

Projet Seine-Aval 5

ZOOGLOBAL

« Etude du ZOOplancton et de ses habitats estuariens dans un contexte de changement GLOBAL : synthèse des acquis Seine-Aval et initiation d'une nouvelle approche intégrée »

Mars 2018

Coordination : Sami SOUISSI

Co-Auteurs : Michèle TACKX, Gael DUR, François-Gaël MICHALEC et Anissa SOUISSI



TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES	2
RESUME EXECUTIF	4
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	7
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	7
RESULTATS	8
Introduction	8
1 Synthèse des acquis Seine-Aval autour des copépodes	11
1.1 Synthèse de données acquises sur le terrain : échantillonnage à haute fréquence	11
1.2 Modélisation de l'habitat fonctionnel des copépodes <i>Eurytemora affinis</i> et <i>Acartia</i> sp.	14
1.2.1 Paramétrisation des effets de salinité et de la température	14
1.2.2 Modélisation de l'habitat fonctionnel des copépodes clés en utilisant les sorties de MARS3D	17
1.2.3 Utilisation des modèles d'habitat pour améliorer les modèles biogéochimiques et des réseaux trophiques	22
1.2.4 Conclusion	22
1.3 Effets de la température, la salinité et l'acclimatation sur la plasticité et la fitness du copépode <i>Eurytemora affinis</i> : approche expérimentale.	23
2 Effets des facteurs naturels et de la qualité de l'eau sur la dynamique et le rôle trophique du zooplancton	26
2.1 Introduction	26
2.2 Suivi <i>in situ</i> du zooplancton dans la zone de gradient de salinité	27
2.2.1 Rappel historique et présentation de la problématique	27
2.2.2 Matériel et méthodes	28
2.2.3 Résultats	29
2.2.4 Conclusions	33
2.3 Activité trophique du zooplancton	33
2.3.1 Matériel et méthodes	33
2.3.2 Résultats	35
2.3.3 Discussion, perspectives et recommandations	41
3 Utilisation des copépodes estuariens comme bio-senseurs de leur milieu	47
3.1 Introduction : importance du comportement natatoire dans l'écologie des copépodes	47
3.2 Approche expérimentale : utilisation de la vélocimétrie en trois dimensions	47
3.3 Etude du comportement natatoire des copépodes en milieu turbulent	48
3.4 Etude de la toxicité comportementale chez les copépodes	54



3.5 Lien avec la définition des habitats de copépodes et perspectives	57
Conclusion	60
BIBLIOGRAPHIE	64
ANNEXES	67



RESUME EXECUTIF

Le projet ZOOGLOBAL propose une démarche scientifique complémentaire combinant un grand effort de synthèse s'appuyant essentiellement sur la valorisation des acquis du programme Seine-Aval ainsi que l'initiation d'une nouvelle démarche interdisciplinaire pour étudier le zooplancton (*in situ*, laboratoire et modélisation). Les deux principales équipes impliquées dans le projet (LOG-Wimereux et ECOLAB-Toulouse) ont été renforcées par les apports significatifs des partenaires externes (dont ETH Zurich pour la tâche 5), le GIP Seine-Aval (tâche 3) ainsi que les collaborations avec le projet Seine-Aval 5 PROUESSE (tâche 4). La figure ci-dessous rappelle le diagramme synthétique des interactions entre les différentes tâches du projet ZOOGLOBAL.

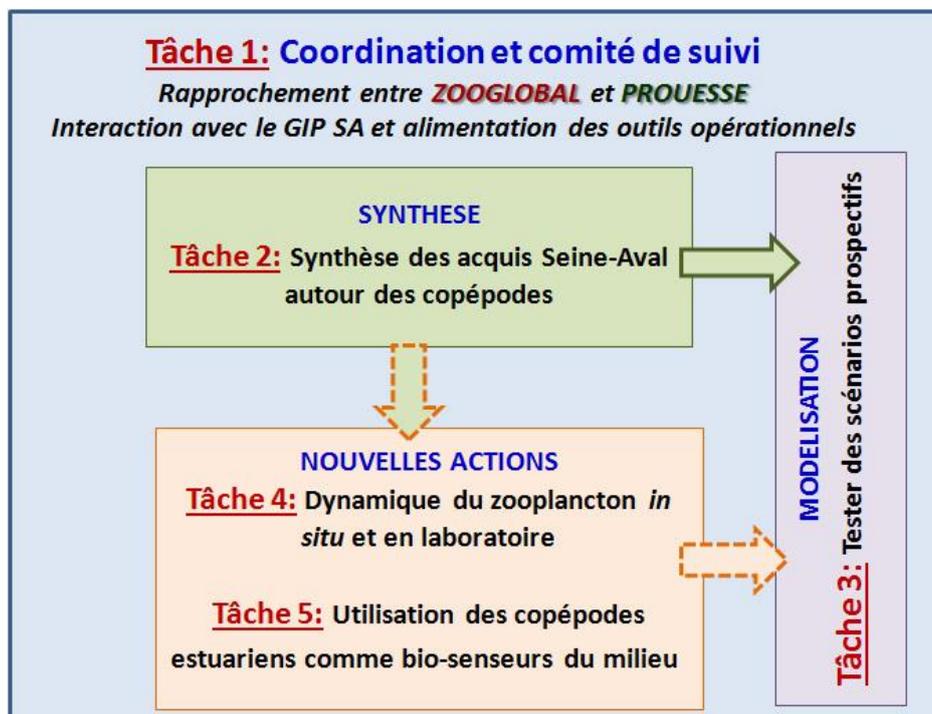


Figure i. Diagramme montrant les différentes tâches développées prévues dans le cadre du projet ZOOGLOBAL et leurs interactions.

Nous présentons ici les principaux résultats obtenus dans ce projet.

Paramétrisation de l'habitat de copépodes clefs de la Seine. Sur la base de la synthèse des données de terrain réalisée en tâche 2 du projet, nous nous sommes concentrés sur les données issues du point d'échantillonnage de référence Pont de Normandie et avons pu définir des équations liant la densité de deux espèces de copépodes clefs de l'estuaire de Seine (i.e. *Eurytemora affinis* et *Acartia* sp.) aux principaux facteurs abiotiques (salinité et température). Nous avons donc pu modéliser les niches réelles/réalisées de trois phases du cycle de vie (nauplii – copépodites C1-C4 et derniers stades C5-Adultes) de chacune de ces espèces de copépodes. Au sein de chaque espèce, on note une différence des préférences en fonction des groupes de stades. Les deux espèces présentent des niches réalisées bien distinctes. Ces résultats viennent d'être publiés (Dur et Souissi, 2018).



Par la suite, les équations de l'habitat potentiel des trois groupes de développements d'*E. affinis* ont été utilisées pour cartographier leurs habitats fonctionnels. La dimension spatiale a été apportée par les données de salinité fournies par le modèle MARS3D de l'Ifremer (en interaction avec le GIP Seine-Aval). A l'aide de ce dernier, nous avons obtenu des données spatiales de salinité pour la couche de fond avec un pas de temps d'une heure pour les années 2008-2009 et 2010. En l'absence de mesures de terrain pour ces années, les données de température nécessaires au calcul de l'habitat fonctionnel ont été estimées en proposant une relation statistique entre les températures de l'eau enregistrées par les deux bouées Marel de Honfleur (estuarienne mais n'est plus en service) et Carnot située à Boulogne-sur-Mer (toujours en service). Ainsi, nous avons pu cartographier l'évolution de la densité des trois groupes de stades de développement d'*E. affinis* dans l'estuaire de Seine pour les années 2008, 2009 et 2010. La délimitation, et quantification (en termes de volumes) des habitats fonctionnels ainsi que les analyses de leurs trajectoires rétrospectives se poursuivent.

Afin de compléter ce travail de modélisation qui n'intègre pas pour le moment les capacités adaptatives de ce copépode, nous avons pu valoriser dans deux publications les données expérimentales acquises sur plusieurs générations. En particulier, nous avons pu quantifier la perte des performances écologiques (fitness) de la population d'*E. affinis* de la Seine face à un double scénario climatique consistant à une augmentation de la température et/ou de la salinité. Une augmentation de la température a provoqué la baisse significative de la fécondité d'*E. affinis* qui se trouve accentuée par une augmentation de la salinité. La survie de la population n'a pas été significativement affectée par les scénarios appliqués expérimentalement. Ceci confirme la difficulté de prédire les trajectoires évolutives de ce copépode (et des organismes aquatiques en général) dans un milieu estuarien. En effet, la réponse du même copépode caractérisé par une forte plasticité peut être variable d'un estuaire à un autre. Par exemple, le suivi à long-terme de l'estuaire de l'Escaut dans le cadre du programme OMES a permis de montrer que la migration récente de la population d'*E. affinis* en amont de l'Escaut, favorisée par l'amélioration de la qualité de l'eau et des conditions trophiques (disponibilité du phytoplancton), s'est accompagnée par un décalage de l'optimum thermal apparent (observé *in situ*) vers des températures plus élevées. Ceci nous incite à bien intégrer 3 volets importants pour tester des scénarios futurs de la réorganisation du réseau trophique planctonique (phytoplancton et zooplancton) dans l'estuaire amont de la Seine : i) hydrodynamisme, ii) qualité de l'eau et iii) disponibilité du phytoplancton.

L'hydrodynamisme est un élément fondamental dans la structuration et le forçage de l'écosystème estuarien. Nous avons également pu étudier d'une façon approfondie le comportement natatoire d'*E. affinis* dans un milieu turbulent et ceci en collaboration avec ETH Zurich. Les résultats scientifiques novateurs ont fait l'objet de plusieurs publications communes et nous ont confirmé pour la première fois la capacité de ce copépode à faire des sauts (forte accélération) quand la turbulence est forte. Une publication récente dans PNAS (Michalec et al., 2017) a démontré clairement que ce comportement natatoire représente une stratégie adaptative des copépodes vivant dans un milieu turbulent et ceci afin de maintenir la population dans un habitat favorable et éviter les pertes liées à l'advection.

Tous les résultats expérimentaux valorisés dans la synthèse des acquis et/ou obtenus dans ZOOGLOBAL vont servir à améliorer considérablement nos différentes approches de modélisation de cette espèce clef du réseau trophique estuarien.

Notre participation à des campagnes d'échantillonnage pluridisciplinaires a permis d'enrichir les études de l'abondance et de la communauté du zooplancton en zone de gradient de salinité. Pour le copépode dominant *E. affinis*, les nouvelles données du terrain confirment nos résultats antérieurs sur le positionnement des stades avancés près du fond. Il est donc



important d'adapter la stratégie d'échantillonnage appropriée dans le suivi de cette espèce. Le rapport comporte une série de recommandations concrètes pour intégrer le compartiment zooplanctonique dans les suivis de routine de l'estuaire de la Seine.

Enfin, l'activité trophique du même copépode *E. affinis* a été quantifiée à l'aide d'expériences d'incubation (avril et septembre 2014) et de dosage des pigments intestinaux (avril et septembre 2015). Dans les deux cas, l'activité trophique (taux d'ingestion, pression sur les différents groupes de phytoplancton) a été dosée à travers la concentration en Chla et les pigments marqueurs des différents groupes d'algues (diatomées, algues vertes). L'ingestion de phytoplancton des adultes et CV d'*E. affinis* s'avère être limitée par des concentrations en MES > environ 300 mg L⁻¹. Avec des concentrations en phytoplancton faibles (< 1 à 12 µg Chla L⁻¹) et des concentrations en MES élevées (30 – 2200 mg L⁻¹) caractéristiques du printemps en aval de l'estuaire, une grande partie du phytoplancton échapperait à la prédation par *E. affinis*. A des abondances observées entre 0,1 et 10 individus L⁻¹, la population d'*E. affinis* (adultes et stades I-V de copépodites) consomme entre 0,1 et 7 % du stock de phytoplancton par jour, avec une sélectivité pour les diatomées. Exprimée en carbone, l'ingestion des adultes et copépodites *E. affinis* représente entre 0,2 et 8 % par jour de la production primaire. A noter que la pression de broutage par les stades larvaires de copépodes (nauplii) n'a pas été intégrée à ce bilan.

Les concentrations en MES et le rapport phytoplancton/MES non-phytoplanctonique (détritiques et matière inorganique) sont des éléments qui dépendent en partie de la gestion des estuaires. Par exemple, dans les estuaires de l'Ems (Pays-Bas) l'augmentation de la concentration en MES représente une préoccupation majeure pour le fonctionnement du système entier. Les dernières années, une augmentation de la concentration en MES commence également à se manifester en amont de l'Escaut (Meire, comm. Pers.). Nos données démontrent une dépendance de la consommation de phytoplancton par le copépode dominant en Seine, *E. affinis* et donc potentiellement du fonctionnement trophique du système. Il nous semble important d'inclure cette donnée dans les modalités de gestion intégrée de l'estuaire de la Seine.

De même, nos résultats sur les effets de la turbulence sur le comportement natatoire du copépode *E. affinis* ont montré que l'hydrodynamisme doit être intégré dans la caractérisation des habitats des copépodes. Ceci pourrait enrichir la démarche de modélisation des habitats fonctionnels initiée dans ce projet, puisque le modèle MARS3D pourrait fournir des sorties des vitesses des courants ainsi que d'autres descripteurs de l'hydrodynamisme. De point de vue des applications opérationnelles, il est important de comprendre les conséquences des mesures de restauration sur l'hydrodynamisme, le temps de résidence des masses d'eau ainsi que la qualité de l'eau. A une échelle plus longue, le scénario climatique utilisé dans ce projet peut se perfectionner – mais il a déjà montré une tendance de migration de la population d'*E. affinis* vers l'amont. Reste à comprendre quelles mesures de gestion et de restauration écologiques pourraient rendre ces habitats favorables à la productivité de l'écosystème et notamment pour les niveaux trophiques supérieurs (poissons).

SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

- **Equipe 1** : UMR LOG ; Université de Lille

Coordination scientifique : Sami Souissil

Autres chercheurs (ou équivalents) : Anissa BEN RADHIA-SOUISSI

Gael DUR, Ali IBRAHIM, Yen Ju PAN, Capucine BIALAIS, Michèle PERNAK, Maxime ROELANDT, Marion NOIRBENT, Marion ROUSSIN, Dominique MENU, Capucine BIALAIS.

- **Equipe 2** : UMR ECOLAB

Coordination scientifique : Michèle TACKX

Autres chercheurs (ou équivalents) : Evelyne BUFAN-DUBAU, Sophie CHAMBORD, Maiwen LE COZ, Frédéric AZEMAR, Julien OVAERT, Claudine SOSSOU, Robert FERNANDEZ, Frédéric JULIEN

- **Equipe 3** : ETH Zurich, Institute of Environmental Engineering

Coordination scientifique : Markus HOLZNER

Autres chercheurs (ou équivalents) : François-Gael MICHALEC

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

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

Acteurs de l'estuaire : Claire Berreville (GPMR), Barbara Leroy (AESN).

Scientifiques : Jérémy Lobry (IRSTEA), Edith Parlanti (Université de Bordeaux), Patrick Meire (Université d'Anvers), Pascal Claquin (Université de Caen).

Introduction

Les différents travaux réalisés sur les estuaires en général et au sein du programme Seine-Aval en particulier montrent que ces systèmes sont complexes et que les interactions multiples entre processus physiques, chimiques, sédimentologiques et biologiques nécessitent le développement d'une démarche scientifique interdisciplinaire. En particulier, la zone de gradient de salinité, représente une interface dynamique entre le continent (bassin versant) et la mer (Manche orientale pour la Seine), très sensible aux fluctuations hydroclimatiques mais également à toutes les activités et impacts anthropiques. Dans les estuaires macrotidaux (comme la Seine), la zone de gradient de salinité (estuaire moyen), souvent associée à la dynamique du bouchon vaseux est caractérisée par de fortes variabilités à toutes les échelles des facteurs environnementaux (T, S, MES, etc.) (Dur et al., 2007) ; ce qui représente une forte pression de sélection. Ceci explique la faible diversité observée dans cette zone comparée aux écosystèmes dulçaquicoles et marins. Certaines théories écologiques ont tenté de proposer un cadre global expliquant les patterns de la diversité le long d'un gradient de salinité (Telesh et al., 2011). Mais il est très difficile d'extrapoler ces travaux réalisés en Baltique à des estuaires à fort régime hydrodynamique comme la Seine. Au niveau de la zone de gradient de salinité le mésozooplancton, ayant une position trophique intermédiaire, joue un rôle crucial dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien (Escaravage & Soetaert, 1995). Naturellement chargés en MES, les estuaires représentent un milieu complexe pour le mésozooplancton, dominé par des copépodes dans la zone de gradient de salinité. Il s'alimente de préférence sur le microplancton, c'est à dire le phytoplancton ou le microzooplancton (Gifford & Dagg, 1988 ; Gasparini & Castel, 1997) mais il peut également utiliser d'autres sources nutritives telles que les bactéries associées à la matière détritique. La plupart des organismes zooplanctoniques adaptent leur comportement alimentaire selon la composition de la MES. Par conséquent, la quantité de la MES ainsi que sa composition affectent significativement les performances de copépodes (Gasparini et al., 1999, Tackx et al., 2003). A cause de la grande diversité des 'situations' MES observés dans les estuaires, on ne connaît pas à l'heure actuelle le pattern général gérant le comportement nutritif des organismes mésozooplanctoniques selon les conditions du milieu c'est à dire : quelle composition de la MES mène à quel degré de sélectivité sur quelle proie parmi les proies potentielles ?

Les transferts d'énergie et des polluants des ressources primaires vers les niveaux trophiques supérieurs au niveau du pélagique se font donc en grande partie à travers le mésozooplancton; soit par le broutage de la production primaire autochtone ou par la prédation sur des organismes microzooplanctoniques de la boucle microbienne. Les jeunes stades de plusieurs poissons pélagiques et benthiques ainsi que les crustacés mésozooplanctoniques (mysidacés, décapodes) sont les principaux prédateurs du mésozooplancton. Ces relations trophiques avec l'ichtyofaune mais également la faible profondeur des milieux estuariens renforcent le lien entre la communauté benthique et le mésozooplancton. D'une façon schématique, si nous considérons la zone de gradient de salinité comme grand bioréacteur dynamique, le zooplancton joue un rôle central puisqu'il détermine en grande partie les flux trophiques et de polluants mais son rendement est totalement affecté par la qualité du milieu pélagique dans lequel il évolue. Or, tous les facteurs naturels (hydrologie, turbulence, salinité,



température..) et anthropiques (rapport phytoplancton/détritus, polluants,...) qui influencent le zooplancton et d'une façon plus générale l'écosystème estuarien suivent des trajectoires dynamiques (tendances à long-terme) dont il est difficile d'extrapoler leurs évolutions futures. Pour ces raisons, certains programmes de surveillance des écosystèmes estuariens en Amérique du nord et en Europe (comme le programme OMES dans l'Escaut) ont d'ores et déjà intégré les communautés zooplanctoniques dans la liste des compartiments biologiques à observer (Chambord et al., 2016). L'analyse rétrospective de ces séries chronologiques issues de ces programmes de surveillance a permis de montrer que le zooplancton est un bon indicateur des conditions hydroclimatiques (David et al., 2006 ; Kimmel et al., 2006 ; Marques et al., 2007). Par conséquent, les modifications climatiques futures, notamment l'augmentation de la température, la diminution du débit et la migration du front salin vers l'amont vont modifier les habitats pélagiques. Il est donc important de comprendre les réponses possibles du compartiment zooplanctonique comme élément clef du réseau trophique estuarien à ces trajectoires hydro-climatiques futures. Toutefois, le zooplancton n'a pas une réponse triviale aux facteurs physiques (température et salinité) car il dépend également de l'hydrodynamisme (turbulence), la disponibilité de la nourriture, la pression de prédation mais également du degré de pollution de l'eau.

Dans ce contexte, le projet ZOOGLOBAL a voulu apporter des éléments de réponses aux questions scientifiques et opérationnelles fondamentales suivantes :

- **Comment le zooplancton (élément central du réseau trophique estuarien) pourrait répondre à différents scénarios d'évolution des habitats estuariens sous la double contrainte du changement climatique mais également l'impact anthropique (pressions diverses et projets de restauration) ?**
- **Quelle est la capacité adaptative de certains copépodes estuariens vis-à-vis des changements naturels et/ou anthropiques ? et comment peut-on intégrer ces informations dans une approche de modélisation ?**
- **Enfin, face à la complexité des habitats pélagiques estuariens, et particulièrement dans la zone de gradient de salinité, quelle est la meilleure stratégie interdisciplinaire et intégrée à développer lors des études du zooplancton dans l'estuaire de la Seine ?**

Afin de répondre à ces questions, le projet ZOOGLOBAL a proposé une démarche scientifique complémentaire combinant un grand effort de synthèse s'appuyant essentiellement sur la valorisation des acquis du programme Seine-Aval ainsi que l'initiation d'une nouvelle démarche interdisciplinaire d'étude du zooplancton.

Dans le contexte Seine-Aval, les premiers travaux réalisés sur les compartiments biologiques, y compris le zooplancton, sont relativement récents et remontent à la phase I du programme Seine-Aval (thèse P. Mouny, 1998). Ces premières campagnes de terrain réalisées dans la zone de gradient de salinité entre 1995 et 1997 ont montré que le copépode *Eurytemora affinis* est une espèce clef du réseau trophique de la Seine. Par conséquent, les phases II et III du programme Seine-Aval ont favorisé l'émergence de recherches interdisciplinaires autour de ce modèle biologique (deux thèses complémentaires : Cailleaud 2006 ; Devreker 2007). L'essentiel de ces résultats de recherche a permis la rédaction d'un fascicule sur l'écologie du copépode *E. affinis* (Souissi & Devreker, 2012). Ces efforts de recherche ont permis non seulement de répondre aux questions scientifiques du programme

Seine-Aval mais également de développer une démarche scientifique interdisciplinaire reconnue par la communauté internationale. Au cours de la phase IV du programme Seine-Aval un grand effort de recherche autour du compartiment zooplanctonique a été réalisé. Plusieurs données issues des campagnes de terrain ainsi que de l'expérimentation au laboratoire ont été acquises au cours de cette phase du programme. De même un guide méthodologique d'échantillonnage du zooplancton dans un milieu estuarien a été rédigé (Souissi 2012). Ce guide a montré la diversité des approches et la nécessité de faire un travail de comparaison et/ou inter-calibration entre les protocoles d'échantillonnage du zooplancton, sinon la comparaison inter-estuariennes pourrait s'avérer difficile.

A noter que les projets menés autour du zooplancton dans la phase IV du programme Seine-Aval ont bénéficié de la synergie et les apports d'autres programmes nationaux et internationaux (notamment plusieurs thèses en cotutelle). Ce travail important a permis la production d'une grande quantité de données à partir des campagnes de terrain et le dépouillement des échantillons au laboratoire mais également à partir de plusieurs expérimentations réalisées dans des conditions contrôlées. Le projet ZOOGLOBAL a proposé d'effectuer une synthèse de ces travaux dans un but de renforcer la valorisation scientifique des acquis du programme. Cette synthèse vise également à enrichir les outils de modélisation et notamment le SIG Habitats fonctionnels développé par le GIP Seine-Aval. D'autres approches de modélisation, comme la modélisation individu-centrée développée dans les précédents projets Seine-Aval sur le copépode *E. affinis* (Souissi et al., 2005 ; Dur et al., 2009 ; Dur et al. 2013) peut également bénéficier de cet effort de synthèse.

Malgré l'absence d'un suivi à long-terme standardisé dans la Seine, cette synthèse peut donner une première indication sur les variabilités saisonnière et interannuelle des principales populations de copépodes ainsi que de leurs 'préférendums'. Ce travail de synthèse est nécessaire avant d'envisager l'utilisation de certaines trajectoires hydro-climatiques (surtout débit, température et salinité) issues du travail en amont de modélisation du projet RExHySS (Impact du changement climatique sur les Ressources en Eau et les Extrêmes Hydrologiques dans les bassins de la Seine et la Somme) et/ou certaines sorties du modèle MARS 3D. Le projet ZOOGLOBAL tente d'apporter une analyse scientifique fiable sur les habitats (actuel) et potentiels (futur) des principaux copépodes de l'estuaire de la Seine et ceci dans un contexte de changement global (climatique et anthropique). Le projet s'appuie également sur la synthèse des expériences réalisées au laboratoire afin de quantifier la perte de la fitness du copépode *E. affinis* dans un scénario de réchauffement climatique et/ou augmentation de la salinité. Le projet cible également l'écologie trophique du zooplancton et ceci dans un objectif de combler certaines lacunes dans nos connaissances sur les liens entre producteurs primaires et zooplancton dans la zone de gradient de salinité. Le projet propose également d'utiliser des technologies de pointe pour étudier le comportement natatoire des copépodes dans un milieu turbulent. Enfin, toutes les données acquises sont synthétisées d'une façon opérationnelle pour souligner les acquis du programme, identifier des perspectives opérationnelles et apporter des recommandations pratiques dans l'étude du compartiment zooplanctonique dans l'estuaire de la Seine.



1 Synthèse des acquis Seine-Aval autour des copépodes

1.1 Synthèse de données acquises sur le terrain : échantillonnage à haute fréquence

La synthèse de données *in situ* obtenues en utilisant la même technique d'échantillonnage (effet de la marée en point fixe à proximité du Pont de Normandie mais également à Quillebeuf en 2008) a permis de construire une base de données utilisée par la suite pour modéliser les habitats des copépodes.

Chaque campagne présente la même méthode d'échantillonnage (à l'aide de bouteille Niskin à deux profondeurs) avec néanmoins des variations sur la durée (i.e., de 24 à 48h) et la fréquence (de 10 à 20 min) d'échantillonnage. Les échantillons d'eau furent filtrés sur des filets à plancton de vide de maille de 40µm, concentré dans des récipients de 500ml et préservés avec du formaldéhyde (pour plus de détails voir Devreker et al., 2008 ; 2010 et Souissi et Devreker 2012). Pour chaque échantillon, l'ensemble des stades de développement de trois espèces ont été comptés. Les espèces étudiées sont *Eurytemora affinis*, *Acartia* sp. et *Temora longicornis*. A noter que pour l'espèce marine *T. longicornis*, les points d'échantillonnage au Pont de Normandie et à Quillebeuf ne permettent de visualiser que la limite de l'habitat. Cette espèce sera forcément sous échantillonnée. Les données environnementales de température, salinité et profondeur ont été également mesurées en même temps que les prélèvements du zooplancton à l'aide d'une sonde CTD (Seabird SBE 25). Des données sur la vitesse et direction des courants ont été obtenues dans certaines campagnes d'échantillonnage à l'aide d'un ADCP (voir Devreker et al. 2008). Ces données sont importantes, car ils vont nous permettre de faire le lien à la fin de ce rapport entre l'étude à petite échelle du comportement natatoire d'*E. affinis* dans un milieu turbulent et son habitat naturel.

La base de données pour le Pont de Normandie regroupe 18 campagnes réalisées entre 2002 et 2010 et représente un total de plus de 2000 prélèvements (**Tableau 1**). Les données biologiques présentant une résolution ontogénique, nous avons considéré trois groupes de stades de développement : i) tous les stades larvaires (N1-N6) ; ii) les premiers stades juvéniles (C1-C4), iii) le stade pré-adulte et le stade adulte (C5-Adulte). Ainsi pour chaque prélèvement nous avons la densité dans chaque groupe de stades pour les trois espèces sélectionnées.



Tableau 1. Information générale sur la température mesurée et le nombre d'échantillons au fond et en surface pour chaque campagne. Le débit mesuré à Poses pendant la campagne d'échantillonnage est également présenté.

Nb.	Campaign Date	Mean	Surface Std.	Temperature (°C)		Bottom Std.	Nb. Obs.	Discharge (m ³ /s) Poses	
				Nb. Obs.	Mean			Mean	Std.
1	May 2002	15.37	0.28	72	14.85	0.52	72	511	0.00
2	May 2004	15.26	0.56	197	14.54	0.85	197	508	0.00
3	March 2005	4.89	0.23	38	5.02	0.32	38	423	16.53
4	April 2005	12.32	0.65	42	11.71	1.05	42	428	6.45
5	May 2005	15.17	0.63	44	14.99	0.84	44	340	1.00
6	June 2005	17.64	0.77	70	17.08	0.93	70	200	5.5
7	July 2005	20.96	0.54	68	20.75	0.62	68	203	8.03
8	September 2005	19.74	0.53	70	19.71	0.57	70	272	13.96
9	December 2005	8.61	0.06	44	8.68	0.09	44	209	7.65
10	June 2008	18.08	0.75	45	17.69	0.84	45	450	0.00
11	July 2008	18.97	0.81	46	18.77	0.80	46	388	72.18
12	September 2008	16.90	0.29	36	16.79	0.25	36	343	0.00
13	November 2008	11.99	0.19	37	12.11	0.20	37	545	32.16
14	February 2009	6.48	0.11	37	6.47	0.08	37	563	0.00
15	April 2009	13.98	0.91	25	13.64	0.87	26	395	0.00
16	June 2009	19.68	0.68	39	19.34	0.77	39	186	0.00
17	June 2010	17.65	0.89	37	17.09	1.10	36	201	14.14
18	August 2010	19.96	0.19	37	20.16	0.21	38	238	12.73
Total				1000			1001		

La première étape de la méthode utilisée pour définir les habitats des copépodes repose sur l'étude de la distribution des abondances moyennes par classe de salinité. Suite à la création de la base de données présentée précédemment, nous avons appliqué cette étape sur les trois espèces sélectionnées afin de les comparer. Ces espèces de copépodes n'ont été conjointement observées que dans un nombre limité de campagnes. Pour cet exercice de comparaison inter-espèces, nous avons pris l'exemple de la campagne de Juin 2009.

La gamme de salinité présentant les valeurs maximales d'abondance moyenne varie en fonction des stades de développement et de l'espèce (**Figure 1**). Pour cette campagne, *E. affinis* ne présente pas de différence entre les trois phases du cycle de vie. Tous les groupes de stades sont observés dans les faibles salinités (i.e. 2-5). Les adultes de *T. longicornis* se trouvent à des salinités plus élevées que les deux autres groupes de stades (28 vs 26). Les groupes de stades d'*Acartia* présentent la plus grande différence avec des salinités optimales croissantes avec le stade de développement (de 13 à 18).



