



PROJET SPORES

Synthèse sur les nutriments et la production primaire dans l'estuaire de la Seine

Septembre 2020

Jérôme MORELLE

PROJET SPORES : SYNTHÈSE SUR LES NUTRIMENTS ET LA PRODUCTION PRIMAIRE DANS L'ESTUAIRE DE LA SEINE

Ce rapport restitue le travail réalisé dans le cadre du projet SPORES (Synthèse sur les nutriments et la production primaire dans l'estuaire de la Seine). Il constitue le diagnostic des fonctions biogéochimiques mené pour le volet scientifique du projet REPERE (Diagnostic et orientations pour la restauration de la fonctionnalité écologique de la Seine).

Auteurs :

Jérôme MORELLE¹

Contribution et relecture :

Pascal CLAQUIN², Cédric FISSON¹, Manuel MUNTONI¹, Nicolas BACQ¹

¹ Groupement d'Intérêt Public Seine-Aval

² Université de Caen-Normandie – Laboratoire BOREA

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

Morelle J., 2020. **Projet SPORES : Synthèse sur les nutriments et la production primaire dans l'estuaire de la Seine**. Rapport d'étude réalisé par le GIP Seine-Aval, 84p.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	7
A- LES APPORTS DU BASSIN VERSANT A L'ESTUAIRE DE LA SEINE	8
Encart 01 - L'approche par modélisation	9
1 Les apports en phosphore	11
2 Les apports en azote	14
3 Les concentrations en oxygène	17
4 La biomasse chlorophyllienne	18
5 Les apports en silicium	19
6 La matière organique	21
7 Les rapports stœchiométriques	21
Encart 02 - Comparatif aux seuils DCE pour évaluer l'état physico-chimique de la Seine	24
B- LES DYNAMIQUES DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES ET DE LA PRODUCTION PRIMAIRE DANS L'ESTUAIRE DE LA SEINE	25
1 L'estuaire fluvial	26
1.1 Les sels nutritifs	26
1.1.1 Le phosphore	26
1.1.2 L'ammonium	27
1.1.3 Les nitrites	27
1.1.4 Les nitrates	28
1.1.5 Le silicium	29
1.2 La biomasse, la production primaire et l'oxygène	30
1.2.1 La colonne d'eau	30
1.2.2 Les zones humides	32
1.3 La matière organique et l'activité bactérienne	34
2 Le bouchon vaseux	35
2.1 Les sels nutritifs	36
2.1.1 Le phosphore	36
2.1.2 L'azote	36
2.2 La biomasse et la productivité primaire	36
2.3 L'oxygène	37
2.4 La matière organique	37
2.5 L'activité bactérienne	38
3 L'estuaire aval	39
3.1 La colonne d'eau	39
3.1.1 Les sels nutritifs et l'oxygène	39
3.1.2 La biomasse et la production primaire.	41
3.2 Les zones intertidales	42
3.2.1 Le phosphore	42

3.2.2	L'azote et le silicium	43
3.2.3	La matière organique	43
3.2.4	La biomasse et la production primaire.	44
3.3	Les zones humides	45
3.3.1	Les sels nutritifs	45
3.3.2	La matière organique.	47
3.3.3	La biomasse et la production primaire	47
Encart 03 - Les zones humides de l'estuaire de la Seine		50
C- LES APPORTS DE L'ESTUAIRE A LA BAIE DE SEINE		52
1	L'eutrophisation de la zone côtière	52
1.1	Définition	52
1.2	De l'estuaire à la baie de Seine	53
1.2.1	Les sels nutritifs	53
1.2.2	La biomasse et la production primaire	55
2	Les efflorescences toxiques	57
2.1	Cas de la baie de Seine	57
Encart 04 - Les impacts du dérèglement climatique		59
CONCLUSION		61
ANNEXE : EQUILIBRE DES ECOSYSTEMES ESTUARIENS ET FRAGILISATION PAR L'ACTION ANTHROPIQUE		64
1	L'homéostasie des écosystèmes	64
2	Les cycles du carbone et de l'oxygène et flux d'énergie dans la biosphère	65
2.1	La photosynthèse	66
2.2	La respiration	67
2.3	Les cycles biogéochimiques naturels	68
2.3.1	Le cycle naturel du phosphore.	68
2.3.2	Le cycle naturel de l'azote.	69
2.3.3	Le cycle naturel du silicium.	70
2.3.4	Le cycle des métaux	71
2.4	L'influence de l'anthroposphère	71
2.4.1	La cascade de l'azote	72
2.4.2	La cascade du phosphore	73
2.4.3	La dissémination des métaux	73
2.5	L'importance des zones estuariennes	73
LISTE DES ABREVIATIONS		76
BIBLIOGRAPHIE		77

TABLES DES ILLUSTRATIONS

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : L'estuaire de la Seine est limité en aval par la baie de Seine orientale et en amont par le barrage de Poses qui met fin à l'influence de la marée sur le fleuve.	8
Figure 2 : Distribution spatiale des concentrations en nitrate dans les cours d'eau du bassin de la Seine, pour différents scénarios.	10
Figure 3 : Variation des concentrations en ions orthophosphates (PO_4^{3-} ; $\text{mgP-PO}_4^{3-}/\text{L}$) mesurées dans la Seine à Poses pour la période de 1971 à 2018. Le lancement du traitement des phosphores (2000) à la STEP SAV et l'interdiction des tripolyphosphates dans les lessives (2007) sont symbolisés par les flèches rouges.	12
Figure 4 : Variation saisonnière de la concentration en orthophosphates (PO_4^{3-} ; $\text{mgP-PO}_4/\text{L}$) et du flux ($\text{tP-PO}_4/\text{j}$) dans la Seine à Poses pour la période 2007-2018.	13
Figure 5 : Variation du flux annuel moyen d'orthophosphates (tPO_4/an) transitant en Seine à Poses depuis 1970.	14
Figure 6 : Variation des concentrations en ammonium (NH_4 ; $\text{mgN-NH}_4/\text{L}$; haut) et en nitrites (NO_2 ; $\text{mgN-NO}_2/\text{L}$; bas) mesurées dans la Seine à Poses depuis 1970. Le lancement du traitement de l'azote (2007) à la STEP SAV est symbolisé par les flèches rouges.	15
Figure 7 : Variation des concentrations en nitrates (NO_3 ; $\text{mgN-NO}_3/\text{L}$) mesurées dans la Seine à Poses.	15
Figure 8 : Variation du flux annuel moyen en azote inorganique dissous (tN/an) transitant dans la Seine à Poses depuis 1970.	16
Figure 9 : Variation des concentrations en dioxygène (O_2 ; mg/L) dans la Seine à Poses pour la période de 1955 à 2018.	17
Figure 10 : Variation annuelle des concentrations en oxygène (mgO_2/L) mesurées dans la Seine à Poses pour la période 2007-2018.	18
Figure 11 : Variation des concentrations en chlorophylle a ($\mu\text{g/L}$) dans la Seine à Poses depuis 1981. Le lancement du traitement de l'azote (2007) à la station d'Achères est symbolisé par la flèche rouge.	18
Figure 12 : Variation des concentrations en silicium ($\text{mgSi- SiO}_2/\text{L}$) dans la Seine à Poses depuis 1975.	20
Figure 13 : Dynamique saisonnière moyenne depuis 1975 des concentrations en silicium (Si ; mgSi/L) transitant dans la Seine à Poses (en haut) et des flux mensuels (tSi/j ; en bas).	20
Figure 14 : Evolution des rapports stœchiométriques annuels moyens en éléments nutritifs depuis 1970.	23
Figure 15 : Zonation de l'estuaire de la Seine, avec l'estuaire aval et l'estuaire fluvial séparées par le bouchon vaseux.	25
Figure 16 : Variation des concentrations en ammonium ($\text{mgN- NH}_4/\text{L}$) à La Bouille (pk 260) depuis 2007.	27
Figure 17 : Variation saisonnière des concentrations en nitrites ($\text{mgN- NO}_2/\text{L}$) mesurés à La Bouille (pk 260) et Caudebec (pk 310) depuis 2007.	28
Figure 18 : Variation interannuelle des concentrations en nitrates ($\text{mgN- NO}_3/\text{L}$) mesurés à La Bouille (pk 260) et Caudebec (pk 310) depuis 2007.	29
Figure 19 : Variation saisonnière des concentrations en chlorophylle a ($\mu\text{g/L}$) mesurés à La Bouille (pk 260) et Caudebec (pk 310) depuis 2007.	31
Figure 20 : Augmentation de la turbidité a l'approche du bouchon vaseux dans l'estuaire de Seine.	35
Figure 21 : Variation saisonnière de la concentration en oxygène (mgO_2/L) en surface, mesurées à haute fréquence (i.e. : 5 min) à Fatouville (Pk 350) pour la période 2015-2018 (réseau SYNAPSES).	37
Figure 22 : Variation interannuelle des concentrations en orthophosphates ($\text{mgP- PO}_4/\text{L}$) mesurés dans la Seine à Tancarville (pk 337) et Honfleur (pk 360) depuis 2007.	40
Figure 23 : Estimation de la variation de production primaire phytoplanctonique journalière ($\text{mgC/m}^2/\text{jour}$) dans l'estuaire aval de la Seine entre Tancarville (PK 337, WGS84 : 0.5) et Honfleur (PK 360 ; WGS84 : 0.2) au cours de l'année 2015.	42
Figure 24 : Matière organique des vasières intertidales de l'estuaire de la Seine (% de MO/gSed).	43
Figure 25 : Production primaire journalière ($\text{mgC/m}^2/\text{jour}$) estimées sur les différentes vasières de l'estuaire de Seine (vasière Sud, vasière Nord et chenal environnemental) en Septembre 2014 (barres noires) et en Avril 2015 (barres grises).	45

Figure 26 : Milieux naturels présents dans les zones humides de l'estuaire de la Seine (2009), hors plans d'eau de faible profondeur.....	50
Figure 27 : Evolution surfacique de l'estuaire de la Seine entre 1973 et 2009.	51
Figure 28 : Variation interannuelle des concentrations en chlorophylle a ($\mu\text{gChla/L}$) à la station "Seine 1", "Antifer" et "Cabourg".	55
Figure 29 : Variation saisonnière des concentrations en chlorophylle a ($\mu\text{gChla/L}$) mesurées aux stations "Seine 1", "Antifer" et "Cabourg" depuis 2007 et à la station SOMLIT de "Luc sur mer" depuis 2013.....	56
Figure 30 : Température de l'eau à Luc/Mer mesurée toutes les deux semaines dans le cadre du suivi SOMLIT. Avec en rouge l'augmentation de la moyenne annuelle ($+0.1^\circ\text{C/an}$).....	60
Figure 31 : Interaction des sous-systèmes de la Terre: lithosphère, hydrosphère, atmosphère et biosphère.	65
Figure 32 : Cycle naturel du phosphore.....	69
Figure 33 : Cycle naturel de l'azote.	70
Figure 34 : Cycle naturel du silicium.....	71

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I : . Bilans des flux annuels moyens en éléments inorganiques (PO_4 , NH_4 , NO_2 , NO_3 , Si) transitant dans la Seine à Poses depuis 2007.....	22
Tableau II : Seuil d'évolution de l'état écologique des eaux continentales en vigueur au 1er décembre 2017 selon l'arrêté du 25 janvier 2010 modifié [Directives européennes 91/676/CEE; 91/271/CEE; 96/61/CEE; 2000/60/CE].	24
Tableau III : Concentrations moyennes en orthophosphates ($\text{mgP-PO}_4/\text{L}$) et en azote inorganique dissous ($\text{NH}_4+\text{NO}_3+\text{NO}_2$; mgN/L) pour quatre sites de la baie de Seine (Seine 1 face au port du Havre, Antifer, Cabourg et Luc-sur-mer) depuis 2007.....	54

INTRODUCTION

Les processus biologiques, géologiques et chimiques de transport et de transformation des éléments inorganiques (notamment azote, phosphore et silice) sont à l'origine de cycles biogéochimiques propres à chaque élément. Les divers cycles en interaction confèrent aux écosystèmes une capacité d'autorégulation, appelée homéostasie. Celle-ci est à la base de la pérennité des écosystèmes de par la stabilité qu'elle assure. Au sein de ces systèmes, ces éléments inorganiques sont essentiels à la croissance des organismes photosynthétiques (producteurs primaires) qui soutiennent l'ensemble des réseaux trophiques en produisant le stock de matière et d'énergie (production primaire) nécessaire au développement de l'ensemble des compartiments trophiques et à la boucle bactérienne [Kaiser *et al.*, 2011]. Ainsi, la perturbation des différents cycles peut avoir des conséquences directes sur le stock de matière et d'énergie du système et peut impacter les processus et la productivité de tout un écosystème remettant en cause son homéostasie.

En jouant le rôle de transition entre les zones terrestres et les zones maritimes, les estuaires font partie des écosystèmes les plus dynamiques et complexes. Ils sont le siège de flux considérables d'éléments inorganiques, de matière et d'énergie, où se mêlent une multitude de processus biogéochimiques. Or, les estuaires, qui présentent de forts intérêts à la fois écologiques et économiques, subissent de nombreuses pressions qui peuvent fortement affecter leurs fonctions [Viles and Spencer 2014]. En effet, du fait de son activité dans les terres émergées (agriculture, industrie, urbanisme, voies de communication), le fonctionnement des sociétés humaines a considérablement perturbé les cycles biogéochimiques et par conséquent les écosystèmes avec une intensité de plus en plus marquée avec le temps. Ces changements environnementaux résultant d'une part de l'augmentation des capacités technologiques et de l'autre de la nécessité de leur mise en œuvre du fait de l'accroissement sans précédent de la pression démographique. Ainsi, les activités développées sur les bassins versants, notamment dans les domaines agricole et industriel, sont sources de pressions pouvant rompre les cycles naturels. Les capacités de recyclage du milieu peuvent être dépassées, provoquant ainsi des dégradations qui sont souvent à l'origine de phénomènes de contamination et de pollutions environnementales. Il convient alors de les maîtriser dans la mesure du possible, en s'appuyant sur un suivi du milieu et une meilleure connaissance du fonctionnement biogéochimique de ces systèmes.

L'objectif du présent rapport est d'établir un bilan des connaissances acquises sur les processus biogéochimiques qui caractérisent et gouvernent l'écosystème estuarien de la Seine, en lien avec les producteurs primaires à la base des réseaux trophiques de ce système. Dans un premier chapitre, le bilan des apports à l'estuaire de Seine, en provenance de son bassin versant est décrit. Ce chapitre montre l'évolution de l'impact du développement de l'activité du bassin versant de la Seine [Garnier *et al.* 2018] sur son estuaire qu'il est indispensable de ne pas dissocier. Dans un second chapitre, les connaissances sur la dynamique des cycles biogéochimiques et des producteurs primaires sont décrites en fonction des différentes zones de l'estuaire séparée par leurs caractéristiques propres : « l'estuaire fluvial », « le bouchon vaseux » et « l'estuaire aval ». Enfin, le troisième chapitre traite des exports de l'estuaire vers la baie. Il vise à aborder le lien avec les problèmes d'eutrophisation liés à la surproduction de matières organiques induite par des apports anthropiques en éléments inorganiques qui touchent les eaux de la baie de Seine. Ils sont en effet à l'origine de nombreux effets directs et indirects dont les proliférations végétales, les hypoxies et anoxies, les modifications de structure des communautés biologiques et des réseaux trophiques, de l'altération de la diversité et du fonctionnement écologique [Pinay *et al.* 2017].

A- LES APPORTS DU BASSIN VERSANT A L'ESTUAIRE DE LA SEINE

L'estuaire de Seine correspond aux 170 derniers kilomètres du fleuve. Il est délimité en amont par le barrage de Poses [Figure 1] qui constitue un obstacle infranchissable pour la marée et donc met fin à son influence sur le cours d'eau. L'influence des eaux du fleuve sur les eaux estuariennes est quant à elle bien présente. En effet, les apports d'eau à Poses correspondent au drainage d'un bassin versant exclusivement fluvial de 67 000 km² avec un débit annuel moyen de 442 m³/s pour la période 1941-2019 et des valeurs oscillant entre moins de 100 m³/s lors des périodes d'étiage et plus de 2 000 m³/s lors des pics de crues [Lemoine and Verney, 2015]. Ces eaux, naturellement chargées en éléments inorganiques et en composés organiques, vont soutenir le développement des organismes autotrophes et hétérotrophes de l'estuaire¹. Cependant, ces eaux sont aussi chargées des éléments inorganiques et organiques issus de l'ensemble du réseau agro-industriel du bassin versant et des villes riveraines de la Seine (dont la mégalopole Parisienne) et de ses affluents.

Dans le cadre de l'étude et du suivi de la qualité de l'eau, plusieurs stations de mesures situées aux abords de Poses permettent d'obtenir l'évolution de la concentration des éléments inorganiques (sels nutritifs), de la teneur en dioxygène, en biomasse chlorophyllienne et en matière organique. La compilation de ces données permet ainsi d'évaluer les flux entrants dans l'estuaire de Seine depuis près de 50 ans. En complément de ces mesures, les flux de nutriments transitant en Seine peuvent être approchés par modélisation, permettant d'explorer différents scénarios [Encart 01 – L'approche par modélisation].

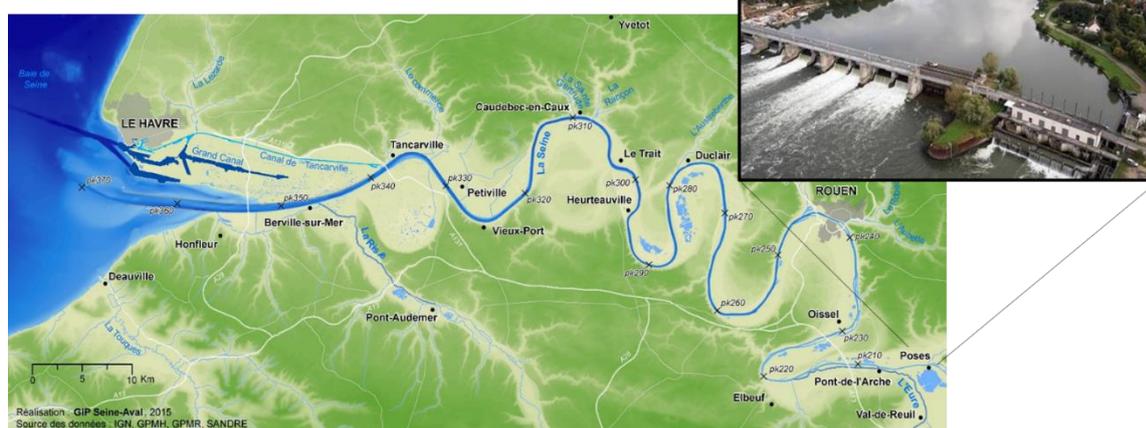


Figure 1 : L'estuaire de la Seine est limité en aval par la baie de Seine orientale et en amont par le barrage de Poses qui met fin à l'influence de la marée sur le fleuve.

¹ Afin d'aider le lecteur à la compréhension des nombreux processus abordés dans la suite de ce rapport, un état des connaissances sur les cycles biogéochimiques naturels (phosphore, azote, silicium, métaux) ainsi que sur le cycle de la matière (flux de carbone, d'oxygène et d'énergie), les processus associés (photosynthèse, respiration) et l'influence anthropique sur ces derniers est disponible en annexe.

ENCART 01 – L'APPROCHE PAR MODELISATION

L'approche par modélisation a pour objectif de suppléer à l'expérimentation lorsqu'elle est irréalisable, d'identifier les paramètres d'intérêt du fonctionnement d'un système biologique et de faire de la prospective concernant l'évolution du système. Ainsi, différentes stratégies de modélisation numérique sont mises en place pour aider à répondre aux questionnements scientifiques et sociétaux associés au fonctionnement physique, biologique, chimique et écologique du bassin versant, de l'estuaire et de la zone côtière de la Seine.

Les modèles

Au niveau du bassin versant de la Seine, les modèles GRAFS [Le Noë *et al.*, 2017], Sénèque [Ruelland *et al.*, 2007] et Riverstrahler [Billen *et al.*, 2001] sont utilisés pour modéliser les flux de matière (apports diffus et ponctuels) et les transferts de nutriments en provenance du bassin versant jusqu'au réseau hydrographique de la Seine à Poses et à l'exutoire de l'Eure et de la Risle.

Au niveau de la baie, le modèle hydrodynamique côtier Eco-MARS-3D développé par l'Ifremer [Lazure and Dumas, 2008] et continuellement amélioré [Ménèsquen *et al.*, 2018, 2019] permet de modéliser les concentrations de nutriments et de plancton côtières à l'échelle régionale et littorale. Récemment, celui-ci a été étendu au contexte estuarien et permet de modéliser le fonctionnement biogéochimique de l'estuaire.

La construction d'une chaîne de modélisation a permis d'utiliser les résultats des modèles GRAFS – Sénèque / Riverstrahler pour alimenter les modèles Eco-Mars-3D-estuaire et Eco-Mars-3D-Zone-côtière. Après validation de la chaîne de modélisation par l'adéquation entre les simulations et les observations, celle-ci a permis la simulation de la qualité de l'eau pour une période de référence actuelle pluriannuelle (2010-2014) [Garnier *et al.*, 2018, 2019]. La simulation du fonctionnement biogéochimique de l'estuaire a notamment permis d'évaluer l'effet filtre de celui-ci vis-à-vis des nutriments. Ce rôle apparaît limité et variable d'une année sur l'autre en fonction de l'hydraulicité entre 12 et 20% pour l'azote, 25 et 35% pour le phosphore et entre 5 et 20% pour le silicium.

Simulations

La chaîne de modélisation mise en place a notamment été utilisée dans le but de réaliser des simulations du fonctionnement biogéochimique et de qualité de l'eau de l'estuaire pour la période de référence mais également pour différents scénarios [Garnier *et al.*, 2018]. Deux scénarios extrêmes ont notamment été testés, l'un en absence de pression anthropique (référence pristine), l'autre sans aucune action en faveur du traitement des eaux ou d'une pratique agricole responsable depuis 1980.

La situation de « retour aux années 1980 » montre bien l'effet positif qu'a eu l'amélioration du traitement des eaux sur la qualité de l'eau en Seine et confirme l'importance de continuer les efforts actuels. En revanche, la situation « Pristine » illustre bien l'impact de l'activité humaine sur la dégradation de la qualité de l'eau autant sur l'azote [Figure 2] que sur le phosphore. Plusieurs scénarios testés illustrent l'impact positif que pourrait avoir une amélioration poussée des technologies épuratives ou de la valorisation des pratiques biologiques et écologiques

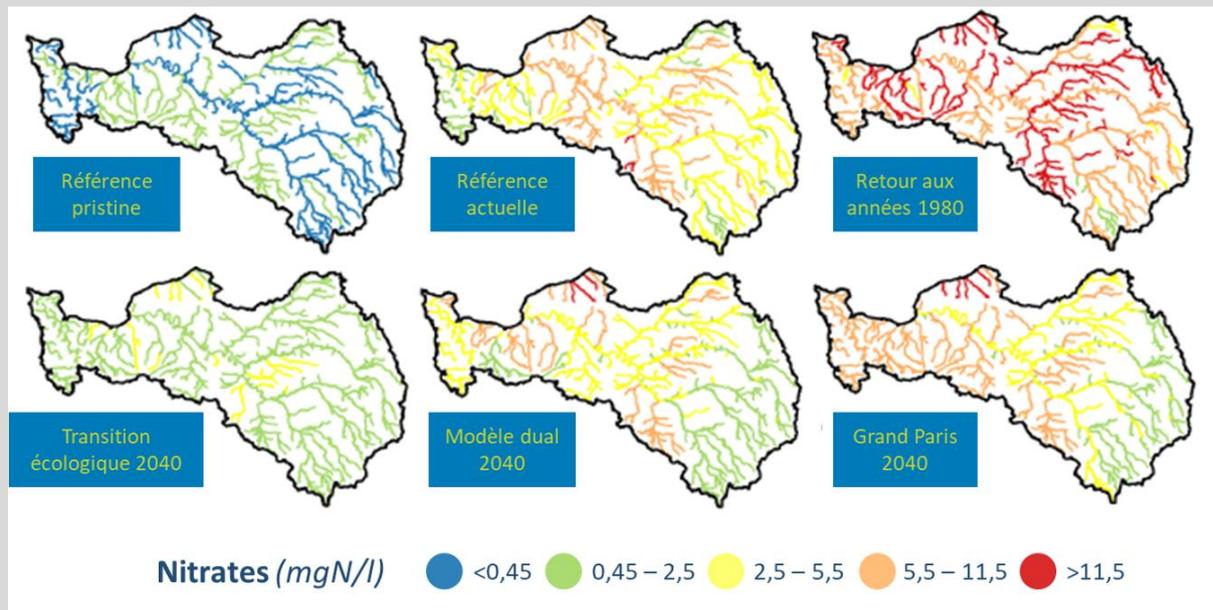


Figure 2 : Distribution spatiale des concentrations en nitrate dans les cours d'eau du bassin de la Seine, pour différents scénarios.

Au-delà de la qualité de l'eau, le potentiel d'eutrophisation côtière a également pu être testé et le scénario Pristine montre une absence du risque d'eutrophisation en baie de Seine avec un indice d'eutrophisation potentielle négatif (-4.2) en comparaison au scénario actuel (20.9) et à celui du retour au années 1980 (50.4).

Limites

La modélisation, en tant qu'outil d'aide à la compréhension et de support à la décision est importante, celle-ci permettant d'avoir une vision globale de systèmes aussi complexes que l'estuaire. Cependant, bien que les modèles puissent être pertinents, il est important d'éviter les analogies trop rapides et d'utiliser cette méthodologie tout en sachant en cerner les limites, avec clairvoyance.

En effet, la prise en compte des variables forçantes reste limitée à un petit nombre de paramètres. Or la variation d'une seule variable biologique, physique ou chimique peut jouer un rôle sur la variation d'une ou plusieurs autres. La prise en compte d'une quantité limitée de variables ne permet donc pas de considérer l'ensemble des sources de variabilité pour une variable donnée. De plus, les différents systèmes associés communiquent entre eux et s'influencent mutuellement. Or la modélisation d'un seul système ne considère pas ces systèmes adjacents. Dans le cas de l'estuaire par exemple, nous avons vu que les zones humides peuvent influencer la colonne d'eau or ces dernières ne sont actuellement pas prises en compte dans les modélisations présentées ci-dessus.



1 Les apports en phosphore

Le phosphore est mesuré dans les eaux de la Seine à l'entrée de l'estuaire, *via* la concentration en phosphore total (Pt) et en phosphore dissous (orthophosphates ; PO_4^{3-}) à Poses depuis 1971. La concentration en phosphore particulaire peut être obtenue par la déduction de la concentration en orthophosphates à celle en phosphore total. Sur l'ensemble des mesures, le taux moyen de phosphore particulaire par rapport au phosphore total mesuré représente 29.2 ± 23.7 %.

La dynamique interannuelle du phosphore depuis 1971 montre une diminution significative ($p < 0.001$) des concentrations en ions orthophosphates (PO_4^{3-}) mesurées à Poses entre 1971 et 2018 [Figure 3]. Depuis 2007, les teneurs en phosphore dissous varient entre 0 et 0.27 mgP- PO_4/L avec en moyenne 0.12 ± 0.05 mgP- PO_4/L . Cette dynamique est en lien direct avec l'évolution des apports de phosphore à la fois ponctuels (sources identifiées, souvent industrielles ou urbaines) et diffus (sources non identifiées, souvent agricoles).

En Seine, les rejets ponctuels ont longtemps été dominants, majoritairement sous forme dissoute [Cooper *et al.* 2002 ; Némerly and Garnier 2007a]. Des mesures ont été prises pour limiter les apports ponctuels de phosphore dans les eaux de la Seine avec notamment la signature de la convention entre les industries du savon et de détergents et le Ministère de l'Environnement (19 décembre 1989, puis 28 mai 1990), prévoyant une réduction de la teneur en tripolyphosphates des lessives puis leur interdiction depuis le 1er juillet 2007 (décret n°2007-491), mais également la mise en place en 2000 du traitement des phosphores pour améliorer la qualité des rejets de la principale station d'épuration de l'agglomération parisienne (STEP SAV). Ces mesures ont conduit à une nette diminution des rejets ponctuels et permettent d'expliquer la tendance globale à la baisse des concentrations en orthophosphates dans les eaux de la Seine [Figure 3].

Les sources diffuses de phosphore (en particulier agricoles), auparavant considérées comme négligeables en comparaison aux sources ponctuelles, prennent alors une place de plus en plus importante depuis les années 2000. Dans le bassin de la Seine, les apports en engrais minéraux phosphatés [RGA, 2000] dominent largement (58% des apports en phosphore aux sols) sur les sols agricoles et témoignent d'une agriculture orientée vers la culture céréalière intensive sur certains secteurs du bassin. En effet, 44% de la SAU du bassin de la Seine est représenté par un système de culture essentiellement céréalière. La pratique de la surfertilisation des sols cultivés a ainsi conduit à des surplus importants et à une augmentation de la teneur en phosphore des sols qui sont jusqu'à 8 fois supérieurs à ceux des sols forestiers considérés comme une référence. Les apports par les effluents d'élevage représentent, quant à eux, 17% des apports en phosphore aux sols mais peuvent doubler localement dans les zones d'élevage.

En comparaison, les apports en phosphore par les boues issues de la valorisation du phosphore dans les stations d'épuration et épandues dans les surfaces agricoles utiles (SAU) du bassin versant de la Seine apparaissent négligeables face aux engrais minéraux phosphatés et aux effluents d'élevage.

Bien que les excédents en phosphore tendent désormais à diminuer, la quantité stockée dans les sols cultivés est telle que leur désorption par ruissellement ou drainage risque encore d'alimenter de manière significative les cours d'eau et les nappes phréatiques en phosphore dissous. En effet, les pertes diffuses dans le bassin de la Seine représentent moins de 0.01 % du stock de phosphore accumulé dans les sols.



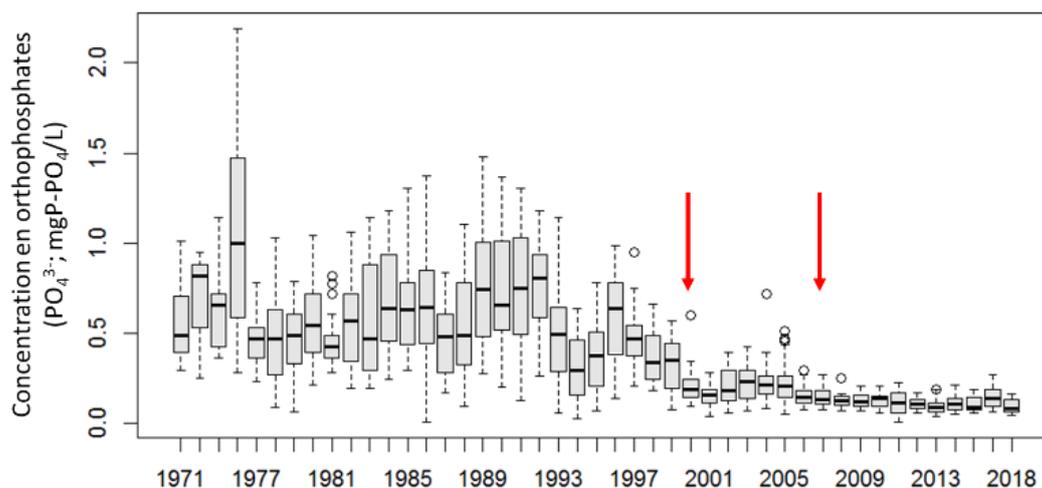


Figure 3 : Variation des concentrations en ions orthophosphates (PO_4^{3-} ; mgP- PO_4^{3-} /L) mesurées dans la Seine à Poses pour la période de 1971 à 2018. Le lancement du traitement des phosphores (2000) à la STEP SAV et l'interdiction des tripolyphosphates dans les lessives (2007) sont symbolisés par les flèches rouges.

En raison de la forte affinité du phosphore avec les matières en suspension (MES), une augmentation du phosphore particulaire avec le débit et la charge en MES peut être observée. En raison de l'équilibre qui se produit entre les formes dissoutes et adsorbées du phosphore, une augmentation du débit peut ainsi favoriser la désorption du phosphore inorganique particulaire en phosphore inorganique dissous.

Bien que non significative, la tendance saisonnière montre une augmentation des concentrations en orthophosphates au cours des mois estivaux [Figure 4a]. Cette augmentation est possiblement en lien avec la désorption des phosphates préalablement adsorbés sur les particules sédimentaires mais également avec les conditions environnementales estivales plus favorables à l'activité bactérienne et donc à la reminéralisation du phosphore.

Afin d'observer la variation saisonnière des flux mensuels dans l'eau sur ces dernières années (2007-2018), les concentrations ont été multipliées par le débit et exprimées en tonnes/jour. Ainsi, la tendance saisonnière des flux montre un apport plus important en orthophosphates lors des mois hivernaux [Figure 4b] en lien avec les débits plus importants.

Bien que la forme dissoute du phosphore (PO_4^{3-}) soit la seule forme assimilable par les organismes photosynthétiques, aucune corrélation entre les concentrations en chlorophylle a et les concentrations en ions orthophosphates (PO_4^{3-}) n'est observable. Cependant, la dynamique des phosphates est complexe et multifactorielle. Ainsi, bien que non majoritaire, une part des concentrations doit probablement être liée à celle de la chlorophylle.



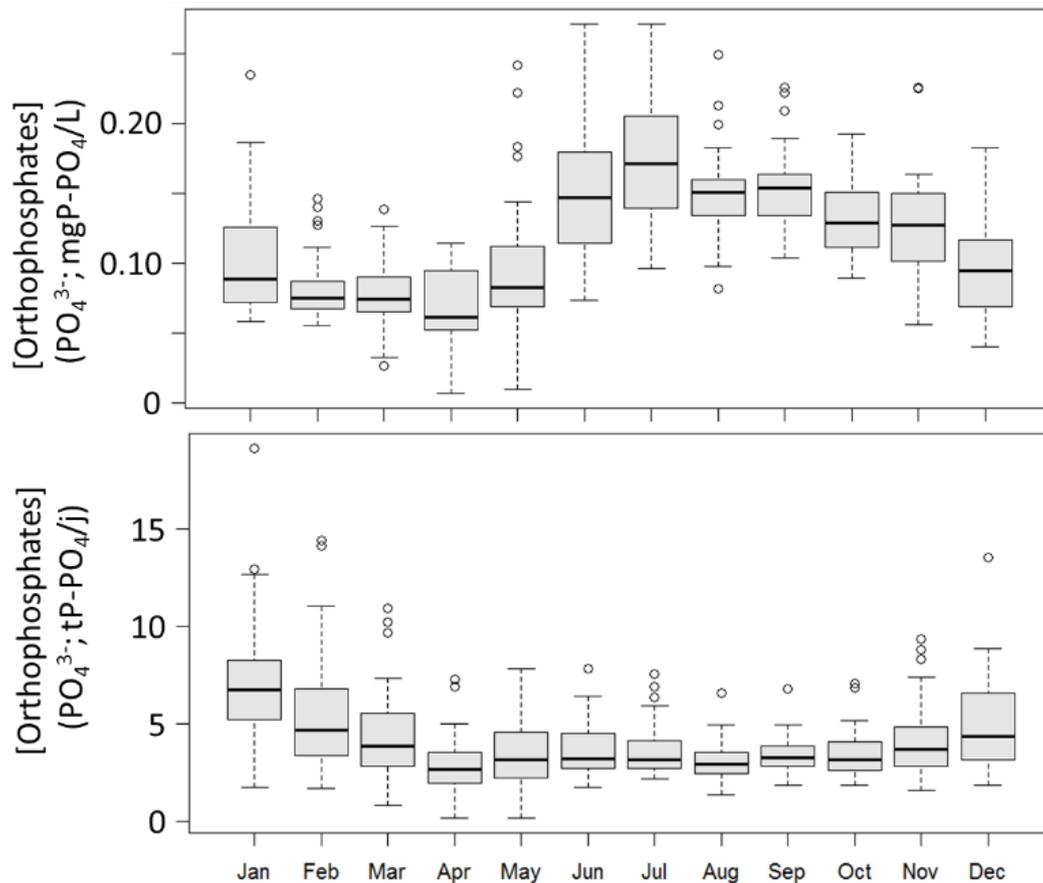


Figure 4 : Variation saisonnière de la concentration en orthophosphates (PO_4^{3-} ; mgP- PO_4/L) et du flux (tP- PO_4/j) dans la Seine à Poses pour la période 2007-2018.

