

Projet Seine-Aval 5 **ANTROPOSEINE**

« ANalyse de la structure TROPhique et cONtribution
des habitats de l'estuaire de la SEINE »

Mars 2018 – RAPPORT PROVISOIRE

Coordination : Nathalie Niquil

Co-Auteurs : Samuele Tecchio, Jean-Claude Dauvin, Géraldine
Lassalle, Jérémy Lobry



TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES	2
RESUME EXECUTIF	4
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	5
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	5
RESULTATS	6
Introduction	6
1 Données, méthodes et innovations méthodologiques	7
1.1 Les modèles trophiques utilisés	8
1.1.1 Le modèle ECOPATH	8
1.1.2 La Modélisation Inverse Linéaire (Linear Inverse Modelling – LIM) et la méthode MCMC (Monte Carlo Markov Chain)	9
1.2 Le cadre théorique et appliqué des indices ENA	9
1.3 Innovations méthodologiques développées dans ANTROPOSEINE	12
1.3.1 Prise en compte de l'incertitude dans les données d'entrée des modèles ECOPATH : la routine ENAtool (Guesnet et al. 2015)	13
1.3.2 Comparaison des distribution de probabilité des indices ENA : le Delta de Cliff (Tecchio et al., 2016)	14
1.4 Données utilisées	14
2 Retour sur le cadre conceptuel : biodiversité, fonctionnement, stress, maturité ... (extrait de Lobry 2016)	15
2.1 Quelques définitions communément admises	15
2.2 Diversité, stabilité et maturité	16
3 Comparaison du fonctionnement écologique des 6 boîtes spatiales couvrant l'estuaire de la Seine et la zone d'influence dans la Baie de Seine (Tecchio et al. 2015)	17
3.1 Approche suivie	17
3.2 Résultats et discussion	18
3.3 Conclusion	20
4 Comparaison du fonctionnement écologique avant/après la construction de Port2000 (Tecchio et al. 2016 et Le Guen et al. soumis)	21
4.1 Introduction	21
4.2 Matériel et Méthodes	22
4.3 Résultats et discussion	23
4.4 Conclusion	25
5 Contribution des habitats estuariens à la productivité et au fonctionnement du réseau trophique de la Seine Aval : approche par modélisation Ecopath couplant les habitats.	27

5.1 Introduction	27
5.2 Matériel et méthode	28
5.2.1 Construction et structure du modèle	28
5.2.2 Evaluation de la contribution des habitats	29
5.2.3 Indicateurs de santé de l'écosystème	29
5.3 Résultats et discussion	30
5.4 Conclusion :	32
Conclusion	33
Apports et limites des données et des modèles utilisés	33
Synthèse des principaux résultats obtenus	35
Bilan sur les aspects opérationnels	38
BIBLIOGRAPHIE	39
ANNEXES	45



RESUME EXECUTIF

Lors années passées, les projets financés par le Programme Seine Aval ont permis de décrire le fonctionnement écologique des différents secteurs du lit mineur de l'estuaire de la Seine et des différentes composantes de l'écosystème. De même, de nombreuses connaissances écologiques ont été acquises sur la partie orientale de la Baie de Seine. L'objectif principal du projet ANTROPOSEINE était de faire une synthèse de l'ensemble de ces connaissances afin de décrire le fonctionnement du réseau trophique des différents secteurs qui composent l'ensemble de cette zone, dans la continuité des travaux initiés en modélisation écosystémiques, menés précédemment. Par l'association de différentes approches numériques, et les travaux méthodologiques complémentaires développés, la synthèse de ces informations préalables a pu être réalisée.

Il en ressort les principales conclusions suivantes :

1. Si les facteurs climatiques et environnementaux jouent un rôle majeur dans la dynamique de l'ichtyofaune dans l'estuaire, les productions benthique et zooplanctonique restent un facteur clé du fonctionnement trophique.
2. De même, les habitats intertidaux des zones Nord et Sud de l'estuaire jouent un rôle important de nourricerie pour les oiseaux et les poissons. Bien que fortement stressé, le potentiel trophique de la zone Nord n'est pas négligeable.
3. Ces zones au fort potentiel trophique définissent la capacité d'accueil trophique de l'estuaire pour les prédateurs. Ce potentiel est à préserver dans un contexte de marinisation généralisée des estuaires du littoral européen. En effet, dans ce contexte, et bien que cela ne se soit pas traduit dans les données analysées, on peut attendre un accroissement des abondances de poissons marins dans l'estuaire.
4. A ce titre, il apparaît, en première approximation, que les mesures de restauration d'habitats intertidaux associées à la construction de Port 2000 ont un effet significatif sur le fonctionnement du réseau trophique.
5. Dans un contexte plus global, même si leur interprétation en termes de stabilité et de maturité reste à approfondir, les indices ENA apparaissent comme de bons candidats pour devenir des indicateurs de surveillance holistiques des milieux côtiers et estuariens. Ils sont d'autant plus pertinents qu'ils sont associés à d'autres indicateurs (biodiversité, état écologique) qui apportent des informations complémentaires sur les processus et dynamiques à l'œuvre.

L'application du cadre théorique d'interprétation des indices de l'analyse des réseaux écologiques aux écosystèmes estuariens est cependant loin d'être évidente et reste un enjeu scientifique. En effet, les estuaires sont des systèmes géologiques relativement jeunes et éphémères. Dans ce contexte, le cadre conceptuel de la maturation des écosystèmes perd de sa consistance, ou tout du moins, les propriétés des estuaires doivent être regardées à l'aune de cette jeunesse. Les estuaires sont aussi singulièrement dynamiques et fluctuants. On pourrait ainsi supposer que la variabilité hydrodynamique qui maintient l'estuaire dans un état de non-climax empêchant l'établissement d'un système «mature» et «stable». Paradoxalement cela pourrait être l'origine d'une forme de résilience de l'écosystème face aux perturbations naturelles voire anthropiques, le recyclage et l'omnivorie jouant un rôle tampon face aux perturbations.



SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

- **Equipe 1** : UMR BOREA ; Université de Caen

Coordination scientifique : Nathalie Niquil

Autres chercheurs (ou équivalents) : Samuele Tecchio, Armonie Tous Rius, Camille Le Guen, Georges Safi, Aurore Raoux, Aurélie Chaalali

- **Equipe 2** : IRSTEA Bordeaux

Coordination scientifique : Jérémy Lobry

Autres chercheurs (ou équivalents) : Géraldine Lassalle, Mario Lepage, Alexandre Schickele, Vanessa Guesnet,

- **Equipe 3** : UMR M2C, Université de Caen

Coordination scientifique : Jean-Claude Dauvin

Autres chercheurs (ou équivalents) : Stella Marmim

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

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

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

Scientifiques : Anik Brind'Amour (Ifremer), Cédric Bacher (Ifremer), Jocelyne Morin (Ifremer), François Le Loc'h (IRD), Philippe Riou (Ifremer), Arnaud Huguet (UMR Metis), Francis Orvain (Université de Caen), Pascal Claquin (Université de Caen), Nathalie Niquil (Université de Caen), Jérémy Lobry (IRSTEA), Patrick Meire (Université d'Anvers), Michel Tackx (Université de Toulouse), Gilles Billen (UPMC), Josette Garnier(UPMC).

Introduction

La mise en place de la politique Européenne maritime a montré, depuis une dizaine d'année, une évolution vers des **approches plus holistiques du développement durable des écosystèmes marins** (European Commission 2005). Une telle évolution des mesures de gestion n'est cependant possible que si elle s'appuie sur des connaissances scientifiques solides du **fonctionnement de ces écosystèmes**, et en particulier de leur réseau trophique, et de la façon dont les pressions humaines le modifient.

Les **perturbations anthropiques** exercent une pression en continuelle croissance sur les écosystèmes aquatiques et en particulier littoraux (Halpern et al., 2008). Ces pressions -telles que la pêche, mais aussi l'exploitation de granulats, le dragage, les dépôts de dragage ou encore la contamination organique et métallique- sont connues pour modifier la structure et le fonctionnement des écosystèmes (De Lange et al., 2010). Les milieux estuariens sont particulièrement sensibles à ces pressions (Hénocque & Denis, 2001 ; Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010), du fait notamment qu'ils abritent des communautés de forte productivité et, simultanément, de biodiversité relativement faible par rapport aux écosystèmes côtiers (McLusky & Elliott 2004).

La **difficulté d'établir un lien formel entre structure des communautés et fonctionnement des écosystèmes** est un thème ancien qui a donné naissance à une controverse particulièrement vive (Loreau et al., 2002 ; Hillebrand & Matthiessen, 2009). La question de l'évaluation de l'état écologique des systèmes telle que posée par les Directives, trouve une partie de ses bases conceptuelles au centre de ce débat scientifique actuel sur la question de l'évaluation des conséquences à l'échelle de l'écosystème, des processus et des fonctions associées, d'une érosion de la biodiversité. Quel que soit l'angle sous lequel cette question ait été abordée, il apparaît que mettre en évidence cette relation au travers d'études empiriques est loin d'être une question triviale. Elle est particulièrement complexe dans le cas des écosystèmes estuariens du fait de ce que de nombreux auteurs nomment l'« **Estuarine Quality Paradox** » (Dauvin, 2007 ; Elliott & Quintino, 2007). Ces auteurs notent que dans ces systèmes, naturellement stressés par des contraintes hydro-morpho-sédimentaires fortes, les communautés écologiques sont naturellement caractérisées par un faible nombre d'espèces et une abondance élevée de quelques espèces adaptées à ces contraintes, notamment les fortes concentrations naturelles en matière organique. Ces caractéristiques sont généralement associées à une biodiversité faible, comme souligné plus tôt. Pourtant, les écosystèmes estuariens sont, dans le même temps, associés à de nombreuses fonctions écologiques, dont une production biologique particulièrement importante (Costanza et al., 1997). Cela conduit, dans le cas des estuaires, à (1) une remise en question du lien entre biodiversité et processus écosystémiques et (2) une difficulté corollaire à distinguer les effets d'un stress d'origine anthropique de ceux d'un stress d'origine naturelle (Elliott & Quintino, 2007).

L'estuaire de la Seine est un système écologique d'eau de transition qui est couramment présenté comme un **exemple typique de milieu productif fortement modifié par les activités humaines** (Dauvin & Desroy, 2005). Cet estuaire a connu récemment la construction de Port2000, une extension du port du Havre, construite entre 2002 et 2005, dans le but d'optimiser l'accès au port et d'étendre la zone disponible pour les navires porte-conteneurs. En parallèle à la mise en place de Port2000, une série de mesures d'accompagnement et de restauration écologique et différents travaux ont été menés, notamment: (a) le dragage de la

fosse nord pour améliorer la recirculation de l'eau, (b) l'ouverture d'une connexion directe entre le canal de navigation central et la fosse nord en amont du pont de Normandie visant à reconstruire un ensemble de méandres, (c) la prolongation de la digue nord de 750 m vers l'ouest, et (d) la création d'une île artificielle dans la fosse sud pour augmenter l'hétérogénéité de l'habitat pour les oiseaux de mer.

Dans ce contexte, l'objectif de ce projet était d'appliquer des **méthodes de modélisation des réseaux trophiques afin de décrire l'évolution du fonctionnement de l'écosystème estuarien entre le milieu des années 1990 et aujourd'hui**. Pour cela, nous avons fait converger deux types de méthodes, la modélisation inverse linéaire, issue de l'écologie microbienne et planctonique, et la suite *Ecopath With Ecosim* (EwE), issue de l'approche écosystémique des pêches. Ces méthodes étaient, par ailleurs, associées à une analyse du fonctionnement trophique au travers des indices ENA (Ecological Network Analysis). Ces méthodes ont aussi fait l'objet de développements dans un objectif d'estimation de l'incertitude associée à leurs résultats. De telles méthodes ont permis de construire une vision intégrative décrivant le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème et de comparer des états différents (zones ou périodes différentes par exemple) par des tests statistiques associés.

Combinant des réflexions issues de la thermodynamique et de l'économie ou encore empruntées à des domaines variés confrontés à des systèmes complexes (théorie des graphes, théorie du signal, économétrie...), les indices issus de l'analyse des réseaux (Ecological Network Analysis - ENA) permettent de résumer les propriétés des réseaux trophiques (Ulanowicz, 2004 ; Kones et al., 2009 ; Saint-Béat et al., 2015). Ces méthodes permettent ainsi d'**intégrer les savoirs accumulés sur les différentes populations et communautés qui composent les écosystèmes sous une forme synthétique et intégrative**. L'application de ces indices à de nombreux systèmes estuariens de la littérature a permis de dégager une caractérisation typologique de ces écosystèmes en lien avec les propriétés hydro-morpho-sédimentaires (Niquil et al., 2012) et de caractériser les conséquences du fonctionnement trophique sur les propriétés de stabilité (Lobry et al., 2008, Saint-Béat et al., 2015). Ces bases théoriques ont été utilisées dans un cadre plus appliqué depuis 2011 par la proposition, au Ministère de l'Ecologie (MEDDE) puis à l'OSPAR (Convention Oslo-Paris), de leur utilisation comme indicateurs de santé des écosystèmes. Ces derniers ont beaucoup évolué entre l'application de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) et celle de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM). Cette dernière met en effet l'accent sur le descripteur « Réseau Trophique » mais de nombreuses questions scientifiques demeurent sur ce qu'est, au sens de la DCSMM, un « Bon Etat Ecologique » du descripteur « Réseau Trophique ». **Les travaux présentés dans ce rapport apportent, ainsi, une pierre à cette réflexion sur les indicateurs de santé des réseaux trophiques littoraux.**

1 Données, méthodes et innovations méthodologiques

L'écologie des réseaux trophiques et, en particulier, la modélisation des réseaux trophiques fournissent un cadre quantitatif pertinent pour combiner des aspects sur la richesse spécifique et la structure des communautés, d'une part, et sur l'évaluation des processus écologiques à partir de l'estimation des flux de matière et d'énergie, d'autre part (Thompson et al., 2012). En particulier, la modélisation des interactions entre les différentes composantes d'un écosystème permet de caractériser le lien entre des éléments de structure (liés aux

compartiments trophiques qui rassemblent les espèces aux propriétés communes par leur métabolisme, leurs proies et leurs prédateurs) et certaines propriétés fonctionnelles de l'écosystème (en particulier certaines propriétés difficilement mesurables telles que la stabilité ou la résilience). Cette approche permet d'avoir une appréhension holistique du système. Singulièrement, en se plaçant dans un cadre conceptuel précis, celui de la conservation de la masse à l'échelle du système, les modèles typiques de flux trophiques tels que les modèles d'analyse inverse (Vezina & Platt, 1988) ou les modèles Ecopath (Christensen & Pauly, 1992) permettent de décrire la structure des flux trophiques au sein d'un écosystème et d'aborder la stabilité et la résilience de manière indirecte [voir Lobry et al. (2008) pour un exemple sur la Gironde]. Ces indicateurs de stabilité sont aussi considérés comme de possibles indicateurs du stress subi par les écosystèmes. Enfin, il s'agit d'outils essentiels afin de synthétiser la connaissance disponible sur le réseau trophique, et ainsi identifier les principales lacunes.

1.1 Les modèles trophiques utilisés

1.1.1 Le modèle ECOPATH

L'approche Ecopath permet de quantifier les flux de matière au sein d'un réseau trophique. Le principe général réside dans la notion de conservation de masse. Ainsi, l'approche Ecopath suppose que l'on se situe dans un contexte dans lequel on peut considérer, qu'à l'échelle de chaque compartiment du réseau trophique et du réseau trophique dans son ensemble, il est possible d'écrire des équations de conservation de la masse.

Dans le cadre du modèle Ecopath, on considère :

(1) que tout ce qui est consommé par un compartiment biologique ressort sous 3 formes : une part de nourriture n'est pas assimilée et alimente le pool de matière organique disponible dans l'écosystème, une part est utilisée par le métabolisme (dissipée sous forme de respiration) et le reste correspond à la production biologique (croissance des organismes et des populations).

(2) que cette production est utilisée à l'intérieur de l'écosystème sous diverses formes : une partie est consommée par les prédateurs, une partie est éventuellement pêchée, une autre partie peut être exportée hors de l'écosystème, une autre partie retourne à l'écosystème après la mort des individus dont la MO est recyclé au sein du système et enfin, une dernière partie peut s'accumuler dans le compartiment lui-même sous forme d'augmentation de biomasse.

On obtient alors un système d'équations qui, une fois résolu, permet d'évaluer quantitativement les paramètres manquants tels que la biomasse, la production ou la consommation. En ceci, il permet de calculer l'ensemble des flux trophiques (en particulier les consommations des compartiments les uns sur les autres) sans modéliser explicitement les processus sous-jacents.