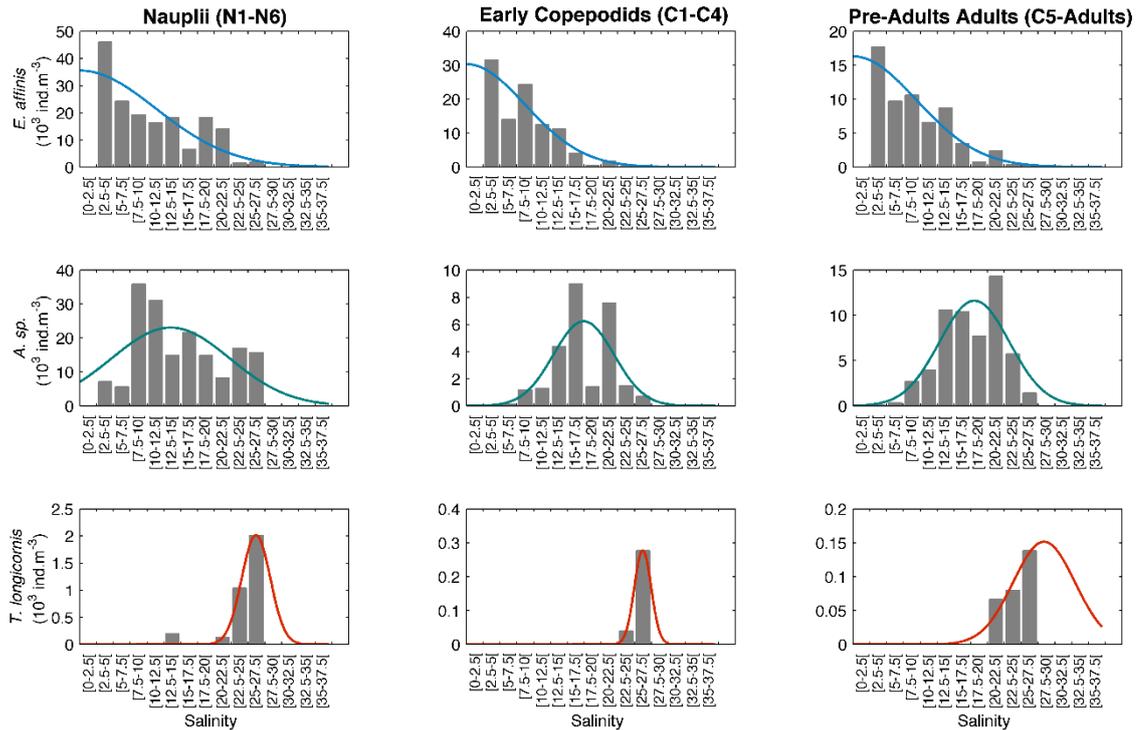


Figure 1. Histogramme et ajustement Gaussien de la distribution de l'abondance moyenne des trois groupes de stades de trois espèces de copépodes en fonction des classes de salinités pour les prélèvements de fond de la campagne réalisée en Juin 2009. Les trois espèces comparées sont présentes en Seine: *E. affinis* (haut), *A. sp.* (centre), and *T. longicornis* (bas).

La comparaison inter-espèces révèle un schéma identique pour chaque groupe de stades. *E. affinis*, l'espèce euryhaline présente des abondances plus importantes dans les gammes de faibles salinités. Elle est suivie par *Acartia* pour qui les optima de salinité se situent dans la limite des eaux polyhalines (18-30). Et pour finir *T. longicornis*, l'espèce marine, apparaît dans les eaux de fortes salinités (**Figure 2**). Toutefois, le site d'échantillonnage n'est pas représentatif de l'espèce marine. Nous avons appliqué notre méthode à des données anciennes acquises dans le cadre de la thèse de Mouny (1998) lors de la première phase du programme Seine-Aval. Bien que la méthode d'échantillonnage soit différente (filet WP2 au lieu de bouteille Niskin) les résultats présentés en annexe 1 montrent que les préférendums de salinité et les patterns des courbes sont opposés entre *E. affinis* et *T. longicornis*. En effet les densités maximales de *T. longicornis* se trouvent dans les fortes salinités de l'étude de Mouny (>32). Par conséquent, nous n'allons pas inclure le copépode marin dans la suite du travail de modélisation. Au niveau de la température il faut noter que les espèces *Acartia* sp. sont plus thermophiles qu'*E. affinis* et présentent un pic d'abondance durant la saison la plus chaude (été).

La construction de cette base de données homogène (même protocole d'échantillonnage) va nous permettre d'enrichir la démarche SIG habitats fonctionnels développée par le GIP Seine-Aval. Nous avons notamment pu paramétrer des modèles d'habitat potentiel d'*E. affinis* et *Acartia* sp. en fonction de la salinité et de la température, pour ensuite combiner ces modèles avec les sorties du modèle MARS3D permettant de cartographier, au sein de l'estuaire, l'habitat fonctionnel des trois groupes de stades de développement pour ces deux espèces.



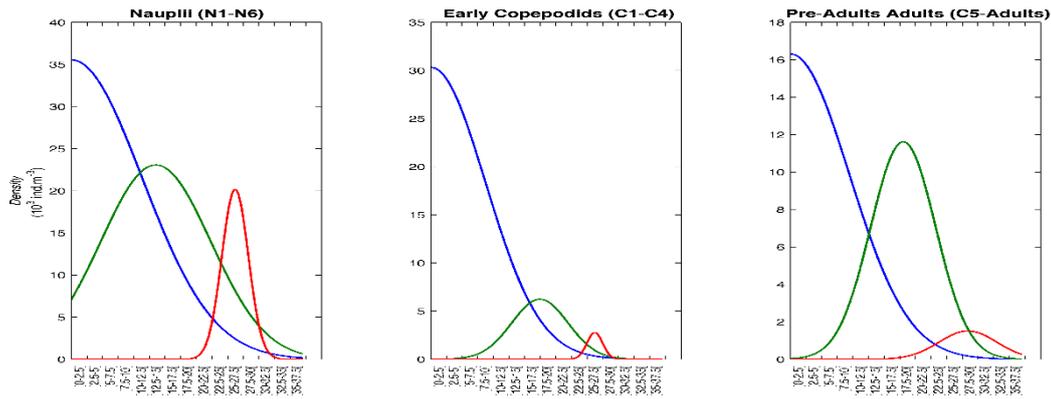


Figure 2. Ajustement gaussien de l'abondance moyenne observée au fond en Juin 2009 par classes de salinité pour chaque groupe de stades des trois espèces de copépodes sélectionnées: *E. affinis* (bleu), *Acartia* sp. (vert), et *T. longicornis* (rouge). Les valeurs de densité de *T. longicornis* sont multipliées par 10 pour être visibles sur une même échelle.

1.2 Modélisation de l'habitat fonctionnel des copépodes *Eurytemora affinis* et *Acartia* sp.

1.2.1 Paramétrisation des effets de salinité et de la température

Cette action a pour but de paramétriser les habitats potentiels des principaux copépodes estuariens en fonction de forçages environnementaux. Elle s'inspire de la démarche de paramétrisation de la dynamique de population d'un copépode développée dans Souissi et al. (1997).

1.2.1.1 Méthode

Sur la base de la synthèse des données de terrain, nous nous sommes concentrés sur les données issues du point d'échantillonnage de référence Pont de Normandie (PN). Pour les deux espèces clefs sélectionnées, i.e. *E. affinis* et *Acartia* sp., les données présentent une résolution ontogénique suffisante avec 3 groupes de stades (N1-N6 ; C1-C4 et C5-Adulte). Dans un premier temps, nous avons identifié les principales variables environnementales qui façonnent l'habitat des copépodes dans l'estuaire. Nous avons considéré les paramètres importants pour les espèces estuariennes (i.e. salinité), et ectothermes (i.e. température), ainsi que les médiateurs hydro-climatiques (i.e. débit). Parmi ces variables, salinité et température se présentent comme les facteurs les plus influents. La paramétrisation des habitats s'est donc effectuée en utilisant la salinité et la température comme principales variables explicatives. Pour la paramétrisation des habitats, nous avons procédé à différentes étapes pour définir des équations liant la densité des groupes de stades à la salinité et la température. Un résumé de ces étapes est présenté en **figure 3**, et le détail de ces dernières dans le papier Dur et Souissi (2018) [voir annexe 2]. En résumé, pour une campagne donnée et pour chaque groupe de stades d'une espèce sélectionnée (*E. affinis* ou *Acartia* sp.), nous avons tout d'abord testé différents modèles (Gaussien, polynomial, sinusoïdal, exponentiel) permettant de lier la densité observée *in situ* avec la salinité. Les meilleurs résultats ont été obtenus avec le modèle Gaussien. Ceci nous a permis d'estimer pour chaque groupe de stades les paramètres ($\mu_{S, \text{stade}}$, $\sigma_{S, \text{stade}}$) en surface et près du fond. Les valeurs des paramètres des modèles Gaussiens

correspondent à la salinité optimale (μ) et la densité maximale (a). Par la suite, nous avons étudié la variabilité de ces deux paramètres en fonction de la température moyenne et le débit à Poses. La relation avec le débit n'a pas montré une tendance nette mais celle obtenue avec la température a été ajustée avec succès à l'aide d'une nouvelle fonction Gaussienne. Ceci nous a permis de relier $\mu_{S, \text{stade}}$ à la température comme deuxième facteur important pour la distribution de l'espèce. Au final, nous avons obtenu des équations, une pour chaque groupe de stades, nous permettant de définir la densité en fonction de la température et la salinité de la forme suivante :

$$D_{S,T} = a_T e^{-\frac{(S-\mu_T)^2}{2\sigma^2}} \quad (1)$$

avec T , la température, S , la salinité, a_T la densité maximale et μ_T la salinité optimale, tout deux dépendants de la température. L'écartype (σ) a été considéré comme une constante caractéristique de chaque stade de développement (voir pour plus de détails Dur et Souissi, annexe 2).

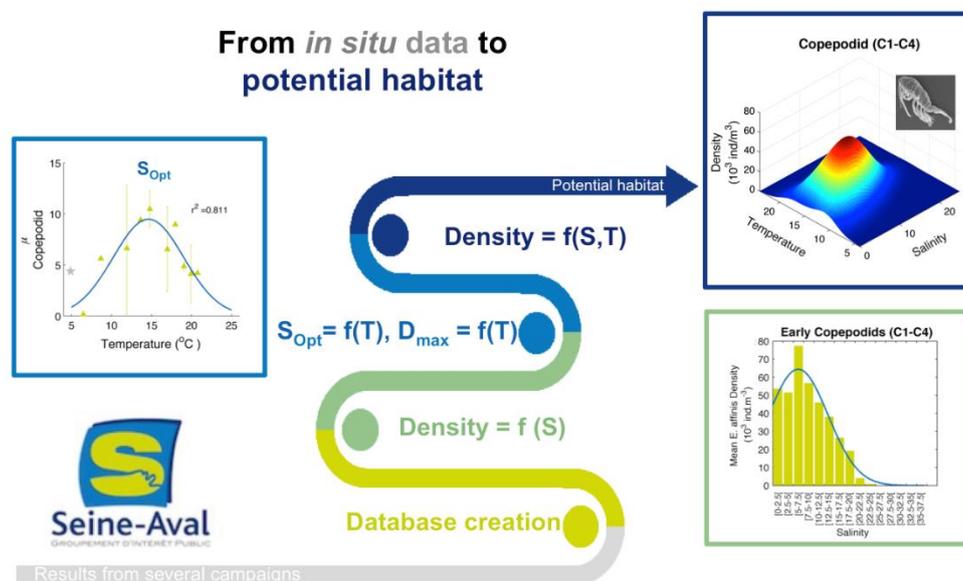


Figure 3. Résumé illustratif des différentes étapes du travail de paramétrisation des habitats de *E. affinis* et *Acartia* sp. dans l'estuaire de la Seine sur la base des données obtenues lors de campagnes d'échantillonnage conduites entre 2002 et 2010 à proximité du pont de Normandie et ceci dans le cadre d'anciens projets Seine aval.

1.2.1.2 Résultats

A l'aide de l'équation (1), nous avons modélisé les niches réelles/réalisées des trois phases du cycle de vie de chacune des deux espèces de copépodes (**Figures 4&5**). Au sein de chaque espèce, on note une différence de préférendum en fonction des groupes de stades. Celle-ci est plus marquée chez *Acartia* sp. mais peut être associée au nombre de données disponibles moins importantes pour cette espèce. Les deux espèces présentent des niches réalisées bien distinctes (**Figure 4**). L'optimum écologique d'*Acartia* est caractérisé par une plus forte salinité et une température plus élevée. Les stades juvéniles (copépodites) d'*Acartia* et *E. affinis* présentent des niches bien distinctes. Alors que les parties fondamentales (faibles densités en bleu) des niches des stades larvaires (nauplii) et pre-adultes|adultes peuvent se superposer (**Figure 4**). Ces résultats comparatifs entre les deux espèces ne peuvent à présent

que servir d'exemple du potentiel de notre approche. La stratégie d'échantillonnage des campagnes dont les données sont issues avait pour objectif d'étudier principalement la population d'*E. affinis*. **Ainsi il est nécessaire d'obtenir des données complémentaires pour *Acartia* sp. avant de procéder à une étude comparative plus quantitative.**

Nos résultats nous ont permis néanmoins d'accomplir une analyse approfondie pour le cas d'*E. affinis* et ont fait l'objet d'une communication orale dans un colloque international et d'une première publication (Dur et Souissi, 2018, voir annexe 2). La variabilité observée entre les groupes de stades peut-être associée aux différences physiologiques et comportementales mise en évidence lors d'études précédentes en laboratoire sur les traits de cycle de vie (Devreker et al. 2007, 2009) et des études sur le comportement de nage réalisées dans le passé (Schmitt et al., 2011) et dans le cadre de ce projet (Michalec et al. 2015a, b ;2017b).

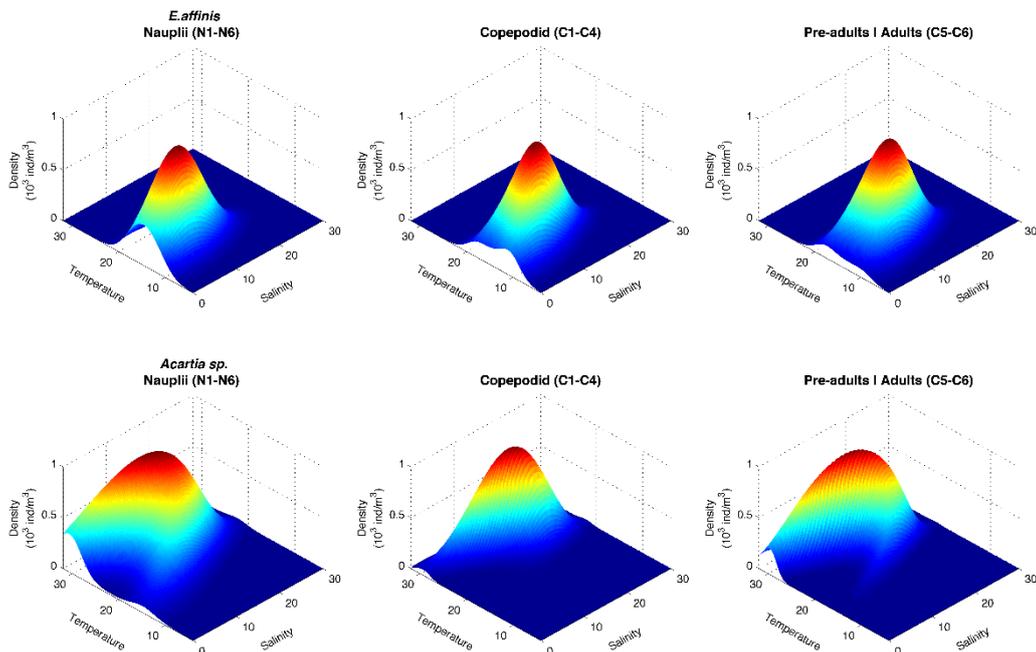


Figure 4. Relation entre salinité, température et la densité des trois groupes de stades de développement d'*E. affinis* (haut) et d '*Acartia* sp. (bas) dans la couche profonde de l'estuaire de la Seine.

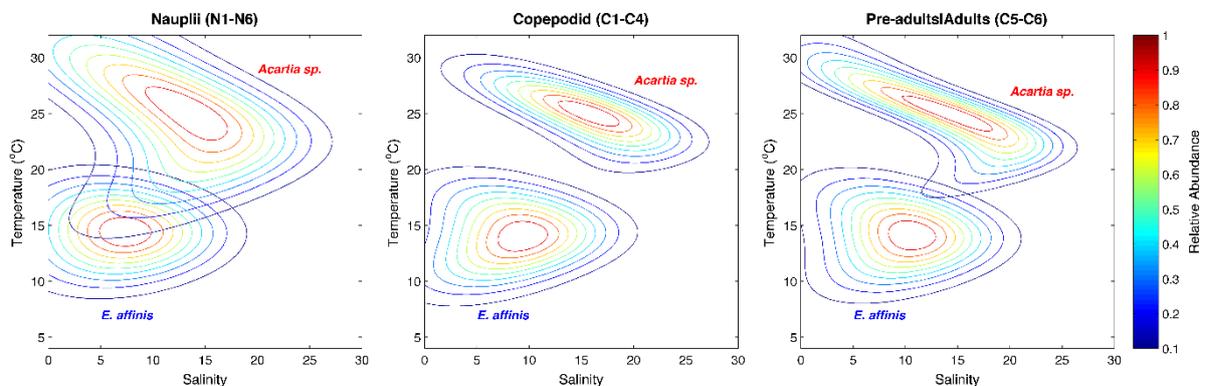


Figure 5. Projection en deux dimensions des niches des trois groupes de stades de développement d'*E. affinis* et *Acartia* sp. Le code couleur correspond aux valeurs relatives de densités présentées en Figure 4. Les parties en rouge et jaune peuvent être considérées comme « niche réalisée » et les parties bleues comme « niche fondamentale ».

Cet effort de paramétrisation facilite l'intégration de la variabilité de l'habitat d'*E. affinis* dans l'approche de modélisation de type SIG-habitat fonctionnel développée dans l'action suivante.

1.2.2 Modélisation de l'habitat fonctionnel des copépodes clés en utilisant les sorties de MARS3D

Cette étape du projet a pour objectifs :

- 1) Cartographier l'habitat des trois groupes de stades de développement d'*E. affinis* et *Acartia* dans l'estuaire de la Seine en fonction de la température et de la salinité.
- 2) Conduire une étude rétrospective de ces habitats ainsi qu'une étude prospective de la trajectoire de ces habitats en considérant une augmentation de la température.

1.2.2.1 Méthode

La dimension spatiale nécessaire à la cartographie des habitats fut apportée par les données de salinité fournies par le modèle MARS3D de l'Ifremer (collaboration avec JP Lemoine du GIP Seine-Aval). Nous avons obtenu des données spatiales de salinité pour la couche de fond avec un pas de temps d'une heure pour les années 2008-2009 et 2010 (**Figure 6a**).

En l'absence de mesure de terrain pour ces années, les données de température nécessaires au calcul de l'habitat fonctionnel ont dû être estimées. Les données concomitantes enregistrées par deux bouées MAREL, celle d'Honfleur et celle de Carnot située à Boulogne-sur-Mer, nous ont permis d'obtenir une relation statistique robuste – qui a été utilisée pour estimer les valeurs de la température en Seine à partir des données mesurées à Boulogne sur Mer pour les années 2008, 2009 et 2010 (**Figure 6b**). Ainsi nous avons pu cartographier l'évolution de la densité des trois groupes de stades de développement d'*E. affinis* dans l'estuaire de Seine pour les années 2008, 2009 et 2010.

Pour la partie prospective, nous avons appliqué notre approche de modélisation à un scénario climatique pour l'année 2100. En effet, ce scénario s'inspire fortement des travaux sur les scénarios climatiques réalisés sur le bassin versant de la Seine et leurs impacts sur la dynamique hydrologique (Ducharme 2009). Les variations de salinité au cours de l'année 2100 ont donc été simulées avec le modèle MARS3D en considérant une augmentation d'un mètre du niveau de la mer, une réduction de l'hydrologie selon les résultats du projet RExHySS (Impact du changement climatique sur les Ressources en eau et les Extrêmes Hydrologiques dans les bassins de la Seine et la Somme), mais une morphologie de l'estuaire constante. La projection des valeurs de température pour 2100 s'est faite sur la base des prédictions du panel international sur le changement climatique, à savoir une augmentation de la température moyenne de 2.8°C.

En absence d'un travail de scénarisation des impacts des changements climatiques au niveau de l'estuaire de la Seine, nos hypothèses de travail bien qu'elles soient simplistes donnent un premier cadre d'application d'une projection des habitats d'*E. affinis* dans le futur. Cet exercice montre la nécessité de coupler l'approche de modélisation des habitats fonctionnels avec les sorties de modèles hydrodynamiques (comme MARS3D) pour évaluer l'impact de plusieurs scénarios climatiques et/ou d'aménagement.



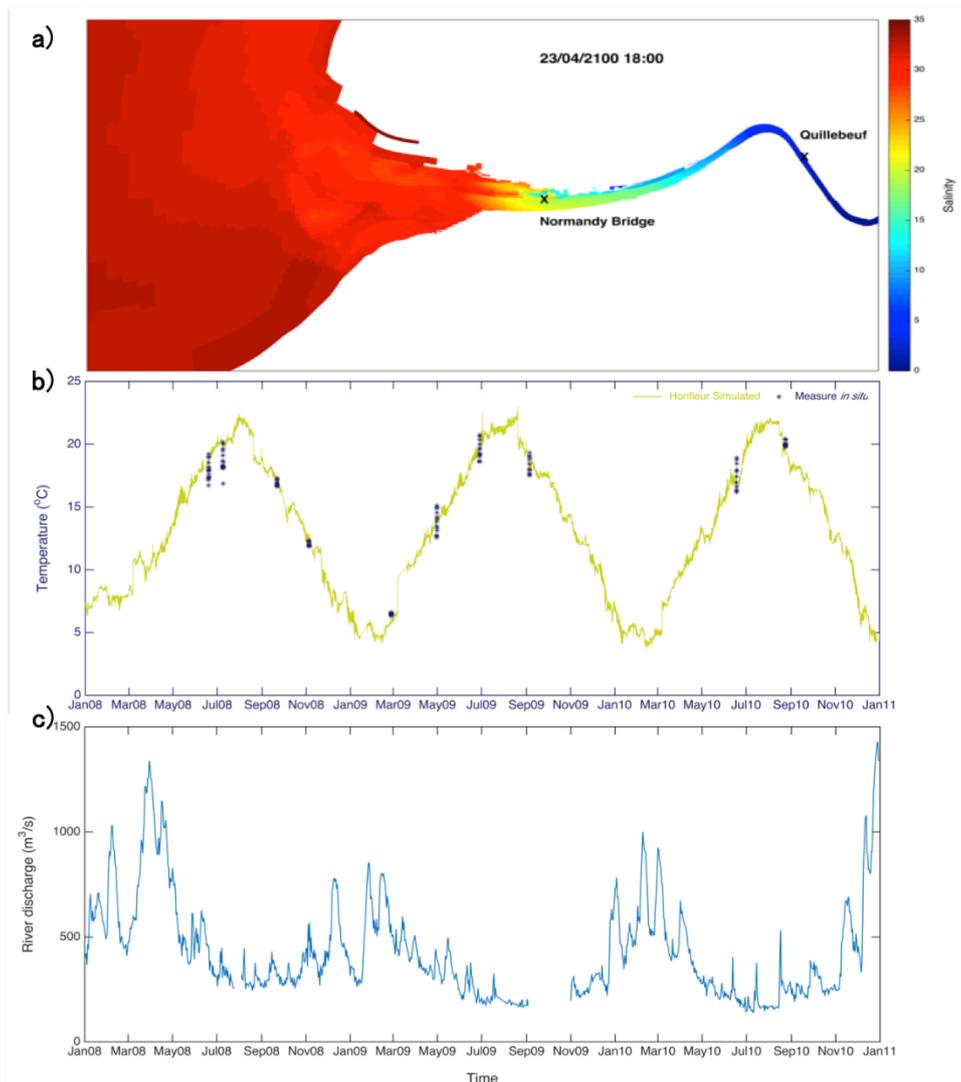
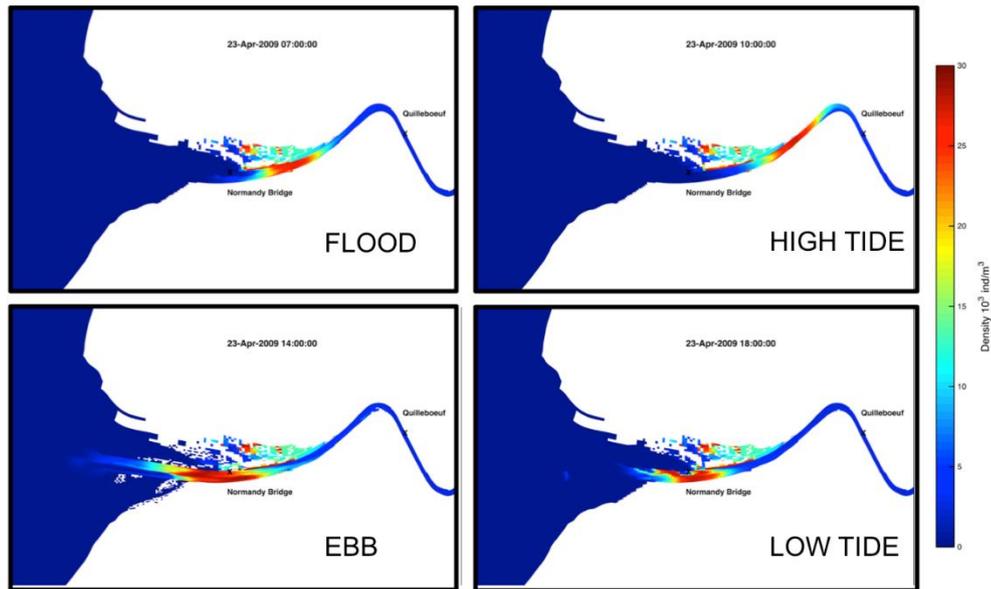


Figure 6. a) Exemple de données de salinité fournies par le modèle MARS3D (simulations réalisées par JP Lemoine, GIP SA). b) comparaison des données de températures simulées (ligne jaune) et celles mesurées au cours des campagnes d'échantillonnage conduites dans le cadre de projet Seine-Aval antérieurs (losange bleu). c) Evolution temporelle des valeurs du débit journalier mesuré à Poses entre 2008 et 2010.

1.2.2.2 Résultats

Nous avons pu simuler la distribution des densités au sein de l'estuaire de Seine sur trois ans avec une résolution temporelle à l'échelle de l'heure et ce pour les deux espèces. Ces résultats nous permettent d'étudier les variations de ces habitats à différentes échelles temporelles. Ainsi des comparaisons entre les groupes de stades allant de l'échelle de la marée (**Figure 7a**) à l'échelle interannuelle (**Figure 7b**) sont possibles et actuellement en cours de développement. Les premières analyses révèlent un fort effet des courants de marée sur l'étendue des habitats des différents stades (**Figure 7a**). Des années plus chaudes comme 2010 n'affectent pas fortement l'étendue de l'habitat mais plutôt la biomasse disponible pour les réseaux trophiques supérieurs (**Figure 7b**).

a.



b.

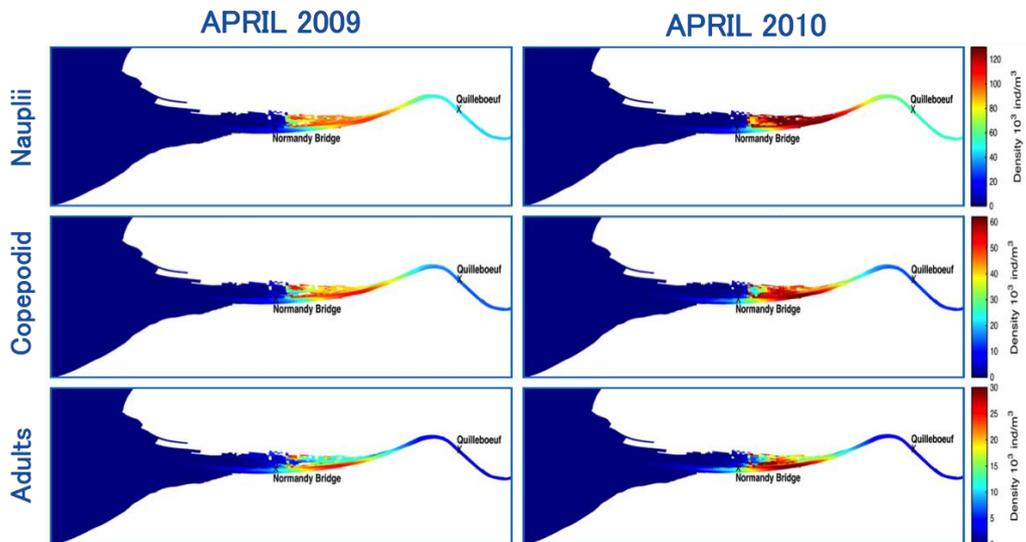


Figure 7. Variation de la densité d'*Eurytemora affinis* C5-adulte dans la couche profonde de l'estuaire de la Seine à l'échelle de la marée (a.). Variation interannuelle de la densité moyenne mensuelle de trois groupes de stades d'*E. affinis* dans la couche profonde de l'estuaire de la Seine (b.).

Sur la base des simulations, il est également possible d'obtenir une estimation de la biomasse moyenne mensuelle pour chaque groupe de stades à différents endroits de l'estuaire (Figure 8). Pour obtenir ces valeurs de biomasse, nous avons multiplié les données de densités, estimées via la combinaison des sorties MARS 3D, de la simulation de la température, et de nos équations de l'habitat potentiel, par les valeurs de poids sec moyen par groupe de stades. Ces données de poids sec sont issues de la littérature et plus particulièrement des mesures de Mouny (1998) et Gasparini (1997). La saisonnalité est très marquée pour l'ensemble des groupes de stades avec des biomasses importantes aux printemps et automne 2010.



