

Projet Seine-Aval 6

SENTINELLES

« Fonctionnement des écosystèmes de l'embouchure de l'estuaire de la Seine à travers une étude interdisciplinaire ciblant le zooplancton et le macro-zoobenthos »

Septembre 2021

Coordination : Sami Souissi

Co-Auteurs (par ordre alphabétique) : Frédéric Azémar, Thomas Combes, Maiwen Le Coz, Catherine Mouneyrac, Michèle Tackx, Sofiène Tlili



GIP Seine-Aval
GROUPEMENT D'INTÉRÊT PUBLIC

TABLE DES MATIERES

RESUME EXECUTIF	4
REMERCIEMENTS	7
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	8
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	9
INTRODUCTION	10
CHAPITRE 1 : LA MACROFAUNE BENTHIQUE DE LA VASIERE NORD : SUIVI <i>IN SITU</i>	15
1 Zoom sur deux espèces sentinelles de la vasière Nord de l'estuaire de la Seine	15
1.1 Site d'étude et campagnes de prélèvements	15
1.2 Caractérisation des sites	16
1.3 L'annélide polychaete <i>Hediste diversicolor</i> :	17
1.3.1 Méthodologie	17
1.3.2 Le suivi spatio-temporel de l'annélide polychaete <i>Hediste diversicolor</i> :	18
1.4 Le mollusque bivalve <i>Scrobicularia plana</i> :	21
1.4.1 Méthodologie	21
1.4.2 Le suivi spatio-temporel du bivalve <i>S. plana</i>	22
2 Biosurveillance intégrative de la vasière nord de l'estuaire de la Seine	25
CHAPITRE 2 – MODELISATION DES HABITATS DANS LA VASIERE NORD	28
3 Synthèse des données et modélisation des habitats dans la vasière Nord	28
3.1 État des lieux des données disponibles	28
3.2 Extraction des données	30
3.3 Modélisation des habitats	31
3.3.1 Modèles linéaires multivariés	31
3.3.2 Modélisation des habitats en fonction de la réponse biologique maximale	36
3.4 Discussions	43
3.4.1 Limites et perspectives de l'utilisation des modèles linéaires multivariés	43
3.4.2 Intérêts et limites des modèles de réponse biologique maximale espérée (95 ^e centile)	44
3.5 Cartographie de la variabilité pluriannuelle des assemblages du macrozoobenthos intertidal de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine.	45
3.5.1 Contexte et méthodologie	45
3.5.2 Résultats	45

CHAPITRE 3 - SUIVI DU ZOOPLANCTON <i>IN SITU</i>	50
4 Abondance et biomasse du zooplancton	50
4.1 Contexte et questionnement	50
4.2 Matériel et Méthodes	50
4.2.1 Abondance et biomasse du zooplancton (sous-tache 4.1)	50
4.2.2 Le broutage de la communauté zooplanctonique	52
4.3 Résultats et discussion	54
4.3.1 Facteurs environnementaux	54
4.3.2 Abondance du zooplancton	55
4.3.3 Biomasse du zooplancton	58
4.3.4 Activité trophique du zooplancton	60
CONCLUSION	64
LISTE DES ILLUSTRATIONS	66
BIBLIOGRAPHIE	69

RESUME EXECUTIF

Les enjeux liés à la compréhension du fonctionnement et de la dynamique de l'estuaire nécessitent une meilleure connaissance de ces systèmes complexes et des compartiments qui les constituent. Dans cet objectif, le GIP Seine-Aval encourage une démarche interdisciplinaire, et des interactions entre projets, afin de compléter au mieux les lacunes de connaissances et de renforcer les outils opérationnels. Le projet SENTINELLES cible deux compartiments d'importance fonctionnelle à la base des réseaux trophiques estuariens que sont la **macrofaune benthique** intertidale et le **zooplancton**.

Au niveau de la macrofaune benthique, nous avons proposé une démarche complémentaire entre la synthèse des données historiques acquises dans la vasière Nord et la réalisation d'un nouveau suivi sur le terrain en ciblant notamment les deux espèces sentinelles, **l'annélide polychaete *Hediste diversicolor*** et le **mollusque bivalve *Scrobicularia plana*** pour une meilleure compréhension de leurs dynamiques et rôles au sein des vasières de l'estuaire de la Seine. Ce volet de l'étude se fait en complémentarité et interaction directe avec le projet PHARESEE (SA6) et ceci afin d'avoir des données précises sur le rôle trophique des deux espèces et estimer la pression de broutage sur le microphytobenthos, compartiment ciblé par PHARESEE.

Afin de bien comprendre la dynamique de population mais également l'état de santé des deux espèces sentinelles, un suivi spatio-temporel des populations (densité, biomasse, stades de maturité sexuelle, paramètres de croissance, taux des réserves énergétiques (glycogène, lipides), relations allométriques et structure/dynamique des populations) de *H. diversicolor* et *S. Plana* en relation avec les facteurs abiotiques déterminants a été réalisé durant 7 périodes en 2018. Les vers et les bivalves ont été collectés sur deux sites correspondants à deux radiales du suivi du macrozoobenthos de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine : R8 (près du Pont de Normandie) et R3-5 (radiale plus en amont au niveau de la réserve naturelle). Les résultats du suivi des paramètres populationnels chez le ver *H. diversicolor* ont montré des différences populationnelles (densité, recrutement) et physiologiques (maturité, ponte et croissance) entre les deux sites de l'étude (les radiales R3-5 et R8). Concernant le mollusque bivalve *S. plana*, aucune différence de la biomasse et de la densité des populations entre les deux radiales n'a été observée. Par ailleurs, des différences ont été observées concernant les relations allométriques et la dynamique populationnelle (nombre de cohortes et recrutement), pouvant s'expliquer par les différences de disponibilité de la ressource microphytobenthique en lien avec la dynamique sédimentaire. La variation des concentrations en réserves énergétiques (lipides et glycogène) est en corrélation avec l'évolution de l'indice de condition d'une part et les résultats du suivi de l'évolution des cohortes qui montre l'existence de deux périodes de ponte chez *S. plana* dans les deux radiales suivies de la vasière nord de l'estuaire de la Seine.

Ces différences observées des paramètres éco-biologiques ont été par la suite comparées avec les données antérieures acquises dans le cadre des programmes PNETOX (2002-2004) et ECOTONES du GIP SA (2015-2017) dans un objectif de biosurveillance et de suivi de ces deux populations. Les résultats de cette comparaison de données historiques chez *H. diversicolor*, montrent clairement une situation contrastée entre les deux périodes se traduisant par : *i*) une augmentation significative des densités des populations; *ii*) un nombre et un taux de croissance des cohortes plus importants; *iv*) de meilleures performances individuelles; *v*) des niveaux en glycogène significativement plus faibles en 2018 qu'en 2004 qui pourraient s'expliquer par un investissement des réserves énergétiques à des fins de

processus reproductifs. En conclusion, à la lumière de ces résultats utilisant des paramètres individuels et populationnels, une amélioration actuelle du statut des vers a été observée.

Un autre résultat majeur du projet Sentinelles a été de mobiliser les données du suivi interannuel du macro-zoobenthos dans la vasière Nord réalisé depuis 2000 par la CSLN afin d'améliorer l'interprétation des évolutions. Une analyse multivariée sur les données acquises de 2000 à 2016 a permis d'identifier 6 assemblages d'espèces distincts et cartographier leur évolution spatiotemporelle à l'aide d'une méthodologie statistique appropriée. A noter que 3 périodes différentes ont été identifiées dans cette analyse : *i)* 2000-2004 ; *ii)* 2005-2013 et *iii)* 2014-2016. En plus des caractéristiques hydrologiques différentes entre ces trois périodes, la première période identifiée porte la signature des travaux de Port 2000. Depuis 2010, la biomasse augmente parallèlement à la progression du dernier assemblage (n° 6) à l'Est de la vasière. Or, *H. diversicolor* est l'espèce dominante de cet assemblage et *S. plana* arrive en 4^{ème} position. Cette analyse rétrospective est importante et représente une étape indispensable avant de se lancer dans des projections futures selon différents scénarios. Pour cela, le projet Sentinelles, en s'appuyant sur la démarche de modélisation des habitats fonctionnels des principaux copépodes, développée dans le cadre du projet ZOOGLOBAL (SA5), a contribué significativement à la synthèse des données acquises sur *H. diversicolor* et à l'amélioration de l'outil SIG habitats fonctionnels du GIP Seine-Aval. Cette démarche intègre les facteurs structurants de ces habitats comme le mode granulométrique, le pourcentage de vase mais aussi des variables calculées à partir des sorties MARS 3D comme la tension sur le fond ou le temps d'immersion. Ces données obtenues *in situ* et via la modélisation ont été complétées par des indices issues de la télédétection comme l'indice de végétation NDVI. Afin d'être en phase avec la démarche du projet de modélisation hydro-sédimentaire ARES (SA6), seule la période récente 2005-2018 a été analysée. Plusieurs approches de modélisation ont été appliquées sur les données de densité et de biomasses des deux espèces sentinelles *H. diversicolor* et *S. plana*.

La valorisation scientifique de ces résultats acquis est en cours de réalisation, ce qui va renforcer le développement des outils de surveillance de l'état de santé environnementale de la vasière Nord de l'estuaire de la Seine. De même, le volet modélisation des habitats des espèces sentinelles doit être poursuivi et renforcé dans le futur. Une combinaison des efforts de modélisation sur les organismes benthiques mais également le zooplancton (les copépodes) devrait s'appuyer sur les deux séries historiques des sorties de MARS 3D 1990-2000 et 2005-2018 obtenues très récemment ainsi que sur des scénarios prospectifs.

Le volet 'zooplancton' du projet SENTINELLES avait pour but de *i)* **renforcer les connaissances sur la composition** (abondance des différents taxons) de la communauté **mészo-zooplanctonique** sur un **continuum aval-amont de l'estuaire**, *ii)* quantifier la **biomasse** de cette communauté et *iii)* quantifier l'activité de **broutage de l'espèce dominante**, le copépode calanoïde *Eurytemora affinis*, ainsi que de la **communauté micro-zooplanctonique**.

Les résultats montrent que la communauté zooplanctonique de l'estuaire de la Seine est **fortement dominée par le copépode calanoïde *E. affinis***, aussi bien en **eau douce** (en amont de Caudebec) qu'en **eau saumâtre** (Tancarville, Caudebec). La présence de cladocères quasi exclusivement en eau douce et une composition différente de la communauté des rotifères entre les zones saumâtres et douces distinguent ces populations zooplanctoniques. Les poids individuels d'*E. affinis* mesurés pour les différents stades de développement (C1-2, C3-4, C5-adultes mâles et femelles) montrent un poids plus élevé aux

stations d'eau douce (à partir de Caudebec) qu'en eau saumâtre (Tancarville). Le dosage des contenus pigmentaires des stades C5 et adultes d'*E. affinis* a été combiné avec des données du projet ZOOGLOBAL (SA 5) et d'autres, obtenues dans l'Escaut. Cela démontre **une sélectivité pour les diatomées**, d'une part, et d'autre part, que le succès de ce taxon à se nourrir de phytoplancton augmente avec la fraction de diatomées dans la communauté phytoplanctonique. L'effet du broutage de la population d'*E. affinis* sur la biomasse de phytoplancton se limite à 1 % jour⁻¹ maximum. Le phytoplancton ne constitue donc pas une limitation pour le développement d'*E. affinis*. Le broutage de la communauté microplanctonique, montre une sélectivité pour les cryptophytes et les algues vertes. L'effet du broutage par le micro-zooplancton est généralement moindre que la croissance du phytoplancton quand celle-ci est positive. Par contre, en cas de mortalité du phytoplancton observée dans les contrôles, le broutage aggrave cette mortalité.

Les **recherches** déjà en cours dans le projet SA6 'Seine Amont : Réseaux Trophiques Estuariens' (**SARTRE**) prennent plus en compte les communautés zooplanctoniques en amont (jusqu'à Oissel) et assurent une meilleure prise en compte de la saisonnalité. Il sera également étudié dans quelle mesure la biomasse méso-zooplanctonique (estimée à 2,7 à 34,5 µg de poids sec L⁻¹) supporte les niveaux trophiques supérieurs. Toutes ces données récentes ainsi que des travaux sur d'autres estuaires similaires (ex : Escaut) vont nous permettre d'améliorer nos outils de modélisation de ce compartiment.

REMERCIEMENTS

Les participants au projet SENTINELLES remercient vivement :

- Le programme PRESTIGE-POSTDOC (Actions Marie Curie-COFUND du 7e PCRD de l'Union européenne), qui a permis de co-financer une partie des travaux de ce projet (co-financement du Post-Doc de Sofiene Tlili).
- L'Université Catholique de l'Ouest pour l'aide logistique et administrative pour l'accueil des deux Post-Doctorants du projet (Maïwen Le Coz et Sofiène Tlili). Les autres laboratoires partenaires du projet à Wimereux et à Toulouse pour l'aide au bon déroulement du projet. Un merci spécial à Capucine Bialais du groupe de recherche de S. Souissi au LOG pour son aide logistique au niveau du laboratoire.
- Thomas Le Carpentier et Gilles Le Guillou de l'équipe de la Maison de l'Estuaire de la Réserve Naturelle de l'Estuaire de la Seine, pour leur aide dans les campagnes de prélèvement.
- Chloé Dancie et les membres de la Cellule du Suivi de Littoral Normand (CSLN) leur disponibilité et leur collaboration fructueuse.
- Les intervenants du projet PHARSEE : Jérôme Morelle, Benoit Lebreton, Arnaud Huguet et Francis Orvain, pour les échanges et la collaboration fructueuse.
- Un très grand merci à tous les membres du GIP Seine-Aval pour leur réactivité et suivi de l'avancement du projet. Notamment Nicolas Bacq pour les nombreuses aides pour obtenir les données et d'autres informations, Jean-Philippe Lemoine pour sa disponibilité et son aide précieuse pour le volet des sorties MARS 3D, Cédric Fisson et Eric L'Ebrellec pour leur disponibilité et réactivité pour obtenir des données complémentaires utiles au déroulement du projet.
- Un grand merci aux membres et financeurs du GIP SA ainsi qu'à tous les membres des comités de suivi de Sentinelle et Pharesee et leurs remarques et suggestions très pertinentes.
- Gaël Dur qui connaît très bien l'environnement stimulant du GIP Seine-Aval depuis sa création, a gardé un lien très fort avec la dynamique de recherche sur l'estuaire de la Seine et a contribué depuis le Japon et parfois lors des passages en France à l'avancement du volet modélisation des habitats fonctionnels. Nous sommes reconnaissants à son implication et nous espérons qu'il poursuive le développement de ses travaux de modélisation des copépodes en fonction des scénarios climatiques en collaboration avec nous et le GIP SA.
- Un grand merci à Florent Grasso pour ses efforts pour finaliser les sorties de MARS 3D et nous trouver des solutions de transfert de fichiers dans une période de confinement délicate. A ce sujet, un grand merci à Francis Orvain et sa stagiaire en M2 Amélie Lehuen qui ont aidé considérablement Thomas Combes pour assurer un transfert des sorties de MARS 3D par tous les moyens. En plus de la collaboration solide sur le volet in situ entre Sentinelles et Pharesee, le volet modélisation sera certainement une perspective de collaboration certaine.
- Arnaud Huguet, pour avoir accueilli l'équipe 'zooplancton' sur ses campagnes de terrain.
- Shagnika Das, pour sa contribution marginale au projet via sa thèse de doctorat et le choix d'exposer *Eurytemora affinis* pendant plusieurs générations au sédiment issu de vasière Nord.
- Enfin, un grand merci à tous les scientifiques et participants à la dynamique SA6 et aux différents séminaires pour les échanges fructueux comme toujours.

SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

Nombre d'équipes impliquées : 3

Equipe 1

Laboratoire : Université de Lille – Sciences et Technologies, UMR CNRS-U. Lille-ULCO LOG 8187

1. Coordinateur scientifique, SOUISSI Sami, sami.souissi@univ-lille.fr
2. chercheurs (ou équivalents) permanents, DENIS Lionel, lionel.denis@univ-lille.fr; GEVAERT François, francois.gevaert@univ-lille.fr
3. chercheurs (ou équivalents) contractuels
Le Coz Maiwen post-doc
4. doctorants (thèses soutenues en 2019)
DAYRAS Paul, paul.dayras@hotmail.fr;
DAS Shagnika, shagnika@gmail.com
5. techniciens, DUONG Gwendoline IE, gwendoline.duong@univ-lille.fr; MENU Dominique, dominique.menu@univ-lille.fr; COMBES Thomas IE, thomas.combes@univ-lille.fr
6. autres étudiants, stagiaires

Equipe 2

Laboratoire : Université Catholique de l'Ouest, MMS-UCO

1. Responsable : Mouneyrac Catherine, catherine.mouneyrac@uco.fr
2. chercheurs (ou équivalents) permanents : Mouloud Mohammed, mohammed.mouloud@uco.fr; Châtel Amélie, amelie.chatel@uco.fr; Perrein-Ettajani Hanane, hanane.perrein@uco.fr; Marion Jean-Marie, jeanmarie.marion@uco.fr
3. chercheurs (ou équivalents) contractuels
Sofiène Tlili, Post-Doc, sofiene.tlili@uco.fr
4. doctorants
5. techniciens : Bruneau Mélanie, melanie.bruneau@uco.fr
6. autres étudiants, stagiaires :

Equipe 3

Laboratoire : Université de Toulouse III, laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement, UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT)

1. Responsable : Tackx Michèle, michele.tackx@univ-tlse3.fr
2. chercheurs (ou équivalents) permanents : Buffan-Dubau Evelyne, evelyne.buffan-dubau@univ-tlse3.fr
3. chercheurs (ou équivalents) contractuels
4. doctorants
5. techniciens : Dr. Azémar Frédéric, frederic.azemar1@univ-tlse3.fr; M. Julien Frédéric, frederic.julien@univ-tlse3.fr; M. Lambrigot Didier, didier.lambrigot@univ-tlse3.fr; Mme Sossou Claudine (non-permanente) akoko.sossou@univ-tlse3.fr
Julien Ovaert, IE CDD
6. autres étudiants, stagiaires

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

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

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

Acteurs de l'estuaire : Fanny Olivier, Yann Joncourt (AESN), Guylain Théon (DREAL)

Scientifiques : Francis Orvain (Université de Caen), Pascal Claquin (Université de Caen), Edith Parlanti (Université de Bordeaux).

INTRODUCTION

Comprendre et quantifier l'impact des pressions anthropiques sur les écosystèmes estuariens est un défi majeur qui concerne non seulement la communauté scientifique mais également les gestionnaires et décideurs. Dans les milieux aquatiques caractérisés par une forte productivité écologique et fortement anthropisés, comme l'estuaire de la Seine, il est indispensable d'intégrer dans toute étude écologique les effets directs et/ou indirects liés aux activités anthropiques. Il est également important de poursuivre le développement des outils de surveillance et de diagnostic de l'état de santé de ces écosystèmes, du rôle/efficacité des grandes fonctions écologiques et des services écosystémiques offerts par l'estuaire (nourricerie, piégeage et transformation de la matière organique, etc.). Les estuaires constituent un cadre d'étude très intéressant ; ce sont des écosystèmes qui assurent un lien fonctionnel entre le continent et l'océan aussi bien en ce qui concerne les échanges biogéochimiques qu'au niveau de la dynamique des organismes vivants. Les estuaires sont caractérisés par un fonctionnement très dynamique dont les trajectoires d'évolution sont encore mal connues.

Dans ces systèmes complexes, il est souvent difficile de discriminer les effets des facteurs naturels de ceux résultant des pressions anthropiques. Il est également difficile de quantifier les services écologiques (transformation de la matière, capacité de transformation/élimination des principaux éléments et des polluants, capacité d'accueil et fonction de nourricerie) offerts par les différents habitats estuariens. Bien que le développement de la modélisation couplée hydrodynamique-sédimentaire-biologique offre des outils adéquats pour répondre à des problématiques scientifiques et/ou de gestion, la conception et la validation de ces outils nécessite souvent un retour vers l'expérimentation *in situ* et *ex situ* ainsi que le maintien d'un dialogue régulier entre plusieurs disciplines. De même, effectuer des bilans biogéochimiques à différentes échelles spatio-temporelles exige une meilleure connaissance du fonctionnement du système et une description fine des habitats des principaux groupes (ou espèces) jouant un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien.

Conscient de ces enjeux, le projet Sentinelles répond à une réelle volonté de favoriser l'émergence de dynamiques interdisciplinaires autour de certaines problématiques considérées prioritaires par le GIP Seine-Aval. Dans ce contexte, nous avons ciblé deux compartiments clefs dans le fonctionnement des écosystèmes estuariens et qui exercent des fonctions importantes à la base du réseau trophique : le zooplancton et le macro-zoobenthos.

Afin de bien comprendre la dynamique de la macrofaune benthique intertidale, nous avons proposé une démarche complémentaire entre, d'une part, la synthèse des données historiques acquises dans la vasière Nord et la réalisation d'un nouveau suivi spatio-temporel ciblant notamment les deux espèces sentinelles, l'annélide polychète *Hediste diversicolor* et le mollusque bivalve *Scrobicularia plana* pour évaluer l'importance des vasières dans le fonctionnement de l'estuaire de la Seine, les rôles du microphytobenthos et de la matière allochtone. Ces deux espèces, représentatives, ayant un rôle important dans la chaîne trophique locale et les flux de la matière organique, sont également utilisées depuis des années (ex., le projet ECOTONES) comme étant des espèces sentinelles pour la biosurveillance des écosystèmes estuariens permettant ainsi un suivi de l'état de santé environnementale des populations de la faune benthique. Ainsi, nous avons proposé au cours de 2018, un suivi spatio-temporel des populations (densité, biomasse), stades de maturité sexuelle, paramètres de croissance, taux des réserves énergétiques (glycogène, lipides), relations allométriques et structure/dynamique des populations de *H. diversicolor* et *S. plana* en relation avec les facteurs abiotiques déterminants (granulométrie, pigments photosynthétiques, salinité et température). Les vers et les bivalves ont été collectés sur deux

sites correspondants à deux radiales du suivi du macro-zoobenthos de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine : R8 et R3-5.

Ensuite, dans l'objectif d'avoir des données précises sur le rôle trophique des deux espèces et estimer la pression de broutage sur le microphytobenthos, un autre volet d'étude a été réalisé en complémentarité et interaction directe avec le projet PHARESEE. En effet, l'estuaire de la Seine, comme la plupart des écosystèmes littoraux estuariens, est caractérisé par la présence d'une grande diversité de producteurs primaires (ex., micro-algues du sédiment, phytoplancton, plantes des marais salés) ainsi que par des apports de matière organique, d'origine autochtone et allochtone continentale ou océanique. Les apports de ces ressources trophiques varient dans le temps (ex., crues, efflorescences printanières) et dans l'espace, et leur qualité peut également varier, ce qui affecte leur devenir, et par conséquent leur rôle dans le fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire de la Seine. Parmi ces ressources, les micro-algues du sédiment (aussi appelées microphytobenthos) constituent une ressource trophique très productive et de très bonne qualité, dont les quantités varient en fonction de nombreux paramètres abiotiques et biotiques. Lors d'un projet précédent (BARBES, SA5) des mesures d'indicateurs pigmentaires à la surface des sédiments ont montré des niveaux de consommation primaire du microphytobenthos exceptionnels en comparaison avec d'autres écosystèmes estuariens. Par ailleurs, le projet BARBES a montré que les vasières intertidales de la Seine restent encore très productives même si le microphytobenthos est soumis à une pression très forte que ce soit par les effets physiques des vagues ou par la pression de broutage par les déposivores. Le devenir de cette ressource trophique, ainsi que celui des autres producteurs primaires, a été déterminé sur la vasière Nord de l'estuaire de la Seine, en se focalisant sur deux grands groupes de consommateurs benthiques : la macrofaune (Sentinelles) et la méiofaune (Pharesee). Ces travaux ont mis en œuvre une méthode basée sur le traçage de la matière (les isotopes stables) qui permet d'obtenir une vision systémique du fonctionnement d'un réseau trophique, mais qui nécessite que les différents producteurs primaires présents dans l'écosystème soient distinguables les uns des autres.

Puis, dans une perspective de biosurveillance intégrative de la vasière Nord de l'estuaire de la Seine, nous avons compilé les résultats du présent projet avec ceux d'autres programmes antérieurs, précisément le PNETOX (2002-2004) et le projet ECOTONES (GIP SA5 2015-2017) qui ont recommandé entre autre, l'utilisation des réponses des vers et des bivalves à différentes échelles de l'organisation biologique comme des outils de suivi de l'état de santé environnementale de la vasière Nord et comme des outils de diagnostic et de surveillance du fonctionnement de ces habitats. Dans ce volet de comparaison des données historiques, nous avons dans un premier temps exploré s'il y avait des changements dans la structure et la dynamique des populations de *Hediste diversicolor* entre les résultats du présent projet (2018) et ceux précédemment acquis dans le programme PNETOX (2004), soit 14 ans après. Dans un deuxième temps, nous avons recherché les liens potentiels entre les paramètres de fitness (investissement énergétique, reproduction et croissance individuelle) et les changements populationnels des vers observés entre ces 2 périodes.

Le projet SENTINELLES cible le macro-zoobenthos principal consommateur du microphytobenthos mais également capable de stimuler cette production primaire via les actions de bioturbation. D'une façon générale, la faune benthique est composée de plusieurs

groupes très diversifiés dans leurs formes, régime alimentaire et interaction avec la matrice sédimentaire. Il est donc nécessaire de mieux caractériser les assemblages du macro-zoobenthos par rapport aux caractéristiques abiotiques de leurs habitats intertidaux. Pour cela, nous allons tout d'abord réaliser un travail de synthèse et de valorisation de tous les suivis annuels du macro-zoobenthos intertidal de la réserve naturelle initiés en 2000. En plus des données et premières analyses fournies dans les rapports annuels par la CSLN (ex., Dancie, 2015), nous avons obtenu en passant par le GIP Seine-Aval l'ensemble des données acquises dans le cadre de ce suivi. Après vérification et organisation de la base de données pluriannuelle, la méthode de cartographie multivariée des assemblages d'espèces basée sur les probabilités bayésiennes sous sa forme originelle (Souissi et al., 2001) ou bien modifiée (Anneville et al., 2002 ; Estwood et al., 2006) a été utilisée pour analyser la base de données finale. Par la suite, la caractérisation des espèces indicatrices et les facteurs abiotiques responsables de la variabilité spatiale et interannuelle de cette communauté a été explorée.

Cette première analyse synthétique et descriptive à l'échelle de la communauté sera complétée par une étude plus poussée ciblant le ver annélide polychète *Hediste diversicolor* et l'autre espèce sentinelle le mollusque bivalve *Scorbicularia plana*. Il s'agit d'enrichir l'outil SIG habitats fonctionnels du GIP Seine-Aval en ciblant la vasière Nord. Cet outil a pour ambition d'analyser les relations spatiales entre les facteurs structurant les milieux et les fonctions écologiques du système estuarien tout en facilitant l'analyse des évolutions. Cette modélisation se base sur un système d'information géographique (SIG) auquel sont intégrées les données nécessaires à cette analyse. Nous allons nous appuyer sur la méthodologie de modélisation statistique des habitats développée dans le cadre du projet ZOOGLOBAL (Seine-Aval 5) appliquée sur les copépodes (Dur et Souissi, 2018) mais en utilisant les meilleurs descripteurs des habitats intertidaux. En particulier, nous allons nous inspirer des travaux de Van der Wal et al. (2008) qui proposent une modélisation statistique de la biomasse du macro-zoobenthos intertidal en utilisant des outils de télédétection. En particulier, l'indice de végétation (liée au microphytobenthos), la granulométrie, le pourcentage de vase et la hauteur moyenne d'eau ont été considérées comme principales variables environnementales explicatives de la distribution de la biomasse du macro-zoobenthos. Toutefois, la modélisation des habitats d'organismes benthiques dont la distribution spatiale peut être très hétérogène et à différentes échelles spatio-temporelles, pourrait s'avérer complexe en absence de bonne résolution spatiale. Mais néanmoins, nous allons compiler toutes les données des abondances et biomasses des deux espèces sentinelles au niveau de la vasière Nord et extraire toutes les variables explicatives à partir de données *in situ* (granulométrie et % de vase), télédétection (indice de végétation, NDVI) et surtout sorties du modèle MARS 3D (tensions sur le fond et temps d'immersion). D'autres variables comme la salinité, température et le débit seront également explorées pour développer les modèles des habitats pour les 2 espèces.

Les estuaires sont aujourd'hui confrontés au défi de combiner la restauration avec les besoins des multi-utilisateurs. Dans la phase pélagique (colonne d'eau), l'amélioration de la qualité de l'eau peut engendrer des modifications dans le fonctionnement de la base du réseau trophique, surtout les producteurs primaires et le zooplancton. Il est donc nécessaire de quantifier le fonctionnement de la base du réseau trophique afin de pouvoir évaluer la capacité d'accueil des systèmes pour les niveaux trophiques supérieurs (supra-benthos, poissons). Le zooplancton jouant un rôle clé dans les cycles biogéochimiques des milieux aquatiques : il transfère l'énergie des ressources primaires (production primaire, matière organique

autochtone ou allochtone) vers les niveaux trophiques supérieurs (Figure 1). Le mésozooplancton (50-200 μm ; copépodes, cladocères, rotifères) peut se nourrir de phytoplancton, mais également de débris ou de microzooplancton (20-100 μm ; nanoflagellés hétérotrophes; ciliés). En milieu estuarien, caractérisé par des fortes concentrations en Matières en Suspension (MES), le microzooplancton peut également jouer un rôle important dans ces transferts d'énergie pélagiques, comme démontré par Lionard et al. (2005) et Azémar et al. (2007) pour l'Escaut. Le zooplancton est dépendant des facteurs physico-chimiques environnementaux pour son développement, y compris la concentration et composition de la MES. Ces facteurs environnementaux sont des variables importantes à considérer pour la gestion d'un estuaire et à mettre en relation avec l'interaction entre les zones intertidales et l'habitat pélagique. Etant donné l'importance du zooplancton en tant que nourriture pour beaucoup de (larves de) poissons estuariens (résidents et migrants), l'abondance et la biomasse du zooplancton représentent des facteurs importants du potentiel de développement de poissons dans l'estuaire.