Afin d'estimer les flux annuels moyens entrant dans l'estuaire, ces derniers ont été calculés selon l'équation suivante [Fisson, 2015] :

$$\overrightarrow{PO_4^{3-}} = k \times \frac{\sum [PO_4^{3-}]_i \times Q_i}{\sum Q_i} \times \bar{Q}$$

- Concentrations [PO_4^{3-}] en mg/l ;
- Débit instantané (Q_i) et moyen (Q) en m³/S ;
- Facteur de conversion k de 31.536 ;
- Flux de PO_4^{3-} en tonnes par an

Le flux annuel d'ions orthophosphates transitant à Poses a graduellement diminué depuis 1970 [Figure 5] et représente, depuis 2007, une moyenne de $1\,412 \pm 539$ tP- PO_4/an .

Le phosphore n'est pas le seul élément indispensable à la croissance des organismes photosynthétiques et il est estimé que pour une mole de phosphore utilisée, 16 moles d'azote sont consommés [Redfield, 1958]. Cependant, bien que la composition moyenne globale des particules marines se rapproche étroitement du rapport N/P de Redfield égale à 16, il existe des variations locales importantes variant de 5 à 34 [Geider and La Roche, 2002 ; Sarthou et al., 2005] et il semble que la composition biochimique typique des algues et des cyanobactéries riches en nutriments suggère un rapport N/P situé entre 15 et 30 [Geider and La Roche, 2002].

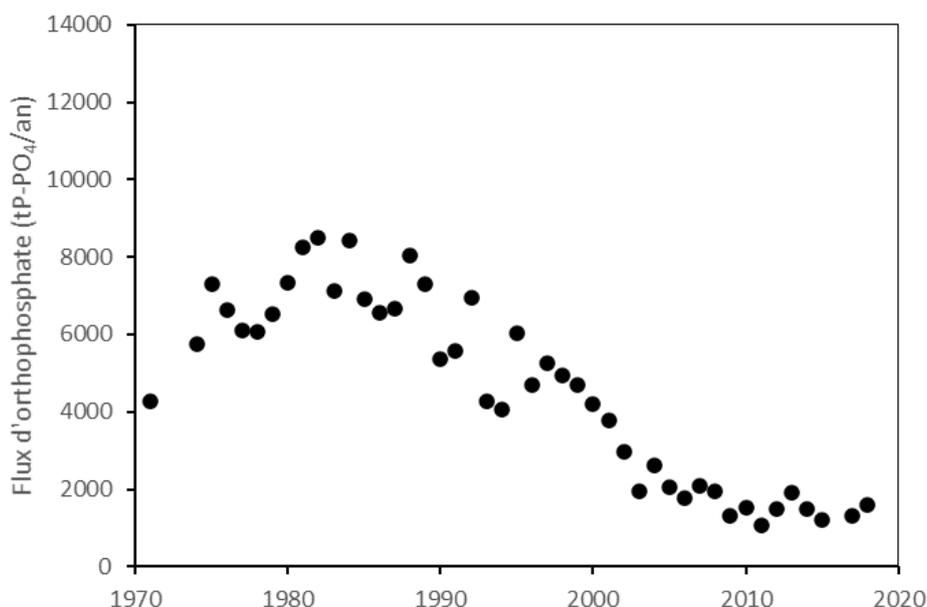


Figure 5 : Variation du flux annuel moyen d'orthophosphates (tPO₄/an) transitant en Seine à Poses depuis 1970.

2 Les apports en azote

Les concentrations d'azote sont mesurées dans les eaux de la Seine à l'entrée de l'estuaire (à Poses) depuis 1970, sous ses différentes formes inorganiques : ammonium (NH₄), nitrites (NO₂) et nitrates (NO₃), l'ensemble représentant l'azote minéral dissous (DIN). Bien que la dynamique interannuelle de l'azote minéral dissous (N total) ne semble pas avoir évolué avec une moyenne de 6.1 ± 1.3 mgN/L sur la période 1970-2018, des variations sont observées pour certaines formes inorganiques de l'azote. Ainsi, une diminution significative ($p < 0.001$) des concentrations en ammonium est observable notamment à partir de 2007, essentiellement en lien avec la mise en place du traitement de l'azote à la station d'épuration SAV, via le processus de nitrification en 2007 et ensuite de dénitrification en 2011. Ces traitements ont permis d'atteindre une moyenne relativement stable de 0.19 ± 0.26 mgN-NH₄/L depuis 2007. L'ammonium étant rapidement oxydé en nitrite par les bactéries pratiquant la nitrification, la diminution de sa concentration observée à partir de 2007 est également observable pour les concentrations en nitrites atteignant une moyenne de 0.08 ± 0.06 mgN-NO₂/L depuis 2007 [Figure 6].

A l'inverse, en ce qui concerne les concentrations en nitrates, une augmentation constante est observable entre 1970 et 2007 [Figure 7] avec en moyenne 1.6 % d'augmentation significative (p -value < 0.001) par an. Depuis 2007, la moyenne est de 5.54 ± 0.95 mgN-NO₃/L et la tendance s'est inversée avec une diminution significative (p -value < 0.05) d'en moyenne 1.8% par an. Ce changement de tendance semble être à relier à la diminution des concentrations en nitrites et en ammonium limitant le processus de nitrification dans les eaux de l'estuaire.

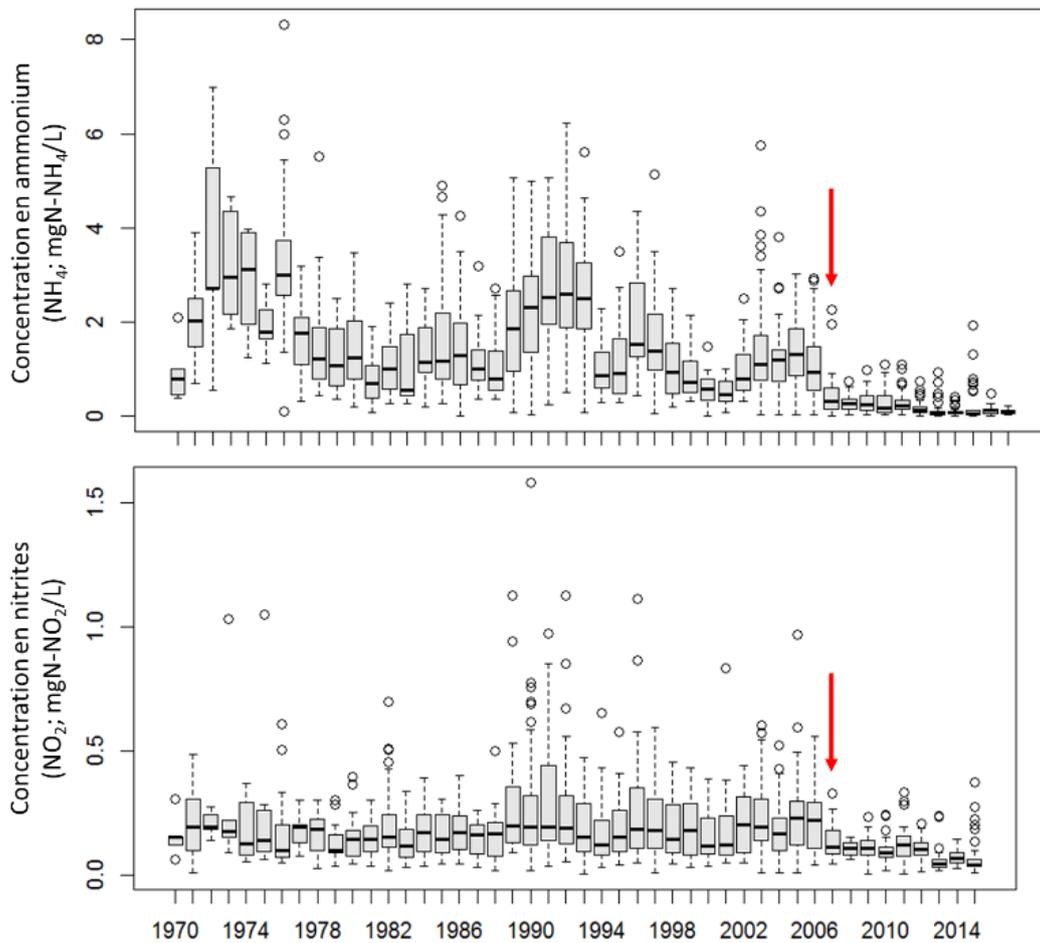


Figure 6 : Variation des concentrations en ammonium (NH_4 ; mgN- NH_4/L ; haut) et en nitrites (NO_2 ; mgN- NO_2/L ; bas) mesurées dans la Seine à Poses depuis 1970. Le lancement du traitement de l'azote (2007) à la STEP SAV est symbolisé par les flèches rouges.

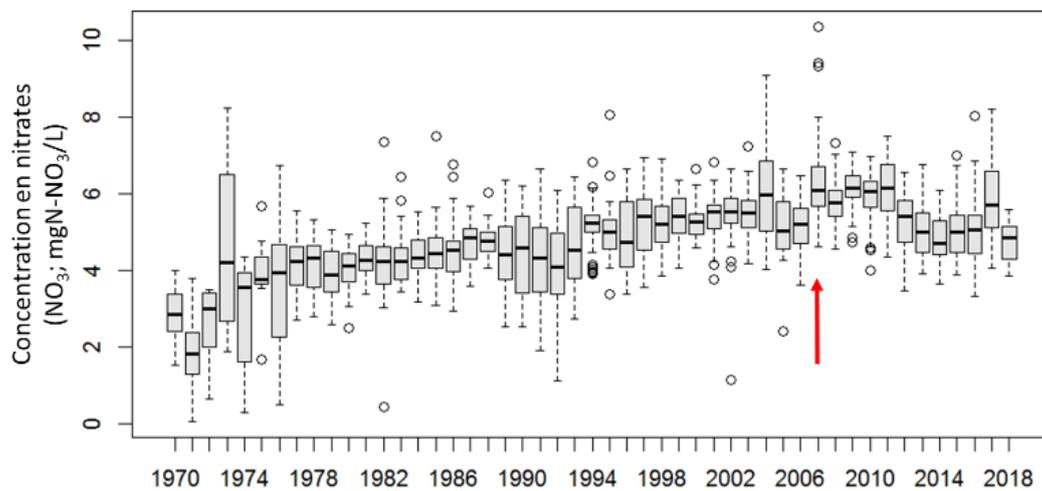


Figure 7 : Variation des concentrations en nitrates (NO_3 ; mgN- NO_3/L) mesurées dans la Seine à Poses.



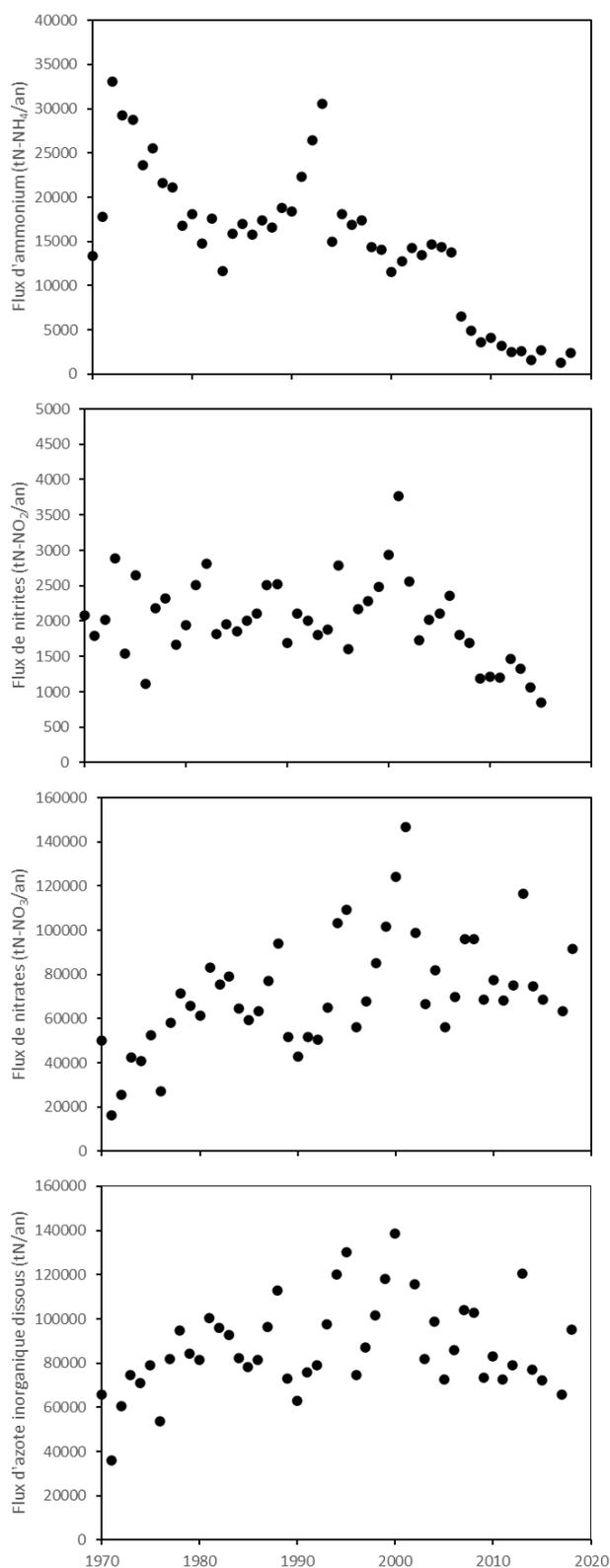


Figure 8 : Variation du flux annuel moyen en azote inorganique dissous (tN/an) transitant dans la Seine à Poses depuis 1970.

Depuis 2007, les tendances saisonnières de l'azote inorganique dissous (NH₄, NO₂, NO₃) montrent des concentrations et des flux plus importants lors des mois hivernaux. Ils résultent de l'augmentation de l'activité biologique en été (assimilation biologique et transformation bactérienne) et de l'augmentation des débits en hiver favorisant le lessivage des sols souvent découverts à cette saison. En effet, l'évolution des concentrations en nitrates en fonction des débits permet d'observer une dispersion assez grande avec une augmentation rapide lors de faibles débits (< 500 m³/s) puis une stabilisation lors de forts débits caractéristique d'une source où le lessivage des sols est prépondérant.

Depuis le début des mesures en 1970, les flux en azote ont fortement évolué [Figure 8]. Depuis 2007, le flux d'azote minéral dissous est en moyenne de $86\,015 \pm 17\,147$ tN/an. Il est de $3\,220 \pm 1\,515$ tN-NH₄/an pour l'ammonium, de $1\,312 \pm 303$ tN-NO₂/an pour les nitrites et de $81\,483 \pm 16\,364$ tN-NO₃/an pour les nitrates. A ces concentrations en azote minéral s'ajoute l'azote organique qui représente à Poses en moyenne $11.6 \pm 6\%$ de l'azote total dans l'eau. Il ne montre pas de variations significatives.

Ces résultats montrent l'impact majeur de l'amélioration de la qualité du traitement des eaux usées parisiennes au sein de la STEP SAV sur les concentrations en phosphore et en azote de la Seine.

3 Les concentrations en oxygène

L'oxygène dissous (O_2) dans les milieux aquatiques provient en partie de l'agitation de la colonne d'eau mais en zone fluviale, celui-ci provient essentiellement du processus de photosynthèse qui s'accompagne d'un dégagement d'oxygène. Cet élément est fondamental dans la majorité des processus biologiques et notamment pour la respiration et les dégradations chimiques et biochimiques. Ainsi, la consommation d'oxygène est principalement liée aux activités bactériennes liées à la décomposition de la matière organique et à l'oxydation de composés chimiques, dont une activité intense peut conduire à des déficits en oxygène. La température de l'eau guide également les teneurs en oxygène, la solubilité de ce dernier étant moindre dans des eaux plus chaudes.

A l'entrée de l'estuaire, les concentrations en oxygène sont mesurées depuis 1955. La dynamique interannuelle montre une nette amélioration des conditions d'oxygénation de l'eau avec une augmentation significative ($p < 0.001$) d'environ 1% par an [Figure 9].

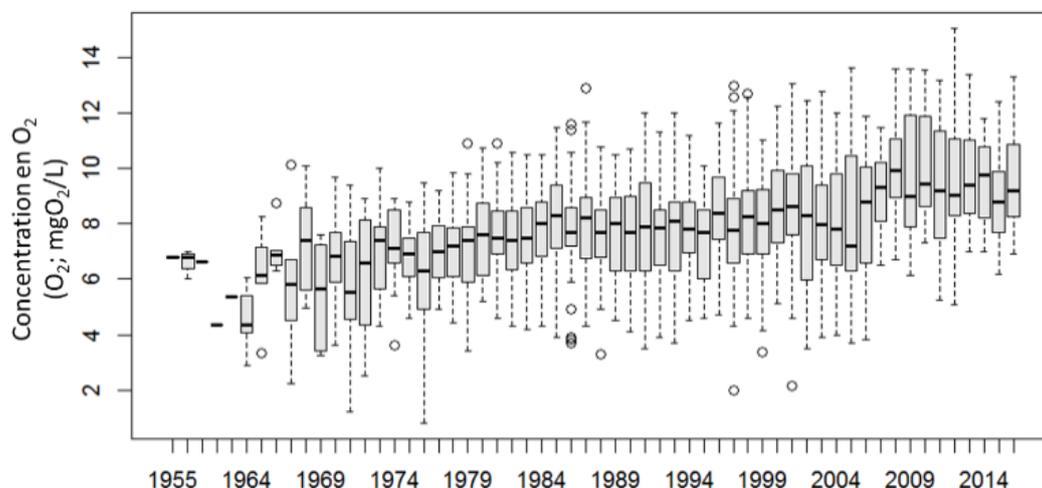


Figure 9 : Variation des concentrations en dioxygène (O_2 : mg/L) dans la Seine à Poses pour la période de 1955 à 2018.

Cette amélioration est à relier à la maîtrise des rejets des systèmes d'assainissement urbains et des complexes industriels limitant la reminéralisation bactérienne et notamment la nitrification qui induit une consommation d'oxygène. En effet, les bactéries nitrifiantes ayant un taux de croissance faible, leur activité s'effectuait sur une longue distance et la nitrification des matières organiques issues des rejets parisiens provoquait la désoxygénation de l'eau bien en aval. La nitrification de l'ammonium, qui est désormais réalisée en station d'épuration, et l'amélioration des rejets de matières organiques ont ainsi permis de fortement diminuer la consommation d'oxygène nécessaire aux bactéries hétérotrophes.

Il est actuellement admis que les concentrations en oxygène atteignent un seuil sensible à $5 \text{ mgO}_2/\text{L}$ en dessous duquel le développement de la vie aquatique est perturbé. A Poses, des concentrations en oxygène inférieures à 5 ont été mesurées de 1962 à 2006. Depuis lors, plus aucune valeur inférieure à ce seuil n'a été enregistrée.

La tendance saisonnière en oxygène montre une diminution des concentrations au printemps jusqu'à la période estivale où les valeurs sont minimales. Après l'été, les valeurs augmentent pour atteindre leur maximum de décembre à mars [Figure 10]. Cette dynamique peut s'expliquer par l'apport important de matière organique facilement dégradable et les températures plus chaudes au cours des saisons printanière et estivale favorisant l'activité bactérienne et par conséquent la consommation d'oxygène.



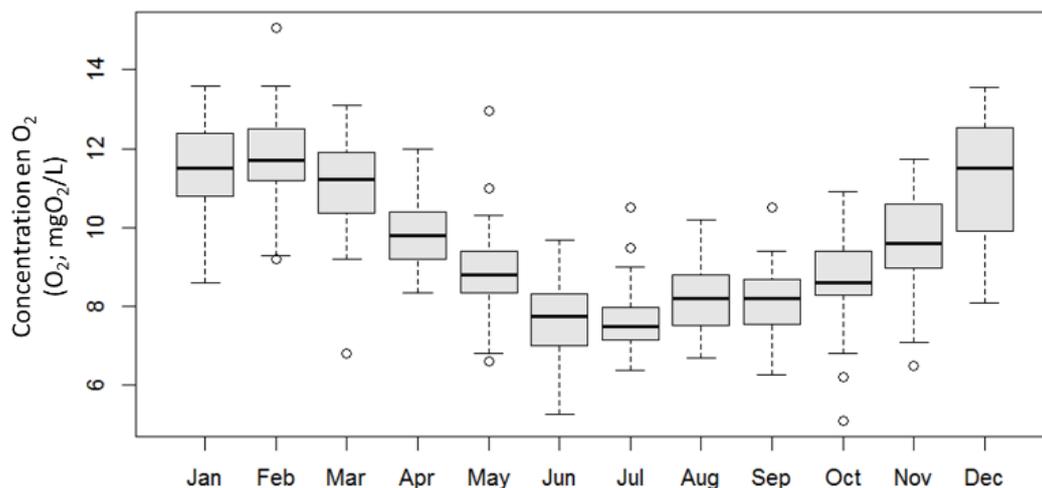


Figure 10 : Variation annuelle des concentrations en oxygène (mgO₂/L) mesurées dans la Seine à Poses pour la période 2007-2018.

4 La biomasse chlorophyllienne

Au-delà des quelques macrophytes qui se développent dans les cours d'eau et du périphyton, les organismes photosynthétiques apportés dans l'estuaire par les eaux fluviales sont principalement représentés par les cyanobactéries et le phytoplancton eucaryote. Celui-ci est représenté par plusieurs groupes de microalgues, principalement les diatomées, mais également les chlorophycées et les dinoflagellés.

La chlorophylle a, représente le seul pigment présent chez tous les organismes photosynthétiques, ainsi la mesure de sa concentration dans l'eau permet d'estimer la biomasse d'organismes photosynthétiques présents. A Poses, la concentration en chlorophylle a, mesurée depuis 1980, montre une moyenne de 26.2 µg/L pour la période de 1981 à 2007 puis une diminution significative ($p < 0.001$) jusqu'à une moyenne relativement constante de 2.6 µg/L [Figure 11]. Cette chute peut être associée au traitement de l'azote *via* la nitrification créée en 2007 à la STEP SAV de manière concomitante avec la chute de phosphore effective depuis le lancement du traitement des phosphores (2000) et l'interdiction des tripolyphosphates dans les lessives (2007). Cet ensemble de mesures permet de limiter par conséquent la croissance des organismes photosynthétiques en aval du rejet de la station de traitement.

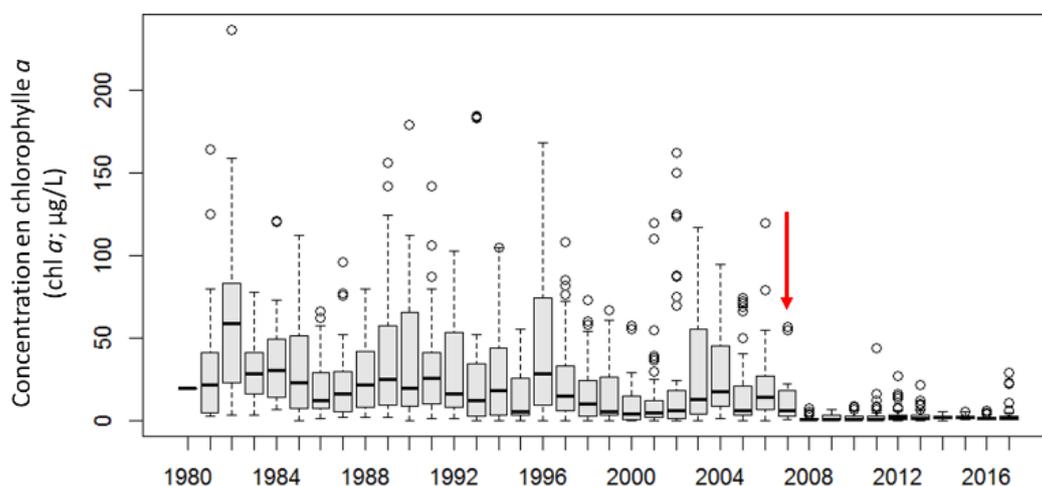


Figure 11 : Variation des concentrations en chlorophylle a (µg/L) dans la Seine à Poses depuis 1981. Le lancement du traitement de l'azote (2007) à la station d'Achères est symbolisé par la flèche rouge.

Bien que non significative en raison de l'importante variabilité interannuelle, la tendance saisonnière des concentrations en chlorophylle a depuis 2007 permet d'observer deux périodes de croissance chlorophyllienne, au printemps (mars-avril) et en été (juin-août) en lien avec l'augmentation des températures et de l'intensité lumineuse. De plus, la diminution des débits en période d'étiage entraîne, entre autres, une augmentation du temps de résidence ainsi que des teneurs en nitrates et en phosphates dans l'eau favorisant la croissance algale.

Il est possible d'estimer la biomasse carbonée à partir du rapport Carbone/Chlorophylle a. En Seine, ce rapport serait de l'ordre de 35 [Garnier *et al.*, 1998] et permet de supposer que, depuis 2007, le flux de carbone organique issus de la biomasse chlorophyllienne serait de 1107 tC/an. Cependant, il est important de tenir compte du fait que les mesures de concentration en chlorophylle a ne permettent pas d'estimer la production primaire au niveau des zones dynamiques telles que les côtes, les rivières ou les estuaires. En effet, ces mesures représentent une image figée de la biomasse des producteurs primaires alors que la production primaire est la résultante de nombreux processus qui influencent la variabilité spatiale et temporelle à la fois de la biomasse et du taux de croissance des organismes photosynthétiques à une échelle très fine [Cloern *et al.*, 2014 ; Morelle *et al.*, 2018b]. En effet, les processus de photosynthèse étant variables à une échelle de temps très courte en fonction de nombreux paramètres physiques, chimiques et biologiques, des études approfondies sur les flux de carbone sont nécessaires pour les estimer au mieux et appréhender leur variabilité.

5 Les apports en silicium

Les diatomées doivent incorporer du silicium pour former leur paroi (la frustule) et ainsi assurer leur croissance et leur division. Les diatomées représentent une biomasse importante et jouent des rôles écologiques clés dans les écosystèmes aquatique, le suivi de cet élément est par conséquent nécessaire. La stœchiométrie de cette élément par rapport à l'azote et au phosphore est la suivante : pour 16 (variant de 15 à 30) moles d'azote (N) et 1 mole de phosphore (P), 40 moles de silicium (Si) sont considérées nécessaires pour le phytoplancton d'eau douce et environ 20 moles pour le phytoplancton marin [Billen and Garnier, 2009]. Les diatomées dulçaquicoles sont ainsi plus silicifiées que les diatomées marines [Claquin *et al.*, 2006]. Cependant, tout comme le ratio N/P, le ratio Si/P peut varier, notamment en fonction du stockage de phosphate intracellulaire [Geider & La Roche, 2002] et même atteindre des valeurs beaucoup plus basses jusqu'à 6 [Sarhou *et al.*, 2005]

La variation interannuelle des concentrations en silicium [Figure 12], mesurées à Poses depuis 1975, ne présente pas de variation significative ($p > 0.05$) avec en moyenne 3.3 ± 1.2 mgSi-SiO₂/L. Depuis 2007, le flux annuel moyen de silicium, est de $53\,355 \pm 10\,964$ tSi- SiO₂/an.

La tendance saisonnière [Figure 13] montre une augmentation des concentrations et des flux en hiver en lien direct avec l'augmentation hivernale des débits favorisant le lessivage des sols. En effet, l'évolution des concentrations en fonction des débits montre, comme pour les concentrations en nitrates, une dispersion assez grande avec une augmentation importante lors de faibles débits (< 500 m³/s) puis une stabilisation lors des forts débits. L'utilisation du silicium par les diatomées lors des saisons printanière et estivale peut également être une source de variation des concentrations en silicium. En effet, il peut être observé que plus les concentrations en chlorophylle a dans l'eau sont importantes, plus celles en silicium sont faibles selon l'équation $[Si] = - 0.06 \times [Chl\ a] + 8.5$ ($p < 0.001$).



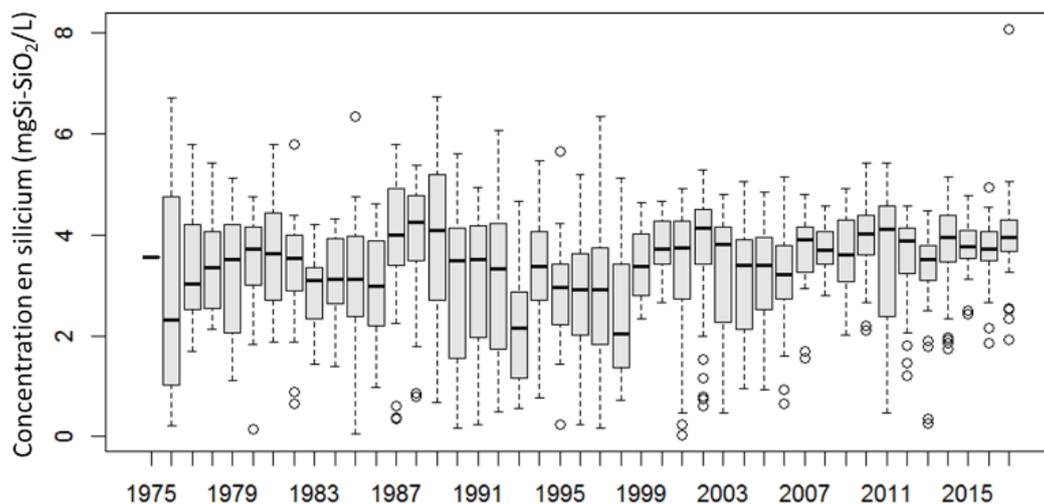


Figure 12 : Variation des concentrations en silicium (mgSi- SiO₂/L) dans la Seine à Poses depuis 1975.

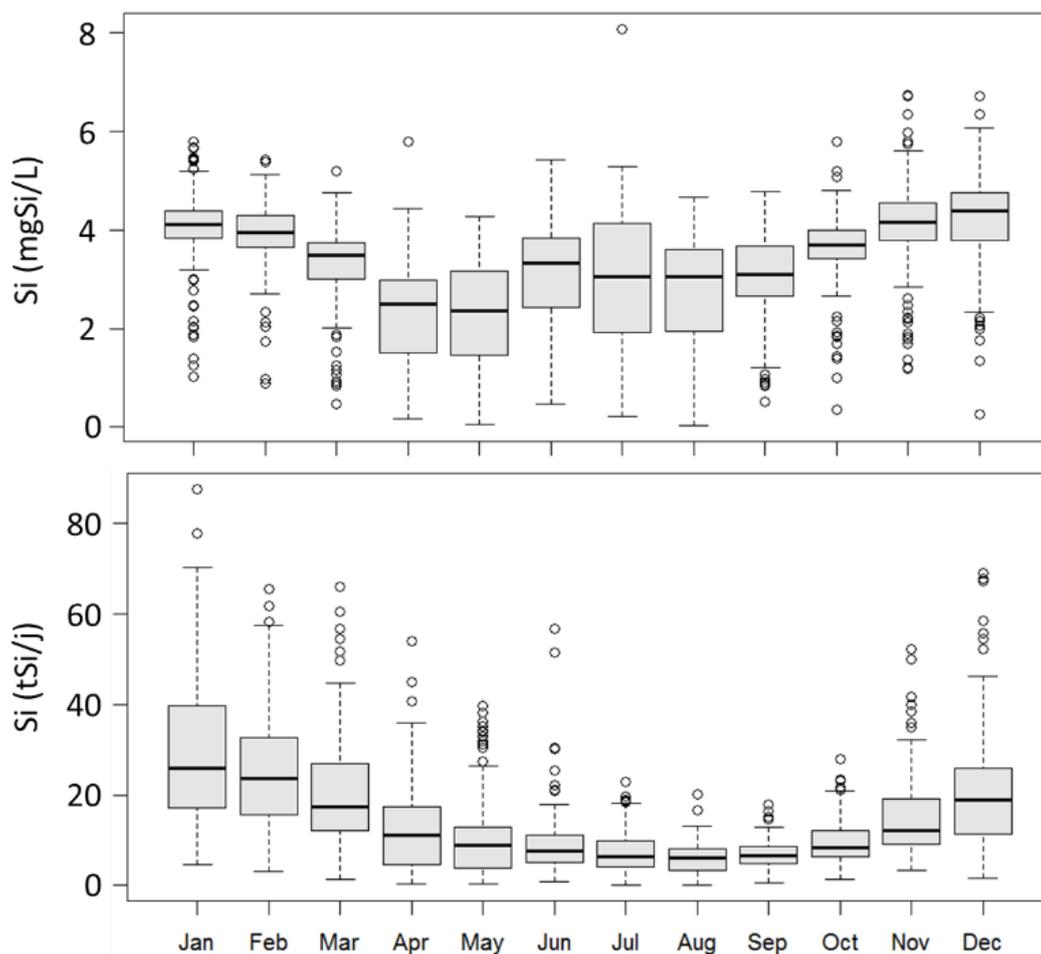


Figure 13 : Dynamique saisonnière moyenne depuis 1975 des concentrations en silicium (Si ; mgSi/L) transitant dans la Seine à Poses (en haut) et des flux mensuels (tSi /j ; en bas).



6 La matière organique

Au-delà des flux en éléments inorganiques qui jouent un rôle clé dans le cycle de la matière (azote, phosphore, silicium), le fleuve transporte également différentes formes de matière organique. Cette matière organique, composée de biomasse vivante et morte, est indispensable aux organismes hétérotrophes et joue un rôle important dans le cycle de la matière et des éléments. La matière organique vivante sous la forme de biomasse chlorophyllienne (producteurs primaires) fournit la nourriture nécessaire aux consommateurs primaires et soutient ainsi le réseau trophique local. Cependant, la nécrosasse (biomasse morte en décomposition), joue également un rôle majeur notamment dans le recyclage de la matière organique et donc dans le recyclage des nutriments ou le stockage de carbone.

Parmi les mesures de la matière organique, il peut être distingué celles qui s'expriment en oxygène équivalent (quantité d'oxygène nécessaire à l'oxydation de la matière organique), et celles qui s'expriment directement en carbone, constituant principal de la matière organique (entre 40 à 50 %). Le flux de matière organique à Poses est mesuré *via* la concentration en carbone organique dans l'eau. Ces concentrations sont mesurées soit dans l'eau brute (carbone organique total - COT), soit dans l'eau filtrée (carbone organique dissous - COD), la différence entre les deux représentant le carbone organique particulaire (COP). Mesuré depuis 1980, le COT présente une moyenne de 6.6 ± 3.5 mgC/L et le COD de 4 ± 2.3 mgC/L. Le COP représente, aux dates concordantes, environ 32 % du COT avec une moyenne de 2.3 ± 1.8 mgC/L.

La quantité de matière organique dans la Seine à Poses apparaît comme étant en diminution depuis les années 1990, lorsque les années similaires en terme de débit sont comparées [Garnier *et al.*, 2008]. Cette diminution s'expliquerait par une amélioration des capacités de traitements des rejets de l'agglomération parisienne. En effet, 50 % du flux annuel de COP à Poses proviendrait de la STEP SAV.

Cependant, il est important de tenir compte du fait que les mesures de teneur en carbone ne permettent pas de mesurer la dynamique réelle de la matière organique. En effet, les molécules qui composent la matière organique peuvent posséder une même teneur en carbone et être totalement différentes, tout comme les molécules associées. Or, le devenir de la matière organique et sa dégradation (reminéralisation), naturelle ou bactérienne vont dépendre de la taille de la molécule, de sa qualité, de son origine (terrestre, aquatique, industrielle, agricole, naturelle) et/ou de son âge mais aussi des communautés bactériennes et détritivores présentes.