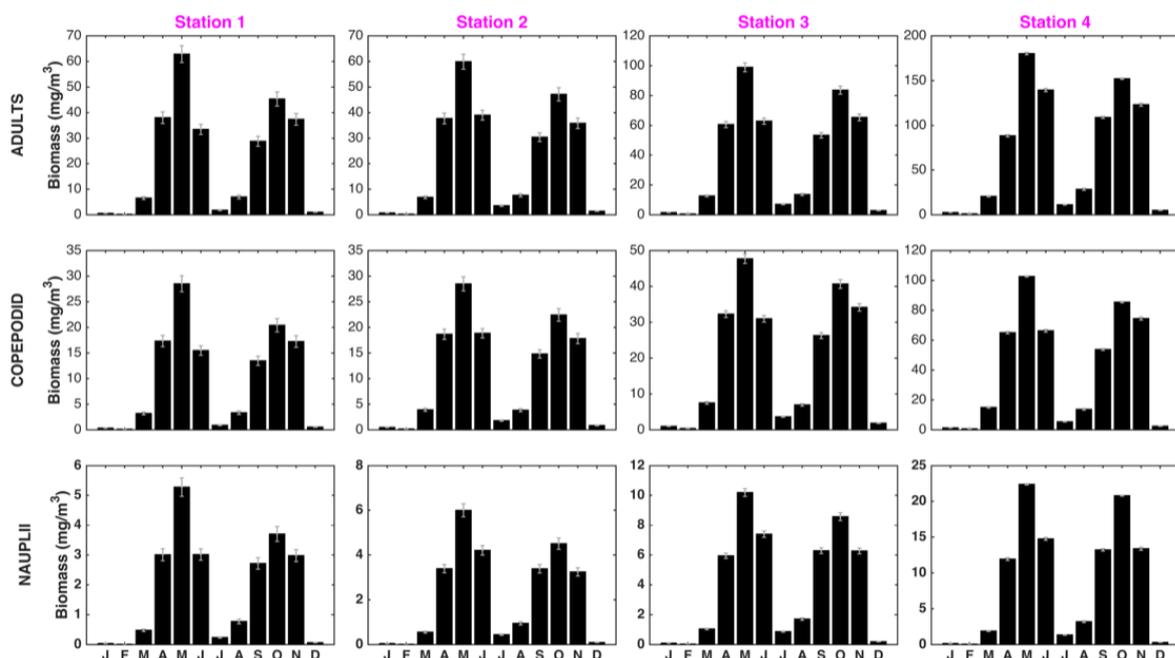
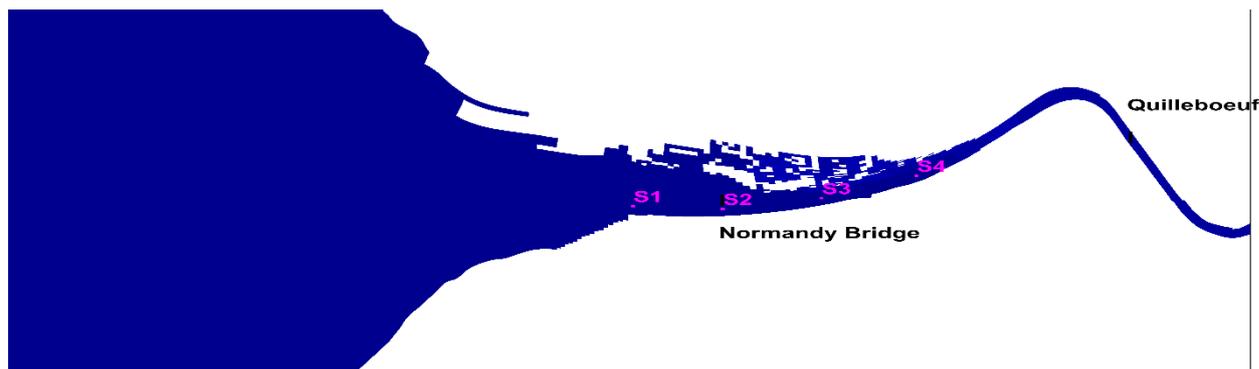


Figure 8. Variations mensuelles de la biomasse ($\text{mg de poids sec/m}^3$) d'*Eurytemora affinis* adultes (C5 & Adultes), juvéniles (C1-C4) et larvaires (N1-N6) dans la couche profonde à différents endroits de l'estuaire de Seine (i.e. Station) au cours de 2010. La localisation des points d'échantillonnage virtuels (en rose) est présentée sur la carte (S1 : Station 1, etc.).

Dans l'état actuel, la comparaison inter-espèces (Figure 9) doit se faire avec beaucoup de précautions. Les résultats ne peuvent servir que de spéculations et nécessitent une amélioration de la caractérisation de l'équation (1) pour *Acartia* avec des données plus appropriées. Cependant, on peut dès à présent prédire un habitat d'*Acartia* situé plus en aval et plus restreint en comparaison avec celui d'*E. affinis*.

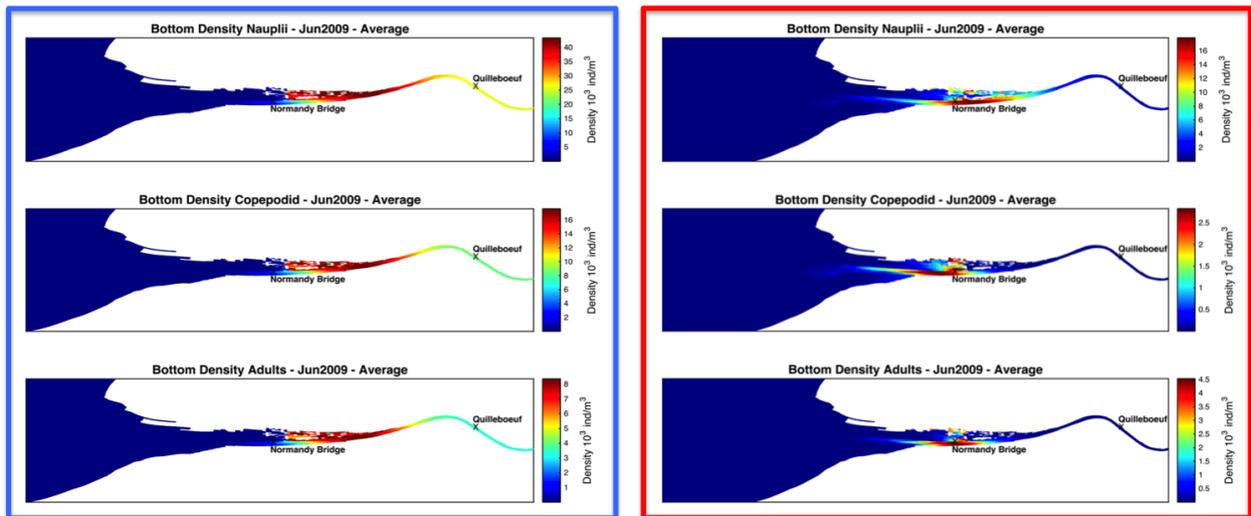


Figure 9. Comparaison de la distribution de trois groupes de stades d'*Eurytemora affinis* (encadré bleu) et d'*Acartia* sp. (encadré rouge) dans la couche profonde de l'estuaire de la Seine en Juillet 2009.

Le scénario prospectif révèle plusieurs aspects quant à l'évolution de l'habitat d'*E. affinis* :

- i. une apparition plus précoce du recrutement, d'environ une quinzaine de jours, se matérialisant par une densité plus importante au printemps en 2100 (**Figure 10**).
- ii. un étalement de l'habitat en amont de l'estuaire en accord avec la remontée de la salinité en amont (Ducharne et al., 2009).

Ces modifications spatio-temporelles peuvent grandement affecter, négativement ou positivement, l'ensemble du réseau trophique estuarien.

Ces résultats présentent de nouvelles informations sur la distribution des habitats du copépode clef de l'estuaire de la Seine qui pourront contribuer au développement de mesures de gestion adoptant une approche écosystémique.

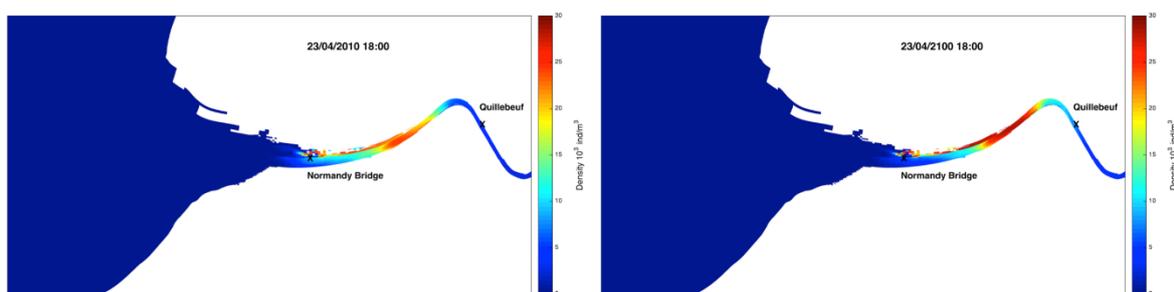


Figure 10. Exemple de cartes instantanées de la simulation comparant l'habitat fonctionnel des adultes d'*Eurytemora affinis* dans la couche profonde de l'estuaire de Seine en Avril 2010 (gauche) et 2100 (droite).



1.2.3 Utilisation des modèles d'habitat pour améliorer les modèles biogéochimiques et des réseaux trophiques

Cette modélisation de l'habitat fonctionnel d'*E. affinis* présentée ici se base sur la combinaison des sorties d'un modèle hydrodynamique avec des modèles d'habitat potentiel en terme de salinité et température pour différents groupes de stades d'*E. affinis*. Cette approche combinant deux types de modélisation peut s'élargir à d'autres types de modélisation ayant une plus grande échelle trophique. Les modèles dynamiques de fonctionnement biogéochimique tel que le modèle Eco-Mars peuvent bénéficier des sorties de notre modèle d'habitat fonctionnel. En effet, la Figure 8 a montré que nous pouvons facilement simuler des sorties en biomasse de différents stades (et classes de taille) du copépode *E. affinis*. En absence de suivi régulier du mésozooplancton dans l'estuaire Aval de la Seine, notre approche de modélisation pourrait au moins donner des ordres de grandeur de la variabilité spatio-temporelle de la biomasse des principaux copépodes. A noter que les modèles de type NPZD sont basés sur des formules fonctionnelles simples qui négligent d'important feedback associés au contrôle de la dynamique du plancton. Notamment une biomasse de méso-zooplancton exprimée en azote et calculée par un modèle NPZ ne peut représenter de façon adéquate les différentes conditions de nourriture pour différents prédateurs et inversement les différentes conditions de prédation pour les niveaux trophiques inférieures (Robinson and Brink 2005). Souvent ces modèles de type NPZ ne prennent pas en compte les différents stades de développement et par conséquent la différence de prédation exercée par chacun de ces groupes. Des nauplii, bien que représentant une proportion importante de la biomasse, ont une consommation moins importante que les stades plus avancés. Or, notre approche de modélisation des habitats fonctionnels pourrait s'enrichir dans le futur en ajoutant par exemple d'autres facteurs externes comme la turbulence (voir tâche 5) et/ou des descripteurs de la nourriture disponible (quantité et qualité).

La prise en considération des structures en taille ou en stades du méso-zooplancton représente une tâche *sine qua none* pour une description quantitative de la dynamique de population du zooplancton permettant une représentation plus précise de la pression de prédation sur les niveaux trophiques inférieurs mais aussi de la disponibilité de nourriture pour les niveaux trophique supérieurs.

La pression de prédation incluse dans un modèle type NPZD peut se voir fortement améliorée (estimée avec plus de précisions) en intégrant les résultats de notre modèle d'habitat fonctionnel. Il serait intéressant de tester la conséquence de prise en considération d'un différentiel de prédation sur, par exemple, l'estimation pics estivaux de chlorophylle qui est difficile à simuler (Rapport SA NEREIS 2012).

1.2.4 Conclusion

Le travail de modélisation de l'habitat fonctionnel des copépodes de l'estuaire de Seine a vu le développement d'équations permettant de définir la densité de trois groupes de stades du copépode euryhalin *Eurytemora affinis* et du copépode polyhalin *Acartia sp.* Combiné avec les sorties du model MARS 3D fournissant la variabilité spatiale de la salinité au sein de l'estuaire, ces équations nous permettent d'estimer l'habitat fonctionnel de *E. affinis* dans l'estuaire de Seine. Cette combinaison entre équations et sortie de modèle hydrodynamique constitue un pas important vers l'étude rétrospective et prospective de l'habitat fonctionnel d'espèces clés de l'estuaire de Seine. La projection des habitats est prometteuse ; mais elle doit être explorée en prenant en compte les capacités d'adaptation des copépodes révélées en Tâche 2. En effet, il est possible d'avoir des modifications de la réponse fonctionnelle à la température et



salinité (comme celles définies en Tache 3), et les effets de ces mécanismes adaptatifs sur l'évolution des habitats fonctionnels restent encore à être déterminés. Enfin, il semble important d'indiquer que, dans leurs états actuels, les sorties du modèle d'habitat fonctionnel ne peuvent pas être utilisées pour définir des mesures de conservation. Bien que présentant un intérêt particulier pour la compréhension des processus et mécanismes sous-jacents à la réponse d'une ou plusieurs espèces au changement d'habitat, ces modèles sont encore trop simplifiés. L'absence d'interaction avec le reste du réseau trophique, par exemple, peut amener à avoir des réponses totalement différentes. Une possibilité pour parer à cela, serait de coupler les résultats des modèles habitats fonctionnels avec un modèle trophique. Dans ce cas les sorties du modèle d'habitat pourrait être utilisées pour mieux paramétriser et calibrer le modèle du réseau trophique. D'une façon générale, disposer de plusieurs approches de modélisation complémentaires et assurer leur interaction peut être très bénéfique pour la communauté du GIP Seine-Aval (volet recherche mais également le développement/enrichissement d'outils opérationnels).

1.3 Effets de la température, la salinité et l'acclimatation sur la plasticité et la fitness du copépode *Eurytemora affinis* : approche expérimentale.

Dans le cadre du projet ZOOSEINE (Seine-Aval 4), nous avons mis au point un protocole multi-génération pour suivre les effets d'une augmentation de la température et de la salinité (**scénario climatique**) sur la plasticité du copépode *E. affinis*. Ce protocole mis au point est unique à l'heure actuelle et nous avons pu suivre au total **55 générations** d'*E. affinis* de l'estuaire de la Seine (3 températures 7, 20 et 24°C et deux salinités 15 et 25). Les résultats obtenus lors des 10 dernières générations de chaque expérience ont été analysés d'une façon exhaustive (morphologie, fécondité, traits de cycle de vie) dans le cadre de la thèse de doctorat d'Anissa Ben Radhia – Souissi (2010). De même une archive de toutes les photos des femelles ovigères d'*E. affinis* a été constituée. Dans le cadre de ZOOGLOBAL nous avons voulu compléter cette base de données en effectuant des mesures complémentaires (indice lipidique à partir de l'archive des images) mais surtout de nouvelles analyses de l'ensemble des données.

Afin de comprendre les réponses individuelles et populationnelles d'un organisme aquatique face à une augmentation de la température, nous avons étudié quelques paramètres clés du cycle de vie du copépode estuarien *E. affinis* sur plusieurs générations. La population a été, d'abord, acclimatée à une température estivale (20°C) pendant 16 à 17 générations avant de tester l'effet d'une augmentation de température (24°C) simulant le scénario d'un réchauffement climatique de +4°C. Les expériences ont été conduites sous deux salinités, une considérée optimale de 15 et une considérée stressante de 25. Nous avons aussi étudié l'effet d'un fort choc thermique de + 17°C sur une population d'*E. affinis* acclimatée à une faible température de 7°C et une salinité 15. L'effet d'une augmentation de la température a été étudié pendant 5 générations successives dans les deux scénarios d'étude. Le projet ZOOGLOBAL a permis de valoriser scientifiquement ces acquis expérimentaux. Nous illustrons deux résultats majeurs issues de deux publications récentes (Souissi et al., 2016a,b). La première valorisation consiste à quantifier la perte de la fitness du copépode *E. affinis* face à un scénario de changement climatique. Ainsi nous avons acclimaté au laboratoire la population d'*E. affinis* de la Seine durant plusieurs générations (>15) à la limite thermique



supérieure de la population de 20°C (à partir de laquelle les densités chutent) et ceci à deux salinité 15 et 25. Il est connu que l'effet de la température dû au changement climatique sera plus marqué au niveau de la gamme thermique supérieure de la tolérance des espèces ('upper thermal limit'). Mais comme l'augmentation de la température devrait se faire d'une façon progressive, nous avons proposé un protocole multi-générationnel approprié. Ceci nous a permis de quantifier d'une façon fiable la perte de la fitness de ce copépode face à un scénario climatique d'augmentation de température de +4°C avec ou sans augmentation de la salinité.

La **Figure 11** modifiée d'après Souissi et al. (2016a) montre que la fitness du copépode *E. affinis* de l'estuaire de la Seine est nettement plus affectée par une augmentation de la température que par une augmentation de la salinité. A cette température prédite de 24°C (scénario +4°C) la fécondité moyenne des femelles observée durant 5 générations successives diminue significativement. Cette diminution est corrélée positivement avec la diminution de la taille des femelles. Il semblerait que ce copépode ajuste surtout sa fécondité et pas forcément sa survie moyenne qui reste quasiment constante tout au long du suivi à 20°C et 24°C (**Figure 11**). Néanmoins, nous pouvons constater que la variance autour de cette réponse moyenne est différente entre 20°C et 24°C. La diminution de la variance à 24°C réduit également la plasticité de l'espèce.

Ces résultats expérimentaux offrent des quantifications précieuses pour intégrer ces données dans une approche de modélisation avec un scénario de changement climatique. Dans l'estuaire de la Seine ; l'habitat actuel du copépode *E. affinis* subirait un réchauffement mais également une salinisation liée à l'augmentation du niveau de la mer et/ou la diminution des débits. La quantification de la perte de la fitness de la population d'*E. affinis* pourrait être utilisée dans des scénarios climatiques pour compléter l'étude prospective basée sur l'approche SIG habitats fonctionnels développée en Figure 10.

Dans ces conditions futures, le copépode *E. affinis* caractérisé par une grande plasticité physiologique et des capacités adaptatives remarquables observées au bout de quelques générations (micro-évolution) pourrait tenter de changer son habitat en migrant vers l'amont. Ce pattern de colonisation de l'amont de l'estuaire de l'Escaut et du changement de l'habitat de l'espèce a été démontré dans le cadre de la thèse de Sophie Chambord (Chambord et al., 2016). Le suivi à long-terme de l'estuaire de l'Escaut dans le cadre du programme OMES a permis de montrer que l'installation d'*E. affinis* en amont de l'Escaut favorisée par l'amélioration de la qualité de l'eau et des conditions trophiques (phytoplancton) favorables, s'est accompagnée par un décalage de l'optimum thermal apparent (observé *in situ*) vers des températures plus élevées. Ceci nous incite à bien intégrer 3 volets importants pour tester des scénarios futurs de la réorganisation du réseau trophique planctonique (phytoplancton et zooplancton) dans l'estuaire amont de la Seine : i) hydrodynamisme, ii) qualité de l'eau et iii) disponibilité du phytoplancton.



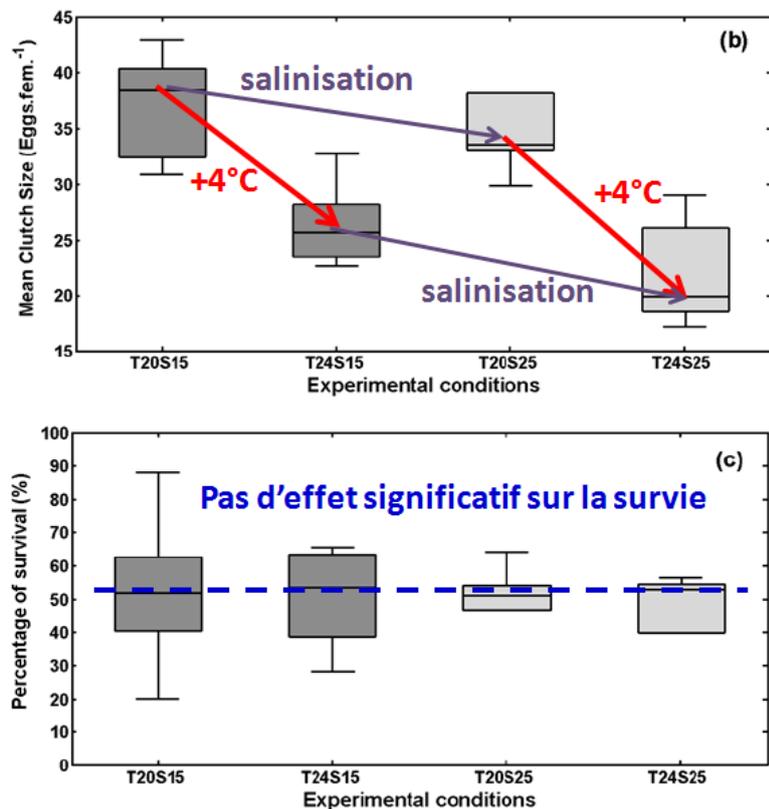


Figure 11. Les effets d'une augmentation de la température et/ou la salinité sur la fécondité moyenne (en haut) et la survie moyenne (en bas) de la population d'*Eurytemora affinis* de l'estuaire de la Seine. La moyenne est obtenue sur plusieurs générations (au moins 5) dans chaque condition expérimentale. TXXSYY représente la température XX°C et la salinité YY. Les copépodes ont été acclimatés durant plusieurs générations (~15) à la température 20°C et les deux salinités 15 et 20 avant d'appliquer le scénario climatique de +4°C. La figure a été modifiée d'après Souissi et al. (2016a).

Le premier travail de Souissi et al. (2016a) s'est focalisé sur le scénario climatique et la période estivale très critique pour le copépode *E. affinis*. Mais une deuxième période critique dans le déroulement du cycle de vie de ce copépode correspond à la transition entre les conditions de l'hiver et le printemps. En effet, nous avons démontré au cours des campagnes Euryprod, réalisées en 2005, qu'une anomalie négative de la température observée à la fin de l'hiver dans la Seine a affecté négativement la population d'*E. affinis* au cours de l'année 2005 (Devreker et al., 2010). Par conséquent, un suivi durant plusieurs générations réalisé au laboratoire à faible température (7°C) a déjà permis de détecter pour la première fois le phénomène d'intersexualité chez un copépode observé dans une culture au laboratoire sans présence de contaminants (Souissi et al., 2010). La ré-analyse de la grande archive d'images de femelles de copépodes acquises au long des expérimentations à long-terme (plusieurs générations) réalisées à 7°C, 20°C et 24°C a permis de démontrer que dans les conditions hivernales (7°C) et en présence de nourriture abondante et de bonne qualité, les femelles ovigères peuvent atteindre de très grandes tailles et surtout accumuler des réserves lipidiques importantes (**Figure 12**). Cette synthèse a confirmé l'importance de la qualité de la nourriture (et l'habitat pélagique en général) dans cette phase critique de transition entre l'hiver et le printemps.

Nous avons démontré que la qualité des générations suivantes, même transférées dans des conditions ultra stressantes (passage de 7°C à 24°C directement) va dépendre de la qualité du stock maternel à la fin de l'hiver. En effet, la variation saisonnière de la température de l'eau dans la Seine reste favorable au développement d'*E. affinis* dont son activité de reproduction a été observée tout au long de l'année. Mais nous avons remarqué une différence nette entre la qualité des femelles ovigères à la sortie de l'hiver (mois février-mars) entre les années (données non publiées). Ceci offre un excellent indicateur morphologique que nous essayons de coupler à des biomarqueurs biochimiques développés



par l'équipe du Havre (UMR SEBIO) dans le cadre du projet ECOTONES (SA 5) qui ne se focalise pas exclusivement sur cette période critique.

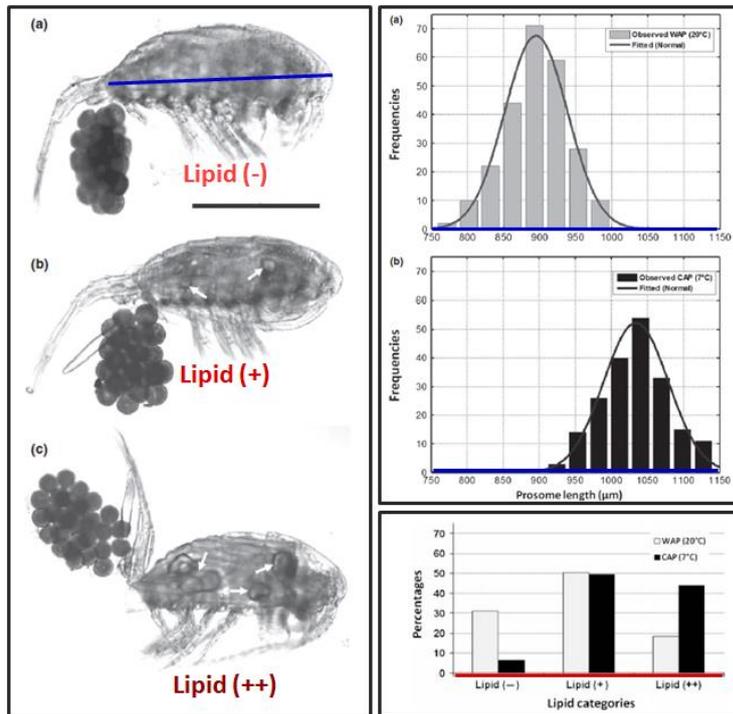


Figure 12. Photos à gauche illustrent les trois catégories de femelles d'*E. affinis* selon l'absence (Lipid (-)) ou la présence de gouttelettes lipidiques visibles par imagerie optique classique. Selon la quantité des réserves lipidiques deux classes ont été considérées : Lipid (+) et Lipid (++) . Les histogrammes en haut montrent la distribution de la taille (longueur du prosome montré en bleu au niveau de la femelle Lipid (-)) des femelles à 20°C (histogramme gris) et à 7°C (histogramme noir). Les données de tailles cumulées sur plusieurs générations ont été parfaitement ajustées par une loi Gaussienne. Ceci a permis d'obtenir la distribution de probabilité de la taille à chaque température. La figure en bas montre les pourcentages des 3 classes lipidiques observés chez la population acclimatée à faible température 7°C (noir) et la population acclimatée à 20°C (gris clair). Ces figures ont été compilées et modifiées d'après Souissi et al. (2016b).

Ainsi tester des scénarios futurs de restauration écologique et/ou de changement climatique devrait intégrer la qualité du milieu et la disponibilité de la nourriture dans les moments clés du déroulement du cycle de vie de l'espèce *E. affinis*, à la fin de l'hiver-début du printemps et durant l'été quand la température est maximale.

2 Effets des facteurs naturels et de la qualité de l'eau sur la dynamique et le rôle trophique du zooplancton

2.1 Introduction

La modélisation des niches des copépodes dominants dans l'estuaire de la Seine nécessite des données obtenues par des échantillonnages à haute fréquence et à plusieurs profondeurs (cf. II.1.). De tels efforts d'échantillonnage n'étant pas praticables en routine ou dans le cadre des projets de recherche actuellement financés par le GIP SA, il s'agit d'optimiser la stratégie d'échantillonnage afin d'obtenir des résultats les plus représentatifs possibles des abondances et de la composition de la communauté zooplanctonique dans l'estuaire de la Seine. Ce volet du projet ZOOGLOBAL a donc considéré des questions pratiques concernant l'optimisation de l'échantillonnage concernant la variabilité des résultats obtenues selon la stratégie d'échantillonnage appliquée (profondeur, phase de la marée..) Le zooplancton représente un lien important entre les niveaux en bas du réseau trophique pélagique constitués par le phytoplancton et le détritus et les niveaux trophiques supérieurs tel que l'hyperbenthos et (larves de) poissons. Le rôle trophique du zooplancton n'a jusqu'à

présent pas été quantifié dans l'estuaire de la Seine. Etant donné que même dans des milieux estuariens, ou la matière en suspension est dominée par le détrit ; beaucoup d'organismes zooplanctoniques, comme le copépode *Eurytemora affinis*, sont capables de sélectionner du phytoplancton comme nourriture (Tackx et al., 2003), une attention particulière a été portée au broutage *sensu stricto* donc à l'ingestion de phytoplancton vivant d'*E. affinis* dans le milieu naturel.

2.2 Suivi *in situ* du zooplancton dans la zone de gradient de salinité

2.2.1 Rappel historique et présentation de la problématique

L'abondance du zooplancton dans la seine a été suivie entre Honfleur et Caudebec avant les années 2000 (Mouny1998, Mouny et Dauvin, 2002) à des salinités en surface entre 21 et 0. Ils ont observé des abondances de copépodes calanoides (*in casu Eurytemora affinis*) très élevées (jusqu'à 160 individus/L) dans la zone entre 0.5 and 5.0 de salinité. Akopian (2002) a étudié les communautés de zooplancton à partir du réservoir de la Marne jusqu'à l'embouchure de la Seine. Les résultats, rapportés en biomasse, montrent une biomasse d'organismes zooplanctoniques maximale entre PK 213 et 163, donc en amont de l'influence saline. Devreker (2007) et Souissi et Devreker (2012) ont étudié les variations d'abondance et de composition des communautés zooplanctonique à hauteur du pont de Normandie au printemps 2004 et durant l'année 2005. Ils ont observé une communauté fortement dominée par *E. affinis*, avec des abondances totales allant jusqu'à 700 individus par litre, et jusqu'à 80 ind. L⁻¹ pour les *E. affinis* adultes et C5. Une importante observation est que ce copépode se concentre vers le fond pendant la phase de marée descendante ce qui peut amener à des sous-estimations des abondances par un échantillonnage en surface (Devreker et al., 2008). Dans le projet ZOOSEINE (Sein-Aval 4) nous avons quantifié l'abondance et la composition des populations de zooplancton entre le pont de Normandie et la Bouille à différentes saisons. Ces résultats obtenus en sub-surface ont montré une plus grande abondance et diversité vers l'amont que l'aval, mais de façon générale, les abondances étaient faibles comparées à celle des autres études mentionnées avant et à celles observé dans l'estuaire de l'Escaut : par exemple une abondance maximale pour *E. affinis* de 4 individus/L.

La comparaison des résultats de ces différentes études était difficile à cause de la diversité de méthodes d'échantillonnage utilisées. : trait oblique avec un filet de 200 µm de maille (Mouny et al., 2002), bouteille Niskin (5L) combiné avec filet de 40 µm de maille, échantillons pris à 1 m sous la surface et à 1 m au-dessus le fond (Devreker et al., 2008 ; 2010) ; échantillonnage au seau (50 L) en surface, 50 µm de maille (Souissi et al., 2011 ; rapport du projet ZOOSEINE; données non publiées de ZOOSEINE).