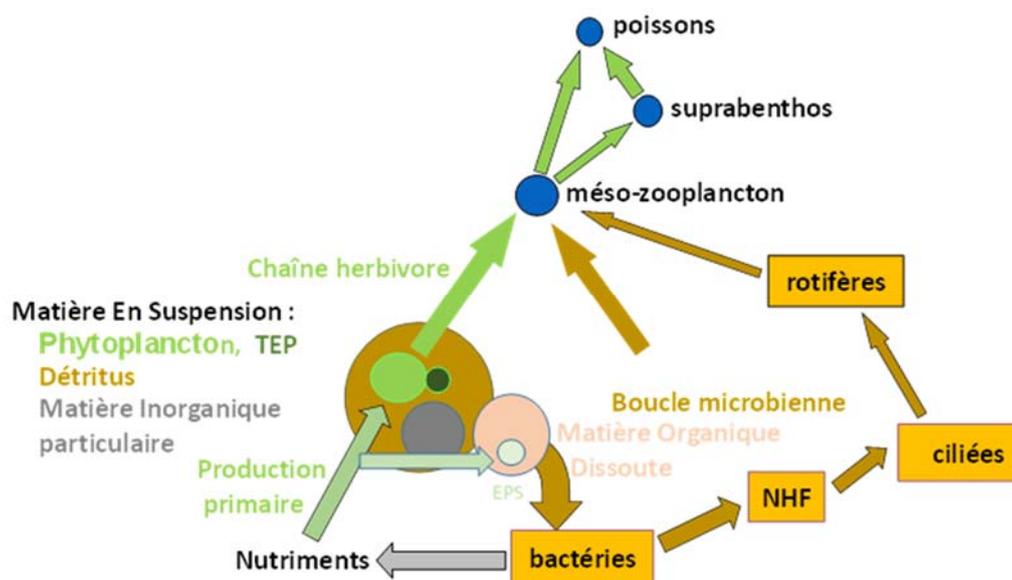


Figure 1. Schéma (simplifié) du fonctionnement trophique de la zone pélagique estuarienne.

Les communautés méso-zooplanctoniques (50-2 000 μm) de la Seine ont essentiellement été étudiées dans la zone de transition de la salinité, montrant l'importance de la salinité comme facteur structurant des communautés. On distingue la communauté marine (composée essentiellement du copépode *Temora longicornis*, de l'appendiculaire *Oikopleura dioica* et larves de cirripèdes) et une communauté méso-oligohaline, fortement dominée par le copépode calanoïde *Eurytemora affinis* (Mouny & Dauvin, 2002, Devreker et al., 2008, 2009, 2010, Dur et Souissi, 2018).

Les (larves de) poissons estuariens (résidents et migrants) et les organismes supra-benthiques qui sont, à leur tour, une source importante de nourriture pour les poissons (Fockedey & Mees, 1999, Winkler et al., 2007), peuvent se nourrir d'une grande variété d'organismes zooplanctoniques (rotifères, cladocères, copépodes cyclopoïdes et calanoïdes) (Pasquaud et al., 2010, Sellenslagh & Amara, 2015 ; Mehner et al., 2011). L'espèce méso-

zooplanctonique dominante en Seine aval, le copépode calanoïde *E. affinis*, est connue comme proie importante de plusieurs poissons estuariens (Nobriga, 2002, Maes et al., 2005, Martino & Houde, 2010). En plus des poissons ciblés par certains projets de SA6, la Seine héberge une considérable diversité de poissons (56 espèces), dont plusieurs taxons sont planctonivores, non seulement au stade larvaire mais également en tant qu'adulte (par exemple : gobies, sprat, hareng) (Morin et al., 2010).

La zone d'étude a essentiellement été la zone pélagique entre Tancarville et Quevillon/La Bouille, visant à couvrir la zone aval d'intérêt prioritaire de SA6, mais aussi la transition vers l'eau douce. La présence de populations de zooplancton avait notamment été rapportée par le projet Seine-Aval 4 ZOOSEINE, lequel a étudié la répartition des populations de méso-zooplancton entre Honfleur et la Bouille (Souissi et al., 2011). Les résultats, ainsi que l'étude d'Akopian et al. (2002), ont montré que les abondances et la diversité en méso-zooplancton sont plus élevées en amont de la Seine qu'en aval, ce qui nous a conduits à échantillonner également sur ce tronçon lorsque l'occasion se présentait.

En plus de la dynamique de l'abondance et des stocks des principaux groupes zooplanctoniques, le rôle trophique de ce compartiment a également été étudié. En effet, contribuer à une meilleure compréhension du transfert de la matière à la base du réseau trophique de l'estuaire de la Seine est indispensable pour améliorer la représentation du compartiment zooplanctonique dans les modèles de réseau trophique (ex., modèles développées dans ANTHROPOSEINE (SA5), et/ou les modèles couplées biophysiques comme le modèle ECO-MARS de l'IFREMER).

CHAPITRE 1 : LA MACROFAUNE BENTHIQUE DE LA VASIÈRE NORD : SUIVI *in situ*

1 Zoom sur deux espèces sentinelles de la vasière Nord de l'estuaire de la Seine

1.1 Site d'étude et campagnes de prélèvements

Un suivi spatio-temporel des populations (densité, biomasse, stades de maturité sexuelle, paramètres de croissance, taux des réserves énergétiques (glycogène, lipides), relations allométriques et structure/dynamique des populations de *H. diversicolor* et *S. Plana* en relation avec les facteurs abiotiques déterminants (granulométrie, pigments photosynthétiques, salinité et température) a été réalisé durant 7 périodes en 2018 (février, avril, mai, juillet, août, octobre et décembre). Les vers et les bivalves ont été collectés sur deux radiales du suivi du macro-zoobenthos de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine; la radiale 8 : R8 (N 49°26'33.762"E 0°16'8.475) et la radiale 3-5 : R3-5 (N 49°27'00.6" E 00°12'23.9) (Figure 2). Pour chaque campagne de prélèvement, la stratégie d'échantillonnage consistait à prélever sur chaque site 4 quadrats (25/25 cm, profondeur 20 cm) sur des points distants de 100 mètres. Un autre échantillonnage a été également réalisé pour les vers (*H. diversicolor*) et bivalves (*S. plana*) destinés au dosage des réserves énergétiques (glycogène et lipides) et les analyses des signatures isotopiques en collaboration avec le projet PHARESEE. Au cours des prélèvements, des mesures de salinité et de température sont effectuées dans l'eau interstitielle et des échantillons de sédiments sont récoltés pour les analyses granulométriques et la caractérisation géochimique. Les individus destinés pour le dosage des réserves énergétiques ont été directement préparés sur le terrain, rincés puis congelés dans de l'azote liquide avant d'être transférés à -80°C au laboratoire. Au laboratoire, les vers et les bivalves extraits du sédiment (tamisage manuel et tri) ont été mis à dépurier durant 36 h dans des cristallisoirs à l'obscurité en présence d'eau de même salinité et d'oxygène que les sites de prélèvement afin de vider leur tractus digestif.

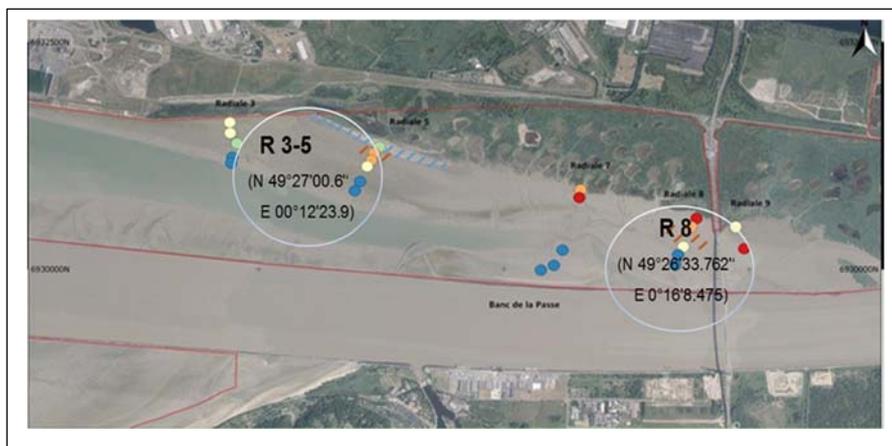


Figure 2: Localisation et coordonnées GPS des sites R3-5 et R8 dans la vasière Nord de l'estuaire de la Seine (source : CSLN, 2016 ; modifiée)

1.2 Caractérisation des sites

Les données de salinité et de température ambiante des sites d'étude au cours des périodes de prélèvement sont présentées dans le tableau 1. Le site R3-5 étant plus proche de l'embouchure de l'estuaire au niveau de la mer, la salinité enregistrée est plus importante que le site R8.

Tableau 1: Données physico-chimiques (salinité et température de l'air) des sites R3-5 et R 8.

Campagne (2018) /Site	Paramètre	Févr.	Avril	Mai	Juillet	Août	Oct.	Déc.
R3-5	T. de l'air (C°)	-1	12-14	11-15	16-19	16-20	13	6-9
	Salinité (g.L ⁻¹)	18.5	19.81	20.2	17	24.1	20.6	20.1
R8	Salinité (g.L ⁻¹)	10.5	18.8	19.9	16.4	20.1	19.3	19.8

La caractérisation de la texture et la composition des sédiments collectés des sites d'étude a été réalisée par granulométrie à diffraction laser au LOG-Wimereux. Les données granulométriques (Figure 3) ont concerné les campagnes de mai, juillet, octobre et décembre 2018. D'une manière générale, le site R3-5 est caractérisé par la présence des sables alors que le site R8 est plus vaseux et riche en argiles. L'abondance et la concentration des pigments photosynthétiques (Figure 4) dans les habitats de la vasière nord ont été suivies durant le printemps (avril 2018), l'été (juillet 2018) et l'automne (2018). Le maximum de l'abondance des pigments totaux est remarqué en juillet avec des teneurs plus élevées pour le site R8.

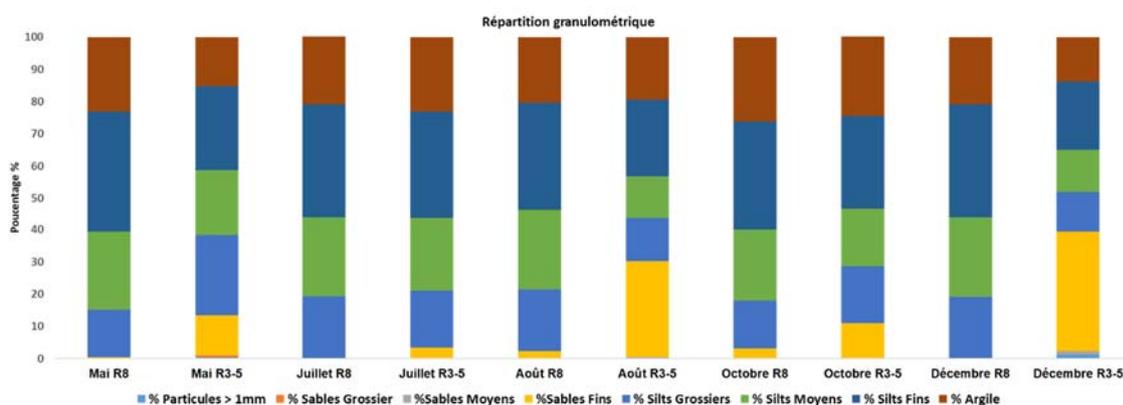


Figure 3: Données granulométriques des sites R8 et R3-5 dans la vasière nord de l'estuaire de la Seine.

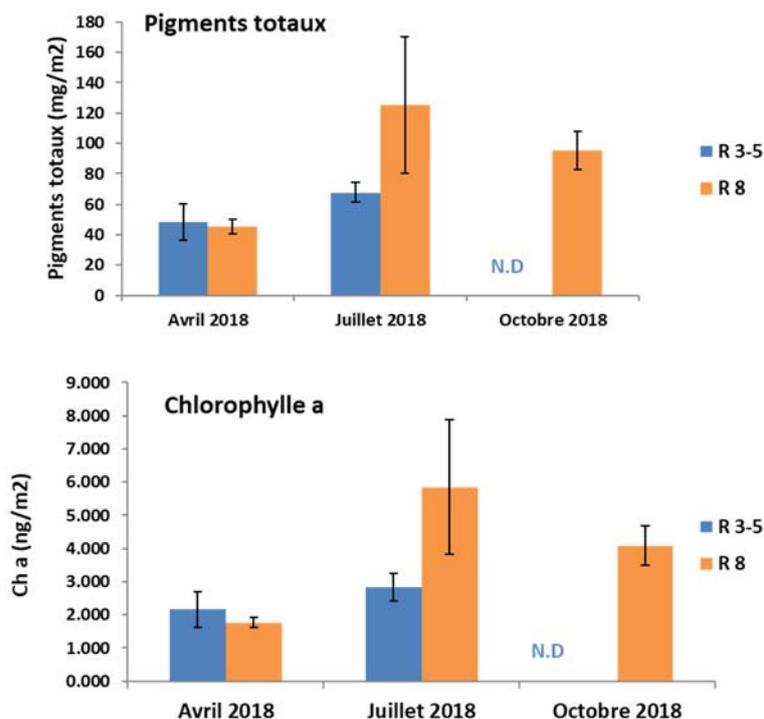


Figure 4: Abondance des pigments des sites R8 (en orange) et R3-5 en bleu dans la vasière nord de l'estuaire de la Seine (N.D : données non disponibles pour le site R 3-5 en octobre 2018).

1.3 L'annélide polychaete *Hediste diversicolor* :

1.3.1 Méthodologie

1.3.1.1 Paramètres populationnels

Après les opérations de tri et de dépuraison (36 heures), la densité et la biomasse de *H. diversicolor* ont été déterminées. Pour les vers, le poids frais de tous les individus a été mesuré avant de les placer dans l'éthanol à 70°. La longueur L3 (Gillet & Torresani, 2003) correspond à la longueur du prostomium, du péristomium et du premier segment. La longueur de la L3 a été déterminée à la loupe binoculaire équipée d'un micromètre. Les mesures de la L3 sont ensuite rangées par classe de taille (0.3 mm) afin de déterminer la structure et la dynamique des populations par analyse de la progression modale et identification des cohortes selon la méthode de Bhattacharya (1967) incluse dans le logiciel FAO FISAT II (2006).

1.3.1.2 Stades de maturité et Indice de Maturité sexuelle

La détermination du stade de maturité sexuelle des femelles est effectuée selon le protocole de Durou & Mouneyrac (2007). L'individu est mesuré puis déposé sur une lame avec une goutte d'alcool. Une légère incision est effectuée au niveau du dernier tiers de l'individu. L'extraction des ovocytes est facilitée par un léger appui de part et d'autre de l'incision. Lorsque l'animal est une femelle, 20 à 30 ovocytes par individu sont mesurés par observation au microscope. La taille des ovocytes permet alors de déterminer le stade de maturité sexuelle de *H. diversicolor* : stade 0 : indéterminé, stade 1 : indifférencié, stade 2 : pré-croissance, stade 3 : croissance, stade 4 : mature et stade 5 : ponte passée. L'indice de maturité sexuelle (IMS) d'une population est alors calculé selon la formule de Siah et al., (2003) :

$$\text{IMS} = \left(\sum_{i=0}^5 (ni \times vi) \right) \div N ;$$

avec ni : nombre de femelles présentant le stade i ; vi : valeur du stade i et N : nombre total de femelles.

1.3.1.3 Les réserves énergétiques

Le dosage des réserves énergétiques (glycogène, lipides) est réalisé sur 20 individus de *H. diversicolor*. Chaque individu est pesé puis broyé dans un mortier avec de l'azote liquide jusqu'à obtention d'une poudre. Cette dernière est ensuite homogénéisée avec 1,5 mL de tampon citrate (0,1 M, pH 5). 200 µL d'homogénat réservés au dosage des lipides sont congelés à -80°C. L'homogénat restant servira au dosage du glycogène après avoir été incubé pendant 4 min à 95°C puis congelé à -80°C.

La concentration en lipides est déterminée selon la méthode de Frings *et al.* (1972). Deux gammes étalon d'huile d'olive (solution mère à 1 mg.mL⁻¹ et à 5 mg.mL⁻¹) sont réalisées, la première allant de 0 à 1 mg.mL⁻¹ et la seconde de 0 à 5 mg.mL⁻¹. Dans un tube, 200 µL d'acide sulfurique (à 96%) sont placés avec 20 µL de solution de gamme, d'échantillon. Une fois vortexées, ces solutions sont mises à ébullition pendant 10 minutes puis refroidies pendant 5 minutes. 1 mL de phospho-vanilline (1 volume de vanilline 6 mg.mL⁻¹ pour 5 volumes d'acide ortho-phosphorique à 85%) est ajouté et la solution est de nouveau mélangée. C'est ce réactif qui permet de colorer les lipides insaturés en rose. Les tubes sont ensuite mis au bain-marie à 37°C pendant 15 minutes, puis laissés refroidir 5 min à température ambiante. La densité optique est lue à 540 nm à l'aide d'un lecteur microplaque (Sunrise, Tecan) et du logiciel Magellan. La concentration en lipide est déterminée en mg.g⁻¹ pour chaque individu.

Le dosage du glycogène est réalisé suivant le protocole de Carr & Neff (1984). Une gamme étalon de glycogène (6 mg.mL⁻¹) est préparée de 0 à 6 mg.mL⁻¹ dans du tampon citrate (0,1 M, pH 5). Une solution de glucose (3 mg.mL⁻¹) servira de contrôle. Deux aliquotes de 400 µL sont réalisées pour les échantillons et la gamme. Dans la première série est incorporé 10 µL d'amyloglucosidase (6000 unités.mL⁻¹) puis ces solutions sont incubées 2 h à 55°C. Cette enzyme permet l'hydrolyse du glycogène en glucose. La deuxième série, non soumise à l'enzyme, est quant à elle placée à 4°C. Toutes les solutions contenant les échantillons sont ensuite centrifugées pendant 10 min à 12 000 tours/min. 200 µL de tampon citrate (0,1 M) et 20 µL de solution de gamme, de standard, de surnageant d'échantillons digérés et non digérés sont ensuite mélangés après l'ajout de 1,6 mL de Glucose Oxydase Peroxydase (GODPOD: Tris-HCl pH 7, O-Dianisine-di-HCl, peroxydase de type 1 et glucose oxydase de type 2). Après agitation et incubation à 20°C durant 40 min, la réaction est stoppée par l'ajout de 60 µL de HCl 5N. Le dosage en microplaque est réalisé en spectrométrie à 420 nm et la concentration en glycogène est déterminée en mg.g⁻¹ pour chaque individu.

1.3.2 Le suivi spatio-temporel de l'annélide polychaete *Hediste diversicolor* :

Un suivi spatio-temporel annuel de *H. diversicolor* a été mis en place et ceci dans un but d'avoir un jeu de données complet pour répondre aux objectifs de Sentinelles mais également contribuer à la dynamique globale des projets ciblant la vasière Nord. Les résultats du suivi des paramètres populationnels chez le ver *H. diversicolor* ont montré des différences entre les deux radiales. Les densités des populations de *H. diversicolor* étaient plus élevées sur R8 par comparaison avec R3-5 située un peu plus en aval (Figure 5), ce qui peut s'expliquer par la composition granulométrique différente entre les deux radiales (le site R 8 situé près du pont

de Normandie étant plus vaseux que celui de R 3-5 situé en aval). Par contre aucune différence des biomasses des populations de *H. diversicolor* entre les deux radiales n'a été observée.

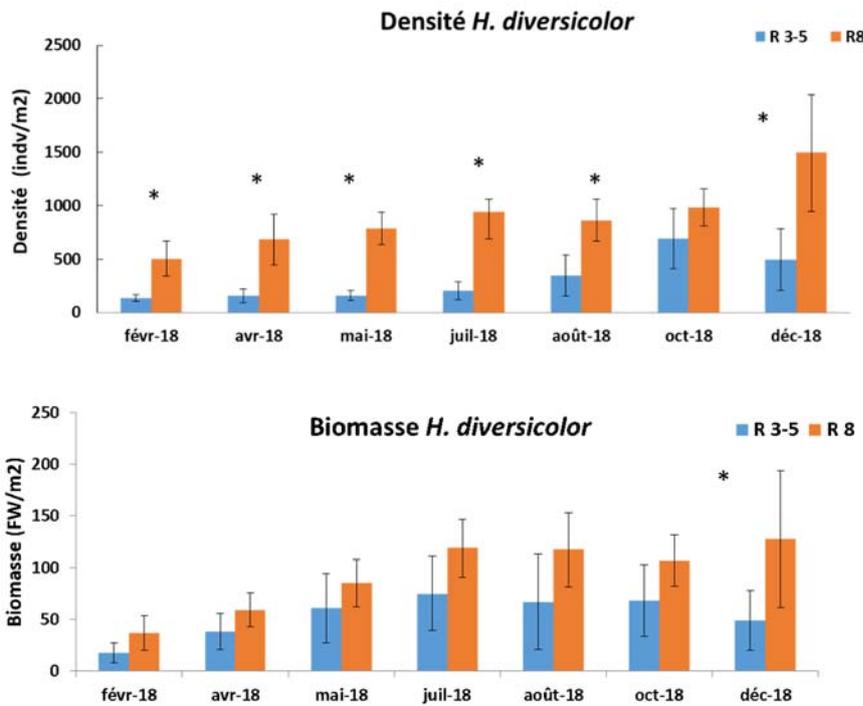


Figure 5: Densité et biomasse des populations des vers *H. diversicolor* originaires des radiales R3-5 (bleu) et R8 (orange) (* : différence statistique $p \leq 0.05$).

Trois périodes de recrutements des juvéniles ont été identifiées au niveau du site R8 (avril, août et octobre 2018) contre 2 périodes de recrutements (avril et octobre) au niveau du site R 3-5 (Figure 6). L'étude des stades de maturité sexuelle et l'évolution de l'Indice de Maturité Sexuelle (IMS) (Figure 7) confirme cette différence observée à l'échelle populationnelle. Le taux de lipides mesurés démontre également une variation temporelle synchronisée avec l'évolution de l'IMS et le pourcentage des femelles en phase de maturité sexuelle.

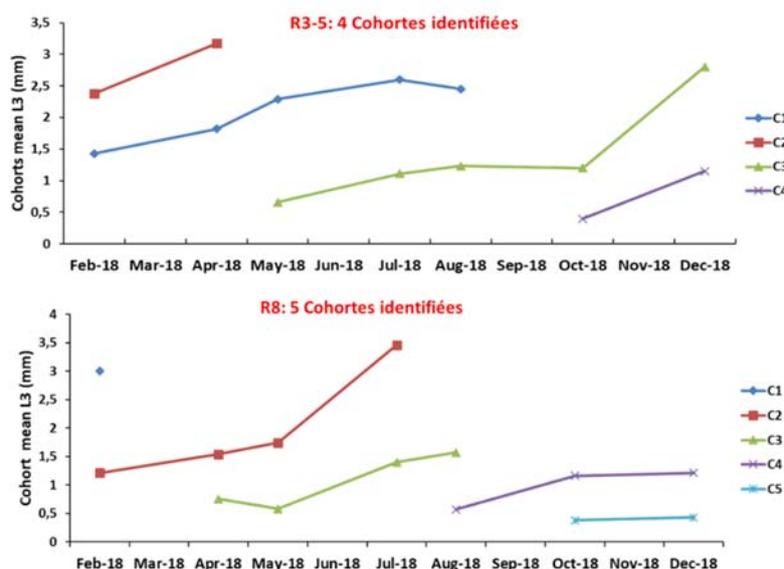


Figure 6: Identification et évolution des cohortes des populations de *H. diversicolor* sur les 2 radiales (R3-5) et R8.

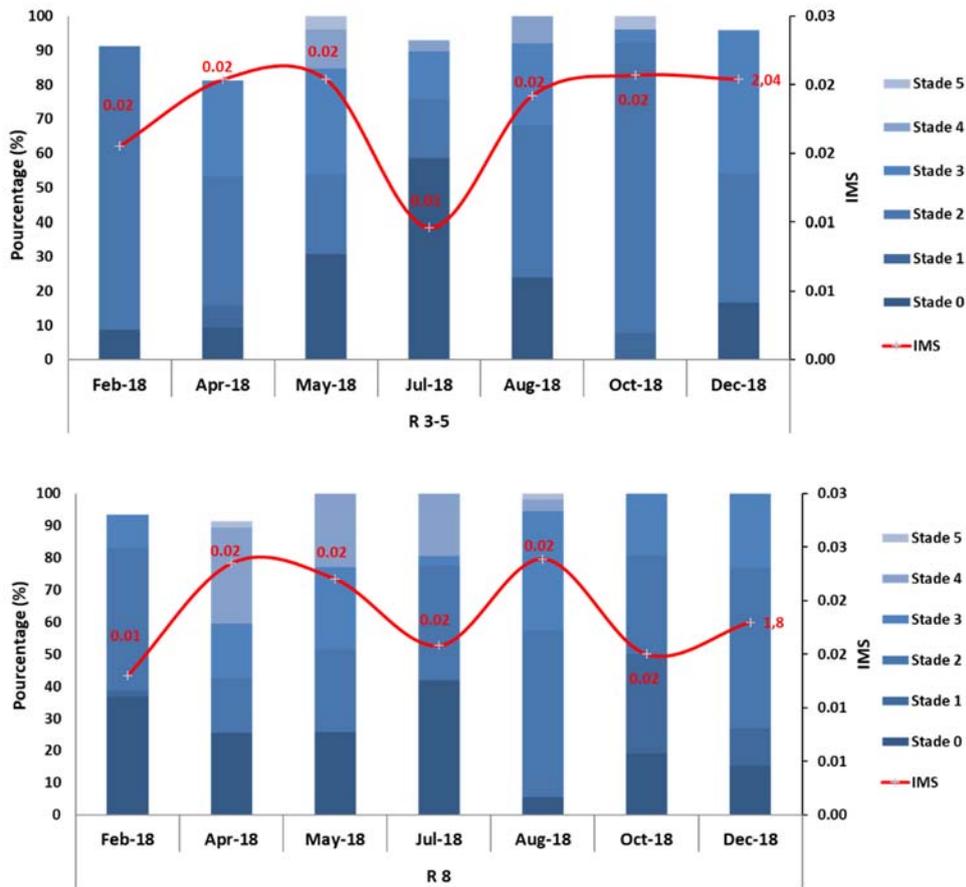


Figure 7: Stades de maturité et évolution de l'indice de maturité sexuelle (IMS) des populations de *H. diversicolor* sur les 2 radiales (R3-5) et R8 (stade 0 : indéterminé, stade 1 : indifférencié, stade 2 : pré-croissance, stade 3 : croissance, stade 4 : mature et stade 5 : ponte passée).

Les taux de croissance des cohortes étaient supérieurs chez les vers de la R3-5 (vs R8), et l'analyse des relations allométriques (Figure 8) entre la longueur et le poids total frais ont montré que les vers du site R 3-5 présentaient une croissance en taille/masse plus importante que les vers du site R8. Ces résultats suggèrent donc une stratégie de recrutement et de croissance des vers différente entre les radiales R3-5 et R8 qui peut s'expliquer par des concentrations en glycogène supérieures sur R 3-5 que sur R8 (Figure 9). En revanche aucune tendance nette n'a pu être dégagée concernant les teneurs en pigments photosynthétiques et chlorophylle *a*. L'analyse de l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote a montré l'importance des ressources trophiques issues du microphytobenthos chez cette espèce. Les résultats détaillés des signatures isotopiques en relation avec l'origine trophique de la matière organique seront détaillés dans le rapport du projet PHARESEE.

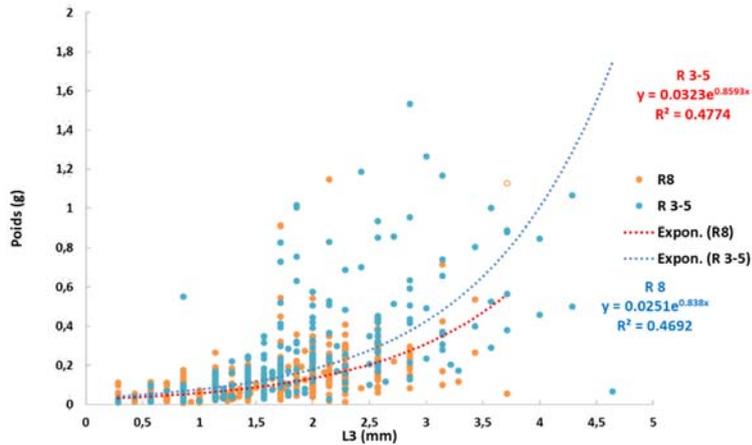


Figure 8: Relations allométriques (Poids vs L3) des vers *H. diversicolor* originaires des radiales R3-5 (bleu) et R8 (orangé).

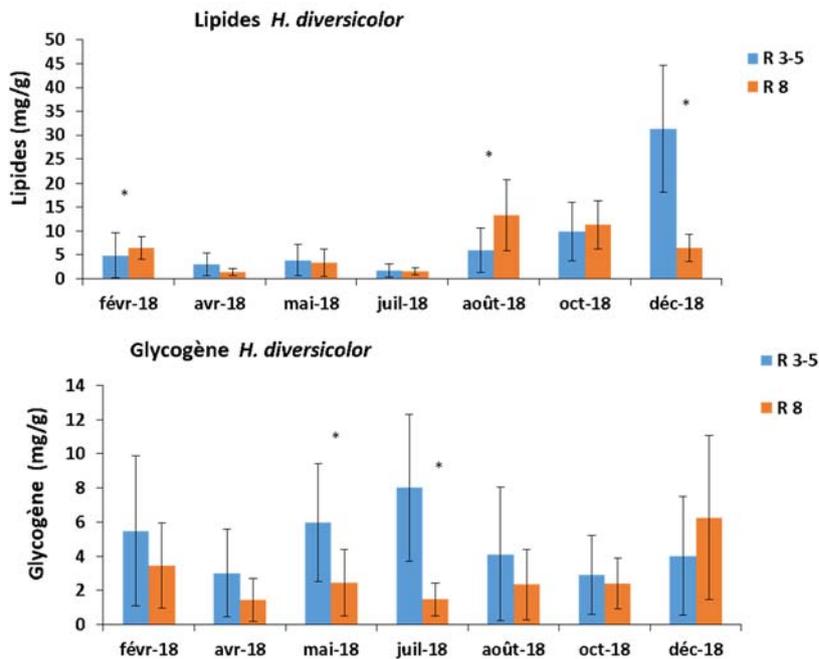


Figure 9: Concentrations en lipides et glycogène chez *H. diversicolor* des 2 radiales (R3-5) et R8 (* : différence statistique $p \leq 0.05$).