7 Les rapports stœchiométriques

Compte tenu des apports calculés à Poses dans le présent bilan [Tableau I] et supposant un rapport de la matière organique N :P :Si variant selon 15-30:1:20-40, le silicium était le premier élément limitant avec un rapport Si/P annuel moyen inférieur à 20 jusqu'en 1999 et à 40 jusqu'en 2005. Cependant, depuis lors, celui-ci est en constante augmentation et atteint 111 en 2015. L'évolution des rapports stœchiométriques depuis 1970 [Figure 14] montre ainsi que l'estuaire est passé progressivement d'un système limité en silicium vers un système limité en phosphore. De ce fait, le phosphore s'épuise désormais plus rapidement que la silice mais aussi que l'azote avec un rapport N/P moyen annuel depuis 2007 de 114. De manière générale, le rapport Si/N est toujours inférieur à 1.



Tableau I : . Bilans des flux annuels moyens en éléments inorganiques (PO₄, NH₄, NO₂, NO₃, Si) transitant dans la Seine à Poses depuis 2007.

Eléments inorganiques	Tonnes/an	Gigamoles/an
Phosphates (tP-PO ₄)	1 540 ± 320	0.05 ± 0.01
DIN (N)	86 015 ± 17 147	6.14 ± 1.22
Ammonium (N-NH ₄)	3 220 ± 1 516	0.23 ± 0.11
Nitrite (N-NO ₂)	1 312 ± 303	0.09 ± 0.02
Nitrates (N-NO ₃)	81 483 ± 16 364	5.82 ± 1.17
Silicium (tSi-SiO ₂)	54 396 ± 10 958	1.78 ± 0.67

La variabilité saisonnière des rapports stœchiométriques montre des rapports N/P et Si/P les plus forts en hiver (en moyenne depuis 2007 : N/P = 158 et Si/P = 100) et les plus faibles en été (en moyenne depuis 2007 : N/P = 75 et Si/P = 57). Ces variations étant notamment le résultat des variations saisonnières opposées entre le phosphore d'une part puis l'azote et le silicium d'autre part.

Ainsi, si l'évolution du traitement des eaux urbaines a limité le développement des organismes photosynthétiques et permis la réoxygénation des eaux, les excès d'azote conduisent aujourd'hui à un déséquilibre des rapports stœchiométriques.

Le bilan des flux amenés dans l'estuaire (au niveau de Poses) par le fleuve permet d'observer l'influence importante du bassin versant de la Seine et des activités anthropiques qui s'y développent. Transportés par le fleuve, l'intensité de ces flux va être principalement corrélée au débit du fleuve de l'échelle journalière à l'échelle annuelle. Cependant, leur variabilité à l'échelle pluriannuelle est entièrement dépendante de l'évolution des activités anthropiques (industrielles, agricoles et urbaines) et de l'amélioration du traitement des eaux usées. Ces apports en éléments nutritifs et en matière correspondent aux apports allochtones. Complétés par les apports intra-estuariens, ils vont soutenir les productions autochtones et jouer ainsi un rôle important dans la dynamique des cycles biogéochimiques et de la production primaire dans l'estuaire de Seine.

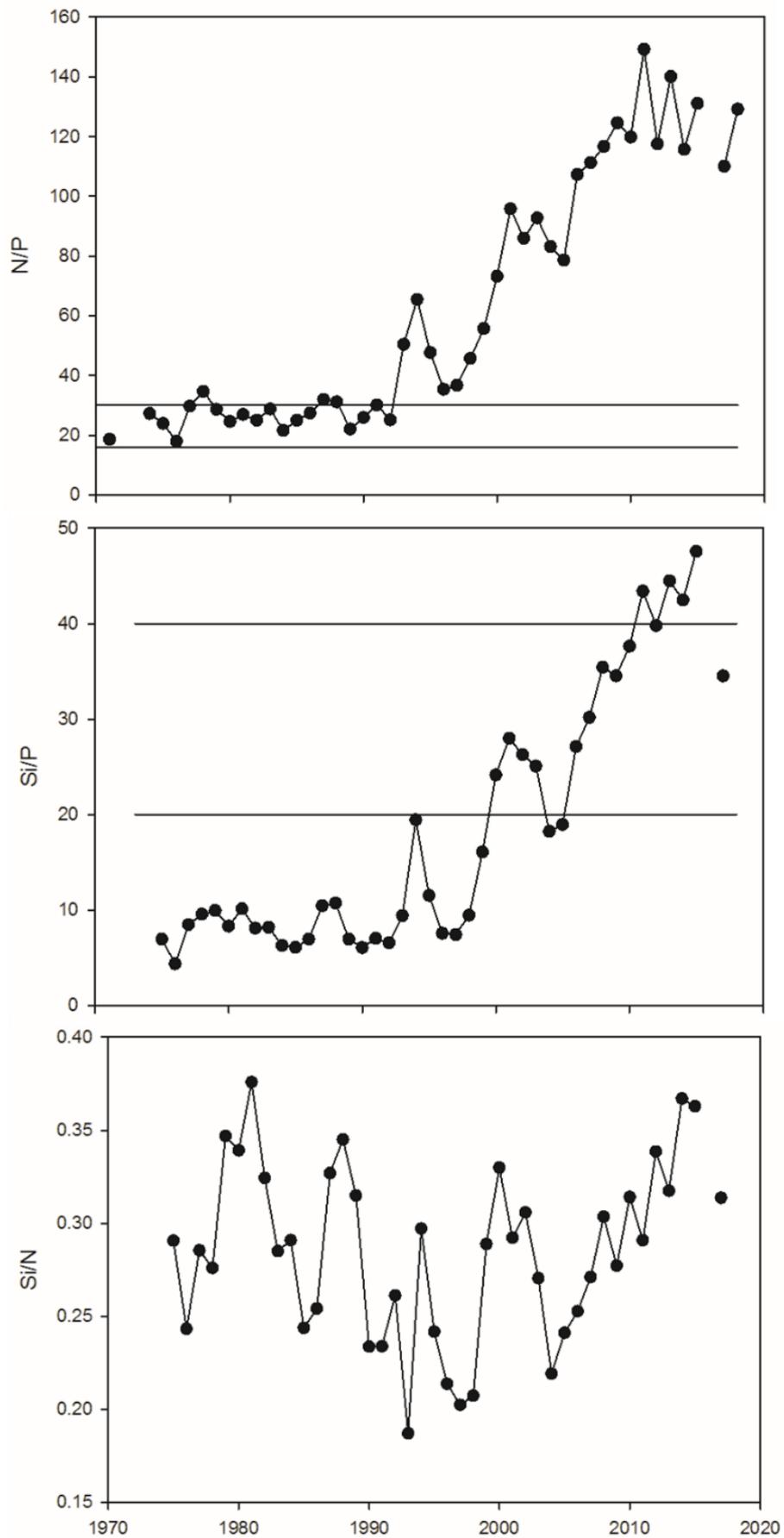


Figure 14 : Evolution des rapports stœchiométriques annuels moyens en éléments nutritifs depuis 1970.

ENCART 02- COMPARATIF AUX SEUILS DCE POUR EVALUER L'ETAT PHYSICO-CHIMIQUE DE LA SEINE

La directive cadre sur l'eau (DCE) fixe des objectifs et des méthodes pour atteindre le bon état des eaux. L'évaluation de l'état des masses d'eau prend en compte des paramètres différents (biologiques, chimiques ou quantitatifs), suivant qu'il s'agisse d'eaux de surface (douces, saumâtres ou salées) ou d'eaux souterraines. Les concentrations en nutriments et en oxygène font partie de cette évaluation comme éléments d'appréciation de l'état physico-chimique eaux de surface. Pour évaluer ce dernier, les seuils proposés par la DCE ont été appliqués aux mesures réalisées dans la Seine à Poses depuis 2007 [Tableau II].

Tableau II : Seuil d'évolution de l'état écologique des eaux continentales en vigueur au 1er décembre 2017 selon l'arrêté du 25 janvier 2010 modifié [Directives européennes 91/676/CEE; 91/271/CEE; 96/61/CEE; 2000/60/CE].

Etat écologique	[très bon, bon[[bon, moyen[[moyen, médiocre[[médiocre, mauvais[
O₂ dissous (Percentile 10 en mg/l)	8	6	4	3
Ammonium (Percentile 90 en mgN-NH ₄ /L)	0.08	0.38	1.54	3.85
Nitrites (Percentile 90 en mgN-NO ₂ /L)	0.03	0.09	0.15	0.30
Nitrates (Percentile 90 en mgN-NO ₃ /L)	2.27	11.36	17.05	22.73
Orthophosphates (Percentile 90 en mgP-PO ₄ /L)	0.03	0.16	0.32	0.65
Diatomées (IBD)	17.07	14.34	10.41	6.13

Pour l'oxygène, le percentile 10 de 7.4 mgO₂/L, soit une valeur proche du seuil de très bon état pour ce paramètre. Pour les orthophosphates, le percentile 90 annuel présente une valeur moyenne de 0.17 mgP-PO₄/L ± 0.03 depuis 2007, soit une valeur d'état moyen pour ce paramètre. Pour l'ammonium et les nitrites, le percentile 90 annuel moyen calculé depuis 2007 est respectivement de 0.45 ± 0.21 mgN-NH₄/L et de 0.15 ± 0.04 mgN-NO₂/L, soit une classe d'état moyen pour ces paramètres. Pour les nitrates, le percentile 90 annuel moyen calculé depuis 2007 est de 6.31 mgN-NO₃/L ± 0.65, correspondant à la classe du bon état.

La présence/abondance des espèces de diatomées est également utilisée pour évaluer la qualité biologique du milieu, à travers l'Indice Biologique Diatomées [IBD - AFNOR NF T 90-354, décembre 2007] et l'Indice de Polluo-Sensibilité [IPS, Coste in Cemagref, 1982]. Ils s'expriment par une note allant de 0 à 20. Plus la note est élevée, meilleure est la qualité biologique du milieu. L'IBD est mesuré à Poses depuis 2002 et présente une amélioration passant d'une moyenne de 7.4 ± 0.7 (qualité médiocre) pour la période 2002-2007 à une moyenne de 13.2 ± 0.5 (qualité moyenne) depuis 2007.



B- LES DYNAMIQUES DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES ET DE LA PRODUCTION PRIMAIRE DANS L'ESTUAIRE DE LA SEINE

Les caractéristiques hydro-sédimentaire du lit mineur de l'estuaire de Seine permettent d'en différencier des zones au fonctionnement particulier jouant sur les cycles biogéochimiques et la production primaire [Figure 15]. La zone d'eau douce soumise à la marée constitue l'estuaire fluvial, de Poses à Vieux-Port. L'estuaire aval, qui définit la zone où s'exerce un gradient salin spatial lié au mélange de la masse d'eau douce provenant de l'estuaire fluvial avec la masse d'eau salée provenant de la baie de Seine, s'étend de Vieux-Port à l'embouchure. A l'interface de ces deux zones, se superpose une zone de turbidité maximale, dite du bouchon vaseux. Cette zone, caractéristique des estuaires macrotidaux, correspond à un secteur fortement turbide d'accumulation de particules fines. Son extension et son positionnement varient en fonction des forçages de la marée et du débit du fleuve.

Au-delà des limites longitudinales, chaque zone intègre transversalement les milieux adjacents correspondant aux zones intertidales et humides mais également les nappes phréatiques. De par la connexion qui existe entre eux, ces milieux adjacents jouent également un rôle sur les cycles biogéochimiques et la production primaire. L'apport en eau des nappes, et donc des éléments associés, correspondrait à un flux annuel à l'estuaire de l'ordre de 100 m³/s. Il constitue donc un flux non négligeable qu'il est nécessaire de prendre en compte dans les bilans de stock en sels nutritifs dans l'estuaire [Bacq *et al.*, 2019].

Les tendances à long terme (50 ans) ayant été analysées précédemment, les dynamiques physico-chimiques et biologiques au sein de l'estuaire seront considérées à partir de 2007, période représentative du fonctionnement actuel de l'estuaire. L'étude des données à cette échelle temporelle permettra d'observer les tendances et les variations actuelles tout en gardant en mémoire les améliorations passées qui ont permis de comprendre l'importance de la gestion des rejets anthropiques vers le bassin de la Seine et son estuaire.

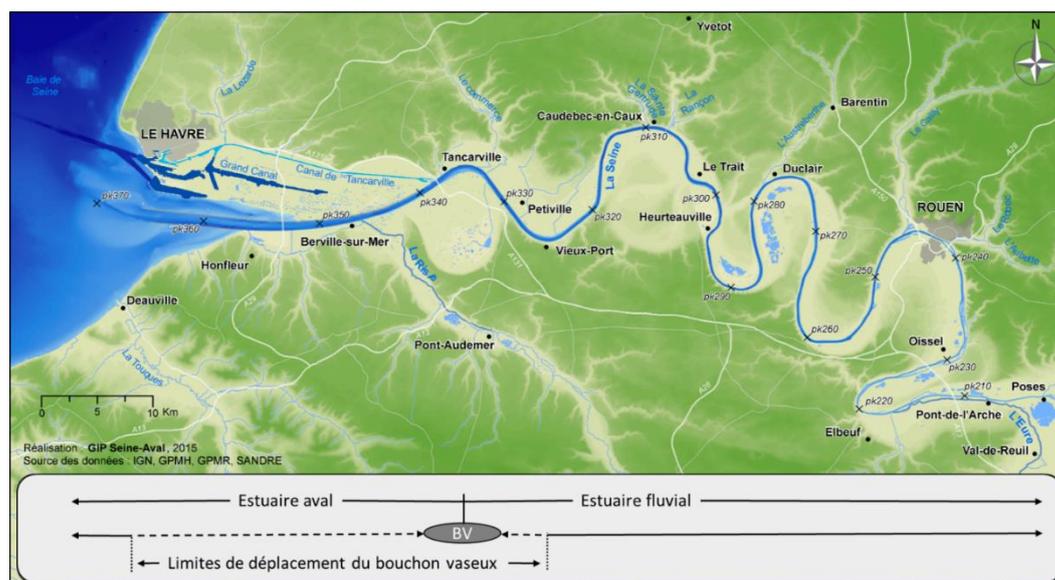


Figure 15 : Zonation de l'estuaire de la Seine, avec l'estuaire aval et l'estuaire fluvial séparées par le bouchon vaseux.

1 L'estuaire fluvial

L'estuaire fluvial est limité en amont par le barrage de Poses et en aval par l'augmentation de salinité et de turbidité correspondant au bouchon vaseux. Au sein de l'estuaire fluvial, l'eau présente des concentrations journalières moyennes en matière en suspension (MES) d'environ 0.25 g/L lors de la période hivernale alors qu'en période d'étiage, les valeurs moyennes sont comprises entre 0.05 et 0.1 g/L, ces valeurs étant principalement régulées par l'intensité des débits du fleuve. A cette variabilité s'ajoute l'influence des marées avec une plus forte remise en suspension de MES lors de période de vive-eau se traduisant par des concentrations allant jusqu'à 0.45 g/L avec un cycle de 14 jours. De plus, à l'échelle de la marée, les concentrations en MES augmentent lors des périodes de flot et de jusant et diminuent lors des périodes d'étale. Les suivis physico-chimiques et biologiques de l'estuaire fluvial sont réalisés depuis 1955 et comporte 18 sites de prélèvements situés entre Poses et Port-Jérôme auxquels s'ajoute de nombreux projets de recherche qui ont permis d'ajouter des prélèvements ponctuels et d'obtenir des informations importantes sur les processus qui se déroulent au sein de cette zone. Dans le but d'observer l'évolution entre l'amont et l'aval de l'estuaire fluvial, les sites de La Bouille (pk 260) et de Caudebec-en-Caux (pk 310) qui sont prélevés bimensuellement ont été utilisés pour illustrer la dynamique spatiale des paramètres.

1.1 Les sels nutritifs

1.1.1 Le phosphore

Variation spatiale

Depuis 2007, les concentrations en phosphore dissous (orthophosphates) mesurés dans l'estuaire fluvial sont en moyenne de 0.13 ± 0.04 mgP-PO₄/L (0.12 ± 0.05 mgP-PO₄/L mesuré à Poses) et aucune différence significative n'est observée entre les concentrations à l'amont et l'aval de la zone ($p > 0.05$). Il semble donc que les concentrations mesurées sont en équilibre entre l'export (transformation des orthophosphates en phosphore particulaire *via* l'assimilation par les organismes photosynthétiques et l'adsorption sur les particules sédimentaires) et l'import (désorption du phosphate inorganique particulaire, apports latéraux issus du lessivage du bassin de l'estuaire, des rejets urbains et industriels, des nappes et des affluents du bassin aval).

Variation temporelle

Depuis 2007, la dynamique interannuelle montre une légère diminution des concentrations en orthophosphates en amont (0.03% par an à La Bouille ; $p < 0.05$) et des concentrations stables en aval ($p > 0.05$ à Caudebec-en-Caux).

Tout comme à Poses, la tendance saisonnière des orthophosphates, montre des concentrations généralement plus fortes lors des mois estivaux en lien avec la désorption du phosphate inorganique particulaire préalablement adsorbé aux particules sédimentaires mais également la production régénérée issue de la dégradation bactérienne de la matière organique favorisé par les conditions environnementales.



1.1.2 L'ammonium

Variation temporelle

La tendance annuelle montre des concentrations en ammonium plus importantes en hiver qu'en été en lien direct avec les débits du fleuve et donc les apports allochtones. La tendance interannuelle générale montre une diminution significative de ces concentrations depuis 2007 (environ 0.1% par an) autant en amont [Figure 16] qu'en aval ($p < 0.05$) probablement en lien direct avec la mise en place du traitement de l'azote en amont au niveau de la station d'épuration SAV *via* les processus de nitrification en 2007 puis de dénitrification en 2011.

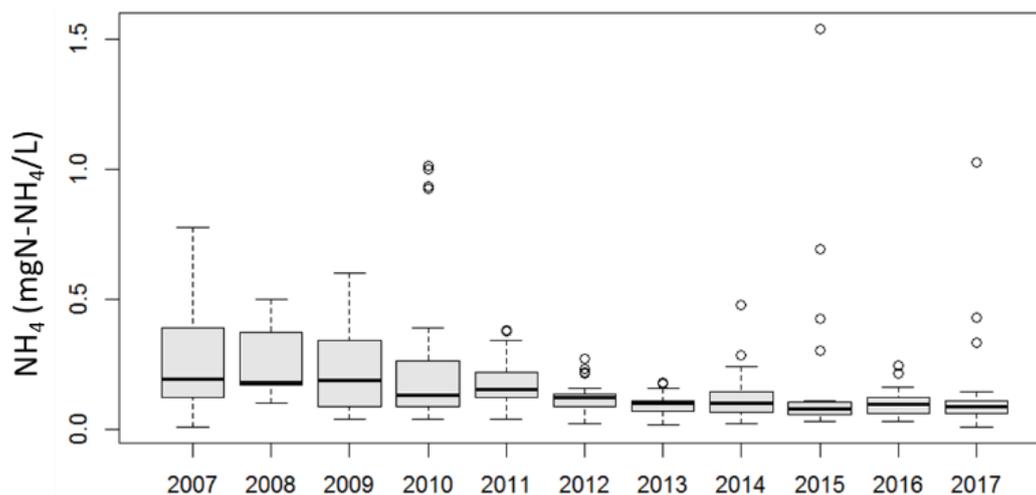


Figure 16 : Variation des concentrations en ammonium (mgN- NH₄/L) à La Bouille (pk 260) depuis 2007.

Variation spatiale

Au cours du déplacement de la masse d'eau dans l'estuaire fluvial, les concentrations en ammonium diminuent significativement avec en moyenne, depuis 2007, 0.17 mgN-NH₄/L à La Bouille et 0.08 mgN-NH₄/L à Caudebec-en-Caux (0.19 mgN-NH₄/L mesuré à Poses). En moyenne, la concentration d'ammonium au niveau de la station la plus en aval est plus faible de 61 % par rapport à la concentration initiale mesurée à Poses. Cette diminution étant la résultante de l'assimilation de l'ammonium par les organismes photosynthétiques, de la transformation rapide de l'ammonium en nitrites par le processus de la nitrification bactérienne ainsi que des apports latéraux et traduit un export plus important que l'import.

1.1.3 Les nitrites

Variation spatiale

Les concentrations en nitrites étant principalement régulées par le processus bactérien de la nitrification de l'ammonium, la diminution des concentrations de ce dernier a un impact direct sur la variation des concentrations en nitrites observées. Ainsi une diminution significative des concentrations en nitrites de l'amont vers l'aval est observable avec en moyenne 0.08 mgN-NO₂ mesuré à La Bouille contre 0.04 mgN-NO₂ mesuré à Caudebec depuis 2007 (0.08 mgN-NO₂/L mesuré à Poses). En moyenne, les concentrations en nitrites sont 58% plus faibles à la station la plus en aval de l'estuaire fluvial par rapport aux concentrations initiales mesurées à Poses.

Variation temporelle

En lien avec la variabilité de l'ammonium, la tendance annuelle montre des concentrations hivernales en nitrites plus importantes qu'en saison estivale [Figure 17]. La production régénérée issue de la dégradation bactérienne et notamment la nitrification favorisée par les conditions environnementales estivales peut également expliquer cette variation.

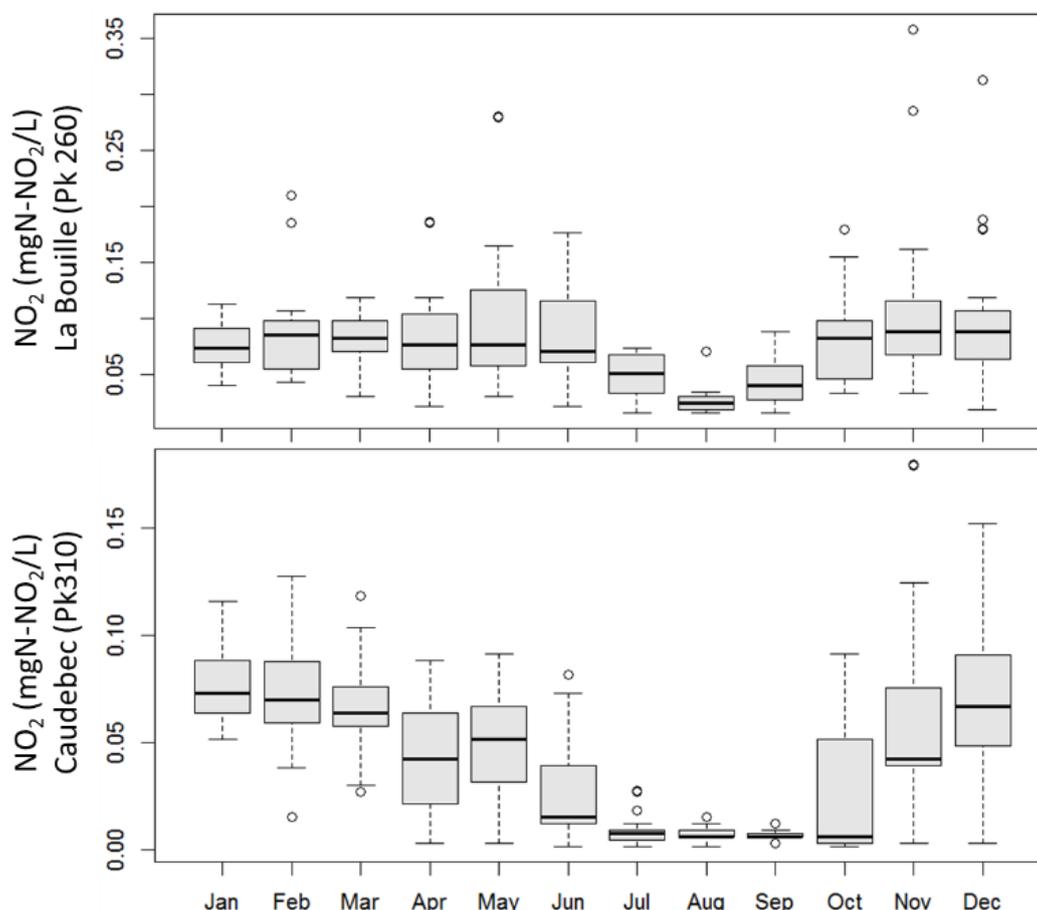


Figure 17 : Variation saisonnière des concentrations en nitrites (mgN- NO₂/L) mesurés à La Bouille (pk 260) et Caudebec (pk 310) depuis 2007.

Contrairement à l'ammonium, la tendance interannuelle générale ne montre aucune variation significative des concentrations en nitrites depuis 2007 ($p > 0.05$).

1.1.4 Les nitrates

Variation spatiale

A la différence des autres formes de l'azote (ammonium, nitrite), aucune différence significative n'est mesurée entre les concentrations en nitrates à l'amont (en moyenne 5.64 mgN-NO₃/L mesurés à La Bouille depuis 2007) et à l'aval (en moyenne 5.68 mgN-NO₃/L mesurés à Caudebec-en-Caux depuis 2007) de la zone avec une moyenne inter-spatiale sur les 18 sites de 5.6 ± 0.9 mgN- NO₃/L (5.54 ± 0.95 mgN-NO₃/L mesuré a Poses). Ainsi, il semble que les concentrations observées qui sont la résultante de l'export par l'assimilation biologique et la dénitrification et de l'import par les apports latéraux issus du lessivage des sols du bassin, des nappes, des affluents ainsi que des apports industriels, agricoles et urbains, soient en état d'équilibre.



Variation temporelle

Tout comme les autres formes de l'azote, la tendance annuelle montre des concentrations plus importantes en hiver qu'en été en lien direct avec les débits du fleuve et donc les apports allochtones.

La tendance interannuelle montre que jusqu'en 2016, une diminution significative des concentrations en nitrates pouvait être mesurée autant en amont qu'en aval avec en moyenne une baisse de 0.3% par an [Figure 18] et pourrait être en partie attribuée à la mise en conformité de la station d'épuration de l'agglomération rouennaise.

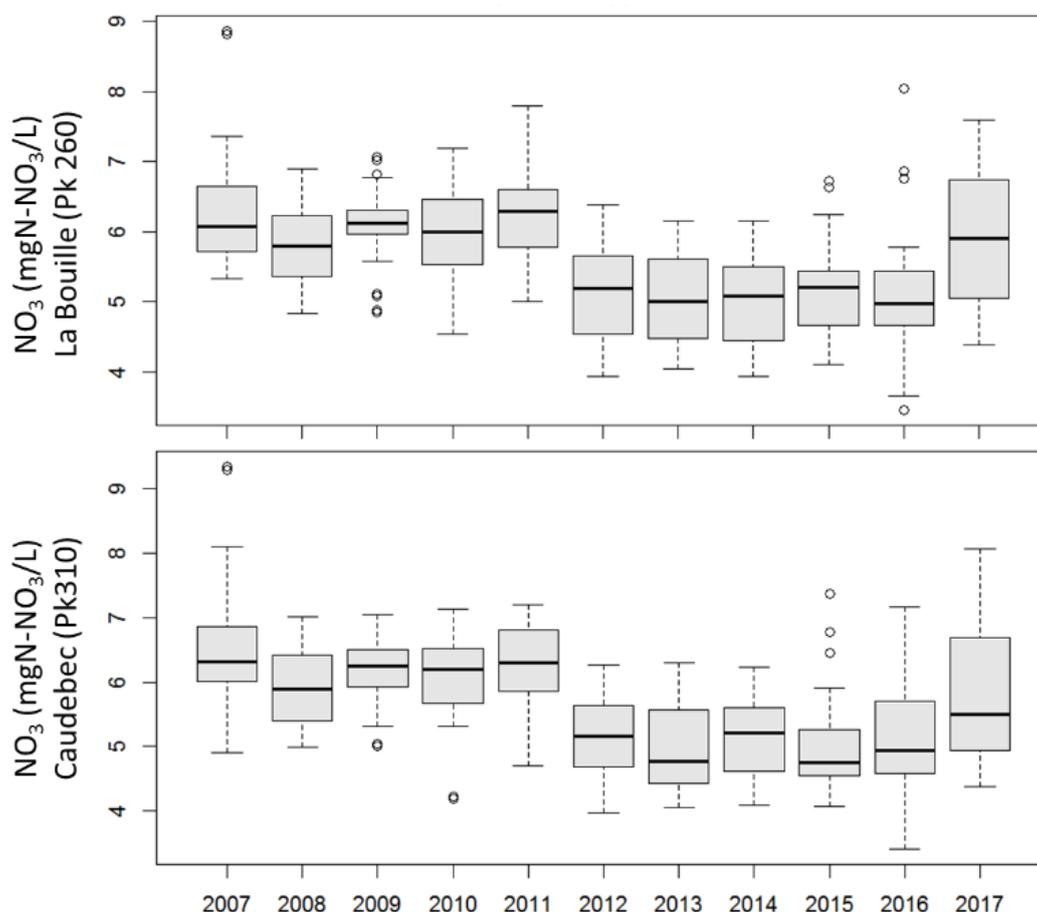


Figure 18 : Variation interannuelle des concentrations en nitrates (mgN- NO₃/L) mesurés à La Bouille (pk 260) et Caudebec (pk 310) depuis 2007.

1.1.5 Le silicium

Variation spatiale

Aucune différence significative n'est mesurée entre les concentrations de silicium à l'amont (en moyenne 3.87 mgSi-SiO₂/L mesurés à La Bouille depuis 2007) et à l'aval (en moyenne 3.77 mgSi-SiO₂/L mesurés à Caudebec-en-Caux depuis 2007) de la zone avec une moyenne inter-spatiale sur les 18 sites de 3.8 ± 0.7 mgSi-SiO₂/L depuis 2007 (3.3 ± 1.2 mgSi-SiO₂/L mesuré à Poses). Cette stabilité des concentrations en silicium indique un état d'équilibre entre les apports naturels fluviaux et latéraux et l'assimilation par le compartiment biologique (ex : diatomées et roselières).

Variation temporelle

Tout comme à Poses, la variation annuelle des mesures en silicium montre une diminution des concentrations au printemps. Cette diminution est la résultante des efflorescences chlorophylliennes printanières, de la diminution des débits, et des variations des apports latéraux.

La tendance interannuelle générale ne montre aucune variation significative des concentrations en silicium depuis 2007 ($p > 0.05$).

1.2 La biomasse, la production primaire et l'oxygène

Dans l'estuaire fluvial, les eaux du fleuve ont parcouru 128 kms de distance depuis leur arrivé à Poses. Les apports du fleuve à Poses ont en partie été consommée ou ont sédimenté et ont été complétée par les apports intra-estuariens et la production autochtone qui soutient le réseau trophique local et la boucle microbienne.

1.2.1 La colonne d'eau

Depuis 2007, l'IBD (indice biologique diatomée) présente des valeurs décroissantes le long de l'estuaire fluvial avec en moyenne 12.8 à Oissel (pk 230) et 10.8 à Caudebec-en-Caux (pk 310), laissant supposer une diminution de la biodiversité des diatomées de l'amont vers l'aval de l'estuaire fluvial.

Variation spatiale

Au cours du déplacement de la masse d'eau dans l'estuaire fluvial, les concentrations en chlorophylle a augmentent significativement avec en moyenne, depuis 2007, 3.52 $\mu\text{g Chla/L}$ mesurés à La Bouille et 6.58 $\mu\text{g Chla/L}$ à Caudebec-en-Caux (2.6 $\mu\text{g Chla/L}$ mesurés à Poses). Les eaux de l'estuaire fluvial sont ainsi en moyenne deux fois plus riches en chlorophylle a que dans les eaux arrivant à Poses. L'estuaire fluvial favorise donc la production phytoplanctonique en lui offrant des conditions propices à sa croissance.

Les concentrations en chlorophylle a mesurées en aval de l'estuaire fluvial permettent d'estimer un apport vers l'estuaire aval correspondant à 66.4 tonnes par an de matière chlorophyllienne soit 2324 tonnes de carbone et reflète une importante production primaire locale. Cependant, il s'agit d'un apport net qui correspond à la résultante de la production primaire autochtone de l'estuaire fluvial, de la consommation par les niveaux trophiques supérieurs, de la mortalité et de la sédimentation. La production primaire de l'estuaire fluvial alimente ainsi fortement la partie aval en matière organique. Néanmoins, ce constat se basant uniquement sur des dynamiques de stock de biomasse chlorophyllienne, des mesures directes de production primaires (flux de carbone) seraient nécessaires pour quantifier les transferts vers le reste du réseau trophique et la boucle microbienne.

Variation temporelle

La variation annuelle des mesures en chlorophylle a est très importante avec des valeurs plus fortes au printemps et surtout en été en raison des conditions environnementales plus favorables (lumière, température, disponibilité des sels nutritifs, débit) et des valeurs plus faibles en automne/hiver [Figure 19].

La tendance interannuelle générale montre une diminution importante des concentrations entre 2007 ($17 \pm 14.7 \mu\text{g Chl a/L}$ en moyenne sur les 18 sites) et 2008 ($1.6 \pm 1.4 \mu\text{g Chl a/L}$

en moyenne sur les 18 sites). La croissance des organismes chlorophylliens étant régulée par les concentrations en sels nutritifs présents dans l'environnement, cette diminution de plus de 80% peut être attribuée aux améliorations des rejets en azote et en phosphore. Depuis, aucune variation significative des concentrations en chlorophylle a n'a été observée ($p > 0.05$).

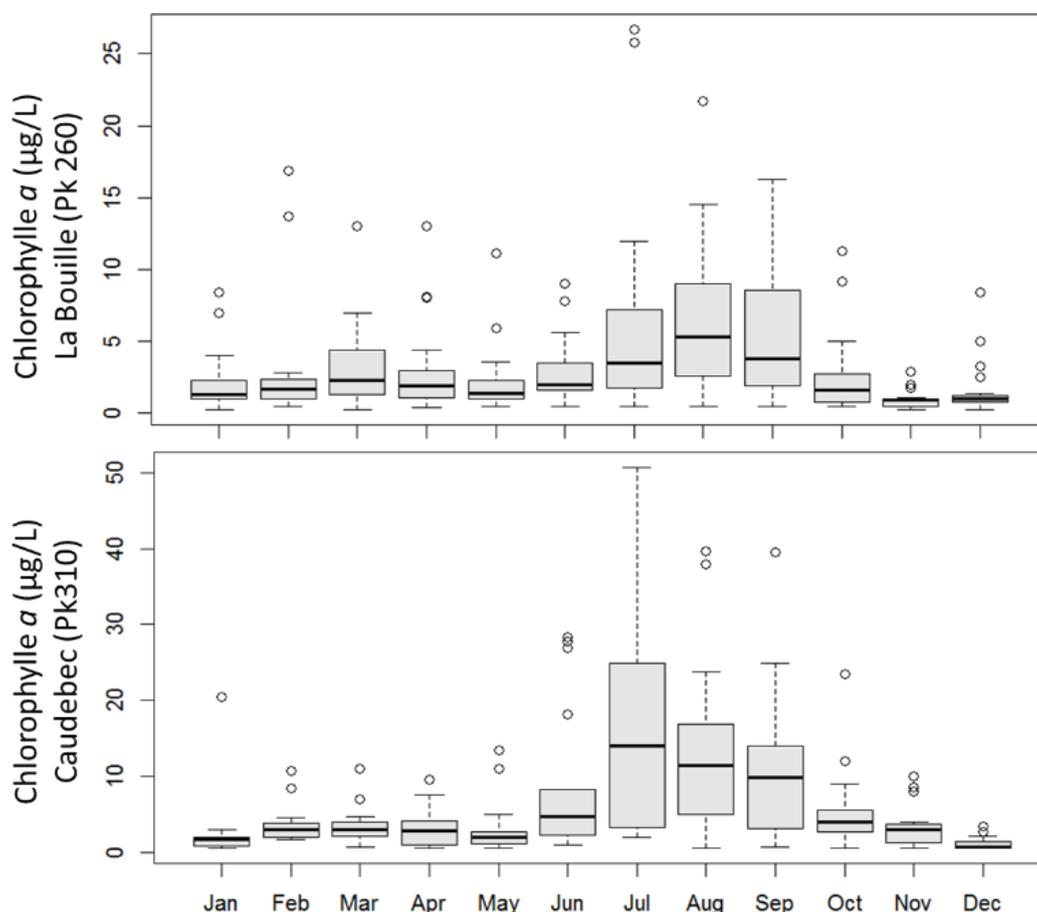


Figure 19 : Variation saisonnière des concentrations en chlorophylle a ($\mu\text{g/L}$) mesurés à La Bouille (pk 260) et Caudebec (pk 310) depuis 2007.

