 2005). L'augmentation de l'EDT et du ICT est liée à la nature température-dépendante du métabolisme, comme pour le temps de développement post-embryonnaire (Gillooly *et al.*, 2001). L'effet de la température sur la CS semble dépendre des conditions environnementales locales. La majorité des populations d'*E. affinis* montrent une diminution des CS avec l'augmentation de la température.

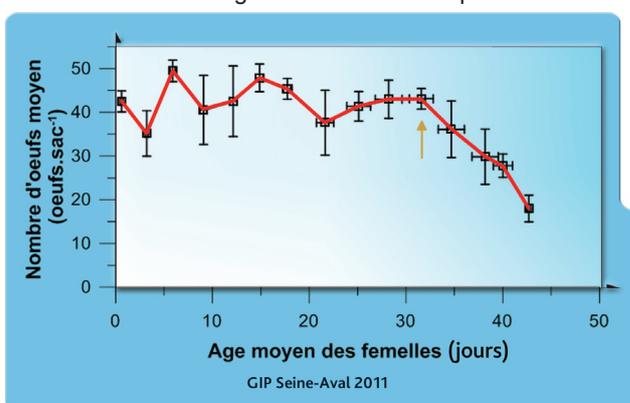


Figure 33. Variation du nombre moyen d'œufs par sac ovigère produit en fonction de l'âge des femelles du copépode *E. affinis* à une température de 15°C et une salinité de 5. La flèche indique l'âge après lequel le nombre d'œufs diminue fortement.

La taille des CS dépend de la taille des oocytes et des ovaires et donc de la taille des femelles (Hirche *et al.*, 1997), et la taille des femelles est inversement corrélée à la température. Le vieillissement de la femelle a un effet sur sa capacité à produire des œufs (Figure 33). Ainsi,

Tableau 3. Nombre d'œufs par sac ovigère (CS), temps inter-ponte (ICT), temps de développement embryonnaire (EDT) et taux de production d'œufs (EPR) chez *E. affinis* de l'estuaire de la Seine dans différentes conditions de salinité, température et nourriture. Modifié à partir de Devreker *et al.*, 2009.

Nourriture	Température	Salinité	ICT (j)	EDT (j)	CS (œufs)	EPR (œufs femelle jour <sup>-1</sup> )
<i>R. marina</i> et <i>I. galbana</i>	7°C	15			59,8 (8,67)	
		5	5,55 (1,90)	3,3 (0,79)	24,8 (8,15)	4,44 (0,36)
	10°C	15	5,24 (2,05)	3,01 (0,74)	22,7 (9,70)	4,26 (1,11)
		25				
		5	3,07 (0,69)	2,23 (0,26)	40,5 (10,9)	13,63 (1,82)
	15°C	15	2,93 (0,87)	2,12 (0,24)	37,7 (10,0)	12,60 (2,40)
		25	4,50 (3,03)	2,66 (0,63)	28,6 (13,0)	6,56 (2,64)
20°C		15			36 (11,26)	
<i>I. galbana</i> et <i>N. occulata</i>	15°C	15	5 (1,56)	2,26 (0,41)		

la production d'œufs diminue fortement avec le vieillissement de la femelle, ce qui est due à une diminution du nombre d'œufs produit (Figure 33) ainsi qu'à une augmentation du temps nécessaire à les produire. Comme pour le développement post-embryonnaire, il y a peu de différences entre les salinités 5 et 15 comparées à la salinité 25 (Devreker *et al.*, 2007).

La salinité stresse les organismes quand ils ne sont pas dans leur salinité optimale (Hall & Burns 2001 ; Chinnery & Williams 2004) (Voir encart «*Eurytemora affinis* : une espèce euryhaline et eurytherme» p17). La redistribution de l'énergie peut affecter le développement embryonnaire, la maturation des œufs et la production d'œufs. Chez la population de l'estuaire de la Seine, l'EDT et l'ICT sont plus courts et la CS est plus petite dans la salinité 25 comparée aux autres salinités (Devreker *et al.* 2009). Comme Souissi *et al.*, (1997) l'ont montré, la variabilité individuelle du temps de développement des copépodes peut augmenter quand ils ne sont pas dans leur température optimale. Jiménez-Melero *et al.* (2007) ont également montré chez un autre copépode, *Arctodiaptomus salinus*, que la variabilité du temps de développement, de l'EDT et de l'ICT augmente avec la température et que la survie diminue. La population d'*E. affinis* de l'estuaire de la Seine montre une variabilité individuelle plus élevée de l'EDT et de l'ICT à la salinité 25 comparée à toutes autres salinités à 15°C. Un résultat similaire a été observé pour le développement post-embryonnaire (Devreker *et al.*, 2007).

## 9.2. Effet de la qualité de la nourriture sur la mortalité

La salinité et la température ne sont pas les seuls facteurs à l'origine des stress pour les stades larvaires. En effet, la qualité de la nourriture rencontrée par les femelles peut affecter la survie des nauplii après éclosion. L'indice de mortalité des nauplii a été utilisé pour quantifier l'impact de la qualité de la nourriture sur la qualité des larves (Voir encart «Principe de l'indice basé sur la survie des nauplii» p39). Pour cela, des copépodes ont été élevés pendant une génération à 15°C et à une salinité de 15 avec différents types de nourriture : *Isochrysis galbana* (Iso.) couramment utilisée en aquaculture mais non optimale pour le développement d'*E. affinis* (Devreker *et al.*, 2007) ; *Rhodomonas marina* (Rhodo.) qui était en fin de vie pendant ces expériences et qui symbolise donc ici la qualité de nourriture la plus faible et enfin, un mélange en proportion égale de ces deux algues. Pour référence, les nauplii issus de femelles élevées en condition de nourriture optimale (Rhodomonas + Isochrysis de bonne qualité) ont une médiane de survie de 5 à 6 jours à 15°C et atteignent le stade N3 pour plus de 50% d'entre eux (Devreker *et al.*, 2004; Figure 34).

Les nauplii issus des femelles nourries avec *R. marina* sénescence ('malade') et avec le mélange d'algues montrent un très faible taux de survie inférieur aux conditions standards observées en laboratoire (Figure 34). Toutefois, les nauplii issus de femelles nourries avec le

### Principe de l'indice basé sur la mortalité des nauplii

Les différents travaux expérimentaux menés sur la mortalité des nauplii d'*E. affinis* de l'estuaire de la Seine à différentes températures et salinités ont montré que ce paramètre pouvait être un bon indicateur de l'état de stress des larves vis-à-vis des conditions expérimentales (Devreker *et al.*, 2004). Les nauplii héritent naturellement des caractéristiques génétiques de leur stock maternel, mais ce qui est intéressant dans le cadre du développement d'un indice de stress, c'est de quantifier et d'évaluer leur capacité à intégrer les fluctuations environnementales rencontrées par leurs mères (Figure D). L'effet maternel peut conditionner, non seulement le développement, mais aussi la survie des nauplii de copépodes (Ianora *et al.*, 2004, 2007). Si les nauplii éclosent et se développent dans un milieu dépourvu de nourriture, ils subsisteront sur leurs réserves dont la qualité est déterminée par la mère (Ianora *et al.*, 2004, 2007). Le développement jusqu'en N2 ne sera pas gêné sauf si les conditions expérimentales sont très stressantes ou bien si les femelles sont de très mauvaise qualité puisque le premier stade N1 ne se nourrit pas (Devreker *et al.*, 2004). En absence de nourriture externe, le passage au stade N3 pose généralement de gros problèmes aux nauplii et seules les conditions les plus favorables (les moins stressantes) permettront cette mue du stade N2 vers le stade N3 (Devreker *et al.*, 2004). Par conséquent, en utilisant un protocole expérimental standard pour suivre la mortalité et le développement des nauplii en laboratoire, il est possible d'estimer d'une façon indirecte l'état physiologique des femelles sauvages. En revanche, si des nauplii issus de femelles cultivées sont isolés dans des conditions expérimentales différentes, il est possible d'identifier les conditions expérimentales optimales et stressantes pour la survie des nauplii.

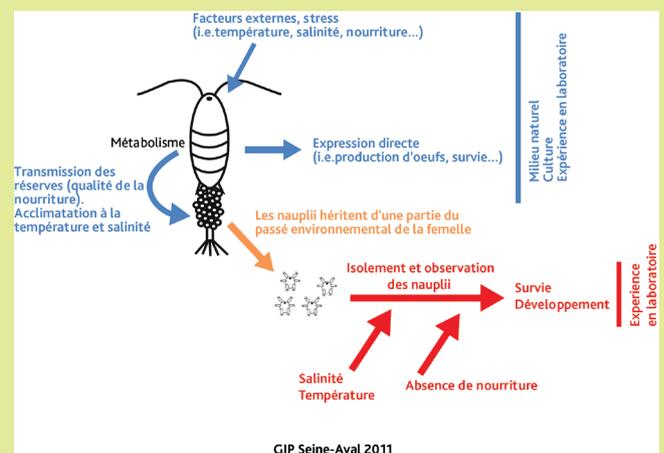


Figure E. Principes de l'expérience portant sur la mortalité des nauplii en absence de nourriture. Les nauplii, en héritant d'une partie du passé environnemental de leur mère (Ianora *et al.*, 2004, 2007) peuvent refléter la qualité du milieu pour l'espèce. Isolés dans des conditions différentes, ils peuvent aussi indiquer quelles sont les conditions optimales pour la survie et le développement des larves et donc pour la qualité du recrutement.

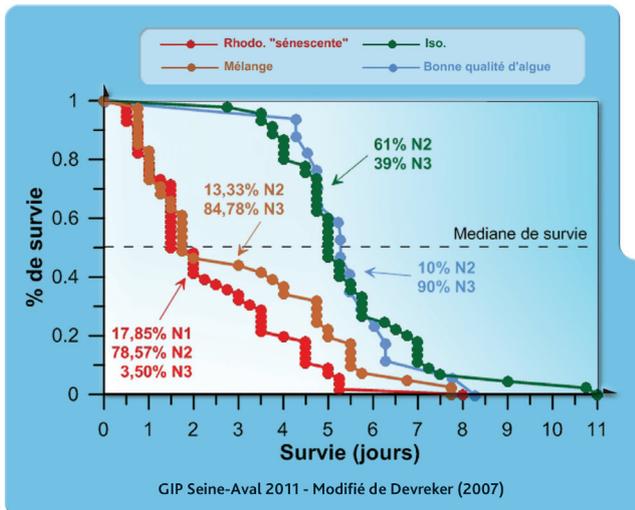


Figure 34. Courbes de mortalité des nauplii d'*E. affinis* (jours) en absence de nourriture à une salinité de 15 et à 15°C dont les mères se sont développées dans différentes conditions de nourriture (Rhodomonas marina « sénéscente » ; Isochrysis galbana; un mélange des deux algues et un mélange de ces algues de bonne qualité) dans les mêmes conditions de salinité et de température. Le pourcentage de survie dans les premiers stades de développement est indiqué pour chaque condition.

mélange d'algues se développent mieux que ceux issus de femelles nourries avec *R. marina* seule. Les nauplii issus de femelles nourries avec *I. galbana* ont un taux de survie plus important mais se développent toutefois moins bien qu'avec le mélange, montrant bien les limites de cette algue pour le développement d'*E. affinis*. Le mélange, bien qu'incorporant une algue en fin de vie, offre la capacité de développement la plus élevée. Ces résultats montrent que les conditions de nutrition des parents peuvent avoir un impact aussi important que les conditions de salinité sur la survie des larves d'*E. affinis*.

### 9.3. Effets de la salinité et de la température sur le stress physiologique

Si de nombreux efforts ont été centrés sur l'étude des effets de facteurs environnementaux sur les traits d'histoire de vie, la distribution et les interactions des espèces zooplanctoniques, les connaissances concernant les effets à des niveaux d'organisation biologiques inférieurs (niveaux sub-individuels) restent encore limitées. Pourtant, les capacités physiologiques d'un organisme à surmonter le stress induit par les fluctuations physico-chimiques de son environnement vont directement conditionner sa valeur adaptative et donc sa distribution.