Au cours du projet ZOOGLOBAL, nous avons comparé différentes méthodes d'échantillonnage de zooplancton, faisables pendant des campagnes multi-projets telles que celles effectuées au cours du SA 5. Un filet de petite maille (50 µm) a l'avantage de retenir plus d'organismes de petite taille (nauplii de copépodes, par exemple), mais se colmate vite, limitant le volume d'eau qui peut être filtré pendant un échantillonnage. Donc pour des organismes de plus grande taille, moins abondants, il peut être intéressant d'utiliser un filet à 200 µm et filtrer des volumes d'eau plus importants, afin d'obtenir des échantillons plus représentatifs. En ce qui concerne la profondeur d'échantillonnage, Devreker et al (2008) ont démontré qu'en Seine, à la hauteur du pont de Normandie, la population d'*E. affinis*, copépode dominant au printemps, se trouve essentiellement près du fond pendant la phase de jusant.



Mais, il est difficile d'échantillonner en profondeur pendant des campagnes de routine et/ou multidisciplinaires en milieu estuarien. La plupart du temps, le bateau reste sur place à une station, ce qui amène une grande dérive de la pompe (ou le tuyau) avec le courant et donc la profondeur envisagée n'est souvent pas atteinte. Il est donc intéressant de tester dans quelle mesure les échantillonnages en profondeur sont nécessaires afin d'obtenir des estimations réalistes des abondances zooplanctoniques. Ainsi, le suivi du zooplancton dans l'estuaire de l'Escaut dans le cadre du projet OMES se fait depuis 1996 en surface. Afin de faciliter la comparaison, entre les deux estuaires, il est également intéressant de tester la même procédure (filet 50 µm, 50 l en sub-surface) en Seine et en Escaut.

2.2.2 Matériel et méthodes

2.2.2.1 Les différentes approches d'échantillonnage :

Une première série de 5 échantillonnages a été réalisée à partir du bord au pied du pont de Tancarville entre le 9 et le 15 avril 2014. 50 L d'eau en sub-surface ont été prélevés au seau et filtrés sur un filet à maille 50 µm.

Des prélèvements ont été faits pendant deux campagnes en bateau, en avril et septembre 2015. Les stations échantillonnées sont : Honfleur, Fatouville, Tancarville et Caudebec-en-Caux. Les échantillonnages ont été réalisés à différentes phases de la marée : après basse mer, avant pleine mer, après pleine mer et avant basse mer. A chaque station, 50 L ont été pris avec une pompe en sub-surface, filtrés à travers 50 µm et 200 L ont été pris avec la même pompe, le plus près possible du fond, et filtrés sur 150 µm. Au total 107 échantillons ont été pris à partir du bateau. Le zooplancton récolté a été mis dans des pots en plastique et fixé au formol (4% concentration finale).

A chaque échantillonnage, les facteurs physico-chimiques de l'eau (température, pH, salinité, conductivité, concentration en oxygène dissous) ont été enregistrés à l'aide d'une sonde multi-paramètres. La matière en suspension (MES) est également échantillonnée pour en quantifier la composition (MES totale, Matière Organique (MO) et composition de la communauté phytoplanctonique en terme de pigments). Pour le dosage de la MES et de la MO, des volumes d'eau échantillonnés sur les mêmes profondeurs que le zooplancton, sont filtrés sur des filtres Whatman GFC pré-pesés et gardés en glacière pour le transport au laboratoire. Pour le dosage des pigments, des volumes d'eau sont filtrés sur des filtres Whatman GF/C et mis dans de l'azote liquide pour le transport au laboratoire. Les volumes filtrés varient entre quelques dizaines et quelques centaines de mL, selon la concentration en MES.

2.2.2.2 Analyse en laboratoire

Au laboratoire, les échantillons de zooplancton sont colorés au rose Bengal et le volume des échantillons est ajusté à 150 mL. Des sous-échantillons de 20 à 60 mL (selon l'abondance) sont analysés sous loupe binoculaire à un grossissement de x90. Les copépodes sont déterminés au niveau calanoides, cyclopoïdes et harpacticoides. L'espèce *Eurytemora affinis* est distinguée avec un comptage de mâles, femelles et femelles ovigères. Pour tous les groupes de copépodes, les stades adultes et pré-adultes (C5) sont différenciés des premiers stades copépodites C1-C4. Les cladocères sont déterminés au genre, pour certains au niveau de l'espèce. Les nauplii de copépodes et les rotifères n'ont pas été comptés, mais sont présents dans les échantillons pris à 50 µm. Les cladocères sont déterminés au genre. Les filtres pré-pesés sont séchés à 60 °C pendant 24 h et pesés. La concentration en MES est calculée comme la différence entre le poids de l'échantillon et le filtre, en divisant par le



volume d'eau filtrée et exprimé en mg L⁻¹. Les mêmes filtres sont ensuite brûlés à 500 °C et repesés pour obtenir le poids et la concentration des cendres. La concentration en MO est calculée comme la MES moins la concentration des cendres et exprimée en mg L⁻¹.

Les concentrations du phytoplancton ont été mesurées en termes de pigments phytoplanctoniques quantifiés par HPLC. Les détails de la méthode HPLC sont donnés dans Majdi et al. (2012).

2.2.2.3 Analyse de données

L'influence de la marée fait qu'il est impossible de faire des vrais 'réplicas' d'échantillons de zooplancton en estuaire. Une analyse statistique ne donne quasi aucune différence significative entre les différentes méthodes d'échantillonnage (filets utilisés, profondeur ou station). Vu la diversité des situations, nous avons donc combiné les données de toutes les stations et ceci afin d'avoir une comparaison semi-quantitative permettant de répondre aux questions suivantes :

Sur la totalité des échantillons, combien de fois l'abondance en zooplancton (par groupe taxonomique et pour le zooplancton total)

- est supérieure en utilisant 200 L-150 µm qu'en utilisant 50 L-50 µm ?

- est supérieure en échantillonnant au fond qu'en surface ?

2.2.3 Résultats

2.2.3.1 Composition de la communauté zooplanctonique

Sur les 114 échantillonnages effectués (considérant toutes les stations et techniques d'échantillonnage confondues), l'abondance zooplanctonique moyenne était de 18582 (+/- 39688) individus m⁻³. 99,8 % des organismes étaient des copépodes, 0,2 % des cladocères. La communauté des copépodes, était constituée de 85,9 % de calanoides, 13,8 % d'harpacticoides et 0,3 % de cyclopoïdes. Au niveau des calanoides adultes et C5, *E. affinis* dominait fortement avec une contribution de 80,5 %.

2.2.3.2 Comparaison de volume filtré et maille de filet

La **Figure 13** montre le nombre de cas (en %) où l'échantillon de 200 L-150 µm a résulté en une abondance totale de copépodes (adultes et CV) et cladocères plus élevée (rouge) ou moins élevée (en bleu) que dans les échantillons de 50 L-50 µm. Uniquement pour la période d'avril et à la surface, l'échantillonnage de 200 L-150 µm présente une abondance supérieure à l'échantillonnage de 50 L-50 µm.



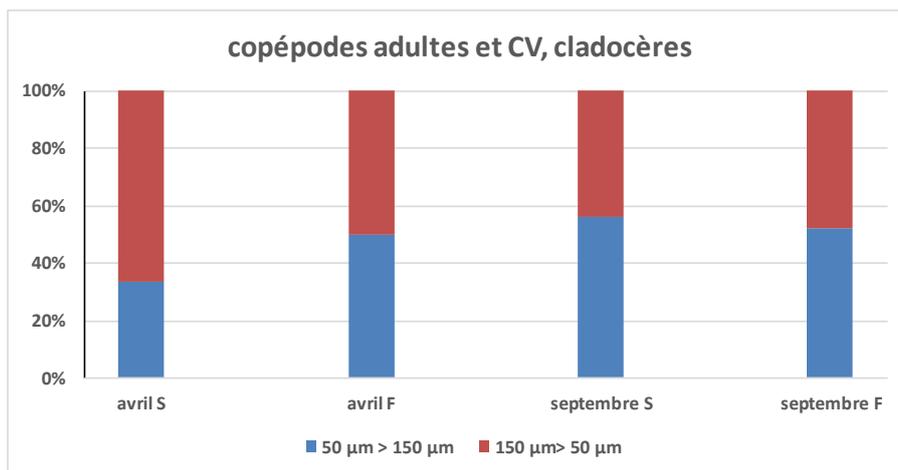


Figure 13. % de cas de résultats en abondance supérieure pour l'échantillonnage de 200 L à travers 150 µm et de 50 L à travers 50 µm, en avril et septembre 2015, en surface (S) et au fond (F) pour les stades adultes et C5 de copépodes et les cladocères. Total des 4 stations.

Les **Figures 14A-D** montrent que pour *E. affinis* adultes et C5, les deux méthodes d'échantillonnage donnent un ratio 150 µm/ 50 µm de 0 à 2,74 d'abondance obtenues en surface et de 0,06 à 4.00 en profondeur. En surface, 56 % des cas résultent en une abondance supérieure en échantillonnant avec le filet 150 µm à celle obtenue avec le filet de 50 µm. Pour les échantillonnages près du fond, 54 % des abondances obtenues sont plus élevées avec 200 L/150 µm qu'avec 50 L/50 µm. Il n'y a pas de tendance entre le rapport et l'abondance (considérée comme celle obtenue avec 150 µm ; Spearman-rank, $p > 0.05$).

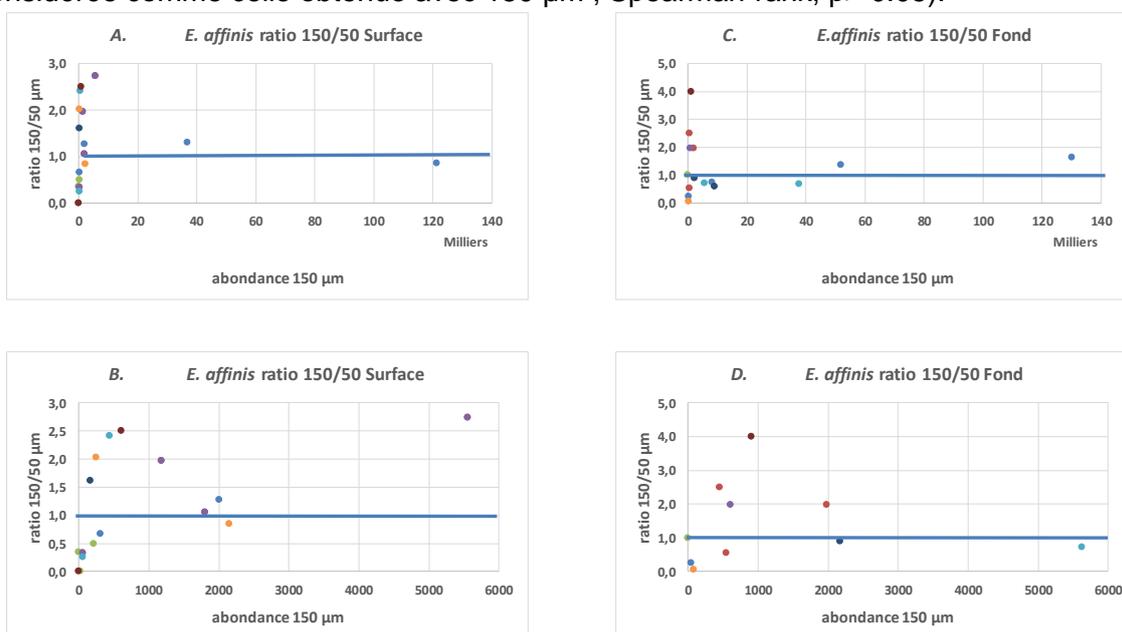


Figure 14. Rapport abondance *E. affinis* adultes et CV échantillonnés à 150 µm, 200 L et à 50 µm, 50 L en surface (A) et en profondeur (C). B et D : Zoom de A et C. Les différentes couleurs représentent les résultats obtenus à Honfleur en avril (bleu foncé) Honfleur en septembre (marron foncé), Fatouville avril (bleu clair), Fatouville septembre (orange), Tancarville avril (bleu), Tancarville septembre (marron), Caudebec avril (vert) et Caudebec septembre (bleu foncé) 2015.

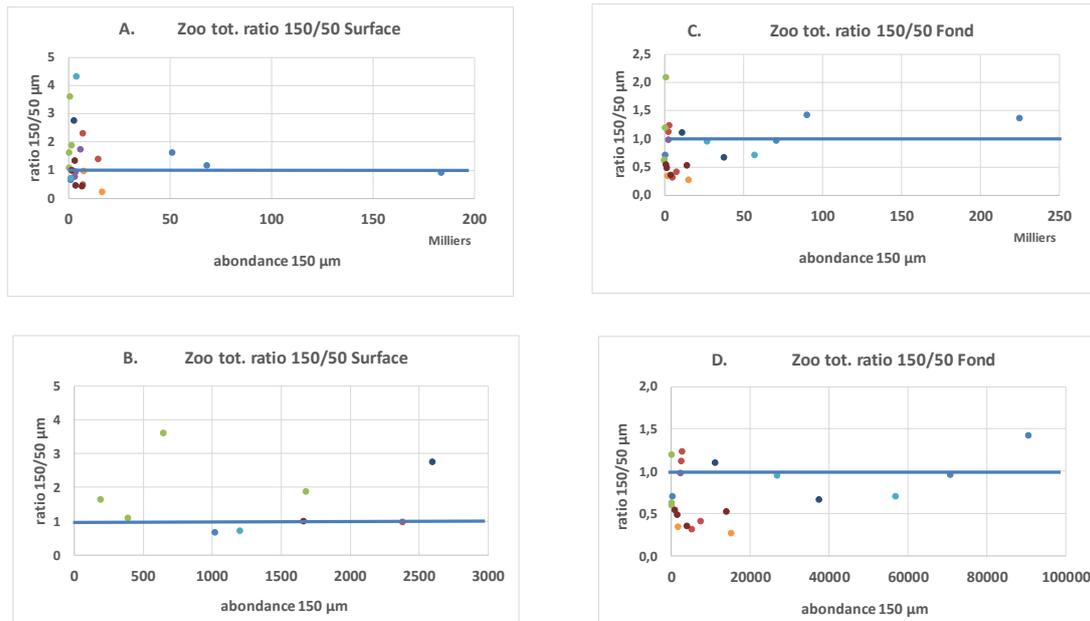


Figure 15. Rapport abondance zooplancton total échantillonné à 150 µm, 200 L et à 50 µm, 50 L en surface (A) et en profondeur (C). B et D : Zoom de A et C. Les différentes couleurs représentent les résultats obtenus à Honfleur en avril (bleu foncé) Honfleur en septembre (marron foncé), Fatouville en avril (bleu clair), Fatouville en septembre (orange), Tancarville en avril (bleu), Tancarville en septembre (marron), Caudebec en avril (vert) et Caudebec en septembre (bleu foncé) 2015.

Pour l'abondance du zooplancton total (considérant tous les taxa et stades, sauf nauplii de copépodes et rotifères ; **Figures 15A-D**), les rapports 150 µm/50 µm varient de 0,21 à 4,3 en surface et de 0,27 à 2,8 en profondeur. Le rapport 150/50 µm est > 1 dans 61 % des cas en surface, et dans 33 % des cas en profondeur. Ce dernier résultat est surtout dû à la présence d'harpacticoides, plutôt benthiques et de petite taille. Il n'y a pas de tendance entre le rapport et l'abondance (considérée comme celle obtenue avec 150 µm ; Spearman-rank, $p > 0.05$). Il n'y avait pas de différences significatives entre les résultats des deux méthodes considérant les échantillonnages avril et septembre ensemble par station (test Wilcoxon, $p > 0.05$).

2.2.3.3 Comparaison d'échantillonnage de surface et près du fond.

A cause des fortes vitesses de courant en septembre (coefficient de marée élevé), il a été impossible de se rapprocher des profondeurs d'échantillonnage de fond initialement réalisés lors de la campagne d'avril.

La **Figure 16A** montre que le rapport d'abondance de zooplancton « fond/surface » change avec le pourcentage de la profondeur auquel l'échantillonnage « fond » a pu être réalisé. Il s'agit en grande majorité de l'espèce *E. affinis*.

En avril, il a été possible d'échantillonner près du fond, grâce aux moindres vitesses de courant (points verts et bleus sur la **Figure 16**), ce qui n'a pas été le cas pour la période de septembre.



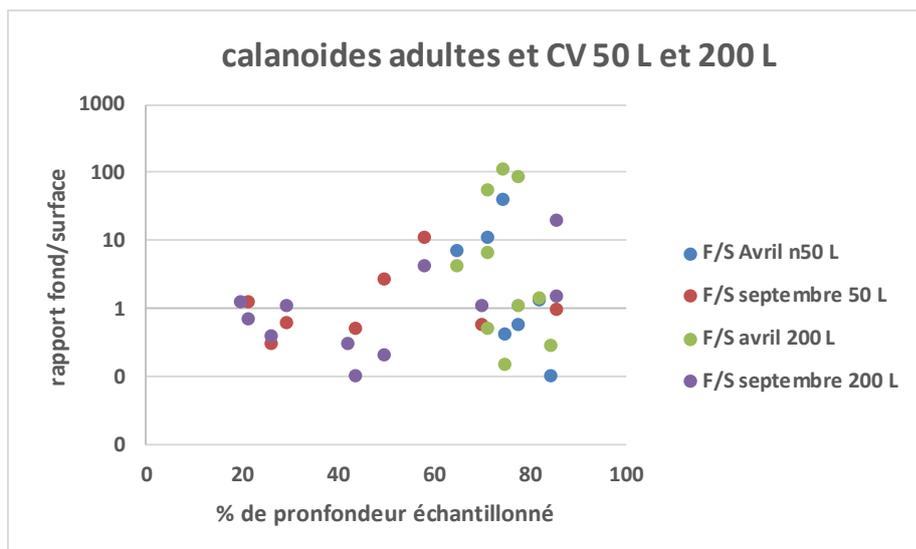


Figure 16. Rapport de l'abondance des calanoides adultes et C5 échantillonnés au fond par rapport à la surface (F/S) en fonction du % de la profondeur maximale à laquelle l'échantillonnage a eu lieu échantillonnée. Les deux méthodes de prélèvement (200 L-150µm et 50L-50 µm) sont considérées.

Jusqu'à 40 % de la profondeur échantillonnée, la majorité des abondances est supérieure en surface plutôt qu'au fond (rapport F/S < 1). Mais à partir de 50 % de la profondeur échantillonnée, le rapport F/S est > 1 dans plusieurs cas, mais pas systématiquement (**Figure 14 A,B**). Le rapport F/S >1 dans 54 % des cas où > 50 % de la profondeur a été échantillonnée. Le fait que le rapport F/S peut être important (jusqu'à 113), confirme les résultats de Devreker et al. (2008) qu'une majeure partie des copépodes adultes et C5 peut se retrouver près du fond de l'estuaire.

En cas de présence, les abondances d'*E. affinis* adultes et C5 observées en avril 2015 varient entre 15 et 140 700 ind. m⁻³, celles du zooplancton total entre 75 et 224 885 ind. m⁻³. Les abondances totales en septembre 2015 ne dépassaient pas les 80 000 ind. m⁻³. Les abondances observées en avril sont dans le même ordre de grandeur que celles observées par Devreker et al. (2008), et indiquent la grande variabilité. Une illustration de cette variabilité est donnée pour la station de Tancarville, par les échantillonnages 29 avril 2015 pendant différentes phases de marée, en utilisant le filet à 50 µm en surface. Nous avons observé de très fortes variations dans les abondances d'*E. affinis* adultes et C5 ainsi que le zooplancton total et ceci malgré que les faibles variations des conditions environnementales (température, salinité, O₂, pH). Les abondance minimales (450 ind./m³) et maximale (140700 ind./m³) d'*E. affinis* sont observées à des salinité de 0,2 et 0,3 respectivement. Dans cette zone de transition de la salinité, la conductivité semble être plus sensible aux changements des masses d'eau que la salinité. La concentration en MES semble, dans cet exemple, le seul facteur qui co-varie avec les abondances de zooplancton. Une analyse multi-variée de la totalité des données obtenues dans le cadre de cette campagne multidisciplinaire s'impose (travail en cours).



Tableau 2. Exemple de conditions physico-chimiques et d'abondances d'*E. affinis* adultes et C5 et de zooplancton total observées en surface (50 µm, 50 L), à Tancarville pendant différentes phases de marée. Echantillonnage le 29 avril 2015.

phase de marée	profondeur /max	Temp	sal	cond	O2	O2	pH	MES	E. affinis ad CV	zoo tot
		°C		mS/cm	mg/L	%		mg/L	ind/m ³	ind/m ³
Après basse mer	1m/8m	15,30	0,2	0,66	9,46	94,20	8,179	25,95	450	1550,00
Avant pleine mer	1m/9m	15,00	0,3	0,74	9,65	95,80	8,172	125,68	140700	204000,00
Après pleine mer	1m/10,8m	14,50	4,5	8,22	9,35	92,10	8,048	39,36	1575	31875,00
Avant basse mer	1m/7,3m	15,00	1,5	2,99	9,41	94,00	8,138	584,78	28125	59175,00

2.2.4 Conclusions

Il est clair que les abondances zooplanctoniques observées peuvent être très variables selon la méthode d'échantillonnage et la phase de la marée à laquelle l'échantillonnage a été effectué. Il est évident qu'une méthode « idéale » n'existe pas, d'autant plus que dans la pratique, les contraintes des campagnes d'échantillonnage sont multiples (conditions météorologiques, hydrologie, différents besoins des différents projets et d'autres facteurs). A priori, il nous semble le plus pratique d'utiliser la méthode de prélèvement des 50 L d'eau à travers un filet de 50 µm de maille, avec un échantillon en surface et un le plus proche possible du fond. Cette méthode garantit d'échantillonner de façon adéquate les petits organismes (jeunes stades copépodites, nauplii, rotifères et d'autres), ce qui n'est pas le cas avec un filet de 200 µm. Il est possible d'échantillonner près du fond même en conditions de courant fort, si on laisse le bateau dériver avec la marée. Tout dépend évidemment de la question posée et nous recommandons une concertation à ce sujet avec le GIP Seine-Aval et les équipes intéressés par les données du zooplancton dans le cadre du programme Seine-Aval. Au sein du projet SENTINELLES (Seine-Aval 6), nous envisageons des échantillonnages partiellement en parallèle avec les échantillons de zooplancton pris par le projet CAPES et PLASIC-Seine, à l'aide d'un trait oblique, ce qui permettra de mettre en complémentarité les données obtenues. Des propositions sur des stratégies d'échantillonnage des populations de zooplancton, combinées avec des expériences sur le rôle trophique du zooplancton, sont faites dans le paragraphe 3.3.

2.3 Activité trophique du zooplancton

2.3.1 Matériel et méthodes

2.3.1.1 Expériences d'incubation : estimation du broutage et sélectivité du copépode *E. affinis*

Les expériences de broutage ont été faites avec l'espèce dominante en aval de l'estuaire, le copépode calanoïde *E. affinis*.

Quatre expériences d'incubation ont été réalisées dans le laboratoire SEBIO au Havre en avril et septembre 2014 avec du zooplancton collecté à partir du bord au niveau du pont de Tancarville.

12 bouteilles sont remplies avec 900 mL d'eau naturelle de la Seine filtrée sur 150 µm pour enlever le méso-zooplancton. 4 bouteilles sont utilisées pour déterminer la concentration en

phytoplancton à t₀, dans 4 bouteilles 'broutage' 50 *E. affinis* adultes sont ajoutés et 4 bouteilles sans zooplancton ajouté servent de témoin. Les bouteilles broutage et témoin sont incubées sur un rotateur (2 rpm) pendant 24 h. La concentration de phytoplancton est quantifiée par analyse HPLC, ce qui permet de quantifier aussi bien la concentration en phytoplancton total (par la Chl_a) que des pigments marqueurs de certains taxons. L'intensité de broutage est mesurée par le taux de filtration (clearance rate; Frost, 1992), qui représente la pression de prédation sur chaque type de proie potentielle. Une analyse microscopique de la composition / abondance de la communauté phytoplanctonique dépasse les possibilités du projet ZOOGLOBAL.

Le taux de broutage (g), a été calculé comme :

$$g = \frac{1}{t} \ln \frac{Ct^*}{Czt} \quad (h^{-1})$$

(2)

Avec :

*Ct** : Concentration moyenne du pigment dans les bouteilles contrôle à la fin de l'expérience.

Czt : concentration du pigment dans chaque bouteille broutage.

t : durée d'incubation en h

Le taux de filtration (F), qui exprime la pression de prédation sur chaque pigment est calculé pour chaque bouteille broutage comme :

$$F = \left(\frac{g^*V}{N} \right) \quad (\text{mL individu}^{-1} \text{ h}^{-1})$$

(3)

Avec :

V : volume d'incubation (mL)

N : nombre d'individus de zooplancton incubés

Le taux de croissance moyen (k) du phytoplancton est calculé comme :

$$k^* = \frac{1}{t} \ln \frac{Ct^*}{Co^*} \quad (h^{-1})$$

(4)

Avec *Co**: concentration moyenne du pigment dans toutes les bouteilles au début de l'expérience.

Ces calculs ont été appliqués d'une part à la concentration en Chl_a, représentant la biomasse totale de phytoplancton et d'autre part, sur les concentrations des pigments marqueurs de groupes taxonomiques de phytoplancton. Les marqueurs quantifiés sont la Chl_c, la diadinoxanthine et la fucoxanthine, marqueurs des diatomées; l'alloxanthine, marqueur de Cryptophycées, et la lutéine, la violaxanthine et la Chl_b : marqueurs d'algues vertes. La zéaxanthine est souvent utilisée comme marqueur de Cyanophycées mais peut être aussi trouvée chez les Chlorophycées. Les valeurs de F plus élevées sur des pigments marqueurs d'un groupe que sur d'autres révèlent une sélectivité de broutage pour ce groupe. C'est-à-dire, ce groupe d'algues est consommé de façon disproportionnée (positive) au vue de sa biomasse (telle que détectée par les pigments marqueurs) dans le milieu.



2.3.1.2 Quantification des contenus stomacaux du copépode *E. affinis*

Du zooplancton a été collecté à hauteur du pont de Tancarville en 2014 et pendant les campagnes 2015 à l'aide d'un filet de 150 μm de vide de maille et congelé à l'azote liquide à bord. Ces échantillons sont préservés au laboratoire à $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$. 20 à 30 individus d'*E. affinis* adultes (avec distinction entre mâles et femelles) ont été isolés sous loupe binoculaire et mis dans de 98% méthanol + 2% acétate d'ammonium pour extraction des pigments du contenu digestif. La méthodologie HPLC est la même qu'utilisée pour le dosage des concentrations de pigments pendant les expériences d'incubation. A partir des contenus en chaque pigment (G_i ; ng ind.^{-1}), un taux d'ingestion (I_i ; $\text{ng ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$) peut être calculé en connaissant les temps de passage (t ; h). Le taux de filtration (CR_i ; $\text{ml ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$) est calculé en divisant le taux d'ingestion par la concentration du pigment concerné dans le milieu.

Afin d'extrapoler les données obtenues sur les adultes et C5 d'*E. affinis* vers la population des adultes et tous les stades copépodites (C1-C4), une série de conversions, résumées dans le schéma en **Figure 21** (voir section résultats) a été appliquée.

2.3.2 Résultats

2.3.2.1 Expériences d'incubation

La concentration en pigments marqueurs observée à Tancarville en avril 2014 (exemple en **Figure 17a**) a montré que les marqueurs de diatomées (Chlc, fucoxanthine, diadinoxanthine et diatoxanthine) étaient plus concentrés dans le milieu que les marqueurs d'algues vertes et de cryptophycées (luteine, alloxanthine). Les taux de filtration sont plus élevés sur les marqueurs de diatomées que sur les autres marqueurs (Mann-Whitney, $p < 0.05$). Les taux de filtration négatifs sur certains pigments marqueurs montrent une production de phytoplancton contenant ces marqueurs dans les bouteilles broutage par rapport aux témoins. Le cas des pheopigments (pheophorbide et pheophytine) peut s'expliquer par le passage du phytoplancton dans le tube digestif du zooplancton ou par du 'sloppy feeding' (destruction de phytoplancton non-ingéré). Le taux de filtration sur la Chla (donc sur la biomasse de phytoplancton totale) est de $0,250 \text{ mL ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Les résultats de l'expérience en septembre 2014 montrent de nouveau une dominance des marqueurs de diatomées dans l'eau ainsi que de matière végétale en état sénescence (pheophorbide, pheophytine) (**Figure 17b**) et des taux de filtration positifs uniquement sur ces marqueurs de diatomées. Il y a donc occasionnellement une sélection sur les diatomées par *E. affinis* adultes et C5. Le taux de filtration sur la Chla est de $0,250 \text{ ml ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$.



