



HAL
open science

Evolution de la biodiversité benthique des vasières subtidales de l'estuaire de la Seine en réponse à la dynamique sédimentaire. De l'approche descriptive à l'approche fonctionnelle.

Anne-Laure Janson

► To cite this version:

Anne-Laure Janson. Evolution de la biodiversité benthique des vasières subtidales de l'estuaire de la Seine en réponse à la dynamique sédimentaire. De l'approche descriptive à l'approche fonctionnelle.. Océan, Atmosphère. Université de Rouen, 2007. Français. NNT: . tel-00252127

HAL Id: tel-00252127

<https://theses.hal.science/tel-00252127>

Submitted on 12 Feb 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE ROUEN
UFR : Sciences et Techniques

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE ROUEN

Discipline : Chimie Biologie

**EVOLUTION DE LA BIODIVERSITE BENTHIQUE DES
VASIERES SUBTIDALES DE L'ESTUAIRE DE LA SEINE
EN REPONSE A LA DYNAMIQUE SEDIMENTAIRE.
DE L'APPROCHE DESCRIPTIVE A L'APPROCHE FONCTIONNELLE.**

présentée et soutenue publiquement par

Anne-Laure JANSON

le 13 juillet 2007 devant un jury composé de :

| | | |
|------------------------|--------------------------------|-----------------------|
| Dr. BACHELET Guy | Université de Bordeaux I | Rapporteur |
| Dr. GRENZ Christian | Université de Aix-Marseille II | Rapporteur |
| Dr. DUPONT Jean-Paul | Université de Rouen | Directeur de Thèse |
| Dr. DESROY Nicolas | IFREMER, Saint-Malo | co-Directeur de Thèse |
| Dr. DAUVIN Jean-Claude | Université de Lille I | Examineur |
| Dr. DEGRAER Steven | Université de Gand (Belgique) | Examineur |
| Dr. LAFITE Robert | Université de Rouen | Examineur |
| Dr. THIEBAUT Eric | Université de Paris VI | Examineur |



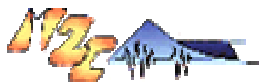
Université de Rouen
U.F.R Sciences et Techniques



Le programme pluridisciplinaire Seine Aval (<http://seine-aval.crihan.fr>) est inscrit au Contrat de Plan Etat-Région (CPER) Haute-Normandie. Les travaux de recherches réalisés dans ce cadre sont soutenus par les partenaires suivants :

l'Etat, les Régions Haute-Normandie et Basse-Normandie, les trois départements : Seine-Maritime, Eure, Calvados, le Port Autonome du Havre, l'Agence de l'Eau Seine-Normandie et les industriels normands de la chimie : UIC et ASICEN.

Thèse préparée



à l'UMR CNRS 6143 « Morphodynamique Continentale et Côtière » de l'Université de Rouen



à la FRE CNRS 2816 ELICO de l'Université des Sciences et Technologies de Lille, Station Marine de Wimereux

La culture, ce n'est pas avoir le cerveau farci de dates, de noms ou de chiffres, c'est la qualité du jugement, l'exigence logique, l'appétit de la preuve, la notion de la complexité des choses et de l'arduité des problèmes. C'est l'habitude du doute, le discernement dans la méfiance, la modestie d'opinion, la patience d'ignorer, la certitude qu'on n'a jamais tout le vrai en partage ; c'est avoir l'esprit ferme sans l'avoir rigide, c'est être armé contre le flou et aussi contre la fausse précision, c'est refuser tous les fanatismes et jusqu'à ceux qui s'autorisent de la raison ; c'est suspecter les dogmatismes officiels mais sans profit pour les charlatans, c'est révéler le génie mais sans en faire une idole, c'est toujours préférer ce qui est à ce qu'on préférerait qui fût.

Jean Rostand, *Le droit d'être naturaliste* (1963)

AVANT-PROPOS

Zone de rencontres...

Si la définition d'un estuaire peut *vulgairement* se résumer à ces quelques mots, il en va tout autant de celle d'une thèse...

Il m'est permis ici de remercier toutes ces rencontres, tant scientifiques qu'humaines, qui m'ont appris, soutenu et enrichi au cours de ces années de thèse. Remercier toutes celles et ceux qui ont contribué d'une façon ou d'une autre à l'aboutissement de ce travail de recherche n'est pas une tâche facile tant les visages s'offrant à moi sont nombreux !!! Par leur présence et leur soutien, leurs conseils, leurs questions et leur patience, j'ai pu arriver jusque là et (enfin !?) présenter ce travail devant un jury...

C'est justement aux membres de ce jury que je tiens en premier lieu à exprimer ma reconnaissance et ma gratitude :

Messieurs Guy BACHELET et Christian GRENTZ pour avoir accepté d'être rapporteurs de mon travail et me faire l'honneur de juger ce manuscrit ;

Messieurs Jean-Claude DAUVIN, Steven DEGRAER, Robert LAFITE et Eric THIEBAUT pour avoir accepté d'examiner ce travail et de participer à ce jury ;

Mes deux directeurs de thèse :

Monsieur Jean-Paul DUPONT dont les remarques et critiques ont toujours été pertinentes et constructives, et dont l'accueil lors de mes visites au laboratoire M2C a toujours été chaleureux ;

Monsieur Nicolas DESROY qui a eu la lourde tâche de cadrer quotidiennement la jeune fille.

Instigateurs de ce travail, Nicolas DESROY et Lionel DENIS ont été les moteurs de ma recherche. Vous m'avez permis d'étudier l'estuaire de la Seine pendant mon DEA. C'est grâce à vous que l'aventure a pu se poursuivre en thèse, même si, je n'en doute pas, vous avez dû vous en mordre les doigts plus d'une fois. Votre part active dans mon travail, des campagnes en mer (parfois nocturnes ou sous la grêle) jusqu'aux corrections du manuscrit, a été décisive. J'en profite pour dire que si l'un se dit breton et l'autre marseillais (les préférences

régionales !), je reste fidèle à ma Normandie verdoyante mais non moins maritime (sans oublier pour autant mon sang breton, hein maman !).

Je remercie Nicolas qui a guidé mon travail avec son expérience scientifique tout en me laissant un large espace d'apprentissage. Merci d'avoir été disponible lorsqu'un invertébré récalcitrant m'importunait (ils ont été nombreux !!) et d'avoir réussi à faire rentrer dans ma tête qu'un résultat inattendu est un résultat (;-o). Merci aussi pour ton calme (tu crois vraiment que je devrais me mettre à la sophro ?), tout comme pour tes compliments (si, il y en a eu) et tes encouragements, surtout à la fin de ma rédaction. Ta migration en pays malouin "*pour servir le grand dauphin*" n'a nullement entravé notre travail. A ce titre, j'arrête le harcèlement téléphonique et les tentatives de saturation de boîte électronique...

Je remercie tout particulièrement Lionel pour sa formation aux processus géochimiques d'interface. Merci d'avoir toujours pris le temps de répondre à mes questions (il y en a eu !!!) et de m'avoir recadrée dans les calculs de flux. Cela nous a valu quelques discussions à bâtons rompus sur la fameuse localisation de la DBL (et du gradient !), et beaucoup de papier pour l'explication des méthodes de calcul (non, je ne suis pas lente d'esprit... Je réfléchis doucement). Merci Lionel d'avoir encadré cette partie de mon travail avec tant de patience !! Plus amicalement, je n'oublie pas les liqueurs de café espagnoles et les manzanas bien méritées à Saint Jacques de Compostelle après avoir géré les derniers détails de nos posters au téléphone pendant tes incubations marseillaises... La vie de chercheur n'est pas facile !

Aussi, merci à vous deux pour votre implication dans mon travail. Je garde de très bons souvenirs, notamment de nos campagnes en mer avec nos chères microélectrodes (finalement, on n'en a pas cassé beaucoup !) même si nous avons essuyé toute sorte d'infortunes routières (Qu'est-ce-qu'on fait sur cette route départementale ?, Pourquoi de la fumée sort du capot du Boxer ? Pourquoi faut-il qu'on crève le jour où l'on emmène la benne Hamon en balade ? Je n'oublie pas non plus le retour à la Station Marine en taxi avec Mathieu Tribot-Lapierre, formol au pied, en raison d'un piston indiscipliné)¹. ..

Autre acteur de cette étude pluridisciplinaire : Sandric LESOURD... Ah là là, Sandric !!! Le Maître de la Vasouille... Tu m'as appris à savourer cette substance et tu m'as donné le goût d'y plonger les mains (parfois jusqu'aux coudes). Cela m'a valu quelques regards médusés (voire

¹ Depuis, le Boxer a été remplacé...

écoeurés) de certains "pédagogues" pendant mes manip expérimentales (*ahhh, mais tu ne mets même pas de gants !*). Accueillant, disponible et toujours de bonne humeur, ton aide précieuse (Alors ? comment qu'est qu'ça marche dans c'estuaire ?) et tes conseils ont fait de ce travail un véritable plaisir... Merci à toi "Barbe Rousse", pour tes histoires (avec photos à l'appui) de navigation à l'ancienne à bord du Déhel.

Je souhaite remercier sincèrement Christophe LUCZAK qui a apporté sa (ses) pierre(s) à l'édifice. Tes connaissances en écologie numérique, ta maîtrise des analyses multivariées et (surtout !) ta pédagogie m'ont été d'un véritable secours. Je tiens aussi à te remercier pour m'avoir laissé te raconter "mes petites histoires de l'estuaire de la Seine". Dans un cadre plus amical, j'ai apprécié l'initiation au jargon du coin ("e margnouf en'eut guif") et le perfectionnement de mes connaissances sur la diversité houblonne : Duvel, Bush (prononcez "bûche") et autre Choulette n'ont (presque) plus de secret pour moi ! Merci Christophe !!!

Je tiens ici à remercier une seconde fois Monsieur Jean-Claude DAUVIN : si vous êtes revenu davantage à la Recherche dernièrement, je n'oublie pas que vous m'avez accueillie au sein de la Station Marine de Wimereux et du laboratoire ELICO. Vous avez été présent pour me conseiller et répondre à mes questions. Si votre bonne humeur lors des campagnes en mer est légendaire (j'en atteste aussi), votre entrain au-dessus d'une bino devrait l'être tout autant ! Vous savez toutefois jouer merveilleusement avec le stress (si, si, rappelez-vous le 38^{ème} symposium de l'ECSA : perdus dans Rouen, en retard, il fallait faire absolument le plein de la Scenic, juste avant ma 1^{ère} com' en anglais...).

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'efficacité et la disponibilité des marins des navires océanographiques Côte d'Aquitaine et Sepia II. A travers leurs capitaines, Guy LE FAHLER, Joël PERROT et Grégory LAIGNEL, je tire mon chapeau à ces équipages, tant pour leur professionnalisme sur le pont que pour l'accueil et la convivialité dans le carré !! Je n'oublie pas les collations matinales ni les bonbons Arlequins[®] qui ont adouci les nuits d'incubations...

Ma gratitude va également au Programme et au GIP Seine Aval. A travers les séminaires de travail et les rapports d'activité, les acteurs de cette grande famille (Lesourd, 2000) ont

contribué d'une façon ou d'une autre à ce manuscrit. Je remercie aussi les organismes m'ayant fournis de précieuses données : la Cellule de Suivi du Littoral Haut-Normand (en particulier Sylvain DUHAMEL, Serge SIMON et Jérôme JOURDE), le Port Autonome du Havre, le Port Autonome de Rouen, le Service de Navigation de la Seine et le Service Hydrographique et Océanographique de la Marine. Soutenant ce programme de recherche, la Région Haute-Normandie a aussi contribué financièrement à mon travail et je l'en remercie. Dans ce cadre, je pense en particulier à Annabelle BANCE pour son efficacité et sa disponibilité téléphonique...

Il m'est arrivé de fréquenter le labo M2C lors de mes passages "éclairés" à Rouen et je tiens à remercier Robert LAFITE et ses anciens thésards, notamment Romaric VERNEY et Julien DELOFFRE, pour leur accueil toujours convivial et le petit café avant de reprendre la route. Au M2C caennais, l'accueil y a été tout autant chaleureux grâce à Carole DUBRULLE, Nicolas DELSINNE et Jean-Claude BRUN-COTTAN. Je fais ici une "spéciale dédicace" à Nicolas, non seulement pour m'avoir initiée au fonctionnement du Coulter, mais aussi pour avoir calmé mes frayeurs quant aux "*elle ne fait pas un bruit bizarre, là, la pompe ?*"

Pendant ces années de thèse, j'ai réalisé l'essentiel de mes travaux à la Station Marine de Wimereux, *charmant petit village* (;-o) situé près de Boulogne/mer. Qu'ils soient personnels de ce laboratoire ou scientifiques du Boulonnais en général, je leur exprime toute ma reconnaissance pour avoir rendu ces années de thèse aussi agréables. Je pense en particulier :

- au staff technique :

❖ **Thierry**, le Maître des clés (et de la peinture noire !), le *rallongeur* de fil téléphonique, toujours prêt à retransmettre sur grand écran les événements sportifs et organiser les mi-temps....

❖ **Dominique** ("Dimonic !") pour les enceintes expérimentales et les petites astuces (trouvées on ne sait où !) qui sauvent une manip (et la vie !). Merci aussi pour avoir pensé les bobos automobiles...

❖ **Michel**, partagé entre la pêche à pied et les virées en quad ;

❖ **Daniel**, le poète du vendredi après-midi ("M'ssieurs-dâmes, à lundi matin, si vous l'voulez bien") et notre "petit pote-agé" ;

❖ **Eric**, pour les (trop) nombreux cafés devant tous ces animaux formolés

- à **Christophe**, pour nos p'tites pauses dans le hall et tes histoires de piaf ("j'ai un tiot margat' qu'est arrivé au sud du Maroc !")

- à **Carole**, pour ton dynamisme contagieux et ton amour (?) des Crustacés. Ta pédagogie a été bien meilleure que tu ne pourrais le penser, afin d'établir au-dessus de la bino et du microscope, un terrain neutre entre eux et moi (même s'ils étaient déjà formolés et qu'ils ne pouvaient plus hurler). Ton naturel peut aussi être assez déroutant (j'ai souvenir d'un "Salut Josie" lancé en pleine salle de ciné !);

- à **Jean-Marie** : si le concept d'*encyclopédie vivante* peut apparaître réducteur pour certains, tu es à mes yeux une très bonne définition du benthologue. Un seul coup d'œil à la bino, et la bestiole porte déjà un joli nom latin... Armé de patience, tu m'as souvent aidée, pas-à-pas, dans mes déterminations. Merci !

- à **Valérie** : tes dépannages réguliers lors de mes longues analyses en tête-à-tête avec l'Alliance me font dire que, même sous son nouveau nom, l'auto-analyseur de sels nut' peut être plus con que technique ;

- à **Marie-Andrée** ("MAJi"), pour l'initiation au CHN et les nombreux échantillons analysés ;

- à **Christine et Evelyne D.**, sans qui le café à 10h et 16h (tapantes !!) n'aurait pas le même goût...

- aux **Petites Mains**, souvent anonymes, qui ont contribué à l'avancée de mon travail en participant au tri de mes échantillons faunistiques ;

- à mes deux stagiaires de MBPE, **Amandine** et **Nathalie** ;

- aux étudiants du même bateau, **David** et **Mathieu** dans la dernière ligne droite, et les "petites" dernières, **Maud** et **Aurélie** à qui je souhaite persévérance et ténacité, l'une pour rentrer dans la danse du copépode, l'autre pour le lourd travail de tri et détermination. Je n'oublie pas **Pierre** 'hé la mouette' (il va m'étrangler !), peut-être déjà perdu en Cornouailles (il va encore m'étrangler !);

- aux autres chercheurs, post-doc, techniciens de la Station Marine ou de la MREN pour leur gentillesse : **Grégory**, **Thierry**, **Fabienne**, **Fabrice**, **François**, **Fernando**, **Gesche**, **Jacinthe**, **Juan-Carlos**, **Lucie**, **Nicole**, **Rachel**, **Sami**, et **Vincent** ;

- au personnel administratif : **Laurence** et **Evelyne T.**, toujours présentes pour expliquer les rouages administratifs et démêler les retours de mission, sans oublier notre **Steven Seagal** local pour résoudre ("ou tenter de" ;o)) les embrouilles informatiques.

J'ai terminé ma rédaction en poste d'ATER à Paris 6 et je tiens ici à remercier l'équipe du BOME de Monsieur Guy BOUCHER, chaleureuse et conviviale, qui m'a accueillie en septembre dernier. Je remercie en particulier Aline MIGNE, Céline ELLIEN, Eric THIEBAUT et Hervé RYBARZICK pour m'avoir fait profiter, avec gentillesse et pédagogie, de leur expérience d'enseignement. Je ne peux oublier Tarik MEZIANE, soutien permanent et infailible durant la fin de ma rédaction grâce à ses encouragements et conseils avisés lors des lectures de ma prose. Dans un cadre plus personnel, je n'oublie pas toutes nos pauses-café dans le faux-bureau de Jocelyne avec Jadwiga et Marjo, ni les bouffés d'oxygène (quoique nicotinées) avec Céline sur le balcon.

Je remercie tous mes amis, qu'ils soient d'ici ou d'ailleurs, pour leur patience et leur indulgence quant à mes absences et mes sautes d'humeur (surtout ces derniers mois...)

- **Mathilde, la Tiole** : une multitude de moments passés ensemble !! Bien que la liste ne soit pas exhaustive, je ne peux m'empêcher de citer : notre petite bière du vendredi soir qui nous a permis de réaliser une fabuleuse et excitante étude spatio-temporelle de la Bière dans le Boulonnais (comprendra qui pourra !), les TP de BV à Lille, les balades dans les dunes de la Slack, nos baignades à 15°C (Pas-de-Calais oblige), le *merveilleux* concert de Gérard Blanc, Indra et Plastic Bertrand dans les jardins de Nausicaa (tout ça le même soir... si, si !!), les sprints dans le long couloir de la Station et autres décompresseurs dans le hall... Je n'oublie pas non plus que tu es à l'origine de mon merveilleux surnom qui a subi quelques modifications au cours du temps...

- **Hélène et Nicolas**, dits les Spil' !! Les petites soirées wimereusiennes, dans le jardin autour du barbecue ou bien au chaud, ont toujours été ludiques (Tic Tac Boum) et synonymes de détente. Merci à 'LN' pour nos blablablas de filles et pour m'avoir fait découvrir Lyriade 62. Un clin d'œil au Dr SpilNow, qui me parle souvent de pommes (est-ce vraiment moi la Normande ?). Je n'oublie pas non plus qu'*au plus tu pédales moins vite, au moins t'avances plus vite*... Votre retour de l'hémisphère sud (avec Jean-Kevin ;o) nous a fait du bien ! Je viendrai

encore profiter de la Côte d'Opale pour rire avec vous !! Merci aussi à la gamine pour les jeux de balle !!

- **Dorothee** : outre ton enthousiasme et ton énergie à toute épreuve, je ne peux pas oublier nos virées shopping qui n'ont jamais été de tout repos (vive le milk-shake banane-kiwi pour se remettre !!). Merci pour tous tes encouragements (roule ma poule, la ligne bleue des Vosges et droite dans tes baskets) et ton soutien, tant moral que physique (ils sont lourds mes meubles, hein ?!)... Merci aussi à Abby, incontestable compagnon de jeu...

- **Dominique**, pour nos nombreux cinés, nos ptites bières au Mar y Sol ou au Sable Rouge, nos balades sur la digue quand un "grrrrrrrrrr, j'en ai marre" montrait le bout de son nez ;

- **Laure**, maintenant au bord du Pacifique qui a aussi participé aux virées sur la digue en pleine tempête et à tous nos bons moments entre nénettes ;

- **Thomas**, pour tes sempiternels « c'est paaas vrai ?!! », tes références cinématographiques (« ça fart ? ») et tes mésaventures (« Brad Feet ») ;

- **Lorenzo de la Palma de Adelaida**, pour tes "funny mails" et tes encouragements (don't give up the fight !!) ;

- **Ben Cédric** ou Monsieur Poisse : ton stoïcisme face aux épreuves est une véritable leçon (Olé !) ... Merci aussi pour le kouign aman...

- **François**, Mister Turtle : merci pour tes « ça va l'faire, tu vas y arriver ». Tes airs musicaux ("Promenons-nous dans les bois...") ont été une belle échappatoire, tout comme nos virées à Norauto !!

- **Thierry et sa ptite famille**, pour votre énergique enthousiasme ;

- **Aline**, pour le thé à la menthe à la Mosquée et ton rire communicatif !!

- **Ponette**, pour tes conseils parisiens et ta bonne humeur ;

- **Laurent** pour tes vadrouilles dans les *charmants petits villages* de France et de Navarre, et bien plus loin maintenant ;

- **Bob** pour tes "salut, ça va ?"

- **Ester et Stéphane**, les granvillais et leurs deux petits bout'choux, **Maëlle et Tom** ;

- **Doty**, émigrée en Alsace ;

- Mes marins bretons préférés, expatriés dans le Sud ou de l'autre côté de l'Atlantique : **Règ'**, **Marion et Fanch**, toujours là pour parler de la Mer, des bateaux, de votre dernière Transat... Une bouffée d'air du large !!

- **Guillaume**, the Danish guy : merci pour tes (mes)aventures internationales (toujours déroutantes) et tes haltes wimilloises ;

- **Grand Nico**, pour ton pied-à-terre caennais lors de mes manip au M2C, la tartiflette sous la neige, et la Carlsberg à Nyhan (*aaah ces danoises qui passent sous mon nez en mini-jupe...*) ;

- **Jérôme**, pour nos bavardages téléphoniques hebdomadaires (il s'en passe des choses dans ta vie bretonne !!) ;

- **Thierry et Véro**, pour les escapades maritimes dans les Anglo-Normandes, le petit Pastis à l'apéro et le rôti de porc aux olives (une légende !) à bord de Kerylos ou Ticorev...

Enfin, je souhaite remercier ma famille et ces quelques lignes ne suffiront pas à leur exprimer toute la reconnaissance et l'amour que je leur porte.

Merci à **Olof** pour nos balades champêtres ;

Merci à mes deux ptits frères, **Pierre et Romain**, et à **Virginie** (la chérie du 1^{er}) qui, malgré leur éloignement et leurs activités professionnelles ou estudiantines, m'ont soutenue à travers tous ces coups de fil oxygénants ;

Merci enfin à **mes parents**, pour les retapages à coup de crêpes et galettes mais surtout pour l'énergie qu'ils m'ont insufflée, le respect de mes choix, leur confiance sans borne, et leurs encouragements permanents (avec parfois le *coup-de-pied-au-...-thérapie* !!!).

MERCI !!!

UNIVERSITE DE ROUEN
UFR : Sciences et Techniques

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE ROUEN

Discipline : Chimie Biologie

**EVOLUTION DE LA BIODIVERSITE BENTHIQUE DES
VASIERES SUBTIDALES DE L'ESTUAIRE DE LA SEINE
EN REPONSE A LA DYNAMIQUE SEDIMENTAIRE.
DE L'APPROCHE DESCRIPTIVE A L'APPROCHE FONCTIONNELLE.**

présentée et soutenue publiquement par

Anne-Laure JANSON

le 13 juillet 2007 devant un jury composé de :

| | | |
|------------------------|--------------------------------|-----------------------|
| Dr. BACHELET Guy | Université de Bordeaux I | Rapporteur |
| Dr. GRENZ Christian | Université de Aix-Marseille II | Rapporteur |
| Dr. DUPONT Jean-Paul | Université de Rouen | Directeur de Thèse |
| Dr. DESROY Nicolas | IFREMER, Saint-Malo | co-Directeur de Thèse |
| Dr. DAUVIN Jean-Claude | Université de Lille I | Examineur |
| Dr. DEGRAER Steven | Université de Gand (Belgique) | Examineur |
| Dr. LAFITE Robert | Université de Rouen | Examineur |
| Dr. THIEBAUT Eric | Université de Paris VI | Examineur |

SOMMAIRE

| | |
|--|-----------|
| INTRODUCTION GENERALE..... | 1 |
| I. Les estuaires : des systèmes écologiques remarquables et des pôles d'attraction anthropique..... | 1 |
| II. L'estuaire de la Seine..... | 2 |
| II.1. L'illustration d'enjeux contradictoires..... | 2 |
| II.2. Le peuplement des sables fins envasés : une unité stable dans un environnement fluctuant..... | 2 |
| III. Echelles d'observation des peuplements macrobenthiques..... | 3 |
| IV. Sources de variations au sein des peuplements macrobenthiques..... | 5 |
| V. Minéralisation benthique : processus et facteurs forçants..... | 6 |
| V.1. Processus de minéralisation..... | 6 |
| V.2. Rôle de la bioturbation..... | 8 |
| VI. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes..... | 10 |
| VII. Objectifs scientifiques et organisation de l'étude..... | 13 |
| | |
| CHAPITRE 1 : PHYSIOGRAPHIE DE LA BAIE DE SEINE ET DE L'ESTUAIRE DE LA SEINE..... | 15 |
| I. La baie de Seine | 15 |
| II. L'estuaire de la Seine..... | 17 |
| II.1. Géomorphologie..... | 17 |
| II.2. Hydrologie et hydrodynamisme..... | 22 |
| II.3. Les sédiments de l'embouchure de la Seine..... | 24 |
| II.4. Les peuplements macrobenthiques subtidiaux..... | 27 |
| | |
| CHAPITRE 2 : SUIVI DES PEUPELEMENTS BENTHIQUES A L'ECHELLE PLURI-ANNUELLE..... | 33 |
| I. Matériel et méthodes..... | 33 |
| I.1. Echantillonnage..... | 33 |
| I.2. Traitement des échantillons..... | 34 |
| I.3. Traitement et analyse des données..... | 36 |
| II. Résultats..... | 39 |
| II.1. Contexte hydrologique..... | 39 |
| II.2. Caractéristiques granulométriques..... | 41 |
| II.3. Variations inter-annuelles de la macrofaune benthique..... | 47 |
| II.3.1. Richesse spécifique..... | 47 |

| | |
|--|---------------|
| II.3.2. Abondance..... | 48 |
| II.3.3. Biomasse..... | 50 |
| II.3.4. Diversité spécifique..... | 51 |
| II.4. Caractérisation des assemblages faunistiques..... | 53 |
| II.4.1. Le faciès-type de la communauté à <i>Abra alba</i> - <i>Pectinaria koreni</i> | 53 |
| II.4.2. Le faciès appauvri de la communauté à <i>Abra alba</i> - <i>Pectinaria koreni</i> | 57 |
| II.4.3. Le faciès sableux de la communauté à <i>Abra alba</i> - <i>Pectinaria koreni</i> | 57 |
| II.5. Evolution pluri-annuelle du macrobenthos depuis septembre 2000 - méthode de régionalisation..... | 58 |
| III. Discussion..... | 60 |
| III.1. Environnement hydrosédimentaire..... | 60 |
| III.1.2. Communautés benthiques..... | 61 |
| III.2.1. Réponse des populations macrobenthiques à l'environnement sédimentaire..... | 62 |
| III.2.2. Impact de l'extension du port du Havre..... | 63 |
| III.2.3. Stabilité pluri-annuelle des peuplements macrobenthiques de l'embouchure..... | 66 |
| CHAPITRE 3 : SUIVI DES PEUPELEMENTS BENTHIQUES A L'ECHELLE ANNUELLE..... | 69 |
| I. Matériel et méthodes..... | 69 |
| I.1. Echantillonnage..... | 69 |
| I.2. Traitement des échantillons..... | 70 |
| I.3. Traitements et analyses des données | 71 |
| II. Résultats..... | 71 |
| II.1. Contexte hydrologique et caractéristiques du cycle de sédiments fins en 2002..... | 71 |
| II.2. Caractéristiques édaphiques..... | 72 |
| II.3. Variations saisonnières de la macrofaune benthique..... | 78 |
| II.3.1. Richesse spécifique..... | 78 |
| II.3.2. Abondance..... | 79 |
| II.3.3. Biomasse..... | 81 |
| II.3.4. Diversité spécifique..... | 83 |
| II.4. Variabilité saisonnière de la distribution des populations macrozoobenthiques dominantes..... | 83 |
| II.4.1. Espèce des vases soumise à dessalure : <i>Macoma balthica</i> | 86 |
| II.4.2. Espèces des sables fins plus ou moins envasés..... | 87 |
| II.4.3. Espèce des sables fins à moyens propres : <i>Magelona johnstoni</i> | 93 |
| II.5. Caractérisation des assemblages macrobenthiques..... | 94 |
| II.6. Evolution intersaisonnière du macrobenthos - méthode de régionalisation..... | 97 |

| | |
|--|-----------|
| III. Discussion..... | 98 |
| III.1. Environnement hydrosédimentaire et dynamique des particules fines en 2002..... | 98 |
| III.1.1. Evolution saisonnière classique de la composition granulométrique à l’embouchure de la Seine..... | 98 |
| III.1.2. L’embouchure de la Seine en 2002 : une dynamique sédimentaire globale ou un fonctionnement singulier, spatialement découpé ?..... | 99 |
| III.2. Compartiment macrobenthique..... | 100 |
| III.2.1. Populations dominantes de l’estuaire : réponse à la variabilité sédimentaire ou évolution saisonnière classique ?..... | 101 |
| III.2.2. Evolution saisonnière des peuplements macrobenthiques de l’embouchure..... | 103 |

CHAPITRE 4 : SUIVI DES PEUPELEMENTS BENTHIQUES A L’ECHELLE BI-MENSUELLE..... 107

| | |
|---|------------|
| I. Matériel et méthodes..... | 107 |
| I.1. Echantillonnage..... | 107 |
| I.2. Stratégie d’échantillonnage..... | 109 |
| I.3. Traitement des échantillons..... | 109 |
| I.3.1. Le sédiment..... | 109 |
| I.3.2. Le macrozoobenthos..... | 113 |
| I.4. Traitement des données..... | 113 |
| I.4.1. Matrice de corrélations..... | 114 |
| I.4.2. Méthode de comparaison des Courbes Abondance-Biomasse (ABC ; Warwick, 1986)..... | 114 |
| I.4.3. Méthode du cadrage multidimensionnel..... | 117 |
| II. Résultats..... | 117 |
| II.1. La zone du Kannick (station SAK)..... | 117 |
| II.1.1. Sédiment..... | 118 |
| II.1.1.a. Caractéristiques sédimentologiques..... | 118 |
| II.1.1.b. Caractéristiques chimiques..... | 120 |
| II.1.2. Macrobenthos..... | 121 |
| II.1.2.a. Richesse spécifique..... | 121 |
| II.1.2.b. Abondance et biomasse..... | 122 |
| II.1.2.c. Courbes Abondance-Biomasse..... | 123 |
| II.1.3. Corrélations entre les différents paramètres..... | 124 |
| II.2. Les fosses (stations SA52 et SA62)..... | 126 |
| II.2.1. Sédiment..... | 126 |
| II.2.1.a. Caractéristiques sédimentologiques..... | 126 |

| | |
|---|------------|
| II.2.1.b. Caractéristiques chimiques..... | 130 |
| II.2.2. Macrobenthos..... | 134 |
| II.2.2.a. Richesse spécifique..... | 134 |
| II.2.2.b. Abondance et biomasse..... | 134 |
| II.2.2.c. Courbes Abondance-Biomasse..... | 136 |
| II.2.3. Corrélations entre les différents paramètres..... | 139 |
| II.3. Le débouché en mer de la Seine chenalisée (stations SAF et SAS4)..... | 140 |
| II.3.1. Sédiment..... | 140 |
| II.3.1.a. Caractéristiques sédimentologiques..... | 140 |
| II.3.1.b. Caractéristiques chimiques..... | 144 |
| III.3.2. Macrobenthos..... | 147 |
| II.3.2.a. Richesse spécifique..... | 147 |
| II.3.2.b. Abondance et biomasse..... | 148 |
| II.3.2.c. Courbes Abondance-Biomasse..... | 149 |
| II.3.3. Corrélations entre les différents paramètres..... | 149 |
| II.4. Dynamique des populations numériquement dominantes..... | 153 |
| II.4.1. <i>Abra alba</i> | 153 |
| II.4.2. <i>Mysella bidentata</i> | 154 |
| II.4.3. <i>Nephtys hombergii</i> | 155 |
| II.4.4. <i>Owenia fusiformis</i> | 155 |
| II.4.5. <i>Pectinaria koreni</i> | 156 |
| II.5. Dynamique des assemblages macrobenthiques..... | 156 |
| III. Discussion..... | 159 |

**CHAPITRE 5 : INTENSITE DE LA MINERALISATION BENTHIQUE ET
ROLE DE LA MACROFAUNE DANS LES ECHANGES DE SUBSTANCES
DISSOUTES A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT..... 169**

| | |
|---|------------|
| INTRODUCTION..... | 169 |
| I. Matériel et méthodes..... | 170 |
| I.1. Mode de prélèvement, échantillonnage et constitution des enceintes..... | 170 |
| I.2. Flux à l'interface eau-sédiment..... | 171 |
| I.2.1. Méthode directe : les flux totaux..... | 171 |
| I.2.1.a. Système et prélèvements..... | 171 |
| I.2.1.b. Analyses chimiques..... | 173 |
| I.2.1.c. Calcul des flux totaux..... | 173 |
| I.2.2. Méthode indirecte : mesure des gradients et flux diffusifs associés..... | 174 |

| | |
|--|------------|
| I.2.2.a. Utilisation de microélectrodes..... | 175 |
| I.2.2.b. Extraction de l'eau interstitielle <i>via</i> la découpe de carottes de sédiment..... | 177 |
| I.2.2.c. Calcul des flux diffusifs..... | 177 |
| I.3. Macrofaune..... | 177 |
| I.3.1. Régime trophique..... | 177 |
| I.3.2. Types de bioturbation..... | 178 |
| I.4. Caractéristiques sédimentaires..... | 178 |
| I.5. Traitements statistiques..... | 178 |
| II. Résultats..... | 179 |
| II.1. Caractéristiques sédimentaires des enceintes incubées..... | 179 |
| II.2. Caractéristiques biologiques..... | 181 |
| II.2.1. Richesse spécifique..... | 181 |
| II.2.2. Abondance et biomasse..... | 181 |
| II.2.3. Groupes trophiques..... | 182 |
| II.2.4. Modes de bioturbation..... | 183 |
| II.3. Caractéristiques hydrologiques de l'eau de fond..... | 184 |
| II.4. Flux à l'interface eau-sédiment..... | 185 |
| II.4.1. Oxygène dissous..... | 185 |
| II.4.1.a. Flux totaux..... | 185 |
| II.4.1.b. Flux diffusifs..... | 186 |
| II.4.1.c. Flux d'irrigation..... | 187 |
| II.4.2. Ammonium..... | 188 |
| II.4.2.a. Flux totaux..... | 188 |
| II.4.2.b. Flux diffusifs..... | 189 |
| II.4.2.c. Flux d'irrigation..... | 192 |
| III. Discussion..... | 193 |
| III.1. Flux d'oxygène et d'ammonium..... | 193 |
| III.1.1. Sédiments cohésifs..... | 193 |
| III.1.2. Sédiments perméables..... | 195 |
| III.1.3. Un fonctionnement classique... avec de ponctuelles discordances..... | 195 |
| III.2. Flux d'irrigation et macrofaune..... | 197 |
| III.2.1. L'ammonium, un mauvais marqueur de l'activité macrobenthique..... | 197 |
| III.2.2. L'oxygène : un marqueur plus pertinent..... | 198 |

CHAPITRE 6 : EVENEMENTS SEDIMENTAIRES ET REPONSES DE LA MACROFAUNE : APPROCHE EXPERIMENTALE..... 203

A. Evènement sédimentaire et survie de la macrofaune..... 203

I. Réponse du peuplement à *Abra alba* – *Pectinaria koreni* à des dépôts sédimentaires de nature, d'épaisseur et de stabilité variées..... 203

I.1. Matériel et méthodes..... 203

I.1.1. Constitution *in situ* des enceintes expérimentales..... 203

I.1.2. Traitement des enceintes expérimentales au laboratoire..... 205

I.1.3. Mesure des profils d'oxygène..... 207

I.1.4. Granulométrie et matière organique..... 207

I.1.5. Traitement statistique..... 208

I.2. Résultats..... 208

I.2.1. Caractéristiques des dépôts sédimentaires..... 208

I.2.2. Faciès type du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* (état hivernal)..... 209

I.2.2.a. Evolution de la concentration en oxygène dans le sédiment superficiel... 209

I.2.2.b. Evolution de la minéralisation des sédiments déposés..... 210

I.2.2.c. Impact de la nature et de l'épaisseur des dépôts sédimentaires..... 211

I.2.2.d. Impact de la stabilité des dépôts sédimentaires..... 212

I.2.3. Faciès appauvri par la dessalure du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* (état hivernal)..... 213

I.2.3.a. Evolution de la concentration en oxygène dans le sédiment superficiel... 213

I.2.3.b. Impact de la nature et de l'épaisseur des dépôts sédimentaires..... 214

I.2.3.c. Impact de la stabilité des dépôts sédimentaires..... 215

I.2.4. Faciès type du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* (état printano-estival)..... 217

I.2.4.a. Evolution de la concentration en oxygène dans le sédiment superficiel..... 217

I.2.4.b. Impact de la nature et de l'épaisseur des dépôts sédimentaires..... 217

I.2.4.c. Impact de la stabilité des dépôts sédimentaires..... 220

I.2.4.d. Sensibilité des différents stades de développement aux dépôts sédimentaires..... 221

II. Réponse du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* à des dépôts vaseux, fins ou épais, de durées différentes..... 228

II.1. Matériel et méthodes..... 228

II.1.1. Constitution *in situ* des enceintes expérimentales..... 228

II.1.2. Traitement des enceintes expérimentales au laboratoire..... 228

II.1.3. Mesure des profils d'oxygène..... 229

II.1.4. Granulométrie et matière organique..... 229

| | |
|--|------------|
| II.1.5. Traitement statistique..... | 229 |
| II.2. Résultats..... | 229 |
| II.2.1. Caractéristiques des dépôts sédimentaires..... | 229 |
| II.2.2. Evolution de la concentration en oxygène dans le sédiment superficiel..... | 230 |
| II.2.3. Nombre moyen d'espèces..... | 231 |
| II.2.4. Abondance..... | 232 |
| II.2.5. Sensibilité des différents stades de développement aux dépôts sédimentaires..... | 234 |
| III. Discussion..... | 237 |
| B. Dépôt pélagique et réponse conjointe « biotope-biocénose »..... | 243 |
| I. Matériel et méthodes..... | 243 |
| I.1. Constitution des enceintes expérimentales..... | 243 |
| I.2. Traitement des enceintes expérimentales au laboratoire..... | 244 |
| I.3. Traitement des échantillons..... | 245 |
| I.3.1. Analyses chimiques..... | 245 |
| I.3.2. Granulométrie et teneur en matière organique du sédiment déposé..... | 245 |
| I.3.3. Macrobenthos..... | 245 |
| I.4. Analyse des données..... | 245 |
| I.4.1. Flux totaux en oxygène..... | 245 |
| I.4.2. Macrofaune..... | 245 |
| II. Résultats..... | 245 |
| II.1. Granulométrie et teneur en matière organique de la vase déposée..... | 245 |
| II.2. Caractéristiques de la macrofaune benthique à la station SAS4..... | 246 |
| II.2.1. Richesse spécifique..... | 246 |
| II.2.2. Abondance et biomasse..... | 246 |
| II.2.3. Groupes trophiques..... | 247 |
| II.2.4. Types bioturbateurs..... | 247 |
| II.3. Flux totaux d'oxygène à la station SAS4..... | 248 |
| II.4. Flux totaux d'oxygène dans les enceintes de vase défaunée..... | 248 |
| III. Discussion..... | 249 |
| CHAPITRE 7 : SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE | 251 |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 263 |

ANNEXES

Annexe A : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées au cours des suivis pluri-annuel (chapitre 2, A), saisonnier (chapitre 3, B), bi-mensuel (chapitre 4, C) et lors de l'étude du rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment (chapitre 5, D)

Annexe B : Analyses multivariées réalisées sur les peuplements macrobenthiques et leur environnement lors des suivis inter-annuel et saisonnier (Chapitres 2 et 3)

Annexe C : Espèces récoltées au cours du suivi pluri-annuel (Chapitre 2)

Annexe D : Espèces récoltées au cours du suivi saisonnier (Chapitre 3)

Annexe E : Caractérisation des assemblages macrobenthiques définis à l'échelle saisonnière (Chapitre 3)

Annexe F : Mesure de l'oxygène dissous dans l'eau intersitelle par la microélectrode et calcul des flux diffusifs à l'interface eau-sédiment

Annexe G : Diversité et régularité des peuplements échantillonnés lors du suivi bi-mensuel (Chapitre 4)

Annexe H : Espèces récoltées au cours du suivi bi-mensuel (Chapitre 4)

Annexe I : Groupes trophiques et modes de bioturbation des organismes macrobenthiques identifiés dans le cadre du rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment (Chapitre 5)

INTRODUCTION GENERALE

I. LES ESTUAIRES : DES SYSTEMES ECOLOGIQUES REMARQUABLES ET DES POLES D'ATTRACTION ANTHROPIQUE

Zones de transition entre la terre, le fleuve et la mer, les estuaires sont des milieux écologiquement complexes. Traversés par des flux de matière et d'énergie comme tout écosystème (Frontier, 1999), leur position d'interface leur confère, au-delà de l'aspect de transition et d'échange, une fonction de régulateur de ces flux. Les estuaires jouent ainsi, en dépit de leurs surfaces relativement restreintes, un rôle primordial dans les cycles biogéochimiques et dans le fonctionnement des systèmes aquatiques marins, à l'origine du poids écologique qu'ils revêtent depuis quelques décennies (Bachelet *et al.*, 1997). A travers leurs fonctions de frayère et de nourricerie, ces zones écotonales figurent parmi les plus productives et les plus biologiquement actives de la biosphère (Costanza *et al.*, 1997).

Les estuaires sont néanmoins sous l'influence de pressions anthropiques considérables. Connectés avec l'amont, ils sont de véritables exutoires des bassins versants *via* les hydrosystèmes continentaux, et sont le siège de pollutions chroniques et/ou ponctuelles (matière organique, rejets d'eaux usées, fertilisants agricoles, pesticides, herbicides...). Ce sont aussi des voies privilégiées de communication et de commerce que l'Homme a su modeler en vue d'améliorer ses activités économiques (construction et extension portuaires, endiguement des berges, chenalisation). De nombreux estuaires, tant européens (Escaut, Elbe, Humber, Seine, Mondego,...) que nord-américains (Saint-Laurent, Hudson, Delaware, Chesapeake,...) ont ainsi été façonnés et sont régulièrement soumis à des travaux d'entretien, dans l'optique de maintenir l'accessibilité portuaire aux navires dont les tonnages sont de plus en plus élevés. Ces secteurs sont par ailleurs des pôles d'attractivité humaine et d'activités industrielles (pétrochimie, plasturgie, métallurgie,...), véritables sources potentielles de pollution (chimique, métallique et/ou microbiologique) menaçant l'équilibre biologique estuarien (Kirby *et al.*, 1998 ; Miramand *et al.*, 2001 ; Warwick, 2001 ; Riba *et al.*, 2004 ; Buggy & Tobin, 2006 ; Spencer *et al.*, 2006 ; Cooksey & Hyland, 2007). A l'interface des systèmes continentaux et océaniques, les estuaires sont ainsi le plus souvent des lieux de conflits d'usages et d'intérêts où s'exprime la dualité du développement économique et du maintien de ces entités biologiquement productives.

II. L'ESTUAIRE DE LA SEINE

II.1. L'ILLUSTRATION D'ENJEUX CONTRADICTOIRES

Situé en Mer de Manche orientale, l'estuaire de la Seine a été et reste le siège de nombreux aménagements [extension du port du Havre (Port 2000) pour l'aménagement le plus récent]. Ces perturbations anthropiques se sont majoritairement traduites par la modification de la géométrie de l'estuaire et de ses caractéristiques hydrologiques et sédimentologiques. De ce dernier point, les suivis de la couverture sédimentaire font apparaître :

- un processus pluriannuel de comblement de l'estuaire de la Seine (Avoine, 1981 ; Lesourd *et al.*, 2001 ; Delsinne, 2005) ;

- une variabilité saisonnière de la couverture sédimentaire en réponse au fonctionnement hydrologique saisonnier de la Seine (Lesourd, 2000 ; Garnaud *et al.*, 2002 ; Garnaud, 2003 ; Lesourd *et al.*, 2003) ;

- une variabilité de la distribution des particules fines à l'échelle des pas de temps des forçages hydrodynamiques que sont la marée, le vent et la houle (Le Hir *et al.*, 2001 ; Garnaud *et al.*, 2002).

L'estuaire de la Seine représente aussi un espace écologique remarquable dont le fonctionnement et l'équilibre sont menacés par ces perturbations. Aussi, dans le souci de maintenir ses fonctionnalités, son patrimoine biologique fait l'objet de nombreuses études ou suivis afin de juger de l'évolution de l'écosystème estuarien (Dauvin *et al.*, 2002). Un intérêt particulier est voué au macrobenthos lors de ces études écologiques. Il repose sur le fait que ses composantes représentent, de part leur longévité et leur sédentarité, de bons témoins des variations de l'environnement (Dauvin, 1993) et la pertinence de ce paramètre est maintenant bien admise par la communauté scientifique et les aménageurs (Dauvin, 2005).

II.2. LE PEUPEMENT DES SABLES FINS EN VASES : UNE UNITE STABLE DANS UN ENVIRONNEMENT FLUCTUANT

En baie de Seine orientale, l'étude du peuplement des sables fins envasés, à partir d'un suivi initié en 1986 dont le pas de temps est aujourd'hui stabilisé à cinq années, n'a montré aucune évolution majeure ou pertinente de sa structuration (Thiébaud, 1994 ; Thiébaud *et al.*, 1997 ; Barnay, 2003). Cette stabilité interannuelle du peuplement a été confirmée par les travaux de Fromentin *et al.* (1997), même si ceux-ci, basés sur le suivi d'une seule station localisée face à l'estuaire (1983-1993), ne peuvent refléter la dynamique de l'ensemble du peuplement (Frontier *et al.*, 1992). Ces auteurs ont toutefois mis en évidence, à proximité de l'embouchure de la Seine, une variabilité à

plus petite échelle (*i.e.* saisonnière), la raison invoquée étant le recrutement printano-estival des espèces macrobenthiques au printemps (Dauvin *et al.*, 2002).

Dans le cadre sédimentaire variable et contraint de l'estuaire de la Seine, la relative pérennité de la structure spatio-temporelle de ce peuplement conduit à la formulation de trois hypothèses soutenant cet équilibre biologique :

(i) l'instabilité de l'habitat n'a aucune incidence sur le peuplement et ses populations ; la macrofaune y est résistante, rejoignant le concept d'homéostasie environnementale d'Elliot et Quintino (2007) ;

(ii) la variabilité sédimentaire a effectivement induit une ou des modifications au sein du peuplement mais ce(s) changement(s) est (sont) intervenu(s) antérieurement aux premières études biologiques, et n'a (ont) pu alors être détecté(s) ;

(iii) les échelles spatio-temporelles d'observation du peuplement macrobenthique ne sont pas adaptées à la détection des perturbations.

De cette dernière hypothèse, les analyses dites « globales » et « locales » appliquées par Ghertsos *et al.* (2001) aux données de Thiébaud *et al.* (1997) font apparaître une hétérogénéité spatiale très prononcée du peuplement des sables fins envasés à l'embouchure de la Seine. En outre, les principaux changements temporels de la structure du peuplement, observés par Barnay (2003), se rapportent aux stations localisées **face à l'estuaire**. Cette instabilité locale serait la réponse du peuplement face aux variations environnementales plus prononcées, résultantes des variations naturelles du système estuarien (débits fluviaux, salinité, turbidité, nature des fonds) et des perturbations engendrées par la proximité des infrastructures et activités portuaires.

La détection des variations au sein de la structure des peuplements benthiques soulève ainsi la question de l'importance des échelles spatiales et/ou temporelles sélectionnées dans les études biologiques.

III. ECHELLES D'OBSERVATION DES PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES

Ghertsos (2002) précise, dans ce contexte, que de nombreuses études n'aboutissent pas à des résultats probants car elles ne tiennent pas compte de la différence entre l'échelle d'observation et l'échelle du phénomène étudié. Défi des réflexions écologiques contemporaines (Wiens, 1989 ; Schneider *et al.*, 1997 ; Edgar & Barrett, 2002), les échelles d'observation *ne sont pas une propriété de la communauté étudiée mais une propriété des méthodes d'investigation de l'observateur* (Luczak, 1996). Ces dernières étant contraintes par les moyens techniques disponibles, l'observateur se voit obligé de sélectionner, de façon arbitraire le plus souvent (Frontier *et al.*,

2004), un référentiel d'espace-temps qui affectera de façon inévitable son interprétation du système écologique étudié (Thrush *et al.*, 1994 ; Thrush *et al.*, 1996 ; Hewitt *et al.*, 1998 ; Eggleston *et al.*, 1999). Ainsi, les patrons écologiques observés à une échelle spatiale et les processus qui en sont responsables ne sont pas nécessairement identiques à ceux décrits ou rencontrés à une autre échelle (Whitlatch *et al.*, 1998). Les structures sont en effet hiérarchisées dans l'espace comme dans le temps. Si les structures spatiales variées s'emboîtent (Frontier, 1995), les échelles spatiales auxquelles les communautés peuvent être étudiées forment un *continuum* (Wiens, 1989). Cette relation devient alors primordiale dans l'étude des patrons de distribution puisqu'ils sont contraints par des processus agissant à de multiples échelles spatiales et temporelles (Thrush, 1991 ; Schneider *et al.*, 1997 ; Thrush *et al.*, 1997). Pour Archambault et Bourget (1996), l'importance relative des facteurs influençant les communautés benthiques peut être substantiellement modifiée selon l'échelle choisie, si bien que ce qui est considéré comme homogène à une échelle spatiale d'observation peut être appréhendé comme hétérogène à une autre échelle. Luczak (1999) conclut par ce qui est « erreur » ou inexplicable à une échelle d'observation peut très bien être explicable à une autre échelle. Les processus structurants sont multiples, agissent simultanément et en interaction à plusieurs échelles spatio-temporelles (c'est-à-dire à des niveaux inférieurs et supérieurs ; Thrush, 1991) et la simple addition des processus à petite échelle ne permet ni d'expliquer ni de prédire leurs effets à une plus grande échelle (Thrush *et al.*, 1997).

De l'emprise spatio-temporelle des processus, Morrisey *et al.* (1992b) s'accordent à dire que les variations à court terme observées au sein des communautés benthiques sont la résultante de facteurs agissant à petite échelle spatiale alors que les facteurs agissant à plus grande échelle sont responsables des changements à long terme. La variabilité temporelle est donc fortement dépendante de l'échelle spatiale d'observation (McArdle *et al.*, 1990).

Si la détection des variations spatio-temporelles des peuplements macrobenthiques est fonction de leur échelle d'observation, ces variations sont avant tout l'expression de la variabilité naturelle (variations saisonnières, pluriannuelles cycliques) à laquelle s'ajoute ou non la variabilité induite par les activités humaines. Lindegarth et Hoskin (2001) et Dernie *et al.* (2003) rappellent en effet que les peuplements benthiques sont sous la dépendance de processus perturbateurs d'origine anthropiques tels que la pêche (Hall & Harding, 1997), les dragages (Lewis *et al.*, 2002) et les aménagements portuaires (Monbet, 1997). Toutefois, la différenciation des sources de variations (naturelles vs. anthropiques) reste difficile à apprécier dans les milieux estuariens, intrinsèquement variables.

IV. SOURCES DE VARIATIONS AU SEIN DES PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES

Les gradients physiques, sédimentaires et biologiques intenses au sein des estuaires engendrent des conditions de milieu aussi contrastées que fluctuantes. Ces contraintes physico-chimiques très variables maintiennent ainsi ces écosystèmes dans des situations de perturbations dont la nature, l'intensité et la fréquence, en opérant de façon continue à différentes échelles spatio-temporelles (Cox & Cox, 1994 ; Hewitt *et al.*, 1997 ; Armonies, 2000), conditionnent non seulement l'hétérogénéité de l'habitat (*i.e.* mosaïque d'habitats ; Morrisey *et al.*, 1992a ; Dernie *et al.*, 2003) mais aussi la distribution des peuplements benthiques.

L'organisation et la structure de ces peuplements sont ainsi déterminées par des forçages sédimentaires (Gray, 1981 ; Mannino & Montagna, 1997), hydrodynamiques (Cabioch, 1968 ; Ardisson & Bourget, 1997), climatiques (Tunberg & Nelson, 1998) et/ou biotiques (ressources trophiques : Dauvin, 1992 ; Thiébaud *et al.*, 1997 ; Herman *et al.*, 2000 ; Rossi & Lardicci, 2002 ; compétition : Huston, 1979 ; prédation : Paine, 1969 ; espèce invasive : Luczak *et al.*, 1993 ; recrutement : Dauvin & Gillet, 1991). Malgré la variété de ces forçages naturels, la distribution et la structure des peuplements macrobenthiques estuariens sont contrôlées par trois processus physico-chimiques majeurs : les courants de marée, les gradients de salinité et la composition granulométrique des sédiments (Thrush *et al.*, 1996 ; Dernie *et al.*, 2003 ; Dethier & Schoch, 2005).

La nature granulométrique est communément reconnue comme le principal facteur structurant fortement les peuplements benthiques (Gray, 1974 ; Snelgrove & Butman, 1994 ; Sanvicente-Anorve *et al.*, 1996 ; Seiderer & Newell, 1999 ; Van Dalfsen *et al.*, 2000 ; Miller *et al.*, 2002 ; Teske & Wooldridge, 2003). Mais d'autres caractéristiques du sédiment telles que sa porosité ou sa teneur en matière organique contrôlent cette structuration si bien que leurs modifications sont susceptibles de bouleverser l'organisation des peuplements benthiques. Ainsi, dépôts, érosions, remaniements de la colonne sédimentaire sont des perturbations auxquelles est confrontée la macrofaune. Bien que celle-ci soit le plus souvent adaptée à ce type de perturbations grâce à ses capacités de déplacement et de repositionnement à l'interface eau-sédiment (Miller *et al.*, 2002), il peut toutefois arriver que ces évènements sédimentaires, selon leur intensité et/ou leur fréquence, engendrent des effets dommageables sur les individus, les populations et, à plus haute échelle structurale, sur les peuplements. Ainsi, un dépôt sédimentaire épais peut provoquer l'étouffement ou l'écrasement des organismes (Diaz & Rosenberg, 1995 ; Harvey *et al.*, 1998 ; Norkko *et al.*, 2002 ; Hewitt *et al.*, 2003 ; Montagna & Ritter, 2005) et un changement granulométrique, bouleverser la composition spécifique du peuplement en place (Witt *et al.*, 2004). Inversement, des phénomènes d'érosion peuvent être, par charriage, à l'origine de la défaunation partielle voire totale

du secteur concerné par cette perturbation (Hall, 1994 ; Armonies, 2000 ; Ropert & Dauvin, 2000). Ces évènements sédimentaires peuvent en outre modifier les caractéristiques physiques et les propriétés chimiques du sédiment. Définis par Denis (1999) comme acteurs principaux des cycles biogéochimiques globaux, les sédiments des zones estuariennes sont, en raison de la faible profondeur de ces milieux, le siège du recyclage de la matière organique. Dans ce contexte, la perturbation de l'habitat engendre incontestablement des modifications de la minéralisation de la matière organique.

V. MINÉRALISATION BENTHIQUE : PROCESSUS ET FACTEURS FORÇANTS

V.1. PROCESSUS DE MINÉRALISATION

Les processus de minéralisation benthique qui se déroulent sous l'action des micro-, méio- et macro-organismes benthiques se réalisent dès l'interface eau-sédiment jusqu'aux couches plus profondes de la colonne sédimentaire, au fur et à mesure que la matière organique y est enfouie. La minéralisation de la matière organique consiste en une série de réactions qui visent à oxyder le carbone sédimentaire. L'utilisation préférentielle des oxydants produisant la plus grande quantité d'énergie conduit à une séquence verticale de réactions rédox bien établie que Froelich *et al.* (1979) ont conceptualisé dans un modèle de dégradation de la matière organique (Figure 1).

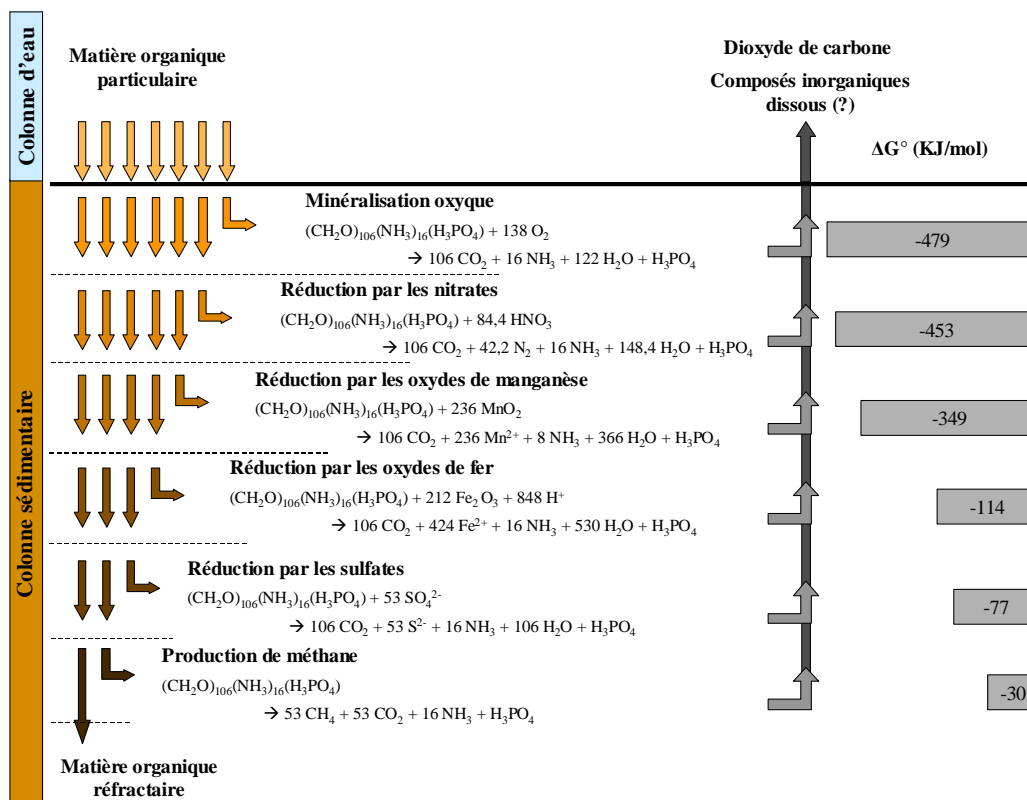


Figure 1. Voies d'oxydation de la matière organique établie selon Froelich *et al.* (1979) dans les sédiments marins (inspiré de Denis, 1999) et calcul de l'énergie libre standard (kjoules) pour une mole de carbone organique (repris de Chaillou, 2003).

La matière organique est d'abord oxydée en sub-surface par l'oxygène puis par une cascade de réactions qui consistent en la réduction successive des nitrates, des oxydes de manganèse, des oxydes de fer, des sulfates puis du dioxyde de carbone (Froelich *et al.*, 1979). Ces minéralisations aérobie et anaérobie provoquent la libération dans l'eau interstitielle de composés dissous inorganiques (azote, phosphore, sulfate,... sous différentes formes chimiques) qui s'accumulent dans le sédiment et créent des gradients de concentration. Pouvant subir d'autres transformations chimiques (nitrification, dénitrification,...), ces composés dissous sont aussi soumis à des processus physiques de diffusion moléculaire à l'origine de flux diffusifs à l'interface eau-sédiment, dirigés dans le sens opposé au gradient de concentration (Boudreau, 1997).

L'intensité des minéralisations (aérobie et anaérobie) est fonction de la qualité et de la quantité de matière organique parvenant à la surface des sédiments (Epping *et al.*, 2002). Elle est aussi fortement influencée par la texture du substrat (Forja *et al.*, 1994 ; Rysgaard *et al.*, 1995 ; Sundbäck *et al.*, 2000). Intrinsèquement liée à la granulométrie, la porosité va en effet influencer la circulation de l'eau interstitielle dont les concentrations en substances dissoutes dépendent de son taux de renouvellement (Santschi *et al.*, 1990). Cette caractéristique physique du sédiment régit alors les voies de minéralisation de la matière organique dans la colonne sédimentaire. Sur l'exemple des flux d'oxygène et d'ammonium, témoin respectif de la minéralisation aérobie et anaérobie, l'intensité de ces deux voies de minéralisation a été schématisée, selon que le sédiment soit perméable ou cohésif (Figure 2).

Les sédiments perméables sont caractérisés par un taux élevé de renouvellement des eaux interstitielles (Santschi *et al.*, 1990) assurant ainsi un équilibre rapide des substances dissoutes à l'interface eau-sédiment (Huettel & Rush, 2000). La meilleure pénétration de l'oxygène dans la colonne sédimentaire assure une minéralisation efficace de la matière organique (Forster, 1996 ; Holmer, 1999 ; Huettel & Rush, 2000 ; Dauwe *et al.*, 2001). La voie aérobie est majoritaire (Dauwe *et al.*, 2001 ; Rasheed *et al.*, 2003), ce qui limite la formation d'ammonium et induit (i) de faibles relargages d'azote ammoniacal vers la colonne d'eau et (ii) une faible demande benthique en oxygène¹ (DBO).

¹ Les flux diffusifs d'oxygène sont généralement dirigés de la colonne d'eau vers le sédiment. Par convention, ils sont de signe négatif. Cependant, la terminologie fréquemment employée reprend le terme de Diffusive Oxygen Uptake (DOU), assimilé à une demande benthique en oxygène. Ces flux sont par conséquent représentés en direction de la colonne d'eau.

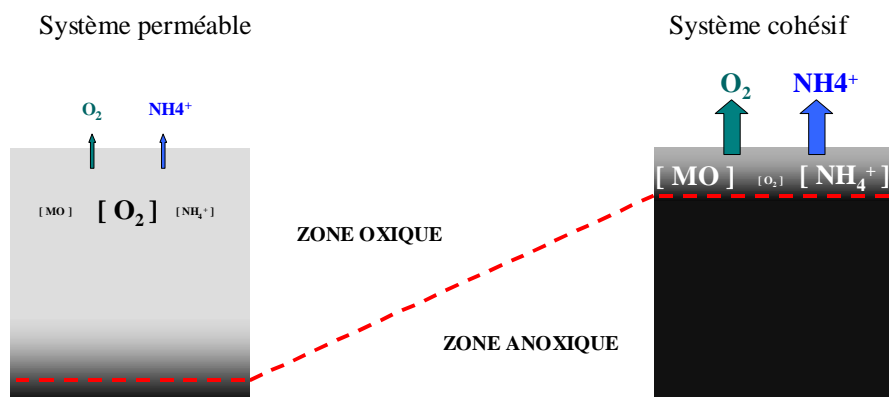


Figure 2. Représentation schématique du fonctionnement classique de minéralisation aérobie et anaérobie en milieux perméable et cohésif. O_2 , NH_4^+ : flux d'oxygène et d'ammonium ; [MO] : teneur en matière organique ; $[O_2]$ et $[NH_4^+]$: concentration en oxygène et ammonium. La taille des flèches est proportionnelle à l'intensité des flux à l'interface eau-sédiment.

En revanche, au sein de sédiments riches en vase, la cohésion des particules fines limite la circulation de l'eau interstitielle, ce qui a pour corollaire des échanges lents de substances dissoutes entre le sédiment et l'eau surnageante. La minéralisation anaérobie y est prédominante (Jørgensen, 1983 ; Nedwell, 1984 ; Capone & Kiene, 1988) et ses produits de dégradation tels que l'ammonium s'accumulent, créant des gradients abrupts de concentration, résultant en des flux élevés. Si la voie oxydante prend une part peu active dans la régénération de la matière organique en raison de la faible profondeur de pénétration de l'oxygène, les DBO élevées sont le reflet d'une réoxydation des produits réduits lors de la minéralisation anaérobie (Soetaert *et al.*, 1996 ; Rabouille *et al.*, 2003). Moins rapidement dégradée dans ces sédiments cohésifs, la matière organique tend à s'y accumuler (Dauwe *et al.*, 2001 ; Rasheed *et al.*, 2003).

Les voies et l'intensité de la minéralisation benthique sont ainsi déterminées par la disponibilité de l'oxygène dans les sédiments (Kristensen & Holmer, 2001 ; Hannides *et al.*, 2005).

V.2. ROLE DE LA BIOTURBATION

Fonction des apports d'oxygène en provenance de la colonne d'eau et de son utilisation dans les réactions rédox de la minéralisation benthique (Timmermann *et al.*, 2006), la disponibilité de ce composé dissous est aussi modulée par l'activité des organismes benthiques, appelée aussi bioturbation.

Résultant de l'ensemble des activités de la macro- et méio-faune vivant à l'interface eau-sédiment ou dans les couches supérieures du sédiment (Boudreau, 1997), la bioturbation regroupe les mécanismes biologiques actifs et les conséquences de l'activité benthique dans les couches superficielles sédimentaires.

Les mécanismes actifs sont corrélés à des paramètres éthologiques et auto-écologiques (Rhoads, 1974) tels que le mode de nutrition des organismes, leur degré de mobilité, la taille des

individus, la densité des populations. Ils se manifestent par (i) le creusement de galeries ou de terriers, temporaires ou permanents, (ii) la formation de pistes ou de sillons créés par le déplacement des organismes sur ou dans le sédiment, (iii) la production de fécès à la surface ou à différents niveaux de la colonne sédimentaire, et (iv) la circulation d'eau dans les galeries afin d'assurer un apport d'oxygène aux organismes vivant en profondeur.

Les effets de la bioturbation sont classiquement regroupés en cinq types qui se distinguent par le mode de remaniement du sédiment (François, 1999 ; François *et al.*, 1997 ; François *et al.*, 2001 ; François *et al.*, 2002 ; Michaud *et al.*, 2005 ; Figure 3) :

- (1) la biodiffusion (« de surface ») résulte de l'activité d'organismes benthiques vivant dans les premiers centimètres du sédiment. Leur déplacement provoque l'homogénéisation mécanique et aléatoire du substrat dans les trois dimensions ;

- (2) la bioirrigation est très similaire à la biodiffusion mais est générée par des organismes qui construisent des galeries ou des terriers dans le sédiment. Ces biodiffuseurs à galerie assurent l'irrigation du sédiment en créant des courants d'eau à des fins respiratoires et alimentaires ;

- (3) la bioadvection (ou bioconvoyage) est induite directement par les organismes qui ingèrent des particules sédimentaires en profondeur (zone anoxique) et rejettent leurs pelotes fécales à la surface du sédiment. Ces organismes sont regroupés dans la catégorie des convoyeurs. Après avoir transité le long du tractus digestif de l'animal, le sédiment réduit se retrouve à l'interface eau-sédiment en milieu oxiq. Ce transport orienté vers le haut induit un lien direct entre deux strates géochimiques non-adjacentes et différentes. La bioadvection peut être aussi orientée vers le bas ; les organismes sont alors qualifiés de convoyeurs inverses (4) ;

- (5) la régénération se déroule lorsque les terriers ou les galeries sont abandonnés (Figure 3 : 1→2). Ils permettent un contact direct entre l'eau surnageante et le sédiment plus profond (anoxique), et sont progressivement comblés par des particules sédimentaires provenant de la surface.

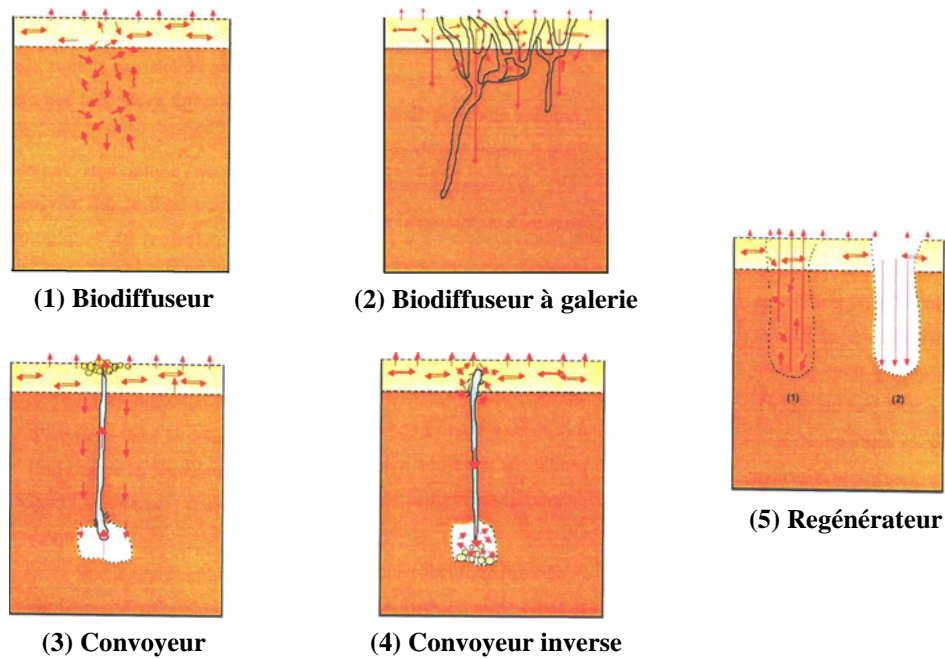


Figure 3. Activités bioturbatrices de la macrofaune benthique (d'après François *et al.*, 1997).

A travers leurs caractéristiques éthologiques (régime trophique, activité de déplacement, structures biogènes,...), les invertébrés benthiques vont ainsi influencer (i) la séquestration et la distribution verticale de la matière organique dans les différentes couches sédimentaires, (ii) les taux et les voies de sa minéralisation en agissant sur l'oxygénation du sédiment, (iii) les mouvements des solutés, et par conséquent, (iv) les flux de composés dissous à l'interface eau-sédiment (Aller, 1988 ; Gilbert *et al.*, 1995 ; Kristensen, 2000 ; Aller, 2001 ; Grenz *et al.*, 2003 ; Welsh, 2003 ; Waldbusser *et al.*, 2004). Les organismes benthiques, *via* leur rôle dans le remaniement sédimentaire, sont ainsi des acteurs incontestables dans les cycles géochimiques globaux (Gilbert, 2003) et dans le fonctionnement du système qu'ils composent.

La question de savoir dans quelle mesure la diversité biologique de ces organismes conditionne les flux de matière et d'énergie, nourrit de nombreux débats et stimule les recherches de l'importance et des effets de la diversité dans le fonctionnement des écosystèmes dont la stabilité et les biens et services qu'ils fournissent sont menacés par les activités anthropiques (Naeem *et al.*, 1994 ; Tilman & Downing, 1994 ; Chapin *et al.*, 2000 ; Loreau *et al.*, 2001 ; Marinelli & Williams, 2003 ; Naeem & Wright, 2003 ; Covich *et al.*, 2004).

VI. BIODIVERSITE ET FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES

Lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement à Rio de Janeiro en 1992, la diversité biologique, ou biodiversité, a été définie comme *la variabilité des organismes vivants de toutes origines incluant, inter alia, les écosystèmes terrestres, marins et*

aquatiques autres et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela inclut la diversité au sein des espèces, entre les espèces et entre les écosystèmes. Cette définition reconnaît ainsi deux composantes de la diversité biologique : la richesse biologique (elle-même divisée en trois niveaux : la diversité au sein et entre les écosystèmes et les habitats, la diversité des espèces et la variation génétique au sein d'une espèce) et le fonctionnement écologique des systèmes (Le Loc'h, 2004). Elle intègre aussi l'idée de la gestion saine et de l'utilisation durable des ressources naturelles (Stork, 1994), incluant dès lors les activités humaines dans les propriétés et le fonctionnement des écosystèmes (Figure 4).

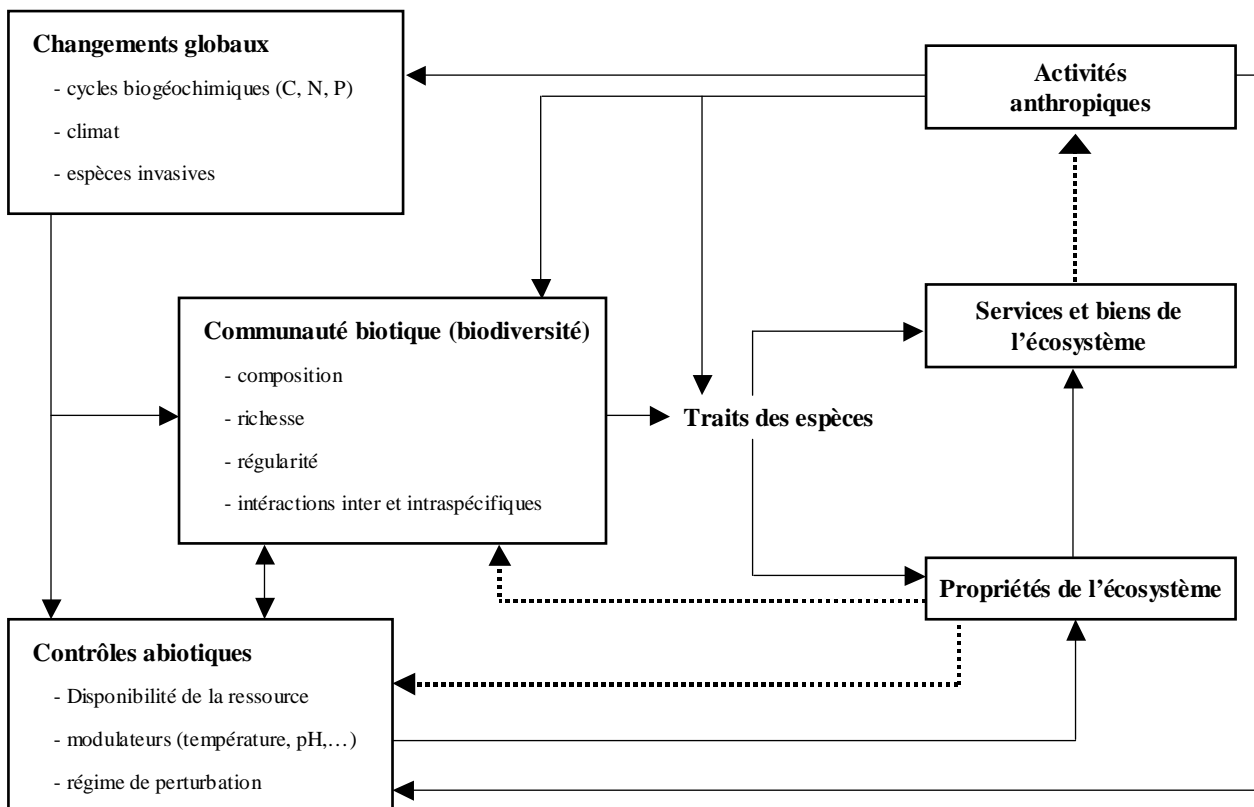


Figure 4. Schéma conceptuel synthétisant les relations directes (flèches pleines) et les rétroactions (flèches en pointillé) entre les activités anthropiques, les changements globaux, les contrôles biotiques et abiotiques sur les propriétés de l'écosystème (modifié de Chapin *et al.*, 2000 et Hooper *et al.*, 2005).

Aussi, dans le contexte de l'accroissement des taux d'extinction des espèces (Pimm *et al.*, 1995), de nombreux débats et études écologiques se sont axés autour du thème « biodiversité – fonctionnement de l'écosystème », en vue de déterminer en quoi une diminution de la diversité biologique affecte les processus de l'écosystème (Naeem *et al.*, 1994 ; Grime, 1997 ; Tilman, 1999 ; Loreau *et al.*, 2001). Plusieurs hypothèses envisageant les conséquences d'un changement de la diversité reposent sur la notion de similarité des rôles joués par les espèces dans les processus écologiques (pour revue : Boucher, 1997 ; Giller & O'Donovan, 2002 ; Raffaelli *et al.*, 2003 ; Hooper *et al.*, 2005). Outre l'hypothèse nulle qui postule l'absence totale d'effet de la biodiversité

sur les attributs fonctionnels de l'écosystème, quatre hypothèses principales illustrent les relations entre richesses spécifique et fonctionnement (Johnson *et al.*, 1996 ; Figure 5) :

(i) Hypothèse de la diversité-stabilité (McArthur, 1955) : l'efficacité énergétique d'un système et sa stabilité augmentent linéairement avec le nombre d'espèces ;

(ii) Hypothèse des rivets pops (Ehrlich & Ehrlich, 1981) : chaque espèce joue un rôle mais le fonctionnement du système est altéré brutalement à partir d'un certain seuil de disparition d'espèces ;

(iii) Hypothèse de la redondance (Walker, 1992) : les espèces aux analogues fonctionnels se remplacent dès lors qu'elles appartiennent au même groupe fonctionnel ;

(iv) Hypothèse d'idiosyncrasie (Lawton, 1994) : la relation entre richesse spécifique et processus fonctionnel est indéterminée et aléatoire.

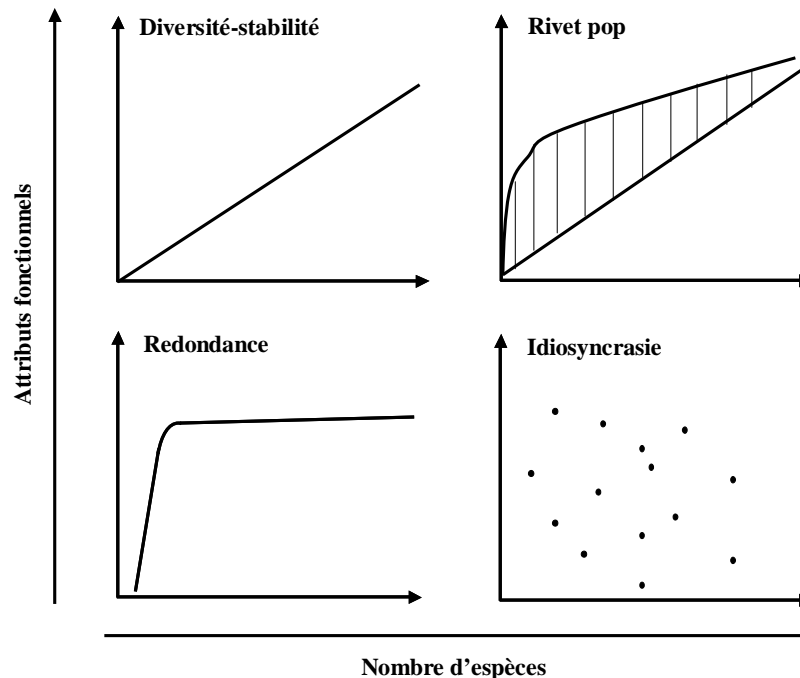


Figure 5. Hypothèses sur le rôle fonctionnel des espèces dans un écosystème permettant de prédire les relations entre richesse spécifique et attributs fonctionnels (d'après Boucher, 1997).