Chez *E. affinis* de l'estuaire de la Seine, l'expression des gènes hsp90 et hsp70 (Voir encart « *Eurytemora affinis* : une espèce euryhaline et eurytherme » p17) augmente fortement après seulement 90 min d'exposition aux températures de 22.5 et 30°C, jusqu'à 20 fois le niveau mesuré dans la condition contrôle (15°C) (Figure 35ab). Ces résultats tendent à montrer que 20°C se trouve dans la limite supérieure de tolérance thermique d'*E. affinis*, ce qui concorde avec un plus faible recrutement des populations en culture de laboratoire. L'expression des gènes hsp90 et hsp70 est également induite (environ 2 fois) par

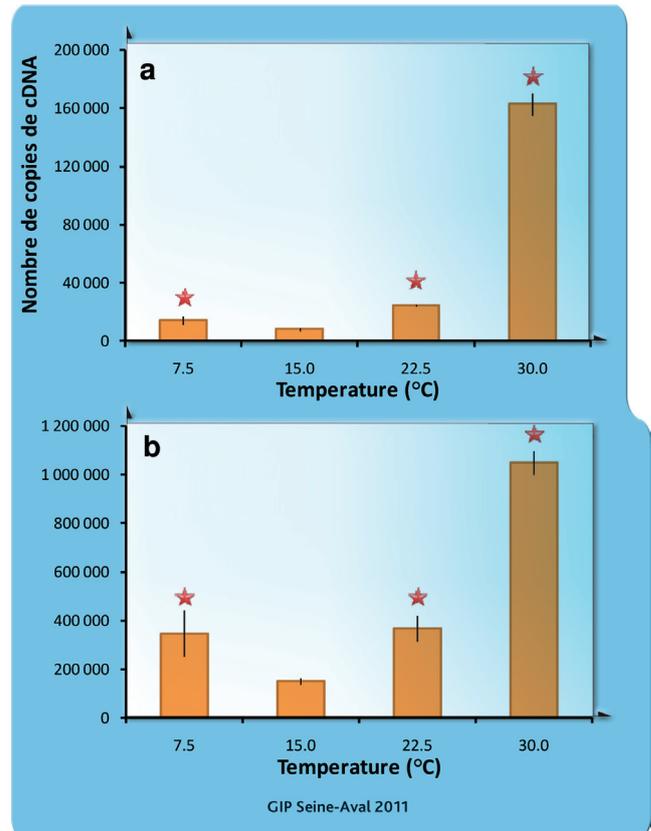


Figure 35. Expression de Hsp90 (a) et GRP78 (b) mesurée sur des pools d'*Eurytemora affinis* exposés durant 90 min à différentes températures. Les données sont reportées comme des moyennes  $\pm$  erreur type (SEM) du nombre de copies de cDNA contenues dans 5  $\mu$ l de produit de la retro-transcription de 1  $\mu$ g d'ARNt ( $n = 3$ ). \* indique une différence significative par comparaison au groupe de copépodes maintenu à l'optimum de température (15°C) (test de comparaison 2 à 2 de Mann-Whitney ;  $p < 0.05$ ).

une chute de température (choc de 90 min à 7,5°C). En parallèle, une très faible fécondité des femelles couplée à une baisse du potentiel de recrutement au sein des populations de l'estuaire de la Seine a été observée pour des températures avoisinant les 5°C.

Des inductions de l'expression des gènes hsp90 et hsp70 (environ 2 fois) ont également été observées suite à des expositions court et long terme (90 min et 15 j) à des stress hypo et hyper-osmotiques (salinité de 1 et 25-30) (Figure 36). Des effets de la salinité sur les profils protéiques, de façon plus générale, avaient été précédemment mis en évidence par des approches plus globales de cartographie en électrophorèse bidimensionnelle. Le stress reflété par l'expression protéique à faible salinité concorde avec l'altération de certains traits d'histoire de vie des stades précoces comme la survie des nauplii ainsi que leur capacité de développement en absence de nourriture (Devreker *et al.*, 2004), alors que la survie des adultes reste inchangée. En revanche, une salinité plus élevée de 25, induit une réaction plus importante et significative de la part d'un plus grand nombre de traits d'histoire de vie (mortalité des adultes, reproduction) ; ce qui tend à montrer que les mécanismes physiologiques sont moins à même de compenser les effets d'un stress hyper-osmotique.

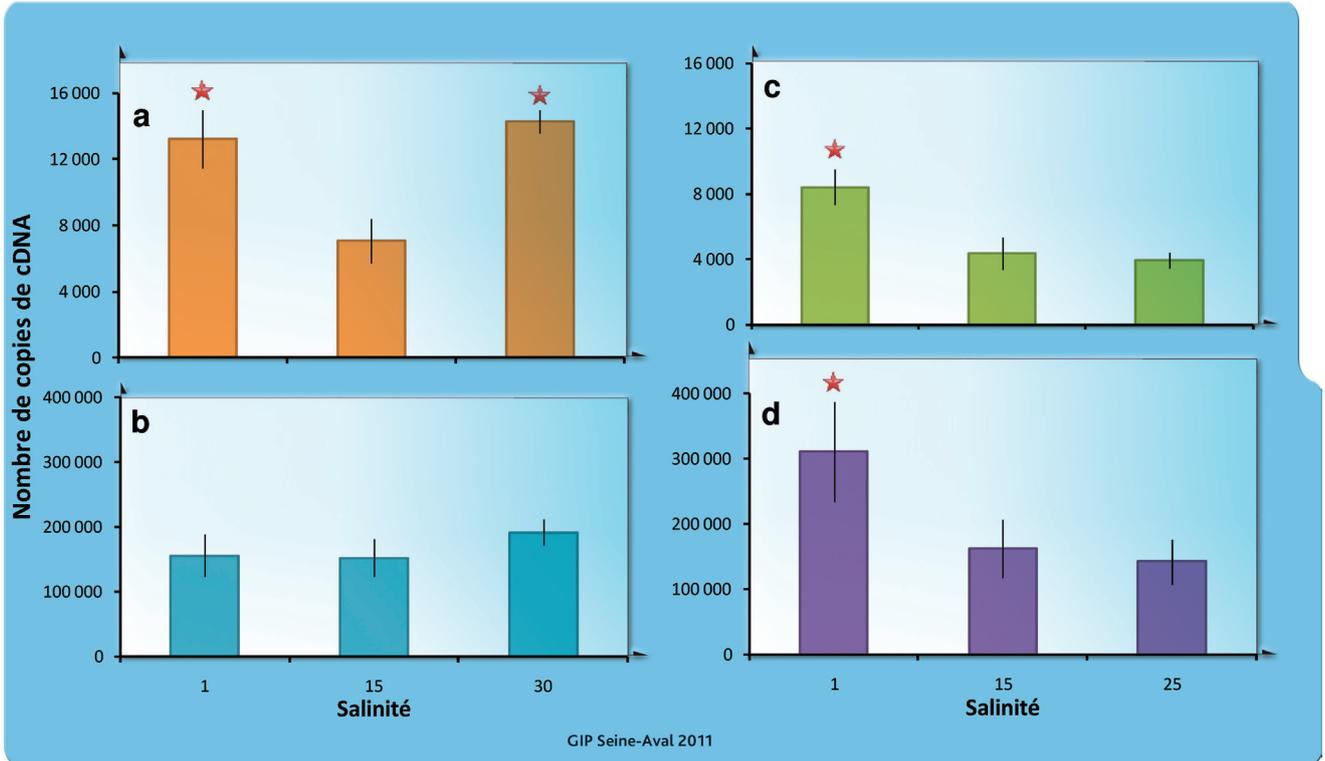
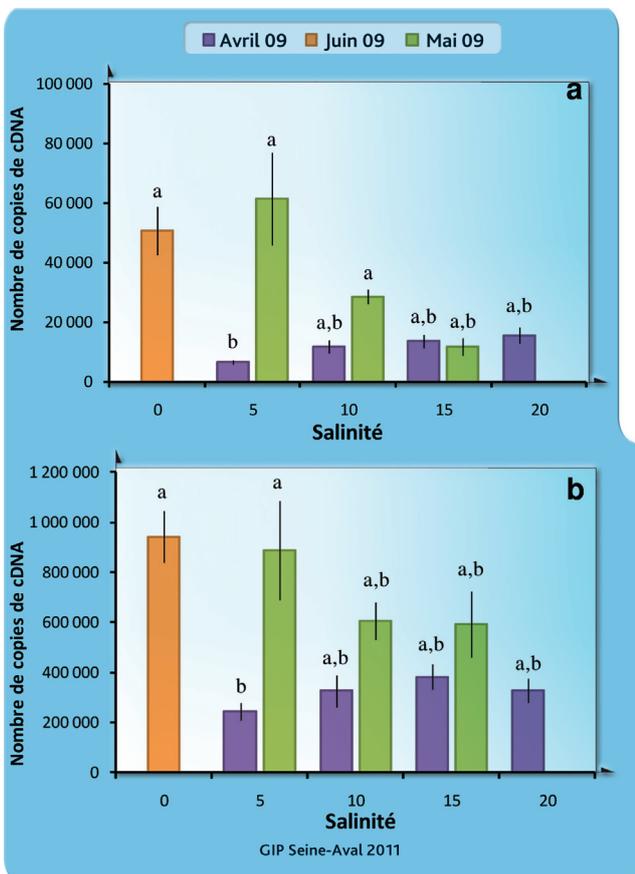


Figure 36. Expression de Hsp90 et GRP78 mesurée sur des pools de *Eurytemora affinis* exposés durant 90 min (a et b) et 15 jours (c et d) à différentes salinités. Les données sont reportées comme des moyennes  $\pm$  SEM du nombre de copies de cDNA contenues dans 5  $\mu$ l de produit de la retro-transcription de 1  $\mu$ g d'ARNt ( $n = 3$ ). ★ indique une différence significative par comparaison au groupe de copépodes maintenu à l'optimum de salinité (15) (test de comparaison 2 à 2 de Mann-Whitney ;  $p < 0.05$ ).



Bien que ces approches soient nécessaires pour caractériser des réponses biologiques spécifiques d'un stress donné (contrôlé), elles restent moins représentatives et parfois moins sensibles que des études de terrains (Lejeusne *et al.*, 2006). Des travaux sur l'expression des gènes hsp, ont également montré que la méthodologie développée pouvait être appliquée dans le cadre de suivis *in situ*. De très forts niveaux d'induction peuvent être observés au sein de la population naturelle de l'estuaire de la Seine (Figure 37). Dans le contexte actuel de changement global (réchauffement, pollutions chimiques, aménagements), il est d'une importance fondamentale d'estimer et de quantifier les conséquences écologiques et évolutives sur les organismes et les populations au cours de suivis de terrain sur le long terme (Sorensen *et al.*, 2003).

Figure 37. Expression de Hsp90 et GRP78 mesurée sur des pools d'*Eurytemora affinis* prélevés le long du gradient de salinité de l'estuaire de Seine au cours des campagnes ZOOTRANS d'avril et juin 2009 et mai 2010. Les données sont reportées comme des moyennes  $\pm$  SEM du nombre de copies de cDNA contenues dans 5  $\mu$ l de produit de la retro-transcription de 1  $\mu$ g d'ARNt ( $n = 5$ ). Les lettres similaires indiquent l'absence de différence significative (test de comparaisons multiples de Kruskal-Wallis ;  $p > 0.05$ ).

## 10. Effets des contaminants organiques présents en Seine - étude en laboratoire

### 10.1. Transfert des contaminants

#### 10.1.1. Transfert de contaminants hydrophobes de la phase dissoute vers *E. affinis*

Compte tenu des niveaux de concentration élevés en contaminants organiques mesurés chez *E. affinis in situ*, des expériences d'exposition en milieu contrôlé ont été réalisées dans le but d'identifier les mécanismes impliqués dans ces transferts. Ces expériences en laboratoire ont également permis de mettre en évidence des capacités importantes de ces copépodes à éliminer un grand nombre de contaminants.

Après l'exposition au mélange de PCB (52,87,101,118,153,138,180), les concentrations en PCB mesurées chez les copépodes exposés étaient dix fois supérieures à celles mesurées chez les copépodes non exposés (Figure 38a1). Un facteur de bioconcentration élevé (28 200) a été calculé pour la somme des 7 PCB chez les copépodes exposés. De même, des concentrations importantes en HAP ont été mesurées chez les copépodes exposés au mélange de HAP (Phe, Pyr, Chrys, Bkf, BbF, BaP), en comparaison avec les copépodes non exposés (Figure 38a2). Un facteur de bioconcentration expérimental de 1230 a été calculé pour la somme des 6 HAP chez les copépodes exposés. Ces résultats indiquent une capacité importante de *E. affinis* à bioconcentrer les contaminants organiques hydrophobes et plus particulièrement les PCB, y compris pour des expositions à de faibles concentrations (niveau d'exposition,