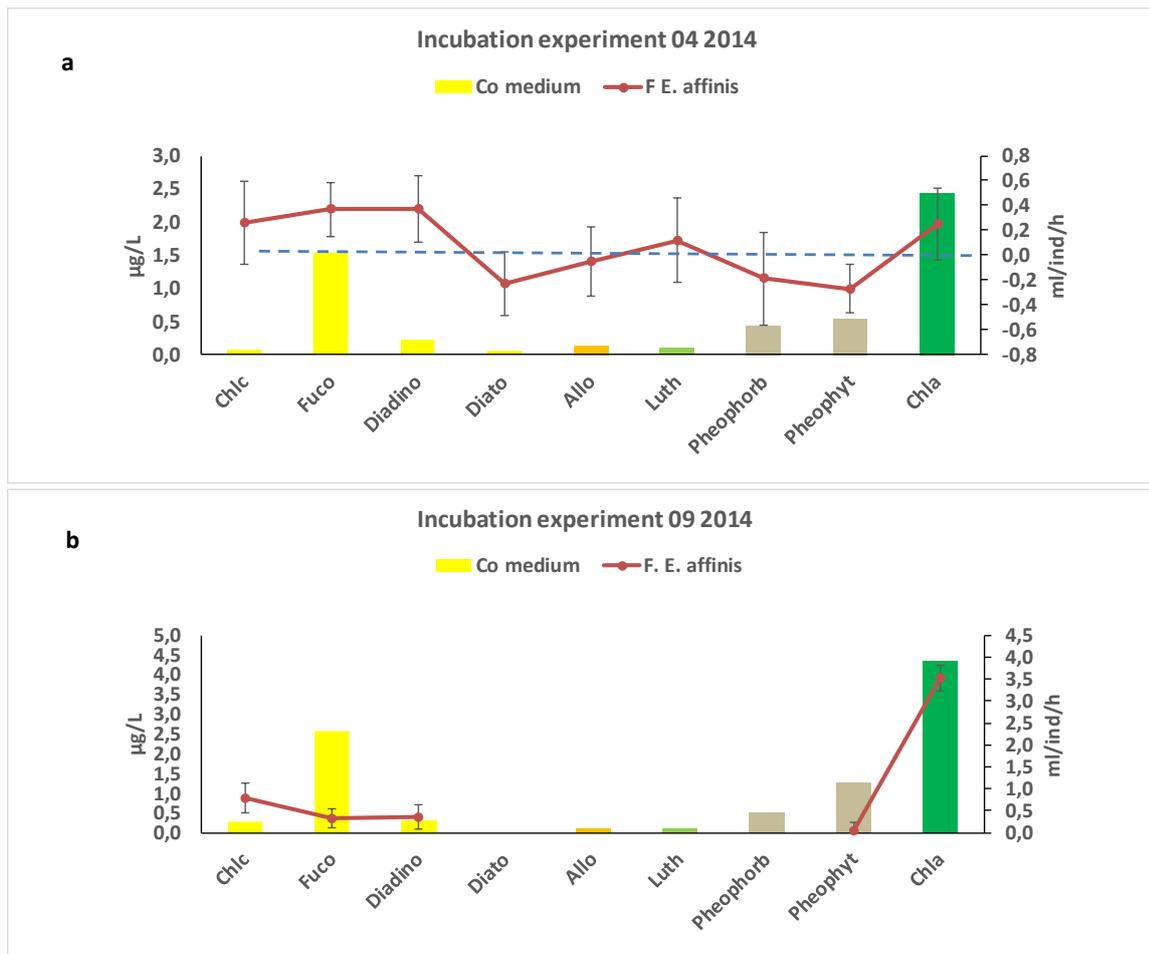


Figure 17. Exemple de résultats d'expériences d'incubation à Tancarville en avril (a) et septembre (b) 2014. Concentration des pigments marqueurs et de Chla dans le milieu (barres, axe de gauche) et taux de filtration (courbe rouge; axe de droite) mesuré pour *E. affinis* adultes et C5. Code couleur pigments marqueurs : jaune et orange : diatomées, bleu : algues vertes, vert : cryptophytes, brun : produits de dégradation de la Chla. La Chla représente la biomasse phytoplanctonique totale.

Le microzooplancton $50 < 150 \mu\text{m}$ en avril (**Figure 18a**) montre une activité de broutage sur tous les pigments marqueurs, avec des valeurs plus élevées sur la Chlc (marqueur diatomées) et les pheopigments. Le taux de filtration sur la Chla est de $18,85 \text{ ml L}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Au mois de septembre (**Figure 18b**), le microzooplancton montre un taux de filtration positif uniquement sur la pheophorbide. Les taux de filtration sur d'autres pigments marqueurs (marqueurs de diatomées) ainsi que sur la Chla sont négatifs. Ces taux de filtration négatifs illustrent un problème rencontré occasionnellement dans les expériences d'incubation, qui sera commenté en discussion.

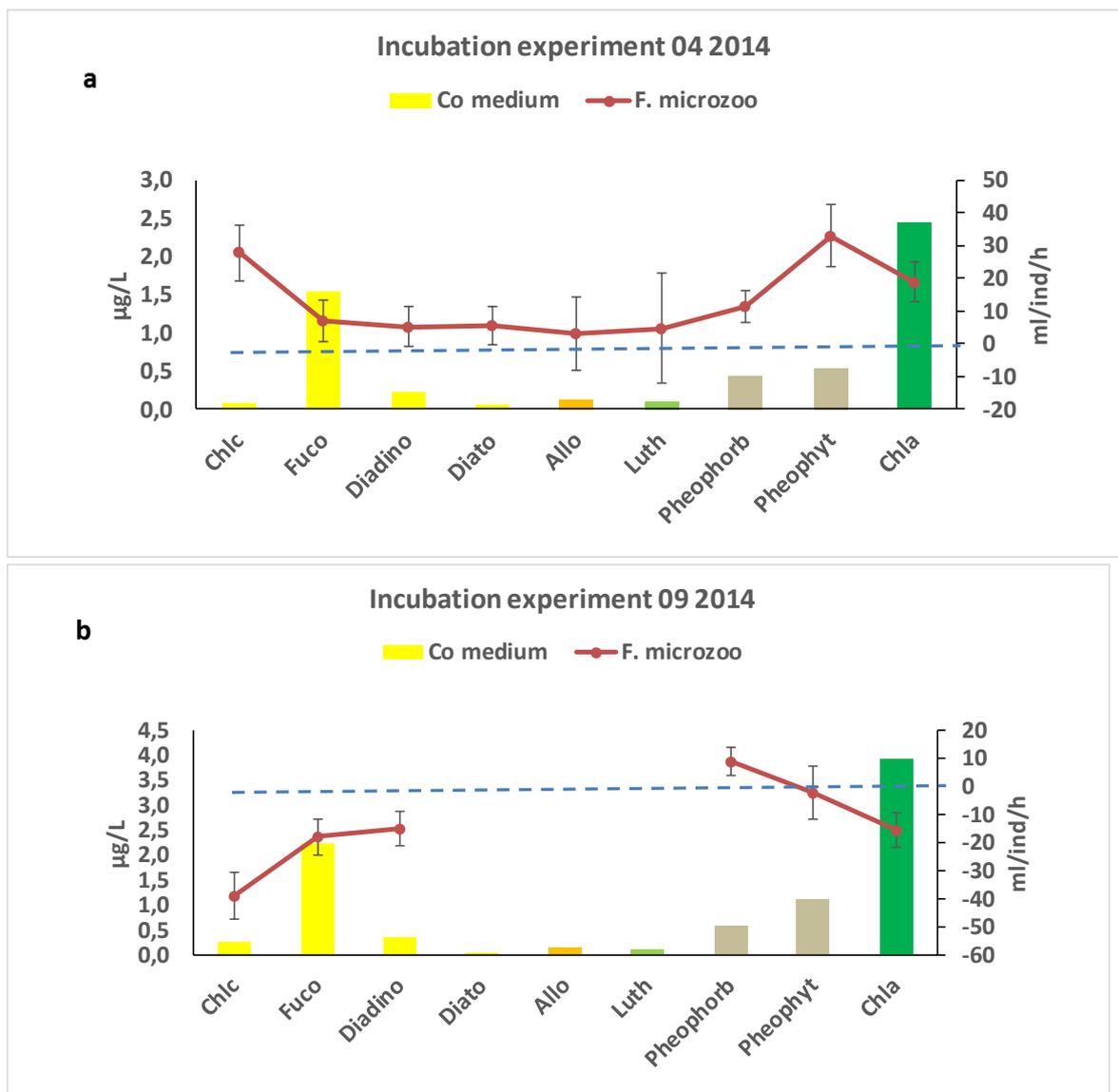


Figure 18. Exemple de résultats d'expériences d'incubation à Tancarville en septembre (b) 2014. Concentration des pigments marqueurs dans le milieu (barres : axe de gauche) et taux de filtration (taux de filtration 'clearance rate' ; axe de droite) mesurés pour le microzooplancton. Code couleur pigments marqueurs : jaune et orange : diatomées, bleu : algues vertes, vert : cryptophytes, brun : produits de dégradation de la Chla. La Chla représente la biomasse phytoplanctonique totale.

2.3.2.2 Quantification des contenus stomacaux

Les résultats des mesures de contenus pigmentaires dans les tubes digestifs des copépodes sont illustrés dans le tableau 3 et les **Figures 19 et 20**. Les contenus digestifs mesurés pour des individus mâles et femelles d'*E. affinis* n'étaient pas significativement différents dans la plupart de mesures (Mann Whitney, $p > 0.05$), donc des valeurs moyennes sont utilisées pour *E. affinis* adultes.

Les concentrations en Chla, qui reflètent la biomasse totale de phytoplancton aux différentes stations, ainsi que les ingestions obtenues sur les différents pigments marqueurs d'*E. affinis* adultes et C5 en avril 2015 sont données en Tableau 3.



Tableau 3. Mesures de contenus pigmentaire stomacaux pendant la campagne d'avril 2015 : dates, stations, concentration en Chla dans le milieu (Chla) et taux d'ingestions obtenus pour *E. affinis* adultes et C5 lors des expériences en avril 2015.

Date	Station	Chla-milieu	Ingestion (ng ind ⁻¹ h ⁻¹)				
			Diadi	Allo	Diato	Chla	Pheo'a
27/04/15	Fatouville	0,12		0,03		0,02	
27/04/15	Fatouville	0,19	0,04	0,03	0,01	0,06	
26/04/15	Honfleur	0,16		0,02			
28/04/15	Caudebec	1,15	0,07	0,17	0,02	0,23	0,24
29/04/15	Tancarville	2,19	0,03	0,13		0,05	0,07

La figure 19 montre les concentrations en pigments marqueurs pour les différentes stations/concentrations en Chla lors des expériences en avril 2015. On observe la présence d'alloxanthine (marqueur de Cryptophytes) à toutes les stations, et diadinoxanthine à Fatouville (à 0,19 µg Chla L⁻¹) et à Caudebec et Tancarville. La diatoxanthine (marquer de diatomées) n'est présente qu'à Fatouville (à 0,19 µg Chla L⁻¹) et Caudebec. Les concentrations en Chla dans l'eau étaient assez basses pendant la campagne d'avril 2015 : entre 0,12 et 2,19 µg L⁻¹ (Tableau 3, Figure 19). Le pigment marqueur majoritaire était l'alloxanthine (marqueur d'algues vertes).

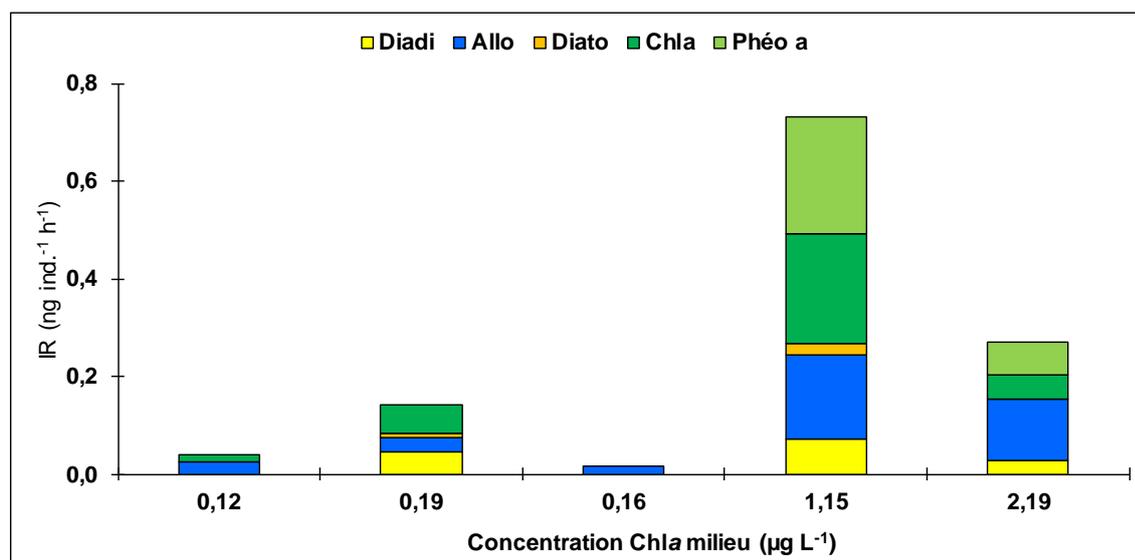


Figure 19. Concentration des pigments marqueurs en fonction de la concentration en Chla dans le milieu lors des expériences d'avril 2015. Diadi : diadinoxanthine (marqueur de diatomées), Allo : Alloxanthine ; marqueur de cryptophytes), Diato : diatoxanthine (marquer de diatomées), Chla : Chlorophylle a ; mesure de la biomasse totale du phytoplancton, Pheo a : phéophytine a, produit de dégradation de la Chla.

Les taux de filtration (F) obtenus à partir de mesures de contenus digestifs d'*E. affinis* adultes et C5 en avril 2015 sont illustrés dans la Figure 20.

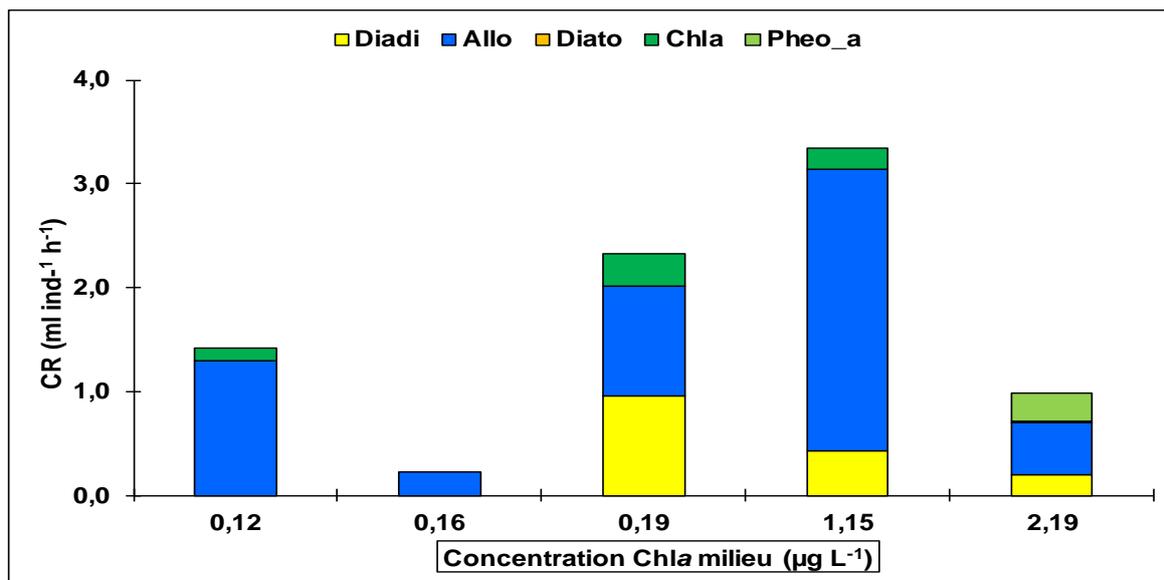


Figure 20. Taux de filtration (F ou CR 'Clearance Rate') d'*E. affinis* adultes et C5 mesurés à partir des contenus digestifs en pigments marqueurs et Chla. Voir la légende de la Figure 19 pour les abréviations des noms des pigments.

Les taux de filtration sont les plus élevés sur l'alloxanthine, indiquant une sélection donc pour les cryptophytes. Il y a également une activité de broutage sur la diatoxanthine (marqueur de diatomées) et la pheophytine a (marqueur de matière végétale sénescente) (**Figure 20**). Les taux de filtration sur la Chla varient entre 0,015 et 0,226 ml ind.⁻¹ h.⁻¹ et ne sont pas significativement différents entre avril et septembre (Mann Whitney, $p > 0.05$).

A base des contenus intestinaux en Chla, les taux d'ingestion de phytoplancton total (réalisés par *E. affinis* adultes et C5) varient de 0,05 à 0,23 ng ind.⁻¹ h.⁻¹, des valeurs inférieures à celles mesurées avec la méthode d'incubation à des concentrations en Chla $< 2 \mu\text{g L}^{-1}$ dans le milieu (moyenne : $0,504 \pm 0,135 \text{ ng ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

Un bilan approximatif du rôle trophique de la population du copépode dominant *E. affinis* (C1-adultes) est représenté en **Figure 21** pour la station de Tancarville. A titre d'exemple, nous considérons les mesures faites en avril 2015.

Afin de caractériser le milieu dans lequel le zooplancton se nourrit, nous avons quantifié la concentration et la composition de la MES en terme de détritus (mesuré en tant que poids sec sans cendres) et de biomasse phytoplanctonique exprimée en poids sec. Celle-ci a été calculée en utilisant un facteur de conversion Chla-carbone de 20, et de 2 pour convertir carbone en poids sec.

L'abondance d'*E. affinis* (C1-adultes) dans nos échantillons (en surface et en profondeur, considérant donc avril 2015) a varié de 2 à 200 ind. L.⁻¹. L'impact du broutage de la population d'*E. affinis* (C1-adultes) a été estimé à partir des mesures de contenus pigmentaires stomacaux appliquées sur les stades adultes et C5 de cette population. L'ingestion des adultes et C5 est donc le produit du taux d'ingestion individuel et de l'abondance de ces stades (C5-adultes). Dans un deuxième temps, il a fallu extrapoler l'activité de broutage vers les stades C1-C4. Les conversions appliquées sont schématisées dans la **Figure 21**. A partir des ingestions individuelles exprimées en Chla des adultes et C5, une ration journalière a été calculée, considérant un poids sec individuel de 3,83 à 12,75 µg ind.⁻¹. Par la suite, cette fourchette de ration journalière a été appliquée à la biomasse des stades C1-C4 d'*E. affinis*. Cette biomasse a été estimée en considérant un poids individuel de



2 à 5 $\mu\text{g ind}^{-1}$ pour les stades C1-C4, et en multipliant par leur abondance. L'ingestion totale des stades C1-adultes est donc la somme de l'ingestion des adultes et C5 et des C1-C4. Afin de pouvoir exprimer le broutage du zooplancton en pourcentage de la production primaire pélagique, nos données ont été combinées avec celles obtenues dans le cadre du projet PROUESSE. La production primaire, mesurée pendant la même campagne que le broutage en avril 2015, est exprimée en $\text{mg C m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$. Afin de pouvoir relier l'activité de broutage zooplanctonique à la production primaire, nous avons considéré une profondeur moyenne de la colonne d'eau à Tancarville de 10 m, ce qui permet d'exprimer la production primaire par m^3 ou par litre d'eau. Pour convertir les ingestions zooplanctoniques, exprimées en Chla en carbone, elles ont été multipliées par 20.

Il est évident que, vu le nombre limité de données expérimentales et les conversions nécessaires, le bilan présenté n'est qu'indicatif mais il pourrait s'affiner dans le futur.

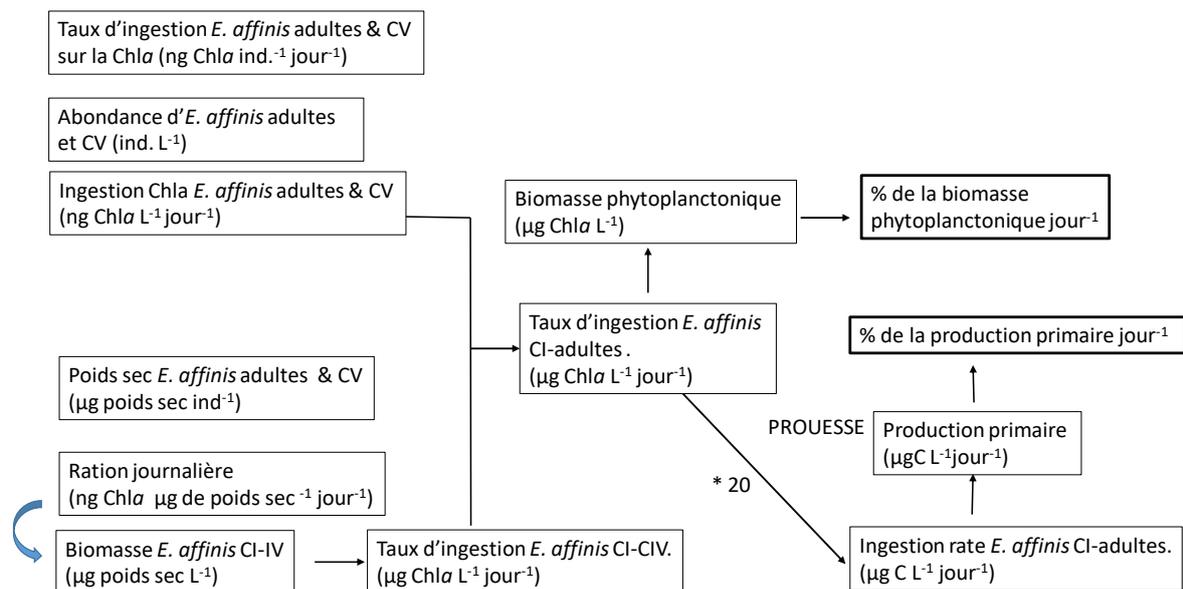


Figure 21. Schéma des conversions appliquées aux données expérimentales obtenues pour les stades adultes et C5 du copépode *E. affinis* et ceci afin d'estimer l'impact de la population *E. affinis* (juvéniles et adultes : C1-adultes) sur le stock de phytoplancton et la production primaire.

Concernant la caractérisation du milieu et les biomasses du zooplancton, on constate des concentrations de MES entre 39 et 585 mg L^{-1} , composée pour 16 à 73 mg L^{-1} de matière organique, dominée par le détrit (12 à 15 %) et d'une biomasse de phytoplancton de 36 - 104 $\mu\text{g L}^{-1}$ de poids sec. Il est logique de trouver un pourcentage majoritaire de matière inorganique (ici donc 85-88 %) en termes de poids, et une contribution négligeable (des μg de poids sec) en biomasse phytoplanctonique. La biomasse de la population d'*E. affinis* (C1-adultes) étant de 17 à 348 μg de poids sec L^{-1} , elle se situe dans le même ordre de grandeur que le phytoplancton. Bien que des 'pyramides inversées' de biomasses sont connues en milieux aquatiques, il nous semble que l'incertitude sur les poids individuels et la variabilité des abondances influencent de façon importante ces estimations de biomasse.

L'impact du broutage de la population d'*E. affinis* C1-adultes sur le stock de phytoplancton vivant (représenté par la concentration en Chla) varie de 1 à 13 % du stock par jour. Une telle estimation semble réaliste, mais, nous le rappelons, est très dépendante des choix des conversions faites.

La production primaire pour la campagne d'avril 2015 est de $30,38 \text{ mg C m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ (Claquin et Morelle, comm. pers.), ce qui fait donc $3 \text{ } \mu\text{gC L}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ considérant 10 m de profondeur de la colonne d'eau. Exprimé en carbone, le broutage de la population d'*E. affinis* consomme entre 5 et 192 % de la production primaire jour⁻¹. Ce dernier chiffre est clairement une surestimation, qui est probablement causée par la conversion de Chla en Carbone, pour laquelle nous avons utilisé un facteur 20. En milieu estuarien, il est quasi-impossible de déterminer le rapport phyto C- Chla, mais il est connu que ce rapport est plus bas que la valeur de 40 couramment utilisée pour de milieux d'eau douce (Muylaert, comm. pers.).

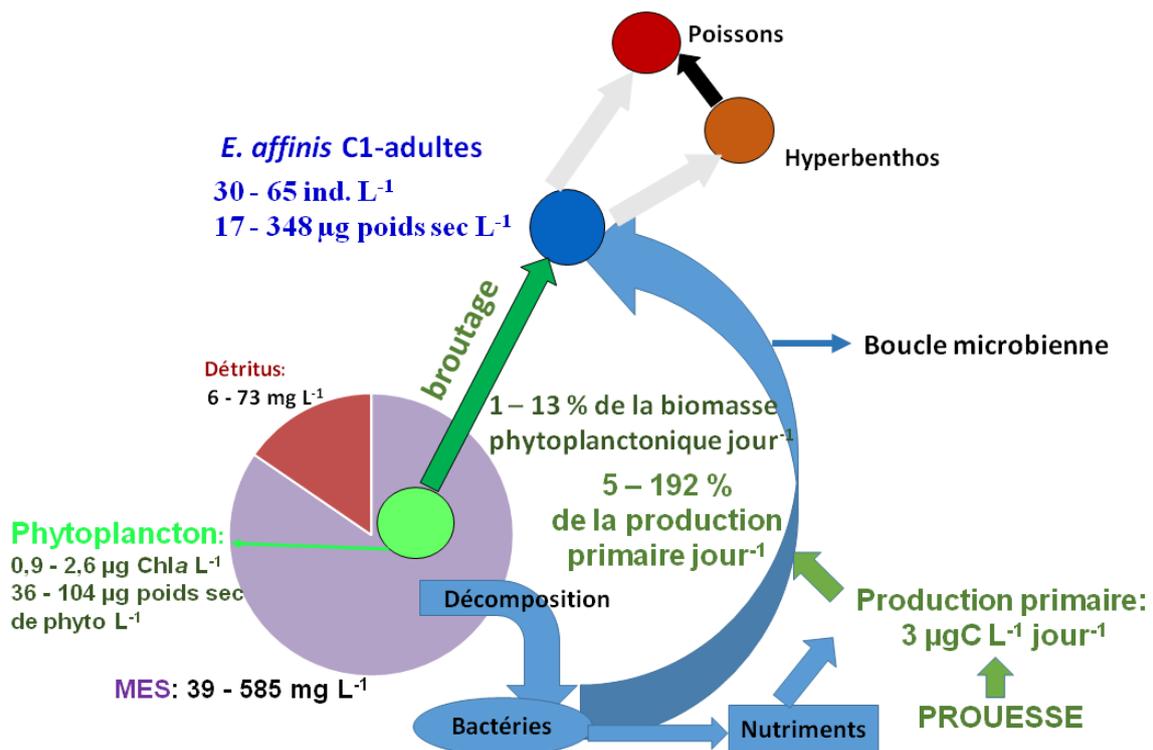


Figure 22. Bilan indicatif du rôle trophique de la population d'*E. affinis* (C1-adultes) à Tancarville en avril 2015. Les concentrations en MES et en détritus, ainsi que la biomasse du zooplancton sont exprimés en poids sec, la biomasse du phytoplancton en μg de Chla. L'importance de la biomasse phytoplanctonique est agrandi par rapport à sa contribution à la MES en termes de poids sec. Les compartiments/processus en relation directe ou indirecte avec le zooplancton qui n'ont pas été quantifiés sont représentés en bleu.

2.3.3 Discussion, perspectives et recommandations

2.3.3.1 Discussion

Afin de mettre les résultats obtenus en perspectives, il faut quelques considérations sur la pratique de terrain et le temps d'échantillonnage et d'analyse en laboratoire. Pour la mesure des abondances zooplanctoniques, il est clair qu'il faut au moins échantillonner en surface et près du fond. En utilisant une pompe à grande capacité ($200 \text{ L minute}^{-1}$), il faut à peu près 15 min par station pour réaliser ces échantillons.

Les échantillonnages pour les quantifications de contenus pigmentaires sont plus faciles à réaliser sur le terrain, comme il suffit de collecter du zooplancton avec un filet et de le mettre sous azote liquide sur place. Si l'échantillonnage pour l'abondance zooplanctonique est combiné avec des échantillons pour des mesures de broutage, il faut environ une heure de temps sur chaque station.

Les expériences d'incubation nécessitent le tri d'individus vivants (et en bonne condition) de zooplancton. Ceci ne peut se faire qu'en conditions de laboratoire à proximité de la station d'échantillonnage (ou bien sur un navire océanographique ayant un espace laboratoire suffisant). Le tri a été limité à des adultes et copépodites C5 du copépode *E. affinis*, comme celui-ci est dominant en aval de la Seine (aussi bien en avril qu'en septembre). Considérant la variabilité naturelle de la communauté phytoplanctonique et donc des pigments, il est nécessaire d'utiliser 6 réplicas par expérience, et ceci pour les bouteilles Ct0, Ct et Cz (cf. Matériel et Méthodes). Donc par expérience, il y a 18 filtres à analyser par HPLC. La préparation des échantillons et l'analyse (automatique) prennent qu'une journée, mais la lecture et l'interprétation des chromatogrammes nécessitent au moins un quart d'heure par chromatogramme. A cela s'ajoute, par expérience, une journée pour l'intégration des résultats dans la base de données et la construction des figures interprétatives.

Bien qu'il soit plus facile de collecter du matériel pour les mesures des contenus intestinaux pigmentaires, ces mesures sont, dans la pratique, limitées à des populations dominantes (comme par ex. *E. affinis*), puisqu'il faut obtenir suffisamment d'individus pour détecter les pigments. Il est, en plus, pratiquement impossible de mesurer des contenus pigmentaires stomacaux sur des copépodes plus petits que les adultes et C5 isolés du milieu naturel, comme il faut isoler 6 x 30 individus (3 réplicas mâles et 3 femelles) pour une seule quantification. Cette procédure de tri de copépodes vivants se fait par 2 à 3 personnes (expérimentées) pendant une demi-journée par échantillon. Après cette étape suit la procédure d'analyse et d'interprétation de données HPLC, comme expliquée au par avant. Nous mentionnons ces détails des protocoles afin de mettre en évidence les contraintes de temps - sur le terrain et en labo - liées à cette recherche.

Le bilan montré en **Figure 22** est 'indicatif' pour plusieurs raisons. D'abord, il est basé sur les résultats des contenus digestifs. Les impacts calculés à base des expériences d'incubation sont plus élevés: de 1 à 79 % du stock phytoplanctonique par jour. Cette différence est probablement due à la dégradation des pigments dans l'intestin des copépodes, bien connu dans la littérature (ex. Head & Harris, 1992 ; Wong et al., 2006). Vu le nombre limité d'expériences d'incubation (3), nous avons néanmoins préféré utiliser une estimation prudente de l'impact du broutage (grazing) zooplanctonique sur le phytoplancton et la production primaire. Néanmoins, une comparaison avec des expériences d'incubation effectuées avec *E. affinis* adultes et C5 dans l'Escaut, dans des conditions de concentration en Chla de température comparables (mois d'avril), montrent que les taux d'ingestion mesurés sur le phytoplancton total (quantifié à base de la Chla) sont comparables dans les deux estuaires, ce qui rassure sur la reproductibilité de la méthode dans les milieux estuariens différents.

La dégradation des pigments influence aussi les résultats concernant la sélectivité du broutage. La fucoxanthine, par exemple, pigment marqueur des diatomées, n'est quasiment pas retrouvé dans les intestins, bien qu'il soit présent dans le milieu et significativement ingéré par *E. affinis* lors des expériences d'incubation.