1.4 Le mollusque bivalve *Scrobicularia plana* :

1.4.1 Méthodologie

Après les opérations de tri et de déuration (36 heures), la densité et la biomasse de *S. plana* ont été déterminées. Le poids total, le poids des tissus, le poids des coquilles, les longueurs (longueur totale, largeur, hauteur) ont été mesurés et l'indice de condition calculé selon la formule suivante :

Indice de condition (IC) : $(\text{poids des tissus} / \text{poids total}) \times 100$.

Ces différentes mesures biométriques ont servi également à l'étude des relations allométriques et la croissance individuelle. Les mesures de la longueur totale des bivalves sont ensuite rangées par classe de taille (4 mm) afin de déterminer la structure et la dynamique des populations par analyse de la progression modale et identification des cohortes selon la

méthode Bhattacharya (1967) incluse dans le logiciel FAO FISAT II (2006). Le dosage des réserves énergétiques (glycogène, lipides) est réalisé sur 20 glandes digestives préalablement disséquées de *S. plana*.

1.4.2 Le suivi spatio-temporel du bivalve *S. plana*

En ce qui concerne le bivalve (*S. plana*), aucune différence intersites (R3-5 vs R8) ni des densités ni des biomasses (Figure 10) n'a été observée sur l'ensemble du suivi spatio-temporel annuel (2018). L'analyse des relations allométriques (longueur totale vs poids total frais) (Figure 11) montrent qu'à longueur de coquille égale, la masse des bivalves est supérieure chez les organismes de R3-5 vs R8 pouvant s'expliquer par les différences de disponibilité de la ressource microphytobenthique en lien avec la dynamique sédimentaire. L'analyse de l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote chez *S. plana* a montré un rôle très mineur de la matière en suspension chez ce bivalve suspensivore et dépositivore. L'analyse de la structure et de la dynamique des populations (Figure 12) a permis d'identifier 4 cohortes sur R3-5 et 3 sur R8 ainsi qu'une taille de ces cohortes généralement plus élevée sur R3-5 que sur R8. Ces résultats montrent également un recrutement des bivalves identique entre les deux radiales mais pas synchrone (avril et décembre pour R 8 et mai et octobre pour R 3-5). L'analyse des concentrations en réserves énergétiques (glycogène et lipides) dans les glandes digestives des bivalves *S. plana* (Figure 13) montrent une corrélation avec l'évolution de l'indice de condition (Figure 13). Le taux de glycogène atteint un maximum chez les deux populations durant la période estivale (juillet et août) et un minimum en avril. Le taux de lipides atteint son maximum durant la période d'avril-mai et un minimum en décembre. La variation des concentrations en réserves énergétiques est en corrélation avec l'évolution de l'indice de condition d'une part et les résultats du suivi de l'évolution des cohortes (Figure 12) qui montre l'existence de deux périodes de ponte (la première entre avril et mai et la deuxième à partir d'octobre).

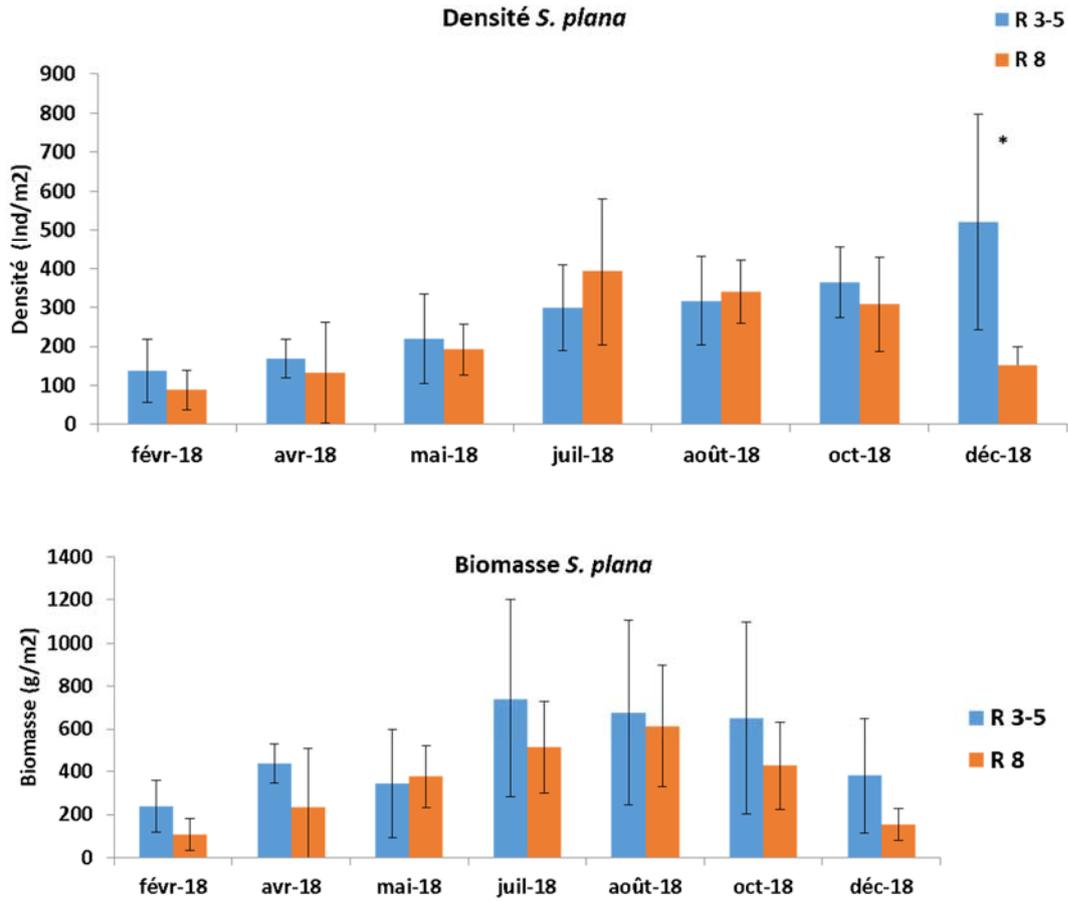


Figure 10: Densité et biomasse des populations des bivalves *S. plana* originaires des radiales R3-5 et R8 (* : différence statistique $p \leq 0.05$).

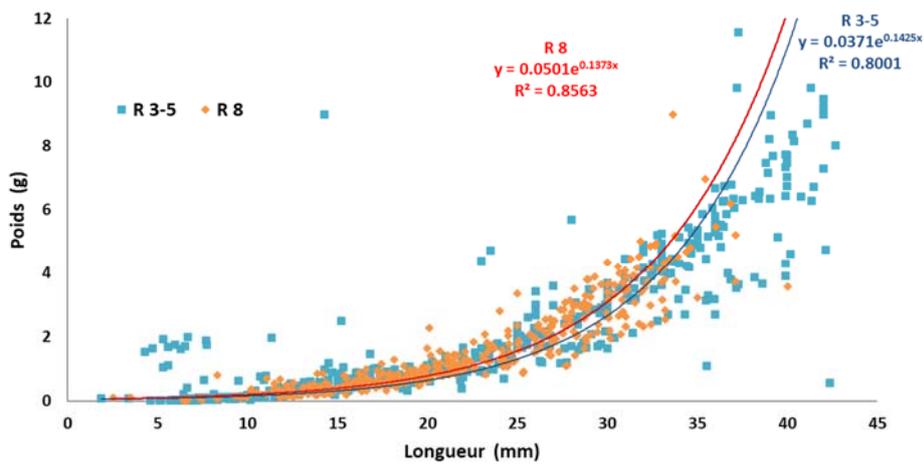


Figure 11: Relations allométriques (Longueur totale vs poids) des bivalves *S. plana* originaires des radiales R3-5 (bleu) et R8 (orangé).

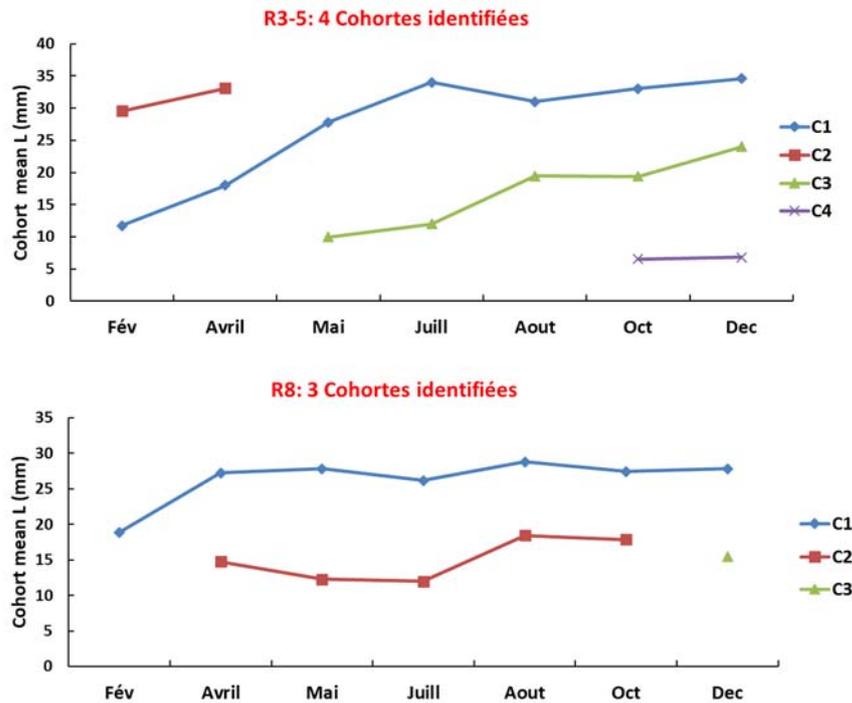


Figure 12: Identification et évolution des cohortes des populations de *S. plana* sur les 2 radiales (R3-5) et R8.

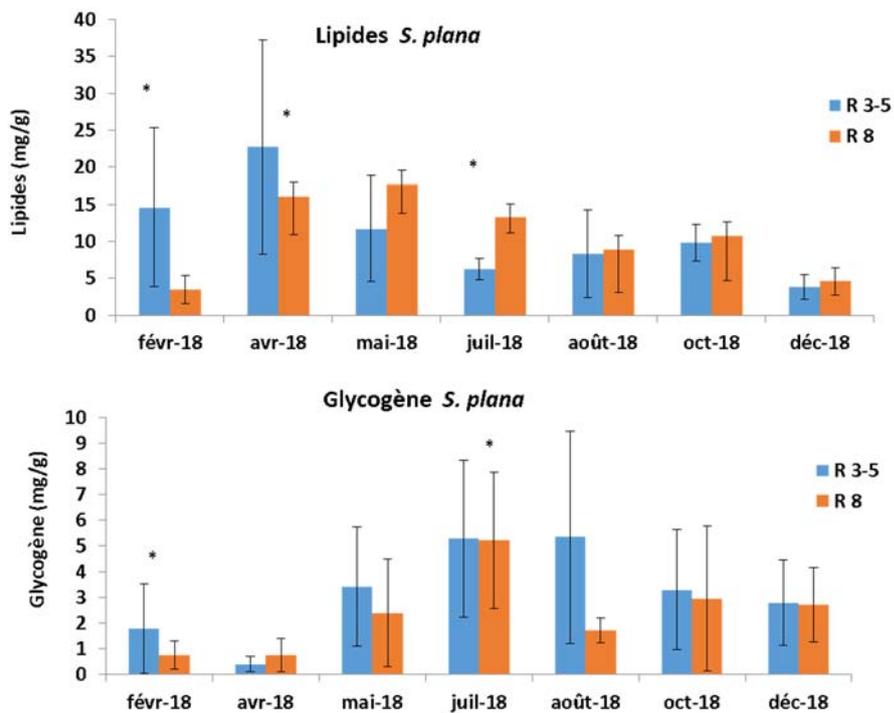


Figure 13: Concentrations en lipides, glycogène et évolution de l'indice de condition chez *S. plana* des 2 radiales (R3-5) et R8 (* : différence statistique $p \leq 0.05$).



2 Biosurveillance intégrative de la vasière nord de l'estuaire de la Seine

Dans un objectif de comprendre l'évolution de l'état de santé de la vasière nord au cours des années, les données historiques issus des différents programmes de biosurveillance (PNETOX et ECOTONES) ont été collectées et analysées. Ces données concernent principalement le suivi des populations des vers *H. diversicolor* et des bivalves *S. plana*. Une première étape de vérification, de tri et de classification des données historiques a été réalisée pour s'assurer de la réalisation des prélèvements et des analyses dans les mêmes conditions en suivant les mêmes protocoles de prélèvements. Dans un premier temps, on va s'intéresser à intégrer et comparer les résultats de suivi des populations de *H. diversicolor* (densité, biomasse, recrutement, croissance des cohortes, stades de maturité sexuelle, relations biométriques et réserves énergétiques) dans les années 2002-2004 et 14 ans après (soit en 2018). Ces périodes (2002-2004) coïncident avec l'aménagement du port 2000 et les prélèvements ont été réalisés au même lieu au niveau de la vasière nord (la radiale R8). A part la comparaison de la densité, seuls les résultats (recrutement, croissance des cohortes, croissance individuelle et stades de maturité) de la comparaison de l'année 2004 et 2018 sont présentés. Pour homogénéiser les comparaisons, seuls les périodes de prélèvements communes ont été sélectionnés (février, mai, août et novembre).

Les résultats de cette comparaison, montrent clairement une situation contrastée entre les deux périodes (2004 et 2018) se traduisant par : *i*) une augmentation significative (en moyenne d'un facteur 6) des densités des populations des vers entre 2004 et 2018 mais pas des biomasses (Figure 14) ; *ii*) un nombre plus important de cohortes en 2018 (n=5) qu'en 2004 (n=2) (Figure 15), *iii*) un taux de croissance des cohortes significativement supérieur en 2018 par comparaison avec 2004 (Tableau 2) ; *iv*) de meilleures performances individuelles en termes de taille et poids des vers en 2018 par comparaison avec 2004 (Figure 16) ; *v*) des niveaux en glycogène significativement plus faibles en 2018 qu'en 2004 qui pourraient s'expliquer par un investissement des réserves énergétiques à des fins de processus reproductifs (Figure 17). En conclusion, à la lumière de ces résultats utilisant des paramètres individuels et populationnels, une amélioration du statut des vers en 2018 par comparaison avec 2004 a été observée.

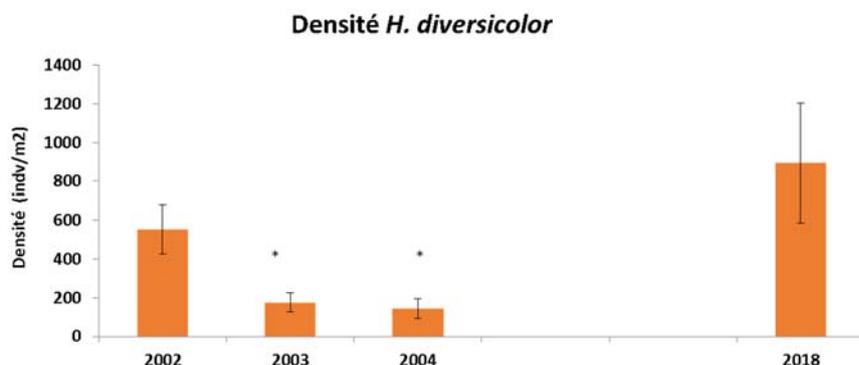


Figure 14: Comparaison de la densité des populations de *H. diversicolor* de la radiale 8 de l'estuaire de la Seine entre 2002 ; 2003 ; 2004 et 2018 (* : différence statistique $p \leq 0.05$).

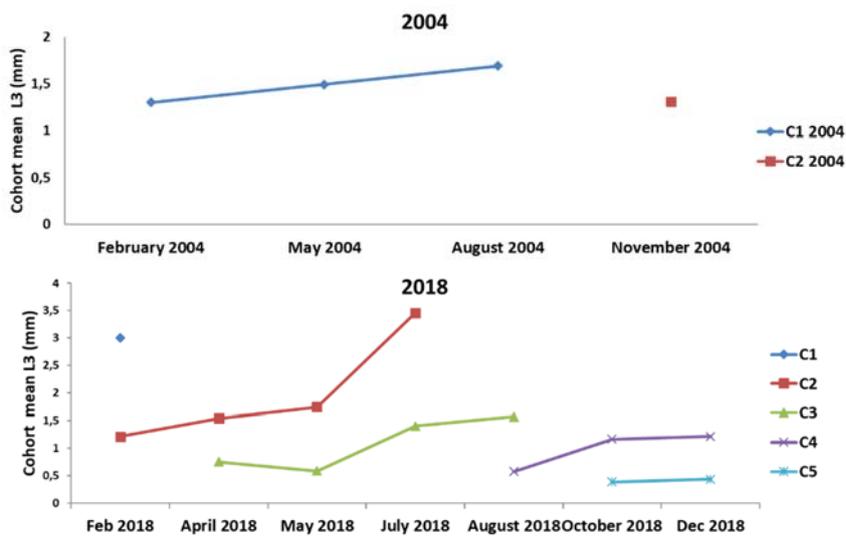


Figure 15: Identification et évolution des cohortes des populations de *H. diversicolor* sur la radiale 8 en 2004 et 2018.

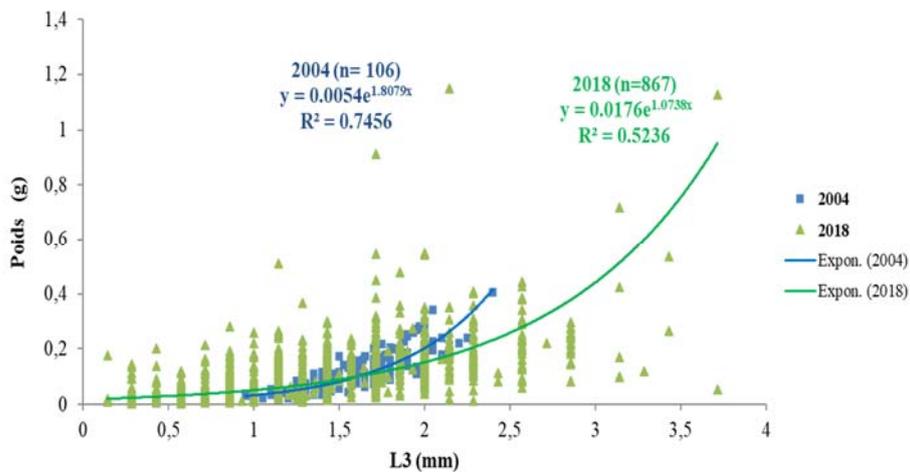


Figure 16: Relations allométriques (Poids vs L3) des vers *H. diversicolor* originaires de la radiale 8 en 2004 (bleu) et 2018 (vert).

Tableau 2: Taux de croissance des cohortes des populations des vers de la radiale 8 en 2004 et 2018.

Année	2004		2018	
Taux de croissance des cohortes (mm/mois)	C1	0.39	C2	3.21
			C3	1.42
			C4	1.09
			C5	0.3

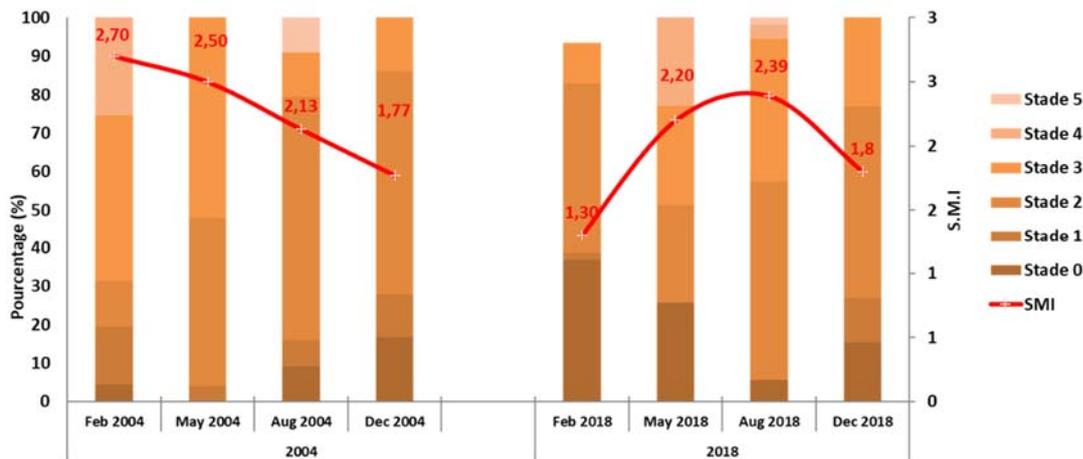


Figure 17: Stades de maturité et évolution de l'indice de maturité sexuelle (IMS) des populations de *H. diversicolor* de la radiale 8 en 2004 et en 2018 (stade 0 : indéterminé, stade 1 : indifférencié, stade 2 : pré-croissance, stade 3 : croissance, stade 4 : mature et stade 5 : ponte passée).

En conclusion, les résultats des travaux de SENTINELLES ont permis une confrontation des résultats avec des données plus anciennes (PNETOX pour *H. diversicolor*). Une comparaison semblable concernant l'évolution des populations du bivalve *S. plana* entre 2015-2017 (ECOTONES) et 2018 (SENTINELLES) au niveau de la radiale 3-5 de la vasière nord est en cours de réalisation. Cette comparaison permettra de comprendre l'évolution de la distribution populationnelle (densité, biomasse) d'une part et les performances éco-biologiques (recrutement, croissance, allocation énergétiques) d'autre part en fonction des changements de la texture granulométrique qui sont survenues au niveau de cette zone d'étude. L'ensemble de ces comparaisons seront utiles à la construction d'une base de données qui seront nécessaires à la démarche de modélisation entreprise dans le projet PHARESEE.

CHAPITRE 2 – MODELISATION DES HABITATS DANS LA VASIERE NORD

3 Synthèse des données et modélisation des habitats dans la vasière Nord

3.1 État des lieux des données disponibles

Afin de modéliser les habitats fonctionnels des deux espèces benthiques retenues (*H. diversicolor* et *S. plana*), plusieurs types de données physiques et biologiques ont été collectées durant les deux dernières décennies. Ces données provenant de plusieurs programmes de recherche fournis par l'équipe MMS-UCO (PNETOX, PRNPE et ECOTONES) ou par le GIP Seine-Aval (ex., SA5-BARBES) ont pu être compilées dans une base de données globale. Nous avons accordé une importance particulière au suivi annuel de la macrofaune benthique, réalisé par la Cellule de Suivi du Littoral Normand (CSLN) depuis 2000. Pour la modélisation des habitats fonctionnels des deux espèces sentinelles nous avons ajouté les sorties du modèle MARS-3D ainsi que certains produits de la télédétection.

En cohérence avec la démarche du projet SA6-ARES du GIP SA, nous avons retenu la période 2005-2018 pour nos travaux de modélisation des habitats et ceci afin d'éviter les années 2000-2004 fortement perturbées par les travaux liés au Port 2000. La Figure 18 montre les positions des différentes radiales et stations constituant le suivi régulier mené dans la réserve naturelle et la vasière Nord par la CSLN.

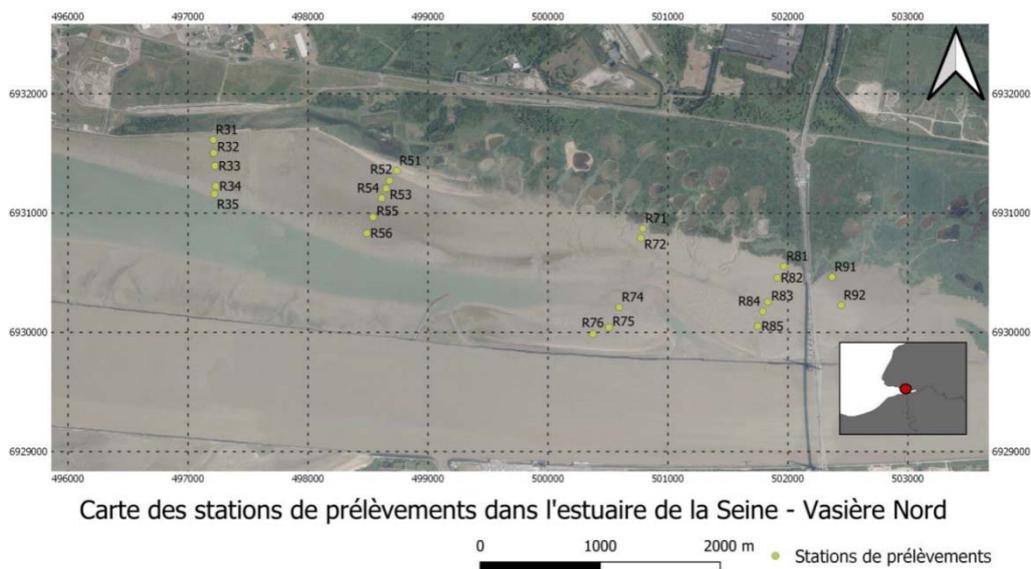


Figure 18: Carte des stations de prélèvements dans l'estuaire de la Seine - Vasière Nord.

L'évolution de la distribution des données relevées par la CSLN (Figure 19) indique une forte variabilité interannuelle des densités et des biomasses des deux espèces, et, dans une moindre mesure, des paramètres granulométriques. Du fait de cette variabilité, les modélisations et analyses ont été réalisées sur un découpage de périodes significativement distinctes : 2005-2009 et 2010-2013 (biomasse de *S. plana*), 2005-2013 (densités de *H. diversicolor* et de *S. plana* et biomasses de *H. diversicolor*), 2014-2018 (les quatre réponses).

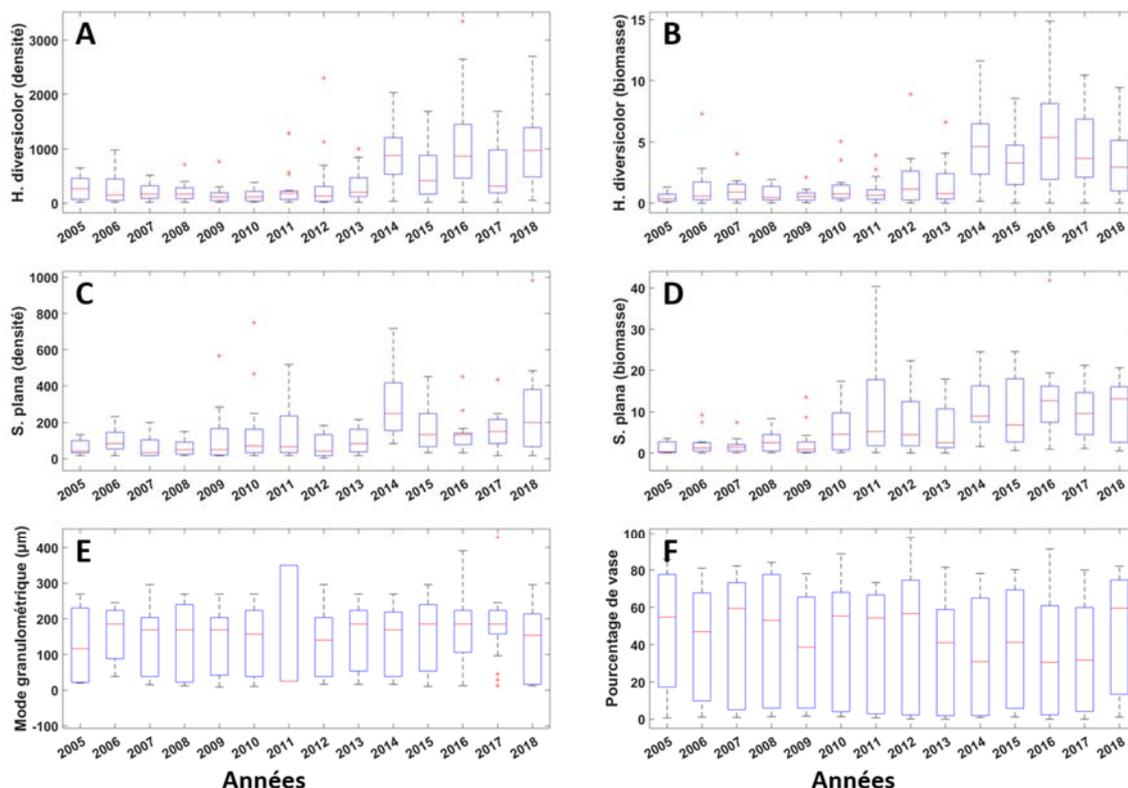


Figure 19: Évolution de la distribution des données de densité (A,C) et de biomasse (B,D) de *H. diversicolor* (A,B) et de *S. plana* (C,D), et des modes granulométriques (E) et pourcentages de vases (F) relevées par la CSLN en septembre-octobre de 2005 à 2018.

Le modèle MARS 3D a permis d'estimer plusieurs paramètres physiques à haute fréquence temporelle : la salinité, la température, la tension des courants sur le fond ainsi que la hauteur d'eau dynamique. La résolution du modèle avec des mailles de l'ordre d'une centaine de mètres dans l'estuaire permet une estimation fine des paramètres voulus au niveau des stations de prélèvement de la CSLN.