Les données historiques présentées précédemment montraient des périodes d'anoxie directement en lien avec les excès de sels nutritifs et de matières organiques. L'amélioration de la qualité des eaux et la baisse de la concentration en chlorophylle a permettent d'obtenir des concentrations en oxygène satisfaisantes depuis 2007.

Variation spatiale

Aucune différence significative n'est mesurée entre les concentrations d'oxygène à l'amont (en moyenne $8.99 \text{ mgO}_2/\text{L}$ mesurés à La Bouille depuis 2007 avec en 2017 une moyenne annuelle de $9.32 \pm 1.49 \text{ mgO}_2/\text{L}$ pour un percentile 10 de 7.38) et à l'aval de l'estuaire fluvial (en moyenne $8.98 \text{ mgO}_2/\text{L}$ mesurés à Caudebec-en-Caux depuis 2007 avec en 2017 une moyenne annuelle de $9.24 \pm 1.16 \text{ mgO}_2/\text{L}$ pour un percentile 10 de 7.8). Tout comme à Poses ($9.54 \pm 1.8 \text{ mgO}_2/\text{L}$ pour un percentile 10 de 7.4 en 2017), les valeurs sont proches du seuil de très bon état écologique [Tableau II].

A Rouen, l'oxygène est mesurée à haute fréquence (i.e. 5 min) dans le cadre du suivi Synapses depuis 2012. Cette acquisition haute-fréquence permet de suivre l'évolution à long terme de l'oxygénation de l'eau, mais également l'impact d'évènements particuliers (crue, orage, canicule, etc.). L'ensemble des valeurs enregistrées montre une variation entre 3 et 15

mgO₂/L pour une moyenne de 9.56 ± 1.9 mgO₂/L et un percentile 10 de 7.2. Les valeurs inférieures à 5 mgO₂/L n'étant plus observées depuis l'été 2012.

Variation temporelle

La variation annuelle des concentrations en oxygène montre la même dynamique que celle observée à Poses avec des valeurs qui diminuent de janvier à juillet puis qui augmentent le restant de l'année.

La tendance interannuelle générale montre une augmentation significative des concentrations en oxygène depuis 2007 d'environ 0.02 % de la concentration moyenne par an ($p < 0.05$) à la fois pour l'amont et pour l'aval de l'estuaire fluvial.

1.2.2 Les zones humides

L'estuaire de la Seine abrite de nombreuses zones humides représentant des macrosystèmes dont l'intérêt écologique est majeur pour un cortège d'espèces utilisant les différents habitats qui se forment lorsque ces milieux se déconnectent progressivement du fleuve [Encart 03 – Les zones humides de l'estuaire de la Seine]. Ces écosystèmes sont des lieux d'échange entre les milieux aquatiques du chenal, les milieux terrestres de la plaine d'inondation et les nappes phréatiques. Ces zones potentiellement très productives participent au rôle épuratoire et à la production primaire autochtone de l'estuaire, alimentant un réseau trophique local très riche ainsi qu'une boucle microbienne très active. En conditions naturelles, ces écosystèmes sont en continuité le long des berges. Dans le cas de la basse vallée de la Seine, l'aménagement de l'estuaire pour les usages urbains, industriels et portuaires a souvent déconnecté les zones humides du lit majeur de la Seine [Foussard *et al.*, 2010].

Les seules données actuellement acquises sur les zones humides et intertidales de l'estuaire fluvial se limitent au diagnostic de l'état écologique des berges de la basse vallée de la Seine réalisé sur 7 sites correspondant à un gradient de connectivité et basé sur la qualité de la végétation et des sols [Langlois and Bureau, 2012 ; Mchergui, 2014] ainsi qu'une étude au cours des années 2001-2002 sur la dynamique du fonctionnement de la vasière de Oissel [Mesnage *et al.*, 2002]. Ces données très localisées ne permettent cependant pas de généraliser les résultats obtenus à l'ensemble des zones humides et intertidales de l'estuaire fluvial.

Au niveau de la vasière de Oissel, les résultats permettent de montrer que cette zone intertidale « d'eau douce » est dynamisée par les débits du fleuve avec de l'érosion en étiage et le stockage de particules en crue [Guézennec *et al.*, 1999]. Malgré une surface réduite de 0.95 ha, cette vasière joue localement un rôle non négligeable dans les processus biogéochimiques et la production primaire. La structure grumeleuse du sédiment met en évidence la forte bioturbation des annélides oligochètes d'eau douce qui favorisent potentiellement les flux de sels nutritifs dans le sédiment et par conséquent la production primaire [Morelle *et al.*, soumis]. D'autant plus que la structure sablo-vaseuse de surface suppose une zone favorable au développement microalgal [Morelle, 2018]. A l'avenir, il serait donc intéressant de pouvoir quantifier l'implication des vasières fluviales dans la production primaire autochtone de l'estuaire fluvial.

La présence importante de carbone organique, la variabilité saisonnière du pH, ainsi que la disparition de l'oxygène dès le premier centimètre suppose que l'activité bactérienne de reminéralisation est également forte, d'autant plus qu'une forte activité sulfato-réductrice a été mesurée [Mesnage *et al.*, 2002]. Des mesures complémentaires sont cependant nécessaires afin d'évaluer le rôle de cette vasière dans les cycles biogéochimiques. De plus, aux vues des



concentrations en azote stables lors du cheminement de la masse d'eau dans l'estuaire fluvial, il serait intéressant de pouvoir estimer l'activité de dénitrification dans les vasières fluviales.

Au niveau des zones humides étudiées dans la basse vallée de la Seine, la majorité des sols rencontrés appartient à la catégorie des reductisols fluviques (sol minéral dont la morphologie et le fonctionnement sont liés à un temps d'engorgement en eau dont la durée est variable) alors que les zones humides des plaines alluviales devraient correspondre en majorité à des histosols (sols organiques dont la morphologie et le fonctionnement sont liés à un engorgement permanent ou quasi permanent favorisant l'accumulation de matière).

En termes de qualité de la végétation, bien qu'une très forte variabilité des critères étudiés a pu être mise en avant lors de ce diagnostic, l'un des sites étudié situé au niveau de Petiville (pk 325) semble être représentatif des zones alluviales et constitue un site de référence en raison de la présence d'un gradient de milieux qui favorise une richesse et une diversité spécifiques très importantes. En effet, ce site est caractérisé par une pente douce et des inondations journalières directement reliées au mécanisme des marées et régulièrement liées aux crues fluviales entraînant la mise en place de différentes formations végétales se répartissant selon le gradient d'inondation et contribuant à la création d'une mosaïque de milieux. En termes de succession végétale, du bas vers le haut de la pente, s'établissent :

- un substrat vaseux régulièrement recouvert au rythme des marées et du batillage
- une ceinture de Cyperacées
- une roselière à *Phalaris arundinacea* et/ou Phragmites.
- une jeune Saulaie ainsi qu'une végétation de type mégaphorbiaie.
- Une Saulaie au sein de laquelle s'établit une mégaphorbiaie.
- une peupleraie
- une digue de terre séparant la zone naturelle de la zone cultivée.

S'il était plus étendu spatialement vers la plaine alluviale, ce site pourrait être complété par les stades matures de forêt mixte ou de vieille saulaie qui devraient faire suite aux saulaies. Il apparaît que ce site abrite les sols assurant le mieux les fonctions écologiques habituellement associées au compartiment sol de ce type d'écosystèmes telles que la dénitrification (effet filtre vis-à-vis de l'azote) et l'accumulation de matière organique (stockage de carbone).

Bien que ce site représente un site de référence et qu'il semble que la connexion au fleuve favorise la mosaïque d'habitats présents, les autres sites directement connectés ne semblent pas présenter les mêmes caractéristiques en lien avec un hydrodynamisme trop important induisant des processus d'érosion/accrétion, une pollution anthropique ou encore un espace réduit ne facilitant pas le développement végétal.

En ce qui concerne les sites déconnectés, il apparaît que ces derniers peuvent favoriser l'expression de la fonction de stockage du carbone par enrichissement progressif en matière organique des sols suite à l'élimination du régime de perturbation lié aux crues et qu'ils possèdent une capacité épuratrice vis-à-vis de l'azote (dénitrification) supérieur aux sites connectés. Certains présentent aussi des richesses spécifiques importantes mais sont généralement associés à une flore plus banale et parfois au développement d'espèces invasives nécessitant une attention particulière. Ainsi, du fait d'une absence de rafraîchissement des systèmes par l'action hydrodynamique du fleuve, ces derniers restent éphémères et nécessitent d'être entretenus par une activité de fauche afin de conserver la richesse biologique et les fonctionnalités écologiques associées.

Les connaissances acquises sur la fonctionnalité des zones humides vis-à-vis des cycles biogéochimiques et de la production primaire restent cependant limitées en estuaire de Seine. Un effort important doit être mené pour caractériser la dynamique et les processus de ces dernières autant en termes de flux biogéochimiques que de production primaire et d'activité bactérienne.

1.3 La matière organique et l'activité bactérienne

Au sein de la colonne d'eau, la matière organique présente résulte d'un mélange entre du matériel d'origine terrigène (végétaux terrestres) et du matériel d'origine autochtone (phytoplancton d'eau douce/bactéries) [Huguet *et al.*, 2018]. La présence de matériel d'origine autochtone est en accord avec les mesures de chlorophylle *a* permettant de supposer une production primaire autochtone importante dans l'estuaire fluvial alors que la présence de matériel d'origine terrigène constitué de matière organique dissoute aromatique et de masse moléculaire élevée est la résultante des apports de matière entrés à Poses, des nappes, des affluents de l'estuaire fluvial tel que l'Eure et du lessivage des sols du bassin estuarien et des zones humides. Ce stock de matière organique soutient une importante activité bactérienne dans la colonne d'eau. En effet, un nombre important de bactéries a été détecté dans l'eau et de fortes consommations (oxydation) d'ammonium et de nitrites ainsi qu'une production de N₂O et CO₂ ont été mesurés au cours des années 2015 et 2016 [Huguet *et al.*, 2018]. Il semblerait donc que la dénitrification soit très active dans la colonne d'eau globalement oxygène de l'estuaire fluvial et suggère la présence de micro-niches anoxiques dans les MES pour permettre à ce processus d'avoir lieu. Parmi tous les processus du cycle de l'azote recherchés, les processus secondaires (nitrification bactérienne, DNRA) représentaient moins d'1 % de l'activité alors que la nitrification archéenne et le processus anammox n'ont pas été détectés. Malgré cette importante activité bactérienne qui permettrait de recycler entre 40 % (année humide) et 70 % (année sèche) de la matière organique dans l'estuaire fluvial [Garnier *et al.*, 2008], aucun déficit important en oxygène n'a été enregistré.

Les zones humides sont le siège de la majeure partie de l'élimination de l'azote provenant du lessivage des sols du bassin estuarien et des apports de la marée. Un fort potentiel de réduction de nitrates dans les sédiments de la basse Seine a été identifié dans l'estuaire fluvial. Au sein de ces derniers, la réduction du nitrate semble être principalement réalisée par la dénitrification mais aussi par d'autres voies telles que la réduction dissimilaire en ammonium (DNRA) et l'oxydation anaérobie de l'ammonium (Anammox). Cependant, il apparaît que la quantité et la qualité de la matière organique soient liées aux activités microbiennes et donc à l'élimination de l'azote et au piégeage du carbone. En effet ces processus semblent corrélés positivement à la présence de carbone facilement dégradable. Ainsi, les microalgues représentant du carbone organique facilement dégradable, il semble que sa présence soit favorable à l'activité de dénitrification. Cependant l'apport de ce type de carbone reste faible en comparaison aux apports nitriques [Laverman and Derenne, 2012]. La présence de fortes concentrations de microphytobenthos sur les zones intertidales serait ainsi un levier important dans les processus d'élimination des nitrates.

En plus des zones humides et de la colonne d'eau, les sédiments subtidiaux sont également le siège d'une importante activité bactérienne en raison de conditions plus favorables. En effet, les concentrations importantes d'ammonium dans le sédiment et la faible profondeur de pénétration d'oxygène suggèrent la présence d'une activité microbienne (dégradation de matière organique, nitrification) très importante. En effet, les analyses microbiennes réalisées dans la fraction sédimentaire au niveau de Rouen ont montré d'importantes densités microbiennes et ce sont à nouveau les micro-organismes capables de réaliser la dénitrification



qui dominant, suivis par ceux réalisant la DNRA. Les taux de réduction de nitrates mesurés étaient très élevés ($\sim 400 \text{ nmol NO}_3/\text{cm}^3/\text{h}$) de même que la production d'ammonium ($\sim 80 \text{ nmol NH}_4^+/\text{cm}^3/\text{h}$). La matière organique entretient donc une respiration bactérienne importante, les sédiments se comportent comme des puits de nitrates et la dégradation de la matière dans ces sédiments entraîne un flux d'ammonium supplémentaire des sédiments vers la colonne d'eau.

2 Le bouchon vaseux

Le bouchon vaseux ou zone du "maximum de turbidité" est la zone d'un estuaire où les sédiments fins en suspension mêlés de matière organique sont fortement concentrés [Figure 20]. Cette zone, typique des estuaires macrotidaux, est générée par l'asymétrie de l'onde de marée lors de sa propagation dans l'estuaire et par la circulation résiduelle induite par la différence de densité existant entre les eaux douces et salées [Brenon and Le Hir, 1999 ; Lemoine and Verney, 2015].



Les concentrations en MES dans le bouchon vaseux varient entre 0.05 et 0.1 g/L dans la colonne d'eau en morte-eau et entre 2g/L en surface et 4g/L au fond en vive eau. La masse sédimentaire du bouchon vaseux varie ainsi dans des proportions très importantes entre 20 000 à 400 000 t. Cependant, ces valeurs restent faibles en comparaison aux autres estuaires macrotidaux français (800 000 à 1 000 000 t pour la Loire, 4 000 000 à 5 000 000 t pour la Gironde).

La position, la forme, l'étendue, le volume et la densité du bouchon vaseux évoluent en fonction du rythme et de l'ampleur des marées et du débit du fleuve. En Seine, sa position moyenne oscille entre pk 355 et 365 à basse mer et pk 330 à 350 en pleine mer [Figure 15]. Cependant, le bouchon vaseux peut être expulsé en baie de Seine lors de fortes crues.

Figure 20 : Augmentation de la turbidité à l'approche du bouchon vaseux dans l'estuaire de Seine.

La dynamique hydro-sédimentaire du bouchon vaseux a fait l'objet de nombreuses études dans l'estuaire de Seine [Lemoine and Verney, 2015 ; Grasso and Verney, 2018]. Cependant, au-delà de sa dynamique particulière, le bouchon vaseux constitue un écosystème tout à fait particulier qui le différencie des autres zones de l'estuaire. Cet écosystème joue un rôle écologique important par sa fonction d'épuration en permettant l'adsorption temporaire de nutriments et de contaminants aux particules en suspension. Celui-ci agit ainsi comme une réserve de nutriment et de matière [Lavabre and Fisson, 2013] et comme régulateur des apports entre l'estuaire fluvial et aval. De plus, le bouchon vaseux joue également un rôle très important dans les processus de dépôt-érosion pour les habitats intertidaux et subtidaux, tels que les vasières ou substrats connectés au bouchon vaseux, qui reçoivent et libèrent (selon les conditions hydro-sédimentaires) des quantités importantes de matières et de particules [Even et al., 2007].

2.1 Les sels nutritifs

2.1.1 Le phosphore

Le bouchon vaseux joue le double rôle de puits et de source de phosphore. En effet, l'amont du bouchon vaseux est un puit de phosphore en lien les apports de phosphore dissous par la masse d'eau provenant de l'estuaire fluvial qui vont s'adsorber aux particules du bouchon vaseux et renforcer le pool de phosphate inorganique particulaire. En revanche, l'aval du bouchon devient une source de phosphore en lien avec la dilution des particules dans les eaux marines faiblement concentrées en phosphore ce qui favorise la désorption du phosphate inorganique particulaire en phosphate dissous.

Annuellement, le phosphore inorganique particulaire (PIP) subit des variations saisonnières avec un pic en été [Néméry, 2003] en lien avec la diminution des débits et donc l'augmentation des MES dans le bouchon. En revanche, les concentrations en phosphore organique particulaire (POP) sont généralement stables dans le bouchon vaseux même si une diminution des concentrations peut être observée lorsque le temps de résidence est suffisamment important ce qui permet d'observer l'effet de la reminéralisation bactérienne et donc sa transformation de l'état particulaire à dissous [Deborde *et al.*, 2007].

2.1.2 L'azote

L'augmentation du temps de résidence et de la teneur en matière organique dans le bouchon vaseux couplée à la présence d'une importante communauté bactérienne peut engendrer une forte activité nitrifiante [Brion *et al.*, 2000 ; Sebilo *et al.*, 2006 ; Servais and Garnier, 2006 ; Aissa-Grouz *et al.*, 2015]. Elle reste cependant influencée par la disponibilité en ammonium et par les variations environnementales (température, débits) qui jouent un rôle sur les apports en matière organique et sur l'activité bactérienne [Brion *et al.*, 2000 ; Sebilo *et al.*, 2006].

Bien que les concentrations de nitrates apparaissent stables dans le bouchon vaseux, il semble qu'il y ait également un fort potentiel de dénitrification. En effet, le bouchon vaseux montre des abondances très importantes de bactéries dénitrifiantes ainsi qu'un potentiel de disparition de nitrate et une production de N₂O. Ce processus de la dénitrification étant anoxique, il semblerait que ce processus soit réalisé au sein de micro-niches anoxiques dans les MES [Huguet *et al.*, 2018].

2.2 La biomasse et la productivité primaire

La production primaire dans le bouchon vaseux est physiologiquement très limitée en raison de la teneur très importante en MES pouvant dépasser les 2g/L. En effet, la turbidité de la colonne d'eau limite la pénétration de la lumière et par conséquent l'activité photosynthétique [Morelle *et al.*, 2018b]. Ainsi, le bouchon vaseux de l'estuaire de Seine présente peu, voir pas, de production primaire.

De plus, la plupart des organismes d'eau douce transportés par la masse d'eau et issus de la production primaire de l'estuaire fluvial y meurent au contact des eaux salées. En effet, les cellules végétales dulçaquicoles, n'étant pas adaptées aux variations de la salinité de l'eau, subissent un stress osmotique qui peut engendrer la rupture de la membrane plasmique provoquée par la pénétration d'eau dans la cellule. Cette mort cellulaire des organismes photosynthétiques, confirmée par les fortes concentrations en pheopigments (pigments chlorophylliens dégradés) mesurées au niveau du bouchon vaseux [Even *et al.*, 2007 ; Morelle *et al.*, 2018], renforce le pool de matière organique dégradable.



2.3 L'oxygène

Grace au réseau synapses, coordonné par le GIP Seine-Aval, il est possible de suivre à haute fréquence les principaux paramètres liés à la qualité de l'eau sur différentes stations de l'estuaire de la Seine. Parmi celles-ci, Tancarville (pk 235) et Fatouville (pk 350) sont positionné dans la zone d'oscillation du bouchon vaseux et permettent de suivre l'évolution des concentrations en oxygène au sein de celui-ci avec une fréquence de mesure de 5 min à la fois en surface et au fond.

Saisonnement, la tendance observée en amont est retrouvée autant pour Tancarville que pour Fatouville [Figure 21] avec des concentrations en oxygène minimales en été (en moyenne 7.25 ± 1.04 mgO₂/L en août) et maximales en hiver (en moyenne > 10 mgO₂/L entre décembre et mars).

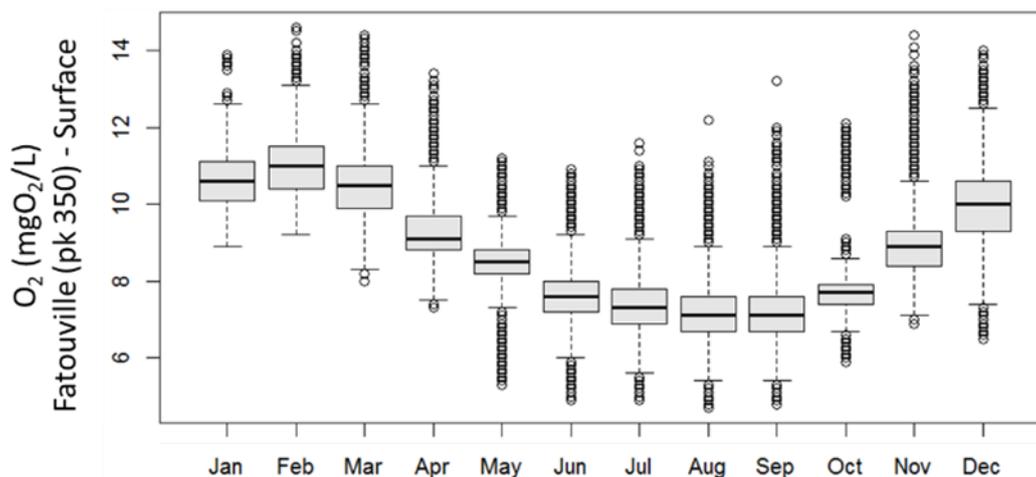


Figure 21 : Variation saisonnière de la concentration en oxygène (mgO₂/L) en surface, mesurées à haute fréquence (i.e. : 5 min) à Fatouville (Pk 350) pour la période 2015-2018 (réseau SYNAPSES).

Comme vu précédemment, il est actuellement admis que les concentrations en oxygène atteignent un seuil sensible à 5 mgO₂/L en dessous duquel le développement de la vie aquatique est perturbé. Au sein du bouchon vaseux, le suivi des stations de Fatouville et de Tancarville montre encore des concentrations < 5 mgO₂/L en période estivale sur la période 2015-2018. Ces périodes restent épisodiques avec seulement 3.5% des valeurs mesurées inférieures à ce seuil à Tancarville et 0.05% à Fatouville. De plus, ces valeurs sont principalement mesurées en profondeur que ce soit à Fatouville (85.07 % des concentrations < 5 mgO₂/L sont mesurées en profondeur) et à Tancarville (96.3% des concentrations < 5 mgO₂/L sont mesurées en profondeur) avec des valeurs atteignant au minimum 3 mgO₂/L. Ces observations confirment la possibilité d'avoir des niches anoxiques au sein des MES.

2.4 La matière organique

L'une des spécificité du bouchon vaseux de la Seine est sa teneur élevée en carbone organique particulaire par unité de matière en suspension [Garnier *et al.*, 2008] et les propriétés de cette matière organique diffèrent par rapport aux autres zones de l'estuaire [Etcheber *et al.*, 2004]. En lien avec les conditions hydrodynamiques de la zone, 70% de cette matière organique est issue du sol (contre 45 % en amont). En effet, lors de marées de faibles amplitudes, la matière organique de la colonne d'eau, récente, se dépose au fond et les marées à forts coefficients conduisent à une remise en suspension du sédiment fraîchement déposé et peu dégradé dans la colonne d'eau. Il apparait ainsi que la matière organique

présente dans le bouchon vaseux est entre 75 à 80 % d'origine récente (sucres et protéines) et donc facilement dégradable [Huguet *et al.*, 2018]. Ceci peut être expliqué par la forte mortalité des organismes photosynthétiques dans cette zone mais également par la présence d'une importante quantité de polysaccharides extracellulaires [Verney *et al.*, 2012 ; Morelle *et al.* 2017, 2018a].

Les exopolysaccharides (EPS pour « extracellular polymeric substance ») sont des polymères naturels sécrétés par certains organismes dans leur environnement. De par leurs propriétés collantes, les EPS, vont s'associer avec les matières en suspension, engendrant la formation d'agrégats et ainsi jouer un rôle dans les processus de floculation/défloculation, d'agrégation et favoriser la sédimentation. Les EPS sont représentés par une fraction soluble composée principalement de galactose et d'acide glucuronique [De Brouwer *et al.*, 2002] et d'une fraction particulaire dont une partie est sous la forme de particules exopolymériques transparentes (TEP) principalement composées de fucose et de rhamose [Passow, 2002 ; Thornton, 2002 ; Fukao *et al.*, 2009]. En fournissant une source de carbone non négligeable, les excréments d'EPS et de TEP par le phytoplancton représentent également une part importante de la production primaire et jouent ainsi un rôle dans les flux de carbone de la colonne d'eau [Smith and Underwood, 1998 ; Passow *et al.*, 2001 ; Bhaskar and Bhosle, 2006]. De plus, la production d'EPS permet la création de microenvironnements où les cellules sont protégées des changements rapides des conditions environnementales, des toxines, du broutage ou même de la digestion [Decho, 2000].

2.5 L'activité bactérienne

La zone du bouchon vaseux riche en particules en suspension servant de support aux bactéries et en matière organique facilement biodégradable est très favorable à l'activité bactérienne. De ce fait, bien que l'activité bactérienne reste dépendant du temps de résidence [Soetaert and Herman, 1995 ; Abril *et al.*, 2002 ; Even *et al.*, 2007], une intense reminéralisation bactérienne a lieu dans cette zone de l'estuaire où une diminution des concentrations en carbone organique particulaire est observée [Etcheber *et al.*, 2004; Servais and Garnier, 2006 ; Aissa-Grouz *et al.*, 2015]. Par conséquent, la demande en oxygène dans le bouchon vaseux est bien plus importante que la production qui résulte de la photosynthèse et la production primaire nette dans le bouchon vaseux apparaît donc négative [Kromkamp and Peene, 1995 ; Even *et al.*, 2007 ; Foussard and Etcheber, 2011]. Ainsi, plus le bouchon vaseux est riche en matières organiques dégradables, naturelles ou urbaines, plus la teneur des eaux en oxygène décroît.

Le maintien du bouchon vaseux dans l'estuaire représente un enjeu écologique fort. En effet, il alimente les vasières de l'estuaire aval et participe à l'épuration des eaux en piégeant les MES, favorisant la dégradation des éléments nutritifs avec 40% de dégradation du flux azoté en situation sèche et 12% en situation humide régulant ainsi les risques d'eutrophisation. Les flux de phosphore sont quant à eux très faiblement réduits (<10%) [Billen and Garnier, 2007]. Bien qu'épuré, les flux de nutriments vers l'estuaire aval restent importants et vont alimenter un nouveau réseau trophique en aval du bouchon vaseux.



3 L'estuaire aval

L'estuaire aval se délimite en amont par le front de salinité combinée à l'augmentation de la turbidité correspondant au bouchon vaseux et en aval par la baie de Seine orientale. Directement en lien avec le bouchon vaseux, sa limite amont oscille en fonction du débit et de la marée entre pk 355 et 365 à marée basse et entre pk 330 et 350 à marée haute. Cette zone de l'estuaire, hautement dynamique, est caractérisée par le mélange de la masse d'eau douce provenant du fleuve avec la masse d'eau salée provenant de la baie de Seine qui est à l'origine d'une multitude de gradients spatialisés (turbidité, salinité, nutriments). Ces gradients constituent des zones où se produisent de profonds changements écologiques qui peuvent avoir des conséquences sur l'ensemble du réseau trophique [Bouvier and Giorgio, 2002 ; Schapira *et al.*, 2009, 2010 ; Morelle *et al.*, 2018b] et qui jouent un rôle important dans la structuration des cycles biogéochimiques et sur la production primaire [Morelle, 2018].

3.1 La colonne d'eau

3.1.1 Les sels nutritifs et l'oxygène

Le suivi physico-chimique de l'estuaire aval s'appuie sur trois stations (Tancarville, Berville et Honfleur). Ces mesures régulières permettent d'observer la dynamique annuelle et interannuelle des éléments nutritifs.

Dynamiques spatiale et saisonnière

Les dynamiques des concentrations en azote inorganique dissous, en orthophosphates et en silicium montrent des valeurs plus fortes en surface qu'en profondeur en lien avec la densité plus importante de l'eau marine qui engendre l'écoulement en surface de l'eau douce fluviale chargée en sels nutritifs alors que les eaux salées plus denses s'écoulent en profondeur.

Spatialement, les plus fortes valeurs ont été mesurées au sein de la partie la plus amont, proche du bouchon vaseux et un gradient de dilution s'observe de l'amont vers l'aval à la fois en surface et en profondeur. Ce gradient spatial des concentrations peut être attribué à la dilution des eaux fluviales chargées en sels nutritifs dans les eaux d'origine marines faiblement chargées. La consommation des sels nutritifs par les organismes photosynthétiques au cours du transit de l'eau dans l'estuaire aval peut également renforcer ce gradient.

Saisonnièrement, les valeurs maximales sont observées en saison froide (de novembre à mars) et les plus faibles valeurs en saison chaude (d'avril à octobre) pour les différentes formes de l'azote. Pour les orthophosphates, les plus fortes valeurs sont observées en été (de juin à Octobre) et les plus faibles valeurs au printemps [Claquin *et al.*, 2018 ; Morelle, 2018].

Dynamique interannuelle du phosphore

Depuis 2007, les concentrations ont diminué significativement ($p < 0.05$) à la fois en amont au niveau de Tancarville et en aval au niveau d'Honfleur permettant d'atteindre des moyennes annuelles inférieures à 0.10 mgP-PO₄/L sauf en 2017 pour Tancarville où une augmentation des concentrations en orthophosphates conduit à une moyenne annuelle de 0.12 ± 0.03 mgP-PO₄/L [Figure 22]. A titre indicatif, le percentile 90 est de 0.15 mgP-PO₄/L depuis 2007 et de 0.13 mgP-PO₄/L depuis 2012.



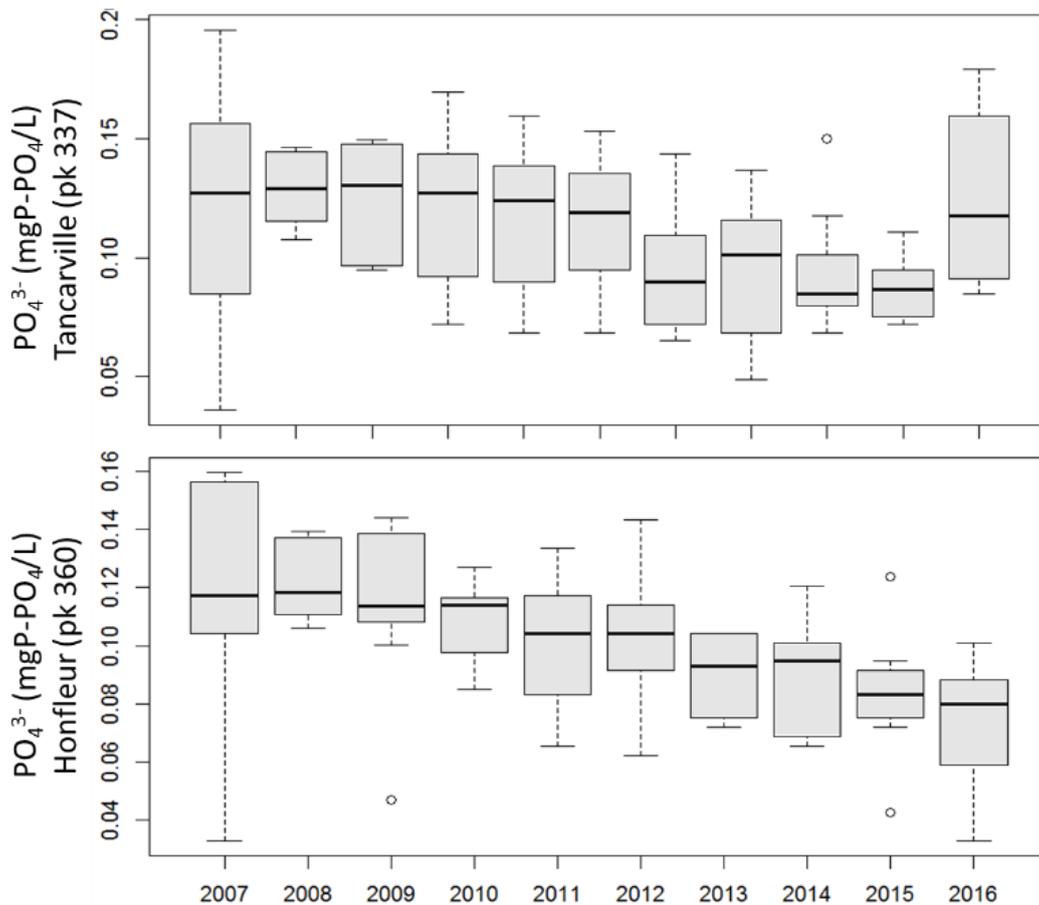


Figure 22 : Variation interannuelle des concentrations en orthophosphates (mgP- PO₄/L) mesurés dans la Seine à Tancarville (pk 337) et Honfleur (pk 360) depuis 2007.

Dynamique interannuelle de l'azote

Les concentrations en ammonium et en nitrites ne présentent pas de variations interannuelles significatives depuis 2007 ($p > 0.05$) avec, en amont et en aval, des moyennes interannuelles de 0.06 mgN- NH₄/L et 0.03 mgN-NO₂/L légèrement inférieures aux moyennes mesurées à Caudebec.

Les concentrations en nitrates présentent des valeurs stables depuis 2007 en amont de la zone ($p > 0.05$) mais une diminution significative de 0.02 % par an est observable sur les concentrations mesurées en aval, au niveau d'Honfleur ($p < 0.05$) avec, depuis 2007, des moyennes interannuelles de 5.6 mgN-NO₃/L à Tancarville contre 4.7 mgN- NO₃/L à Honfleur.

Les percentiles 90 des différentes formes d'azote inorganique dissous sont respectivement de 0.13 mgN-NH₄/L, 0.08 mgN-NO₂/L et 6.6 mgN-NO₃/L.

Dynamique interannuelle du silicium

Les concentrations en silicium ne présentent pas non plus de variation interannuelle significative depuis 2007 ($p > 0.05$) avec des moyennes interannuelles de 3.62 mgSi/L à Tancarville et 3.12 mgSi/L à Honfleur.

Dynamique interannuelle de l'oxygène

Depuis 2007, les concentrations ont significativement augmentées à la fois en amont au niveau de Tancarville ($p < 0.01$) et en aval au niveau d'Honfleur ($p < 0.05$) avec des concentrations supérieures à 8 mg/L depuis 2007 et supérieures à 9 mgO₂/L depuis 2016. Depuis 2007, le

percentile 10 montre également une augmentation significative de 0.03% par an à Tancarville ($p < 0.01$) et à Honfleur ($p < 0.01$) atteignant des valeurs annuelles supérieures à 8 mgO₂/L depuis 2016.

Dans la partie aval des estuaires, l'oxygénation des eaux est favorisée par l'hydrodynamisme important généré par les courants de marée, le vent et à la houle. La productivité du phytoplancton, accrue dans cette zone [Claquin *et al.*, 2018], favorise également l'oxygénation diurne des eaux *via* la photosynthèse.

3.1.2 La biomasse et la production primaire.

Les concentrations en chlorophylle a ne montrent pas de variations interannuelles significatives depuis 2007 que ce soit en amont ou en aval de cette zone de l'estuaire. Cependant, la variabilité annuelle de la biomasse chlorophyllienne est importante avec des valeurs fortes mesurées lors de la période printemps-été et des valeurs faibles mesurées lors des saisons automne-hiver en lien avec les conditions environnementales plus ou moins favorables (température, intensité lumineuse).