Ces théories se devant d'être testées afin d'identifier et comprendre les mécanismes par lesquels la biodiversité détermine le fonctionnement des écosystèmes, elles ont initialement considéré la biodiversité sous l'angle d'un simple attribut structurel des communautés, appréhendé par le biais du nombre d'espèces. Néanmoins, toutes les espèces ne sont pas équivalentes dans l'écosystème (Tilman *et al.*, 1997), si bien que la biodiversité s'orne désormais d'une dimension fonctionnelle qui considère les espèces, non seulement sous l'angle de leur identité taxonomique et de leur nombre, mais aussi sous celui de leurs traits fonctionnels et de leurs réponses écologiques aux variations de leur système (Hooper *et al.*, 2002 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2005 ; Michaud *et al.*, 2005).

VII. OBJECTIFS SCIENTIFIQUES ET ORGANISATION DE L'ETUDE

Ce travail s'est focalisé sur l'étude, à l'embouchure de la Seine, de **l'organisation et de la variabilité des peuplements macrobenthiques en relation avec la variabilité de l'environnement sédimentaire**.

Les objectifs de ce travail sont donc d'apporter des réponses aux questions suivantes :

1- Quels sont les niveaux d'organisation des peuplements benthiques et le déterminisme de leur dynamique dans l'écosystème « estuaire de la Seine » ?

Il s'agit plus précisément de caractériser les peuplements benthiques de l'embouchure et d'étudier leur variabilité à différentes échelles temporelles d'observation en rapport avec leur environnement sédimentaire.

L'étude de la variabilité temporelle et de l'hétérogénéité spatiale des peuplements macrobenthiques de cette zone doit en effet permettre (i) de mieux connaître les peuplements caractéristiques des différents secteurs de l'embouchure, (ii) d'appréhender les modifications apparaissant dans leur distribution et leur structure, et (iii) de relier ces modifications à la variabilité de la qualité de l'habitat (*i.e.* l'envasement) et des paramètres chimiques et biologiques. Ce dernier volet, s'illustrant plus distinctement au travers d'une étude fonctionnelle, s'est attaché à établir les liens entre la dynamique faunistique et celle de son biotope.

2- Quelles sont les interactions entre le milieu et sa biocénose ? Dans quelle mesure la diversité (spécifique et fonctionnelle) d'un peuplement influence-t-elle le fonctionnement du système qu'il compose ?

Dans le débat actuel de la biodiversité, l'un des premiers enjeux est d'identifier le rôle et la contribution de la macrofaune aux processus de l'écosystème. A l'échelle de l'estuaire de la Seine et à travers ses différents secteurs, nous nous sommes intéressés conjointement aux processus d'échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment et aux caractéristiques de la macrofaune (composition, richesse spécifique, diversité fonctionnelle) afin d'établir les relations existant entre ces deux composantes du système et de savoir en quoi la diversité des espèces et leurs interactions interviennent dans le fonctionnement de cet écosystème.

3 – Dans quelle mesure un évènement sédimentaire peut-il influencer la biocénose qui subit cette perturbation ?

Si la macrofaune a les capacités d'influencer, voire de réguler son habitat, ce dernier joue réciproquement un rôle dans le développement et le maintien d'un peuplement macrobenthique. Sous cet angle et au moyen d'études expérimentales menées en conditions contrôlées, les

paramètres biologiques de peuplements macrobenthiques de l'estuaire de la Seine ont été étudiés suite à la perturbation de l'habitat. En complément de cette étude de l'influence d'un évènement sédimentaire sur la survie de la macrofaune, une étude complémentaire a été menée dans le but de déterminer l'impact d'un dépôt péritique sur les processus géochimiques à l'interface eau-sédiment et sur l'activité de la macrofaune.

Ce mémoire, organisé autour de ces questions-clé, se décline en sept chapitres :

Le **premier chapitre** correspond à une présentation de la baie de Seine puis des caractéristiques propres aux milieux estuariens et en particulier à l'estuaire de la Seine. Un accent est mis sur la dynamique sédimentaire de l'embouchure de la Seine.

La structure et la variabilité des peuplements macrobenthiques de l'estuaire ont été étudiée selon trois échelles spatio-temporelles d'observation :

(i) la partie nord de l'embouchure a été étudiée à une échelle pluri-annuelle (**chapitre 2**),

(ii) la partie sud et le croissant externe de l'embouchure ont été échantillonnés de façon saisonnière (**chapitre 3**),

(iii) cinq stations aux caractéristiques hydrosédimentaires distinctes ceinturant l'embouchure ont fait l'objet d'un suivi bi-mensuel au cours de la crue et de l'étiage, puis trimestriel en fin d'étiage et début de crue suivante (**chapitre 4**).

Le **chapitre 5** présente les rôles de la macrofaune sur la qualité de son habitat et s'intéresse plus particulièrement à définir les relations existant entre la diversité d'un peuplement et les processus géochimiques intégrés au fonctionnement de l'écosystème.

Le **chapitre 6** concerne l'influence d'évènements sédimentaires sur la survie de la macrofaune à laquelle fait suite la réponse géochimique et macrobenthique au dépôt vaseux.

Finalement, une synthèse rappelle les acquis majeurs de ce travail et alimente une discussion générale apportant des éléments de compréhension du fonctionnement des peuplements macrobenthiques subtidiaux de l'estuaire de la Seine en relation avec son environnement, ainsi que des perspectives de recherche envisagées à la suite de ce travail (**Chapitre 7**).

CHAPITRE 1

PHYSIOGRAPHIE DE LA BAIE DE SEINE ET DE L'ESTUAIRE

DE LA SEINE

I. LA BAIE DE SEINE

Formant un quadrilatère délimité à l'ouest par la presqu'île du Cotentin, à l'est par les côtes du Pays de Caux et au sud par celles du Calvados, la baie de Seine est une plate-forme d'une surface approximative de 5000 km² dont la profondeur n'excède pas 40 m (Figure I.1). Largement ouverte au nord sur la Manche, mer épicontinentale dont l'hydrodynamisme puissant est dominé par les courants de marée et les houles (Salomon & Breton, 1991), cette baie est soumise à un régime macrotidal.

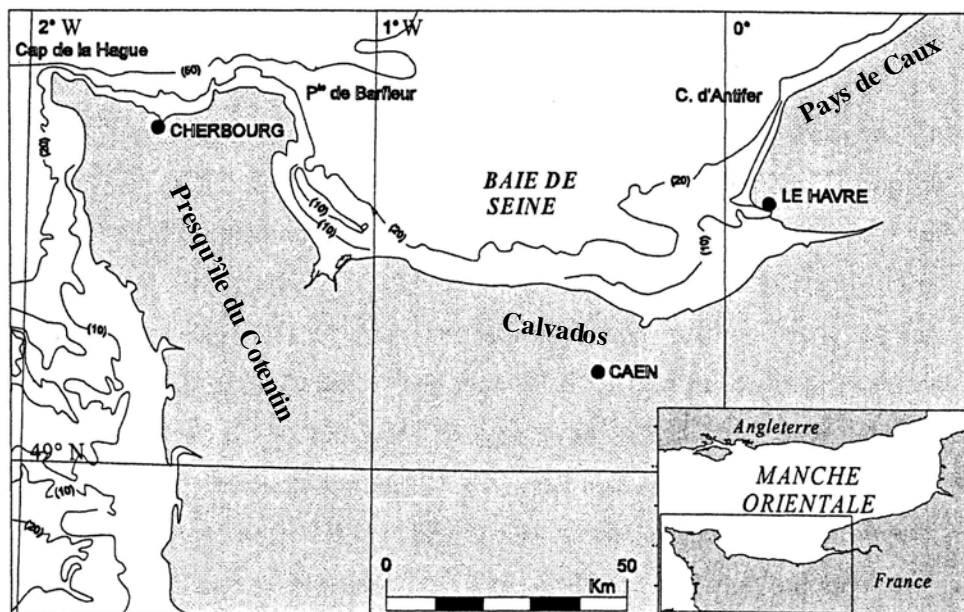


Figure I.1. La baie de Seine et ses alentours.

L'hydrodynamisme de la baie de Seine comprend deux composantes : la circulation instantanée et la circulation résiduelle.

La première est principalement régie par le phénomène de la marée. Les vitesses instantanées décroissent d'ouest en est, de 1,8 à 0,8 m.s⁻¹ dans la partie occidentale de la baie et de 0,8 à 0,5 m.s⁻¹ dans la partie orientale (Chabert d'Hières, 1986). Si la direction des courants apparaît linéaire dans la partie occidentale, elle tend à devenir elliptique à l'est, en raison d'un « dédoublement de la direction du flot » (Salomon, 1985) au large du Havre.

La seconde composante de l'hydrodynamisme de la baie de Seine est induite par trois phénomènes majeurs (Figure I.2) :

(i) **la marée**, qui induit une dérive des masses d'eau de l'ouest vers l'est de la baie, et engendre localement de forts courants (jusqu'à 7 m.s^{-1}) ;

(ii) **les apports d'eau douce** de la Seine, qui engendrent des gradients de salinité, eux-même responsables d'une circulation haline en double-couche. Localisés en surface, les courants d'eau douce sont dirigés vers le nord-ouest de la baie à une vitesse proche de 4 cm.s^{-1} tandis que les eaux marines, circulant à proximité du fond, pénètrent dans l'estuaire à une vitesse voisine de 2 cm.s^{-1} ;

(iii) **les coups de vents**, qui, en baie de Seine, viennent majoritairement des secteurs W-SW (Lesourd, 2000). D'après les simulations réalisées par Le Hir *et al.* (1985), les vitesses induites par le vent sont bien souvent supérieures aux vitesses résiduelles (10 à 30 cm.s^{-1} contre 5 cm.s^{-1}). L'augmentation des vitesses résiduelles par le vent est d'autant plus importante que les profondeurs sont faibles.

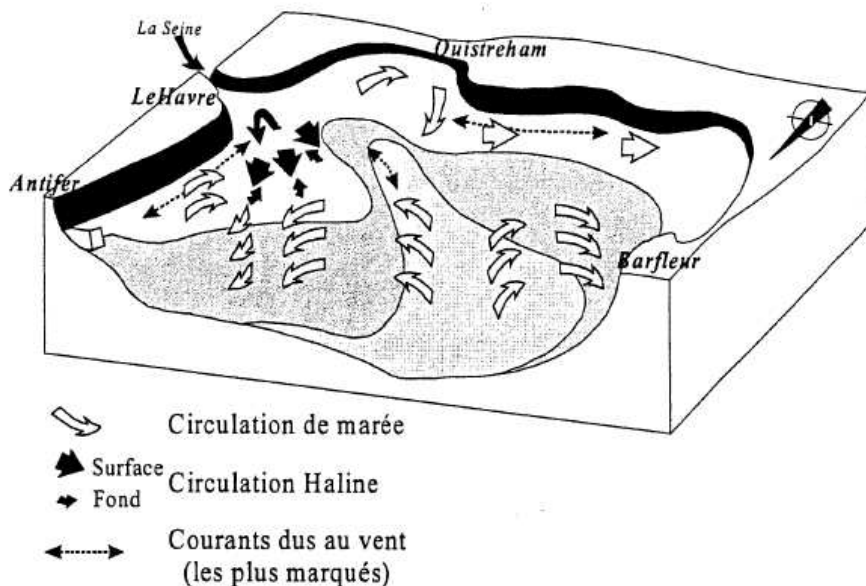


Figure I.2. Schéma de la circulation résiduelle en baie de Seine (d'après Le Hir *et al.*, 1985).

L'hydrodynamisme de la baie de Seine, notamment l'action des houles et celle des courants de marée, modèlent conjointement la répartition des sédiments superficiels, qui suivent un gradient granulodécroissant dirigé du large vers la côte (Larsonneur, 1971 ; Larsonneur *et al.*, 1982 ; Avoine, 1981). Ainsi, les sédiments sablo-graveleux ou graveleux largement distribués dans la partie occidentale et centrale de la baie sont entrecoupés à l'ouest par des bancs sableux tels ceux de Saint Marcouf et du Cardonnet (Figure I.3).

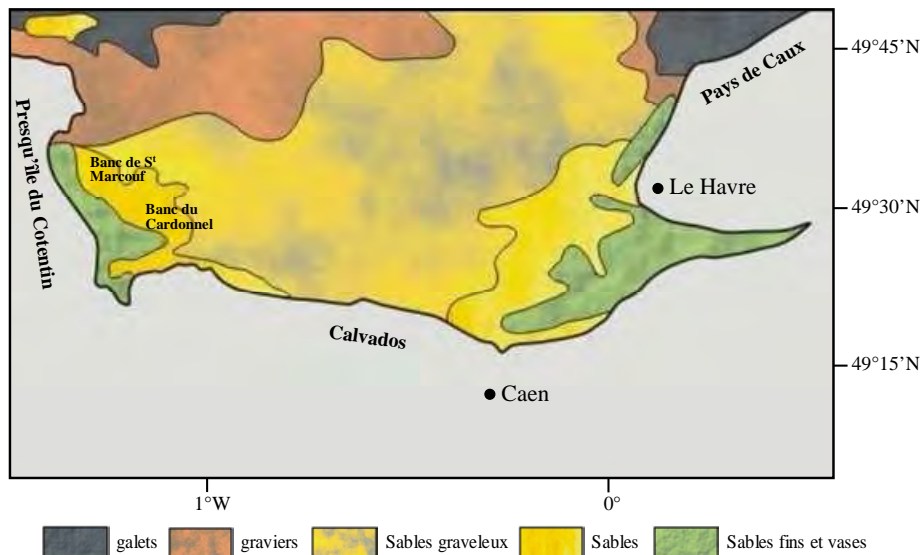


Figure I.3. Carte de répartition des sédiments superficiels de la baie de Seine (d'après Larssonneur, 1971).

Les particules les plus fines (*i.e.* sables fins et pélites) se distribuent dans la frange côtière ainsi qu'aux deux extrémités de la baie. Les pélites, localisées dans les zones à plus faible hydrodynamisme, sont néanmoins peu représentées à l'échelle de la baie de Seine (moins de 5% de sa superficie).

Ces différents types sédimentaires abritent plusieurs unités macrobenthiques (Gentil, 1976 ; Cabioch & Glaçon, 1977 ; Gentil & Cabioch, 1997). Elles peuvent être regroupées en deux ensembles, (i) celui des fonds grossiers (cailloutis plus ou moins graveleux, graviers ensablés,...) localisé principalement dans les zones du large balayées par les courants de marée, et (ii) celui des fonds sableux (sables fins à moyens propres, sables plus ou moins envasés,...) situé à proximité des côtes où l'hydrodynamisme est atténué (Figure I.4).

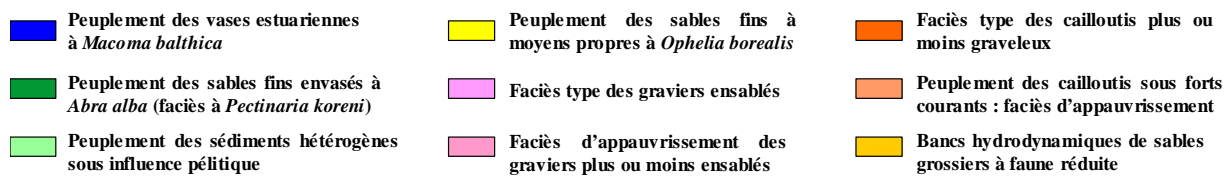
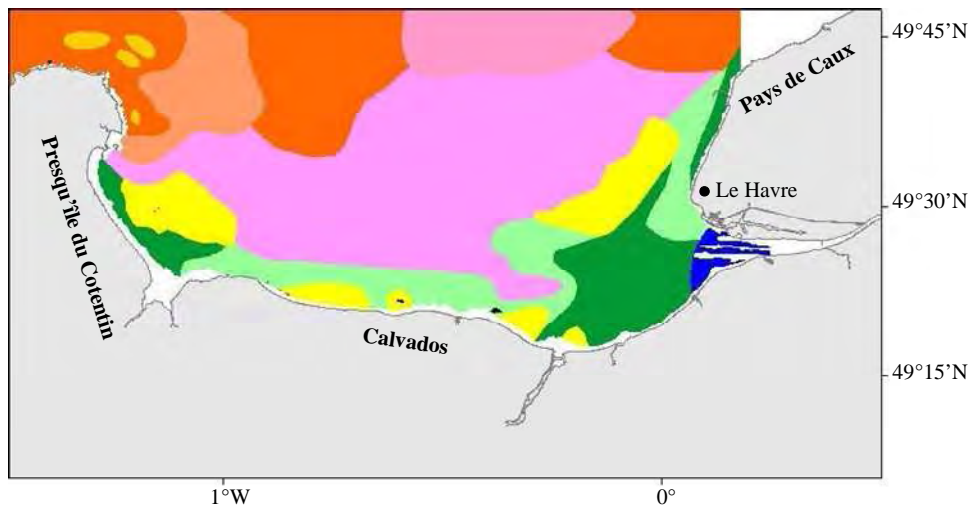


Figure I.4. Carte de distribution des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine (d'après Gentil et Cabioch, 1997).

II. L'ESTUAIRE DE LA SEINE

II.1. GÉOMORPHOLOGIE

II.1.1. Délimitation de la zone d'étude

La zone d'étude de l'estuaire de la Seine, définie dans le cadre du Programme Seine Aval, est comprise entre le barrage de Poses et la baie de Seine orientale, délimitée par la zone du Parfond. Selon la classification de Fairbridge (1980), l'estuaire de la Seine est divisé en trois ensembles (Figure I.5) :

(i) **l'estuaire marin ou bas estuaire** : il fait référence à la zone située à l'aval de Honfleur (pK¹ 365) ;

(ii) **l'estuaire moyen** : il définit une zone de mélange des eaux douces et salées. Si sa limite aval est fixée au pK 365, sa limite amont fluctue autour du pK 323 (Vieux-Port), selon les conditions de marée (*i.e.* cycle semi-diurne, cycle lunaire) et les conditions hydrologiques (*i.e.* crue/étiage) ;

(iii) **l'estuaire fluvial ou haut estuaire** : il définit la zone d'eau douce soumise à la marée dynamique, qui s'étend jusqu'au barrage de Poses (pK 202).

¹ pK : point kilométrique.

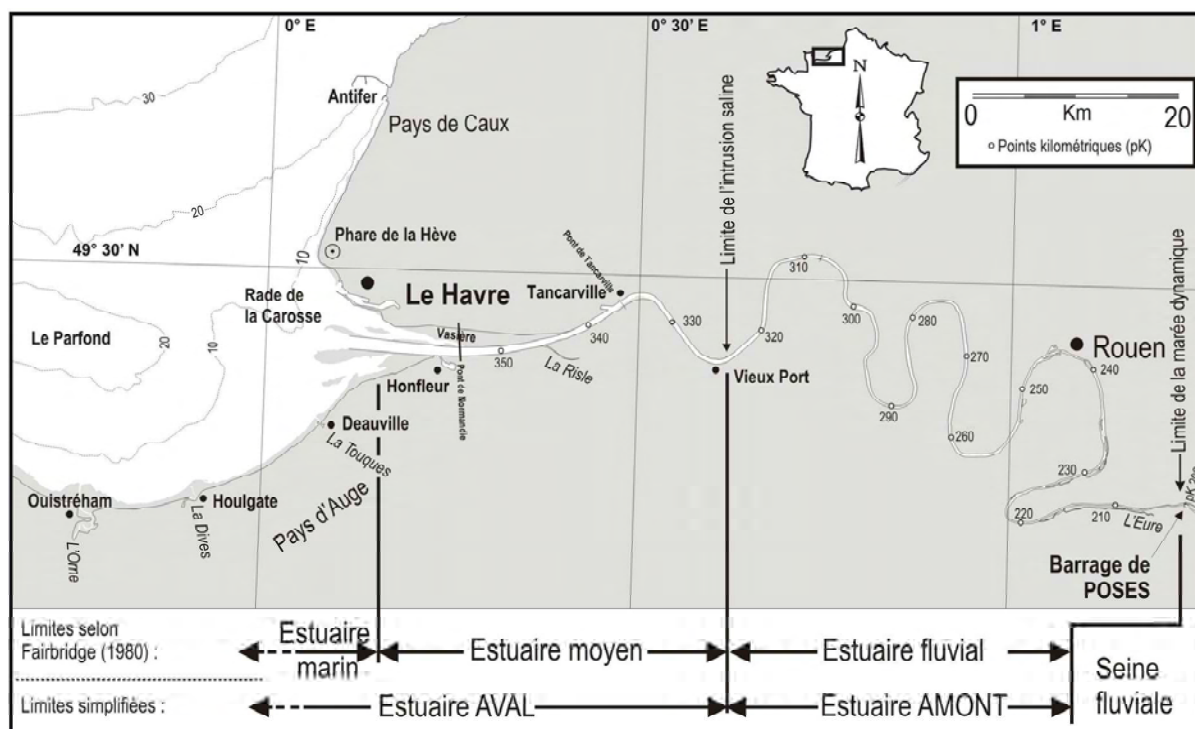


Figure I.5. L'estuaire de la Seine : toponymie et zonation.

Les estuaires marin et moyen définissent l'estuaire aval ou salin, tandis que l'estuaire fluvial fait référence à l'estuaire amont.

Dans le cadre de ce travail de thèse, la zone d'étude est située à l'aval de Honfleur. Afin d'éviter par la suite toute confusion, le terme « estuaire » fera référence à l'embouchure.

II.1.2. Morphologie de l'embouchure

S'ouvrant largement sur la baie de Seine, l'estuaire se présente sous forme d'un entonnoir où trois principaux chenaux (Chenal nord, Chenal de navigation et Chenal sud) sont séparés par des bancs de sables longitudinaux (Gambe d'Amfard, Banc d'Amfard et Banc du Ratier ; Figure I.6). Les chenaux nord et sud, modelés par les courants de flot dominants, sont des chenaux latéraux appelés aussi fosses de flot, et par extension, Fosses Nord et Sud. Le chenal de navigation, matérialisé par les digues submersibles basse Nord et du Ratier, fonctionne, quant à lui, comme un chenal de jusant.

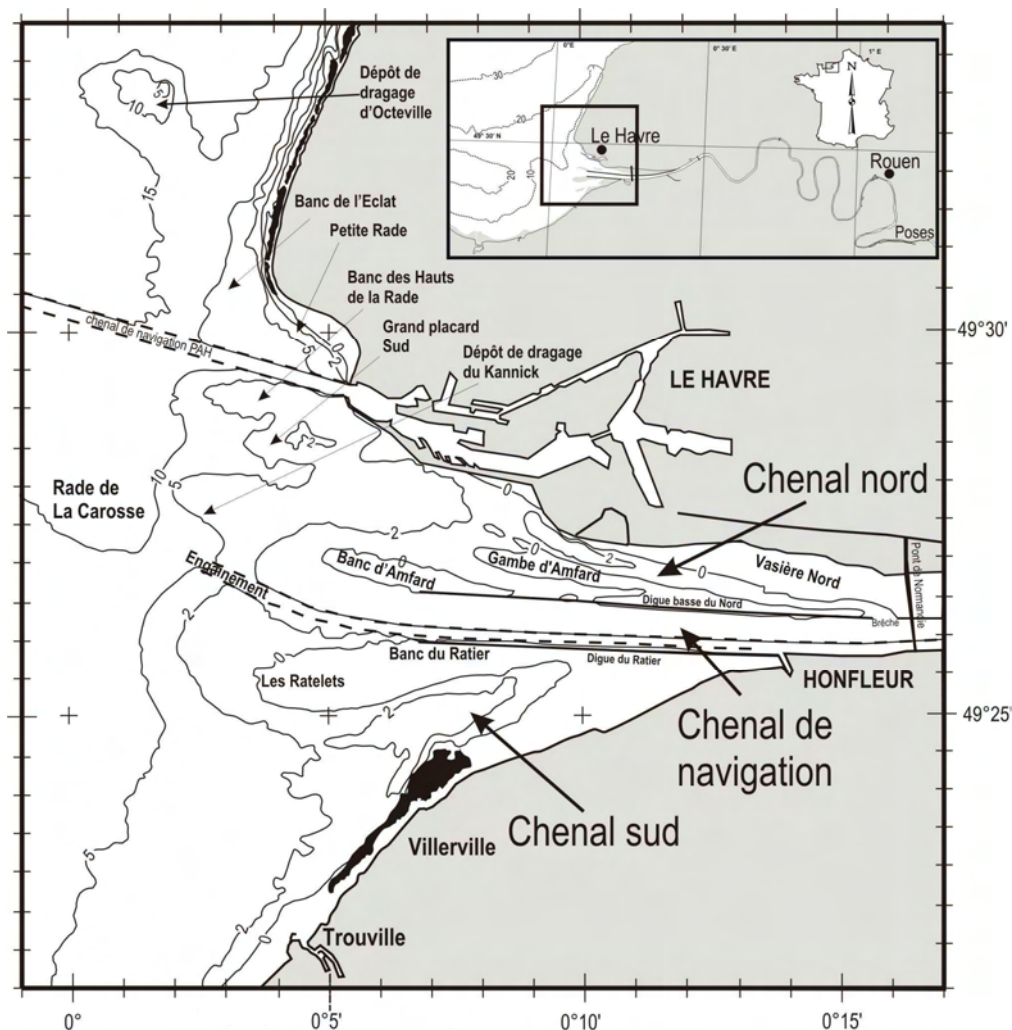


Figure I.6. Toponymie de l’embouchure de la Seine, d’après Lesourd (2000).

Comme le précise Lesourd (2000), la géométrie actuelle de l’estuaire résulte (i) des sédiments qui s’y sont progressivement accumulés et (ii) des travaux d’aménagement qui ont modelé les zones de dépôts.

L’historique des aménagements présenté ici est une synthèse des travaux d’Avoine (1981), Lesourd (2000) et Delsinne (2005). Les premiers grands aménagements de l’estuaire aval ont été entrepris au milieu du XIX^{ème} siècle afin d’améliorer la navigation entre le Port de Rouen et la mer. Dans ce but, des endiguements s’étendant jusqu’à Tancarville et des dragages de fonds inafouillables¹ ont été entrepris (1853-1867). Des travaux de consolidation des digues existantes ont été effectués tandis qu’en aval, le Port du Havre a entrepris la construction du canal de Tancarville (1876-1886 ; Figure I.7-A).

Si la fin du XIX^{ème} siècle est marquée par des hésitations quant aux orientations à suivre pour améliorer la navigation dans l’estuaire, les travaux d’aménagement se sont par la suite intensifiés et déplacés vers l’aval. Les digues insubmersibles nord et sud ont été prolongées jusqu’à

¹ Inafouillable : que l’eau ne peut creuser.

l'amont de Honfleur (1895-1920 ; Figure I.7-B). Le chenalisation de l'embouchure s'est poursuivie avec la construction de deux nouvelles digues : la digue du Ratier et la digue basse Nord. Toutes deux submersibles, elles forment depuis 1960 l'actuel chenal de navigation. La digue insubmersible nord a, quant à elle, été prolongée vers l'aval (1965-1969), permettant au Port du Havre de gagner de l'espace sur les zones intertidales.

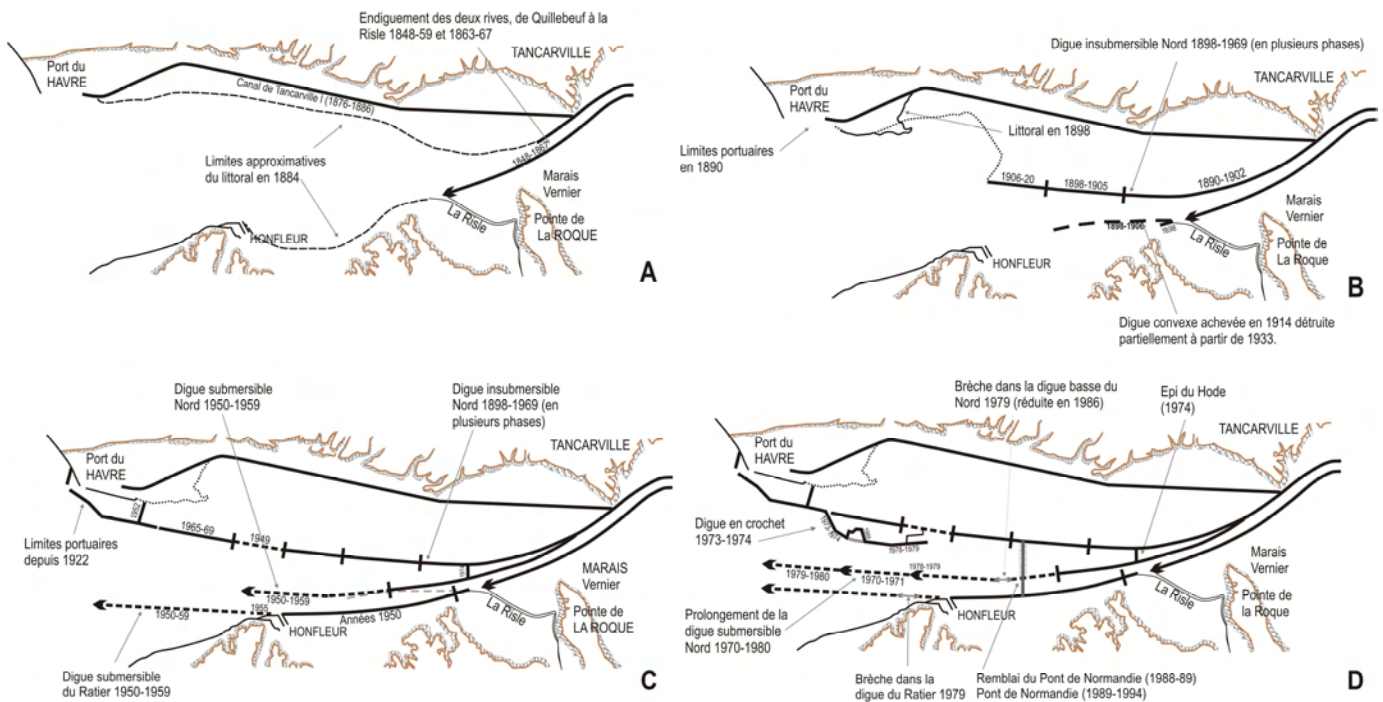


Figure I.7. Historique des aménagements successifs dans l'embouchure de la Seine. A : fin du XIX^{ème} siècle ; B : de 1900 à 1920 ; C : de 1920 à 1970 ; D : à partir de 1970 (*in* Lesourd, 2000).

Dans les années 70 (Figure I.7-D), les travaux ont essentiellement lieu dans l'estuaire aval. La digue basse du Nord submersible a été prolongée jusqu'au musoir de la digue du Ratier et le Port Autonome du Havre a érigé deux épis : celui dit « digue en crochet » puis l'épi du Hode. Ce dernier a provoqué le comblement de la fosse nord, amenant les autorités portuaires à y réaliser une brèche (1 km) pour y faciliter le passage du flot et amoindrir le colmatage du chenal. Une seconde brèche a été ouverte (1979), cette fois-ci dans la digue du Ratier, dans le but de limiter le comblement du chenal sud dans sa partie amont. En 1988-1989, le remblai du Pont de Normandie a largement empiété sur la « grande vasière », la scindant en deux zones.

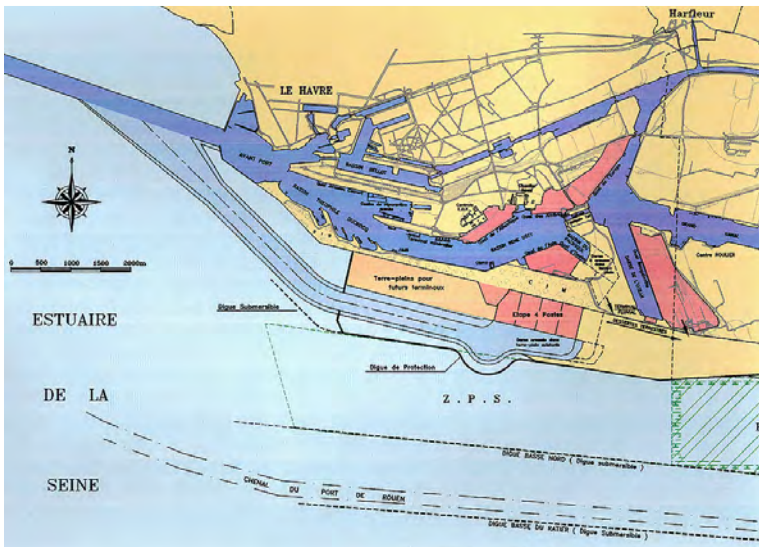


Figure I.8. Plan d'extension du Port du Havre dans le cadre du Projet Port 2000 (source : <http://www.havre-port.net/pahweb.html>).

De nouvelles digues (d'enclotûre et de protection extérieure) et un nouveau chenal d'accès, connecté au chenal de navigation déjà en place, ont alors été créés.

Pendant dix ans, aucun grand aménagement n'a été réalisé dans l'estuaire mais face aux enjeux économiques actuels engendrés par le commerce maritime international, le projet « Port 2000 », considéré alors comme projet national d'intérêt public majeur, a débuté en septembre 2001. Il visait à augmenter la surface du port du Havre en y ajoutant un nouveau bassin en eau profonde dans sa zone sud (Figure I.8).

II.1.3. Conséquences des aménagements sur la morphologie de l'estuaire aval

Les travaux d'aménagements ont profondément modifié les caractéristiques morphosédimentaires de l'estuaire (Avoine, 1981; Lesourd, 2000) et sont à l'origine :

(i) du **cloisonnement physique de l'embouchure** : la construction et l'extension des digues submersibles nord et sud jusqu'à la hauteur du Port du Havre ont partitionné l'embouchure de l'estuaire en trois zones : (i) le chenal nord, (ii) le chenal central de navigation, et (iii) le chenal sud ;

(ii) de la **réduction du volume de l'estuaire** : les endiguements ont restreint la section de l'estuaire. Le volume oscillant¹ a diminué de 75% (870.10^6 m^3 en 1834 contre 220.10^6 m^3 en 1980) ;

(iii) de la **réduction des vasières intertidales** : à l'époque de l'estuaire sauvage, les vasières intertidales s'étendaient sur 130 km^2 (1834). Leur superficie, qui a été considérablement réduite par les aménagements, représentait moins de 30 km^2 en 2000 (Dauvin & Desroy, 2005) ;

(iv) des **modifications bathymétriques** : l'évolution générale de l'embouchure est surtout caractérisée par l'élévation des fonds et l'avancée vers la mer des bancs de l'embouchure par progradation. Les relevés bathymétriques établis par le PAH² illustrent le colmatage de l'estuaire et le réajustement des masses sédimentaires déposées (Figure I.9).

¹ Le volume oscillant représente la quantité d'eau entrant dans l'estuaire au cours du flot.

² PAH : Port Autonome du Havre

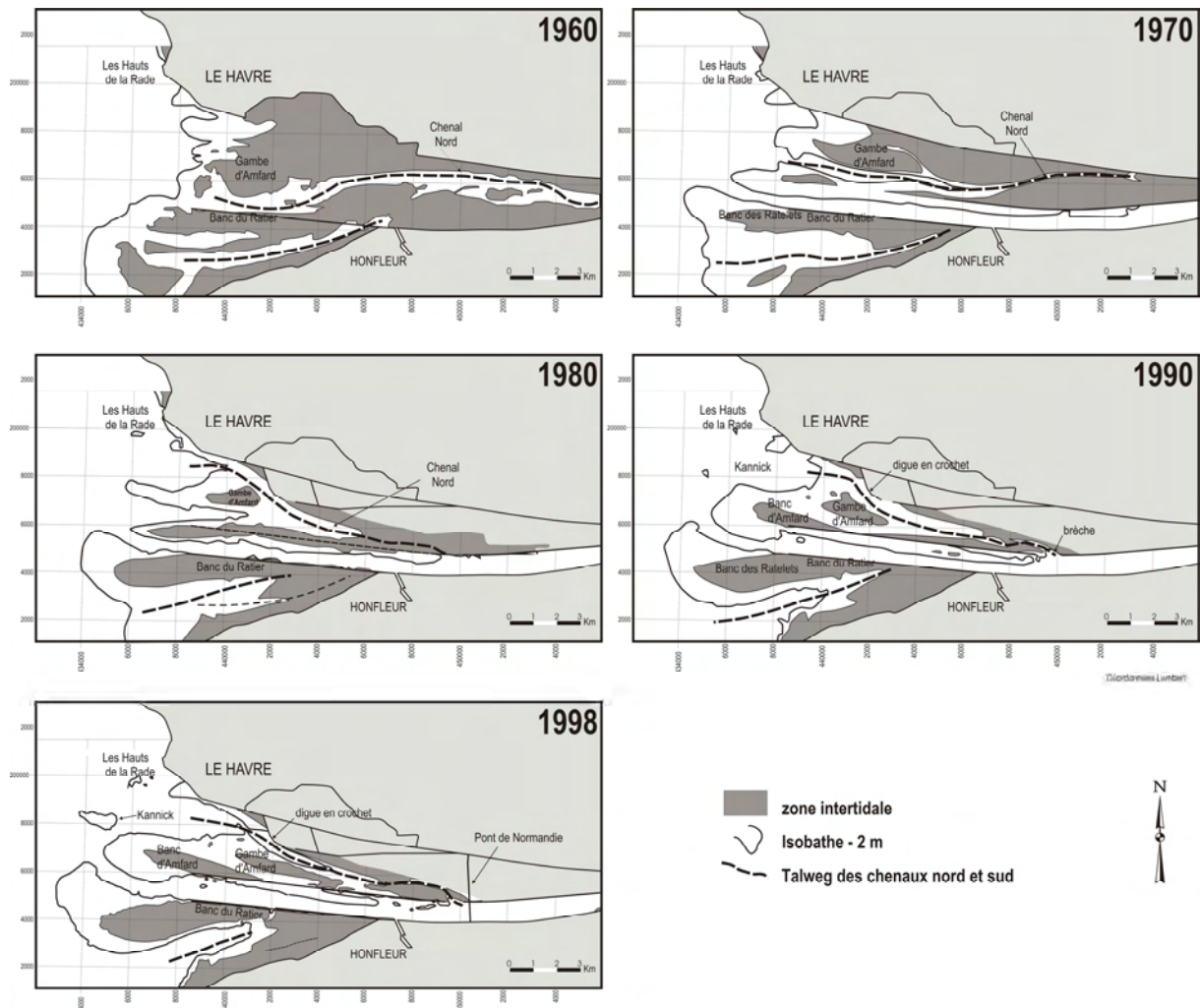


Figure I.9. Cartes bathymétriques retraçant l'évolution des isobathes 0 et -2 m et des talwegs¹ des chenaux nord et sud entre 1960 et 1998 (données : PAR²).

Dans la partie nord de l'embouchure, le comblement naturel est accentué par l'exhaussement des fonds sur le site du Kannick, zone de clapage des dragages du chenal de navigation du port de Rouen³. En aval, le Banc d'Amfard appuyé sur la digue basse du Nord a migré vers le nord-ouest alors que la Gambe d'Amfard s'est effilée et déplacée vers le sud. Dans la partie sud de l'embouchure, le Banc des Ratelets prograde vers le sud-ouest tandis que le chenal sud se comble et qu'un nouveau chenal se creuse au nord du précédent.

D'autres secteurs de l'embouchure sont au contraire en forte érosion, d'une part le chenal de navigation dragué régulièrement par les services portuaires, et d'autre part le chenal nord à proximité de la brèche où l'érosion a atteint 4 m entre 1970 et 1990 (Lesueur & Lesourd, 1999).

¹ Talweg : lieu géométrique du point le plus bas de chaque section d'une vallée.

² PAR : Port Autonome de Rouen

³ L'essentiel des matériaux dragués dans la zone estuaire sont rejetés dans la zone du Kannick depuis 1974. Ce secteur a reçu près de 90 millions de m³ de sédiments et s'est exhaussé de plus de 12 m en près de trente ans. Actuellement, le Kannick a pratiquement rejoint, en vis-à-vis, le banc d'Amfard à la cote -2 m (Delsinne, 2005). Lesueur & Lesourd (1999) précisent que la sédimentation y a été de l'ordre de 9 m entre 1970 et 1990, et de 2 m entre 1990 et 1995. Les dépôts annuels y sont de l'ordre de 3,5 millions de m³ (Delsinne, com. pers.).

II.2. HYDROLOGIE ET HYDRODYNAMISME

II.2.1. Caractéristiques de la marée et des courants associés

Situé dans un système macrotidal semi-diurne, l'estuaire de la Seine est caractérisé par marnage pouvant atteindre 8 m au Havre en période de vives-eaux. En raison de la faible profondeur de la baie, l'onde de marée est déformée induisant des courants de flot plus intenses que ceux du jusant (Lesourd, 2000).

II.2.2. Les débits fluviaux

Caractérisé par un régime pluvial océanique modéré, le bassin versant de la Seine est soumis à des périodes hivernales de type continental froid et sec. Durant la dernière décennie (1995-2005), les débits moyens annuels ont fluctué entre $335 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (1996) et $903 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (2001). Leur augmentation croissante jusqu'à 2001, de même que leur brusque diminution à partir de cette dernière année sont flagrantes (Figure I.10). Depuis 2002, les faibles débits annuels illustrent les années sèches.



Figure I.10. Débits moyens annuels de la Seine au barrage de Poses, calculés entre 1995 et 2005 (données : SNS).

Les variations des débits fluviaux au cours de l'année sont à l'origine de deux périodes distinctes de régime : le régime d'étiage lorsque les débits sont faibles, et le régime de crue, lorsqu'ils sont plus élevés (Figure I.11).

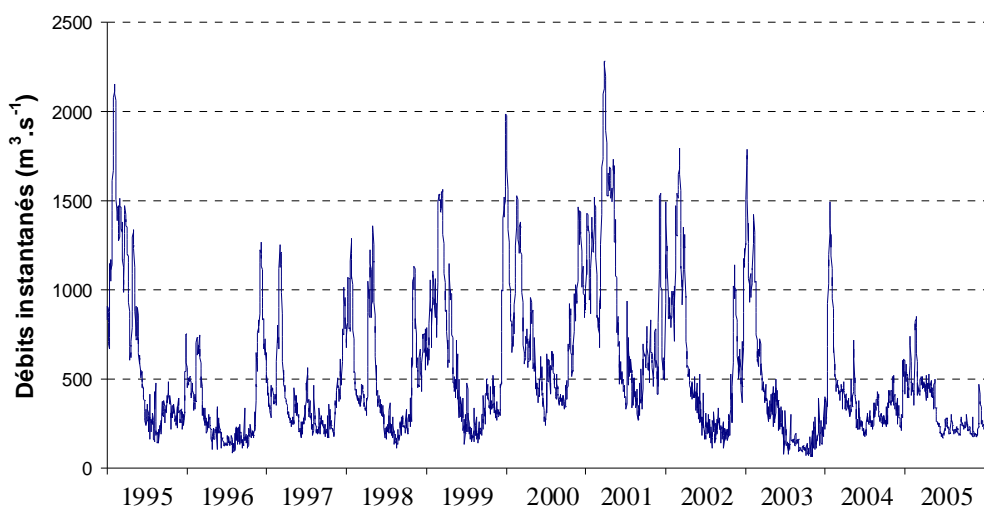


Figure I.11. Débits instantanés de la Seine enregistrés au barrage de Poses entre 1995 et 2005 (sources : SNS).

Les débits liquides instantanés extrêmes enregistrés depuis 1995 sont de $60 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour l'étiage en octobre 2003 et $2280 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour la crue en mars 2001. Le régime fluvial de la Seine peut être ponctué d'épisodes de très forts débits qui **ne sont plus d'occurrence saisonnière mais évènementielle**, apparaissant après des épisodes pluvieux intenses, soutenus sur plusieurs semaines ou de très courte durée (Garnaud, 2003).

Les débits solides (correspondant aux matières en suspension, ou MES) sont évalués entre 600 000 et 700 000 tonnes par an (Lesourd, 2000). Ils évoluent de concert avec les débits liquides sans qu'il y ait toutefois une véritable proportionnalité entre ces deux paramètres (Dupont *et al.*, 2001).

Le bouchon vaseux, caractérisé par une turbidité supérieure à $500 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, est un lieu important de stockage de matériel [entre 20 000 et 400 000 tonnes selon Avoine (1981)]. Sa position oscille selon les courants de marée (pK 360 à basse mer et 20 km plus amont à pleine mer) et les saisons. En période de crue, il est repoussé vers l'aval, voire expulsé lors des plus fortes crues, alors qu'en période d'étiage, les « excursions » tidales du bouchon vaseux restent cantonnées dans le chenal de navigation (Dupont *et al.*, 2001). Le développement du bouchon vaseux est favorisé par les courants de marée qui provoquent la remise en suspension des particules fines (Avoine, 1994 ; Dupont *et al.*, 1996). *A contrario*, les périodes de calme (étales de marée, mortes-eaux) sont propices à la décantation des particules fines, participant ainsi à l'établissement de vasières subtidales.

II.2.3. La salinité et l'intrusion saline

Un gradient longitudinal de salinité caractérise l'estuaire de la Seine (Avoine, 1981) et le front de salinité ($S = 0,5$) varie selon les coefficients de marée et l'intensité des débits du fleuve (Figure I.12).

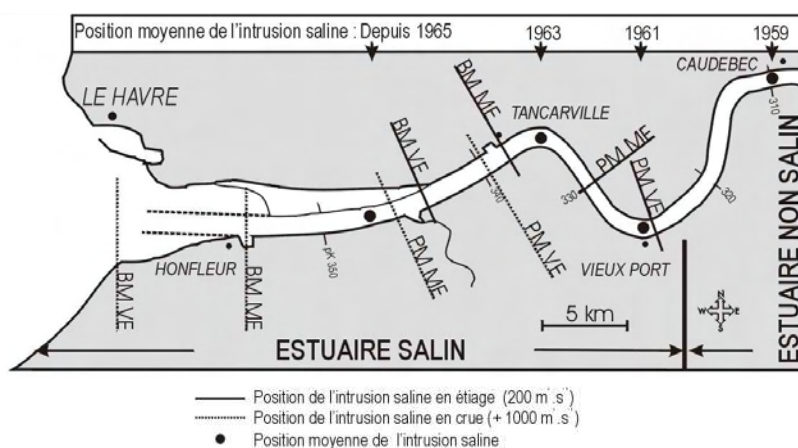


Figure I.12. Limites du front de salinité (0,5) selon différentes conditions de coefficients de marée et de débits fluviaux (d'après les données du SAUM in Avoine, 1981). BM = Basse Mer ; PM = Pleine Mer ; VE = Vives Eaux ; ME = Mortes Eaux.

La position moyenne de l'intrusion saline s'est déplacée d'une quarantaine de km vers l'aval entre 1955 et la fin des années 1960 (Lesourd, 2000 ; Figure I.12), en raison de la canalisation de la Seine à son embouchure qui a induit une augmentation de l'effet de chasse¹ et une réduction du volume oscillant.

II.2.4. Agitation : vent, houle et clapot

Les vents prédominants en baie de Seine orientale sont de secteurs N et NE, leur vitesse moyenne variant de 2,5 à 6 m.s⁻¹ (Garnaud, 2003). En revanche, lors de tempête ou de « coup de vent », ils soufflent principalement de secteur W-SW et peuvent atteindre 17 m.s⁻¹.

Si la baie de Seine est abritée des longues houles océaniques, elle est soumise à des houles de secteur NW et NE dont l'amplitude est de l'ordre de 1,5 m, avec des périodes de 4 à 5 s. Les houles de tempête sont, quant à elles, de secteurs W à SW.

L'intensité de l'agitation, particulièrement lorsqu'elle est de secteur W, va jouer un rôle notable dans la distribution des sédiments fins. A proximité de l'embouchure, les faibles fonds vont subir de fortes contraintes de cisaillement susceptibles de remettre en suspension les sédiments fins (sables et vases). Ces derniers seront alors redistribués par les courants de marée et les houles associées (Garnaud, 2003 ; Delsinne, 2005).

II.3. LES SEDIMENTS DE L'EMBOUCHURE DE LA SEINE

II.3.1. La distribution spatiale des faciès sédimentaires à l'embouchure

Localisés dans des zones de dépression au début du XX^{ème} siècle, les sédiments fins recouvrent progressivement les fonds grossiers (Avoine, 1981). Une carte synthétique réalisée par

¹ L'effet de chasse est provoqué par le forçage de l'écoulement des eaux fluviales entre les digues.

Lesourd (2000) met en évidence un envasement prononcé, même si la variété de sédiments superficiels persiste (Figure I.13). Les faciès les plus grossiers sont situés le long du Pays de Caux et à l'ouest du Havre. Les sables fins et moyens occupent les fonds subtidaux peu profonds des côtes du Calvados tandis qu'à l'embouchure, ils sont surtout représentés sous forme de bancs (banc et Gambe d'Amfard dans la zone nord, bancs du Ratier et des Ratelets dans la zone sud). Soumis à des clapages récurrents, les fonds du Kannick sont aussi de nature sableuse. Les faciès des sables vaseux, correspondant le plus souvent à des placages temporaires de vase sur du sable, occupent surtout les zones à proximité des Ratelets et de la Rade de la Carosse ainsi qu'au large des côtes du Calvados. Les vases et vases sableuses forment quant à elles une ceinture s'étirant du chenal sud vers la Rade de la Carosse. Elles dominent aussi les fonds de la fosse nord et l'embouchure du chenal de navigation.

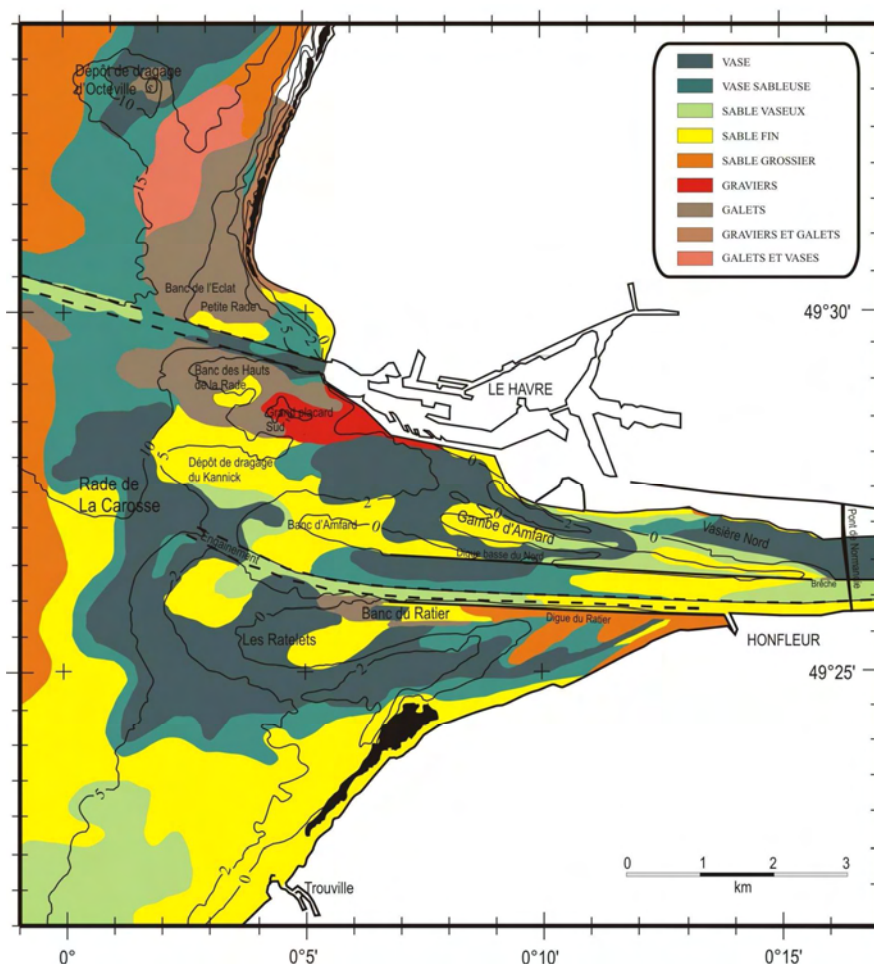


Figure I.13. Répartition des faciès sédimentaires à l'embouchure de la Seine en 1996, issus des échantillonnages menés entre 1993 et 1996 (in Lesourd, 2000 ; Lesueur & Lesourd, 1999).

II.3.2. Les fluctuations saisonnières de la couverture sédimentaire et la variabilité de l'envasement à l'embouchure

La couverture sédimentaire à l'embouchure présente de fortes variations temporelles en réponse aux fluctuations des conditions saisonnières et du régime hydrologique de la Seine (Lesourd, 2000 ; Lesueur & Lesourd, 1999). Selon Lesourd (2000) et Garnaud (2003), les vasières

subtidales sont temporaires et leur étendue et localisation extrêmement fluctuantes suivant des pas de temps variables. Ces auteurs ont en outre mis en évidence le rôle dominant des débits fluviaux dans les processus de sédimentation fine et le fonctionnement des envasements subtidaux. Ils se déroulent selon **deux phases successives** : d'abord un processus d'expulsion importante des sédiments fins en période de crue, puis une redistribution des sédiments gouvernée par les courants de marée et la houle, au cours d'une deuxième phase plus longue (périodes de post-crue et d'étiage).

En période de crue (Figure I.14), l'augmentation des débits fluviaux se traduit par une mobilisation importante des dépôts¹. Le bouchon vaseux, ainsi que la crème de vase ou vapie² accumulée pendant l'étiage dans le chenal de navigation et dans la zone nord, sont expulsés vers l'aval (Dupont *et al.*, 2001). La conséquence directe des hauts débits est le **dépôt de vase molle peu consolidée en domaine subtidal**. L'envasement reste toutefois circonscrit à la zone de l'engainement et son prolongement ainsi qu'aux bordures des bancs [Amfard et les Ratelets (Garnaud *et al.*, 2002)].

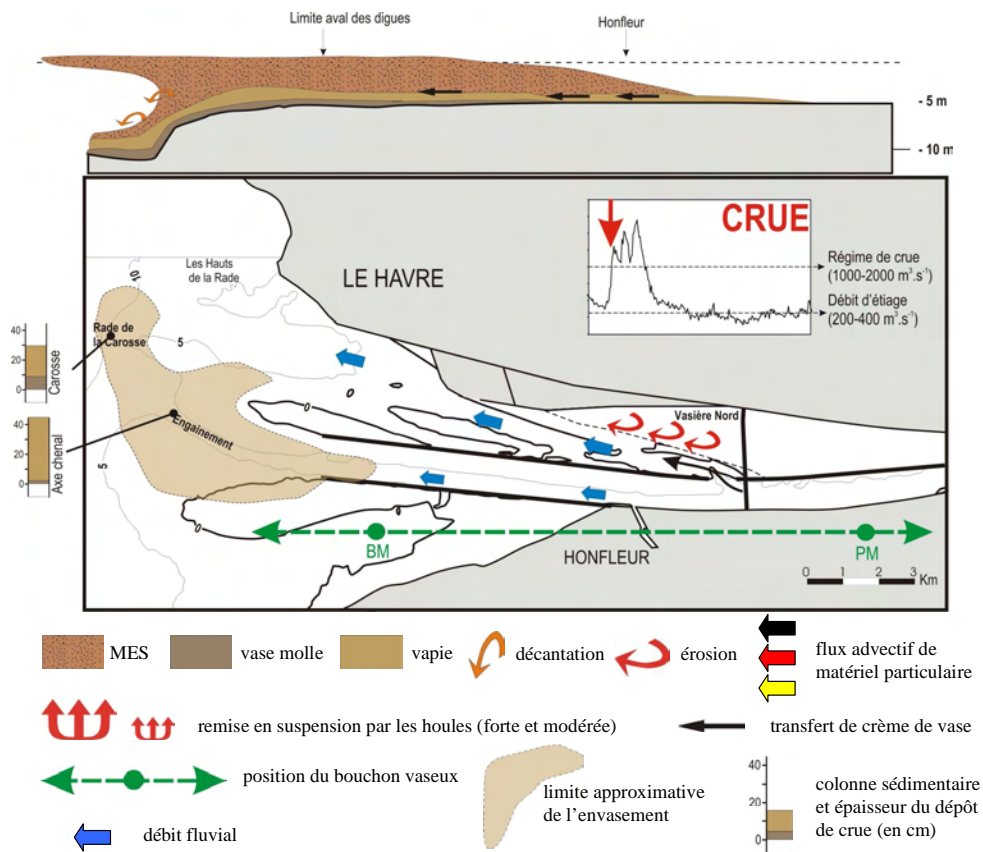


Figure I.14. Mécanisme de l'envasement et distribution des dépôts de particules fines dans l'embouchure de l'estuaire de la Seine **en période de crue** (Lesourd, 2000).

¹ La longueur de l'étiage précédant la crue conditionne la quantité de matériel exporté à l'aval, en raison de la constitution d'un stock de particules fines en amont. Les dépôts de crue sont quantitativement différents selon qu'il s'agisse de la première crue hivernale ou d'un pic de crue consécutif.

² Vapie : matériel composé de vase très fluide associée à des sablons qui se dépose temporairement dans les fonds des chenaux de l'embouchure de la Seine.

En période de post-crue (Figure I.15), les débits sont moins importants provoquant la remontée du bouchon vaseux vers l'amont (Dupont *et al.*, 2001). Les courants de marée vont **remobiliser ces sédiments fins non consolidés** [vase molle et vapie (Lesourd, 2000)] qui vont se redistribuer dans l'estuaire aval (chenal nord, bordures des bancs des Ratelets et d'Amfard, rade de la Carosse). Correspondant à des apports différés de particules fines, ces dépôts se présentent sous forme de **placages temporaires de vase**.

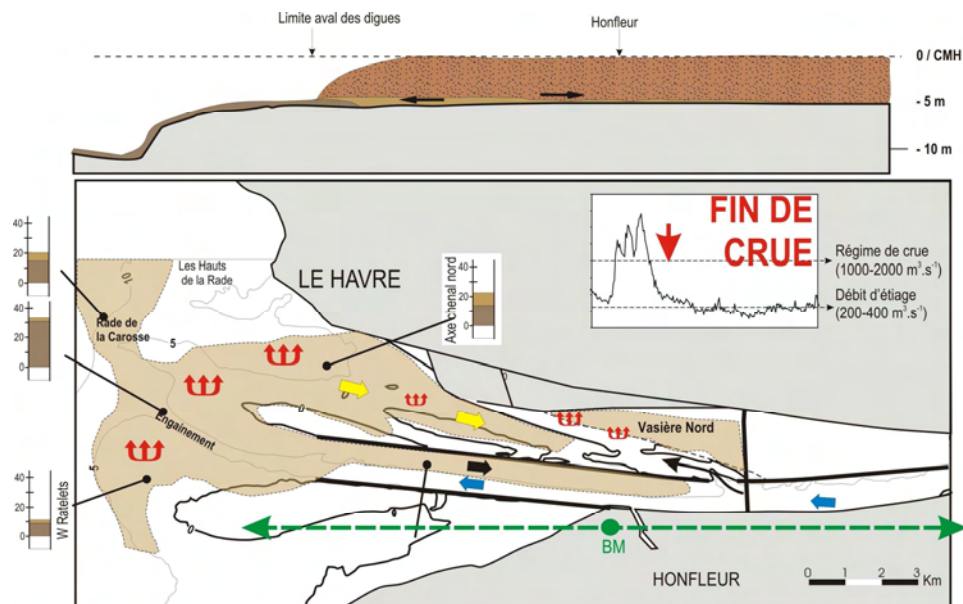


Figure I.15. Mécanisme de l'envasement et distribution des dépôts de particules fines dans l'embouchure de l'estuaire de la Seine en période de fin de crue (Lesourd, 2000).

En période d'étiage (Figure I.16), les apports de MES et de crème de vase sont très ponctuels, le bouchon vaseux situé plus en amont exportant moins de matériel (Dupont *et al.*, 2001). Les **zones d'envasement dans l'embouchure sont plus réduites** et correspondent à des **zones d'abri ou de dépôt permanent**. Ces dépôts résiduels peuvent mesurer plusieurs centimètres d'épaisseur et ne sont plus remobilisables par les courants de marée (par exemple, la rade de la Carosse).

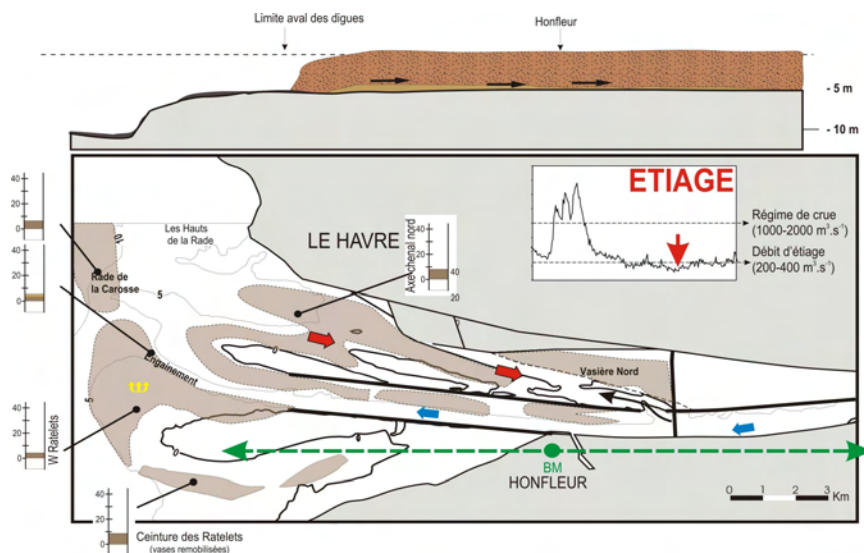


Figure I.16. Mécanisme de l'envasement et distribution des dépôts de particules fines dans l'embouchure de l'estuaire de la Seine en période d'étiage (Lesourd, 2000).

Les zones d'envasement à l'embouchure sont très fluctuantes et les mécanismes mis en œuvre suite aux dépôts de particules fines sont nombreux et complexes mais aussi différents selon le secteur géographique considéré [voir Lesourd (2000) et Lesourd *et al.* (2003)].

II.4. LES PEUPELEMENTS MACROBENTHIQUES SUBTIDAU

A l'échelle d'espace qui nous intéresse (*i.e.* l'embouchure), deux types de peuplements subtidaux ont été identifiés depuis les travaux de Cabioch et Gentil (1975), Proniewski et Elkaïm (1980) et Gentil *et al.* (1986) :

(i) **la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* – *Pectinaria koreni***, qui occupe la zone aval de l'embouchure ainsi que l'entrée des fosses nord et sud. Il est composé de quatre assemblages définis par Thiébaud *et al.* (1997 ; Figure I.17) dont le plus riche est celui à *P. koreni* (>100 espèces). Il est caractérisé par les Annélides Polychètes *P. koreni*, *Owenia fusiformis*, *Nephtys hombergii*, les Mollusques Bivalves *A. alba* et *Mysella bidentata*, et les Echinodermes *Amphiura brachiata* et *Echinocardium cordatum*. Les trois autres assemblages (Figure I.17) sont appauvris en espèces, notamment celui à *Donax vittatus* - *Spio martinensis* localisé sur des sables fins propres. Sous son faciès-type, le peuplement à *A. alba* - *P. koreni* peut présenter de très fortes abondances, jusqu'à 60 000 ind.m⁻² dans la partie la plus externe de l'estuaire en période de recrutement (3 000 ind.m⁻² en période hivernale). Abondances et biomasses se distribuent toutefois de façon très hétérogène dans l'espace autour de trois noyaux permanents, localisés le long des côtes du Pays de Caux, entre Cabourg et Deauville, et au large de l'embouchure de la Seine (Thiébaud *et al.*, 1997). Si ce peuplement est relativement stable dans l'espace et le temps à l'échelle de la décennie 1986-2001 (Thiébaud *et al.*, 1997; Barnay, 2003), il se caractérise, à plus petite échelle par une variabilité temporelle marquée (saisonnière liée au recrutement) et une hétérogénéité spatiale

prononcée, liée probablement à l'environnement estuarien intrinsèquement variable (Thiébaud *et al.*, 1997 ; Ghertsos *et al.*, 2001) ;

(ii) **la communauté des vases estuariennes à *Macoma balthica***, qui occupe la zone située plus en amont (Figure I.17), dans le secteur du chenal de navigation et des fosses nord et sud. Il est caractérisé par les Mollusques Bivalves *Cerastoderma edule* et *M. balthica*, et les Annélides Polychètes *N. hombergii* et *Hediste (Nereis) diversicolor*. Les indices biologiques y sont beaucoup moins élevés que dans la zone aval, le nombre d'espèces, les abondances et les biomasses recensées y étant inférieurs respectivement à 15 espèces, 200 ind.m⁻² et 1 g PSLC.m⁻². Dauvin *et al.* (2002) précisent en outre que les substrats peu stables dans la fosse nord ainsi que les courants élevés et les dragages d'entretien réguliers du chenal de navigation engendrent des conditions peu favorables à la colonisation des larves et au maintien de la macrofaune dans ces deux zones de l'embouchure (*i.e.* fosse nord et chenal de navigation).

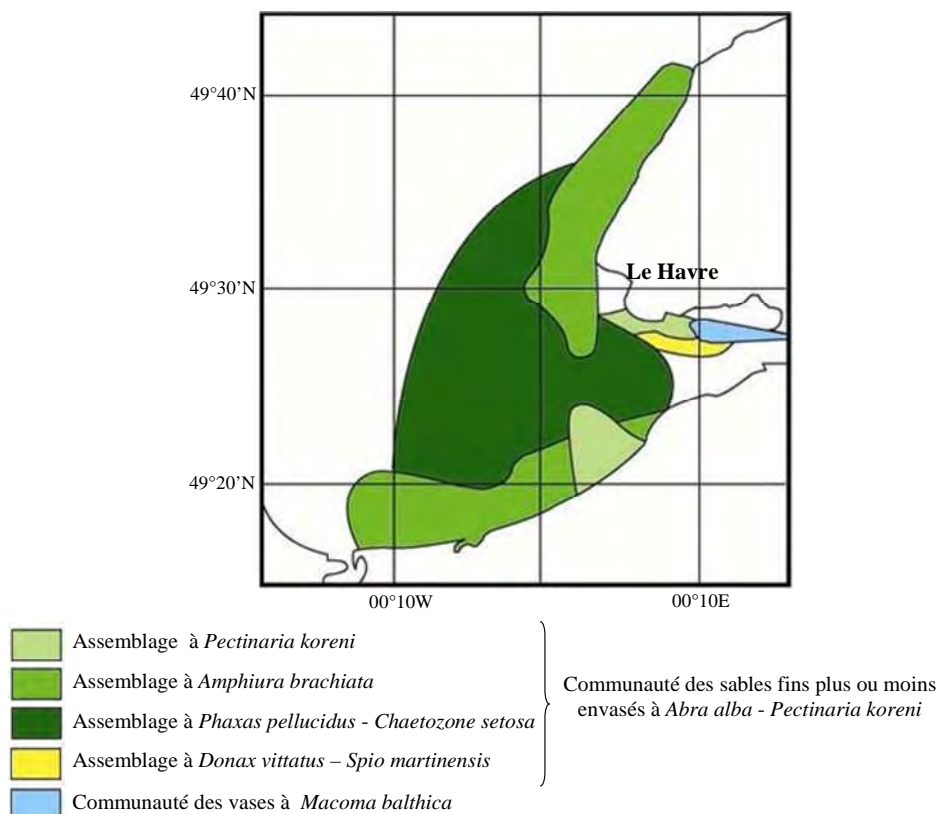


Figure I.17. Cartographie de la répartition des peuplements macrobenthiques subtidiaux à l'embouchure de la Seine (Dauvin *et al.*, 2002).

Ces deux peuplements s'organisent selon un **gradient d'appauvrissement** lié à leur pénétration dans l'estuaire (Proniewski & Elkaïm, 1980 ; Desprez, 1981 ; Mouny, 1998). Ils sont plus ou moins imbriqués, Elkaïm et Proniewski (1982) suggérant un recouvrement des différentes niches écologiques (caractérisant le benthos de la Seine). Ce recouvrement est plus ou moins accentué selon les conditions édaphiques : les peuplements forment un **continuum estival** tandis qu'ils **se différencient nettement en période hivernale**, reflétant l'action limitante des facteurs abiotiques.

CHAPITRE 2

SUIVI DES PEUPEMENTS BENTHIQUES À L'ECHELLE

PLURI-ANNUELLE

L'objectif de cette étude est de déterminer la variabilité temporelle de la distribution des peuplements benthiques **au regard des variations sédimentaires de l'environnement à l'échelle pluri-annuelle**. Contemporaine du début des travaux d'extension du port du Havre (entamés en 2002), cette étude a volontairement ciblé le secteur nord de l'embouchure, les travaux et les nouveaux aménagements portuaires ayant de potentielles incidences sur la couverture sédimentaire et l'organisation des peuplements macrobenthiques.

Cette première phase de travail repose sur l'état initial dressé en 2000 par Duhamel (2001) et deux échantillonnages menés à un an d'intervalle (2002 et 2003). Elle a permis (i) d'analyser la structure et l'organisation des peuplements macrobenthiques, (ii) de caractériser ces peuplements en rapport avec les variations annuelles des paramètres sédimentaires et (iii) de faire apparaître des sites ou des zones sensibles aux modifications de l'habitat.

I. MATERIEL ET METHODES

I.1. ECHANTILLONNAGE

Avec pour objectif d'établir une cartographie bio-sédimentaire de l'estuaire de la Seine, préalablement à la réalisation des travaux d'extension du port du Havre dans le cadre du projet Port 2000, une étude sollicitée par le Port Autonome du Havre (PAH) a été effectuée par la Cellule de Suivi du Littoral Haut-Normand en septembre 2000. La définition du plan d'échantillonnage a été l'objet d'une concertation entre les différents partenaires et utilisateurs concernés (PAR¹, PAH, RNES², DIREN³, CLPM-LH⁴; Duhamel, 2001). Sur la base de 54 stations quadrillant l'embouchure de la Seine, l'état initial du système a été défini.

Deux autres études ont été menées en septembre 2002 et 2003 afin de juger de la variabilité inter-annuelle des assemblages macrobenthiques de l'estuaire de la Seine depuis 2000⁵. Cet objectif ne pouvant en aucune mesure s'affranchir de l'influence des travaux d'extension du port et des

¹ PAR : Port Autonome de Rouen

² RNES : Réserve Naturelle de l'Estuaire de Seine

³ DIREN : Direction Régionale de l'ENvironnement

⁴ CLPM-LH : Comité Local des Pêches Maritimes – Le Havre

⁵ Les données se référant à l'année 2000 sont issues de l'étude menée par Duhamel (2001).

nouveaux aménagements, la grille d'échantillonnage préalablement établie a été volontairement réduite par les services portuaires et la zone située à proximité des infrastructures du port du Havre, particulièrement ciblée. Ce sont ainsi respectivement 15 et 14 stations qui ont été échantillonnées en septembre 2002 et 2003, une station étant restée inaccessible lors de la campagne réalisée en 2003, en raison du faible coefficient de marée (46).

Les objectifs de l'étude étant la caractérisation de la dynamique des assemblages macrobenthiques entre 2000 et 2003, seules les 14 stations communes aux trois années d'échantillonnage ont été prises en compte (Figure II.1).

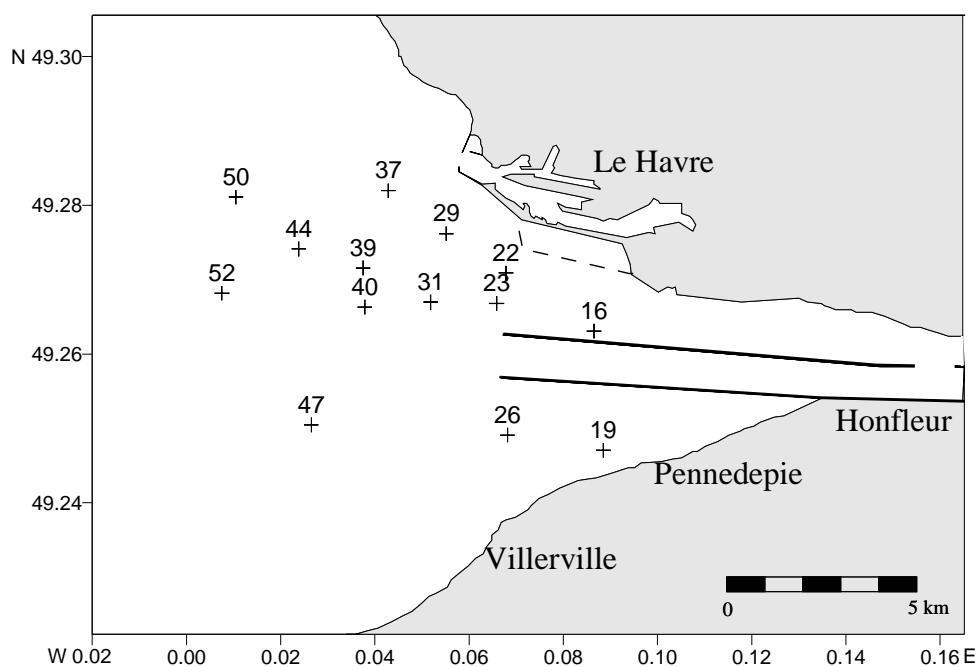


Figure II.1. Localisation des stations échantillonnées dans l'estuaire de la Seine aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003 et considérées pour juger de l'évolution pluri-annuelle des assemblages macrobenthiques. - - - digue de Port 2000 (achevée en 2004). Les coordonnées géographiques des stations échantillonnées sont précisées en annexe A.

Afin de comparer les résultats obtenus chaque année, la technique d'échantillonnage utilisée et le traitement des échantillons ont été identiques à ceux retenus par Duhamel (2001). Ainsi, lors de chaque mission, la macrofaune a été récoltée au moyen d'une benne Smith Mac-Intyre (surface de prélèvement : 0,1 m²; Dauvin, 1979). Trois répliquats ont été prélevés pour l'analyse de la macrofaune, un répliquat supplémentaire ayant servi à déterminer la granulométrie du sédiment.

I.2. TRAITEMENT DES ECHANTILLONS

I.2.1. Echantillons sédimentaires

Le sédiment a été tamisé à l'eau douce sur une toile de maille carrée de 50 µm afin d'éliminer le sel et récupérer la fraction pélitique. Cette dernière a été séchée à l'étuve (72h à 90°C) puis pesée à 0,01g près. Le reste du sédiment, une fois sec, a été tamisé sur 18 tamis de maille carrée, dissociés

en trois séries placées sur une tamiseuse. Traditionnellement appliqués dans les études benthiques (Dewarumez, 1979 ; Prygiel, 1987 ; Luczak, 1996), les temps de tamisage pour chacune de ces séries sont les suivants :

- 1^{ère} série : vide de maille de 5 mm à 0,80 mm : 10 min ;
- 2^{ème} série : vide de maille de 0,63 à 0,20 mm : 20 min ;
- 3^{ème} série : vide de maille de 0,16 à 0,05 mm : 20 min.

Le refus de chaque tamis a été pesé à 0,01 g près. Les résultats ont été exprimés en pourcentage du poids total de l'échantillon, en regroupant des classes granulométriques (Tableau II.1). Ces dernières ont été établies selon une classification dérivée de celle de Larssonneur (1977) basée sur les normes françaises AFNOR et fixant la limite supérieure des pélites à 0,05 mm.

Tableau II.1. Classes granulométriques dérivées de la classification de Larssonneur (1977).

| Catégories sédimentaires | Taille des particules (mm) |
|-----------------------------|----------------------------|
| Pélites (silts et argiles) | < 0,05 |
| Sables fins | [0,05 - 0,2[|
| Sables moyens | [0,2 - 0,5[|
| Sables grossiers | [0,5 - 2[|
| Petits graviers et granules | [2 - 5[|
| Graviers moyens à galets | > 5 |

Les stations ont été classées en types sédimentaires définis par Duhamel (2001) selon leurs caractéristiques granulométriques. Afin de faciliter les comparaisons entre les trois années d'échantillonnage, ces critères ont été conservés et permettent d'identifier :

1- **les vases**, dont le pourcentage de pélites est supérieur à 75% et les fractions de sables moyens et grossiers quasiment inexistantes ;

2- **les vases sableuses**, dont le pourcentage de pélites est supérieur à 50% et la taille modale avoisine 0,02 mm ;

3- **les sables vaseux**, dont le cumul des fractions sableuses dépasse 50% et au sein desquels les pélites sont présentes ;

4- **les sables fins à grossiers propres** dont le cumul des fractions sableuses dépasse 50% et au sein desquels les pélites sont quasi-absentes ;

5- **les galets et sables envasés** composés d'éléments grossiers, de sables et de pélites en proportions variables.

I.2.2. Echantillons biologiques

Les prélèvements destinés à l'analyse de la macrofaune ont été tamisés indépendamment sur une toile métallique à ouverture circulaire de 1 mm. Le refus de tamis a été fixé au formol dilué à

10%. Après ajout de rose bengale au laboratoire, les échantillons ont été triés et la macrofaune déterminée jusqu'au rang spécifique puis dénombrée.

Les biomasses spécifiques ont ensuite été effectuées selon la méthode du Poids Sec Libre de Cendres (PSLC). Après leur identification, les individus ont été séchés à l'étuve (60°C pendant 72h) puis pesés sur une balance de précision à 10^{-4} g (poids sec). Une seconde pesée a été réalisée après leur passage au four (6h à 520°C, poids calciné). La différence de masse obtenue entre le poids sec et le poids calciné donne une estimation du PSLC.

Afin d'harmoniser la lecture des résultats avec ceux issus des autres études (conduites aux échelles annuelle et bi-mensuelle, respectivement chapitres 3 et 4), la surface de référence (initialement 0,3m²) a été extrapolée à 0,5m². Cette conversion considère une augmentation linéaire du nombre d'individus avec la surface échantillonnée et une distribution homogène des individus macrobenthiques (occultant en conséquent la distribution en tâche de certains taxa).

I.3. TRAITEMENT ET ANALYSE DES DONNEES

Notre démarche a tout d'abord consisté à étudier la **diversité spécifique** des peuplements en faisant appel à des indices classiques (richesse en espèces, abondance, biomasse, diversité de Shannon-Weaver, régularité).

Dans un second temps, notre intérêt s'est porté sur la **diversité cénotique**, les assemblages faunistiques¹ ayant été caractérisés à l'aide de classifications ascendantes hiérarchiques et décrits au moyen d'indices biocénotiques et biologiques (Indicative Value ; Dufrêne & Legendre, 1997).

L'ultime volet de cette étude est l'évolution temporelle (i) de l'environnement sédimentaire et (ii) des assemblages faunistiques définis en 2000, 2002 et 2003, qui a été abordée selon la méthode de régionalisation proposée par Souissi *et al.* (2002).

I.3.1. Richesse spécifique

La richesse spécifique (S) se définit classiquement comme le nombre d'espèces S recensées à une échelle spatiale déterminée.

I.3.2. Diversité spécifique

Insuffisante à la description de la structure des peuplements, la richesse spécifique est complétée par des indices de diversité dont celui de Shannon-Weaver (H') qui est le plus

¹ Dans cette étude, le terme « assemblage » fait référence aux groupements faunistiques déterminés à partir d'une analyse multivariée.

couramment utilisé. Combinant le nombre d'espèces recensées et les abondances de chaque espèce, il reflète la répartition des individus entre les taxa au sein d'un peuplement :

$$H' = - \sum_{i=1}^s (p_i \log_2 p_i)$$

s représente le nombre d'espèces et p_i , la fréquence relative de l'espèce i dans le prélèvement.