Le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), s'échelonnant de -1 à 1 est utilisé comme proxy de la chlorophylle-a et plus particulièrement du microphytobenthos, qui correspond à des valeurs de NDVI comprises entre 0 et 0,3 (Méléder *et al.*, 2003). Celui-ci peut être une source d'alimentation pour la faune benthique, d'où l'intérêt de s'y intéresser. D'ailleurs, nous avons démontré en utilisant les traceurs isotopiques en collaboration Sentinelles-Pharesee que le microphytobenthos est la source principale d'alimentation pour *H. diversicolor* et *S. plana*. Le NDVI a été calculé à partir de l'imagerie satellitaire Landsat 7 et 8.

Le Tableau 3 rend compte des facteurs qui ont pu être ajoutés à la base de données pour chaque année de la période d'étude.

Les relevés *in situ* ayant été réalisés en septembre et en octobre de chaque année, les facteurs physiques d'intérêt ont également été collectés sur cette période.

Tableau 3: Données collectées de 2005 à 2018 (*H. diversicolor* (densité et biomasse), *S. plana* (densité et biomasses), mode granulométrique et pourcentage de vase : données CSLN ; salinité, température, tension sur le fond et pourcentage de temps d'immersion : données MARS 3D ; NDVI : calculé depuis l'imagerie Landsat 7 et 8); (1 : données qui ont pu être traitées et ajoutées à la base de données ; - : données qui ne sont pas encore disponibles ou qui n'ont pas encore été traitées ; 0 : images satellites inexploitable ne pouvant pas permettre le calcul de l'indice NDVI).

Année	2005	2006	2007	2008	2009	2009	2010	2010	2011	2011	2012	2012
Mois	10	9	9	9	9	10	9	10	9	10	9	10
<i>H. diversicolor</i> (densité et biomasse)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>S. plana</i> (abondance et biomasse)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Salinité (g/L)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Température (°C)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Moyenne de classe granulométrique (µm)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pourcentage de vase	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Tension sur le fond (N/m ²)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1
Pourcentage de temps d'immersion par mois	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
NDVI	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
Année	2013	2013	2014	2014	2015	2015	2016	2016	2017	2017	2018	2018
Mois	9	10	9	10	9	10	9	10	9	10	9	10
<i>H. diversicolor</i> (densité et biomasse)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>S. plana</i> (abondance et biomasse)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Salinité (g/L)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-
Température (°C)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-
Moyenne de classe granulométrique (µm)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pourcentage de vase	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Tension sur le fond (N/m ²)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-
Pourcentage de temps d'immersion par mois	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-
NDVI	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1

3.2 Extraction des données

Des moyennes mensuelles ont été calculées pour chaque paramètre aux nœuds du maillage de MARS 3D *via* le logiciel MATLAB. Les moyennes de salinité, de température et de tensions sur le fond ont directement été dérivées depuis les sorties MARS 3D. Les temps d'immersion ont été calculés en se basant sur les variations de la hauteur d'eau, afin d'en dériver un pourcentage de temps d'immersion sur chaque mois et à chaque nœud du modèle. Chaque fichier de moyenne a été associé à des coordonnées géographiques et projeté dans un logiciel de SIG (QGIS). Ils ont ensuite été rastérisés par le biais de l'interpolation par triangulation irrégulière (TIN). Les valeurs des cellules de raster correspondant géographiquement aux stations de prélèvements ont été extraites et ajoutées à la base de données.

Les images satellites utilisées pour calculer le NDVI ont été obtenues sur le site de l'USGS – Earth Explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>) dans les collections Landsat 7 et Landsat 8, à des dates les plus proches possibles de celles des prélèvements *in situ*. Chaque image a été corrigée des effets atmosphériques grâce au modèle ACOLITE (développé par le Royal Belgian Institute of Natural Sciences) (Vanhellemont et Ruddick, 2016 ; 2018 ; 2019). Ce même modèle a permis le calcul du NDVI. Un contrôle visuel a été réalisé *a posteriori* dans le logiciel SNAP (<https://step.esa.int/main/toolboxes/snap/>) afin de s'assurer que la zone d'étude

n'était pas couverte par un cortège nuageux et que l'image avait bien été acquise à marée basse. Les valeurs de NDVI comprises entre 0 et 0,3 et observées dans les pixels (30m*30m) correspondant aux stations de prélèvements ont été extraites et ajoutées à la base de données.

Les valeurs des cellules de raster (de salinité, température, tensions, temps d'immersion et NDVI) correspondant géographiquement aux stations de prélèvements ont été extraites et ajoutées à la base de données, déjà constituée des données biologiques et granulométriques.

3.3 Modélisation des habitats

3.3.1 Modèles linéaires multivariés

Les données biologiques ont été croisées avec les paramètres physiques associés géographiquement et temporellement. Cette phase s'est déroulée en trois étapes : la classification des données, la calibration de modèles, et la validation des modèles générés.

Afin de modéliser les réponses biologiques en fonction de plusieurs paramètres, l'outil MATLAB Step Wise Regression a été utilisé. Cette méthode permet d'exprimer une variable en fonction d'une ou plusieurs autres variables par le biais d'un modèle linéaire. Cet outil ajoute ou retire des variables à l'équation en leur associant des coefficients de manière à obtenir le meilleur coefficient de détermination (r^2) et l'erreur quadratique moyenne (RMSE : 'Root Mean Square Error') la plus faible possible. Comme le suggèrent Van der Wal *et al.* (2008), les données de réponses biologiques et de paramètres environnementaux ont subi une transformation logarithmique de forme $\ln(x+1)$. L'ensemble des données log-transformées et non log-transformées associées à chaque réponse biologique log-transformées de chaque période retenue ont ensuite servi à la calibration des modèles.

Seuls trois modèles ont été jugés suffisamment solides pour être présentés. Ces trois modèles ont permis de générer des valeurs de réponses biologiques modélisées qui ont été confrontées aux valeurs mesurées *in situ*. Cette étape a été réalisée afin d'avoir une vision plus précise de la solidité des modèles calibrés et de leur écart à une droite $y=x$. La validation a été conduite sur des valeurs seuillées (Tableau 4) de paramètres environnementaux. Cette précaution a pour but d'éviter une extrapolation à des valeurs hors de la gamme qui a servi à la calibration, qui pourrait générer des valeurs aberrantes.

Tableau 4 : Seuils appliqués aux paramètres environnementaux lors des phases de validation (seuls les paramètres présentés sont effectivement utilisés dans les modèles calibrés)

2005-2013	Teneur en vase	Tensions de fond	NDVI
<i>Maximum</i>	97.7 %	0.67	0.24
<i>Minimum</i>	1.1 %	0.05	0.03
2014-2018	Mode granulométrique	Teneur en vase	NDVI
<i>Maximum</i>	390.9 μm	91.3 %	0.27
<i>Minimum</i>	12.4 μm	1.81 %	0.03

Le modèle le plus performant (par rapport à son coefficient de détermination et à sa RMSE) a de nouveau été modifié de manière à pouvoir être appliqué sous SIG sans la contrainte d'y

implémenter des données ponctuelles de paramètres granulométriques. A cette fin, la contribution dans le modèle de ces paramètres granulométriques a été exprimée en fonction des tensions de courants sur le fond, les deux étant généralement assez bien corrélés (valeur absolue des coefficients de corrélation variant entre 0.62 et 0.79). Ainsi, le nouveau modèle en résultant utilise uniquement les sorties des couches MARS3D et les produits de télédétection. La même phase de validation par rapport aux données *in situ* que présentée précédemment a été réalisée afin de déterminer la solidité de ce nouveau modèle à visée plus opérationnelle que les autres.

3.3.1.1 Présentation des modèles

Comme indiqué précédemment, trois modèles linéaires ont pu être calibrés et validés *via* l'outil Step Wise Régression, en suivant la méthode présentée. Ils concernent tous les densités de *H. diversicolor*. La forte dispersion des données biologiques des autres variables (biomasses de *H. diversicolor*, les biomasses et densités de *S. plana*) n'ont pas permis d'obtenir des relations linéaires significatives statistiquement et ceci nous a conduit dans un deuxième temps à développer une autre approche de modélisation (voir le volet modélisation de la réponse maximale dans 3.3.2.).

Ci-après dans l'ordre, le premier modèle permet de relier les densités log-transformées ($\ln(x+1)$) de *H. diversicolor* sur la période 2005-2013 aux tensions de fond, à la teneur en vase, et au NDVI. Le deuxième modèle permet de relier les mêmes densités sur la période 2014-2018 au NDVI et NDVI log-transformé, à la teneur en vase et teneur en vase log-transformée, et au mode granulométrique. Enfin, le troisième modèle permet de relier les densités log-transformées de *H. diversicolor* sur la période 2014-2018 au mode granulométrique, au NDVI, et à la teneur en vase.

$$\text{Modèle 1 : } \ln(H.div + 1) \approx \beta_0 + \beta_T T + \beta_V V + \beta_N N + \beta_{TV} TV + \beta_{TN} TN + \varepsilon$$

$$\text{Modèle 2 : } \ln(H.div + 1) \approx \beta_0 + \beta_{\ln N} \ln(N + 1) + \beta_{\ln V} \ln(V + 1) + \beta_M M + \beta_V V + \beta_{NV} NV + \varepsilon$$

$$\text{Modèle 3 : } \ln(H.div + 1) \approx \beta_0 + \beta_M M + \beta_N N + \beta_V V + \beta_{MV} MV + \beta_{NV} NV + \varepsilon$$

Avec β_0 : l'ordonnée à l'origine, T : les tensions de fond, V : la teneur en vase, N : le NDVI, M : le mode granulométrique et ε l'erreur admise par le modèle, et β_n les coefficients associés à chaque variable.

Les coefficients et statistiques liés au modèle 1 sont présentés dans le Tableau 5, ceux du modèle 2 en Tableau 6 et ceux du modèle 3 en Tableau 7.

Tableau 5 : Coefficients et statistiques du Modèle 1

	Coefficient	Écart type	p-value
β_0	7.547	0.874	1.134e-08
β_T	-8.967	2.169	0.004e-01
β_V	0.0246	0.010	0.025
β_N	-16.188	4.275	0.001
β_{TV}	-0.066	0.024	0.010
β_{TN}	55.872	14.915	0.001

- Effectif : 29, RMSE : 0.483
- R^2 : 0.854, R^2 ajusté : 0.822
- p-value = 6.84e-09

Tableau 6 : Coefficients et statistiques du Modèle 2

	Coefficient	Écart type	p-value
β_0	5.884	1.071	3.576e-06
β_{inN}	-22.305	7.554	0.006
β_{inV}	1.375	0.365	0.001
β_M	-0.009	0.003	0.002
β_V	-0.060	0.020	0.006
β_{NV}	0.298	0.113	0.012

- Effectif : 41, RMSE : 0.582
- R^2 : 0.742, R^2 ajusté : 0.705
- p-value = 2.08e-09

Tableau 7 : Coefficients et statistiques du Modèle 3

	Coefficient	Erreur type	p-value
β_0	11.884	1.606	1.179e-08
β_M	-0.025	0.007	0.001
β_N	-23.243	7.274	0.003
β_V	-0.064	0.024	0.011
β_{MV}	0.002e-1	9.094e-05	0.003
β_{NV}	0.315	0.109	0.006

- Effectif : 41, RMSE : 0.608
- R^2 : 0.719, R^2 ajusté : 0.678
- p-value = 8.84e-09

De ces trois modèles, le modèle 1 présente les meilleures performances en se basant sur le R^2 et la RMSE. Il est cependant nécessaire de noter l'effectif limité ($n=29$) ayant permis sa calibration. Sur la période 2014-2018, le modèle 2 semble plus performant que le modèle 3 pour un effectif identique ($n=41$), avec un R^2 de 0.742 contre 0.719 et une RMSE de 0.582 contre 0.608.

3.3.1.2 Validation des modèles - confrontation aux données *in situ*

Les trois modèles ont été confrontés aux données *in situ* afin de rendre compte des biais existant entre les deux pour les mêmes valeurs de paramètres environnementaux. Le Tableau 8 rend compte des paramètres statistiques de chaque confrontation.

Tableau 8 : Paramètres statistiques des confrontations entre données modélisées et données *in situ*

	SSE	R^2	R^2 ajusté	RMSE
Modèle 1	5.37	0.854	0.859	0.430
Modèle 2	14.82	0.677	0.685	0.601
Modèle 3	12.92	0.719	0.726	0.561

Au vu des paramètres statistiques générés par chaque confrontation, le modèle 1 (période 2005-2013) fait en effet preuve de la plus grande fiabilité. Sur la période 2014-2018, le modèle 3 (quoi que moins robuste que le modèle 1) s'impose au modèle 2, contrairement à ce qui a été obtenu précédemment pendant la phase de calibration, ce qui laisse penser que les deux modèles présentent en fin de compte des performances très proches.

3.3.1.3 Recalibration du modèle et validation

Comme indiqué dans la méthode présentée précédemment, le modèle le plus performant (ici le modèle 1) a été re-calibré de manière à le rendre plus efficacement appliqué sous SIG. La contribution des paramètres granulométriques dans le modèle a été exprimée en fonction des tensions des courants sur le fond comme suit.

En effet, l'équation du modèle 1 (voir plus haut) peut être décomposée en deux termes A et B. Avec A correspondant à la somme des termes intégrant la teneur en vase dans le modèle 1 noté C ci-dessous.

$$A = \beta_V V + \beta_{TV} TV \quad \text{et} \quad B = \beta_0 + \beta_T T + \beta_N N + \beta_{TN} TN + \varepsilon$$

$$C = \beta_0 + \beta_T T + \beta_V V + \beta_N N + \beta_{TV} TV + \beta_{TN} TN + \varepsilon \quad (\text{modèle 1 du } \ln(H.\text{div}+1))$$

$$C = A + B$$

Par conséquent la contribution D ($D=A/C$) de la vase dans le modèle C peut être exprimée en fonction des tensions de fond T (Figure 20) tel que :

$$D \approx -0.8405 * T + 0.2954$$

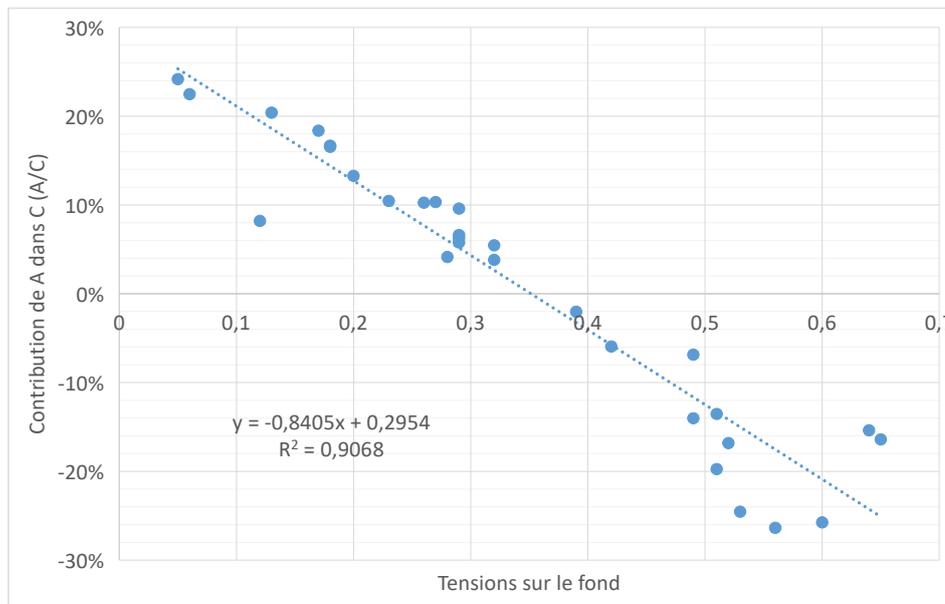


Figure 20 : Relation entre D (la contribution A/C des teneurs en vase dans le modèle) et les tensions sur le fond

Nous pouvons ainsi remplacer la contribution de la vase (A) dans le modèle initial par la relation D qui est son approximation par rapport à la Tension sur le fond (T) et ceci comme suit :

$$\frac{A+B}{C} = 1 \quad \rightarrow \quad \frac{A}{C} + \frac{B}{C} = 1 \quad \rightarrow \quad D = 1 - \frac{B}{C} \quad \rightarrow \quad C = -\frac{B}{D-1}$$

Ceci nous donne le nouveau modèle de l'abondance de *H. diversicolor* transformée en $\ln(x+1)$ approprié pour réaliser de la cartographie :

$$C = \frac{\beta_0 + \beta_T T + \beta_N N + \beta_{TN} TN}{0.8405 * T + 0.7046} + \varepsilon$$

Ce nouveau modèle a été comparé au précédent ainsi qu'aux données *in situ* qui ont servi à le calibrer (Figure 21).

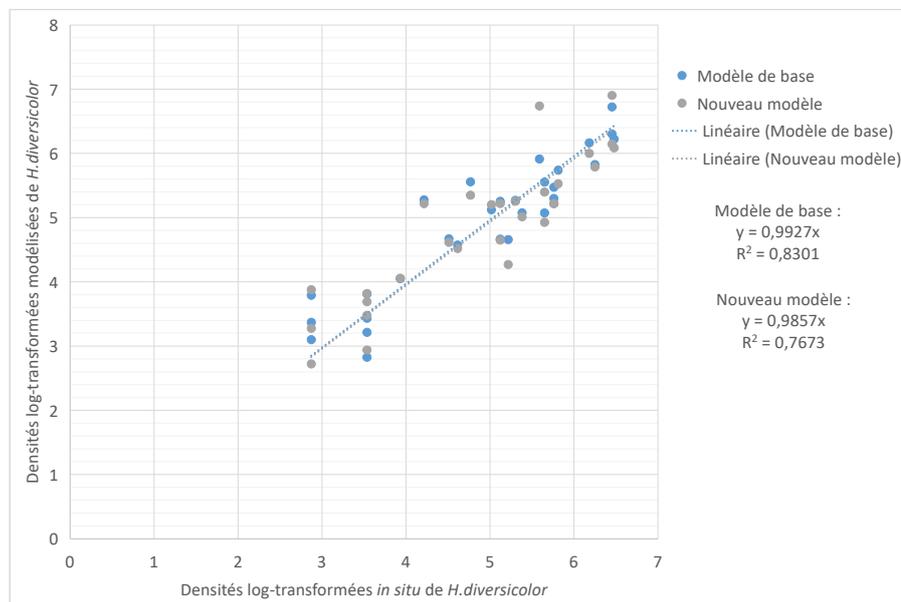


Figure 21 : Comparaison entre le modèle de base, le nouveau modèle et les données *in situ*

Il est possible d'observer que le nouveau modèle, quoi que moins robuste que le précédent du fait de l'expression des termes incluant la teneur en vase en fonction des tensions, reste tout à fait fiable. Son R^2 par rapport à une régression proche de la droite $y=x$ varie de 0,83 à 0,77.

3.3.1.4 Application cartographique et comparaison avec les données in situ

Ce nouveau modèle, jugé plus opérationnel dans son applicabilité que les autres, a été utilisé pour calculer et cartographier des densités de *H. diversicolor* sous SIG (Figure 22).

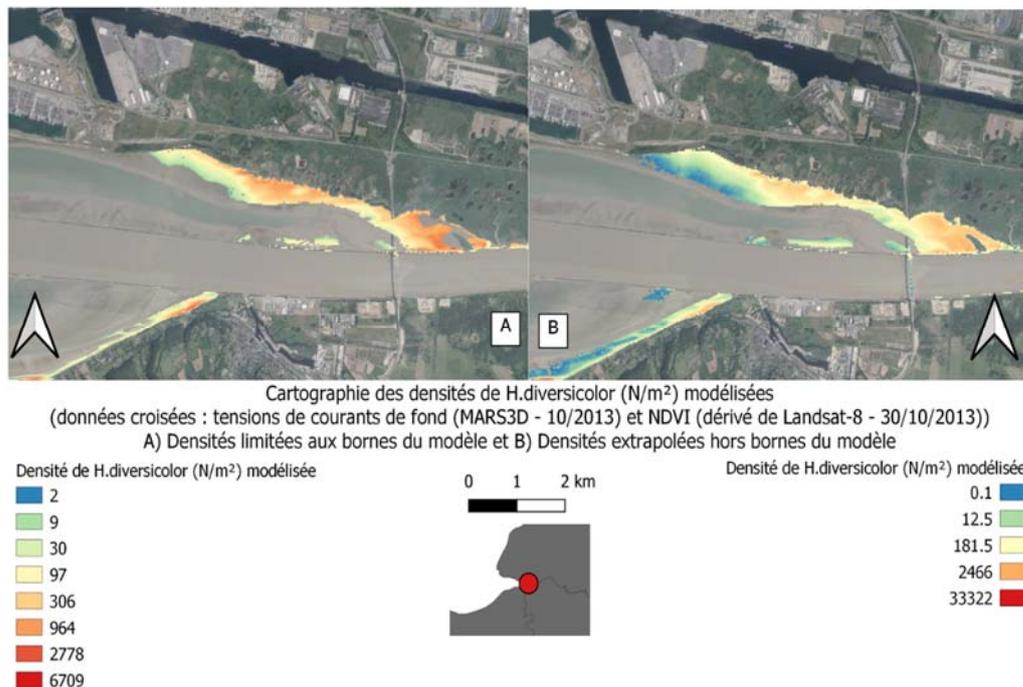


Figure 22 : Cartographie des densités de *H. diversicolor* modélisées pour octobre 2013

Les données utilisées sont les tensions sur le fond moyennes d'octobre 2013 de MARS3D et le NDVI dérivé par ACOLITE d'une image Landsat-8 du 30 octobre 2013. Afin de correspondre aux gammes de valeurs utilisées pour calibrer le modèle de base, les tensions ont été seuillées entre 0,05 et 0,67 N/m^2 et les NDVI entre 0,03 et 0,24. Le modèle a ensuite été appliqué aux cellules raster répondant à ces deux impératifs. Afin de rendre compte des limites d'une extrapolation à des valeurs hors de la gamme de calibration, le modèle a ensuite été appliqué aux valeurs sans seuil (sauf pour le NDVI, pour cibler le microphytobenthos entre 0 et 0,3). Le rendu de ces deux cartes permet de constater que les surestimations peuvent, dans certains cas, être très importantes : 6709 ind/m^2 dans la gamme des valeurs du modèle, et plus de 33000 ind/m^2 hors gamme. La carte représentant les densités dans la gamme de calibration du modèle reste donc un résultat, quoi que plus modeste en terme d'emprise, plus convenable que la carte présentant des valeurs obtenues par extrapolations. De plus, cela confirme l'importance de n'utiliser le modèle calibré que pour des valeurs incluses dans les gammes de calibration.

3.3.2 Modélisation des habitats en fonction de la réponse biologique maximale

Les données biologiques ont été croisées avec les paramètres physiques associés géographiquement et temporellement. Cette phase s'est déroulée en trois étapes : la classification des données, la calibration de modèles, et la confrontation et le croisement des modèles générés.

Utilisée par plusieurs auteurs (Thrush *et al.*, 2003 et 2005, Cozzoli *et al.*, 2016), la modélisation de la réponse biologique maximale espérée s'appuie sur un phénomène écologique décrit par Thomson *et al.* (1996) et observé dans le cas présent : le «factor ceiling». Ce phénomène se traduit par une vaste dispersion des points reliant un paramètre environnemental et la réponse d'une espèce autour d'un modèle mathématique. Il implique l'existence d'un facteur contraignant qui s'illustre comme une limite au-dessus ou en-dessous de laquelle les points du graphique se dispersent. En s'intéressant aux maxima (et/ou minima) de réponse espérées, cet effet de factor ceiling permettrait la calibration de modèles plus performants que s'ils étaient calibrés grâce à des valeurs moyennes (ou médianes), facilement influencées par les valeurs extrêmes. Des modèles linéaires, logarithmiques, polynomiaux et gaussiens peuvent être testés en répartissant les paramètres en classes de valeurs égales (Thrush *et al.*, 2003). Dans le cas présent, seuls des modèles gaussiens et exponentiels ont été testés et validés. Les réponses maximales sont ensuite confrontées aux valeurs de milieu de classes de paramètres.

La réponse maximale ici utilisée est présentée dans la publication de Cozzoli *et al.* (2016) et correspond au 95^e centile des réponses associées à chaque classe de paramètre. L'utilisation du 95^e centile permettrait en effet de s'affranchir des valeurs extrêmes voir aberrantes tout en se penchant sur le maximum potentiel pouvant être atteint par une variable écologique.

3.3.2.1 Classification des données

En fonction de la distribution des valeurs de chaque paramètre d'intérêt, ces derniers ont été classés suivant des gammes de valeurs adaptées à chaque période (Tableau 9).

Tableau 9 : Classes de chaque paramètre d'intérêt aux périodes sélectionnées (* : densité et biomasse de *H. diversicolor* et densité de *S. plana* ; ** : biomasse de *S. plana*)

		Mode granulométrique	NDVI	Salinité	Température	Temps d'immersion	Tensions	Teneur en vase
2005-2013*	Nombre de classes	10	10	11	13	14	9	10
	Intervalle de classe	35	0,025	1	0,5	5	0,1	10
	1e classe	0-35	0-0,025	21-22	11-11,5	30-35	0-0,1	0-10
2014-2018*	Nombre de classes	10	12	7	13	15	9	10
	Intervalle de classe	40	0,025	1	0,5	5	0,1	10
	1e classe	0-40	0-0,025	25-26	12-12,5	25-30	0-0,1	0-10
2005-2009**	Nombre de classes	10	10	9	11	14	7	9
	Intervalle de classe	30	0,025	1	0,5	5	0,1	10
	1e classe	0-30	0-0,025	22-23	12-12,5	30-35	0-0,1	0-10
2009-2013**	Nombre de classes	10	10	9	12	13	9	10
	Intervalle de classe	35	0,025	1	0,5	5	0,1	10
	1e classe	0-35	0-0,025	21-22	11-11,5	35-40	0-0,1	0-10
2014-2018**	Nombre de classes	10	11	11	13	8	9	10
	Intervalle de classe	40	0,025	0,5	0,5	10	0,1	10
	1e classe	0-40	0-0,025	25-25,5	12-12,5	20-30	0-0,1	0-10

Les valeurs des réponses biologiques correspondant à chaque classe de paramètre ont été regroupées et le 95^e centile a été déterminé pour chaque nouveau pool de données.

3.3.2.2 Calibration des modèles

Une fois les données classées, plusieurs modèles de régression ont été testés sous MATLAB grâce à la boîte à outils Curve Fitting Toolbox. En finalité, sur 63 combinaisons possibles (7 paramètres confrontés à 4 réponses regroupées en 5 périodes distinctes), 27 modèles ont été conservés, les autres ne rendant compte d'aucune tendance significative.

Les 95^e centiles des réponses biologiques (P95_y) ont été confrontés aux paramètres choisis (x) suivant une des trois formes de modèle présentées ci-après : le modèle de forme gaussienne, celui de forme gaussienne d'ordre 2 et le modèle de forme exponentielle.

$$P95_y \approx a \times e^{-\left(\frac{x-b}{c}\right)^2} \quad (\text{Forme gaussienne (FG)})$$

$$P95_y \approx a \times e^{-\left(\frac{x-b}{c}\right)^2} + d \times e^{-\left(\frac{x-f}{g}\right)^2} \quad (\text{Forme gaussienne d'ordre 2 (FG2)})$$

$$P95_y \approx a \times e^{b \times x} \quad (\text{Forme exponentielle (FE)})$$

Entre 2 et 6 coefficients ont été générés par MATLAB afin de calibrer les modèles. Chaque coefficient présente un intervalle dans lequel il peut être amené à varier, entre deux bornes minimale et maximale. Un coefficient dont l'intervalle de confiance inclut 0 ne peut pas être considéré comme fiable. La fiabilité des coefficients et donc la faible étendue de l'intervalle est requise afin d'être en mesure de modéliser et cartographier précisément de la réponse biologique aux paramètres environnementaux. Par exemple, dans le modèle gaussien, le coefficient 'a' restitue la valeur maximale de la réponse biologique. Le coefficient 'b' permet d'associer la valeur modale de la réponse à une gamme de valeurs du paramètre choisi, et la combinaison de b et de c influence la pente de la gaussienne modélisée, et donc sur la distribution géographique des valeurs calculées.

En tenant compte de ces éléments, seuls 16 modèles ont été utilisés, sur les 27 générés. Les performances associées à ces 16 modèles (R² et RMSE) ont été étudiées afin de déterminer en amont les manques de fiabilité possibles lors de leur application, et surtout lors de leur injection dans un SIG et déterminer quel paramètre est le plus adéquat pour modéliser les réponses biologiques choisies. Dans le cas de *H. diversicolor* (première période : 2005-2013), sa densité maximale (95^e centile) semble bien répondre du NDVI (R²=0.915, RMSE=25.57) et du mode granulométrique (R²=0.88, RMSE = 24.5). Des paramètres modélisés, seul le temps d'immersion paraît adéquat pour ce qui est de la biomasse de *H. diversicolor* en 2005-2013 (R²=0.76, RMSE = 0.12). De la même manière, seules les tensions semblent adéquates, avec des performances plus faibles, pour la densité de *S. plana* en 2005-2013 (R²=0.64, RMSE = 42.9).

Sur la période 2005-2009, les biomasses de *S. plana* ont pu être modélisées *via* les teneurs en vase et les modes granulométriques. Quoique tous deux très solides (respectivement R²=0.94 et RMSE 0.447 ; R²=0.99 et RMSE=0.067), le modèle calibré grâce aux modes granulométriques est le plus performant des deux. Il est nécessaire de noter que ces deux modèles sont de forme gaussienne d'ordre 2. La dispersion du nuage de points ne permettait pas de mettre en évidence une relation gaussienne simple ou exponentielle. Par ailleurs, cette distribution bimodale a été retrouvée sur d'autres modèles, écartés du fait du manque de significativité des coefficients associés. La présence de deux modes pourrait être expliquée par la cohabitation sur la zone d'étude de deux cohortes ou de deux populations de biomasses distinctes vivant de manière séparée sur deux substrats différents, par préférence ou contrainte spatiale.

3.3.2.3 Croisement des modèles générés

Une méthode spécifique a été développée afin de croiser les modèles de réponse biologique maximale. En effet, la méthode de classification des données employée ici ne sied pas à un croisement *stricto sensu* dans une équation modélisée. Le 95^e centile de la réponse biologique

répondant à une classe précise de paramètre sera amené à varier d'un paramètre et d'une classe de paramètre à l'autre, ce qui en fait une classification non appariée.