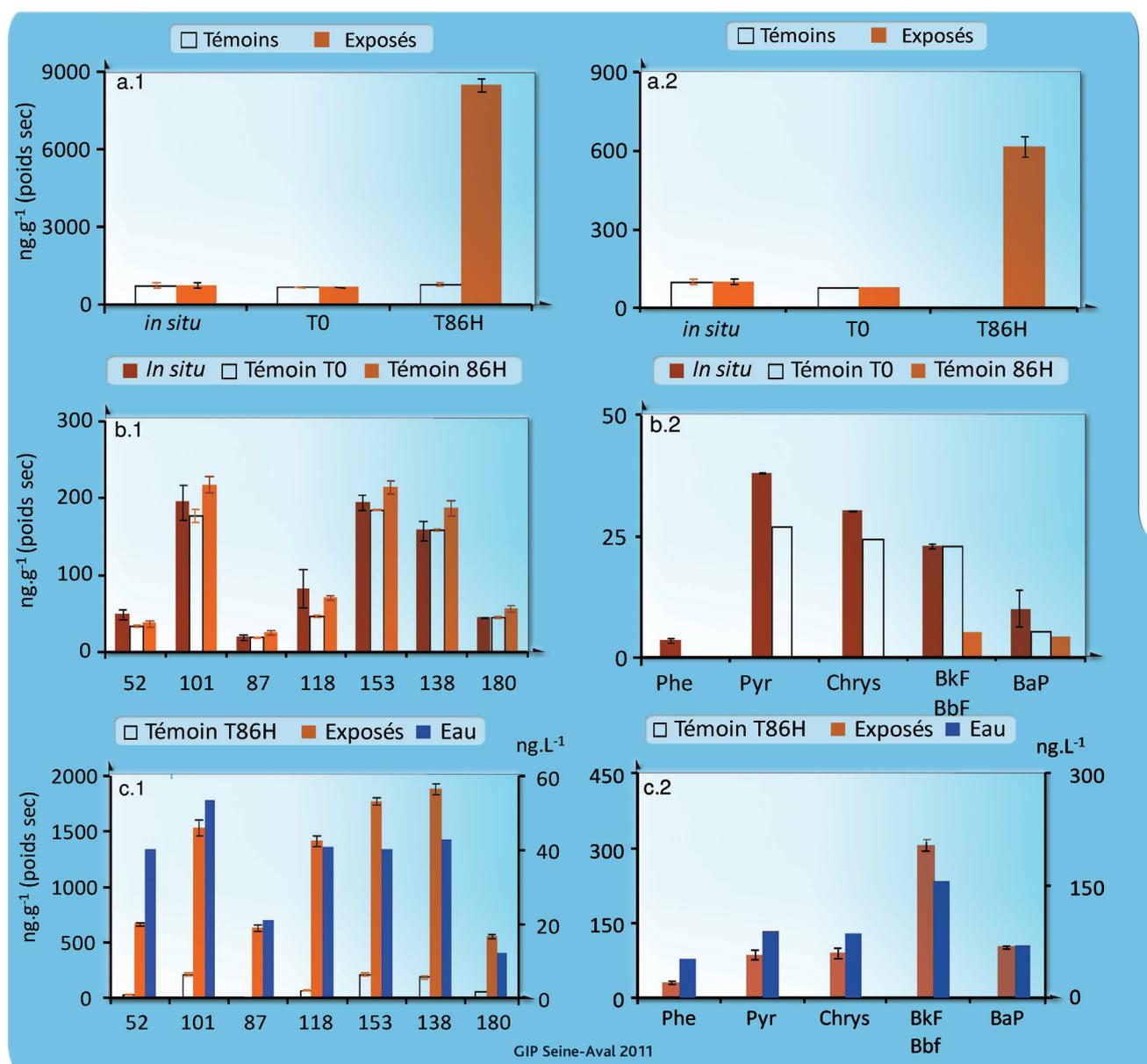


Figure 38. Bioconcentration des PCB (a.1) et des HAP (a.2) chez *Eurytemora affinis* après exposition à des eaux contaminées pendant 86 heures (moyennes  $\pm$  écart-type,  $n=3$ ). L'élimination de chaque PCB (b.1) et de chaque HAP (b.2) chez les copépodes non exposés (témoins) est présentée depuis leur prélèvement dans le milieu jusqu'à la fin des expériences (moyennes  $\pm$  écart-type,  $n=3$ ). Les profils de distribution des PCB (c.1) et des HAP (c.2) après 86 heures d'exposition sont comparés à ceux des copépodes non exposés et à ceux de l'eau à la fin de l'expérience.

concentrations environnementales). En considérant les conditions d'exposition et les teneurs en PCB et en HAP mesurées chez les copépodes exposés, les expériences ont mis en évidence chez *E. affinis* des facteurs de bioconcentration pour la somme des PCB 25 fois supérieures à ceux mesurés pour la somme des HAP. Les différents niveaux d'accumulation observés chez *E. affinis* entre les PCB et les HAP peuvent être expliqués par une métabolisation plus efficace des HAP qui a été rapportée pour de nombreux organismes (Harris *et al.*, 1977; Leversee *et al.*, 1982).

Des concentrations en PCB et HAP non négligeables ont été détectées chez les copépodes prélevés en estuaire de Seine (Figure 38b1,b2). Le transfert de ces copépodes au laboratoire dans un milieu non contaminé a également permis de mesurer les capacités de ces organismes (*E. affinis*) à éliminer les contaminants organiques qu'ils avaient accumulés en estuaire de Seine. Après les trois premiers jours de décontamination, les copépodes ont éliminé 18% des HAP initialement présents (Figure 38b2). Après une semaine entière de décontamination, la concentration en HAP a chuté de 90 %. Ces résultats indiquent que ces copépodes (*E. affinis*) sont capables d'éliminer rapidement les HAP accumulés quand ils sont placés en milieu non contaminé. De plus, les HAP de faible poids moléculaire sont préférentiellement et plus rapidement éliminés que les HAP de haut poids moléculaire (Figure 39c2). Ces résultats publiés dans Cailleaud *et al.* (2007b), sont cohérents avec les données publiées par Harris *et al.* (1977) qui ont rapporté la capacité de plusieurs espèces de copépodes à biotransformer\* rapidement des HAP.

#### 10.1.2. Transferts de contaminants de type perturbateur endocrinien de la phase dissoute vers *E. affinis*

Lors de la deuxième série d'expériences, les copépodes ont été exposés dans deux milieux distincts, à un mélange d'alkylphénols (4-NP/NP1EC) (Figure 39a) et à une hormone stéroïdienne de synthèse, le 17-éthynylœstradiol (EE2) (Figure 40). Les concentrations d'exposition au mélange d'alkylphénols et à EE2 ont été respectivement de 1000 ng.L<sup>-1</sup> et de 10 ng.L<sup>-1</sup> en phase dissoute. Ces deux classes de polluants font partie des molécules suspectées de pouvoir perturber les fonctions endocrines\* des organismes aquatiques. Comme pour la première série d'expériences, des tests préalables ont été réalisés pour déterminer les conditions nécessaires pour saturer les milieux d'exposition par ces contaminants. A la fin de l'expérience, la concentration totale en alkylphénols mesurée chez les copépodes exposés était quatre fois supérieure à celle mesurée chez les copépodes non exposés (Figure 39a). L'analyse des profils de distribution des différents composés chez les copépodes exposés montre une bioconcentration importante du NP1EC après 86 heures d'exposition (facteur de bioconcentration de 3020). Les données de la littérature concernant les possibles transferts des alkylphénols et des alkylphénols polyéthoxylés de la phase dissoute vers les invertébrés aquatiques et plus particulièrement vers les crustacés sont rares. La plupart des études ont été réalisées sur des poissons. De plus, bien que le NP1EC constitue l'un des alkylphénol polyéthoxylé le plus fréquemment détecté dans les milieux aquatiques, aucune étude à ce jour n'a été menée pour estimer son transfert vers le zooplanc-

ton. Au moment de la rédaction de ce fascicule, il semble qu'il n'y ait qu'une seule étude qui fasse référence à des niveaux de contamination en NP1EC chez des mysidacés prélevés dans l'estuaire de l'Escaut, mais ces organismes présentaient des concentrations inférieures aux limites de détection (Verslycke *et al.*, 2005). Pour le 4-NP, quelques données sont disponibles pour plusieurs espèces. Ainsi, des facteurs de bioconcentration de 1,4 à 2700 ont été rapportés pour les moules (Ekelund *et al.*, 1990). Des facteurs de bioconcentration compris entre 90 et 110 ont été observés chez les crevettes (Ekelund *et al.*, 1990). Ces facteurs de bioconcentration pour le 4-NP sont proches de ceux calculés chez *E. affinis* lors de notre étude (324) et également proches de ceux observés classiquement chez les poissons (Brooke, 1993).

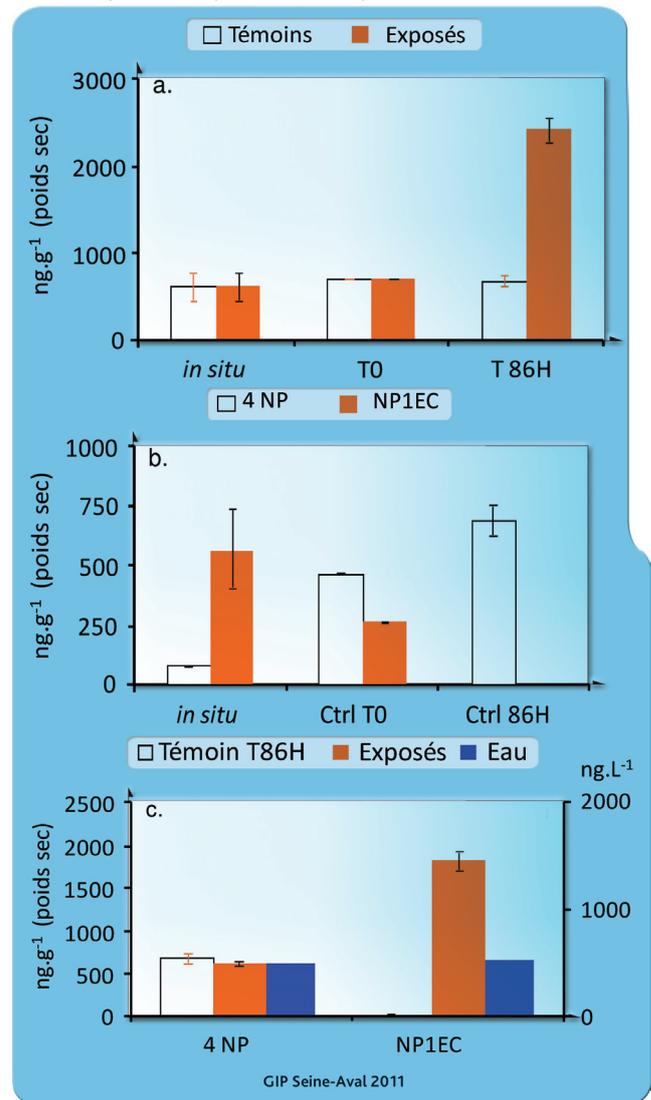


Figure 39. Bioconcentration des alkylphénols (a) chez *Eurytemora affinis* après exposition à des eaux contaminées pendant 86 heures (moyennes  $\pm$  écart-type, n=3). L'élimination du 4-NP et du NP1EC (b) chez les copépodes non exposés (témoins) est présentée depuis leur prélèvement dans le milieu jusqu'à la fin des expériences (moyennes  $\pm$  écart-type, n=3). Les concentrations en 4-NP et en NP1EC (c) après 86 heures d'exposition sont comparées à celles des copépodes non exposés et à celles de l'eau à la fin de l'expérience.

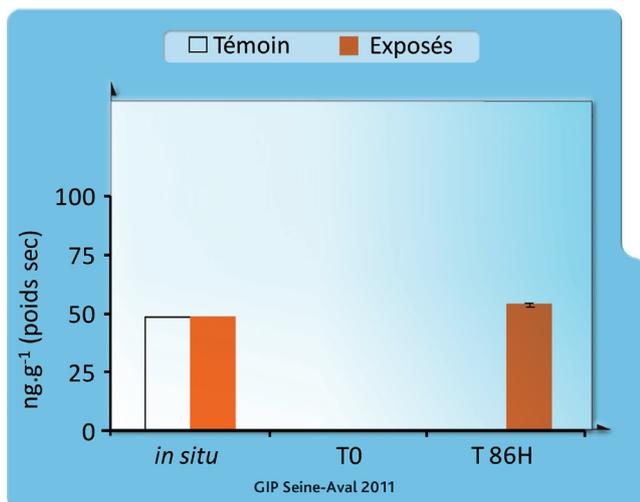


Figure 40. Bioconcentration du 17-éthynylœstradiol chez *Eurytemora affinis* après exposition à des eaux contaminées pendant 86 heures (moyennes  $\pm$  écart-type,  $n=3$ ).

### 10.2. Modification de l'expression protéique d'*E. affinis* en réponse à des stress chimiques

Pour observer les stress physiologiques induits par les transferts de contaminants décrits dans le paragraphe précédent, lors des expositions en flux continu, les protéomes des copépodes exposés ont été analysés et comparés à ceux des copépodes non exposés. Cette étude a permis d'identifier des processus physiologiques altérés ou activés chez *E. affinis* en réponse à la présence de contaminants. Les protéines mises en jeu dans ces réactions biochimiques ont été identifiées par homologie de séquence avec les protéines des banques de données dans le but de proposer de nouveaux biomarqueurs d'exposition à des stress chimiques chez une espèce estuarienne. Les profils typiques de distribution des protéines obtenus après électrophorèse bidimensionnelle (2-DE), pour des copépodes exposés et non exposés, sont présentés dans la figure 41.

L'analyse des gels 2-DE a montré que tous les contaminants auxquels *E. affinis* a été exposée induisent des modifications significatives de son protéome. Les effets les plus importants ont été observés chez les copépodes exposés au diuron et les effets les plus faibles ont été observés chez les copépodes exposés au mélange de PCB (Tableau 4). D'une manière générale, une tendance à la surexpression d'une majorité de protéines a été observée chez les copépodes exposés au mélange de HAP et au diuron. *A contrario*, une diminution des niveaux d'expression d'une majorité de protéines a été relevée chez les copépodes exposés à l'EE2 et à la carbamazépine. Enfin, des quantités équivalentes de protéines sur ou sous exprimées ont été observées chez les copépodes exposés au mélange de PCB et au mélange 4-NP/NP1EC.