Le modèle Ecopath

(Polovina, 1984; Christensen et Pauly, 1992)

Principe de base : conservation de la masse

mass-balance ≠ équilibre

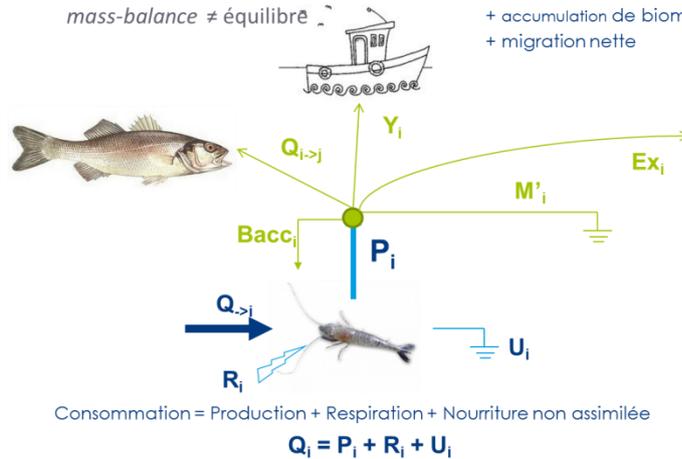


Figure 1.1. Représentation schématique du principe de base de la modélisation Ecopath. Le réseau trophique est divisé en compartiments (espèces ou groupes d'espèces) dont les bilans d'énergie sont décrits par une équation de consommation tandis que les relations trophiques entre compartiments sont décrites via l'équation de production.

1.1.2 La Modélisation Inverse Linéaire (Linear Inverse Modelling – LIM) et la méthode MCMC (Monte Carlo Markov Chain)

La modélisation LIM (Linear Inverse Modelling - Vezina & Platt, 1988 ; Niquil et al., 2011) est une autre méthode d'estimation des flux trophiques au sein d'un écosystème. Elle est, elle-aussi, basée sur une hypothèse de conservation de la masse au sein du réseau trophique et en propose donc une appréhension statique. Les équilibres de masses se présentent cependant selon un formalisme plus libre qu'Ecopath, permettant en particulier de prendre ne compte certains processus microbiens (exsudation de carbone organique dissous par le phytoplancton, mortalité des bactéries d'origine virale etc). Les informations sur les flux ou les ratios de flux sont entrés sous forme d'intervalles de valeurs possibles, ce qui permet grâce à l'approche MCMC de décrire l'ensemble des solutions possibles et d'en sélectionner la moyenne (Saint-Béat et al. 2013). Dans cet article, Saint-Béat et al. 2013, nous avons testé différentes fonctions objectifs venant des statistiques et de l'écologie théorique, et nous avons montré que la moyenne des flux donnait la solution la plus réaliste.

En sortie du modèle, nous avons donc une densité de probabilité associée à chaque flux, ce qui va nous permettre de caractériser les propriétés de fonctionnement par des indices qui eux aussi présenteront une estimation de l'incertitude, associée à une valeur moyenne.

1.2 Le cadre théorique et appliqué des indices ENA

Les indices de l'analyse des réseaux écologiques (ENA) sont considérés comme un ensemble d'indicateurs potentiels, en cours de développement, pour décrire l'état de santé des écosystèmes sous l'angle du fonctionnement du réseau trophique (Niquil et al., 2014a).



Cette proposition, qui a été faite auprès de l'OSPAR et du Ministère de l'Environnement dès 2011, a pour objectif de proposer le premier jeu d'indices qui soient à proprement parler holistiques (prenant en compte tous les êtres vivants, du plancton aux prédateurs supérieurs en passant par le benthos) et fonctionnels (basés sur les flux de matière ou d'énergie au sein d'un système). Si les ENA rassemblaient bien différents indicateurs holistiques, l'opérationnalité restait discutable et discutée ; nous étions donc conscients d'ouvrir ici une fenêtre sur une recherche en cours. Depuis, nous avons développé différents programmes dans le but de tester ces indicateurs. ANTROPOSEINE s'intègre pleinement dans cette dynamique. Le projet a par ailleurs la particularité d'intégrer une pression peu étudiée à l'échelle écosystémique à ce jour : celle de la construction d'un port et les mesures d'accompagnement. Nos résultats confirment la complexité de la dynamique de ces indicateurs et des propriétés écologiques de fonctionnement qu'ils décrivent. De ce fait, une application généralisée ne paraît pas possible à l'heure actuelle selon les critères définis aujourd'hui (i.e. de simplicité, une pression => une réponse monotone, etc), mais ce sont néanmoins d'excellents candidats comme « indicateurs de surveillance » (WG-ICES FoodWeb 2014), susceptibles de caractériser l'évolution du fonctionnement de l'écosystème et notamment de détecter les changements brutaux dans ce fonctionnement.

Pour arriver à cette conclusion, les résultats d'ANTROPOSEINE ont été analysés, en lien avec d'autres programmes de recherche :

- Une collaboration passée avec MARE (Marine and Environmental Sciences Center, Coimbra, Portugal) nous a permis de tester l'utilisation de l'indice d'efficacité de transfert trophique sur des modèles développés précédemment sur l'Estuaire du Mondego, donnant lieu à une première publication (Niquil et al 2014b) ;
- Le projet TrophiSeine (GPMH/AESN) visant à développer un modèle dynamique de l'Estuaire de la Seine ;
- Le projet TROPHIK (ANR/ITE FEM) en cours, associé à la thèse d'Aurore Raoux, teste l'utilisation des ENA dans la description des effets « réserve » et « récif » du futur parc éolien de Courseulles-sur-mer, par une comparaison de type « avant/après » ;
- Enfin, le projet ECAPRHA (UE, DG-ENV), nous a permis de faire remonter tous ces résultats, les conclusions, les débats menés sur leurs bases avec d'autres chercheurs du domaine, vers l'OSPAR et l'Europe.

L'analyse des réseaux écologiques est une méthodologie visant à analyser les interactions dans l'écosystème afin d'identifier les propriétés holistiques qui ne sont pas évidentes à voir en observation directe (Fath et al, 2007) ; on parle alors de propriétés émergentes. De cette méthodologie définissant un ensemble d'indices, plusieurs indicateurs potentiels peuvent être développés, dérivés des ENA, avec l'avantage d'être holistiques et fonctionnels tels que la diversité des flux, l'efficacité trophique, l'omnivorie, le recyclage, l'activité totale du système, la redondance relative ou encore le rapport détritivorie sur herbivorie. Ces indices sont classiquement calculés à partir de modèles estimant les valeurs des flux de façon statique, sans estimation de l'incertitude, comme, par exemple, les modèles Ecopath. Cependant, l'évolution récente de la méthodologie (Figure 1.2), en lien avec nos travaux entre autres, a permis de progresser, par une approche statistique, avec estimation de l'incertitude, et une approche dynamique en calculant l'évolution temporelle de ces indices (modélisation Ecosim ; module dynamique de la suite EwE), voire même en les estimant à partir d'une grille spatiale, chaque année (modélisation Ecospace ; module spatialisé de la suite EwE).



Methodological innovations

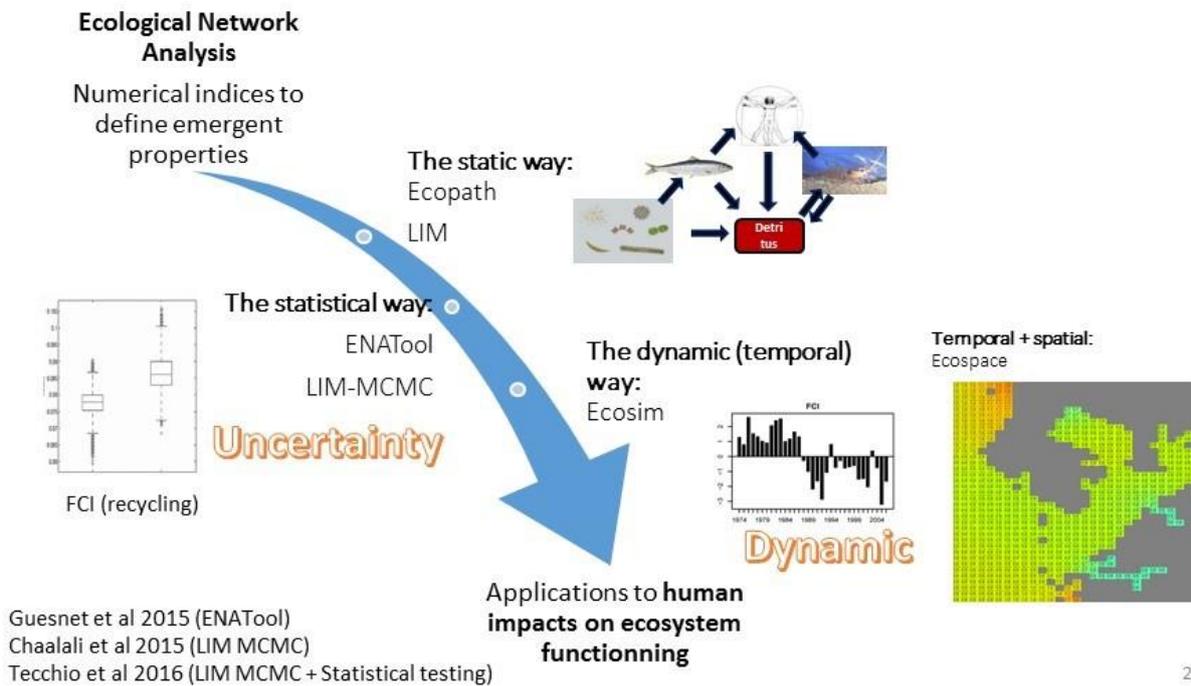


Figure 1.2 : Evolution des méthodes d'estimations des indices ENA : des algorithmes des modèles statiques tels que Ecopath et le LIM dans sa version première, aux modèles statistiques tels que ceux construits avec ENATool et le LIM-MCMC et aux modèles dynamiques tels que Ecosim, non spatialisé et Ecospace, spatialisé. L'évolution est illustrée ici à travers l'exemple du FCI (Finn Cycling Index) qui est une mesure du pourcentage de flux dans les voies de recyclage. Il donnerait une valeur unique pour chaque cas décrit dans le cas statique, une valeur accompagnée de son intervalle de confiance par la caractérisation de sa densité de probabilité dans le cas statistique, une valeur par an dans le cas d'Ecosim et une valeur par point de la grille et par an dans le cas d'Ecospace.

Les paragraphes suivants présentent en détail quelques-uns de ces indices, couramment utilisés. Pour une synthèse plus complète, le lecteur se reportera à l'article : Latham, 2006. L'activité totale du système (ou Total System Throughput), est la somme de tous les flux du système. Elle est calculée à partir de la matrice des flux T dont chaque élément T_{ij} représente le flux de la proie i vers le prédateur j .

$$T_{..} = \sum_{i=1}^{n+2} \sum_{j=0}^n T_{ij}$$

Le recyclage est mesuré par le FCI ou Finn Cycling Index (Finn 1980) qui quantifie en quelle proportion la matière organique circule dans des voies revenant à leur point de départ (voies cycliques) selon la formule suivante, où TST_c est la somme des flux localisés dans des voies cycliques :

$$FCI = \frac{TST_c}{T_{..}}$$

La redondance relative mesure à quel point un réseau présente des voies trophiques parallèles équivalentes, selon la formule définie par Ulanowicz (1986) qui se base sur une quantification



de « l'information » (i.e. un élément de matière organique a-t-il un fort choix pour aller d'un point à un autre ou, au contraire, une information forte lui indiquant une voie unique) :

$$R/DC = \frac{\sum_{i,j=1}^n T_{ij} \log_2 \left[\frac{T_{ij}^2}{T_{i.} T_{.j}} \right]}{\sum_{i=1}^{n+2} \sum_{j=0}^n T_{ij} \log_2 \frac{T_{ij}}{T_{i.}}}$$

Cette redondance est exprimée en pourcentage de la capacité de développement (DC). Cette dernière représente le produit de l'activité totale du système par un indice de diversité des flux, mesurée selon l'indice de Shannon. Ces indices R et DC sont aussi caractérisés en excluant les flux d'échange avec l'extérieur du système. On parle alors de redondance interne (Ri) et de capacité de développement interne (DCi). La différence entre DCi et Ri est l'Ascendance interne du système (Ai). L'Ascendance peut aussi être estimée sur l'ensemble des flux (A). C'est une mesure de l'organisation du système. Plus un système est organisé et spécialisé, plus son Ascendance est forte. S'il est peu organisé avec de nombreux flux parallèles pour aller d'un compartiment à l'autre, sa redondance est forte.

Le rapport détritivorie sur herbivorie (D/H) se base sur une linéarisation du réseau trophique appelée chaîne de Lindeman (Ulanowicz, 1985) et calcule le ratio entre les flux de consommation de détritus (D) et les flux de consommation d'autotrophes (H), permettant ainsi de caractériser la base du réseau.

L'efficacité de transfert trophique est aussi basée sur la chaîne de Lindeman où les compartiments trophiques sont répartis en niveaux trophiques entiers et linéaires. Elle se calcule par le rapport, pour chaque niveau trophique, entre la somme des flux sortant de ce niveau trophique entier et la somme des flux entrant. L'efficacité trophique moyenne se base sur une moyenne géométrique des différents niveaux (parfois, à l'exclusion du premier et du dernier niveau).

L'omnivorie du réseau trophique est calculée par le SOI (System Omnivory Index ; Libralato et al., 2006) qui repose sur une série de calculs : niveau trophique moyen de chaque compartiment, variance du niveau trophique des proies qui définit l'omnivorie de chaque compartiment, moyenne pondérée de ces omnivories au sein du réseau trophique entier.

1.3 Innovations méthodologiques développées dans ANTROPOSEINE

La démarche proposée dans ANTROPOSEINE repose sur la comparaison d'indices ENA entre boîtes spatiales et/ou périodes. Ces indicateurs sont calculés à partir des estimations de flux issues de modèles ECOPATH ou LIM. Toutefois, il nous est apparu pendant les travaux que, pour effectuer des comparaisons pertinentes entre indices ENA issus de différents modèles, il est nécessaire de prendre en compte l'incertitude sur la valeur des paramètres des modèles et son incidence sur la valeur des indices ENA. Nous avons donc développé des méthodologies innovantes pour y parvenir.



1.3.1 Prise en compte de l'incertitude dans les données d'entrée des modèles ECOPATH : la routine ENAtool (Guesnet et al. 2015)

Le calcul de ces indicateurs repose sur une estimation instantanée de la valeur de chaque flux au sein du réseau trophique. Cette estimation est généralement faite sur une année moyenne, par des méthodes utilisant différents algorithmes (ex. Ecopath, Linear Inverse Modelling (LIM), Netwrk ; synthèse dans Niquil et al. 2011). Les deux premières méthodes citées ont évolué récemment (notamment dans le cadre du projet pour la première) pour permettre d'estimer non seulement la valeur attendue pour chaque flux mais aussi son intervalle de confiance grâce au LIM-MCMC pour le Linear Inverse Modelling (Package R LIMSolve ; van der Meerche et al. 2009). Une fois obtenue de la sorte une densité de probabilité pour chaque flux, il est alors possible d'estimer l'incertitude associée à chaque valeur d'indice ENA.

Dans le cadre du présent projet, nous avons utilisé cette méthode du LIM-MCMC (voir partie VII.3.), mais nous avons aussi cherché à nous rapprocher au mieux d'une telle estimation de l'incertitude dans le contexte de l'utilisation de l'outil ECOPATH. En effet, jusqu'à présent, la prise en compte de l'incertitude sur les paramètres n'a été réalisée que de façon sporadique, incomplète ou inefficace dans les modèles Ecopath (Heymans et al., 2016 ; Villasante et al., 2016). Or, ceux-ci sont pourtant les plus répandus et donc les plus aptes à servir de bases à des analyses comparatives. Cela nous a conduits, dans le cadre d'ANTROPOSEINE, à contribuer à l'implémentation de méthodes spécifiques aux modèles Ecopath. Pour cela, un stage de M2 en Mathématiques Appliquées de l'Université de Bordeaux a été encadré par Géraldine Lassalle et Jérémie Lobry (IRSTEA) en collaboration avec Nathalie Niquil (BOREA) afin de développer un nouvel outil appelé ENAtool. Cet outil est présenté dans la publication de Guesnet et al. (2015) - Figure 1.2. Il permet de prendre en compte dans le calcul des indices ENA une estimation empirique de l'incertitude associée aux données d'entrée (inputs) des modèles ECOPATH. La routine génère ainsi plusieurs matrices d'entrée en tirant aléatoirement et simultanément des valeurs au sein des intervalles d'incertitudes pour chaque donnée d'entrée. La contrainte d'équilibre de masse est testée pour le jeu de données tirées et, lorsqu'elle est validée, les indices ENA sont recalculés pour chacune de ces « nouvelles » matrices valides. Le résultat est une densité de probabilité associée à chaque ENA, permettant la comparaison statistique de différents cas d'étude ou de différentes situations.