La méthode développée permet d'obtenir un outil d'aide à la décision en générant des cartes de distribution multifactorielle des réponses biologiques maximales espérées. En considérant que chaque paramètre environnemental choisi influe sur la réponse biologique maximale observée comme une contrainte, et que chacune de ces contraintes se fait plus ou moins ressentir en fonction des valeurs prises par les paramètres choisis, il est possible d'opérer à une classification comme il est présenté dans la Figure 23 et la Figure 24.

Une fois cette classification appliquée sur plusieurs couples [Réponse biologique maximale ; Paramètre environnemental] concomitants, il est possible de les croiser de la manière suivante. En considérant qu'une contrainte environnementale limite la réponse biologique dans une certaine mesure, même si un autre paramètre concomitant s'avère moins contraignant, la contrainte maximale sera retenue.

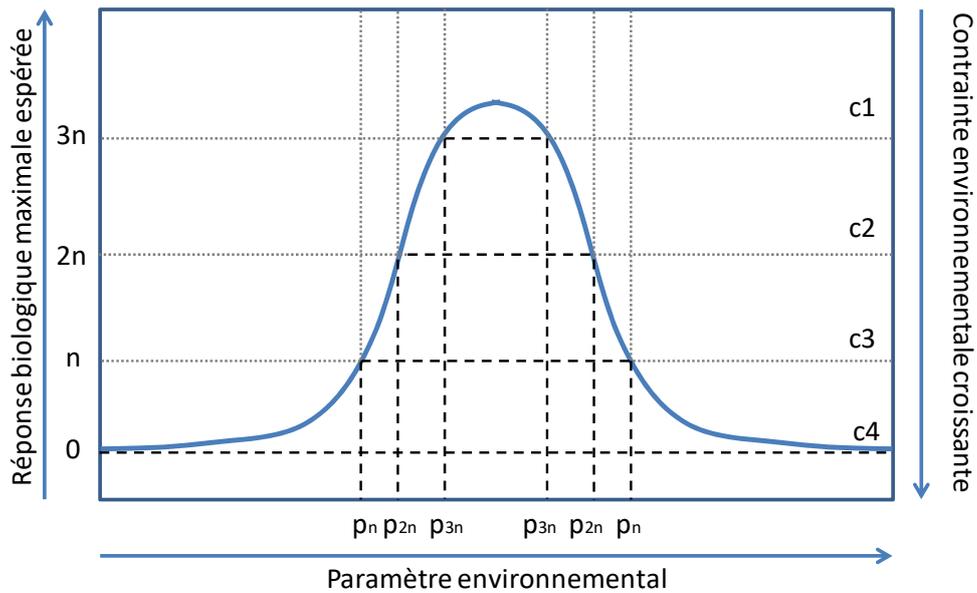


Figure 23 : Classification des contraintes environnementales c en fonction des réponses biologiques observées, par classes de paramètres environnementaux p

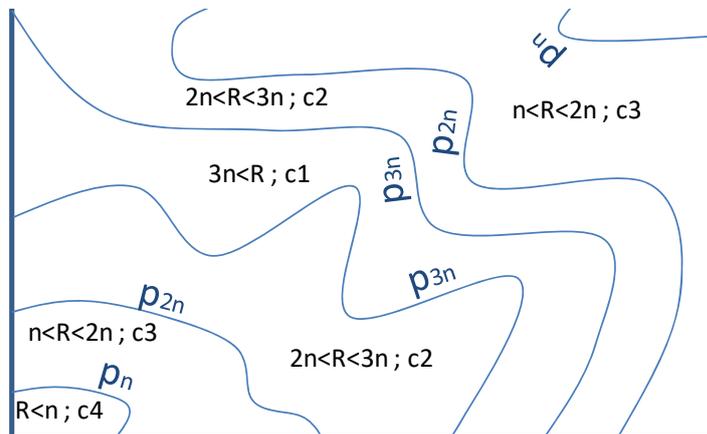


Figure 24 : Représentation figurative d'une carte de distribution de la réponse biologique maximale R associée à des classes de contraintes environnementales c et aux gammes de valeurs du paramètre environnemental p

Dans le cas de deux contraintes égales, la méthode s'inspire du nombre de Strahler d'une arborescence en considérant la nouvelle contrainte comme égale à la valeur des deux autres plus 1. A titre d'exemple, la confrontation de deux contraintes d'ordre 2 résultera en une contrainte d'ordre 3 ($2+1$), et la confrontation d'une contrainte d'ordre 1 à une contrainte d'ordre 2 résultera en une contrainte d'ordre 2.

Cette méthode permet ainsi le croisement de plusieurs paramètres environnementaux influençant de manière significative la réponse biologique maximale d'une espèce. Dans le cas présent, les densités de *S. plana* de 2018 ont servi à la mise au point de cette méthode, du fait de la possibilité d'utiliser plusieurs paramètres non ponctuels influençant lesdites densités (NDVI, tensions des courants, salinité). Les cartes résultant de l'application de cette méthode sont présentées dans les résultats. Des tests simples ont permis de déterminer si l'ordre d'injection des paramètres dans la méthode avait un effet important ou non sur le résultat final. A cette fin, des rapports de surface dérivés de l'analyse sous SIG des distributions de la réponse biologique après croisements ont été réalisés pour rendre compte de ces différences.

Chacun des 16 modèles présentés ci-dessus ont été injectés dans un SIG afin d'en sortir des cartes de répartition des réponses biologiques à chaque paramètre. Dans le cas des teneurs

en vase et des modes granulométriques, les seules données disponibles étant ponctuelles, des valeurs de réponse biologique ont été associées à chaque point de prélèvement et, seules, ne permettent qu'une estimation sommaire.

La méthode de croisement présentée précédemment a permis d'obtenir plusieurs cartes de répartition de la densité maximale de *S. plana* sous l'effet des contraintes croisées suivantes : le NDVI (traduit comme l'absence ou la présence dans des quantités variables de microphytobenthos), la salinité et les tensions des courants sur le fond.

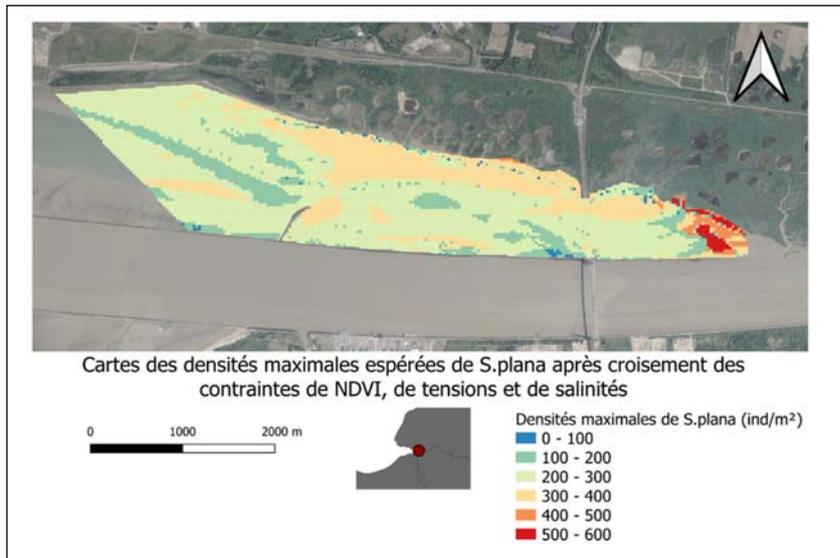


Figure 25 : Carte des densités maximales espérées de *S. plana* après croisement des contraintes de NDVI, de tensions et de salinités

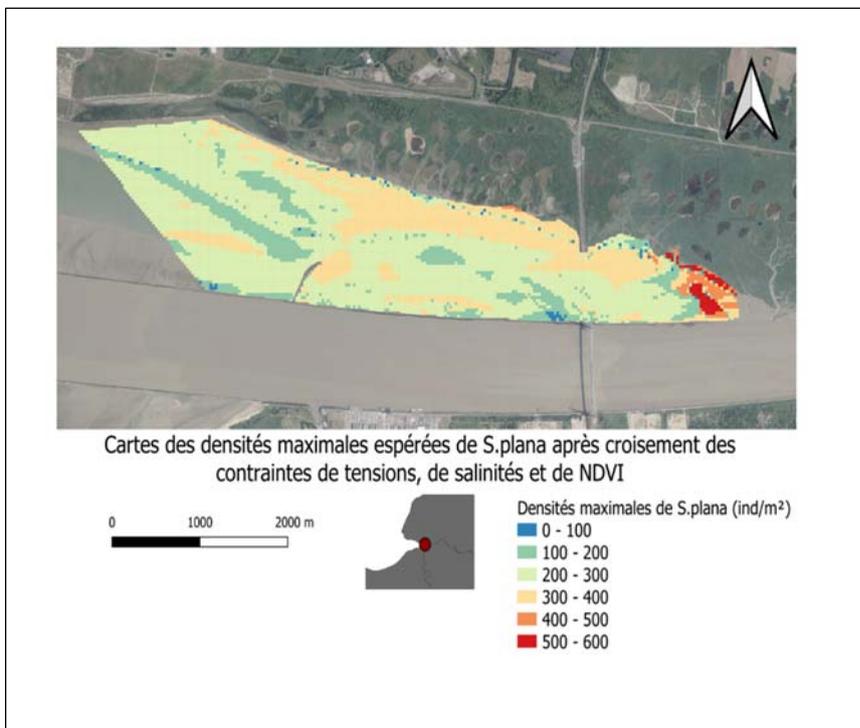


Figure 26 : Carte des densités maximales espérées de *S. plana* après croisement des contraintes de tensions, de salinités et de NDVI

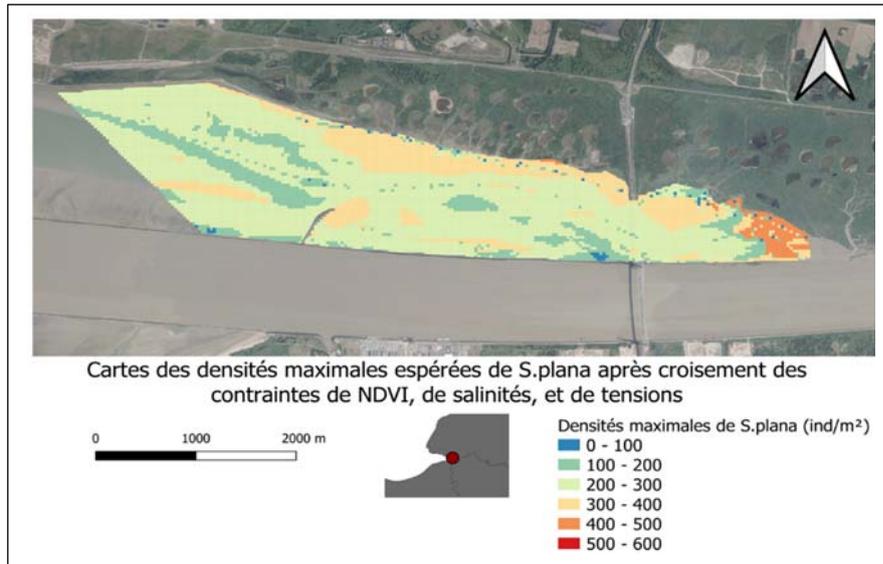


Figure 27 : Carte des densités maximales espérées de *S. plana* après croisement des contraintes de NDVI, de salinités et de tensions

Comme précédemment indiqué, trois combinaisons ont été effectuées dans l'ordre d'injection des paramètres dans la méthode. La Figure 25 présente la carte des densités maximales de *S. plana* en fonction du trio injecté dans l'ordre [NDVI ; Tensions ; Salinité], la Figure 26 en fonction des [Tensions ; Salinité ; NDVI], et la Figure 27 en fonction des [NDVI ; Salinité ; Tensions].

Il est possible d'observer sur ces trois figures que les densités maximales les plus élevées se concentrent à l'extrémité est de la vasière, avec des valeurs comprises entre 500 et 600 individus par m² dans les deux premiers cas, et entre 400 et 500 dans le troisième. Les densités les plus faibles (0-100) sont très éparses et très peu représentées. Elles se concentrent majoritairement aux extrémités sud-ouest et sud-est de la vasière. Les densités comprises entre 100 et 200 individus par m² s'organisent en patchs relativement homogènes d'une figure à l'autre. Les densités comprises entre 200 et 300 individus par m² sont clairement majoritaires, et suivent le même modèle de distribution à quelques différences près d'une figure à l'autre. Les différences majeures, quoi qu'assez faibles également, s'observent dans la répartition des densités comprises entre 300 et 500 individus par m². Il convient de noter que l'injection de la salinité au premier croisement avec le NDVI (qui présente une couverture spatiale plus faible que les sorties MARS3D) (Figure 27) est génératrice de différences de distribution plus importantes par rapport aux deux autres figures, avec notamment la disparition de la classe de densités comprises entre 500 et 600 individus par m².

Tableau 10 : Rapports de surfaces de chaque classe de densité d'un croisement à l'autre

Classe de densité	Figure 37	Figure 38	Figure 39
0-100	0,6%	0,7%	0,6%
100-200	13,4%	13,9%	14,3%
200-300	59,6%	58,4%	63,3%
300-400	23,8%	24,4%	19,1%
400-500	1,5%	1,5%	2,6%
500-600	1,1%	1,1%	0,0%

Afin de rendre compte plus précisément des différences observées, des rapports de surface ont été réalisés d'une figure à l'autre pour chaque classe de densité (Tableau 10). Il est

possible de constater que les différences les plus importantes sont en effet liées à l'injection de la salinité et du NDVI comme premier croisement de paramètres (Figure 27).

3.4 Discussions

3.4.1 Limites et perspectives de l'utilisation des modèles linéaires multivariés

Plusieurs pistes de discussions peuvent être dégagées des éléments présentés. Tout d'abord, l'outil de Step wise regression de MATLAB a uniquement permis de mettre au point des modèles pour la densité de *H. diversicolor*. La biomasse de *H. diversicolor*, la densité de *S. plana* et la biomasse de *S. plana* n'ont pas restitué de modèle convaincant. De plus, la suppression de la log-transformation tend à fragiliser les modèles, de manière parfois très importante (exemple du modèle 2). Toutefois, ce résultat est logique compte tenu de la grande variabilité des données biologiques et les limites de données utilisées obtenues une seule fois par an.

L'intégration du NDVI a permis de calibrer des modèles plus robustes qu'en son absence. Si cela est un avantage de son utilisation, il s'avère également contraignant au sens où son utilisation réduit fortement l'effectif de données permettant la calibration des modèles. Cet indice étant un dérivé des produits de télédétection, il est tributaire des conditions atmosphériques, de la synchronisation entre les capteurs satellitaires et le cycle des marées (marée basse nécessaire pour couvrir une vaste emprise), mais également entre le passage des capteurs et la réalisation des missions de terrain afin d'obtenir des mesures concomitantes. De fait, le nombre d'échantillons CSLN ou MARS3D associés à un NDVI ne sont pas très bien représentés dans la base de données. De cette manière, la calibration des modèles s'effectue sur un nombre plus limité de valeurs (minimum : n=29), et la robustesse des modèles s'en retrouve amoindrie. Il pourrait être intéressant dans le futur de favoriser le développement de modèles de production de microphytobenthos afin de compléter les indicateurs obtenus via MARS3D permettant de rendre compte de la présence de, ou de chercher à rendre plus performant le proxy qu'est le NDVI. A cette fin, plusieurs travaux tels que ceux de Combe *et al.* (2005) ou Kazemipour *et al.* (2012) peuvent s'avérer utiles dans la mesure où ils développent des indices se voulant plus performant que le NDVI, en utilisant notamment la télédétection hyperspectrale. Cette méthode de mesure est en effet bien plus fine tant en résolution spectrale que spatiale que la télédétection multispectrale.

Une limite évidente et évoquée précédemment des modèles consiste en les risques d'une extrapolation hors des gammes de valeurs utilisées pour les calibrer. Il s'agit de se montrer prudent dans le cas d'une utilisation hors de l'estuaire de la Seine et dans des gammes de valeurs différentes.

Enfin, une dernière limite pouvant être mise en évidence est l'utilisation systématique des données de la CSLN (Mode granulométrique et/ou Teneur en vase) dans les modèles. Ces données étant ponctuelles, elles ne permettront pas une application du modèle à l'ensemble de la vasière nord mais uniquement aux radiales utilisées. Il pourrait être envisagé d'utiliser une sortie de MARS3D qui agirait comme un proxy de ces paramètres (les matrices de corrélation indiquent une très bonne corrélation/anti-corrélation entre la teneur en vase, le mode granulométrique et les tensions de fond). Se posera tout de même la question du cumul de proxys dans le modèle final, qui pourrait le fragiliser et lui faire perdre de sa fiabilité au profit d'une application plus opérationnelle.



3.4.2 Intérêts et limites des modèles de réponse biologique maximale espérée (95^e centile)

La méthode consistant à utiliser le 95^e centile de la réponse biologique cherchée en fonction d'un paramètre défini dans une relation mono-variée permet de modéliser une réponse biologique maximale espérée. L'intérêt de cette méthode est d'être en mesure de s'affranchir des effets de migration associés à la marée ou au comportement de l'espèce étudiée qui pourraient conduire à des biais et une disparité très nette dans le comportement de la réponse biologique face à des valeurs uniques de paramètres environnementaux. Les 16 modèles calibrés et retenus présentent une solidité intéressante (R^2 variant généralement entre 0.7 et 1) à l'exception de deux modèles (R^2 entre 0.4 et 0.5). Les RMSE associées permettent de déterminer quel modèle est le plus fiable pour estimer la réponse biologique. L'application des modèles sous SIG permet de restituer des cartes de dispersion de la réponse biologique sur la vasière, et, dans le pire des cas, une carte de données ponctuelles pour les paramètres granulométriques. Cette approche permet de discerner les interactions entre un paramètre et la réponse biologique d'intérêt en visualisant les secteurs où elle se montre plus ou moins intense.

La méthode développée pour croiser les paramètres comme contraintes environnementales permet d'obtenir un outil d'aide à la décision plus pointu que les cartes de répartition des réponses biologiques maximales isolées. La classification des contraintes appliquées sur la réponse biologique maximale permet de discerner des classes nettes, évolutives en fonction des paramètres injectés. Les différences observées du fait de l'injection de la salinité et du NDVI comme premier croisement peuvent être expliquées par la plus faible couverture spatiale du NDVI par rapport aux sorties MARS3D, provoquant un biais dans la classification générale au premier croisement (seule la salinité est alors utilisée là où les données de NDVI sont manquantes). De plus, le modèle reliant densité maximale de *S. plana* et la salinité présente les erreurs les plus importantes par rapport aux autres modèles calibrés pour la même réponse biologique. Les différences observées peuvent également être liées à ces performances plus faibles et à l'importance qui est attribuée au modèle dans l'arborescence du croisement. De fait, il semble préférable d'injecter en premier lieu dans le croisement les modèles présentant les meilleures performances.

Dans l'état actuel des choses, cette méthode de croisement n'a été testée que sur les densités maximales de *S. plana* en 2018. Il est donc prudent d'avancer que son développement est encore incomplet et nécessite d'autres tests pour s'assurer de sa validité en tant qu'outil d'aide à la décision dans la gestion des vasières de l'estuaire de la Seine. Quoiqu'il en soit, cette méthode présente l'intérêt de prendre en compte plusieurs variables environnementales pour estimer les réponses biologiques maximales. La classification qui en est faite implique qu'en cas de modification des valeurs *in situ* dues à un phénomène naturel ou une influence anthropique, la distribution des classes sera modifiée suivant la contrainte la plus importante, et les réponses biologiques maximales espérées suivront la même évolution.



3.5 Cartographie de la variabilité pluriannuelle des assemblages du macrozoobenthos intertidal de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine.

3.5.1 Contexte et méthodologie

Un des objectifs de Sentinelles a été de compiler toutes les données du suivi de la CSLN (voir Figure 18) afin de faire une analyse statistique poussée de ces données acquises d'une façon régulière selon la même méthodologie. Les résultats de ces analyses sont en cours de valorisation sous forme d'une publication scientifique.

Dans ces analyses réalisées au début du projet, la base de données 2000-2016 a été utilisée (17 années de suivi). Les analyses ont consisté dans un premier temps à réaliser une régionalisation simple au niveau des 28 sites de prélèvements en s'appuyant sur la similarité globale entre les sites par rapport à leur composition spécifique. Le but étant d'identifier globalement sur la période de l'étude une éventuelle structuration spatiale au niveau de la vasière Nord. La méthode de régionalisation développée par Souissi et al. (2000) a été appliquée avec succès au contexte de la vasière. Au départ 17 matrices annuelles des 'abondances des taxa x stations' ont permis de réaliser la régionalisation spatiale. En appliquant la même approche mais sur 28 matrices (une par station) réorganisées en 'abondances des taxa x 17 années' nous avons cherché à identifier des groupes d'années similaires de point de vue de la composition spécifique. Le résultat final sera présenté sous forme de deux dendrogrammes, l'un regroupant les 28 stations (régionalisation) et l'autre regroupant les 17 années de l'étude (pattern temporel).

Après cette première analyse, nous avons cherché à caractériser les principaux assemblages d'espèces benthiques et identifier les espèces indicatrices dans chaque assemblage. Pour cela nous avons combiné toutes les données des abondances récoltées entre 2000 et 2016 par la CSLN pour aboutir à une unique grande matrice. Nous avons fait recours aux méthodes basées sur les probabilités bayésiennes (Souissi et al., 2001 ; Anneville et al., 2002 ; Eastwood et al., 2006) pour identifier les principaux assemblages d'espèces benthiques. Le principe de la méthode consiste à partir d'une matrice initiale des observations (sites & années) x variables (abondances des espèces) pour réaliser une classification hiérarchique (ou toute autre méthode de classification) des objets (sites & années), identifier le niveau optimal des clusters (groupes d'objets ou observations) et faire correspondre à chaque cluster l'assemblage d'espèces. Plusieurs méthodes, comme SIMPER et IndVal ont été utilisées pour identifier les taxa dont les abondances sont significativement différentes entre assemblages.

3.5.2 Résultats

La variabilité spatiale et temporelle caractérisée par des méthodes de régionalisation (Souissi et al., 2000), ont permis de mettre en évidence deux zones géographiques (amont – aval), et trois périodes (2000-2004 ; 2005-2013 ; 2014-2016) au sein desquelles les communautés étaient plus homogènes (Figure 28).

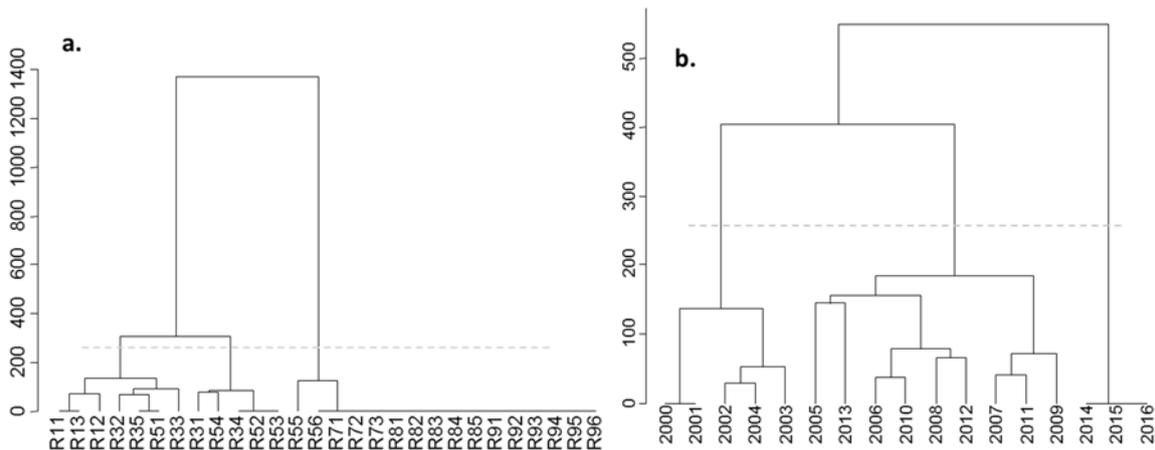


Figure 28: Dendrogrammes résultant de la régionalisation : a) sur les sites ; b) sur les années.

Ces résultats ont été mis en relation avec les données de granulométrie de la CSLN, et des indicateurs de la variabilité interannuelle des assemblages sélectionnés en concertation avec le GIP Seine-Aval ont également été pris en compte. A ce niveau d'analyse globale, la granulométrie n'a pas pu discriminer entre les assemblages durant les 3 périodes retenues. En revanche, les facteurs liés à l'hydrologie, et les apports en nutriments et chlorophylle a ont montré une influence significative sur la variabilité interannuelle des communautés de macrozoobenthos (Figure 29) et présentaient des différences entre les trois périodes identifiées.

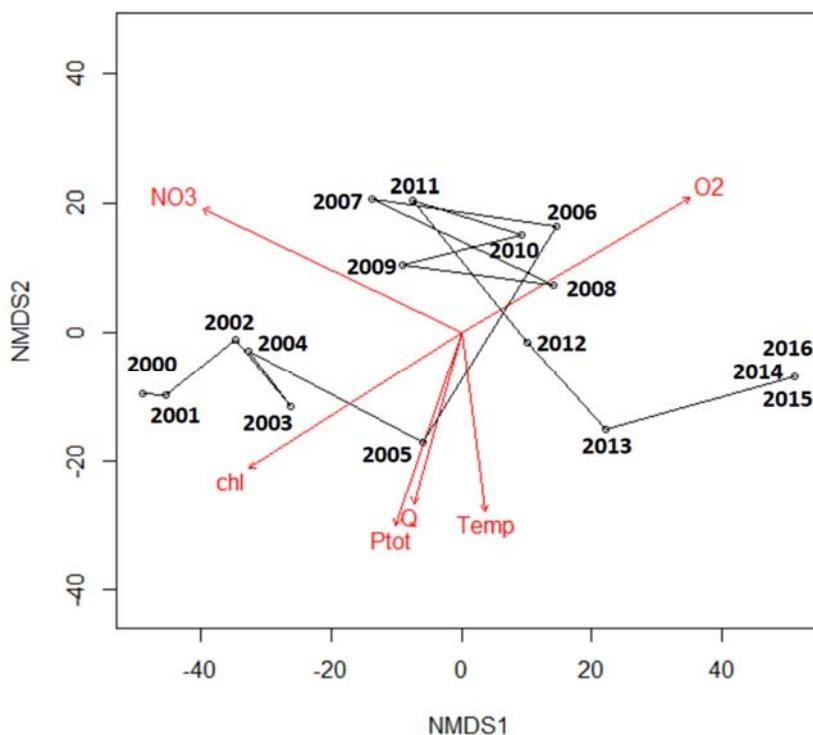


Figure 29: Ordination NMDS des années basée sur la méthode de régionalisation. Les vecteurs en rouge représentent les 6 variables environnementales considérées dans cette analyse (Q : débit à Poses, Chl : concentration en Chla, O2 : concentration en oxygène dissous, Ptot : concentration en Phosphore total, NO3 : concentration en Nitrates). Le débit est mesuré quotidiennement à Poses mais pour les autres variables les stations Honfleur et Tancarville proches de la vasière Nord ont été retenues. Parmi ces variables seules Chla, NO3 et O2 sont significatives ($P < 0.05$).

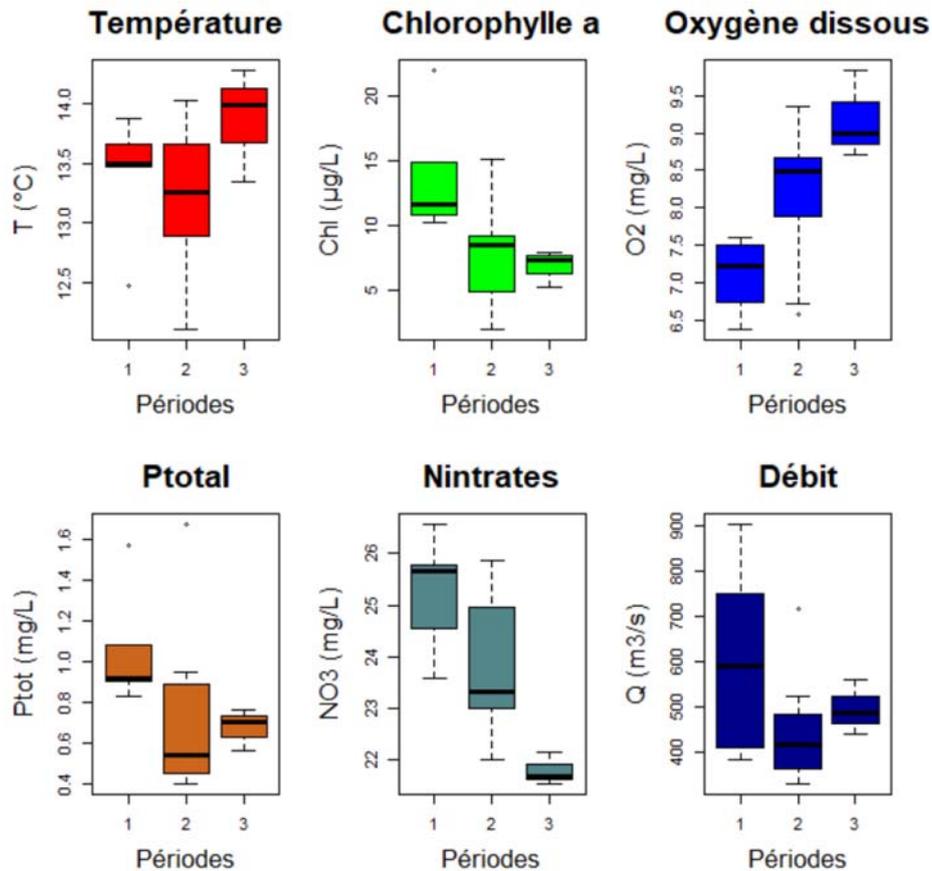


Figure 30. Distribution des valeurs des paramètres environnementaux en fonction des 3 périodes retenues : 1 :2000-2004 ; 2 :2005-2013 & 3 :2014-2016.