Ensuite, les résultats des quantifications de broutage du zooplancton sont variables, aussi bien pour les expériences d'incubation que pour les mesures de contenu digestif. Pour la première méthode se pose le problème de variabilité parfois élevée (> 100 % de coefficient de variation) des taux de filtration mesurés pour *E. affinis* adultes et C5. En plus, il arrive que les taux de filtration pour un ou plusieurs réplicas ou sur un ou plusieurs pigments soient négatifs. Nous avons fait le choix de calculer nos résultats moyens en prenant en compte les résultats négatifs afin de ne pas surestimer l'activité de broutage.



L'occurrence de taux de filtration négatifs représente donc des cas où la concentration d'un pigment est plus élevée dans la bouteille broutage que dans la moyenne des témoins. Ceci peut s'expliquer, par une stimulation de la croissance de phytoplancton dans les bouteilles broutage par l'excrétion du zooplancton, mais cette possibilité est improbable dans un estuaire eutrophe comme la Seine. Dans des incubations avec *E. affinis* dans de l'eau de l'Escaut, Chambord (2016) a montré que les apports de P et N par 50 individus d'*E. affinis* adultes incubés par litre étaient négligeables par rapport aux concentrations de ces éléments dans le milieu. Le phénomène peut aussi s'expliquer par une éventuelle prédation d'*E. affinis* sur du microzooplancton qui broute le phytoplancton. Dans les bouteilles broutage, la pression de prédation par ce microzooplancton sur le phytoplancton est donc moindre que dans les bouteilles témoins. Le même problème se pose dans les expériences avec du microzooplancton, comme il peut y avoir de la prédation au sein de la communauté microzooplanctonique même. Ce problème, inhérent à des expériences d'incubation (ex. Roman et Rublee, 1980; Tackx et Polk, 1982), ne peut être facilement corrigé (Nejstgaard et al., 2001), mais, peut par contre, servir à évaluer l'importance des cascades trophiques au sein du compartiment planctonique (Leising et al., 2005). C'est la raison pour laquelle nous allons, dans des expériences d'incubation futures, également quantifier l'abondance du microzooplancton (rotifères, ciliés).

De larges fourchettes des facteurs de conversion sont à prendre en compte pour extrapoler des données expérimentales, qui ne sont possibles qu'avec une fraction des communautés zooplanctoniques. Afin d'extrapoler les activités de broutage exercées par *E. affinis* adultes C5 vers la population des adultes et des copépodites (C1-C4), nous avons calculé une ration journalière ('daily ration') (en ng Chla ingéré par μg de poids sec et par jour). Les poids secs individuels des adultes d'*E. affinis* sont pris des données du projet OMES dans l'Escaut, où ils varient de 3,83 à 12,75 $\mu\text{g ind.}^{-1}$ au cours d'une année. Il faudra donc, à l'avenir, déterminer les poids secs des organismes utilisés dans les expériences afin de réduire la marge entre l'estimation minimale et maximale dans l'extrapolation envers la population C1-adultes. Ces données seront également utiles à une évaluation plus correcte de la biomasse du zooplancton disponible comme nourriture pour les niveaux trophiques supérieurs, étudiés dans le projet CAPES par exemple. L'activité des nauplii de copépodes sera quantifiée par des expériences incubant le 'microzooplancton' entre 50 et 250 μm , au lieu de 50 et 150 μm . Une première expérience menée en avril 2014 a montré une activité de broutage du microzooplancton de 49 % jour^{-1} du stock phytoplanctonique.

Reste finalement l'abondance des organismes qui, comme l'ont montré nos échantillonnages en 2015 et des études par le passé (Devreker et al., 2008, Souissi & Devreker, 2012), présente une variabilité importante. Aussi bien au mois d'avril qu'en septembre 2014 et 2015, les concentrations en Chla étaient très basses (max de 4,3 $\mu\text{g L}^{-1}$). Les concentrations en MES ont varié, pendant nos expériences, entre 11 et 1597 mg L^{-1} . Comme l'ont montré les résultats de contenus intestinaux, les taux d'ingestion d'*E. affinis* adultes et C5 ont tendance à être moindres quand les concentrations en MES dépassent 500 mg L^{-1} , qu'à des concentrations inférieures. Il serait intéressant de coupler cette donnée au suivi de la MES en continu réalisé par le GIP Seine-Aval. Dans ces circonstances de concentrations en MES variables et souvent élevées, typiques pour l'aval de la Seine au printemps, l'impact du zooplancton sur le phytoplancton s'avère donc difficile à quantifier avec précision. Il est bien possible que dans ces conditions, le zooplancton se nourrisse également de microzooplancton et/ou de détritus.



2.3.3.2 Perspectives

Les expériences de quantification de broutage seront poursuivies au cours du projet SENTINELLES (Seine-Aval VI), pendant lequel l'impact de prédation sera étudié en quantifiant également le microzooplancton. L'ingestion de détritiques peut être quantifiée à partir d'image de contenus digestifs (Billones et al., 1999), mais cette méthode reste fastidieuse et elle nous a semblé peu intéressante (surtout pour un suivi de routine). Même si le zooplancton se nourrit de détritiques, son impact risque d'être minime, vu les concentrations élevées de détritiques en aval de la Seine. Le fait qu'EcoLab dispose depuis 2016 d'un camion labo facilitera l'exécution d'expériences sur le terrain à condition d'avoir des escales du bateau.

L'étude de nutrition du zooplancton s'est jusqu'ici focalisée sur les adultes et C5 de l'espèce dominante en aval : *E. affinis*. Les résultats obtenus pendant ZOOGLOBAL suggèrent l'intérêt d'inclure le microzooplancton (entre 50 et 150/250 μm) afin de bien évaluer l'importance du broutage zooplanctonique dans les systèmes estuariens (Chambord, 2016; Le Coz, données non publiées). Afin de réduire la variabilité des résultats, nous allons également faire des mesures pendant des périodes avec plus de phytoplancton (fin du printemps, été). Il semble aussi logique d'étudier le rôle trophique du zooplancton non seulement en aval, mais également en amont de la Seine, partie moins étudiée jusqu'ici.

Enfin, nous allons estimer avec précision les poids secs des derniers stades de développement du copépode *E. affinis* et ceci afin de mieux évaluer la biomasse de cette population et réduire les erreurs de conversion lors de l'élaboration de bilan biogéochimique.

2.3.3.3 Recommandations

Ce dernier paragraphe s'appuie fortement sur l'expérience acquise au cours des projets ZOOGLOBAL et ZOOSEINE:

Afin d'arriver à une évaluation correcte du rôle trophique du zooplancton, tel qu'illustré de façon indicative dans la **Figure 22**, il faut prendre en compte plusieurs facteurs :

- 1) La grande variabilité des abondances zooplanctoniques selon la saison et la station, mais également, pendant une saison sur une station, selon la phase de la marée et la profondeur de l'échantillonnage. Le travail réalisé dans ZOOGLOBAL dans les premières tâches a montré que la modélisation des habitats fonctionnels des principaux copépodes offre un excellent outil pour réaliser des estimations de biomasse assez fiables. Mais nous devons peaufiner ce travail en intégrant de nouvelles données et notamment celles du poids sec des principaux copépodes.
- 2) Le temps de travail requis sur le terrain (bateau) et en laboratoire pour effectuer les expériences et analyser les résultats.
- 3) Le projet ZOOSEINE (2007-2010) a permis d'étudier les communautés zooplanctoniques sur un tronçon allant d'Honfleur jusqu'à La Bouille. Les **Figures 23 - 24** reprennent quelques-unes de ces données. Les résultats ont montré que, si l'abondance des copépodes, et notamment d'*E. affinis*, est la plus importante en aval de l'estuaire de la Seine (**Figure 23a,b**), d'autres organismes (rotifères, cladocères) sont plus abondants en amont du point kilométrique PK 68 (**Figure 23c,d**). Ce tronçon amont abrite également – au moins durant les mois de mai, juin et septembre 2009, une diversité plus importante que la plupart des stations en aval (**Figure 24a-d**).



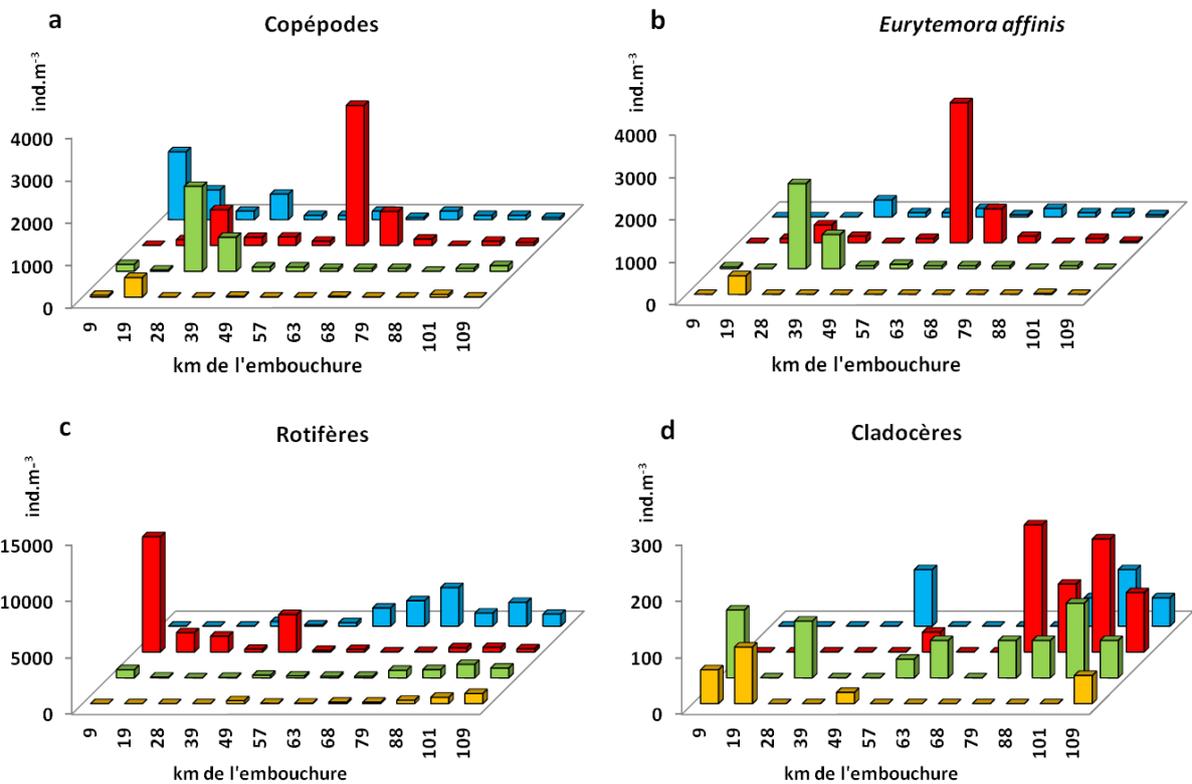


Figure 23. Abondance des copépodes (a), de l'espèce *E. affinis* (b), des rotifères (c) et des cladocères (d) en novembre 2008 (barres jaunes), mai (barres vertes), juin (barres rouges) et septembre (barres bleues) 2009 le long de la radiale Honfleur-la Bouille. Données du projet ZOOSEINE (Seine-Aval IV).

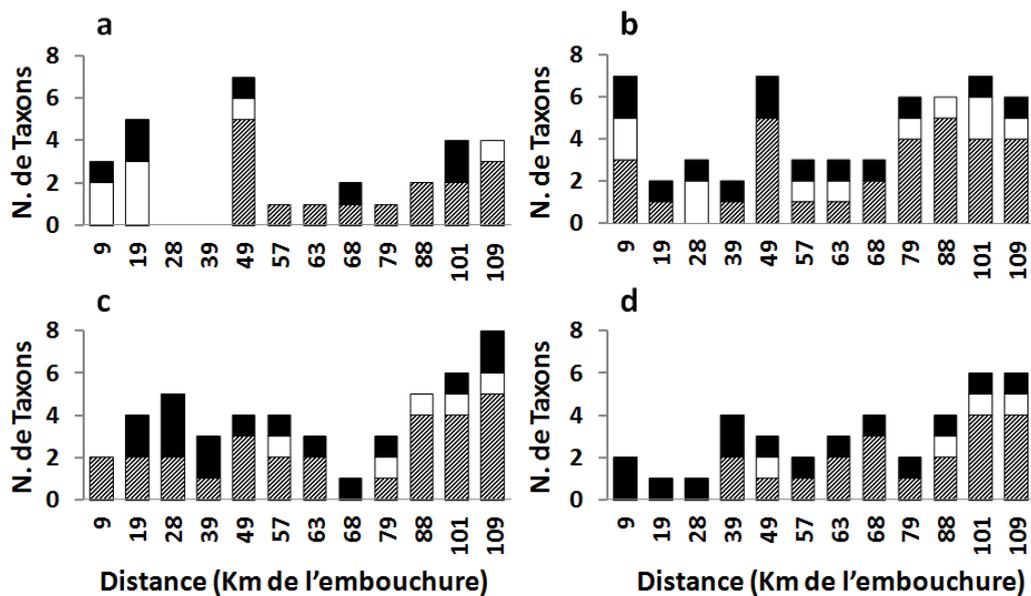


Figure 24. Nombre de taxons zooplanctoniques observé le long de la radiale Honfleur-La Bouille en novembre 2008 (a) et mai (b), juin (c) et septembre (d) 2009. Noir : copépodes, blanc : cladocères, hachuré : rotifères. Données projet ZOOSEINE (Seine-Aval IV).

Vu la variabilité des données d'abondance zooplanctonique, et les contraintes expérimentales pour la quantification de l'activité trophique, il est clair que des mesures répétitives seront nécessaires afin d'affiner nos connaissances sur l'écologie trophique du zooplancton dans la Seine.

Comme l'illustre la Figure 22, des compartiments/processus en interaction avec le zooplancton n'ont pas pu être quantifiés en parallèle avec des campagnes sur le zooplancton. Il serait donc très intéressant de pouvoir embarquer avec des équipes de disciplines complémentaires (microbiologistes, spécialistes de poissons), réunies autour d'une thématique concertée en amont des campagnes. Vu les résultats du projet ZOOSEINE, il est à notre avis, indispensable de faire des échantillonnages en amont de la zone de changement de salinité, allant jusqu'à Poses. Considérant l'intensité de travail pour le volet zooplancton comme sans aucun doute pour d'autres compartiments (et disciplines), ces échantillonnages devraient donc se faire pendant des campagnes multidisciplinaires optimisées. Il est clair que des campagnes incluant de l'expérimentation ne peuvent pas être effectuées pendant des échantillonnages de routine ou le temps à chaque station est nécessairement très limité. Il faut donc des campagnes organisées de façon centralisée et/ou coordonnée par le GIP Seine Aval, avec au moins une couverture saisonnière. Nous réalisons les difficultés à mettre en pratique de telles campagnes d'échantillonnage (financement, timing, combinaison des disciplines nécessitant le même type de matériel à bord, complémentarité de l'emploi du temps, etc.), mais dans le cadre d'une analyse globale des données Seine-aval, il semble très intéressant de relever ce défi. Par exemple, la suggestion du 'désert trophique' en amont, évoquée par le projet Seine-Aval 5 ANPHYECO (Van Damme, comm. Pers.) pourrait être vérifiée en quantifiant l'abondance et l'activité trophique zooplanctonique en amont de l'estuaire.

Enfin, dans le cadre de modifications futures du fonctionnement du système estuarien, et ceci sous l'influence des actions de restauration écologique, les actions d'aménagement des berges de la Seine et le changement climatique, il est important d'avoir une vision plus complète du fonctionnement du réseau trophique dans tous les compartiments de l'estuaire. Or, le programme Seine-Aval VI a privilégié la poursuite des programmes de recherche en Aval et autour de l'embouchure. Par conséquent, il y aura dans le futur un déséquilibre dans nos connaissances de processus entre l'amont et l'aval. Il est donc nécessaire de réaliser des études même ponctuelles (au moins une année complète pour en tirer des conclusions fiables) des compartiments planctoniques dans la zone amont de l'estuaire. Ceci pourrait également faire le lien avec les travaux prévues en amont de Poses dans le cadre de la zone atelier Seine (ou des programmes de recherche comme PIREN Seine). En effet, il est important d'évaluer les habitats pélagiques tout au long de l'estuaire afin de bien identifier les meilleurs scénarios prospectifs.



3 Utilisation des copépodes estuariens comme bio-senseurs de leur milieu

3.1 Introduction : importance du comportement natatoire dans l'écologie des copépodes

Les processus comportementaux forment une composante majeure de l'écologie des copépodes calanoïdes. Ces processus sont divers et incluent notamment la prédation, la reproduction ou la recherche de nourriture. Ils influencent donc grandement la dynamique et la structure des communautés planctoniques locales. Ils sont affectés par une large gamme de facteurs environnementaux tels que la salinité, la température ou la présence de facteurs biotiques. Il est donc nécessaire d'étudier l'influence de diverses conditions environnementales sur le comportement natatoire des copépodes. Ces processus se sont également révélés extrêmement sensibles à la présence de polluants chimiques à des concentrations non létales. Ils représentent donc une métrique de choix en écotoxicologie. Nous avons par exemple montré dans le cadre d'anciens projets Seine-Aval qu'une exposition brève à des concentrations environnementales de trois polluants communs dans les estuaires provoque une hyperactivité chez notre copépode modèle *E. affinis*, avec des effets qui se sont maintenus pendant une période de dépuración (Michalec *et al.* 2013). D'une manière générale, le comportement relie les processus cellulaires et moléculaires à l'organisme et même à la population et apparaît performant pour estimer les effets de polluants aquatiques sur les organismes clés du réseau trophique.

Dans le cadre de ce projet nous avons voulu renforcer la collaboration existante entre le LOG et le groupe du Prof. Hozner à ETH Zurich en étudiant le comportement natatoire d'*E. affinis* dans des écoulements turbulents à des niveaux représentatifs des conditions qui prévalent dans son habitat. De même, nous avons voulu développer une nouvelle approche expérimentale permettant de tester les effets d'une exposition trophique à des polluants organiques hydrophobes (dans notre étude HAP et PCB) sans utiliser de solvant pour les diluer et sans utiliser de phytoplancton comme vecteur d'exposition trophique.

3.2 Approche expérimentale : utilisation de la vélocimétrie en trois dimensions

La collaboration entre le coordinateur du projet ZOOGLOBAL (Prof. Souissi) et le groupe du Prof. Holzner (ETH Zurich) a permis la mise en place au LOG d'un système complet de vélocimétrie en trois dimensions par suivi de particules pour l'étude du comportement natatoire d'organismes planctoniques (**Figure 25**). Cette technique d'imagerie a été développée en mécanique des fluides pour quantifier les écoulements turbulents dans le cadre d'une collaboration entre le département du Prof. Holzner (*Institute of Environmental Engineering*) et le département *Institute of Photogrammetry and Remote Sensing* à ETH Zurich. La collaboration entre le LOG et le groupe du Prof. Holzner a permis d'importants progrès dans la capacité du LOG à reconstruire les trajectoires en trois dimensions d'organismes planctoniques nageant de manière simultanée. Ceci a permis au LOG d'utiliser le logiciel développé à ETH pour analyser le comportement natatoire des copépodes. La mise en œuvre d'une technique de vélocimétrie par suivi Lagrangien de particules a permis d'obtenir une quantité et une qualité d'information jusqu'ici inégalées. Cette technique rend possible l'étude du comportement natatoire d'organismes planctoniques à plusieurs échelles spatiales et



temporelles. Les deux groupes peuvent maintenant reconstituer de façon automatisée et avec une grande précision les trajectoires de centaines de copépodes nageant simultanément et en trois dimensions.



Figure 25. Système de vélocimétrie en trois dimensions par suivi de particules au LOG. Le système est composé de trois caméras qui sont synchronisées, d'un ensemble de disques permettant d'enregistrer pendant plusieurs heures à une fréquence de 60 images par seconde, et d'un éclairage infrarouge puissant. Les copépodes proviennent du projet pilote de culture à grande échelle de copépodes localisé à Boulogne-sur-Mer (location du local via une convention entre la Communauté d'Agglomération du Boulonnais et l'Université de Lille 1) et dirigé par le Prof. Souissi.

Les copépodes et les algues utilisés dans ces mesures proviennent du projet pilote de culture à grande échelle dirigé par le Prof. Souissi (**Figure 25**). Les mesures ont donc été réalisées avec des organismes en excellent état physiologique et cultivés dans des conditions optimales. Plusieurs mesures ont été réalisées au LOG et à ETH. Le nouveau pilote de production en masse de copépodes résulte d'un savoir faire de culture de copépodes rare et notable qui a été développé dans les anciens projets Seine-Aval ainsi que dans d'autres projets complémentaires sur une période supérieure à 15 ans. Ceci nous permet d'obtenir un très grand nombre d'individus cultivés dans les mêmes conditions afin d'avoir des conditions expérimentales standardisées et reproductibles et d'éviter tout biais expérimental. Les mesures qui nécessitent des temps d'enregistrement longs et des conditions expérimentales standard sont réalisées au LOG avec un système de vélocimétrie à trois caméras. Les mesures qui nécessitent des techniques de mesure complexes et à haute fréquence sont réalisées à ETH avec un système de vélocimétrie à quatre caméras, un éclairage laser et des générateurs de turbulence.

3.3 Etude du comportement natatoire des copépodes en milieu turbulent

Les copépodes calanoides sont des organismes planctoniques dont la taille adulte est de l'ordre du millimètre. Ces organismes jouent un rôle central dans la chaîne alimentaire des écosystèmes marins et estuariens. Leur capacité de nage est limitée en comparaison des courants marins ou estuariens, mais ils ne sont pas totalement passifs face aux mouvements des masses d'eau. Ils ont leur propre comportement natatoire qui peut s'observer à des échelles spatiales et temporelles différentes. A l'échelle du centimètre, le comportement natatoire leur permet d'attraper une proie ou un partenaire de reproduction ou d'échapper à un prédateur. A des échelles plus grandes et souvent considérables en comparaison de leur petite taille, leur comportement de nage leur permet de réaliser des mouvements de migration visibles à l'échelle de la population. Par exemple, certaines espèces migrent verticalement sur plusieurs dizaines de mètres dans les estuaires ou les océans, ou nagent vigoureusement



pour s'opposer aux courants côtiers. Ce comportement donne lieu à des distributions non-homogènes du plancton dans la colonne d'eau.

Les copépodes sont donc capables de réaliser des mouvements dirigés à grande échelle et de contrôler la distribution de leurs populations même dans des environnements très turbulents comme un estuaire ou la couche de mélange de l'océan. Cette capacité est surprenante car la turbulence disperse les particules très efficacement. Quels sont les mécanismes individuels qui expliquent la capacité de populations entières de copépodes à réaliser de tels déplacements ?

En nageant, les copépodes calanoides perçoivent leur environnement grâce à de nombreux récepteurs situés pour la plupart le long de leurs antennes. Des signaux chimiques ou hydromécaniques les renseignent sur la présence d'un prédateur ou de nourriture, ou sur une possibilité d'accouplement. Les effets de ces signaux sur leur comportement natatoire ont été décrits dans de nombreux travaux et restent un sujet de recherche d'actualité. Ces études ont dans leur grande majorité été réalisées sans turbulence, qui est pourtant constamment présente dans l'environnement des copépodes et qui peut les affecter de plusieurs manières. Dans le cadre du projet ZOOGLOBAL nous avons voulu étudier l'effet de la turbulence, un facteur fondamental dans un milieu estuarien, sur le comportement natatoire du copépode *E. affinis*.

- En présence de turbulence élevée, les copépodes sont transportés de manière passive. Nous avons montré dans le cadre de ce projet (Michalec *et al.* 2015a) que cette advection modifie les propriétés géométriques et cinématiques de leurs trajectoires (**Figure 26**).
- Les signaux créés par la turbulence (par exemple l'accélération du fluide ou les contraintes de cisaillement autour d'un copépode) peuvent être faussement interprétés comme provenant d'un prédateur, ou au contraire masquer les signaux hydrodynamiques créés par un prédateur. Les conséquences de la turbulence sur l'aptitude des copépodes à détecter et localiser un partenaire, une proie ou un prédateur sont peu connues. Or ces questions sont fondamentales pour l'écologie des copépodes vivant dans un milieu très turbulent.
- La turbulence affecte directement leur effort de nage. Nous avons montré (Michalec *et al.* 2015a) que le copépode estuarien *E. affinis* (population isolée dans l'estuaire de la Seine et maintenue en laboratoire au LOG) augmente sa vitesse de nage et son accélération quand l'intensité de la turbulence augmente (**Figure 27**). Cette espèce se déplace en alternant des périodes de nage lente qui est provoquée par le mouvement des appendices buccaux (vitesse de quelques millimètres par seconde) avec des sauts brusques et fréquents (atteignant plusieurs centimètres par seconde) appelés sauts de déplacement et résultant du battement très rapide des appendices natatoires. Dans un milieu turbulent, la nage lente ne contribue pas au déplacement des copépodes, qui sont transportés passivement par le fluide sauf s'ils effectuent des sauts de déplacement. Nous avons montré que ces mouvements brusques et rapides sont le seul moyen d'obtenir un mouvement relativement indépendant de la turbulence (Michalec *et al.* 2015b).

Etudier les interactions entre la turbulence et le comportement natatoire d'organismes planctoniques est complexe. Il n'y a pas de méthode simple pour reconstruire les trajectoires de nombreux organismes nageant simultanément et pour obtenir des informations détaillées sur la turbulence à laquelle ils sont exposés. Dans ce projet, nous utilisons la technique de vélocimétrie par suivi de particules développée à ETH Zurich pour étudier les propriétés



cinématiques, diffusives et géométriques des trajectoires de copépodes en milieu turbulent (**Figure 28**).

Notre but est de comprendre comment ces organismes se comportent quant le transport causé par la turbulence s'oppose aux caractéristiques innées de leur comportement. Nous souhaitons également quantifier la contribution des mécanismes comportementaux individuels, qui s'expriment à l'échelle de quelques centimètres, dans les déplacements à grande échelle des populations zooplanctoniques. Nous avons réalisé des mesures dans un générateur de turbulence (**Figure 28**) générant une turbulence isotrope et quasi-homogène.

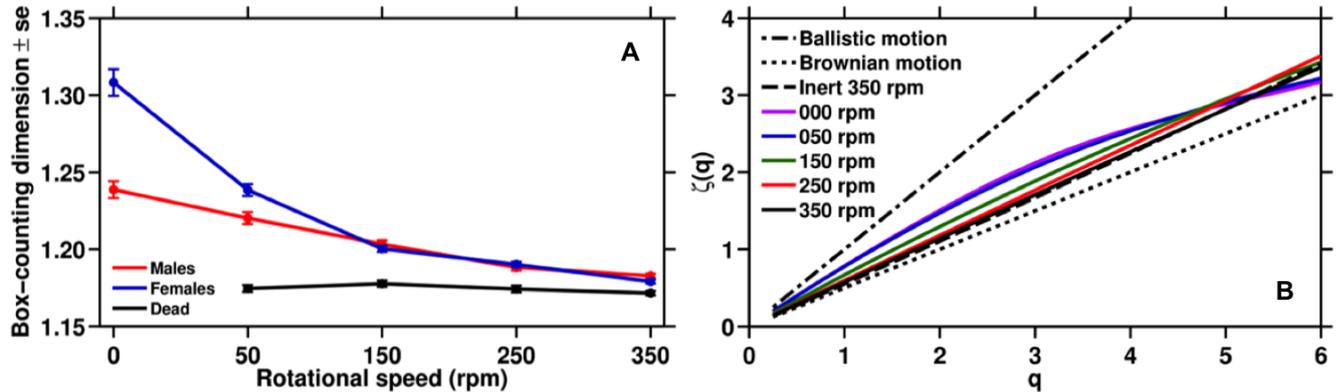


Figure 26. (A) Dimension fractale des trajectoires de copépodes mâles (en rouge), femelles (en bleu) et inertes (en noire) pour différentes intensités de turbulence indiquées par la vitesse de rotation (*rpm*) des disques du générateur. Une dimension fractale élevée indique une trajectoire complexe. La turbulence annule le polymorphisme sexuel de la géométrie des trajectoires. (B) Fonction de structure des moments $\zeta(q)$ pour des mâles *Eurytemora affinis* nageant sans turbulence ou en présence de turbulence, pour des copépodes inertes transportés passivement par la turbulence, et droites théoriques d'un déplacement balistique et Brownien.

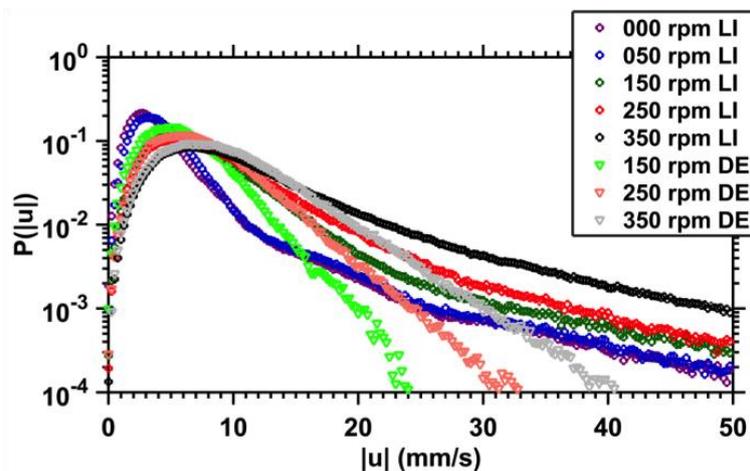


Figure 27. Densité de probabilité de la magnitude de la vitesse pour des copépodes inertes (DE) et vivants (LI) pour différentes intensités de turbulence indiquées par la vitesse de rotation (*rpm*) des disques du générateur. La vitesse des copépodes inertes provient du transport par la turbulence. La vitesse des copépodes vivants résulte du transport par la turbulence et d'une contribution du comportement de nage. La vitesse des copépodes vivants est toujours plus importante que la vitesse des copépodes inertes, et la contribution du comportement natatoire augmente avec la turbulence. Les copépodes nagent plus vigoureusement quand l'intensité de la turbulence augmente.