Ainsi, H' est faible si une ou un petit nombre d'espèces domine le peuplement et devient maximal lorsque tous les individus sont répartis équitablement entre tous les taxa.

I.3.3. Régularité

La régularité (R), également appelée indice d'équitabilité de Piélou (J) complète l'indice de Shannon-Weaver. Elle est calculée par la formule :

$$J = \frac{H'}{\log_2 S}$$

H' représente l'indice de Shannon-Weaver et S, la richesse spécifique totale du prélèvement.

Cet indice renseigne sur la structure du peuplement. Il prend des valeurs faibles lorsqu'un petit nombre d'espèces domine et tend vers 1 quand les individus sont répartis équitablement entre les différents taxa.

I.1.4. Diagrammes rang-fréquence

Les Diagrammes Rang-Fréquence (DRF) présentent l'avantage de donner une représentation synthétique plus détaillée que le simple indice de diversité de Shannon-Weaver, sans attacher autant d'importance aux espèces rares. Les allures caractéristiques des diagrammes mettent en évidence trois stades : les stades juvéniles ou récemment perturbés (stade 1 ou 1', diagramme plutôt vertical et concave), matures (stade 2, diagramme convexe étendu vers la droite) ou sénescents (stade 3, diagramme convexe se linéarisant dans leur partie haute), et permettent ainsi d'interpréter l'évolution écologique du peuplement (Frontier, 1976).

I.3.5. Analyses statistiques

I.3.5.a. Analyses de variances

Afin de tester la variabilité spatiale et/ou temporelle des caractéristiques édaphiques, deux types de test ont été utilisés, selon le résultat du test de l'homogénéité des variances (test de Bartlett) :

- en cas d'égalité des variances, des ANOVA à un facteur ont été effectuées pour chacun des paramètres étudiés. Lorsque des différences significatives ont été détectées, le test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls (SNK) a été appliqué ;

- en cas d'hétérogénéité des variances, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été retenu, suivi éventuellement d'un test de comparaison de type SNK (Scherrer, 1984).

I.3.5.b. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH)

Cette méthode de classification, dont le principe est développé en annexe B, permet de visualiser les affinités écologiques en créant des regroupements hiérarchiques par agglomération. Cette analyse repose sur deux critères essentiels :

- le choix et le calcul d'un indice de similarité/distance entre les individus ou objets,
- le choix d'un algorithme de groupement des objets.

Nous avons utilisé, comme indice de similarité, la distance de Bray-Curtis (ou D14 in Legendre et Legendre, 1984). D'un point de vue écologique, cette distance accorde le même intérêt aux espèces rares et abondantes : si deux espèces, l'une abondante et l'autre rare, présentent une même différence entre deux stations (ou objets), alors ces deux différences contribueront de manière équivalente à la similarité entre les objets.

La technique d'agglomération des objets employée est la méthode de Ward qui utilise une analyse de la variance approchée afin d'évaluer les distances entre objets, et choisit la paire d'objets dont l'agrégation entraîne la diminution minimale de l'inertie du nuage.

Le niveau de coupure du dendrogramme constitué a été déterminé en fonction de l'information écologique supplémentaire apportée lors d'une coupure à un niveau hiérarchique inférieur. Autrement dit, nous avons cherché à apporter le maximum d'information tout en évitant de multiplier le nombre de groupes de stations.

I.3.5.c. Identification d'espèces indicatrices¹ (Dufrêne & Legendre, 1997)

Les espèces caractérisant les différents assemblages faunistiques définis par la CAH ont été identifiées en utilisant la méthode des valeurs indicatrices (IndVal) développée par Dufrêne et Legendre (1997 ; Annexe B). Cette méthode repose sur la combinaison de l'abondance relative d'une espèce et sa fréquence relative d'apparition dans les différents groupes définis par la classification.

La valeur d'indice IndVal pour une espèce i dans le groupe de sites j est égale à :

$$\text{IndVal} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100, \quad \text{avec}$$

$$A_{ij} = \text{mesure de spécificité} = \frac{\text{Abondance moyenne de l'espèce } i \text{ des sites appartenant au groupe } j}{\text{Abondance moyenne de l'espèce } i \text{ dans tous les groupes}}$$

¹ Le terme « indicateur / indicatrice » se réfère ici au sens de Dufrêne et Legendre (1997) : une espèce x est dite indicatrice de l'assemblage faunistique y lorsque son indice IndVal l'a déterminée comme telle.

$$B_{ij} = \text{mesure de fidélité} = \frac{\text{Nombre de sites du groupe } j \text{ où l'espèce } i \text{ est présente}}{\text{Nombre total de sites du groupe } j}$$

A_{ij} atteint sa valeur maximale lorsque l'espèce i est présente uniquement dans le groupe j .

La significativité de cet indice est testée par combinaisons aléatoires des sites au sein des groupes (test Z ; $p < 0,05$; $n = 999$; Edgington, 1987).

Les résultats obtenus par cette méthode permettent de déterminer des espèces indicatrices pour les différents niveaux de la classification (pour chaque niveau de coupure).

I.3.5.d. Méthode de régionalisation à différents niveaux hiérarchiques

La variabilité temporelle et l'hétérogénéité spatiale des peuplements macrobenthiques et des paramètres édaphiques ont été étudiées à l'aide d'une méthode synthétique proposée par Souissi *et al.* (2002), permettant de régionaliser l'ensemble de l'estuaire en sous-zones homogènes d'un point de vue biologique et/ou édaphique.

Il s'agit d'une analyse typologique de regroupement de stations consistant à « régionaliser » la zone d'étude en utilisant des classifications hiérarchiques successives. Ces dernières permettent d'étudier **les changements de similarités apparaissant entre les stations au cours du temps**¹.

L'étude des concordances entre régionalisations indépendantes permet de juger de l'importance des paramètres abiotiques dans la distribution des peuplements macrobenthiques. Deux cas de figures sont envisageables :

1- la régionalisation sur la base des variables environnementales concorde avec celle des variables biologiques. Dans ce cas, l'ensemble des paramètres environnementaux utilisés conditionne la distribution des peuplements dans l'estuaire ;

2- la concordance entre les régionalisations est faible et ceci suppose que les facteurs environnementaux ne sont pas les facteurs responsables de la structuration et de la distribution des peuplements.

II. RESULTATS

II.1. CONTEXTE HYDROLOGIQUE

Les enregistrements des débits liquides et solides au barrage de Poses par le SNS², ont permis de retracer leurs évolutions (Figure II.2).

¹ Ces analyses ont été automatisées au moyen d'un programme réalisé sous R© par Christophe Luczak, Maître de Conférence à l'IUFM de Gravelines.

² Service de Navigation de la Seine.

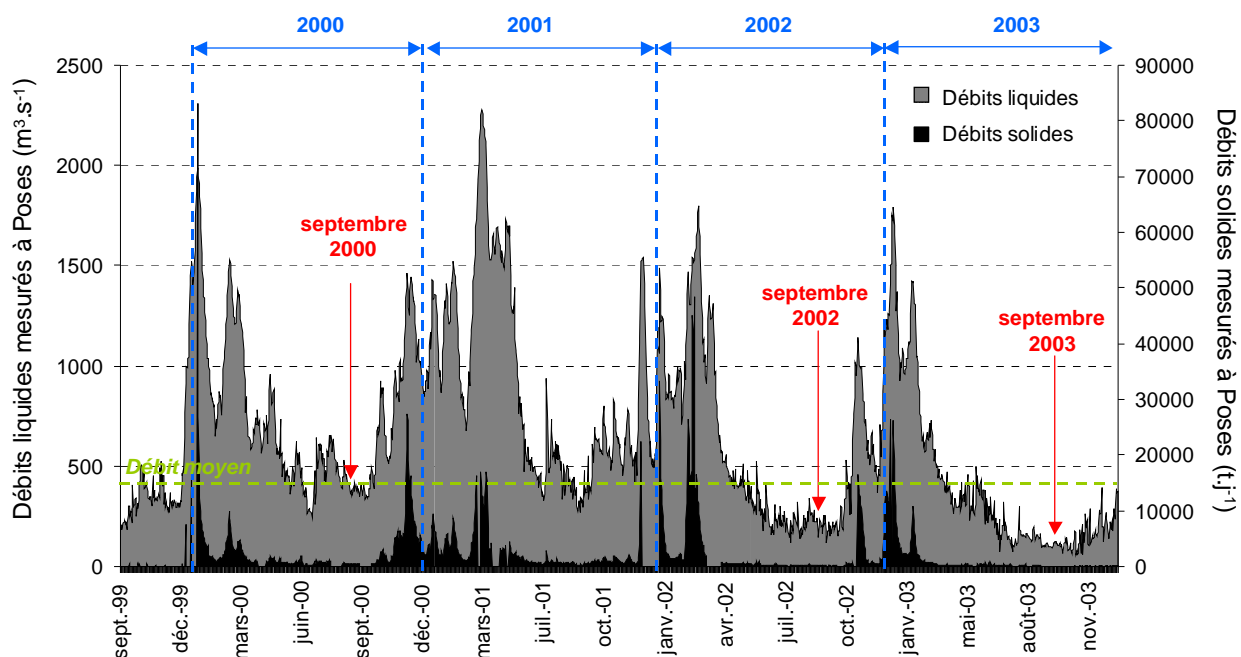


Figure II.2. Historique des débits liquides ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$; en gris) et solides ($\text{t} \cdot \text{j}^{-1}$; en noir) de la Seine, enregistrés au barrage de Poses (données SNS) pendant la période septembre 1999 - décembre 2003. Le débit moyen ($410 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) indiqué en vert est celui indiqué par Guézennec (1999) pour la période 1941-1990.

Considérant les cycles hydrologiques de la Seine lors des trois années d'études, **celui enregistré en 2000 se distingue de ceux des années 2002 et 2003**. Les principales différences, répertoriées dans le tableau II.2, permettent de souligner qu'en 2002 et 2003 :

- les débits moyens annuels ont diminué ;
- les débits maximaux atteints sont moins élevés ;
- la période de crue est plus courte, surtout en 2003 ;
- de véritables débits d'étiage ($< 200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) sont atteints.

Couplées aux débits moyens annuels présentés dans le chapitre 1 (paragraphe II.2.2, Figure I.10), ces informations traduisent à partir de 2002, un régime hydrologique caractéristique d'années sèches.

Tableau II.2. Caractéristiques des principaux composants du cycle hydrologique de la Seine entre 2000 et 2003.

| | Débits moyen annuel ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) | Pic de crue ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) | Durée de la crue ¹ (en jour) | Durée de l'étiage (en jour) |
|------|--|--|---|-----------------------------|
| 2000 | 750 | 1986 | 138 | 0 |
| 2001 | 900 | 2280 | 159 | 0 |
| 2002 | 600 | 1796 | 115 | 48 |
| 2003 | 380 | 1789 | 50 | 156 |

¹ Dans le cas de la Seine, les débits supérieurs à $800 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ définissent la période de crue. Les débits inférieurs à $200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ sont pour leur part synonyme d'étiage.

Concernant les débits solides dont les mesures sont effectuées au barrage de Poses (soit 160 km en amont de l'embouchure), ceux enregistrés en 2000 et 2002 sont du même ordre de grandeur (respectivement 3200 et 3000 t.j⁻¹). En revanche, les débits solides sont nettement plus faibles en 2003 (1139 t.j⁻¹).

Les débits liquides moyens ont été calculés de 2000 à 2003 pour la période juin-septembre, saison au cours de laquelle ont été effectués les prélèvements (septembre ; Figure II.3). Les débits enregistrés en 2002 et 2003 sont significativement inférieurs à ceux mesurés pour la même période de l'année en 2000 et 2001 ($p < 0,05$). Ils sont en outre inférieurs au débit moyen annuel de la Seine (calculés sur la période 1941-1990 ; Guézennec, 1999) et révèlent un véritable étiage déjà signalé dans le tableau II.2. Les débits liquides pour la période juin-septembre 2003 sont d'ailleurs inférieurs à la limite d'étiage ($200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$).

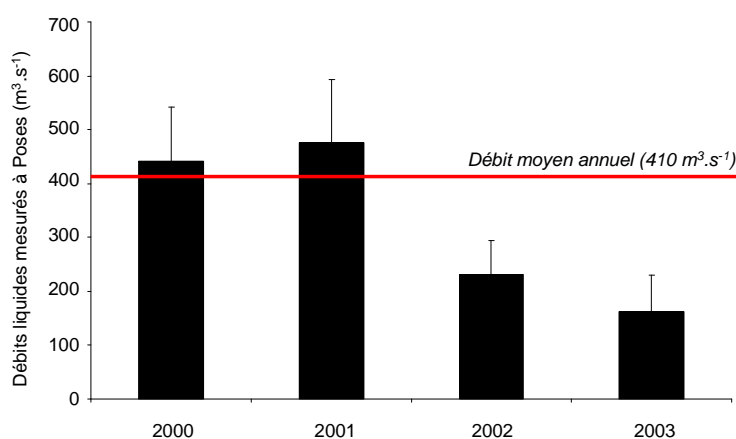


Figure II.3. Débits liquides moyens calculés pour la période juin-septembre de 2000 à 2003.

II.2. CARACTERISTIQUES GRANULOMETRIQUES

En raison d'un échantillonnage qualitatif à la drague Rallier du Baty respectivement aux mois de septembre 2000 et 2003, les données abiotiques de la station 37 n'ont pu être obtenues.

II.2.1. Composition sédimentaire

L'analyse de la composition granulométrique des sédiments superficiels révèle la dominance des pélites et des sables fins à moyens, quelle que soit l'année considérée (Tableau II.3).

Leurs proportions relatives varient toutefois d'une année à l'autre et si la classe des pélites est la mieux représentée en 2000, c'est au contraire celle des sables fins qui prédomine en 2002 et 2003 (Tableau II.3). Néanmoins, les caractéristiques sédimentaires moyennes ne varient pas de manière significative de 2000 à 2003 (tests de Kruskal-Wallis; $p > 0,05$) en raison d'une forte variabilité spatiale intra-annuelle.

Tableau II.3. Caractéristiques sédimentaires moyennes (\pm écart type) au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003.

| | 2000 | 2002 | 2003 |
|---|-----------------|------------------|-----------------|
| Pélites (%) | 47,6 \pm 30,2 | 26,4 \pm 27,9 | 30,4 \pm 32,2 |
| Sables fins (%) | 32,8 \pm 15,5 | 37,6 \pm 19,6 | 50,7 \pm 19,7 |
| Sables moyens (%) | 16,1 \pm 16,7 | 30,4 \pm 29,4 | 15,5 \pm 12,7 |
| Sables grossiers (%) | 3,5 \pm 5,6 | 4,0 \pm 6,6 | 1,7 \pm 2,7 |
| Petits graviers et granules (%) | | 1,6 \pm 3,1 | 1,7 \pm 2,2 |
| Médiane (μm) | 88,8 \pm 84,1 | 120,8 \pm 73,0 | 92,6 \pm 47,4 |

II.2.2. Evolution spatio-temporelle de la distribution des classes granulométriques dominantes

Par souci de clarté, les classes des sables fins et moyens ont été regroupées.

II.2.2.a. Pélites

Quelle que soit l'année considérée, les teneurs en particules fines sont très variables selon les stations, évoluant entre 2,6% et 80,2% en 2000, 0,9% et 69,5% en 2002 et 0,5% et 84,4% en 2003. Si les maxima/minima restent similaires entre ces trois années, l'estuaire apparaît toutefois moins envasé en 2002 et 2003 (Figure II.4) : plus de 60% des stations échantillonnées en septembre 2000 ont un sédiment dont la teneur en pélites est supérieure à 25% tandis qu'elles ne sont plus respectivement que 42,8% et 46,1% en septembre 2002 et 2003 (Figure II.4).

Bien que certaines stations conservent des taux de particules fines comparables et toujours supérieurs à 40% (stations 19, 22, 40, 47), d'autres présentent des évolutions pluri-annuelles contrastées. Certaines s'appauvrissent en pélites depuis 2000, telles les stations 26 et 16 situées respectivement dans les fosses sud et nord. D'autres, telles les stations 23 et 29, présentent des évolutions plus chaotiques s'exprimant par une forte diminution de leurs teneurs en pélites entre 2000 et 2002, puis une augmentation plus ou moins importante en 2003. Les stations du large (50 et 52) conservent, quant à elles, des teneurs en pélites faibles (<15%).

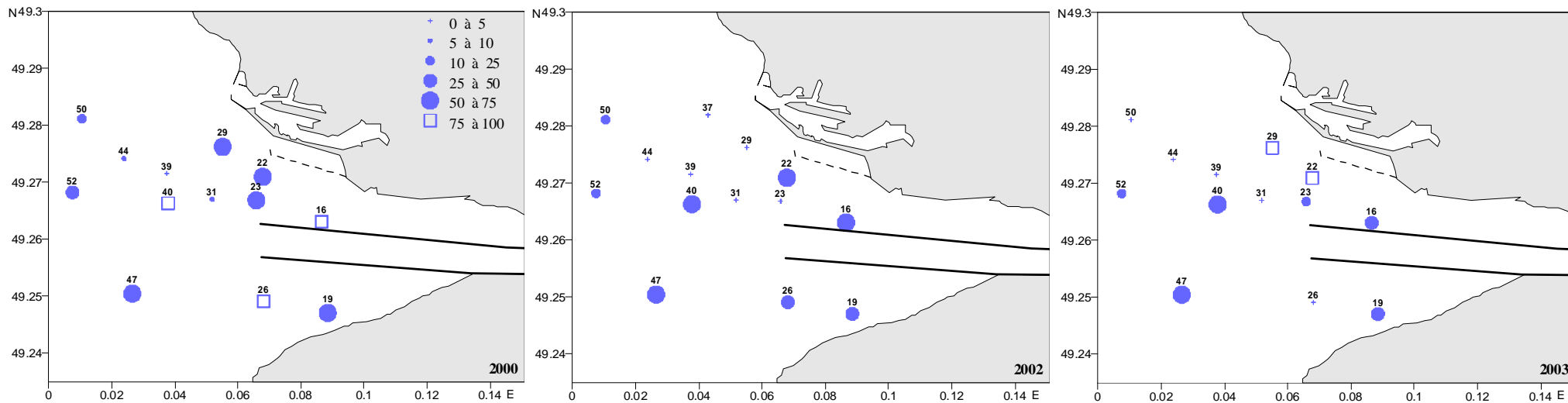


Figure II.4. Distribution spatiale des pélites (particule de diamètre < 0,05 mm) dans l'estuaire de la Seine aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003. Les classes sont exprimées en pourcentage.

- - - digue de Port 2000.

43

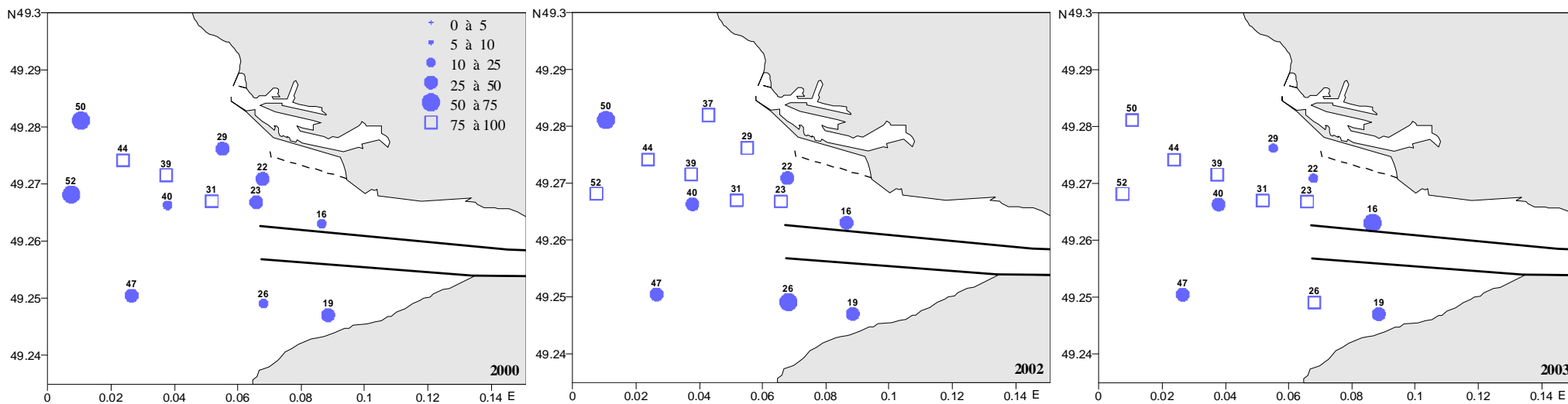


Figure II.5. Distribution spatiale des sables fins à moyens (0,05 < particule de diamètre < 0,5 mm) dans l'estuaire de la Seine aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003. Les classes sont exprimées en pourcentage. - - - digue de Port 2000.

II.2.2.b. Sables fins à moyens

Les sables fins à moyens sont très bien représentés dans l'estuaire, les teneurs variant respectivement entre 19,8% et 94,1% en 2000, 28,1% et 96,7% en 2002, 15,1% et 98,2% en 2003 (Figure II.5). Quelle que soit l'année considérée, la zone de dépôt de dragage du Kannick (stations 39 et 44) présente les plus fortes teneurs en sables (>85%), reflétant l'apport sédimentaire plus ou moins constant qu'elle subit. Entre 2000 et 2003, le pourcentage de sables fins à moyens dans le secteur adjacent au Kannick (stations 23, 31 et 40) a augmenté, cette tendance s'observant également dans les fosses nord (station 16) et sud (station 26), ainsi que dans la zone la plus externe (stations 50 et 52). Les sédiments superficiels de l'estuaire apparaissent dominés par cette catégorie sédimentaire en septembre 2002 et 2003. En revanche, les taux variables observés entre 2000 et 2003 aux stations 22 et 29 suggèrent des remaniements sédimentaires plus complexes, vraisemblablement associés aux travaux d'extension du port du Havre (opérations de dragage) entamés en 2002. Seules les stations 19 et 47 présentent une composition granulométrique stable au cours du temps.

II.2.2.c. Types sédimentaires

Les analyses granulométriques ont permis d'identifier, au sein du secteur étudié, quatre

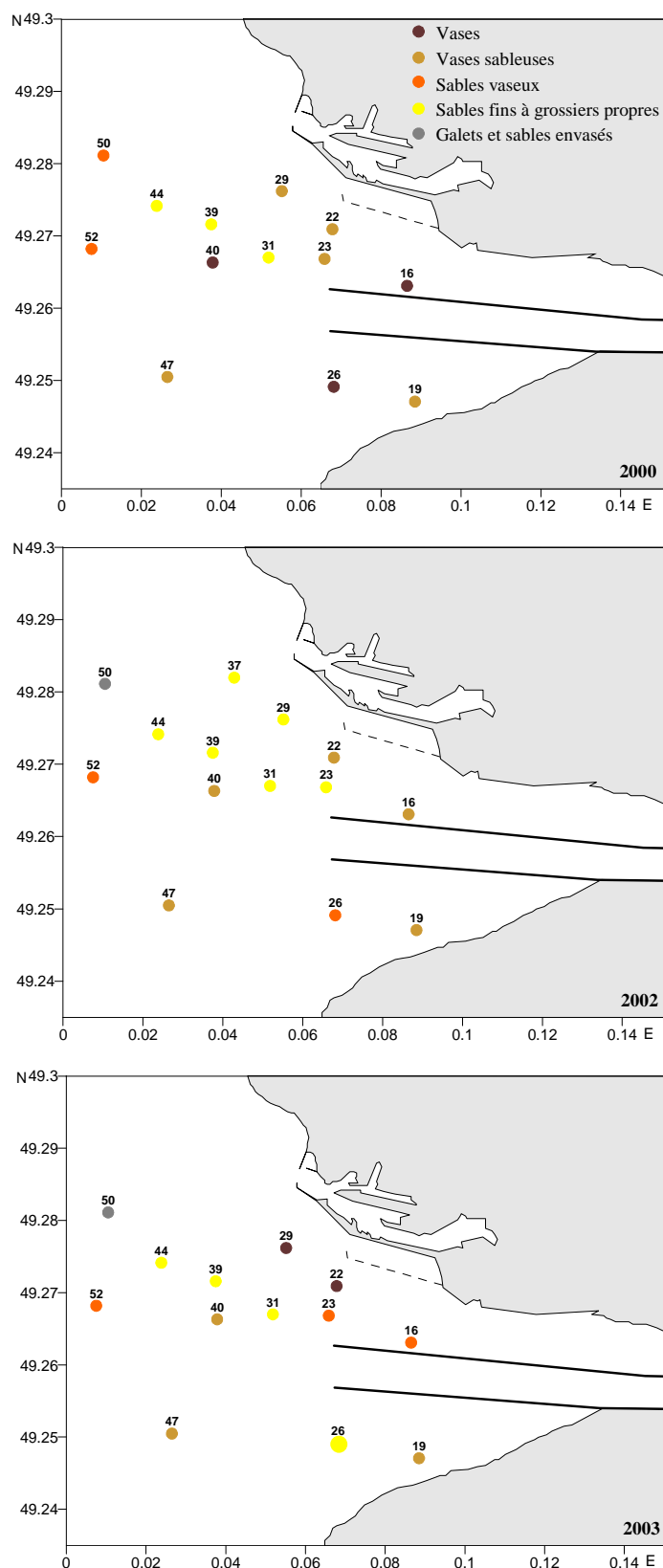


Figure II.6. Distribution spatiale des types sédimentaires dans l'estuaire de la Seine aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003.

types sédimentaires en 2000 et 2002 et cinq en 2003 (Figure II.6) :

- en septembre 2000, les vases et vases sableuses sont majoritaires (61,5% des stations) et localisées dans les secteurs subtidaux des fosses nord et sud ainsi qu'au débouché en mer du chenal de navigation. Les faciès sableux sont quant à eux localisés dans la zone du Kannick et dans les fonds les plus externes de l'estuaire.

- en septembre 2002, les sables, propres ou légèrement envasés, constituent les faciès dominants de la zone d'étude (64,4% des stations). Les stations caractérisées en 2000 par une fraction vaseuse importante (stations 16, 26, 40) se sont enrichies en sable de façon plus ou moins prononcée.

- en septembre 2003, les faciès sableux restent dominants, la plupart des stations étudiées (69,2%) conservant le même type sédimentaire. Seules cinq stations, localisées le long de la digue basse nord (stations 16 et 23), à proximité du port du Havre (stations 22 et 29) et en fosse sud (station 26) ont évolué vers un type sédimentaire différent, respectivement vers des sables vaseux, des vases et des sables fins à grossiers propres.

De façon générale, les résultats indiquent une dominance des sables à l'embouchure de la Seine à partir de 2002. Seul le secteur du Kannick (stations 31, 39 et 44) reste rattaché au même type sédimentaire, tandis que la zone la plus variable se localise en fosse nord et dans son prolongement vers le large (station 16, 23, 22 et 29).

II.2.3. Régionalisation de l'estuaire sur la base des paramètres sédimentaires

Associant les stations pour lesquelles les caractéristiques granulométriques ont évolué dans le même sens, la régionalisation à trois niveaux hiérarchiques permet, au 2^{ème} niveau de coupure du dendrogramme, de distinguer trois groupes (Figure II.7) correspondant respectivement

- aux stations 16, 19, 22, 40 et 47 (groupe 1)
- aux stations 23, 26, 44 et 52 (groupe 2)
- aux stations 29, 31, 37, 39 et 50 (groupe 3)

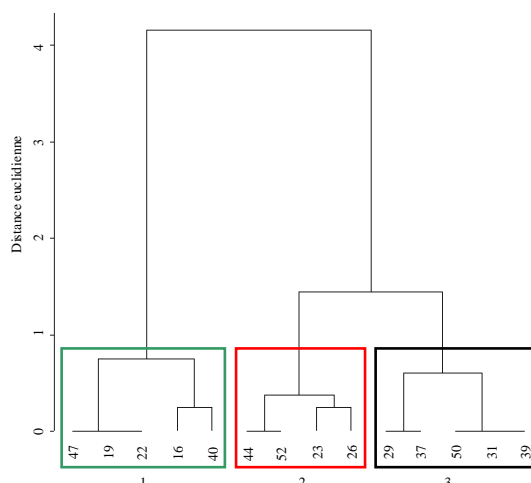


Figure II.7. Régionalisation de l'estuaire de la Seine sur la base des paramètres sédimentaires. Méthode de régionalisation à trois niveaux hiérarchiques (Souissi *et al.*, 2002) appliquée à la matrice des données édaphiques de l'échantillonnage inter-annuel (septembre 2000, 2002 et 2003 ; 14 variables x 200 observations).

Si les stations composant le groupe 3 forment une zone s'étendant du banc d'Amfard au nord-ouest de l'embouchure, les autres stations, constituant les groupes 1 et 2, ne sont pas géographiquement regroupées (Figure II.8). Ainsi, bien que répondant à une typologie d'évolution distincte, ces deux derniers groupes sont spatialement imbriqués.

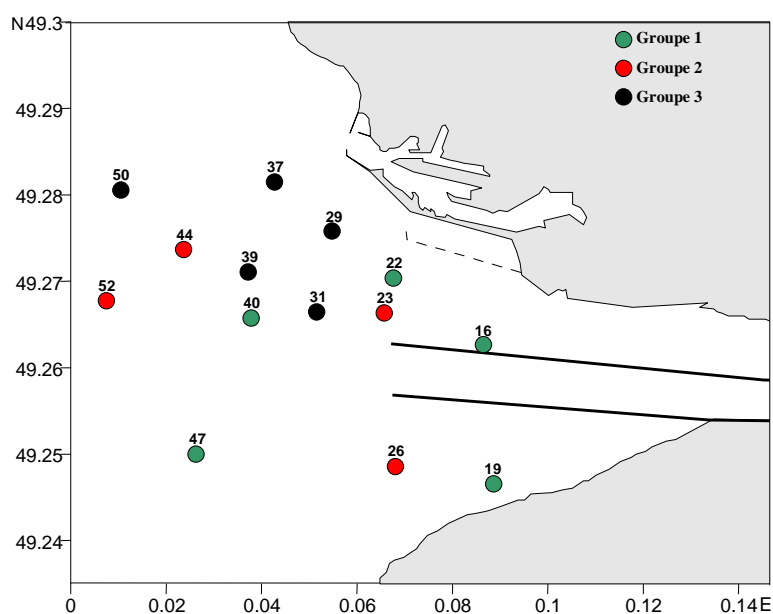


Figure II.8. Localisation des groupes de stations issus de la régionalisation de l'estuaire de la Seine sur la base des paramètres sédimentaires.

Les caractéristiques des groupes de stations identifiés par cette méthode (Tableau II.4) permettent de définir la typologie d'évolution : le groupe 1 rassemble les stations dont le sédiment est majoritairement constitué de pélites, tandis que les stations formant les groupes 2 et 3 sont caractérisées par des fonds de nature sableuse. Ces deux derniers groupes s'individualisent en raison de ratio sables fins / sables moyens différents (Tableau II.4).

Tableau II.4. Caractéristiques des groupes de stations après régionalisation de l'estuaire sur la base des paramètres sédimentaires (taux de pélites, de sables fins, moyens et grossiers, médiane) à trois niveaux hiérarchiques.

| | Stations | Pélites (%) | Sables fins (%) | Sables moyens (%) | Sables grossiers (%) | Médiane (μm) |
|-----------------|--------------------|-----------------|-----------------|-------------------|----------------------|---------------------------|
| Groupe 1 | 16, 19, 22, 40, 47 | 62,5 \pm 14,5 | 32,7 \pm 12,8 | 3,9 \pm 4,6 | 0,3 \pm 0,4 | 38,3 \pm 21,8 |
| Groupe 2 | 23, 26, 44, 52 | 20,2 \pm 23,6 | 52,8 \pm 17,6 | 23,2 \pm 11,1 | 3,0 \pm 3,2 | 121,6 \pm 50,6 |
| Groupe 3 | 29, 31, 37, 39, 50 | 15,7 \pm 27,3 | 37,5 \pm 22,8 | 38,5 \pm 26,4 | 6,4 \pm 7,6 | 155,1 \pm 66,1 |

II.3. VARIATIONS INTER-ANNUELLES DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE

II.3.1. Richesse spécifique

II.3.1.a. Comparaison des indices moyens

L'échantillonnage des stations en 2000, 2002 et 2003 à la benne Smith Mac Intyre a permis de récolter un total de 197 espèces (Annexe C), la richesse spécifique totale variant de 98 espèces en 2002 à 111 espèces en 2003. Les groupes taxonomiques les plus diversifiés sont les Annélides Polychètes (74 espèces), les Crustacés (62 espèces) et les Mollusques (35 espèces) ; ils représentent à eux-seuls plus de 85% des espèces (Tableau II.5).

Tableau II.5. Nombre d'espèces et contributions relatives (en pourcentage) des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et 'Divers' (Anthozoaires, Annélides Oligochètes, Pycnogonides, Cnidaires, Echiuridés, Lophophoriens, Nématodes, Némertiens et Sipunculien) aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003 à l'échelle de l'estuaire.

| | | 2000 | 2002 | 2003 | Total |
|-----------------------------|------------------|------|------|------|-------|
| Annélides Polychètes | Nombre d'espèces | 38 | 40 | 44 | 75 |
| | Contribution (%) | 38,4 | 40,8 | 39,7 | 38,1 |
| Mollusques | Nombre d'espèces | 23 | 21 | 22 | 35 |
| | Contribution (%) | 23,2 | 21,4 | 19,8 | 17,8 |
| Crustacés | Nombre d'espèces | 28 | 26 | 26 | 62 |
| | Contribution (%) | 28,3 | 26,6 | 23,4 | 31,5 |
| Echinodermes | Nombre d'espèces | 4 | 5 | 5 | 7 |
| | Contribution (%) | 4,0 | 5,1 | 4,5 | 3,5 |
| Divers | Nombre d'espèces | 6 | 6 | 14 | 18 |
| | Contribution (%) | 6,1 | 6,1 | 12,6 | 9,1 |
| Total | Nombre d'espèces | 99 | 98 | 111 | 197 |

Le nombre d'espèces et les contributions relatives à la richesse spécifique des Annélides Polychètes et des Mollusques restent analogues entre les 3 années d'étude (respectivement 38,4 à 41,4% et 19,8 à 23,2% ; Tableau II.5)

II.3.1.b. Distribution spatiale et évolution temporelle de la richesse spécifique

La richesse spécifique s'ordonne selon un gradient croissant dirigé de la côte vers le large (Figure II.9).

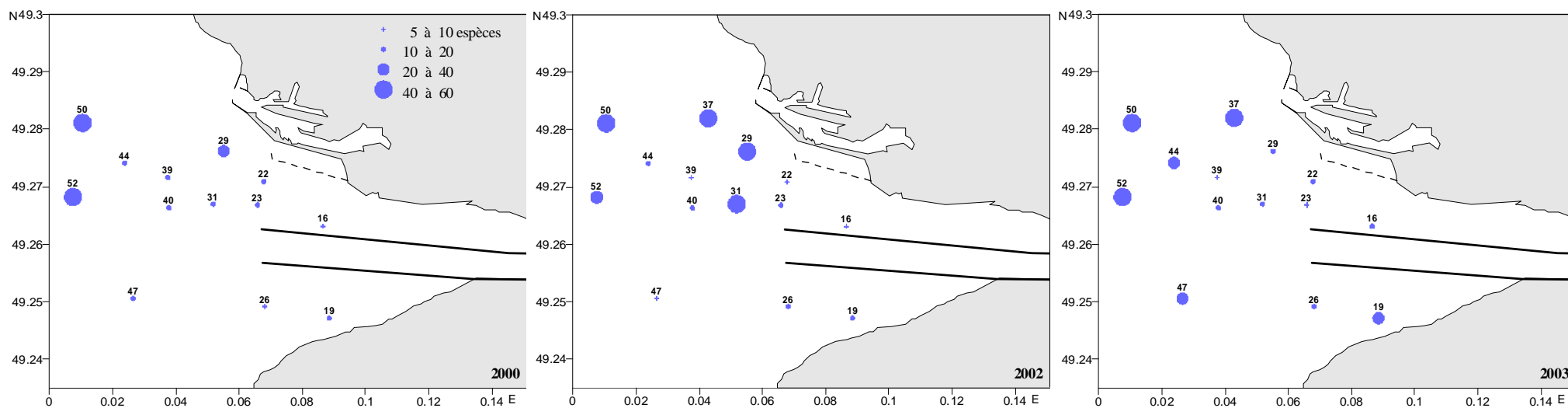
Malgré la pérennité de ce gradient, des fluctuations inter-annuelles, parfois très fortes, du nombre d'espèces existent, notamment dans la zone externe de l'estuaire (stations 50 et 52) et à la sortie de la fosse nord (station 29). A la périphérie du secteur du Kannick, soumis à des dépôts récurrents de sables, le nombre d'espèces peut aussi varier fortement d'une année à l'autre, à l'image de l'évolution décrite à la station 31, où le nombre d'espèces récoltées en 2000, 2002 et 2003 était respectivement de 14, 44 et 17.

II.3.2. Abondance

II.3.2.a. Comparaison des valeurs moyennes

Les groupes taxonomiques numériquement dominants sont les Annélides Polychètes et les Mollusques, qui représentent respectivement 54,6% et 39,9% du nombre total des individus récoltés.

Les abondances moyennes étaient en 2000, 2002 et 2003 respectivement de $1614,5 \pm 2356,1$ ind. $0,5m^{-2}$, $2108,5 \pm 3496,7$ ind. $0,5m^{-2}$ et $2953,2 \pm 4535,2$ ind. $0,5m^{-2}$. En dépit des écarts types élevés témoignant d'une hétérogénéité importante entre les stations, ces valeurs sont en augmentation depuis 2000. Si les Annélides Polychètes et les Mollusques dominent numériquement quelle que soit l'année considérée, les abondances moyennes sont marquées par de fortes fluctuations inter-annuelles (Tableau II.6).



49

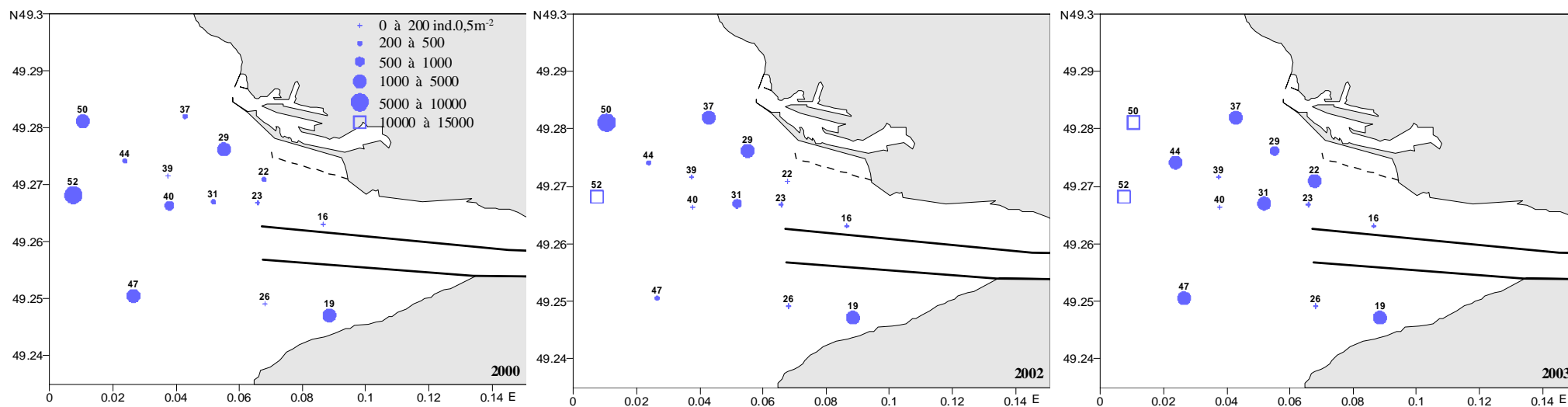


Tableau II.6. Abondances moyennes totales (ind.0,5m⁻² ± ET) et contributions relatives (en pourcentage) des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et ‘Divers’ (Anthozoaires, Annélides Oligochètes, Pycnogonides, Cnidaires, Echiuridés, Lophophoriens, Nématodes, Némertiens et Sipunculien) recensées aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003 à l’échelle de l’estuaire.

| | | 2000 | 2002 | 2003 | Moyenne |
|-----------------------------|-------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Annélides Polychètes | Nombre moyen d’individus ± ET | 579,5±887,4 | 1370,0±2351,1 | 1674,0±3289,2 | 1223,2±2400,5 |
| | Contribution (%) | 35,9 | 65,1 | 56,7 | 54,6 |
| Mollusques | Nombre moyen d’individus ± ET | 933,6±1454,5 | 667,4±1263,9 | 1084,9±1065,2 | 894,3±1246,5 |
| | Contribution (%) | 57,8 | 31,7 | 36,7 | 39,9 |
| Crustacés | Nombre moyen d’individus ± ET | 70,5±134,5 | 35,9±45,9 | 119,4±291,4 | 75,4±186,9 |
| | Contribution (%) | 4,4 | 1,7 | 4,0 | 3,4 |
| Echinodermes | Nombre moyen d’individus ± ET | 17,2±45,3 | 29,5±63,5 | 51,8±113,7 | 33,2±79,6 |
| | Contribution (%) | 1,1 | 1,4 | 1,8 | 1,5 |
| Divers | Nombre moyen d’individus ± ET | 13,6±27,1 | 5,6±4,5 | 23,1±43,7 | 14,1±30,3 |
| | Contribution (%) | 0,8 | 0,1 | 0,8 | 0,6 |
| Total | Nombre moyen d’individus ± ET | 1614,4±2356,1 | 2108,5±3496,7 | 2953,2±4535,2 | 2240,3±3554,6 |

II.3.2.b. Distribution spatiale et évolution temporelle des abondances

A l’instar de la richesse spécifique, les abondances se distribuent selon un gradient amont-aval, quelle que soit l’année considérée (Figure II.10). Les valeurs maximales sont enregistrées au sein des sédiments du large [de 3785,0 ind.0,5m⁻² (station 50 en 2000) à 14593,0 ind.0,5m⁻² (station 52 en 2003)]. Ce gradient, particulièrement marqué en 2000 mais s’atténuant progressivement en 2002 puis 2003, présente une certaine hétérogénéité à l’origine des valeurs très différentes entre deux stations géographiquement proches. Tels sont les cas par exemple des stations 22 et 23 en 2003, dont les abondances sont respectivement de 1555,0 et 86,7 ind.0,5 m⁻² ou encore des stations 31, 39 et 44 (zone du Kannick).

II.3.3. Biomasse

II.3.3.a. Comparaison des indices moyens

Les biomasses moyennes étaient en 2000, 2002 et 2003 respectivement 8,8 ± 14,3 g PSLC.0,5m⁻², 6,8 ± 10,4 g PSLC.0,5m⁻² et 11,1 ± 14,3 g PSLC.0,5m⁻². Quelle que soit l’année considérée, les Mollusques contribuent majoritairement à la biomasse, suivis des Annélides Polychètes ou des Echinodermes (Tableau II.7).

Parmi ces trois groupes, les Mollusques et les Annélides Polychètes présentent les plus fortes fluctuations inter-annuelles (respectivement de 46,9% en 2002 à 62,1% en 2000, et de 13,8% en 2000 à 29,8% en 2002 ; Tableau II.7).

Tableau II.7. Biomasses moyennes totales (g PSLC.0,5m⁻² ± ET) et contributions relatives (en pourcentage) des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et ‘Divers’ (Anthozoaires, Annélides Oligochètes, Pycnogonides, Cnidaires, Echiuridés, Lophophoriens, Nématodes, Némertiens et Sipunculien) recensées aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003 à l’échelle de l’estuaire.

| | | 2000 | 2002 | 2003 | Moyenne |
|-----------------------------|-----------------------|----------|-----------|-----------|----------|
| Annélides Polychètes | Biomasse moyenne ± ET | 1,2±1,5 | 2,0±3,4 | 1,7±2,9 | 1,7±2,7 |
| | Contribution (%) | 13,8 | 29,8 | 15,4 | 18,7 |
| Mollusques | Biomasse moyenne ± ET | 5,4±11,7 | 3,2±5,6 | 6,1±7,6 | 4,9±8,5 |
| | Contribution (%) | 62,1 | 46,9 | 55,2 | 55,2 |
| Crustacés | Biomasse moyenne ± ET | 0,1±0,1 | 0,1±0,2 | 0,1±0,1 | 0,1±0,2 |
| | Contribution (%) | 1,0 | 1,7 | 0,6 | 1,0 |
| Echinodermes | Biomasse moyenne ± ET | 1,8±4,5 | 1,4±3,8 | 2,8±6,4 | 2,0±5,0 |
| | Contribution (%) | 20,9 | 21,0 | 24,9 | 22,6 |
| Divers | Biomasse moyenne ± ET | 0,2±0,4 | 0,04±0,08 | 0,4±1,2 | 0,2±0,7 |
| | Contribution (%) | 2,2 | 0,6 | 3,9 | 2,5 |
| Total | Biomasse moyenne ± ET | 8,8±14,3 | 6,8±10,4 | 11,1±14,3 | 8,9±12,9 |

II.3.3.b. Distribution spatiale et évolution temporelle des biomasses

A l’exception de la station 19 où existent de fortes abondances des Mollusques *Cerastoderma edule* en 2000 et 2003 et *Abra alba* en 2002, les biomasses se distribuent globalement selon un gradient croissant amont-aval (Figure II.11) : les valeurs les plus élevées se localisent sur les fonds les plus externes tels à la station 52 en 2000 et 2002 (respectivement 25,4 g PSLC.0,5m⁻² et 30,1 g PSLC.0,5m⁻²) ou à la station 50 en 2003 (41,0 g PSLC.0,5m⁻²). Si le gradient est marqué à l’échelle de l’estuaire en 2000 et 2002, il tend à s’estomper en 2003, les plus faibles biomasses s’observant dans la zone du Kannick et à sa périphérie (<1 g PSLC.0,5m⁻²; stations 23, 31, 39 et 40).

II.3.4. Diversité spécifique

II.3.4.a. Comparaison des indices moyens

Bien que la diversité globale au sein du secteur étudié diminue progressivement de septembre 2000 à septembre 2003, les indices moyens de Shannon-Weaver (2,7 ± 0,8 en 2000, 2,3 ± 0,7 en 2002 et 2,1 ± 0,6 en 2003) restent comparables entre eux.

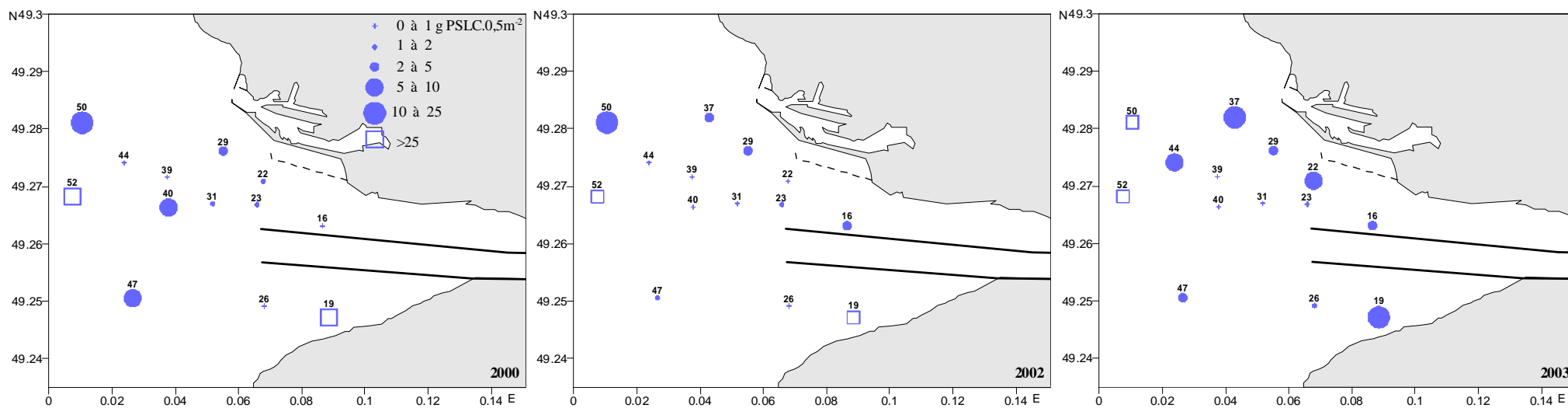


Figure II.11. Distribution spatiale des biomasses (g PSLC.0,5m⁻²) au sein de l'estuaire de la Seine au mois de septembre 2000, 2002 et 2003.

52

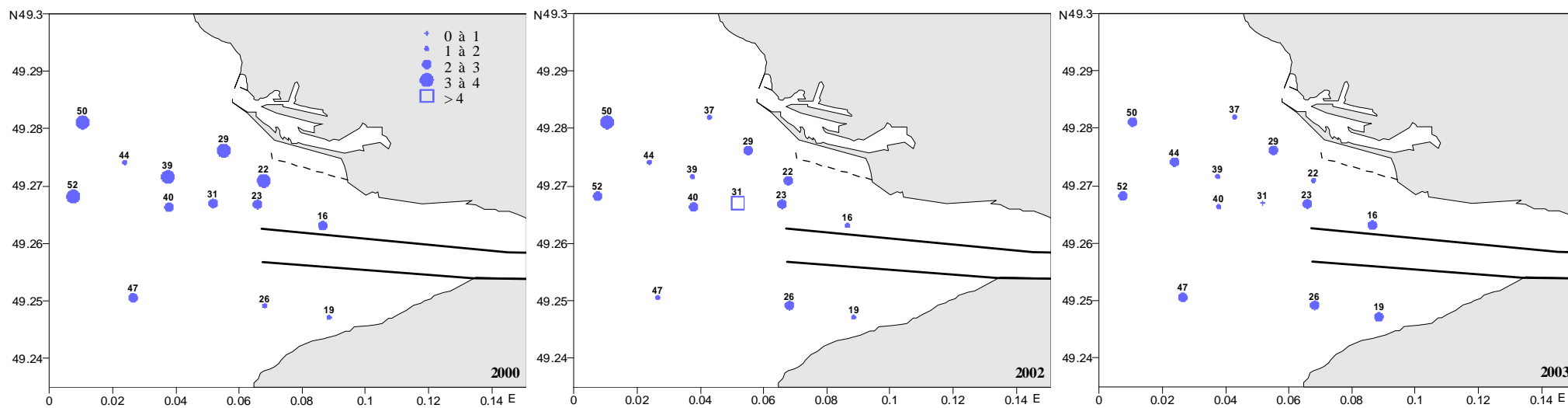


Figure II.12. Distribution spatiale de l'indice de Shannon-Weaver (H') au sein de l'estuaire de la Seine au mois de septembre 2000, 2002 et 2003.

II.3.4.b. Distribution spatiale et évolution temporelle de la diversité spécifique

Contrairement aux indices biologiques étudiés précédemment, la distribution spatiale de la diversité spécifique ne répond à aucun gradient mais souligne la coexistence de peuplements benthiques aux degrés de structuration différents malgré leur proximité (Figure II.12). Si certains peuplements conservent une structuration comparable chaque année (station 23 : 2,6, 2,7 et 2,6 en 2000, 2002 et 2003 respectivement), la tendance générale est aux fluctuations inter-annuelles asynchrones entre les stations. Ces dernières sont particulièrement marquées dans la zone du Kannick et son secteur adjacent (stations 31, 39 ; Figure II.12).

II.4. CARACTERISATION DES ASSEMBLAGES FAUNISTIQUES

A partir des données acquises en 2000, 2002 et 2003, une classification ascendante hiérarchique selon la distance de Bray-Curtis a été effectuée pour chaque année d'étude en vue de déterminer les assemblages faunistiques et les caractériser. Seules les espèces dont les abondances totales étaient au moins égales à 5 ind.0,5m⁻² ont contribué à la constitution des trois matrices. Les valeurs ont préalablement été transformées par la fonction \sqrt{x} afin de limiter l'influence des espèces fortement dominantes. L'analyse des trois dendrogrammes résultants a permis de déterminer les assemblages faunistiques en place en 2000, 2002 et 2003. A chaque assemblage défini ont été attribués un ou plusieurs taxa indicateurs, déterminés grâce à l'utilisation de l'indice IndVal.

Réalisées à partir d'une matrice comprenant 63, 64 et 61 espèces respectivement en 2000, 2002 et 2003, les classifications ascendantes hiérarchiques permettent d'identifier trois groupes de stations chaque année. Ils ont été représentés et cartographiés à la figure II.13 et leurs taxa indicateurs ont été précisés.

Bien que ces assemblages soient dénommés chaque année par des espèces indicatrices différentes, leurs caractéristiques sont similaires entre les années d'étude. Ainsi sont enregistrés aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003 des assemblages faunistiques se rapprochant de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* qui s'expriment sous la forme de trois faciès : (i) le faciès-type, (ii) le faciès appauvri, et (iii) le faciès sableux.

II.4.1. Le faciès-type de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*

Ce faciès-type est illustré par l'assemblage à *Eone nordmanni* – *Aphelochaeta marioni* en septembre 2000, à *Mysella bidentata* - *Aphelochaeta marioni* en septembre 2002 et à *Corbula gibba* - *Echinocardium cordatum* en septembre 2000.

Composé invariablement des stations les plus externes (50 et 52) mais aussi d'une station localisée à proximité des infrastructures portuaires en 2000 (station 29) ou en fosse sud en 2002

(station 19), cet assemblage se caractérise par les abondances les plus élevées et croissantes au cours de l'échantillonnage (de $4357,2 \pm 3374,9 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ en 2000 à $13165,8 \pm 2018,8 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ en 2003). Ses fortes biomasses augmentent aussi au cours du suivi (Tableau II.8) tandis que le nombre d'espèces qu'il abrite, bien qu'élevé, est marqué par des fluctuations.

Tableau II.8. Caractéristiques faunistiques des assemblages à *Eone nordmanni* - *Aphelochaeta marioni* (septembre 2000), à *Mysella bidentata* - *Aphelochaeta marioni* (septembre 2002) et à *Corbula gibba* - *Echinocardium cordatum* (septembre 2003) se rattachant au faciès-type de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*.

| | 2000 | 2002 | 2003 |
|--|--|--|---|
| Nombre de stations | 3 | 3 | 2 |
| Richesse spécifique | 86 | 53 | 69 |
| Abondance (ind.0,5m⁻²) | 4357,2 ± 3374,9 | 6987,8 ± 5038,8 | 13165,8 ± 2018,8 |
| Biomasse (g PSLC.0,5m⁻²) | 16,2 ± 11,6 | 25,5 ± 4,6 | 39,6 ± 2,0 |
| H' | 3,7 | 2,7 | 2,8 |
| R | 0,6 | 0,5 | 0,5 |
| Espèces dominantes et contributions relatives (%) | <i>Mysella bidentata</i> (28,8), <i>Aphelochaeta marioni</i> (15,5), <i>Abra alba</i> (12,3), <i>Pectinaria koreni</i> (11,2) | <i>Aphelochaeta marioni</i> (33,8), <i>Mysella bidentata</i> (24,0), <i>Abra alba</i> (16,1), <i>Owenia fusiformis</i> (13,3) | <i>Aphelochaeta marioni</i> (38,6), <i>Owenia fusiformis</i> (21,6), <i>Mysella bidentata</i> (15,8) |

Trois à quatre espèces seulement dominant chaque assemblage (Tableau II.8) et peuvent, à l'image de l'assemblage à *Mysella bidentata* - *Aphelochaeta marioni* (septembre 2002), être toutes indicatrices de l'assemblage et représenter près de 90% des abondances. Elles sont en outre caractéristiques de la communauté à *A. alba* - *P. koreni*.

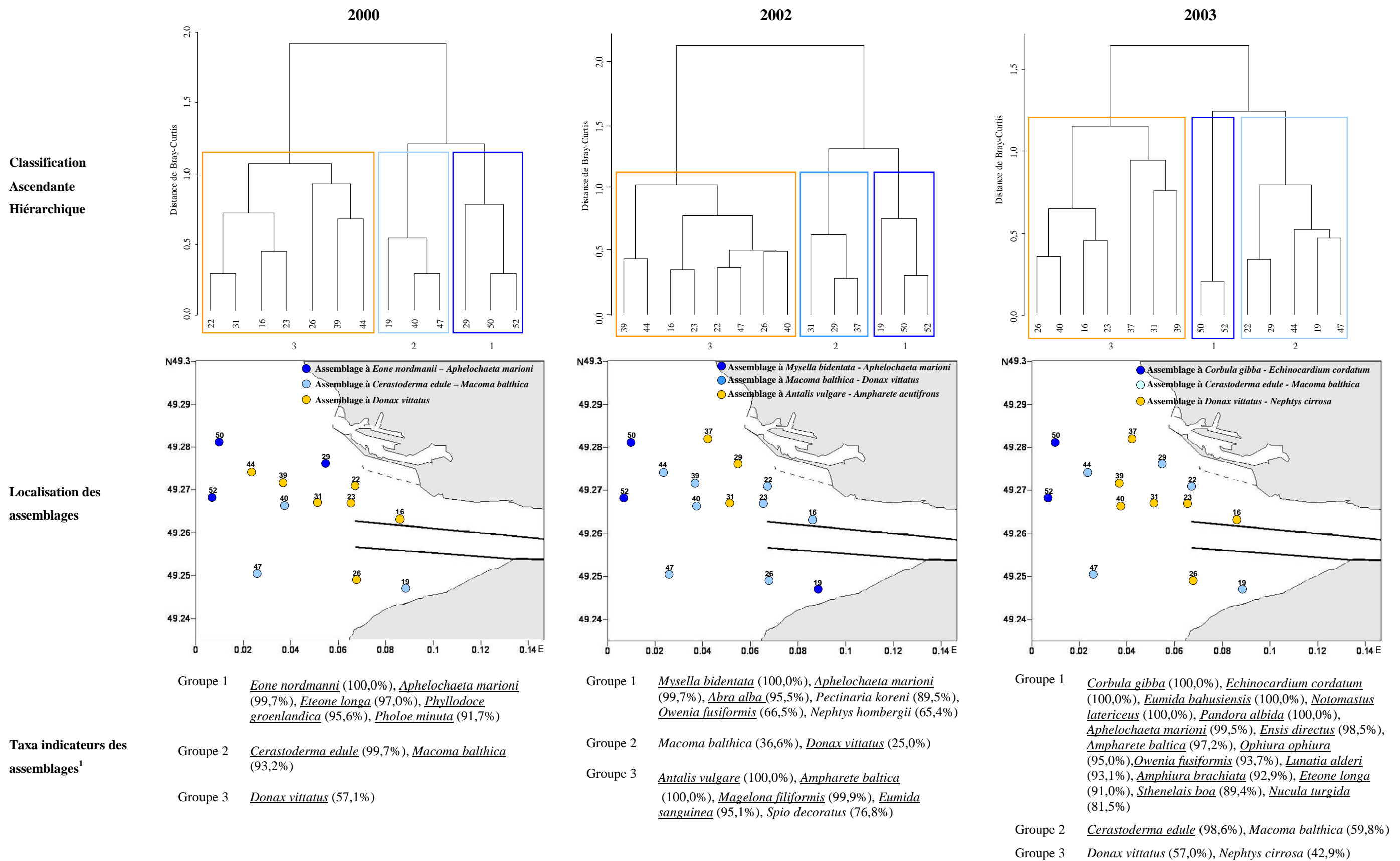


Figure II.13. Dendrogrammes représentant la distance de Ward (appliquée après transformation des données par la fonction \sqrt{x}) entre les stations échantillonnées à la benne Smith Mac-Intyre, distribution des assemblages faunistiques identifiés au mois de septembre 2000, 2002 et 2003 et taxa indicateurs de chaque assemblage.

¹ Le nom d'espèce est souligné lorsque la valeur IndVal de cette espèce est maximum à ce niveau de coupure.

II.4.2. Le faciès appauvri de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*

Ce faciès est représenté par les assemblages à *Cerastoderma edule* - *Macoma balthica* aux mois de septembre 2000 et 2003 et par celui à *Macoma balthica* - *Donax vittatus* en septembre 2002. Les stations qui le composent et leur nombre sont très variables d'une année à l'autre, attestant de la fluctuation de l'emprise spatiale et de la localisation de ce faciès à l'embouchure de la Seine. Ce faciès se caractérise par des indices faunistiques beaucoup moins élevés au regard du faciès-type, qui sont en outre très variables. Le nombre d'espèces récoltées en 2003 se distingue de ceux des autres échantillonnages (Tableau II.9) et les abondances sont très faibles en 2002 avant de retrouver en 2003 un niveau comparable à celui de la situation initiale. Les biomasses sont elles-aussi très fluctuantes.

Tableau II.9. Caractéristiques faunistiques des assemblages à *Cerastoderma edule* - *Macoma balthica* (septembre 2000 et 2003), et à *Macoma balthica* - *Donax vittatus* (septembre 2003) se rattachant au faciès appauvri de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*.

| | 2000 | 2002 | 2003 |
|--|---|--|---|
| Nombre de stations | 3 | 8 | 5 |
| Richesse spécifique | 29 | 30 | 51 |
| Abondance (ind.0,5m⁻²) | 2240,0 ± 1650,6 | 175,8 ± 92,6 | 2065,3 ± 1412,6 |
| Biomasse (g PSLC.0,5m⁻²) | 19,7 ± 24,9 | 1,2 ± 1,0 | 6,6 ± 10,7 |
| H' | 2,6 | 3,0 | 3,1 |
| R | 0,5 | 0,6 | 0,6 |
| Espèces dominantes et contributions relatives (%) | <i>Cerastoderma edule</i> (43,0), <i>Abra alba</i> (15,3), <i>Mysella bidentata</i> (12,5), <i>Pectinaria koreni</i> (9,6) | <i>Magelona johnstoni</i> (30,1), <i>Nephtys hombergii</i> (27,4), <i>Abra alba</i> (13,9), <i>Macoma balthica</i> (7,2) | <i>Mysella bidentata</i> (23,9), <i>Magelona johnstoni</i> (17,5), <i>Cerastoderma edule</i> (16,2), <i>Abra alba</i> (14,4) |

Les espèces indicatrices, dominantes et/ou accompagnatrices expriment la dualité entre deux voire trois cortèges spécifiques aux préférences édaphiques distinctes. Ainsi, les espèces typiques de la communauté à *A. alba* - *P. koreni* (*O. fusiformis*, *M. bidentata*, *A. alba*, *P. koreni*) se juxtaposent à celles caractéristiques de la communauté des vases estuariennes à *M. balthica* (*C. edule*, *M. balthica*) chaque année, et même à des espèces psammophiles telles *M. johnstoni* et *Spiophanes bombyx* en 2003.

II.4.3. Le faciès sableux de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*

Ce faciès se rattache à l'assemblage à *Donax vittatus* en septembre 2000, à *Antalis vulgare* - *Ampharete baltica* en 2002 et à *Donax vittatus* - *Nephtys cirrosa* en septembre 2003.

A l'instar du faciès appauvri, il est composé d'un nombre fluctuant de stations. La richesse spécifique de même que les abondances montrent aussi de fortes variations entre les années, et bien

que ces indices tendent à augmenter au regard des valeurs initiales, les indices de diversité et de régularité soulignent la destructuration de cet assemblage au cours du suivi (Tableau II.10).

Tableau II.10. Caractéristiques faunistiques des assemblages à *Donax vittatus* (septembre 2000), à *Antalis vulgare* - *Ampharete baltica* (septembre 2002) et à *Donax vittatus* - *Nephtys cirrosa* (septembre 2003) se rattachant au faciès sableux de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*.

| | 2000 | 2002 | 2003 |
|--|---|---|---|
| Nombre de stations | 7 | 3 | 7 |
| Richesse spécifique | 37 | 79 | 61 |
| Abondance (ind.0,5m⁻²) | 170,9 ± 97,1 | 2381,7 ± 1815,2 | 669,5 ± 1023,4 |
| Biomasse (g PSLC.0,5m⁻²) | 0,9 ± 0,6 | 3,2 ± 2,1 | 4,0 ± 7,6 |
| H' | 3,8 | 2,5 | 2,7 |
| R | 0,7 | 0,4 | 0,4 |
| Espèces dominantes et contributions relatives (%) | <i>Magelona johnstoni</i> (15,2), <i>Mesopodopsis slaberryi</i> (13,4), <i>Nephtys hombergii</i> (12,8), <i>Donax vittatus</i> (12,8), <i>Barnea candida</i> (11,8) | <i>Magelona johnstoni</i> (64,9), <i>Magelona filiformis</i> (6,9), <i>Lanice conchilega</i> (4,7), <i>Ampharete baltica</i> (3,2), <i>Eumida sanguinea</i> (2,7) | <i>Mytilus edulis</i> (45,8), <i>Donax vittatus</i> (42,5), <i>Nephtys hombergii</i> (5,4), <i>Abra alba</i> (2,8), <i>Aphelochaeta marioni</i> (2,7) |

A l'instar du faciès précédent, les espèces dominantes et accompagnatrices ont des affinités cénotiques différentes :

- en 2002 ont été récoltées conjointement des espèces typiques du peuplement à *Abra alba*-*Pectinaria koreni* (*A. alba*, *P. koreni*, *O. fusiformis*) affines des sables fins envasés,

- en 2003, les autres espèces dominantes accompagnant *D. vittatus* et *M. edulis* sont affines de fonds sableux (*M. johnstoni*, *N. cirrosa*), préférantes des sables envasés (*A. alba*, *P. koreni*, *M. bidentata*) ou des vases soumises à dessalure (*M. balthica*, *C. edule*) ou des espèces de fonds durs (*Balanus crenatus*).

II.5. EVOLUTION PLURI-ANNUELLE DU MACROBENTHOS DEPUIS SEPTEMBRE 2000 - METHODE DE REGIONALISATION

La régionalisation à trois niveaux hiérarchiques permet, au 2^{ème} niveau de coupure du dendrogramme, la distinction de deux ensembles (Figure II.14) regroupant respectivement :

- les stations 16, 23, 26, 31, 37, 39 et 40,
- les stations 19, 22, 29, 44, 47, 50 et 52.

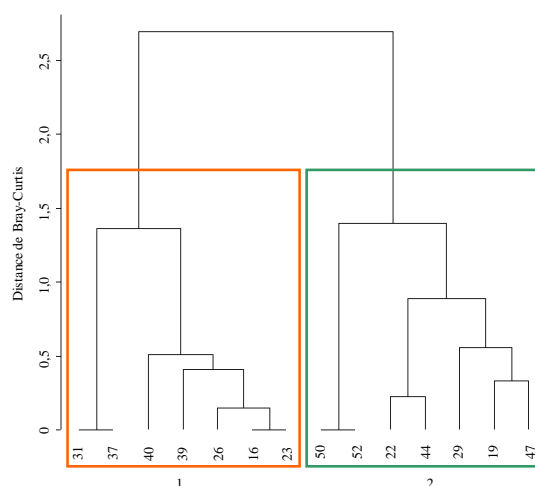


Figure II.14. Régionalisation de l'estuaire de la Seine sur la base des paramètres faunistiques. Méthode de régionalisation à trois niveaux hiérarchiques (Souissi *et al.*, 2002) appliquée à la matrice des données faunistiques de l'échantillonnage inter-annuel (septembre 2000, 2002 et 2003 ; 115 taxa et 41 observations).

Ces deux groupes peuvent, au niveau inférieur de coupure, être discriminés en deux sous-groupes de taille inégale, isolant chacun un doublon : les stations 31 et 37 localisées respectivement dans la zone du Kannick et à proximité des infrastructures portuaires, et les stations 50 et 52 situées dans la zone la plus externe.

La dichotomie obtenue ne partitionne pas l'estuaire, les deux « régions » individualisées étant emboîtées (Figure II.15). Ce résultat implique que (i) des assemblages macrobenthiques proches (exemple des stations 22 et 23) peuvent évoluer différemment au cours du temps et (ii) des assemblages localisés en zone interne et marine (stations 19 et 50 / stations 26 et 37) ou en fosses nord et sud (stations 16 et 26) peuvent co-évoluer.

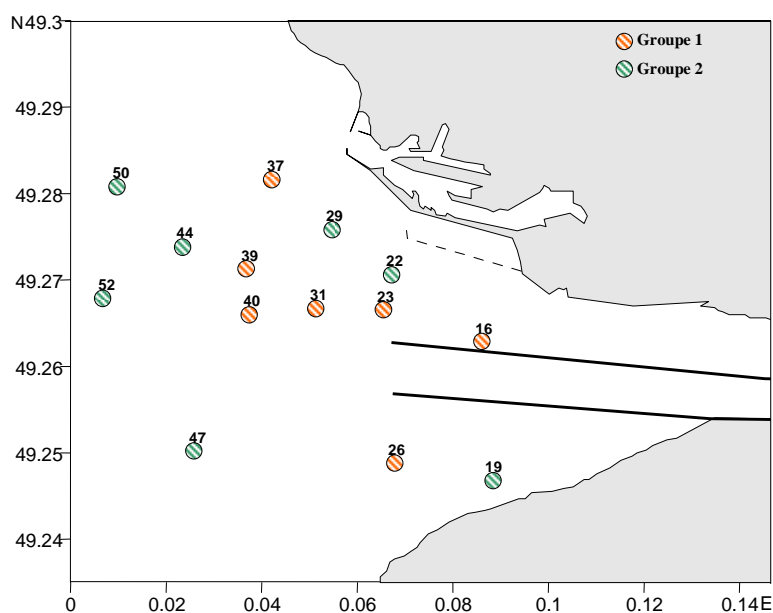


Figure II.15. Localisation des groupes de stations issus de la régionalisation de l'estuaire de la Seine sur la base des paramètres faunistiques.

III. DISCUSSION

III.1. ENVIRONNEMENT HYDROSEDIMENTAIRE

Si dans le cas de l'estuaire de la Seine, la nature des fonds est en étroite relation avec la saisonnalité des débits fluviaux, l'affinement de la granulométrie des sédiments dans l'estuaire et l'envasement de l'embouchure se généralisent depuis 30 ans (Avoine, 1981; Avoine & Crevel, 1985 ; Lesourd, 2000 ; Delsinne, 2005), en réponse aux aménagements de l'estuaire aval.

Malgré cette tendance à l'envasement signalée par les sédimentologues, le suivi granulométrique des sédiments effectué entre les années 2000 et 2003 met au contraire en évidence **la dominance des sables fins à moyens dès 2002**, au détriment des pélites. La distribution large des sables à l'embouchure n'est pas pour autant synonyme de l'ensablement de l'estuaire (*i.e.* comblement par des sables) mais plutôt de son non-ensablement, à relier aux cycles hydrologiques de la Seine. Lesourd (2000), Lesourd *et al.* (2003) et Garnaud (2003) précisent en effet que l'envasement de l'embouchure est conditionné par la crue (durée et intensité) et la quantité de matériel fin intra-estuarien remobilisable. **L'envasement est ainsi davantage marqué lorsque sont réunies les conditions de crue soutenue remobilisant un stock conséquent de particules fines.** Lors de notre période d'étude, les cycles hydrologiques relevés en 2002 et 2003 se distinguaient de celui enregistré en 2000, puisque caractérisés par une période de crue beaucoup plus courte et des débits fluviaux moins élevés. Ces conditions hydrologiques différentes au cours du suivi expliquent logiquement **(i) l'absence de faciès vaseux francs et (ii) l'omniprésence de sables, propres ou légèrement envasés sur les sites échantillonnés.**

La distribution assez large des sables à l'embouchure ne permet pas en revanche d'occulter **l'hétérogénéité spatiale de la couverture sédimentaire.** Quatre à cinq types sédimentaires, de superficie et de localisation fluctuantes d'une année à l'autre, ont été reconnus chaque année. Toutefois, aucun grand secteur homogène du point de vue sédimentaire n'a pu être mis en évidence et ce sont au contraire **des zones relativement restreintes et temporaires**, telles celles des vases sableuses en 2000, des sables fins à grossiers propres en 2002, ou des vases en 2003 qui se démarquent. L'apparition de ce dernier faciès en 2003 à proximité des infrastructures portuaires suggère une sédimentation de particules fines qui pourrait être l'une des conséquences des travaux d'extension du port du Havre.

Dans l'estuaire, **seule la composition granulométrique de la zone du Kannick reste stable.** Ce secteur reçoit depuis 1974 les sédiments dragués dans la Seine chenalisée. Le dépôt de ces sédiments, composés en moyenne de 80% de sables fins et 10 à 20% de vases (Boutin, 2000 ; N. Delsinne, com. pers.) a contribué à l'exhaussement des fonds du Kannick de plus de 12 mètres (Delsinne, 2005 ; Figure II.16) et leur récurrence assure la constance de la nature du sédiment. Les sables déposés sont cependant *pro parte* réintroduits dans le système par les courants de flot

dominants. Transportés sur une distance pouvant atteindre 4 km (Boutin, 2000), ils sont susceptibles d'engraisser les fonds situés plus à l'est et d'être à l'origine des faciès sableux (propres ou légèrement envasés) observés à proximité du banc d'Amfard, voire même à l'entrée de la fosse nord.

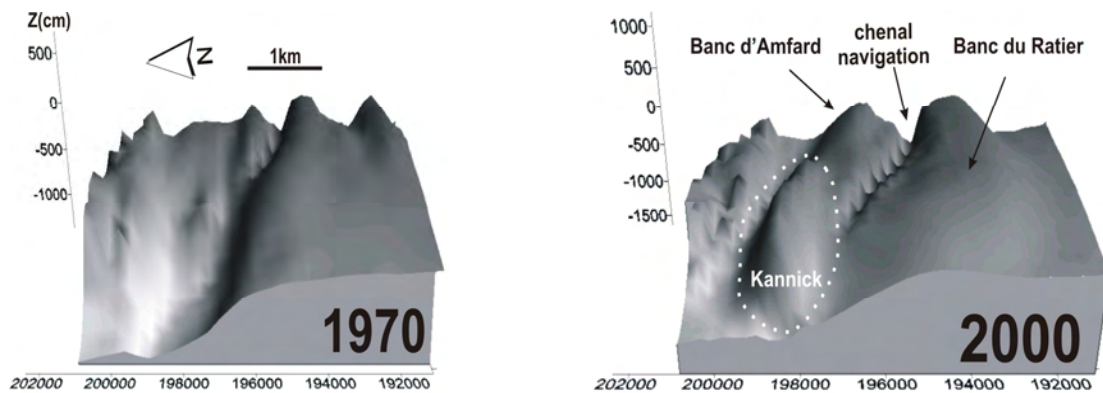


Figure II.16. Représentation 3D de l'embouchure de la Seine en 1970 et 2000 (coordonnées en Lambert I), illustrant l'exhaussement des fonds du Kannick suite aux clapages réguliers (d'après Delsinne, 2005).

La méthode de régionalisation révèle que l'embouchure est caractérisée par une juxtaposition de zones au fonctionnement sédimentaire distinct. Des stations pourtant proches n'auront pas la même typologie d'évolution alors que d'autres, plus éloignées, présenteront à l'échelle pluri-annuelle une dynamique sédimentaire similaire.

III.2. COMMUNAUTÉS BENTHIQUES

Malgré la variabilité inter-annuelle de la couverture sédimentaire de l'embouchure, les indices faunistiques classiques étudiés dans l'estuaire de la Seine (richesse spécifique, abondance et biomasse) augmentent au cours du suivi et, de même que la structure des peuplements, sont comparables à ceux rencontrés au sein des communautés distribuées dans les estuaires de zones tempérées (Warwick & Uncles, 1980; Dittmer, 1981 ; Elkaïm *et al.*, 1982 ; Ysebaert *et al.*, 1998, 2000, 2003 ; Carvalho *et al.*, 2005). A l'instar des travaux de Thiébaud (1994), Thiébaud *et al.* (1997) et Barnay (2003), le nombre d'espèces récoltées au cours du suivi pluri-annuel dans l'embouchure est élevé (≥ 100), mais les fortes abondances enregistrées chaque année, dominées par les Mollusques Bivalves et les Annélides Polychètes, ne sont imputables qu'à une quinzaine d'espèces dont six sont communes aux trois années considérées : les Mollusques *Abra alba* et *Mysella bidentata*, et les Polychètes *Aphelochaeta marioni*, *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni*. **Les peuplements macrobenthiques identifiés se réfèrent donc, dans les secteurs externes et subtidaux à la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* et, dans les secteurs plus internes éventuellement découvrants, à la communauté oligospécifique des vases estuariennes à *Macoma balthica*** (Cabioch & Gentil, 1975 ; Elkaïm *et al.*, 1982 ; Dauvin & Desroy, 2005). Liés à leur pénétration dans l'estuaire, ces

deux types de peuplements décrits par Petersen (1913, 1918) s'organisent selon un gradient aval-amont que Proniewski et Elkaïm (1980), Desprez (1981) et Mouny (1998) ont assimilé à un gradient d'appauvrissement, en réponse au gradient de salinité limitant la macrofaune benthique dans les secteurs amont des estuaires (Schlacher & Wooldridge, 1996a ; Ardisson & Bourget, 1997 ; Ysebaert *et al.*, 1998, 2000).

III.2.1. Réponse des populations macrobenthiques à l'environnement sédimentaire

L'augmentation des abondances moyennes de la faune macrobenthique au cours du suivi s'explique par l'augmentation de la densité des espèces dominantes à l'embouchure de la Seine. Cette observation est particulièrement valide pour le Polychète *O. fusiformis*, dont **l'explosion démographique entre 2000 et 2003 sur les fonds du large (Tableau II.11) amplifie l'hétérogénéité spatiale de sa distribution à l'échelle de l'estuaire.** Selon Thiébaud (1994) et Dauvin *et al.* (2004), les densités les plus élevées d'*O. fusiformis* en baie de Seine orientale et en Baie des Veys se rencontrent préférentiellement dans un sédiment riche en particules fines (< 63µm). Si les effectifs importants d'*O. fusiformis* à la station 52 sont associés à des vases sableuses évoluant vers un sable vaseux au cours du temps, tel n'est pas le cas à la station 50 où les pélites se raréfient pour devenir quasiment absentes en 2003 (Tableau II.11). Compte tenu de la période d'échantillonnage (septembre), de tels effectifs peuvent être liés à des recrutements importants mais ne présentent pas des densités élevées d'individus adultes. De ce point de vue, Dauvin (1992) a montré que, suite à leur recrutement, les juvéniles se maintiennent en densités notables uniquement dans les sables fins plus ou moins envasés et disparaissent totalement des sables moyens propres après trois mois. Les travaux d'Olivier (1997), menés expérimentalement, ont d'ailleurs précisé que les taux de survie des recrues étaient considérablement réduits après 52 jours de vie sur des sables fins à moyens propres.