A noter également que la première période identifiée dans notre analyse 2000-2004 correspond également aux travaux de Port 2000. **Par conséquent, il est très difficile de faire la part des perturbations liées à ces travaux de Port 2000 et à l'hydrologie spécifique au début des années 2000 (2000-2004). C'est pour cette raison que nous avons eu recours à une méthode d'identification des assemblages et leur cartographie spatio-temporelle basée sur la robustesse de l'approche Bayésienne.**

La méthode bayésienne (Souissi et al., 2001 ; Anneville et al., 2002) appliquée à la matrice globale des données d'abondances issues du suivi de la CSLN (voir Figure 18), a permis d'identifier 6 assemblages de macrofaune sur l'ensemble des sites et des années d'échantillonnage (Figure 31). Ces 6 assemblages sont significativement distincts en termes de composition taxonomique (PERMANOVA, $p < 0.05$).

Les analyse SIMPER et IndVal ont respectivement permis de mettre en évidence les taxa dont les abondances diffèrent de manière significative entre assemblages (*Hediste diversicolor*, *Cerastoderma edule*, *Corophium volutator*, *Peringia ulvae*, *Limecola balthica* et *Monticellina sp.*) et ceux qui diffèrent entre assemblages par leur occurrence (spécificité ou fidélité d'une espèce pour un assemblage : *Cerastoderma edule*, *Polydora ciliata* ou *Pholoe baltica*). Ces résultats ont mis en évidence que certaines espèces clés comme *Hediste diversicolor* ou

Corophium volutator sont représentées dans l'ensemble des assemblages, mais à des abondances variables.

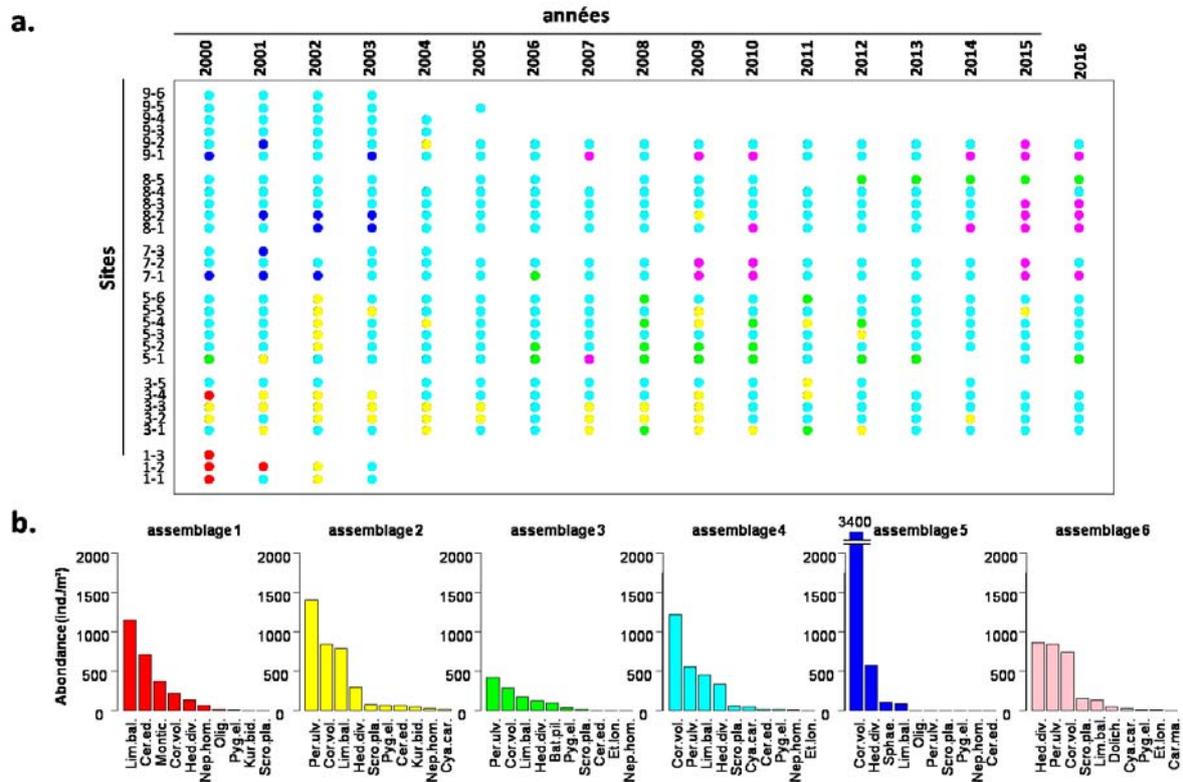


Figure 31: (a) Répartition spatiale et temporelle des 6 assemblages identifiés (représentés par 6 couleurs) (b) abondances moyennes des 10 taxa les plus abondants pour chaque assemblage.

Une influence significative de la répartition spatio-temporelle des assemblages identifiés sur celle de la biomasse totale a été mise en évidence (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$), ce qui peut suggérer des répercussions probables sur le plan trophique. Ainsi, deux périodes de plus faible biomasse peuvent être observées de 2002 à 2004 et de 2006 à 2009, liées à l'occurrence des assemblages 3 et 5. Depuis 2010, la biomasse augmente parallèlement à la progression de l'assemblage 6 à l'Est de la vasière. La dynamique temporelle des communautés (analyse NMDS ; Non-Metric multidimensional Scaling) a montré une évolution constante des communautés de 2000 à 2016.

En conclusion cette analyse à long-terme montre une partition spatio-temporelle assez nette des assemblages de la macrofaune benthique dans la vasière Nord entre 2000 et 2016. Nous distinguons surtout un fort contraste entre le début du suivi avec des niveaux d'abondance et de biomasse très faibles dans la première période 2000-2004 en comparaison avec les années récentes. Les paramètres de la colonne d'eau présentés dans la figure 30 semblent indiquer des conditions favorables à la production primaire avec un débit moyen fort et des niveaux de chlorophylle a élevés. Par conséquent, il serait plus probable d'associer cette période aux fortes perturbations liées aux travaux de Port 2000. En effet, le suivi de *H. diversicolor* réalisé au niveau de la radiale 8, pourtant la plus éloignée du Port, montre des densités très basses surtout en 2003 et 2004 (voir Figure 14) ce qui confirme la complexité d'identifier la bonne

échelle spatiale capable d'intégrer les effets d'une perturbation et/ou action de restauration écologique sur le fonctionnement global du système. Au cours de la deuxième période 2005-2013, nous distinguons deux années transitoires au début en 2005 et à la fin en 2013 (voir Figure 29). En se focalisant sur l'état récent des assemblages benthiques, nous pouvons constater le rôle de l'assemblage 6 dominé par *H. diversicolor*. L'examen des données récentes du même suivi réalisé par la CSLN en 2017 et 2018 confirme cette tendance à l'augmentation des densités non seulement de *H. diversicolor* mais également de *Scorbicularia plana* et de *Corophium volutator*. Il serait intéressant de confirmer cette tendance et/ou la stabilité du dernier assemblage identifié dans cette étude mais en intégrant les années les plus récentes 2017-2020. De plus au cours des années récentes plusieurs données de télédétection notamment avec les produits du satellite Sentinel-2 sont disponibles et pourraient fournir des cartographies plus fines de la production du microphytobenthos, la source principale de nourriture des deux espèces sentinelles ciblées dans ce projet. En effet, le volet modélisation des habitats fonctionnels de ces deux espèces, réalisé à la fin du projet a pu intégrer non seulement les données de 2017 et 2018 du suivi *in situ* mais aussi les sorties du modèle MARS3D. Nous avons démontré que la tension sur le fond est un très bon proxy pour représenter la texture granulométrique. Ce travail de modélisation peut se perfectionner dans le futur et s'étendre à d'autres espèces indicatrices des assemblages identifiés dans cette étude. Il faut également intégrer les travaux de modélisation du microphytobenthos réalisés dans le projet Phare-See, car ce compartiment est très important pour les espèces sentinelles ciblés par ce projet et certainement pour d'autres espèces d'invertébrés benthiques. Enfin, nous avons démontré que le suivi d'indices de conditions et également des biomarqueurs physiologiques comme l'indice de maturité sexuelle ou le niveau des réserves énergétiques chez les adultes des deux espèces sentinelles a confirmé l'amélioration des conditions générales de *H. diversicolor*. Il serait intéressant d'enrichir au moins le suivi annuel réalisé par la CSLN par des mesures morphométriques sur les deux espèces sentinelles.

CHAPITRE 3 - SUIVI DU ZOOPLANCTON *IN SITU*

4 Abondance et biomasse du zooplancton

4.1 Contexte et questionnement

Dans le contexte situé en introduction, les objectifs de l'action 'zooplancton' du projet SENTINELLES étaient :

- 1) D'obtenir une quantification de l'abondance du méso-zooplancton (copépodes, cladocères) et du microzooplancton (rotifères) sur un continuum aval-amont de l'estuaire de la Seine.
- 2) D'obtenir une quantification de la biomasse disponible, en moyenne, comme nourriture pour les niveaux trophiques supérieurs (mysides, poissons).
- 3) D'obtenir une quantification du broutage par la population d'*E. affinis* et par la communauté micro-zooplanctonique sur le phytoplancton.

4.2 Matériel et Méthodes

4.2.1 Abondance et biomasse du zooplancton (sous-tache 4.1)

4.2.1.1 Echantillonnage

Deux campagnes d'échantillonnage de zooplancton ont été effectuées : les 21-26 juin 2017 et 30 août-1^{er} septembre 2018. En 2017, un bateau a été loué auprès de l'entreprise *Prélev'mar*. En 2018, les prélèvements ont été réalisés depuis des pontons. Le Tableau 11 précise les conditions d'échantillonnage.

Tableau 11: Données logistiques et spécificités des échantillonnages.

Date	Station	Type d'échantillon	Heure prélèvement terrain	Profondeur d'échantillonnage / profondeur totale (m)	Position GPS (degrés décimaux)		Moment de marée	Basse mer (basé sur le Havre)	Haute mer (basé sur le Havre)
					Latitude	Longitude			
21/06/2017	Tancarville	Fond	8h40	1/15	NA	NA	étales marées haute	03h25	08h55
21/06/2017	Tancarville	Fond	08h50	12,5/15	NA	NA	étales marées haute	03h25	08h55
22/06/2017	Caudebec	Surface	9h55	1/16	NA	NA	étales marées haute	04h29	09h56
22/06/2017	Caudebec	Fond	10h10	14,5/16	NA	NA	étales marées haute	04h29	09h56
23/06/2017	Quevillon	Surface	11h25	1/12,5	NA	NA	étales marées haute	05h29	10h51
23/06/2017	Quevillon	Fond	11h15	11,5/12,5	NA	NA	étales marées haute	05h29	10h51
30/08/2018	Tancarville	Surface	14h50	1/7	49,47507	0,46355	marée montante/haute	08h45	14h00
30/08/2018	Tancarville	Fond	14h30	6/7	49,47507	0,46355	marée montante/haute	08h45	14h00
01/09/2018	Caudebec	Surface	16h30	1/8	49,52395	0,72644	marée montante/haute	09h50	15h12
01/09/2018	Caudebec	Fond	15h40	7/8	49,52395	0,72644	marée montante/haute	09h50	15h12
31/08/2018	Duclair	Surface	16h30	1/4	49,47855	0,87056	marée montante/haute	09h17	14h35
31/08/2018	Duclair	Fond	16h00	3/4	49,47855	0,87056	marée montante/haute	09h17	14h35
29/08/2018	La Bouille	Surface	17h00	1/7,5	49,35257	0,93074	marée montante/haute	08h13	13h26
29/08/2018	La Bouille	Fond	17h40	6/7,5	49,35257	0,93074	marée montante/haute	08h13	13h26

L'échantillonnage du zooplancton total s'est fait sur le chenal principal, en surface et en profondeur (le plus près possible du fond) à plusieurs phases de la marée sur les stations

Tancarville, Caudebec et Quevillon en 2017 et Tancarville, Caudebec, Duclair et La Bouille en 2018.

Les facteurs physico chimiques (température, salinité, conductivité, pH) sont mesurés *in situ* à chaque échantillonnage avec des sondes multi-paramètres. Des volumes d'eau de quelques litres sont pris avec un seau en surface et à l'aide d'une pompe en profondeur dans le but d'en filtrer des échantillons de 150-600 mL sur des filtres pré-pesés pour la quantification des Matières En Suspension (MES) et des Matières en Suspension Organiques (= Matière Sèche Sans Cendres). Ces filtres sont gardés en glacière jusqu'au laboratoire, où ils sont stockés à -20 °C jusqu'à analyse. Pour le dosage de la Chlorophylle *a* et des pigments marqueurs du phytoplancton, des volumes d'eau (150-600 mL) sont filtrés sur GF-C. Ces filtres sont gardés dans l'azote liquide pour le transport au laboratoire, où ils sont conservés à -80 °C jusqu'à analyse.

Des volumes d'eau de 100 mL sont filtrés sur membrane d'acétate de cellulose (pores de 0,2 µm), stockés en bouteilles aseptisées puis rapportées au laboratoire pour l'analyse du Carbone Organique Dissous (COD), Carbone Inorganique dissous (CID), Carbone Total Dissous (CTD) et des ions. Pour le dosage du Phosphore total, un volume d'eau brute de 100 mL est pris.

Pour la mesure de la composition et l'abondance de la communauté zooplanctonique, 50 L d'eau sont pris à l'aide d'une pompe et filtrés sur un filet de 50 µm. A chaque échantillonnage, un échantillon de plus grand volume est pris en plaçant un filet de 150 µm de vide de maille à contre-courant pendant 5 à 20 minutes afin de collecter un nombre suffisant d'organismes pour effectuer des mesures de poids sec. Le zooplancton collecté est formolé (4 % concentration finale) dans des pots plastique de 250 mL et transporté au Laboratoire Ecologie fonctionnelle et Environnement pour analyse. Des volumes d'eau (150-600 mL, selon la concentration en Matière En Suspension (MES)) sont filtrés sur des filtres GF-C pour le dosage des concentrations en MES, matière organique (MO) et biomasse phytoplanctonique totale (Chla).

4.2.1.2 Les analyses, le calcul et l'interprétation des résultats.

Les analyses du carbone (CID, COD, CTD), du phosphore total et des ions sont faites au Plateau d'Analyse du Laboratoire Ecologie fonctionnelle et Environnement. Les MES et MSCC sont déterminées par gravimétrie.

Les déterminations et le comptage des organismes zooplanctonique se fait sous loupe binoculaire à un grossissement de 80x. Pour les copépodes, la distinction des adultes est faite au niveau des groupes des Calanoïdes, Cyclopoïdes et Harpacticoïdes. L'espèce dominante, le calanoïde *Eurytemora affinis*, est distingué des autres calanoïdes. Les cladocères sont déterminés au genre. Pour les échantillons de 2018, les rotifères ont également été dénombrés au genre, voire à l'espèce, sauf le groupe des Bdelloïdes. Les abondances *in situ* sont exprimées en nombre d'individus par m³.

Ayant mesuré des abondances, les biomasses sont estimées en multipliant ces valeurs, pour chaque taxon et stade considéré, avec le poids sec individuel correspondant. Pour déterminer le poids sec de l'espèce dominante, *Eurytemora affinis*, 30 à 80 individus (selon la taille du

stade de développement) sont isolés sous loupe binoculaire et rincés brièvement à l'eau distillée. Ils sont mis à sécher à 60 °C dans une coupelle en inox pré-pesée et leur poids sec est déterminé après 24 h. La conversion du poids sec en carbone est considérée comme représentant 45 % du poids sec.

Les biomasses de zooplancton (somme des poids individuel * abondance des taxons/stades) sont exprimées en µg de poids sec par m³ et en µg de C par m³.

Les analyses de la MES et de la MO se font en laboratoire par gravimétrie. La MES est pesée après séchage pendant 24 à 48 h à 50 °C ; les mêmes filtres sont ensuite calcinés à 550 °C pour obtenir les cendres, puis pesés à leur tour. La Matière Sèche Sans Cendres (MSSC), représentant la MO, est calculée comme la différence entre le poids de la MES et celui des cendres.

Le dosage des concentrations en phytoplancton total (Chl_a) et pigments marqueurs du phytoplancton est fait par chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC) selon la méthode de Wright et al. (1991). L'analyse de données chromatographiques est faite à l'aide du logiciel HP ChemStation. Les détails de la méthode sont donnés par Majdi et al. (2012).

4.2.2 Le broutage de la communauté zooplanctonique

4.2.2.1 L'échantillonnage.

Pour réaliser les **expériences d'incubation afin de mesurer l'activité de broutage de la communauté de microzooplancton** de l'eau naturelle (une 50^{aine} de litres) est prise en surface et au fond (uniquement en surface en 2018) pendant les campagnes d'échantillonnage. L'eau est filtrée sur un filet de 250 µm de maille afin d'enlever les plus grands organismes (mysides, grands copépodes). Ceux-ci sont présents en faible abondance et augmentent la variabilité entre les répliques. La moitié de ce volume d'eau, qui contient donc (essentiellement) le phytoplancton, le microzooplancton et les jeunes stades de mésozooplancton, est filtrée sur une maille de 50 µm, afin d'obtenir de l'eau qui ne contient que (essentiellement) le phytoplancton, les détritiques et le petit micro-zooplancton. Cette incubation permet donc d'évaluer l'activité de broutage de la fraction zooplanctonique entre 50 et 250 µm.

Chaque fraction est incubée dans des bouteilles en plastique d'un litre en 6 (en 2017) ou 4 (en 2018) répliques. Pour chaque fraction, des échantillons de 100-600 mL sont filtrés sur GF-C pour le dosage de la MES, MO et des pigments phytoplanctoniques au début de l'expérience (t₀) (cf. sous-tâche 4.1). Un échantillon de 100 mL est fixé au formol pour d'éventuelles vérifications de la composition de phytoplancton au microscope. Les fractions sont incubées à température ambiante pendant 24 h dans un dispositif rotatif limitant la sédimentation de la matière en suspension. A la fin de l'expérience les mêmes échantillonnages qu'à t₀ sont effectués. La préservation et le transport des filtres se font comme pour la sous-tâche 4.1.



Pour le **dosage des contenus pigmentaires stomacaux**, du zooplancton a été collecté à chaque station pendant la campagne de 2018 en plaçant un filet de 150 µm de maille à contre-courant pendant 5 à 20 minutes. Le zooplancton collecté est congelé sur place à l'azote liquide. Ces échantillons sont ensuite préservés au laboratoire à -80 °C.

4.2.2.2 *Les analyses, le calcul et l'interprétation des résultats.*

Les analyses des filtres en provenance **des expériences d'incubation** se font selon le même protocole qu'expliqué pour la sous-tâche 4.1. Les concentrations de la MES, MO sont exprimées en mg L⁻¹ et celles de la Chla et des pigments marqueurs en µg L⁻¹. Sur la base des concentrations des pigments, la pression de prédation ou taux de broutage (*g*) sur le stock de phytoplancton total et sur certains groupes de phytoplancton est calculée à partir de la formule de Frost (1972) comme suit :

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

Avec :

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

Czt : concentration du pigment dans chaque bouteille broutage.

t : durée d'incubation en h

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

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

Avec :

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

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

t : durée d'incubation en h

Ces calculs ont été appliqués d'une part à la concentration en Chla, 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, pour les diatomées : la Chlc, la diadinoxanthine et la fucoxanthine ; pour les Chryptophycées : l'alloxanthine, et pour d'algues vertes la lutéine, la violaxanthine et la Chlb.

Uniquement dans les cas où la concentration d'un pigment est significativement inférieure ($p < 0.05$ bilatéral ou unilatéral) dans les répliques *Czt* par rapport aux répliques *Ct*, une valeur de *g* est prise en compte. Quand il y a une différence significative entre *Co* et *Czo*, une valeur de *Ct* 'théorique' (*CtT*) moyenne est calculée, et *g* est calculé comme :

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



Pour la **quantification des contenus stomacaux**, 20 à 30 individus d'*E. affinis* adultes (avec distinction entre mâles et femelles) ont été isolés sous loupe binoculaire et mis dans du méthanol 98 % + acétate d'ammonium 2 % 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 de la composition en chaque pigment (G_i ; ng ind.⁻¹), un taux d'ingestion (I_i ; ng ind.⁻¹ h⁻¹) peut être calculé en connaissant les temps de passage (t ; h) (Dam & Peterson, 1988). Pour l'ingestion du phytoplancton total, la somme de la Chla et des phaeopigments (phaeophytine a et phaeophorbide a) est utilisé.

4.3 Résultats et discussion

4.3.1 Facteurs environnementaux

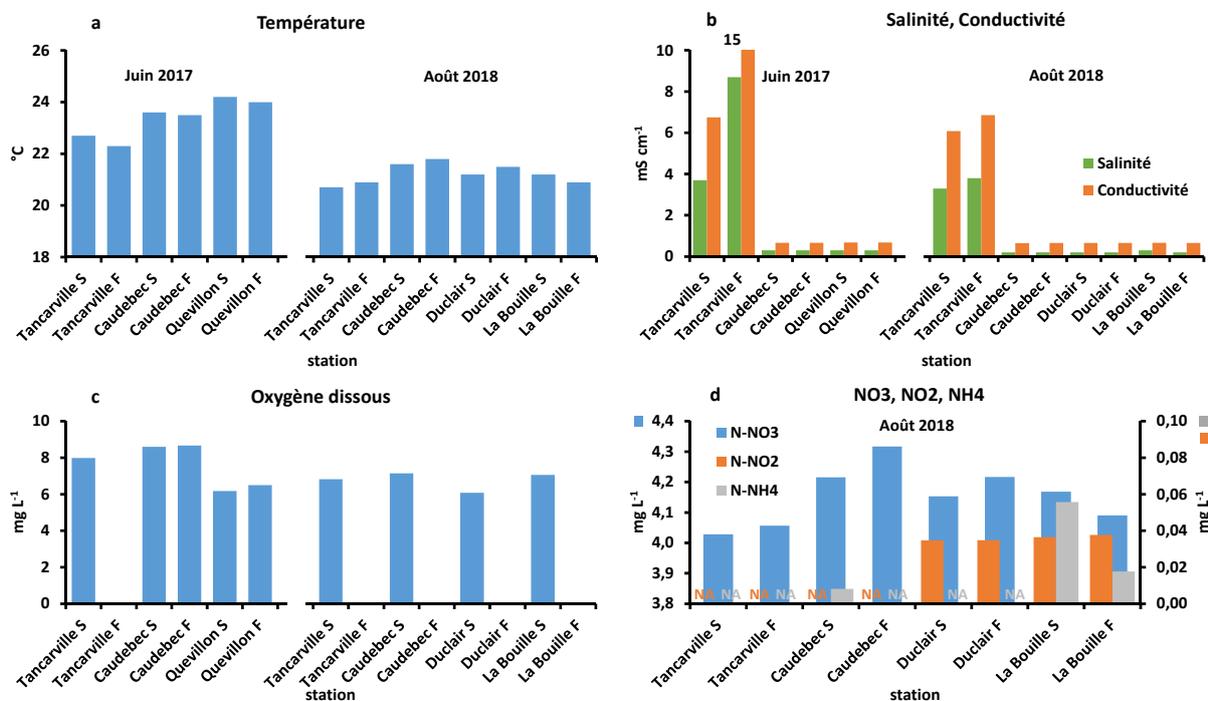


Figure 32: a) Température; b) Salinité (sans unité) et conductivité ; c) Concentration en oxygène dissous ; d) N-NO₃, N-NO₂ et N-NH₄ aux différentes stations échantillonnées en juin 2017 et août 2018. S : surface ; F : fond ; NA : valeur inférieure au seuil de détection.

Seuls les facteurs physico-chimiques les plus importants pour le zooplancton sont représentés dans la Figure 32. La température, pendant la campagne de juin 2017, est significativement plus élevée (22,3 à 24,3 °C) que pendant celle d'août 2018 (20,7 à 21,8 °C) (Figure 32a). Une vérification des données de température sur le réseau SYNAPSE du GIP SA a confirmé cette différence de température entre juin 2017 et fin août 2018. En juin 2017 la température est la plus élevée à Quevillon, en août 2018 à Caudebec. Il n'y a pas de différence de température importante ou systématique entre les mesures prises en surface et près du fond.

La salinité et la conductivité (bien corrélées, $p < 0.001$) montrent que Tancarville se distingue des autres stations, tandis que Caudebec présente des valeurs comparables à celles des

stations plus en amont (Figure 32b). En 2017, à Tancarville, l'eau est plus salée en profondeur et à une conductivité plus importante qu'en surface. Il n'y a pas de différence systématique entre les valeurs en surface et au fond pour les autres échantillonnages.

En 2017, la concentration en oxygène dissous la plus élevée est mesurée en aval (Tancarville et Caudebec) (8,0-8,7 mg L⁻¹). Lors des autres échantillonnages, l'oxygène varie peu (6,2-7,2 mg L⁻¹). Les concentrations en N-NO₃ sont assez élevées (4,03-4,32 mg L⁻¹), tandis que celles de N-NO₂ (0,03-0,04 mg L⁻¹) et N-NH₄ (0,01-0,06 mg L⁻¹) sont basses ; le N-NH₄ étant inférieur à la limite de détection à plusieurs stations (Figure 32c).

Les MES sont généralement plus concentrées au fond qu'en surface à toutes les stations, et présentent avec une fraction de matière organique plus importante au fond à Tancarville que dans les autres échantillons (Figure 33a).

Les facteurs environnementaux seront discutés en relation avec les conditions de vie pour le zooplancton dans les sections 4.3.2 et 4.3.3.

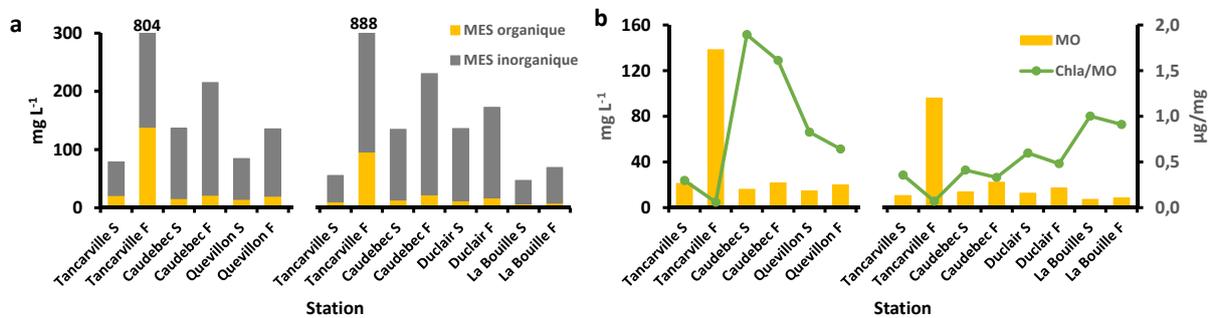


Figure 33: a) MES inorganique et MES organique b) MES organique (MO, axe de gauche) et rapport Chla/MO (axe de droite) aux différentes stations échantillonnées en juin 2017 et août 2018. S : surface ; F : fond.

4.3.2 Abondance du zooplancton

Les figures suivantes illustrent les abondances de différents groupes /taxons de zooplancton observées pendant les deux campagnes à toutes les stations. Sauf exception signalée, toutes les stations ont été échantillonnées et analysées. Donc des vides représentent des absences.

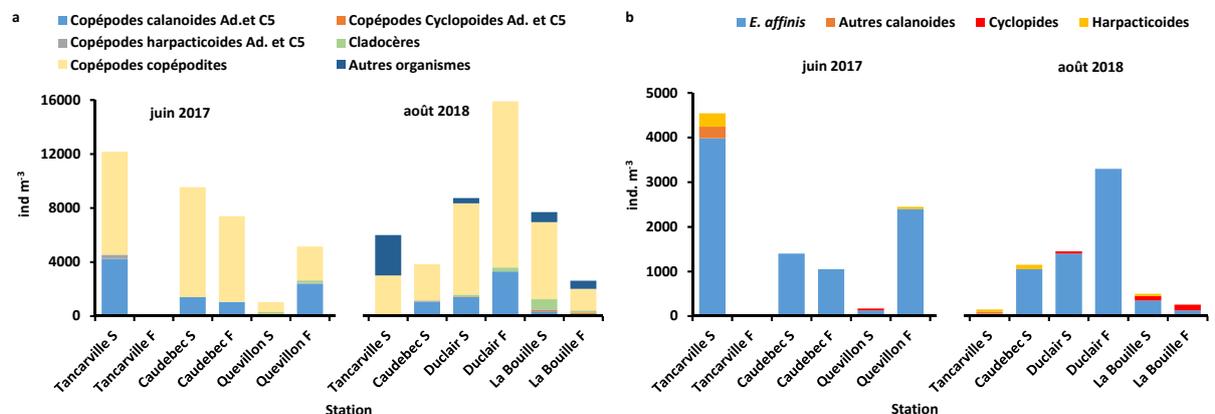


Figure 30: a) Abondance des différents groupes d'organismes mésozooplanctoniques et b) composition de la communauté des copépodes adultes et C5. Tancarville n'a pas pu être échantillonné au fond en 2018.

La Figure 34a montre la composition globale de la communauté zooplanctonique, à l'exception des petits organismes, très abondants (rotifères et nauplii de copépodes) qui seront montrés à part. Les copépodites C1-C4 de copépodes et les adultes-C5 des copépodes calanoïdes sont les plus abondants à toutes les stations. Les cladocères sont présents aux stations d'eau douce, mais peu abondants en comparaison des copépodes. D'autres organismes identifiés en 2018 sont essentiellement du méroplancton, c'est-à-dire des larves planctoniques d'organismes benthiques. Parmi le méroplancton, nous distinguons des larves de bivalves, cirripèdes et polychètes. Des observations ponctuelles ont été faites de nématodes, tardigrades et amibes à thèque. Il n'y a pas de différence systématique entre les abondances du zooplancton mesurées en surface et au fond, que l'on considère la communauté ou les taxons indépendamment.