A l'issue de ce stage, nous avons publié un script Matlab© permettant aux utilisateurs de ces méthodes de reproduire aisément l'analyse que nous avons mise en place. Le déblocage de ce verrou méthodologique favorisera à moyen-terme la comparabilité des modèles entre eux et donc la comparaison des propriétés associées aux réseaux trophiques modélisés. Cela permettra aussi de mieux explorer la sensibilité des sorties des modèles aux paramètres d'entrée des modèles comme cela est trop peu fait en pratique actuellement. Une telle approche nous conduira à améliorer notre appréhension de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques et des écosystèmes ainsi qu'à mieux cibler nos observations et nos acquisitions de données dans une optique de décrire de manière plus pertinente les réseaux trophiques.

Les travaux de développement méthodologique et de modélisation écologique ayant été concomitants, ENAtool n'a pas pu être utilisé dans les premiers volets du projet mais uniquement dans le dernier volet, sur une version allégée du modèle.



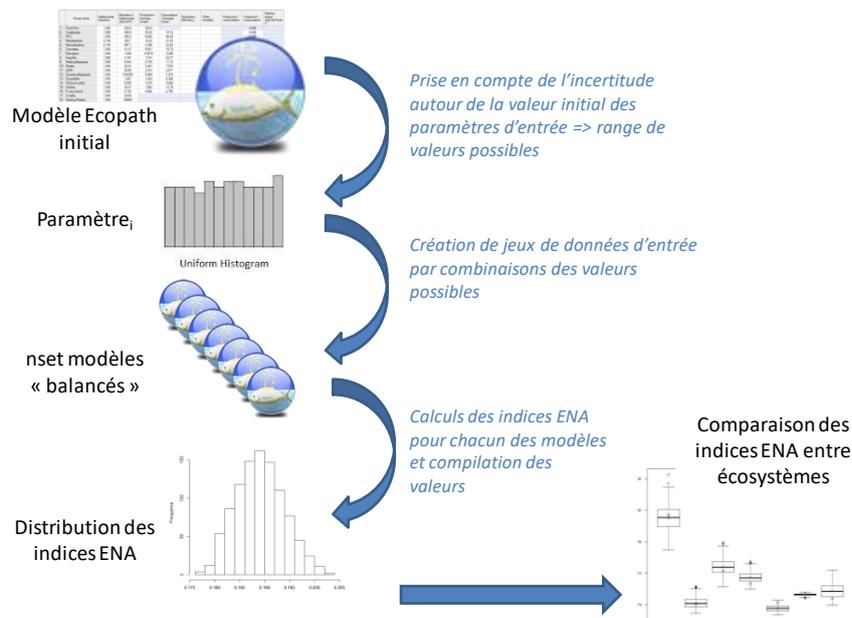


Figure 1.2. Schéma synoptique présentant la démarche de prise en compte de l'incertitude dans les paramètres d'entrée des modèles Ecopath pour le calcul des indices ENA (d'après Guesnet et al., 2015).

1.3.2 Comparaison des distribution de probabilité des indices ENA : le Delta de Cliff (Tecchio et al., 2016)

Un autre travail méthodologique a été réalisé en lien entre les chercheurs de l'UMR BOREA et deux mathématiciennes du Laboratoire de Mathématique Nicolas Oresme (CNRS/UniCaen). Il s'agissait de choisir le meilleur test statistique associé à une comparaison de deux situations (ou plus) en utilisant les sorties du LIM-MCMC ou d'ENAtool. Les densités de probabilité des ENA dans chaque situation sont basées par un très grand nombre d'échantillons (plusieurs milliers) et sont non-indépendants (l'échantillonnage est une marche aléatoire, il s'agit donc d'un processus Markovien). Le test choisi est le delta de Cliff. Il a été appliqué par Samuele Tecchio (Tecchio et al. 2016 - voir chapitre 3). Nous l'utilisons aussi dans le cadre de différents travaux qui ont suivis.

1.4 Données utilisées

Les données de biomasse utilisées dans ces modèles proviennent des campagnes *in situ* effectuées depuis 1990 dans l'estuaire et la partie de la Baie de Seine adjacente. Leurs sources sont synthétisées en Table 1.1. Les données utilisées étaient spécialement complètes pour les compartiments composés de poissons et de macrofaune benthique. Pour les oiseaux, les difficultés d'estimation de la biomasse dépendante de la zone (ce qui inclut aussi bien la biomasse que le pourcentage du temps passé à se nourrir dans cette zone), nous ont poussés à laisser ce paramètre libre. C'est donc le jeu des équilibres de masse qui en détermine la valeur dans le modèle. Ces données de biomasse ont été complétées par des données sur les processus : 1. les régimes alimentaires sont caractérisés par la répartition en pourcentage de biomasse, à partir de données locales pour la majorité des compartiments, 2. en revanche



les processus tels que la production, la consommation, sont estimés par des intervalles de valeurs possibles pour les ratios production/biomasse ou consommation/biomasse issus de la littérature.

Table 1.1. Origine des données de biomasses utilisées dans les différentes étapes de modélisation.

Group	Compartment	Biomass data
1	Seabirds	-
2	Fish, piscivores	Ifremer, CSLN, Le Havre port authority sampling programs
3	Fish, planktivores	(Liteau, Port2000, Grand Canal, COLMATAGE 2008-2009-
4	Fish, benthos feeders	2010), and GIP Seine-Aval
5	Benthic predators	PECTOW, BENTHOSEINE, and COLMATAGE projects, Le
6	Benthic filter feeders	Havre port authority, and GIP Seine-Aval
7	Benthic deposit feeders	
8	Suprabenthos	National Natural History Museum Paris, Wimereux marine station, Caen University, Le Havre port authority, and GIP Seine-Aval sampling programs
9	Zooplankton	From Rybarczyk and Elkaïm (2003)
10	Meiofauna	Le Guellec and Bodin (1992); Ratsimbazafy (1998); Spilmont (2004)
11	Bacteria	Chardy (1987); Chardy and Dauvin (1992)
12	Microphytobenthos	Spilmont (2004), Napoléon et al. (2012)
13	Phytoplankton	SURVAL database (http://envlit.ifremer.fr/resultats/surval)
14	Detritus	Seine-Aval sampling program

2 Retour sur le cadre conceptuel : biodiversité, fonctionnement, stress, maturité ... (extrait de Lobry 2016)

2.1 Quelques définitions communément admises

Dans ce travail, il est fait référence à un certain nombre de notions (structure, fonctionnement, stress, stabilité, maturité ...) qui sont définis rapidement dans cette section. La définition de ces notions ne fait pas forcément consensus au sein de la communauté scientifique. Nous faisons le choix ici de ne pas nous attarder sur les controverses pour présenter uniquement des définitions qui permettent de poser le cadre de la réflexion scientifique.

La **structure** des communautés désigne l'ensemble des attributs structurels qui décrivent la communauté. Le nombre d'espèces, leur abondance, leur biomasse, leur gamme de taille sont, par exemple, des attributs structurels classiquement utilisés. Les communautés peuvent aussi être décomposées en sous-ensembles ou décrites en fonction de l'appartenance des espèces à différentes guildes (trophique, distribution verticale, origine écologique...).

Depuis plusieurs décennies, la notion de **biodiversité**, ou plus spécifiquement sa définition, ont fait l'objet de débats et de controverses dans la littérature scientifique ou même plus largement au sein des arènes de discussion en environnement. Rappelons simplement que la biodiversité, telle qu'elle est classiquement abordée en écologie, est la biodiversité spécifique et qu'elle est généralement décrite via les attributs structurels des communautés au sein de l'écosystème. D'autres éléments de description remplacent progressivement ces



descripteurs classiques afin d'ajouter une dimension fonctionnelle à la caractérisation de la biodiversité.

Un écosystème, se définit par son biotope, sa biocénose et les interactions et processus qui s'y déroulent. Ces interactions et processus caractérisent son **fonctionnement**. Tout comme la biodiversité peut être caractérisée selon différents descripteurs, le fonctionnement d'un écosystème peut se traduire par différents aspects : (1) de manière directe en mesurant les processus écosystémiques que l'on souhaite caractériser, (2) de manière indirecte en construisant des proxys, (3) en caractérisant explicitement le rôle fonctionnel des habitats vis-à-vis des communautés écologiques ou (4) en modélisant le fonctionnement des écosystèmes, notamment vu au travers des réseaux trophiques.

La **stabilité** d'un écosystème/réseau trophique est sa capacité à maintenir son état sur la durée en dépit des forces externes et internes qui l'éloignent de cet état. Cette notion peut être associée à la notion de persistance. La **persistance** correspond à une mesure (en unité de temps) de la capacité d'un écosystème à se maintenir dans la durée.

La **robustesse**, quant à elle, se réfère à la quantité de perturbation qu'un écosystème peut supporter avant de changer d'état. Cette notion est associée à celle de **résistance**, qui se définit comme la capacité d'un système à maintenir son état initial malgré une perturbation externe. A la différence de la **résilience** qui se définit par rapport à la rapidité avec laquelle un système retourne à son état initial (équilibre). Une résilience faible est associée à un temps de retour long ; à une résilience forte correspond temps de retour bref.

2.2 Diversité, stabilité et maturité

L'étude du lien entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes est un thème relativement ancien (voir par exemple Winemiller, 1995) qui a donné naissance à une controverse particulièrement vive depuis le début du 21^e siècle (voir par exemple Loreau et al., 2001 ; Loreau et al., 2002 ; Hillebrand & Matthiessen, 2009).

De manière générale, nombre de discussions écologiques ont porté sur le triptyque diversité, structure et stabilité. Ou : comment la diversité biologique et son organisation contribuent-elles à la stabilité des écosystèmes, leur persistance et/ou leur résilience ? Le paradigme historique est le suivant : la complexité accroît la stabilité. Il est basé sur des comparaisons empiriques (terrains cultivés vs terrains naturels; forêts boréales vs forêts tropicales) qui semblent laisser apparaître que « les communautés simples sont plus facilement dérangées que les communautés riches ; c'est-à-dire qu'elles sont davantage sujettes à des oscillations de populations destructrices et plus vulnérable aux invasions » (d'après Elton, 1958 ; repris par Mccann, 2000). Une large part du débat a donc porté, et porte toujours sur ce lien entre diversité (et son organisation) et stabilité. Pour autant, même si l'idée générale persiste, l'accumulation des études ne permet pas de dégager un consensus net dans la communauté scientifique. Ainsi, « Il n'y a pas de théorème soutenant le fait qu'accroître la diversité et la complexité accroisse la stabilité d'une communauté; d'un point de vue mathématique, c'est même l'inverse. La tâche consiste donc à élucider les



stratégies développées par les organismes et qui établissent la stabilité des systèmes écologiques pérennes. » (May, d'après Dunne et al., 2005).

Sur la base des formulations historiques d'Odum et des théorisations plus récentes, notamment via les travaux d'Ulanowicz, la structure trophique est souvent considérée comme un élément représentatif du fonctionnement des écosystèmes (voir par exemple Dunne et al., 2005 ; Dunne, 2006; Rooney & Mccann, 2012 pour des synthèses). En 2012, Thompson et al. proposaient l'écologie des réseaux trophiques comme la voie incontournable pour réconcilier l'écologie des communautés, et l'écologie des écosystèmes, deux écoles qui se sont historiquement beaucoup opposées. Or, de toute évidence, elles doivent toutes deux éclairer le débat autour du débat sur le lien biodiversité / fonctionnement des écosystèmes.

Parmi les outils de l'écologie des réseaux trophiques, l'analyse des réseaux (Ecological Network Analysis - ENA) permet d'accéder à différentes variables et indices qui peuvent être utilisés pour résumer les propriétés des réseaux trophiques (Ulanowicz, 2004 ; Kones et al., 2009 ; Saint-Béat et al., 2015). Ulanowicz en premier lieu, puis nombre d'auteurs ensuite, ont mis en lien ce cadre d'analyse des réseaux trophiques avec la stabilité des écosystèmes et leurs capacités de résilience. Le cadre conceptuel est celui de la maturité (Ulanowicz, 1980 ; Ulanowicz, 1986 ; Christensen, 1995 ; Ulanowicz, 2003) sur la base de la théorie d'Odum (1969). Dans ce cadre, la maturation d'un écosystème se traduit par une complexification de son organisation, une optimisation des flux (moins d'omnivorie, moins de recyclage, un optimum dans la quantité de flux au sein du système...). S'appuyant sur le paradigme selon lequel un système est d'autant plus stable qu'il est complexe, la maturité est associée dans ce cadre conceptuel à une certaine forme de stabilité.

La théorie de la maturité des écosystèmes et son lien avec l'ENA n'est pas toujours évidente à appréhender ni pertinente à questionner dans les travaux d'écologie, en particulier dans les travaux empiriques. Pour autant, les descripteurs issus de l'ENA permettent de construire une vision synthétique des propriétés fondamentales des réseaux trophiques. Sans s'inscrire dans le cadre théorique de la maturité défini par les travaux d'Ulanowicz ou de Christensen, ils restent cependant pertinents pour évaluer les différences dans les caractéristiques écologiques des systèmes en lien avec les forçages physiques (par ex. Niquil et al., 2012) et les stress environnementaux ou anthropiques (quelques exemples : Ulanowicz, 1995 ; Patricio et al., 2004 ; Christian et al., 2005 ; Baeta et al., 2011).

3 Comparaison du fonctionnement écologique des 6 boîtes spatiales couvrant l'estuaire de la Seine et la zone d'influence dans la Baie de Seine (Tecchio et al. 2015)

3.1 Approche suivie

Dans un premier temps, nous avons découpé la zone d'intérêt en 6 boîtes spatiales aux caractéristiques sédimentaires communes (Figure 2.1), afin de caractériser le fonctionnement écologique de la zone étudiée, avant les années 2000 qui ont vu la construction de l'extension du Port du Havre appelée Port 2000. Dans chacune de ces boîtes



spatiales, pour la période 1996-2002, un réseau trophique a été quantifié par l'utilisation de l'approche Ecopath. Chacun de ces modèles a été ensuite l'objet du calcul des indices ENA, afin d'en déterminer les principales caractéristiques de fonctionnement écologique. La comparaison de ces indices permet une caractérisation des propriétés de la mosaïque d'habitats que représente cette zone (Tecchio et al. 2015).

Un modèle Ecopath a été mis en place pour chacune des 6 zones définies ci-dessus. Pour cela, les espèces ont été rassemblées en 13 groupes trophiques et deux groupes trophiques non-vivants ont été ajoutés (matière particulaire et dissoute). Toutes les données disponibles sur les biomasses moyennes annuelles de ces compartiments ou certains flux les concernant ont été rassemblées dans une base de données. Ces données locales ont été complétées par une analyse bibliographique d'écosystèmes similaires afin de définir, pour chaque groupe trophique de la macrofaune, un ratio Production sur Biomasse et un ratio Production sur Consommation. Pour les groupes planctoniques et du microphytobenthos, c'est un ratio Respiration sur Consommation qui a été défini sur la base de la littérature. Tous les groupes trophiques sont aussi définis par leur valeur de biomasse et leur régime alimentaire (pourcentage dans leur consommation des différents autres compartiments).

3.2 Résultats et discussion

Les principales conclusions sont résumées Figure 2.1.

Au vu du tableau 2.1., il apparaît que les différentes boîtes spatiales présentent des caractéristiques de fonctionnement très différentes. Par exemple, l'activité la plus forte par m² est observée en zone Fosse Sud, qui présente aussi une forte biomasse. La situation inverse s'observe en Fosse Nord et dans la zone endiguée (CH). L'efficacité de transfert d'un niveau trophique au suivant est la plus forte dans les zones marines et très faible en Fosse Nord. Une omnivorie forte est observée en zone Fosse Nord alors qu'elle est faible en Fosse Sud et dans la zone marine E2. Cette dernière est aussi l'objet d'un très fort recyclage (FCI).

En se basant sur une analyse bibliographique très large, basée aussi bien sur les observations que sur des études théoriques, Samuele Tecchio a réalisé une synthèse des liens entre propriétés ENA et effets du stress. Dans la Table 2.1., cette synthèse est utilisée pour le positionnement de couleurs : vert signifie un indicateur de faible stress de l'écosystème, en se basant sur les ENA, et rouge de stress fort. Selon ce critère, il apparaît une claire opposition entre les zones situées au nord et au sud de l'estuaire (FN vs FS). La zone FN étant caractéristique d'un fonctionnement écologique stressé (faible activité, forte omnivorie, recyclage très élevé, forte redondance des flux) et la zone FS ayant les propriétés opposées. De ce fait, nous avons considéré dans la suite du travail, la zone FS comme une zone de référence.