La production primaire de l'estuaire aval a fait l'objet d'une étude plus approfondie [Claquin *et al.*, 2018] qui a permis d'estimer la dynamique spatiale et temporelle de la production primaire de l'estuaire aval au cours de l'année 2015. Les résultats montrent que l'estuaire aval semble être divisé en deux parties, la partie amont, proche du maximum de turbidité, avec des cellules phytoplanctoniques présentant un état physiologique faible et la partie aval, proche baie de Seine présentant des cellules phytoplanctoniques avec un meilleur état physiologique. Un gradient de production semble ainsi s'établir spatialement dans l'estuaire en lien avec la diminution de salinité et l'augmentation de turbidité qui limite la production de l'aval vers l'amont [Figure 23]. Cependant, il semble que le maximum de production soit localisé dans l'estuaire et que celle-ci diminue ensuite dans la baie montrant une importante production autochtone. Cette zone, située en aval de l'estuaire, représenterait un bon compromis entre une turbidité suffisamment faible pour permettre une bonne pénétration lumineuse dans la colonne d'eau et des concentrations en sels nutritifs suffisamment élevées n'ayant pas encore été totalement diluées dans l'eau de mer. Annuellement, un gradient temporel est visible avec une forte production aux saisons printemps/été en lien avec les conditions plus favorables au développement phytoplanctonique et inversement une faible production aux saisons automne/hiver.

Les nouvelles méthodologies employées au cours de ce projet ont permis d'accéder à la dynamique temporelle et spatiale de la production primaire à haute fréquence. Ces échelles de temps de mesure sont cohérentes avec la dynamique de l'estuaire ce qui n'était pas envisageable avec les méthodes traditionnelles et les mesures liées à la biomasse chlorophyllienne. Cette étude a ainsi permis de donner une nouvelle vision de la dynamique et du niveau de la production primaire dans l'estuaire aval. La production primaire brute annuelle issue du compartiment phytoplanctonique a ainsi été estimée à 6032 tonnes de carbone produit dans l'estuaire aval au cours de l'année 2015. Cependant, en tenant compte de la variabilité journalière de la production primaire [Morelle *et al.*, 2017], celle-ci pourrait être 20% plus forte et ainsi atteindre plus de 7200 tonnes de carbone produit au cours de l'année étudiée.



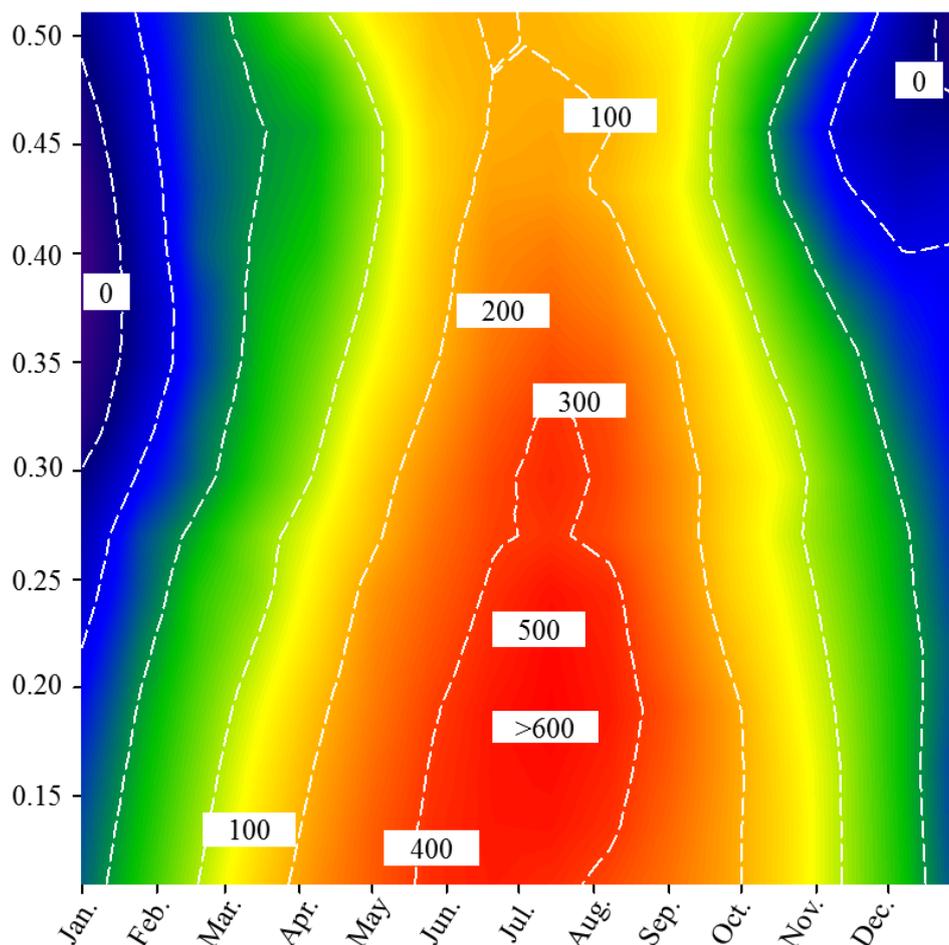


Figure 23 : Estimation de la variation de production primaire phytoplanctonique journalière (mgC/m²/jour) dans l'estuaire aval de la Seine entre Tancarville (PK 337, WGS84 : 0.5) et Honfleur (PK 360 ; WGS84 : 0.2) au cours de l'année 2015.

3.2 Les zones intertidales

Les zones intertidales estuariennes, bien souvent des vasières, sont des habitats soumis aux fluctuations de la marée et à des phases de dépôts et d'érosion de particules sédimentaires et de matière organique. Les vasières sont généralement nues de toute végétation supérieure abritant de nombreux processus importants tel que la dénitrification [Hernandez and Mitsch, 2007] ou encore de nombreuses fonctions écologiques comme la régulation du débit et des nutriments [Groot *et al.*, 2002].

3.2.1 Le phosphore

Les orthophosphates adsorbés sur les particules au sein du bouchon vaseux sont ensuite piégés dans les vasières où la désorption est alors beaucoup plus faible que dans la colonne d'eau puisqu'elle n'a lieu qu'à l'interface eau-sédiment. Ainsi, dans les estuaires, les vasières agissent préférentiellement comme puits à phosphore. Cependant, les études réalisées sur la vasière Nord [Bally, 2003 ; Bally *et al.*, 2004] montrent que la vasière Nord agit comme source pour le phosphore dissous avec des flux allant de 3.6 à 8.4 mgP/m²/j. Pour le phosphore particulaire, deux saisons ont été identifiées avec une période hivernale et printanière durant laquelle la vasière Nord agit comme source pour le phosphore particulaire (12.1 tP/j) alors qu'elle agit comme puits en été et en automne (3.8 tP/j)

3.2.2 L'azote et le silicium

Avec des taux importants de minéralisation de la matière organique et de dénitrification, la quantité de NH_4 dans les vasières est importante. Tout comme le phosphore, il semble que la vasière Nord de l'estuaire agisse comme source pour l'ammonium avec des flux allant de 6.3 à 21.5 $\text{mgNH}_4/\text{m}^2/\text{j}$ Nord [Bally, 2003]. De plus, les sédiments des vasières rapidement anoxiques ne sont pas un environnement favorable pour le processus oxydant de nitrification bactérienne. De ce fait, la production de nitrates et de nitrites est faible et les concentrations sont plutôt dépendantes des apports. Les vasières ont ainsi tendance à agir comme un puits de nitrates [Piehler and Smyth, 2011 ; Koriyama *et al.*, 2016] mais également de silicium en raison de la sédimentation des diatomées, principalement issues du microphytobenthos mais également du phytoplancton et des roseaux. Cependant, lors de la remise en suspension sédimentaire qui peut avoir lieu lors des marées et des épisodes de forts débits fluviaux, les vasières peuvent également agir comme sources d'éléments nutritifs pour la colonne d'eau.

3.2.3 La matière organique

En lien avec la forte minéralisation de la matière organique, les vasières de l'estuaire de Seine ont principalement un rôle de source pour le carbone organique dissous (COD) et de puits pour le carbone organique particulaire (COP). En effet, lors des saisons printanière et estivale, avec l'augmentation des températures et l'apport de matière organique fraîche par la marée, l'activité bactérienne de minéralisation augmente la consommation de COP et la production de COD dans les eaux interstitielles. Cependant, lors de la saison hivernale, les taux de minéralisation dans les vasières de la Seine sont faibles voire nulles en lien avec les faibles températures et les faibles apports de matière organique fraîche ; les vasières agissent alors comme source de COP [Bally, 2003 ; Bally *et al.*, 2004].

En Avril 2015, la matière organique vivante des vasières intertidales de l'estuaire aval a été mesurée [Orvain *et al.*, 2018] et permet d'observer également une forte hétérogénéité spatiale de sa répartition avec de plus fortes valeurs mesurées sur la vasière Nord et le chenal environnemental par rapport à la vasière sud [Figure 24].

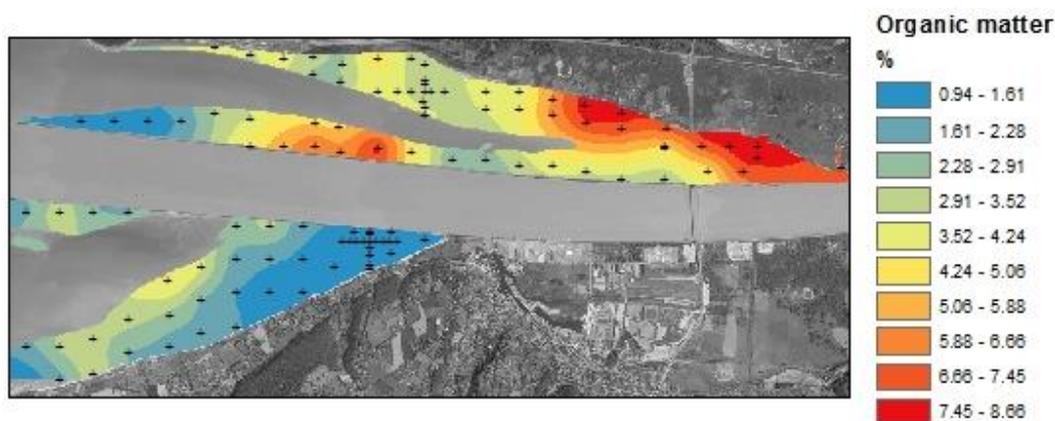


Figure 24 : Matière organique des vasières intertidales de l'estuaire de la Seine (% de MO/gSed).

Tout comme dans la colonne d'eau, une part importante de la matière organique dans les sédiments intertidaux semble constituée d'exopolysaccharides (EPS) dont la répartition spatiale apparaît variable en fonction de la nature du sédiment et la bathymétrie. Des valeurs faibles ont ainsi été estimées dans la vasière sud de l'estuaire dont la structure sédimentaire est sableuse alors que les valeurs étaient plus fortes dans la vasière Nord, le chenal

environnemental et la vasière de Tancarville dont la nature sédimentaire est cohésive. De plus, sur la vasière Nord, les EPS semblaient globalement être produits en quantité plus élevée en haut d'estran qu'en bas d'estran. On retrouve un effet majeur de la teneur en eau reflétant la nature cohésive du sédiment favorisant la sécrétion d'EPS par les biofilms microphytobenthiques [Orvain *et al.*, 2018]. Ces teneurs en EPS d'origine biologique sont une part importante de la production primaire des zones intertidales et représentent des constituants essentiels de la matière organique fraîche et facilement dégradable qui vont soutenir l'activité bactérienne des zones intertidales de l'estuaire et favoriser la reminéralisation des sels nutritifs.

3.2.4 La biomasse et la production primaire.

Les vasières sont principalement colonisées par des microalgues benthiques issues du microphytobenthos formant des biofilms à la surface des sédiments. La dynamique de ce compartiment suit une variabilité annuelle avec généralement des pics de biomasse observés au printemps et en automne. La biomasse et la production primaire du microphytobenthos sur les vasières de Seine ont été mesurées en septembre 2014 et en Avril 2015 [Claquin *et al.*, 2018 ; Orvain *et al.*, 2018].

Temporellement, les résultats de la biomasse chlorophyllienne ont montré des valeurs plus importantes en septembre qu'en avril, ce qui pourrait être expliqué par la luminosité plus intense en septembre mais également par des débits plus faibles limitant l'érosion des zones intertidales et la perturbation des biofilms microphytobenthiques.

Spatialement, les valeurs dans le chenal environnemental et la vasière Sud se sont avérées plus faibles en lien avec la structure sédimentaire. En effet, il apparait que la structure sédimentaire sablo-vaseuse de la vasière Nord soit plus favorable au développement et à la croissance du microphytobenthos en comparaison à des systèmes avec une structure sédimentaire à forte dominante sableuse (vasière sud) ou vaseuse (chenal environnemental) [Ubertini *et al.*, 2012 ; Morelle, 2018]. Les paramètres photosynthétiques et donc la productivité du microphytobenthos se sont également avérés plus importants en vasière Nord [Figure 25]. Il apparait donc que la structure sédimentaire sablo-vaseuse des sédiments est une zone idéale pour la croissance et le développement des biofilms microphytobenthiques et donc pour la production primaire des zones intertidales puisqu'elle apporte un bon compromis entre la pénétration de la lumière (trop faible en dominance vaseuse en raison de la cohésion sédimentaire) et la concentration en éléments nutritifs (trop faible en dominance sableuse en raison de l'évacuation rapide des eaux interstitielles).

Le microphytobenthos présentait des valeurs de production maximale comprises entre 0.7 et 22.8 gC/m²/mois en fonction des sites de prélèvements. Ces valeurs sont bien plus importantes que le phytoplancton qui présente des valeurs jusqu'à 7.5 gC/m²/mois aux mêmes périodes. Cependant, en considérant la surface des vasières en comparaison avec celle de la colonne d'eau, la production primaire réalisée par le microphytobenthos est de 62 tonnes de carbone produites en septembre et 53 tonnes en avril contre respectivement 281 et 500 tonnes de carbone produites par le compartiment phytoplanctonique. Ainsi le microphytobenthos ne semble participer qu'entre 10 et 20% à la production primaire microalgale autochtone [Claquin *et al.*, 2018 ; Orvain *et al.*, 2018].



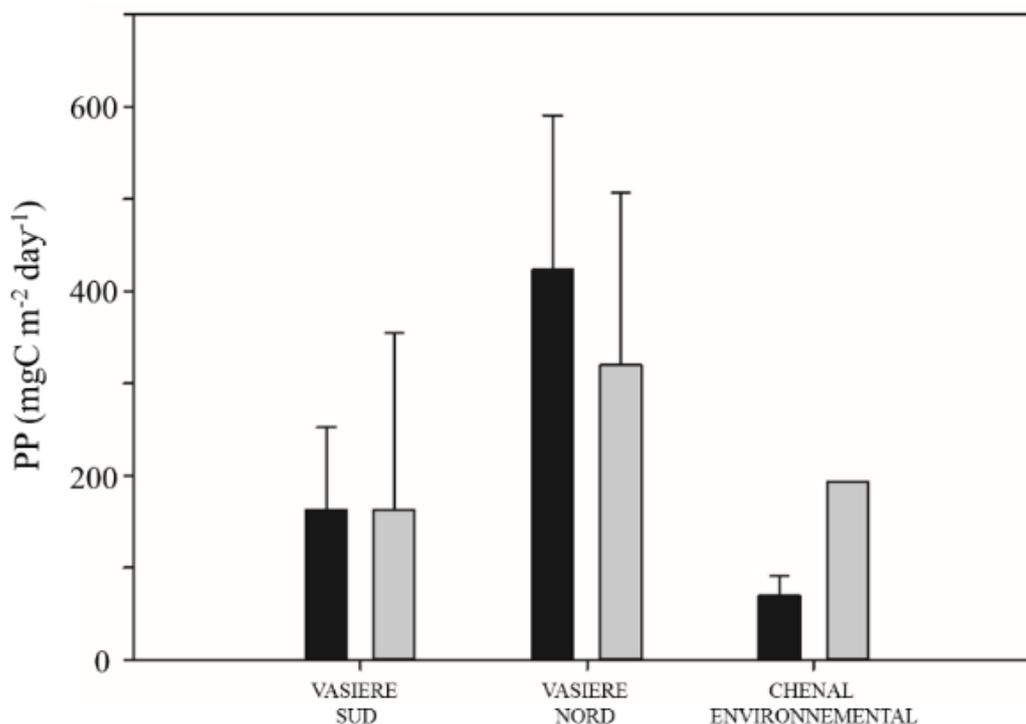


Figure 25 : Production primaire journalière (mgC/m²/jour) estimées sur les différentes vasières de l'estuaire de Seine (vasière Sud, vasière Nord et chenal environnemental) en Septembre 2014 (barres noires) et en Avril 2015 (barres grises).

3.3 Les zones humides

Au-delà des compartiments phytoplanctoniques et microphytobenthiques, l'estuaire aval abrite également une importante surface de prairies humides, mégaphorbiaies, phragmitaies et peupleraies, dont 4 028 ha de milieux terrestres classés en réserve naturelle nationale. Ces habitats fortement productifs permettent l'expression d'une flore d'une grande richesse (environ 500 espèces répertoriées à ce jour dans la Réserve Naturelle, dont 21% d'espèces patrimoniales) [RNNES, 2018]. Cependant, l'étude des zones humides est limitée dans l'estuaire de Seine, en ce qui concerne les fonctionnalités en lien avec les cycles biogéochimiques et la production primaire. Les connaissances actuelles ne permettent pas d'extraire de tendance de productivité et de biomasse à la même échelle que les compartiments phytoplanctonique et microphytobenthique. L'importance des zones humides dans la production primaire autochtone de l'estuaire est assurément importante et soutient également plusieurs réseaux trophiques, ainsi que la boucle microbienne tout en intervenant dans les processus écologiques tels que la séquestration du carbone ou l'épuration de l'azote. Il est de ce fait important de considérer ce compartiment dans la dynamique des flux biogéochimiques et la production primaire de l'estuaire et des études approfondies sont nécessaires afin de mieux appréhender leur fonctionnement et leur importance.

3.3.1 Les sels nutritifs

Les processus biogéochimiques dans les zones humides diffèrent en fonction des habitats considérés. Les zones humides présentent notamment de forts taux de séquestration en éléments inorganiques et agissent ainsi comme des puits mais peuvent également présenter de forts taux de relargage et ainsi agir comme source. En effet, les éléments reminéralisés



sont remis en suspension et transférés dans les habitats connectés lors des inondations et des marées dont l'intensité varie selon les habitats [[Chabrerie et al., 2001](#) ; [Alard et al., 2002](#)].

Bien que sur les 1950 ha de la RNNES exploités par l'activité agricole ce soit une gestion mixte associant pâturage et fauche qui s'est développée sur plus de 60% des prairies ; en 2017, 13% de la surface à vocation agricole restait occupée par des cultures annuelles. Ce type de culture implique, dans la plupart des cas, un travail du sol assez profond et l'usage d'engrais minéraux induisant une source supplémentaire de molécules azotés et phosphatés vers l'environnement. Dans l'estuaire, ce type de fertilisation est encore pratiquée sur le marais de Cressenval et les prairies du Hode, la fertilisation étant interdite depuis 2013 sur le reste du territoire de la réserve naturelle. Parmi ces parcelles pâturées et fauchées nombreuses sont celles à recevoir une fertilisation entre 40 et 60 kg/ha/an d'engrais azoté simple (N) ou composé (NPK).

Le phosphore

Les zones humides peuvent jouer à la fois le rôle de puit (processus de sorption dans les sédiments et d'absorption par les végétaux) mais aussi de source (désorption et reminéralisation). Cependant, il apparaît que la quantité de phosphore stockée dans les sédiments suite à leur adsorption aux particules est suffisante pour agir principalement comme source.

L'azote

En ce qui concerne les différentes formes d'azote inorganique dissous (ammonium, nitrite, nitrate), il semble que leur absorption dans les sédiments et les plantes des zones humides puisse être considérable [[Gribsholt et al., 2005, 2009](#)]. Cependant, les animaux peuvent être également une source d'azote dans les zones humides et l'activité bactérienne en lien avec les processus intervenant dans le cycle de l'azote (nitrification, dénitrification) semble jouer un rôle important dans la variabilité des stocks d'azote. D'une part, il apparaît que l'activité de nitrification dans les zones humides puisse être beaucoup plus importante que dans la colonne d'eau et, en raison des forts taux de nitrification, renforcer les concentrations en nitrates. D'autre part, le potentiel de dénitrification est également très fort et semble corrélé à l'habitat et à la richesse floristique dans le marais du Hode de l'estuaire de la Seine [[Chabrerie et al., 2001](#)]. En effet, la dénitrification semble plus importante dans les prairies que dans les roselières [[Alard et al. 2002](#)] en lien avec la variation de salinité et la disponibilité de nitrates [[Chabrerie et al., 2001](#)]. De plus, l'intensité de la dénitrification peut également être influencée par la quantité et la qualité de la matière organique [[Piehler and Smyth, 2011](#) ; [Laverman and Derenne, 2012](#)] et la température [[Poulin et al., 2007](#)].

A titre d'information, d'après une étude publiée par l'INRA en 2017 sur les prairies françaises [[Graux et al., 2017](#)], la somme de l'azote minéral et des restitutions par les animaux a été estimée à plus de 200 kg N/ha/an dans les prairies des zones du Nord-Ouest de la France et les quantités d'azote lixiviées ont été estimées en moyenne à 60 kg N/ha/an.

Le silicium

Les végétaux peuplant les zones humides représentent une source de silicium dans le milieu dû à la minéralisation des phytolithes. Cette source qui s'ajoute à la source sédimentaire est cependant variable en fonction de l'habitat et les roselières apparaissent comme étant les premiers exportateurs de silicium dans le milieu en comparaison aux autres habitats. Cette disponibilité en silicium reste cependant liée aux taux de sédimentation et à la fréquence d'inondation [[Jacobs, 2009](#) ; [Struyf et al., 2009](#)].



3.3.2 La matière organique.

Les zones humides jouent un rôle important dans la sédimentation des particules et notamment de la matière organique. Les particules inorganique et organiques amenées par la marée et les inondations sont piégées par la forte couverture végétale en place et donc agissent comme des piège à carbone [Chabrierie *et al.*, 2001 ; Alard *et al.*, 2002 ; Lavabre and Fisson, 2013]. La matière organique importée alimente ainsi une forte reminéralisation bactérienne dont la dynamique dépend de la température, de la qualité de la matière et des communautés bactériennes présentes mais aussi possiblement de la salinité [Weston *et al.*, 2011].

La quantité de matière stockée étant dépendante du gradient d'inondation et de la densité végétale, les roselières et les prairies ont ainsi un fort potentiel d'accumulation de matière organique à la fois autochtone mais également allochtone en lien avec les inondations et les marées. A titre d'exemple, dans les roselières de la Seine, 6.9 % de carbone organique ont été retrouvé dans les sédiments [Alard *et al.*, 2002 ; Laverman and Derenne, 2012]. Par contre, les sols des prairies semées ou cultivées n'ont que de faibles teneurs en matière organique en raison de l'âge souvent récent des sols qui sont généralement travaillés par l'activité anthropique en lien avec l'élevage ou la production de fourrage [Alard *et al.*, 2002].

3.3.3 La biomasse et la production primaire

La forte amplitude des marées, typique de l'estuaire de Seine, permet l'alimentation des zones latérales contribuant au maintien de la mosaïque d'habitats en lien avec le gradient d'inondation mais également permet le dépôt de particules dans les zones latérales et notamment sur les zones intertidales et assure le continuum fleuve-filandre-zones humides.

Au sein de la réserve, de nombreuses filandres jouent un rôle important dans le fonctionnement écologique de l'estuaire. Cependant, le caractère artificiel des filandres de l'estuaire n'est plus en équilibre avec la dynamique qui régit ces systèmes [Lesourd, 2011]. Cette dynamique perturbée par l'espace restreint limité par les digues et diguettes limite le développement des filandres et leur adaptation aux perturbations ; l'activité anthropique (fauche et pâturage) oriente une structure de végétation induisant une érosion plus importante des berges et l'entretien et le creusement régulier des mares à gabions oriente la morphologie des filandres.

En lien avec leur rôle primordial dans le fonctionnement écologique de l'estuaire, il est important de conserver le rôle fonctionnel des filandres et d'éviter leur comblement massif en lien avec les apports de particules sédimentaire et la diminution des débits du fleuve. De ce fait, il apparait que certaines filandres ont besoin de travaux d'entretien pour perdurer. Les filandres de la rive Sud sont emblématique de cet aspect anthropique avec des zones très artificialisées (prairies) comportant des filandres que l'on pourrait caractérisées de « fantômes » [Lesourd, 2011].

Bien que la description des habitats de la réserve et l'identification des zones humides dans l'estuaire a été réalisé [RNNES, 2018], aucune donnée ne permet d'estimer la part de ces habitats à la production primaire autochtone de l'estuaire. De plus, cette estimation ne peut pas se baser sur des études externes puisqu'il apparait que la productivité de chaque habitat est fortement influencée par ses propres caractéristiques.

A titre d'exemple, pour une roselière où la communauté végétale est dominée par le roseau commun (*Phragmites australis*) et dont le recouvrement végétal est dense, un grand nombre de mesures effectuées au travers du globe montre l'importance de la variabilité de la



productivité du Roseau en fonction des biotopes et des types biologiques. En effet, le roseau qui présente la plus forte productivité en comparaison aux autres héliophytes, va avoir une intensité de photosynthèse différente en fonction de la profondeur du système racinaire (avec pour un facteur de 0 à 20 pour des profondeurs de 200 à 10cm respectivement). Ainsi une forte variabilité de production de tiges a été mesurée en fonction des biotopes allant de 3 à 30 tonnes de matières sèche/ha/an en sachant que les tiges ne contiennent que les 2/3 de la matière sèche aérienne et que la matière souterraine représenterait plus du double soit après un calcul simple une production primaire variant de 13.5 à 105 tonnes de matières sèche/ha/an. De plus il apparaît que les conditions optimales pour le roseau commun correspondent à une immersion c'est-à-dire une saturation du sol en eau de 60% en dessous de laquelle sa productivité décroît [EPA, 1985]. L'activité anthropique (fauchage) peut également avoir une importance décisive sur la production primaire puisque lorsque la coupe a lieu avant la fin de la période de végétation, elle a toujours une influence défavorable sur la roselière. Effectuée à la mi-Août, la coupe fait chuter de 50% le nombre de tiges poussées l'année suivante, et fait chuter de 30% leurs caractères morphologiques (taille, diamètre). Si la coupe est effectuée plus tôt pendant la période de végétation, par exemple en Mai/Juin, l'effet est encore plus nocif puisqu'une coupe précoce empêche en effet aux rhizomes de reconstituer leurs réserves (une ou deux coupes régulières par an, pendant la période de végétation suffisent à épuiser progressivement, en 2 à 3 ans, les réserves du lacis de rhizomes, et à éliminer en grande partie une roselière). A l'inverse, lorsque la coupe a lieu après la fin de la période de végétation, par exemple après les premiers gels (chute des feuilles), elle a sur le développement de la roselière un impact positif puisque le dégagement du terrain améliore la lumière disponible, augmente la température moyenne au sol et favorise les jeunes pousses du printemps suivant la densité des tiges/m² et leurs caractères morphologiques [EPA, 1985]. Ainsi, dans plusieurs régions d'Europe, des coupes hivernales de roselières, menacées par divers facteurs de régression (bateaux à moteur, fréquentation humaine, pollution ou non-renouvellement des eaux de surface), sont maintenant régulièrement pratiquées, en hiver, afin de favoriser leur maintien, voire leur extension. La minéralisation aérobie de la matière organique est ainsi améliorée dans la roselière, et par là même la repousse de printemps, la reconstitution des réserves des rhizomes et le développement du lacis des tiges souterraines. Actuellement dans la réserve naturelle de l'estuaire de Seine, les exploitants agricoles et les coupeurs de roseaux contribuent à l'entretien des prairies humides et d'une partie des roselières. La récolte est autorisée du 15 novembre au 15 mars et est en accord avec la pérennité des roselières. Cependant la récolte des roseaux est actuellement une activité en déclin sur la réserve naturelle. Estimer la productivité primaire de ces habitats en fonction de la teneur en eau des sols mais également en fonction des fauches présentes ou non permettrait d'estimer les besoins de ces habitats en termes de gestion.

En comparaison avec les roselières, les prairies, composées de végétations herbacées (graminées, joncs) avec un fort recouvrement végétal sont submergées par les vives eaux (i.e. 2 fois par mois) et l'humidité des sols dépend principalement des sources d'eaux douces (nappes, cours d'eau) [Lavabre and Fisson, 2013]. Cet habitat, majoritaire dans l'estuaire aval, pourrait représenter, d'après une étude publiée par l'INRA en 2017 sur les prairies françaises [Graux *et al.*, 2017], une production primaire d'environ 10 t MS/ha/an dans les conditions optimales. De plus, il semble que les prairies soient des habitats possédant une plus forte richesse spécifique.



L'importance d'un diagnostic complet des surfaces d'habitats, de leur productivité primaire et de leurs rôles dans les cycles biogéochimiques est nécessaire. Il serait en effet intéressant de pouvoir estimer aujourd'hui la productivité primaire locale de chaque habitat de l'estuaire de Seine (filandres, roselières, mégaphorbiaies, prairies, bocage et bois) en fonction des conditions environnementales et anthropiques locales (sols, inondations, météorologie, fauche, pâturage, etc.) et leurs impacts sur les cycles biogéochimiques (azote, phosphore, silicium, carbone, oxygène, etc.).

ENCART 03 – LES ZONES HUMIDES DE L'ESTUAIRE DE LA SEINE

A l'échelle de l'estuaire de la Seine (de Poses à la mer) les zones humides représentent 23 572 ha, dont 54% en rive droite. L'embouchure de l'estuaire concentre la majorité de ces zones humides, avec 50% des zones humides à l'aval de Tancarville (pk 338) et 75% à l'aval de Norville (pk 317). Le secteur à l'amont de la Bouille (pk 260) n'en accueille que moins de 3%. Les milieux naturels présents sur les zones humides de l'estuaire de la Seine sont majoritairement des prairies naturelles (47%) et des terres arables et cultivées (25%). Typiques des milieux estuariens, les zones intertidales représentent 2679ha, les roselières couvrent près de 1000ha et le schorre 253ha. Ces derniers sont essentiellement représentés à l'embouchure de la Seine (à l'aval du pk 340), en rive droite [Figure 26].

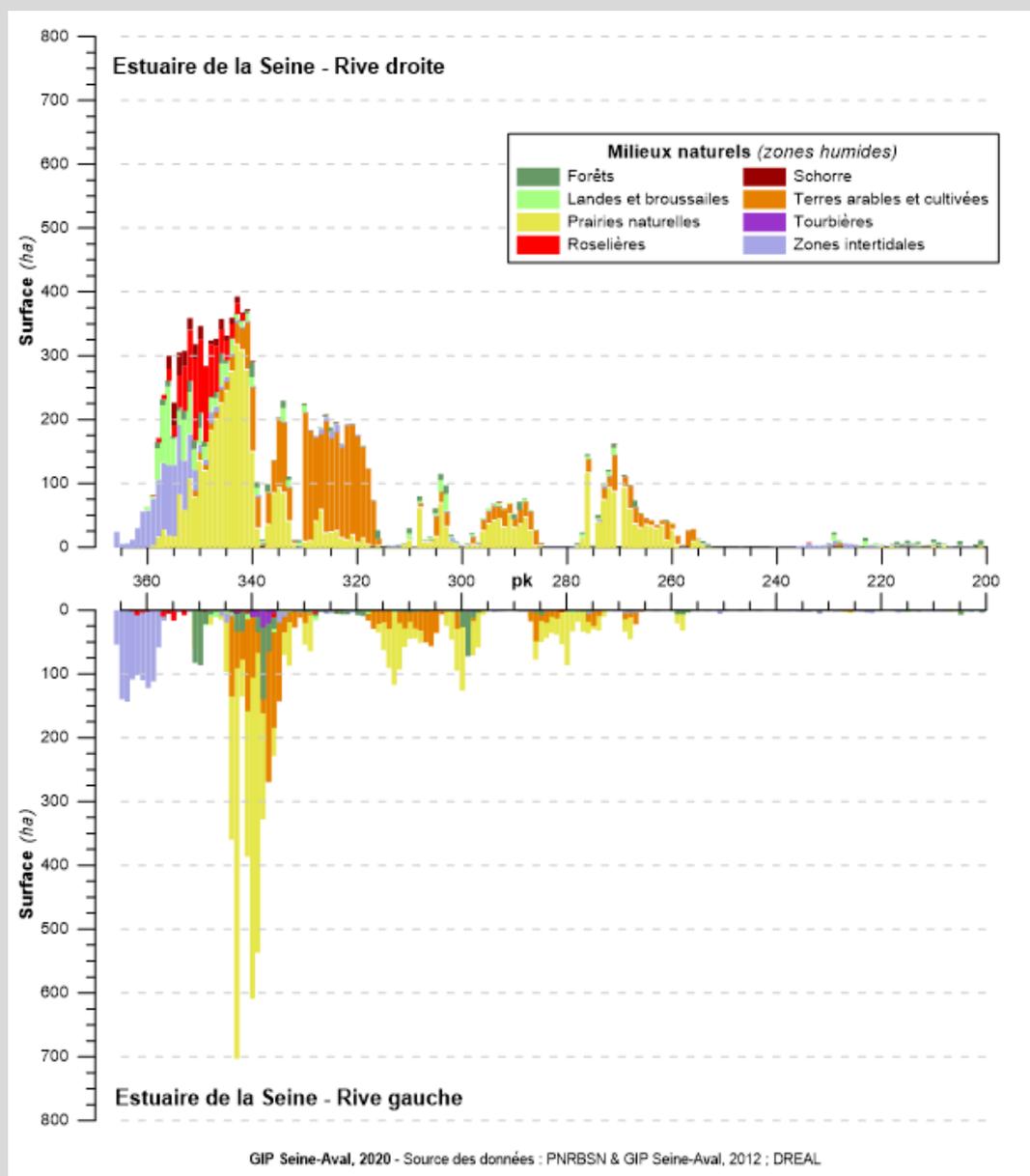


Figure 26 : Milieux naturels présents dans les zones humides de l'estuaire de la Seine (2009), hors plans d'eau de faible profondeur.

Les milieux naturels présents en zone humide ont fortement évolué au cours du temps à l'échelle de l'estuaire de la Seine, avec une réduction notable des zones intertidales, des prairies (respectivement -35% et -24% entre 1973 et 2009). A l'inverse, les surfaces des terres cultivées ont augmenté (+20% entre 1973 et 2009) [Figure 27].

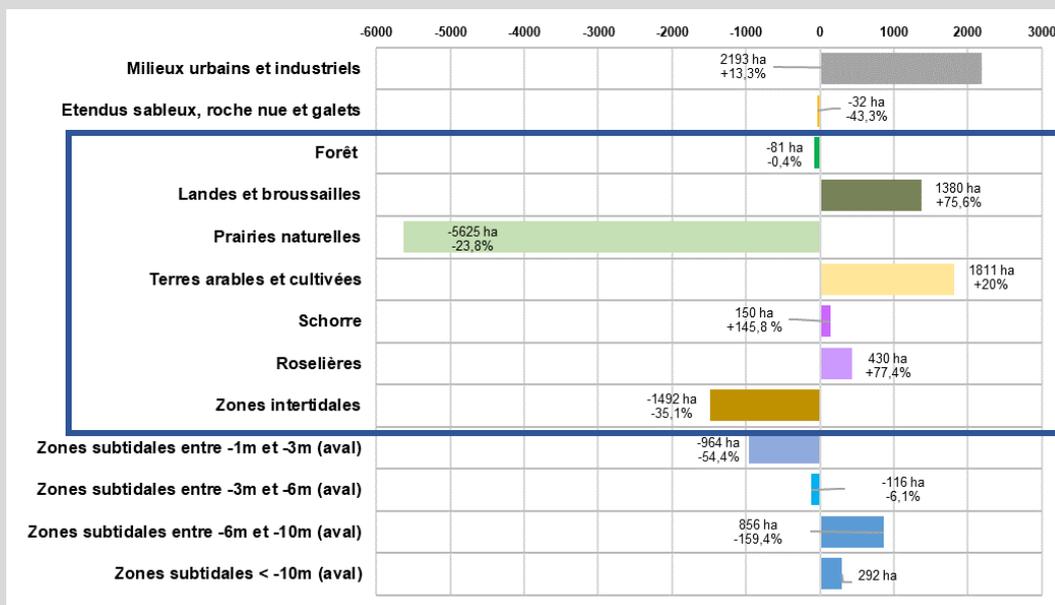


Figure 27 : Evolution surfacique de l'estuaire de la Seine entre 1973 et 2009.