Tableau II.11. Teneurs en pélites et valeurs d'abondance moyenne totale et d'*Owenia fusiformis* enregistrées aux stations 50 et 52 au cours du suivi pluri-annuel.

| | Station 50 | | | Station 52 | | |
|---|------------|------|-------|------------|-------|-------|
| | 2000 | 2002 | 2003 | 2000 | 2002 | 2003 |
| Teneur en pélites (%) | 24,9 | 13,9 | 0,1 | 25,6 | 19,7 | 14,7 |
| Abondance d' <i>O. fusiformis</i> (ind.0,5m ⁻²) | 25 | 1515 | 1993 | 195 | 1280 | 4488 |
| Abondance totale (ind.0,5m ⁻²) | 3785 | 6020 | 11738 | 7981 | 12440 | 14593 |

Si ces espèces dominantes à l'échelle de l'embouchure voient leurs effectifs augmenter, d'autres présentent des fluctuations plus chaotiques, dont l'amplitude peut être :

- (i) modérée, telles *Abra alba* et *Pectinaria koreni*,

(ii) marquée, à l'image du Polychète *Magelona johnstoni* et du Bivalve *Cerastoderma edule*. Affines respectivement des sables fins propres et des milieux envasés soumis à salinité variable, **la distribution de ces deux espèces évolue de façon opposée**. Les effectifs de *C. edule* ont diminué de façon importante en 2002, simultanément au non-ensablement de l'embouchure (Figure II.17) tandis que *M. johnstoni* devient dominante, particulièrement dans les sables propres de la station 29 (1406,6 ind.0,5m⁻²; Figure II.18). En 2003, la représentation de ces deux espèces dans l'estuaire s'inverse, reflétant les modifications sédimentaires (ensablement des stations 29 et 22).

La réponse des populations développée ici suggère un rôle structurant du sédiment dans la répartition de ces espèces, comme l'ont montré Teske et Wooldridge (2003) dans des estuaires sud-africains.

III.2.2. Impact de l'extension du port du Havre

Parmi les travaux mis en œuvre pour la réalisation du projet Port 2000, la forte activité de dragage de la fosse nord a conduit à l'extraction de plus de 4,5 millions de m³ de matériaux (<http://www.havre-port.net/pahweb.html>). Réalisés avec le souci de limiter les perturbations dans le chenal nord, ces travaux ont engendré des modifications des conditions hydrosédimentaires menant à l'apparition de zones de dépôts et d'érosion. Dans ce contexte, **le développement des faciès vaseux remarqués aux stations 22 et 29 dans notre étude correspondrait à un réajustement de l'estuaire à travers le rééquilibrage des masses sédimentaires**. Cette idée est d'ailleurs confirmée par les travaux ultérieurs de la CSLHN (Simon & Jourde, 2005) qui ont montré la persistance des vases à ces deux stations en 2004 et 2005.

De telles activités de dragage ne sont pas sans conséquence sur les peuplements benthiques et provoquent une défaunation partielle ou totale du sédiment, comme l'ont montré Van Dalssen *et al.* (2000) en Mer du Nord ou Guerra-Garcia & Garcia-Gomez (2006) dans le port de Ceuta en Méditerranée. Dans le cas des stations 22 et 29, sous influence des dragages entamés en 2001, les peuplements faunistiques ont subi des modifications importantes (Figures II.19, A et B). L'évolution du diagramme rang-fréquence relatif à l'assemblage en place à la station 29 reflète un appauvrissement et une faible structuration en 2003 [courbe proche du stade 1' (*i.e.* voisin d'un état pionnier) défini par Frontier (1976)], vraisemblablement liés à l'engraissement péritique (Figure II ;19-A). A la station 22, la courbe devient rectiligne (stade 1, *i.e.* état pionnier) entre 2000 et 2002, soulignant le rajeunissement du peuplement en place (Figure II.19-B). Le maintien de cette allure rectiligne en 2003 indique la persistance des perturbations dans cette zone, empêchant le peuplement d'évoluer vers un stade plus mature.

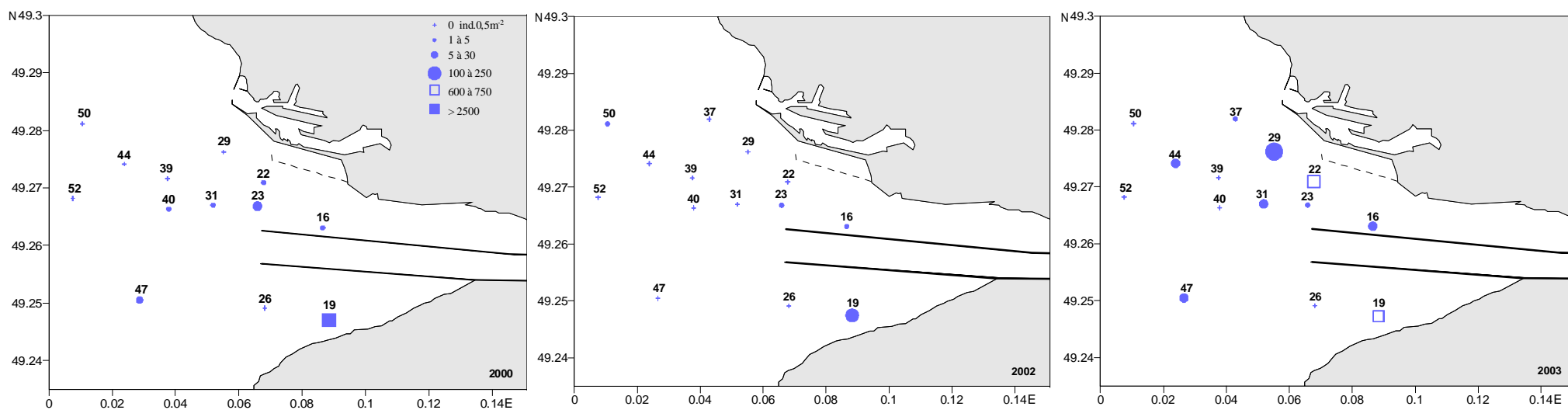


Figure II.17. Distribution spatiale de l'abondance de *Cerastoderma edule* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003. Les classes ne sont pas continues.

64

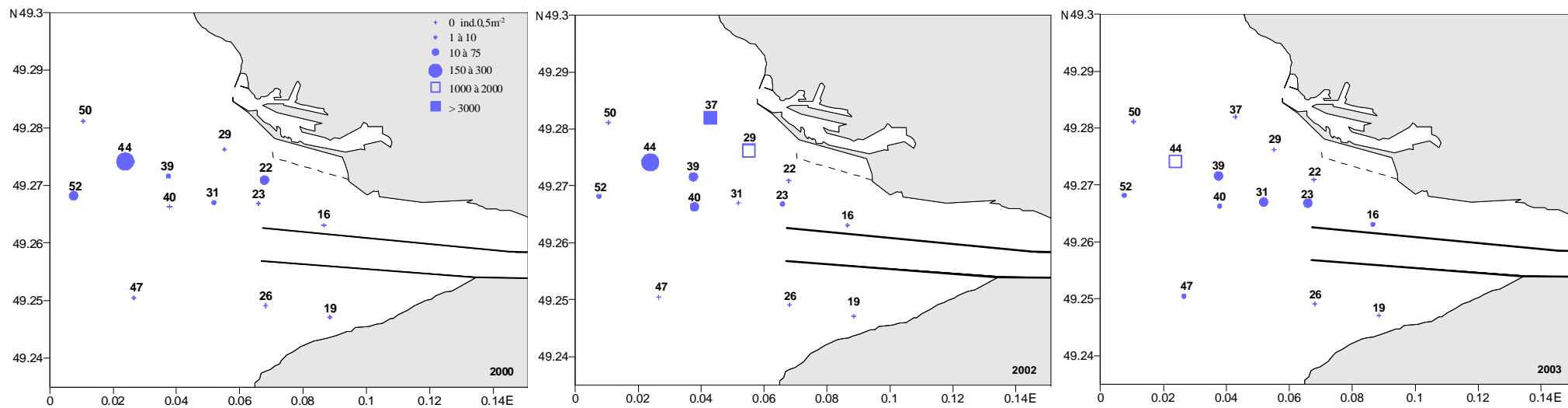


Figure II.18. Distribution spatiale de l'abondance de *Magelona johnstoni* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de septembre 2000, 2002 et 2003. Les classes ne sont pas continues.

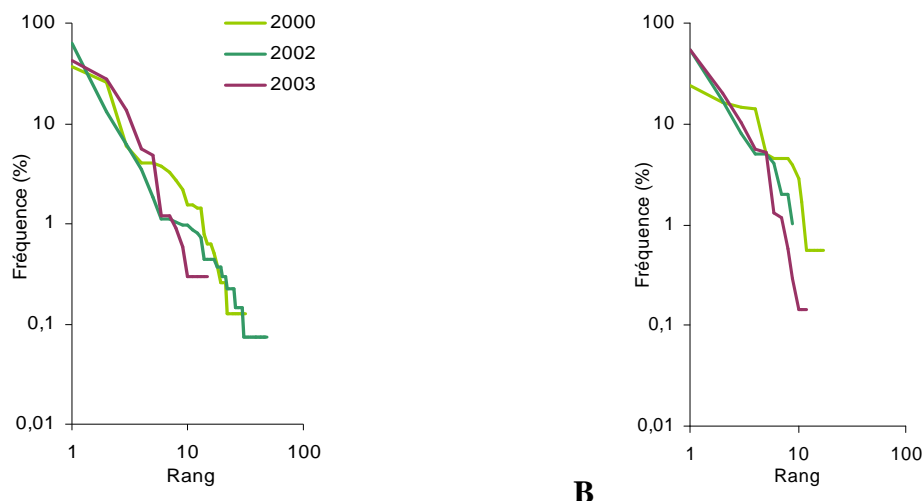


Figure II.19. Diagramme rang-fréquence réalisé d'après les fréquences spécifiques des peuplements en place aux stations 29 (A) et 22 (B) en 2000, 2002, et 2003.

La colonisation des sables de la station 29 en 2002 a essentiellement été assurée par *M. johnstoni*, espèce affine des sables propres mais aussi adaptée aux milieux instables caractérisés par la mobilité de leurs sédiments. En 2003, la dominance numérique de *C. edule* aux stations 22 et 29, et l'absence de polychètes opportunistes malgré les fortes teneurs en pélites de ces stations (et probablement en matière organique), laisse à penser que la colonisation de ces dernières stations reflète :

- un recrutement printanier
- et/ou une colonisation active (migration) ou passive (charriage) depuis les peuplements adjacents comme l'ont suggéré Lewis *et al.* (2002) suite à la construction d'un pipeline dans un estuaire irlandais.

Ces interprétations doivent néanmoins être considérées avec précaution puisque s'oppose à la stratégie d'échantillonnage (une seule période de prélèvement par an), la capacité de la macrofaune à recoloniser rapidement une zone endommagée par des dragages (Lewis *et al.*, 2002 ; Guerra-Garcia & Garcia-Gomez, 2006).

S'il est vrai que l'existence d'aménagements antérieurs à l'embouchure de la Seine ne simplifie pas l'appréciation des changements potentiellement provoqués par ces derniers travaux, les modifications, tant sédimentaires que faunistiques, observés aux stations 22 et 29 ne sont pas de l'ampleur de celles observées suite à des aménagements de même nature. En effet, de nombreux travaux ont démontré l'influence négative des constructions portuaires sur les peuplements macrobenthiques. Ainsi, Monbet (1997) souligne que la construction du terminal pétrolier d'Antifer a provoqué la diminution de 75% et 80% des abondances et biomasses macrobenthiques suite aux opérations de dragages. Des aménagements comparables menées dans le port de Bilbao

(Espagne) en vue de la construction d'une nouvelle digue ont provoqué la disparition complète de la macrofaune (Muxika *et al.*, 2005).

Une telle absence de réponse biologique de type "catastrophique" dans l'estuaire de la Seine pourrait être associée aux caractéristiques physiques très contraignantes exerçant naturellement une pression forte sur la faune benthique.

III.2.3. Stabilité pluri-annuelle des peuplements macrobenthiques de l'embouchure

En dépit de la répartition hétérogène de la macrofaune benthique à l'embouchure de la Seine, **son organisation reste, quelle que soit l'année considérée, structurée autour de trois assemblages**. Chacun d'entre eux, bien que caractérisé chaque année par des espèces indicatrices différentes, n'en reste pas moins homologue en raison notamment du pool commun de leurs espèces dites « pilotes » au sens de Gentil (1976). Les dissemblances, lorsqu'elles existent, sont liées le plus souvent à un bouleversement de la hiérarchie des espèces dominantes.

Compte-tenu du gradient de salinité, les assemblages faunistiques s'organisent selon un gradient amont-aval dans lequel le **faciès type de la communauté à *A. alba* - *P. koreni*** occupe la position la plus aval de l'embouchure. Composé invariablement des deux stations les plus au large (50 et 52), il peut aussi, selon les années, s'étendre à des stations plus internes.

Variantes de l'assemblage précédemment décrit, les deux autres assemblages, dont **les frontières imprécises fluctuent au cours du temps**, se rattachent, au regard de leurs caractéristiques (richesse spécifique, abondance, composition faunistique...) à différents faciès de la communauté à *Abra alba* – *Pectinaria koreni* :

- (i) les assemblages à *D. vittatus* (groupe 3) en 2000 et à *Antalis vulgare* - *Ampharete acutifrons* (groupe 2) en 2002 se réfèrent à un **faciès sableux** tel que défini par Cabioch et Gentil (1975). En dépit de la dominance des espèces psammophiles, ce faciès abrite des espèces affines des sables fins plus ou moins envasés et des vases. Cette dualité de cortèges spécifiques reflète son caractère d'écotone.

- (ii) les assemblages à *C. edule* - *M. balthica* (groupe 2) en 2000 et à *M. balthica* - *D. vittatus* (groupe 3) en 2002 se rattachent à un **faciès d'appauvrissement**, correspondant à un faciès de transition entre la communauté à *A. alba* - *P. koreni* et celle des vases estuariennes à *M. balthica* localisée plus en amont (Dauvin *et al.*, 2002).

Malgré la pérennité de ces trois assemblages faunistiques, la régionalisation isole globalement deux groupes de stations dont la macrofaune benthique a évolué distinctement au cours du temps. Leur organisation spatiale n'obéit pas à un gradient amont-aval mais reflète au contraire **l'imbrication des assemblages entre eux, les caractéristiques biologiques des assemblages les plus au large co-évoluant avec celles d'assemblages plus internes**. Alors que Dauvin *et al.*

(2002) considèrent que l'embouchure est physiquement partitionnée en trois compartiments (fosse nord, fosse sud et large), les peuplements, de par leur évolution pluri-annuelle, ne respectent pas ce cloisonnement. **L'estuaire se caractérise non seulement par une mosaïque d'habitats mais aussi d'assemblages macrobenthiques.** Si chacun occupe des secteurs variables chaque année, leur cortège d'espèces persiste au cours du suivi pluri-annuel comme l'ont déjà observé Turner *et al.* (1995) dans les sédiments meubles de la côte est de la Nouvelle-Zélande. En outre, les régionalisations appliquées indépendamment aux paramètres sédimentaires et faunistiques soulignent **leur évolution discordante.** Bien que la nature granulométrique soit communément reconnue comme un facteur structurant fortement les assemblages benthiques (Gray, 1974; Snelgrove & Butman, 1994; Sanvicente-Anorve *et al.*, 1996), il semble que ce rôle varie selon l'échelle spatiale d'observation. Ainsi, s'il structure les peuplements benthiques à grande échelle, comme l'ont montré Gentil et Cabioch (1997) en Manche centrale et en baie de Seine, ou Glémarec (1969) dans le Golfe de Gascogne, **la part explicative du sédiment dans la structuration de la macrofaune n'est plus prépondérante à de plus petites échelles spatiales, et d'autres caractéristiques du sédiment telles sa porosité ou sa stabilité vont contrôler *pro parte* la distribution de la macrofaune** (Snelgrove & Butman, 1994). L'asynchronisme sédiment/structuration des assemblages benthiques rencontré dans l'embouchure de la Seine rejoint celui mis en évidence par Seiderer et Newell (1999) le long de la côte est de l'Angleterre ou par Carvalho *et al.* (2005) dans la lagune d'Obidos au Portugal où **la granulométrie n'explique qu'une part mineure de la structuration des communautés benthiques.**

CHAPITRE 3

SUIVI DES PEUPELEMENTS BENTHIQUES À

L'ECHELLE ANNUELLE

Complémentaire au suivi pluri-annuel, cette étude a eu pour objectif de caractériser la variabilité temporelle de la distribution des peuplements benthiques à l'échelle annuelle, en prenant en considération la variabilité saisonnière de la couverture sédimentaire de l'embouchure de la Seine décrite par les études sédimentologiques.

Une étude a alors été réalisée en 2002, à plus petite échelle temporelle, au cours de laquelle la fosse nord a été délibérément peu prospectée afin de ne considérer que les variations « naturelles » induites par les fluctuations des débits fluviaux. Cette étude a permis (i) de caractériser la dynamique des peuplements de sédiments fins à trois périodes distinctes de l'année et (ii) d'appréhender l'évolution de leur structure en réponse aux variations de la couverture sédimentaire¹.

I. MATERIEL ET METHODES

I.1. ECHANTILLONNAGE

Trois campagnes en mer ont été conduites en 2002 : à la fin de l'hiver (6 mars), au printemps (15 mai) et à la fin de l'été (28 septembre), la campagne d'échantillonnage automnale (2 décembre) ayant été annulée pour des raisons météorologiques. A partir des missions PECTOW effectuées depuis 1986 en baie de Seine orientale (Thiébaud, 1994 ; Thiébaud *et al.*, 1997 ; Barnay, 2003), un réseau de 23 stations (7 en fosse sud, 2 en fosse nord et 14 face à l'estuaire) a ainsi été prospecté (Figure III.1). La station SA64 n'a toutefois pu être échantillonnée au mois de septembre 2002 en raison de sa proximité avec les travaux d'extension du Port du Havre. Lors de chaque mission, la macrofaune a été récoltée au moyen d'une benne Hamon (surface de prélèvement : 0,25 m² ; Dauvin, 1979). Deux répliquats ont été destinés à l'analyse de la macrofaune, un répliquat supplémentaire ayant servi aux analyses sédimentaires (granulométrie et teneur en matière organique du sédiment).

¹ L'objectif de cette étude n'est pas d'appréhender l'influence du recrutement sur la structuration des peuplements mais de caractériser la réponse des peuplements (en terme de structure) aux modifications de leur environnement sédimentaire.

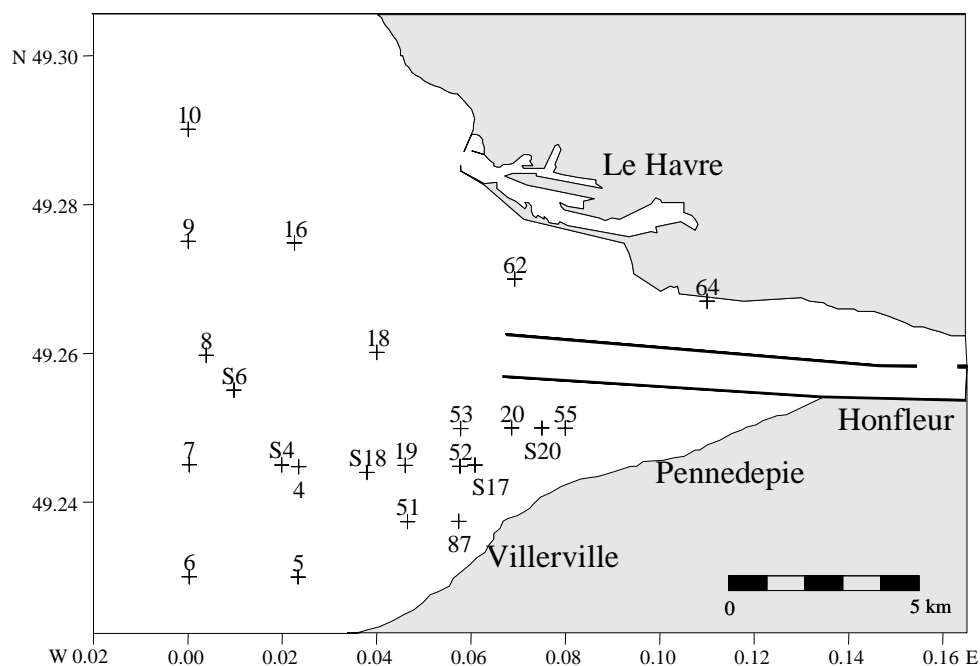


Figure III.1. Localisation des stations échantillonnées en mars, mai et septembre 2002 dans l'estuaire de la Seine ; par soucis de clarté, le préfixe SA de chaque station a été supprimé. Les coordonnées géographiques des stations échantillonnées sont précisées en annexe A.

I.2. TRAITEMENT DES ECHANTILLONS

I.2.1. Echantillons sédimentaires

Le sédiment destiné à l'analyse granulométrique a été conservé et analysé selon le même protocole que celui décrit au chapitre 2 (paragraphe I.2.1).

La teneur en matière organique totale a été estimée par la méthode de la perte au feu, adaptée de Luczak *et al.* (1997).

I.2.2. Echantillons biologiques

Les prélèvements biologiques ont été tamisés individuellement sur une toile métallique d'ouverture circulaire de 2 mm¹, puis fixés au formol dilué à 10%. Au laboratoire, les échantillons ont été triés après ajout de rose bengale et la macrofaune déterminée jusqu'au rang spécifique et dénombrée. Les densités ont été exprimées en nombre d'individus par 0,5 m⁻² et les biomasses, en g PSLC.0,5 m⁻².

¹ Nous nous sommes intéressés dans cette étude à la variabilité de l'organisation des peuplements macrobenthiques subtidaux en relation avec la variabilité de la couverture sédimentaire décrite par les sédimentologues. Il ne s'agit pas d'une étude relative à l'influence du recrutement sur la structure de ces peuplements.

I.3. TRAITEMENTS ET ANALYSES DES DONNEES

Différents indices et traitements, dont la richesse spécifique, l'abondance, la biomasse, les indices de diversité de Shannon-Weaver et de régularité ont été retenus pour caractériser les états et la variabilité saisonnière des peuplements. L'analyse des résultats a été complétée par tests de comparaison, des corrélations de rang de Spearman, des classifications ascendantes hiérarchiques, la méthode de régionalisation et l'indice IndVal (décrits au chapitre 2).

II. RESULTATS

II.1. CONTEXTE HYDROLOGIQUE ET CARACTERISTIQUES DU CYCLE DE SEDIMENTS FINS EN 2002

Les mesures hydrologiques montrent que la crue hivernale 2001-2002 débute en décembre (débits liquides supérieurs à $800 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$; Figure III.2).

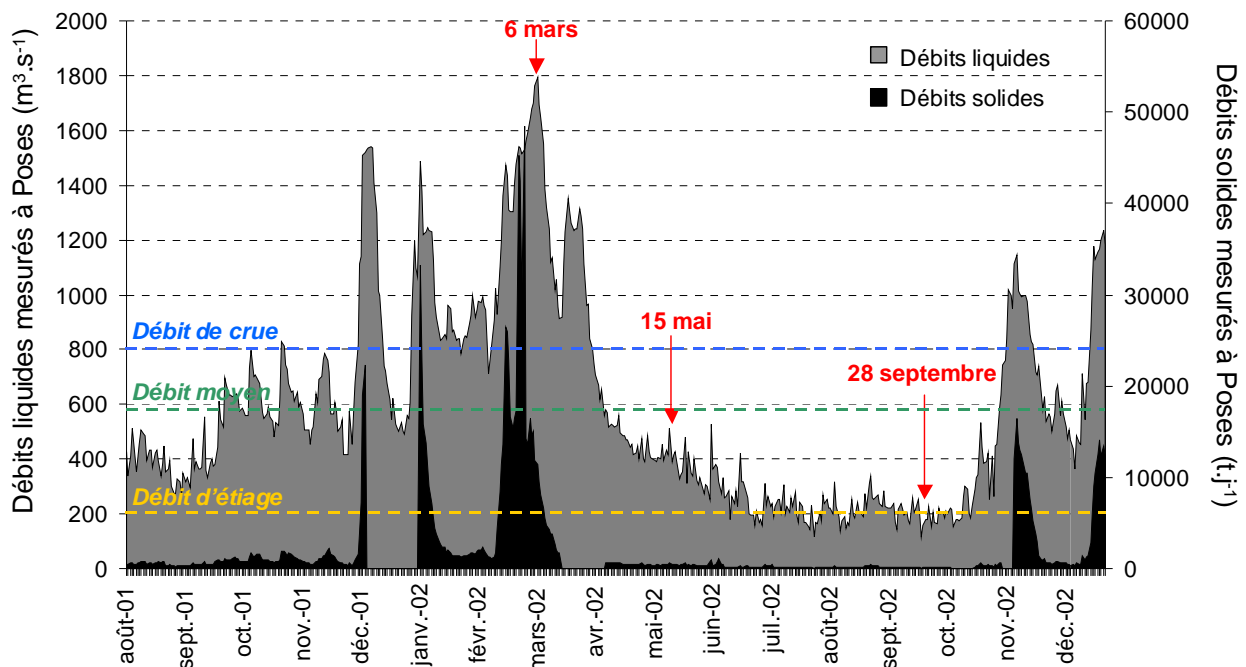


Figure III.2. Historique des débits liquides ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) et solides ($\text{t} \cdot \text{j}^{-1}$, en noir) mesurés au barrage de Poses du mois d'août 2001 à décembre 2002.

Les débits du début de l'année 2002 sont atypiques, car importants en intensité et en temps.

A la fin du mois de mars s'amorce la décrue de la Seine, les débits chutant rapidement sous la barre des $591 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (débit moyen de l'année 2002). Ces débits restent cependant relativement élevés et ne sont inférieurs à $200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ qu'à partir du mois de juillet.

Les débits solides suivent globalement la même dynamique que les débits liquides : trois pics apparaissent au moment des pics de crue [décembre, janvier, mars (pic majeur)] mais leur intensité et leur durée ne sont pas similaires (Figure III.2).

II.2. CARACTERISTIQUES EDAPHIQUES

II.2.1. Composition sédimentaire

Les sédiments sont essentiellement constitués de particules de diamètre inférieur à 500 μm (>90% de la fraction), les proportions de pélites et de sables fins à moyens restant comparables quelle que soit la saison considérée (Tableau III.1). Les particules plus grossières (*i.e.* les sables grossiers et les petits graviers et granules) participant très peu à la nature texturale des fonds, les valeurs moyennes de la médiane évoluent peu durant l'année (de $76,9 \pm 52,0 \mu\text{m}$ à $84,7 \pm 63,4 \mu\text{m}$).

Les teneurs moyennes en pélites, en sables fins et moyens ainsi que la médiane ne varient pas de manière significative (test de Kruskal-Wallis ; $p > 0,05$) en raison d'une forte variabilité spatiale intra-saisonnière.

Tableau III.1. Caractéristiques sédimentaires moyennes (\pm écart type) au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

| | Mars | Mai | Septembre |
|---|-----------------|-----------------|-----------------|
| Pélites | $42,6 \pm 33,6$ | $47,2 \pm 36,6$ | $37,8 \pm 29,7$ |
| Sables fins | $37,1 \pm 20,2$ | $36,0 \pm 24,8$ | $43,7 \pm 19,9$ |
| Sables moyens | $15,3 \pm 18,2$ | $12,6 \pm 15,6$ | $14,0 \pm 13,7$ |
| Sables grossiers | $3,3 \pm 6,8$ | $2,6 \pm 3,8$ | $2,7 \pm 3,9$ |
| Petits graviers et granules | $1,6 \pm 2,1$ | $1,6 \pm 2,3$ | $1,8 \pm 2,5$ |
| Médiane (μm) | $84,7 \pm 63,4$ | $78,4 \pm 56,5$ | $76,9 \pm 52,0$ |

II.2.2. Evolution spatio-temporelle de la distribution des classes granulométriques dominantes

II.2.2.a. Pélites

Les cartes de distribution dressées aux mois de mars, mai et septembre soulignent la « compartimentation » de l'estuaire (Figure III.3). Les stations les plus externes présentent et conservent des taux pélitiques faibles (<15%) et similaires d'une saison à l'autre, alors que dans la zone interne de l'estuaire, les teneurs en particules fines, plus élevées (entre 25 et 90%), fluctuent fortement d'une saison à l'autre. Dans ce dernier secteur, on observe :

- une alternance entre un envasement printanier des fonds et un désenvasement ou ensablement automnal (neuf stations présentent un taux de pélites supérieur à 75% au mois de mai contre 4 et 3 à la fin de l'hiver et de l'été) ;
- une évolution saisonnière asynchrone des taux de pélites entre stations géographiquement proches (exemple des stations SA04 et SAS4, ou SA52 et SAS17 ; Figure III.3).

II.2.2.b. Sables fins à moyens

Quelle que soit la saison considérée, les sables fins à moyens sont bien représentés dans la totalité de l'estuaire, notamment dans la partie externe. A l'instar des pélites, leur distribution est

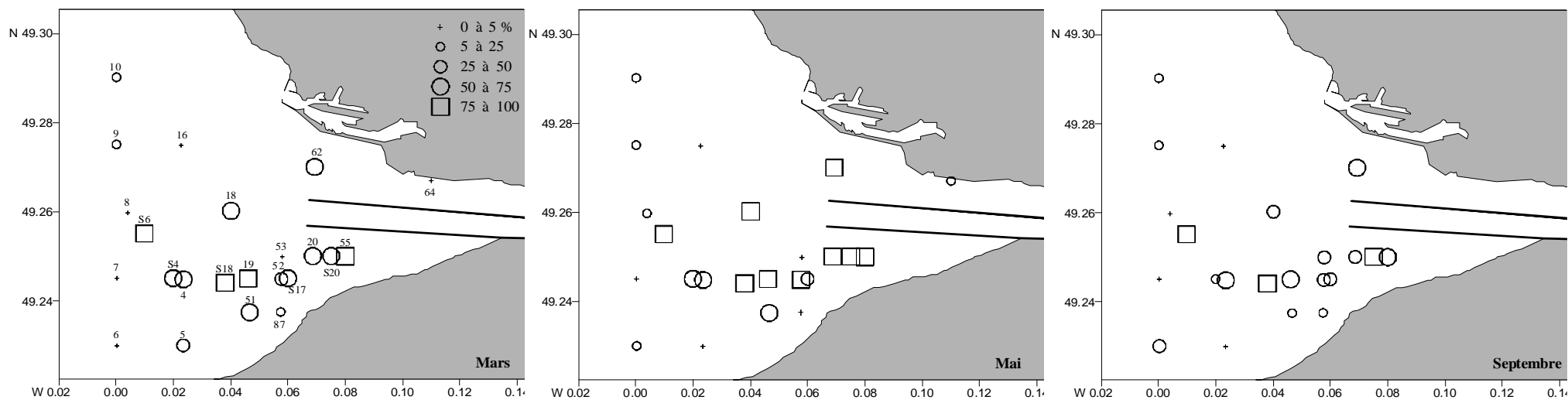


Figure III.3. Distribution spatiale des pétiltes (particule de diamètre $< 0,05\text{ mm}$) dans l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002. Les classes sont exprimées en pourcentage.

73

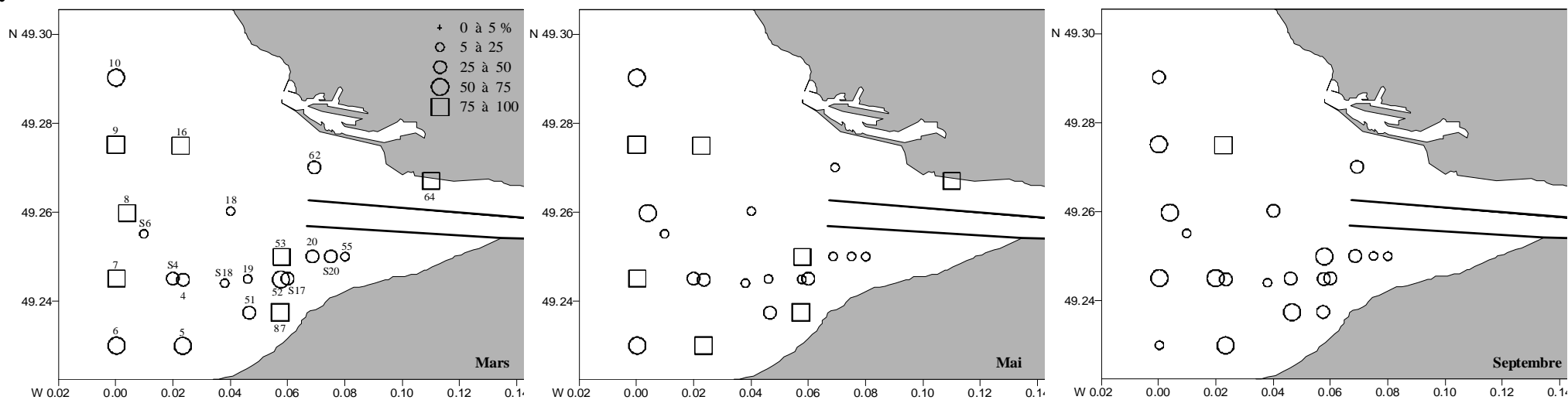


Figure III.4. Distribution spatiale des sables fins à moyens ($0,05 < \text{particule de diamètre} < 0,5\text{ mm}$) dans l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002. Les classes sont exprimées en pourcentage.

hétérogène (Figure III.4) et leurs contributions varient largement à chaque saison : de 8,3% à 97,7% en mars, de 7,3% à 98,1% en mai et de 9,7% à 98,9% en septembre. Pérites et sables fins à moyens constituant la quasi-totalité du sédiment, la variabilité temporelle à petite échelle spatiale décrite pour les pérites s'observe de nouveau (exemple des stations SA04 et SAS4 ou SA52 et SAS17). Si les cartes de répartition des sables fins à moyens ne mettent en évidence aucun schéma clair de distribution, elles soulignent néanmoins l'existence de fluctuations saisonnières importantes dans la fosse sud, et son caractère ensablé à la fin de l'été.

II.2.2.c. Types sédimentaires

Les analyses granulométriques permettent de reconnaître quatre types sédimentaires.

Quelle que soit la saison considérée, au moins 60% des stations échantillonnées, essentiellement distribuées à l'embouchure de la Seine, présentent des sédiments vaseux et vaseux-sableux (Figure III.5). Les sédiments sableux, plus rares, se localisent principalement dans la partie externe de l'estuaire. Ces derniers peuvent toutefois constituer, en zone interne, des enclaves au sein des sédiments riches en pérites (stations SA53, SA64 et SA87).

Aucun gradient clair n'apparaît dans l'estuaire. Seule une tendance à l'envasement, remarquée au printemps dans la fosse sud peut être observée. Parmi les 23 stations étudiées, seulement 8 conservent un type sédimentaire identique entre les mois de mars, mai et septembre, les autres évoluant indépendamment.

II.2.3. Matière organique totale

La teneur moyenne en matière organique reste significativement identique à l'échelle de l'estuaire tout au long de l'année (Kruskall-Wallis ; $p > 0,05$), les valeurs étant de $3,3 \pm 2,5$ % à la fin de l'hiver, $3,9 \pm 2,8$ % au printemps et $2,7 \pm 1,6$ % à la fin de l'été.

En revanche, à chaque saison étudiée, les valeurs varient fortement entre les stations (Figure III.6) : de 0,7% à 8,7% au mois de mars, de 0,8% à 13,5% au mois de mai et de 0,6% à 6,6% au mois de septembre, révélant ainsi des zones très différentes quant à la disponibilité de matériel assimilable par les individus macrobenthiques.

Aux mois de mars et septembre, les plus faibles taux de matière organique (<2%) sont plutôt observés dans le secteur externe de l'estuaire, alors que plus à l'embouchure, les sédiments sont globalement plus riches, même si localement certaines stations présentent de faibles teneurs en matière organique. Ce schéma s'estompe au mois de mai, les teneurs en matière organique se distribuant de façon plus homogène au sein de l'estuaire.

Le calcul des corrélations met en évidence que cette dynamique est contrôlée par celle de la teneur en pérites du sédiment (Tableau III.2) et, *de facto*, des types sédimentaires.

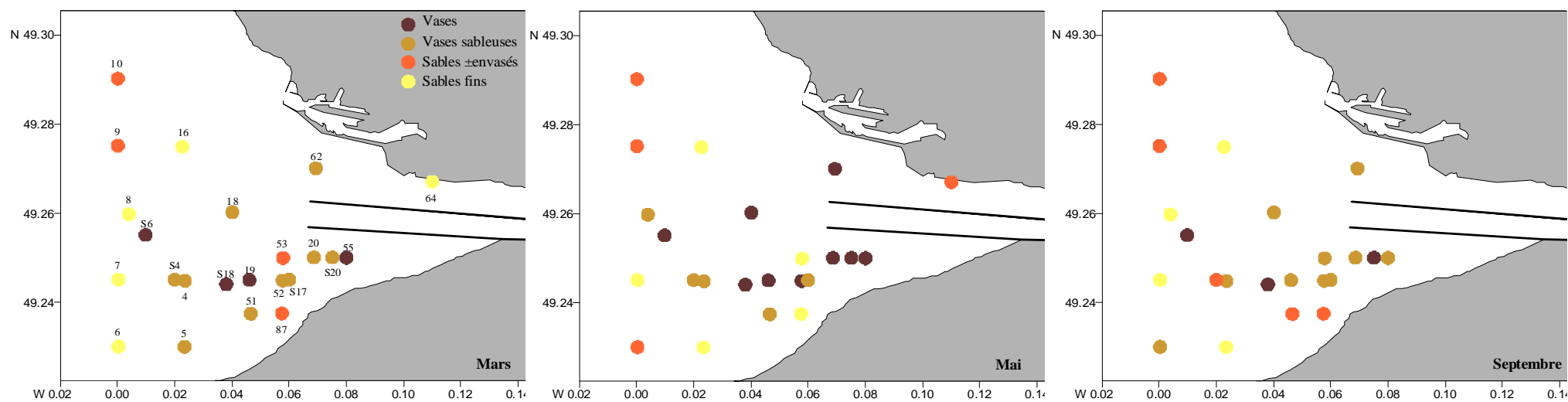


Figure III.5. Distribution spatiale des types sédimentaires dans l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

75

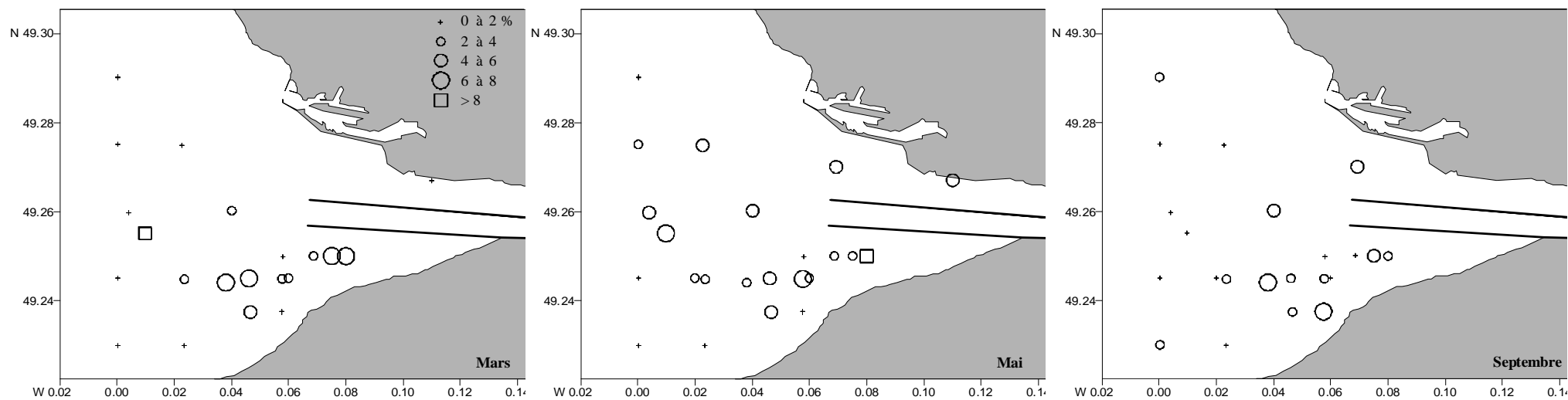


Figure III.6. Distribution spatiale des teneurs en matière organique dans l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002. Les classes sont exprimées en pourcentage.

Tableau III.2. Valeurs des coefficients de corrélations de rang de Spearman entre la teneur en matière organique et les classes granulométriques ; P : pélites ; SF : sables fins ; SM : sables moyens ; SG : sables grossiers ; G : petits graviers et granules. (seuil de significativité: ** : $p < 0,05$; *** : $p < 0,01$).

| | P | SF | SM | SG | G | Types sédimentaires |
|------------------|---------|----------|----------|-------|---------|---------------------|
| Mars | 0,89*** | -0,76*** | -0,78*** | -0,39 | -0,32** | -0,86*** |
| Mai | 0,52** | -0,50** | -0,46** | -0,31 | -0,35 | -0,64*** |
| Septembre | 0,58*** | -0,56*** | -0,41 | -0,18 | 0,11 | -0,54*** |

II.2.4. Régionalisation de l'estuaire sur la base des paramètres sédimentaires

La régionalisation à trois niveaux hiérarchiques permet, au deuxième niveau de coupure du dendrogramme, de distinguer trois groupes de taille inégale (Figure III.7).

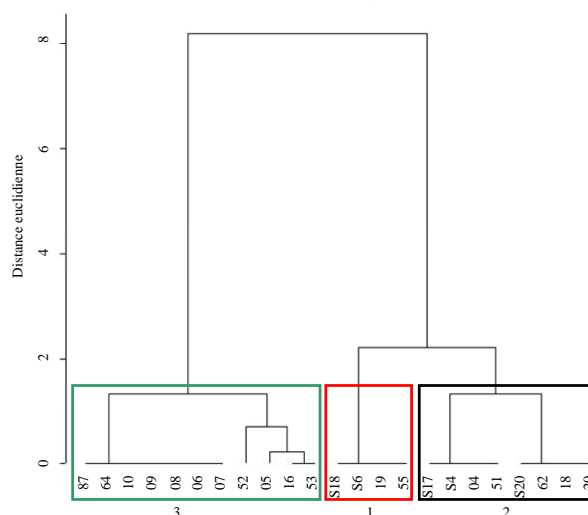


Figure III.7. Régionalisation de l'estuaire de la Seine sur la base des paramètres sédimentaires. Méthode de régionalisation à trois niveaux hiérarchiques Souissi *et al.*, 2002 appliquée à la matrice des données édaphiques de l'échantillonnage saisonnier (mars, mai et septembre 2002 ; 23 variables x 408 observations).

Les caractéristiques des ensembles de stations formés sont reportées dans le tableau III.3 et permettent de définir la typologie de l'évolution. Le groupe 3 rassemble les stations dont les fonds sont restés de nature sableuse (sables fins et moyens) alors que les groupes 1 et 2 sont caractérisés par des stations dont les pélites sont restées dominantes (Tableau III.3). Les différents teneurs en particules fines sont néanmoins suffisantes pour différencier ces deux groupes, l'un (groupe 1) rassemblant les stations vaseuses, l'autre (groupe 2), les stations vaso-sableuses.

Tableau III.3. Caractéristiques des groupes de stations après régionalisation de l'estuaire sur la base des paramètres sédimentaires [taux de pélites, sables fins et sables moyens, médiane (μm)] à trois niveaux hiérarchiques.

| | Stations | Pélites | Sables fins | Sables moyens | Sables grossiers | Médiane |
|-----------------|---------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|
| Groupe 1 | 19, 55, S6, S18 | 84,2 \pm 9,3 | 14,1 \pm 7,9 | 1,2 \pm 1,5 | 0,3 \pm 0,2 | 28,5 \pm 2,8 |
| Groupe 2 | 4, 18, 20, 51, 62, S4, S17, S20 | 60,8 \pm 18,7 | 32,6 \pm 14,9 | 4,1 \pm 3,2 | 1,0 \pm 1,4 | 41,3 \pm 19,6 |
| Groupe 3 | 5, 6, 7, 8, 9, 10, 16, 52, 53, 64, 87 | 13,3 \pm 16,7 | 52,8 \pm 19,0 | 26,2 \pm 15,4 | 5,2 \pm 6,4 | 133,2 \pm 39,1 |

L'analyse effectuée ne permet pas d'isoler, dans l'estuaire, d'ensembles aux frontières bien définies (Figure III.8). Même si la zone la plus externe apparaît, non pas la plus stable mais celle dont l'environnement sédimentaire a évolué de façon similaire entre les mois de mars, mai et septembre, la régionalisation illustre plutôt une juxtaposition de secteurs au sein desquels l'environnement sédimentaire évolue de façon asynchrone. Ce dernier peut évoluer :

- différemment entre stations voisines (stations SA52 et SAS17 ; stations SA55 et SAS20)
- avec synchronisme entre les secteurs « marins » et plutôt « saumâtres » (SAS6 et SA55, SA10 et SA53) ou entre les fosses nord et sud (stations SA62 et SA20 ; stations SA64 et SA53).

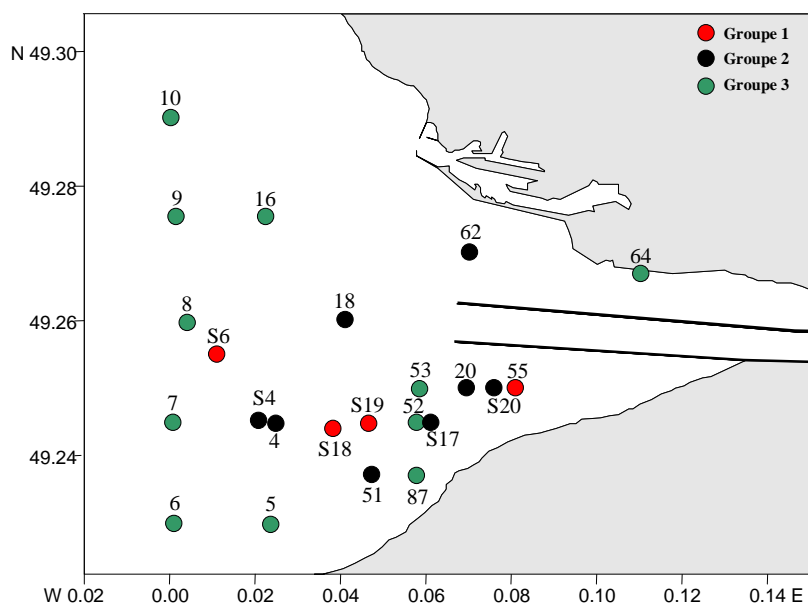


Figure III.8. Localisation des groupes de stations issus de la régionalisation de l'estuaire de la Seine sur la base des paramètres édaphiques.

II.3. VARIATIONS SAISONNIERES DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE

II.3.1. Richesse spécifique

II.3.1.a. Comparaison des indices moyens

Un total de 96 espèces a été récolté (Annexe D), majoritairement représenté par les Annélides Polychètes (50 espèces), les Mollusques (22 espèces) et les Crustacés (14 espèces ; Tableau III.4).

La richesse spécifique montre peu de fluctuations saisonnières à l'échelle de l'estuaire. Les nombres d'espèces récoltées en mars, mai et septembre sont respectivement de 63, 67 et 72 et les contributions relatives des différents groupes zoologiques restent relativement stables au cours de l'année.

Tableau III.4. Nombre d'espèces et contributions relatives (en pourcentage) des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et 'Divers' (Némertiens, Echiuridés, Lophophoriens et Sipunculien) aux mois de mars, mai et septembre 2002 à l'échelle de l'estuaire.

| | | Mars | Mai | Septembre | Total |
|-----------------------------|------------------|------|------|-----------|-------|
| Annélides Polychètes | Nombre d'espèces | 30 | 32 | 38 | 50 |
| | Contribution (%) | 47,6 | 47,8 | 52,9 | 52,1 |
| Mollusques | Nombre d'espèces | 16 | 19 | 18 | 22 |
| | Contribution (%) | 25,4 | 28,4 | 26,5 | 22,9 |
| Crustacés | Nombre d'espèces | 8 | 9 | 9 | 14 |
| | Contribution (%) | 12,7 | 13,4 | 10,3 | 14,6 |
| Echinodermes | Nombre d'espèces | 4 | 3 | 3 | 4 |
| | Contribution (%) | 6,4 | 4,5 | 4,4 | 4,2 |
| Divers | Nombre d'espèces | 5 | 4 | 4 | 6 |
| | Contribution (%) | 7,9 | 5,9 | 5,9 | 6,2 |
| Total | Nombre d'espèces | 63 | 67 | 72 | 96 |

II.3.1.b. Distribution spatiale et évolution temporelle de la richesse spécifique

La distribution spatiale des valeurs de richesse spécifique (Figure III.9) permet d'individualiser :

1- le secteur le plus externe de l'estuaire, abritant un nombre plus élevé d'espèces (jusqu'à 38 à la station SA09 en septembre) ;

2- la partie interne de l'estuaire (débouché en mer du chenal de navigation, fosses nord et sud), caractérisé par une faune peu diversifiée tout au long de l'année (de 1 à 14 espèces).

Quel que soit le secteur considéré, l'indice de richesse spécifique répond tout au long de l'année à une forte variabilité spatiale. A titre d'exemple, les richesses spécifiques observées aux

stations très voisines SA04 et SAS4 (secteur externe, distance = 400 m) sont respectivement de 5 et 18 au mois de mars (Figure III.9).

II.3.2. Abondance

II.3.2.a. Comparaison des valeurs moyennes

Contrairement à la richesse spécifique mais logiquement, l'abondance moyenne est plus élevée en période printanière ($404,7 \pm 967,1 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$) qu'en hiver ($169,8 \pm 274,8 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$), la valeur recensée à la fin de l'été étant intermédiaire ($347,4 \pm 555,9 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$). L'essentiel des effectifs est constitué par les Annélides Polychètes (58,0% du nombre total d'individus) et les Mollusques (38,7%) (Tableau III.5).

Tableau III.5. Abondances moyennes totales ($\text{ind.}0,5 \text{ m}^{-2} \pm \text{ET}$) et contributions relatives (en pourcentage) des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et 'Divers' (Némertiens, Echiuridés, Lophophoriens et Sipunculien) recensées aux mois de mars, mai et septembre 2002 à l'échelle de l'estuaire.

| | | Mars | Mai | Septembre | Moyenne |
|-----------------------------|-----------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| Annélides Polychètes | Nombre moyen d'individus \pm ET | 145,5 \pm 253,3 | 146,9 \pm 366,2 | 241,0 \pm 386,1 | 178,7 \pm 338,6 |
| | Contribution (%) | 85,7 | 36,3 | 69,7 | 58,0 |
| Mollusques | Nombre moyen d'individus \pm ET | 18,0 \pm 21,8 | 241,2 \pm 570,5 | 97,6 \pm 178,5 | 119,3 \pm 354,7 |
| | Contribution (%) | 10,6 | 59,6 | 27,8 | 38,7 |
| Crustacés | Nombre moyen d'individus \pm ET | 1,0 \pm 2,4 | 1,6 \pm 2,3 | 0,9 \pm 1,35 | 1,2 \pm 2,1 |
| | Contribution (%) | 0,6 | 0,4 | 0,2 | 0,4 |
| Echinodermes | Nombre moyen d'individus \pm ET | 3,9 \pm 8,8 | 12,3 \pm 33,2 | 6,5 \pm 16,0 | 7,6 \pm 21,2 |
| | Contribution (%) | 2,3 | 3,0 | 1,9 | 2,5 |
| Divers | Nombre moyen d'individus \pm ET | 1,3 \pm 4,2 | 2,7 \pm 9,2 | 1,4 \pm 3,8 | 1,3 \pm 5,3 |
| | Contribution (%) | 0,8 | 0,7 | 0,4 | 0,4 |
| Total | Nombre moyen d'individus \pm ET | 169,8 \pm 274,8 | 404,7 \pm 967,1 | 347,4 \pm 555,9 | 308,0 \pm 662,2 |

Les Polychètes, dominant aux mois de mars et septembre (respectivement 85,7% et 69,7% des individus), ne contribuent toutefois plus qu'à 36,3% des abondances totales au mois de mai, au profit des Mollusques, dont la contribution relative devient alors de 59,6% (Tableau III.5).

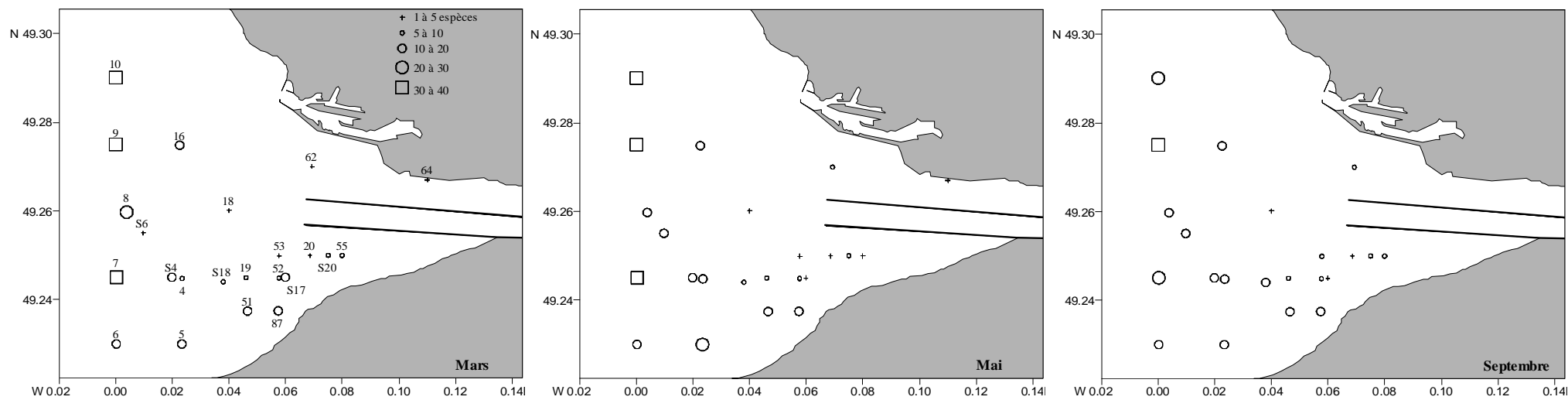


Figure III.9. Distribution spatiale des richesses spécifiques au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

80

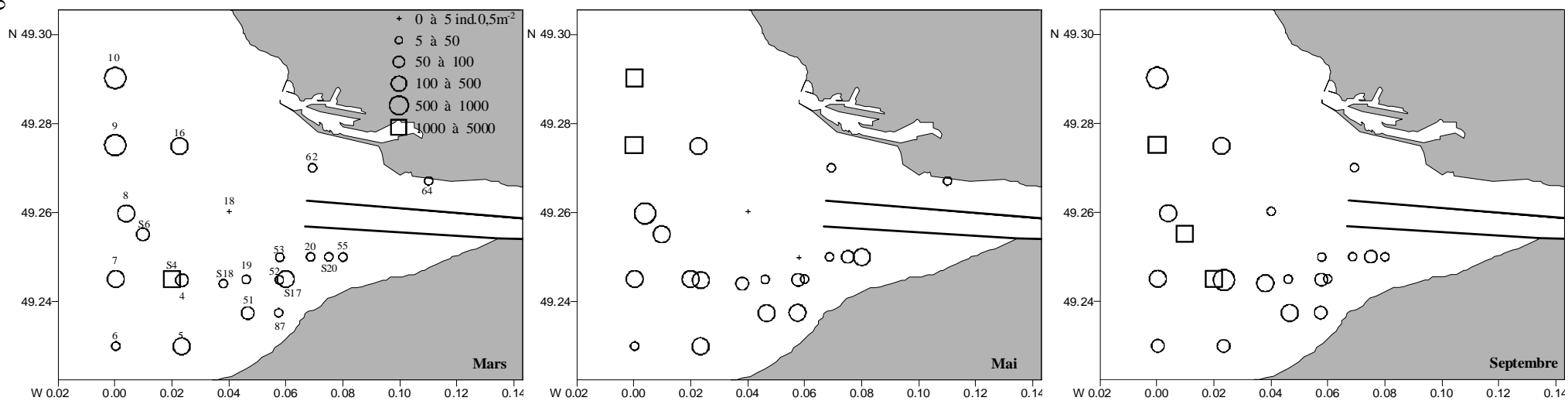


Figure III.10. Distribution spatiale des abondances (ind.0,5 m⁻²) au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

II.3.2.b. Distribution spatiale et évolution temporelle des abondances

Les abondances totales s'ordonnent selon un gradient croissant dirigé de la côte vers le large, quelle que soit la saison considérée (Figure III.10). Particulièrement marqué aux mois de mars et septembre, celui-ci est moins apparent au mois de mai.

A plus petite échelle d'espace, une certaine **hétérogénéité** apparaît toutefois dans l'estuaire, des valeurs très différentes pouvant être observées à des stations géographiquement proches. Ainsi, les abondances caractérisant les stations SA04 et SAS4 varient d'un facteur 10 au mois de mars (respectivement 99 et 1038 ind.0,5m⁻²) et 2,7 au mois de septembre (respectivement 626 et 1691 ind.0,5m⁻²). Bien que plus faibles en fosse sud, les abondances y fluctuent aussi fortement, à l'image des stations SA52 et SAS17 (distance = 350 m).

II.3.3. Biomasse

II.3.3.a. Comparaison des valeurs moyennes

La biomasse moyenne totale mesurée en 2002 s'élève à $2,5 \pm 3,9$ g PSLC.0,5m⁻². Les Echinodermes et les Mollusques y participent respectivement à hauteur de 32,2% et 32,0%. La part des Annélides Polychètes est sensiblement inférieure (27,9%). Si les valeurs restent stables au cours de l'année, entre $2,4 \pm 3,2$ g PSLC.0,5m⁻² (mars et septembre) et $2,8 \pm 5,1$ g PSLC.0,5m⁻² (mai), les valeurs relatives aux différents groupes zoologiques, et plus particulièrement les Annélides Polychètes et les Echinodermes, diffèrent avec la saison considérée (Tableau III.6).

Tableau III.6. Biomasses moyennes totales (g PSLC.0,5m⁻²) et contributions relatives (en pourcentage) des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et 'Divers' (Némertiens, Echiuridés, Lophophoriens et Sipunculien) mesurée aux mois de mars, mai et septembre 2002 à l'échelle de l'estuaire.

| | | Mars | Mai | Septembre | Moyenne |
|-----------------------------|---------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Annélides Polychètes | Biomasse moyenne \pm ET | $0,8 \pm 1,2$ | $0,3 \pm 0,5$ | $0,9 \pm 1,7$ | $0,7 \pm 1,2$ |
| | Contribution (%) | 35,0 | 11,2 | 40,6 | 27,9 |
| Mollusques | Biomasse moyenne \pm ET | $0,8 \pm 1,4$ | $0,8 \pm 1,0$ | $0,8 \pm 1,2$ | $0,8 \pm 1,2$ |
| | Contribution (%) | 32,3 | 28,9 | 35,6 | 32,0 |
| Crustacés | Biomasse moyenne \pm ET | $0,1 \pm 0,7$ | $0,0 \pm 0,0$ | $0,0 \pm 0,2$ | $0,1 \pm 0,4$ |
| | Contribution (%) | 6,2 | 0,0 | 1,5 | 2,5 |
| Echinodermes | Biomasse moyenne \pm ET | $0,6 \pm 1,5$ | $1,5 \pm 3,8$ | $0,3 \pm 1,2$ | $0,8 \pm 2,5$ |
| | Contribution (%) | 23,8 | 53,4 | 15,1 | 32,2 |
| Divers | Biomasse moyenne \pm ET | $0,1 \pm 0,3$ | $0,2 \pm 0,6$ | $0,2 \pm 0,4$ | $0,1 \pm 0,5$ |
| | Contribution (%) | 2,7 | 6,4 | 7,1 | 5,4 |
| Total | Biomasse moyenne \pm ET | $2,4 \pm 3,2$ | $2,8 \pm 5,1$ | $2,4 \pm 3,2$ | $2,5 \pm 3,9$ |

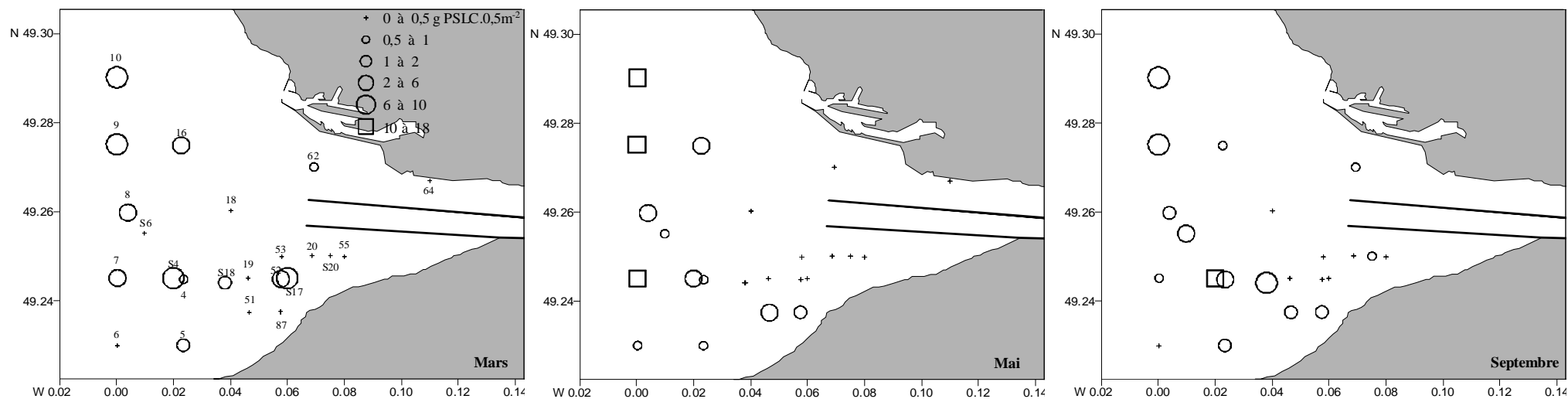


Figure III.11. Distribution spatiale des biomasses (g PSLC.0,5m-2) au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

82

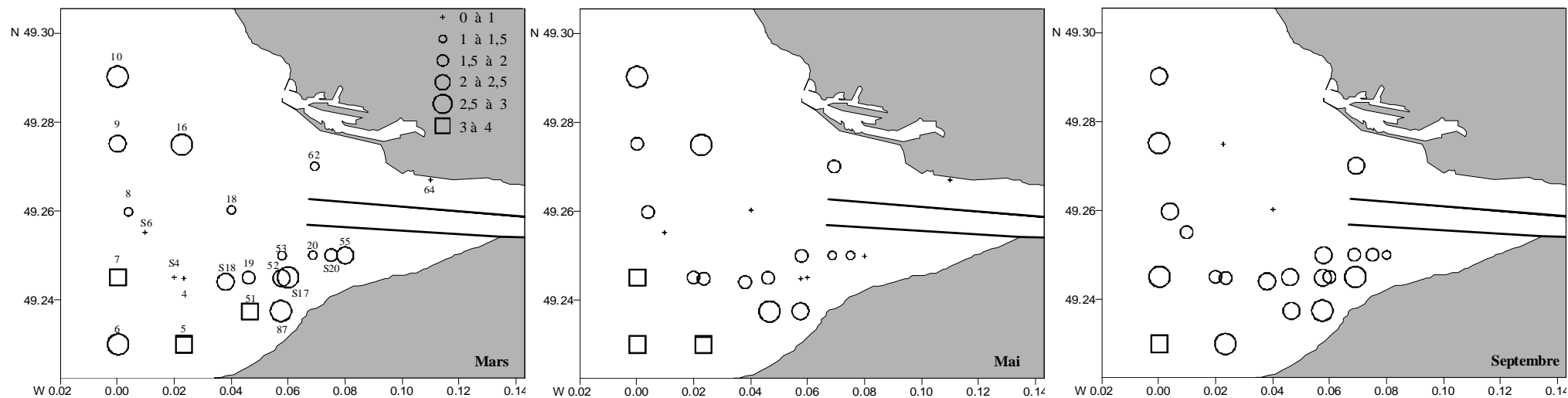


Figure III.12. Distribution spatiale de la diversité de Shannon-Weaver au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

II.3.3.b. Distribution spatiale et évolution temporelle des biomasses

Malgré une hétérogénéité spatiale marquée, le secteur externe de l'estuaire où les biomasses sont maximales, se distingue du débouché en mer et des fosses où les valeurs sont faibles (globalement inférieures à $0,5 \text{ g PSLC.0,5m}^{-2}$ (Figure III.11).

Malgré cette tendance générale, de fortes biomasses peuvent être enregistrées dans la partie interne de l'estuaire (station SAS17 au mois de mars). La variabilité saisonnière est de plus marquée quel que soit le secteur considéré (interne ou externe).

II.3.4. Diversité spécifique

II.3.4.a. Comparaison des indices moyens

En dépit d'une légère baisse de la diversité au sein de l'estuaire au mois de mai, l'indice moyen de diversité reste stable tout au long de l'année, les valeurs étant de $1,96 \pm 0,94$ au mois de mars, $1,82 \pm 0,96$ au mois de mai et $2,03 \pm 0,72$ au mois de septembre.

II.3.4.b. Distribution spatiale et évolution temporelle de la diversité spécifique

L'indice de Shannon-Weaver varie, quelle que soit la saison, entre 0 et plus de 3, révélant des peuplements aux degrés de structuration très différents selon le secteur de l'estuaire. A l'exception du débouché en mer de la Seine, caractérisé par des indices faibles tout au long de l'année, la répartition spatiale de la diversité ne reflète aucun gradient de l'estuaire contrairement aux indices faunistiques décrits précédemment (Figure III.12). Ainsi, la partie interne de l'estuaire abrite des peuplements aussi structurés que ceux localisés sur les fonds externes.

II.4. VARIABILITE SAISONNIERE DE LA DISTRIBUTION DES POPULATIONS MACROZOOBENTHIQUES DOMINANTES

Les échantillonnages quantitatifs ont permis de dresser les cartes de distribution d'abondances des espèces principales et/ou caractéristiques des peuplements benthiques de l'estuaire de la Seine. Le classement des 10 espèces les plus abondantes aux mois de mars, mai et septembre a permis d'identifier six espèces dominantes communes aux trois saisons étudiées (Tableau III.7) : les Annélides Polychètes *Aphelochaeta marioni*, *Magelona johnstoni*, *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni* et le Mollusque Bivalve *Mysella bidentata*.

Cette hiérarchie révèle en outre que la faune est numériquement dominée par deux ou trois espèces, selon la saison considérée. Aux mois de mars, mai et septembre, les espèces dominantes sont respectivement :

1- les Annélides Polychètes *Owenia fusiformis* et *Aphelochaeta marioni* (environ 50% des effectifs) ;

2- l'Annélide Polychète *Aphelochaeta marioni* et les Mollusques Bivalves *Mysella bidentata* et *Abra alba* (environ 75% des effectifs) ;

3- l'Annélide Polychète *Owenia fusiformis* et le Mollusque Bivalve *Abra alba* (environ 50% des effectifs).

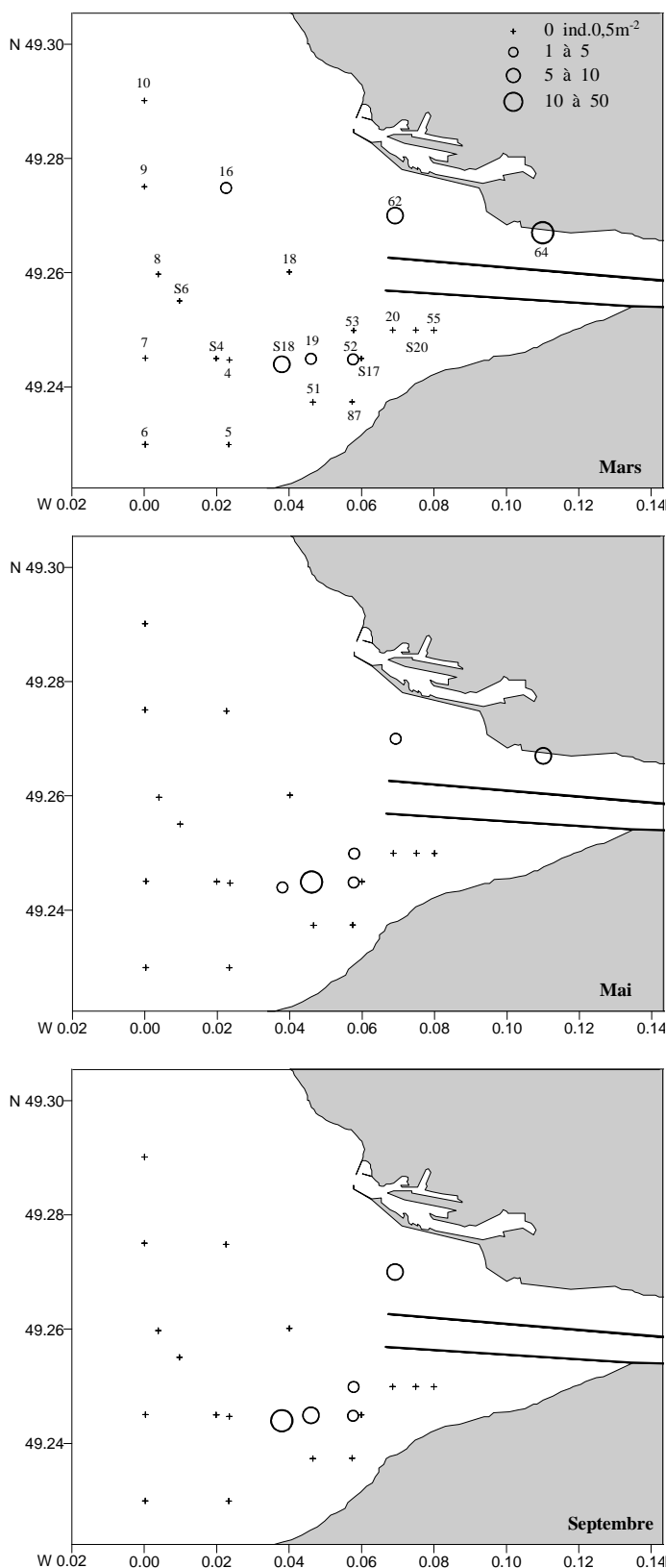
Les évolutions spatio-temporelles de ces 6 espèces ont été complétées par celles des Mollusques Bivalves *Abra alba* et *Macoma balthica*, espèces définies par Petersen (1913) comme caractéristiques respectivement des communautés des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* et oligospécifiques des vases estuariennes à *Macoma balthica*.

Aucun schéma de fluctuations d'abondances ne se dessinant, les évolutions spatio-temporelles des espèces sélectionnées sont présentées selon leurs préférences édaphiques.

Tableau III.7. Abondances moyennes (ind.0,5 m² ±ET) et contributions relatives (en pourcentage) des 10 espèces dominantes aux mois de mars, mai et septembre 2002 à l'échelle de l'estuaire. Les espèces communes aux trois dates d'échantillonnage sont indiquées en gras.

| Mars | Abondances ± ET | Contribution | Mai | Abondances ± ET | Contribution | Septembre | Abondances ± ET | Contribution |
|-----------------------------|-----------------|--------------|-----------------------------|-----------------|--------------|-----------------------------|-----------------|--------------|
| <i>Owenia fusiformis</i> | 54,3 ± 191,6 | 32,0 | <i>Mysella bidentata</i> | 158,6 ± 564,8 | 39,2 | <i>Owenia fusiformis</i> | 117,6 ± 269,0 | 33,5 |
| <i>Aphelochaeta marioni</i> | 40,8 ± 128,0 | 24,0 | <i>Aphelochaeta marioni</i> | 78,1 ± 273,3 | 19,3 | <i>Abra alba</i> | 67,8 ± 152,1 | 19,3 |
| <i>Magelona johnstoni</i> | 16,8 ± 41,4 | 9,9 | <i>Abra alba</i> | 70,6 ± 124,5 | 17,5 | <i>Aphelochaeta marioni</i> | 34,5 ± 158,0 | 9,8 |
| <i>Pectinaria koreni</i> | 7,4 ± 14,6 | 4,3 | <i>Owenia fusiformis</i> | 12,7 ± 31,9 | 3,1 | <i>Magelona johnstoni</i> | 27,8 ± 78,4 | 7,9 |
| <i>Nephtys hombergii</i> | 7,3 ± 12,0 | 4,3 | <i>Magelona johnstoni</i> | 11,3 ± 26,1 | 2,8 | <i>Mysella bidentata</i> | 22,3 ± 58,2 | 6,3 |
| <i>Mysella bidentata</i> | 4,7 ± 10,4 | 2,8 | <i>Pectinaria koreni</i> | 10,6 ± 26,1 | 2,6 | <i>Pectinaria koreni</i> | 20,0 ± 31,8 | 5,7 |
| <i>Pholoe inornata</i> | 4,2 ± 9,6 | 2,5 | <i>Nephtys hombergii</i> | 9,4 ± 25,1 | 2,3 | <i>Nephtys hombergii</i> | 19,6 ± 28,5 | 5,6 |
| <i>Lanice conchilega</i> | 3,0 ± 9,5 | 1,7 | <i>Amphiura brachiata</i> | 8,7 ± 24,0 | 2,2 | <i>Lanice conchilega</i> | 7,5 ± 15,3 | 2,1 |
| <i>Macoma balthica</i> | 2,7 ± 9,0 | 1,6 | <i>Pholoe inornata</i> | 7,6 ± 15,0 | 1,9 | <i>Ampharete baltica</i> | 6,2 ± 19,5 | 1,8 |
| <i>Ampharete baltica</i> | 2,7 ± 8,0 | 1,6 | <i>Chaetozone setosa</i> | 4,0 ± 10,2 | 1,0 | <i>Amphiura brachiata</i> | 3,2 ± 10,6 | 0,9 |

II.4.1. Espèce des vases soumise à dessalure : *Macoma balthica*



Les cartes de distribution de ce Mollusque Bivalve illustrent son affinité pour les sédiments fins soumis à dessalure (Figure III.13). Bien que légèrement plus étendue vers le large en période hivernale, certainement en raison des débits importants de la Seine favorisant l'extension du bouchon vaseux hors du chenal de navigation, la distribution de *M. balthica* est limitée à la partie interne de l'estuaire.

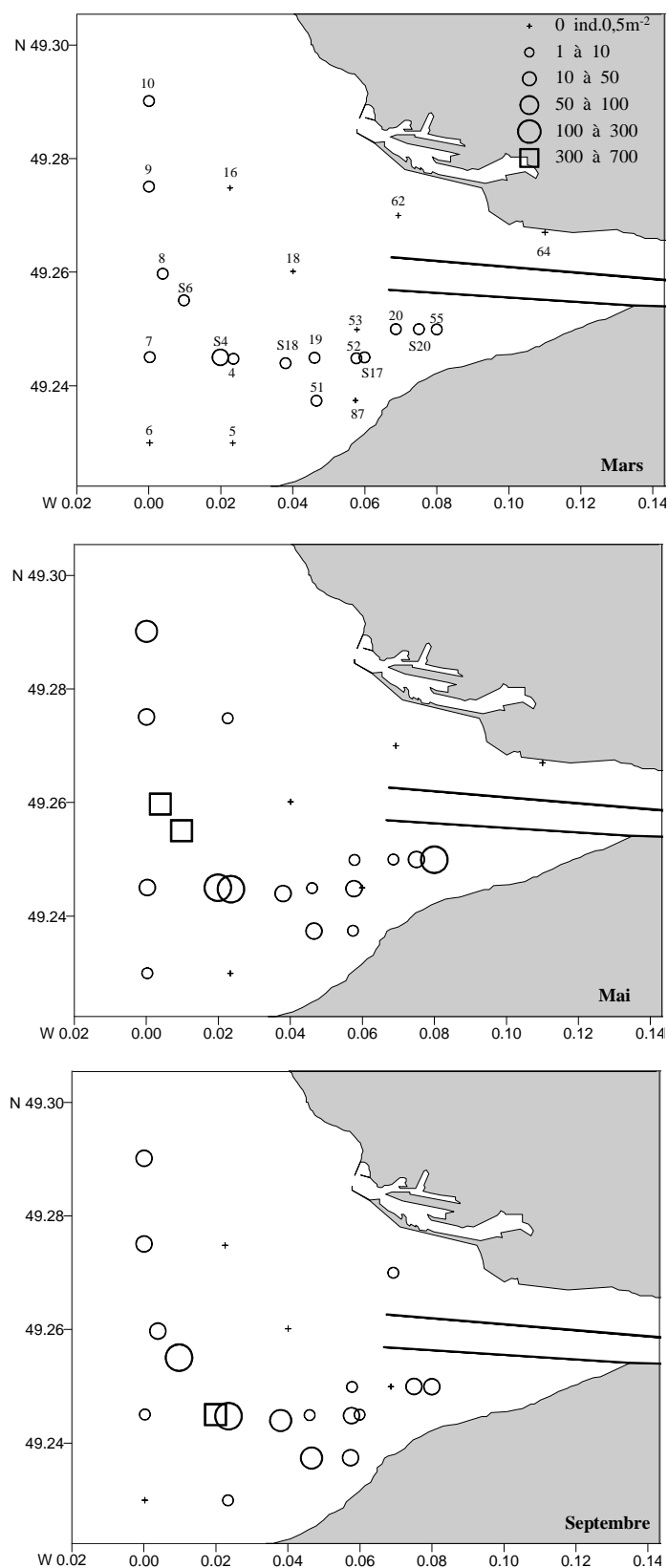
Si cette espèce semble être présente dans toute la fosse nord, elle n'occupe, dans la fosse sud, et quelle que soit la saison considérée, que le secteur situé au sud du banc des Ratelets. Les abondances qui restent faibles tout au long de l'année (valeur maximale atteignant 43 ind./0,5m² à la station SA64 au mois de mars) se distribuent de façon relativement homogène dans le secteur colonisé.

Si *M. balthica* compte parmi les 10 espèces dominantes à la fin de l'hiver (1,6% de l'abondance totale ; Tableau III.7), sa contribution relative devient mineure aux mois de mai et septembre.