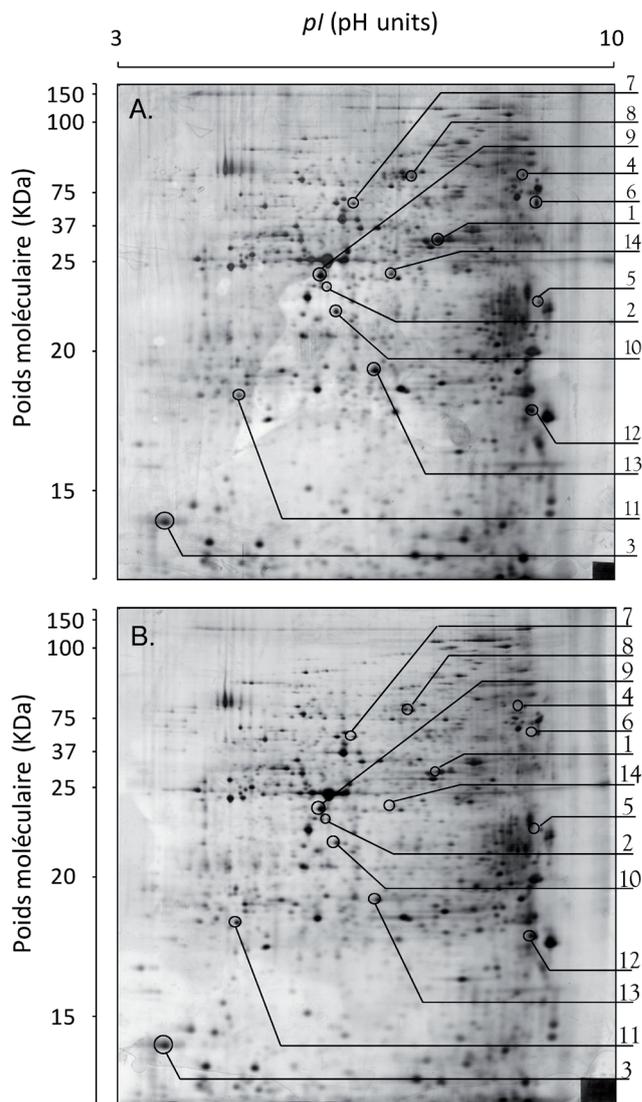


Figure 41. Profils d'expression protéique typiques sur gels 2-DE obtenus à partir de pools d'*E. affinis* exposés à différents contaminants organiques en flux continu. Le premier gel (A) et le second gel (B) présentent (à titre d'exemple) les profils d'expression protéique respectivement des copépodes exposés à un mélange 4 NP/NP1EC et des copépodes non exposés. Les protéines qui ont présenté des niveaux d'expression différents chez les copépodes exposés, en comparaison avec les copépodes non exposés et qui ont été identifiées par nanoLC MS/MS sont entourées d'un cercle (les numéros des protéines entourées font référence à ceux mentionnés dans Cailleaud et al. soumis).

### 10.3. Modification du comportement natatoire en réponse à des stress chimiques

Ici, le comportement natatoire d'adulte mâle et femelle d'*E. affinis* est analysé en absence et présence de contaminant. La vitesse de nage est identifiée en différents états : L'état 1 pour lequel les copépodes sont immobiles, l'état 2 pour lequel la vitesse des copépodes est supérieure à 0 et inférieure à 10 mm.s<sup>-1</sup> et l'état 3 pour lequel les copépodes présentent une vitesse supérieure à 10 mm.s<sup>-1</sup>. La trajectoire : angles formés entre chaque déplacement.

Tableau 4. Nombre de protéines différenciellement exprimées (sur ou sous exprimées) pour chaque condition d'exposition. Deux groupes de protéines sont définis en fonction de leur niveau de sur ou sous expression chez les copépodes exposés par rapport à celui des copépodes non exposés : celles présentant un ratio de sur ou sous expression compris entre 1,2 et 4 et celles présentant un ratio de sur ou sous expression supérieur à 4. Les protéines communes à deux conditions d'exposition et qui présentent des niveaux d'expression différentiels par rapport aux témoins sont également présentées.

Contaminants	Nombre total de spots	Protéines exprimées différemment	Sur ou sous-exprimées	Ratio moyen (1.2-4)	Ratio moyen (4<)	vs. PAHs	vs. PCBs	vs. APs	vs. Diuron	vs. EES	vs. CBZ
HAP	481 ±31	105	↑ 90	85	5	-	3	6	19	9	3
			↓ 15	15	0	-	1	3	0	2	2
PCB	556 ±19	59	↑ 29	29	0	2	-	2	3	0	0
			↓ 20	20	0	2	-	3	4	4	2
AP	834 ±48	122	↑ 52	52	0	1	1	-	2	3	1
			↓ 70	70	0	8	4	-	7	11	7
Diuron	775 ±21	278	↑ 254	252	2	19	7	9	-	11	5
			↓ 24	24	0	0	0	0	-	1	1
EE2	761 ±26	118	↑ 18	17	1	1	0	1	3	-	0
			↓ 100	99	1	10	4	13	9	-	8
CBZ	352 ±32	86	↑ 1	1	0	0	0	0	1	0	-
			↓ 85	79	6	5	2	8	5	8	-

La présence de contaminants induit une diminution des angles de la catégorie 1 et une augmentation des angles de la catégorie 2 chez les femelles (Cailleaud *et al.*, 2011b ; Figure 42A). Pour les mâles, une diminution des angles de la catégorie 1 ainsi qu'une augmentation des angles de la catégorie 3 ont été observées après l'injection. Ces observations indiquent que les femelles, après l'injection, se déplacent plus sur leurs côtés et moins vers l'arrière alors que les mâles se déplacent plus vers l'avant et moins vers l'arrière. Ces résultats indiquent un comportement de fuite chez les mâles suite à l'introduction des contaminants.

Pour les mâles comme pour les femelles, une augmentation de l'activité natatoire est observée après l'injection des contaminants (solutions de nonylphénols). En effet, des diminutions de 13 % et de 12 % de la fréquence de l'état de nage 1 ont été observées respectivement chez les femelles et chez les mâles (Cailleaud *et al.*, 2011b; Figure 42B). *A contrario*, des augmentations de fréquence de l'état de nage 2 ont été relevées chez les femelles (12 %) et chez les mâles (10 %). Des résultats similaires ont été rapportés par Faimali *et al.* (2006) qui ont montré une augmentation de l'activité natatoire des larves de *Balanus amphitrite* induite par de faibles concentrations de zinc pyrithione (biocide\*) et de Cidial (pesticides). Roast *et al.* (2000) ont notamment montré une augmentation de l'activité natatoire chez *Neomysis integer* après une exposition de 7 jours à de faibles concentrations de chlorpyrifos. Les trajectoires des copépodes semblent avoir été également modifiées suite à l'injection de contaminants dans leur milieu. Une différence plus nette des angles de nage a été observée chez les mâles ce qui indique que les trajectoires des mâles ont probablement été plus modifiées que celles des femelles. La communication chemo-sensorielle\* joue un rôle important chez les copépodes pour leur accouplement. De nombreuses études ont montré que les perturbateurs endocriniens tels que les alkylphénols pouvaient perturber la communication sexuelle chez les organismes aquatiques, notamment

les poissons. Par exemple, des expositions de guppies mâles à des alkylphénols ont induit des modifications du comportement sexuel de ces organismes (Bayley *et al.*, 1999).

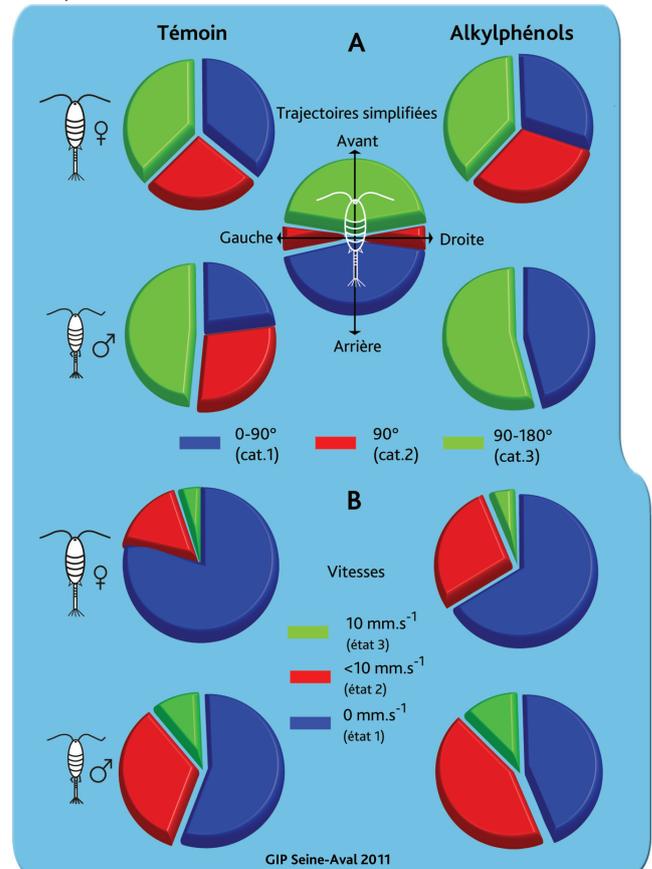


Figure 42. Schématisation de l'activité natatoire du copépode *E. affinis* : trajectoires (A) et vitesses de nage (B) moyennes observées chez les mâles et les femelles en absence (témoin) et en présence d'alkylphénols dans le milieu expérimental.

## 11. Modélisation individu-centrée de la population d'*E. affinis* à différentes échelles

La plupart des expériences sur les traits de cycle de vie d'*E. affinis* réalisées dans des conditions contrôlées sont initialement conçues pour alimenter et valider un modèle individu-centré de la dynamique de population de ce copépode. L'utilisation des systèmes multi-agents pour développer un modèle de dynamique de population d'un copépode a été détaillée pour la première fois dans Souissi *et al.* (2004). Par la suite, Souissi *et al.* (2005) ont développé un modèle de cycle de vie d'*E. affinis* dans des conditions de température et de salinité constantes. Enfin, compte tenu de l'importance du processus de la reproduction chez le copépode *E. affinis*, un modèle détaillant ce mécanisme a été également développé (Dur *et al.*, 2009; Figure 43). La pertinence du modèle final est tributaire de la représentation du processus de reproduction chez ce copépode estuarien. La démarche expérimentale a permis de comprendre la dynamique de la reproduction d'*E. affinis* et d'estimer les différents paramètres reproductifs (Devreker *et al.*, 2009 ; Beyrend-Dur *et al.*, 2009).

Ce modèle est un outil de simulation fiable pour étudier les effets de plusieurs facteurs et scénarios sur la reproduction d'*E. affinis*. La première application a consisté à étudier les effets de la température et la survie des femelles sur la reproduction et le recrutement d'*E. affinis*. Par la suite, ce modèle sera couplé avec le modèle de cycle de vie existant pour représenter le développement d'*E. affinis* sur plusieurs générations. Les effets de la contamination ainsi que des scénarios de changements globaux, notamment ceux concernés par les effets de la température sur les peuplements, pourraient être testés. Le modèle servira d'outil de synthèse et de simulation pour avancer les activités de recherche, mais également pour développer des applications opérationnelles.

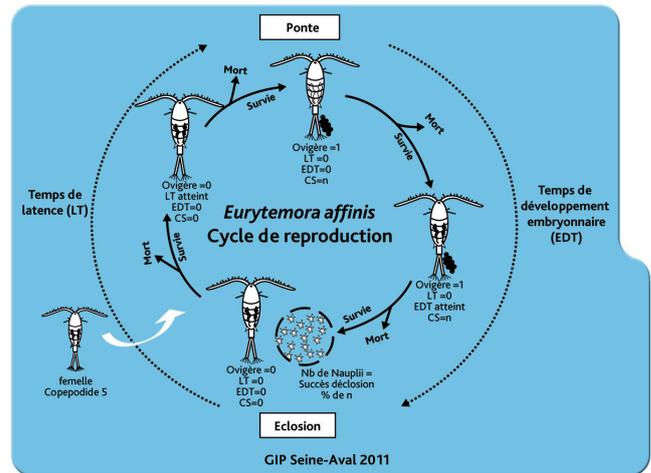


Figure 43. Représentation schématique du modèle de reproduction chez le copépode *Eurytemora affinis*. La femelle entre dans le stade reproductif après la dernière mue au stade C5 femelle. La mortalité dans ce stade est due soit à la mortalité naturelle selon une probabilité de survie ou bien à la mortalité liée à la sénescence de la femelle. En cas de survie, une femelle va enchaîner plusieurs cycles reproductifs. Chaque cycle reproductif est composé d'une phase de maturation des œufs (jusqu'à Temps de Latence atteint) pendant laquelle la femelle est non-ovigère ( $Ov=0$ ), la formation d'un sac d'œufs (femelle ovigère) et éclosion des œufs après développement embryonnaire (Temps de Développement Embryonnaire atteint).

## Conclusion

Les premiers travaux menés sur le zooplancton en estuaire de Seine dans le cadre du Programme Seine-Aval, principalement *in situ* au milieu des années 90, ont permis de faire un inventaire faunistique en fonction du gradient de salinité, mais aussi de mettre en évidence l'importance de certaines espèces pour le réseau trophique comme le copépode *Eurytemora affinis*. Les travaux plus récents, menés ces 10 dernières années toujours dans le cadre du Programme Seine-Aval, se sont davantage orientés sur l'expérimentation et les suivis à long terme des espèces principales du zooplancton, essentiellement *E. affinis*. Ces travaux ont permis de mieux appréhender la distribution de ces espèces dans l'estuaire de la Seine aux échelles de la marée, saisonnière et récemment interannuelle et des processus physico-chimiques qui sont impliqués (Devreker *et al.*, 2007, 2008, 2009, 2010; Cailleaud *et al.*, 2007c, 2011a,b).

Le cycle biogéochimique des contaminants organiques passant par le zooplancton est également mieux appréhendé dans l'estuaire de la Seine. Le copépode *E. affinis* y joue un rôle important en bio-concentrant fortement ces contaminants et en les rendant disponibles pour les maillons supérieurs de la chaîne trophique. L'exposition d'*E. affinis* à ses contaminants induit des modifications significatives de son protéome et altère son comportement natatoire.