La Réserve Naturelle de l'estuaire de la Seine concentre la plus grande diversité de milieux humides. Les relevés mettent en évidence une dynamique sensiblement différente entre la rive nord et la rive sud. En rive nord, les surfaces de prairie et de slikke qui représentaient 77% du territoire en 1966 ont été divisées par 4. Avec 25% des surfaces de la rive nord, les prairies restent majoritaires en 2008. En rive sud, les prairies restent également majoritaires, mais une diminution de leur surface a été observée (55% à 39%) au profit du développement d'argousier (de 1966 à 1985) puis de feuillus (de 1994 à 2008). Enfin, la surface des plans d'eau a significativement augmenté entre 1966 et 2008 (multipliée par 10 en rive nord et par 2 en rive sud) en raison de la création de nombreuses mares de chasse [RNNES, 2018].

C- LES APPORTS DE L'ESTUAIRE A LA BAIE DE SEINE

Dans les zones estuariennes, les nitrates non dénitrifiés et le phosphore non consommé, de même que les matières organiques non dégradées, sont transférés dans le milieu marin et peuvent constituer des panaches d'eau enrichie en nutriments sur des dizaines voire des centaines de kilomètres au large ou le long des côtes et ainsi favoriser l'eutrophisation de la zone côtière. Ce dernier chapitre propose un état des connaissances sur ce phénomène d'eutrophisation en baie de Seine.

1 L'eutrophisation de la zone côtière

1.1 Définition

De nombreuses définitions de l'eutrophisation ont été proposées dans la littérature scientifique. L'ensemble de ces définitions ont été analysées dans le cadre de la synthèse de l'expertise scientifique collective réalisée en 2017 sur l'eutrophisation [Pinay *et al.*, 2017] et deux définitions ont été proposées pour différencier les eutrophisations issues d'une évolution naturelle et celles issues des conséquences d'une pollution d'origine anthropique. Ainsi il peut être distingué l'eutrophisation naturelle qui correspond à « une augmentation de la production de matières organiques qui accompagne l'évolution d'un écosystème aquatique sur des temps géologiques » et l'eutrophisation anthropique qui correspond au « syndrome d'un écosystème aquatique associé à la surproduction de matières organiques induit par des apports anthropiques en phosphore et en azote ». La notion de syndrome recouvrant l'ensemble des effets directs et indirects induits par ces apports dont les proliférations « végétales » parfois toxiques, les hypoxies et anoxies, les modifications de la structure des communautés biologiques, des réseaux trophiques, des cycles biogéochimiques, l'altération de la diversité et du fonctionnement écologique des écosystèmes aquatiques [Pinay *et al.*, 2017].

Ainsi, lorsque les conditions environnementales sont optimales (lumière, température) et que les concentrations en éléments nutritifs sont importantes, ces derniers sont utilisés par les organismes photosynthétiques (embryophytes, algues, cyanobactéries) leur permettant d'accroître leur taux de croissance et de se développer de façon importante (efflorescence). Lorsque ces grandes quantités de « végétaux » deviennent de la matière organique morte, celle-ci est décomposée par de nombreuses bactéries aérobies qui utilisent l'oxygène présent dans l'eau pour la respiration. Ainsi, l'eau peut être appauvrie en oxygène (désoxygénation, hypoxie) menaçant la survie des autres organismes. Les manifestations les plus connues sont les efflorescences de cyanobactéries toxiques dans les lacs et les cours d'eau, les proliférations de macroalgues vertes dans les zones côtières et les proliférations phytoplanctoniques pouvant être nuisibles en milieu marin. Ces phénomènes génèrent des perturbations majeures des écosystèmes aquatiques et ont des impacts sur les biens et les services associés, sur les activités économiques qui leur sont liées, et sur la santé de l'homme.

Aujourd'hui, afin de prévenir l'eutrophisation des eaux côtières, il est important de co-réguler les apports en azote autant que ceux en phosphore. Longtemps il a été considéré que la régulation des phénomènes d'eutrophisation passe par une limitation unique des apports de phosphore. Cependant, le phosphore n'ayant pratiquement pas de phase gazeuse, il s'accumule dans les sédiments des écosystèmes aquatiques anthropisés et devient de plus



en plus bio disponible pour les organismes photosynthétiques, d'où le besoin de réguler également les apports en azote.

En dehors des apports en nutriments, il existe beaucoup de facteurs physiques, biologiques, chimiques, morphologiques ou climatiques à prendre en compte dans le processus d'eutrophisation. Ces derniers pouvant favoriser le développement phytoplanctonique par modification des conditions physico-chimiques du milieu [Cloern *et al.*, 2014] ainsi que le temps de résidence des masses d'eau et leur stratification.

1.2 De l'estuaire à la baie de Seine

Au niveau de l'embouchure de l'estuaire de Seine, les concentrations en sels nutritifs ont été mesurées de 1974 à 2006 sur 8 stations représentant une radiale de 30km au départ de Honfleur (PK 357) jusqu'au PK390. De plus, plusieurs stations de mesures sont suivies sur différents paramètres (sels nutritifs, chlorophylle a, diversité phytoplanctonique) de la baie jusqu'à la zone côtière. Afin d'étudier les apports de l'estuaire vers la baie, les stations « Antifer » (2002-2018) et « Seine 1 » (1977-2018) ont été considérées à la sortie de l'estuaire et les stations Cabourg (2001-2018) et Luc sur mer (SOMLIT : 2013-2019 ; 1 Mille : 2004-2018) au niveau de la zone côtière.

1.2.1 Les sels nutritifs

Variation spatiale

Les données obtenues au niveau de la radiale située à l'embouchure de la Seine sur la période 1974-2006 montrent la dilution progressive des eaux estuarienne chargées en élément nutritifs dans les eaux de la baie plus pauvre.

Variation interannuelle

Les concentrations en orthophosphates ont progressivement diminuées depuis les années 1980 et jusqu'à l'arrêt du suivi de la radiale en 2006. Cette diminution peut être attribuée à l'amélioration du traitement des eaux usées et le développement de la réglementation environnementale [Chapitre A]. Depuis 2007, les concentrations en orthophosphates n'ont pas montré de variation interannuelle significative au niveau des stations « Seine 1 » et « Antifer » avec en moyenne 0.04 mgP-PO₄/L et 0.02 mgP-PO₄/L respectivement.

En comparaison, les mesures des concentrations en azote minéral dissous réalisées sur la radiale ont montrées que les apports sont restés stables jusqu'en 2006. Depuis 2007, aucune variation significative n'a été observée avec en moyenne 0.04 mgN-NH₄/L et 0.97 mgN- NO₃/L à la station « Seine 1 » puis 0.02 mgN- NH₄/L et 0.46 mgN-NO₃/L à la station « Antifer ».

Variation saisonnière

Au niveau des stations « Seine 1 » et « Antifer », les variations saisonnières sont similaires pour les sels nutritifs avec des concentrations maximales en hiver et minimales en été. Cette variation peut être attribuée au débit du fleuve et confirme l'influence des apports de la Seine sur les concentrations en sels nutritifs observées dans la baie de Seine orientale. Par conséquent, tout déséquilibre observé dans l'estuaire est retrouvé en baie.

Ainsi, comme les concentrations en phosphore dissous diminuent progressivement alors que les concentrations en azote inorganique dissous restent stables, le déséquilibre des rapports stœchiométriques s'intensifient. Ce dérèglement des ratios N/P, Si/N et Si/P résultant d'un excès d'azote peut être suffisamment important pour générer des modifications des conditions



physico-chimiques du milieu pouvant impacter la biomasse et la biodiversité des communautés photosynthétiques présentes. En fonction des rapports stœchiométriques, le développement de certaines espèces phytoplanctoniques peut être favorisé par rapport à d'autres [Brzezinski, 1985] et être à l'origine de changement de dominance algale, ces dernières pouvant être à l'origine d'une possible dégradation de la structure et du fonctionnement du réseau trophique. Cependant, une modification des ratios Si/P et Si/N aura surtout un impact sur les communautés de diatomées, le silicium étant primordial à leur cycle de vie.

De plus, en estuaire et en milieu côtier, la dystrophie (déséquilibre entre les apports de sels nutritifs) peut également favoriser le développement d'algues opportunistes comme les macrophytes (*enteromorpha sp.*, *ulva sp.*).

Au niveau de la zone côtière, la station de Cabourg montre une diminution des orthophosphates en 2007 permettant d'atteindre depuis lors une moyenne de 0.02 mgP-PO₄/L, cette diminution confirme l'influence de l'estuaire sur les masses d'eau côtières de la baie de Seine. Tout comme à la sortie de l'estuaire, les concentrations en azote inorganique dissous n'ont pas diminuées avec des moyennes proches de celle d'Antifer de 0.03 mgN-NH₄/L et 0.37 mgN-NO₃/L.

Au niveau de Luc sur mer (station SOMLIT), la concentration moyenne en azote inorganique total depuis 2013 est de 0.29 mgN/L (avec 0.26 mgN-NO₃/L, 0.01 mgN-NO₂/L et 0.02 mgN-NH₄/L), une concentration en orthophosphates de 0.018 mgP-PO₄/L et une concentration en silicium de 0.28 mgSi-SiO₄/L. La station Luc 1 mille suivie par l'Ifremer montre des concentrations similaires depuis 2004 avec des concentrations maximales en phosphates qui diminuent de 0.05 mgP-PO₄/L en 2004 à 0.03 mgP-PO₄/L en 2018.

De Honfleur jusqu'à Luc sur mer, une diminution progressive des concentrations moyennes en nitrates peut être observé [Tableau III] permettant de rééquilibrer progressivement les rapports stœchiométriques qui à Luc sur mer sont en moyenne depuis 2007 de 20N/ 1P/ 21Si. Cependant ces rapports varient en fonction des saisons et sont de 20 :1 :17 en hiver, 45 :1 :12 au printemps, 8 :1 :24 en été et de 11 :1 :19 en automne.

Tableau III : Concentrations moyennes en orthophosphates (mgP-PO₄/L) et en azote inorganique dissous (NH₄+NO₃+NO₂ ; mgN/L) pour quatre sites de la baie de Seine (Seine 1 face au port du Havre, Antifer, Cabourg et Luc-sur-mer) depuis 2007.

Station	Phosphore (mgP-PO ₄ /L)	Azote (mgN/L)
Seine 1	0.04	1.01
Antifer	0.02	0.48
Cabourg	0.02	0.40
Luc-sur-mer	0.02	0.29



1.2.2 La biomasse et la production primaire

Variation interannuelle

Alors que les concentrations annuelles moyennes à Honfleur ont diminuées permettant d'atteindre une valeur d'environ 5.2 $\mu\text{gChla/L}$ depuis 2007, les concentrations annuelles moyennes mesurées dans la baie ne présentent pas de variation significative ($p > 0.05$) même si les valeurs maximales observées sont de moins en moins fortes [Figure 28]. Depuis 2007, les valeurs annuelles moyennes sont de 4.43 $\mu\text{gChla/L}$ à la station Seine 1, 3.74 $\mu\text{gChla/L}$ à Antifer et 3.9 $\mu\text{gChla/L}$ à Cabourg.

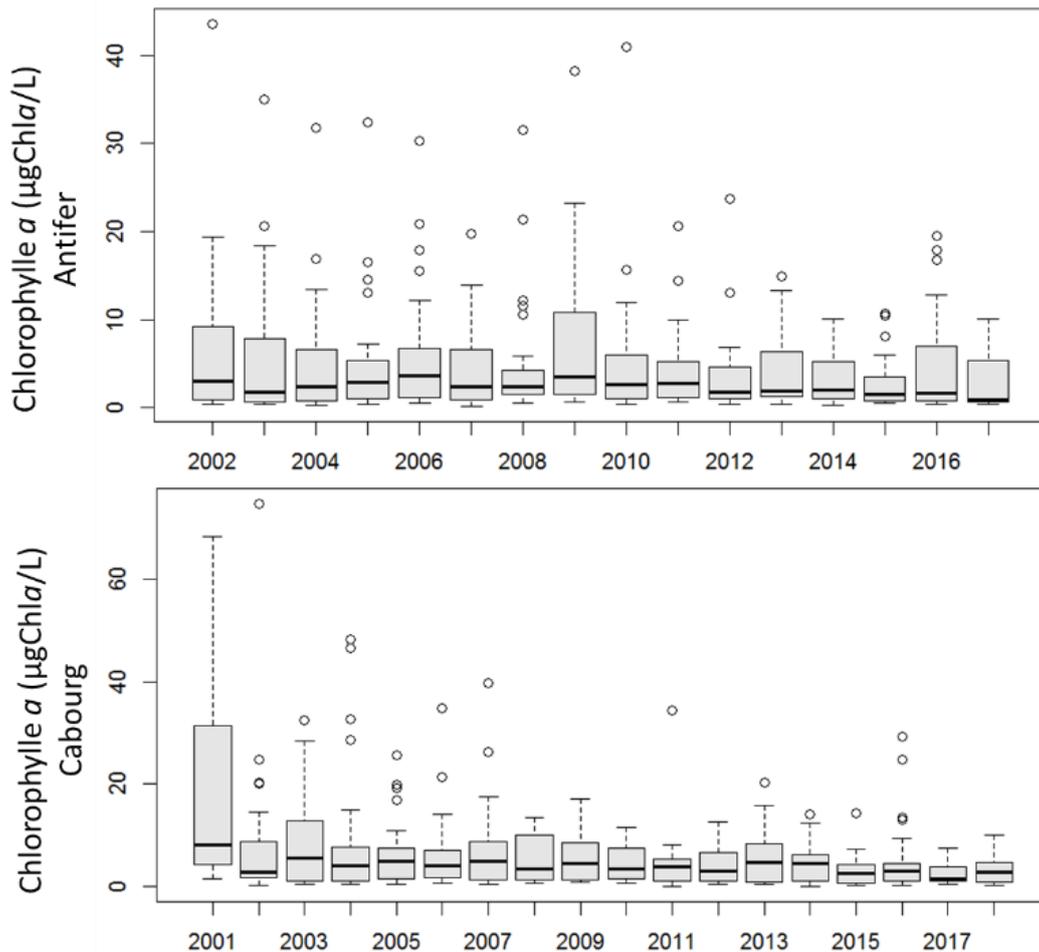


Figure 28 : Variation interannuelle des concentrations en chlorophylle a ($\mu\text{gChla/L}$) à la station "Seine 1", "Antifer" et "Cabourg".

Variation saisonnière

La variation saisonnière des concentrations en chlorophylle a est très importante avec des valeurs plus fortes au printemps et surtout en été et des valeurs plus faibles en automne/hiver [Figure 29]. Cette variation est opposée à la variation saisonnière des sels nutritifs aux stations « Antifer » et « Seine 1 » illustrant la consommation de ces derniers par les cellules phytoplanctoniques. Ces variations montrent que les apports actuels en sels nutritifs sont suffisants pour soutenir les efflorescences printanière et estivale à la sortie de l'estuaire. Les espèces présentes semblent donc principalement limitées par l'intensité lumineuse et la température.

En comparaison, au niveau des stations de Cabourg puis de Luc sur mer, le maximum de chlorophylle a n'est plus observé en saison estivale mais plus tôt en saison printanière [Figure 29]. L'absence d'efflorescence estivale est caractéristique d'une limitation par les sels nutritifs. En effet, l'augmentation des concentrations en sels nutritifs pendant la saison hivernale permet les croissances printanières et estivales lorsque les conditions de lumière et de température deviennent plus favorables. Cependant, lorsque les concentrations en sels nutritifs sont faibles, celles-ci sont rapidement consommées au printemps et limitent la croissance phytoplanktonique en saison estivale.

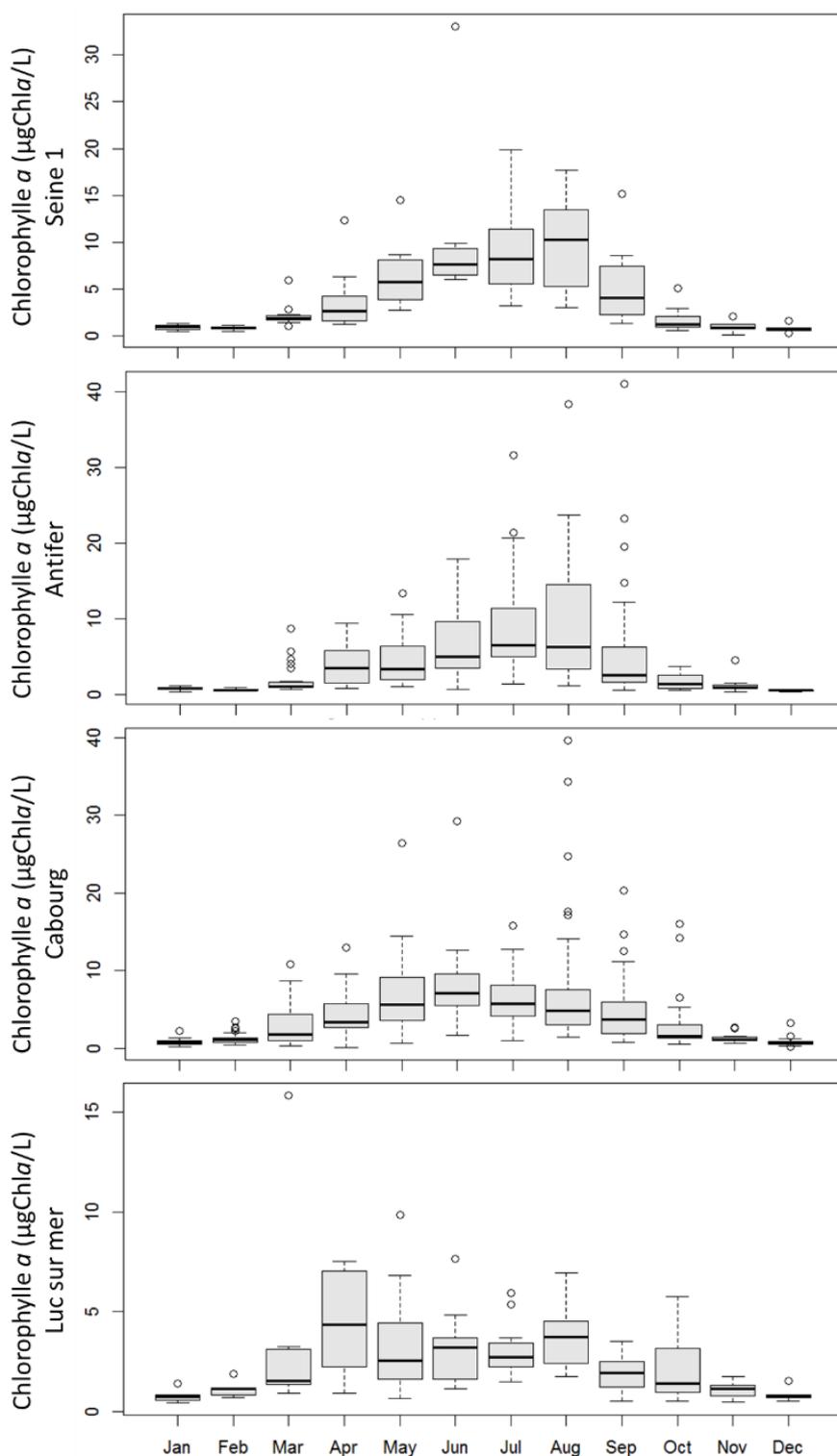


Figure 29 : Variation saisonnière des concentrations en chlorophylle a ($\mu\text{gChla/L}$) mesurées aux stations "Seine 1", "Antifer" et "Cabourg" depuis 2007 et à la station SOMLIT de "Luc sur mer" depuis 2013.

2 Les efflorescences toxiques

Bien qu'il soit difficile de faire un lien direct entre l'eutrophisation de la zone côtière et les efflorescences toxiques, une partie des microalgues dont la croissance est favorisée par les apports en sels nutritifs, peuvent potentiellement produire des toxines qui contaminent les maillons supérieurs du réseau trophique, en particulier les mollusques bivalves. Ces toxines vont, en fonction de leur nature, déclencher différents syndromes chez l'Homme en cas de consommation des coquillages contaminés. Actuellement, une centaine d'espèces de microalgues marines produisant des toxines sont connues à l'échelle mondiale. Sur le littoral français, les microalgues toxiques les plus fréquentes appartiennent au genre *Alexandrium*, *Dinophysis* et *Pseudo-nitzschia* et produisent respectivement des toxines paralysantes, diarrhéiques (lipophiles) et amnésiantes.

En fonction des espèces de microalgues toxiques, il n'y a pas forcément de lien entre abondance et toxicité. En effet, il apparaît que la production de toxines est notamment influencée par les rapports stœchiométriques entre l'azote et le phosphore auxquelles il faut ajouter le silicium pour les diatomées du genre *Pseudo-nitzschia*. De plus, il a été montré que, chez certaines espèces de cette diatomée, des limitations en phosphore et silicium par rapport à l'azote favorisaient la production de sa neurotoxine (l'acide domoïque).

2.1 Cas de la baie de Seine

Au niveau de la baie de Seine, la surveillance du phytoplancton et des phycotoxines est réalisée par l'Ifremer *via* les réseaux REPHY et REPHYTOX (dissociés depuis 2016). Parmi les trois toxines recherchées (paralysantes, diarrhéiques et amnésiantes), le réseau n'a jamais mis en évidence la présence de toxines paralysantes en baie de Seine depuis le début de son suivi en 2005.

En revanche, depuis 1994, la présence de *Dinophysis* est régulièrement observée au niveau du panache de la Seine et les concentrations en toxines lipophiles incluant les toxines diarrhéiques dépassent fréquemment le seuil sanitaire avec des valeurs supérieures à 160 µg d'équivalent acide okadaïque par kg de coquillage. La variation annuelle de ces données montre que le seuil sanitaire a été dépassé de juin à décembre entre 1994 et 2010 et de Mai à Novembre depuis 2010. La zone d'Antifer apparaît comme une zone d'accumulation préférentielle de *Dinophysis* expliqué en grande partie par la configuration du site, le régime des vents, les courants de marée résiduels ainsi que par les excellentes conditions de croissance fournies par le panache de dilution de la Seine (stratification, richesse nutritive). La zone d'Antifer est également propice à l'accomplissement du cycle de vie complexe de *Dinophysis* qui repose à la fois sur la disponibilité de proies et sur les facteurs qui influencent la photosynthèse [Belin and Soudant, 2018].

En ce qui concerne l'acide domoïque, le suivi, qui a débuté en 2000, a montré des dépassements du seuil sanitaire (20 mg/kg de coquillage) en 2004 puis de 2011 à 2014 chez la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*). Ces épisodes ont entraîné de longue période de contamination des coquilles Saint-Jacques (plusieurs mois) s'expliquant par la faible vitesse de décontamination naturelle de cette espèce. Cette faible capacité de décontamination de la coquille Saint-Jacques par rapport aux autres espèces de bivalves (ex : pétoncle) accentue la problématique des efflorescences de *Pseudo-nitzschia* toxiques en baie de Seine. Différentes espèces de *Pseudo-nitzschia* peuvent potentiellement produire de l'acide domoïque en baie



de Seine, l'espèce la plus toxique étant *P. australis* qui est généralement associée aux fortes contaminations. Certains travaux récents montrent des liens possibles entre le déséquilibre des apports N/P et N/Si dans les événements toxiques à *Pseudo-nitzschia* [Thorel *et al.*, 2017]. Klein *et al.* (2010) et Thorel *et al.* (2017) ont notamment montré que des rapports N/P élevés couplés à une limitation en Si favorisaient la présence de *P. australis* et la production et/ou l'accumulation d'acide domoïque notamment chez cette espèce.

Finalement, de nombreux verrous scientifiques restent à lever pour appréhender plus justement les liens entre les apports de la Seine et la problématique des efflorescences toxiques dans la baie de Seine. Les verrous sont de différentes natures et concernent différents compartiments de l'écosystème de la Baie de Seine :

- Mieux comprendre les cycles de vie de *Dinophysis* et *Pseudo-nitzschia spp* en baie de Seine
- Identifier de manière fiable et en routine les espèces du genre *Pseudo-nitzschia* et y associer un suivi de l'acide domoïque dans le compartiment phytoplanctonique couplé à celui réalisé dans les mollusques bivalves
- Caractériser les pressions qui favorisent l'apparition d'une espèce phytoplanctonique au-delà d'un groupe taxonomique
- Mieux comprendre la dynamique des facteurs impliqués dans la limitation de la croissance du phytoplancton en baie de Seine le long des gradients d'eutrophisation en étudiant également l'impact des petits fleuves côtiers
- Prendre en compte la dynamique du zooplancton qui n'est pas connue en baie de Seine
- Mieux comprendre la dynamique de contamination des coquilles Saint-Jacques et les interactions benthos/pelagos impliquées en Baie de Seine
- Considérer les impacts du changement climatiques [Encart 04 – Les impacts du dérèglement climatique]



ENCART 04 – LES IMPACTS DU DEREGLEMENT CLIMATIQUE

Le dérèglement climatique n'est pas à considérer comme un facteur de stress supplémentaire mais comme une perturbation générale qui va impacter l'ensemble des mécanismes.

Définition

Le dérèglement climatique correspond à des changements importants dans les phénomènes climatiques de la planète en lien avec le réchauffement climatique. Naturellement, la planète retient une partie du rayonnement solaire grâce aux gaz à effet de serre (Ozone, vapeur d'eau, protoxyde d'azote, méthane, dioxyde de carbone) et joue le rôle de régulateur climatique. Cependant, l'homme a modifié cet équilibre en augmentant les quantités de gaz à effet de serre dans l'atmosphère (principalement du CO₂) en lien avec l'utilisation des énergies fossiles, l'agriculture intensive et la déforestation, ce qui constitue la principale cause du réchauffement climatique. De ce fait, la température en constante augmentation engendre des conséquences considérables sur les phénomènes météorologiques et les équilibres écologiques (plus de sécheresses et d'épisodes caniculaires mais également des précipitations et des phénomènes cycloniques plus intenses). La fonte des glaces au niveau des pôles entraîne une augmentation du niveau de la mer et le CO₂ atmosphérique entraîne une acidification des océans.

Prévisions climatiques

Les projections climatiques indiquent que la diminution des précipitations moyenne, cumulée à l'augmentation de l'évaporation en lien avec celle des températures engendrent une baisse des débits fluviaux. Les modèles régionaux indiquent une diminution des précipitations pouvant atteindre 15% d'ici 2050 avec pour conséquences une baisse des débits régionaux estimée entre 30 et 40% en Seine [Projet Explore 2070].

A l'échelle de la Normandie, il a été estimé par les scénarios du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC ; RCP2.6, A1B et A2) que d'ici 2100, les précipitations seraient plus intenses (+2 à 10%) mais que les précipitations annuelles moyennes diminueraient (-100 à -200mm/an) ; une diminution du débit annuel moyen des cours d'eau (-10 à -30%) et de la recharge annuelle moyenne des nappes (-16 à -30%) entraînant une baisse du niveau de ces dernières jusqu'à -10 m. De plus, une augmentation conjointe des températures des eaux de surface a été estimée à +2°C en moyenne avec des épisodes de canicule plus longs (+10 à +30 jours/an).

La mesure de la température de l'eau mesurée depuis 2011 à Luc sur mer (Calvados) dans le cadre du suivi SOMLIT (<http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>) montre une augmentation annuelle moyenne de 0.1°C par an soit une augmentation déjà présente de 1°C depuis 10 ans [Figure 30].

Intensification de l'eutrophisation

L'intensité et la saisonnalité des précipitations aura des conséquences sur le transfert des nutriments *via* des érosions plus importantes, un lessivage des sols amplifié et par conséquent une augmentation de la charge en nutriments vers les milieux aquatiques favorisant l'eutrophisation des masses d'eau. Dans l'état actuel, il est donc légitime de supposer que le problème des efflorescences algales préjudiciables s'accroîtra. Cependant, les changements de formes et de proportions de nutriments modifieront également la diversité et l'abondance des espèces.



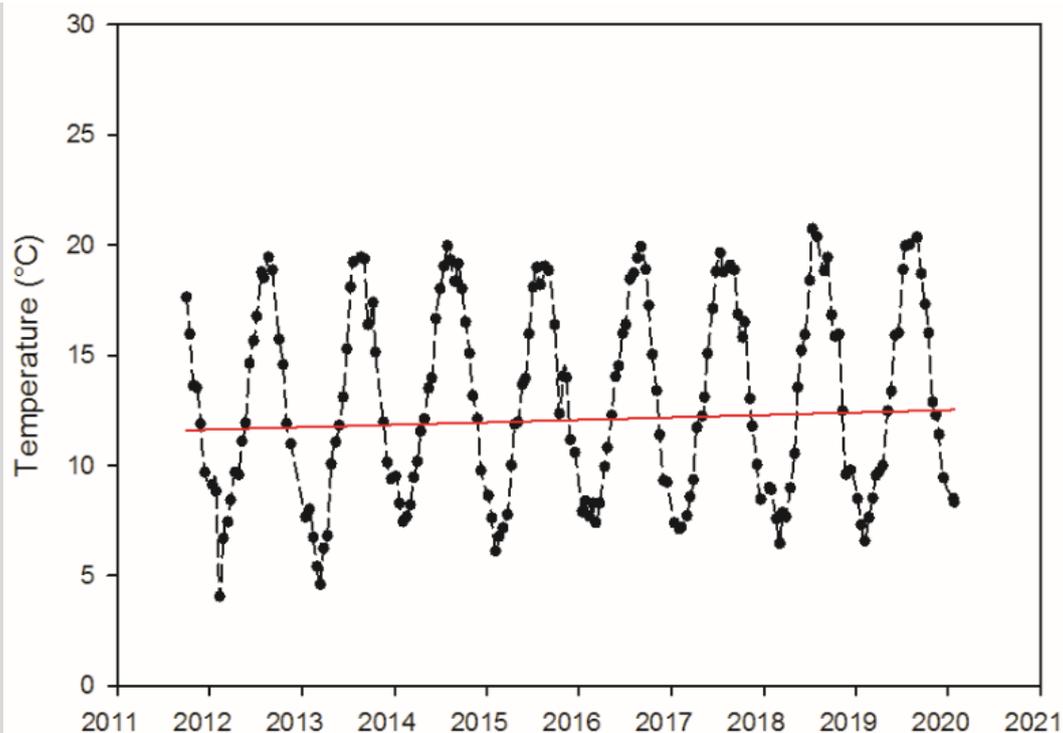


Figure 30 : Température de l'eau à Luc/Mer mesurée toutes les deux semaines dans le cadre du suivi SOMLIT. Avec en rouge l'augmentation de la moyenne annuelle (+0.1°C/an).

Désoxygénation des masses d'eau

À l'inverse, de plus longues périodes sèches réduiront les débits estivaux, le temps de résidence sera plus long et les eaux plus chaudes augmentant l'activité bactérienne, réduisant la solubilité de l'oxygène dans l'eau et donc accentueraient les risques d'hypoxies prolongées. Selon les modèles actuels, la quantité d'oxygène dans l'eau pourrait ainsi chuter de 1 à 7 % au cours du prochain siècle. De plus, des débits plus faibles réduiraient également la turbidité de l'eau, favorisant ainsi également la pénétration de la lumière et les efflorescences algales.

Remontée du bouchon vaseux

Les étiages plus précoces, plus sévères et plus long contribueraient à l'épaississement et la remontée en amont du bouchon vaseux. D'autant plus que les prévisions supposent que le niveau moyen mondial des mers s'élèverait de 15 à 30 cm à l'horizon 2050 et de 30 cm à 1 m en 2100 participant à une intensification de la remontée du bouchon vaseux. En Normandie, l'élévation du niveau des eaux marines en lien avec la dilatation thermique des océans et la fonte des glaces a été estimée entre +0.6 et +1.1m d'ici 2100.

Pour limiter l'ampleur des dérèglements climatiques, la réduction des émissions de gaz à effet de serre et l'accroissement des puits de CO₂ est indispensable. Ainsi, il apparaît fondamental dans l'estuaire et son bassin de maîtriser les émissions et les apports dans tous les secteurs (agricoles, industriels et urbains), mais également de restaurer les fonctionnalités écologiques des espaces naturels notamment parce qu'elles constituent la première ligne de défense face au dérèglement climatique de par le rôle qu'elles jouent dans la réduction de ces gaz mais également dans la régulation des nutriments ou l'oxygénation des eaux.



CONCLUSION

La croissance urbaine, le développement industriel et l'intensification agricole ont eu un impact croissant sur les écosystèmes au cours du XX^{ème} siècle. A partir des années 1980, une volonté de maîtrise et de réduction des effets néfastes des activités anthropique a débouché sur un ensemble de mesures. Les efforts entrepris pour améliorer la qualité de l'eau *via* les actions publiques telles que l'interdiction des triphosphates dans les lessives ou le perfectionnement du traitement des eaux usées à la sortie de la mégalopole parisienne (STEP SAV) ont été payants. Ainsi, une réduction considérable des apports en matière organique biodégradable et en sels nutritifs dans les eaux de la Seine ont permis de limiter l'activité de reminéralisation bactérienne en aval du fleuve et par conséquent permis la ré-oxygénation de l'eau. A l'heure actuelle, suivant les seuils de bon état écologique en vigueur (DCE) sur les eaux continentales, celui-ci peut être considéré de moyen à bon pour l'estuaire de la Seine, en fonction des paramètres considérés [[Encart 02 - Comparatif aux seuils DCE pour évaluer l'état physico-chimique de la Seine](#)]. **Il reste cependant important de maintenir les efforts fournis jusqu'à aujourd'hui pour réduire ces apports.** En effet, bien que le traitement des eaux usées permette d'observer une meilleure qualité de l'eau qu'auparavant ; les apports n'ont pas diminué en entrée des systèmes d'assainissement et seule l'amélioration de leur traitement explique les résultats obtenus. Ainsi tout dysfonctionnement dans le processus de traitement pourrait avoir des impacts écologiques considérables.

Malgré ces améliorations, il apparaît que les entrants de nitrates restent à un niveau préoccupant. En effet, bien que ces derniers diminuent depuis quelques années, la charge actuelle continue d'enrichir les eaux de l'estuaire et de la baie de manière très élevée. D'autant plus que l'effet filtre de l'estuaire vis-à-vis de l'azote semble très faible. De plus, le traitement des phosphores ayant diminué ses concentrations et l'effet filtre de l'estuaire étant plus important pour ce dernier, le déséquilibre des rapports stœchiométriques entre les éléments est de plus en plus important. Or ce type de déséquilibre peut être à l'origine de pollutions environnementales qu'il est nécessaire de prévenir. **Ainsi l'une des premières actions à envisager est de réduire les intrants de nitrates dans le système hydrographique** et cela en réduisant en amont l'utilisation des nitrates lors des activités anthropiques et notamment la fertilisation des zones agricoles mais également et de façon synergique en augmentant les surfaces de zones favorables à la dénitrification. Ainsi, au terme de cette étude il apparaît que l'estuaire a évolué d'un système limité par le silicium à un système limité par le phosphore. Cependant, les rapports de silicium avec les autres éléments dans la matière organique étant variables notamment entre les espèces d'eau douce et d'eau salée, **une étude plus approfondie du cycle du silicium dans l'estuaire** serait nécessaire à la validation des observations actuelles.