Figure III.13. Distribution spatiale de l'abondance de *Macoma balthica* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

II.4.2. Espèces des sables fins plus ou moins envasés

II.4.2.a. *Abra alba*

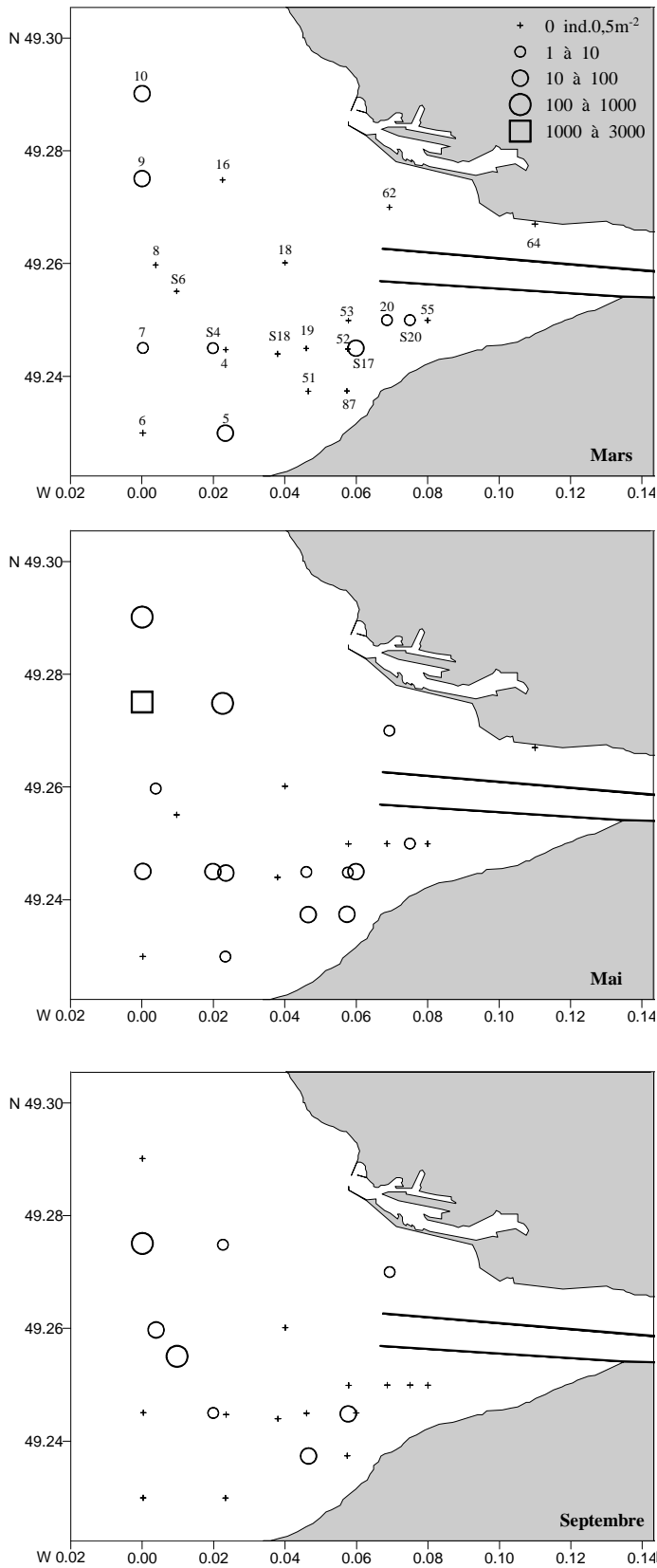


Cette espèce, récoltée dans 65 à 78% des stations échantillonnées est largement distribuée dans l'estuaire de la Seine. Toutefois, son abondance montre de fortes fluctuations saisonnières, surtout entre la fin de l'hiver et le printemps (Figure III.14), période au cours de laquelle les valeurs peuvent augmenter d'un facteur 30. Ainsi, alors que ses abondances se distribuent de manière homogène au mois de mars, d'importants noyaux d'abondances (de 168 à 672 ind.0,5m⁻²) apparaissent dans le prolongement de la fosse sud au cours du printemps (stations SA04, SA08, SAS4 et SAS6) et persistent à la fin de l'été.

Cette espèce est quasiment absente de la fosse nord ainsi qu'au débouché du chenal de navigation, cette appréciation pouvant *pro parte* résulter de l'effort d'échantillonnage plus important dans la partie externe de l'estuaire et dans la fosse sud.

Figure III.14. Distribution spatiale de l'abondance d'*Abra alba* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

II.4.2.b. *Mysella bidentata*

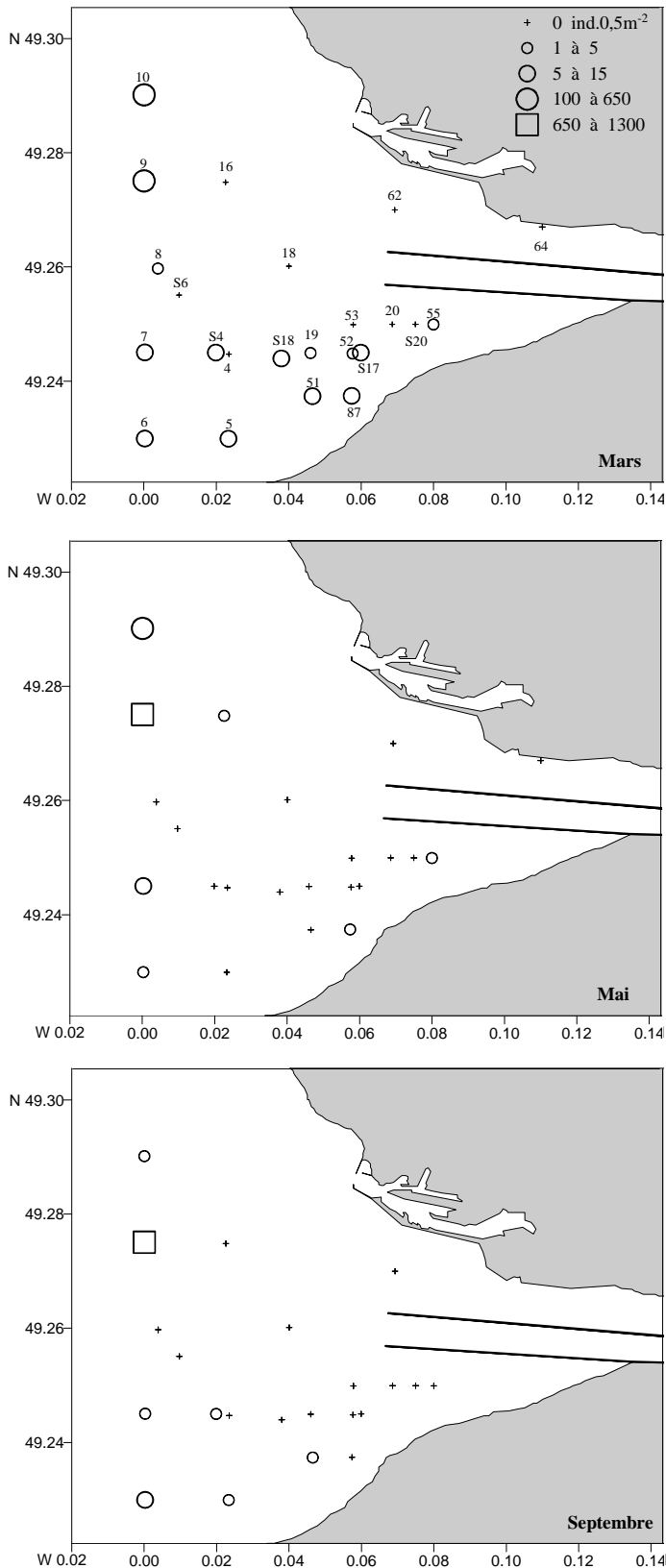


Bien que présente dans tout l'estuaire (38 à 62% des stations échantillonnées), cette espèce de petite taille s'y distribue de façon très hétérogène (Figure III.15). Les variations saisonnières sont importantes, les abondances recensées au mois de mai devenant très élevées (jusqu'à 2679 ind.0,5m⁻² à la station SA09) au regard des valeurs observées à la fin de l'hiver. Représentant environ 40% des individus, *M. bidentata* devient ainsi au printemps l'espèce dominante à l'échelle de l'estuaire.

Les noyaux d'abondances observés au mois de mai et persistants au mois de septembre, se concentrent en quelques stations sur les fonds du large.

Figure III.15. Distribution spatiale de l'abondance de *Mysella bidentata* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

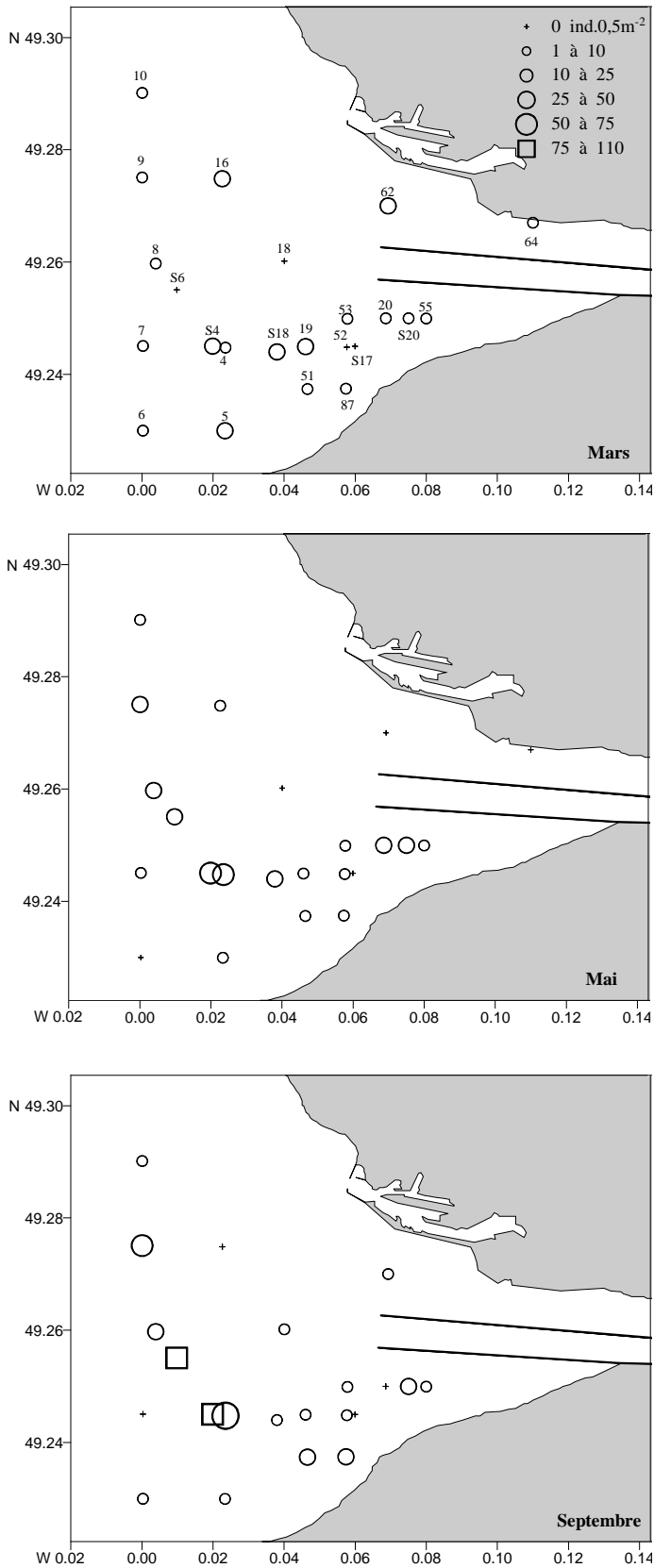
II.4.2.c. *Aphelochaeta marioni*



Ce Polychète de petite taille est caractérisé par des distributions spatiales très variables selon la saison et n'a jamais été récolté dans la fosse nord ni au débouché du chenal endigué (Figure III.16). Il se maintient parmi les trois espèces les plus abondantes tout au long de l'année (Tableau III.7), même si ses abondances montrent de fortes fluctuations saisonnières et que son occurrence et sa contribution aux densités faunistiques diminuent à partir du printemps. A cette période de l'année apparaissent des noyaux de très fortes abondances (1203 ind.0,5m⁻² à la station SA09) qui persistent à la fin de l'été (742 ind.0,5m⁻² à la station SA09).

Figure III.16. Distribution spatiale de l'abondance d'*Aphelochaeta marioni* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002. Les classes de taille ne sont pas continues.

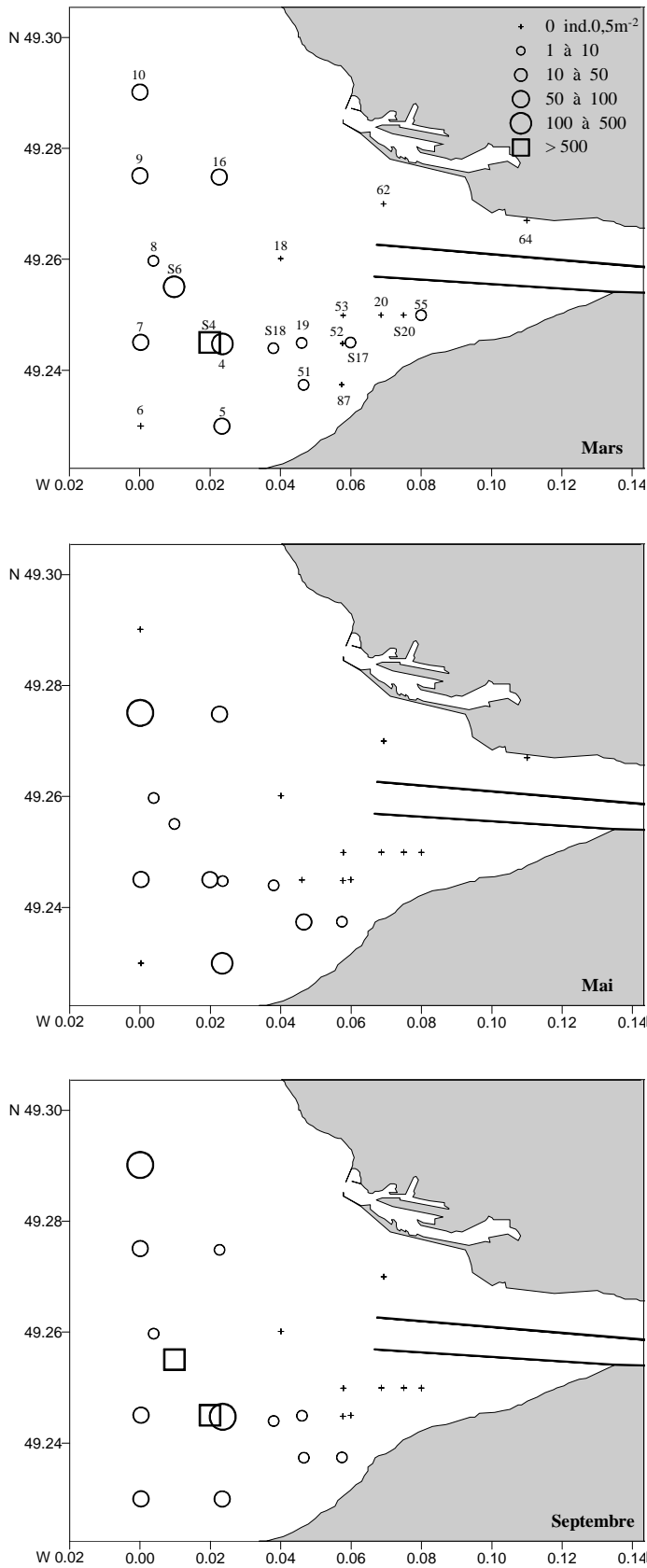
II.4.2.d. *Nephtys hombergii*



Largement distribuée dans l'estuaire, cette espèce est présente dans 78 à 83% des stations échantillonnées et sa distribution au sein de l'estuaire est globalement homogène. Les fonds externes à la sortie de la fosse sud (stations SA04, SA08 et SAS4) apparaissent toutefois particulièrement favorables à son implantation et/ou son développement dès la fin du printemps (Figure III.17). A ces trois stations, les abondances, croissantes entre les mois de mars et septembre, atteignent des valeurs élevées (jusqu'à 107 ind.0,5m⁻² à la station SAS4) au regard des abondances moyennes (19,6 ± 28,5 ind.0,5m⁻²; Tableau III.7).

Figure III.17. Distribution spatiale de l'abondance de *Nephtys hombergii* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

II.4.2.e. *Owenia fusiformis*



Enregistrée dans 47 à 60% des stations échantillonnées, *O. fusiformis* n'a pas été récoltée dans la fosse nord ainsi qu'au débouché du chenal de navigation. Cette Annélide Polychète tubicole colonise préférentiellement les fonds externes de l'estuaire quelle que soit la saison considérée (Figure III.18) et cette tendance s'accroît aux mois de mai et septembre, les fonds de la fosse sud abritant de moins en moins de représentants de cette espèce.

Numériquement dominante à l'échelle de l'estuaire aux mois de mars et septembre, ses abondances peuvent atteindre 1029 ind.0,5m⁻² (station SAS6 au mois de septembre) mais sont caractérisées par d'importantes fluctuations saisonnières (Tableau III.7). Au mois de mars et septembre, quelques noyaux d'abondances apparaissent (de 715 à 1029 ind.0,5m⁻²) au débouché de la fosse sud.

Figure III.18. Distribution spatiale de l'abondance d'*Owenia fusiformis* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

II.4.2.f. *Pectinaria koreni*

Cette espèce, rencontrée dans 56 à 74% des stations échantillonnées est largement distribuée à l'échelle de l'estuaire (Figure III.19) et sa répartition apparaît maximale à la fin de l'été. Ses abondances augmentent progressivement de la fin de l'hiver à la fin de l'été (Tableau III.7) mais restent faibles quelle que soit la saison. Quelques noyaux d'abondances apparaissent dans la zone externe à partir du printemps (110 ind.0,5m⁻² à la station SA09 au mois de mai).

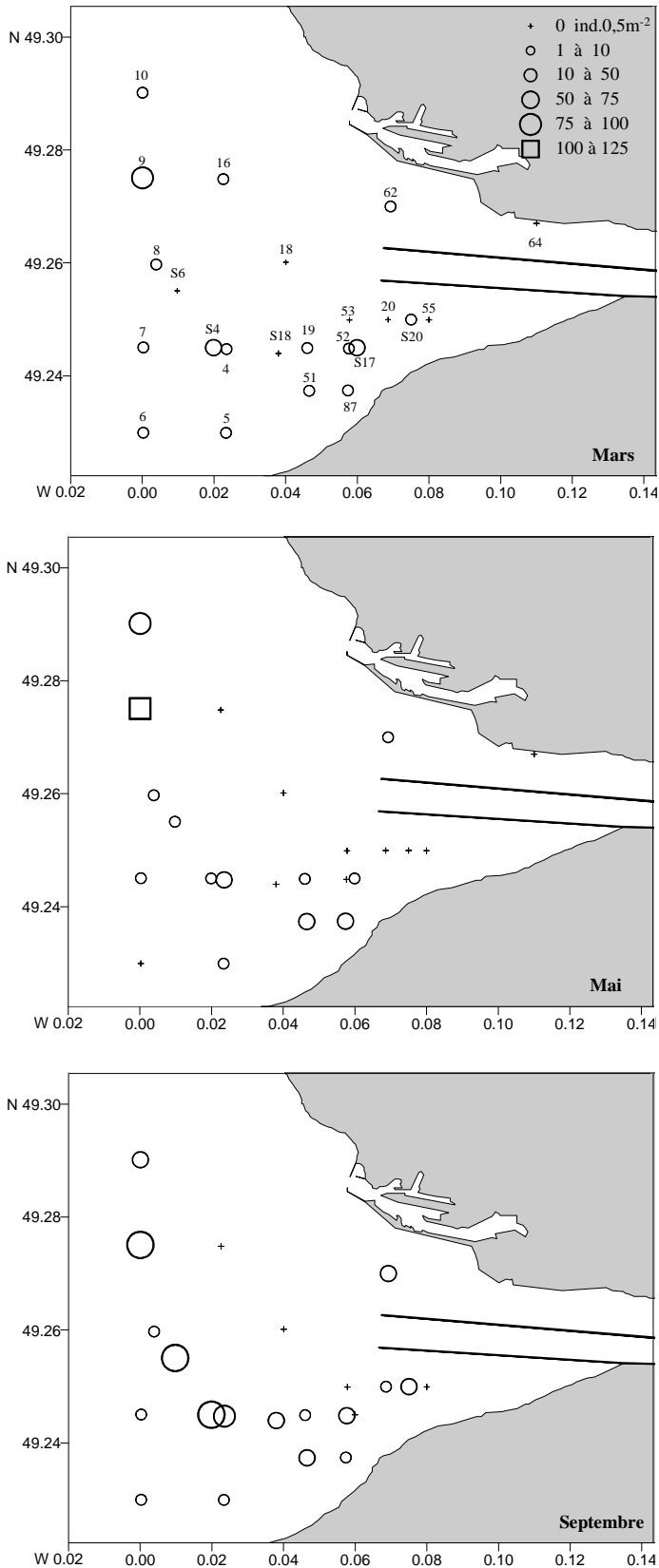
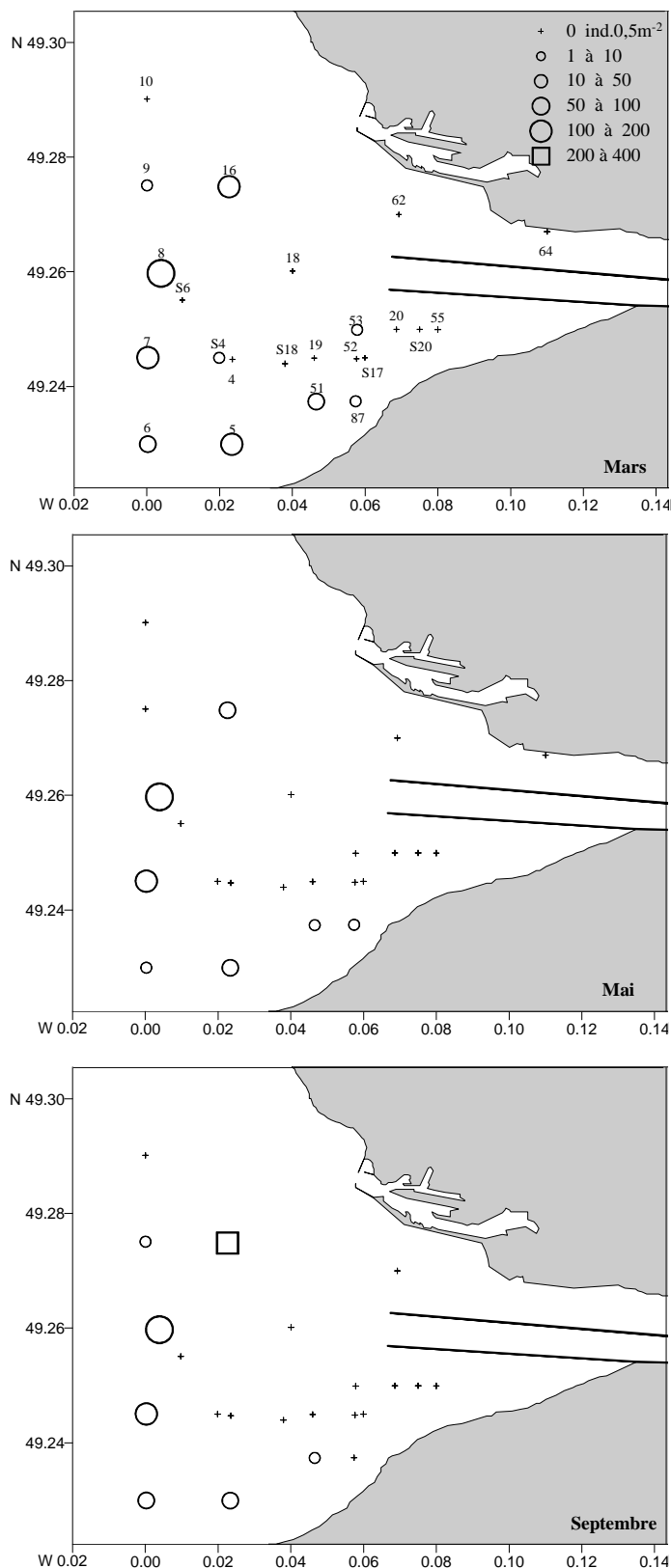


Figure III.19. Distribution spatiale de l'abondance de *Pectinaria koreni* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

II.4.3. Espèce des sables fins à moyens propres : *Magelona johnstoni*



Récolté dans 30 à 43% des stations échantillonnées, cette Annélide colonise préférentiellement les fonds externes de l'estuaire, désertant complètement la fosse nord et le débouché du chenal de navigation, quelle que soit la saison considérée (Figure III.20).

Si son abondance moyenne à l'échelle de l'estuaire reste relativement similaire au cours de l'année (entre $11,3 \pm 26,1 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ et $27,8 \pm 78,4 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$; Tableau III.7), d'importants noyaux d'abondances apparaissent au printemps (142 ind.0,5m⁻² à la station SA08 en mai) ou à la fin de l'été (345 ind.0,5m⁻² à la station SA16 en septembre).

Figure III.20. Distribution spatiale de l'abondance de *Magelona johnstoni* au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002.

II.5. CARACTERISATION DES ASSEMBLAGES MACROBENTHIQUES

Une classification ascendante hiérarchique, selon la distance de Bray-Curtis, a été effectuée à partir de chaque matrice espèces-stations constituée. Seules les espèces dont les abondances totales étaient au moins égales à 5 ind.0,5m⁻² ont été considérées. Ces abondances ont préalablement été transformées par la fonction \sqrt{x} afin de limiter l'influence des espèces fortement dominantes. A chaque assemblage défini ont été attribués un ou plusieurs taxa caractéristiques, déterminés par la méthode de l'IndVal. La caractérisation des assemblages macrobenthiques à chaque saison considérée est présentée en annexe E.

Les analyses multivariées font apparaître quelle que soit la saison, trois assemblages faunistiques (Planche A) parmi lesquels persiste le faciès-type de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* (assemblages à *Magelona johnstoni* - *Aphelochaeta marioni*, à *Pectinaria koreni* - *Owenia fusiformis* et à *Owenia fusiformis* - *Pectinaria koreni* aux mois de mars, mai et septembre respectivement). Caractérisé par les abondances les plus élevées et croissantes au cours de l'échantillonnage (de 261,2±273,4 ind.0,5m⁻² en hiver à 1227,6±573,0 ind.0,5m⁻² à la fin de l'été), le nombre d'espèces qu'il abrite, bien qu'important, montre des fluctuations saisonnières (Planche A). Deux à trois espèces dominent numériquement à chaque saison et peuvent être indicatrices, à l'image de l'assemblage du mois de mars. Bien que ce faciès-type occupe en permanence la zone externe de l'embouchure, son aire de distribution (et par conséquent, le nombre de stations qui le composent) et ses frontières fluctuent au cours de l'année.

Les deux autres assemblages correspondent à des faciès oligospécifiques ou d'appauvrissement de la communauté des sables fins envasés. Leur nombre d'espèces et leurs abondances restent faibles au cours de l'année, et leurs indices de diversité et régularité témoignent de leur mauvaise structuration (Planche A). Les espèces indicatrices, dominantes et/ou accompagnatrices illustrent la coexistence de deux voire trois cortèges spécifiques aux préférences édaphiques distinctes. Les espèces typiques de la communauté à *A. alba* - *P. koreni* (*O. fusiformis*, *A. alba*, *P. koreni*) se juxtaposent ainsi à celles caractéristiques de la communauté des vases estuariennes (*M. balthica*), et même à des espèces psammophiles telles *Nephtys cirrosa*, *M. johnstoni* ou *Spiophanes bombyx*. Si les aires de distribution de ces deux assemblages sont distinctes au cours du printemps (fosse nord et embouchure du chenal endigué / fosse sud), elles tendent à s'imbriquer entre elles au cours de l'hiver et à s'organiser sous forme de ceinture à la fin de l'été (Planche A).

Planche A. Caractéristiques des assemblages faunistiques identifiés au sein de l'estuaire de la Seine aux mois de mars, mai et septembre 2002 par la classification ascendante hiérarchique. Pour chaque assemblage sont reportés : son nombre d'espèces (S), son indice de Shannon-Weaver (H'), sa régularité (R), son abondance moyenne (nombre d'individus.0,5 m⁻² ± ET), ses espèces numériquement dominantes et leur contribution relative (%) et sa localisation dans l'estuaire.

| | Classification Ascendante Hiérarchique | Assemblages | S | H' | R | $\bar{X} \pm ET$ | Espèces dominantes et contribution (%) | Localisation des assemblages |
|-----------|--|--|----|-----|-----|------------------|--|------------------------------|
| mars | | Groupe 1 : assemblage à <i>Macoma balthica</i> | 15 | 2,4 | 0,6 | 24,4±14,9 | <i>Nephtys hombergii</i> (42,1), <i>Macoma balthica</i> , (29,7), <i>Abra alba</i> (6,7), <i>Owenia fusiformis</i> (6,1) | |
| | | Groupe 2 : assemblage à <i>Magelona johnstoni</i> - <i>Aphelochaeta marioni</i> | 52 | 3,4 | 0,6 | 261,2±273,4 | <i>Aphelochaeta marioni</i> (38,9), <i>Magelona johnstoni</i> (16,3), <i>Owenia fusiformis</i> (6,8), <i>Pectinaria koreni</i> (3,7), <i>Mysella bidentata</i> (3,7), <i>Ampharete baltica</i> (2,6) | |
| | | Groupe 3 : assemblage à <i>Donax vittatus</i> - <i>Polydora ciliata</i> | 27 | 1,5 | 0,3 | 226,8±399,8 | <i>Owenia fusiformis</i> (79,1), <i>Pectinaria koreni</i> (5,6), <i>Donax vittatus</i> (2,8), <i>Abra alba</i> (2,2), <i>Mysella bidentata</i> (1,2) | |
| mai | | Groupe 1 | 14 | 1,3 | 0,3 | 65,1±65,0 | <i>Abra alba</i> (74,0), <i>Nephtys hombergii</i> (17,5), <i>Macoma balthica</i> (3,7) | |
| | | Groupe 2 : assemblage à <i>Pectinaria koreni</i> - <i>Owenia fusiformis</i> | 63 | 2,9 | 0,5 | 680,5±1233,8 | <i>Mysella bidentata</i> (41,1), <i>Aphelochaeta marioni</i> (20,3), <i>Abra alba</i> (14,7), <i>Owenia fusiformis</i> (3,3) | |
| | | Groupe 3 : assemblage à <i>Nephtys cirrosa</i> | 6 | 0,2 | 0,8 | 8,7±8,0 | <i>Nephtys cirrosa</i> (34,6), <i>Macoma balthica</i> (34,6), <i>Mysella bidentata</i> (19,2), <i>Pectinaria koreni</i> (3,8) | |
| septembre | | Groupe 1 : assemblage à <i>Macoma balthica</i> | 23 | 2,3 | 0,5 | 39,2±35,6 | <i>Abra alba</i> (41,6), <i>Nephtys hombergii</i> (17,6), <i>Pectinaria koreni</i> (14,8), <i>Macoma balthica</i> (6,9) | |
| | | Groupe 2 : assemblage à <i>Owenia fusiformis</i> - <i>Pectinaria koreni</i> | 51 | 2,8 | 0,5 | 1227,6±573,0 | <i>Owenia fusiformis</i> (40,6), <i>Abra alba</i> (19,3), <i>Aphelochaeta marioni</i> (12,2), <i>Mysella bidentata</i> (6,5) | |
| | | Groupe 3 : assemblage à <i>Magelona johnstoni</i> - <i>Spiophanes bombyx</i> | 44 | 2,8 | 0,5 | 171,7±120,6 | <i>Magelona johnstoni</i> (50,7), <i>Abra alba</i> (11,7), <i>Owenia fusiformis</i> (7,5), <i>Mysella bidentata</i> (6,7), <i>Nephtys hombergii</i> (5,4) | |

II.6. EVOLUTION SAISONNIERE DU MACROBENTHOS - METHODE DE REGIONALISATION

La régionalisation à trois niveaux hiérarchiques (Figure III.21) appliquée aux assemblages macrobenthiques de l'estuaire met en évidence :

- un **clivage des ensembles faunistiques selon leur localisation dans l'estuaire** au premier niveau de coupure, l'évolution saisonnière des assemblages macrobenthiques des parties marine et interne de l'estuaire étant différente (Figure III.22) ;
- un **meilleur synchronisme d'évolution saisonnière des assemblages situés en domaine marin par rapport à ceux soumis à dessalure.**

Toutefois, si le premier niveau de coupure illustre la partition de l'estuaire en deux régions géographiques aux contours bien définis, les niveaux inférieurs de coupure individualisent des groupes dont les limites géographiques sont plus difficiles à établir et suggèrent une imbrication des assemblages à une échelle spatiale plus petite.

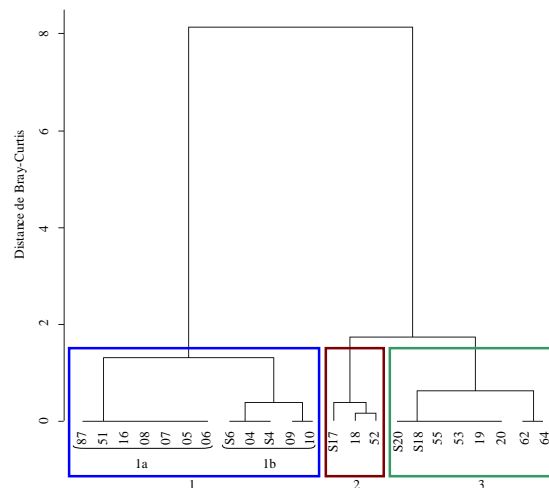


Figure III.21. Régionalisation de l'estuaire de la Seine sur la base des paramètres faunistiques. Méthode de régionalisation à trois niveaux hiérarchiques Souissi *et al.*, 2002 appliquée à la matrice des données faunistiques de l'échantillonnage saisonnier (mars, mai et septembre 2002 ; 69 taxa et 68 observations).

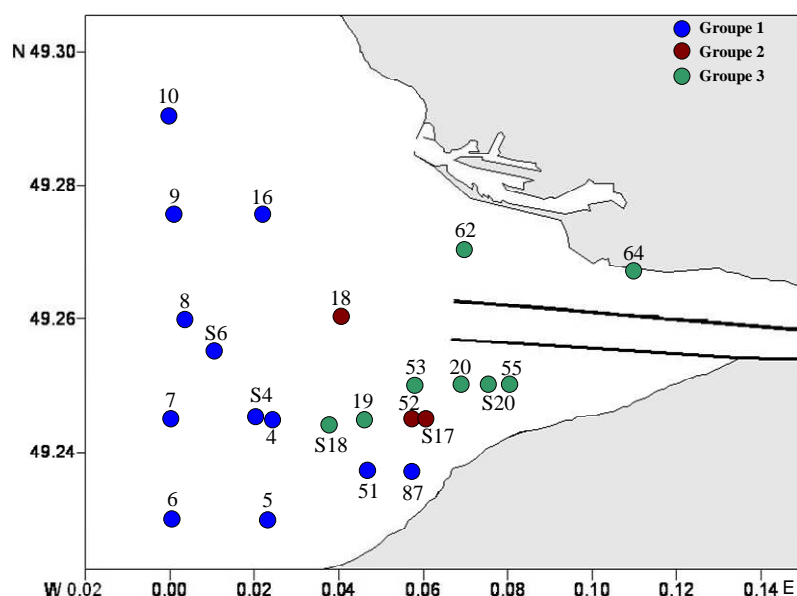


Figure III.22. Localisation des groupes de stations issus de la régionalisation de l'estuaire de la Seine (au deuxième niveau de coupure) sur la base des paramètres faunistiques.

III. DISCUSSION

III.1. ENVIRONNEMENT HYDROSEDIMENTAIRE ET DYNAMIQUE DES PARTICULES FINES EN 2002

III.1.1. Evolution saisonnière classique de la composition granulométrique à l'embouchure de la Seine

Les études morphosédimentaires entreprises depuis la fin des années 1970 (Avoine, 1981) ont défini le comblement de l'estuaire et la prédominance de la sédimentation fine à l'embouchure de la Seine. La nature de la couverture sédimentaire est ainsi étroitement liée aux apports turbides (MES et crème de vase associées au bouchon vaseux) en relation avec l'intensité du débit fluvial. Logiquement, l'évolution saisonnière des caractéristiques granulométriques mesurées au cours de l'année 2002 est concordante avec le cycle hydrosédimentaire de la Seine décrit par Lesourd (2000), Lesourd *et al.* (2003), Garnaud *et al.* (2002) et Garnaud (2003). Les débits hivernaux élevés, notamment lors des pics de crue, provoquent la remobilisation du matériel fin stocké en amont, et les eaux chargées en MES (fluctuant de 170 à 365 mg.l⁻¹ entre décembre 2001 et février 2002¹) sont expulsées sous la forme d'un panache turbide. La localisation plus en aval du bouchon vaseux, couplée à la décantation des structures turbides, favorisent l'envasement des zones subtidales de l'embouchure si bien que les faciès vaseux et/ou légèrement ensablés prédominent à l'embouchure au moment de la crue, **particulièrement dans les fosses et à la sortie du chenal de navigation.** A l'inverse, en période d'étiage, les concentrations en MES sont moindres (de 6 à 14 mg.l⁻¹ entre juin

¹ Soit un débit solide fluctuant entre 22350 et 48370 t.j⁻¹.

et septembre 2002¹) et la remontée du bouchon vaseux ainsi que le remodelage sédimentaire des fonds par les agents hydrodynamiques limitent l'emprise spatiale des particules fines.

III.1.2. L'embouchure de la Seine en 2002 : une dynamique sédimentaire globale ou un fonctionnement singulier, spatialement découpé ?

Les analyses granulométriques soulignent, quelle que soit la saison considérée, **le clivage entre la partie marine de l'estuaire et les fosses, et plus particulièrement la fosse sud**. Cette distinction, qui s'accroît au printemps, laisse à penser qu'en 2002, les fonds situés le plus au large où les faciès sableux (propres ou légèrement envasés) sont restés pérennes tout au long du suivi, ont été très peu influencés par le cycle hydrologique de la Seine. Cette absence d'envasement pourrait s'expliquer par :

- **la durée relativement courte de la crue et l'expulsion limitée du bouchon vaseux**, limitant l'engraissement vaseux au large. Garnaud *et al.* (2002) et Garnaud (2003) précisent que le matériel est plus fortement expulsé hors de l'estuaire lors des longues périodes de forts débits (exemple de la crue de 1999 qui dura 190 jours, contre 115 dans la présente étude). Dans ce cas, des envasements significatifs ont été observés sur les fonds de la baie de Seine et les côtes du Calvados ;

- **la moindre quantité de matériel sédimentaire stocké dans l'estuaire amont** (*i.e.* disponible et remobilisable). Il n'y a pas eu en effet en 2001 de période d'étiage suffisamment marquée, les débits avoisinant $500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ avec des pics très brefs, ni suffisamment longue pour reconstituer un stock sédimentaire important (Lesourd, com. pers.).

A l'inverse, les fosses et la sortie du chenal de navigation sont caractérisées par la prédominance des particules fines. Au cours de l'année 2002, l'envasement de ces secteurs est toutefois moins prononcé à la fin de l'hiver qu'au printemps, alors que la crue de la Seine s'exprime dès le mois de décembre, et que des débits élevés sont encore enregistrés quelques jours avant notre premier échantillonnage (1517 à $1588 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ entre les 24 et 28 février). S'il est vrai que les faciès à dominante vaseuse sont bien représentés à la fin de l'hiver sous la forme d'un panache s'ouvrant vers l'extérieur, les faciès vaseux (*i.e.* pélites $>75\%$) sont nettement plus nombreux au mois de mai alors que la décrue s'est amorcée dès la fin du mois de mars. S'il est difficile d'expliquer le moindre envasement de ce secteur à la fin de l'hiver, celui observé au printemps correspond à un **envasement différé**. Non imputable aux **apports directs** de matériel fin transporté par la Seine, il résulte des remaniements sédimentaires des dépôts de crue non-encore consolidés, par les courants

¹ Soit un débit solide fluctuant entre 65 et $380 \text{ t} \cdot \text{j}^{-1}$.

de marée (même par faibles coefficients ; Garnaud, 2003). Cet envasement ne se généralise pas pour autant à l'ensemble du secteur interne de l'embouchure puisque des faciès de sables envasés, voire de sables propres (stations 53 et SA87) ont été identifiés, à l'instar des observations de Lesourd (2000) et Garnaud (2003).

Cette juxtaposition d'habitats contrastés tend néanmoins à s'estomper au cours de l'été : les débits plus faibles induisent la remontée du bouchon vaseux et du fait de l'hydrodynamisme (courant de flot dominant, houle), les placages vaseux hiverno-printaniers sont remaniés (Lesourd *et al.*, 2003). Leur dispersion dans l'embouchure tend alors à uniformiser la granulométrie du sédiment, au profit des vases sableuses.

La fosse sud montre une variété, mais surtout une variabilité de sa composition granulométrique, à l'origine de sa différenciation du secteur du large. L'analyse de régionalisation renforce d'ailleurs cette appréciation, révélant une juxtaposition de secteurs dont les caractéristiques granulométriques évoluent de manière asynchrone. *A contrario*, la composition sédimentaire des stations situées plus au large co-évolue, illustrant, non pas la constance de la nature granulométrique des fonds mais une similarité évolutive.

III.2. COMPARTIMENT MACROBENTHIQUE

Si le gradient de salinité conditionne la distribution estuarienne des espèces selon un continuum amont-aval (Schlacher & Wooldridge, 1996a; Ardisson & Bourget, 1997 ; Ysebaert *et al.*, 1998, 2000), la mosaïque d'habitats à l'embouchure de la Seine et leur variabilité saisonnière ne font qu'accentuer la forte hétérogénéité de la distribution de la macrofaune : les richesses spécifiques et les biomasses sont organisées de façon telle que les deux secteurs individualisés par l'étude de la granulométrie se distinguent à nouveau. En fosse sud, la plus forte variabilité de la composition sédimentaire pourrait ainsi :

- limiter le nombre d'espèces colonisant ce secteur (<14),
- être à l'origine (i) de l'hétérogénéité spatiale du nombre d'espèces récoltées entre stations voisines et (ii) de la variabilité saisonnière de cet indice à une même station.

McCarthy *et al.* (2000) ont, de ce point de vue, observé dans un estuaire hawaïen que l'augmentation des teneurs en particules fines limitait celle des densités. En s'éloignant vers le large, les effectifs augmentent progressivement, ce patron de distribution se maintenant au cours du suivi malgré des abondances faunistiques moyennes plus élevées aux mois de mai et septembre. Leur augmentation à ces périodes de l'année, liée au processus de recrutement printanier et/ou estival, illustre logiquement la réponse des communautés benthiques au cycle annuel des températures comme l'ont montré Bachelet *et al.* (2000) dans les bassins d'Arcachon ou de Certes

(côte atlantique) et du Prévost (côte méditerranéenne), Desroy et Retière (2001) dans le bassin maritime de la Rance (Manche occidentale) ou encore Nonnis Marzano *et al.* (2003) dans la lagune de Lesina (Mer Adriatique). Fonction de l'intensité et du succès des pontes, de la sédentarisation des larves et des processus post-recrutement, le recrutement est à l'origine du bouleversement de la hiérarchie des espèces numériquement dominantes (Tableau III.7).

III.2.1. Populations dominantes de l'estuaire : réponse à la variabilité sédimentaire ou évolution saisonnière classique ?

L'emprise spatiale des espèces dominantes se modifie en période de recrutement, des noyaux de plus fortes densités se développant, pour certaines espèces, de façon préférentielle dans la zone la plus au large, ou pour d'autres, au contraire, à l'échelle globale de l'estuaire.

Ainsi, **le recrutement du Bivalve *Mysella bidentata* reste localisé aux stations du large** où suite à son explosion printanière, il peut atteindre des densités supérieures à 2500 ind.0,5m⁻² (station SA09). De tels recrutements pléthoriques ont déjà été signalés pour cette espèce dans ce secteur, notamment par Irlinger (1985), ou encore sur la côte ouest de l'Irlande, en baie de Galway par O'Foighil *et al.* (1984). Le succès de son recrutement semble néanmoins très limité, et la diminution générale de ses effectifs de même que **sa quasi-disparition des fosses** au mois de septembre suggèrent davantage de fortes mortalités estivales, comme il a déjà été signalé au large de Gravelines (Luczak, com. pers.) qu'une réponse à l'uniformisation de la composition granulométrique de l'habitat. **Le recrutement du Polychète *Owenia fusiformis* reste lui-aussi centré sur les stations situées au large** (SA04, SA08, SAS4), renforçant l'image de distribution hétérogène de cette population, déjà remarquée à la fin de l'hiver. Ses effectifs varient en outre fortement au cours de l'année, jusqu'à un facteur 10 entre les mois de mai et septembre suite au recrutement estival. Cette augmentation est d'ailleurs d'autant plus flagrante qu'elle fait suite à une chute des densités moyennes entre l'hiver et le printemps. S'observant majoritairement aux stations SA04, SAS4 et SAS6, la mortalité des adultes et/ou des juvéniles ayant recruté l'année précédente ne peut être attribuée à la composition granulométrique qui reste analogue à ces stations. En outre, **le recrutement semble paradoxalement assez indépendant de la nature du substrat** (Dauvin & Gillet, 1991; Thiébaud, 1994), les noyaux d'abondance, bien que localisés en zone externe, étant situés dans des sédiments de granulométrie différente aux trois saisons prospectées, tels par exemple des vases pérennes (pélites >75%) ou des sables peu envasés (pélites <15%) aux stations SAS6 et SA10 respectivement. **Le polychète *Aphelochaeta marioni* est lui-aussi limité aux sédiments du large**, mais paradoxalement à son caractère opportuniste, ses noyaux d'abondances sont restreints aux sédiments sableux, pauvres en matière organique (580 et 1203 ind.0,5m⁻² aux stations SA10 et SA09). Son recrutement, situé entre mars et juillet (Cazaux, 1972 ; Farke, 1979 ;

Bachelet, 1987), est à l'origine des plus fortes densités printanières mais **sa disparition de la zone interne de l'embouchure pourrait découler de son cycle de vie et de la variabilité sédimentaire en fosse sud**. Le développement d'*A. marioni* étant entièrement benthique, les capsules ovigères, déposées à la surface du sédiment, pourraient avoir été ensevelies lors des dépôts différés de crue au printemps.

A contrario, d'autres espèces caractéristiques de l'estuaire de la Seine montrent une colonisation plus régulière. C'est ainsi le cas du Polychète *Pectinaria koreni*. Son recrutement survient classiquement entre les mois de mai et juillet en baie de Seine orientale (Elkaïm & Irlinger, 1987) ou dans d'autres zones géographiques telles le bassin d'Arcachon (Bachelet, 1987) ou le long des côtes du Pays de Galles (Nicolaidou, 1983), il est logique d'observer les abondances maximales au mois de septembre. **Les noyaux de plus fortes abondances se distribuent essentiellement au large et à la sortie de la fosse sud, sans désertter la partie interne de ce secteur**. Contrairement aux observations de Dauvin *et al.* (2004) en baie des Veys mais à l'instar de celles de Thiébaud (1994) en baie de Seine orientale, **aucune relation nette ne peut être établie entre les densités de *P. koreni* et les caractéristiques sédimentaires**. Affectionnant les sables fins envasés, la dynamique du Bivalve *Abra alba* se rapproche de celle de *P. koreni* et son recrutement printanier lui permet de se maintenir à des abondances élevées à la fin de l'été. En baie de Seine, la dynamique de cette population est caractérisée par deux voire trois périodes d'augmentation des abondances (Irlinger, 1985; Dauvin *et al.*, 1986), le pic printano-estival, observé dans d'autres systèmes tels celui de la rade de Brest (Hily & Le Bris, 1984) ou du bassin d'Arcachon (Bachelet, 1987), étant, selon Irlinger (1985) le plus marqué. Tel n'est pourtant pas le cas au cours de l'année 2002, où **les abondances évoluent différemment selon la station considérée, qu'elle soit localisée en fosse sud ou au large**. Ainsi, les densités peuvent augmenter progressivement au cours du suivi, pour devenir maximales à la fin de l'été telle à la station SAS4 (19, 168 puis 672 ind.0,5m⁻²), ou être plus élevées au printemps et chuter fortement au mois de septembre, comme aux stations SA08 et SA55 (1, 416 puis 39 ind.0,5m⁻², et 1, 189 puis 36 ind.0,5m⁻² respectivement). En outre, **si le recrutement n'est majeur qu'en quelques stations, celles-ci se situent tant au large que dans la fosse sud, les plus forts noyaux d'abondance étant associés à des sédiments envasés**.

Comme déjà observé à l'échelle pluri-annuelle, la granulométrie *sensus stricto* ne semble pas être l'unique facteur régulant la distribution des espèces. D'autres caractéristiques, telles la porosité du sédiment, sa compaction, son degré de stabilité, ou des processus sédimentaires (remaniements, dépôts, ...) pourraient intervenir. Par ailleurs, l'interprétation de ces fluctuations ne peut faire abstraction des mécanismes de dépôt-remise en suspension des recrues mis en évidence dans ce

secteur par Olivier (1997). Ils pourraient être à l'origine d'arrivées secondaires ou de l'émigration de recrues.

Ces interprétations basées sur le recrutement doivent en outre être considérées prudemment en raison (i) de l'absence de mesure des individus et (ii) de la maille de tamis utilisée dans cette étude (2 mm), enclin à critique. Il est vrai que la maille de tamis utilisée influence tant le nombre d'espèces que d'individus récoltés (Bachelet, 1987; Schlacher & Wooldridge, 1996b). Dans le contexte de cette étude, le but n'était pas l'étude fine de la diversité des fonds ou encore de la dynamique des populations au sens strict (*i.e.* taux de croissance individuelle, succession de cohortes), mais l'identification de la structuration de la macrofaune et de sa variabilité saisonnière en relation avec **la nature sédimentaire** des fonds afin de juger de **la potentielle influence de la Seine et de ses apports en particules fines sur ce compartiment faunistique.**

III.2.2. Evolution saisonnière des peuplements macrobenthiques de l'embouchure

Les analyses multivariées ont isolé trois assemblages faunistiques à chaque saison mais contrairement à ceux mis en évidence au cours du suivi pluri-annuel, **seul le faciès-type de la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* est récurrent aux mois de mars, mai et septembre.** Il est d'ailleurs toujours localisé dans la partie la plus en aval de l'embouchure, et ses indices de diversité et régularité traduisent sa meilleure structuration.

Les deux autres assemblages ne se rattachent pas nécessairement à un seul et même faciès de la communauté à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* au cours du suivi. Ainsi, à la fin de l'hiver, l'assemblage à *Macoma balthica* correspond à la communauté des vases estuariennes à *M. balthica*, alors qu'à la fin de l'été, il se réfère plutôt à un faciès d'appauvrissement de la communauté des sables fins plus ou moins envasés. **Cette transition s'annonce dès le printemps** où la présence de *M. balthica* évoque encore l'existence du faciès oligospécifique des vases estuariennes, alors que les densités supérieures d'*A. alba* annoncent le faciès d'appauvrissement identifié ultérieurement. L'alternance de ces deux faciès et leur coexistence au printemps pourraient être liée à la variabilité des teneurs en MES, liée aux fluctuations des débits fluviaux. Dans ce sens, Van Hoey *et al.* (2004, 2005) précisent que l'excès de MES en provenance de l'Escaut limite l'installation, le long des côtes belges, de la communauté à *A. alba*, et que sous un faciès d'appauvrissement, elle côtoie la communauté à *M. balthica*. L'évolution saisonnière des débits fluviaux de la Seine et les moindres charges de MES en période d'étiage pourraient alors être à l'origine de la remontée vers l'amont de la communauté à *A. alba* - *P. koreni*. Son caractère appauvri pourrait quant à lui résulter du gradient de salinité, intrinsèque aux estuaires (Schlacher & Wooldridge, 1996a; Ardisson & Bourget, 1997 ; Ysebaert *et al.*, 1998, 2000) mais aussi de l'instabilité sédimentaire de la fosse sud.

Le troisième assemblage désigné à chaque saison par les espèces préférantes des sables propres (*D. vittatus*, *N. cirrosa*, *M. johnstoni*, *S. bombyx*) ne reflète pas nécessairement une biocénose sableuse typique. Il faut en effet rappeler qu'au sens de Dufrêne et Legendre (1997), les espèces indicatrices sont le plus souvent rencontrées dans un seul groupe de la classification et/ou dans la majorité des sites composant ce groupe. Bien que ces espèces psammophiles aient été uniquement récoltées dans cet assemblage, elles ne sont pas pour autant caractéristiques d'une communauté en particulier, attesté par les plus faibles valeurs d'IndVal (<70%). Ainsi, l'assemblage hivernal dénommé par *D. vittatus* et *P. ciliata* est numériquement dominé (à près de 80%) par *O. fusiformis* et les espèces accompagnatrices sont caractéristiques de la communauté des sables fins envasés (*A. alba*, *M. bidentata*, *P. koreni*). Au printemps, il est oligospécifique (6 espèces, abondances <10 ind.0,5m⁻²) et abrite des espèces aux préférences édaphiques variées, tant vis-à-vis de la granulométrie (*N. cirrosa*, *P. koreni*) que de la salinité (*M. balthica*, *M. bidentata*), ce qui reflète un groupement faunistique composite. A la fin de l'été, il est clairement plus diversifié, regroupant des espèces affines tant des sables propres (*M. johnstoni*, *L. conchilega*, *N. cirrosa*) que des sables envasés (*A. alba*, *O. fusiformis*, *P. koreni*). Cet assemblage évolue ainsi entre des faciès sableux et appauvri de la communauté à *A. alba* - *P. koreni*.

Si les images faunistiques de ces deux assemblages, toujours localisés en amont du faciès-type, fluctuent au cours du suivi saisonnier, seul l'assemblage à *M. balthica* occupe globalement le même secteur géographique, quelle que soit la saison considérée.

La structuration de la macrofaune à l'embouchure présente des fluctuations saisonnières remarquables : **la distribution hivernale des assemblages en ceintures (plus ou moins imbriquées en fosse sud) est remplacée au printemps par une répartition en accord avec la compartimentation physique de l'estuaire (fosse nord, fosse sud, zone externe). Enfin, leur agencement estival est l'amorce d'un retour vers l'organisation hivernale.** Ce dernier schéma a également été observé par Nonnis Marzano *et al.* (2003) dans la lagune de Lesina. Ces auteurs estiment que les changements saisonniers sont prévisibles, en raison des cycles hydrologiques répétitifs. Ils conditionneraient la réponse de la macrofaune qui serait dès lors, persistante à ces changements. Ces assemblages s'éloigneraient de leur point d'équilibre en réponse à la variabilité de la nature sédimentaire, vers lequel ils retourneraient après la perturbation.

Les méthodes de régionalisation appliquées indépendamment aux données sédimentaires et biologiques reflètent néanmoins une évolution saisonnière totalement asynchrone de ces deux descripteurs. A l'instar des travaux d'Ysebaert *et al.* (2005) menés dans l'Escaut ou de ceux de McCarthy *et al.* (2000) qui ont conclu que les apports de particules fines pendant la saison des pluies dans un estuaire hawaïen n'influençaient pas l'organisation de la macrofaune, **la composition sédimentaire n'explique, dans l'estuaire de la Seine, qu'une part mineure de la**

structuration des communautés benthiques à l'échelle globale du secteur prospecté. En effet, en fosse sud, la variabilité sédimentaire semble jouer un rôle plus important dans la structuration de la macrofaune et dans sa dynamique saisonnière. La prédominance des particules fines dans cette fosse au printemps coïncide avec la modification de l'organisation de la macrofaune et son appauvrissement faunistique. A l'inverse, l'envasement moindre de la fosse à la fin de l'été s'accompagne du retour de l'organisation hivernale. La dynamique plus variable des particules fines dans ce secteur, qui semble défavorable aux organismes benthiques, correspond à ce qu'Ysebaert *et al.* (2005) ont assimilé à un degré supérieur de stress. Pour leur part, les peuplements du large évoluent distinctement de ceux des fosses mais aussi de façon plus synchrones entre eux, probablement en réponse aux moindres apports estuariens dans ce secteur. Nonnis Marzano *et al.* (2003) précisent d'ailleurs que dans la lagune de Lesina, les assemblages macrobenthiques les mieux structurés sont localisés dans sa partie centrale, où les conditions hydrologiques sont les plus stables.

CHAPITRE 4

SUIVI DES PEUPELEMENTS BENTHIQUES À

L'ÉCHELLE BI-MENSUELLE

L'étude présentée dans ce chapitre s'est attachée à l'étude de la variabilité à petite échelle de temps (*i.e.* échantillonnage semi-hebdomadaire à trimestriel) des peuplements macrobenthiques distribués autour de l'embouchure en considérant l'influence des débits de la Seine et de leurs apports conjoints en particules fines.

L'étude conjointe de trois descripteurs (macrofaune, sédiment et géochimie) a permis pour chaque secteur (i) d'établir la dynamique des événements sédimentaires, des processus de minéralisation et de la macrofaune, (ii) d'analyser les relations existant entre elles, l'objectif final étant (iii) de déterminer le rôle de la dynamique sédimentaire sur la structuration et la dynamique faunistique à cette échelle temporelle d'observation.

I. MATERIEL ET METHODES

I.1. ECHANTILLONNAGE

Dix campagnes, huit au printemps (effectuées les 6 et 23 mars, les 2 et 22 avril, les 2, 16 et 30 mai, et le 18 juin) et deux en automne (effectuées les 29 septembre et 3 décembre), ont permis de juger de l'influence des périodes de crue et d'étiage de la Seine (Figure IV.1) sur la dynamique des assemblages macrobenthiques en 2002. Une mission prévue le 10 octobre a été annulée compte tenu de mauvaises conditions météorologiques.

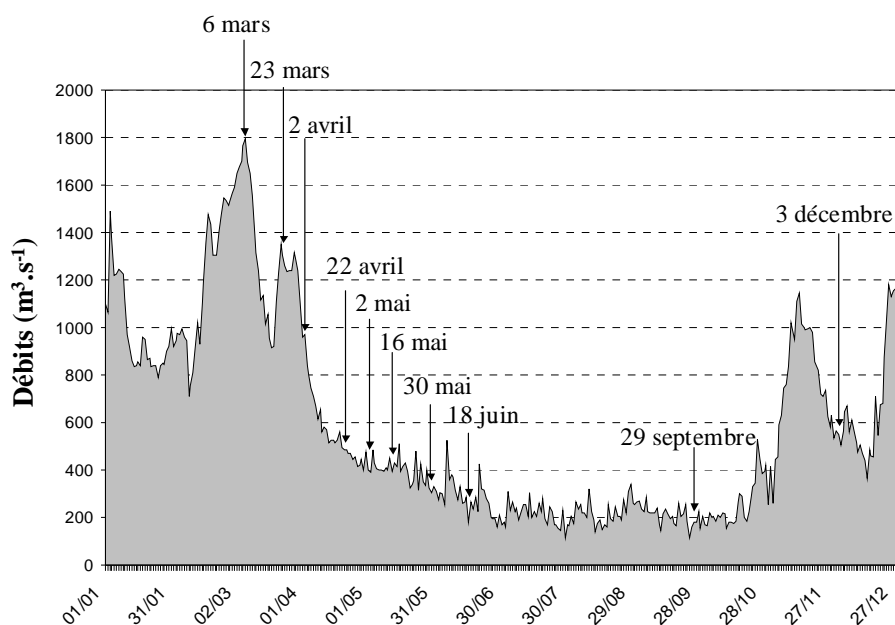


Figure IV.1. Evolution des débits de la Seine ($\text{m}^3.\text{s}^{-1}$) mesurés au barrage de Poses et dates correspondant aux échantillonnages effectués au cours de l'année 2002.

Lors de chaque campagne en mer, cinq stations ont été échantillonnées (Figure IV.2) : les stations SA62 (fosse nord), SA52 (fosse sud), SAF (Rade de la Carosse), SAK (zone de dépôt de dragage du Kannick) et SAS4 (prolongement du Banc du Ratier, Sud-ouest des Ratelets). A travers ces cinq stations qui ceignent l'embouchure de la Seine, ce sont des secteurs aux dynamiques sédimentaires variées qui ont été sélectionnés (Lesourd, 2000 ; Lesourd *et al.*, 2003 ; chapitre 1, paragraphe II.3.2).

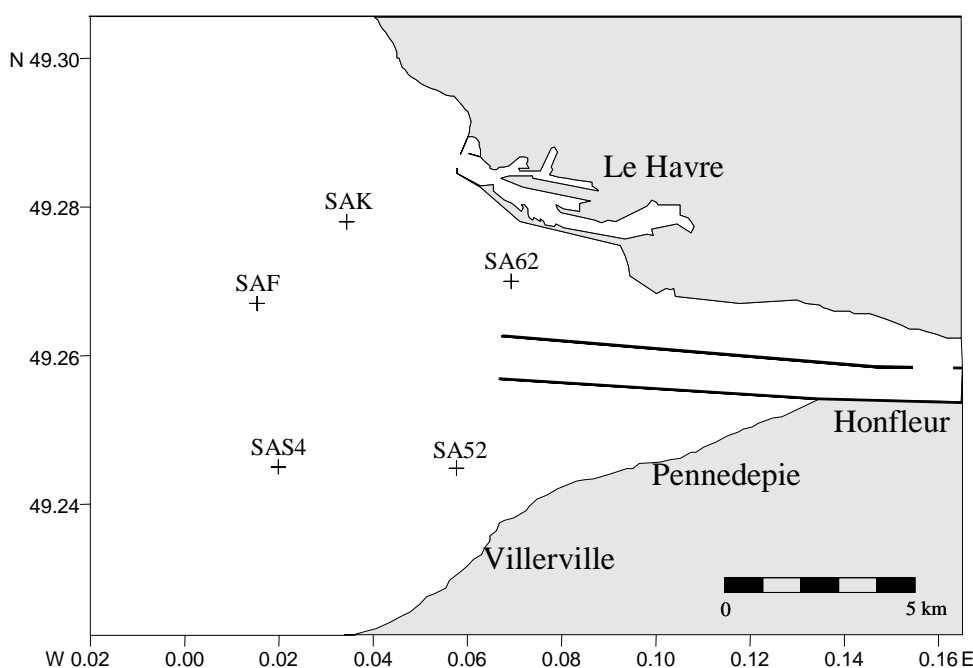


Figure IV.2. Localisation des 5 stations échantillonnées dans l'estuaire de la Seine du 6 mars au 3 décembre 2002. Leurs coordonnées géographiques sont précisées en annexe A.

I.2. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

Les stations ont été étudiées à travers leurs caractéristiques sédimentologiques, chimiques et biologiques. Les engins de prélèvement ont été sélectionnés au regard des paramètres étudiés (Figure IV.3).

Le carottier Reineck a été utilisé pour prélever les échantillons destinés à étudier les faciès sédimentaires (deux carottes) et à suivre les caractéristiques physiques (porosité, teneur en matière organique) et chimiques (concentration en ammonium et oxygène de l'eau interstitielle) du sédiment (deux carottes). L'avantage de cet engin est de collecter des carottes rectangulaires d'une surface de $1/58\text{m}^2$ tout en limitant la perturbation des strates superficielles de sédiment. Il a également été retenu car il offrait la possibilité d'un sous-échantillonnage par neufs carottes de 2,6 cm de diamètre. La benne van Veen a été utilisée pour les prélèvements de macrofaune et de sédiment destiné à l'analyse de la granulométrie. Au moyen de cet engin prélevant sur une surface de $0,1\text{m}^2$, respectivement cinq et un prélèvements ont été effectués à chaque station pour l'étude quantitative de la macrofaune et de la composition granulométrique.

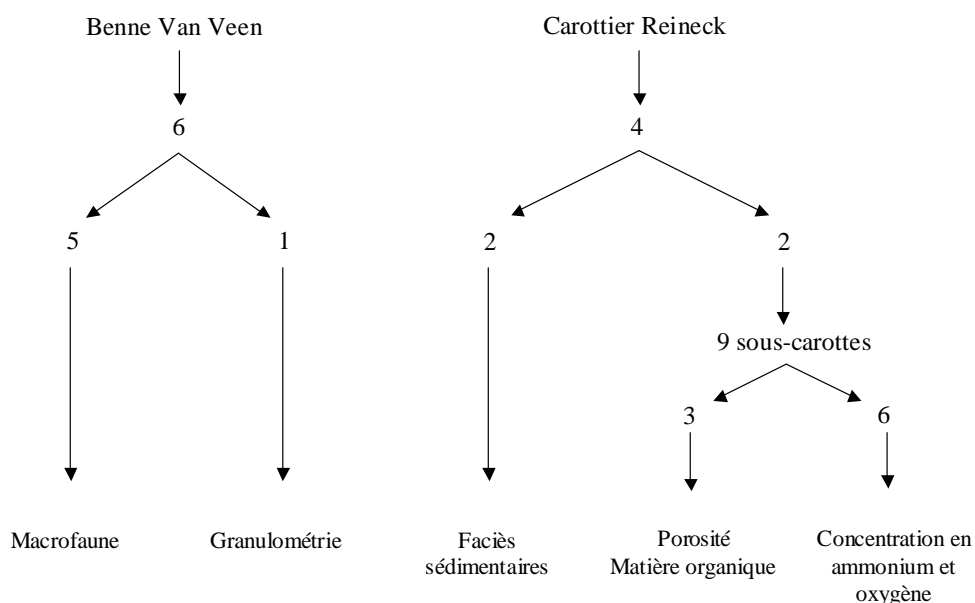


Figure IV.3. Engins d'échantillonnage, nombre et utilisations des prélèvements effectués au cours du suivi.

I.3. TRAITEMENT DES ECHANTILLONS

I.3.1. Le sédiment

I.3.1.a. Caractéristiques sédimentologiques

- Granulométrie

Les analyses granulométriques ont été réalisées au moyen du microgranulomètre laser COULTER LS (Laser Sizer) 230 à l'UMR 6143 M2C (Université de Caen-Basse-Normandie)¹. Cet

¹ Les analyses granulométriques ont été effectuées par Sandric Lesourd, Maître de Conférence à l'Université du Littoral-Côte d'Opale.

appareil mesure le diamètre des particules selon un spectre allant de 0,04 µm à 2 mm.

L'analyse des résultats a été effectuée au moyen du logiciel LS Particle Size Analyser (affichage, visualisation des populations de taille, traitements statistiques). Les résultats, exprimés en pourcentage de volume différentiel, ont été regroupés en classes granulométriques selon la méthode décrite au chapitre 2, paragraphe I.2.1.

- Faciès sédimentaires

Les faciès sédimentaires¹ ont été étudiés à partir de carottes rectangulaires (10 cm x 7 cm) prélevées au sein de boîtes Reineck. Chaque prélèvement a fait l'objet d'un double échantillonnage. Chaque échantillon a fait l'objet d'une description tenant compte des caractéristiques texturales (sable, vase,...) et structurales (agencement des faciès entre eux, nature des contacts, bioturbation, présence de coquilles).

Afin de décrire les variations temporelles des faciès et mettre en évidence les événements sédimentaires survenus au cours du suivi, des niveaux servant de référence pour l'observation des fluctuations dans la colonne sédimentaire ont été recherchés. Une vase compacte et noire, souvent identifiée à la base des carottes, a servi de niveau de référence. Toutefois, il arrive que d'un prélèvement à l'autre, le calage entre ces niveau-repères soit difficile, en raison des **variations latérales de faciès** (variations d'épaisseur de l'ordre du cm dans des niveau-repères identifiés à deux dates successives), nullement préjudiciables aux interprétations (Lesourd, 2000). Les faciès sédimentaires ont ainsi pu être schématisés.

- Porosité

La porosité φ correspond au rapport entre le volume d'eau contenu dans le sédiment et le volume de sédiment humide.

La porosité a été calculée à partir de 3 sous-carottes issues du même prélèvement. Les 5 premiers cm de sédiment de chaque carotte ont été découpés à bord par tranche de 1 cm et placés individuellement dans un flacon préalablement pesé à vide (Pds vide, g). De retour au laboratoire, le flacon a de nouveau été pesé. La masse humide du sédiment a été déterminée par différence (Pds humide, g). Le flacon a été placé à l'étuve pendant 72 heures à 60°C. Une nouvelle pesée a permis de déterminer la masse de sédiment sec (Pds sec, g).

Selon Manheim *et al.* (1974), la porosité correspond à la formulation suivante :

$$\varphi = \frac{(Pds\ humide - Pds\ sec) / m_{H_2O}}{\left[(Pds\ humide - Pds\ sec) / m_{H_2O} \right] + \left[(Pds\ sec - Pds\ vide) / m_{séd} \right]}$$

¹ Les faciès sédimentaires ont été décrits par Sandric Lesourd.

avec $m_{\text{H}_2\text{O}} = 1,02 \text{ g.cm}^{-3}$ et $m_{\text{séd}} = 2,65 \text{ g.cm}^{-3}$ (Mackin & Aller, 1984).

En raison du rapport de volumes qui la définit, la porosité φ ne possède pas d'unité et varie entre 0 et 1. De façon générale, des sédiments sableux ont une porosité comprise entre 0,3 et 0,5 tandis que les sédiments vaseux ont une porosité supérieure.

- Teneur en matière organique

A la suite de la détermination de la porosité, le même échantillon de sédiment a permis la quantification du taux de matière organique selon la méthode de la perte au feu.

I.3.1.b. Caractéristiques chimiques

Parce qu'ils témoignent de l'intensité de la minéralisation benthique, les profils de concentration d'ammonium et d'oxygène dissous dans l'eau interstitielle ont été réalisés afin de décrire l'évolution chimique du système. Ils permettent en outre de distinguer la minéralisation aérobie (utilisation d'oxygène, production d'ammonium) et anaérobie (production d'ammonium ; Blackburn & Sorensen, 1988). Les profils de concentration mettent en évidence des gradients verticaux de concentration à partir desquels ont été calculés les flux diffusifs du composé dissous à l'interface eau-sédiment.

Les profils de concentration en ammonium ont été obtenus par découpage de carottes de sédiment puis extraction par centrifugation et analyse de l'eau interstitielle tandis que les profils de concentration en oxygène ont été acquis au moyen d'une microélectrode sensible à l'oxygène, insérée dans le sédiment.

- Extraction de l'eau interstitielle

Les concentrations en ammonium ont été déterminées à partir du dosage de ce composé dissous dans l'eau interstitielle. A chaque station, six carottes de 2,6 cm de diamètre ont été prélevées au sein d'une carotte prélevée au carottier Reineck. De retour au laboratoire, ces dernières ont été stockées en chambre froide avant d'être rapidement traitées.

Chaque carotte a été découpée en section de 1 cm d'épaisseur jusqu'à 10 cm de profondeur. Afin d'obtenir suffisamment d'eau interstitielle pour doser l'azote ammoniacal dissous, les vis-à-vis sédimentaire de 2 carottes ont été regroupés (Figure IV.4). Trois répliqués par station ont ainsi été obtenus. Chaque échantillon a subi une centrifugation à $4000 \text{ trs.min}^{-1}$ pendant 10 minutes. L'eau interstitielle a été recueillie dans des flacons de 20 ml en polypropylène après avoir été filtrée (Whatman GF/F, $0,7 \mu\text{m}$). L'analyse immédiate de cette eau a été effectuée selon la méthode de Solorzano décrite dans Aminot (1983) et adaptée à des petits volumes.

La réalisation d'une gamme d'étalonnage, de blancs de turbidité et de réactifs ont permis le calcul des concentrations en azote ammoniacal (exprimées en $\mu\text{mol.l}^{-1}$, ou μM) et la réalisation des profils de concentration en ammonium en fonction de la profondeur (cm).

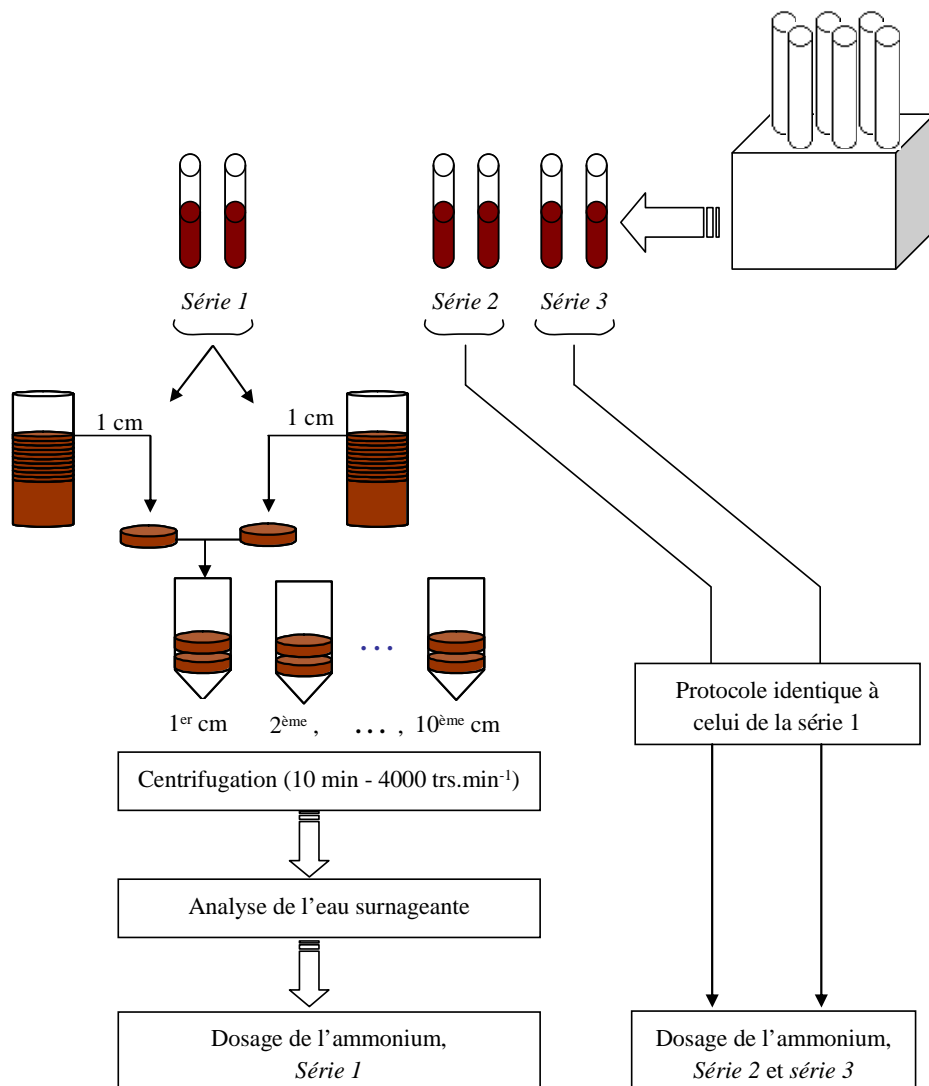


Figure IV.4. Protocole de sous-échantillonnage préalable à l'analyse de la concentration en ammonium dans l'eau interstitielle.

- Utilisation de microélectrodes

L'utilisation de microélectrodes a permis d'augmenter considérablement la résolution des profils de concentration d'une substance dissoute dans l'eau interstitielle. Par ailleurs, cet outil présente l'avantage de ne pas déstructurer les sédiments superficiels lors des mesures.

La microélectrode utilisée dans notre étude est une microélectrode à oxygène de type Clark (Revsbech, 1989 ; UnisenseTM ; Annexe F).

- Calcul des flux diffusifs

Les flux diffusifs d'un composé dissous dans le sédiment ont été calculés à partir des gradients de concentration de ce composé dans la colonne sédimentaire. Celui-ci correspond à la variation de concentration ($\mu\text{mol.m}^{-3}$) selon la profondeur (m). Le détail du calcul est présenté en annexe F.

I.3.2. Le macrozoobenthos

Les cinq prélèvements destinés à l'étude de la macrofaune ont été tamisés indépendamment sur une toile métallique à ouverture circulaire de 1 mm de diamètre. Le refus de tamis a ensuite été fixé dans une solution de formaldéhyde salé à 10 %.

Au laboratoire, les prélèvements ont été colorés au rose bengale, triés puis conservés dans de l'alcool à 70° avant d'être déterminés jusqu'au niveau spécifique, sous loupe binoculaire et microscope, et dénombrés. Les abondances ont été exprimées en nombre d'ind./0,5m² en cumulant les abondances des 5 prélèvements effectués à chaque station.

Les valeurs de biomasse ont été calculées en utilisant la méthode du poids sec libre de cendres (paragraphe I.1.2) et exprimées en g PSLC. 0,5 m².

Le tableau IV.1 résume le suivi spatio-temporel des différents paramètres étudiés.

I.4. TRAITEMENT DES DONNEES

La richesse spécifique, l'abondance et la biomasse ont été retenus pour caractériser les états et la variabilité temporelle des peuplements. Ces derniers ont été complétés par des matrices de corrélation ainsi que des analyses (courbes abondance-biomasse, analyses MDS) afin d'étudier la structure des assemblages faunistiques. Les indices de diversité de Shannon-Weaver et de régularité ont été calculés, les résultats n'ont pas été présentés dans le cadre des résultats, mais en annexe (Annexe G) car souvent redondants avec les conclusions issues de l'analyse des courbes abondance-biomasse. Ces valeurs ont en revanche été considérées pour le calcul des corrélations.

I.4.1. Matrice de corrélations

Afin de déterminer les relations entre les variables environnementales et/ou biologiques, une matrice de corrélation a été calculée à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson. Seules les corrélations ayant une pertinence écologique ont été prises en compte lors de l'analyse des résultats.

I.4.2. Méthode de comparaison des Courbes Abondance-Biomasse (ABC ; Warwick, 1986)

Les courbes ABC permettent d'étudier le degré de perturbation d'un peuplement benthique en utilisant **conjointement** les données relatives aux abondances et aux biomasses des espèces le composant (Warwick, 1986).

Réalisées au moyen du logiciel Primer (Clarke & Warwick, 2001), les courbes ont été complétées par la valeur statistique W proposée par Clarke (1990) :

$$W = \frac{\sum_{i=1}^S (B_i - A_i)}{[50(S-1)]}$$

où B_i et A_i représentent respectivement la biomasse et l'abondance de l'espèce i , et S , le nombre d'espèces.

Trois cas sont envisageables (Warwick, 1986 ; Figure IV.5) :

- **en condition de faible perturbation** (Figure IV.5-A), le peuplement est dominé par une ou un petit nombre d'espèces de taille importante. Ces espèces sont en outre représentées par peu d'individus : la courbe de biomasse est située au-dessus de la courbe d'abondance et W tend vers 1.

- **en condition de perturbation modérée** (Figure IV.5-B), les espèces contribuant faiblement aux effectifs mais dominant en terme de biomasse disparaissent, si bien que l'écart entre les courbes d'abondance et de biomasse est réduit. Ces courbes peuvent en outre se couper à une ou plusieurs reprises. W tend vers zéro.

- **en condition de forte perturbation** (Figure IV.5-C), le peuplement est numériquement dominé par quelques espèces de petite taille. La courbe de biomasse est alors située en-dessous de celle des abondances et W tend vers -1.

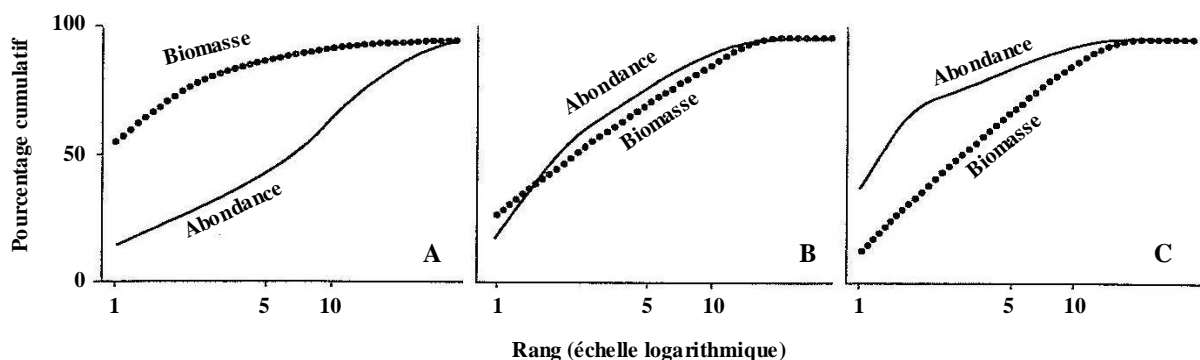


Figure IV.5. Méthode de comparaison des courbes abondance-biomasse : positions relatives des courbes d'abondance et de biomasse à différents degrés de perturbation (d'après Clarke & Warwick, 2001) : A : faible perturbation ; B : perturbation modérée ; C : forte perturbation.