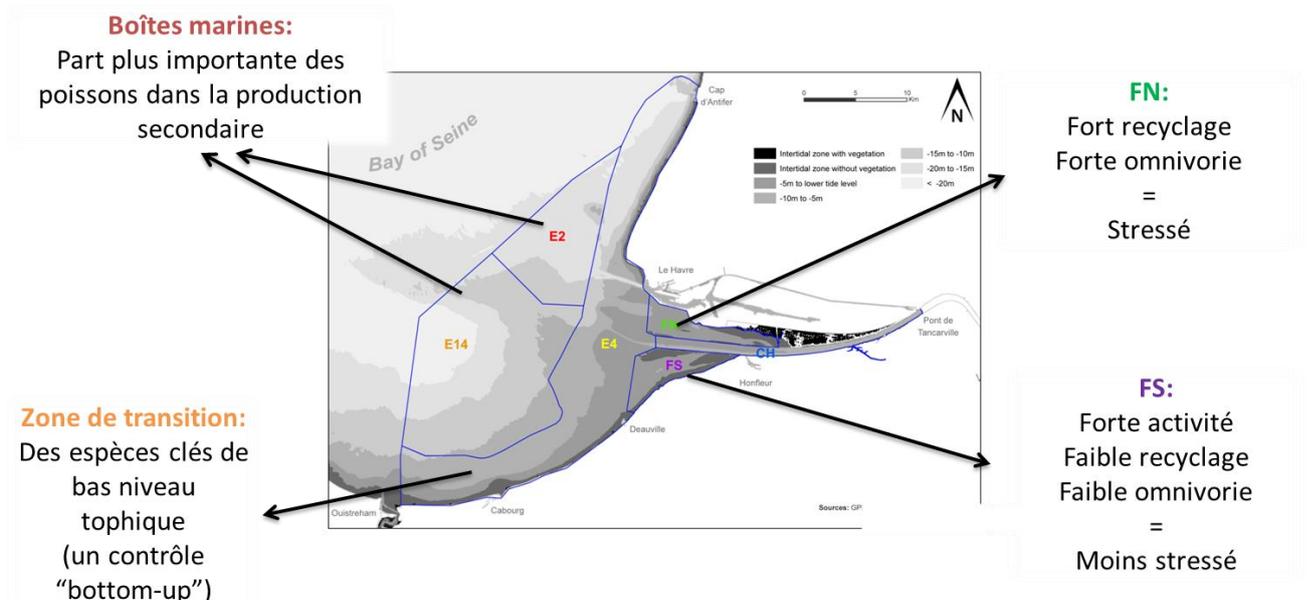


Figure 2.1 : Délimitation des 6 boîtes spatiales étudiées. FN = Fosse Nord, FS = Fosse Sud, CH = chenal ou zone endiguée, E4 = zone de transition, E2 et E14 = zones marines. Ces trois dernières sont définies en se basant sur la carte de Baffreau et al. (2017) . Résumé des principales conclusions (modifié de Tecchio et al 2015).

Table 2.1 : Valeur des indices ENA estimés sur la base des flux des modèles Ecopath construits pour chaque boîte spatiale (voir carte de la Figure 2.1.). Les couleurs ont été ajoutées en lien avec les théories reliant ces indices et la caractérisation des effets du stress sur les écosystèmes. Les valeurs en rouge sont associées à un stress fort, celles en vert à un stress faible.

	CH	FN	FS	E4	E14	E2	
Sum of all flows (T..)	1371.8	1161.0	4584.9	1455.6	1826.4	1371.4	$gC\ m^{-2}\ y^{-1}$
Total living biomass	12.15	25.52	40.40	28.60	29.94	28.05	$gC\ m^{-2}$
Fish / Invertebrates biomass	1.48	1.17	1.14	4.36	2.27	4.56	%
Total transfer efficiency	4.4	5.2	6.8	9.1	7.4	9.9	%
System Omnivory index (SOI)	0.187	0.193	0.160	0.186	0.177	0.160	
Finn's cycling index (FCI)	10.71	18.94	3.65	13.86	11.23	20.65	%
Relative redundancy (R/DC)	0.563	0.535	0.380	0.580	0.590	0.542	

D'autres analyses ont été menées dans l'article de Tecchio et al. (2015) qui ne seront pas développées ici, le lecteur pouvant se référer à l'article pour plus de détails. Citons simplement la keystone (keystone désigne une espèce clé-de-voûte). Cet indicateur, calculé pour chaque compartiment d'un modèle, indique à quel point, rapporté à sa biomasse, un compartiment a une forte influence sur les autres (*i.e.* si on modifie sa biomasse d'un

montant epsilon, dans quelle mesure les autres compartiments seront affectés). Dans l'application de cette keystone-ness aux 6 modèles (Figure 2.2), il apparaît que les patrons d'organisation diffèrent fortement d'une boîte spatiale à l'autre. Les poissons piscivores et les oiseaux sont toujours représentés dans les plus hauts niveaux de « keystone-ness », ce qui laisse plutôt entrevoir un contrôle « top-down », *i.e.* par les hauts niveaux trophiques, du réseau. Ce fonctionnement change cependant en Fosse Nord où le zooplancton devient structurant, laissant entrevoir un fonctionnement trophique où le contrôle du système vient à la fois des bas et des hauts niveaux trophiques. Il est cependant difficile d'établir un lien clair entre cette différence de fonctionnement et le niveau de stress de l'écosystème.

Outre cette opposition de niveau de stress entre les zones nord et sud de l'estuaire, la boîte spatiale E4, située à l'interface entre estuaire et baie de Seine, se distingue des autres, elle aussi. Les oiseaux y montrent une faible « keystone-ness », contrairement aux 5 autres boîtes spatiales. Les informations sur les ENA indiquent une forte efficacité de transfert trophique, ce qui serait indicateur d'un bon état écologique, mais aussi une forte redondance des flux, ce qui indique l'inverse. Il est possible que l'on ait ici un cas d'écotone, marquant la transition entre le fonctionnement estuarien et marin.

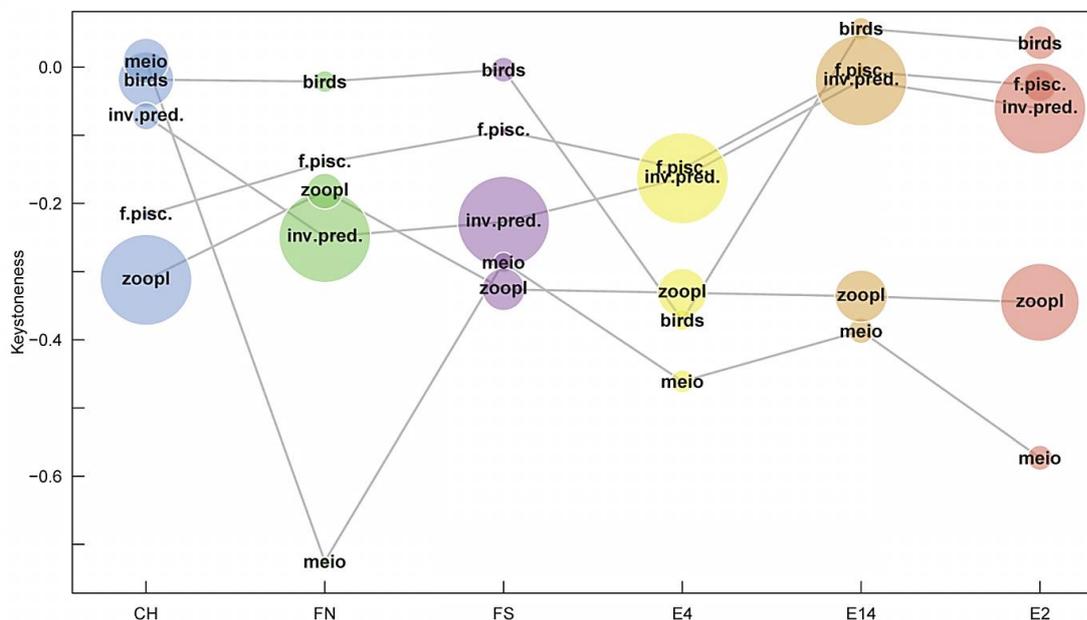


Figure 2.2 : Indice de « Keystone-ness », des groupes trophiques les plus influents dans les 6 boîtes spatiales. Inv.pred. = prédateurs invertébrés, f.pisc. = poissons piscivores, meio = méiofaune benthique, zoopl = zooplancton (modifié de Tecchio et al. 2015). La hauteur du disque est liée à son importance dans le réseau trophique comme groupe influençant les autres, le diamètre du disque est proportionnel à la biomasse. Seuls les groupes animaux, et de fort niveau de « Keystone-ness » sont présentés ici.

3.3 Conclusion

On retiendra de cette partie le fort contraste nord-sud au sein de l'estuaire et le rôle particulier de la boîte spatiale de transition. La combinaison des indices ENA et de l'analyse de la « Keystone-ness » permettent de faire un lien assez net, dans le cas présent, avec le niveau de stress des 6 boîtes spatiales. Outre des différences de fonctionnement entre un système estuarien et un système de baie, on remarque un fonctionnement particulier des zones FN (Fosse Nord) et CH (zone endiguée) qui sont les zones où se concentrent la majeure partie des pressions subies par l'écosystème. Citons par exemple le dragage de la zone

endiguée, ou encore pour la Fosse Nord, les aménagements côtiers et la perte de zones intertidales associée.

Sur un plan méthodologique, cette analyse montre le fort potentiel lié aux indices ENA pour la caractérisation, non seulement des propriétés émergentes du fonctionnement de l'écosystème, mais aussi pour caractériser le stress qu'ils subissent, et ces résultats nous confirment dans l'idée que leur utilisation opérationnelle dans un cadre juridique paraît possible.

4 Comparaison du fonctionnement écologique avant/après la construction de Port2000 (Tecchio et al. 2016 et Le Guen et al. soumis)

4.1 Introduction

Après avoir caractérisé, par l'approche Ecopath couplée aux indices ENA, le fonctionnement trophique des 6 boîtes spatiales avant la construction de Port2000 (période 1996-2002), nous avons cherché à caractériser les changements liés à la construction de Port2000 (comparaison avec la période 2005-2012). Pour cela, nous avons transformé les modèles afin de pouvoir faire des tests statistiques avant / après construction, en utilisant les ENA sur les solutions des valeurs de flux estimés par le LIM-MCMC. Nous avons ainsi pu appliquer le delta de Cliff, test statistique proposé dans la partie 1 de ce rapport (Tecchio et al. 2016). Les développements méthodologiques auraient aussi permis de comparer les résultats du LIM-MCMC associés aux ENA, à la méthode ENAtool, mais nous n'avons pas eu le temps d'effectuer une telle comparaison.

Afin d'avoir une vue complète de l'écosystème, nous avons associé cette étude basée sur des indicateurs de fonctionnement trophique, à d'autres critères d'évaluation de la diversité taxonomique et de l'état de santé à partir de caractéristiques des communautés (indices BO2A, basé sur la communauté benthique, et ELFI, basé sur les poissons). Nous avons ainsi cherché la complémentarité des indices pour mieux décrire les changements intervenus dans le système. Cette complémentarité était nécessaire dans une situation où les sources de changements sont multiples : construction de Port2000, mesures de restauration, marinisation. En effet, en parallèle à la mise en place de Port2000, une série de mesures d'accompagnement et de restauration écologique et différents travaux ont été menés, notamment: (a) le dragage de la fosse nord pour améliorer la recirculation de l'eau, (b) l'ouverture d'une connexion directe entre le canal de navigation central et la fosse nord en amont du pont de Normandie visant à reconstruire un ensemble de méandres, (c) la prolongation de la digue nord de 750 m vers l'ouest, et (d) la création d'une île artificielle dans la fosse sud pour augmenter l'hétérogénéité de l'habitat pour les oiseaux de mer. Dans le même temps, l'estuaire a connu des changements de fonctionnement écologique d'origine climatique. Ces derniers étaient liés à l'important changement de débit de la Seine (baisse du régime hydrique et absence de crue importante) et à la marinisation (remontée du gradient de salinité dans l'estuaire) qui en a découlé pendant l'intervalle de temps étudié (Pezy et al., 2017). Une approche multiple, par les niveaux d'organisation et les aspects écologiques étudiés, était alors nécessaire pour percevoir les effets de ces nombreux changements simultanés.



4.2 Matériel et Méthodes

Le travail de cette partie est dans la continuité directe du précédent volet. Les mêmes boîtes spatiales et les mêmes compartiments ont été étudiés, mais la méthode a changé afin de prendre en compte les incertitudes dans les informations fournies en entrée du modèle et d'en déduire les incertitudes dans nos estimations des ENA, en sortie des modèles. Les informations uniques entrées sur les flux en Ecopath sont à présent entrées sous forme d'intervalles de valeurs probables. Le LIM-MCMC est ensuite appliqué, avec pour chaque modèle (6 boîtes spatiales * 2 périodes), un échantillonnage de l'espace des solutions possibles. 200 000 solutions (jeux de flux) ont été retenues. Ce nombre important d'itérations découle de l'observation, sur le premier modèle, de l'évolution des valeurs des moyennes et des écarts-types de flux qui mettent du temps à se stabiliser. Sur chaque jeu de solution, les indices ENA sont calculés, ce qui nous donne une densité de probabilité des flux, permettant de calculer une moyenne et un écart-type. La comparaison des situations avant / après la construction de Port2000 est ensuite traitée statistiquement par l'application du delta de Cliff.

En complément à cette approche de modélisation des réseaux trophiques, une analyse des structures de communautés benthiques et pélagiques (poissons uniquement) a été réalisée par une analyse multivariée (nMDS, non metric Multidimensional Scaling) et par la représentation du nombre d'espèces. En parallèle, deux indicateurs d'état écologiques, développés dans le cadre de l'implémentation de la DCE sur les Masses d'Eau de Transition ont été calculés.

Les boîtes spatiales ont pu être caractérisées par l'indice BO2A décrivant le compartiment macrobenthique. Cet indice, proposé par Dauvin et Ruellet (2009), repose sur un ratio entre le nombre de polychètes et d'amphipodes selon la formule suivante :

$$\text{BO2A index} = \log_2 \left(\frac{f_p}{f_A + 1} + 1 \right)$$

où f_p est le nombre d'annélides polychètes opportunistes sur le nombre d'individus dans l'échantillon et f_A est le rapport entre le nombre total d'amphipodes (à l'exclusion du genre *Jassa*) sur le nombre total d'individus. Cet indice est utilisé pour caractériser l'état de santé des écosystèmes. Il a pu être ici calculé pour les 12 situations (6 boîtes spatiales * 2 périodes) étudiées.

Nous avons aussi utilisé, en complément de l'indice précédent, l'indice ELFI (Estuarine and Lagoon Fish Index – Delpéch et al. 2010) afin de qualifier l'état écologique de l'ichtyofaune de l'estuaire. Il repose sur le calcul et la combinaison de 7 différentes métriques décrivant différents aspects de l'assemblage de poissons : la densité de poissons benthiques (DB), de poissons migrateurs amphihalins (DDIA), de juvéniles de poissons marins (DMJ), d'espèces d'eau douce (DFW) et résidentes (DER) ainsi que la densité totale (DT) et la richesse taxonomique (RT). Les contraintes de calcul d'ELFI ainsi que les références utilisées pour en interpréter les résultats nous ont empêchés de le calculer par boîte spatiale. Cependant, son calcul tous les ans sur la période étudiée nous a permis d'avoir une vision complémentaire de l'état écologique, décrit sur la base de la communauté de poissons.



4.3 Résultats et discussion

Au vu des résultats des indices ENA (Figure 3.1), il apparaît que les changements significatifs entre les deux périodes étudiées ne concernent que l'intérieur de l'estuaire (zones CH, FN et FS) et la zone de transition (E4). Encore une fois, nous utilisons les ENA aussi bien pour décrire le changement de fonctionnement écologique que pour lier ces changements aux théories et observations sur les conséquences du stress sur ce fonctionnement. Il apparaît que les zones CH (zone endiguée) et FN (Fosse Nord) sont l'objet de changements importants, mais aussi contradictoires si on cherche à les relier au stress. En effet, ils apparaissent comme plus actifs (T.. ou Total System Throughput qui augmente) et leur Ascendance est plus forte (voies plus organisées, spécialisées). Ces indicateurs seraient liés à une baisse du stress ou une plus forte maturité. Ils présentent aussi une détritivorie qui augmente par rapport à l'herbivorie, une redondance relative et un recyclage plus forts, ce qui, à l'inverse, montre une baisse de maturité, et une augmentation du stress.