L'estuaire présente un potentiel de dénitrification important. En tant que processus anoxique, la dénitrification est très peu réalisée dans la colonne d'eau (à l'exception de la présence de niches anoxiques) et dépend préférentiellement des activités bactériennes liées au sédiment dans les zones subtidales, intertidales et humides. Cependant, ces zones s'avèrent être de moins en moins représentées dans l'estuaire en lien avec les nombreux aménagements réalisés qui ont conduit à une réduction des surfaces de zones intertidales et à une déconnexion des zones humides de l'estuaire. Restaurer de tels milieux et favoriser leur

reconnexion avec le fleuve serait ainsi favorable à l'épuration de l'azote. De plus, ce processus de dénitrification semble également dépendre des apports de matière organique biodégradable récente, **il serait donc préférable de favoriser la connexion des zones humides avec le fleuve via des inondations régulières**. D'autant plus, que cette connexion entre le fleuve et les zones humides semble être nécessaire à l'établissement d'une mosaïque d'habitats favorisant une diversité et une richesse spécifique importante. Dans cette optique, les filandres jouent un rôle primordial dans la dynamique estuarienne et notamment dans les connexions entre le fleuve et les zones humides latérales. Or, les filandres de l'estuaire de la Seine sont en phase de comblement et leur rôle est de plus en plus minimisé. **Il est donc nécessaire de préserver voir de restaurer la dynamique des filandres de l'estuaire et d'éviter au maximum leur comblement et la limitation de leur zone d'influence**.

Au-delà de leur intérêt dans l'effet filtre pour l'azote, les zones intertidales et humides jouent un rôle important dans la rétention du carbone, comme puit de nutriment et de particules ou comme producteur primaire autochtone soutenant un vaste réseau trophique local. Cependant, les zones humides de l'estuaire de Seine sont restées très peu étudiées et les processus liés aux cycles biogéochimiques et à la production primaire dans ces systèmes sont mal appréhendés. Dans le but d'obtenir une vision globale du fonctionnement écologique de l'estuaire, **l'approfondissement des connaissances sur les zones humides est indispensable**. En comparaison, l'importance du microphytobenthos (microalgues benthiques) qui se développe sur les zones intertidales notamment en tant qu'important producteur primaire autochtone a été démontrée et peut même dépasser celui du phytoplancton (microalgues pélagiques) dans certaines conditions. Dans l'intérêt de conserver les fonctionnalités estuariennes telles que l'effet filtre pour les nutriments, le stockage de carbone, ou la forte productivité de ces systèmes. **La conservation, voir la restauration de vasières intertidales est donc nécessaire**.

Au sein de la colonne d'eau, les producteurs primaires (phytoplancton, cyanobactéries) sont également importants autant comme soutien du réseau trophique pélagique que dans les processus liés à la sédimentation et au dépôt de matière organique dans les zones d'intérêt. La biomasse phytoplanctonique a cependant fortement diminué en conséquence de la réduction des apports en sels nutritifs à l'entrée de l'estuaire. Bien que la réduction de cette biomasse facilement dégradable permette de limiter l'activité bactérienne et donc la consommation d'oxygène, elle limite également la production d'oxygène par le processus de photosynthèse ainsi que le stock de production primaire consommable par le réseau trophique. Bien que ce stock fût auparavant inutilisable en raison des importantes hypoxies de la colonne d'eau et par conséquent de l'absence de prédateur, aujourd'hui, celui-ci pourrait à nouveau soutenir un réseau plus dense. Cependant, l'accroissement de la biomasse phytoplanctonique dans l'estuaire aurait des conséquences difficiles à appréhender. En effet, celle-ci pourrait soutenir le développement des consommateurs primaires comme le zooplancton et ainsi alimenter le réseau trophique mais pourrait également soutenir l'activité bactérienne et engendrer à nouveau des épisodes d'anoxie. **Le développement des connaissances sur le réseau trophique qui est directement alimenté par la production primaire locale est donc à envisager**. Il apparaît notamment que la production primaire dans l'estuaire fluvial (entre Poses et le bouchon vaseux) serait favorisée dans cette zone de l'estuaire en raison de l'augmentation des biomasses chlorophylliennes observées sur ce tronçon. Cependant, celui-

ci n'ayant pas fait l'objet d'études plus approfondies, la quantification de cette production et du réseau trophique fluvial qu'elle alimente reste méconnu.

Enfin, bien que l'effet des contaminants chimiques n'ait pas été abordé dans cette étude, leur impact sur les cycles biogéochimiques et sur les producteurs primaires ne doit pas être sous-estimé, d'autant plus que les stocks potentiels de contaminants dans l'estuaire sont importants. Or, leur rôle sur la production primaire reste non étudié dans l'estuaire. Afin de compléter ce document, **un approfondissement des connaissances sur l'impact des contaminants chimiques sur les cycles biogéochimiques et la production primaire serait donc d'un intérêt majeur.**

En termes de connaissances, il apparaît d'ailleurs que celles qui ont été acquises sur les différentes disciplines abordées dans ce fascicule reste localisées et indépendantes. Or, le lien étroit qui lie les flux de nutriments, la matière organique, l'activité bactérienne et la production primaire dans les zones humides, intertidales et de la colonne d'eau de l'amont à l'aval de l'estuaire est très mince et la mise en relation de ces processus pour **établir une vision globale du fonctionnement estuarien nécessite que les acquisitions futures de connaissances soient complémentaires voir synergiques.**

ANNEXE : EQUILIBRE DES ECOSYSTEMES ESTUARIENS ET FRAGILISATION PAR L'ACTION ANTHROPIQUE

1 L'homéostasie des écosystèmes

La planète Terre représente un système qui pourrait être qualifié de « fermé » car l'ensemble des éléments nécessaires à la structure et aux processus du vivant provient des éléments présents dans la croûte terrestre depuis des milliards d'années. Ces éléments parcourent en permanence les différents systèmes de la planète à des échelles de temps allant de quelques minutes à des millions d'années. Ces systèmes peuvent être différenciés en plusieurs sphères ayant des propriétés suffisamment distinctes pour être individualisées bien que leurs contours restent flous. Il peut être distingué quatre grandes sphères :

La lithosphère (du grec ancien *–lithos-* « λίθος » signifiant « pierre ») qui est généralement définie par les géologues comme une partie de l'écorce terrestre comprenant le manteau inférieur et une partie du manteau supérieur. En écologie, la lithosphère regroupe l'ensemble du substrat solide qui affleure à la surface des continents et sur le fond des océans.

L'hydrosphère (du grec ancien *–húdios-* « ὑδριος » signifiant « d'eau, aqueux », dérivé de *húdôr* « ὕδωρ » signifiant « eau ») qui désigne les zones du globe terrestre occupées par de l'eau ou de la glace. L'hydrosphère englobe ainsi les océans, les mers, les cours d'eau, les lacs, les glaciers, les calottes polaires et les eaux souterraines. Le volume d'eau présent sur la planète Terre, sous formes liquide, solide ou gazeuse, occupe 1 424 192 640 km³ et est salée à 97 %. De plus, parmi les 3% d'eau douce restante, 59,85 % sont actuellement emprisonnée dans la glace, notamment aux pôles.

L'atmosphère (du grec ancien *–atmós-* « ἀτμός » signifiant « vapeur ») qui représente, au sens large, la couche gazeuse qui enveloppe certains astres. Ainsi, l'atmosphère terrestre correspond à la couche de gaz et de particules qui entoure la planète Terre. Sa composition chimique actuelle comprend pour l'essentiel, du diazote (N₂ à 78.09%), du dioxygène (O₂ à 20.95%), des gaz rares (Argon, Néon, Hélium...) et dans les basses couches, de la vapeur d'eau (H₂O à 0.25%) et du dioxyde de carbone (CO₂ à 0.04%) qui sont les deux principaux gaz à effet de serre.

La **biosphère** (du grec ancien *–bios-* « βίος » signifiant « la vie en soi, l'existence ») qui a été défini pour la première fois en 1875 par le géologue Eduard Suess et qui définit l'ensemble des organismes vivants présents sur la planète. Ce terme servira par la suite à Vladimir Vernadsky pour établir la notion d'écosystème en 1920 correspondant à une communauté d'êtres vivants en interrelation (biocénose) avec son environnement (biotope).

Les limites propres à chacune de ces sphères sont difficiles à définir, d'autant plus qu'il existe une interaction forte entre elles [Figure 31]. Par exemple, la lithosphère est en partie composée d'eau correspondant à l'hydrosphère et d'organismes vivants correspondant à la biosphère. Ainsi une part de chaque sphère existe au sein des autres.

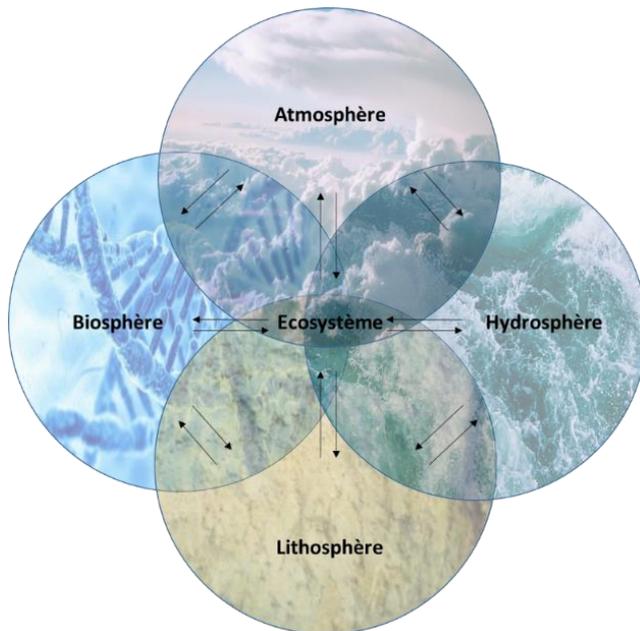


Figure 31 : Interaction des sous-systèmes de la Terre: lithosphère, hydrosphère, atmosphère et biosphère.

Il existe des processus de transport et de transformation des éléments à travers différents flux entre les sphères de la planète. Ces processus, propres à chaque élément, sont regroupés sous le terme de **cycles biogéochimiques**. Ils incluent, en effet, une variété de processus biologiques, géologiques et chimiques. Les principaux atomes concernés, indispensables à l'édification du vivant, sont le carbone (C), l'oxygène (O), l'azote (N), le phosphore (P), l'hydrogène (H) auxquels peuvent s'ajouter le soufre (S), le silicium (Si) et les métaux. Ces atomes peuvent s'assembler pour former des molécules et les molécules s'assemblent pour former les cellules à l'origine de la matière. La cohésion d'un atome ou d'une molécule résulte d'un équilibre entre forces d'attraction et de répulsion. Cet équilibre est produit par des échanges d'énergie entre protons, neutrons et électrons d'un même atome, entre les atomes d'une même molécule, puis entre plusieurs molécules d'une matière. Il existe ainsi, un flux d'énergie et de matière au sein des écosystèmes en interaction avec les flux biogéochimiques des éléments. Les divers cycles en interaction confèrent aux écosystèmes une capacité d'autorégulation, appelée **homéostasie**. Celle-ci est à la base de la pérennité des écosystèmes de par la stabilité qu'elle assure.

2 Les cycles du carbone et de l'oxygène et flux d'énergie dans la biosphère

Les éléments inorganiques et l'énergie sont nécessaires à la structuration de toutes les molécules vivantes. Pour se maintenir, grandir, et se reproduire, les organismes doivent obtenir ce matériel brut de leur environnement. Le matériel brut est digéré et les produits sont ainsi utilisés pour construire des molécules carbonées (glucides, lipides, acides aminés, protéines, etc.). Les organismes obtiennent l'énergie soit à partir de sources d'énergie externes (processus de la photosynthèse) et sont alors autotrophes, soit par l'oxydation des molécules organiques préalablement structurées (processus de la respiration) et sont alors hétérotrophes. D'un point de vue très simplifié, l'énergie est capturée et utilisée pour produire de la matière organique grâce au processus de la photosynthèse. Cette matière organique est

ensuite déstructurée grâce au processus de la respiration et libère ainsi de l'énergie et de la matière. L'énergie obtenue lors de cette digestion chimique est l'ATP (adenosine triphosphate), utilisée pour activer les réactions synthétiques. En effet, quand l'ATP est hydrolysée en ADP (adenosine diphosphate), 30kJ/mol d'énergie sont produites.

2.1 La photosynthèse

Les organismes autotrophes obtiennent le carbone (indispensable à l'édification de toutes molécules organiques) à partir de dioxyde de carbone (CO₂). La forme dominante d'autotrophie est la photosynthèse qui utilise la lumière comme source d'énergie externe (photoautotrophie). Ces organismes photosynthétiques possèdent des pigments tels que la chlorophylle a leur permettant d'absorber la lumière. Lorsque celle-ci est absorbée, des électrons sont libérés. Ces électrons passent ensuite par une chaîne de transport membranaire et sont conservés dans des coenzymes réductrices : NADP (Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate) et des coenzymes qui stockent l'énergie chimique : ATP. Par la suite, des réactions indépendantes de la lumière utilisent ces coenzymes pour absorber et réduire le dioxyde de carbone. Bien qu'il existe plusieurs voies de fixation du CO₂, l'ensemble des organismes chlorophylliens et les bactéries pourpres fixent le CO₂ par une séquence de réactions appelée le cycle de Calvin-Benson-Bassham.

Ainsi les organismes photosynthétiques tels que les algues, les cyanobactéries ou les plantes obtiennent leur énergie *via* le processus de la photosynthèse dite oxygénique :



Où (CH₂O)_n se réfère au matériel organique créé.

Certains organismes autotrophes utilisent la lumière en absence d'oxygène, la photosynthèse est alors dite anoxygénique. Ce processus présent notamment chez les bactéries pourpres et vertes dites sulfureuses fait intervenir des composés bactériochlorophylliens permettant de réaliser la photosynthèse par l'oxydation du sulfure d'hydrogène (H₂S) en soufre élémentaire (S⁰) : $2\text{CO}_2 + 4\text{H}_2\text{S} \rightarrow 2(\text{CH}_2\text{O})_n + 4\text{S}^0 + 2\text{H}_2\text{O}$

Une partie des organismes autotrophes, principalement bactériens, peuvent extraire le carbone en utilisant une autre source d'énergie que la lumière *via* l'oxydation de composés inorganiques réduits comme le soufre et l'ammoniac en utilisant des enzymes spéciales qui leur permettent d'éliminer les électrons de ces matériaux (chimioautotrophie). Parmi ces bactéries, il peut être distinguées les bactéries nitrifiantes qui oxydent l'ammoniac (NH₃) en nitrite (NO₂⁻) et les bactéries nitrifiantes qui oxydent le nitrite en nitrate (NO₃⁻) (nitrification) et introduisant ainsi les nitrates dans l'environnement.

La quantité totale d'énergie et de carbone assimilée par les organismes autotrophes est appelée la production primaire brute. La production qui reste après la soustraction de l'énergie utilisée par ces organismes pour leur maintien et la construction de leurs tissus représente la production primaire nette. Celle-ci représente le stock de carbone disponible pour les organismes hétérotrophes pratiquant la respiration.

2.2 La respiration

Les organismes hétérotrophes, quant à eux, obtiennent le carbone à partir des composés organiques préalablement créés par les autotrophes. Selon leur place dans les chaînes alimentaires, les hétérotrophes seront des consommateurs ou des décomposeurs. L'utilisation de la matière organique se fait, pour l'essentiel, au cours du processus de la respiration. Ce processus correspond à une chaîne de réactions d'oxydo-réduction au cours desquelles les chaînes carbonées de la matière organique sont découpées jusqu'au stade final où un composé inorganique est rejeté (souvent du dioxyde de carbone). Ces diverses réactions métaboliques libèrent de l'ATP utilisée par les organismes pour assurer leurs diverses fonctions vitales. Les produits intermédiaires libérés au cours de la simplification de la chaîne carbonée initiale servant de bases pour des synthèses propres à l'utilisateur.

Lorsque l'accepteur final est le dioxygène (O₂), la respiration est dite aérobie selon l'équation :



En absence d'oxygène, certains organismes peuvent également oxyder les composés *via* les processus de fermentation ou de respiration anaérobie. De nombreuses bactéries vivent dans des environnements anaérobiques où elles pratiquent la fermentation des carbohydrates et produisent ainsi des substances telles que l'éthanol, l'acide propénoïque, l'acide butyrique, le formate, l'hydrogène et le dioxyde de carbone qui diffèrent en fonction des espèces et des enzymes. Les bactéries hétérotrophes pratiquant la respiration anaérobie utilisent des substances telles que les oxydes de nitrate, de fer et de manganèse, du sulfate et du dioxyde de carbone comme accepteurs final d'électrons. Il est ainsi possible d'observer la réduction des nitrates (dénitrification), du fer, du manganèse, des sulfates et du dioxyde de carbone.

Lorsque la matière organique morte n'est pas utilisée, soit par respiration ou fermentation, ou alors que le processus est long, le carbone organique est piégé dans les sédiments terrestres et marins sous forme de roches carbonées (fossilisation) ou carbonatées (pétrole, charbon). Ces sédiments sont alors considérés comme des puits de carbone, permettant de diminuer les concentrations de carbone atmosphérique.

L'entrée de matière organique et d'énergie dans la biosphère est donc dominée par la production primaire [Kaiser *et al.*, 2011]. Celle-ci étant à la base des réseaux trophiques, la modification de ce stock de matière et d'énergie peut donc avoir des conséquences sur l'ensemble des réseaux. Ainsi toute modification du cycle naturel des éléments chimiques essentiels à la croissance des organismes photosynthétiques peut impacter la productivité de tout un écosystème. Parmi ces éléments, le phosphore (P) et l'azote (N), présent dans la structure moléculaire des coenzymes intervenant lors du processus de la photosynthèse (ATP et NADP) mais également des protéines ou des lipides sont souvent les nutriments les plus limitants [Conley *et al.*, 2009].

2.3 Les cycles biogéochimiques naturels

Les cycles biogéochimiques des différents éléments fonctionnent suivant les caractéristiques chimiques propres à chaque élément et selon le rôle que ceux-ci jouent au cours du développement de la biosphère. Ce sont les différents cycles en interaction, naturellement à l'équilibre, qui confèrent aux écosystèmes leur capacité d'homéostasie à la base de leur stabilité et de leur pérennité.

2.3.1 Le cycle naturel du phosphore.

Le phosphore est un composant essentiel de la matière vivante (nucléotides, ADN, phospholipides des membranes cellulaires, enzymes) et joue un rôle clé dans le transfert d'énergie (ATP). Cependant, celui-ci est un élément rare dans l'environnement naturel et représente moins de 0.1% (en masse) de la composition élémentaire de la lithosphère [Pourriot and Meybeck, 1995]. Il est retrouvé sous forme de phosphates de calcium, de fer et d'aluminium dans les roches volcaniques (roches ignées) et les dépôts sédimentaires.

Sur les surfaces continentales, les ions orthophosphates (PO_4^{3-}) qui constituent la principale forme accessible pour les organismes photosynthétiques sont mis en solution par l'altération chimique des roches sous l'effet de l'eau de pluie puis introduit dans les eaux continentales par érosion et lessivage (concentration moyenne naturelle : 10 $\mu\text{g/L}$). Cependant, les ions PO_4^{3-} dissous ont également une affinité très forte avec les particules sédimentaires et les processus d'adsorption les rendent insolubles (formes immobile) et non disponibles pour le vivant [Filippelli, 2002]. Seule la désorption qui se produit par équilibre entre les formes dissoutes et adsorbées permet de les rendre à nouveau disponibles. S'en suit alors une alternance entre phases dissoutes et particulières [Atlas and Bartha, 1998] mais également entre formes organiques (absorption et organisation au sein du vivant) et inorganiques.

Bien que les organismes autotrophes utilisent principalement le phosphore inorganique dissous, il apparaît que, en condition de carence en phosphore inorganique dissous, les organismes phytoplanctonique soient capable d'utiliser des phospholipides et des sucres phosphorés [Chu, 2000]. Le plancton produit alors des enzymes qui sont responsables de la conversion du phosphore organique en phosphore inorganique [Perry, 1976 ; Chróst and Overbeck, 1987 ; Benitez-nelson, 2000]. Les plus connues sont les phosphatases alcalines. La synthèse de phosphore minéral par ces voies enzymatiques constitue la production régénérée.

La fraction vivante de la colonne d'eau représente un immense réservoir en phosphore organique particulaire. Le passage de la forme organique vers la forme inorganique est obtenu après décomposition (minéralisation) de la matière organique morte mais également par la sécrétion d'exsudats par le phytoplancton et la lyse cellulaire qui contribuent aux apports de phosphore organique dissous. Après minéralisation, le phosphore minéral produit repasse dans la colonne d'eau où il constitue la production nouvelle, principale source de phosphore inorganique dissous. Il est à noter que le phosphore inorganique dissous peut également être régénéré à partir de la fraction vivante par le biais de l'excrétion, notamment par le zooplancton [Hargrave and Geen, 1968].

A terme, le phosphore introduit dans les eaux continentales est ainsi, après lessivage, acheminé par les fleuves aux zones côtières et fertilise les eaux littorales. Une partie du

phosphore particulaire non utilisé sédimente ensuite dans les fonds océaniques. Le cycle du phosphore apparaît ainsi « ouvert » à l'échelle de la biosphère [Figure 32], ce qui le différencie du cycle naturel de l'azote.

Le phosphore ne présente pas de phase gazeuse significative hormis le peu de phosphore d'hydrogène dégagé par fermentation anaérobie. Les processus d'échange entre les phases organique et minérale sont ainsi régents par l'activité biologique (production primaire et décomposition bactérienne) et les processus d'échange entre les formes inorganiques dissoutes et particulaires relèvent de la physico-chimie au niveau microscopique et de l'hydrodynamisme à l'échelle macroscopique (brassage, remise en suspension, advection) [Golterman, 2004].

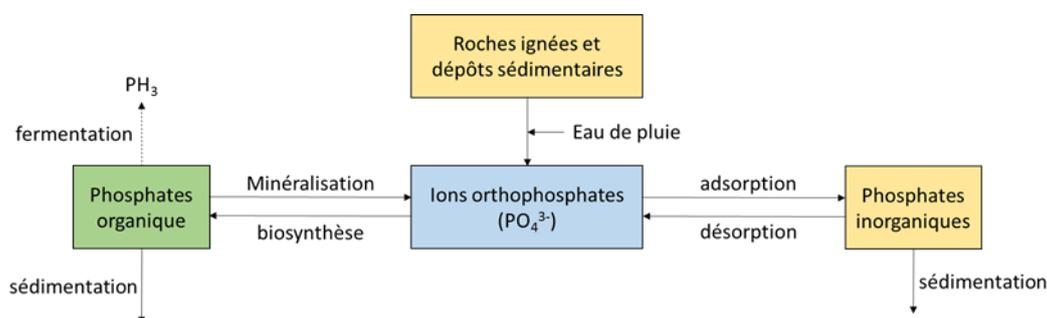


Figure 32 : Cycle naturel du phosphore.

2.3.2 Le cycle naturel de l'azote.

L'azote est également un composant essentiel du vivant (acides aminés, acides nucléiques, pigments). Le plus important stock naturel d'azote se trouve dans l'atmosphère sous forme gazeuse (diazote : N_2). Seules certaines bactéries et archaebactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique qu'elles convertissent en ammoniac ($NH_3 \cdot H_2O$) [Howarth, 1988] par le processus de la **diazotrophie**. Dans les sols, de nombreuses bactéries seules, en symbiose avec d'autres bactéries ou en symbiose avec le système racinaire des plantes assurent la **fixation** de l'azote alors que en milieux aquatiques, les cyanobactéries sont les principaux microorganismes fixateurs d'azote [Paerl, 1990]. Le taux de fixation diffère en fonction des organismes fixateur d'azote et il apparaît que les cyanobactéries ont un taux jusqu'à deux fois plus important que celui des bactéries hétérotrophes du sol [Atlas and Bartha, 1998]

Cette matière organique azoté est alors ensuite consommée ou décomposée. Lors de la décomposition de celle-ci, l'**ammonification** réalisée par les bactéries dites ammonifiantes, permet de former de l'ammoniac (NH_3) qui, en se combinant avec des ions hydrogène (H^+), forme des ions ammonium (NH_4^+) retenus dans le sol et l'eau. Les ions NH_4^+ sont ensuite oxydés en nitrites (NO_2^-) puis en nitrates (NO_3^-) par les bactéries nitrifiantes qui pratiquent la **nitrification** [Prosser, 1990].

Les NO_3^- sont la forme principale d'azote minérale utilisé par les organismes photosynthétiques. L'**assimilation** de NO_3^- implique plusieurs systèmes enzymatiques permettant la formation interne d'ammoniac rapidement incorporé sous forme d'azote organique (acides aminés). Cette matière organique azotés est alors consommée ou décomposée (**ammonification**). En absence d'oxygène, les ions NO_3^- sont également utilisés par les bactéries dénitrifiantes. Ce processus de **dénitrification** permet de réduire les ions

NO_3^- en NO_2^- , puis en monoxyde d'azote (NO), en oxyde nitreux (N_2O) et enfin en diazote (N_2) qui se volatilise vers l'atmosphère. De plus, l'oxydation anaérobie de l'ammonium (**anammox**) et la dénitrification réalisée par certaines bactéries nitrosantes en stress oxygène (**nitrification-dénitrifiante**) peuvent également générer des composés azotés gazeux (NO, N_2O et N_2) comme produits de l'oxydation de l'ammonium en utilisant le nitrite comme accepteur d'électrons [Kuai and Verstraete, 1998 ; Figure 33].

Dans les fleuves et les eaux côtières, le lessivage des sols permet d'ajouter au stock de nitrates d'origine aquatique (cyanobactéries), des nitrates d'origine terrigène.

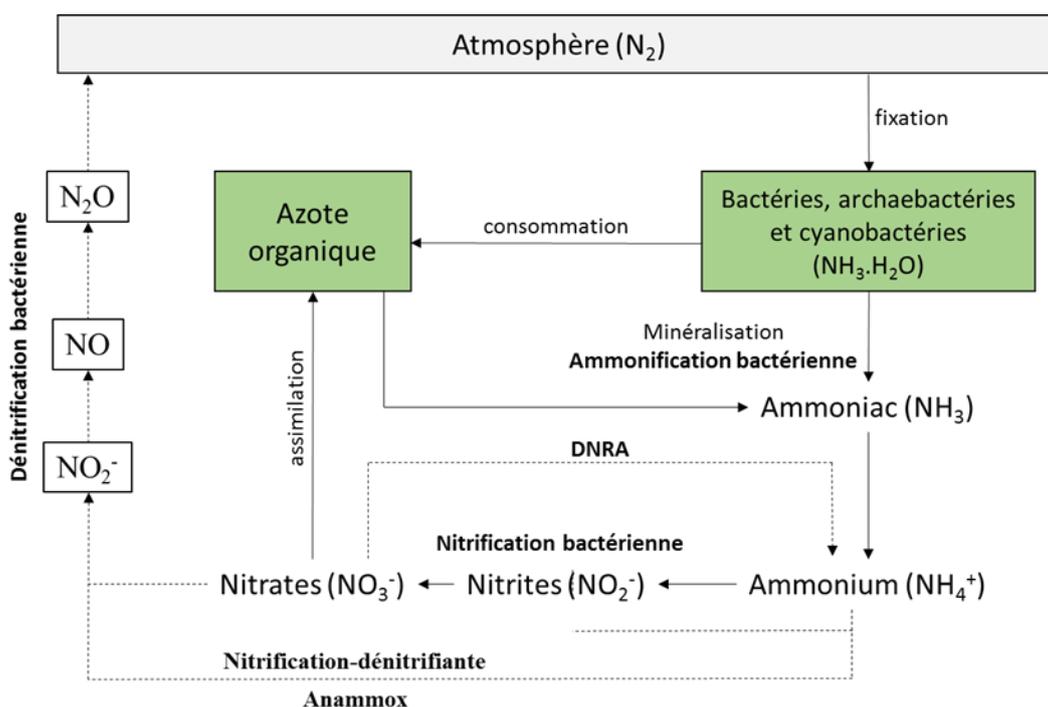


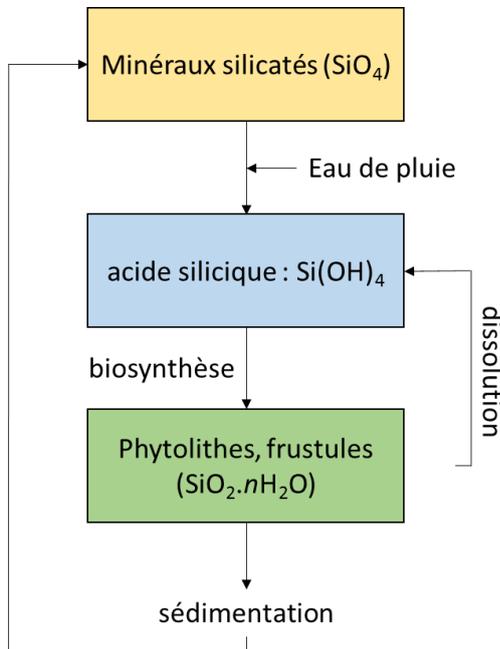
Figure 33 : Cycle naturel de l'azote.

2.3.3 Le cycle naturel du silicium.

Le silicium est un oligo-élément vital pour de nombreuses espèces terrestres et aquatiques écologiquement importantes telles que diatomées, radiolaires, ou éponges d'eau douce qui possèdent des exosquelettes ou squelettes siliceux [Conley *et al.*, 1993]. De par cette importance dans le cycle de vie de la classe des bacillariophycées (diatomées) qui représentent l'un des plus importants producteurs primaires avec 40% de la production nette marine [Nelson *et al.*, 1995 ; Sarthou *et al.*, 2005] et 20% de la photosynthèse sur la planète [Armbrust, 2009], le silicium peut également, en fonction des espèces considérées, être un élément limitant pour la croissance des producteurs primaires.

Le silicium est l'élément le plus abondant de la croûte terrestre après l'oxygène, et constitue, sous forme de tétraèdres (SiO_4), l'oxyde le plus répandu à la surface de la terre, et des minéraux silicatés qui représentent plus de 75 % des roches exposées à la surface de notre planète (le quartz étant la forme la plus importante), cependant peu bio-assimilable. L'altération chimique de ces roches par l'acide carbonique présent dans les eaux de pluie, libère de la

silice dissoute (acide silicique : $\text{Si}(\text{OH})_4$) qui enrichie les eaux fluviales avec une concentration naturelle moyenne qui varie de 1 à 35 mg/L [Frayssé, 2007]



La silice dissoute est bio-assimilable et est intégrée sous forme de phytolithes par les végétaux supérieurs et dans le frustule des microalgues ($\text{SiO}_2.n\text{H}_2\text{O}$) [Treguer *et al.*, 1995 ; Conley, 2002]. Cette matière organique est alors ensuite consommée ou sédimente dans les sols terrestres ou aquatiques. Dans les milieux aquatiques, s'en suit une phase de dissolution des débris siliceux qui peuvent ensuite être réassimilés sous la forme de silice dissoute. A terme, le silicium est enfoui dans les sédiments sous forme d'opale d'origine biologique comme les radiolarites et les diatomites ($\text{SiO}_2.n\text{H}_2\text{O}$) qui contribue à la formation de minéraux silicatés [Figure 34].

Figure 34 : Cycle naturel du silicium.

2.3.4 Le cycle des métaux

De nombreux métaux sont relativement abondants dans la couche terrestre comme le mercure, le plomb, le cadmium, le thallium, l'arsenic ou le fer. Ainsi, tous les métaux sont présents naturellement à l'état de traces dans l'environnement. Le volcanisme introduit une partie de ces métaux dans l'atmosphère et l'érosion hydrique des roches superficielles entraîne une autre partie dans les cours d'eau puis les océans. Cependant, l'essentiel des métaux sont piégés dans les sédiments par précipitation ou sorption. Certains métaux apparaissent essentiels aux organismes (sélénium, fer) et d'autres ne semblent avoir aucune fonction biologique. Alors que certains métaux sont considérés comme biocompatibles (titane, or), d'autres peuvent être toxiques (mercure, plomb, cadmium) notamment après bioaccumulation d'une grande quantité. Cependant, la toxicité et l'écotoxicité des métaux restent étroitement liées aux caractéristiques propres à chaque métal, à sa spéciation chimique, sa complexation et sa biodisponibilité.

2.4 L'influence de l'anthroposphère

En lien avec une intensité croissante des perturbations anthropiques, l'homéostasie des écosystèmes et donc leur capacité à maintenir leur propre équilibre en fonction des contraintes extérieures est de moins en moins efficace. Ainsi, bien que l'Homme appartienne à la biosphère, il y occupe une niche si particulière qu'une sphère lui est réservée : **l'anthroposphère**. Cette désignation est utilisée pour marquer la forte influence de l'homme sur le fonctionnement des autres sphères et sur l'homéostasie des écosystèmes. En effet, du fait de son activité dans les terres émergées (agriculture, industrie, urbanisme, voies de communication), le fonctionnement des sociétés humaines a considérablement perturbé les cycles biogéochimiques et par conséquent les écosystèmes avec une intensité de plus en plus

marquée avec le temps. Ces changements environnementaux résultent d'une part de l'augmentation des capacités technologiques et de l'autre de la nécessité de leur mise en œuvre du fait de l'accroissement sans précédent de la pression démographique.

C'est ainsi que l'homme a été amené à perturber l'ensemble des cycles biogéochimiques, notamment par la remise en circuit de carbone provenant de combustibles fossiles (essentiellement des hydrocarbures : charbon, pétrole, tourbe, gaz naturel) jusque-là piégé dans les couches sédimentaires, libérant ainsi de grandes quantités de CO₂ dans l'atmosphère (renforcé par les opérations de déboisement ou le labourage répétitif des terres agricoles). Le CO₂ étant l'un des principaux gaz à effet de serre, l'augmentation de sa concentration dans l'atmosphère engendre une plus importante rétention de l'énergie sous forme de chaleur, ce qui augmente par conséquent la température à la surface de la planète et engendre le réchauffement climatique actuel. De plus, les rejets agricoles, urbains et industriels ont grandement perturbés les cycles biogéochimiques et la disponibilité des éléments chimiques essentiels à la croissance des organismes photosynthétiques. Les cycles de l'azote et du phosphore abordés précédemment ont ainsi été modifiés par l'apport de composés azotés et phosphorés *via* les fuites environnementales qui s'accumulent le long du continuum terre-mer et sont à l'origine des cascades de l'azote et du phosphore.

2.4.1 La cascade de l'azote

L'utilisation intentionnelle d'azote atmosphérique pour la production d'engrais (et d'explosifs) par le procédé Haber Bosch est à l'origine de la plus grande partie des fuites environnementales d'azote. A l'échelle globale, l'apport d'azote d'origine anthropique dans les écosystèmes dépasse leurs capacités naturelles de fixation. L'azote, désormais en excès dans l'environnement est drainé vers l'hydrosphère par lixiviation et lessivage des sols agricoles. Ce flux, renforcé localement par les rejets urbains et industriels (eaux usées et déchets), est ensuite acheminé par les fleuves aux zones côtières et fertilise les eaux littorales.

Une part des flux d'azote est éliminée dans les zones ripariennes, riche en matières organiques où les conditions sont idéales pour la dénitrification [Vitousek and Reiners, 1975 ; Vought *et al.*, 1994, 1995 ; Clément *et al.*, 2003]. Cependant, lors de ce processus, une part non négligeable de cet azote est rejeté sous forme de N₂O [Vilain *et al.*, 2010 ; Vilain and Garnier, 2014]. Bien qu'une partie des eaux urbaines et industrielles, chargées de matières organiques, d'urée et d'ammoniaque, soit traitée en station d'épuration, une grande partie des apports d'azote est ensuite rejeté soit sous forme d'ammonium (NH₄⁺), de nitrates (NO₃⁻), ou sous formes gazeuses (N₂O).