Tableau IV.1. Grille spatio-temporelle d'étude. NH₄⁺ : flux diffusifs d'ammonium ; O₂ : flux diffusifs d'oxygène ; ■ : absence de prélèvement.

| | | 06 mars | 23 mars | 02 avril | 22 avril | 02 mai | 16 mai | 30 mai | 18 juin | 29 septembre | 03 décembre |
|------|------------------------------|---------|---------|----------|----------|--------|--------|--------|---------|--------------|-------------|
| SAK | Granulométrie | | X | | X | X | X | X | X | X | X |
| | Faciès Sédimentaire | | | | | | | | | | |
| | Porosité | | X | | X | | X | X | X | X | |
| | Matière Organique | | X | | X | | X | X | X | X | |
| | NH ₄ ⁺ | | X | | X | | X | X | X | X | |
| | O ₂ | | X | | | | | | | | |
| | Macrofaune | | X | | X | | X | X | X | X | X |
| SA52 | Granulométrie | | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| | Faciès Sédimentaire | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| | Porosité | X | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | Matière Organique | | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | NH ₄ ⁺ | X | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | O ₂ | X | X | X | X | X | | | X | X | |
| | Macrofaune | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| SA62 | Granulométrie | | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| | Faciès Sédimentaire | | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| | Porosité | | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | Matière Organique | | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | NH ₄ ⁺ | | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | O ₂ | | X | X | X | | | | | X | |
| | Macrofaune | | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| SAF | Granulométrie | | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| | Faciès Sédimentaire | X | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | Porosité | X | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | Matière Organique | | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | NH ₄ ⁺ | X | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | O ₂ | X | X | X | X | X | | | X | X | |
| | Macrofaune | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| SAS4 | Granulométrie | | X | X | X | X | X | X | X | X | X |
| | Faciès Sédimentaire | X | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | Porosité | X | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | Matière Organique | | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | NH ₄ ⁺ | X | X | X | X | X | X | X | X | X | |
| | O ₂ | X | X | X | X | X | | | X | X | |
| | Macrofaune | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |

I.4.3. Méthode du cadrage multidimensionnel

La dynamique des assemblages macrobenthiques a été analysée à l'aide du logiciel Primer (Clarke & Warwick, 2001) et plus particulièrement au moyen d'analyse MDS (non metric Multi Dimensional Scaling). Introduit par Kruskal (1964), **cette technique d'ordination minimise, dans un espace à faibles dimensions, la différence entre les distances écologiques et leurs représentations graphiques.** Cette méthode repose sur une matrice triangulaire de similarité, construite à partir du tableau de contingence espèces/stations-dates. La similarité entre chaque paire de stations-dates a été calculée à partir du coefficient de similarité de Bray-Curtis.

L'ensemble des espèces récoltées a été considéré, les données d'abondance ayant été préalablement transformées par la fonction \sqrt{x} afin de limiter l'influence des taxa fortement dominants. En outre, deux analyses MDS ont été réalisées : une première, considérant les cinq stations (122 espèces et 47 stations-dates), une seconde, après exclusion de la station SAK soumise aux dépôts récurrents de dragage (111 espèces et 39 stations-dates).

II. RESULTATS

En raison du caractère pluridisciplinaire de cette étude (biologie, sédimentologie et chimie), nous avons fait le choix de présenter les résultats, non pas en fonction des paramètres étudiés mais selon les secteurs prospectés. Leurs caractéristiques nous ont amenés à présenter successivement :

- (i) la zone du Kannick, secteur sous pression anthropique récurrente (dépôts de dragage),
- (ii) le secteur des fosses nord et sud,
- (iii) le débouché en mer de la Seine (rade de la Carosse et sud-ouest des Ratelets).

Pour chacun de ces trois secteurs, les résultats se réfèrent tout d'abord au sédiment (caractéristiques physiques et chimiques) puis à la macrofaune. Concernant ce dernier descripteur, les indices de diversité et régularité ont été placés en annexe G.

II.1. LA ZONE DU KANNICK (STATION SAK)

En raison du caractère très sableux de cette zone soumise à des dépôts récurrents de dragage, certains prélèvements, notamment destinés aux analyses chimiques, n'ont pu être effectués systématiquement (voir tableau récapitulatif).

II.1.1. Sédiment

II.1.1.a. Caractéristiques sédimentologiques

- *Granulométrie*

Le sédiment de la station SAK est typiquement sableux : il se compose de sables fins ($25,8 \pm 16,4\%$), moyens ($55,9 \pm 8,2\%$) et grossiers ($17,9 \pm 10,5\%$; Figure IV.6). Si la présence de pélites est parfois observée, les taux sont négligeables ($< 4\%$).

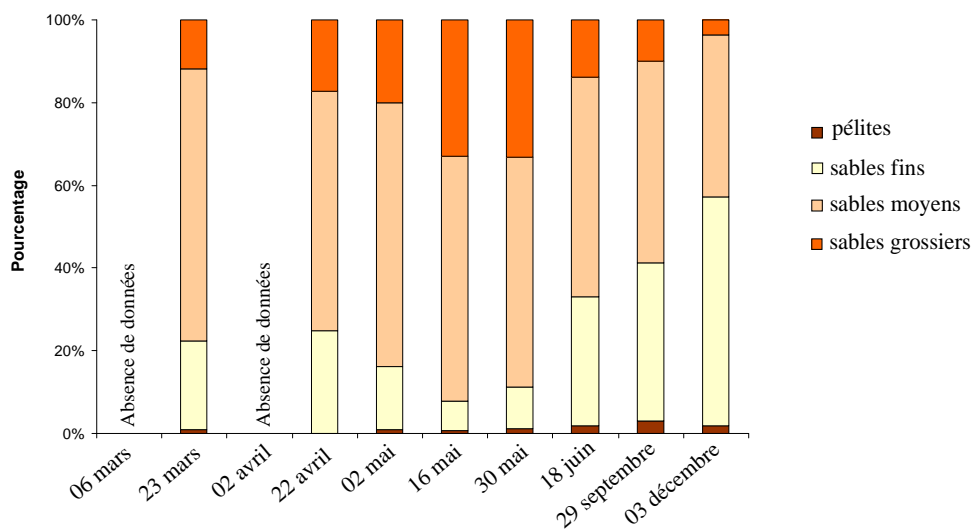


Figure IV.6. Evolution de la granulométrie des particules sédimentaire (< 2 mm) de la station SAK entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

La contribution des sables moyens reste stable au cours du temps. En revanche, le pourcentage de sables fins, qui évolue de façon inversement proportionnelle à celui des sables grossiers, diminue jusqu'au 16 mai pour ensuite augmenter jusqu'au 3 décembre (55%).

Le mode et la médiane granulométriques (en moyenne $259,4 \pm 38,8$ μm et $292,3 \pm 71,3$ μm respectivement) reflètent l'évolution du taux de sables grossiers, leurs valeurs étant maximale le 16 mai (respectivement $324,3$ μm et $402,7$ μm).

- *Porosité*

Bien qu'ayant été étudiée sur les 5 cm superficiels de sédiment, seule la valeur moyenne de la porosité a été présentée en raison de l'absence de gradient vertical.

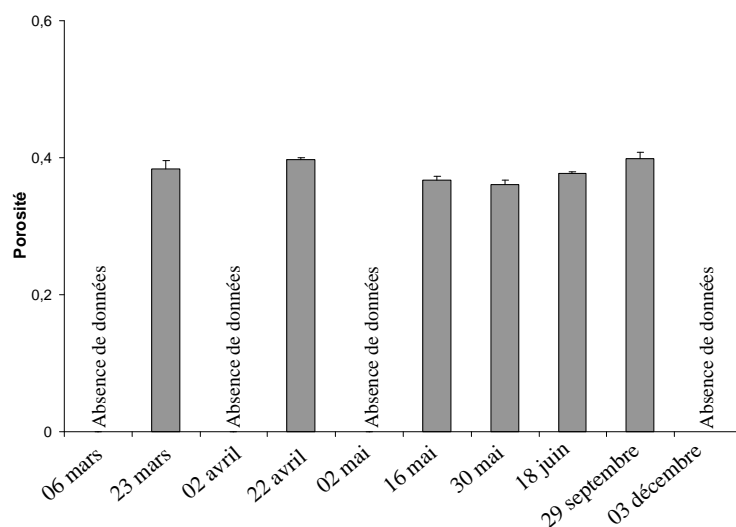


Figure IV.7. Evolution de la porosité moyenne (+écart type) dans les 5 cm superficiels de la colonne sédimentaire de la station SAK, entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

Les valeurs de porosité observées sont faibles (de $0,36 \pm 0,00$ le 30 mai à $0,40 \pm 0,02$ le 22 avril). Bien que la variabilité temporelle soit peu prononcée (Figure IV.7), les valeurs enregistrées les 16 et 30 mai et le 18 juin sont significativement inférieures à celles mesurées aux trois autres dates (Anova, $p < 0,01$).

- *Teneur en matière organique*

La teneur en matière organique du sédiment superficiel est faible, comprise entre $0,65 \pm 0,03\%$ (30 mai) et $2,39 \pm 0,53\%$ (29 septembre). Bien que présentant une forte variabilité temporelle (Figure IV.8), seul le prélèvement effectué le 29 septembre diffère significativement des autres ($p < 0,01$).

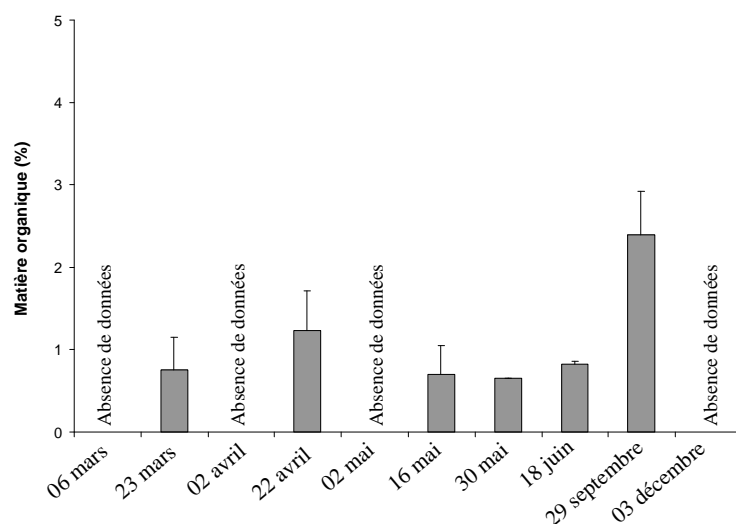


Figure IV.8. Evolution du taux moyen de matière organique (+écart type) dans les 5 cm superficiels de la colonne sédimentaire de la station SAK, entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

II.1.1.b. Caractéristiques chimiques

- *Oxygène*

Les deux profils d'oxygène effectués le 23 mars à la station SAK révèlent l'absence de gradient significatif dans la colonne sédimentaire analysée (jusqu'à 2 cm de profondeur ; Figure IV.9), avec des concentrations identiques à celles de la colonne d'eau ($296,7 \pm 3,2 \mu\text{mol.l}^{-1}$). Les flux résultants sont très faibles (en moyenne $0,7 \pm 0,3 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

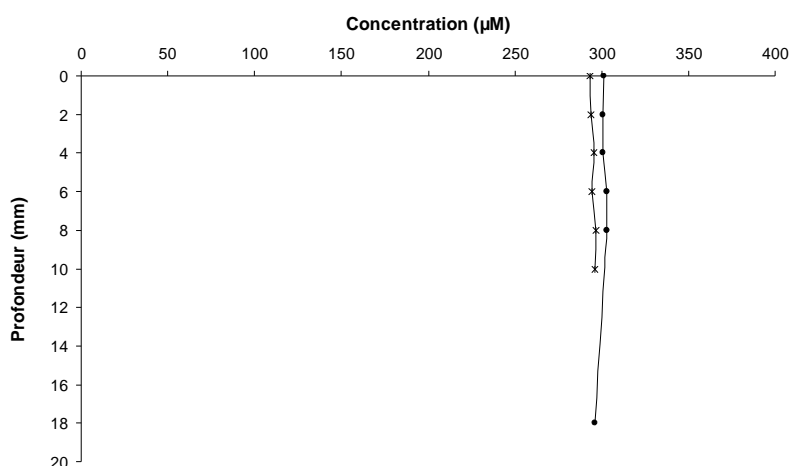


Figure IV.9. Profils de concentration en oxygène dans le sédiment superficiel de la station SAK le 23 mars 2002.

- *Ammonium*

En raison des faibles concentrations mesurées, les gradients de concentration sont peu prononcés (Figure IV.10-A) et certains profils, tels ceux effectués les 30 mai et 29 septembre, montrent des discontinuités. Au regard des autres dates, ces profils soulignent en outre des concentrations supérieures en ammonium dans la moitié inférieure de la colonne sédimentaire analysée, à l'instar du profil mesuré le 23 mars pour lequel les concentrations en ammonium sont les plus élevées dès le premier cm de la colonne sédimentaire.

Les flux diffusifs moyens d'ammonium sont très faibles (de $-0,3 \pm 0,1 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à $0,6 \pm 0,2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et les variations temporelles non significatives (test de Kruskal-Wallis ; $p > 0,05$). Ces flux peuvent être dirigés vers le sédiment (23 mars, 16 mai et 18 juin ; Figure IV.10-B) ou au contraire, attester d'un relargage d'ammonium vers la colonne d'eau (30 mai et 29 septembre).

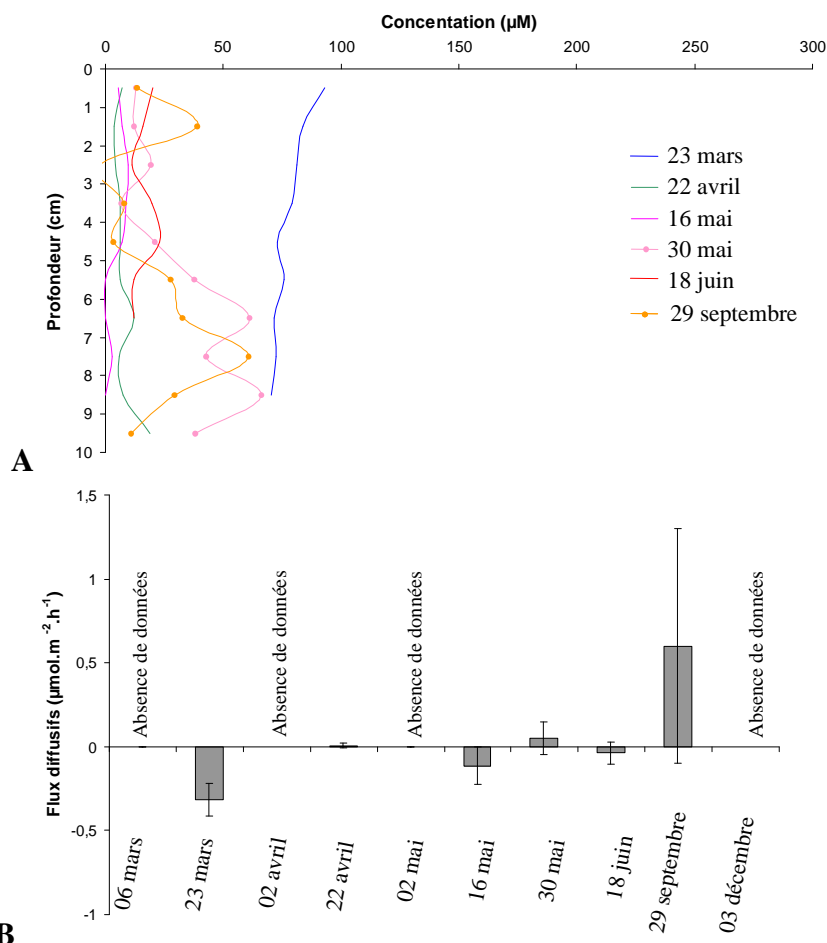


Figure IV.10. (A) Profils moyens¹ de concentration en ammonium dans le sédiment de la station SAK et (B) flux diffusifs moyens d'ammonium ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$; \pm écart type) à l'interface eau-sédiment du 6 mars au 3 décembre 2002.

II.1.2. Macrobenthos

La faune de la station SAK n'a pu être échantillonnée les 6 mars et 2 avril en raison des conditions météorologiques.

II.1.2.a. Richesse spécifique

Bien que 39 espèces aient été récoltées (dont 18 d'Annélides Polychètes, Annexe H), le nombre d'espèces identifiées oscille, selon la date d'échantillonnage, entre 6 (3 décembre) et 13 espèces (les 16 mai et 18 juin ; Figure IV.11) et ne suit aucune tendance nette.

¹ Les écarts types n'ont pas été figurés afin de faciliter la lecture des profils.

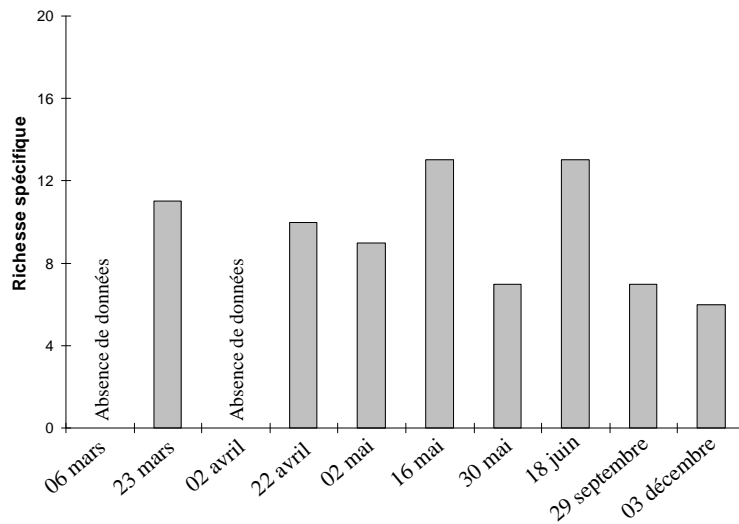


Figure IV.11. Evolution du nombre d'espèces récoltées à la station SAK du 6 mars au 3 décembre 2002.

II.1.2.b. Abondance et biomasse

L'abondance moyenne est faible ($119,2 \pm 95,3 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$). Les valeurs fluctuent fortement, de $41 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ (2 mai) à $293 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ (18 juin ; Figure IV.12), les maxima étant observés les 18 juin et 29 septembre (respectivement 293 et 240 $\text{ind.}0,5\text{m}^{-2}$) suite à l'augmentation des effectifs de l'Annélide Polychète *Magelona johnstoni* et dans une moindre mesure, de l'Annélide Polychète *Nephtys cirrosa* (Figure IV.12).

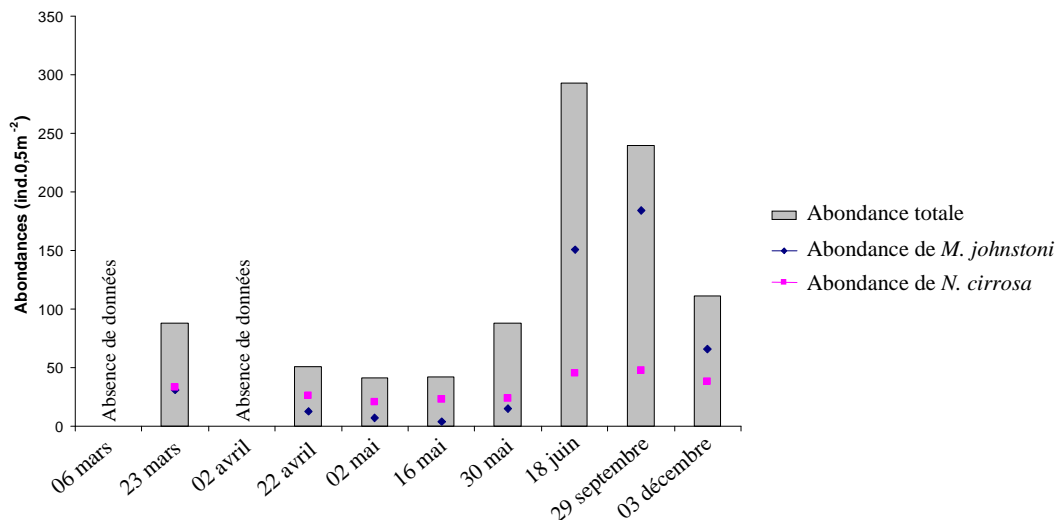


Figure IV.12. Evolution des abondances totales ($\text{ind.}0,5\text{m}^{-2}$) et des effectifs des Annélides Polychètes *Magelona johnstoni* (bleu) et *Nephtys cirrosa* (rose) à la station SAK du 6 mars au 3 décembre 2002.

Les cinq espèces dominantes permettent de rattacher cet assemblage faunistique à celui des sables fins à moyens propres (Tableau IV.2).

Tableau IV.2. Abondances moyennes (ind.0,5m⁻²) ± écart type des cinq espèces dominantes observées à la station SAK entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

| Espèces | Abondance (ind.0,5m ⁻²) ± écart type |
|---------------------------|--|
| <i>Magelona johnstoni</i> | 58,9 ± 70,4 |
| <i>Nephtys cirrosa</i> | 32,3 ± 10,4 |
| <i>Spio decoratus</i> | 9,3 ± 23,4 |
| <i>Spio filicornis</i> | 5,3 ± 15,2 |
| <i>Diastylis bradyi</i> | 1,2 ± 2,4 |

La biomasse est faible (valeur moyenne : 0,4 ± 0,2 g PSLC.0,5m⁻²) et présente, à l’instar des abondances, de fortes variations temporelles (de 0,09 g PSLC.0,5m⁻² le 30 mai à 0,66 g PSLC.0,5m⁻² le 22 avril, Figure IV.13). Toutefois, l'exclusion d'un individu de l'espèce *Arenicola marina* (Annélide Polychète) le 22 avril et de deux individus de l'espèce *Hinia reticulata* (Mollusque Bivalve) le 3 décembre, met en avant les dates des 18 juin et 29 septembre, au cours desquelles les valeurs sont plus élevées en raison des Annélides Polychètes *M. johnstoni* et *N. cirrosa* (Figure IV.13).

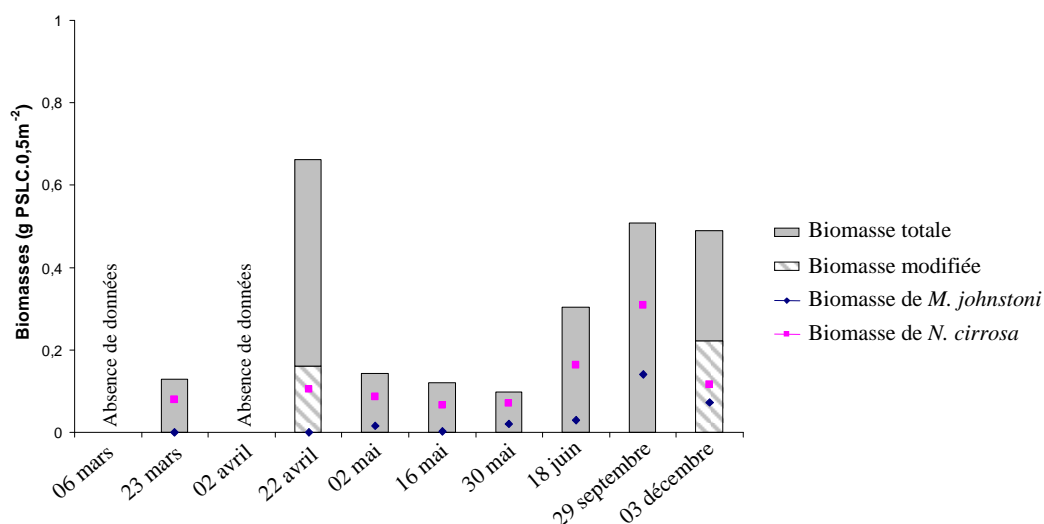


Figure IV.13. Evolution des biomasses totales (g PSLC.0,5m⁻²), des biomasses modifiées (sans *A. marina* le 22 avril et sans *H. reticulata* le 3 décembre), et des biomasses des Annélides Polychètes *M. johnstoni* (bleu) et *N. cirrosa* (rose) à la station SAK du 6 mars au 3 décembre 2002.

II.1.2.c. Courbes Abondance-Biomasse

Les courbes ABC permettent de distinguer deux phases (Figure IV.14) :

- du 23 mars au 30 mai, où la courbe des biomasses se situe au-dessus de celle des abondances. Le paramètre W reste positif mais ses valeurs enregistrées les 2 et 16 mai sont plus faibles, certainement en raison de la brusque diminution des biomasses à ces dates alors que les abondances restent similaires ;

- du 18 juin au 3 décembre, où la courbe des biomasses se situe au-dessous de celle des abondances. Le paramètre W prend des valeurs négatives qui diminuent progressivement.

Ce clivage apparaît lorsque s'affirme la dominance numérique des Annélides Polychètes *M. johnstoni* et *N. cirrosa*.

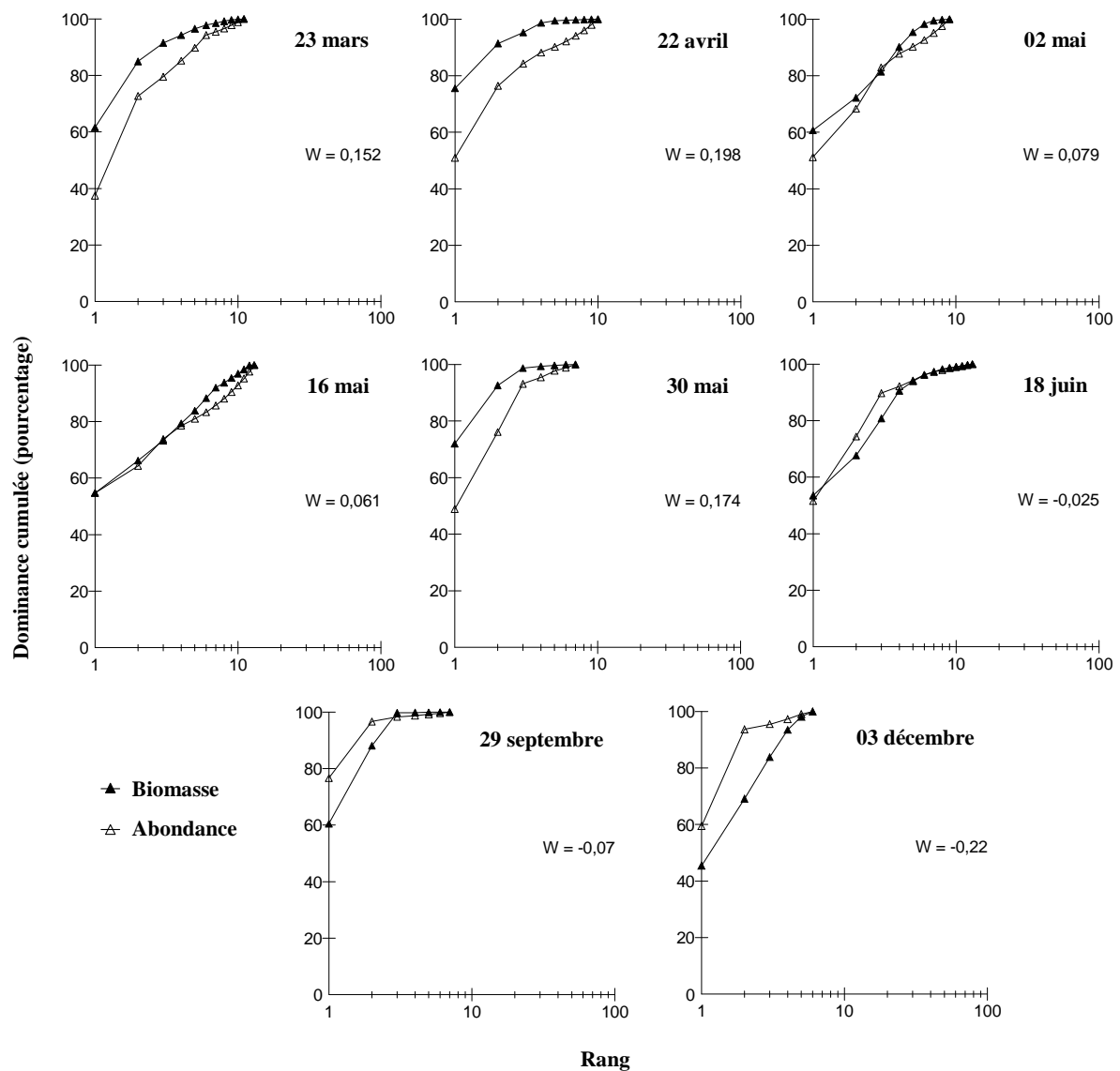


Figure IV.14. Courbes Abondance-Biomasse à la station SAK du 23 mars au 3 décembre 2002.

II.1.3. Corrélations entre les différents paramètres

Si peu de corrélations ont été mises en évidence entre les indices biologiques et les paramètres abiotiques (Tableau IV.3), les descripteurs de la structuration des peuplements (indices de Shannon-Weaver et de Piélou) sont négativement corrélés à ceux de l'environnement (taux de pélites et de sables fins, teneur en matière organique et flux diffusifs d'ammonium). En outre, les corrélations de Pearson mettent en évidence une relation positive entre l'intensité des flux diffusifs d'ammonium et les teneurs en pélites et matière organique du sédiment.

Tableau IV.3. Coefficients de corrélation (Pearson) entre les indices biologiques (abondance, biomasse, richesse spécifique S, indice de régularité R et de Shannon-Weaver H') et les paramètres abiotiques de la stations SAK (pélites, sables fins SF, sables moyens SM, sables grossiers SG, flux diffusifs d'ammonium F NH₄⁺, matière organique MO et porosité). Seuil de significativité : * : p<0,05. Les relations significatives à pertinence écologique ont été surlignées en vert.

| | Abondance | Biomasse | S | R | H' | Pélites | SF | SM | SG | F NH ₄ ⁺ | MO | Porosité |
|--------------------------------|-----------|----------|-------|---------------|----------------|--------------|---------------|-------|-------|--------------------------------|------|----------|
| Abondance | 1,00 | | | | | | | | | | | |
| Biomasse | -0,33 | 1,00 | | | | | | | | | | |
| S | -0,02 | 0,41 | 1,00 | | | | | | | | | |
| J | -0,76 | 0,04 | 0,42 | 1,00 | | | | | | | | |
| H' | -0,59 | 0,25 | 0,75 | 0,91* | 1,00 | | | | | | | |
| Pélites | 0,80 | -0,20 | -0,38 | -0,90* | -0,84* | 1,00 | | | | | | |
| SF | 0,76 | -0,23 | -0,23 | -0,85* | -0,71 | 0,66 | 1,00 | | | | | |
| SM | -0,65 | -0,05 | 0,31 | 0,67 | 0,67 | -0,60 | -0,44 | 1,00 | | | | |
| SG | -0,57 | 0,34 | 0,00 | 0,54 | 0,37 | -0,38 | -0,88* | -0,01 | 1,00 | | | |
| F NH ₄ ⁺ | 0,46 | 0,03 | -0,55 | -0,87* | -0,86 * | 0,87* | 0,58 | -0,41 | -0,32 | 1,00 | | |
| MO | 0,44 | 0,09 | -0,54 | -0,90* | -0,87 * | 0,68 | 0,80 | -0,48 | -0,54 | 0,85* | 1,00 | |
| Porosité | 0,21 | 0,05 | -0,21 | -0,52 | -0,43 | 0,16 | 0,78 | -0,07 | -0,79 | 0,34 | 0,74 | 1,00 |

II.2. LES FOSSES (STATIONS SA52 ET SA62)

II.2.1. Sédiment

II.2.1.a. Caractéristiques sédimentologiques

- *Granulométrie*

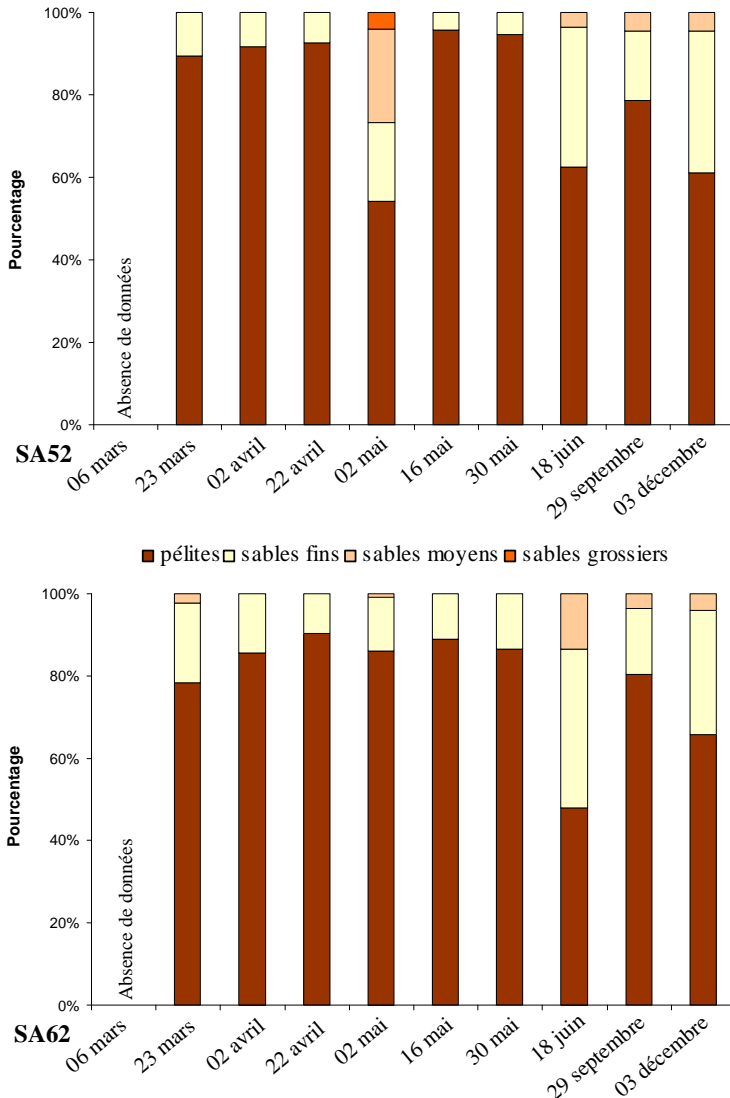


Figure IV.15. Evolution de la granulométrie des particules sédimentaires (<2 mm) des stations SA52 et SA62 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

Les stations SA52 et SA62 sont très envasées avec, en moyenne, plus de 75% de pélites (respectivement $80,1 \pm 16,5\%$ et $79,0 \pm 13,8\%$) et un mode granulométrique moyen respectivement égal à $58,4 \pm 77,3 \mu\text{m}$ et $48,4 \pm 75,1 \mu\text{m}$. La granulométrie varie au cours du suivi (Figure IV.15). La contribution des sables fins à moyens augmente en effet lors de la période d'étiage (à partir du mois de juin), cette tendance n'excluant toutefois pas l'arrivée asynchrone d'une fraction sableuse lors de la période de crue. Ainsi, le sédiment de la station SA52 a été brutalement enrichi en sable moyen à grossier le 2 mai (Figure IV.15). De tels dépôts en période de crue restent néanmoins ponctuels et transitoires puisqu'un retour à une distribution initiale (au vu du suivi effectué) est observé dès le prélèvement suivant.

- *Faciès sédimentologiques*

La station SA52 est caractérisée par des dépôts temporaires vaseux (Figure IV.16). De manière générale, la sédimentation y est extrêmement diverse en qualité (présence de lits de sable coquillier non vaseux) comme en quantité (des dépôts temporaires peuvent atteindre 4 cm d'épaisseur).

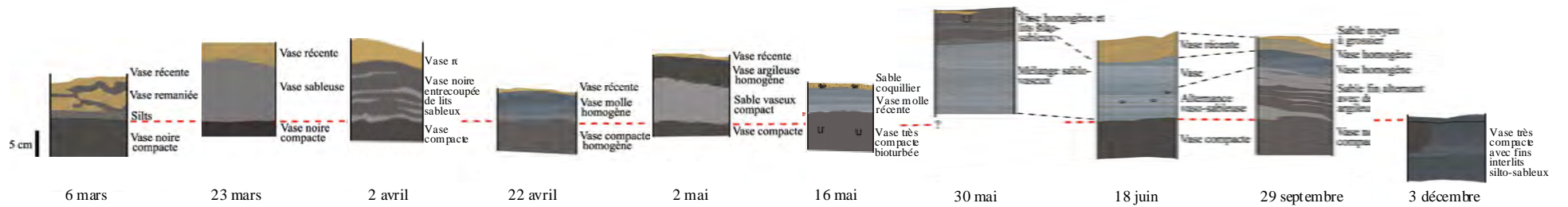


Figure IV.16. Evolution des faciès sédimentaires à la station SA52, du 6 mars au 3 décembre 2002.

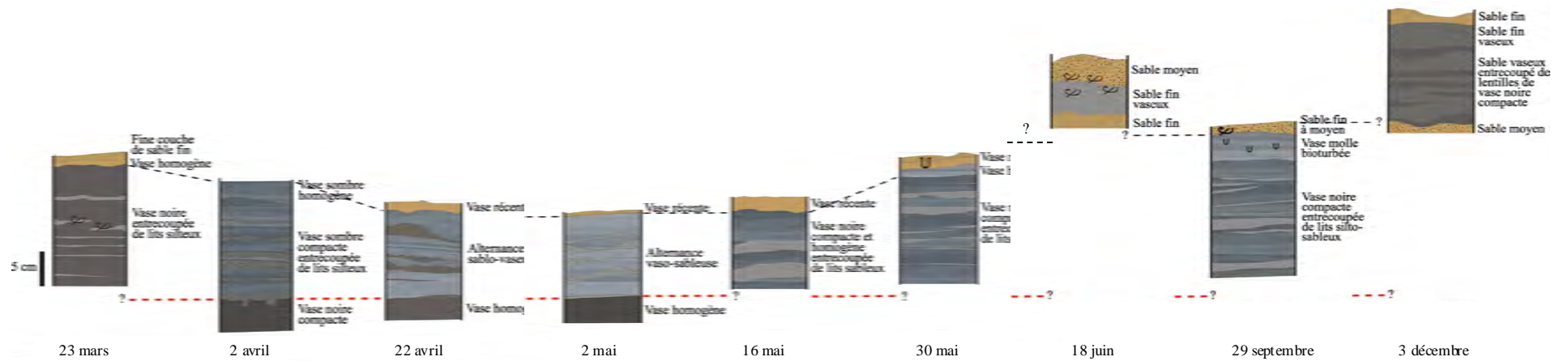


Figure IV.17. Evolution des faciès sédimentaires à la station SA62, du 23 mars au 3 décembre 2002.

Le 6 mars, le dépôt récent prend la forme d'un fin lit vaseux homogène, d'épaisseur plus importante le 23 mars (2 cm). Ce dépôt est beaucoup plus épais le 2 avril (4 cm de vase homogène) et discontinu. Par la suite, les faciès supérieurs évoluent rapidement, de dépôts vaseux à des dépôts sableux en épaisseur limitée. A titre d'exemple, il est surmonté d'une probable autre génération de vase molle (les 22 avril et 2 mai) ou d'un sable moyen coquillier "propre" (*i.e.* non vaseux) le 16 mai, vraisemblablement recouvert d'une fine couche de vase homogène le 30 mai. Le prélèvement effectué le 18 juin révèle une arrivée importante de vase (5 à 10 cm) que l'on retrouve, le 29 septembre, surmontées d'un léger dépôt de sables moyen à grossier. Il semble qu'une phase d'érosion importante soit survenue par la suite puisque seule une vase très compacte correspondant à des sédiments très anciens affleure le 3 décembre.

La station SA62, localisée à proximité des infrastructures portuaires mais aussi dans le chenal nord, régulièrement dragué (*i.e.* dragages d'entretien), se trouve quant à elle soumise à des apports restreints (Figure IV.17), consécutifs aux dépôts de crue, d'épaisseur réduite, au maximum de 2 cm en dépôt résiduel.

Le 23 mars, la carotte est caractérisée par un dépôt superficiel de 1 cm, formé d'une fine couche de vase interlitée et d'une couche silto-sableuse. Le 2 avril, ce dépôt a disparu, probablement érodé par le pic de crue qui s'étend du 22 au 28 mars (Figure IV.17). La carotte du 22 avril laisse apparaître un dépôt vaseux récent de 1 cm sur une surface d'érosion. Ce dépôt est retrouvé le 2 mai en épaisseur plus réduite avant d'être surmonté, le 16 mai, par une nouvelle génération de vase homogène (2 cm), elle-même surmontée d'une troisième génération (le 30 mai), d'épaisseur infra-centimétrique. Ces couches sédimentaires à dominante vaseuse ne sont pas retrouvées dans le faciès du 18 juin. Au contraire, celui-ci est constitué de trois générations de sables (fin, fin vaseux et moyen) dans lesquelles ont été repérés des débris coquilliers. Les sables caractérisant le faciès du 18 juin ont vraisemblablement été remobilisés au cours de l'été puisque le 29 septembre, seule une fine couche de sables fin à moyen coquilliers, probablement déposée le 18 juin, surmonte une strate de vase noire compacte entrecoupée de lits silteux observée le 30 mai. La période entre le 29 septembre et le 3 décembre se caractérise par un dépôt massif de sable en une couche d'une quinzaine de centimètres.

- *Porosité*

Les valeurs de porosité, plus élevées qu'à la station du Kannick (Figure IV.18), fluctuent à la station SA52 entre $0,56 \pm 0,02$ (30 mai) et $0,81 \pm 0,03$ (18 juin) et entre $0,43 \pm 0,03$ (18 juin) et $0,74 \pm 0,05$ (2 avril) à la station SA62.

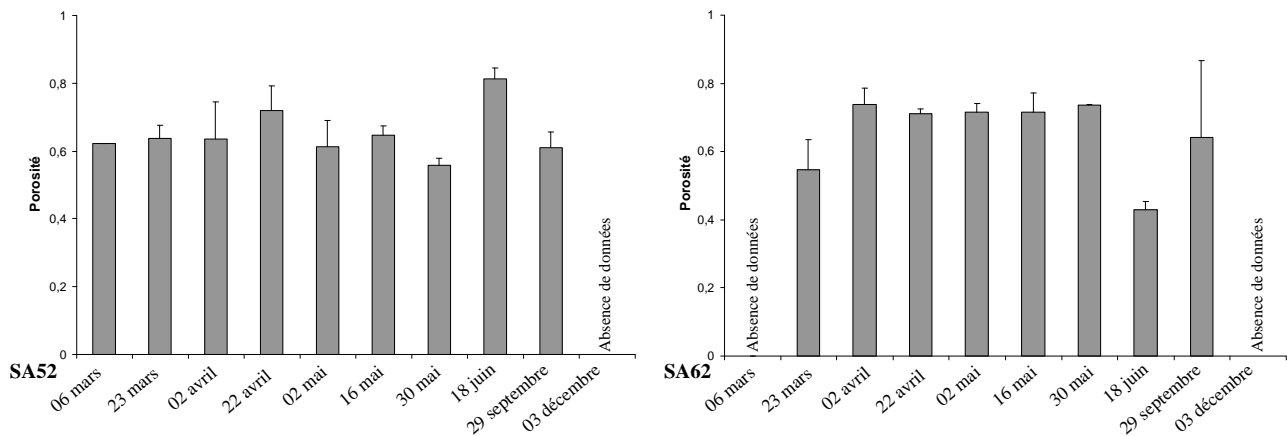


Figure IV.18. Evolution de la porosité moyenne (+écart type) dans les 5 cm superficiels du sédiment des stations SA52 et SA62 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

Des variations temporelles significatives sont observées aux deux stations ($p < 0,01$). A la station SA62, les porosités plus faibles enregistrées les 23 mars et 18 juin (respectivement $0,60 \pm 0,04$ et $0,47 \pm 0,06$), diffèrent significativement des autres valeurs, plus homogènes (de $0,71 \pm 0,04$ à $0,76 \pm 0,02$). La forte diminution de la porosité observée le 18 juin à cette station est à associer à l'apport important de sable précédemment décrit. *A contrario*, à la station SA52, c'est une porosité significativement plus élevée qui est observée le 18 juin, suite à un dépôt vaseux mis en évidence par l'étude des faciès sédimentaires.

- *Teneur en matière organique*

A l'échelle du suivi, le sédiment de la station SA52 est légèrement plus riche que celui de la station SA62 ($3,76 \pm 1,66\%$ contre $2,76 \pm 1,24\%$).

La teneur en matière organique du sédiment de ces deux stations fluctue au cours du suivi (Figure IV.19), l'amplitude des variations étant plus marquée à la station SA52 [de $1,99 \pm 0,27\%$ (23 mars) à $7,62 \pm 0,39\%$ (18 juin)] qu'à la station SA62 [de $1,31 \pm 0,05\%$ (18 juin) à $4,76 \pm 3,25\%$ (29 septembre)].

Des arrivées de vase riche en matière organique à la station SA52 et de sable à la station SA62 expliquent respectivement l'augmentation et la diminution significative du taux de MO observées à ces stations ($p < 0,01$).

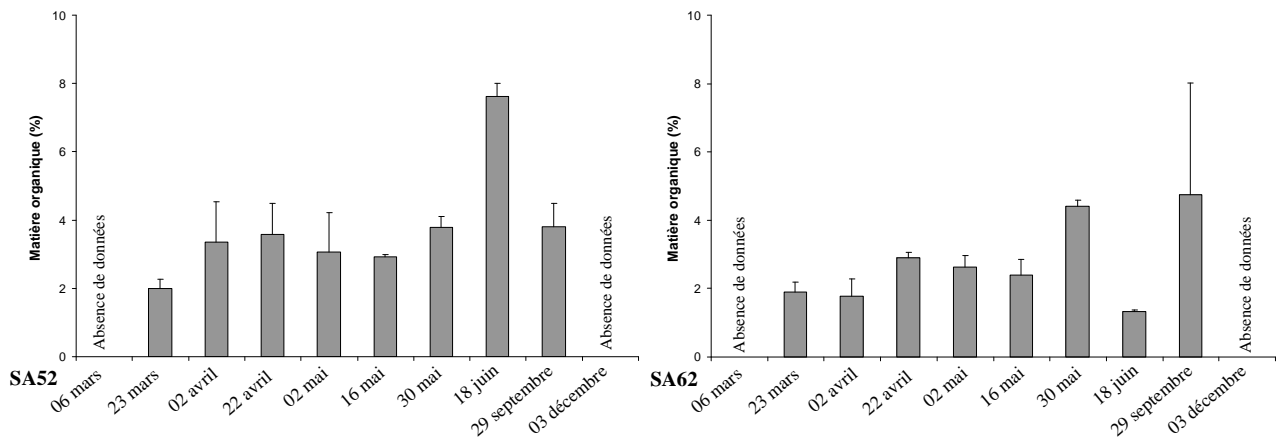


Figure IV.19. Evolution de la teneur moyenne en matière organique (+écart type) dans les 5 cm superficiels du sédiment des stations SA52 et SA62 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

II.2.1.b. Caractéristiques chimiques

- *Oxygène*

Les concentrations en oxygène dissous dans l'eau interstitielle aux stations SA52 et SA62 diminuent de façon logarithmique avec la profondeur (Figure IV.20).

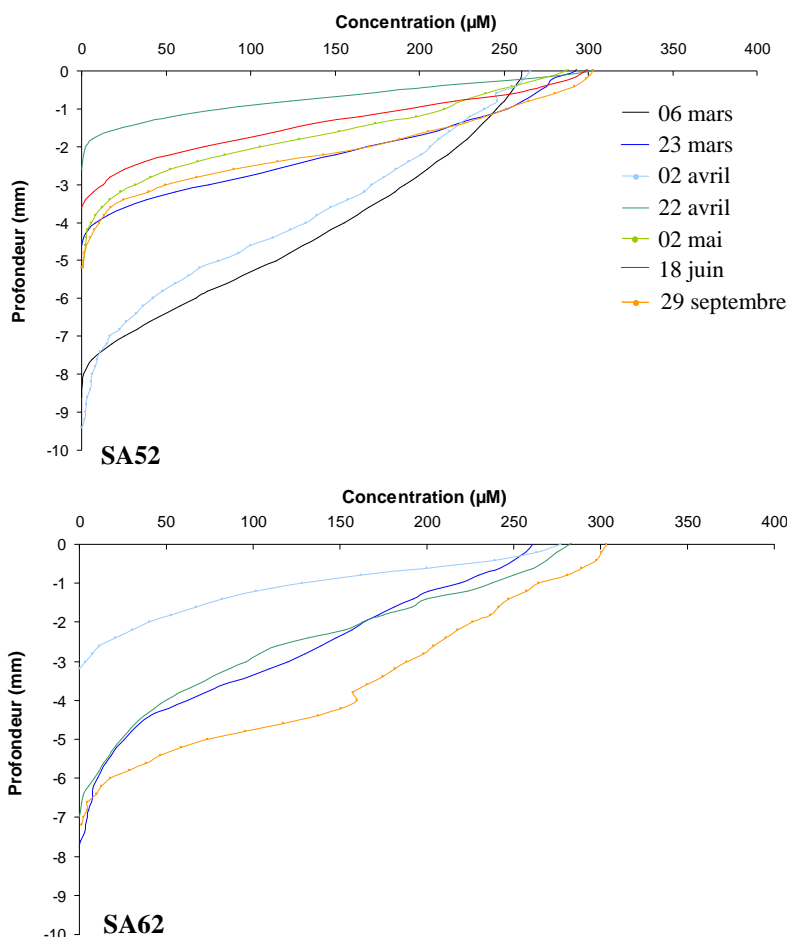


Figure IV.20. Evolution des profils moyens¹ de concentration moyenne en oxygène dans les sédiments des stations SA52 et SA62 du 6 mars au 29 septembre 2002.

l'oxygène diminue significativement du 23 mars au 2 avril ($p < 0,01$; Figure IV.20) pour augmenter (jusqu'à 7 mm de profondeur) le 22 avril.

L'allure plus ou moins asymptotique des profils de concentration en oxygène couplée à la profondeur de pénétration vont déterminer l'intensité de la demande benthique en oxygène.

Dans la fosse nord, les flux diffusifs d'oxygène fluctuent de $36 \pm 19 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (23 mars) à $358 \pm 63 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (2 avril). Si la minéralisation aérobie dans les sédiments de la station SA62 n'a pu être estimée qu'au cours de quatre missions seulement, ces mesures témoignent de la possibilité d'une DOU élevée mais aussi de sa forte variabilité temporelle (Figure IV.21), les DBO enregistrées avant et après le pic du 2 avril étant significativement plus faibles (Anova, $p < 0,05$).

A l'interface eau-sédiment, les concentrations en oxygène varient de $280 \pm 17 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA52) à $287 \pm 18 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA62). A 2 mm de profondeur, elles sont comprises entre $135 \pm 7 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA52) et $149 \pm 78 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA62).

Si l'allure générale des profils, comparable aux deux stations, est peu variable au cours du suivi, la profondeur maximale de pénétration varie significativement au cours du temps ($p < 0,05$). Ainsi, à la station SA52, l'oxygène disparaît à 4,6 mm de profondeur le 23 mars, à 9,4 mm le 2 avril puis à seulement 2,6 mm le 22 avril (Figure IV.20). A la station SA62, cette variabilité suit une tendance inverse puisque la profondeur de pénétration de

¹ Les écarts types n'ont pas été figurés afin de faciliter la lecture des profils.

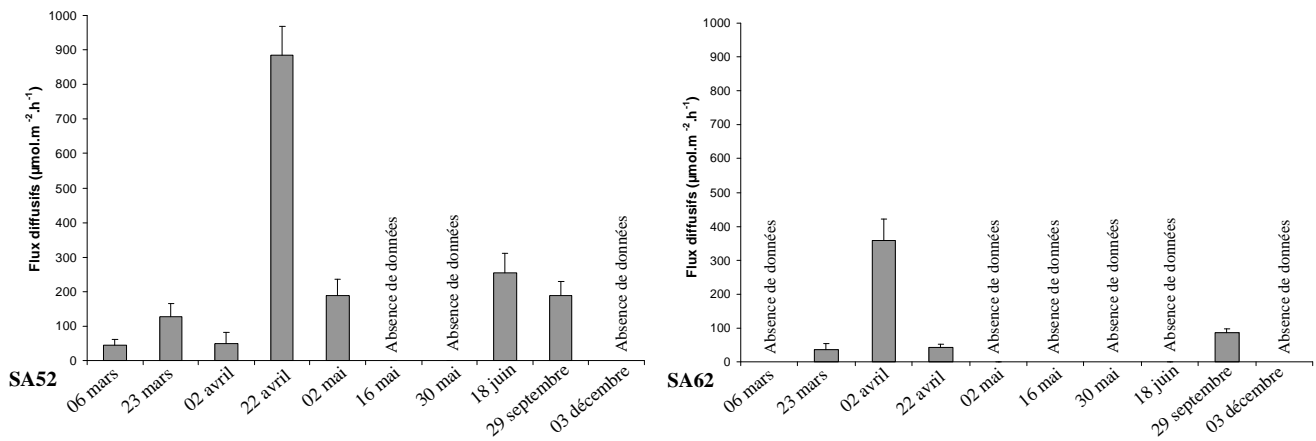


Figure IV.21. Evolution de la demande benthique moyenne en oxygène ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; +écart type) à l'interface eau-sédiment aux stations SA52 et SA62 du 6 mars au 3 décembre 2002.

A la station SA52, l'intensité de la minéralisation oxydante est tout aussi variable qu'en fosse nord, la DOU évoluant significativement (Anova, $p < 0,05$) entre $45 \pm 17 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (6 mars) et $884 \pm 84 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (22 avril).

- *Ammonium*

L'allure générale des profils moyens d'ammonium dans l'eau interstitielle montre une augmentation de la concentration avec la profondeur, quelle que soit la station considérée (Figure IV.22). Les gradients de concentration sont prononcés et le plus souvent linéaires dans les 4 premiers cm. Les concentrations moyennes à l'interface eau-sédiment aux stations SA52 et SA62, respectivement $295 \pm 203 \mu\text{mol.l}^{-1}$ et $425 \pm 505 \mu\text{mol.l}^{-1}$, ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$), et le profil du 18 juin à la station SA62 mis à part (dépôt important de sables fins à moyens), les concentrations mesurées dans le 10^{ème} cm sont très élevées (SA52 : $3629 \mu\text{mol.l}^{-1}$ 18 juin ; SA62 : $5368 \mu\text{mol.l}^{-1}$ 30 mai). Certains profils (SA52, 16 et 30 mai ; SA62, 16 mai) montrent des discontinuités qui peuvent être attribuées soit à la présence de galeries d'organisme permettant l'irrigation en profondeur, soit à de réelles « interfaces » entre des couches sédimentaires au sein desquelles l'intensité des processus de minéralisation diffère.

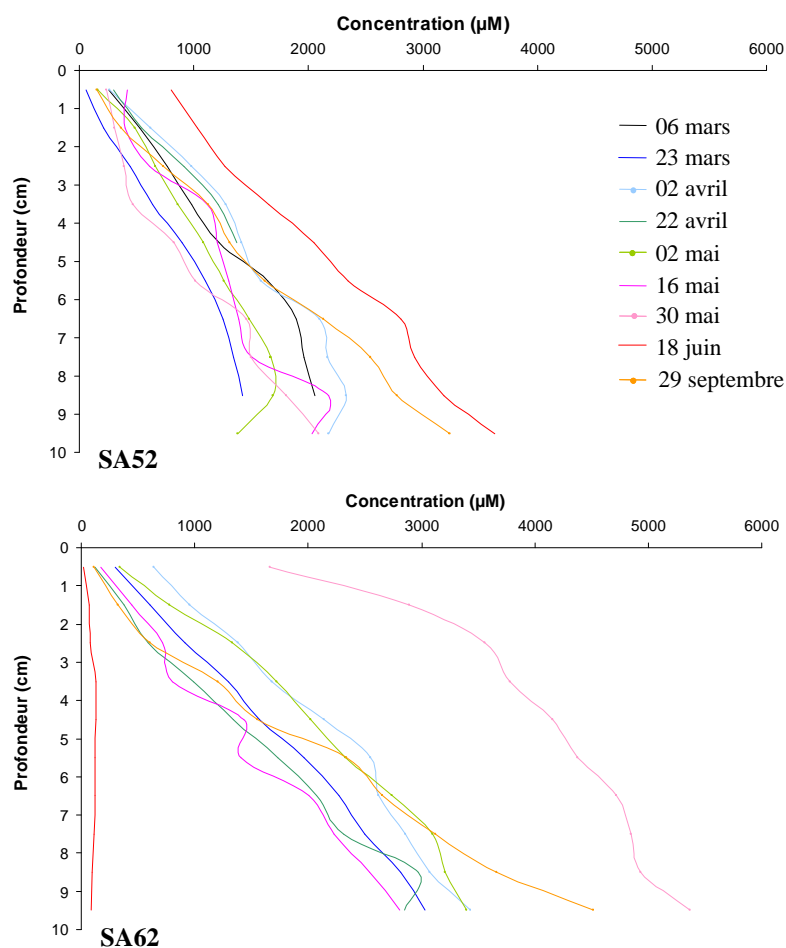


Figure IV.22. Evolution des profils moyens de concentration en ammonium dans les sédiments des stations SA52 et SA62 du 6 mars au 29 septembre 2002 (par soucis de clarté de lecture des profils, les écarts types ne sont pas représentés).

A la station SA52, les gradients d'ammonium évoluent globalement peu dans le temps. Seuls les prélèvements effectués le 18 juin révèlent des concentrations supérieures à celles mesurées aux autres campagnes (Figure IV. 22).

A la station SA62, deux profils se distinguent des autres (Figure IV.22). Le 30 mai, des concentrations nettement plus élevées ont été mesurées dans les 3 cm superficiels. Plus en profondeur, les valeurs sont de l'ordre de $5368 \mu\text{mol.l}^{-1}$, soit quasiment le double des valeurs moyennes observées dans le dernier cm analysé. Au prélèvement suivant (18 juin), les concentrations d'ammonium étaient au contraire très faibles et le gradient peu marqué.

Les flux diffusifs moyens d'ammonium à l'interface eau-sédiment des stations SA52 et SA62 sont élevés tout au long du suivi (respectivement $61 \pm 26 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $76 \pm 41 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) reflétant une minéralisation intense (Figure IV.23).

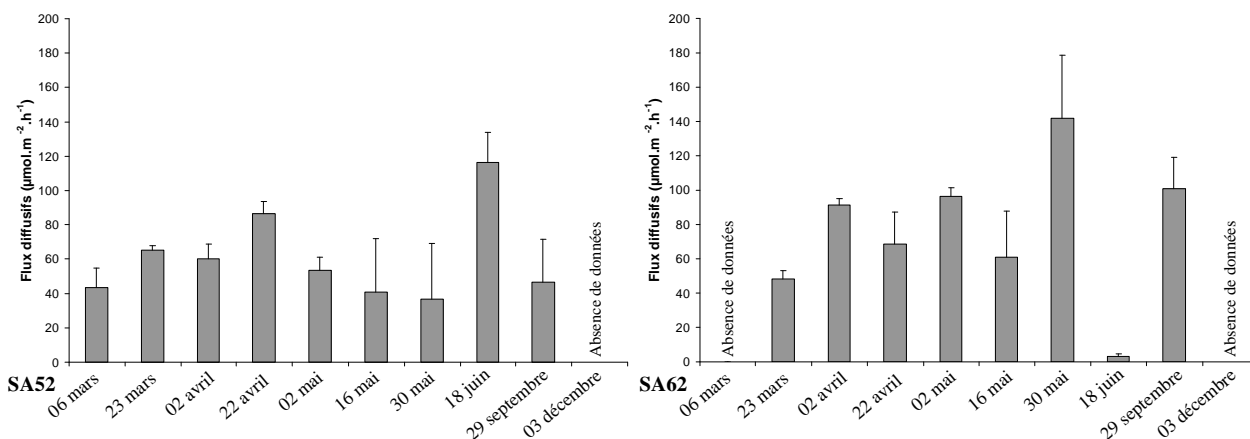


Figure IV.23. Evolution des flux diffusifs moyens d'ammonium ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; +écart type) à l'interface eau-sédiment aux stations SA52 et SA62 du 6 mars au 3 décembre 2002.

L'évolution temporelle des flux diffusifs aux deux stations est assez marquée. A la station SA52, l'augmentation significative du flux diffusif observée le 18 juin ($p < 0,05$) est concomitante à l'augmentation de la teneur en matière organique du sédiment.

A la station SA62, des variations de plus forte amplitude sont observées, en particulier entre les 30 mai et 18 juin (de $303 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à $5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, Figure IV.23). La diminution significative des flux d'ammonium le 18 juin ($p < 0,05$) coïncide avec la modification de la nature texturale des sédiments superficiels et la diminution significative de la teneur en matière organique.

II.2.2. Macrobenthos

II.2.2.a. Richesse spécifique

Si les stations SA52 et SA62 se distinguent sur la base du nombre total d'espèces récoltées (respectivement 63 et 29), les extrêmes observés sont comparables : de 4 à 27 espèces à la station SA52 (respectivement les 18 juin et 30 mai) et de 4 à 19 espèces à la station SA62 (respectivement les 16 mai et 3 décembre ; Figure IV.24).

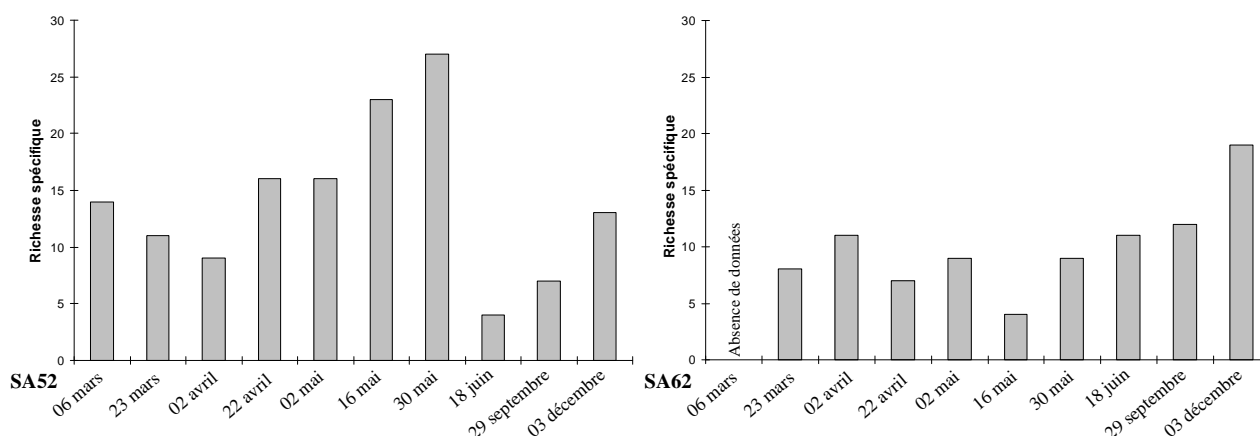


Figure IV.24. Evolution du nombre d'espèces récoltées aux stations SA52 et SA62 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Les évolutions temporelles de la richesse spécifique à ces deux stations sont distinctes et asynchrones. A la station SA62, la richesse spécifique tend à augmenter au cours du suivi, cette tendance étant plus visible à partir du 30 mai. A la station SA52, les variations de la richesse spécifique sont fréquentes, plus marquées et traduisent les recrutements printanier (mai) et, dans une moindre mesure, automnal (décembre). Une variation brutale apparaît toutefois le 18 juin puisque le nombre d'espèces chute de 27 à 4 espèces (Figure IV.24).

II.2.2.b. Abondance et biomasse

Les densités moyennes aux stations SA52 et SA62 sont respectivement de $252,2 \pm 320,2$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$ et $124,2 \pm 86,3$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$. La forte différence des abondances moyennes entre les

stations SA52 et SA62 s'explique par les valeurs élevées enregistrées les 6 mars et 16 mai (respectivement 977 et 689 ind.0,5m⁻²; Figure IV.25) à la station SA52.

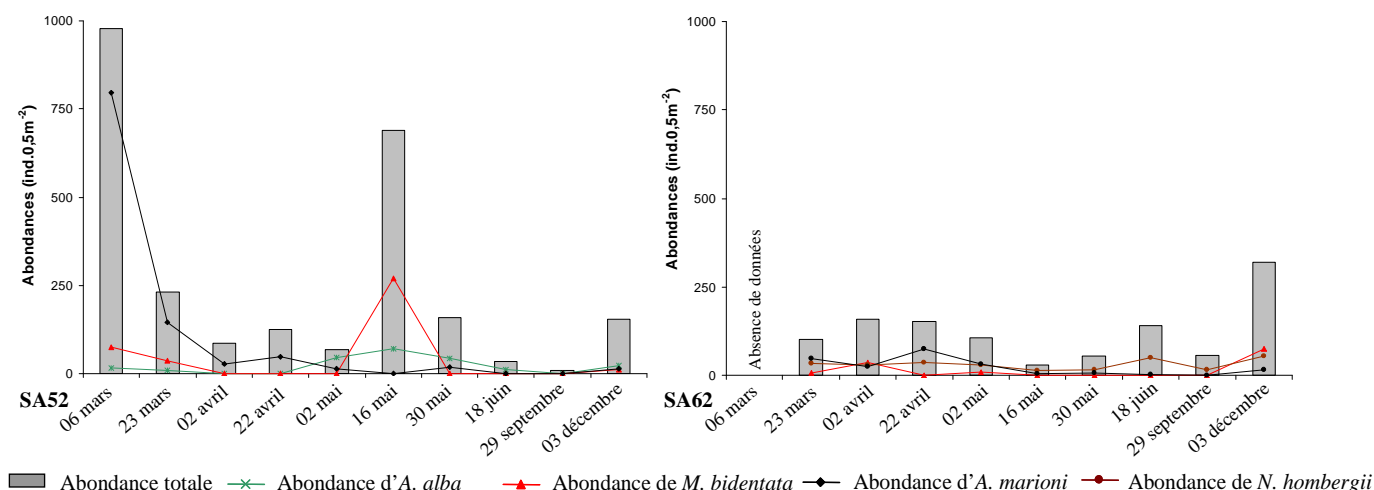


Figure IV.25. Evolution de l'abondance totale (ind.0,5m⁻²) et de l'abondance des Mollusques *Abra alba* et *Mysella bidentata* et des Annélides Polychètes *Aphelochaeta marioni* et *Nephtys hombergii* aux stations SA52 et SA62 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

A l'exception de ces deux dates, les abondances n'excèdent pas 350 ind.0,5m⁻² et fluctuent modérément au cours de l'année (Figure IV.25). Toutefois, aucun synchronisme temporel entre les deux stations n'apparaît. Les plus fortes abondances, que la dynamique des Mollusques Bivalves *Abra alba* et *Mysella bidentata*, et des Annélides Polychètes *Aphelochaeta marioni* et *Nephtys hombergii* permettent d'expliquer, sont enregistrées au printemps (entre mars et juin) et à l'automne (décembre).

Les espèces présentes aux stations SA52 et SA62 (dont une partie des taxa dominants, Tableau IV.4) comprenant des espèces typiques des eaux dessalées (*Macoma balthica*), ces peuplements s'apparentent à un faciès de transition entre le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* et celui des vases estuariennes à *Macoma balthica*.

Tableau IV.4. Abondances moyennes (ind.0.5m⁻²) ± écart type des cinq espèces dominantes observées aux stations SA52 et SA62 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

| SA52 | | SA62 | |
|-----------------------------|-----------------|-----------------------------|-----------------|
| Espèces | Abondances ± ET | Espèces | Abondances ± ET |
| <i>Aphelochaeta marioni</i> | 106,5 ± 246,1 | <i>Nephtys hombergii</i> | 30,9 ± 14,8 |
| <i>Mysella bidentata</i> | 39,5 ± 84,3 | <i>Aphelochaeta marioni</i> | 23,0 ± 24,9 |
| <i>Heterocirrus alatus</i> | 24,0 ± 75,9 | <i>Macoma balthica</i> | 14,3 ± 8,3 |
| <i>Abra alba</i> | 22,0 ± 23,7 | <i>Pectinaria koreni</i> | 14,2 ± 22,6 |
| <i>Nephtys hombergii</i> | 18,9 ± 19,2 | <i>Mysella bidentata</i> | 14,1 ± 25,6 |

Les biomasses moyennes, calculées sur l'ensemble du suivi, aux stations SA52 et SA62 sont faibles (respectivement 0,9 ± 1,6 g PSLC.0,5m⁻² et 1,9 ± 2,1 g PSLC.0,5m⁻²). Les valeurs fluctuent

néanmoins fortement, entre 0,03 g PSLC.0,5m⁻² et 5,14 g PSLC.0,5m⁻² à la station SA52, et entre 0,67 g PSLC.0,5m⁻² et 6,50 g PSLC.0,5m⁻² à la station SA62 (Figure IV.26).

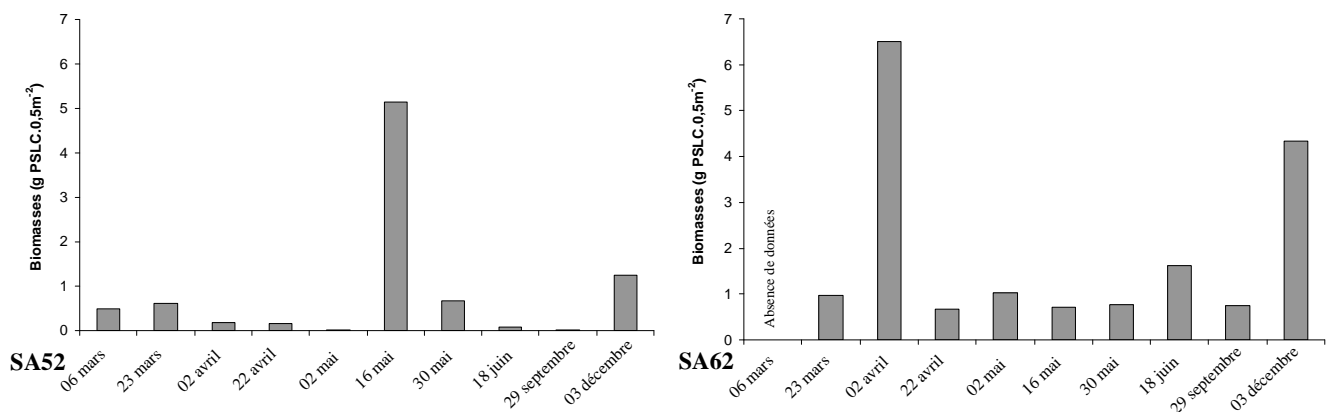


Figure IV.26. Evolution de la biomasse totale (g PSLC.0,5m⁻²) aux stations SA52 et SA62 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Les valeurs élevées, observées ponctuellement, sont dues à la présence de quelques espèces de grande taille dont *Barnea candida* les 16 mai et 3 décembre à la station SA52 (respectivement 3,50 g PSLC.0,5m⁻² et 0,92 g PSLC.0,5m⁻²), ou encore *Macoma balthica*, *Pectinaria koreni* et *Carcinus maenas* le 2 avril à la station SA62, et *M. balthica* et *P. koreni* le 3 décembre à cette même station.

II.2.2.c. Courbes Abondance-Biomasse

A l'instar de la station SAK, deux périodes se distinguent à la station SA52 (Figure IV.27) :

- du 6 mars au 2 avril, où la courbe des abondances est située au-dessus de celle des biomasses, W étant toujours inférieur à - 0,1.

- du 16 mai au 3 décembre, où la position des courbes est inversée, W augmentant de façon continue jusqu'au 29 septembre (0,651). Bien que la valeur de W ait diminué au mois de décembre (0,299), elle reste suffisamment élevée pour affirmer un état peu structuré du peuplement.

La transition entre ces deux périodes est visible les 22 avril et 2 mai, date d'un événement ayant déstructuré le peuplement comme l'atteste la plus faible valeur de W enregistrée au cours du suivi (-0,244).

A la station SA62, les courbes ABC traduisent un état peu perturbé du peuplement (Figure IV.28). D'une façon générale, la courbe des biomasses se situe au-dessus de celle des abondances au cours du suivi et la valeur W est globalement supérieure à 0,2. Cette tendance s'inverse toutefois à deux reprises : le 16 mai et le 29 septembre.

Cette modification peut être reliée à une mortalité post-reproduction des géniteurs plutôt qu'à un recrutement automnal, les indices d'abondance (Figure IV.25) étant plus faibles à ces dates.

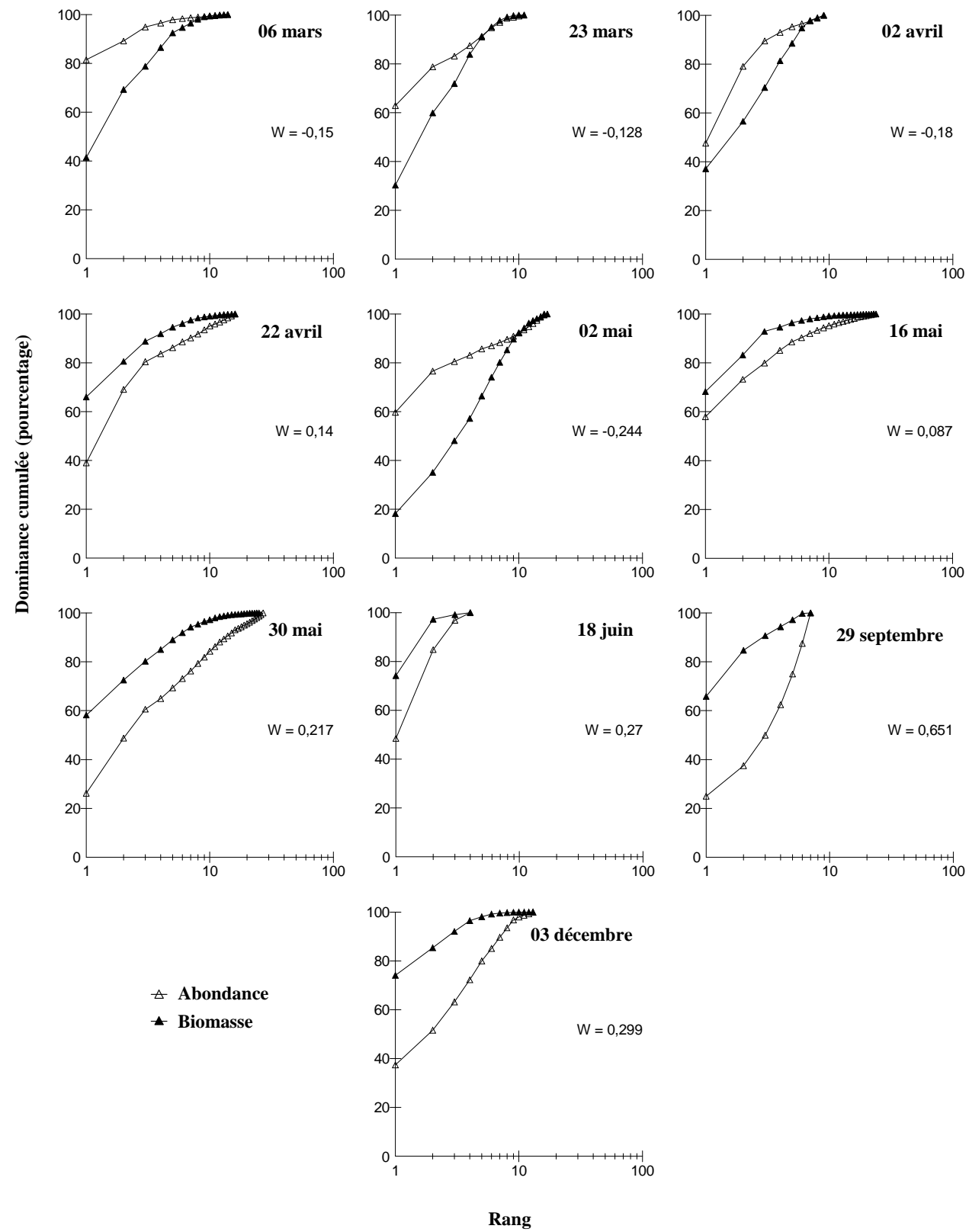


Figure IV.27. Courbes Abondance-Biomasse à la station SA52 du 6 mars au 3 décembre 2002.

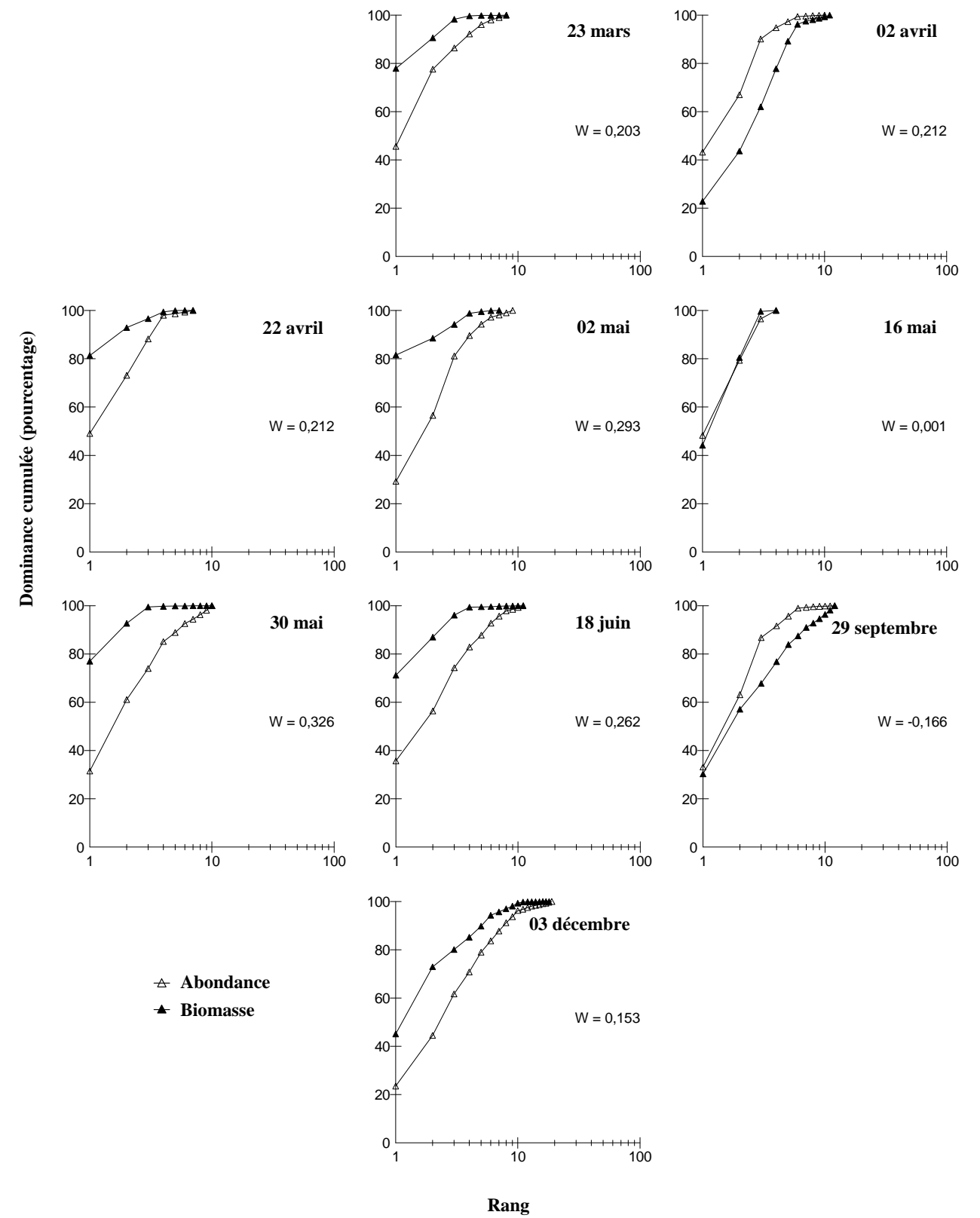


Figure IV.28. Courbes Abondance-Biomasse à la station SA62 du 23 mars au 3 décembre 2002.