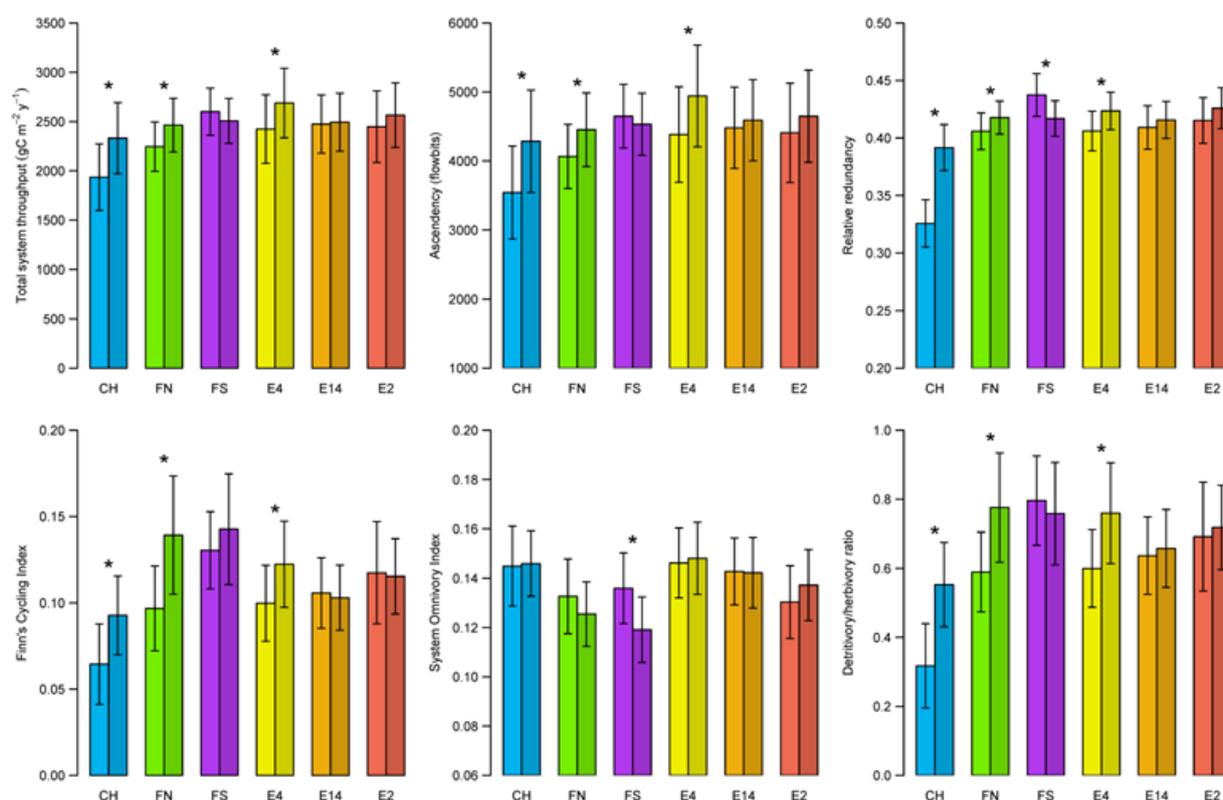


Figure 3.1 : Indices ENA des 6 boîtes spatiales, calculés avant (barre de gauche) et après (barre de droite) la construction de Port2000. Les barres d'erreur représentent les écarts-types des 200 000 simulations du LIM-MCMC. Le test statistique est basé sur le delta de Cliff (*). D'après Tecchio et al. 2016 et Le Guen et al., soumis.

Ces contradictions sont expliquées par différents phénomènes. Tout d'abord, l'écosystème est naturellement stressé, par les variations fortes de variables physico-chimiques. Il est donc possible de confondre « fonctionnement typique d'un estuaire » et « fonctionnement caractéristique d'un état de stress ». De ce point de vue, une forte valeur de recyclage (Finn Cycling Index ou FCI) ou de l'indice Détritivorie sur Herbivorie (D/H) est typique d'un fonctionnement normal estuarien.

Cette situation se comprend mieux, après avoir analysé les données sur la taxonomie des échantillons intégrés dans nos modèles. Il apparaît en effet clairement que la marinisation a amené un changement profond des espèces présentes, avec une remontée des espèces marines dans la zone estuarienne. La multitude des causes (marinisation, restauration, perte d'habitat intertidal suite à la construction) explique la difficulté à interpréter les ENA. L'effet de la marinisation s'observe dans la Figure 3.2 avec l'augmentation de la richesse spécifique dans l'estuaire entre les deux périodes étudiées. Ce changement de richesse spécifique est cependant à relativiser car les échantillons récents sont plus nombreux que les anciens.

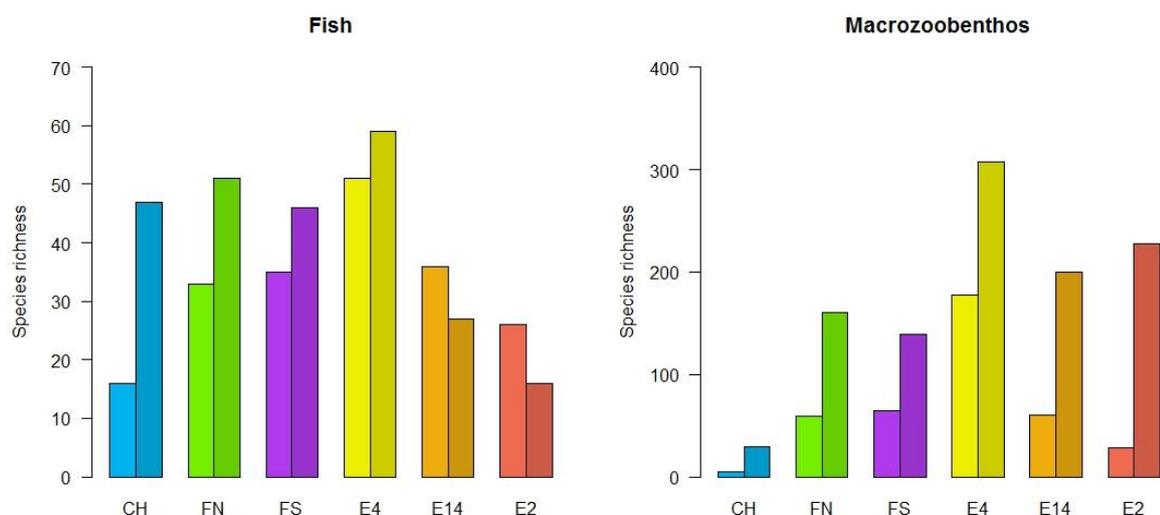


Figure 3.2 : Richesse taxonomique des poissons et du benthos dans les 6 boîtes spatiales avant (à gauche) et après (à droite) la construction de Port2000. D'après Le Guen et al., soumis

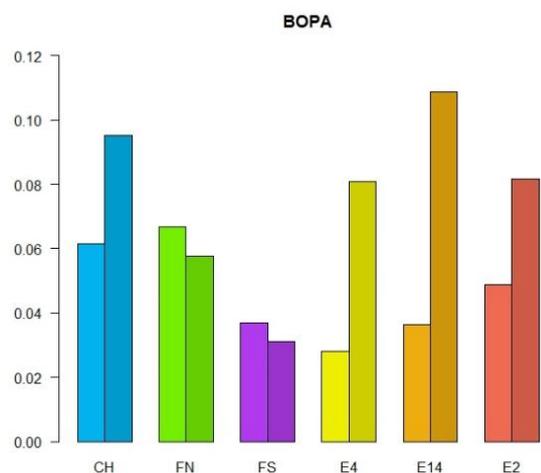


Figure 3.3 : Evolution de l'indice BO2A dans les 6 boîtes spatiales, au cours des 2 périodes (avant Port2000 à gauche, après à droite). Il faut changer l'intitulé BO2A et non BOPQ< D'après Le Guen et al., soumis

Toutes les valeurs de l'indice BO2A sont comprises entre 0,025 et 0,0125 indiquant que les six compartiments de la partie aval de l'estuaire de la seine peuvent être considérés en bon état écologique (good). La Fosse Sud montre peu d'évolution entre les deux périodes et est la

zone où l'état écologique se rapproche le plus de l'excellent état écologique ($< 0,025$). Il convient de noter une légère dégradation de l'état écologique du CH et des trois secteurs marins alors que la fosse nord présente les mêmes valeurs d'indices avant et après travaux. Contrairement au BO2A, la valeur d'ELFI augmente avec l'état écologique de la masse d'eau. Aussi, la figure 3.4 indique que l'état écologique de la Seine tel qu'il a été décrit dans cette application semble s'être amélioré au cours du temps passant de Médiocre à Mauvais.

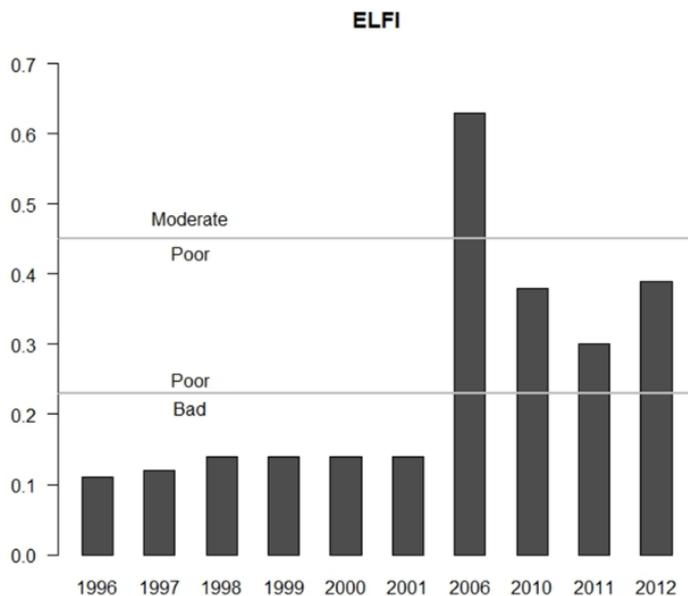


Figure 3.4 : Evolution annuelle sur la période étudiée de l'indice ELFI

4.4 Conclusion

L'un des objectifs de notre projet était d'identifier des indicateurs de santé "holistiques" qui permettraient d'évaluer l'état de santé de l'ensemble de l'écosystème, basés sur le fonctionnement du réseau trophique. Ils permettent aussi d'aller vers une meilleure compréhension de la dynamique de l'écosystème, par une modélisation de l'écosystème complémentaire des modèles hydro-sédimentaires. Les modèles développés caractérisent 6 boîtes spatiales et deux périodes avant et après la construction de Port2000. Les conclusions principales sont les suivantes :

- Importance de la zone d'embouchure dans la consommation des différents groupes trophiques.
- Les vasières sont très importantes pour la fonction de nourricerie estuarienne avec une production forte relativement à leur surface.
- La zone endiguée demeure une zone productive sur le plan écologique. Cette conclusion est en partie liée (1) au découpage spatial (la zone endiguée étant associée dans notre découpage à certaines zones intertidales présentes en 2^{ème} phase) et (2) au zooplancton (compartiment important dans le réseau trophique de l'estuaire notamment par les très fortes biomasses du copépode *Eurytemora affinis* en amont du bouchon vaseux).
- Le réseau trophique présente, après Port2000, un nombre plus important d'espèces tant pour la macrofaune benthique que pour l'ichtyofaune, ce qui est probablement lié



à une marinisation de l'estuaire. La dynamique est à l'avantage du benthos en termes de biomasse.

- A cette échelle, la capacité d'accueil pour les poissons ne semble pas atteinte : les proies sont en quantité suffisante par rapport au nombre de prédateurs. En particulier, il apparaît que l'abondance de proies benthiques a fortement augmenté entre les deux périodes alors que les biomasses de poissons sont restées stables (voire en en légère baisse).

Les différentes méthodes utilisées dans cette partie apportent des informations complémentaires et permettent de mieux comprendre non seulement la structure et le fonctionnement de l'écosystème estuarien de la Seine, mais aussi son état de santé écologique et son évolution. La zone étudiée est une zone de transition concernée aussi bien par les pressions d'origine naturelle (forte variation de salinité en particulier) que par les pressions anthropiques directes. L'utilisation des indices ENA pour caractériser les changements dans le fonctionnement des réseaux trophiques entre les deux périodes considérées n'aurait pas été suffisante pour distinguer les effets de la construction de Port2000 du processus de marinisation qui a eu lieu sur la même période. Les indices ENA permettent de caractériser l'évolution du fonctionnement du réseau trophique, mais leur association avec les indicateurs de biodiversité a rendu l'analyse plus robuste. Cette idée d'une approche multi-indicateurs avait été suggérée par Rombouts et al. (2013). Les indices ENA sont des exemples typiques « d'indicateurs de surveillance », que Shephard et al. (2015) ont proposés comme des indicateurs qui viendraient compléter les indicateurs opérationnels, par exemple, dans le contexte de la DCSMM. Ces indicateurs de surveillance permettent de caractériser les écosystèmes, dans les situations où (1) il n'est pas possible de définir des valeurs cibles, et/ou (2) le lien pression / effet n'est pas clairement établi (Shephard et al 2015). C'est exactement la situation dans laquelle se place notre étude.

D'autre part le projet TROPHISEINE, financé par le GPMH et mené en parallèle d'ANTROPOSEINE, a permis la mise en place d'un modèle dynamique du réseau trophique permettant d'estimer l'évolution des caractéristiques du fonctionnement de l'estuaire. La difficulté, pour déconvoluer les causes et les effets, reste forte du fait de la complexité des réactions du réseau trophique et la multiplicité des facteurs intervenants. La volonté de tester l'utilisation des indices de l'analyse des réseaux écologiques (ENA), considérés en milieu marin comme de potentiels indicateurs des effets du stress sur le fonctionnement des écosystèmes, se trouve aussi confrontée au fait que les estuaires sont des écosystèmes connaissant un fort stress naturel. Ce paradoxe des estuaires nous met ainsi face à la nécessité de revisiter les évolutions naturelles et sous pressions anthropiques des caractéristiques de fonctionnement de ces écosystèmes. Une possibilité pour aller plus loin serait de faire des expériences numériques où des simulations théoriques seraient réalisées en ne faisant varier qu'un seul facteur à la fois. Il importe, cependant, pour cela de commencer par améliorer le modèle selon un certain nombre de points. En particulier, les valeurs des biomasses des compartiments oiseaux, bactéries, méiofaune devraient être estimées dans l'estuaire de la Seine, les valeurs ayant été prises dans la bibliographie et appliquées en Seine. Par ailleurs, les modèles devront être revisités en intégrant les récents résultats sur la production primaire et sur la production benthique obtenus lors de SA5 (respectivement PROUESSE et BARBES).



5 Contribution des habitats estuariens à la productivité et au fonctionnement du réseau trophique de la Seine Aval : approche par modélisation Ecopath couplant les habitats.

5.1 Introduction

Les approches mises en œuvre dans les premières parties du ont essentiellement consisté à considérer les différents secteurs de l'estuaire comme autant de réseaux trophiques séparés. Ces travaux ont ainsi permis de comparer le fonctionnement trophique de différents secteurs de l'estuaire de Seine (Tecchio et al. 2015), de discuter des effets des changements globaux sur ces secteurs (Tecchio et al. 2016) et d'évaluer l'état écologique de ces différents secteurs au travers de différents type d'indicateurs (Le Guen et al. soumis). Ce quatrième volet de modélisation du projet s'inscrit dans la continuité de ces travaux. L'objectif est :

- D'évaluer les interactions entre les différents habitats et ainsi mieux mettre en évidence la contribution des différents secteurs de l'estuaire et des habitats qui les composent au fonctionnement trophique global de l'estuaire ;
- D'estimer le rôle de nourricerie de chaque habitat ;
- À partir de là, de discuter des effets, à l'échelle du réseau trophique, des modifications et des restaurations d'habitats qui ont eu lieu entre les deux périodes décrites.

Ainsi, à partir des données disponibles au GIP Seine Aval et des modèles déjà publiés (cf. ci-dessus), nous avons construit, pour chacune des périodes avant (1996-2002) et après (2005-2012) la construction de Port2000, un modèle global spatialisé du réseau trophique de l'estuaire en combinant au sein du même réseau trophique les différents compartiments écologiques correspondant aux différentes boîtes spatiales. Nous avons distingué les compartiments de bas niveaux trophiques, inféodés aux différents secteurs spatiaux, des prédateurs (oiseaux et poissons) considérés comme mobiles et pouvant s'alimenter dans les différentes boîtes spatiales (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Dans ce cadre, les contributions respectives des différentes boîtes spatiales à la consommation des prédateurs (et donc à leur production biologique) sont alors quantifiables.

Dans un second temps, les habitats intertidaux vs subtidaux associés à chaque secteur ont été décrits à partir des cartes disponibles au GIP Seine Aval.