La surcharge azotée des eaux souterraines et de surface pose de graves problèmes environnementaux. Au-delà d'une concentration de 2 mg-N/L (0.14 mol/L), les écosystèmes aquatiques pourraient subir d'importantes pertes de biodiversité comme le montre les études effectuées dans les lacs peu profonds du royaume uni [James *et al.*, 2005], la pollution azoté limite la potabilisation de l'eau et engendre des efflorescences algales parfois toxiques dans les réseaux hydrographiques et les baies [Moffat, 1998 ; Passy *et al.*, 2013], source d'eutrophisation et de désoxygénation de l'eau. De plus, l'accroissement de la concentration en N₂O dans l'air participe significativement au réchauffement climatique et les rejets atmosphériques des formes azotés génèrent des particules préjudiciables à la qualité de l'air et à la santé humaine [Sutton and Reis, 2011].

2.4.2 La cascade du phosphore

L'usage massif des engrais phosphatés et l'accroissement de l'érosion des sols ont conduit à un accroissement sans précédent de la teneur en phosphore des sols agricoles qui a conduit à l'accroissement des apports diffus (sans origine précise) de phosphore vers les eaux de surface [Oenema and Roest, 1998]. Cependant, ce sont surtout les apports ponctuels issus des eaux usées urbaines qui sont responsables de la plus grande partie des apports de phosphore et notamment l'introduction, au cours des années 1970 des polyphosphates dans les poudres à lessiver. Le phosphore est alors transporté par les cours d'eau sous forme essentiellement particulaire *via* la matière vivante ou les minéraux phosphatés. Un équilibre adsorption/désorption s'établit avec les matières en suspension [Néméry *et al.*, 2005] jusqu'en zone estuarienne où celui-ci se désorbera lors du mélange progressif avec l'eau de mer faiblement concentrée en phosphore [Néméry and Garnier, 2007b, 2007a].

La réduction de l'utilisation de phosphore dans les produits ménagés puis l'interdiction de leur utilisation dans les lessives domestiques [décret n°2007-491] ajoutés au traitement du phosphore dans les eaux usées en stations d'épuration, le plus souvent par des procédés physico-chimiques de floculation/décantation, mais aussi biologiques, permet une réduction considérable des apports ponctuels de phosphore au milieu aquatique.

Cependant, les apports de phosphore engendrent tout de même d'importantes efflorescences algales parfois toxiques à l'origine de la désoxygénation de l'eau dans les réseaux hydrographiques et les baies [Jarvie *et al.*, 2004].

2.4.3 La dissémination des métaux

Au-delà de la perturbation des cycles du phosphore ou de l'azote, le développement anthropique a également provoqué la dissémination dans l'environnement de nombreux métaux en relation avec le développement de la métallurgie et de l'agronomie (cuivre, zinc, nickel, étain, plomb, mercure, etc) ou encore de molécules biocides de synthèse utilisées dans les traitements phytosanitaires et de radionucléides à longue durée de vie en rapport avec l'utilisation de l'énergie nucléaire. De plus, les activités humaines ont perturbé de nombreux autres cycles biogéochimiques tels que ceux du chlore, du soufre, du potassium, ou encore du silicium comme l'a montré une étude réalisée après la construction du barrage des Trois-Gorges situé au cœur de la Chine, sur le Yangzi Jiang, qui a considérablement augmenté la concentration en silicium en aval du barrage [Wang *et al.*, 2018]. Il s'en suit l'émergence de problèmes en relation avec la modification des systèmes écologiques et la détérioration des cycles biogéochimiques, tel que l'effet de serre, l'acidification ou la salinisation des sols, les dépérissements forestiers (pluies acides), les phénomènes de pollution avec des conséquences loin d'être négligeables pour les sociétés humaines notamment dans les domaines de l'alimentation et de la santé.

2.5 L'importance des zones estuariennes

Aujourd'hui, un gradient de milieux peut se distinguer par rapport à l'activité anthropique. Entre d'un côté les milieux où l'action de l'homme est limitée et où les cycles biogéochimiques, qui sont peu ou pas perturbés, sont régulés naturellement et de l'autre, les milieux où l'activité anthropique est si marquée, notamment dans les domaines agricole ou industriel, que celle-ci

arrive à rompre les cycles naturels, à dépasser les capacités de recyclage et à provoquer ainsi des dégradations qui sont souvent à l'origine de phénomènes de contamination et de pollutions environnementales qu'il convient alors de maîtriser dans la mesure du possible, en s'appuyant sur une meilleure connaissance du fonctionnement biogéochimique des systèmes en question. L'un de ces systèmes particulièrement affectés correspond à celui des zones estuariennes, d'une grande importance autant économique qu'écologique.

En jouant le rôle de transition entre les zones terrestres et les zones maritimes, les estuaires sont d'une importance primordiale dans les cycles de la matière et des éléments. D'un point de vue chimique, ces zones caractérisés par de forts gradients de turbidité et de salinité induisent directement (force ionique, sorption, etc.) et indirectement (pH, redox, etc.) des transformations profondes dans la partition et dans la spéciation des éléments et des substances chimiques. Ces transformations ont des conséquences sur les exportations, les recyclages ou les piégeages de matière. Les réactions biogéochimiques qui s'y déroulent sont d'une importance fondamentale pour la transformation de la matière *via* principalement l'activité des micro-organismes autotrophes et hétérotrophes. De ce fait, ils offrent de nombreux services écosystémiques en intervenant dans la détoxification des contaminants, la transformation et la régulation des nutriments ou encore la séquestration du carbone [Kennish, 2016]. Sur le plan écologique, les estuaires sont d'une importance primordiale pour de nombreux organismes estuariens, marins et terrestres et affichent une biodiversité riche et parmi les plus productives [Underwood and Kromkamp, 1999 ; Cloern *et al.* 2014]. Malgré que la surface du biome représenté par les estuaires est l'une des plus petites existantes (180 sur 51 625 ha x106 soit moins de 0.35%) [Costanza *et al.*, 1997], sa productivité par unité de surface est l'une des plus importante [Geider *et al.*, 2001], et d'autant plus une fois cumulée aux prairies humides et aux zones intertidales associées.

Cependant, d'un point de vue économique, les estuaires présentent également des intérêts importants en raison de la présence de ressources exploitées, du transport maritime et de leur caractère récréatif. En dehors de la pêche, de nombreuses industries basent leur économie autour des estuaires, notamment le transport et l'expédition *via* les ports et les chantiers navals, mais également les entreprises en lien avec l'aquaculture, la production d'énergie électrique, l'exploitation du pétrole et du gaz, les biotechnologies marines ou encore le tourisme. Ainsi les estuaires sont parmi les écosystèmes aquatiques les plus fortement impactés par les activités anthropiques [Kennish *et al.*, 2014] qui affectent les flux hydriques, l'érosion et le transport de matière, en particulier les apports de matière organique, d'éléments nutritifs et de contaminants chimiques.

Les écosystèmes estuariens sont donc des zones aux forts intérêts à la fois écologiques et économiques, subissant de nombreuses pressions qui peuvent fortement affecter ces fonctions [Viles and Spencer, 2014]. Au sein de ces systèmes, les producteurs primaires soutiennent l'ensemble des réseaux trophiques et la dynamique de la production primaire est directement liée à la dynamique des estuaires. Or, les estuaires qui font partie des écosystèmes les plus dynamiques et les plus complexes, sont le siège de flux considérables de matière et d'énergie, où se mêlent une multitude de processus biogéochimiques. De ce fait, les dynamiques, propres à chaque estuaire, représentées par les caractéristiques bathymétriques, hydrographiques ou morphologiques mais également par leur position géographique, leur degré et leur forme d'anthropisation mais aussi la biosphère

locale rend leur généralisation impossible. Chaque estuaire représente un cas particulier dont l'importance économique et écologique nécessite ses propres études à la fois physiques, chimiques, biologiques, économiques, sociales ou encore sanitaire. D'autant plus que la combinaison des propriétés physiques (stratification, circulation, etc.) et chimiques (forte teneur en éléments nutritifs, oligo-éléments) induit une forte productivité pouvant aller jusqu'à l'eutrophisation. La présence de concentrations significatives d'éléments contaminants et éléments traces potentiellement toxiques (mercure, cadmium, cuivre, etc.) affectent les écosystèmes et la salubrité des espèces exploitées. Les estuaires sont donc des zones de conflits d'usage où doivent s'exercer prioritairement des techniques de gestion pour un développement durable, prenant en compte l'ensemble du bassin versant et la zone côtière adjacente. Cette gestion passe par la connaissance des processus biogéochimiques qui caractérisent et gouvernent les écosystèmes.



LISTE DES ABREVIATIONS

ADP : Adenosine DiPhosphate

ATP : Adenosine TriPhosphate

COD : Carbone Organique Dissous

COP : Carbone Organique Particulaire

COT : Carbone Organique Total

DCE : Directive Cadre sur l'Eau

DIN : Dissolved inorganic nitrogen

DNRA : Dissimilatory Nitrate Reduction to Ammonium

EPS : ExoPolySaccharides

GIEC : Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat

GIP Seine-Aval : Groupement d'Intérêt Public Seine-Aval

IBD : Indice Biologique Diatomées

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique

IPS : Indice de Polluo-Sensibilité

MES : Matière En Suspension

NADP : Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate

PIP : Phosphore Inorganique Particulaire

PK : Point Kilométrique

POP : Phosphore Organique Particulaire

REPHY : Réseau d'observation et de surveillance du PHYtoplancton et de l'hydrologie dans les eaux littorales

REPHYTOX : Réseau de surveillance des PHYcoTOXines dans les organismes marins

RGA : Recensement Général Agricole

RNNEs : Réserve Naturelle Nationale de l'Estuaire de la Seine

SAU : Surface Agricole Utile

SOMLIT : Service d'Observation en Milieu Littoral.

STEP SAV : STation d'EPuration Seine-Aval

TEP : Transparent Exopolymer Particles

BIBLIOGRAPHIE

- Abril G, Nogueira M, Etcheber H, Cabeçadas G, Lemaire E, Brogueira MJ., 2002. **Behaviour of Organic Carbon in Nine Contrasting European Estuaries**. *Estuar Coast Shelf Sci.*, 54:241–62.
- Aissa-grouz N, Garnier J, Billen G, Mercier B, Martinez A., 2015. **The response of river nitrification to changes in wastewater treatment (The case of the lower Seine River downstream from Paris)**. *Ann Limnol - Int J Lim.*, 51:351–64.
- Alard D, Bourcier A, Bureau F, Lefebvre D, Mesnage V, Poudevigne I., 2002. **Zones humides de la basse vallée de la Seine**. Fascicule Seine-Aval 1.15.
- Armbrust EV., 2009. **The life of diatoms in the world's oceans**. *Nature*, 459(7244):185–92.
- Atlas RM, Bartha R., 1998. **Biogeochemical cycling: nitrogen, sulfur, phosphorus, iron and other elements**. *Microb Ecol Fundam Appl.*, 414–59.
- Bacq N, Jean-Michel O, Berlincourt M, Billen G, Cachot J, Claquin P, *et al.*, 2019. **Programme scientifique Seine-Aval 5. Contexte et principaux acquis 2013-2018**.
- Bally G., 2003. **Contribution à l'étude de la dynamique d'échange du phosphore dans les sédiments d'une vasière intertidale de l'estuaire de Seine**. Rouen.
- Bally G, Mesnage V, Deloffre J, Clarisse O, Lafite R, Dupont J-P., 2004. **Chemical characterization of porewaters in an intertidal mudflat of the Seine estuary: relationship to erosion–deposition cycles**. *Mar Pollut Bull.*, 49(3):163–73.
- Belin C, Soudant D., 2018. **Trente années d'observation des microalgues et des toxines d'algues sur le littoral**.
- Benitez-nelson CR., 2000. **The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems**. *Earth-science Rev.*, 51:109–35.
- Bhaskar P V., Bhosle NB., 2006. **Dynamics of transparent exopolymeric particles (TEP) and particle-associated carbohydrates in the Dona Paula bay, west coast of India**. *J Earth Syst Sci.*, 115(4):403–13.
- Billen G, Garnier J., 2007. **River basin nutrient delivery to the coastal sea: Assessing its potential to sustain new production of non-siliceous algae**. *Mar Chem.*, 106(1-2 SPEC. ISS.):148–60.
- Billen G, Garnier J., 2009. **Eutrophisation des cours d'eau du bassin de la Seine**. Piren-Seine.
- Billen G, Garnier J, Ficht A, Cun C., 2001. **Modeling the Response of Water Quality in the Seine River Estuary to Human Activity in Its Watershed over the Last 50 Years**. *Estuaries*, 24(6):977.
- Bouvier TC, Giorgio PA del., 2002. **Compositional changes in free-living bacterial communities along a salinity gradient in two temperate estuaries**. *Am Soc Limnol Oceanogr*, 47(2):453–70.
- Brenon I, Le Hir P., 1999. **Modelling turbidity maximum in the Seine estuary: Capacity and limits of a two-dimensional horizontal model**. *Comptes Rendus l'Academie Sci - Ser Ila Sci la Terre des Planètes*, 328(5):327–32.
- Brion N, Billen G, Guézennec L, Ficht A., 2000. **Distribution of Nitrifying Activity in the Seine River (France) from Paris to the Estuary**. *Estuaries*, 23(5):669–82.

- De Brouwer JFC, Ruddy GK, Jones TER, Stal LJ., 2002. **Sorption of EPS to sediment particles and the effect on the rheology of sediment slurries.** *Biogeochemistry*, 61(1):57–71.
- Brzezinski MA., 1985. **The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables.** *J Phycol*, 21:347–57.
- Chabrierie O, Poudevigne I, Bureau F, Vincelas-Akpa M, Nebbache S, Aubert M, *et al.*, 2001. **Biodiversity and Ecosystem Functions in Wetlands : A Case Study in the Estuary of the Seine River, France.** *Estuaries*, 24(6):1088–96.
- Chróst RJ, Overbeck J., 1987. **Kinetics of alkaline phosphatase activity and phosphorus availability for phytoplankton and bacterioplankton in lake plüsee (North German Eutrophic Lake).** *Microb Ecol.*, 13(3):229–48.
- Chu SP., 2000. **The utilization of organic phosphorus by phytoplankton.** *J Mar Biol Assoc United Kingdom*, 26(3):285–95.
- Claquin P, Morelle J, Schapira M, Orvain F, Lopez PJ., 2018. **Production primaire de l'estuaire de la Seine.** *Projet Seine-Aval 5 : PROUESSE.*
- Clément J, Holmes RM, Peterson BJ, Pinay G., 2003. **Isotopic investigation of denitrification in a riparian ecosystem in western France.** *J Appl Ecol.*, 40:1035–48.
- Cloern JE, Foster SQ, Kleckner AE., 2014. **Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems.** *Biogeosciences*, 11(9):2477–501.
- Conley DJ., 2002. **Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle.** *Global Biogeochem Cycles.*, 16(4):1–8.
- Conley DJ, Paerl HW, Howarth RW, Boesch DF, Seitzinger SP, Havens KE, *et al.*, 2009. **Controlling Eutrophication : Nitrogen and Phosphorus.** *Science (80-)*, 323:1014–5.
- Conley DJ, Schelske CL, Stoermer EF., 1993. **Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication.** *Mar Ecol Prog Ser.*, 179–92.
- Cooper DM, House WA, May L, Gannon B., 2002. **The phosphorus budget of the Thame catchment, Oxfordshire, UK: 1. Mass balance.** *Sci Total Environ.*, 282–283:233–51.
- Costanza R, Arge R, Groot R De, Farber S, Grasso M, Hannon B, *et al.*, 1997. **The value of the world's ecosystemservices and natural capital.** *Nature.*, 387(May):253–60.
- Deborde J, Anschutz P, Chaillou G, Etcheber H, Commarieu M, Lacroart P, *et al.*, 2007. **The dynamics of phosphorus in turbid estuarine systems : Example of the Gironde estuary (France).** *Limnol Oceanogr.*, 52(2):862–72.
- Decho AW., 2000. **Exopolymer Microdomains as a Structuring Agent for Heterogeneity Within Microbial Biofilms.** In: Riding RE, Awramik SM, editors. *Microbial Sediments.* Springer-V. Berlin, p. 9–15.
- EPA., 1985. **Chapitre III - Le roseau.** In: *Les Hélophytes - Récolte et valorisation des végétaux herbacés en zones humides.* OMC-Mini., p. 20–190.
- Etcheber H, Abril G, Wit R De, A. Taillez, 2004. **Facteurs qui contrôlent la teneur en carbone organique particulaire (COP) dans le bouchon vaseux.** *Projet Seine-Aval 2.*
- Even S, Mouchel JM, Servais P, Flipo N, Poulin M, Blanc S, *et al.*, 2007. **Modelling the impacts of Combined Sewer Overflows on the river Seine water quality.** *Sci Total Environ.*, 375(1–3):140–51.

- Filippelli GM., 2002. **The Global Phosphorus Cycle**. In: **Reviews in mineralogy and geochemistry**. p. 391–424.
- Fisson C., 2015. **Flux en contaminants à l'estuaire de la Seine**. Etude du GIP Seine-Aval.
- Foussard V, Etcheber H., 2011. **Proposition d'une stratégie de surveillance des paramètres physico-chimiques pour les estuaires de la Seine, de la Loire et de la Gironde**. Projet LITEAU-BEEST.
- Fraysse F., 2007. **Cycle biogéochimique du silicium dans les environnements superficiels continentaux** : Impact des plantes terrestres.
- Fukao T, Kimoto K, Yamatogi T, Yamamoto KI, Yoshida Y, Kotani Y., 2009. **Marine mucilage in Ariake Sound, Japan, is composed of transparent exopolymer particles produced by the diatom *Coscinodiscus granii***. *Fish Sci.*, 75(4):1007–14.
- Garnier J, Barles S, Billen G, Bognon S, Romero E, Le Gendre R, *et al.*, 2018. **Rôle de l'Estuaire de Seine dans l'Écologie Territoriale de la Normandie : cycles des nutriments et systèmes hydro-agro-alimentaires**. Projet Seine-Aval 5 : RESET.
- Garnier J, Billen G, Hanset P, Testard P, Coste M., 1998. **Développement algal et eutrophisation**. In: *La Seine en son bassin - Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé*. Elsevier, p. 593–626.
- Garnier J, Even S, Bacq N, Servais P, Thouvenin B, Gonzales JL., 2008. **Cycle de la Matière organique en Estuaire de Seine**. Projet Seine-Aval 3 : CYMES.
- Garnier J, Riou P, Gendre R Le, Ramarson A, Billen G, Cugier P, *et al.*, 2019. **Managing the Agri-Food System of Watersheds to Combat Coastal Eutrophication : A Land-to-Sea Modelling Approach to the French Coastal English Channel**. *Geosciences*, 9:1–27.
- Geider R, La Roche J., 2002. **Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis**. *Eur J Phycol.*, 37:1–17.
- Geider RJ, Delucia EH, Falkowski PG, Finzi AC, Grime JP, Grace J, *et al.*, 2001. **Primary productivity of planet earth : biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats**.
- Golterman HL., 2004. **The chemistry of phosphate and nitrogen compounds in sediments**. Kluwer Academic Publisher.
- Grasso F, Verney R., 2018. **Modélisation du fonctionnement HYdro-MORpho- SEDimentaire de l'estuaire de la Seine**. Projet Seine-aval 5 : HYMOSED.
- Graux AI, Delaby L, Peyraud (coordinateurs) JL, Casellas E, Faverdin P, Le Bas C, *et al.*, 2017. **Les prairies françaises : Production, exportation d'azote et risques de lessivage**. INRA (France) I, editor.
- Gribsholt B, T. H, Boschker S, Struyf E, Andersson M, Tramper A, *et al.*, 2005. **Nitrogen processing in a tidal freshwater marsh: A whole-ecosystem 15N labeling study**. *Limnol Oceanogr.*, 50(6):1945–59.
- Gribsholt B, Veuger B, Tramper A, Middelburg JJ, Boschker HTS., 2009. **Long-term 15N-nitrogen retention in tidal freshwater marsh sediment: Elucidating the microbial contribution**. *Limnol Oceanogr.*, 54(1):13–22.
- Groot RS De, Wilson MA, Boumans RLJ., 2002. **A typology for the classification , description and valuation of ecosystem functions, goods and services**. *Ecol Econ.*, 41:393–408.

- Guézennec L, Lafite R, Dupont J-P, Meyer R, Boust D, Guezennec L., 1999. **Hydrodynamics of Suspended Particulate Matter in the Tidal Freshwater Zone of a Macrotidal Estuary (The Seine Estuary, France)**. *Estuaries*, 22(3):717.
- Hargrave BT, Geen GH., 1968. **Phosphorus excretion by zooplankton**. *Limnol Oceanogr.*, 332–42.
- Hernandez ME, Mitsch WJ., 2007. **Denitrification in created riverine wetlands : Influence of hydrology and season**. *Ecol Eng.*, 30(1):78–88.
- Howarth RW., 1988. **Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems**. *Annu Rev Ecol Syst.*, 19(1):89–110.
- Huguet A, Thibault A, Roose-amsaleg C, Parlanti E, Laverman A, Fuster L, *et al.*, 2018. **Dynamique de la Matière Organique dans le bouchon vaSeux de l'estuaire de Seine en lien avec les nutriments et les Contaminants organiques**. *Projet Seine-Aval 5 : MOSAIC*.
- Jacobs S., 2009. **Silica cycling and vegetation development in a restored freshwater tidal marsh**. Antwerp University.
- James C, Fisher J, Russell V, Collings S, Moss B., 2005. **Nitrate availability and hydrophyte species richness in shallow lakes**. *Freshw Biol.*, 50:1049–63.
- Jarvie HP, Neal C, Williams RJ., 2004. **Assessing changes in phosphorus concentrations in relation to in-stream plant ecology in lowland permeable catchments: bringing ecosystem functioning into water quality monitoring**. In: *Biogeochemical Investigations of Terrestrial, Freshwater, and Wetland Ecosystems across the Globe*. Springer, p. 641–55.
- Kaiser MJ, Attrill MJ, Jennings S, Thomas DN, Barnes DKA., 2011. **Marine ecology: processes, systems, and impacts**. Oxford University Press.
- Kennish MJ., 2016. **Encyclopedia of estuaries**. Kennish MJ, editor. Springer Netherlands.
- Kennish MJ, Brush MJ, Moore KA., 2014. **Drivers of Change in Shallow Coastal Photic Systems: An Introduction to a Special Issue**. *Estuaries and Coasts*, 37(S1):3–19.
- Klein C, Clauquin P, Bouchart V, Le Roy B, Véron B., 2010. **Dynamics of Pseudo-nitzschia spp. and domoic acid production in a macrotidal ecosystem of the Eastern English Channel (Normandy, France)**. *Harmful Algae*, 9(2):218–26.
- Koriyama M, Koga A, Seguchi M, Ishitani T., 2016. **Factors controlling denitrification of mudflat sediments in Ariake Bay, Japan**. *Environ Monit Assess.*, 188(2):96.
- Kromkamp J, Peene J., 1995. **Possibility of net phytoplankton primary production in the turbid Schelde Estuary (SW Netherlands)**. p. 249–59.
- Kuai L, Verstraete W., 1998. **Ammonium Removal by the Oxygen-Limited Autotrophic Nitrification-Denitrification System**. *Appl Environ Microbiol.*, 64(11):4500–6.
- Langlois E, Bureau F., 2012. **Restauration écologique des berges de la Basse Vallée de Seine**. *Projet Seine-Aval 4 : REBEBAS*.
- Lavabre J, Fisson C., 2013. **Les habitats naturels de l'estuaire de la Seine. Typologie et fonctions écologiques associées**. *Etude du GIP Seine-Aval*.
- Laverman A, Derenne S., 2012. **Restauration écologique de l'estuaire de la Seine**. *Projet Seine-Aval 4 : RE2*.
- Lazure P, Dumas F., 2008. **An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS)**. *Adv Water Resour.*, 31:233–50.

- Lemoine JP, Verney R., 2015. **Fonctionnement hydro-sédimentaire de l'estuaire de la Seine.** Fascicule Seine-Aval 3.3.
- Lesourd S., 2011. **Dynamique des Ecosystèmes et Fonctionnement Hydromorphologique des Flandres en Seine.** Projet Seine-Aval 4 : DEFHFIS.
- Mchergui C., 2014. **Restauration écologique dans un système estuarien fortement anthropisé : applications au compartiment sol des écotones rivulaires et aux marais alluvionnaires de la Basse Vallée de Seine.** Université de Rouen.
- Ménesguen A, Desmit X, Dulière V, Lacroix G, Thouvenin B, Thieu V, *et al.*, 2018. **How to avoid eutrophication in coastal seas ? A new approach to derive river-specific combined nitrate and phosphate maximum concentrations.** *Sci Total Environ.*, 628–629:400–14.
- Ménesguen A, Dussauze M, Dumas F, Thouvenin B, Garnier V, Lecornu F, *et al.*, 2018. **Ecological model of the Bay of Biscay and English Channel shelf for environmental status assessment part 1 : Nutrients , phytoplankton and oxygen.** *Ocean Model.*, 133:56–78.
- Mesnager V, Lafite R, Boust D, Petit F, Wartel M, Davout D, *et al.*, 2002. **Dynamique du fonctionnement des vasières.** Projet Seine-Aval 2 : DYVA.
- Moffat AS., 2018. **Global nitrogen overload problem grows critical.** *Science*, 279(5353):988–9.
- Morelle J., 2018. **Dynamique spatiale et temporelle de la production primaire de l'estuaire de la Seine.** Université de Caen Normandie.
- Morelle J, Schapira M, Claquin P., 2017. **Dynamics of phytoplankton productivity and exopolysaccharides (EPS and TEP) pools in the Seine Estuary (France, Normandy) over tidal cycles and over two contrasting seasons.** *Mar Environ Res.*, 131.
- Morelle J, Schapira M, Françoise S, Courtay G, Orvain F, Claquin P., 2018a. **Dynamics of exopolymeric carbon pools in relation with phytoplankton succession along the salinity gradient of a temperate estuary (France).** *Estuar Coast Shelf Sci.*, 209:18–29.
- Morelle J, Schapira M, Orvain F, Riou P, Lopez PJ, Pierre-Duplessix O, *et al.*, 2018b. **Annual Phytoplankton Primary Production Estimation in a Temperate Estuary by Coupling PAM and Carbon Incorporation Methods.** *Estuaries and Coasts.*, 41(5).
- Nelson DM, Tréguer P, Brzezinski MA, Leynaert A, Quéguiner B., 1995. **Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation.** *Glob Biogeochem cycle.*, 9:359–72.
- Némery J., 2003. **Origine et devenir du phosphore dans le continuum aquatique de la Seine. Des petits bassins amont à l'estuaire : Rôle du phosphore échangeable sur l'eutrophisation.** Université Paris VI - Pierre et Marie Curie.
- Némery J, Garnier J., 2017a. **Origin and fate of phosphorus in the Seine watershed (France): Agricultural and hydrographic P budgets.** *J Geophys Res Biogeosciences*, 112(3):1–14.
- Némery J, Garnier J., 2007b. **Typical features of particulate phosphorus in the Seine estuary (France).** *Hydrobiologia*, 588(1):271–90.
- Némery J, Garnier J, Morel C., 2005. **Phosphorus budget in the Marne Watershed (France): urban vs. diffuse sources, dissolved vs. particulate forms.** *Biogeochemistry*, 72:35–66.
- Le Noë J, Billen G, Garnier J., 2017. **How the structure of agro-food systems shapes nitrogen , phosphorus , and carbon fluxes : The generalized representation of agro-food system applied at the regional scale in France.** *Sci Total Environ.*, 586(February):42–55.

- Oenema O, Roest CWJ., 1998. **Nitrogen and phosphorus losses from agriculture into surface waters; the effects of policies and measures in the Netherlands.** Water Sci Technol., 37(3):19–30.
- Orvain F, Le Hir P, Méléder V, Lesourd S, Dancie C, Israël S, *et al.*, 2018. **Associations Biologiques en relation avec le transport sédimentaire : développement d'un modèle de bioturbation par les ingénieurs d'écosystèmes en estuaire de Seine.** Projet Seine-Aval 5 : BARBES.
- Paerl HW., 1990. **Physiological ecology and regulation of N₂ fixation in natural waters.** In: Advances in microbial ecology. Springer, p.305–44.
- Passow U., 2002. **Production of transparent exopolymer particles (TEP) by phyto- and bacterioplankton.** Mar Ecol Prog Ser., 236:1–12.
- Passow U, Shipe RF, Murray A, Pak DK, Brzezinski MA, Alldredge AL., 2001. **The origin of transparent exopolymer particles (TEP) and their role in the sedimentation of particulate matter.** Cont Shelf Res., 21(4):327–46.
- Passy P, Gypens N, Billen G, Garnier J, Thieu V, Rousseau V., 2013. **A model reconstruction of riverine nutrient fluxes and eutrophication in the Belgian Coastal Zone since 1984.** J Mar Syst.
- Perry MJ., 1976. **Phosphate utilization by an oceanic diatom in phosphorus-limited chemostat culture and in the oligotrophic waters of the central North Pacific.** Limnol Oceanogr., 21(1):88–107.
- Piehlér MF, Smyth AR., 2011. **Habitat-specific distinctions in estuarine denitrification affect both ecosystem function and services.** Ecosphere, 2(1–12):1–17.
- Pinay G, Gascuel C, Ménesguen A, Souchon Y, Le Moal (coord) M, Levain A, *et al.*, 2017. **Eutrophication. Manifestations, causes, conséquences et prédictibilité.** Synthèse de l'Expertise scientifique collective CNRS - Ifremer - INRA - Irstea (France).
- Poulin P, Pelletier E, Saint-louis R., 2007. **Seasonal variability of denitrification efficiency in northern salt marshes: an example from the St. Lawrence Estuary.** Mar Environ Res., 63(5):490–505.
- Pourriot R, Meybeck M., 1995. **Limnologie générale.** Paris (France) Masson.
- Prosser JL., 1990. **Autotrophic Nitrification in Bacteria.** Rose AH, Tempest DW, editors. Adv Microb Physiol., 30:125–81.
- Redfield AC., 1958. **The biological control of chemical factors in the environment.** Am Sci., 46(3):230A – 221.
- RNNES, 2018. **4ème Plan de gestion de la réserve naturelle nationale de l'estuaire de la Seine.** Maison de l'estuaire.
- Ruelland D, Billen G, Brunstein D, Garnier J., 2007. **SENEQUE : A multi-scaling GIS interface to the Riverstrahler model of the biogeochemical functioning of river systems.** Sci Total Environ., 375:257–73.
- Sarthou G, Timmermans KR, Blain S, Tréguer P., 2005. **Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review.** J sea., 53:25–42.
- Schapira M, Buscot M-J, Pollet T, Leterme SC, Seuront L., 2010. **Distribution of picophytoplankton communities from brackish to hypersaline waters in a South Australian coastal lagoon.** Saline Systems., :2.

- Schapira M, Buscot MJ, Leterme SC, Pollet T, Chapperon C, Seuront L., 2009. **Distribution of heterotrophic bacteria and virus-like particles along a salinity gradient in a hypersaline coastal lagoon.** *Aquat Microb Ecol.*, 54(2):171–83.
- Sebilo M, Billen G, Mayer B, Billiou D, Grably M, Garnier J, *et al.*, 2006. **Assessing Nitrification and Denitrification in the Seine River and Estuary Using Chemical and Isotopic Techniques.** *Ecosystems*, 9:564–77.
- Servais P, Garnier J., 2006. **Organic carbon and bacterial heterotrophic activity in the maximum turbidity zone of the Seine estuary (France).** *Aquat Sci.*, 8(1):78–85.
- Smith DJ, Underwood GJC., 1998. **Exopolymer production by intertidal epipellic diatoms.** *Limnol Ocean*, 43(7):1578–91.
- Soetaert K, Herman PMJ., 1995. **Carbon flows in the Westerschelde estuary (The Netherlands) evaluated by means of an ecosystem model (MOSES).** *Hydrobiologia*, 311:247–66.
- Struyf E, Opdekamp W, Backx H, Jacobs S, Conley DJ, Meire P., 2009. **Vegetation and proximity to the river control amorphous silica storage in a riparian wetland (Biebrza National Park , Poland).** *Biogeosciences*, 6:623–31.
- Sutton M, Reis S., 2011. **The nitrogen cycle and its influence on the European greenhouse gas balance.**
- Thorel M, Claquin P, Schapira M, Le Gendre R, Riou P, Goux D, *et al.*, 2017. **Nutrient ratios influence variability in *Pseudo-nitzschia* species diversity and particulate domoic acid production in the Bay of Seine (France).** *Harmful Algae [Internet]*, 68:192–205.
- Thornton DCO, 2002. **Diatom aggregation in the sea: Mechanisms and ecological implications.** *Eur J Phycol.*, 37(2):149–61.
- Treguer P, Nelson DM, Bennekoum AJ Van, Demaster DJ, Leynaert A, Queguiner B., 1995. **The Silica Balance in the World Ocean : A Reestimate.** *Science (80-)*, 268:375–9.
- Ubertini M, Lefebvre S, Gangnery A, Grangeré K, Le Gendre R, Orvain F., 2012. **Spatial variability of benthic-pelagic coupling in an estuary ecosystem: consequences for microphytobenthos resuspension phenomenon.** *PLoS One.*, 29;7(8):e44155.
- Underwood GJC, Kromkamp JC., 1999. **Primary Production by Phytoplankton and Microphytobenthos in Estuaries.** *Adv Ecol Res.*, 29:93–153.
- Verney R, Lafite R, Claquin P., 2012. **Flux de matières en estuaire de Seine.** *Projet Seine-Aval 4 : FLUMES.*
- Vilain G, Garnier J., 2014. **Nitrous oxide production from soil experiments : denitrification prevails over nitrification.** *Nutr cycl Agroecosyst.*
- Vilain G, Garnier J, Tallec G, Cellier P., 2010. **Agricultural and Forest Meteorology Effect of slope position and land use on nitrous oxide (N₂O) emissions (Seine Basin, France).** *Agric For Meteorol.*, 150(9):1192–202.
- Viles H, Spencer T., 2014. **Coastal problems: geomorphology, ecology and society at the coast.** Routledge.
- Vitousek PM, Reiners WA., 1975. **Ecosystem Succession and Nutrient Retention: A Hypothesis.** *Bioscience*, 25(6):376–81.

- Vought LB-M, Dahl J, Pedersen CL, Lacoursiere JO., 1994. **Nutrient retention in riparian ecotones.** *Ambio.*, 342–8.
- Vought LB-M, Pinay G, Fuglsang A, Ruffinoni C., 1995. **Structure and function of buffer strips from a water quality perspective in agricultural landscapes.** *Landsc Urban Plan.*, 31(1–3):323–31.
- Wang X, Yang S, Ran X, Liu X, Bataille CP, Su N., 2011. **Response of the Changjiang (Yangtze River) water chemistry to the impoundment of Three Gorges Dam during 2010 – 2011.** *Chem Geol.*, 487:1–11.
- Weston NB, Vile MA, Neubauer SC, Velinsky DJ., 2011. **Accelerated microbial organic matter mineralization following salt-water intrusion into tidal freshwater marsh soils.** *Biogeochemistry*, 102(1):135–51.

POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

Groupement d'Intérêt Public Seine-Aval

Hangar C – Espace des Marégraphes

CS 41174

76176 ROUEN Cedex 1

Tél : 02 35 08 37 64

gipsa@seine-aval.fr

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

Morelle J., 2020. Projet SPORES : **Synthèse sur les nutriments et la production primaire dans l'estuaire de la Seine**. Rapport d'étude réalisé par le GIP Seine-Aval, 84p.

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 :