Malgré la recrudescence des travaux sur le copépode *E. affinis* et le plancton en général dans l'estuaire de la Seine (Mouny, 1998; Devreker *et al.*, 2008, 2010; Cailleaud *et al.*, 2007a,b, 2009), il existe encore un certain manque de connaissance au niveau des relations trophiques (transit de la matière par le zooplancton) par rapport à d'autres estuaires comme la Gironde ou la Baie de Chesapeake dans lesquels le zooplancton est étudié depuis plus de 30 ans. Il est également difficile de dire à l'heure actuelle quels sont les impacts sur les populations zooplanc-

toniques liés à l'anthropisation de l'estuaire de la Seine. Les études disponibles informent que l'espèce majoritaire *E. affinis* semble sensible à la présence de contaminants organiques et à la modification de l'hydrodynamisme de l'estuaire, et donc du gradient de salinité, qui peut être relié à une modification de la répartition des espèces planctoniques. La poursuite des suivis à long terme, ainsi que le maintien des efforts expérimentaux seront essentiels pour déterminer les impacts potentiels liés aux changements globaux et aux aménagements futurs.

En outre, à l'heure où le zooplancton commence à être perçu comme un indicateur potentiel du bon fonctionnement des réseaux trophiques estuariens, il est essentiel d'intégrer son étude dans un cadre international (Devreker et Souissi, 2011 (synthèse BEEST)). Des efforts sont donc consentis pour développer des protocoles communs *in situ* et expérimentaux pour faciliter les inter-comparaisons entre les différentes populations d'*E. affinis*. Dans ce cadre, des résultats ont déjà été obtenus sur le cycle de vie et la morphologie entre les populations d'*E. affinis* d'Amérique du Nord: Baie de Chesapeake (USA), St Laurent (Canada) et en Europe : Gironde (France), Loire (France), Escaut (Pays Bas).

Finalement, au vu de la place d'*E. affinis* dans le réseau trophique et de sa capacité à bioaccumuler les contaminants organiques, il est légitime de présumer que le zooplancton est une voie d'entrée privilégiée de cette contamination dans le réseau trophique estuarien. C'est l'une des raisons pour laquelle le zooplancton est un compartiment biologique primordial à étudier et à surveiller sur le long terme. De plus, les récents travaux effectués dans le cadre du projet LITEAU-BEEST ont montré la capacité de ce compartiment à devenir un indicateur du bon fonctionnement des réseaux trophiques estuariens.

## Bibliographie

- Abarnou A., Burgeot T., Chevreuil M., Leboulenger F., Loizeau V., Madoulet-Jaouen A. & Minier C., 2000.** Les contaminants organiques : quels risques pour le monde vivant? Fascicule SA 1.13.
- Allan J.D., Richman S., Heinle D.R. & Huff R., 1977.** Grazing in juvenile stages of some estuarine calanoid copepods. *Marine Biology*, 43, 317-331.
- Alekseev V. & Lampert W., 2001.** Maternal control of resting-egg production in *Daphnia*. *Nature*, 414, 899-901.
- Ambler J.W., Cloern J.E. & Hutchinson A., 1985.** Seasonal cycles of zooplankton from San Francisco Bay. *Hydrobiologia*, 129, 177-197.
- Ask J., Reinikainen M. & Båmstedt U., 2006.** Variation in hatching success and egg production of *Eurytemora affinis* (Calanoida, Copepoda) from the Gulf of Bothnia, Baltic Sea, in relation to abundance and clonal differences of diatoms. *Journal of Plankton Research*, 28, 683-694.
- Avery D.E., 2005.** Induction of embryonic dormancy in the Calanoid copepod *Acartia hudsonica*: proximal cues and variation among individuals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 314, 203-214.
- Ban S., 1992.** Effects of photoperiod, temperature, and population density on induction of diapause egg production in *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in lake Ohnuma, Hokkaido, Japan. *Journal of Crustacean Biology*, 12, 361-367.
- Ban S., 1994.** Effect of temperature and food concentration on post-embryonic development, egg production and adult body size of calanoid copepod *Eurytemora affinis*. *Journal of Plankton Research*, 16, 721-735.
- Ban S. & Minoda T., 1991.** The effect of temperature on the development and hatching success of diapause and subitaneous eggs in *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in lake Ohnuma, Hokkaido, Japan. *Proceeding of the Fourth International Conference on Copepoda*; *Bulletin of Plankton Society of Japan*, Special Volume, 299-308.
- Ban S., Lee H.-W., Shinada A. & Toda T., 2000.** *In situ* egg production and hatching success of the marine copepod *Pseudocalanus newmani* in Funka Bay and adjacent waters off southwestern Hokkaido, Japan: associated to diatom bloom. *Journal of Plankton Research*, 22, 907-922.
- Belehradec J., 1935.** Temperature and living matter. *Protoplasma Monographien*, 8, 1-277.
- Berrigan D., 1991.** The Allometry of Egg Size and Number in Insects. *Oikos*, 60, 313-321.
- Beyrend-Dur D., Souissi S., Devreker D., Winkler G. & Hwang J.-S., 2009.** Life Cycle Traits of Two Transatlantic Populations of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida): Salinity effects. *Journal of Plankton Research*, 31, 713-728.
- Billen G. & Garnier J., 2007.** River basin nutrient delivery to the coastal sea: Assessing its potential to sustain new production of non-siliceous algae. *Marine Chemistry*, 106, 148-160.
- Blanco J.M., Guerrero F. & Rodriguez V., 1995.** The fate of comparisons of models in temperature-dependent growth of copepods: A reply to the comment by McLaren. *Journal of Plankton Research*, 17, 1391-1394.
- Boak A.C. & Goulder R., 1983.** Bacterioplankton in the diet of the calanoid copepod *Eurytemora* sp. in the Humber estuary. *Marine Biology*, 73, 139-149.
- Boust D., Fisher J.-C., Ouddane B., Petit F. & Wartel M., 1999.** Fer et manganèse : réactivités et recyclages. Fascicule SA 1.9.
- Boxshall G.A. & Halsey S.H., 2004.** *An Introduction to Copepod Diversity*. Ray Society (eds.) 2000p.
- Bradley B.P., 1991.** Distribution of copepods in coastal zone waters: seasonal succession in Chesapeake Bay. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, Special Volume, 129-131.
- Bradley B.P., Lane M.A. & Gonzalez C.M., 1992.** A molecular mechanism of adaptation in an estuarine copepod. *Netherlands Journal of Sea Research*, 30, 3-10.
- Brett M.T., 1993.** Resource quality effects on *Daphnia longispina* offspring fitness. *Journal of Plankton Research*, 15, 403-412.
- Brooke L.T., 1993.** Acute and chronic toxicity of nonylphenol to ten species of aquatic organisms. EPA 68 C-0034. U.S. Environmental Protection Agency, Duluth, MN.
- Burdloff D., Gasparini S., Villate F., Uriarte I., Cotano U., Sautour B. & Etcheber H., 2002.** Egg production of the copepod *Acartia bifilosa* in two contrasting European estuaries in relation to seston composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 274, 1-17.
- Burton R.S., 1991a.** Regulation of proline synthesis during osmotic stress in the copepod *Tigriopus californicus*. *Journal of Experimental Zoology*, 259, 166-173.
- Burton R.S., 1991b.** Regulation of proline synthesis in osmotic response: Effects of protein synthesis inhibitors. *Journal of Experimental Zoology*, 259, 272-277.
- Buskey E.J., Lenz P.H. & Hartline D.K., 2002.** Escape behaviour of planktonic copepods in response to hydrodynamic disturbances: high speed video analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 235, 135-146.
- Buskey E.J., 1998.** Components of mating behavior in planktonic copepods. *Journal of Marine Systems*, 15, 13-21.
- Bush A. & Brenning U., 1992.** Studies on the status of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana* 62: 13-38.
- Cailleaud K., 2006.** La qualité de l'eau en estuaire de Seine - Analyse pluridisciplinaire de la contamination organique via l'utilisation du modèle animal *Eurytemora affinis* - Etude *in situ* et expérimentale. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, Bordeaux.
- Cailleaud K., Forget-Leray J., Souissi S., Hilde D., LeMenach K. & Budzinski H., 2007a.** Seasonal variations of hydrophobic

- organic contaminant concentrations in the water-column of the Seine Estuary and their transfer to a planktonic species *Eurytemora affinis* (Calanoida, copepoda). Part 1: PCB and PAHs. *Chemosphere*, 70, 270-280.
- Cailleaud K., Forget-Leray J., Souissi S., Lardy S., Augagneur S. & Budzinski H.**, 2007b. Seasonal variation of hydrophobic organic contaminant concentrations in the water-column of the Seine Estuary and their transfer to a planktonic species *Eurytemora affinis* (Calanoid, copepod). Part 2: Alkylphenol-polyethoxylates. *Chemosphere*, 70, 281-287.
- Cailleaud K., Maillet G., Budzinski H., Souissi S. & Forget-Leray J.**, 2007c. Effects of salinity and temperature on the expression of enzymatic biomarkers in *Eurytemora affinis* (Calanoida, Copepoda). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 147, 841-849.
- Cailleaud K., Forget-Leray J., Peluhet L., LeMenach K., Souissi S. & Budzinski H.**, 2009. Tidal influence on the distribution of hydrophobic organic contaminants in the Seine Estuary and biomarker responses on the copepod *Eurytemora affinis*. *Environmental Pollution*, 157, 64-71.
- Cailleaud K., Michalec F-G., Forget-Leray J., Budzinski H., Hwang J-S., Schmitt F-G. & Souissi S.**, 2011b. Changes in the swimming behavior of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in response to a sub-lethal exposure to nonylphenols. *Aquatic Toxicology*, 102, 228-231.
- Carotenuto Y., Ianora A., Pinto M.D., Sarno D. & Miralto A.**, 2006. Annual cycle of early developmental stage survival and recruitment in the copepods *Temora stylifera* and *Centropages typicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 314, 227-238.
- Castel J. & Viegas J.**, 1990. Distribution and retention of the copepod *Eurytemora affinis hirundoides* in a turbid estuary. *Marine Biology*, 107, 119-128.
- Castonguay M. & Fitzgerald G.J.**, 1990. The ecology of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* in salt marsh tide pools. *Hydrobiologia*, 202, 125-133.
- Ceballos S. & Ianora A.**, 2003. Different diatoms induce contrasting effects on the reproductive success of the copepod *Temora stylifera*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 294, 189-202.
- Cervetto G., Gaudy R. & Pagano M.**, 1999. Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 239, 33-45.
- Cheung C.C.C., Zheng G.J., Lam P.K.S. & Richardson B.J.**, 2002. Relationships between tissue concentrations of chlorinated hydrocarbons (polychlorinated biphenyls and chlorinated pesticides) and antioxidative responses of marine mussels, *Perna viridis*. *Marine Pollution Bulletin*, 45, 181-191.
- Chiffolleau J-F., Claisse D., Cossa D., Ficht A., Gonzales J-L., Guyot T., Michel P., Miramand P., Oger S. & Petit F.**, 2001. La contamination métallique. Fascicule SA 1.8.
- Chinnery F.E. & Williams J.A.**, 2004. The influence of temperature and salinity on *Acartia* (Copepoda: Calanoida) nauplii survival. *Marine Biology*, 145, 733-738.
- Corkett C.J.**, 1984. Observations in development of copepods. *Crustaceana*, Supplement 7, 150-153.
- Corkett C.J. & McLaren I.A.**, 1970. Relationships between Development Rate of Eggs and Older Stages of Copepods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50, 161-168.
- Cossa D. & Ficht A.**, 1999. La dynamique du mercure. Fascicule SA 1.11.
- Costello J.H., Strickler J.R., Marrase C., Trager G., Zeller R. & Freise A.J.**, 1990. Grazing in a turbulent environment: Behavioural response of a calanoid copepod, *Centropages hamatus*. *PNAS*, 87, 1648-1652.
- Dauvin J-C., Duhamel S., Hocdé R., Mouny P. & de Roton G.**, 2002. Patrimoine biologique et chaîne alimentaire. Fascicule SA 1.7.
- Dauvin J-C., Janson A-L., Alizier S., Aulert C., Bessineton C., Cuvilliez A., Denis L., Garcia C., Jourde J., Lesourd S., Lozach S., Morin J., Ruellet T., Spilmont N. & Tous Rius A.**, 2010. Le benthos de l'estuaire de la Seine. Fascicule SA 2.4.
- David V., Sautour B., Chardy P. & Leconte M.**, 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: the Gironde estuary (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 64, 171-184.
- David V., Sautour B. & Chardy P.**, 2006. Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mésosaline area of the Gironde estuary (SW France) - Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 71, 429-442.
- David V., Sautour B. & Chardy P.**, 2007. The paradox between the long-term decrease of egg mass size of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* and its long-term constant abundance in a highly turbid estuary (Gironde estuary, France). *Journal of Plankton Research*, 29, 377-389.
- Devreker D.**, 2002. Etude en laboratoire et *in situ* du cycle de vie du copépode *Eurytemora affinis* dans l'estuaire de la Seine : effet de la salinité, de la température et de la variabilité individuelle. Mémoire de DEA, Station Marine de Wimereux, Université de Lille 1, Wimereux. 50p.
- Devreker D.**, 2007. Dynamique de population du copépode *Eurytemora affinis* dans l'estuaire de la Seine: approche combinée *in situ* multi-échelle et expérimentale. Thèse d'Université, Université des Sciences du Havre, Le Havre. 250p.
- Devreker D., Souissi S. & Seuront L.**, 2004. Development and mortality of the first naupliar stages of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) under different conditions of salinity and temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 303, 31-46.
- Devreker D., Souissi S., Forget-Leray J. & Le Boulenger F.**, 2007. Effects of salinity and temperature on the post-embryonic development of *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) from the Seine estuary: a laboratory study. *Journal of Plankton Research*, 29, i117-i133.
- Devreker D., Souissi S., Molinero J.C. & Nkubito F.**, 2008. Trade-offs of the copepod *Eurytemora affinis* in mega-tidal estuaries. Insights from high frequency sampling in the Seine estuary. *Journal of Plankton Research*, 30, 1329-1342.
- Devreker D., Souissi S., Winkler G., Forget-Leray J. & Le Boulenger F.**, 2009. Effects of temperature, salinity and individual variability on the reproduction of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) from the Seine estuary: a laboratory study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 368, 113-123.
- Devreker D., Souissi S., Molinero J.C., Beyrend-Dur D., Gomez F. & Forget-Leray J.**, 2010. Tidal and annual variability

of the population structure of *Eurytemora affinis* in the middle part of the Seine Estuary during 2005. Estuarine Coastal and Shelf Science, 89, 245-255.