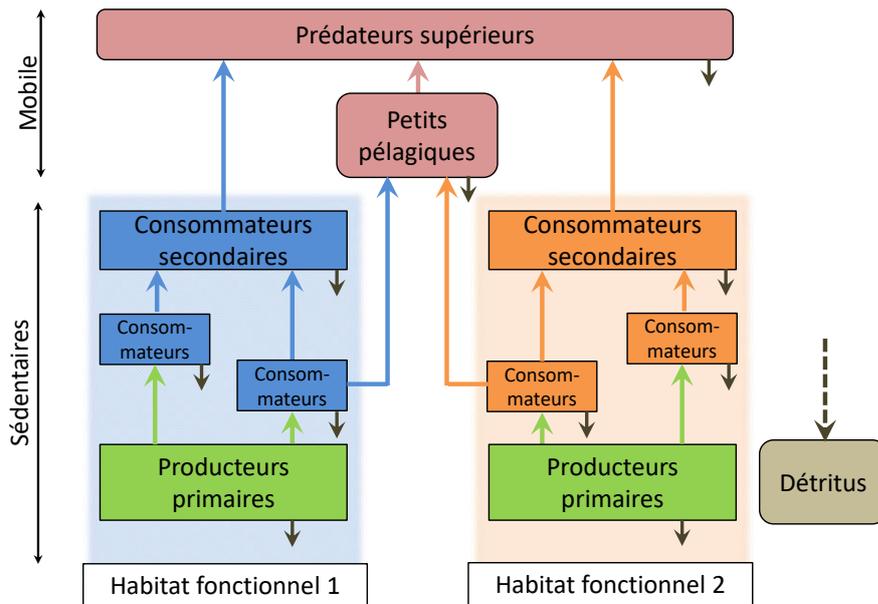


Figure 4.1. Schéma synoptique illustrant le patron de la structure spatiale implémentée dans le modèle Ecopath.

5.2 Matériel et méthode

5.2.1 Construction et structure du modèle

Les modèles utilisés ont été construits en suivant l'approche Ecopath. L'originalité de ce travail a été de construire un modèle semi-spatialisé en assignant les groupes de bas niveaux trophiques, sédentaires, à un compartiment spatial correspondant à un habitat particulier de l'estuaire (Figure 4.2.). Concernant les prédateurs supérieurs, plus mobiles, nous avons considéré qu'ils étaient susceptibles de se nourrir sur différents habitats. La matrice de régime alimentaire, permettant de modéliser les flux trophiques entre les groupes fonctionnels, est également spatialisée selon une hypothèse de densité dépendance des relations prédateurs-proies. Ainsi, nous avons considéré qu'un prédateur s'alimentait sur un habitat donné en fonction de la quantité de proies disponibles. Les modèles ont ainsi été construits avec 66 groupes fonctionnels, incluant 11 groupes de prédateurs supérieurs et des groupes sédentaires répartis dans 6 habitats distincts : l'embouchure (EMB), le chenal de navigation (CH) et les zones Nord et Sud séparés en habitats intertidaux (VN et VS) et subtidaux (FN et FS).

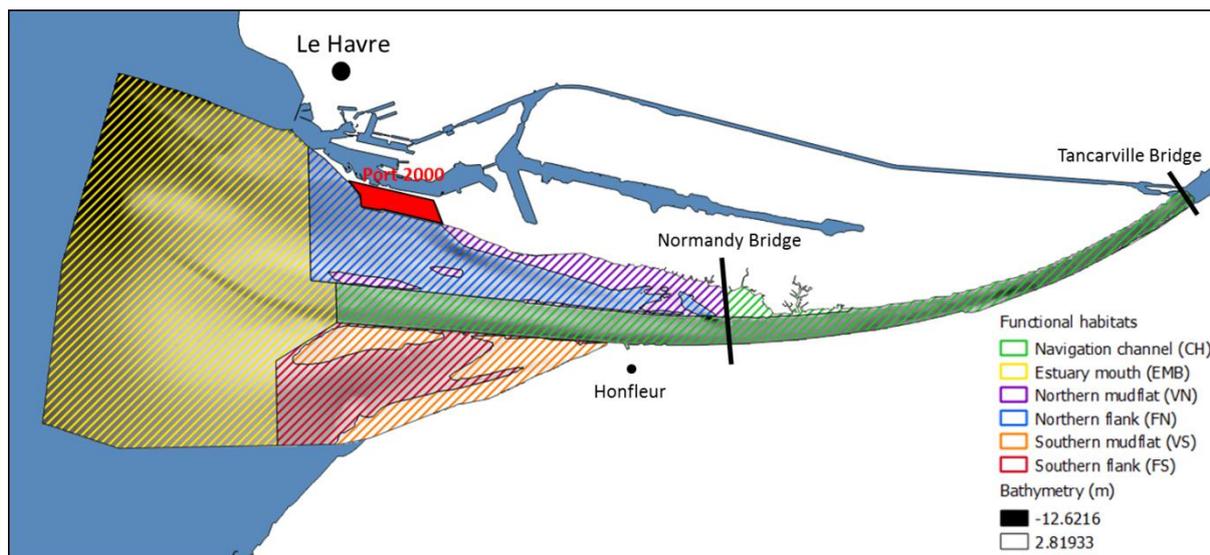


Figure 4.2. Carte des habitats utilisés pour la modélisation couplant les sources sédentaires par les prédateurs supérieurs (Master d’Alexandre Schickele, Lobry et al in prep).

5.2.2 Evaluation de la contribution des habitats

Chaque groupe fonctionnel de prédateurs supérieurs est dépendant des différents habitats en termes de consommation. La contribution de ces différents habitats au fonctionnement de l’estuaire a notamment été estimée par l’origine de la consommation des prédateurs supérieurs. Celle-ci a été calculée en prenant en compte les chaînes directes (proies) et indirectes (proies de proies). L’étude de la contribution nous a notamment permis d’estimer l’importance de chaque habitat en termes de fonction de nourricerie. En parallèle, nous avons analysé l’efficacité écotrophique (qui correspond, dans notre cas, à la part de la production d’un niveau trophique consommée par les niveaux trophiques supérieurs) moyenne par habitat afin de déterminer leur capacité à supporter la prédation.

5.2.3 Indicateurs de santé de l’écosystème

L’importance de chaque groupe fonctionnel et indirectement des différents habitats estuariens a également été estimée en analysant les impacts trophiques. La matrice des Impacts Trophiques Mixtes couplée à l’indice de Keystoneness nous a permis de déterminer les groupes trophiques ayant un rôle majeur dans l’écosystème. Cette analyse a été complétée par l’analyse de différents indices ENA afin de mieux caractériser le niveau de stress, le niveau d’activité et la maturité de l’estuaire de Seine dans sa globalité. Comme précédemment, ces indices ont notamment servi de point de comparaison entre les deux périodes considérées (avant et après Port2000). Ces indicateurs ont été calculés en utilisant la routine ENAtool afin de prendre en compte l’incertitude sur les données d’entrée dans la comparaison. Compte tenu des temps de calculs en jeu pour implémenter ENAtool sur le modèle spatialisé, une version « light » a été mobilisée en ne considérant que les secteurs et pas le détail des habitats intertidaux vs subtidaux.

5.3 Résultats et discussion

Les résultats montrent l'importance des communautés benthiques en termes de biomasses, de flux et d'impacts trophiques dans le système. Ces groupes fonctionnels sont les proies principales des prédateurs supérieurs mais sont également les principaux prédateurs des niveaux trophiques inférieurs, influençant fortement leurs habitats respectifs par un contrôle « top-down ». Concernant les prédateurs supérieurs, le merlan (*Merlangius merlangus*) ainsi que les oiseaux marins jouent un rôle structurant important dans l'écosystème. Concernant les différents habitats, les zones Nord et Sud ont une forte contribution à la consommation des prédateurs supérieurs relativement à leurs faibles surfaces (Figure 4.3). Ceci peut être interprété comme une forte attractivité de ces zones de nourriceries.

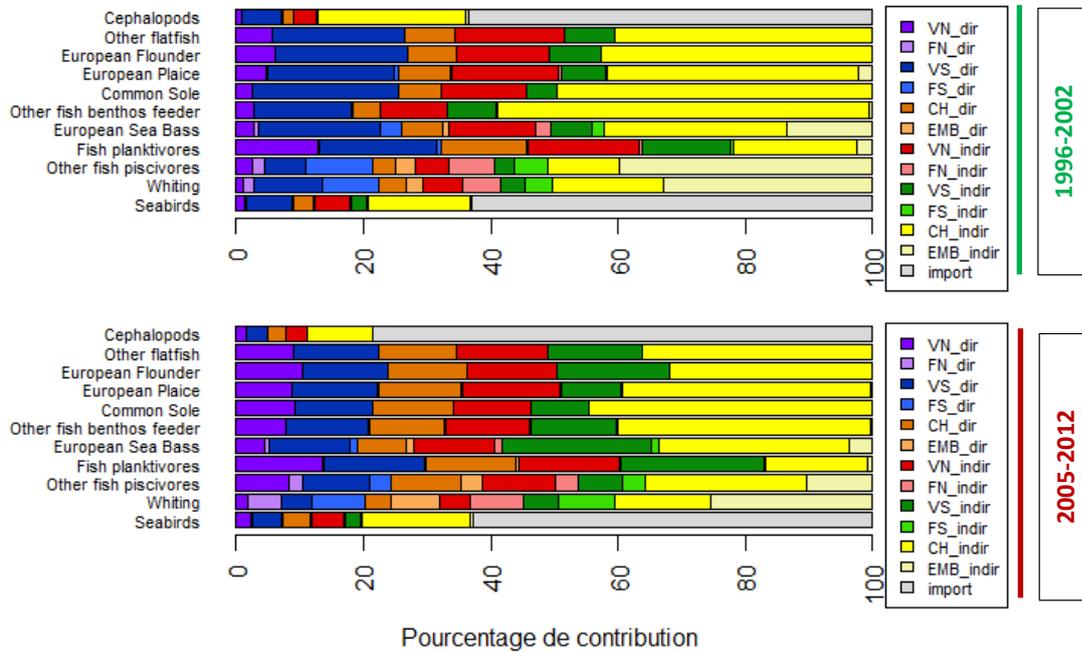
D'un point de vue temporel, ces modèles complètent les changements mis en évidence par les précédents modèles trophiques. La comparaison des modèles avant et après la construction de Port2000 montre notamment une forte décroissance de biomasse du suprabenthos alors que les biomasses benthiques ont augmentés. Ces changements de composition en termes de biomasses ont impacté les contributions de chaque habitat ainsi que les impacts trophiques des différents groupes. En effet, l'augmentation des biomasses benthiques a entraîné une hausse de la prédation au sein des différents habitats alors que l'abondance, et donc la prédation des groupes mobiles (prédateurs supérieurs), a diminué. Ceci a conforté l'importance des communautés benthiques, déjà soulignées auparavant dans l'estuaire de Seine (Dauvin & Desroy, 2005). La comparaison des deux modèles a également mis en évidence un report de prédation (et donc un changement de contribution des habitats) de l'embouchure vers le chenal de navigation ainsi que des domaines subtidaux vers les domaines intertidaux. Ceci reflète d'une part des changements de biomasses, d'autre part, comme précédemment, l'allocation des zones intertidales restaurées à la boîte CH et enfin, un possible décalage de l'estuaire hydrologique et écologique vers l'aval.

Enfin, les indicateurs ENA montrent une augmentation du recyclage et des flux de consommation et de respiration entre les deux périodes (Figure 4.4). Cela traduit la prédominance de la « chaîne » benthique dans la période récente. L'omnivorie a, quant à elle, diminué, en lien avec la diminution de la prédation (assez largement omnivore) par les prédateurs supérieurs. Ces deux résultats sont assez paradoxaux et comme précédemment ne permettent pas de relayer un diagnostic sur l'état de stress et de maturité du système.



Origine de la consommation des prédateurs supérieurs

(directe ou indirecte)



Origine de la consommation des prédateurs supérieurs

pondéré par la surface des zones (directe ou indirecte)

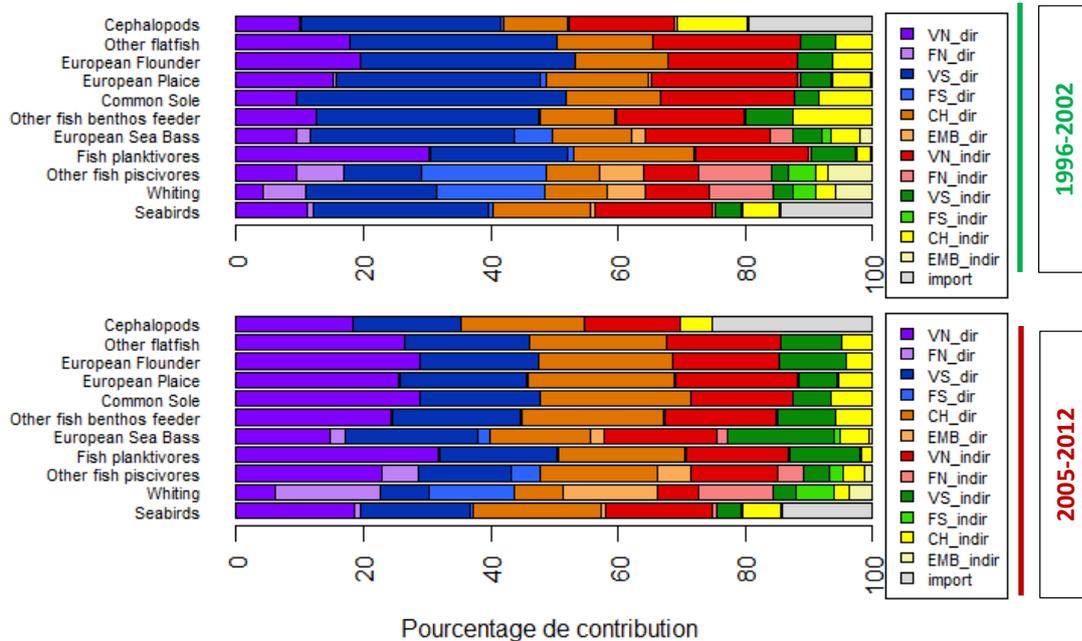


Figure 4.3. Contribution des habitats à la consommation des groupes mobiles. En haut, consommations brutes, directes et indirects, des prédateurs sur chacun des habitats ; en bas, pondérées par la surface des habitats.



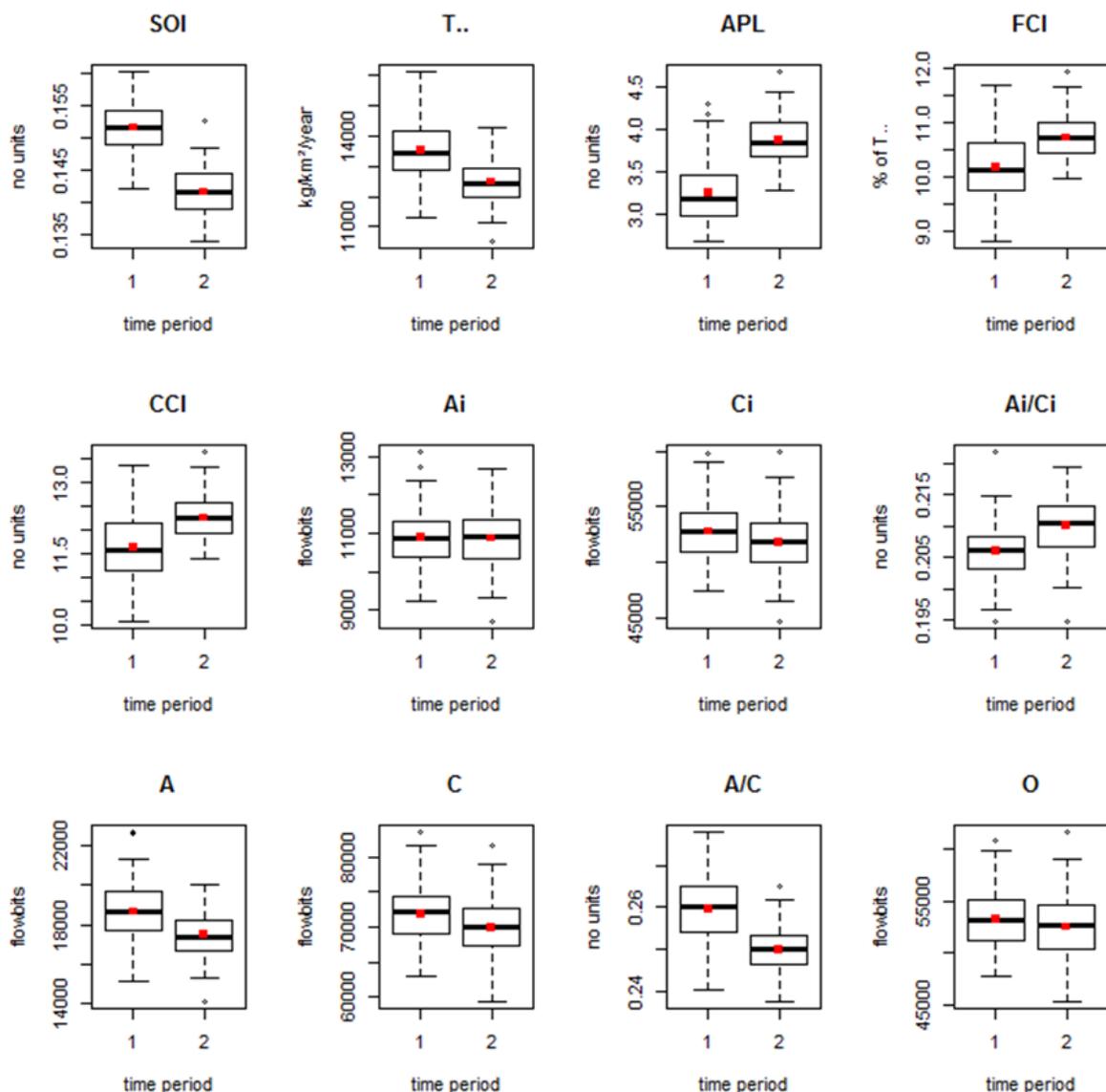


Figure 4.4. Comparaison des valeurs des indices ENA calculés pour les deux périodes (1 : 1996-2002 et 2 : 2005-2012). Le point rouge représente la valeur calculée via le modèle initial tandis que les boxplots représentent la distribution des valeurs possibles obtenues en prenant en compte l'incertitude sur les données d'entrée. SOI = omnivorie du systèmes, T.. = somme des flux, APL = longueur moyenne des chaînes trophiques, FCI = indice de recyclage de Finn (Finn 1980), CCI = indice FCI modifié (Allesina and Ulanowicz 2004), A = Ascendance, C = capacité de développement, Ai = Ascendance interne, Ci = capacité de développement interne, O est l'overhead soit la différence C - A.