Figure 28. Système expérimental composé de deux systèmes synchronisés de vélocimétrie par suivi de particules en trois dimensions à ETH Zurich. Un système composé de trois caméras équipées de filtres rouges enregistre le déplacement de traceurs fluorescents. Une quatrième caméra, équipée d'un filtre vert et d'un système optique composé de miroirs et permettant une vue stéréoscopique à partir d'une seule caméra, enregistre le déplacement des copépodes. L'aquarium contient un générateur de turbulence et est illuminé par un laser (527 nm). La fréquence d'enregistrement est de 200 images par seconde. Les caméras sont calibrées au moyen d'une plaque sur laquelle des marqueurs sont positionnés à intervalles réguliers, et qui est observée à différentes positions le long de l'axe optique.

Nous enregistrons simultanément le déplacement des copépodes et le déplacement de traceurs fluorescents pour obtenir les propriétés turbulentes du fluide autour des organismes (**Figure 29**). Nous reconstruisons les trajectoires des copépodes et le champ des vitesses instantanées autour de chaque organisme et le long de leurs trajectoires. Nous soustrayons la vitesse de la turbulence à celle des organismes pour quantifier la contribution du comportement natatoire au déplacement. Notre objectif est de comprendre comment les copépodes réagissent à différents aspects de la turbulence (par exemple l'accélération du fluide, les tourbillons ou les contraintes de cisaillement) (**Figure 30**).

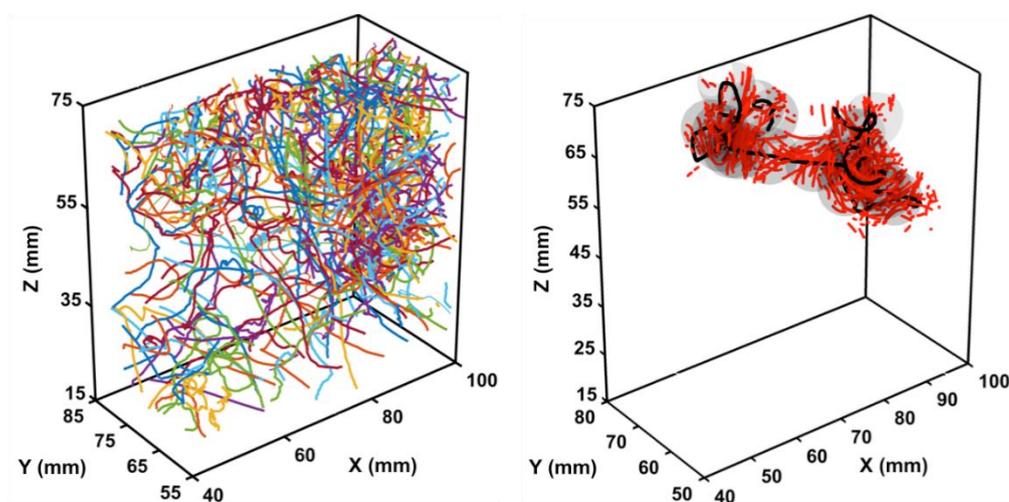


Figure 29. Exemples de trajectoires du copépode *Eurytemora affinis* nageant en milieu turbulent (figure de gauche), et exemple d'une trajectoire de copépode (en noir) et du déplacement simultané de traceurs (en rouge) dans une sphère d'un centimètre de diamètre (en gris) centrée sur le copépode et à l'intérieur de laquelle la turbulence est quantifiée avec précision (figure de droite).



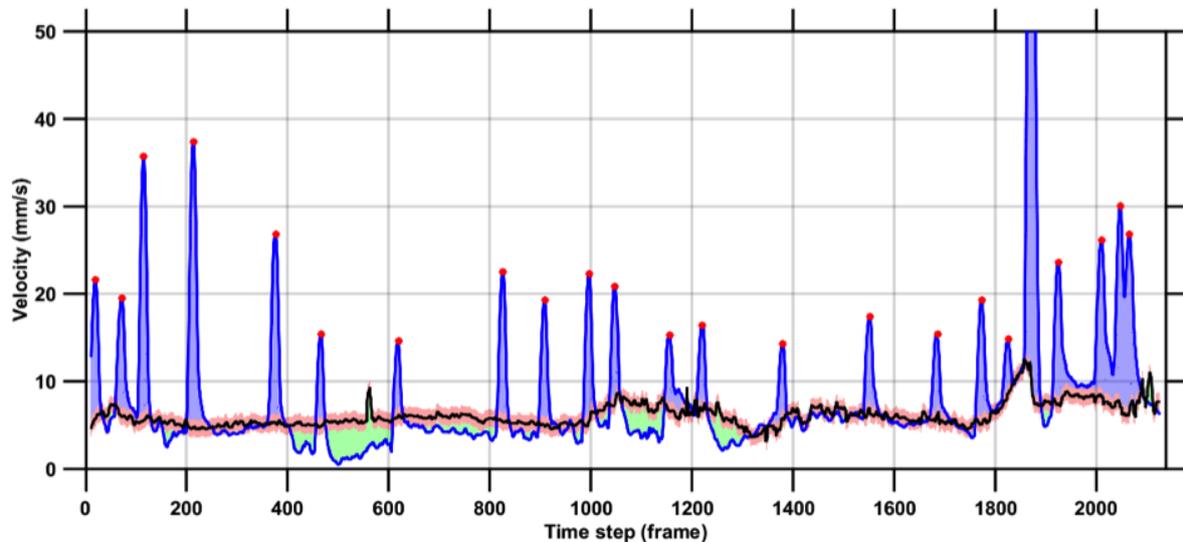


Figure 30. Exemple d'une série temporelle de la vitesse correspondant à une trajectoire du copépode *Eurytemora affinis* nageant en milieu turbulent. La vitesse du copépode est indiquée par une ligne bleue. Les sauts sont indiqués par des cercles rouges. La vitesse du fluide à la position du copépode est indiquée par une ligne noire. La zone colorée autour de la vitesse du fluide quantifie l'erreur de mesure.

Nos résultats montrent que la fréquence des sauts augmente fortement avec la turbulence (**Figure 31**). Néanmoins les copépodes ne réagissent pas localement à la turbulence, même quand l'intensité de la turbulence est élevée (**Figure 32**). Les sauts ne sont pas déclenchés par un événement turbulent local et leur amplitude n'augmente que très faiblement, ce qui indique que les sauts restent donc principalement des sauts de déplacement et non des sauts d'esquive qui sont par exemple observés lors de la détection de signaux hydrodynamiques caractéristiques et locaux créés par l'approche d'un prédateur. Ces résultats indiquent que les copépodes n'interprètent pas les signaux hydrodynamiques créés par la turbulence comme provenant d'un prédateur, mais au contraire intègrent l'information hydrodynamique de la turbulence et ajustent leur effort de nage en augmentant la fréquence des sauts de déplacement. En considérant la vitesse de nage des copépodes indépendamment de la vitesse de la turbulence, nous montrons donc l'existence d'une adaptation comportementale qui permet aux copépodes d'adapter leur effort de nage aux conditions hydrodynamiques de leur environnement. Nous modélisons le déplacement des copépodes en utilisant nos données empiriques et montrons que ce comportement leur permet de réduire leur diffusion même quand l'intensité de la turbulence est relativement élevée. Cette adaptation permet donc aux copépodes de retenir les avantages apportés par la nage active malgré les contraintes dues à un environnement turbulent. Les sauts de déplacement permettent aux copépodes d'atteindre des vitesses qui sont en général bien plus élevées que les vitesses de la turbulence et ce comportement leur permet donc de réaliser des déplacements dirigés et actifs et de ne pas avoir un déplacement entièrement déterminé par le transport dû à la turbulence. Nager de manière vigoureuse diminue le transport par la turbulence, peut directement affecter la distribution des organismes dans leur écosystème, et explique leur capacité à contrôler leur distribution verticale dans des environnements turbulents.

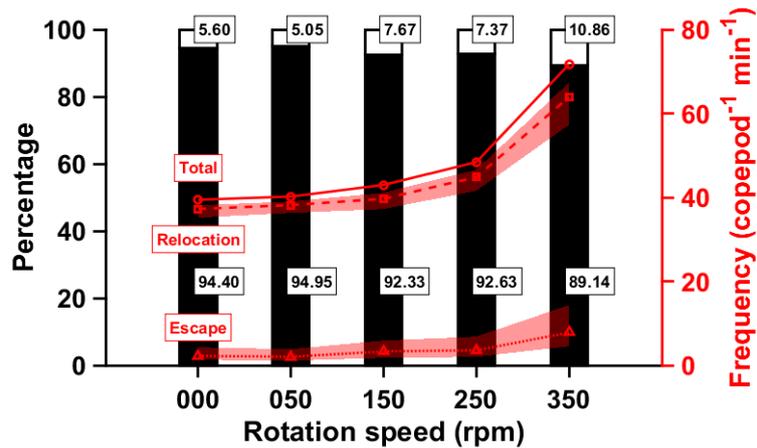


Figure 31. Pourcentage et fréquence des sauts de déplacement (partie noire de l'histogramme - *Relocation*) et d'esquive (partie blanche de l'histogramme - *Escape*) pour différentes intensités de turbulence indiquées par la vitesse de rotation (*rpm*) des disques du générateur. Les pourcentages sont indiqués dans chaque compartiment

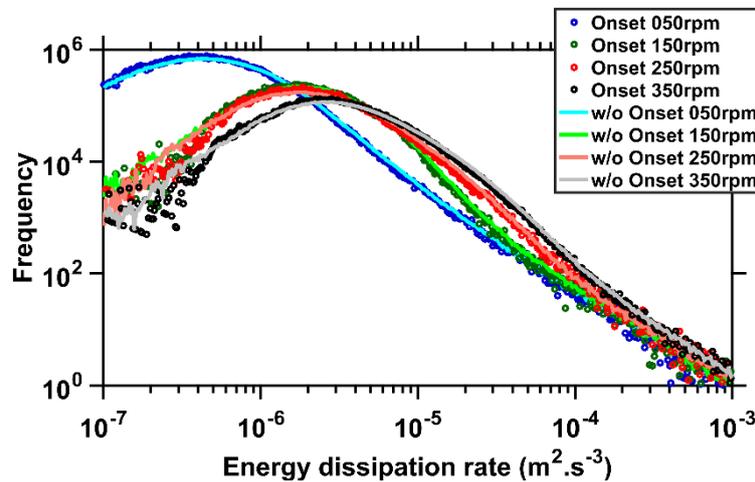


Figure 32. Densité de probabilité du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente à proximité immédiate des copépodes en considérant les trajectoires sans les positions se trouvant au début des sauts (lignes solides et couleurs claires - *w/o Onset*) ou seulement les positions qui correspondent au début des sauts (marqueurs circulaires et couleurs foncées - *Onset*) pour différentes intensités de turbulence indiquées par la vitesse de rotation des disques (*rpm*) du générateur de turbulence.

Ces résultats (Michalec et al. 2017b) représentent une contribution notable au domaine de l'écologie marine, premièrement parce qu'ils montrent que les copépodes peuvent répondre de façon active et rapidement aux conditions hydrodynamiques de leur environnement, et aussi parce qu'ils mettent en évidence un comportement individuel qui permet des comportements plus larges à l'échelle de la population. Ils contribuent à notre connaissance des interactions entre le compartiment biologique et les facteurs physiques de l'environnement, un domaine de recherche qui suscite un grand intérêt mais qui est particulièrement difficile à étudier.

En effet, les interactions entre le comportement des organismes et la turbulence influencent de nombreuses caractéristiques macroscopiques des écosystèmes marins et estuariens. Une compréhension détaillée des dynamiques du plancton et des cycles biogéochimiques nécessite une meilleure compréhension des interactions multiples entre les

compartiments biotiques et abiotiques. Le mécanisme que nous observons dans cette étude explique par exemple la capacité du plancton à former et maintenir des essaims dans des environnements très turbulents malgré les courants ambiants. La distribution non-homogène du plancton est une caractéristique majeure des écosystèmes marins qui influence de nombreux processus écologiques, depuis la persistance des régions de forte densité phytoplanctonique au comportement de recherche de nourriture d'organismes appartenant à des réseaux trophiques supérieurs.

3.4 Etude de la toxicité comportementale chez les copépodes

Le second volet de cette section utilise *E. affinis* comme espèce modèle pour l'écotoxicologie comportementale du zooplancton. Le comportement natatoire des copépodes calanoides est sensible aux propriétés chimiques et physiques de leur environnement, ce qui permet de mettre en évidence une contamination difficile à détecter via des tests classiques de mortalité ou de reproduction. Leur comportement est également un élément central de leur écologie. Il est donc nécessaire de quantifier les perturbations comportementales causées par les nombreux polluants présents dans les écosystèmes côtiers et estuariens afin de mieux comprendre et prévoir les effets de la pollution sur les communautés planctoniques.

Nous utilisons la vélocimétrie par suivi de particules et des techniques d'imagerie en microscopie pour développer des techniques nouvelles qui permettent d'obtenir des conditions expérimentales plus réalistes et une quantification précise des perturbations comportementales. Nous avons développé des nanocapsules lipidiques qui permettent de distribuer des polluants hydrophobes directement dans le système digestif des copépodes (Stancheva *et al.* 2015 ; Michalec *et al.* 2016) (**Figure 33**). Cette méthode innovante permet (a) d'obtenir une toxicité de contact mais aussi systémique sans utiliser de phytoplancton comme vecteur d'exposition trophique, et (b) d'exposer des copépodes à des composés hydrophobes sans utiliser de solvant pour les diluer.

Nous avons quantifié les effets comportementaux dus à la toxicité par contact et à la toxicité trophique (après ingestion) en comparant la cinématique et les propriétés diffusives des trajectoires au début de l'exposition à des nanocapsules remplies d'hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAPs) ou de polychlorobiphényles (PCBs) et après 3h et 24h. Notre première hypothèse est que les copépodes ne réagissent pas aux nanocapsules vides du fait de leur innocuité (Stancheva *et al.* 2015). Notre seconde hypothèse est que les copépodes réagissent aux premiers instants de l'exposition par une réaction classique d'hyperactivité (Michalec *et al.* 2013 ; Chevalier *et al.* 2015). Notre troisième hypothèse est une activité de nage plus faible pour des temps d'exposition plus longs. Cette hypothèse est basée sur la relation dose-réponse en écotoxicologie et sur notre observation que les copépodes ingèrent et accumulent les nanocapsules dans leur tube digestif (Stancheva *et al.* 2015).

Nous montrons que malgré leur innocuité lors des précédents tests de toxicité (Stancheva *et al.* 2015), les nanocapsules vides changent le comportement natatoire d'*E. affinis*. Ces effets compliquent l'interprétation de nos résultats. Pourtant, des tendances marquées sont visibles. Nous montrons que les copépodes augmentent leur activité et leur vitesse de nage au contact des nanocapsules vides. L'imagerie par microscopie laser montre une adhésion des nanocapsules à la carapace et aux appendices de nage des copépodes, ce qui suggère une toxicité par contact. Cette réponse comportementale ressemble à la réaction d'esquive couramment observée chez les organismes planctoniques au début d'une exposition. La toxicité par contact des polluants et des nanocapsules semble additive et les



nanocapsules contenant des PCBs ont causé le plus d'effets. Nous avons observé une accumulation marquée de nanocapsules sur les appendices et dans le tube digestif après 3h et 24h d'exposition, ce qui suggère une contribution accrue de la toxicité systémique. En effet, les nanocapsules remplies de HAPs ont causé une diminution de l'activité, en accord avec les propriétés narcotiques de ces polluants. La très forte réduction de la vitesse après 24h d'exposition aux nanocapsules remplies de PCBs peut être reliée à des dommages physiologiques causés par une toxicité systémique importante. Les copépodes femelles semblent être moins sensibles que les mâles, en accord avec nos études précédentes (Michalec *et al.* 2013) et avec leurs capacités de détoxification plus élevées. Nous espérons que ces résultats et approche expérimentale vont permettre de développer des nanocapsules appropriées pour des études standardisées en écotoxicologie comportementale.

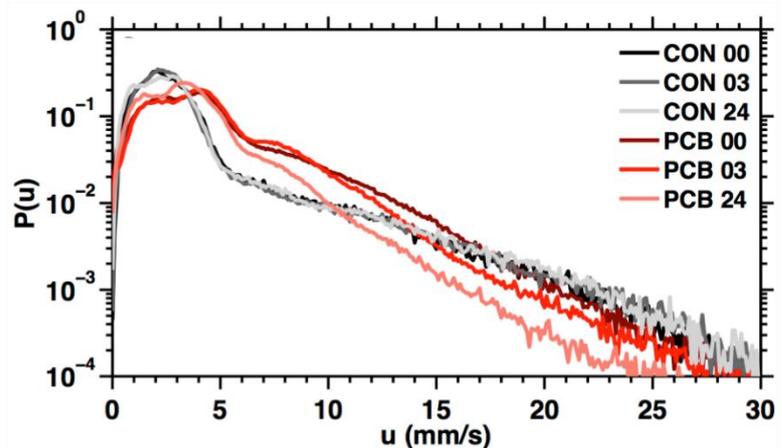
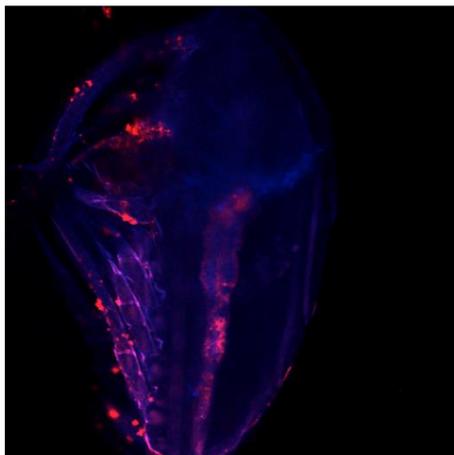


Figure 33. Image de microscopie confocale en fluorescence montrant des nanocapsules lipidiques contenant du PCB 153 et un colorant fluorescent (Dil) dans le tube digestif et sur les appendices buccaux et natatoires après 24 heures d'exposition, et densité de probabilité de la vitesse pour des copépodes nageant dans une eau non polluée (contrôle - CON) et en présence de nanocapsules contenant du PCB 153 (PCB) immédiatement après introduction des nanocapsules (00) et après 3 heures (03) et 24 heures (24) d'exposition.

La collaboration entre le LOG et le groupe *nanobiointerfaces* de l'Institut d'Electronique de Microélectronique et de Nanotechnologie (IEMN) de Lille (voir <http://pang.univ-lille.fr/partners/nanobiointerfaces-team-nbi>) a permis de renforcer cette action. *Eurytemora affinis* vivant près du bouchon vaseux, cette espèce est fortement exposée aux polluants qui se trouvent sous forme dissoute ou particulaire avec des particules de différentes tailles. Nous avons axé notre recherche sur la toxicité comportementale des nanoparticules. Les conséquences des nanoparticules sur les réseaux trophiques aquatiques représentent une problématique de recherche émergente mais qui est relativement difficile à étudier compte tenu de la difficulté à caractériser et quantifier les nanoparticules dans l'environnement. Par conséquent, et dans un travail précurseur, nous avons voulu tester les effets de nanoparticules d'or (comme exemple de nanoparticules métalliques) en suspension sur le comportement natatoire d'*E. affinis* (Michalec *et al.* 2017a). Les organismes zooplanctoniques réagissent en général par une hyperactivité aux premiers stades d'une exposition à des polluants. Néanmoins, les propriétés physiques et chimiques particulières des nanoparticules leur permettent d'avoir des modes d'action différents et d'induire des interactions différentes avec les organismes et peuvent donc avoir des effets imprévisibles. Nous avons également étudié séparément les mâles et les femelles à cause des différences dans leurs capacités de détoxifications et leur réponse comportementale (e.g. Michalec *et al.* 2016).



L'exposition à des nanoparticules a causé une forte diminution de l'activité natatoire, de la vitesse et de l'accélération des femelles, mais pas des mâles. Cette réponse diffère nettement du comportement hyperactif qui est fréquemment observé chez les organismes zooplanctoniques exposés à des polluants, et de la moindre sensibilité des femelles aux facteurs de stress. L'imagerie microscopique n'a mis en évidence d'accumulation de nanoparticules ni au niveau des appendices natatoires ni dans le tube digestif, ce qui suggère que les mouvements des copépodes n'étaient pas entravés et également une absence de toxicité systémique (**Figure 34**). La dimension fractale des trajectoires, qui caractérise leur complexité en trois dimensions, n'est en revanche pas modifiée par la présence des nanoparticules (**Figure 35**).

Les nanoparticules d'or fonctionnalisées sont en général fortement toxiques pour le zooplancton. Au contraire, les nanoparticules non-fonctionnalisées (les ligands qui empêchent l'agglomération des nanoparticules ne portent pas de groupe fonctionnel), anioniques ou chargées négativement (ce qui est le cas des nanoparticules utilisées dans cette étude) sont en général peu toxiques (Michalec *et al.* 2017a). Néanmoins, nos résultats montrent qu'une exposition rapide à des concentrations très faibles (11.4 µg/L pendant 30 min) à des nanoparticules métalliques provoque une toxicité comportementale marquée. Ces modifications marquées du comportement natatoire peuvent perturber la capacité des copépodes planctoniques à se déplacer et à interagir avec leur environnement.

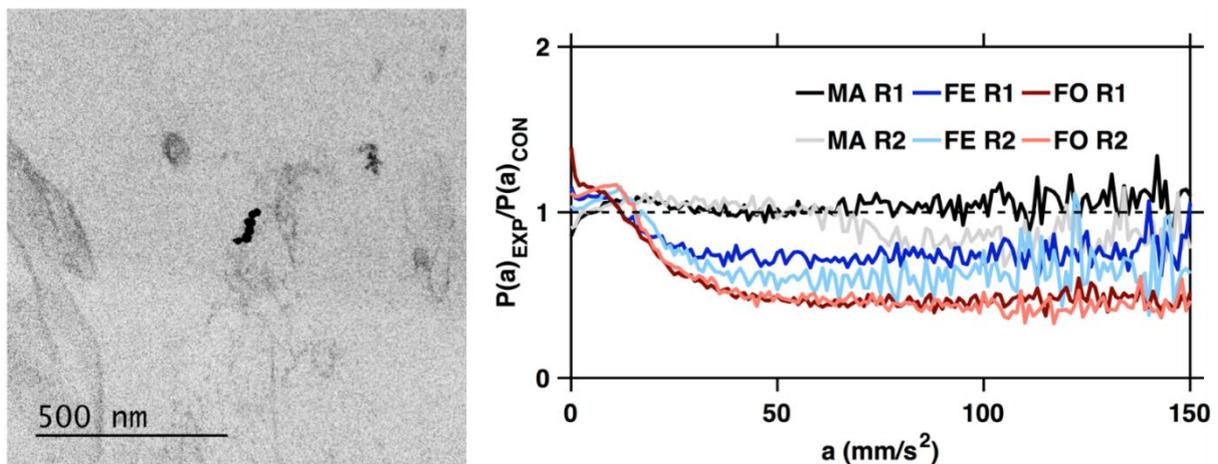


Figure 34. Image de microscopie électronique montrant un aggloméra de nanoparticules d'or dans l'appareil digestif d'un copépode, et ratio de la densité de probabilité de l'accélération pendant une exposition aux nanoparticules sur la densité de probabilité de l'accélération dans une eau sans nanoparticule, pour les mâles (MA), femelles (FE) et femelles ovigères (FO) pour les deux répliques R1 et R2.



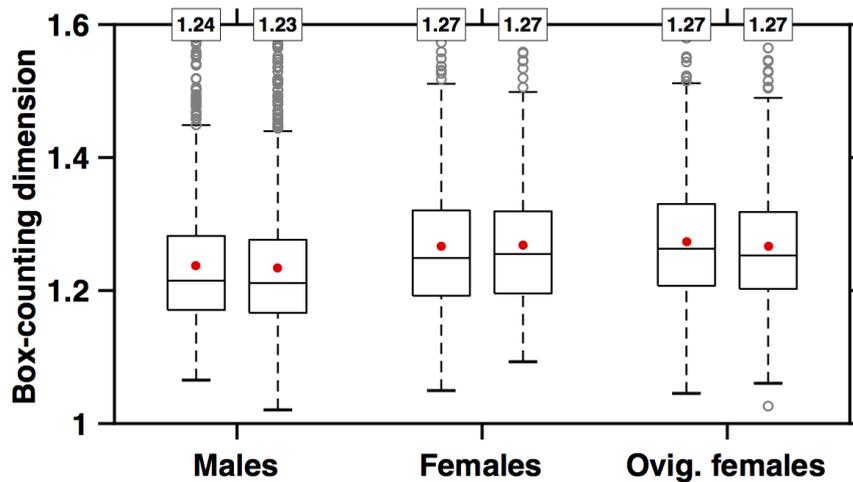


Figure 35. Dimension fractale en trois dimensions des trajectoires des mâles, femelles, et femelles non-ovigères. La barre centrale est la médiane, les limites des boîtes sont les 25^{ème} et 75^{ème} centiles. Les points rouges indiquent la moyenne. Pour chaque genre, la boîte de gauche indique le contrôle, et la boîte de droite la condition expérimentale. La dimension fractale reste identique pour les trois stades reproducteurs entre le contrôle et pendant l'exposition aux nanoparticules.

Une accumulation de nanoparticules sur les appendices externes du zooplancton a été observée dans de nombreuses études (Michalec *et al.* 2017a) et peut être un mécanisme de toxicité comportementale. Cette accumulation peut empêcher les copépodes de battre leurs appendices buccaux ou natatoires et peut donc gêner leurs mouvements, ce qui pourrait expliquer la diminution de la vitesse de nage mais une dimension fractale qui reste au contraire inchangée. Pourtant, nous n'avons pas observé d'accumulation externe. Nous n'avons pas non plus observé d'accumulation interne dans l'appareil digestif, ce qui indique qu'une toxicité systémique après passage de la barrière intestinale ne peut pas expliquer la toxicité comportementale observée dans cette étude. Les mécanismes à l'origine de ces modifications comportementales marquées chez les mâles et femelles et de la surprenante sensibilité des copépodes femelles par rapport aux mâles restent à définir.

3.5 Lien avec la définition des habitats de copépodes et perspectives

Les résultats novateurs obtenus dans le cadre de ce projet (collaboration entre les équipes du LOG et de ETH avec une convention de recherche signée par les deux universités) nous ont incité à poursuivre cette collaboration. Nous souhaitons placer les résultats obtenus sur les effets de la turbulence dans un contexte plus global afin de mieux comprendre la distribution à grande échelle du zooplancton. Dans des conditions relativement calmes, comme par exemple au niveau de la pycnocline dans un environnement océanique stratifié ou lors de la période de transition entre les marées dans les estuaires, le comportement natatoire des copépodes peut être relativement indépendant de la turbulence. Dans la plupart des cas pourtant, les copépodes marins et estuariens vivent dans un milieu très turbulent. Nous avons utilisé le copépode *E. affinis* provenant de l'estuaire de la Seine pour étudier les stratégies comportementales utilisées par les copépodes adultes pour adapter leur effort de nage et maintenir les avantages comportementaux permis par leur comportement à petite échelle même quant le transport dû à la turbulence s'oppose aux caractéristiques innées de leur comportement natatoire. Ce comportement à l'échelle individuelle peut également expliquer



des processus écologiques à grande échelle comme les migrations verticales dans les estuaires et dans les océans.

Une discussion sur le rôle des conditions hydrodynamiques dans la structuration des habitats des copépodes estuariens a eu lieu lors du comité de suivi du 18 mai 2015. Nos travaux sur le comportement natatoire des stades adultes ont confirmé que cette espèce est bien adaptée pour vivre dans un milieu turbulent (Michalec *et al.* 2015a, 2015b, 2017b). Toutefois sa capacité à se déplacer en conditions turbulentes est évidemment limitée et pour des fortes vitesses de courant ces organismes sont transportés de manière passive. Nous avons donc profité de l'effort de synthèse des acquis *in situ* présentés dans ce rapport pour utiliser la vitesse du courant comme descripteur de l'habitat des copépodes. La relation entre la densité moyenne par classes de vitesse du courant a également été étudiée.

Nous observons des distributions différentes des différents stades de développement des copépodes *E. affinis* et *Acartia* sp. en fonction de la vitesse du courant (**Figures 36 et 37**). *Acartia* sp. est observé principalement dans des conditions très dynamiques avec des vitesses de courant supérieures à 150 cm.s⁻¹. Les stades juvéniles et adultes du copépode *E. affinis* sont plus abondants pour des vitesses plus modérées de l'ordre de 100 cm.s⁻¹. Au contraire, les nauplii présentent une distribution plus homogène entre 0 et 100 cm.s⁻¹ en accord avec leur faible capacité de nage et leur distribution comparable à celle de particules passives.

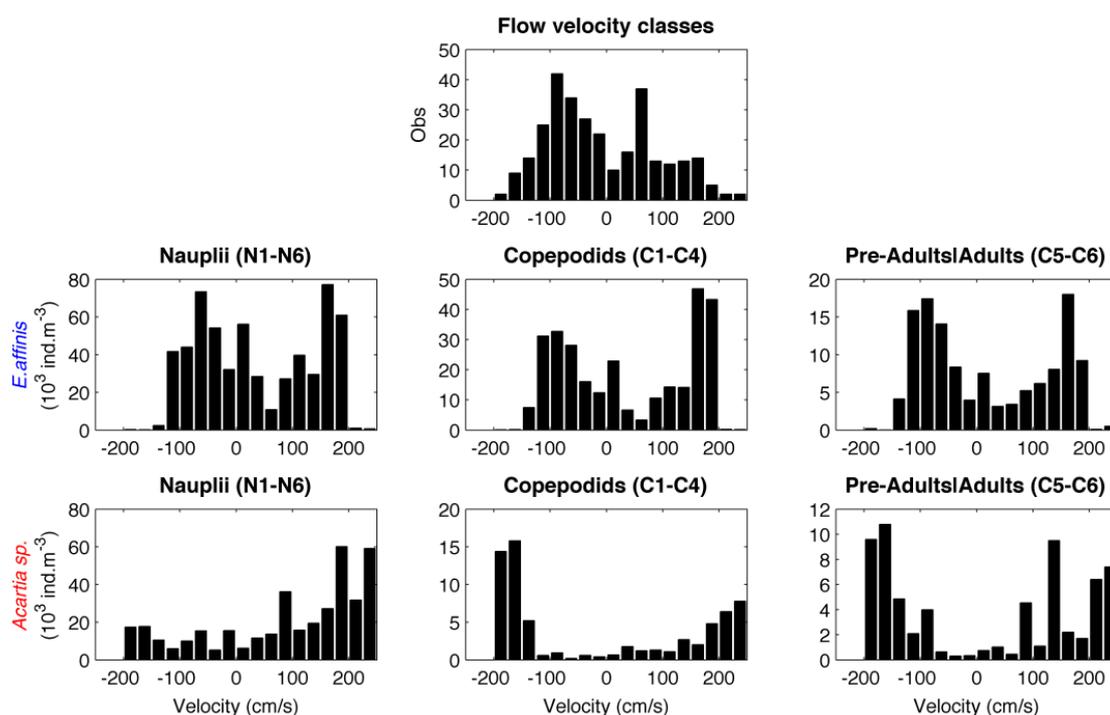


Figure 36. Abondance moyenne (ind.m⁻³) des différents stades de développement des copépodes *Eurytemora affinis* et *Acartia* sp. en fonction de la vitesse du courant (amplitude et direction de la vitesse horizontale).