**Díaz E., Cotano U. & Villate F.**, 2003. Reproductive response of *Euterpina acutifrons* in two estuaries of the Basque Country (Bay of Biscay) with contrasting nutritional environment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 292, 213-230.

**Diel S. & Tande K.**, 1992. Does the spawning of *Calanus finmarchicus* in high latitudes follow a reproducible pattern? Marine Biology, 113, 21-31.

**Ducharne A., Habets F., Deque M., Evaux L., Hachour A., Lepaillier A., Lepelletier T., Martin E., Oudin L., Page C., Ribstein P., Sauquet E., Thiery D., Terray L., Viennot P., Boe J., Bourqui M., Crespi O., Gascoin S. & Rieu J.**, 2009. Impact du changement climatique sur les Ressources en eau et les Extrêmes Hydrologiques dans les bassins de la Seine et la Somme. Programme GICC Rapport de fin de contrat. 62p.

**Dupont J-P., Guezennec L., Lafite R., Le Hir P. & Lesueur P.**, 2001. Matériaux fins: le cheminement des particules en suspension. Fascicule SA 1.4.

**Dur G., Souissi S., Devreker D., Ginot V., Schmitt F.G. & Hwang J-S.**, 2009. An individual based model to study the reproduction of egg bearing copepods: application to *Eurytemora affinis* (Copepoda Calanoida) from the Seine estuary, France. Ecological Modeling, 220, 1073-1089.

**Durbin E.G. & Durbin A.G.**, 1978. Length and Weight Relationships of *Acartia clausi* from Narragansett Bay, R.I. Limnology and Oceanography, 23, 958-969.

**Ekelund R., Bergman A., Granmo A. & Berggren M.**, 1990. Bioaccumulation of 4-nonylphenol in marine animals- A re-evaluation. Environmental Pollution, 64, 107-120.

**Faimali M., Garaventa F., Piazza V., Greco G., Corrà C., Maglilo F., Pittore M., Giacco E., Gallus L., Falugi C. & Tagliaferro G.**, 2006. Swimming speed alteration of larvae of *Balanus Amphitrite* as a behavioural end-point for laboratory toxicological bioassays. Marine Biology 149, 87-96.

**Farmer L. & Reeve M.R.**, 1978. Role of the free amino acid pool of the copepod *Acartia tonsa* in adjustment to salinity change. Marine Biology, 48, 311-316.

**Fenner K., Kooijman C., Scheringer M. & Hungerbühler K.**, 2002. Including transformation products into the risk assessment for chemicals: The case of nonylphenol ethoxylate usage in Switzerland. Environmental Science and Technology, 36, 1147-1154.

**Fisher N.S., Stupakoff I., Sanudo-Wilhelmy S., Wang W-X., Teyssie J-L., Fowler R.S.W. & Crusius J.**, 2000. Trace metals in marine copepods : a field test of a bioaccumulation model coupled to laboratory uptake kinetics data. Marine Ecology Progress Series, 194, 211-218.

**Flinkman J., Vuorinen I. & Christiansen M.**, 1994. Calanoid copepod eggs survive passage through fish digestive tracts. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 51, 127-129.

**Forget J., Livet S. & Le Boulenger F.**, 2002. Partial purification and characterization of acetylcholinesterase (AChE) from the estuarine copepod *Eurytemora affinis* (Pope). Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology, 132, 85-92.

**Forget-Leray J., Landriau I., Minier C. & Le Boulenger F.**, 2005. Impact of endocrine toxicants on survival, development, and reproduction of the estuarine copepod *Eurytemora affinis* (Pope). Ecotoxicology and Environmental Safety, 60, 288-294.

**Fryd M., Haslund O.H. & Wohlgenuth O.**, 1991. Development, growth and egg production of the two copepod species *Centropages hamatus* and *Centropages typicus* in the laboratory. Journal of Plankton Research, 13, 683-689.

**Fulton R.S.**, 1982. Predatory feeding of two marine mysids. Marine Biology, 72, 183-191.

**Garnier J., Servais P., Billen G., Akopian M. & Brion N.**, 2001. Lower Seine river and estuary (France) Carbon and oxygen budgets during low flow. Estuaries, 24, 964-976.

**Gaudy R., Cervetto G. & Pagano M.**, 2000. Comparison of the metabolism of *Acartia clausi* and *A. tonsa*: influence of temperature and salinity. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 247, 51-65.

**Gehrs C.W. & Robertson A.**, 1975. Use of life tables in analysing the dynamics of copepod populations. Ecology, 56, 665-672

**George I., Petit M., Theate C. & Servais P.**, 2001. Distribution of Coliforms in the Seine River and Estuary (France) Studied by Rapid Enzymatic Methods and Plate Counts. Estuaries, 24, 994-1002.

**Gillooly J.F., Brown J.H., West G.B., Savage V.M. & Charnov E.L.**, 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. Science, 293, 2248-2251.

**Glippa O., Souissi S., Denis L. & Lesourd S.**, 2011. Calanoid copepod resting egg abundance and hatching success in the sediment of the Seine estuary (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 92, 255-262.

**Goolish E.M. & Burton R.S.**, 1989. Energetics of Osmoregulation in an Intertidal Copepod: Effects of Anoxia and lipid Reserves on the Pattern of Free Amino Accumulation. Functional Ecology, 3, 81-89.

**Gonzalez J-L., Chiffolleau J-F., Miramand P. & Thouvenin B.**, 1999. Le cadmium : comportement d'un contaminant métallique dans l'estuaire. Fascicule SA 1.10.

**Gowland B.T.G., McIntosh A.D., Davies I.M., Moffat C.F. & Webster L.**, 2002. Implications from a field study regarding the relationship between polycyclic aromatic hydrocarbons and glutathione S-transferase activity in mussels. Marine Environmental Research, 54, 231-235.

**Guerrero F., Blanco J.M. & Rodríguez V.**, 1994. Temperature-dependent development in marine copepods: a comparative analysis of models. Journal of Plankton Research, 16, 95-103.

**Guillard R.R.L. & Ryther J.H.**, 1962. Studies of Marine Planktonic Diatoms: *I. Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. Canadian Journal of Microbiology, 8, 229-239.

**Gustafson K.E. & Dickhut R.M.**, 1997. Distribution of polycyclic aromatic hydrocarbons in southern Chesapeake Bay water: evaluation of three methods for determining freely dissolved water concentration. Environmental Toxicology and Chemistry, 16, 452-461.

**Hairston N.G. & Bohonak A.J.**, 1998. Copepod reproductive strategies: life-history theory, phylogenetic pattern and invasion of inland waters. Journal of Marine Systems, 15, 23-34.

- Hairston N.G., Van Brunt R.A., Kearns C.M. & Engstrom D.R.**, 1995. Age and Survivorship of Diapausing Eggs in a Sediment Egg Bank. *Ecology*, 76, 1706-1711.
- Hakimzadeh R. & Bradley B.P.**, 1990. The heat shock response in the copepod *Eurytemora affinis* (Poppe). *Journal of Thermal Biology*, 15, 67-77.
- Hall C.J. & Burns C.**, 2001. Effects of salinity and temperature on survival and reproduction of *Boeckella hamata* (Copepoda: Calanoida) from a periodically brackish lake. *Journal of Plankton Research*, 23, 97-103.
- Halsband-Lenk C., Hirche H.-J. & Carlotti F.**, 2002. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271, 121-153.
- Halsband-Lenk C., Pierson J.J. & Leising A.W.**, 2005. Reproduction of *Pseudocalanus newmani* (Copepoda: Calanoida) is deleteriously affected by diatom blooms – A field study. *Progress in Oceanography*, 67, 332-348.
- Harris R.P., Berdugo V., O'Hara S.C.M. & Corner E.D.S.**, 1977. Accumulation of 14C-1-Naphtalene by an oceanic and estuarine copepod during long-term exposure to low-level concentrations. *Marine Biology*, 42, 187-195.
- Heinle D.R., Harris R.P., Ustach J.F. & Flemer D.A.**, 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Marine Biology*, 40, 341-353.
- Hirche H.-J.**, 1992. Egg production of *Eurytemora affinis*-Effect of k-strategy. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 35, 395-407.
- Hirche H.-J., Meyer U. & Niehoff B.**, 1997. Egg production of *Calanus finmarchicus*: effect of temperature, food and season. *Marine Biology*, 127, 609-620.
- Hirst A.G. & Bunker A.J.**, 2003. Growth of Marine Planktonic Copepods: Global Rates and Patterns in Relation to Chlorophyll a, Temperature, and Body Weight. *Limnology and Oceanography*, 48, 1988-2010.
- Hirst A.G. & Kiørboe T.**, 2002. Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 230, 195-209.
- Hirst A.G. & Lampitt R.S.**, 1998. Towards a global model of *in situ* weight-specific growth in marine planktonic copepods. *Marine Biology*, 132, 247-257.
- Hough A.R. & Naylor E.**, 1991. Field studies on retention of the planktonic copepod *Eurytemora affinis* in a mixed estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 76, 115-122.
- Hough A.R. & Naylor E.**, 1992. Endogenous rhythms of circatidal swimming activity in the estuarine copepod *Eurytemora affinis* (Poppe). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161, 27-32.
- Humes A.G.**, 1994. How many copepods? *Hydrobiologia*, 292/293, 1-7.
- Hwang D.S., Lee K.W., Han J., Park H.G., Lee J., Lee Y.M. & Lee J.S.**, 2010. Molecular characterization and expression of vitellogenin (Vg) genes from the cyclopoid copepod, *Paracyclops nana* exposed to heavy metals. *Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 151, 360-368.
- Ianora A.**, 1998. Copepod life history traits in subtemperate regions. *Journal of Marine Systems*, 15, 337-349.
- Ianora A., Miralto A., Poulet S.A., Carotenuto Y., Buttino I., Romano G., Casotti R., Pohnert G., Wichard T., Colucci-D'Amato L., Terrazzano G. & Smetacek V.**, 2004. Aldehyde suppression of copepod recruitment in blooms of a ubiquitous planktonic diatom. *Nature*, 429, 403-407.
- Ianora A., Miralto A. & Halsband-Lenk C.**, 2007. Reproduction, hatching success, and early naupliar survival in *Centropages typicus*. *Progress In Oceanography*, 72, 195-213.
- Jamieson C.D. & Santer B.**, 2003. Maternal aging in the univoltine freshwater copepod *Cyclops kolensis*: variation in egg sizes, egg development times, and naupliar development times. *Hydrobiologia*, 510, 75-81.
- Jiménez-Melero R., Parra G., Souissi S. & Guerrero F.**, 2007. Post-embryonic developmental plasticity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) at different temperatures. *Journal of Plankton Research*, 29, 553-567.
- Jonkers N., Laane R.W.P.M. & De Voogt P.**, 2005. Sources and fate of nonylphenol ethoxylates and their metabolites in the Dutch coastal zone of the North Sea. *Marine Chemistry*, 96, 115-135.
- Katona S.K.**, 1970. Growth characteristics of the copepods *Eurytemora affinis* and *E. herdmani* in laboratory cultures. *Helgolander Wiss Meer*, 20, 373-384.
- Katona S.K.**, 1971. The Developmental Stages of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) Raised in Laboratory Cultures, Including a Comparison With the Larvae of *Eurytemora americana* Williams, 1906, and *Eurytemora herdmani* Thompson Scott, 1897. *Crustaceana*, 21, 5-20.
- Katona S.K.**, 1973. Evidence for sex pheromones in planktonic copepods. *Limnology and Oceanography*, 18, 574-583.
- Katona S.K.**, 1975. Copulation in the copepod *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880). *Crustaceana*, 28, 89-95.
- Kimmel D.G. & Bradley B.P.**, 2001. Specific protein responses in the calanoid copepod *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) to salinity and temperature variation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 266, 135-149.
- Kimmel D.G., Miller W.D. & Roman M.R.**, 2006. Regional scale climate forcing on zooplankton dynamics in Chesapeake Bay. *Estuaries and Coasts*, 29, 375-387.
- Kiørboe T. & Sabatini M.**, 1994. Reproductive and life cycle strategies in egg-carrying cyclopoid and free-spawning calanoid copepods. *Journal of Plankton Research*, 16, 1353-1366.
- Kiørboe T. & Saiz E.**, 1995. Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis on copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 122, 135-145.
- Ko F.C., Sandford P.L. & Baker J.E.**, 2003. Internal recycling of particle reactive organic chemicals in the Chesapeake Bay water column. *Marine Chemistry*, 81, 163-176.
- Laabir M., Poulet S.A. & Ianora A.**, 1995. Measuring production and viability of eggs in *Calanus helgolandicus*. *Journal of Plankton Research*, 17, 1125-1142.
- Landry M.R.**, 1983. The Development of Marine Calanoid Copepods with Comment on the Isochronal Rule. *Limnology and Oceanography*, 28, 614-624.