5.4 Conclusion :

Cette partie du projet a permis de compléter les précédentes modélisations trophiques de l'estuaire de Seine en intégrant explicitement la dimension spatiale des habitats au réseau trophique estuarien. De plus, les modèles construits permettent une estimation de la



contribution relative des habitats à la production écologique des niveaux trophiques supérieurs des impacts dus aux aménagements liés à Port2000 et au changement de débit de la Seine. L'hypothèse de densité dépendance des relations prédateurs-proies a permis de modéliser le caractère opportuniste et l'adaptation des prédateurs à cet environnement changeant. Ainsi, les modèles ont montré un report de prédation vers les zones intertidales durant la deuxième période considérée y compris probablement vers la zone intertidale restaurée en amont du pont de Normandie, intégrée dans nos modèles à la boîte CH. De plus, les communautés benthiques ont été caractérisées comme jouant un rôle structurant important dans l'écosystème. De futures études des communautés ou une modélisation trophique plus large incluant la Baie de Seine permettraient notamment de replacer l'estuaire dans un continuum plus large et d'y inclure les activités de pêche et d'autres facteurs environnementaux.

Conclusion

Apports et limites des données et des modèles utilisés

Les données

Pour réaliser ce projet ANTROPOSEINE, nous avons pu bénéficier de l'accumulation de données acquises depuis le début du programme Seine-Aval mais aussi des suivis Port2000 et de ceux de la réserve Naturelle de l'Estuaire de la Seine. L'ensemble de ces données fait de l'estuaire de la Seine l'un des mieux documentés en France et en Europe avec, aujourd'hui, un recul temporel suffisamment significatif pour mener des réflexions sur l'impact des changements globaux à l'échelle de l'écosystème.

Cependant si les données sont très nombreuses sur le compartiment macrofaune, nombreuses sur les compartiments poissons et oiseaux (mais avec un manque sur les biomasses de ce compartiment), des compartiments de la base du réseau trophique manquent cruellement de valeurs pour la Seine. Seine-Aval 5 aura permis d'estimer la PP du compartiment pélagique longtemps négligée sur la base de la très forte turbidité de la partie aval de la Seine, mais pourtant productif. Ces nouvelles valeurs pourront être prise en compte par la suite au moins pour les trois zones CH, FS et FN. En dépit des nombreux travaux sur le zooplancton, il manque encore des valeurs de biomasses et surtout d'estimation de la production secondaire de ce compartiment fourrage. Enfin, aucune étude n'a été entreprise sur les biomasses du compartiment bactérien et seulement quelques valeurs éparses existent pour la méiofaune (zone intertidale). Un effort de connaissance sur la méiofaune subtidale mériterait d'être entrepris. Enfin, il serait judicieux que pendant une année, une évaluation des biomasses de l'ensemble des compartiments biologiques puisse être entreprise sur la base d'un suivi saisonnier.



On distingue couramment deux grandes familles de modèles trophiques : les modèles dynamiques et les modèles « topologiques ». Les modèles dynamiques permettent généralement de prendre explicitement en compte (1) la dynamique des populations modélisées et (2) le lien avec les principaux facteurs abiotiques. Dans cette famille de modèles on retrouve par exemple les modèles de Lotka-Volterra plus ou moins généralisés et les modèles dits NPZD. Ces modèles reposent sur l'implémentation et la résolution ou l'exploration numérique de systèmes d'équations différentielles. Cependant, s'ils permettent d'envisager la dynamique des interactions trophiques, l'implémentation d'un grand nombre de compartiment trophique rend rapidement leur mise en œuvre complexe voire impossible. A l'inverse, les modèles « topologiques » tels que les modèles LIM ou Ecopath, s'ils sont 'statiques', permettent de prendre en compte un plus grand nombre de compartiments trophiques dont les dynamiques se raisonnent à des échelles spatio-temporelles très différentes. Parmi les objectifs d'ANTROPOSEINE, il s'agissait de mettre en cohérence le plus grand nombre de données écologiques, parfois hétérogènes, sur les différents compartiments du réseau trophique. Pour cela, les modèles LIM et Ecopath se sont imposés.

Evidemment, leur principale limite est de fournir une description statique des interactions et des flux au sein du réseau trophique. Cela nous a conduits à modéliser des années « moyennes » représentatives des deux périodes choisies (1996-2002 et 2005-2012) ignorant et lissant ainsi les variabilités saisonnières et interannuelles. Ce faisant, nous avons représenté des réseaux fictifs qui parfois incluent dans un même réseau des compartiments, groupes ou espèces qui ne s'y croisent pas effectivement. Toutefois, cet artefact a été limité en n'incluant dans la matrice de régimes alimentaires que des interactions trophiques réelles ou réalistes. Ainsi, si le temps est bien « écrasé », la structure du réseau, les flux quantifiés et les propriétés décrites restent pertinentes.

En parallèle à ANTROPOSEINE, le projet TROPHISEINE a permis d'implémenter une première version dynamique du modèle trophique développé dans ANTROPOSEINE. Un modèle ECOSIM a ainsi été calibré à partir des mêmes données. Cette approche permet de considérer explicitement la variabilité interannuelle. Comme évoqué plus haut, les conclusions issues de cette approche confirment les résultats obtenus dans ANTROPOSEINE.

Il serait pertinent de poursuivre dans cette voie pour mieux détailler les évolutions au sein du réseau trophique, mieux appréhender les processus et mieux cerner l'évolution des propriétés écosystémiques décrites par les indices ENA (en parallèle des évolutions décrites par d'autres types d'indices : biodiversité, DCE...). De même, la possibilité d'une spatialisation explicite du modèle de réseau trophique via l'outil Ecospace de la suite EwE doit être sérieusement envisagée. Toutefois, elle se heurte encore à deux verrous importants : l'implémentation préalable d'un modèle Ecosim stabilisé (Ecospace est une version spatialisée d'Ecosim) et une définition suffisante des relations espèces-habitats dans l'estuaire (Ecospace peut reposer sur un couplage entre un modèle de niche dynamique et un modèle Ecosim) et des déplacements éventuels dans le milieu. Toutefois, ces difficultés sont aujourd'hui attaquées de front dans l'outil SIG-HF du GIPSA et dans différents projets SA5 (ex. MODHANOUR, ANACONDHA...) et laissent imaginer des applications possibles d'ECOSPACE à terme.



Synthèse des principaux résultats obtenus

Structure et fonctionnement du réseau trophique

Les modèles confirment que, comme c'est le cas pour d'autres grands écosystèmes estuariens (ex. Lobry et al. 2008), **le réseau trophique de l'estuaire de la Seine repose sur 2 sources principales de production : la production primaire et la mobilisation** de la matière organique, notamment par la boucle microbienne. Ces deux voies de transferts sont mobilisées différemment selon les secteurs de l'estuaire (Tecchio et al. 2015, 2016 ; M2 de Schickele) et aussi probablement selon les saisons. Leur complémentarité et la relative omnivorie des groupes intermédiaires du réseau trophique permettant de les coupler assure une certaine robustesse à la structure et au fonctionnement du réseau trophique (Rooney et al., 2006 ; Lobry et al. 2008).

La production biologique et les compartiments-clés varient eux-aussi en fonction des secteurs de l'estuaire. Pour autant, certains éléments émergent.

Les espèces-clé structurant le réseau trophique comprennent à la fois des espèces prédatrices (ex. oiseaux, merlan...) et des espèces intermédiaires. Cela suggère, d'une part, **un contrôle de type « top-down » sur la production biologique** (i.e. les prédateurs semblent contrôler la production des proies) et, d'autre part, que **la production benthique tient un rôle clé dans la consommation des prédateurs** (notamment des poissons). En effet, le méiobenthos et les prédateurs benthiques semblent avoir une influence forte sur les flux au sein du réseau estuarien.

La comparaison entre les deux périodes choisies nous permet, entre autre, de formuler une hypothèse sur les processus structurant la biodiversité et le fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire. En effet, il ressort de l'analyse des deux situations que **(1) la dynamique de l'ichtyofaune (et plus largement des prédateurs) est essentiellement contrôlée par l'environnement climatique et abiotique (dynamique hydro-morpho-sédimentaire, marinisation...) et (2) cette dynamique peut influencer la production biologique des maillons trophiques inférieurs via un contrôle « top-down ».**

Les résultats que nous avons obtenus suggèrent que la capacité d'accueil de l'estuaire pour les poissons n'est, globalement, pas limitante. Toutefois, cette conclusion vaut pour nos modèles « moyens » réalisés à l'échelle annuelle. Elle mériterait d'être discutée (voire réfutée) par des analyses à d'autres échelles temporelles et utilisant d'autres données. C'est ce que suggèrent les résultats du projet MODHANOUR et le projet CAPES.

Contribution des habitats

La grande originalité d'ANTROPOSEINE est de considérer explicitement la mosaïque spatiale de l'estuaire de la Seine comme un facteur structurant la structure et le fonctionnement de son réseau trophique. Pour cela, des modèles *ad hoc* ont été calibrés pour (1) comparer indépendamment la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques associés à différents secteurs de l'estuaire et (2) combiner ces différents réseaux dans un même modèle.

Parmi les résultats obtenus, il ressort différents points forts.

En premier lieu, comme cela était attendu, il ressort que **les différents secteurs de l'estuaire ne contribuent pas de façon équivalente à la production biologique** de l'estuaire et de son embouchure. La production biologique associée aux secteurs marins est



plus forte et diversifiée que celle de l'estuaire interne. Pour autant **la production des secteurs Nord et Sud est loin d'être négligeable**, notamment rapportée à leur surface. En particulier, ces secteurs (et singulièrement les habitats intertidaux) jouent un rôle de nourricerie efficace pour les poissons.

La production biologique et le fonctionnement des réseaux trophiques associés pour chacun des secteurs apparaissent très contraints par les pressions anthropiques que les secteurs subissent. Le secteur Sud est productif et apparaît écologiquement stable. Pour autant, la productivité du secteur Nord et du chenal, qui apparaissent comme les secteurs les plus perturbés par les pressions anthropiques, est loin d'être négligeable. Ceci suggère que le potentiel écologique des habitats du secteur Nord reste intéressant malgré les pressions associées. De même, le chenal (zone endiguée), malgré les contraintes hydrodynamiques et le dragage, possède un potentiel trophique important, en lien notamment avec la production zooplanctonique. Il faut toutefois noter que, bien que nos modèles reposent sur un volume important de données *in situ*, ils définissent essentiellement un potentiel et ne permettent pas de tenir compte du comportement réel des prédateurs ou de la productivité effective des proies. Pour autant les hypothèses proposées restent intéressantes à approfondir (notamment en lien avec les projets SA5 BARBES, PROUESSE et ZOOGLOBAL et les projets SA6 CAPES et PHARESEE).

Evolution temporelle

Une partie essentielle d'ANTROPOSEINE a aussi consisté à comparer le fonctionnement trophique de l'estuaire entre les périodes 1996-2002 et 2005-2012. L'approche que nous avons retenue n'a pas permis de déconvoluer explicitement les effets des pressions anthropiques liées à Port 2000 des effets environnementaux. Toutefois, quelques effets peuvent être mis en avant.

Comme évoqué ci-dessus, les effets environnementaux (marinisation) pourraient expliquer la dynamique des prédateurs. Ceux-ci pouvant, en cascade, influencer la production écologique des proies. Pourtant, les conclusions sont contrastées : à la marinisation est notamment associée une diversité en poissons plus forte et une surreprésentation des poissons marins dans l'estuaire interne tandis que l'abondance globale des prédateurs reste globalement stable (voire décroît) entre les deux périodes. En parallèle, la production benthique semble avoir augmenté. Nonobstant le paradoxe apparent entre marinisation et non augmentation de l'abondance de poissons, ces deux constats peuvent être, au moins partiellement, liés : la pression de prédation est plus lâche lors de la deuxième période permettant à la production benthique de se développer. Cela tend à confirmer notre hypothèse sur les processus structurant la biodiversité et le fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire mais ne permet pas d'approfondir la discussion sur l'effet de la construction de Port2000 et des mesures d'accompagnement associées sur la capacité d'accueil trophique des habitats estuariens pour les poissons.

En examinant en détails les résultats, il apparaît pourtant que ces facteurs ne sont pas sans effet. Lors de la deuxième période, nos résultats soulignent un report de la consommation des prédateurs vers (1) les zones intertidales et (2) la zone identifiée Chenal. Quoiqu'apparemment contradictoires, ces deux résultats peuvent apparaître cohérents si on considère qu'en effet, une partie des mesures de restauration des zones intertidales (en amont du pont de Normandie) associées à la construction de Port 2000 ont arbitrairement été affecté au Chenal dans le découpage spatial. Dans ce contexte, on peut noter qu'elles ont eu un impact significatif sur le fonctionnement du réseau trophique sans que, compte tenu des



situations observées, il soit possible de discuter de leur effet éventuel sur la capacité trophique du milieu. Ces aspects nécessitent d'être mieux pris en compte, notamment, dans un premier temps, en retravaillant le découpage spatial pour mieux faire apparaître ces secteurs restaurés.

Ceci étant, les résultats les plus notables, et aussi les plus discutables, concernant l'évolution temporelle du réseau trophique sont observables sur les indices ENA.

Diagnostic sur l'état de santé

Afin de caractériser et synthétiser les propriétés fonctionnelles du réseau trophique, la théorie ENA a été mobilisée. L'application du cadre théorique d'interprétation des indices ENA aux écosystèmes estuariens est loin d'être évidente et reste un enjeu scientifique.

En effet, les estuaires sont des systèmes géologiques relativement jeunes et éphémères puisqu'à terme, si le taux d'accumulation sédimentaire et le niveau de la mer demeurent constants, ils finissent par se combler. L'estuaire devient alors delta ou trait de côte. Dans ce contexte, le cadre conceptuel de la maturation des écosystèmes perd de sa consistance. En tout cas, les propriétés des estuaires doivent être regardées à l'aune de leur « jeunesse ». En plus d'être géologiquement jeunes, les estuaires sont singulièrement dynamiques et fluctuants. On pourrait ainsi supposer que **la variabilité hydrodynamique qui maintient l'estuaire dans un état de non-climax empêchant l'établissement d'un système « mature » et « stable ».** Paradoxalement cela pourrait être l'origine d'une forme de résilience de l'écosystème face aux perturbations naturelles voire anthropiques, le recyclage et l'omnivorie jouant un rôle tampon face aux perturbations. Le statut de l'omnivorie est d'ailleurs lui-même assez paradoxal en estuaire. En effet, bien que cela soit discuté dans plusieurs travaux, l'opportunité des poissons, notamment, semble une propriété indiscutable des écosystèmes estuariens. Or, naturellement, cela devrait conduire à des omnivories globales naturellement élevées. Pourtant, elles sont contrastées selon les systèmes et les degrés de stress.