II.2.3. Corrélations entre les différents paramètres

A la station SA52, les corrélations significatives de Pearson entre les différents paramètres sont peu nombreuses (Tableau IV.5). Outre la relation positive existant entre les abondances et les biomasses (0,94 ; $p < 0,01$), elles reflètent le rôle de la cohésion des particules sédimentaires dans (i) l'accumulation d'azote ammoniacal (0,99 ; $p < 0,01$) et (ii) la teneur de la matière organique (0,84 ; $p < 0,05$).

Tableau IV.5. Coefficients de corrélation (Pearson) entre les indices biologiques (abondance, biomasse, richesse spécifique S, indice de régularité R et de Shannon-Weaver H') et les paramètres abiotiques de la stations SA52 (mode et médiane granulométriques, pélites, sables fins SF, flux diffusifs d'ammonium F NH₄⁺, flux diffusifs d'oxygène F O₂, matière organique MO et porosité). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$. Les relations significatives à pertinence écologique ont été surlignées en vert.

| | Abondance | Biomasse | S | J | H' | Mode | Médiane | Pélites | SF | F NH ₄ ⁺ | F O ₂ | MO | Porosité |
|--------------------------------|-----------|----------|-------|-------|-------|-------|---------|---------|-------|--------------------------------|------------------|-------|----------|
| Abondance | 1,00 | | | | | | | | | | | | |
| Biomasse | 0,94** | 1,00 | | | | | | | | | | | |
| S | 0,65 | 0,40 | 1,00 | | | | | | | | | | |
| J | -0,63 | -0,40 | -0,52 | 1,00 | | | | | | | | | |
| H' | -0,14 | -0,10 | 0,31 | 0,63 | 1,00 | | | | | | | | |
| Mode | -0,19 | -0,37 | -0,10 | -0,50 | -0,59 | 1,00 | | | | | | | |
| Médiane | -0,39 | -0,44 | -0,53 | -0,21 | -0,74 | 0,81 | 1,00 | | | | | | |
| Pélites | 0,50 | 0,55 | 0,53 | 0,09 | 0,56 | -0,87 | -0,94** | 1,00 | | | | | |
| SF | -0,53 | -0,56 | -0,58 | -0,04 | -0,55 | 0,84* | 0,95** | -0,99** | 1,00 | | | | |
| F NH ₄ ⁺ | -0,05 | -0,03 | -0,25 | 0,06 | -0,37 | -0,22 | 0,30 | -0,01 | 0,06 | 1,00 | | | |
| F O ₂ | 0,06 | -0,16 | 0,59 | -0,03 | 0,34 | -0,16 | -0,17 | 0,26 | -0,26 | 0,39 | 1,00 | | |
| MO | -0,60 | -0,48 | -0,73 | 0,46 | -0,27 | -0,08 | 0,49 | -0,33 | 0,39 | 0,79 | 0,07 | 1,00 | |
| Porosité | -0,15 | -0,12 | -0,30 | 0,16 | -0,29 | -0,23 | 0,30 | -0,03 | 0,08 | 0,99** | 0,41 | 0,84* | 1,00 |

A la station SA62, la seule corrélation à pertinence écologique renvoie à la relation positive entre les biomasses et la demande benthique en oxygène (0,99 ; $p < 0,05$; Tableau IV.6).

Tableau IV.6. Coefficients de corrélation (Pearson) entre les indices biologiques (abondance, biomasse, richesse spécifique S, indice de régularité R et de Shannon-Weaver H') et les paramètres abiotiques de la stations SA62 (mode et médiane granulométriques, pélites, sables fins SF, flux diffusifs d'ammonium F NH₄⁺, flux diffusifs d'oxygène F O₂, matière organique MO et porosité). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$. Les relations significatives à pertinence écologique ont été surlignées en vert.

| | Abondance | Biomasse | S | J | H' | Mode | Médiane | Pélites | SF | F NH ₄ ⁺ | F O ₂ | MO | Porosité |
|--------------------------------|-----------|----------|--------|--------|-------|-------|---------|---------|-------|--------------------------------|------------------|-------|----------|
| Abondance | 1,00 | | | | | | | | | | | | |
| Biomasse | 0,55 | 1,00 | | | | | | | | | | | |
| S | -0,47 | 0,42 | 1,00 | | | | | | | | | | |
| J | -0,26 | 0,56 | 0,97* | 1,00 | | | | | | | | | |
| H' | -0,37 | 0,49 | 0,99** | 0,99** | 1,00 | | | | | | | | |
| Mode | -0,86 | -0,34 | 0,70 | 0,59 | 0,65 | 1,00 | | | | | | | |
| Médiane | -0,54 | 0,06 | 0,36 | 0,18 | 0,29 | 0,19 | 1,00 | | | | | | |
| Pélites | 0,80 | 0,27 | -0,33 | -0,11 | -0,24 | -0,44 | -0,93 | 1,00 | | | | | |
| SF | -0,80 | -0,27 | 0,33 | 0,11 | 0,24 | 0,44 | 0,93 | -1,00** | 1,00 | | | | |
| F NH ₄ ⁺ | -0,23 | 0,37 | 0,86 | 0,92 | 0,89 | 0,67 | -0,16 | 0,13 | -0,13 | 1,00 | | | |
| F O ₂ | 0,46 | 0,99* | 0,54 | 0,68 | 0,61 | -0,19 | 0,03 | 0,27 | -0,27 | 0,52 | 1,00 | | |
| MO | -0,73 | -0,53 | 0,45 | 0,37 | 0,41 | 0,93 | -0,15 | -0,17 | 0,17 | 0,59 | -0,38 | 1,00 | |
| Porosité | 0,64 | 0,58 | 0,18 | 0,40 | 0,27 | -0,15 | -0,74 | 0,86 | -0,86 | 0,57 | 0,63 | -0,03 | 1,00 |

II.3. LE DEBOUCHE EN MER DE LA SEINE CHENALISEE (STATIONS SAF ET SAS4)

II.3.1. Sédiment

II.3.1.a. Caractéristiques sédimentologiques

- *Granulométrie*

Les stations SAF et SAS4 sont très envasées avec, en moyenne, plus de 70% de pélites (respectivement $78,6 \pm 8,7\%$ et $70,3 \pm 16,8\%$). Le mode granulométrique moyen est situé respectivement à $42,0 \pm 17,6 \mu\text{m}$ et $77,9 \pm 77,6 \mu\text{m}$.

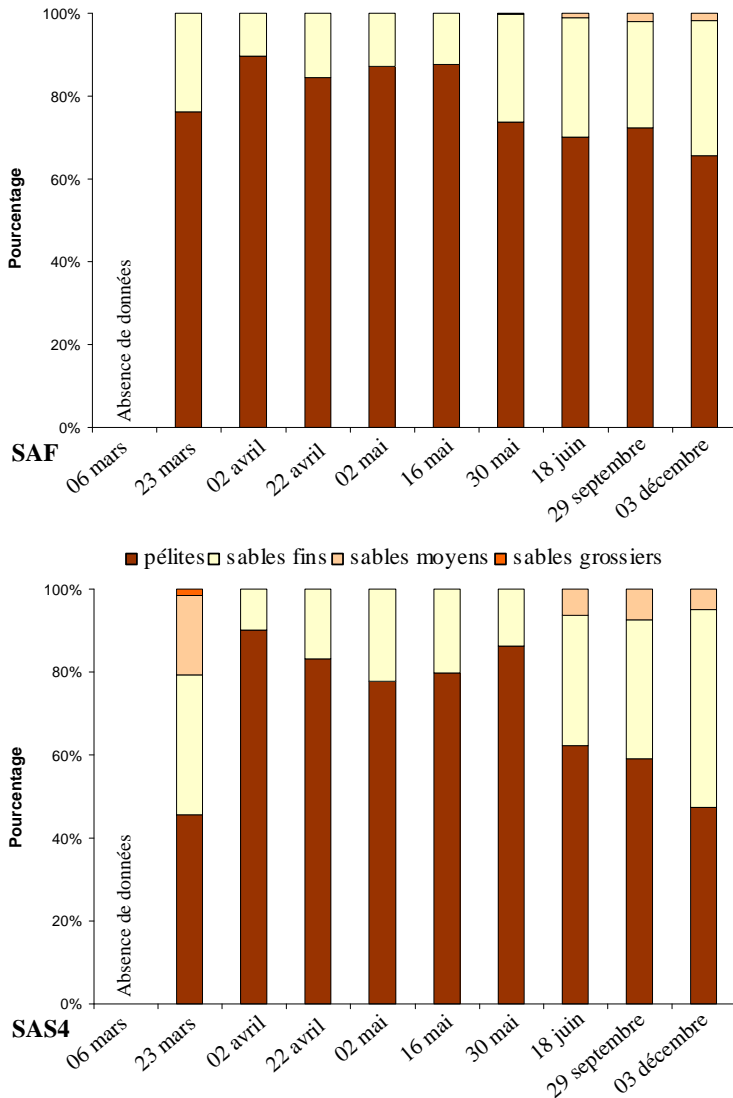


Figure IV.29. Evolution de la granulométrie des particules sédimentaires (<2 mm) des stations SAF et SAS4 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

La composition granulométrique des deux stations étudiées varie au cours du suivi (Figure IV.29). A la station SAS4, la variabilité temporelle est particulièrement marquée et rapide, les changements brusques pouvant survenir aussi bien en période de crue (23 mars - 2 avril) qu'en période d'étiage (30 mai - 18 juin). Toutefois, au regard de l'ensemble des résultats, se dessine une tendance à l'augmentation de la contribution des sables fins à moyens qui représentent près de 50% de la composition granulométrique au mois de décembre (Figure IV.29).

Cette même tendance générale s'observe à la station SAF, les sables fins à moyens représentant environ 35% des particules sédimentaires à la fin du mois de mai et se stabilisant jusqu'à la fin du suivi (Figure IV.29).

- *Faciès sédimentologiques*

A la station SAF, l'essentiel des apports s'est réalisé lors de la phase de crue du début de l'année (Figure IV.30). Le 6 mars, la carotte est caractérisée par un dépôt épais de vase (4 cm) entrecoupé de très fins lits silteux (probablement de courtes séquences granodécroissantes issus de

bouffées turbides de faible ampleur). Ce dépôt a perduré le 23 mars, bien qu'il soit plus difficile à caractériser. Un nouvel apport (1 cm) est observé le 2 avril, suivi d'une nouvelle phase de dépôt le 22 avril (1 cm) et le 2 mai (fine couche de surface millimétrique).

Un dépôt récent apparaît plus nettement le 16 mai (moins d'un cm) qui se confond avec le dépôt récent du 30 mai. La séquence observée le 18 juin est comparable à celle décrite le 30 mai, constituée d'une couche profonde où alternent vases et lits silteux et d'une couche superficielle de vase molle récente. La séquence observée le 29 septembre, bien qu'elle ne diffère pas fondamentalement de celles précédemment décrites est plus difficile à relier en raison de l'important intervalle de temps entre le 18 juin et le 29 septembre, masquant certainement des évènements survenus au cours de l'été.

La station SAS4 est caractérisée par des successions de dépôts temporaires de vase ou vase sableuse (Figure IV.31). Le 6 mars, le dépôt vaseux est très fin (infra-centimétrique). Le 23 mars, ce dépôt vaseux est plus épais à la surface de la carotte prélevée (2,5 cm) mais le positionnement du faciès au regard de celui réalisé précédemment est difficile : cette phase pourrait correspondre à (i) une poursuite de la sédimentation ou (ii) un remplacement par placages sablo-vaseux plus importants. Les faciès superficiels sont ensuite caractérisés par des successions de fins dépôts vaseux d'épaisseur inférieure à 1 cm, le 2 et 22 avril mais de nouveau, le positionnement relatif de ces faciès est délicat. Le 2 mai, ce dépôt est constitué de sable vaseux (environ 1 cm), sable formant probablement des placages disparates puisqu'il n'est pas retrouvé dans les carottes du 16 mai. La sédimentation est ensuite caractérisée par des dépôts de vases molles d'une épaisseur de 2 cm les 16 mai et 30 mai, et de 3 cm le 18 juin, sur une vase sableuse. La séquence observée le 18 juin révèle un fin dépôt de sable, postérieur à l'arrivée de vase. Le prélèvement effectué le 29 septembre atteste de la présence d'une couche importante de vase (5 à 7 cm) colonisée par l'annélide polychète *Pectinaria koreni*.

- *Porosité*

La porosité mesurée aux stations SAF et SAS4 illustre la nature cohésive des sédiments. Les valeurs γ fluctuent entre $0,65 \pm 0,02$ (30 mai) et $0,73 \pm 0,01$ (22 avril) à la station SAF et entre $0,50 \pm 0,59$ (18 juin) et $0,66 \pm 0,03$ (2 avril) à la station SAS4 (Figure IV.32).

Bien que la porosité mesurée à la station SAS4 soit ponctuée de variations significatives ($p < 0,05$), elle tend globalement à diminuer au cours du suivi (Figure IV.32).

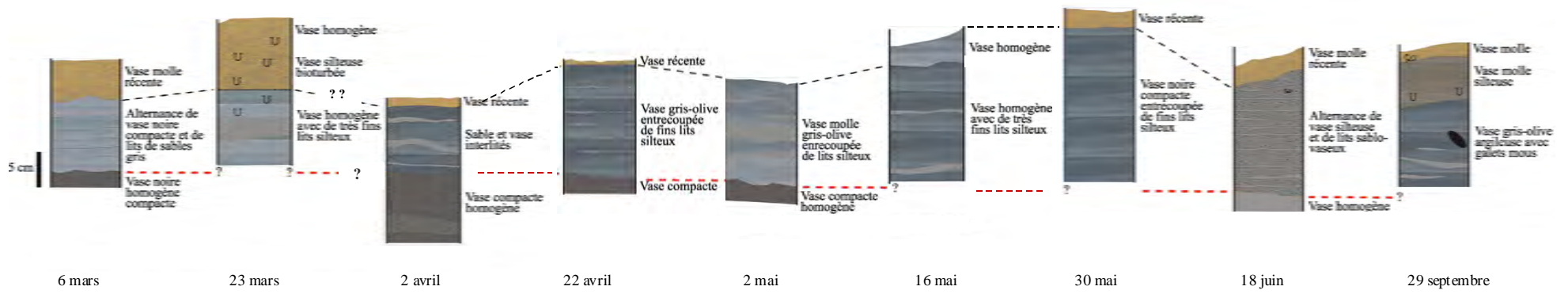


Figure IV.16. Evolution des faciès sédimentaires à la station SAF, du 6 mars au 29 septembre 2002.

142

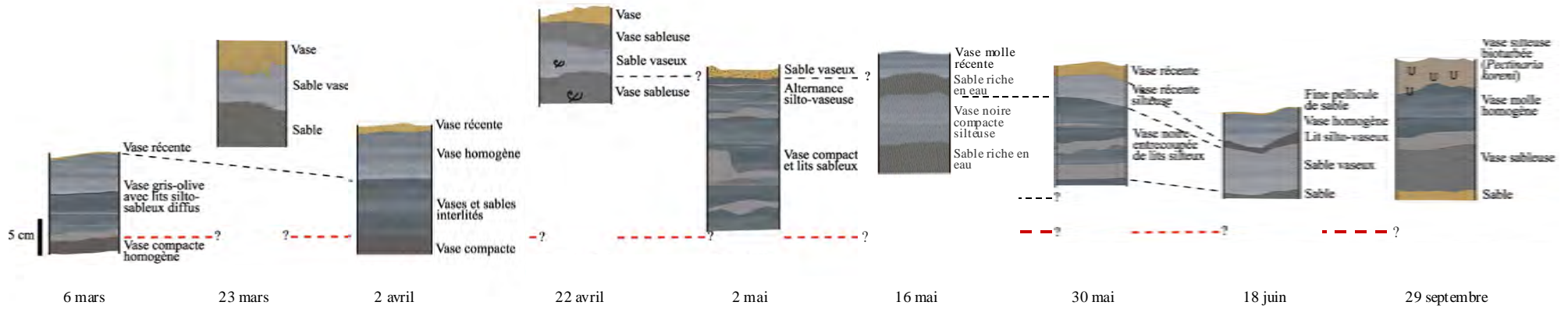


Figure IV.17. Evolution des faciès sédimentaires à la station SAS4, du 6 mars au 29 septembre 2002.

A la station SAF, la porosité reste relativement stable au cours du temps, en dépit de quelques variations significatives.

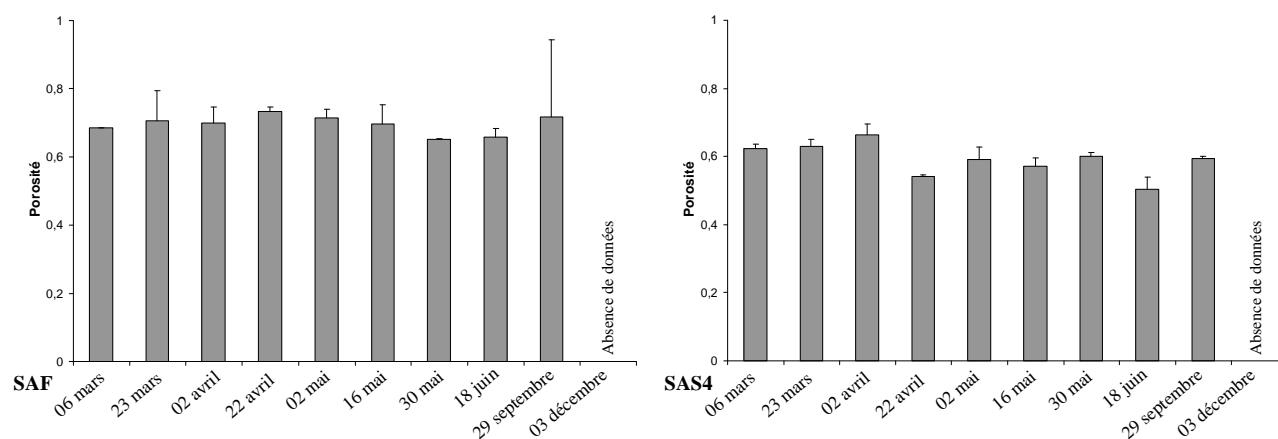


Figure IV.32. Evolution de la porosité moyenne (+écart type) dans les 5 cm superficiels du sédiment des stations SAF et SAS4 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

- *Teneur en matière organique*

Les taux de matière organique mesurés dans les sédiments des stations SAF et SAS4 fluctuent respectivement de $1,78 \pm 0,31\%$ (2 avril) à $6,12 \pm 1,34\%$ (29 septembre) et de $1,41 \pm 0,65\%$ (23 mars) à $3,61 \pm 0,11\%$ (30 mai). A l'échelle du suivi, le sédiment de la station SAF est plus riche en matière organique que celui de la station SAS4 ($3,47 \pm 1,34\%$ contre $2,23 \pm 0,84\%$).

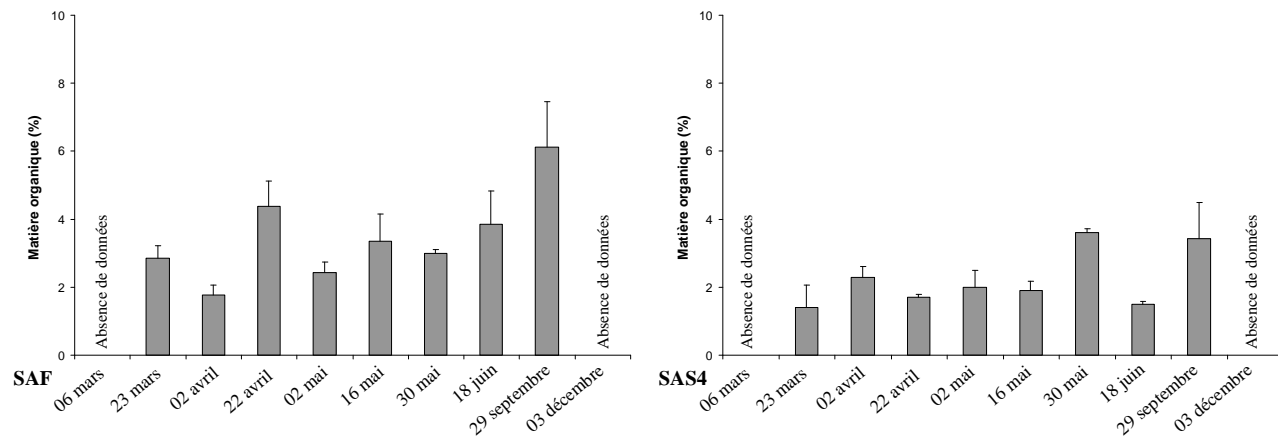


Figure IV.33. Evolution de la teneur moyenne en matière organique (+écart type) dans les 5 cm superficiels de la colonne sédimentaire des stations SAF et SAS4 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

Les teneurs en matière organique, qui augmentent globalement au cours du temps aux deux stations ($p < 0,05$; Figure IV.33), évoluent de concert avec les événements sédimentaires qui s'y sont déroulés. A titre d'exemple, aux dépôts vaseux enregistrés du 30 mai au 3 décembre à la station SAF correspondent des teneurs croissantes de matière organique. A la station SAS4, les diminution puis augmentation significatives du taux de matière organique les 18 juin et 29 septembre (test Kruskal-Wallis : $p < 0,05$) sont à relier respectivement à un dépôt fin de sable et l'arrivée d'une épaisse couche de vase.

II.3.1.b. Caractéristiques chimiques

- *Oxygène*

Les profils de concentration en oxygène réalisés aux stations SAF et SAS4 ont la même allure générale que ceux effectués aux stations situées dans les fosses (Figure IV.34).

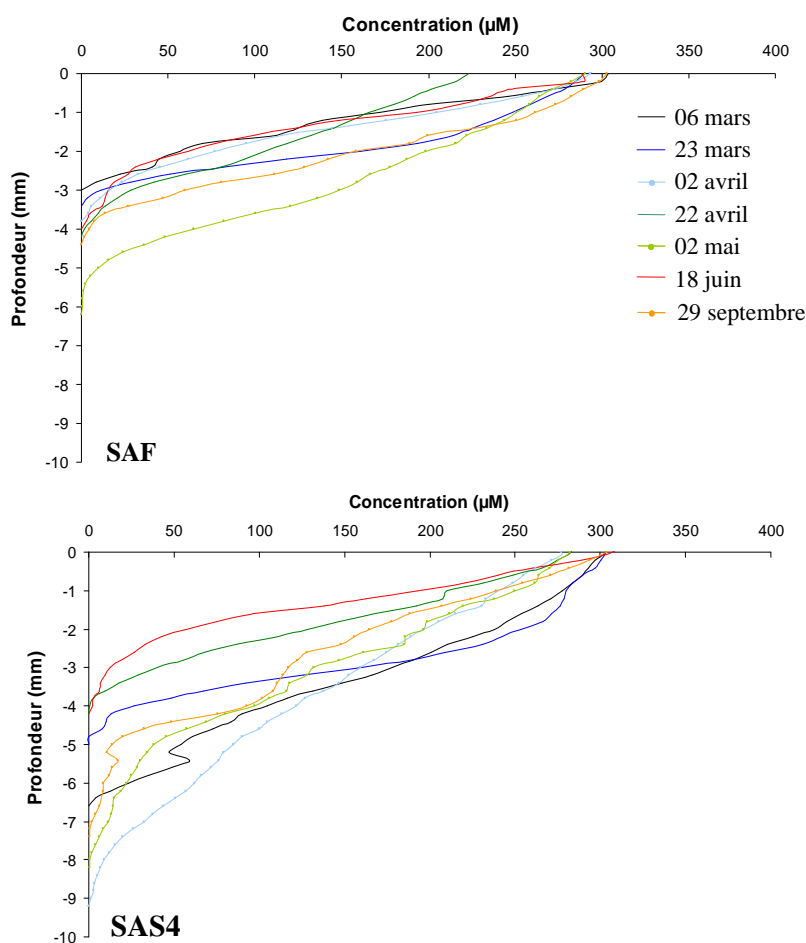


Figure IV.34. Evolution des profils moyens¹ de concentration en oxygène dans les sédiments superficiels des stations SAF et SAS4 du 6 mars au 29 septembre 2002.

A l'interface eau-sédiment, les concentrations moyennes en oxygène aux stations SAF et SAS4 sont analogues ($282 \pm 27 \mu\text{mol.l}^{-1}$ et $284 \pm 15 \mu\text{mol.l}^{-1}$ respectivement) puis diminuent de façon linéaire. Toutefois, les gradients de concentration et les profondeurs maximales de pénétration de l'oxygène dissous dans le sédiment varient au cours du temps entre les deux stations (Figure IV.34). La variabilité temporelle est particulièrement marquée à la station SAS4. L'oxygène y disparaît à 4,8 mm de profondeur le 23 mars, diffuse au-delà de 9 mm de profondeur le 22 avril, puis à 4,2 mm de profondeur le 22 avril (Figure IV.34). La variabilité temporelle est de moindre amplitude

à la station SAF où la profondeur maximale de pénétration de l'oxygène varie de 3,0 à 4,4 mm de profondeur, exception faite du 2 mai, date à laquelle l'oxygène diffuse jusqu'à 6,2 mm (Figure IV.34).

Les demandes benthiques en oxygène différencient également ces deux stations : les flux diffusifs à l'interface eau-sédiment sont en moyenne supérieurs à la station SAF ($267 \pm 218 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ contre $126 \pm 69 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à la station SAS4) et la variabilité temporelle y est plus marquée. Les DOU fluctuent ainsi de $63 \pm 27 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à $436 \pm 90 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à la station SAF

¹ Par soucis de clarté, les écarts types n'ont pas été représentés.

(les 2 mai et 18 juin respectivement) et de $50 \pm 23 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à $244 \pm 56 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à la station SAS4 (les 22 avril et 18 juin respectivement ; Figure IV.35).

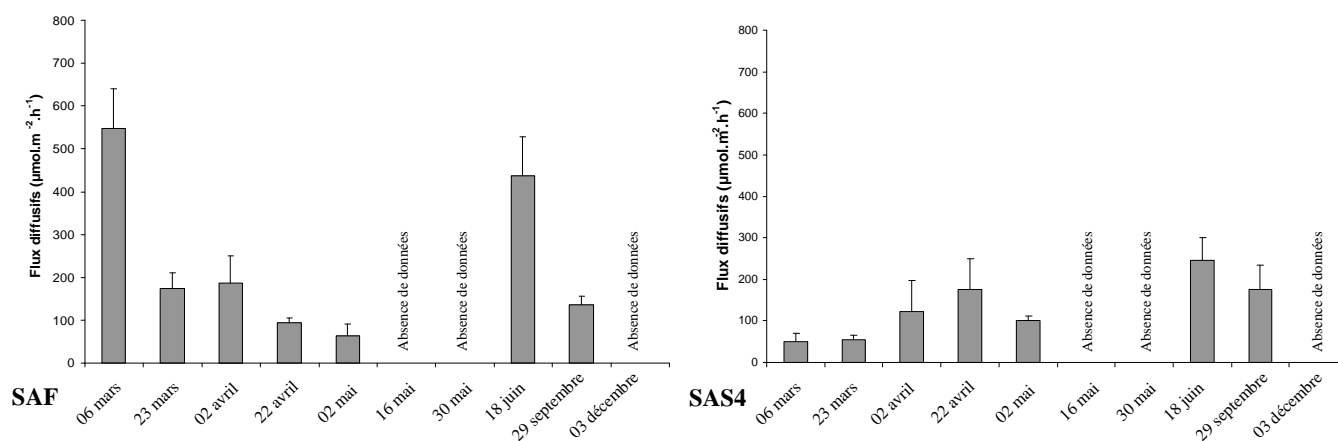


Figure IV.35. Evolution de la demande benthique moyenne en oxygène ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; +écarts types) à l'interface eau-sédiment aux stations SAF et SAS4 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Les flux calculés à la station SAF varient de façon brusque et fréquente comme l'illustrent les diminutions significatives les 23 mars, 22 avril et 29 septembre (Figure IV.35 ; $p < 0,01$). A la station SAS4, les variations sont moins prononcées, le plus grand écart ayant été enregistré entre les 23 mars et 2 avril (de $55 \pm 11 \mu\text{mol m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à $123 \pm 75 \mu\text{mol m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

- *Ammonium*

Les gradients sont prononcés et linéaires dans les trois premiers cm de la colonne sédimentaire (Figure IV.36).

A la station SAF, ce gradient perdure en profondeur (jusqu'à la section 9-10 cm), les concentrations observées y fluctuant entre $1001 \mu\text{M}$ (2 avril) et $3750 \mu\text{M}$ (29 septembre). La variabilité des profils d'ammonium à cette station est marquée dès le 1^{er} cm (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) et s'accroît progressivement avec la profondeur (Figure IV.36).

A la station SAS4, les profils sont au contraire caractérisés par une inflexion de la courbe vers 3 cm de profondeur (Figure IV.36), les concentrations restant relativement constantes au-delà.

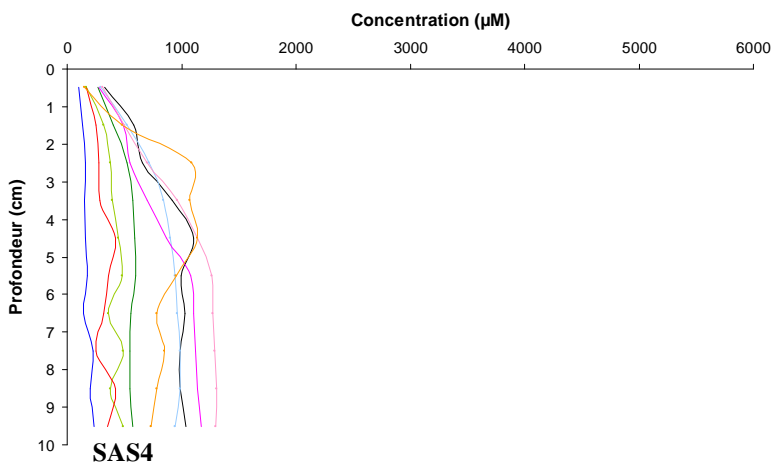
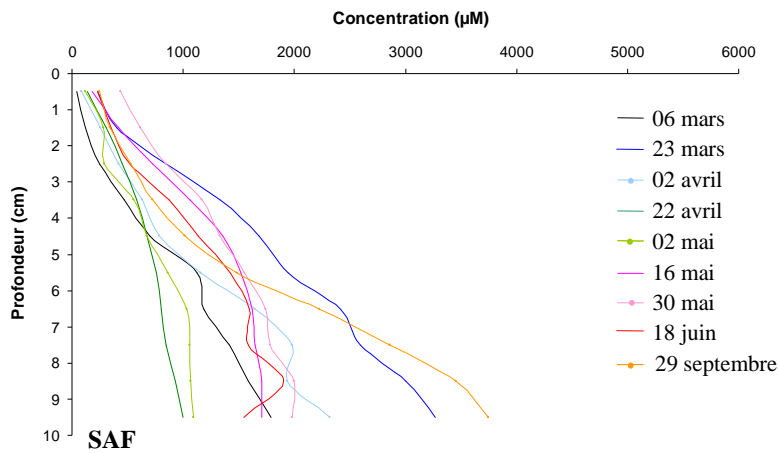


Figure IV.36. Evolution des profils moyens de concentration en ammonium dans les sédiments des stations SAF et SAS4 du 6 mars au 29 septembre 2002 (par soucis de clarté de lecture des profils, les écarts types n'ont pas été représentés).

Les profils obtenus se répartissent en deux groupes, définis par la sédimentation complexe caractérisant la station SAS4 :

- le premier (23 mars, 22 avril, 2 mai et 18 juin), reflétant l'arrivée de sables plus ou moins vaseux, est caractérisé par de très faibles gradients de concentration en ammonium ainsi que des concentrations maximales n'excédant pas 600 μM (22 avril) à 10 cm de profondeur ;

- le second regroupe les gradients prononcés dans les 5 premiers cm de sédiment, devenant quasi-nuls en profondeur. Les concentrations atteignent cependant des valeurs élevées (fluctuant entre 733 μM et 1295 μM) à 10 cm de profondeur.

Toujours dirigés vers la colonne d'eau, les flux diffusifs moyens d'ammonium à l'interface eau-sédiment des stations SAF et SAS4 sont élevés (respectivement $52 \pm 16 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $28 \pm 19 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

Les relargages d'ammonium mesurés à la station SAS4 présentent une variabilité marquée (Figure IV.37). Les flux calculés varient de façon brusque et fréquente, à l'image des diminutions significatives observées les 23 mars, 22 avril et 18 juin ($p < 0,05$), induites par des dépôts sablo-vaseux, ou de l'augmentation significative du relargage d'ammonium mis en évidence le 29 septembre, concomitante à l'augmentation de la teneur en matière organique.

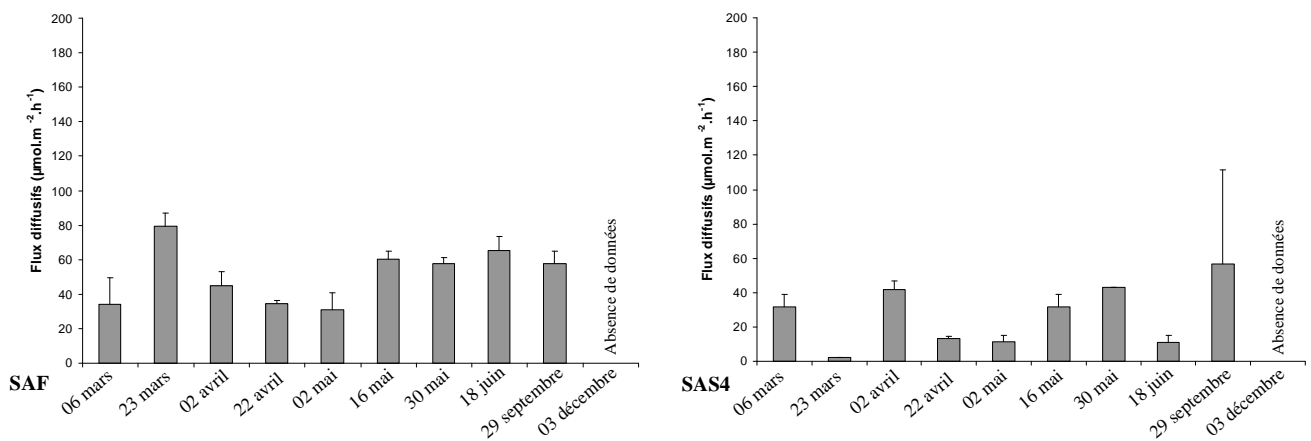


Figure IV.37. Evolution des flux diffusifs moyens d'ammonium ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; +écarts types) à l'interface eau-sédiment aux stations SAF et SAS4 du 6 mars au 3 décembre 2002.

A la station SAF, les variations significatives ($p < 0,05$) sont moindres. La diminution significative des flux observée le 2 avril semble associée à la baisse de la teneur en MO, cette relation n'étant pas généralisable à l'ensemble du suivi.

III.3.2. Macrobenthos

II.3.2.a. Richesse spécifique

Le nombre total d'espèces récoltées aux stations SAF et SAS4 est élevé (58 et 68). Au cours du suivi, le nombre d'espèces fluctue entre 12 et 30 espèces (respectivement les 2 avril et 18 juin) à la station SAF, et 12 et 41 espèces (respectivement les 16 mai et 18 juin) à la station SAS4 (Figure IV.38).

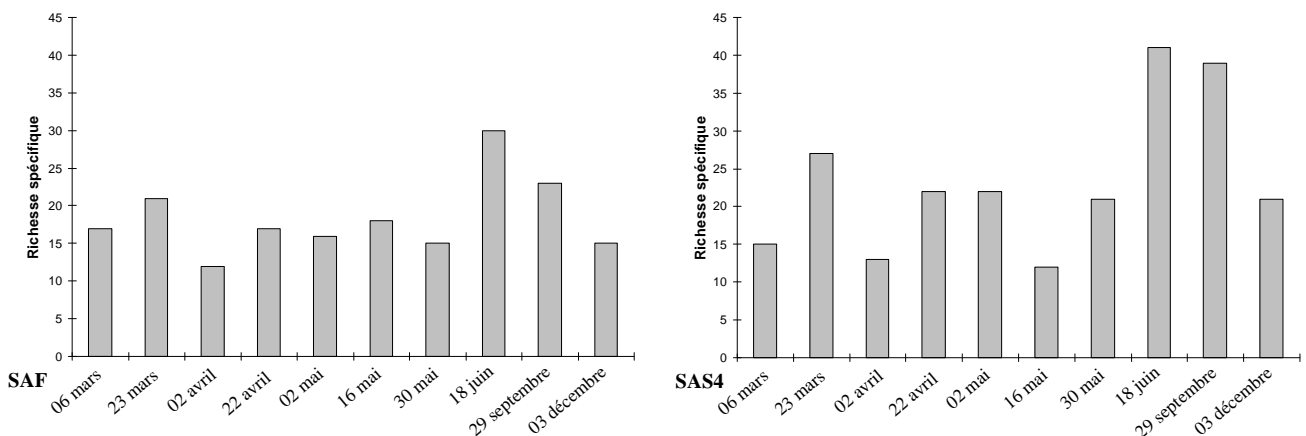


Figure IV.38. Evolution du nombre d'espèces récoltées aux stations SAF et SAS4 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Les évolutions sont comparables aux deux stations, les valeurs maximales étant enregistrées au cours du printemps et à la fin de l'été (18 juin et 29 septembre), suite au recrutement (Figure IV.38).

II.3.2.b. Abondance et biomasse

Les abondances moyennes recensées aux stations SAF et SAS4 sont très élevées (respectivement $1970,4 \pm 1698,5 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ et $1956,4 \pm 1919,7 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$). Le nombre d'individus récoltés aux différentes dates est variable (Figure IV.39), fluctuant entre $408 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ et $5580 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ à la station SAF et entre $233 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ et $6653 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ à la station SAS4.

A la station SAF, les valeurs maximales d'abondance sont notées à la fin de l'hiver et en période estivale tandis qu'à la station SAS4, elles sont globalement plus élevées à partir du 30 mai.

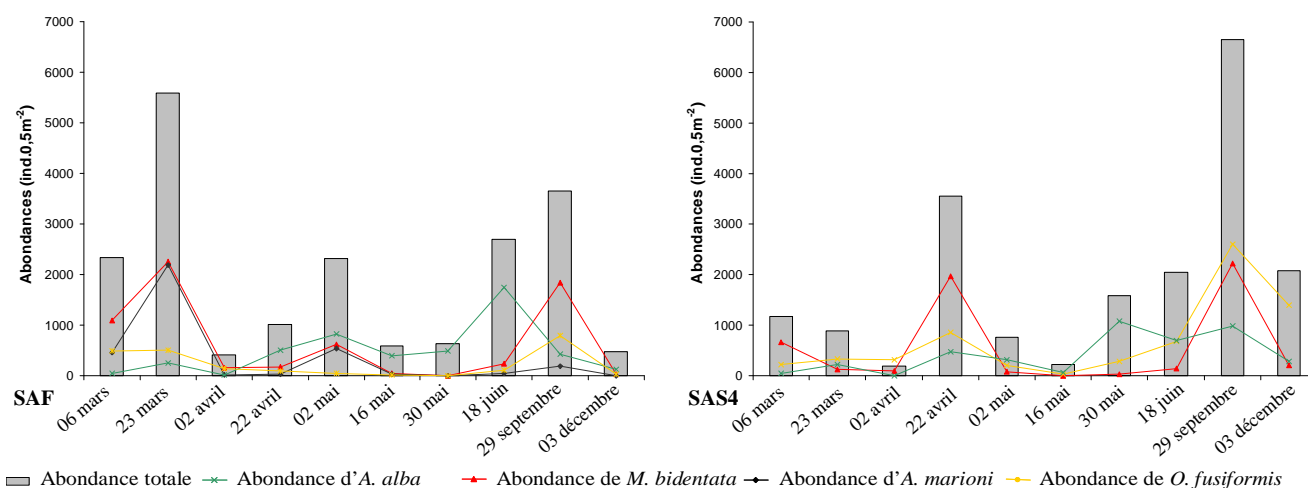


Figure IV.39. Evolution de l'abondance totale ($\text{ind.}0,5\text{m}^{-2}$) et de l'abondance des Mollusques *Abra alba* (vert) et *Mysella bidentata* (rouge) et des Annélides Polychètes *Aphelochaeta marioni* (noir) et *Owenia fusiformis* (jaune) aux stations SAF et SAS4 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Les cinq espèces numériquement dominantes aux stations SAF et SAS4 (Tableau IV.7) sont caractéristiques de la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* – *Pectinaria koreni* définie par Petersen (1913). Les évolutions temporelles des abondances des Mollusques *Abra alba* et *Mysella bidentata*, et des Annélides Polychètes *Aphelochaeta marioni* et *Owenia fusiformis* rythment à elles-seules la dynamique des assemblages faunistiques (Figure IV.39)

Tableau IV.7. Abondances moyennes ($\text{ind.}0,5\text{m}^{-2}$) \pm écart type des cinq espèces dominantes observées aux stations SAF et SAS4 entre le 6 mars et le 3 décembre 2002.

SAF

| Espèces | Abondances \pm ET |
|-----------------------------|---------------------|
| <i>Mysella bidentata</i> | $648,8 \pm 816,8$ |
| <i>Abra alba</i> | $483,5 \pm 504,6$ |
| <i>Aphelochaeta marioni</i> | $351,2 \pm 676,3$ |
| <i>Owenia fusiformis</i> | $222,7 \pm 275,5$ |
| <i>Nephtys hombergii</i> | $87,6 \pm 43,4$ |

SAS4

| Espèces | Abondances \pm ET |
|--------------------------|---------------------|
| <i>Owenia fusiformis</i> | $660,6 \pm 806,5$ |
| <i>Mysella bidentata</i> | $552,9 \pm 836,2$ |
| <i>Abra alba</i> | $416,3 \pm 385,2$ |
| <i>Nephtys hombergii</i> | $117,8 \pm 54,1$ |
| <i>Pectinaria koreni</i> | $46,9 \pm 59,0$ |

Les biomasses moyennes mesurées aux stations SAF et SAS4 (respectivement $5,7 \pm 4,2 \text{ g PSLC.}0,5\text{m}^{-2}$ et $8,8 \pm 10,0 \text{ g PSLC.}0,5\text{m}^{-2}$) sont nettement supérieures à celles enregistrées aux

stations des fosses et de la zone du Kannick. Ce paramètre varie fortement dans le temps (Figure IV.40) : de 1,23 g PSLC.0,5m⁻² à 11,37 g PSLC.0,5m⁻² à la station SAF et de 0,84 g PSLC.0,5m⁻² à 34,44 g PSLC.0,5m⁻² à la station SAS4. Si les évolutions sont peu synchrones entre elles, elles reflètent exactement l'évolution temporelle des abondances totales. A la station SAF, l'Annélide *Owenia fusiformis*, le Mollusque *Nucula turgida* et l'Echinoderme *Amphiura brachiata* présentent les plus fortes contributions aux biomasses mais aussi celles les plus variables. De même, à la station SAS4, l'Annélide Polychète *Owenia fusiformis* et les Mollusques *Abra alba* et *Ensis directus* sont responsables des fluctuations de ce paramètre.

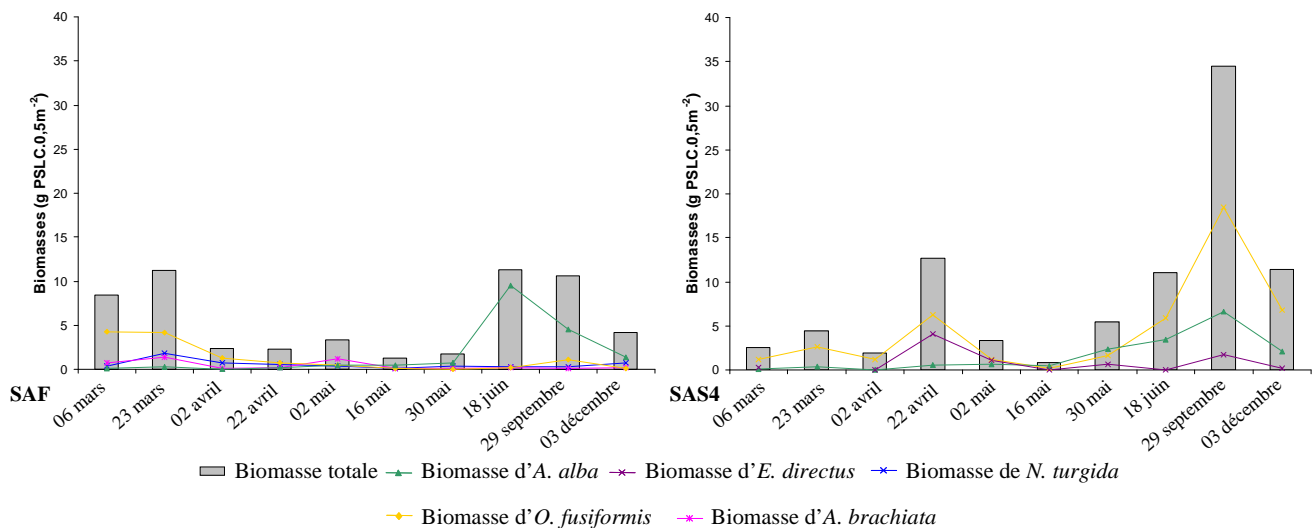


Figure IV.40. Evolution de la biomasse totale (g PSLC.0,5m⁻²) et de la biomasse des Mollusques *Abra alba* (vert), *Ensis directus* (violet) et *Nucula turgida* (bleu), de l'Annélide Polychète *O. fusiformis* (jaune) et de l'Echinoderme *Amphiura brachiata* (rose) aux stations SAF et SAS4 du 6 mars au 3 décembre 2002. Par soucis de lecture, l'échelle des ordonnées n'est pas identique.

II.3.2.c. Courbes Abondance-Biomasse

A la station SAF, la courbe des abondances se positionne la plupart du temps au-dessus de celle des biomasses (Figure IV.41). Les valeurs de W, souvent négatives, restent toutefois proches de 0. Les variations de faibles amplitudes de cet indice semblent traduire la perturbation fréquente de cette station.

A la station SAS4, les courbes abondance-biomasse relatives sont également très proches l'une de l'autre et les valeurs W, faibles (Figure IV.42). En revanche, la position relative de ces deux courbes, de même que le signe de W fluctuent plus fréquemment, ce qui suggère des perturbations récurrentes et un rééquilibrage permanent de la structure de l'assemblage.

II.3.3. Corrélations entre les différents paramètres

A la station SAF, outre la relation positive et significative entre l'abondance et la biomasse, le nombre élevé d'espèces est lié à la forte teneur en sables fins (0,95 ; p<0,01) et au faible taux de pélites (-0,9 ; p<0,01, Tableau IV.8). L'indice de régularité présente logiquement une corrélation

positive avec la teneur en pélites (0,97 ; $p < 0,01$), et négative avec la teneur en sables fins (-0,98 ; $p < 0,01$).

Les corrélations de Pearson suggèrent un effet négatif des concentrations élevées en ammonium (reflétés par les flux diffusifs) sur la diversité spécifique (-0,94 ; $p < 0,01$) alors qu'aucune relation significative entre ce dernier descripteur et la demande benthique en oxygène ne peut être établie.

Tableau IV.8. Coefficients de corrélation (Pearson) entre les indices biologiques (abondance, biomasse, richesse spécifique S, indice de régularité R et de Shannon-Weaver H') et les paramètres abiotiques de la stations SAF (mode et médiane granulométriques, pélites, sables fins SF, flux diffusifs d'ammonium $F \text{ NH}_4^+$, flux diffusifs d'oxygène $F \text{ O}_2$, matière organique MO et porosité). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$. Les relations significatives à pertinence écologique ont été surlignées en vert.

| | Abondance | Biomasse | S | R | H' | Mode | Médiane | Pélites | SF | $F \text{ NH}_4^+$ | $F \text{ O}_2$ | MO | Porosité |
|--------------------|-----------|----------|---------|---------|---------|--------|---------|---------|-------|--------------------|-----------------|------|----------|
| Abondance | 1,00 | | | | | | | | | | | | |
| Biomasse | 0,82* | 1,00 | | | | | | | | | | | |
| S | 0,52 | 0,85* | 1,00 | | | | | | | | | | |
| J | -0,76 | -0,96** | -0,94** | 1,00 | | | | | | | | | |
| H' | -0,78 | -0,88* | -0,63 | 0,82* | 1,00 | | | | | | | | |
| Mode | 0,61 | 0,71 | 0,87* | -0,86* | -0,44 | 1,00 | | | | | | | |
| Médiane | 0,66 | 0,94** | 0,98** | -0,98** | -0,77 | 0,83* | 1,00 | | | | | | |
| Pélites | -0,66 | -0,94** | -0,95** | 0,97** | 0,75 | -0,83* | -0,98** | 1,00 | | | | | |
| SF | 0,69 | 0,95** | 0,95** | -0,98** | -0,77 | 0,83 | 0,98** | -0,99** | 1,00 | | | | |
| $F \text{ NH}_4^+$ | 0,84* | 0,79 | 0,47 | -0,72 | -0,96** | 0,38 | 0,63 | -0,61 | 0,64 | 1,00 | | | |
| $F \text{ O}_2$ | -0,02 | 0,47 | 0,67 | -0,52 | -0,49 | 0,29 | 0,64 | -0,54 | 0,53 | 0,28 | 1,00 | | |
| MO | 0,24 | 0,44 | 0,53 | -0,50 | -0,11 | 0,60 | 0,49 | -0,63 | 0,62 | 0,01 | -0,04 | 1,00 | |
| Porosité | -0,11 | -0,51 | -0,63 | 0,51 | 0,54 | -0,26 | -0,63 | 0,50 | -0,49 | -0,35 | -0,96* | 0,19 | 1,00 |

A la station SAS4, les corrélations significatives sont moins nombreuses : seule la teneur en sables fins est positivement corrélée avec le nombre d'espèces (0,86 ; $p < 0,05$) et la diversité de Shannon-Weaver (0,84 ; $p < 0,05$; Tableau IV.9). Les descripteurs faunistiques ne sont corrélés ni à la demande benthique en oxygène, ni au relargage d'ammonium. Ce dernier paramètre est, quant à lui, positivement corrélé à la teneur en matière organique (0,94 ; $p < 0,01$).

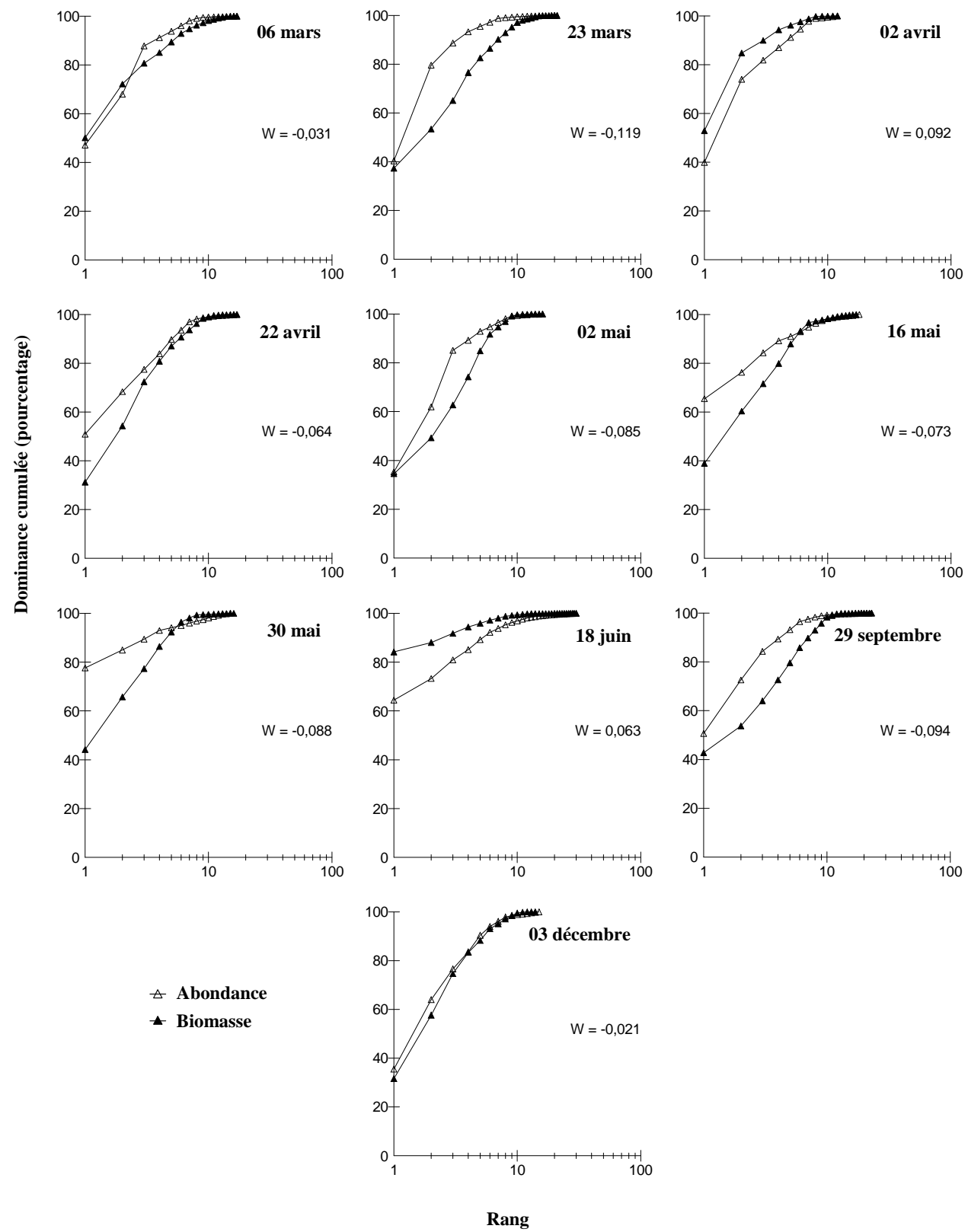


Figure IV.41. Courbes Abondance-Biomasse à la station SAF du 6 mars au 3 décembre 2002.

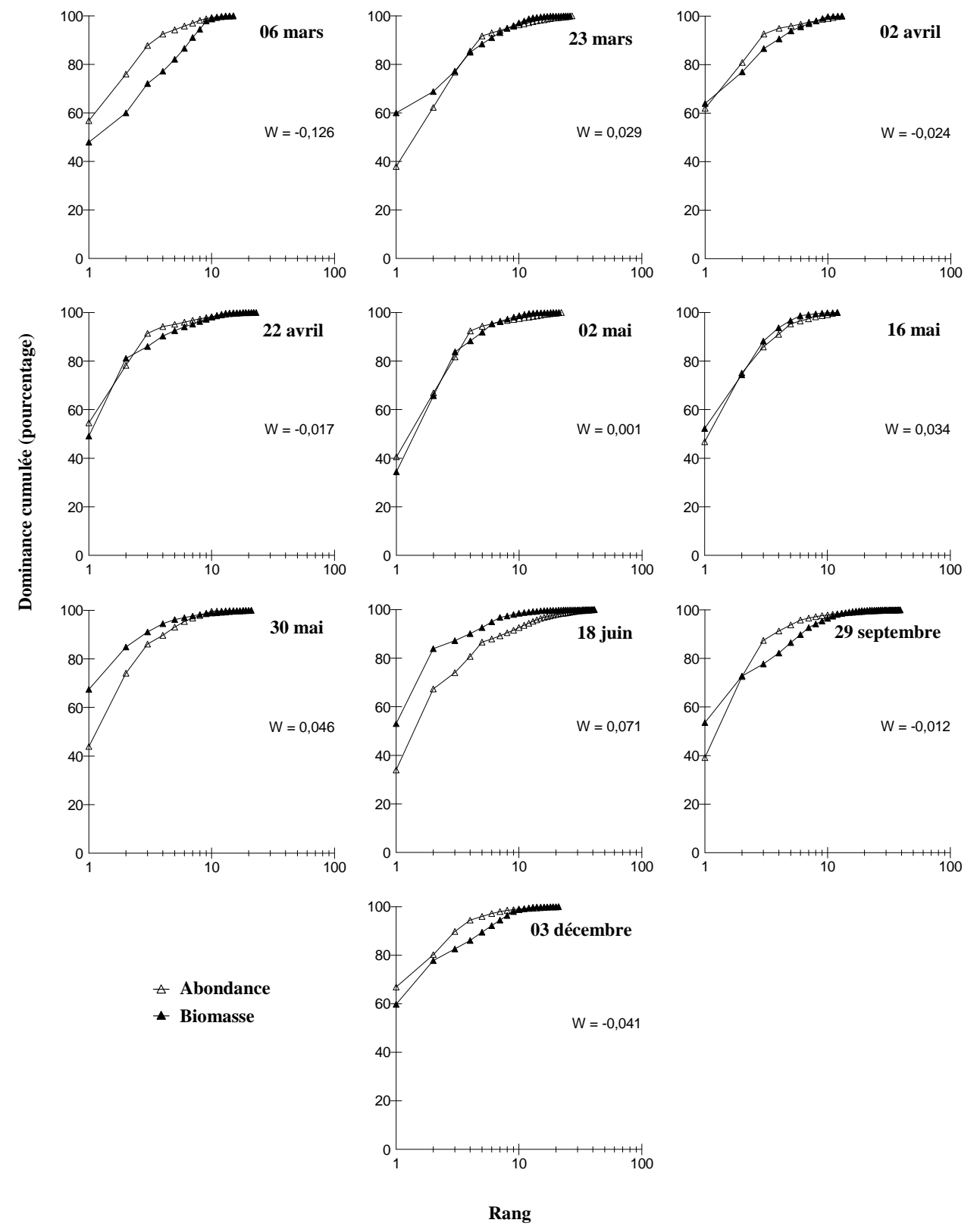


Figure IV.42. Courbes Abondance-Biomasse à la station SAS4 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Tableau IV.9. Coefficients de corrélation (Pearson) entre les indices biologiques (abondance, biomasse, richesse spécifique S, indice de régularité et de Shannon-Weaver H') et les paramètres abiotiques de la stations SAS4 (mode et médiane granulométriques, pélites, sables fins SF, flux diffusifs d'ammonium F NH₄⁺, flux diffusifs d'oxygène F O₂, matière organique MO et porosité). Seuil de significativité : * : p<0,05 ; ** : p<0,01. Les relations significatives à pertinence écologique ont été surlignées en vert.

| | Abondance | Biomasse | S | R | H' | Mode | Médiane | Pélites | SF | F NH ₄ ⁺ | F O ₂ | MO | Porosité |
|--------------------------------|-----------|----------|-------|-------|-------|-------|---------|---------|-------|--------------------------------|------------------|------|----------|
| Abondance | 1,00 | | | | | | | | | | | | |
| Biomasse | 0,98** | 1,00 | | | | | | | | | | | |
| S | 0,58 | 0,67 | 1,00 | | | | | | | | | | |
| J | -0,75 | -0,66 | 0,03 | 1,00 | | | | | | | | | |
| H' | -0,06 | 0,05 | 0,74 | 0,68 | 1,00 | | | | | | | | |
| Mode | -0,27 | -0,19 | 0,49 | 0,72 | 0,85* | 1,00 | | | | | | | |
| Médiane | 0,01 | 0,06 | 0,33 | 0,46 | 0,58 | 0,74 | 1,00 | | | | | | |
| Pélites | -0,18 | -0,29 | -0,68 | -0,45 | -0,81 | -0,79 | -0,90* | 1,00 | | | | | |
| SF | 0,39 | 0,50 | 0,86* | 0,31 | 0,84* | 0,67 | 0,72 | -0,94** | 1,00 | | | | |
| F NH ₄ ⁺ | 0,59 | 0,64 | 0,07 | -0,73 | -0,50 | -0,60 | -0,35 | 0,24 | -0,11 | 1,00 | | | |
| F O ₂ | 0,13 | 0,28 | 0,77 | 0,29 | 0,68 | 0,58 | 0,21 | -0,54 | 0,63 | 0,14 | 1,00 | | |
| MO | 0,70 | 0,75 | 0,17 | -0,68 | -0,37 | -0,62 | -0,24 | 0,11 | 0,07 | 0,94** | 0,08 | 1,00 | |
| Porosité | -0,31 | -0,26 | -0,62 | 0,04 | -0,48 | -0,28 | 0,14 | 0,11 | -0,32 | 0,35 | -0,30 | 0,29 | 1,00 |

II.4. DYNAMIQUE DES POPULATIONS NUMERIQUEMENT DOMINANTES

Les Mollusques Bivalves *Abra alba* et *Mysella bidentata*, et les Annélides Polychètes *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni* dominent numériquement aussi bien dans les fosses qu'au débouché en mer de la Seine (Tableaux IV.4 et IV.7). Les abondances enregistrées dans la partie externe de l'estuaire étant plus élevées que celles observées dans les fosses, l'échelle des abondances a été adaptée en conséquence.

II.4.1. *Abra alba*

Les densités sont caractérisées, dans les fosses comme au débouché en mer de la Seine, par d'importantes fluctuations temporelles.

Aux stations SAF et SAS4, les dynamiques sont similaires, les deux pics d'abondance maximale (respectivement 1742 et 1075 ind.0,5m⁻²) s'observant en période printanière, suite au recrutement (Figure IV.43-A). Si les abondances restent relativement stables jusqu'au début de l'automne à la station SAS4, elles diminuent de façon importante à la station SAF pour atteindre 134 ind.0,5m⁻² au mois de décembre.

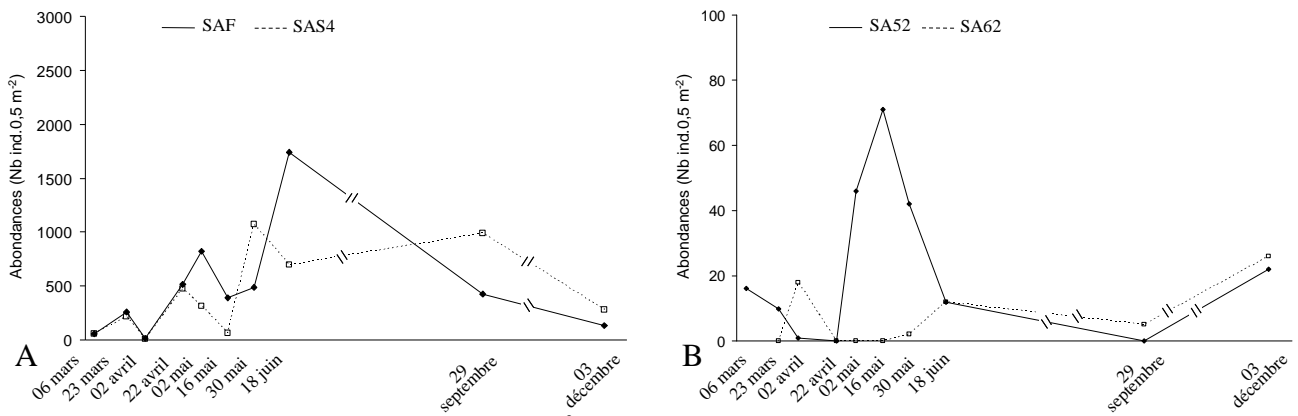


Figure IV.43. Evolution des abondances (ind.0,5m⁻²) du Mollusque Bivalve *Abra alba* aux stations SAF et SAS4 (A) et SA52 et SA62 (B) du 6 mars au 3 décembre 2002.

Aux stations SA52 et SA62, les dynamiques sont différentes et peu synchrones jusqu'au mois de juin (Figure IV.43-B). Dans la fosse nord, les densités n'excèdent pas 30 ind.0,5m⁻². Dans la fosse sud, la baisse des effectifs au mois de mars suggère une mortalité hivernale des adultes, à relier probablement aux dépôts successifs de vase. La dynamique est marquée par un pic majeur (71 ind.0,5m⁻²) entre le 22 avril et le 16 mai (Figure IV.43-B), la chute marquée des effectifs jusqu'au 18 juin pouvant être le résultat de l'épais dépôt vaseux enregistré entre les 16 et 30 mai (5 à 10 cm).

II.4.2. *Mysella bidentata*

La dynamique de cette espèce est caractérisée **aux stations SAF et SAS4** par des fluctuations très prononcées, asynchrones jusqu'au 2 mai (Figure IV.44-A), puis co-évoluant à partir de cette date. Les densités maximales sont observées aux deux stations au printemps ainsi qu'à la fin de l'été. Les valeurs atteintes sont respectivement de 2254 ind.0,5m⁻² (23 mars) et 1972 ind.0,5m⁻² (22 avril) à la station SAF, et de 1848 ind.0,5m⁻² et 2220 ind.0,5m⁻² (29 septembre) à la station SAS4. Si les pics printaniers sont difficilement explicables compte-tenu du cycle de vie de cette espèce, les pics automnaux correspondent au recrutement de cette espèce.

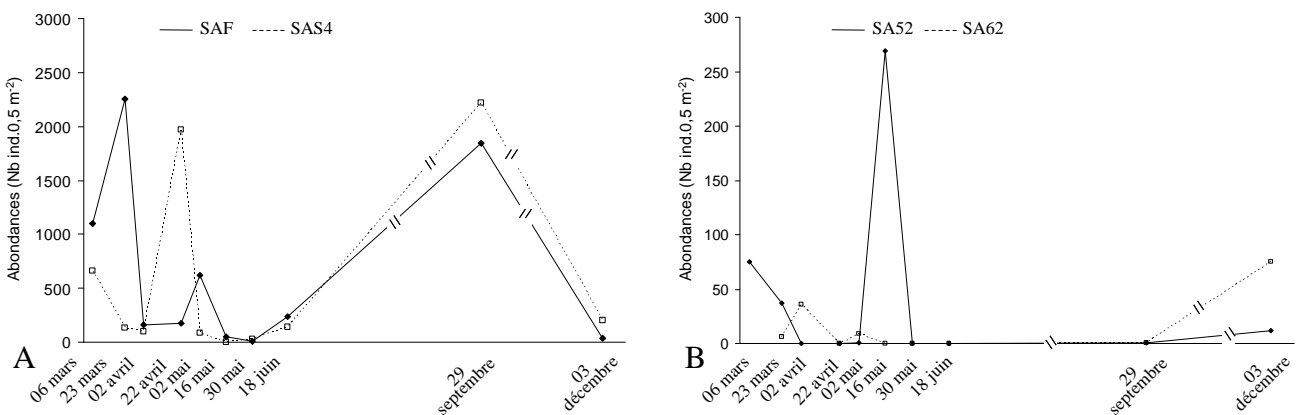


Figure IV.44. Evolution des abondances (ind.0,5m⁻²) du Mollusque Bivalve *Mysella bidentata* aux stations SAF et SAS4 (A) et SA52 et SA62 (B) du 6 mars au 3 décembre 2002.

Aux stations SA52 et SA62, *M. bidentata* n'a été récoltée qu'à quatre reprises. La dynamique de cette espèce à ces deux stations est chaotique (Figure IV.44-B), les densités maximales ayant été observées le 16 mai à la station SA52 (269 ind.0,5m⁻²) et le 3 décembre à la station SA62 (59 ind.0,5m⁻²).

II.4.3. *Nephtys hombergii*

Aux stations SAF et SAS4, les dynamiques sont comparables, les valeurs maximales étant observées à la fin du printemps et au cours de l'automne (Figure IV.45-A). L'abondance maximale observée le 29 septembre à la station SAS4 (259 ind.0,5m⁻²) reflète le recrutement de cette espèce dont une partie semble avoir avorté puisque les effectifs enregistré le 3 décembre sont plus faibles (97 ind.0,5m⁻²). A la station SAF, si le recrutement semble plus modéré au regard des abondances atteintes, il ne semble pas avoir fait l'objet de mortalité importante, les effectifs fluctuant entre 112 et 167 ind.0,5m⁻² entre les mois de juin et décembre.

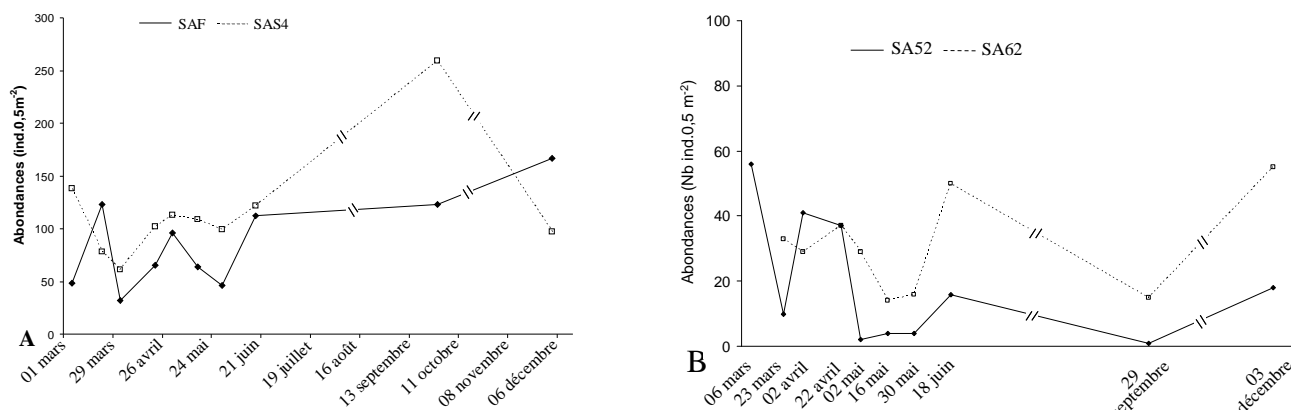


Figure IV.45. Evolution des abondances (ind.0,5m⁻²) de l'Annélide Polychète *Nephtys hombergii* aux stations SAF et SAS4 (A) et SA52 et SA62 (B) du 6 mars au 3 décembre 2002.

Aux stations SA52 et SA62, les dynamiques de *N. hombergii* sont plus chaotiques mais toutefois comparables entre elles, les abondances n'excédant pas 60 ind.0,5m⁻² aux deux stations (Figure IV.45-B). L'arrivée des recrues semble être décalée dans le temps, l'augmentation des abondances étant observée au mois de décembre. Ceci pourrait résulter d'une croissance différentielle d'un décalage temporel du recrutement ou simplement d'une croissance plus lente des recrues par rapport aux stations externes.

II.4.4. *Owenia fusiformis*

La dynamique de cette annélide polychète, absente à la station SA62 et rare à la station SA52, n'a été représentée qu'aux stations SAF et SAS4 (Figure IV.46).

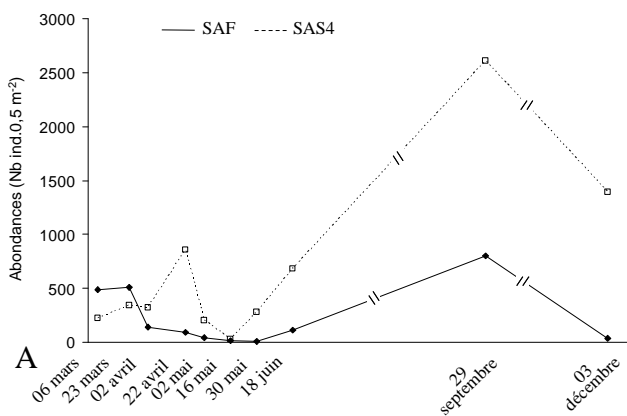


Figure IV.46. Evolution des abondances (ind.0,5m⁻²) de l'Annélide Polychète *Owenia fusiformis* aux stations SAF et SAS4 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Les dynamiques ne deviennent similaires qu'à partir du mois de mai à ces deux stations. Au delà de cette date, les effectifs augmentent plus ou moins fortement (respectivement 801 et 2607 ind.0,5m⁻² le 29 septembre aux stations SAF et SAS4) suite au recrutement, avant de diminuer en fin d'automne (mortalité, remise en suspension des benthontes).

II.4.5. *Pectinaria koreni*

Aux stations SAF et SAS4, les dynamiques de cette espèce sont très similaires (Figure IV.47-A), les maxima étant observées à la fin du printemps ou de l'été suite à l'arrivée des recrues (208 ind.0,5m⁻² le 18 juin à la station SAF, 172 ind.0,5m⁻² le 29 septembre à la station SAS4). A la fin de l'automne (3 décembre), les effectifs de *P. koreni* sont plus faibles en raison des mortalités ou des remises en suspension post-recrutement.

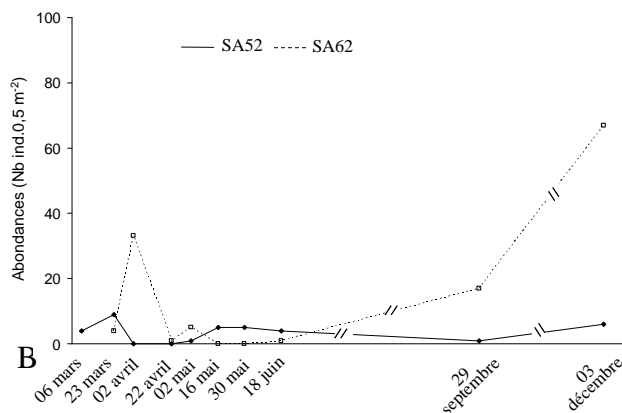
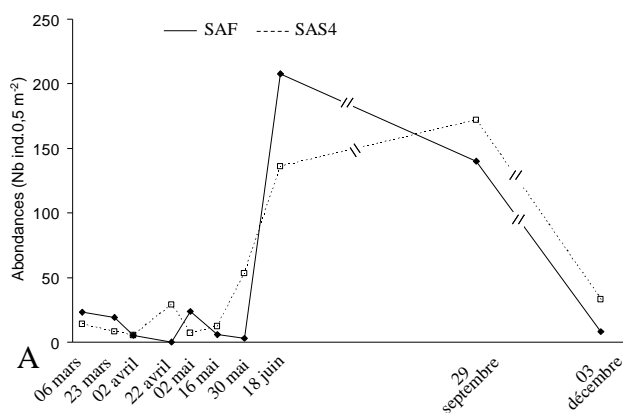


Figure IV.47. Evolution des abondances (ind.0,5m⁻²) de l'Annélide Polychète *Pectinaria koreni* aux stations SAF et SAS4 (A) et SA52 et SA62 (B) du 6 mars au 3 décembre 2002.

A la station SA52, la densité de *P. koreni* reste faible tout au long de l'année (Figure IV.47-B). A la station SA62, en revanche, elle augmente à partir du mois de juin pour atteindre 67 ind.0,5m⁻² le 3 décembre (Figure IV.47-B).

II.5. DYNAMIQUE DES ASSEMBLAGES MACROBENTHIQUES

Une première analyse MDS a été effectuée en considérant l'ensemble des espèces récoltées à chacune des stations tout au long du suivi, soit 122 espèces, après transformations des abondances par la fonction \sqrt{x} .

Cette première analyse multivariée différencie deux groupes en isolant la station SAK des autres (Figure IV.48).

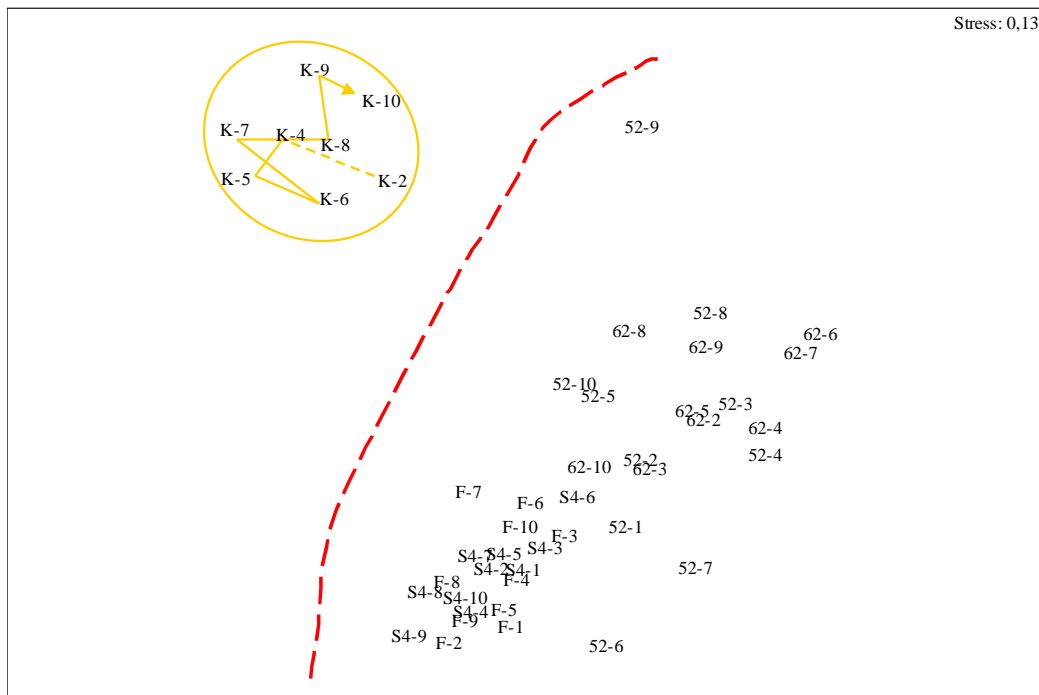


Figure IV.48. MDS réalisée d'après la matrice d'abondances (après transformation par la fonction \sqrt{x}) de l'ensemble des espèces récoltées aux cinq stations entre le 6 mars et le 3 décembre 2002. 1 : 6 mars ; 2 : 23 mars ; 3 : 2 avril ; 4 : 22 avril ; 5 : 2 mai ; 6 : 16 mai ; 7 : 30 mai ; 8 : 18 juin ; 9 : 29 septembre ; 10 : 3 décembre. La dynamique temporelle de l'assemblage faunistique en place à la station SAK a été matérialisée au moyen de traits pleins entre deux dates successives d'échantillonnage ou en pointillé dans le cas contraire.

Ce clivage oppose, au travers de la faune affine des sables fins à moyens propres qu'elle abrite (dominée par *M. johnstoni*, *N. cirrosa*, *S. decoratus*), la station SAK aux autres stations caractérisées par des sédiments envasés. Malgré les perturbations récurrentes qu'il subit (activité de clapage), l'assemblage faunistique en place à la station SAK reste stable, aucune rupture n'apparaissant dans sa dynamique.