- Lavens P. & Sorgeloos P.**, 1996. Manual on the production and use of live food for aquaculture. FAO Fisheries Technical Paper. (361). Rome FAO. 295p.
- Le Hir P. & Jacinto R.-S.**, 2001. Courants, vagues et marées : les mouvements de l'eau. Fascicule SA 1.2.
- Le Hir P., Ficht A., Jacinto R.S., Lesueur P., Dupont J.-P., Lafite R., Brenon I., Thouvenin B. & Cugier P.**, 2001. Fine sediment transport and accumulation at the Mouth of the Seine Estuary (France). *Estuaries*, 24, 950-963.
- Lee C.E.**, 2000. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate "populations". *Evolution*, 54, 2014-2027.
- Lee C.E.**, 1999. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution*, 53, 1423-1434.
- Lee C.E. & Frost B.W.**, 2002. Morphological stasis in the *Eurytemora affinis* species complex (Copepoda: Temoridae). *Hydrobiologia*, 480, 111-128.
- Lee C.E. & Peterson C.H.**, 2002. Genotype-by-Environment interaction for salinity tolerance in the freshwater-invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75, 335-344.
- Lee C.E. & Peterson C.H.**, 2003. Effects of developmental acclimation on adult salinity tolerance in the freshwater-invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76, 296-301.
- Lee H.-W., Ban S., Ikeda T. & Mitsuishi T.**, 2003. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition. *Journal of Plankton Research*, 25, 261-271.
- Lesueur P. & Lesourd S.**, 1999. Sables, chenaux, vasières : dynamique des sédiments et évolution morphologique. Fascicule SA 1.3.
- Lejeusne C., Pérez T., Sarrazin V. & Chevaldonne P.**, 2006. Baseline expression of heat-shock proteins (HSPs) of a "thermotolerant" Mediterranean marine species largely influenced by natural temperature fluctuations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 2028-2037.
- Leversee G.J., Giesy J.P., Landrum P.F., Gerould S., Bowling J.W., Fannin T.E., Haddock J.D. & Bartell S.M.**, 1982. Kinetics and biotransformation of benzo[a]pyrene in *Chironomus riparius*. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 11, 25-31.
- Liang D. & Uye S.**, 1996. Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. II. *Acartia omorii*. *Marine Biology*, 125, 109-117.
- Long E.R., Macdonald D.D., Smith S.L. & Calder F.D.**, 1995. Incidence of adverse effects within ranges of chemical concentrations in marine and estuarine sediments. *Environmental Management*, 19, 81-97.
- Lonsdale D.J., Frey M.A. & Snell T.W.**, 1998. The role of chemical signals in copepod reproduction. *Journal of Marine Systems*, 15, 1-12.
- Marchal J., Rochard E., Pellegrini P., Béguer M., Ombredane D. & Baglinière J.-L.**, 2006. La reconquête du bassin de la Seine : identification par l'approche éco-anthropologique d'espèces migratrices sentinelles. Colloque : Interactions Nature-Société, analyse et modèles. La Baule 2006.
- Marinho Da Costa R. & Fernández F.**, 2002. Feeding and survival rates of the copepods *Euterpina acutifrons* Dana and *Acartia grani* Sars on the dinoflagellates *Alexandrium minutum* Balech and *Gyrodinium corsicum* Paulmier and the *Chrytophyta* *Rhodomonas* baltica Karsten. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 273, 131-142.
- Marshall S.M. & Orr A.P.**, 1972. The Biology of a Marine Copepod. Springer-Verlag Berlin: Germany.
- Marcus N.H., Lutz R., Burnett W. & Cable P.**, 1994. Age, Viability, and Vertical Distribution of Zooplankton Resting Eggs from an Anoxic Basin: Evidence of an Egg Bank. *Limnology and Oceanography*, 39, 154-158.
- Martin-Robichaud D.J., Benfeyb P.T.J. & Crim L.W.**, 1994. Direct feminization of lumpfish (*Cyclopterus lumpus* L.) using 17 $\beta$ -oestradiol-enriched *Artemia* as food. *Aquaculture*, 123, 137-151.
- Matias-Peralta H., Yussoff F.M., Shariff M. & Arshad A.**, 2005. Effects of some environmental parameters on the reproduction and development of a tropical marine harpacticoid copepod *Nitocra affinis* f. *californica* Lang. *Marine Pollution Bulletin*, 51, 722-728.
- Mauchline J.**, 1998. The biology of Calanoid copepods. In: Mauchline, J. (Ed.), *Advances in Marine Biology*. Academic Press, 33, pp. 1-710.
- McGree M.M., Winkelman D.L., Vieira N.K.M. & Vajda A.M.**, 2010. Reproductive failure of the red shiner (*Cyprinella lutrensis*) after exposure to an exogenous estrogen. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 1730-1743.
- McIaren I.A.**, 1963. Effects of Temperature on Growth of Zooplankton, and the Adaptive Value of Vertical Migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 20, 685-727.
- Means J.C.**, 1995. Influence of salinity upon sediment-water partitioning of aromatic hydrocarbons. *Marine Chemistry*, 51, 3-16.
- Merrell J.R. & Stoecker D.K.**, 1998. Differential grazing on protozoan microplankton by developmental stages of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* Poppe. *Journal of Plankton Research*, 20, 289-304.
- Milchtaich I.**, 1992. A general approach to genetic equilibria with an uneven sex ratio. *Journal of Theoretical Biology*, 157, 373-381.
- Miller C.B., Johnson J.K. & Heinle D.R.**, 1977. Growth Rates in the Marine Copepod Genus *Acartia*. *Limnology and Oceanography*, 22, 326-335.
- Miralto A., Guglielmo L., Zagami G., Buttino I., Granata A. & Ianora A.**, 2003. Inhibition of population growth in the copepods *Acartia clausi* and *Calanus helgolandicus* during diatom blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 254, 253-268.
- Molinero J.C., Ibanez F., Souissi S., Chifflet M. & Nival P.**, 2005. Phenological changes in the Northwestern Mediterranean copepods *Centropages typicus* and *Temora stylifera* linked to climate forcing. *Oecologia*, 145, 640-649.
- Morgan C.A., Cordell J.R. & Simenstad C.A.**, 1997. Sink or swim? Copepod population maintenance in the Columbia River estuarine turbidity-maxima region. *Marine Biology*, 129, 309-317.

- Morin J., Duhamel S. & De Roton G.**, 2010. Poissons, habitats et ressources halieutiques - Cas de l'estuaire de la Seine. Fascicule SA 2.5.
- Mouny P.**, 1998. Structure spatio-temporelle du zooplancton et du suprabenthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des principales espèces dans la chaîne trophique pélagique. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, Paris. 237 p.
- Mouny P., Dauvin J.C., Bessineton C., Elkaim B. & Simon S.**, 1998. Biological components from the Seine estuary: first results. *Hydrobiology*, 373/374, 333-347.
- Mouny P. & Dauvin J.C.**, 2002. Environmental control of mesozooplankton community in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta*, 25, 13-22.
- Mouneyrac C. & Roméo M.**, 2011. Stress proteins and the acquisition of tolerance, in: C. Amiard-Triquet, P.S. Rainbow, M. Roméo (Eds.), *Tolerance to environmental contaminants*. Taylor & Francis Group, London, 209-228.
- Ohman M.D. & Wood S.N.**, 1995. The inevitability of mortality. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 52, 517-522.
- Ough K. & Bayly I.a.E.**, 1989. Salinity tolerance, development rates and predation capabilities of *Sulcanus conflictus* nicholls (copepoda: Calanoida). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 28, 195-209.
- Paffenhöfer G.A.**, 1991. Some characteristics of abundant subtropical copepods in estuarine, shelf and oceanic waters. *Bulletin of Plankton Society of Japan, Special Volume*, 201-2016.
- Pagano M. & Gaudy R.**, 1986. Biologie d'un copépode des mers temporaires du littoral méditerranéen français: *Eurytemora velox* II. Respiration et excrétion. *Marine Biology*, 93, 127-136.
- Peterson W.T.**, 1986. Development, growth, and survivorship of the copepod *Calanus marshallae* in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series*, 29, 61-72.
- Peterson T.W.**, 2001. Patterns in stage duration and development among marine and freshwater calanoid and cyclopoid copepods: a review of rules, physiological constraints, and evolutionary significance. *Hydrobiologia*, 453/454, 91-105.
- Peterson W.T. & Painting S.J.**, 1990. Developmental rates of the copepods *Calanus australis* and *Calanoides carinatus* in the laboratory, with discussion of methods used for calculation of development time. *Journal of Plankton Research*, 12, 283-293.
- Pierson J.J., Halsband-Lenk C. & Leising A.W.**, 2005. Reproductive success of *Calanus pacificus* during diatom blooms in Dabob Bay, Washington. *Progress in Oceanography*, 67, 314-331.
- Poli J.M. & Castel J.**, 1983. Cycle biologique en laboratoire d'un copépode planctonique de l'estuaire de la Gironde: *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888). *Vie et Milieu*, 33, 79-86.
- Poulet S.A., Samain J.F. & Moal J.**, 1986. Chemoreception, nutrition and food requirements among copepods. *Sylogues*, 58, 426-442.
- Poulet S.A., Ianora A., Laabir M. & Breteler W.C.M.K.**, 1995a. Towards the measurement of secondary production and recruitment in copepods. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 52, 359-368.
- Poulet S.A., Laabir M., Ianora A. & Miralto A.**, 1995b. Reproductive response of *Calanus helgolandicus*. I. Abnormal embryonic and naupliar development. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 85-95.
- Ramcharan C.W. & Sprules G.W.**, 1986. Visual predation in *Mysis relicta* Loven. *Limnology and Oceanography*, 31, 414-420.
- Ray G.C.**, 2005. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 64, 18-32.
- Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J. & Desreumaux N.**, 2005-2010. Diversité et répartition géographique chez les Copépodes planctoniques marins. Disponible sur <http://copepodes.obs-banyuls.fr> [Accédé le 18 novembre 2010]
- Richman S., Heinle D.R. & Huff R.**, 1977. Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. *Marine Biology*, 42, 69-84.
- Roast S.D., Widdows J. & Jones M.B.**, 2000. Disruption of swimming in the hyperbenthic mysid *Neomysis integer* (Peracarida: Mysidacea) by the organophosphate pesticide chlorpyrifos. *Aquatic Toxicology*, 47, 227-241.
- Rome M.S., Young-Williams A.C., Davis G.R. & Hines A.H.**, 2005. Linking temperature and salinity tolerance to winter mortality of Chesapeake Bay blue crabs (*Callinectes sapidus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 319, 129-145.
- Sanford L.P., Panageotou W. & Halka J.P.**, 1991. Tidal resuspension of sediments in northern Chesapeake Bay. *Marine Geology*, 97, 87-103.
- Sautour B. & Castel J.**, 1995. A comparison of zooplankton communities in European Estuaries. *Hydrobiology*, 311, 85-101.
- Schmitt F., Devreker D., Dur G. & Souissi S.**, 2011. Direct evidence of tidally oriented behavior of the copepod *Eurytemora affinis* in the Seine estuary. *Ecological Research*, 26, 773-780.
- Shin K., Jang M.-C., Jang P.-K., Ju S.-J., Lee T.-K. & Chang M.**, 2003. Influence of food quality on egg production and viability of the marine planktonic copepod *Acartia omorii*. *Progress In Oceanography*, 57, 265-277.
- Smith S.L. & Lane P.V.Z.**, 1985. Laboratory studies of the marine copepod *Centropages typicus*: egg production and development rates. *Marine Biology*, 85, 153-162.
- Smyly W.J.P.**, 1980. Effect of constant and alternating temperatures on adult longevity of the freshwater cyclopoid copepod, *Acanthocyclops viridis* (Jurine). *Archiv fuer Hydrobiologie*, 89, 353-362.
- Sørensen J.G., Kristensen T.N. & Loeschcke V.**, 2003. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters*, 6, 1025-1037.
- Souissi S., Carlotti F. & Nival P.**, 1997. Food-and temperature-dependent function of moulting rate in copepods: an example of parameterization for population dynamics models. *Journal of Plankton Research*, 19, 1331-1346.
- Souissi S., Ginot V., Seuront L. & Uye S.-I.**, 2004. Using multi-agent systems to develop individual based models for copepods: consequences of individual behaviour and spatial heterogeneity on the emerging properties at the population scale. In: Seuront, L., Strutton, P. (Eds.), *Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology: Measurement, Analysis, Simulation*. CRC Press, pp. 527-546.