Dans le cas de la Seine, comme dans celui de la Gironde (thèse de Xavier Chevillot, 2016), la vision offerte par les indices ENA est assez contrastée. Alors que dans les deux cas, on s'attend à une dégradation du fonctionnement (augmentation du stress), on constate certains décalages entre l'évolution des indices ENA et la tendance attendue. C'est particulièrement vrai pour le niveau d'activité du système (TST), l'omnivorie (OI), le recyclage (FCI) ou l'Ascendance relative (A_i/C_i et A/C). Plus globalement, l'exploration des séries chronologiques d'indices écologiques sur de longues périodes de temps et dans des situations environnementales et anthropiques contrastées devrait nous renseigner sur les capacités de stabilité, de résistance et de résilience de ces écosystèmes estuariens. Pourtant, elle est essentiellement basée sur des concepts de stabilité et sur la théorie de la maturité des écosystèmes qui semble (1) à la dynamique des écosystèmes estuariens et (2) à l'étude de l'impact des changements globaux dans le cadre de ces écosystèmes particulier et en lien avec l'Estuarine Quality Paradox.

Si la pertinence de l'analyse des réseaux écologiques et des indices ENA pour décrire le fonctionnement écologique des écosystèmes n'est pas remise en cause, leur interprétation peut donc être singulière dans le cadre des écosystèmes estuariens et ne doit pas s'inscrire dans le cadre strict de la théorie de la maturité mais dans un autre cadre qui reste assez largement à construire.



Bilan sur les aspects opérationnels

Clairement, l'approche proposée dans ANTROPOSEINE n'avait pas vocation à proposer ou discuter de mesures opérationnelles de gestion et/ou de restauration. Toutefois, l'objectif était, à partir des résultats obtenus sur le fonctionnement global du réseau trophiques de discuter d'enjeux opérationnels.

A ce stade, cette partie restera une grande frustration de ce travail. Et ce, pour deux raisons essentielles.

D'une part, l'évolution concomitante du contexte hydrologique et des pressions anthropiques directes entre les deux périodes que nous avons comparées a engendré des effets confondants qu'il n'a pas été possible de complètement déconvoluer. Dans ce contexte, nous n'avons pas pu mettre en évidence les effets directs de la construction de Port 2000 et des mesures associées sur la capacité d'accueil trophique du milieu et donc, en miroir, nous n'avons pas pu mettre en évidence l'effet potentiel de mesures de restauration. Toutefois, il apparaît que :

- Si les facteurs climatiques et environnementaux jouent un rôle majeur dans la dynamique de l'ichtyofaune dans l'estuaire, la production benthique (voire zooplanctonique) reste un facteur clé du fonctionnement trophique.
- De même, les habitats intertidaux des zones Nord et Sud jouent un rôle important de nourricerie pour les oiseaux et les poissons. Bien que fortement stressé, le potentiel trophique de la zone Nord n'est pas négligeable.
- Ces zones au fort potentiel trophique définissent la capacité d'accueil trophique de l'estuaire pour les prédateurs. Ce potentiel est à préserver dans un contexte de marinisation généralisée des estuaires du littoral européen. En effet, dans ce contexte, et bien que cela ne se soit pas traduit dans les données analysées, on peut attendre un accroissement des abondances de poissons marins dans l'estuaire.
- A ce titre, il apparaît, en première approximation, que les mesures de restauration d'habitats intertidaux associées à la construction de Port 2000 ont un effet significatif sur le fonctionnement du réseau trophique.
- Dans un contexte plus global, même si leur interprétation en termes de stabilité et de maturité reste à approfondir, les indices ENA apparaissent comme de bons candidats pour devenir des indicateurs de surveillance holistiques des milieux côtiers et estuariens. Ils sont d'autant plus pertinents qu'ils sont associés à d'autres indicateurs (biodiversité, état écologique) qui apportent des informations complémentaires sur les processus et dynamiques à l'œuvre.

D'autre part, nous avons envisagé, en lien avec les outils innovants que nous avons développés dans ANTROPOSEINE, de construire une analyse de sensibilité/incertitude afin de mettre en avant les processus les plus structurants et les manques de connaissance les plus limitants dans notre compréhension de ces processus. Cependant, la complexité des modèles que nous avons calibrés et les temps de calculs associés notamment à la routine ENAtool ne nous ont pas permis d'approfondir cette phase. L'utilisation accrue d'ENAtool dans les approches Ecopath ainsi qu'une optimisation en cours du code informatique devrait nous permettre d'envisager ce type d'approche prochainement.

Il ressort toutefois que parmi les compartiments les moins bien connus et documentés, la méiofaune joue un rôle essentiel dans le fonctionnement du réseau trophique ce qui devrait inciter à approfondir les recherches sur cette communauté.



BIBLIOGRAPHIE

Allesina, S., & Ulanowicz, R. E., 2004. Cycling in ecological networks: Finn's index revisited. *Computational biology and chemistry*, 28(3), 227-233.

Baeta, A., Niquil, N., Marques, J.C. & Patricio, J., 2011. Modelling the effects of eutrophication, mitigation measures and an extreme flood event on estuarine benthic food webs. *Ecological Modelling* 222: 1209-1221.

Baffreau, A., Chouquet, B., Dancié, C., Duhamel, S., Foveau, F., Hacquebart, P., Navon, M., Pezy, J.P., Poisson, A., Marmin, S., Dauvin, J.C., 2017. Mapping benthic communities: an indispensable tool for the preservation and the management of the Bay of Seine eco-socio-system. *Regional Studies of Marine Sciences* 9, 162-173.

Chevillot, X., 2016. Réponses fonctionnelles des écosystèmes estuariens dans le contexte du changement global : le cas du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde. Thèse de doctorat Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés de l'Université de Bordeaux.

Christensen, V. & Pauly, D., 1992. ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61: 169-185.

Christensen, V., 1995. Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Modelling* 77: 3-32.

Christian, R.R., Baird, D., Luczkovich, J., Johnson, J.C., Scharler, U.M. & Ulanowicz, R.E., 2005. Role of network analysis in comparative ecosystem ecology of estuaries. In: Belgrano, A., Scharler, U.M., Dunne, J.A. & Ulanowicz, R.E. (Eds), *Aquatic Food Webs: an Ecosystem Approach*. Oxford University Press, pp. 25-40.

Costanza, R., D'arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & Van Den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.

Dauvin, J. C., & Desroy, N., 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia*, 540(1), 13-27.

Dauvin, J. C., & Ruellet, T., 2009. The estuarine quality paradox: is it possible to define an ecological quality status for specific modified and naturally stressed estuarine ecosystems?. *Marine Pollution Bulletin*, 59(1), 38-47.

Dauvin, J.-C., 2007. Paradox of estuarine quality: Benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin* 55: 271-281.

Delpech, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boët, P., Girardin, M. & Lepage, M., 2010. Development of a fish-based index to assess the ecological quality of transitional waters: The case of French estuaries. *Marine Pollution Bulletin* 60: 908-918.

Dunne, J. A., 2006. The network structure of food webs. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*, 27-86.

Dunne, J. A., Brose, U., Williams, R. J., & Martinez, N. D., 2005. Modeling food-web dynamics: complexity-stability implications. *Aquatic Food Webs: An Ecosystem Approach*, 117-129.



Dunne, J.A., R.J. Williams, and N.D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558-567

E.U., 2005. Proposal for a Directive of the European Parliament and of the Council, establishing a Framework for Community Action in the field of Marine Environmental Policy. COM (2005), 505 final, SEC (2005), 1290, Brussels, 31 pp.

Elliott, M. & Quintino, V., 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin* 54: 640-645.

Fath, B. D., Scharler, U. M., Ulanowicz, R. E., & Hannon, B., 2007. Ecological network analysis: network construction. *ecological modelling*, 208(1), 49-55.

Finn, J.T., 1980. Flow analysis of models of the Hubbard Brook ecosystem. *Ecology* 61: 562-571.

Guesnet, V., Lassalle, G., Chaalali, A., Kearney, K., Saint-Béat, B., Karimi, B., Grami, B., Tecchio, S., Niquil, N. & Lobry, J., 2015. Incorporating food-web parameter uncertainty into Ecopath-derived ecological network indicators. *Ecological Modelling* 313: 29-40.

Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'agrosa, C., ... & Fujita, R., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865), 948-952.

Hénocque, Y. & Denis, J. (Eds), 2001. Guide Méthodologique : Des outils et des hommes pour une gestion intégrée des zones côtières. *Manuels and guides*, 42. Commission océanographique intergouvernementale de l'UNESCO, Paris, 65 pp.

Heymans, J.J., Coll, M., Link, J.S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C. & Christensen, V., 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*.

Hillebrand, H. & Matthiessen, B., 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12: 1405-1419.

Hoegh-Guldberg, O. & Bruno, J.F., 2010. The impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328: 1523-1528.

Kones, J.K., Soetaert, K., Van Oevelen, D. & Owino, J.O., 2009. Are network indices robust indicators of food web functioning? A Monte Carlo approach. *Ecological Modelling* 220: 370-382.

Latham, L.G., 2006. Network flow analysis algorithms. *Ecol. Model.* 192, 586–600.

Libralato, S., Christensen, V. & Pauly, D., 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling* 195: 153-171.

Lobry J., 2016. Biodiversité et fonctionnement écologique dans les écosystèmes estuariens. Vers des indicateurs fonctionnels des changements globaux. Mémoire d'HDR de l'Université de Bordeaux, spécialité 'Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés', 62p.

Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B. & Rochard, E., 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series* 358: 13-25.

Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B. & Rochard, E., 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series* 358: 13-25.



Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. (Eds), 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, New York, 312 pp.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A., 2001. Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.

Mccann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.

McLusky, D. S., & Elliott, M., 2004. The estuarine ecosystem: ecology, threats and management. Oxford University Press on Demand.

Niquil N, Baeta A, Marques JC, Chaalali A, Lobry J, Patrício J, 2014b. Reaction of an estuarine food web to disturbance: Lindeman's perspective. *Mar Ecol Prog Ser* 512: 141-154.

Niquil N, Le Loc'h F, Tecchio S, Chaalali A, Vouriot P, Mialet B, Fizzala X, Féral JP, Lamare S, Dauvin J-C, Safi G, 2014a. Ongoing research on ecosystem health indicators of food webs in the MSFD context. In: Evariste E, Dauvin JC, Claquin P, Auber A, Winder A, Thenail B, Fletcher S, Robin J-P (eds) Trans-Channel forum proceedings "Science and governance of the Channel marine ecosystem", INTERREG IV A programme, Université de Caen Basse-Normandie, Caen, France, p 14-15

Niquil, N., Chaumillon, E., Johnson, G.A., Bertin, X., Grami, B., David, V., Bacher, C., Asmus, H., Baird, D. & Asmus, R., 2012. The effect of physical drivers on ecosystem indices derived from ecological network analysis: Comparison across estuarine ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 108: 132-143.

Niquil, N., Saint-Béat, B., Johnson, G.A., Soetaert, K., Van Oevelen, D., Bacher, C. & Vézina, A.F., 2011. Inverse modelling in modern ecology and application to coastal ecosystems. In: Wolansky, E., Mclusky, D.S. (Ed.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Academic Press, Waltham, USA, pp. 115-133.

Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.

Patricio, J., Ulanowicz, R., Pardal, M.A. & Marques, J.C., 2004. Ascendency as an ecological indicator: a case study of estuarine pulse eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60: 23-35.

Pezy, J.P., Baffreau, A., Dauvin, J.C., 2017. What are the factors driving long-term changes of the suprabenthos in the Seine estuary? *Marine Pollution Bulletin*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.008>

Rombouts, I., Beaugrand, G., Fizzala, X., Gaill, F., Greenstreet, S.P.R., Lamare, S., Le Loc'h, F., Mcquatters-Gollop, A., Mialet, B., Niquil, N., Percelay, J., Renaud, F., Rossberg, A.G. & Féral, J.P., 2013b. Food web indicators under the Marine Strategy Framework Directive: From complexity to simplicity? *Ecological Indicators* 29: 246-254.

Rooney, N. & Mccann, K.S., 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 40-46.

Rooney, N., Mccann, K., Gellner, G. & Moore, J.C., 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442: 265-269.

Rybczyk, H. & Elkaim, B., 2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 775-791.



Saint-Béat B., Vézina A.F., Asmus R., Asmus H., Niquil N., 2013. The mean function provides robustness to linear inverse modelling flow estimation in food webs: A comparison of functions derived from statistics and ecological theories. *Ecological Modelling* 258: 53-64

Saint-Béat, B., Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., Bacher, C., Pacella, S.R., Johnson, G.A., David, V., Vézina, A.F. & Niquil, N., 2015. Trophic networks: How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? A review. *Ecological Indicators* 52: 458-471.

Shephard, S., Greenstreet, S. P., Piet, G. J., Rindorf, A., & Dickey-Collas, M., 2015. Surveillance indicators and their use in implementation of the Marine Strategy Framework Directive. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 72(8), 2269-2277.

Tecchio S, Chaalali A, Raoux A, Tous Rius A, Lequesne J, Girardin, V., Lassalle G, Cachera M, Riou P, Lobry J, Dauvin JC, Niquil N (2016). Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: The case of the Seine estuary. *Ecological Indicators*, 61, 833-845.

Tecchio S, Tous Rius A, Dauvin J-C, Lobry J, Lassalle G, Morin J, Bacq N, Cachera M, Chaalali A, Villanueva MC, Niquil N (2015) The mosaic of habitats of the Seine estuary: Insights from food-web modelling and network analysis. *Ecological Modelling* 312: 91-101

Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladyz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., Rantala, H., Romanuk, T.N., Stouffer, D.B. & Tylianakis, J.M., 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 689-697.

Ulanowicz, R.E., 1980. An hypothesis on the development of natural communities. *Journal of Theoretical Biology* 85: 223-245.

Ulanowicz, R.E., 1986. *Growth and Development: Ecosystems Phenomenology*. Springer-Verlag, New York, 203 pp.

Ulanowicz, R.E., 1995. Trophic flows as indicators of ecosystem stress. In: Polis, G.A. & Winemiller, K.O. (Eds), *Food webs: Integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, NY, pp. 358-368.

Ulanowicz, R.E., 2003. Some steps toward a central theory of ecosystem dynamics. *Computational Biology and Chemistry* 27: 523-530.

Ulanowicz, R.E., 2004. Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry* 28: 321-339.

Van den Meersche, K., Soetaert, K., Van Oevelen, D., 2009. `xsample ()`: an R function for sampling linear inverse problems. *Journal of Statistical Software*, 30(Code Snippet 1).

Vezina, A.F. & Platt, T., 1988. Food web dynamics in the ocean. I. Best estimates of flow networks using inverse methods. *Marine Ecology Progress Series* 42: 269-287.

Villasante, S., Arreguín-Sánchez, F., Heymans, J.J., Libralato, S., Piroddi, C., Christensen, V. & Coll, M., 2016. Modelling marine ecosystems using the Ecopath with Ecosim food web approach: New insights to address complex dynamics after 30 years of developments. *Ecological Modelling* 331: 1-4.

WG-ICES FoodWeb. 2014. Report of the Workshop to develop recommendations for potentially useful Food Web Indicators (WKFooWI), 31 March–3 April 2014, ICES Headquarters, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2014/ACOM:48. 75pp



Winemiller, K.O., 1995. Aspects structurels et fonctionnels de la biodiversité des peuplements de poissons Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture 337/338/339: 23-45.



ANNEXES

Niquil N. (coord.), 2018 Projet ANTROPOSEINE : ANalyse de la structure TROPhique et cONtribution des habitats de l'estuaire de la SEINE. Annexes du rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 39 p.

1. Article Niquil et al 2014

Niquil, N., Baeta, A., Marques, J. C., Chaalali, A., Lobry, J., & Patrício, J. (2014). Reaction of an estuarine food web to disturbance: Lindeman's perspective. *Mar Ecol Prog Ser*, 512, 141-154

2. Article Guesnet et al 2015

Guesnet V, Lassalle G, Chaalali A, Kearney K, Saint-Béat B, Karimi B, Grami B, Tecchio S, Niquil N, Lobry J (2015) Incorporating food-web parameter uncertainty into Ecopath-derived ecological network indicators. *Ecological Modelling* 313:29-40

3. Article Tecchio et al 2015

Tecchio S, Tous Rius A, Dauvin J-C, Lobry J, Lassalle G, Morin J, Bacq N, Cachera M, Chaalali A, Villanueva MC, Niquil N (2015) The mosaic of habitats of the Seine estuary: Insights from food-web modelling and network analysis. *Ecological Modelling* 312: 91-101

4. Article Tecchio et al 2016

Tecchio S, Chaalali A, Raoux A, Tous Rius A, Lequesne J, Girardin, V., Lassalle G, Cachera M, Riou P, Lobry J, Dauvin JC, Niquil N (2016). Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: The case of the Seine estuary. *Ecological Indicators*, 61, 833-845.



POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

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

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

Niquil N. (coord.), Tecchio S., Dauvin J.C., Lassalle G., Lobry J., 2018. Projet ANTROPOSEINE : ANalyse de la structure TROPhique et cONtribution des habitats de l'estuaire de la SEINE. Rapport de recherche du programme Seine-Aval 5, 46 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 :