Les copépodes sont fortement dominés par *E. affinis*, en ce qui concerne les adultes et leurs copépodites au 5^{ème} stade (C5) (Figure 34b). Il est présent à toutes les stations, sauf à Tancarville au fond en 2017, avec des abondances variant entre 50 et 3 986 ind. m⁻³ et dépassant souvent les 1 000 ind.m⁻³. D'autres calanoïdes (essentiellement *Acartia* spp.) ne sont observés qu'à Tancarville. Les cyclopoïdes sont retrouvés plutôt en amont à partir de Quevillon, avec des abondances inférieures à 129 ind. m⁻³. Les harpacticoïdes sont observés à Tancarville, Caudebec, Quevillon et la Bouille. Leurs abondances varient entre 0 et 300 ind. m⁻³.

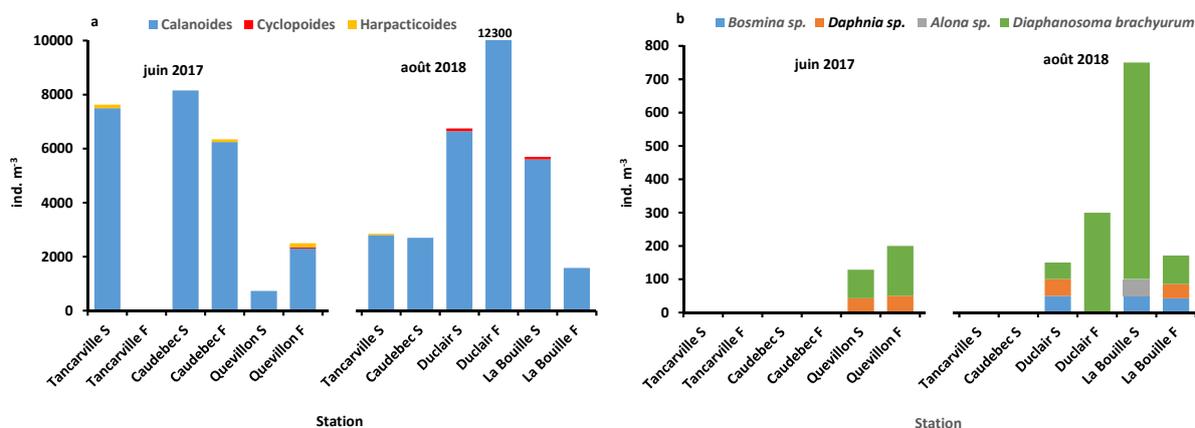


Figure 31: a). Composition de la communauté des copépodes copépodites C1-C4 et b) des cladocères aux différentes stations échantillonnées en juin 2017 et août 2018. S : surface ; F : fond.

Les stades copépodites C1-C4 (Figure 35a) des copépodes présentent logiquement la même distribution spatiale que les adultes-C5, avec les plus hautes abondances pour les calanoïdes (entre 1 000 et 12 300 ind. m⁻³) (pour les C1-C4, nous ne faisons pas la différence entre *E. affinis* et d'autres calanoïdes), des cyclopoïdes plutôt en eau douce et des harpacticoïdes à Tancarville et Caudebec. Ces deux derniers groupes ont des abondances comparables (autour de 100 ind. m⁻³).

Les cladocères (Figure 35b) ne sont présents qu'en eau douce (Quévillon, Duclair, La Bouille) avec des abondances totales entre 129 et 750 ind. m⁻³. *Diaphanosoma brachyurum* domine la communauté des cladocères avec des pics d'abondance à Duclair et La Bouille en août 2018 (300 et 650 ind. m⁻³). Les abondances de *Bosmina* sp. et *Daphnia* sp. avoisinent 50 ind. m⁻³.

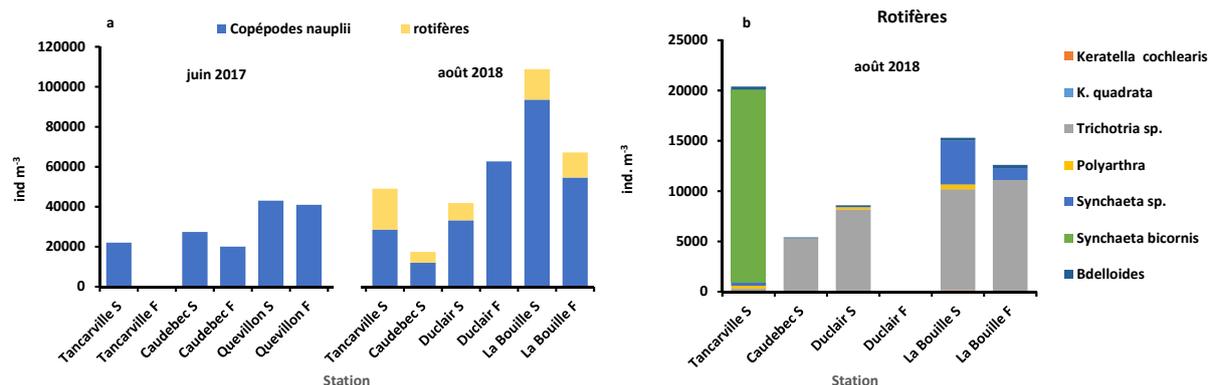


Figure 32: a). Abondances des nauplii de copépodes et rotifères et b) composition de la communauté des rotifères aux différentes stations échantillonnées en juin 2017 et août 2018. S : surface ; F : fond. Les rotifères n'ont pas été analysés en 2017.

Les nauplii de copépodes (Figure 36a) sont présents à toutes les stations, sauf dans l'échantillon de Tancarville Fond en 2017. Les rotifères (Figure 36b) sont également présents de Tancarville à La Bouille et varient en abondances entre 5 400 et 20 400 ind. m⁻³. Les communautés de rotifères, uniquement analysées pour la campagne 2018, sont dominées soit par *Synchaeta bicornis* à Tancarville S, soit par *Trichotria* sp. aux autres stations.

En ce qui concerne la compréhension des conditions de vie pour la communauté zooplanctonique, les facteurs environnementaux montrent que Tancarville se distingue des autres stations en salinité/conductivité, concentration en MES et fraction de MO dans celles-ci vers le fond. A l'exception de sa concentration en O₂, Caudebec présente des caractéristiques physico-chimiques plutôt proches de celles des stations en amont. Cette différence se manifeste au travers de la composition de la communauté zooplanctonique, avec la présence de cladocères et de copépodes cyclopoïdes uniquement en eau douce, ainsi que par une composition de la communauté des rotifères différente entre Tancarville et les autres stations. Le seul taxon abondant sur tout le tronçon étudié est *E. affinis*. Ce copépode calanoïde est rapporté comme une espèce invasive en eau douce, en provenance des estuaires (Lee, 1999, Lee & Petersen, 2003). Dans l'Escaut, sa progression en eau douce en parallèle de l'amélioration de la qualité de l'eau a permis de détecter que les principaux facteurs qui limitent la répartition de ce taxon sont la concentration en O₂ et en NH₄. Il faut des teneurs > 5 mg L⁻¹ d'O₂ et < 0.8 mg L⁻¹ de N-NH₄ pour que *E. affinis* puisse s'y développer en abondance (> 1000 ind. m⁻³) (Mialet et al., 2010, Chambord et al., 2016). Ces conditions étant réalisées dans la Seine sur tout le tronçon pendant les deux campagnes, il n'est donc pas étonnant de retrouver *E. affinis* jusqu'à La Bouille. En juin 2017, la température de l'eau était proche de la limite haute de tolérance d'*E. affinis*, tandis qu'en août 2018, la fourchette correspondait à sa niche thermique (13 à 22 °C ; Ben-Rhadia- Souissi, 2010 ; Dur et al., 2009, Dur et Souissi, 2018). Néanmoins, *E. affinis* a été observé à des abondances non significativement différentes entre les deux campagnes. Sa plasticité envers la température a en effet été démontrée dans l'Escaut, où la température correspondante à la médiane de l'abondance de la population est de 9,56 °C en eau saumâtre et de 13,6 à 18,6°C en eau douce. Ce développement tardif dans l'année permet d'éviter les concentrations limitantes de NH₄ qui persistent en eau douce jusqu'au mois de juin (Chambord et al., 2016). En Seine, les

conditions s'avèrent 'permissives' pour *E. affinis* jusqu'à Poses (voir jusqu'à Paris) depuis environ 2010 (Garnier et al., 2018). Il est impossible de savoir exactement depuis quand *E. affinis* s'est développé en eau douce en Seine, mais l'espèce a été observée en abondances jusqu'à 3000 ind. m⁻³ entre Duclair et Val des Leux en 2008-2009 (Souissi et al., 2018). Dans l'Escaut, le développement d'*E. affinis* en eau douce s'est manifesté assez abruptement depuis 2007.

4.3.3 Biomasse du zooplancton

4.3.3.1 Les longueurs de céphalothorax et poids individuels d'*E. affinis*.

Jusqu'à présent, les calculs de biomasse du zooplancton en Seine ont été faits pour l'espèce dominante en aval de l'estuaire, *E. affinis*, en utilisant les poids individuels, minimal et maximal, des différents stades pris dans la littérature (rapport ZOOSEINE, Souissi et al., 2018). Afin d'affiner cette estimation, nous avons fait des mesures des poids des différents stades de développement d'*E. affinis* aux stations échantillonnées en août 2018 en surface.

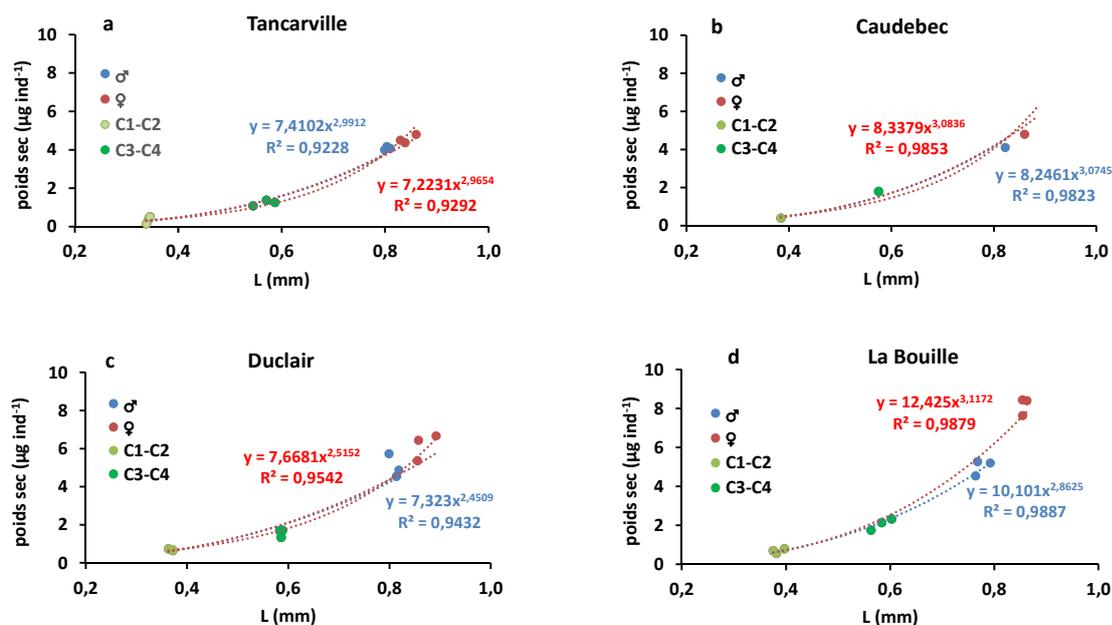


Figure 33: Poids sec individuel moyen des différents stades de développement d'*E. affinis* (C1-C2, C2-C3 et adultes ♂ et ♀) en fonction de la longueur du céphalothorax en août 2018 à a) Tancarville, b) Caudebec c) Duclair et La Bouille pour les mâles et d) Duclair et d) La Bouille (N= 3, sauf pour Caudebec, où une seule pesée a pu être fait par stade). Les poids des stades C1-2 et C3-C4 considérés sont les mêmes pour les séries mâles et femmes.

Les poids secs individuels (Figure 37) montrent, à chaque station, une relation de puissance proche de 3 en fonction de la longueur du céphalothorax. A Tancarville et Duclair, les femelles sont significativement plus lourdes que les mâles ($p < 0.05$, test unilatéral).

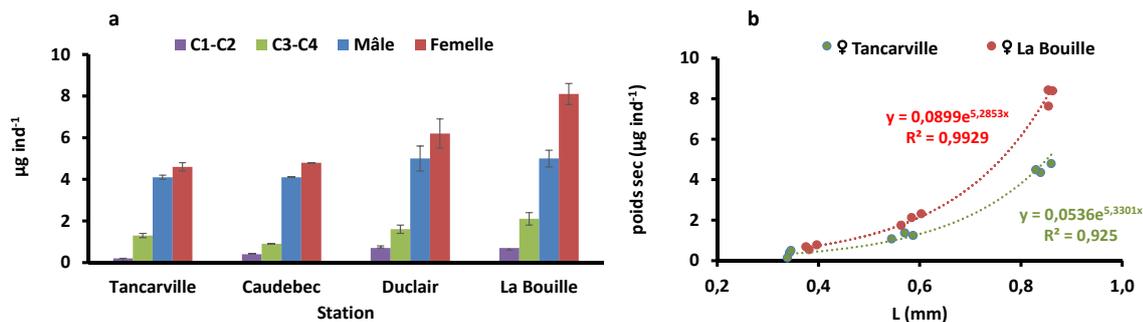


Figure 34: a). Poids sec individuel des différents stades de développement d'*E. affinis* aux différentes stations échantillonnées en août 2018. Les traits verticaux représentent l'écart type standard (N= 3, sauf pour Caudebec, où une seule pesée a pu être fait par stade). b) Comparaison de la relation poids sec-longueur du céphalothorax pour les femelles *E. affinis* entre Tancarville et La Bouille.

Les poids secs individuels des stades C3-C4 et des adultes mâles et femelles tendent à augmenter de l'aval vers l'amont, sans être statistiquement significatifs pour chacun des stades (Figure 38a). Par contre, à l'exception des stades C3-C4, les poids secs individuels sont significativement plus élevés ($p \leq 0.05$) sur les stations Caudebec, Duclair et La Bouille qu'en aval, à Tancarville). La Figure 38b illustre la différence de croissance en poids en fonction de la longueur du céphalothorax entre les femelles à Tancarville et à La Bouille.

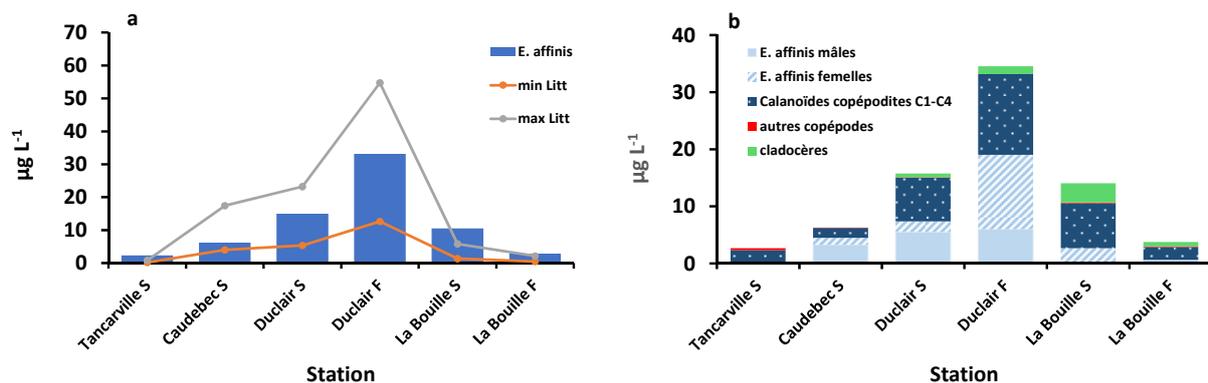


Figure 35: a). Comparaison de la biomasse de la population totale d'*E. affinis* mesurée (barres bleues) avec l'estimation minimale (ligne orange) et maximale (ligne grise) effectuée à partir des poids des différents stades issus de la littérature. b) Biomasse des mâles et des femelles d'*E. affinis*, copépodites C1-C4 des copépodes calanoïdes, des autres copépodes et des cladocères sur les différentes stations en août 2018. Voir texte pour plus d'explications. Les poids individuels mesurés en surface ont été appliqués aux abondances en surface et en profondeur.

Les poids d'*E. affinis* plus élevés en amont suggèrent que les conditions de vie pour ce taxon y sont meilleures qu'en aval de l'estuaire. Ceci pourrait s'expliquer par une plus grande facilité de se nourrir de phytoplancton, plus abondant en eau douce (Lee et al., 2013). En août 2018, les concentrations en Chla mesurées en Seine varient peu entre l'amont et l'aval (non montré), mais le rapport Chla/MO a tendance à augmenter de l'aval vers l'amont.

La biomasse de la population d'*E. affinis* à chaque station a été calculée en multipliant les poids mesurés pour chaque stade d'*E. affinis* (la moyenne a été prise pour les stades C1-C2 et C3-C4) avec leurs abondances. Les résultats (Figure 39a) montrent que les biomasses

réellement mesurées se trouvent entre les estimations minimales et maximales basées sur la littérature. Supposant que les poids réels des autres organismes se situent également entre les données minimales et maximales, nous avons considéré, pour les autres copépodes et cladocères, leurs poids moyens selon la littérature. La Figure 39b montre l'importance de la contribution d'*E. affinis* à la biomasse du mésozooplancton. Vu la faible abondance d'autres copépodes (cf. Figure 34b), nous pouvons considérer que les copépodites C1-C4 sont essentiellement des *E. affinis*. Cette espèce contribue donc, tous stades confondus, à 88-96 % de la biomasse à Tancarville et Duclair et 75-76 % à La Bouille. A cette dernière station, les cladocères contribuent pour 21-24 % (Figure 39b).

Au total, la biomasse de la communauté de mésozooplancton varie de 2,7 μg de poids sec L^{-1} à Tancarville (surface) à 34,5 μg de poids sec L^{-1} à Duclair fond. Pour l'aval (Tancarville et Caudebec), la biomasse moyenne est de $4,5 \pm 2,6$ μg de poids sec L^{-1} . La mesure des poids individuels a donc permis d'affiner l'estimation de la biomasse de zooplancton disponible pour les niveaux trophiques, qui était estimée pour la zone aval (Honfleur-Caudebec) à 0,17 à 38,4 μg de poids sec L^{-1} pendant le projet ZOOGLOBAL (Souissi et al., 2018). Il est néanmoins clair que plus de mesures à différentes saisons seront nécessaires (et prévues dans SARTRE) afin d'arriver à une estimation plus fiable.

4.3.4 Activité trophique du zooplancton

4.3.4.1 Broutage de la communauté micro-zooplanctonique

56 % des mesures de broutage sur des pigments par le microzooplancton montrent un taux de broutage (g) significatif, c'est-à-dire une concentration significativement différente entre les bouteilles contrôles et broutage (*grazing*) à la fin de l'expérience. Afin d'évaluer l'effet du broutage de la communauté micro-planctonique sur le phytoplancton, nous avons comparé les taux de broutage (g) avec le taux de croissance du phytoplancton, pour la Chla et les différents pigments marqueurs.

Les taux de broutage positifs du microzooplancton (entre 50 et 250 μm) sont généralement faibles : entre 0,0004 et 0,02 h^{-1} pour la Chla (Figure 40a) et entre 0,02 et 0,06 h^{-1} pour les marqueurs (Figure 37c-d). Lionard et al. (2005) ont mesuré des valeurs de g sur la Chla plus élevées (0,02 à 0,08 h^{-1}) pour le broutage du microzooplancton de l'Escaut en eau douce. Il est normal que le taux de broutage soit plus élevé sur des pigments marqueurs que sur la biomasse totale de phytoplancton, car il peut y avoir de la sélectivité pour un groupe spécifique de phytoplancton, qui ne contribue pas majoritairement à la Chla (Strom & Welschmeyer, 1991 ; Lionard et al., 2005). Contrairement à la sélectivité d'*E. affinis* pour les diatomées (Cf 4.3.4.2), les valeurs positives de g les plus élevées pour le microzooplancton sont retrouvées pour l'alloxanthine (cryptophytes) et la lutéine (algues vertes). Dans plusieurs cas, les valeurs g sont négatives, ce qui représente une concentration significativement plus élevée du pigment dans les bouteilles *grazing* que dans les bouteilles contrôles à la fin de l'expérience. Ceci est le cas, et est attendu pour les phéopigments, issus de la dégradation de la Chla (Figure 40b). Les phénomènes d'expériences non significatives et de g négatifs sont bien connus dans la littérature (ex., Nejtgaard, et al., 2001; Sherr & Sherr, 2002 ; Calbet & Landry, 2004; Azémar et al., 2007). Ils peuvent s'expliquer par une stimulation de la croissance phytoplanctonique

par l'excrétion de nutriments par le microzooplancton, ou par un effet 'top down' où, au sein la communauté de zooplancton de 50-250 μm , des organismes mangent d'autres micro-organismes consommateurs de phytoplancton. De cette façon, il y a moins de pression de broutage dans les bouteilles contrôles que dans les bouteilles *grazing*. Une autre explication peut être une réduction de la compétition entre différents groupes de phytoplancton en cas de sélectivité de broutage sur un groupe spécifique du phytoplancton. Ces problèmes rendent la quantification du broutage par le microzooplancton très difficile en milieu estuarien.

A l'exception de l'alloxanthine (Figure 40d), les valeurs de g se trouvent en dessous de la ligne d'équilibre pour des valeurs de taux de croissance du phytoplancton k positives. Ce qui signifie que, lorsqu'il y a eu croissance du phytoplancton, le broutage n'a pas empêché la biomasse du phytoplancton d'augmenter. Comme il y a plusieurs cas de g négatifs, la croissance a même été stimulée par le broutage. Dans les cas de k négatifs, donc de diminution du phytoplancton non-causée par le broutage, la majorité des valeurs g se trouvent au-dessus de l'équilibre et sont majoritairement (16/23) positives pour la Chl a (Figure 40a) et les marqueurs autres que les phaeopigments (Figure 40c,d). Donc en cas de mortalité du phytoplancton, celle-ci a été, dans la plupart des cas, amplifiée par le broutage. 7/10 valeurs de g sur l'alloxanthine se trouvent au-dessus de l'équilibre, ce qui montre que les cryptophytes et les algues vertes sont les plus impactées par le broutage du microzooplancton (Figure 40d).

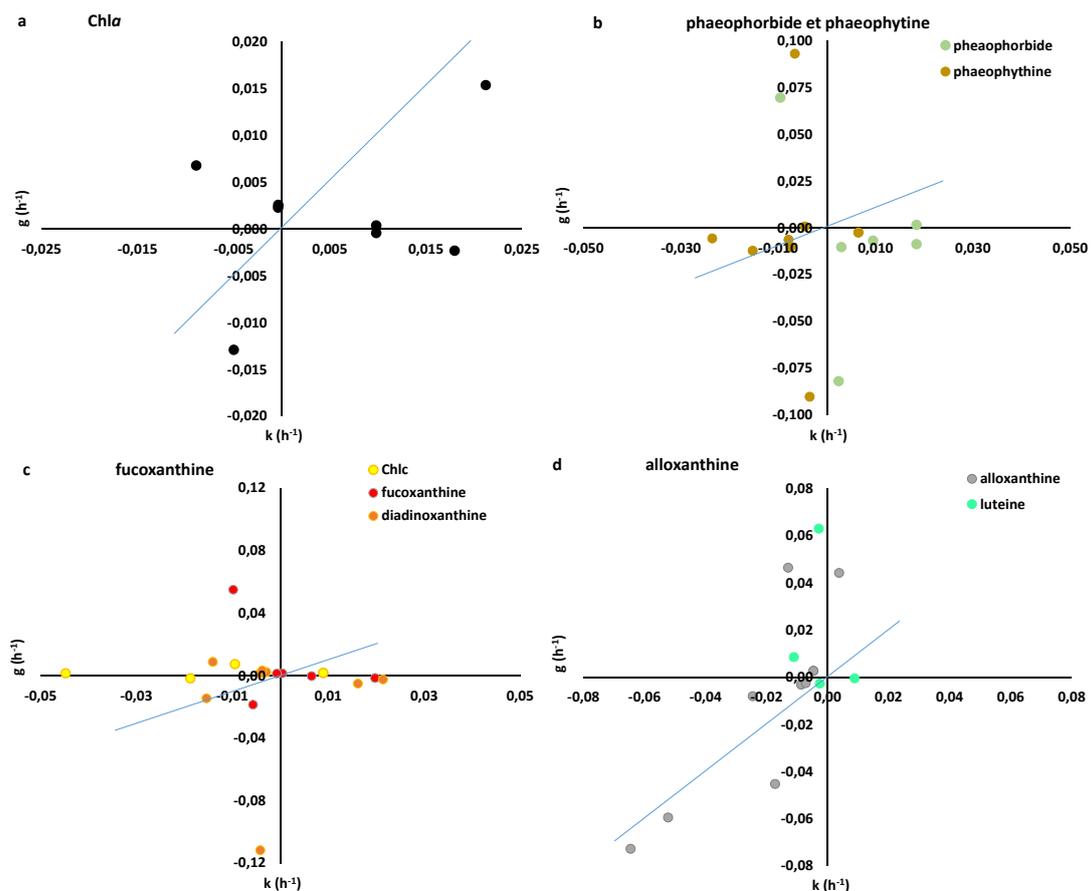


Figure 40: Taux de broutage (g , axe Y) de la communauté de micro-zooplancton en fonction du taux de croissance du phytoplancton (k , axe x) a) Chlorophylle a (biomasse phytoplanctonique totale, b) marqueurs de diatomées, c) marqueurs de cryptophycées, d) marqueurs d'algues vertes. La ligne bleu représente l'équilibre entre k et g .

4.3.4.2 Broutage d'*Eurytemora affinis*

Les résultats des mesures des contenus pigmentaires intestinaux d'*E. affinis* adultes et C5 sont associés aux résultats du projet ZOOGLOBAL et à ceux obtenus dans l'estuaire de l'Escaut. Afin de pouvoir combiner des données acquises lors de plusieurs campagnes, donc plusieurs saisons et stations, nous avons standardisé les taux d'ingestion par le poids des copépodes (cf. 4.3.3.1) et par la température moyenne de toutes les expériences, Seine et Escaut confondus. Afin de détecter dans quelle mesure l'efficacité d'*E. affinis* à se nourrir de phytoplancton est influencée par la concentration en phytoplancton et en MES dans le milieu, les Ingestions spécifiques standardisées à la Température Moyenne (IsTM) sont étudiées en relation avec la concentration en Chla et le rapport Chla/MES du milieu.

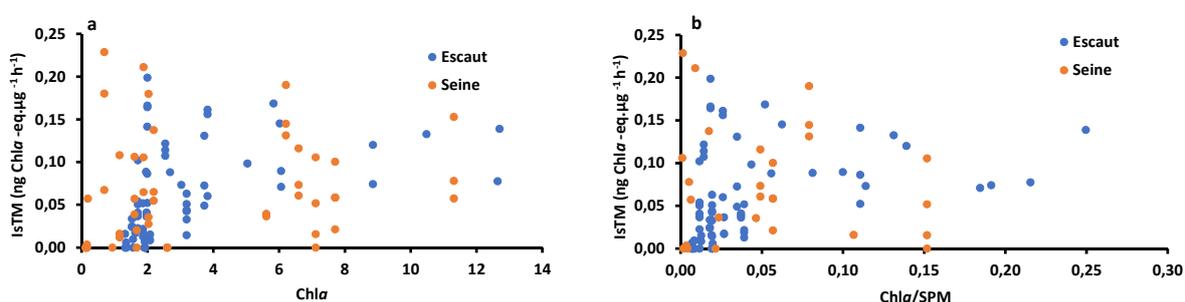


Figure 41: Ingestion spécifique standardisée à la température moyenne des mesures (IsTM) d'*E. affinis* adultes et C5 en fonction de Chla a) la concentration en Chla et b) le rapport Chla/MES dans le milieu.

Les valeurs d'IsTM ne montrent pas de relation avec la concentration de Chla (Figure 41a), ni avec le rapport Chla/MES (Figure 41b).

Il est important de noter que les valeurs IsTM ne sont pas significativement différentes entre les deux estuaires (Mann-Whitney, $p > 0,05$), tandis que les taux d'ingestion par individu sont moins élevés dans la Seine que dans l'Escaut (données non publiées).

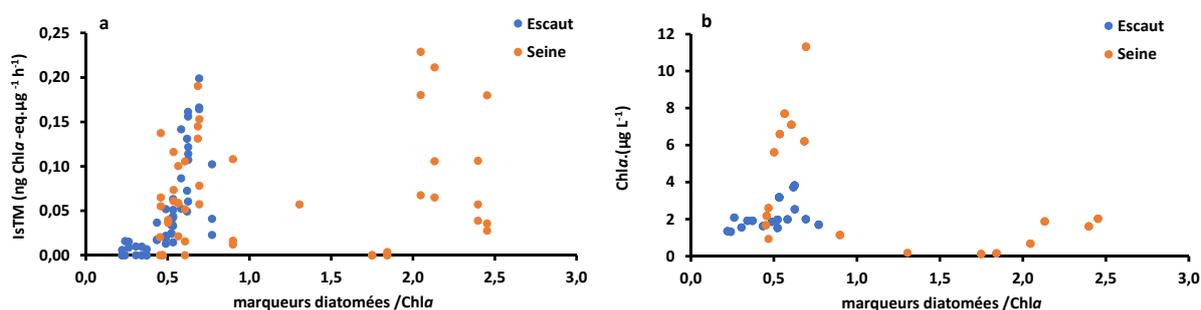


Figure 42: a) Ingestion spécifique standardisée à la température moyenne des mesures (IsTM) d'*E. affinis* adultes et C5 en fonction du rapport marqueurs diatomées/Chla. b) Concentration moyenne en Chla dans le milieu en fonction du rapport marqueurs diatomées/Chla. La Figure 42a compte moins de données que les Figures 41a,b comme les pigments marqueurs n'ont pas été quantifiés pour toutes les expériences dans l'Escaut. La Figure 42b ne montre que les conditions de la communauté phytoplanctonique, qui sont les mêmes pour les 3 réplicas des contenus stomacaux.