Bien que ces deux espèces de copépodes soient typiques des zones de gradient de salinité, nous avons montré au début de ce rapport que leurs domaines de préférence pour la salinité et la température sont opposés. Il semble que les abondances les plus élevées de ces deux espèces s'observent à des moments différents de la marée dans des conditions de salinité et/ou hydrodynamiques différentes.



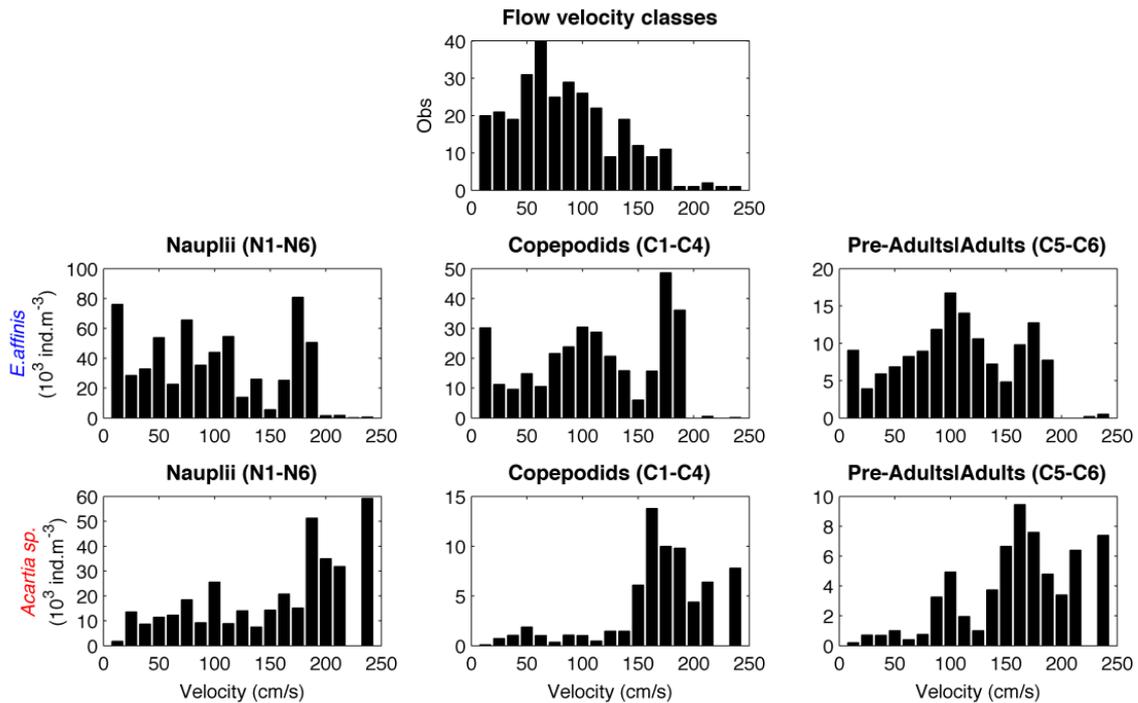


Figure 37. Abondance moyenne (ind.m⁻³) des différents groupes de développement des copépodes *Eurytemora affinis* et *Acartia sp.* en fonction de la vitesse du courant (amplitude de la vitesse horizontale).

La réponse comportementale des copépodes calanoides à la turbulence est différente en fonction des espèces. Par exemple, le copépode *A. tonsa* réagit vivement à la turbulence alors que *Temora logicornis* semble plus passif face à des conditions hydrodynamiques fluctuantes (Webster *et al.* 2014). Les résultats obtenus par le groupe du Prof. Holzner avec le copépode *E. affinis* montrent une augmentation de l'effort de nage en turbulence. Ce changement comportemental se traduit par des sauts de déplacement plus nombreux qui permettent à cette espèce d'avoir un comportement relativement indépendant de la turbulence et donc de se déplacer même dans des conditions hydrodynamiques vigoureuses. Ces résultats montrent l'existence d'une réponse comportementale rapide aux conditions hydrodynamiques de l'environnement et suggèrent l'existence de niches hydrodynamiques pouvant jouer un rôle important dans la répartition spatiale des copépodes estuariens. Ce phénomène a été par exemple observé avec le phytoplancton dans les océans (d'Ovidio *et al.* 2010). Il est donc nécessaire de comprendre les interactions entre le comportement natatoire et la turbulence chez d'autres espèces clés des estuaires comme par exemple le copépode *Acartia sp.* en utilisant l'approche expérimentale déjà utilisée dans ce projet pour *E. affinis*.



Conclusion

Le pari du projet ZOOGLOBAL était de proposer un programme de recherche très équilibré entre :

- i) la valorisation des acquis du programme Seine-Aval (données *in situ* et au laboratoire) et l'initiation de nouvelles actions (terrain, laboratoire et modélisation)
- ii) le besoin d'acquisition de données scientifiques de très bonne qualité (qui peuvent donner après analyses et rédaction des publications dans des journaux internationaux) et le développement d'outils et certaines analyses (expertises) opérationnelles en vers les gestionnaires et le GIP Seine-Aval.

La synthèse des données *in situ* a permis la compilation et la validation d'une base de données unique, car acquise avec la même méthodologie d'échantillonnage et intégrant tous les stades de développement des principaux copépodes. Ce travail important a permis de paramétrer les habitats des principaux copépodes estuariens *Eurytemora affinis* et *Acartia* sp. Ces deux copépodes ont été également ciblés par le projet ZOOSEINE (Seine-Aval 4) et ceci compte tenu de l'opposition de leurs préférences vis-à-vis de la température et la salinité. L'utilisation des sorties (salinité) du modèle MARS3D a servi à la cartographie de la variabilité spatio-temporelle des habitats fonctionnels des deux espèces. Comme nous l'avons constaté lors des premières analyses des campagnes d'échantillonnage ZOOTRANS (projet ZOOSEINE, SA IV) l'approche de modélisation confirme que les habitats des derniers stades de développement de ces deux espèces ne se chevauchent pas. Il serait très intéressant d'analyser les facteurs hydroclimatiques et trophiques qui pourraient favoriser une espèce par rapport à l'autre. Dans un grand estuaire, comme la baie de Chesapeake aux Etats-Unis, Kimmel et al. (2006) ont proposé une analyse rétrospective basée sur la combinaison des données climatiques, hydrologiques et des suivis du zooplancton. Cette étude a confirmé par exemple qu'une année humide (fort débit) était favorable au développement d'*E. affinis* ainsi qu'au recrutement de juvéniles de poissons d'intérêt commercial. En revanche, une année sèche (débit faible) était plus favorable aux espèces *Acartia* sp. ainsi que le plancton gélatineux avec des conséquences négatives sur le recrutement de poissons. Dans l'estuaire de la Gironde, Chaalali et al. (2013) ont considéré que les changements climatiques (réchauffement + intrusion saline) ont favorisé la colonisation de l'espèce *Acartia tonsa* (considéré comme espèce introduite). Dans l'estuaire de la Seine, nous avons montré que les espèces *Acartia* sp. peuvent émerger facilement à partir du stock des œufs de résistance dans le sédiment (Glippa et al., 2011, 2014). Par conséquent, les stratégies reproductives opposées entre *E. affinis* (femelle porteuse d'un sac d'œufs) et *Acartia* sp. (ponte libre dans la colonne d'eau) nécessitent d'être intégrées dans les démarches de modélisation.

Avant de poursuivre les études prospectives, il serait intéressant de développer plusieurs scénarios climatiques spécifiques au contexte de la Seine. Ces scénarios doivent combiner les projections climatiques mais également les mesures de gestion allant du bassin versant jusqu'à la baie de Seine. Dans notre étude prospective, nous avons considéré que l'habitat des copépodes reste inchangé dans le temps. Bien que cette hypothèse soit simpliste, il est très difficile à ce jour d'intégrer avec fiabilité les capacités adaptatives et/ou la plasticité des organismes aquatiques (notamment les copépodes) dans des scénarios prospectifs. Il est souvent difficile de quantifier ces composantes adaptatives chez les invertébrés aquatiques. Toutefois, nos résultats expérimentaux valorisés dans le cadre de ce projet (Souissi et al.,



2016a,b) ainsi que d'autres données en cours de valorisation – vont nous aider à intégrer la perte de la fitness d'*E. affinis* dans un scénario climatique (travail de modélisation qui se poursuit). De même, il serait intéressant de perfectionner la modélisation de l'habitat fonctionnel de l'espèce *Acartia* sp. et étendre ce travail au copépode marin *Temora longicornis* très peu représenté dans notre base de données.

La synthèse des données *in situ* a confirmé le manque de données au niveau de l'estuaire marin. Il est donc nécessaire de poursuivre le développement de l'outil de modélisation des habitats fonctionnels en utilisant : i) dans un premier temps, les acquis de la littérature sur les espèces *Acartia* sp. et *Temora longicornis* et ii) suggérer une interaction effective entre tous les programmes de recherche de Seine-Aval 6 travaillant sur le zooplancton pour assurer au moins un suivi minimaliste des paramètres clés (température, salinité, MES et Chla).

En effet, le travail de terrain réalisé dans ZOOGLOBAL a permis de comparer des techniques d'échantillonnage différentes et proposer le maintien d'un échantillonnage en sous-surface et près du fond.

Le volet échantillonnage est fondamental pour ce compartiment zooplanktonique et doit se faire d'une façon assez intégrée, le plus possible en relation avec des études complémentaires sur les autres composantes du réseau trophique (« bottom up » comme le phytoplancton et la qualité de la matière organique et « top down » comme les prédateurs). D'une façon générale, le projet ZOOGLOBAL a souligné et selon plusieurs angles l'importance de l'hydrodynamisme dans la définition des habitats des copépodes. Les résultats novateurs obtenus en collaboration avec ETH Zurich proposent pour la première fois des mécanismes comportementaux expliquant la capacité adaptative d'*E. affinis* à un milieu turbulent (Michalec et al., 2017b). Nous pouvons facilement imaginer qu'au cours d'un cycle de marée, les copépodes vont rencontrer des situations contrastées d'hydrodynamisme. Au lieu de considérer une situation binaire avec des conditions de calme (ou faible hydrodynamisme), favorables à la migration active des stades adultes vers le fond (Schmitt et al., 2011) et de fort hydrodynamisme où les copépodes seraient transportés passivement, nous pouvons ajouter les capacités de copépodes à effectuer des sauts (fortes accélérations) permettant d'optimiser leur position verticale même si l'hydrodynamisme est très fort.

A une échelle de temps plus longue, le copépode *E. affinis* pourrait migrer dans la zone amont de l'estuaire de la Seine (comme le cas de l'Escaut) si les conditions hydrodynamiques, la disponibilité de la nourriture et la qualité de l'habitat le permettent.

Sur le plan opérationnel, les mesures de restauration écologique, basées souvent sur le génie-écologique, accordent une grande importance au volet hydrodynamique et la connectivité des habitats. Il serait intéressant d'analyser l'hydrodynamisme comme facteur important décrivant les habitats et le fonctionnement de la base du réseau trophique.

Malheureusement les données du zooplancton dans la Seine comportent plusieurs lacunes. En effet, les secteurs amont (eau douce) et aval (embouchure – baie de Seine) nécessitent d'être mieux étudiés. De même, nos connaissances sur le zooplancton dans les habitats latéraux (i.e. les zones intertidales) sont quasiment inexistantes. Il est important d'initier des études sur le zooplancton dans ces secteurs. Ces objectifs seront traités (même partiellement) dans le cadre du projet SENTINELLES (Seine-Aval 6) mais également PLASTIC-Seine (secteur amont en collaboration avec SENTINELLES). Enfin, le microzooplancton, qui comporte les stades larvaires des copépodes peut jouer un rôle important dans le fonctionnement du réseau trophique et sera étudié dans le futur dans le cadre de SENTINELLES.



Le couplage entre les données acquises au laboratoire et *in situ* ont permis à Dur et al. (2013) de proposer un modèle individu-centré capable de simuler la dynamique de population d'*E. affinis* sur plusieurs années. Ce modèle calibré pour l'estuaire de la Seine a été utilisé pour tester plusieurs scénarios. La **figure 38** représente un extrait d'une étude de sensibilité sur le décalage saisonnier de la probabilité de survie des stades larvaires (nauplii, A-C) et des adultes (B-D). Cette simulation montre que l'abondance totale de la population de ce copépode est plus sensible à la mortalité (ou survie) des nauplii qu'à celle des adultes.

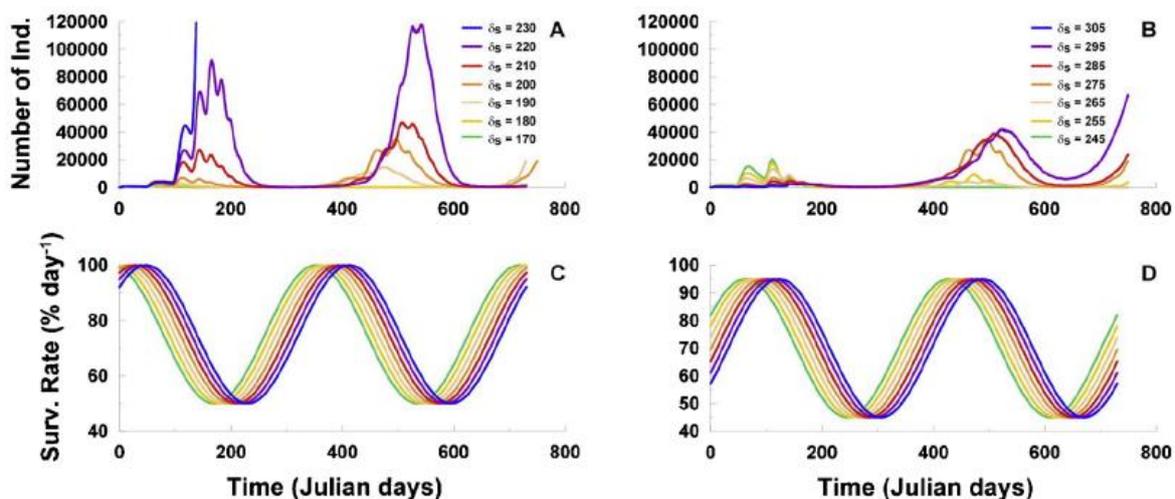


Figure 38. Figure extraite de Dur et al. (2013) montrant une étude de sensibilité du modèle au décalage dans le temps (phénologie) des courbes de survie des stades larvaires (C) et adultes (D). L'impact de ce décalage a été quantifié par la représentation de l'évolution sur 2 ans de l'abondance totale de tous les stades de développement d'*E. affinis* (A-B).

Or, tous nos résultats montrent que les habitats des stades larvaires (100% passifs) et des stades adultes de copépodes sont différents. Comme le microzooplancton pourrait jouer un rôle important dans le transfert des flux de carbone dans le réseau trophique de la Seine (démonstré dans nos résultats d'incubation) il serait important d'étudier le rôle de ce compartiment dans le fonctionnement du réseau trophique.

Le projet ZOOGLOBAL a montré que le volet expérimental reste très important pour comprendre certains mécanismes et ceci dans des conditions contrôlées. Ainsi le savoir faire du coordinateur du projet et son groupe dans la maîtrise des cultures de micro-algues et copépodes a été indispensable pour la réalisation des expériences sur le comportement natatoire. Ces cultures peuvent nous aider dans le futur à mieux comprendre le rôle des nauplii ainsi que les adultes dans le transfert d'énergie et de polluants dans le réseau trophique. D'une façon générale, le perfectionnement de notre approche de modélisation individu-centrée (Dur et al., 2009, 2013) ciblant *E. affinis* passe nécessairement par l'amélioration des hypothèses suivantes :

- i) la nourriture disponible peut être limitante, il faut donc intégrer ceci dans le modèle et si possible le coupler à un modèle bioénergétique,
- ii) le précédent modèle se base uniquement sur l'effet de la température sur les traits de vie, il serait important d'ajouter les effets d'autres facteurs
- iii) appliquer la même approche de modélisation aux copépodes *Acartia* sp. (au moins l'espèce *Acartia tonsa*) permettra d'effectuer une comparaison entre les deux espèces de copépodes estuariens.

Enfin, l'étude du rôle trophique d'*E. affinis* et du microzooplancton dans l'estuaire de la Seine a montré la nécessité de coupler les études sur le zooplancton avec celles ciblant le microplancton. La quantité de la MES et la qualité de la matière organique représentent des éléments importants pour mieux comprendre le rôle trophique du zooplancton. Certaines perspectives se réaliseront dans le cadre du projet SENTINELLES.

Tableau 4. Bilan synthétique de l'état de nos connaissances des principaux groupes (ou espèces) du zooplancton dans les 3 compartiments de l'estuaire de la Seine.

Principales espèces (groupes) de zooplancton	Etat de nos connaissances dans un but de modélisation	Perspectives de recherche
Estuaire marin (embouchure)		
Copépodes et autres groupes zooplanctoniques	Connaissances sont faibles et remontent aux années 90s. Il y a un besoin de faire une synthèse bibliographique et des données disponibles et/ou à obtenir (projet SA6 CAPES etc) dans le futur.	Il est important de réaliser un suivi de la dynamique saisonnière des principaux copépodes et les autres groupes zooplanctoniques. Il faut associer à ce suivi des paramètres structurants du zooplancton (Température, salinité, microplancton) et mesurer la biomasse disponible.
Estuaire moyen (gradient de salinité)		
<i>Eurytemora affinis</i>	De bonnes connaissances sur les effets de la salinité et la température sur la dynamique de population de ce copépode. Plusieurs autres informations scientifiques sont également disponibles car ce copépode majoritaire de ce secteur de l'estuaire a fait l'objet de plusieurs travaux réalisés essentiellement dans le cadre du GIP Seine-Aval.	Il faut intégrer l'hydrodynamisme, la quantité et qualité de la MES et le microplancton (nourriture) dans la description des habitats des principaux groupes de stades. Il faut estimer avec précision la variabilité saisonnière de la taille et poids sec de ce copépode. Il faut étudier cette espèce (et le zooplancton en général) dans des habitats latéraux (vasière, etc). non explorés à ce jour.
<i>Acartia sp</i>	Ce copépode polyhalin apparait surtout pendant la saison chaude. Une première modélisation de son habitat a été développée dans ce projet.	Besoin de compléter les études sur le rôle de l'hydrodynamisme, la quantité et qualité de la MES et le microplancton dans la structuration de cette population.
Autres groupes de zooplancton	Nous pouvons considérer surtout les copépodes benthiques et également les mysidacés prédateurs de copépodes.	Nos connaissances sur la dynamique des mysidacés qui jouent un rôle important au niveau du réseau trophique sont faibles.
Estuaire amont (eau douce)		
	Les connaissances sont faibles à part les anciens travaux et le suivi ZOOSEINE entre Honfleur et la Bouille.	Il est important d'explorer la composition du zooplancton et son rôle trophique (biomasse etc) dans le secteur d'eau douce de l'estuaire de la Seine.



BIBLIOGRAPHIE

- Akopian M., Garnier J. & Pourriot R., 2002. Cinétique du zooplancton dans un continuum aquatique: de la Marne et son réservoir à l'estuaire de la Seine. *C.R. Biologie* 325, 807-818.
- Ben Radhia-Souissi A. (2010) Etude de la plasticité reproductive et de la morphologie d'un copépode estuarien : comparaison intercontinentale. Thèse de Doctorat de l'Université Lille 1.
- Billones R. G., Tackx M. L., Flacier A. T, Zhu L. & Daro M. H. ,1999. Image analysis as a tool for measuring particulate matter concentration, gut content and clearance rates of estuarine copepods: validation and application. *J. Mar Systems*, 22: 179-194.
- 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.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Raybaud, V., Goberville, E., David, V., Böet, P. & Sautour, B. (2013) Climatic facilitation of the colonization of an estuary by *Acartia tonsa*. *PLoS ONE*, 8, e74531
- Chambord, 2016. Rôle du mésozooplancton dans un estuaire restauré : l'Escaut. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier Toulouse - Université d'Anvers- Université Lille 1. 196pp.
- Chambord S., Maris T., Colas F., Van Engeland T., Sossou A.C., Azémar F., Le Coz M., Cox T., Buisson L., Souissi S., Meire P., Tackx M. (2016) Mesozooplankton affinities in a recovering freshwater estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 177 : 47-59.
- Chevalier J., Harscoët E., Keller M., Pandard P., Cachot J., Grote M. (2015) Exploration of *Daphnia* behavioral effect profiles induced by a broad range of toxicants with different modes of action. *Environmental Toxicology and Chemistry* 34: 1760-1769.
- d'Ovidio F., De Monte S., Alvain S., Dandonneau Y., Lévy M. (2010). Fluid dynamical niches of phytoplankton types. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:18366-18370.
- David V, Sautour B. & Chardy P. (2006) Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) - Natural or anthropogenic forcing? *Est. Coast. Shelf Sci.*, 71 :429-442.
- 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 de doctorat, Université du Havre.
- Devreker D., Souissi S., Forget-Leray J., Leboulenger F. (2007) Effects of salinity and temperature on the post embryonic development of *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) of the Seine estuary: a laboratory study. *Journal of Plankton Research*, 29:i117-i133.
- Devreker D, Souissi S, Molinero JC & Nkibuto 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(12): 1329-1342.
- Devreker D., Souissi S., Winkler G., Forget-Leray J., Leboulenger F. (2009) Effects of salinity and temperature 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.
- Ducharne, A. et al., 2009. Rapport final du Projet RExHySS : Impact du changement climatique sur les Ressources en eau et les Extrêmes Hydrologiques dans les bassins de la Seine et la Somme. Sysyphé, Université Paris VI, Jussieu, pp. 62p.
- Dur G, Schmitt FG & Souissi S (2007) Analysis of high frequency temperature time series in the Seine estuary from the Marel autonomous monitoring buoy. *Hydrobiologia*, 588, 59-68.
- Dur G, Souissi S, Devreker D, Ginot V, Schmitt FG & Hwang J-S (2009) Effect of temperature and individual variability on the reproduction of the estuarine copepod *Eurytemora affinis* Individual-based experimental and modelling approach. *Ecological Modelling*, 220: 1073-1089.
- Dur, G., Jiménez-Melero, R., Beyrend-Dur, D., Hwang, J.-S., Souissi, S. (2013) Individual-based model of the phenology of egg-bearing copepods: Application to *Eurytemora affinis* from the Seine estuary, France. *Ecological Modelling*, 269 : 21-36.



- Ginot V, Le Page C & Souissi S (2002) A multi-agents architecture to enhance end-user individual based modelling. *Ecological Modelling*. 157:23-41.
- Escaravage, V. & Soetaert, K., 1995. Secondary production of the brackish water copepod Communities and their contribution to the carbon fluxes in the Westerschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia* 311: 103-114
- Frost, B.W. (1972) Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, **17**, 805–815.
- Gasparini S. (1997) Fécondité, régime alimentaire et production des principaux copépodes planctoniques de quatre estuaires européens. Université de Bordeaux 1.
- Gasparini, S. & Castel, J., 1997. Autotrophic and heterotrophic nanoplankton in the diet of estuarine copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa*. *Journal of Plankton Research* 19, 877-890.
- Gasparini, S., Castel, J., & Irigoien, X. (1999). Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. *Journal of Marine Systems* 22, 195–205.
- Gifford, D. J., & Dagg, J. (1988). Feeding of the estuarine copepod *Acartia tonsa* Dana: carnivory vs. herbivory in natural microplankton assemblages. *Bulletin of Marine Science* 43, 458–468.
- 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.
- Glippa O., Denis L., Lesourd S., Souissi S. (2014) Seasonal fluctuations of the copepod resting egg bank in the middle Seine estuary, France: Impact on the nauplii recruitment. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 142 :60-67.
- Head E.J.H. & Harris L.R., 1992. Chlorophyll and carotenoid transformation and destruction by *Calanus* spp. grazing on diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86: 229– 238.
- Kimmel DG, Miller WD & Roman MR (2006) Regional scale climate forcing of mesozooplankton dynamics in Chesapeake Bay. *Estuaries and Coasts* 29:375-387
- Leising A. W., Pierson, J. J., Halsband-Lenk C., Horner, R. & Postel J. , 2005. Copepod grazing during spring blooms: can *Pseudocalanus newmani* induce trophic cascades? *Progress in Oceanography*, 67: 406-421.
- Majdi N., Tackx M., Traunspurger W., Buffan-Dubau E. (2012) Feeding of bottom-dwelling nematodes examined using HPLC - Analysis of gut pigment contents. *Hydrobiologia*, 680:219-232.
- Marques S.C., Azeiteiro U. M., Martinho F. & Pardal M.A. (2007) Climate variability and planktonic communities: The effect of an extreme event (severe drought) in a southern European estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci*, 73:725-734
- Michalec F.G., Holzner M., Menu D., Hwang J.S. & Souissi S. (2013) Behavioral responses of the estuarine calanoid copepod *Eurytemora affinis* to sub-lethal concentrations of waterborne pollutants. *Aquatic Toxicology*, 138-139, 129-138.
- 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, Museum d'histoire naturelle. Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie. Thèse de doctorat
- Mouny P. & Dauvin J.C. 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 25, 13–22.
- Nejstgaard J. C., Naustvoll L. J. & Sazhin A. (2001). Correcting for underestimation on microzooplankton grazing in bottle incubation experiments with mesozooplankton. *Mar Ecol Prog Ser*, 221: 59–75.
- Roman M. R. & Rublee P. A. ,1980. Containment effects in copepod grazing experiments: a plea to end the black box approach. *Limnology and Oceanography*, 25 : 982-990.
- Schmitt F.G., Devreker D., Dur G., Souissi S. (2011) Direct evidence of tidally-oriented behaviour of the copepod *Eurytemora affinis* in the Seine estuary. *Ecological Research*, 26: 773-780.
- 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, Seuront L, Schmitt FG & Ginot V (2005) Describing space-time patterns in aquatic ecology using IBMs and scaling and multiscaling approaches. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 6:705-730.
- Souissi S. (coord.), Devreker D., 2012. Guide pour le suivi du zooplancton en milieu estuarien – Stratégie d'observation à long terme. 25p.
- Souissi S. & D. Devreker, 2012. Ecologie du copépode *Eurytemora affinis* ; une espèce au centre du réseau trophique estuarien. Fascicule Seine-Aval N°2.8 ; pp.
- Souissi A., Souissi S., Devreker D. & Hwang J. S. (2010) Occurrence of intersexuality in a laboratory culture of the copepod *Eurytemora affinis* from the Seine estuary (France). *Marine Biology*, 157(4): 851-861.
- Stancheva S., Souissi A., Ibrahim A., Barras A., Spriet C., Souissi S. & Boukherroub R. (2015) Lipid nanocapsules as a new delivery system in copepods: Toxicity studies and optical imaging. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 135: 441-447.
- Tackx M. L. M. & Polk P., 1982. Feeding of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda, Calanoida): predation on nauplii of *Canuella perplexa* T. et A. Scott (Copepoda, Harpacticoida) in the sluice-dock at Ostend. *Hydrobiologia*, 94: 131-133.
- Tackx 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.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O. (2011) Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalinicum of the Baltic Sea. *Mar Ecol Prog Ser*, 421: 1-11 (featured article)
- Wong C.K., Liu X.-J., Siu Y.Y., Hwang J.S. (2006) Study of selective feeding in the marine cladoceran *Penilia avirostris* by HPLC pigment analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 331: 21–32.

ANNEXES

Voir le rapport :

Souissi S. (coord.), TACKX M., DUR G., MICHALEC F.G., SOUISSI A. ; 2018. Projet ZOOGLOBAL « Etude du ZOOplancton et de ses habitats estuariens dans un contexte de changement GLOBAL : synthèse des acquis Seine-Aval et initiation d'une nouvelle approche intégrée ». Annexes du rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 19 p.

ANNEXE 1 : APPLICATION DE L'APPROCHE DE PARAMETRISATION DE L'EFFET DE LA SALINITE SUR LA DENSITE DES COPEODES E. AFFINIS ET T. LONGICORNIS A PARTIR DES DONNEES ISSUES DE LA THESE DE P. MOUNY (1998).

ANNEXE 2 : DUR G., SOUISSI S, 2018. ONTOGENETIC OPTIMAL TEMPERATURE AND SALINITY ENVELOPS OF THE COPEPOD EURYTEMORA AFFINIS IN THE SEINE ESTUARY (FRANCE). ESTUARINE, COASTAL AND SHELF SCIENCE, VOLUME 200, PAGES 311-323

ANNEXE 3 : EXTRAIT DE LA NOUVELLE PAGE WEB DU PROJET MOBIDYC APRES SA MIGRATION DE L'INRA VERS UN SITE CNRS HEBERGE PAR LE LOG SOUS LA RESPONSABILITE DE S. SOUISSI. CETTE OPERATION A ASSURE LE MAINTIEN DE CETTE PLATEFORME ET LA POSSIBILITE DE SUIVRE SON DEVELOPPEMENT. LA NOUVELLE VERSION PEUT DESORMAIS TOURNER SOUS WINDOWS > XP



POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

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

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

Souissi S. (coord.), TACKX M., DUR G., MICHALEC F.G., SOUISSI A., 2018. Projet ZOOGLOBAL « Etude du ZOOplankton et de ses habitats estuariens dans un contexte de changement GLOBAL : synthèse des acquis Seine-Aval et initiation d'une nouvelle approche intégrée ». Rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 68 p.

Le GIP Seine-Aval ne saurait être tenu responsable d'évènements pouvant résulter de l'utilisation et de l'interprétation des informations mises à disposition.
Pour tout renseignement, veuillez contacter le GIP Seine-Aval.

Les membres financeurs du GIP Seine-Aval sont :