- Souissi S., Seuront L., Schmitt F. & Ginot V.**, 2005. Describing space-time patterns in aquatic ecology using IBMs and scaling and multi-scaling approaches. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 6, 705-730.
- Strickler J.R.**, 1992. Calanoid Copepods, Feeding Currents, and the Role of Gravity. *Science*, 218, 158-160.
- Tackx M.L.M., Herman P.J.M., Gasparini S., Irigoien X., Billiones R. & Daro M-H.**, 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 56, 305-311.
- Tackx M.L.M., de Pauw N., van Mieghem R., Azémar F., Hannouti A., Van Damme S., Fiers F., Daro N. & Meire P.**, 2004. Zooplankton in the Schelde estuary Belgium and The Netherlands. Spatial and temporal patterns. *Journal of Plankton Research*, 26, 133-141.
- Tang K.W., Freund C.S. & Schweitzer C.L.**, 2006. Occurrence of copepod carcasses in the lower Chesapeake Bay and their decomposition by ambient microbes. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 68, 499-508.
- Tauti M.**, 1925. *Journal of the Imperial Fisheries Institute, Tokyo*, 21
- Tiselius P.**, 1992. Behavior of *Acartia tonsa* in patchy food environments. *Limnology and Oceanography*, 37, 1640-1651.
- Torres C.G. & Escribano R.**, 2003. Growth and development of *Calanus chilensis* nauplii reared under laboratory conditions: testing the effects of temperature and food resources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 294, 81-99.
- Tremblay L., Kohl S.D., Rice J.A. & Gagne, J.P.** 2005. Effects of temperature, salinity, and dissolved humic substances on the sorption of polycyclic aromatic hydrocarbons to estuarine particles. *Marine Chemistry*, 96, 21-34.
- Tronczynski J., Munschy C. & Moisan K.**, 1999. Les contaminants organiques qui laissent des traces : sources, transport et devenir. Fascicule SA 1.12.
- Uye S-I.**, 1981. Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: A simple empirical model of daily egg production. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 50, 255-271
- Vargas C.A., Escribano R. & Poulet S.**, 2006. Phytoplankton food quality determines time windows for successful zooplankton reproduction pulses. *Ecology*, 87, 2992-2999.
- Verslycke T.A., Vethaak A.D., Arijs K. & Jansen C.R.**, 2005. Flame retardants, surfactants and organotins in sediment and mysid shrimp of the Scheldt estuary (The Netherlands). *Environmental Pollution*, 136, 19-31.
- Vidal J.**, 1980a. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Marine Biology*, 56, 111-134.
- Vidal J.**, 1980b. Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Marine Biology*, 56, 135-146.
- Voznesensky M., Lenz P.H., Spanings-Pierrot C. & Towl D.W.**, 2004. Genomic approaches to detecting thermal stress in *Calanus finmarchicus* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 311, 37-46.
- Walne P.R.**, 1966. Experiments in the large-scale culture of the larvae of *Ostrea edulis* L. *Fishery Invest. Ser. 2*, 25, 1-53.
- Winkler G. & Greve W.**, 2004. Trophodynamics of two interacting species of estuarine mysids, *Praunus flexuosus* and *Neomysis integer*, and their predation on the calanoid copepod *Eurytemora affinis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 308, 127-146.
- Wurl O. & Obbard J.P.**, 2006. Distribution of organochlorine compounds in the sea-surface microlayer, water column and sediment of Singapore's coastal environment. *Chemosphere*, 62, 1105-1115.
- Wyngaard G.A.**, 1986. Genetic differentiation of life history traits in populations of *Mesocyclops edax* (Crustacea: Copepoda). *Biology Bulletin*, 170, 279-295.
- Yen J. & Strickler J.R.**, 1996. Advertisement and concealment in the plankton: what makes a copepod hydrodynamically conspicuous. *Invertebrate Biology*, 115, 191-205.
- Zhang X., Roman M., Kimmel D., McGillard C. & Boicourt W.**, 2006. Spatial variability in plankton biomass and hydrographic variables along an axial transect in Chesapeake Bay. *Journal of Geophysical Research*, 111, 1-16.

## Glossaire

**Abiotique** : Facteur lié aux éléments physiques et chimiques de l'environnement.

**Activité natatoire** : C'est l'activité de locomotion autonome qui permet aux organismes de se déplacer dans la masse d'eau. Cette capacité de déplacement va aussi déterminer la capacité des organismes à trouver leur proie ou au contraire à s'échapper d'un prédateur, à trouver un mâle ou une femelle pour l'accouplement ou à migrer dans la masse d'eau.

**Advection** : En météorologie et en océanographie, l'advection se réfère surtout au transport horizontal de certaines propriétés par les fluides considérés, dont le transport par le vent ou les courants : advection de vapeur d'eau, de chaleur, de salinité, de particule, etc.

**Biocide** : Substance active destinée à détruire, repousser ou rendre inoffensifs les organismes nuisibles, à en prévenir l'action ou à les combattre de toute autre manière, par une action chimique ou biologique (définition du parlement Européen).

**Bioconcentrer** : Le mot « bioconcentration » désigne le phénomène qui pour une substance donnée (oligoélément, polluant, radionucléide...) va engendrer des concentrations dans les êtres vivants supérieures aux concentrations présentes dans le milieu. Ceci est dû à une absorption à partir du milieu supérieure à l'élimination. Le « Facteur de bioconcentration » ou (FBC ou BCF en anglais) désigne le rapport entre concentration du composé chimique (métal lourd par exemple) dans l'organisme vivant et celle dans le milieu (eau/air/sol). Ce facteur permet d'établir la bioaccumulation.

**Biotique** : Facteur lié aux êtres vivants.

**Biotransformer** : Modification chimique effectuée par un organisme sur un composé chimique (nutriment, toxines, acides aminés).

**Clade** : Un clade, ou groupe monophylétique, regroupe tous les taxons qui partagent une même innovation évolutive et qui ont un ancêtre commun exclusif. C'est l'unité de base de la classification cladistique qui remplace peu à peu la classification linnéenne (ou traditionnelle) qui assigne des rangs taxonomiques à la classification des êtres vivants (classes, ordres, familles, etc.).

**Chémorécepteur** : Désigne des cellules nerveuses capables de détecter des substances chimiques et de

relayer cette information vers le système nerveux central. Ils peuvent détecter des stimuli externes ou internes.

**Communication chémo-sensorielle** : C'est la communication entre êtres-vivants faisant appel à des messagers chimiques (phéromones).

**Demi-vie** : La demi-vie est le temps mis par une substance (molécule, médicament, noyau radioactif, ou autres) pour perdre la moitié de son activité pharmacologique, physiologique ou radioactive.

**Diapause** : Arrêt du développement au cours de la vie d'un invertébré (diapause embryonnaire ou post-embryonnaire). La diapause est déclenchée par un événement extérieur (par exemple la réduction de la longueur du jour en automne) ; elle est levée (le développement reprend) lorsque les conditions favorables sont de retour : l'invertébré passe la mauvaise saison sans avoir besoin de trouver sa nourriture et reprend son activité quand la mauvaise saison est définitivement terminée.

**Euryhaline** : les espèces euryhaline sont des espèces capables de survivre dans une large gamme de salinité. Ce terme est à mettre en opposition avec sténohalin qui désigne les espèces ayant une faible tolérance aux variations de salinité.

**Eurytherme** : les espèces eurytherme sont des espèces capables de survivre dans une large gamme de température. Ce terme est à mettre en opposition avec sténotherme qui désigne les espèces ayant une faible tolérance aux variations de température.

**Faune épibenthique** : En océanographie, désigne l'ensemble des organismes vivants à la surface du substrat.

**Faune suprabenthique** : En océanographie, désigne l'ensemble des organismes vivants dans les premiers centimètres au dessus du substrat.

**Fitness** : Le fitness, ou la valeur sélective, décrit la capacité d'un individu d'un certain génotype ou phénotype à survivre et à se reproduire. Les individus avec le meilleur fitness deviennent les plus abondants, c'est la sélection naturelle. On peut ainsi évaluer le fitness d'un individu par son nombre de descendants viables et fertiles à la génération suivante.

**Fonctions endocrines** : La fonction endocrinienne est l'ensemble des activités des glandes endocrines qui secrètent les hormones dans l'organisme.

**Lyse** : La lyse désigne en biologie la destruction de l'intégrité physique de la membrane plasmique de cellules eucaryotes ou de bactéries par l'action d'un agent physique, chimique ou biologique et menant à la mort de la cellule.

**Mécanorécepteur** : Désigne des neurones sensoriels sensibles aux déformations mécaniques et capables de relayer cette information vers le système nerveux central. Il existe 2 sortes de mécanorécepteurs : 1) les récepteurs cutanés qui répondent à des stimuli comme la pression, le toucher et la vibration; ils sont généralement prolongés par une soie ou un poil qui améliore la perception du stimulus 2) les propriocepteurs, musculaires et articulaires, sensibles à la position du corps, aux mouvements et à la force.

**Osmose** : L'osmose est un phénomène de diffusion de la matière mis en évidence lorsque des molécules d'eau (de solvant de façon générale) traversent une membrane semi-perméable qui sépare deux liquides dont les concentrations en produits dissous sont différentes. La différence de concentration provoque une différence de pression osmotique qui engendre un déplacement du solvant à travers la membrane.

**Oviductes** : Chez les invertébrés, l'oviducte désigne le passage qui conduit des ovaires jusqu'à l'extérieur du corps. Les ovocytes sont acheminés à travers l'oviducte pour être fécondés, ou, dans le cas contraire se désagrègent.

**Rythmes nycthémeraux** : Pour les espèces vivantes, rythme nycthémera et de cycle nycthémera, désigne des cycles qui sont régulés par les variations rythmiques et naturelles de luminosité (intensité, durée du jour), avec parfois une influence de la température. Ces cycles ne doivent pas être confondus avec la notion de rythme circadien, qui n'est caractérisé que par sa durée (24 +/-2h). La nutrition de certaines espèces zooplanctoniques est régie par ces rythmes, en vivant vers le fond la journée pour minimiser la prédation visuelle et migrer vers la surface la nuit pour se nourrir du phytoplancton.

**Soie** : les soies ou *setae* définissent les poils cuticulaires microscopiques qui poussent à la surface de l'exosquelette de certains invertébrés. Elles possèdent une base articulée. Certaines de ces soies peuvent avoir une fonction dans la chémoréception; on parle alors de soies sensorielles ou d'aesthetascs en anglais.

**Spermatophore** : Un spermatophore est une capsule ou une masse créée par les mâles de nombreux animaux, invertébrés ou vertébrés, et qui contient des spermatozoïdes. Elle est entièrement transférée au pore génital de la femelle lors de l'accouplement.

**Trade-off** : Situation qui induit la perte d'un avantage pour en gagner un autre. En écologie, on peut noter plusieurs situations de trade-off pour un organisme : la reproduction contre la survie, proie/prédation etc.





# Ecologie du copépode *Eurytemora affinis*

## Une espèce au centre du réseau trophique estuarien

### Fascicules Seine-Aval

- 1.1 Seine-Aval : un estuaire et ses problèmes
  - 1.2 Courants, vagues et marées : les mouvements de l'eau
  - 1.3 Sables, chenaux et vasières : dynamique des sédiments et évolution morphologique
  - 1.4 Matériaux fins : le cheminement des particules en suspension
  - 1.5 L'oxygène : un témoin du fonctionnement microbiologique
  - 1.6 Contaminations bactérienne et virale
  - 1.7 Patrimoine biologique et chaînes alimentaires
  - 1.8 La contamination métallique
  - 1.9 Fer et manganèse : réactivités et recyclages
  - 1.10 Le cadmium: comportement d'un contaminant métallique en estuaire
  - 1.11 La dynamique du mercure
  - 1.12 Les contaminants organiques qui laissent des traces : sources, transport et devenir
  - 1.13 Les contaminants organiques : quels risques pour le monde vivant ?
  - 1.14 Des organismes sous stress
  - 1.15 Zones humides de la basse vallée de la Seine
  - 1.16 Les modèles : outils de connaissance et de gestion
- 2.1 Le Programme Seine-Aval 3 : contexte, bilan et enjeux
  - 2.2 La génotoxicité : quel risque pour les espèces aquatiques ?
  - 2.3 Evolution morphologique d'un estuaire anthropisé de 1800 à nos jours
  - 2.4 Le Benthos de l'estuaire de la Seine
  - 2.5 Poissons, habitats, & ressources halieutiques : Cas de l'estuaire de la Seine
  - 2.6 Le Risque inondation : conditions de déclenchement et perspectives
  - 2.7 Effets de la contamination chimique : des organismes en danger ?
  - 2.8 Ecologie du copépode *Eurytemora affinis* : une espèce au centre du réseau trophique estuarien

<b>Réalisation</b>	: GIP Seine-Aval Pôle Régional des Savoirs 115 bd de l'Europe 76 100 Rouen <a href="http://www.seine-aval.fr">www.seine-aval.fr</a>
<b>Conception - Edition</b>	: AAZ Consultants
<b>Infographie</b>	: Quai 24
<b>Impression sur papier recyclé</b>	: IC4
<b>ISBN</b>	:
<b>Crédits photos (couverture)</b>	: C. Minier, RIVE, Souissi & Charcot, A. Klink, GIP Seine-Aval
<b>Date d'édition</b>	: Juin 2012



**Seine-Aval**  
GROUPEMENT D'INTÉRÊT PUBLIC