Considérant la sélectivité d'*E. affinis* pour les diatomées (Tackx et al., 2003 ; Souissi et al., 2011 ; 2018), la relation entre IsTM et le rapport marqueurs diatomées (somme chlorophylle c, fucoxanthine, diadinoxanthine et diatoxanthine) a été analysé. Pour des valeurs de marqueurs diatomées/Chla inférieures à 1, il y a une augmentation de IsTM avec le rapport (Figure 42a, Spearman Rank, $p < 0.001$) ; pour des valeurs supérieures à 1, l'IsTM varie beaucoup, sans relation significative avec le rapport diatomées/Chla (Spearman, Rank, $p > 0.05$). Ces rapports marqueurs diatomées/Cha > 1 n'apparaissent que dans la Seine. En fait, il s'agit des stations Honfleur, Fatouville et Caudebec, échantillonnées en avril ou septembre 2015 (ZOOGLOBAL) et où la concentration en Chla était très faible : en dessous de $2 \mu\text{g L}^{-1}$ (Figure 42b).

Comme le montre la Figure 43a, la variabilité d'une mesure de contenu pigmentaire stomacal entre les répliques (CV) peut être importante (jusqu'à 200 %) à des concentrations en Chla $< 2 \mu\text{g L}^{-1}$. Ceci suggère une plus grande variabilité de l'efficacité d'*E. affinis* à se nourrir de phytoplancton, mais pourrait également être dû à une moins bonne reproductibilité des mesures HPLC à des basses concentrations en pigments phytoplanctoniques. Afin de vérifier ce dernier point, la Figure 43b montre la variabilité de mesures de concentration en Chla et phéopigments considérés ensemble, comme pour les contenus pigmentaires, dans l'eau naturelle pendant les campagnes SENTINELLES. A l'exception d'une valeur de CV égale à 10 %, les CV entre 3 répliques restent en dessous de 6 % et ne varient pas avec la concentration en Chla. Donc même en tenant compte d'une propagation d'erreur dans les manipulations des organismes pour les mesures de contenus pigmentaires stomacaux, il est probable que la variabilité dans ces derniers représente une réelle variabilité dans le succès des copépodes à s'alimenter sur du phytoplancton. L'augmentation de l'IsTM avec la contribution des diatomées à la biomasse totale du phytoplancton confirme qu'*E. affinis* sélectionne des diatomées (Tackx et al., 2003, Souissi et al., 2018), car il n'y a pas de relation entre IsTM et la concentration en Chla (Figure 41a). Néanmoins, cette sélection n'est possible qu'à condition qu'il y ait un minimum de phytoplancton.

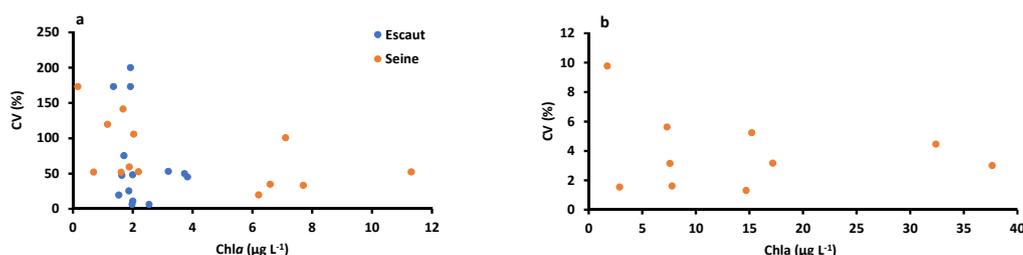


Figure 43: a) Coefficient de variation (CV) entre trois répliques de contenus pigmentaires stomacaux pour *E. affinis* adultes et C5 mesurés en Seine et Escaut en fonction de la concentration en Chla dans le milieu. b) Coefficient de variation (CV) entre trois répliques de concentration en Chla dans le milieu pendant les campagnes SENTINELLES.

En utilisant une valeur IsMT moyenne de $0,1 \mu\text{g Chla} \text{-eq } \mu\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$, et en appliquant cette valeur à tous les stades, le pourcentage de la biomasse phytoplanctonique consommée par la population d'*E. affinis* varie de 0,09 à 0,96 % par jour. Kimmel et al. (2015) rapportent également un effet négligeable du broutage par le mésozooplancton dans la Rivière Neuse (USA), dominé par le copépode calanoïde *Acartia tonsa*.

CONCLUSION

Le projet Sentinelles a permis de se focaliser sur deux compartiments clefs à la base du réseau trophique estuarien (**macro-zoobenthos** et **zooplancton**) et cibler des **habitats à fort intérêt** pour la dynamique Seine-Aval 6 comme la **vasière Nord** et la **colonne d'eau** sur un **continuum aval-amont**. Toutes les actions proposées dans le projet Sentinelles ont été bien menées et l'interaction entre les 3 équipes, les autres projets scientifiques comme Pharesee et l'équipe du GIP Seine-Aval a été exemplaire.

Au niveau du suivi *in situ* très intense et complet réalisé en 2018, en plus des publications scientifiques en cours de finalisation, nous pouvons souligner l'importance de valoriser les travaux antérieurs réalisés dans le cadre des projets PNETOX et ECOTONES. En effet, la comparaison des résultats de ce projet (2018) avec les données historiques (années 2002-2004) ont montré chez le ver *H. diversicolor* une augmentation significative des populations (densités, nombre de cohortes) associée à de meilleures performances individuelles (croissance). L'intégration et la compilation de ces données sera très utile pour alimenter les bases de données et permettre le développement d'outils de surveillance de l'état de santé environnementale de la vasière Nord de l'estuaire de la Seine. Cette étude confirme la pertinence de sélection des deux sentinelles benthiques : un ver annélide et un bivalve. La complémentarité entre Sentinelles et Pharesee s'est confirmée par une collaboration active et la réalisation d'actions communes comme l'étude isotopique sur les prélèvements Sentinelles. L'intégration des données Sentinelles dans l'approche de modélisation Pharesee sera bénéfique pour mieux modéliser le microphytobenthos et les flux biogéochimiques au sein de cet habitat complexe.

Un résultat marquant de Sentinelles consiste en la valorisation du suivi pluriannuel des communautés benthiques au sein de la réserve naturelle et plus précisément au niveau de la vasière Nord. La dynamique spatio-temporelle des assemblages fera l'objet d'une publication scientifique qui va enrichir les outils de diagnostics rétrospectifs de dynamiques à long-terme des habitats importants comme les vasières intertidales. Cette étape de travail est très importante pour enrichir la réflexion sur les scénarios futurs pour ce secteur de l'estuaire.

A noter que l'enrichissement de l'outil SIG habitats fonctionnels du GIP Seine-Aval a été mené dans Sentinelles après les travaux réalisés sur les copépodes initiés dans le cadre de ZOOGLOBAL SA5 (Dur et Souissi, 2018). Il est important de favoriser le transfert d'expérience et d'expertise d'un projet à un autre, même si le contexte de la vasière est différent. Ce volet du projet a permis de dégager des perspectives intéressantes sur le potentiel d'utilisation des suivis *in situ*, des sorties MARS 3D, et de la géomatique (télédétection et SIG) pour valoriser les acquis par des méthodes statistiques et cartographiques la structuration des principaux habitats estuariens et leurs interactions avec la macrofaune benthique.

Le projet SENTINELLES a montré que la communauté zooplanctonique de l'estuaire de la Seine est fortement dominée par le copépode calanoïde *Eurytemora affinis*, aussi bien en eau douce (en amont de Caudebec) qu'en eau saumâtre (Tancarville, Caudebec). La présence de cladocères uniquement en eau douce et une composition différente de la communauté des



rotifères distinguent les populations zooplanctoniques entre les deux zones. Les poids individuels d'*E. affinis* plus élevés dans les stations d'eau douce (à partir de Caudebec) qu'en eau saumâtre (Tancarville), suggèrent de meilleures conditions de vie pour *E. affinis* en eau douce. Le dosage des contenus pigmentaires d'adultes et C5 d'*E. affinis* montre une sélectivité pour les diatomées. Le succès de ce taxon à se nourrir de phytoplancton augmente avec la fraction de diatomées dans la communauté phytoplanctonique. L'effet du broutage de la population d'*E. affinis* sur la biomasse de phytoplancton se limite au maximum à 1 % jour⁻¹. Le phytoplancton ne constitue donc pas une limitation pour le développement d'*E. affinis*. Il reste à étudier dans quelle mesure la biomasse de cette population (estimée à 2,7 à 34,5 µg de poids sec L⁻¹) supporte la croissance des niveaux trophiques supérieurs. Le projet SARTRE, qui étudiera la répartition du zooplancton entre Tancarville et Oissel, avec une station référence en amont de Poses (Les Andelys), permettra d'étudier plus en détail la répartition spatio-temporelle d'*E. affinis* et d'apporter des éléments pour élargir la modélisation de la niche écologique de ce taxon (Dur et Souissi, 2018). La comparaison avec d'autres estuaires similaires comme l'Escaut nous a souvent servi dans l'interprétation et l'analyse de nos résultats. Afin d'établir des scénarios prospectifs dans un contexte de changement climatique et des axes d'aménagement et de restauration, nous pensons qu'une synthèse des acquis au niveau de ces deux estuaires mais également d'autres systèmes estuariens est indispensable. L'espèce *E. affinis*, proposée depuis le début des années 2000 dans le cadre de la dynamique Seine-Aval comme indicatrice de la qualité des eaux et en même temps de l'état trophique de la colonne d'eau, offre un modèle biologique fort intéressant compte tenu de l'extension géographique de son habitat de la zone de gradient de salinité jusqu'en eau douce.



LISTE DES ILLUSTRATIONS

Liste des Figures

Figure 1. Schéma (simplifié) du fonctionnement trophique de la zone pélagique estuarienne.	13
Figure 2: Localisation et coordonnées GPS des sites R3-5 et R8 dans la vasière Nord de l'estuaire de la seine (source : CSLN, 2016 ; modifiée).....	15
Figure 3: Données granulométriques des sites R8 et R3-5 dans la vasière nord de l'estuaire de la seine.	16
Figure 4: Abondance des pigments des sites R8 (en orange) et R3-5 en bleu dans la vasière nord de l'estuaire de la seine (N.D : données non disponibles pour le site R 3-5 en octobre 2018).	17
Figure 5: Densité et biomasse des populations des vers <i>H. diversicolor</i> originaires des radiales R3-5 (bleu) et R8 (orange) (* : différence statistique $p \leq 0.05$).	19
Figure 6: Identification et évolution des cohortes des populations de <i>H. diversicolor</i> sur les 2 radiales (R3-5) et R8.	19
Figure 7: Stades de maturité et évolution de l'indice de maturité sexuelle (IMS) des populations de <i>H. diversicolor</i> sur les 2 radiales (R3-5) et R8 (stade 0 : indéterminé, stade 1 : indifférencié, stade 2 : pré-croissance, stade 3 : croissance, stade 4 : mature et stade 5 : ponte passée).	20
Figure 8: Relations allométriques (Poids vs L3) des vers <i>H. diversicolor</i> originaires des radiales R3-5 (bleu) et R8 (orangé).	21
Figure 9: Concentrations en lipides et glycogène chez <i>H. diversicolor</i> des 2 radiales (R3-5) et R8 (* : différence statistique $p \leq 0.05$).	21
Figure 10: Densité et biomasse des populations des bivalves <i>S. plana</i> originaires des radiales R3-5 et R8 (* : différence statistique $p \leq 0.05$).	23
Figure 11: Relations allométriques (Longueur totale vs poids) des bivalves <i>S. plana</i> originaires des radiales R3-5 (bleu) et R8 (orangé).....	23
Figure 12: Identification et évolution des cohortes des populations de <i>S. plana</i> sur les 2 radiales (R3-5) et R8.	24
Figure 13: Concentrations en lipides, glycogène et évolution de l'indice de condition chez <i>S. plana</i> des 2 radiales (R3-5) et R8 (* : différence statistique $p \leq 0.05$).	24
Figure 14: Comparaison de la densité des populations de <i>H. diversicolor</i> de la radiale 8 de l'estuaire de la Seine entre 2002 ; 2003 ; 2004 et 2018 (* : différence statistique $p \leq 0.05$).	25
Figure 15: Identification et évolution des cohortes des populations de <i>H. diversicolor</i> sur la radiale 8 en 2002 et 2018.....	26
Figure 16: Relations allométriques (Poids vs L3) des vers <i>H. diversicolor</i> originaires de la radiale 8 en 2004 (bleu) et 2018 (vert).	26
Figure 17: Stades de maturité et évolution de l'indice de maturité sexuelle (IMS) des populations de <i>H. diversicolor</i> de la radiale 8 en 2004 et en 2018 (stade 0 : indéterminé, stade 1 : indifférencié, stade 2 : pré-croissance, stade 3 : croissance, stade 4 : mature et stade 5 : ponte passée).	27
Figure 18: Carte des stations de prélèvements dans l'estuaire de la Seine - Vasière Nord.....	28
Figure 19: Évolution de la distribution des données de densité (A,C) et de biomasse (B,D) de <i>H. diversicolor</i> (A,B) et de <i>S. plana</i> (C,D), et des modes granulométriques (E) et pourcentages de vases (F) relevées par la CSLN en septembre-octobre de 2005 à 2018.	29
Figure 20 : Relation entre D (la contribution A/C des teneurs en vase dans le modèle) et les tensions sur le fond.....	34
Figure 21 : Comparaison entre le modèle de base, le nouveau modèle et les données in situ	35
Figure 22 : Cartographie des densités de <i>H. diversicolor</i> modélisées pour octobre 2013	36
Figure 23 : Classification des contraintes environnementales c en fonction des réponses biologiques observées, par classes de paramètres environnementaux p.....	40
Figure 24 : Représentation figurative d'une carte de distribution de la réponse biologique maximale R associée à des classes de contraintes environnementales c et aux gammes de valeurs du paramètre environnemental p.....	40

Figure 25 : Carte des densités maximales espérées de <i>S. plana</i> après croisement des contraintes de NDVI, de tensions et de salinités	41
Figure 26 : Carte des densités maximales espérées de <i>S. plana</i> après croisement des contraintes de tensions, de salinités et de NDVI	41
Figure 27 : Carte des densités maximales espérées de <i>S. plana</i> après croisement des contraintes de NDVI, de salinités et de tensions	42
Figure 28: Dendrogrammes résultant de la régionalisation : a) sur les sites ; b) sur les années.	46
Figure 29: Ordination NMDS des années basée sur la méthode de régionalisation. Les vecteurs en rouge représentent les 6 variables environnementales considérées dans cette analyse (Q : débit à Poses, Chl : concentration en Chla, O2 : concentration en oxygène dissous, Ptot : concentration en Phosphore total, NO3 : concentration en Nitrates). Le débit est mesuré quotidiennement à Poses mais pour les autres variables les stations Honfleur et Tancarville proches de la vasière Nord ont été retenues. Parmi ces variables seules Chla, NO3 et O2 sont significatives ($P < 0.05$).	46
Figure 34: a) Abondance des différents groupes d'organismes mésozooplanctoniques et b) composition de la communauté des copépodes adultes et C5. Tancarville n'a pas pu être échantillonné au fond en 2018.	55
Figure 35: a). Composition de la communauté des copépodes copépodites C1-C4 et b) des cladocères aux différentes stations échantillonnées en juin 2017 et août 2018. S : surface ; F : fond.	56
Figure 36: a). Abondances des nauplii de copépodes et rotifères et b) composition de la communauté des rotifères aux différentes stations échantillonnées en juin 2017 et août 2018. S : surface ; F : fond. Les rotifères n'ont pas été analysés en 2017.....	57
Figure 37: Poids sec individuel moyen des différents stades de développement d' <i>E. affinis</i> (C1-C2, C2-C3 et adultes ♂ et ♀) en fonction de la longueur du céphalothorax en août 2018 à a) Tancarville, b) Caudebec c) Duclair et La Bouille pour les mâles et d) Duclair et d) La Bouille (N= 3, sauf pour Caudebec, où une seule pesée a pu être fait par stade). Les poids des stades C1-2 et C3-C4 considérés sont les mêmes pour les séries mâles et femelles.	58
Figure 38: a). Poids sec individuel des différents stades de développement d' <i>E. affinis</i> aux différentes stations échantillonnées en août 2018. Les traits verticaux représentent l'écart type standard (N= 3, sauf pour Caudebec, où une seule pesée a pu être fait par stade). b) Comparaison de la relation poids sec-longueur du céphalothorax pour les femelles <i>E. affinis</i> entre Tancarville et La Bouille.	59
Figure 39: a). Comparaison de la biomasse de la population totale d' <i>E. affinis</i> mesurée (barres bleues) avec l'estimation minimale (ligne orange) et maximale (ligne grise) effectuée à partir des poids des différents stades issus de la littérature. b) Biomasse des mâles et des femelles d' <i>E. affinis</i> , copépodites C1-C4 des copépodes calanoïdes, des autres copépodes et des cladocères sur les différentes stations en août 2018. Voir texte pour plus d'explications. Les poids individuels mesurés en surface ont été appliqués aux abondances en surface et en profondeur.	59

Liste des tableaux

<i>Tableau 1 : Données physico-chimiques (salinité et température de l'air) des sites R3-5 et R 8.....</i>	<i>16</i>
<i>Tableau 2 : Taux de croissance des cohortes des populations des vers de la radiale 8 en 2004 et 2018.....</i>	<i>26</i>
<i>Tableau 3 : Données collectées de 2005 à 2018 (H. diversicolor (densité et biomasse), S. plana (densité et biomasses), mode granulométrique et pourcentage de vase : données CSLN ; salinité, température, tension sur le fond et pourcentage de temps d'immersion : données MARS 3D ; NDVI : calculé depuis l'imagerie Landsat 7 et 8); (1 : données qui ont pu être traitées et ajoutées à la base de données ; - : données qui ne sont pas encore disponibles ou qui n'ont pas encore été traitées ; 0 : images satellites inexploitable ne pouvant pas permettre le calcul de l'indice NDVI).....</i>	<i>30</i>
<i>Tableau 4 : Seuils appliqués aux paramètres environnementaux lors des phases de validation (seuls les paramètres présentés sont effectivement utilisés dans les modèles calibrés).....</i>	<i>31</i>
<i>Tableau 5 : Coefficients et statistiques du Modèle 1.....</i>	<i>32</i>
<i>Tableau 6 : Coefficients et statistiques du Modèle 2.....</i>	<i>33</i>
<i>Tableau 7 : Coefficients et statistiques du Modèle 3.....</i>	<i>33</i>
<i>Tableau 8 : Paramètres statistiques des confrontations entre données modélisées et données in situ</i>	<i>33</i>
<i>Tableau 9 : Classes de chaque paramètre d'intérêt aux périodes sélectionnées (* : densité et biomasse de H. diversicolor et densité de S. plana ; ** : biomasse de S. plana)</i>	<i>37</i>
<i>Tableau 10 : Rapports de surfaces de chaque classe de densité d'un croisement à l'autre</i>	<i>42</i>



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.
- Anneville O, Souissi S, Ibanez F, Ginot V, Druart J-C & Angeli N (2002) Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography*, 47(5):1355-1366.
- Azémar, F., Boulêtreau, S., Lionard, M., Muylaert, K., Vyverman, W., Meire, P., Tackx, M., 2007. Looking for general trends in trophic interactions among estuarine micro- and mesozooplankton. *J. Plankton Res.*, 29, 135-147.
- Bhattacharya, C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics* 23, 115–135.
- Ben-Radhia-Souissi, A., 2010. Etude de la plasticité reproductive et de la morphologie d'un copépode estuarien: comparaison intercontinental. Thèse Université Lille 1. 233 pp.
- Calbet, A. and Landry, M. R., 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnol. Oceanogr.*, 49, 51-57.
- Carr, R.S., Neff, J.M., 1984. Quantitative semi-automated enzymatic assay for tissue glycogen. *Comp. Biochem. Physiol.* B77,447–449.
- 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.
- Combe, J.P., Launeau, P., Carrère, V., Despan, D., Méléder, V., Barillé, L., Sotin, C., 2005. Mapping microphytobenthos biomass by non-linear inversion of visible-infrared hyperspectral images. *Remote Sensing of Environment*, 98, 371-387.
- Cozzoli, F., Smolders, S., Eelkema, M., Ysebaert, T., Escaravage, V., Temmerman, S., Meire, P., Herman, P.M.J., Bouma, T.J., 2016. A modeling approach to assess coastal management effects on benthic habitat quality : A case study on coastal defense and navigability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 184, 67-82.
- Dam, H. G., & Peterson, W. T., 1988. The effect of temperature on the gut clearance rate constant of copepods. *Journal of Experimental. Marine Biology and Ecology* 123, 1-14.
- 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, 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.

- 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. & Souissi S., 2018. Ontogenetic optimal temperature and salinity envelopes of the copepod *Eurytemora affinis* in the Seine estuary (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 200, 311-323
- Durou, C., Mouneyrac, C., 2007. Linking steroid hormone levels to sexual maturity index and energy reserves in *Nereis diversicolor* from clean and polluted estuaries. *Gen. Comp. Endocrinol.* 150, 106–113. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.07.019>.
- Estwood PD, Souissi S, Rogers SI, Coggan RA & Brown CJ (2006) Mapping seabed assemblages using comparative top-down and bottom-up classification approaches. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 63:1536-1548.
- Fockedey N. & Mees J., 1999. Feeding of the hyperbenthic mysid *Neomysis integer* in the maximum turbidity zone of the Elbe, Westerschelde and Gironde estuaries. *Journal of Marine Systems* 22, 207-228.
- Food and Agriculture Organization (FAO), 2006. Fisheries and aquaculture software. FISAT II- FAO-ICLARM Stock Assessment Tool. <http://www.fao.org/fishery/>.
- Frings C.S., Fendley T.W., Dunn R.T., Queen C.A., 1972. Improved determination of total serum lipids by the sulpho-phospho-vanilin reaction. *Clinical Chemistry*. 18:673-674.
- Garnier J. (coord.), Barles S., Billen G., Bognon S., Romero E., Le Gendre R., Silvestre M., Ramarson A., Thieu V., Théry S., Castaings J, Riou. P., 2018. Projet RESET : « Rôle de l'Estuaire de Seine dans l'Écologie Territoriale de la Normandie : cycles des nutriments et systèmes hydro-agro-alimentaires », Rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 73 p. + annexes.
- Gillet, P., Torresani, S., 2003. Structure of the population and secondary production of *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776) (Polychaeta, Nereidae) in the Loire estuary, Atlantic coast, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 621-628.
- Kazemipour, F., Launeau, P., Méléder, V., 2012. Microphytobenthos biomass mapping using the optical model of diatom biofilms : Application to hyperspectral images of Bourgneuf Bay. *Remote Sensing of Environment*, 127, 1-13.
- Kimmel D.G., McGlaughon B.D., Leonard J., Paerl H.W., Taylor J.C., Cira E.K., Wetz M. S., 2015. Mesozooplankton abundance in relation to the chlorophyll maximum in the Neuse River Estuary, North Carolina, USA: Implications for trophic dynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 157, 59-68
- Lee, C.E., 1999. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution* 53, 1423-1434.
- Lee, C.E & Petersen, C.H., 2003. Effects of developmental acclimation on adult salinity tolerance in the freshwater-invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiol. Biochem. Zool.* 76, 296-301.

- Lee, C.E., Moss, W.E., Olson, N., Fongching, K., Chang, C.Y-M., Johnson K.E., 2013. Feasting in fresh water: impacts of food concentration on freshwater tolerance and the evolution of food 3 salinity response during the expansion from saline into fresh water habitats. *Evol. Appl.* 6, 673-687.
- Lionard, M., Azémar, F., Boulêtreau, S., Muylaert, K., Tackx, M., Vyverman, W. (2005) Grazing by meso- and microzooplankton on phytoplankton in the upper reaches of the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 64, 764-774.
- Maes J., Tackx M. & Soetaert K. 2005. The predation impact of juvenile herring *Clupea harengus* and sprat *Sprattus sprattus* on estuarine zooplankton. *Hydrobiologia* 540, 225-235.
- Majdi N., Tackx M., Traunspurger W. & Buffan–Dubau E., 2012. Feeding of biofilm–dwelling nematodes examined using HPLC–analysis of gut pigment contents. *Hydrobiologia* 680, 219–232.
- Martino E.J. & Houde, E.D., 2010. Recruitment of striped bass in Chesapeake Bay: spatial and temporal environmental variability and availability of zooplankton prey. *Marine Ecology Progress Series* 409, 213-228.
- Méléder, V., Launeau, P., Barillé, L., Rincé, Y., 2003. Cartographie des peuplements du microphytobenthos par télédétection spatiale visible-infrarouge dans un écosystème conchylicole. *Comptes-rendus Biologies*, 326, 377-389.
- Mehner T, 2011. Diet spectra of *Pomatoschistus microps* (Kroyer) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei, gobidae) during 1st week after hatching. *Zoologischer Anzeiger*, 229, 13-20.
- Mialet, B., Azémar, F., Maris, T., Sossou, C., Ruiz, P., Lionard, M., Van Damme, S., Lecercf, A., Muylaert, K., Toumi, N., 2010. Spatial spring distribution of the copepod *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in a restoring estuary, the Scheldt (Belgium). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 116-124.
- Morin J., Duhamel, S., De Roton G., 2010. Poissons, habitats & ressources halieutiques: Cas de l'estuaire de la Seine. *Fascicules Seine –Aval*, 2.5. 76 pp.
- 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 of microzooplankton grazing in bottle incubation experiments with mesozooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 221, 59-75.
- Nobriga M. L., 2002. Larval delta smelt diet composition and feeding indice: Environmental ant ontogenetic influences. *California fish and game* 88, 149-164.
- Pasquaud, S., Pillet M., David V., Sautour B., Elie P., 2010. Determination of fish trophic levels in an estuarine system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86, 237-246.
- Selleslagh J. & Amara R., 2015. Are Estuarine Fish Opportunistic Feeders? The Case of a Low, Anthropized Nursery Ground (the Canche Estuary, France). *Estuaries and Coasts* 38, 252–267.

- Sherr, E. B. & Sherr, B. F., 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie Leeuwenhoek Int J Gen Mol Microbiol*, 81, 293–308
- Siah, A., Pellerin, J., Amiard, J.C., Pelletier, E., Viglino, L., 2003. Delayed gametogenesis and progesterone levels in soft-shell clams (*Mya arenaria*) in relation to in situ contamination to organotins and heavy metals in the St. Lawrence River (Canada). *Comp. Biochem. Physiol. C* 135, 145–156.
- Strom, S. L. & Welschmeyer, N. A., 1991. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 50–63.
- Souissi S., Daly Yahia-Kéfi O., Daly Yahia M.N. (2000) Spatial characterization of nutrient dynamics in the Bay of Tunis (south-western Mediterranean) using multivariate analyses: consequences for phyto- and zooplankton distribution. *Journal of Plankton Research*, 22 : 2039–2059.
- Souissi S, Ibanez F, Ben Hamadou R, Boucher J, Cathelineau AC, Blanchard F & Poulard JC (2001) A new multivariate mapping method for studying species assemblages and their habitats : example using bottom trawl surveys in the Bay of Biscay (France). *Sarsia*, 86: 527-542.
- Souissi S. (coord.), Tackx M.; Forget-Leray J., 2011. Projet ZOOSEINE : Rôle du zooplancton dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien dans la zone de gradient de salinité : sentinelle du bon état écologique et des changements climatiques. *Projet Seine-Aval* 4, 49p.
- 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 ». *Rapport de recherche du programme Seine-Aval* 5, 68 p.
- Tackx M. L. M., Herman P. J. M, Gasparini, S, Irigoien X., Billiones R., Daro M. H., 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 56, 305-311.
- Thomson, J.D., Weiblen, G., Thompson, B.A., Alfaro, S., Legendre, P., 1996. Untangling multiple factors in spatial distributions : lilies, gophers and rocks. *Ecology*, 77, 1698-1715.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E, Herman, P.M.J, Ysebaert, T., 2005. Multi-scaling analysis of species-environment relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 13-26.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Norkko, Nicholls, P.E., A., Funnell, G.A., Ellis, J.I., 2003. Habitat change in estuaries : predicting broad-scale reponses of intertidal macrofauna to sediment mud content. *Marine Ecology Progress Series*, 263, 101-112.
- Van der Wal D, Herman PMJ, Forster RM, Ysebaert T, Rossi F, Knaeps E, Plancke YMG, Ides SJ (2008) Distribution and dynamics of intertidal macrobenthos predicted from remote sensing : response to microphytobenthos and environment. *Marine Ecology Progress Series*, 367, 57-72.
- Vanhellemont, Q., Ruddick, K., 2016. Acolite for Sentinel-2: Aquatic applications of MSI imagery. *Living Planet Symposium, Proceedings of the conference held 9-13 May 2016 in Prague, Czech Republic.*

- Vanhellemont, Q., Ruddick, K., 2018. Atmospheric correction of metre-scale optical satellite data for inland and coastal water applications. *Remote Sensing of Environment*, 216, 586-597.
- Vanhellemont, Q., 2019. Adaptation of the dark spectrum fitting atmospheric correction for aquatic applications of the Landsat and Sentinel-2 archives. *Remote sensing of Environment*, 225, 175-192.)
- Winkler G., Martineau C., Dodson J.J., Vincent W.F., Johnson L.E., 2007. Trophic dynamics of two sympatric mysid species in an estuarine transition zone. *Mar Ecol Prog Ser* 332, 171-187.
- Wright S. W., Jeffrey S. W., Mantoura R. F. C., Llewellyn C. A., Bjornland T., Repeta D., Welschmeyer N., 1991. Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 77, 183-196.

POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

GIP Seine-Aval
Hangar C - Espace des Marégraphes
CS 41174
76176 ROUEN Cedex 1
Tél : 02 35 08 37 64
gipsa@seine-aval.fr

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

Souissi S. (Coord.), 2021 Projet SENTINELLES : Fonctionnement des écosystèmes de l'embouchure de l'estuaire de la Seine à travers une étude interdisciplinaire ciblant le zooplancton et le macro-zoobenthos. Rapport de recherche du programme Seine-Aval 6, 73 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 :