Afin d'étudier plus précisément la dynamique des assemblages en place aux quatre autres stations, une seconde analyse a été effectuée après exclusion des données relatives à la station SAK (Figure IV.49). La matrice utilisée a été restreinte à 112 espèces, dont les abondances ont été préalablement transformées par la fonction \sqrt{x} .

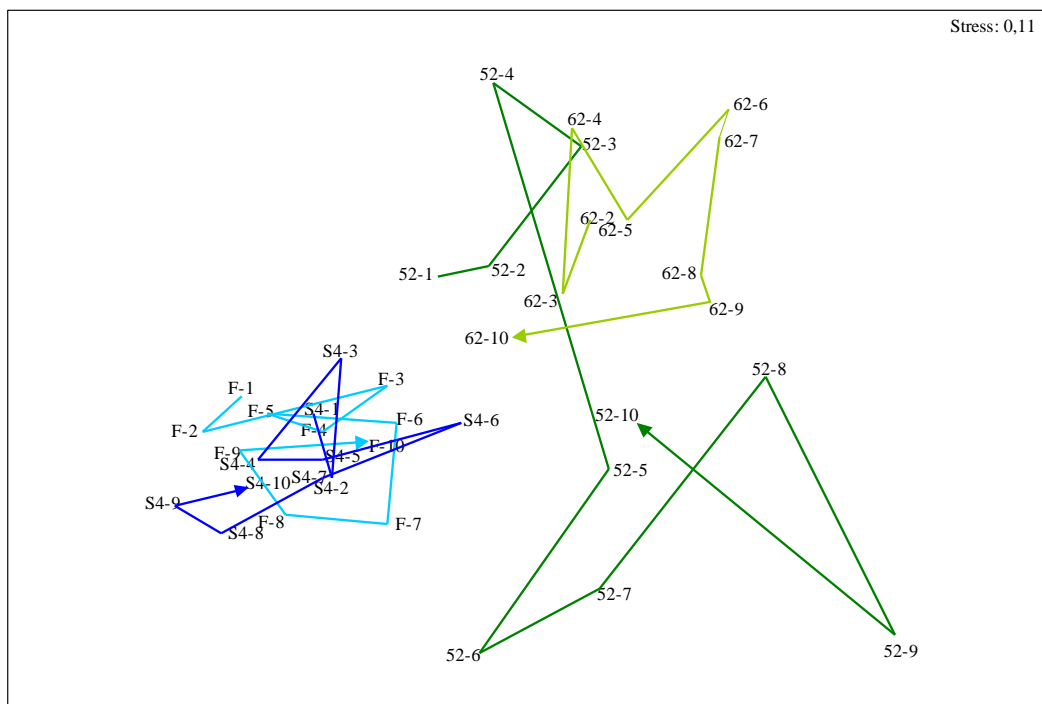


Figure IV.49. MDS réalisée d'après la matrice d'abondances (après transformation par la fonction \sqrt{x}) de l'ensemble des espèces récoltées entre le 6 mars et le 3 décembre 2002 aux stations SA52, SA62, SAF et SAS4. 1 : 6 mars ; 2 : 23 mars ; 3 : 2 avril ; 4 : 22 avril ; 5 : 2 mai ; 6 : 16 mai ; 7 : 30 mai ; 8 : 18 juin ; 9 : 29 septembre ; 10 : 3 décembre. La dynamique temporelle de chaque assemblage faunistique a été matérialisée au moyen de traits pleins entre les dates successives d'échantillonnage.

Le résultat de cette seconde analyse reflète la compartimentation de l'estuaire en distinguant les assemblages macrobenthiques situés dans le croissant externe de l'estuaire (rade de la Carosse - station SAF, et sud-ouest du Banc des Ratelets - station SAS4) de ceux localisés d'une part dans la fosse nord, et d'autre part dans la fosse sud. Les assemblages distribués en domaine marin évoluent de façon comparable, sans subir de modification brusque au cours du suivi. Tel n'est pas le cas des assemblages situés dans les fosses dont les dynamiques présentent plusieurs points de rupture au cours du suivi, à l'image des évolutions observées entre le 2 et 16 mai à la station SA62 (62-5 / 62-6) ou entre le 22 avril et 2 mai à la station SA52 (52-4 / 52-5).

Ces dynamiques propres conduisent à une différenciation des assemblages faunistiques entre les deux fosses. S'ils sont proches en terme de composition spécifique et d'abondance au sortir de l'hiver (période de crue), ils divergent rapidement au cours du printemps, vraisemblablement en réponse aux cycles hydrosédimentaires distincts dans les fosses nord et sud.

III. DISCUSSION

La récurrence des dépôts de dragage du Port Autonome de Rouen à la station du Kannick fait de cette zone un secteur particulier. Les sédiments se caractérisent par une granulométrie dominée par les sables fins et grossiers et par une fraction négligeable de pélites (<1%). Ces sables fins et grossiers ont une porosité faible (<0,4) généralement associée à un fort taux de renouvellement des eaux interstitielles (Santschi *et al.*, 1990) si bien que les échanges de substances dissoutes par advection¹ et leur équilibre à l'interface eau-sédiment s'opèrent plus rapidement (Huettel & Rush, 2000). De fait, l'oxygène est présent à saturation sur toute la colonne sédimentaire considérée, ce qui est classiquement reconnu dans les sédiments sableux (Ziebis *et al.*, 1996 ; Huettel & Rush, 2000). La perméabilité du sédiment et l'épaisseur de la couche oxique pourraient être ainsi à l'origine des faibles teneurs en matière organique mesurées à cette station (<2,5%). En effet, divers travaux ont montré des taux élevés de la dégradation de la MO en milieu perméable (Forster, 1996 ; Holmer, 1999 ; Huettel & Rush, 2000 ; Dauwe *et al.*, 2001) et sa minéralisation s'y effectue majoritairement par la voie aérobie dont l'efficacité, bien que controversée, a été qualifiée comme plus performante dans les sables que dans les sédiments cohésifs (*i.e.* pauvre ou dépourvu d'oxygène ; Wainright & Hopkinson, 1997 ; Sun *et al.*, 1997 ; Dauwe *et al.*, 2001 ; Rasheed *et al.*, 2003). L'ensemble de ces mécanismes de minéralisation limite ainsi l'accumulation de MO dans la colonne sédimentaire de la station du Kannick. En outre, l'ammonium est non seulement en faible concentration, mais ne présente pas non plus de gradient croissant avec la profondeur. Cette dernière observation ne doit toutefois pas occulter le fait que les techniques d'échantillonnage déployées dans les études géochimiques des systèmes perméables conditionnent la conservation des gradients de concentrations de substances dissoutes dans l'eau interstitielle (Boudreau *et al.*, 2001 ; Jahnke *et al.*, 2005). L'absence de gradient et la présence de nombreuses discontinuités dans les profils d'ammonium de la station du Kannick pourraient s'expliquer par l'engin utilisé, qui prévient difficilement de la percolation de l'eau interstitielle d'une couche sédimentaire vers les niveaux sous-jacents. Grâce à l'adaptation de leur engin de prélèvement aux milieux sableux, Jahnke *et al.* (2005) ont ainsi pu détecter des gradients de ce composé dans les sables du large de Savannah (Géorgie, Etats-Unis). Néanmoins, les concentrations enregistrées dans ce système sont du même ordre de grandeur que celles mesurées au site du Kannick (de 5µM en surface à 80 µM à 10 cm de profondeur).

La composition sédimentaire étant souvent le facteur prédominant dans la distribution des communautés macrobenthiques et des espèces (Thiébaud *et al.*, 1997 ; Seiderer & Newell, 1999 ;

¹ Transport advectif : transfert de composés particuliers et dissous résultant d'un mouvement, horizontal ou vertical. Il fait majoritairement référence à l'hydrodynamisme. S'opposant à la diffusion moléculaire, ce type transfert est beaucoup plus rapide, Jahnke *et al.* (2005) l'estimant, en moyenne, à des taux 34 fois supérieurs à la diffusion moléculaire.

Van Dalfsen *et al.*, 2000 ; Miller *et al.*, 2002 ; Teske & Wooldridge, 2003), les espèces majoritairement récoltées (*Nephtys cirrosa*, *Magelona johnstoni*) sont logiquement affines des sables propres et responsables de la singularité de cette station par rapport aux autres.

Bien que la richesse spécifique à l'issue de l'ensemble du suivi soit élevée (40), le peuplement en place au Kannick se caractérise par sa pauvreté faunistique. Le nombre d'espèces qui y a été recensé au cours des différentes campagnes est faible (<14) et se trouve d'ailleurs associé à des valeurs d'abondance peu élevées. Cette pauvreté faunistique est le corollaire de l'instabilité sédimentaire au Kannick. La dominance des annélides polychètes apparaît d'ailleurs comme une réponse à cette perturbation physique régulière. Les travaux de Maurer *et al.* (1982) rappellent que ces espèces sont de loin, les plus adaptées à des dépôts sédimentaires, leur mobilité leur conférant des capacités de migration verticale suffisante pour survivre. Comme le suggèrent les courbes abondance-biomasse et les faibles taux de matière organique, ces polychètes ne sont pas nécessairement des espèces opportunistes (*i.e.* Capitellidae, Spionidae). Leurs abondances peuvent néanmoins être élevées, à l'image de *M. johnstoni*, dont les densités ont augmenté entre les mois de juin et septembre (de 15 à 184 ind.0,5m⁻²). La dynamique de ce polychète reflète plutôt la réussite du recrutement qu'une atténuation de la perturbation physique de l'habitat (*i.e.* intensité et périodicité), celle-ci devant agir logiquement sur l'ensemble des espèces du peuplement. L'explosion numérique de ce polychète provoque néanmoins la désorganisation du peuplement, visible à travers l'inversement de la position relative des courbes abondance-biomasse. En dépit des fluctuations, l'analyse multivariée illustre une évolution continue, sans tendance ou point de rupture particulier, suggérant un certain degré d'adaptation de la macrofaune aux fréquentes perturbations de son habitat.

Parmi les peuplements macrobenthiques en place aux quatre autres stations, **deux ensembles** se distinguent malgré la nature similaire des substrats. Ainsi, la faune colonisant les stations SAF et SAS4, baignées par les eaux marines, est diversifiée et abondante (entre 1000 et 7000 ind.0,5m⁻²). Les taxa les mieux représentés (*Aphelochaeta marioni*, *Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni*, *Abra alba*, *Mysella bidentata*) permettent de rattacher ces peuplements au faciès-type de la communauté des sables fins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*. A l'inverse, la richesse spécifique et l'abondance des peuplements en place aux stations des fosses sont peu élevées. Les principales espèces récoltées (*Macoma balthica*, *Abra alba*, *Pectinaria koreni*...) illustrent le caractère écotonal de ces peuplements macrobenthiques qui assurent la transition entre la communauté des sables fins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* et celle des vases estuariennes à *Macoma balthica* (Proniewski & Elkäim, 1980 ; Desprez, 1981 ; Mouny *et al.*, 1998a). L'individualisation, sur le plan faunistique, de stations aux caractéristiques plutôt estuariennes (SA52 et SA62) ou marines (SAF et

SAS4) est nette et rejoint logiquement les résultats obtenus aux échelles pluri-annuelle et annuelle à propos de l'organisation de la macrofaune à l'embouchure de la Seine.

En revanche, une telle dichotomie n'apparaît pas du point de vue physico-chimique. En raison de la proportion majoritaire des pélites à ces quatre stations, les valeurs de porosité sont élevées ($>0,6$) et la cohésion du sédiment rend difficile l'équilibre des substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. Les échanges verticaux à proximité de cette interface reposent en effet sur des mécanismes de diffusion moléculaire très lents (10^{-6} à 10^{-7} cm.s⁻¹) conduisant à :

- (i) l'accumulation des produits de dégradation de la minéralisation dans les sédiments superficiels ;

- (ii) l'installation de gradients de concentration marqués à l'interface eau-sédiment.

L'oxygène disparaît très vite avec la profondeur, la couche oxique ne dépassant jamais plus d'un centimètre d'épaisseur, quelle que soit la station considérée. Compte-tenu de l'absence de mesure à de nombreuses dates (problèmes techniques) à la station SA62, la demande benthique moyenne est difficilement interprétable mais les moyennes globales enregistrées aux autres stations au cours du suivi isolent la station SAS4. Son flux d'oxygène moyen y est en effet nettement moins élevé qu'aux stations SAF et SA52 (114 ± 74 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ contre 234 ± 184 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et 247 ± 184 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et ne semble pas sans rapport avec les concentrations en ammonium. Celles-ci sont du même ordre de grandeur qu'aux stations SA52, SA62 et SAF **dans le 1^{er} cm** de la colonne sédimentaire (de 100 à 350 μM) mais **n'augmentent pas avec la profondeur**. Le gradient de concentration est ainsi moins prononcé à cette station où il est donc logique d'enregistrer des flux diffusifs d'ammonium plus faibles (en moyenne 26 ± 18 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ contre 51 ± 16 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, 61 ± 25 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et 76 ± 41 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ aux stations SAF, SA52 et SA62 respectivement). Aux autres stations, au contraire, l'ammonium s'accumule en profondeur. Il atteint très vite des concentrations supérieures à 1000 μM , valeurs couramment observées en zone estuarienne (Zuo *et al.*, 1991) comme les ont d'ailleurs enregistrées Hansen et Kristensen (1997) dans un estuaire danois, ou Mortimer *et al.* (1998) dans l'estuaire de l'Humber (Grande-Bretagne). Les relargages plus soutenus d'azote ammoniacal vers la colonne d'eau aux stations SA52, SA62 et SAF illustrent la moindre oxydation de l'ammonium que Laima (1992) et Holmer (1999) ont relié à des taux de minéralisation plus élevés.

Dans ces stations riches en particules fines, la minéralisation anaérobie semble prédominante (Jørgensen, 1983 ; Nedwell, 1984 ; Capone & Kiene, 1988) alors que la voie oxique prend une part peu active dans la régénération de la matière organique. Comme le suggèrent Soetaert *et al.* (1996) et Rabouille *et al.* (2003), la consommation intense de l'oxygène reflète davantage la réoxydation des produits réduits, générés par la minéralisation anaérobie que son utilisation dans la minéralisation aérobie.

Sur l'ensemble du suivi, **les processus de minéralisation apparaissent plus intenses aux stations des fosses et de la rade de la Carosse** mais l'intensité de la minéralisation à ces quatre stations est marquée par des fluctuations temporelles significatives. Le pompage d'oxygène par le sédiment ainsi que les relargages d'ammonium vers la colonne d'eau sont ainsi caractérisés par une large gamme de valeurs en accord avec des mesures effectuées dans d'autres systèmes cohésifs (Tableau IV.10).

Tableau IV.10. Comparaison des flux diffusifs d'oxygène et d'ammonium (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés dans cette étude et dans d'autres systèmes cohésifs.

| Sites | O ₂ | NH ₄ ⁺ | Références |
|-------------------------------------|----------------|------------------------------|--|
| Mer Adriatique | 145 - 841 | | Epping et Helder (1997) |
| Golfe de Finlande (mer Baltique) | 462 - 526 | | Conley <i>et al.</i> (1997) |
| Fjord écossais | 235 - 299 | | Overnell <i>et al.</i> (1995) |
| Golfe de Fos (Mer Méditerranée) | 250-625 | | Rabouille <i>et al.</i> (2003) |
| Estuaire de Seine | 36 - 883 | | Cette étude |
| Baie de Chesapeake | | 29 - 187 | Callender & Hammond (1982) |
| Mer Adriatique | | 24 | Lojen <i>et al.</i> (2004) |
| Mer Baltique | | 16 - 80 | Maksymowska-Brossard & Piekarek-Jankowska (2001) |
| Estuaire de Shannon (Irlande) | | 10 - 30 | Wilson & Brennan (2004) |
| Estuaire de Seine | | 3 - 142 | Cette étude |

Ces variations temporelles de la minéralisation sont souvent la réponse aux apports en matière organique (Overnell *et al.*, 1995 ; Boon *et al.*, 1998) qui dépendent directement de la dynamique sédimentaire. Cette dernière, étudiée à travers les faciès sédimentologiques met en évidence les nombreux évènements survenus aussi bien aux stations estuariennes que marines. Ils correspondent à des phénomènes de dépôts, majoritairement vaseux, et d'érosion mais leur intensité comme leur chronique au cours du suivi reflètent une dynamique sédimentaire propre à chaque secteur étudié :

- la station SAF est une zone privilégiée de décantation de matériel fin en raison de sa localisation dans la dépression de la rade de la Carosse. Elle est caractérisée par des **enrichissements vaseux** qui sont, pour la période d'étude, **diffus, continus et modestes**. Bien qu'ils soient permanents (3 à 4 cm depuis le 6 mars), ces dépôts ne sont pas pour autant persistants en raison des remaniements liés aux houles et courants associés. En outre, au regard des enregistrements antérieurs (Lesourd, 2000), les apports observés en 2002 dans cette zone paraissent plus faibles, en raison principalement des moindres quantités de matériel fin mobilisable par la Seine au cours de la crue 2001-2002 (Lesourd, com.pers.) ;

- la station SAS4 (sud-ouest des Ratelets) est également caractérisée par des **apports temporaires de vase** auxquels s'ajoutent des **sables** légèrement envasés. L'hydrodynamisme plus marqué dans cette zone (courant de marée, mais surtout houle) provoque et entretient des **remaniements sédimentaires continuels** qui sont illustrés par de nombreuses variations de faciès. Cette organisation en alternance sable/vase est caractéristique des bancs d'Amfard et des Ratelets (Lesourd, 2000) ;

- la fosse nord (station SA62) est, pour la période d'étude, soumise à des **apports vaseux restreints** (< 2cm) mais des événements sédimentaires spécifiques y sont bien marqués : remplacement des vases par un sable très peu envasé au mois de juin, probablement consécutifs à un dépôt très épais (>15cm) de sables propres (*i.e.* sans fraction fine) sur la base vaseuse ;

- la fosse sud (station SA52) est le siège d'une alternance de **dépôts vaseux et sableux**. Cette succession de faciès est caractéristique des variations sédimentaires observées précédemment dans cette zone (Lesourd, 2000) et implique l'existence de mécanismes de dépôts temporaires, caractérisés par des **périodes ponctuelles d'érosion/dépôt de sédiments** d'origine diverses (apports vaseux de crue différés, apports sableux en provenance des côtes du Calvados en raison de la dérive littoral, remaniement sablo-vaseux du banc du Ratier).

L'environnement sédimentaire de ces stations est en perpétuelle évolution. **Ces mouvements sédimentaires et les apports fluctuants de matière organique qu'ils provoquent vont jouer un rôle important quant aux variations des paramètres chimiques.** Sur l'exemple de la station SA52, le dépôt vaseux enregistré le 18 juin s'accompagne d'une augmentation de la teneur en matière organique du sédiment superficiel. La cohésion du sédiment s'accroît significativement (porosité >0,8), l'ammonium, encore plus concentré dès le 1^{er} cm de la colonne sédimentaire, provoque des flux diffusifs très prononcés. Cette même dynamique est observée entre le 23 mars et le 2 avril à la station SAS4 : l'augmentation concomitante des teneurs en pélites et matière organique stimule la minéralisation aérobie et anaérobie. A l'inverse, mais selon la même logique, la dominance des sables le 18 juin en fosse nord (station SA62) permet une meilleure circulation de l'eau interstitielle (porosité <0,5) et provoque une réduction significative de la teneur en matière organique et des flux diffusifs d'ammonium. Ces descripteurs physico-chimiques s'apparentent fortement à l'environnement géochimique de la station du Kannick, ce qui laisse penser, bien que les profils d'oxygène n'aient pu y être effectués, que la demande benthique en oxygène a elle-aussi diminué.

Néanmoins, **ces co-évolutions ne sont pas systématiques et les apports de matière organique ne sont pas nécessairement liés à une intensification de la minéralisation.** Ainsi, l'enrichissement organique du sédiment de la fosse nord (station SA62) le 22 avril n'influence pas la minéralisation (tant oxydante qu'anaérobie), celle-ci étant même, de façon surprenante, moins

intense. Cette évolution asynchrone est aussi remarquée dans les sédiments du large et suggère des paradoxes quant aux voies de minéralisation : la lecture des faciès de la station SAS4 entre les 18 juin et 29 septembre témoigne d'un dépôt vaseux épais (5 à 7 cm), riche en matière organique qui s'accompagne d'une intensification de la minéralisation anaérobie. En revanche, l'oxygène pénètre plus profondément et ses flux sont plus faibles. Ce découplage entre les voies de minéralisation oxygène et anoxique s'observe aussi entre les 2 et 22 avril : la réduction de l'épaisseur de la couche oxygène et l'augmentation concomitante de la demande benthique en oxygène s'opposent à la diminution significative des teneurs en matière organique et des flux diffusifs d'ammonium. A la station SAF, aucune relation n'a pu en revanche être mise en évidence entre les fluctuations des taux de matière organique et la cinétique des flux à l'interface eau-sédiment. Les relargages d'ammonium et les demandes benthiques en oxygène semblent indépendants des événements sédimentaires qui s'y déroulent.

Ces co-évolutions partielles ou ces réponses complètement asynchrones concordent avec le peu de corrélations significatives enregistrées à chaque station entre les caractéristiques physiques et chimiques du sédiment. Cette absence de relation peut néanmoins s'expliquer à travers la qualité des apports organiques. Comme le rappellent Epping *et al.* (2002), la fraction labile de la matière organique est préférentiellement et plus rapidement minéralisée, alors que sa part résiduelle tend à s'accumuler dans le sédiment en raison de sa faible « dégradabilité ». La méthode d'analyse de la teneur en matière organique employée dans cette étude considère la teneur en carbone total et ne permet pas de distinguer la fraction labile de celle déjà en partie dégradée, ni de quantifier la part (facilement) « minéralisable ». Il est alors possible que les évolutions asynchrones des paramètres physico-chimiques ne soient que l'expression d'apports organiques de qualité très variable. Par ailleurs, il est nécessaire de rappeler que ces descripteurs de l'habitat ont été mesurés à des échelles spatiales distinctes, s'échelonnant entre le mm (profils de concentration en oxygène), le cm (profils de concentration en ammonium et les caractéristiques sédimentaires) et le dm (faciès sédimentaires). A ces différentes échelles spatiales de mesure correspondent éventuellement des échelles temporelles de réaction différentes.

Si la dynamique sédimentaire dicte *pro parte* l'évolution des processus de minéralisation, **les dépôts sédimentaires ou les modifications de la nature du substrat pourraient aussi constituer un facteur explicatif de l'évolution des indices faunistiques.** En effet, des variations très prononcées de richesse spécifique, d'abondance ou de structuration sont notées d'un prélèvement à l'autre, quelle que soit la station considérée. Ainsi, le dépôt épais de vase (5 à 10 cm) survenu en fosse sud entre les 30 mai et 18 juin s'accompagne de la diminution de la richesse spécifique (de 26 à 4 espèces), des densités (de 160 à 33 ind.0,5m⁻²) et de la diversité du peuplement (de 3,5 à 1,5). A

cette même station, des dépôts successifs peu épais (< 1cm) mais de nature différente (vase le 2 mai, sable coquillier le 16 mai) confèrent au substrat une nature hétérogène qui, en facilitant l'installation de nouvelles espèces affines des sédiments sableux, semble bénéfique au peuplement, ses densités et sa richesse en espèces étant plus élevées. Cette interprétation doit néanmoins être considérée avec précaution car, sur l'exemple de la station SAS4, le placage sablo-vaseux enregistré le 2 mai pourrait être responsable de la chute des densités du peuplement en place (3500 à 700 ind.0,5m⁻²). Cet exemple permet en outre d'illustrer la **réponse « à retardement » de la macrofaune** puisque cet évènement ne semble influencer la richesse spécifique qu'à la date suivante de prélèvement (de 22 espèces le 2 mai à 12 espèces le 16 mai). La réponse de la macrofaune peut en effet se matérialiser avec un certain retard ce qui rend plus difficile l'interprétation des potentielles relations entre la dynamique sédimentaire et celle de la faune. **D'autres processus sédimentaires peuvent en effet intervenir entre-temps.** Le placage sablo-vaseux cité précédemment n'a pas été retrouvé au prélèvement suivant (16 mai), et la diminution de la richesse spécifique ne serait plus alors une réponse à retardement de la macrofaune mais un **signal direct** du peuplement suite à l'érosion du sédiment superficiel.

Une **perturbation majeure de l'habitat peut ainsi provoquer une réponse rapide du peuplement en place**, sans que tous les descripteurs faunistiques ne la mettent nécessairement en évidence. L'exemple le plus flagrant s'observe à la station SA62 (fosse nord) entre les 30 mai et 18 juin : les vases sont remplacées par des sables fins et moyens très peu envasés et le peuplement en place voit sa composition faunistique modifiée : alors qu'il revêt un caractère écotonal à la fin du mois de mai (mélange d'espèces du faciès-type de la communauté à *A. alba-P. koreni* et de la communauté à *M. balthica*), des espèces affines des sables propres (*Donax vittatus*, *Magelona johnstoni*, *Spio decoratus*) participent à près de 50% aux densités faunistiques enregistrées le 18 juin. Les indices de diversité et régularité du peuplement ainsi que ses courbes abondance-biomasse restent pourtant inchangés, suggérant la colonisation de la station SA62 par des **individus adultes**. Située en fosse nord où les activités de dragage (entretien du chenal) sont fréquentes, il apparaît séduisant d'attribuer cette modification, tant de la nature granulométrique que de la composition faunistique, à un dépôt massif de dragage. Néanmoins, le nombre d'espèces et les densités faunistiques augmentent sensiblement, suggérant davantage un **transport et une sédimentation simultanés des particules sableuses et de sa macrofaune**. La remise en suspension et la dérive par les courants de flot dominant est en effet possible depuis les bancs sableux adjacents (Banc et Gambe d'Amfard), voire de la zone du Kannick. Ce transport d'individus adultes sur une distance de plusieurs km suite à des phénomènes d'arrachement a aussi été noté par Ropert et Dauvin (2000) en baie des Veys et par Armonies (2000) en Mer du Nord.

L'interprétation des relations entre les dynamiques sédimentaire et faunistique reste toutefois délicate en raison des **processus de (re)colonisation** pouvant s'effectuer, non plus par les peuplements adjacents, mais par le recrutement. En dépit des perturbations sédimentaires, la phase de recrutement ne semble pas affectée, les valeurs de richesse spécifique et d'abondance aux différentes stations évoluant de façon « naturelle ». La dynamique des populations dominantes (*A. alba*, *M. bidentata*, *N. hombergii*, *O. fusiformis*, *P. koreni*) illustre en effet l'arrivée des recrues au cours du printemps et/ou de l'été. Les abondances enregistrées à chaque station montrent néanmoins des fluctuations marquées et la question de savoir si les diminutions d'effectifs sont le fait de mortalités ou du départ des organismes reste entière. De nombreux auteurs ont en effet démontré que les jeunes post-larves sont très sensibles à l'enfouissement (Elmgren *et al.*, 1986; Bouma *et al.*, 2001), les individus ensevelis sous une couche trop importante de sédiment mourant par asphyxie. Ces derniers auteurs ainsi qu'Armonies (1994) et Olivier *et al.* (1996a) ont montré que les courants de marée, responsables de l'érosion du sédiment, peuvent également contribuer à réduire les effectifs de recrues suite à leur remise en suspension. Le départ des organismes peut aussi s'opérer activement, certaines espèces, telles *Abra alba*, *Pectinaria koreni* (Olivier *et al.*, 1996b), *Macoma balthica* ou *Cerastoderma edule* (de Montaudouin, 1997) ayant les capacités intrinsèques de quitter un habitat défavorable. Ces processus de remise en suspension des individus macrobenthiques, liés à l'hydrodynamisme et/ou aux mécanismes comportementaux, concernent un grand nombre d'espèces du peuplement des sables fins plus ou moins envasés de la baie de Seine orientale (Olivier *et al.*, 1996a). La dispersion des organismes ou leur redistribution spatiale s'effectue le plus souvent sur une échelle spatiale variant du mètre à la centaine de mètres (Norkko *et al.*, 2001) et pourrait, à l'instar des travaux d'Armonies (2000) participer à la modification de leurs patrons de distribution. Dans ce contexte, l'échelle spatiale sélectionnée dans cette étude (*i.e.* petite échelle : la station) serait un facteur explicatif de la variabilité temporelle des indices faunistiques du peuplement, des échanges entre peuplements adjacents étant possibles.

Il s'avère donc difficile de dégager une règle générale dans l'estuaire de la Seine puisqu'aucune relation ne se dessine entre l'amplitude de la fluctuation des paramètres faunistiques, l'intensité/la nature de l'évènement sédimentaire et les caractéristiques géochimiques de l'habitat. Cette absence de relation suggère que dans cet environnement estuarien intrinsèquement variable, l'adaptation des organismes est un pré-requis indispensable à leur survie (Ysebaert *et al.*, 2002). A défaut de corrélation entre ces différents descripteurs, **la dynamique des peuplements en place aux stations estuariennes et marines met néanmoins et de nouveau en avant la compartimentation de l'embouchure**. Les peuplements situés au débouché en mer de la Seine (stations SAS4 et SAF), appartenant au même compartiment (« croissant externe »), évoluent de façon comparable. La

dynamique de ces peuplements se distingue de celle des peuplements plus internes (stations SA52 et SA62), caractérisée par des dynamiques de peuplement chaotiques ponctuées de changements brusques et asynchrones. Les peuplements des fosses sont proches en termes de composition spécifique et d'abondance au sortir de l'hiver mais ils divergent l'un de l'autre dès le début du mois de mai, vraisemblablement en réponse aux mécanismes sédimentaires distincts dans les fosses nord et sud. Par ailleurs, si l'on considère chaque peuplement indépendamment, leur évolution vers une autre structuration (entre les 22 avril et 2 mai pour le peuplement de la fosse sud, entre les 2 et 16 mai pour celui de la fosse nord) pourrait correspondre à une réponse des peuplements estuariens aux débits fluviaux puisqu'au moment du basculement des caractéristiques faunistiques, les débits d'étiage sont atteints. Cette observation semble se vérifier de nouveau à la fin du suivi (3 décembre) : la structuration des deux peuplements estuariens tend à retrouver sa situation initiale (6 et 23 mars) alors que la crue de la Seine s'amorce dès le mois de novembre et qu'apparaît, à la même période, le premier pic de concentration de matière en suspension.

Cette hypothèse sous-entend **une indifférence des peuplements du large aux évènements sédimentaires qui s'y déroulent**. Malgré la variation des indices d'état (abondance, biomasse, richesse spécifique), les dépôts successifs de vase et/ou de vase sableuse et les remaniements du sédiment superficiel sont sans influence sur la dynamique de ces peuplements. Dans l'estuaire de l'Escaut, Ysebaert et Herman (2002) avaient déjà observé, à travers les variations altimétriques du sédiment, que les cycles érosion/dépôt sédimentaires ne pouvaient expliquer les fluctuations faunistiques. Ils ont conclu que les espèces étaient adaptées aux conditions locales de leur habitat et qu'elles étaient, de surcroît, relativement insensibles aux variations à court-terme de leur environnement. Cette conclusion ne peut être aussi clairement exprimée dans le cas des peuplements marins de l'estuaire de la Seine. Les courbes abondance-biomasse et la valeur statistique *W* associée traduisent une perturbation modérée de ces peuplements mais les variations de cet indice suggèrent **leur rééquilibrage, sinon permanent, tout au moins régulier**. Ces peuplements du large présenteraient un ou plusieurs points d'équilibre desquels ils s'éloigneraient peu lors d'une perturbation. Des mécanismes compensatoires rapides et efficaces (Ysebaert & Herman, 2002) limiteraient les effets de l'instabilité du milieu et expliqueraient l'évolution non seulement continue (*i.e.* pas de point de rupture ni de tendance temporelle d'évolution) de ces peuplements mais aussi dissociée des variations du régime fluvial de la Seine. Ces résultats se rapprochent de ceux d'Occhipinti-Ambrogi *et al.* (2005) à l'embouchure du Pô en mer Adriatique qui, bien qu'après avoir étudié la variabilité saisonnière (et non bi-mensuelle comme dans cette étude) des communautés macrobenthiques des substrats meubles sur une période de six ans, ont montré très peu de corrélations significatives entre le macrobenthos et les débits du Pô. Les seuls points de rupture de la dynamique faunistique ont été reliés à des crues exceptionnelles (débits >

6000 m³.s⁻¹) et la capacité de résilience des peuplements leur a permis de regagner, rapidement au regard de la durée du suivi (quelques mois), leur situation d'origine. A une échelle temporelle d'étude plus réduite (mensuelle) sur le littoral hawaïien, McCarthy *et al.* (2000) ont eux-aussi conclu à l'absence de relation entre les fluctuations de densités macrobenthiques et les périodes de crue. En s'inspirant des conclusions de ces auteurs, nous pouvons considérer qu'en estuaire de Seine, chaque station raconte sa propre histoire, le point commun étant l'existence d'évènements sédimentaires (dépôt, remise en suspension, transport).

CHAPITRE 5

INTENSITÉ DE LA MINÉRALISATION BENTHIQUE ET RÔLE DE LA MACROFAUNE DANS LES ECHANGES DE SUBSTANCES DISSOUTES À L'INTERFACE EAU-SÉDIMENT

INTRODUCTION

La dynamique sédimentaire observée à l'échelle bi-mensuelle dans les différents secteurs de l'estuaire n'explique que ponctuellement l'évolution de la minéralisation de la matière organique au sein de la colonne sédimentaire. En outre, les descripteurs physico-chimiques de l'habitat benthique ne semblent pas influencer directement la dynamique de la macrofaune benthique. Cette macrofaune intervient néanmoins sur les caractéristiques de son biotope *via* les processus de bioturbation. Par leur activité physiologique (respiration, excrétion,...) et par la construction de structures biogènes (galeries, terriers), les macro-organismes benthiques permettent et entretiennent des transferts de substances dissoutes entre des couches sédimentaires, non seulement voisines mais aussi non-adjacentes (Aller, 1988 ; Santschi *et al.*, 1990 ; Marinelli & Boudreau, 1996). Ils vont ainsi agir sur les cycles géochimiques (*i.e.* diagénèse précoce) et intervenir tant sur l'intensité que le mode de minéralisation de la matière organique. Plus indirectement, l'activité et la présence des organismes macrobenthiques influencent et modifient les propriétés physiques du sédiment telle que sa granulométrie, sa porosité, sa cohésion, sa stabilité ou encore sa rugosité de surface (Sandnes *et al.*, 2000 ; Dernie *et al.*, 2003).

La contribution de la macrofaune benthique aux processus géochimiques à l'interface eau-sédiment a ainsi été déterminée en s'appuyant sur différents peuplements de l'estuaire, considérés dans différents états (à la fin de l'hiver lorsque ceux-ci étaient à leur état le plus stable, et à la fin de l'été après la phase de recrutement et leur désorganisation associée ; Glémarec, 1979).

Ce travail s'est donc basé sur l'étude concomitante, dans différents secteurs de l'embouchure de la Seine, des caractéristiques de la macrofaune et des flux de composés dissous à l'interface eau-sédiment. Ces derniers sont de deux types : les **flux totaux** et les **flux diffusifs**.

Les premiers, mesurés directement par la méthode des incubations de carottes, reflètent l'ensemble des processus, liés à la fois à la minéralisation et à l'activité biologique, se déroulant dans le système. Les seconds, quant à eux, sont estimés au moyen des gradients verticaux de substances dissoutes contenus dans le sédiment, soit en y insérant une électrode sensible à la

concentration d'un ion spécifique, soit par extraction puis analyse de l'eau interstitielle des différentes couches sédimentaires. Contrairement aux flux totaux, l'échelle spatiale considérée pour les mesures de flux diffusifs ne permet pas de prendre en compte la présence d'organismes benthiques ni les échanges de substances dissoutes liés à leur métabolisme et à leur comportement. Il est donc logique d'observer un flux diffusif différent et inférieur au flux total. On considère généralement que le **flux total** correspond à la **somme d'un flux diffusif**, lié au gradient de concentration, et **d'un flux 'd'irrigation'**, lié à la présence d'organismes benthiques (Archer & Devol, 1992 ; Glud *et al.*, 1994). Ce flux d'irrigation prend en compte non seulement les phénomènes de respiration, d'excrétion, etc... principalement liés au méio- et au macro-benthos, mais aussi la présence de galeries accroissant les surfaces d'échange entre le sédiment et la colonne d'eau.

I. MATERIEL ET METHODES

I.1. MODE DE PRELEVEMENT, ECHANTILLONNAGE ET CONSTITUTION DES ENCEINTES

Compte tenu de l'influence de l'hydrologie de la Seine sur la sédimentologie dans l'estuaire et de la structuration des peuplements échantillonnés (adultes/recrues), deux campagnes en mer ont été réalisées en 2004, l'une en hiver (23-26 février ; débit : $483 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) et l'autre en automne (26-29 septembre ; débit : $264 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Neuf et huit stations ceinturant l'embouchure de la Seine ont été échantillonnées respectivement lors des mois de février et septembre (Figure V.1).

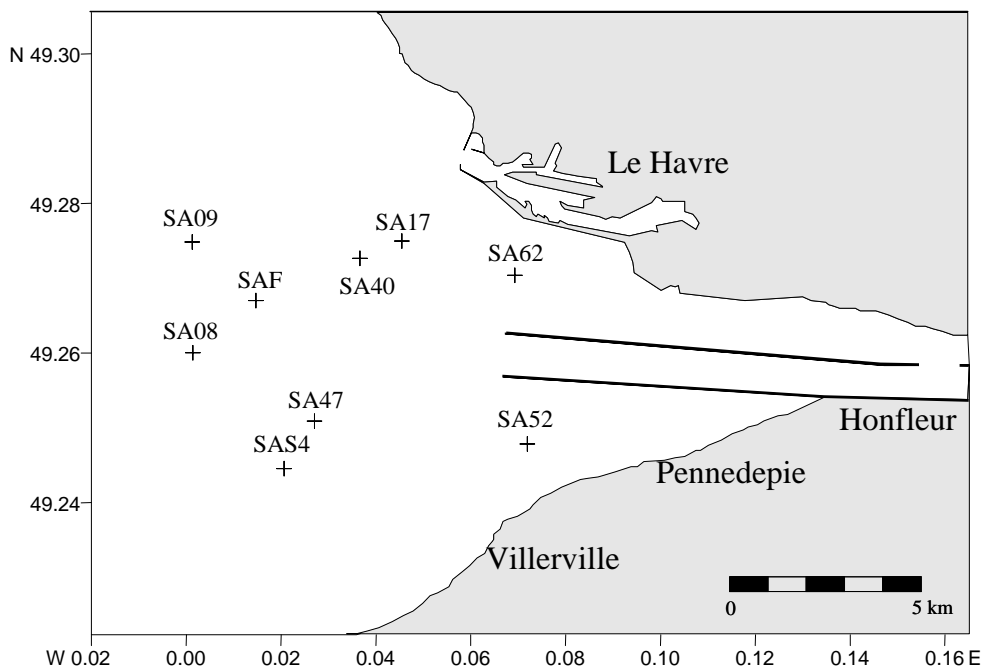


Figure V.1. Localisation des stations échantillonnées lors des campagnes de février et septembre 2004. Leurs coordonnées géographiques sont précisées dans l'annexe A. La station SA62 n'a pu être échantillonnée en septembre.

Les prélèvements de sédiment et de la macrofaune associée ont été effectués grâce à un carottier Reineck (surface échantillonnée : rectangle de $1/36^{\text{ème}}$ m²), permettant de prélever 10 à 15 cm de sédiment superficiel et quelques centimètres d'eau surnageante. Les sédiments superficiels visiblement perturbés lors du prélèvement ou de la remontée du carottier n'ont pas été retenus. Dès le retour de l'engin de prélèvement sur le bateau, un sous-échantillon a été effectué avec une carotte de diamètre interne de 15 cm dont le fond a été obturé par un capuchon en caoutchouc. Quatre carottes ont ainsi été constituées à chaque station.

A chaque station, de l'eau de fond a été prélevée au moyen d'une bouteille Niskin[®] (1 à 2 m au-dessus du fond). Elle a été transférée rapidement dans une nourrice souple et maintenue dans les mêmes conditions de température et d'obscurité que les carottes de sédiment. Cette eau a été utilisée comme référence lors des incubations.

Parallèlement, une bathysonde CTD (Conductivity-Temperature-Depth) Seabird[®] SBE 25 a été utilisée afin de mesurer la température et la salinité à proximité du fond.

I.2. FLUX A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT

I.2.1. Méthode directe : les flux totaux

La mesure des échanges de substances dissoutes entre l'eau surnageante et le sédiment abritant la macrofaune a été effectuée en utilisant la méthode d'incubations de carottes, technique communément utilisée dans l'estimation des échanges de composés dissous à l'interface eau-sédiment (Boon *et al.*, 1999 ; Denis, 1999 ; Denis *et al.*, 2001 ; Grenz *et al.*, 2003 ; Rabouille *et al.*, 2003). Cette méthode a consisté à mesurer directement, dans un système confiné, le changement de concentration de substances dissoutes d'un volume connu d'eau surnageante, en contact avec une surface connue de sédiment. L'évolution des concentrations des substances dissoutes du système a alors été comparée à celle de l'eau de fond qui n'avait aucun contact avec le sédiment. La différence a donné (1) le sens du flux (eau surnageante → sédiment ou sédiment → eau surnageante) et (2) l'intensité des échanges à l'interface eau-sédiment.

I.2.1.a. Système et prélèvements

Le système d'incubation s'est composé d'une nourrice souple remplie d'eau de mer (dite « eau de fond ») et de quatre enceintes cylindriques en PVC transparent, de 15 cm de diamètre interne.

Obturées à leur extrémité inférieure par un capuchon en caoutchouc, les quatre carottes ont été scellées à leur extrémité supérieure par une plaque de Plexiglas munie d'un joint torique dont l'écrasement assure l'étanchéité du système (Figure V.2-A). Une purge située dans cette plaque a permis le dégagement des bulles d'air par introduction d'eau de fond contenue dans la nourrice,

tandis qu'un orifice a permis d'insérer un bouchon en caoutchouc muni de deux connexions, l'une permettant le prélèvement d'eau surnageante et l'autre, l'arrivée de l'eau de fond provenant de la nourrice *via* des tubulures (Figure V.2-B). Les quatre carottes ainsi scellées et connectées à la même nourrice d'eau de fond ont été placées pour une durée de 8 heures au noir (pour prévenir toute production photosynthétique) dans une armoire réfrigérée à la température mesurée *in-situ* (Figure V.3-A).

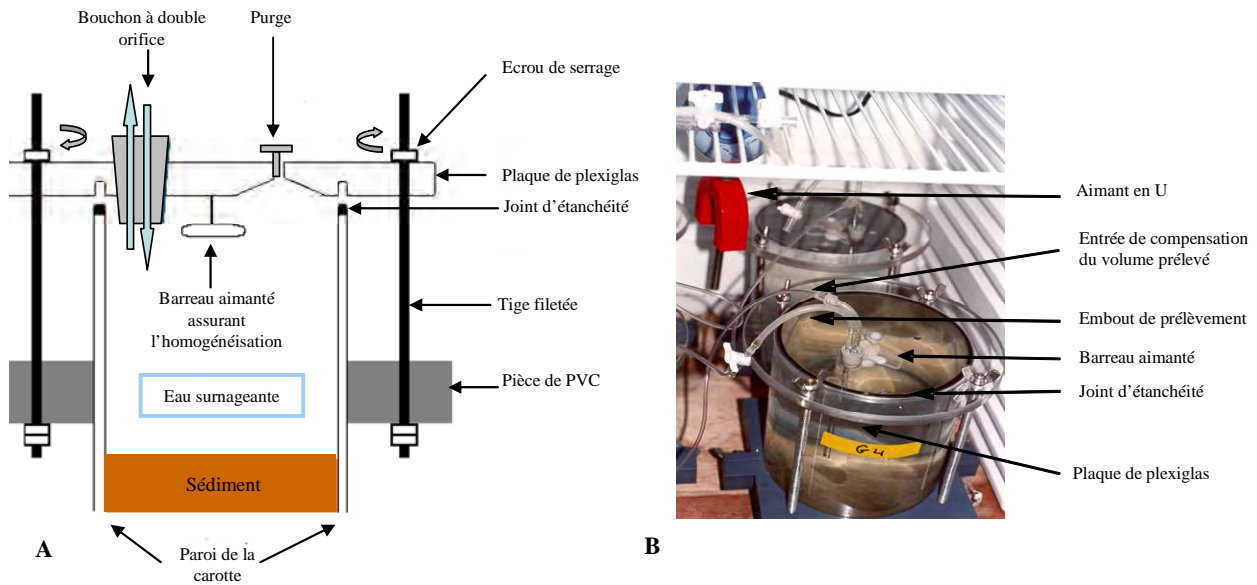


Figure V.2. Système de fermeture hermétique des carottes. A : coupe longitudinale ; B : photographie (L. Denis).

Des barreaux aimantés disposés en haut de chaque carotte ont été mis en mouvement à l'aide d'un aimant central en U (Figure V.2-B) fixé sur l'axe d'un moteur d'agitation à vitesse variable. Ce système d'agitation a permis l'homogénéisation de l'eau surnageante contenue dans chaque carotte et a empêché la formation de gradients de concentration (Cowan *et al.*, 1996). Un système identique d'agitation a aussi été employé dans la nourrice d'eau de fond.

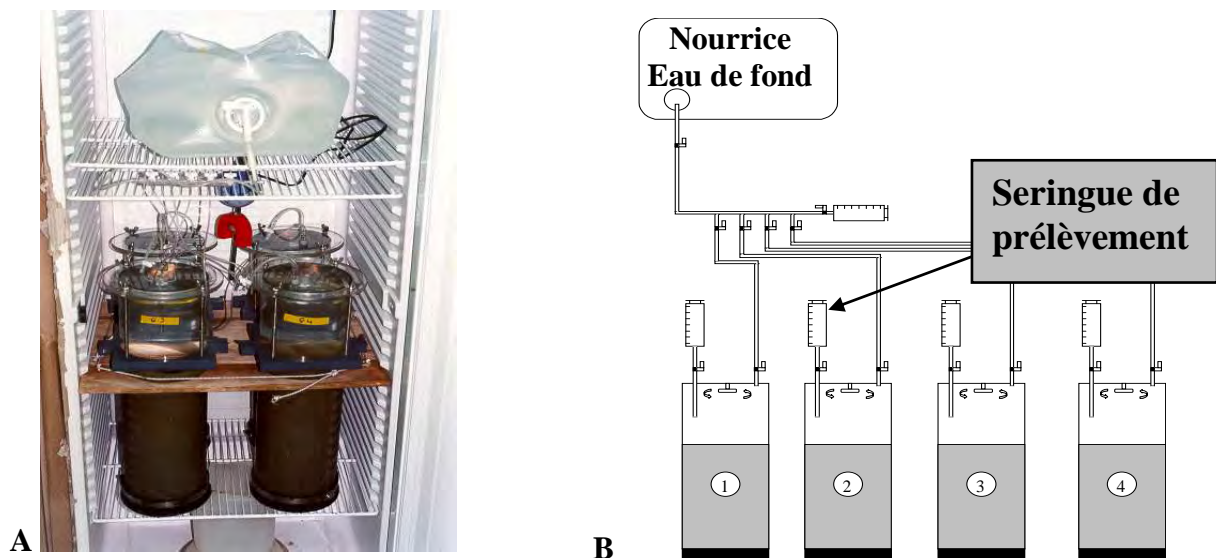


Figure V.3. Dispositif d'incubation des carottes de sédiment. A : vue d'ensemble (photo : L. Denis) ; B : représentation schématique.

Des prélèvements d'eau surnageante ont ensuite été effectués à l'aide d'une seringue (contenance : 60 ml ; Figure V.3-B). Chaque carotte étant connectée à la nourrice par des tubulures, tout prélèvement d'eau surnageante dans une carotte a été remplacé par un volume équivalent d'eau de fond provenant de la nourrice. La compensation de la perte de volume de la nourrice par son écrasement a évité tout contact entre l'eau de fond et l'air.

Au début et à la fin des incubations (T_0 et T_{0+8h} respectivement), deux seringues d'eau surnageante ont été prélevées dans chaque carotte et dans la nourrice. Aussitôt introduits par débordement dans une fiole jaugée, 50 ml ont été utilisés pour le dosage immédiat de l'oxygène dissous. Le volume restant a été filtré (Whatman GF/F 0,7 μm) et 2x20 ml utilisés pour le dosage de l'ammonium, dans des flacons rincés au préalable avec l'échantillon.

Au bout de 4 heures d'incubation (T_{0+4h}), seulement 60 ml ont été prélevés dans chaque enceinte afin de doser l'oxygène dissous.

I.2.1.b. Analyses chimiques

L'ensemble des analyses décrites ci-dessous a permis de déterminer les concentrations de composés dissous. Elles ont toutes été exprimées en $\mu\text{mol.l}^{-1}$.

- Oxygène

L'analyse de l'oxygène dissous de l'eau surnageante a été effectuée immédiatement après le prélèvement selon la méthode de Winkler grâce à un titrateur automatique Metrohm muni d'un agitateur magnétique. Le dosage a été réalisé dans des flacons à débordement dont le volume a été préalablement déterminé (≈ 35 ml). L'ajout de 250 μl de trois réactifs a précédé la titration par le thiosulfate de sodium (Aminot & Chaussepied, 1983).

- Ammonium

L'analyse de la concentration en ammonium a été effectuée selon la méthode de Solorzano (1969) reprise par Aminot et Chaussepied (1983) et adaptée pour des petits volumes. Le protocole est identique à celui présenté dans le chapitre 4 (paragraphe I.3.1.b).

I.2.1.c. Calcul des flux totaux

La détermination des concentrations de substances dissoutes a permis de suivre leur évolution, à la fois dans les enceintes et la nourrice d'eau de fond, placées parallèlement en incubation. La différence entre l'évolution temporelle de la concentration d'un composé dissous dans l'eau de fond et dans l'eau surnageante de chaque carotte permet la détermination du flux total à l'interface eau-sédiment. La formule suivante est appliquée :

$$Flux = \left(\frac{\Delta C}{\Delta t} \right)_{Carotte} - \left(\frac{\Delta C}{\Delta t} \right)_{Nourrice} \times Hauteur\ d'eau\ surnageante \times 1000$$

où C représente la concentration ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) et t le temps (h) ; la hauteur d'eau surnageante est exprimée en mètre (m) et le flux en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Par convention, un flux négatif est dirigé vers le sédiment tandis qu'un flux positif est dirigé vers la colonne d'eau. Toutefois, afin de faciliter la lecture, le flux d'oxygène, systématiquement dirigé vers le sédiment, sera repris sous le terme générique de demande benthique en oxygène, ou TOU (Total Oxygen Uptake) avec des valeurs toujours positives.

Le volume d'eau surnageante est un paramètre important intervenant dans le calcul des flux. Celui-ci est calculé après avoir mesuré la hauteur d'eau contenue dans chaque carotte. Cette hauteur est prise en quatre points pour une estimation prenant en compte les reliefs en surface du sédiment. Généralement, la hauteur d'eau surnageante des carottes est comprise entre 7 et 26 cm, équivalent à un volume d'eau surnageante de 1,2 à 4,6 litres.

Lors de chaque prélèvement, un volume connu d'eau surnageante est soustrait de chaque carotte pour analyse, et remplacé par le même volume d'eau provenant de la nourriture. Cet apport entraîne soit une dilution (si $[C]_{nourrice} < [C]_{carotte}$), soit une augmentation de la concentration des composés dissous dans l'eau surnageante (si $[C]_{nourrice} > [C]_{carotte}$) qui est intégrée dans le calcul de flux. Une correction a été systématiquement effectuée pour chaque prélèvement à partir de la concentration mesurée dans la nourriture au cours du temps (Denis, 1999 ; Figure V.5).

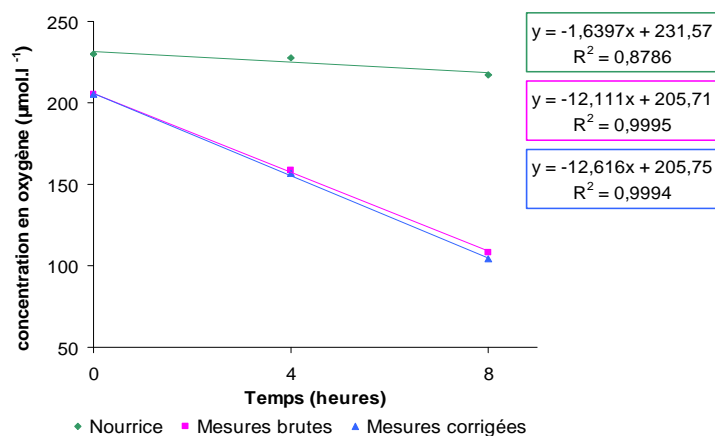


Figure V.5. Evolution de la concentration en oxygène dans l'eau surnageante d'une carotte comparée à l'évolution des mêmes concentrations dans l'eau contenue dans la nourriture incubée dans les mêmes conditions. Les mesures brutes (non corrigées, en rose) sont présentées ainsi que les mesures prenant en compte le remplacement de l'eau prélevée par le fond (corrigées, en bleu).

I.2.2. Méthode indirecte : mesure des gradients et flux diffusifs associés

Afin de quantifier les flux diffusifs à l'interface eau-sédiment, les mesures de concentration des substances dissoutes dans la colonne sédimentaire ont été effectuées selon deux méthodes. Pour

ce faire, à la fin des incubations (T_{0+8h}) et pour chacune des 4 enceintes incubées, un sous-échantillonnage a été effectué à l'aide de 4 sous-carottes de 2,6 cm de diamètre. Sélectionnée aléatoirement, la première sous-carotte a été utilisée pour mesurer la concentration en oxygène de l'eau interstitielle dans un délai inférieur à 15 minutes après le sous-carottage. Les deux sous-carottes suivantes ont fait l'objet d'un découpage centimétrique, et leurs vis-à-vis ont été groupés puis congelés en vue du dosage ultérieur de l'ammonium. La dernière sous-carotte, elle-aussi découpée de façon centimétrique, a été destinée à la détermination de la porosité, la teneur en matière organique et la granulométrie du sédiment (paragraphe I.5).

La figure V.6 synthétise les opérations effectuées à la fin des incubations.

I.2.2.a. Utilisation de microélectrodes

Cette technique a été employée afin de mesurer les concentrations en **oxygène dissous** dans l'eau interstitielle. Les profils de concentration ont été effectués en condition de lumière minimale au moyen de microélectrodes de type Clark OX100 (UnisenseTM). L'utilisation d'un micromanipulateur motorisé piloté par ordinateur, ainsi que la visualisation en temps réel des mesures effectuées dans le sédiment nous ont permis d'adapter la résolution des profils au gradient observé (Figure V.7). La température de surface du sédiment a aussi été relevée grâce à un thermomètre digital à pénétration (précision $\pm 0,1^\circ\text{C}$).

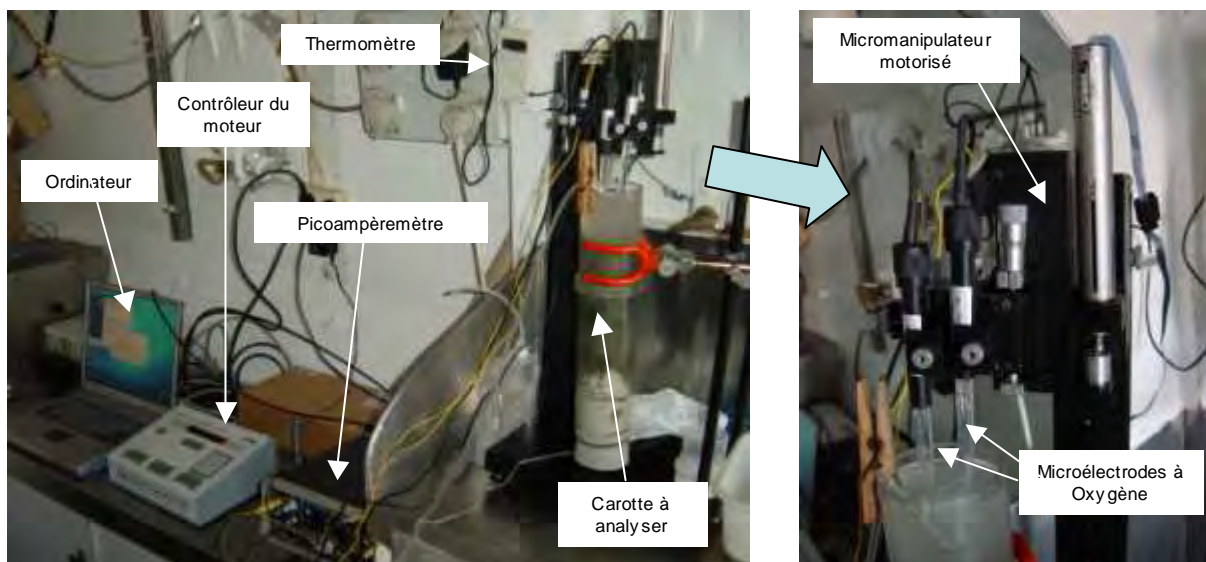


Figure V.7 Ensemble du dispositif embarqué pour la mesure des profils de concentration en oxygène.

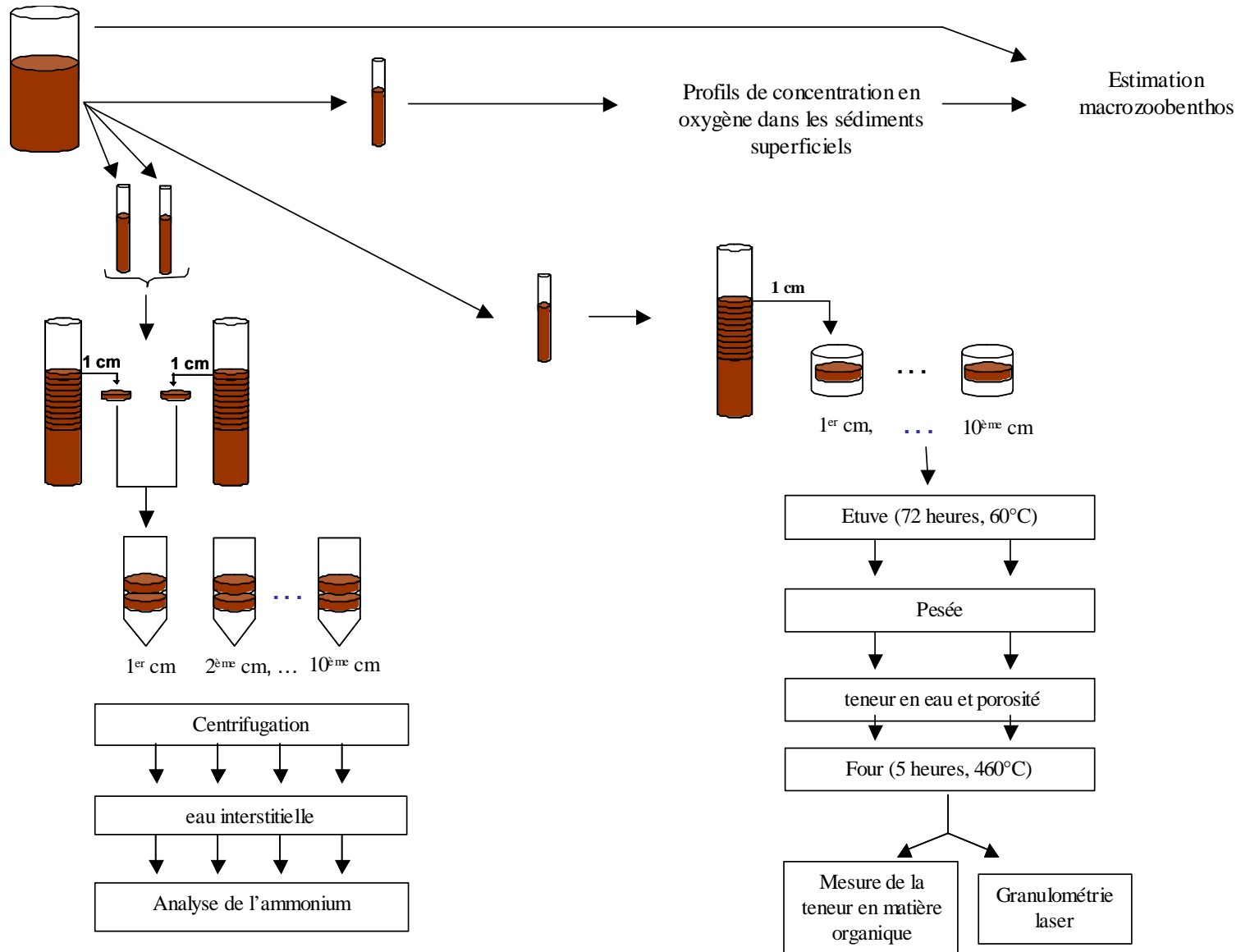


Figure V.6. Protocole de sous-échantillonnage de chaque carotte effectué à la fin des incubations, et devenir des échantillons.

I.2.2.b. Extraction de l'eau interstitielle *via* la découpe de carottes de sédiment

Avec l'objectif de déterminer les concentrations d'ammonium de l'eau interstitielle, des carottes de 2,6 cm de diamètre ont fait l'objet d'un découpage centimétrique au moyen d'une bague transparente, jusqu'à 10 cm de profondeur (Figure V.6). Les vis-à-vis de deux sous-carottes ont été groupés¹ puis congelés avant l'extraction de l'eau interstitielle par centrifugation (3000 tours.min⁻¹, 15 min). Les concentrations en ammonium ont été déterminées selon la méthode décrite au chapitre 4 (paragraphe I.3.1.b).

I.2.2.c. Calcul des flux diffusifs

Les flux diffusifs ont été calculés à partir des gradients de concentration des substances dissoutes dans la colonne sédimentaire, selon la méthode présentée en annexe F.

I.3. MACROFAUNE

A la suite du sous-échantillonnage de chaque carotte de 15 cm de diamètre, le sédiment restant ainsi que celui de la sous-carotte ayant servi à déterminer les profils de concentration d'oxygène ont été tamisés sur une toile métallique de vide de maille carrée de 1 mm afin d'étudier les paramètres macrofaunistiques (Figure V.6). Le refus de tamis a ensuite été fixé dans une solution de formaldéhyde salé à 10 %.

La macrofaune a été triée puis déterminée jusqu'au rang spécifique avant d'être dénombrée, pesée puis calcinée. Les abondances ont été exprimées en ind.0,016 m⁻², les biomasses en mg PSLC. 0,016 m⁻².

Les données macrobenthiques utilisées dans cette étude correspondent aux indices faunistiques classiques (richesse spécifique, abondance, biomasse). Néanmoins, les espèces interagissant entre elles tout comme avec leur milieu, elles créent une dynamique particulière, de laquelle découle le fonctionnement du système. Deux approches complémentaires ont alors été développées et ont consisté à classer les espèces en groupes fonctionnels :

- (i) sur la base de leur guildes trophique,
- (ii) selon leur mode de bioturbation du sédiment.

I.3.1. Régime trophique

L'intérêt de cette approche réside dans la possibilité d'inclure toutes les sources de nourriture disponibles pour les organismes dans un minimum de catégories (Pearson, 1971). La répartition des espèces au sein de groupes exploitant le même type de ressources permet ainsi de dégager la

¹ Les volumes d'eau interstitielle sont souvent faibles. Afin de s'affranchir de dilution, le regroupement des « tranches » de même profondeur est un bon compromis pour obtenir des volumes suffisants afin de doser les concentrations de sels nutritifs.

réponse de chaque groupe trophique face aux variations de l'environnement. La structure de ces groupes trophiques permet de mettre en évidence les tendances générales dans la réponse du peuplement dans son ensemble, réponse qui ne pourrait être détectée par l'étude d'une espèce particulière.

A partir des travaux de Hunt (1925), Pearson (1971), Fauchald et Jumars (1979) et Dauvin (1984), les espèces récoltées ont été classées en cinq groupes trophiques (Annexe I) : les suspensivores, les dépositivores de surface, les dépositivores de sub-surface, les carnivores et les mixtes.

I.3.2. Types de bioturbation

L'influence des organismes benthiques sur le déplacement des particules sédimentaires et des substances dissoutes diffère selon leur activité. Afin de considérer les effets de la bioturbation dans les échanges de composés dissous à l'interface eau-sédiment, les espèces récoltées ont été classées en cinq groupes (biodiffuseur, biodiffuseur à galerie, convoyeur, convoyeur inverse et régénérateur ; Annexe I), chacun d'eux ayant un mode particulier de remaniement des particules sédimentaires (François, 1999 ; François *et al.*, 1997 ; François *et al.*, 2001 ; François *et al.*, 2002).

I.4. CARACTERISTIQUES SEDIMENTAIRES

Porosité, teneur en matière organique et granulométrie du sédiment ont été déterminées à partir d'une même sous-carotte de sédiment obtenue à la fin des incubations (Figure V.6). Leur méthode d'analyse ont été développées antérieurement (porosité : chapitre 4 ; teneur en matière organique : perte au feu ; granulométrie : laser Coulter LS230).

I.5. TRAITEMENTS STATISTIQUES

Après vérification de l'homogénéité des variances, les données ont été traitées à l'aide d'analyses de variance à un facteur (ANOVA) suivies, dans le cas de différences significatives, de tests de comparaisons multiples (Student-Newman-Keuls). En cas d'hétérogénéité des variances des données, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été retenu. Lorsque celui-ci attestait d'une différence significative, il était suivi d'un test de comparaison de type SNK (Scherrer, 1984).

Les corrélations entre les paramètres sédimentaires, chimiques et biologiques ont été testées à l'aide du coefficient de rang de Spearman (Scherrer, 1984).

II. RESULTATS

II.1. CARACTERISTIQUES SEDIMENTAIRES DES ENCEINTES INCUBÉES

II.1.1. Granulométrie

Les sédiments superficiels ont été classés en 3 catégories : (i) les pélites (particules de diamètre $< 63\mu\text{m}$), (ii) les sables fins et très fins ($63\mu\text{m} < < 500\mu\text{m}$) et (iii) les sables moyens ($500 < < 2000\mu\text{m}$). Aucun gradient vertical n'ayant pu être mis en évidence dans chacune de ces classes, les résultats obtenus dans des couches superposées ont donc été moyennés.

La fraction des sables moyens étant inférieure à 10%, seuls les résultats de la fraction pélique et des sables fins et très fins sont présentés à la figure V.8.

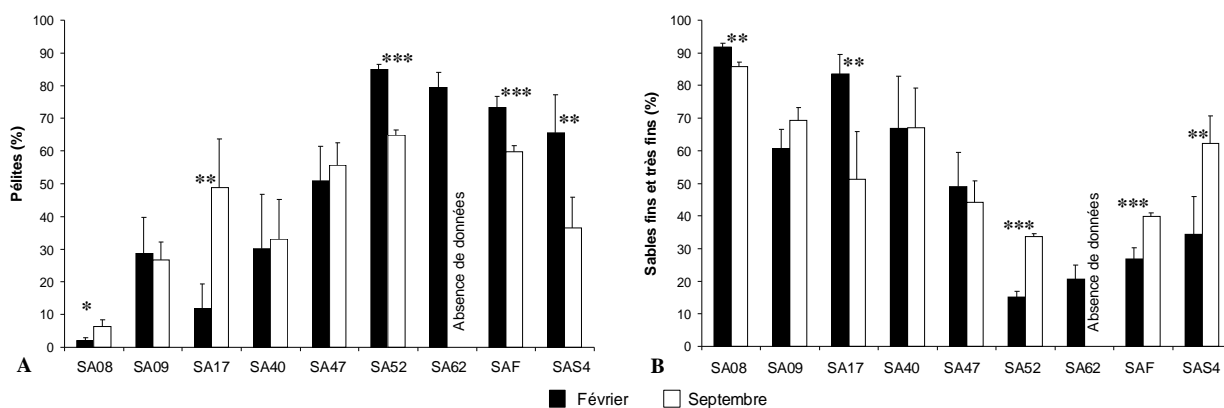


Figure V.8. Taux moyens de pélites (+ écarts types, A) et de sables fins et très fins (+ écarts types, B) enregistrés en février et en septembre aux stations SA08, SA09, SA17, SA40, SA47, SA52, SA62, SAF et SAS4 (seuil de significativité illustrant, lorsqu'elles existent, des différences temporelles au sein de chaque station : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).

En période hivernale, les sédiments présentent une forte hétérogénéité dans leur composition granulométrique. Ainsi, la fraction pélique varie de $2,7 \pm 6,6\%$ à $82,4 \pm 3,6\%$ (stations SA08 et SA52 respectivement, Figure V.8-A). Un test de comparaisons multiples a permis de distinguer 3 groupes de stations aux caractéristiques granulométriques bien distinctes ($p < 0,05$) :

- stations de type sableux : SA08 et SA17 ;
- stations de type sablo-vaseux : SA09, SA40 et SA47 ;
- stations de type vaseux : SA52, SA62, SAF et SAS4.

A la fin de l'été, les stations présentent encore des compositions sédimentaires variées mais ces différences sont moins marquées. De façon générale, on observe en septembre une homogénéisation de la nature granulométrique vers un sédiment fin envasé (vase sableuse ou sable vaseux ; Figures V.8-A et V.8-B). Les stations présentent ainsi une nouvelle organisation en septembre selon leur richesse en pélites ($p < 0,05$) :

- station de type sableux : SA08 ;
- stations de type sablo-vaseux : SA09, SA40 et SAS4 ;
- stations de type vaso-sableux : SA17, SA47, SA52 et SAF.

II.1.2. Porosité

La porosité a été étudiée sur l'ensemble de chaque colonne sédimentaire. Seule la moyenne de ces valeurs est présentée par station, en raison de l'absence de gradient vertical marqué.

De nouveau, les sédiments de l'estuaire montrent une grande variété dans leur porosité (Figure V.9). En février, les plus faibles porosités sont mesurées aux stations typiquement sableuses (SA08 – $0,42 \pm 0,02$) alors que les plus fortes sont enregistrées aux stations vaseuses (SA52 – $0,74 \pm 0,02$).

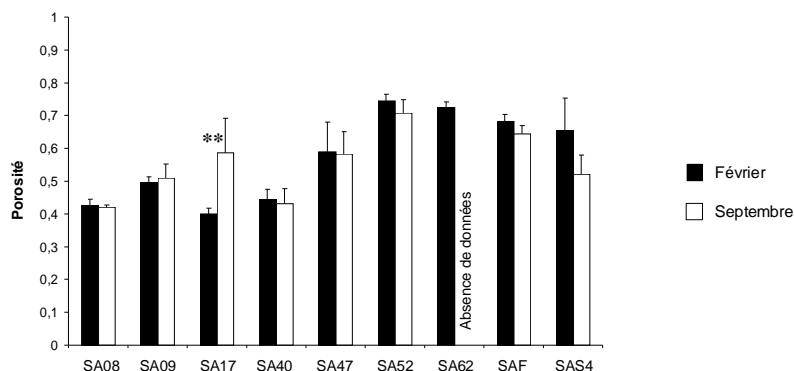


Figure V.9. Porosités moyennes (+ écarts types) des sédiments échantillonnés en février et en septembre (seuil de significativité : ** : $p < 0,01$).

A la fin de l'été, la porosité des sédiments analysés reste du même ordre de grandeur qu'au mois de février et les valeurs minimales ($0,42 \pm 0,01$) et maximales ($0,71 \pm 0,04$) sont enregistrées aux mêmes stations qu'à la fin de l'hiver. Malgré les modifications de la composition granulométrique intervenues entre février et septembre à la plupart des stations, seul le sédiment de la station SA17 présente une porosité significativement plus forte en septembre ($p < 0,05$).

II.1.3. Matière organique

L'analyse centimétrique de la teneur en matière organique ne nous a pas permis de mettre en évidence de gradient vertical. De ce fait, la valeur moyenne sur l'ensemble des couches analysées a été considérée à chaque station.

A l'instar de la composition granulométrique, les taux de matière organique sont variés en hiver (Figure V.10) avec des valeurs minimales enregistrées à la station SA08 ($0,68 \pm 0,08\%$) et maximale dans la fosse nord (SA62 : $4,70 \pm 0,45\%$).

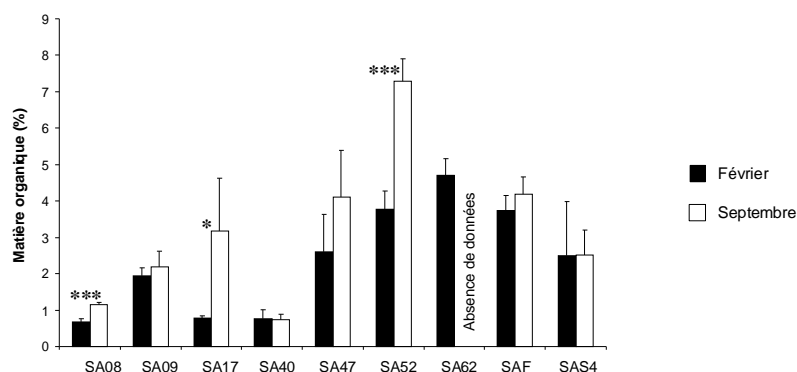


Figure V.10. Teneurs moyennes en matière organique (+ écarts types) mesurées dans le sédiment échantillonnées en février et en septembre (seuil de significativité : * : $p < 0,05$; *** : $p < 0,001$).

En septembre, les teneurs en matière organique varient de $0,74 \pm 0,15\%$ (SA40) à $7,3 \pm 0,51\%$ (SA52). Le sédiment est plus riche en matière organique à cette période de l'année sur l'ensemble des sites, même si cette tendance n'est significative qu'à 3 stations (SA08, SA17 et SA52).

II.2. CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES

II.2.1. Richesse spécifique

Un total de 31 et 52 espèces, dominées par les Mollusques, les Annélides Polychètes et les Arthropodes, a été récolté respectivement en février et septembre.

En février, les enceintes de la station SA62 mises en incubation n'abritaient aucun individu macrobenthique. Le nombre moyen d'espèces recensées aux autres stations (sur une surface de $0,016 \text{ m}^2$) varie de $0,7 \pm 0,5$ (SA52) à $7,7 \pm 1,2$ (SA09 ; Figure V.11).

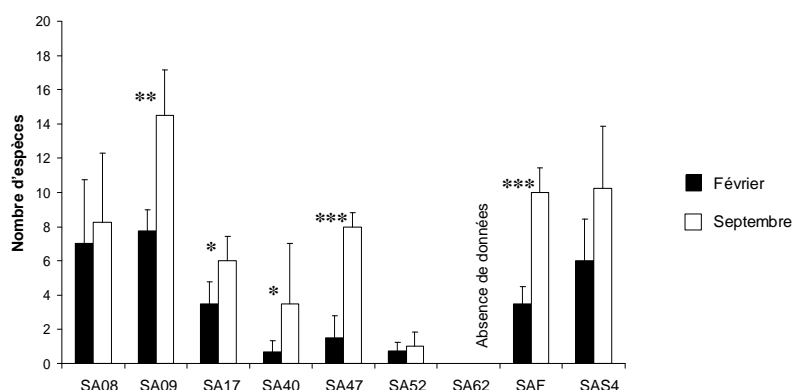


Figure V.11. Richesses spécifiques moyennes (+ écarts types) des peuplements des stations échantillonnées en février et en septembre. Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

Suite à la période de recrutement des larves, la faune est plus diversifiée à la fin de l'été ($p < 0,05$), hormis aux stations SA08 et SA52.

II.2.2. Abondance et biomasse

Tout comme la richesse spécifique, les abondances et biomasses moyennes se caractérisent par une variabilité spatiale importante (Figures V.12-A et V.12-B) : en excluant la station de la fosse nord (SA62), les valeurs minimales sont enregistrées à la station de la fosse sud (SA52), tant

en hiver qu'à l'automne et les valeurs maximales, aux stations vaso-sableuses telle la station SA09 en février et la station SAS4 en septembre.

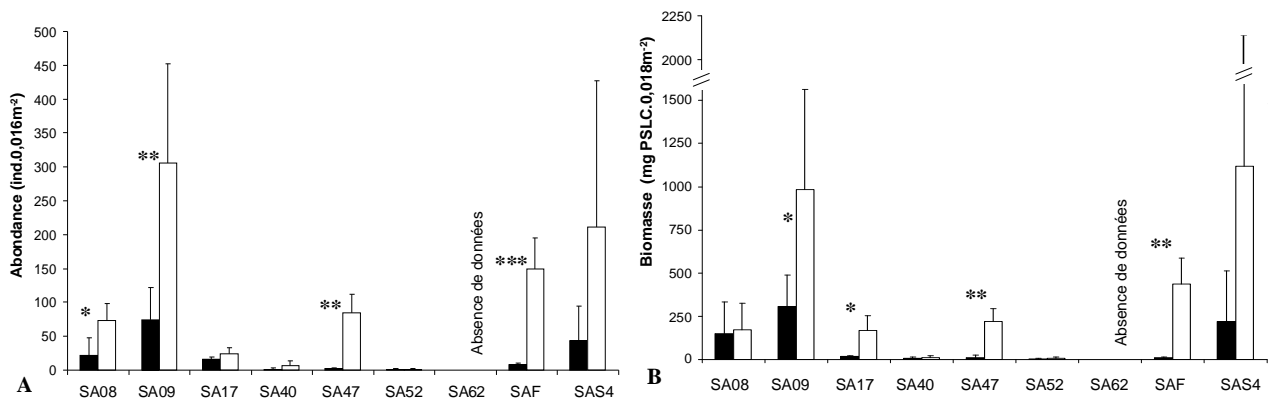


Figure V.12. Abondances moyennes (+ écarts types, A) et biomasses moyennes (+ écarts types, B) enregistrées aux stations échantillonnées en février (noir) et septembre (blanc). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

Les abondances et/ou biomasses moyennes répertoriées en février sont très faibles aux stations SA17, SA40, SA47, SA52 et SAF. Cette observation reste valable en septembre aux stations SA40 et SA52 alors que les effets du recrutement sont ressentis sur les autres stations ($p < 0,05$).

II.2.3. Groupes trophiques

La structure trophique des peuplements montre une forte variabilité spatiale tant à petite échelle (*i.e.* intra-site) qu'à l'échelle du secteur échantillonné. En outre, elle est généralement dominée par un seul groupe (Figures V.13-A et V.13-B).

Ainsi au mois de février, les déposivores de surface sont majoritairement représentés aux stations SA09 et SA17 ($p < 0,05$), tandis que les déposivores de sub-surface prédominent à la station SAF ($p < 0,01$). Les quatre types trophiques sont représentés uniquement à la station SA08 et, à l'instar de la station SAS4, ce sont néanmoins les déposivores de sub-surface et les mixtes qui sont les mieux représentés.

A l'automne, la variabilité spatiale est plus marquée, et si les déposivores de surface dominent aux stations SA08 et SA09 ($p < 0,05$), ce sont au contraire les déposivores de sub-surface et les mixtes qui représentent l'essentiel des régimes trophiques aux stations SA17, SA47, SAF et SAS4.

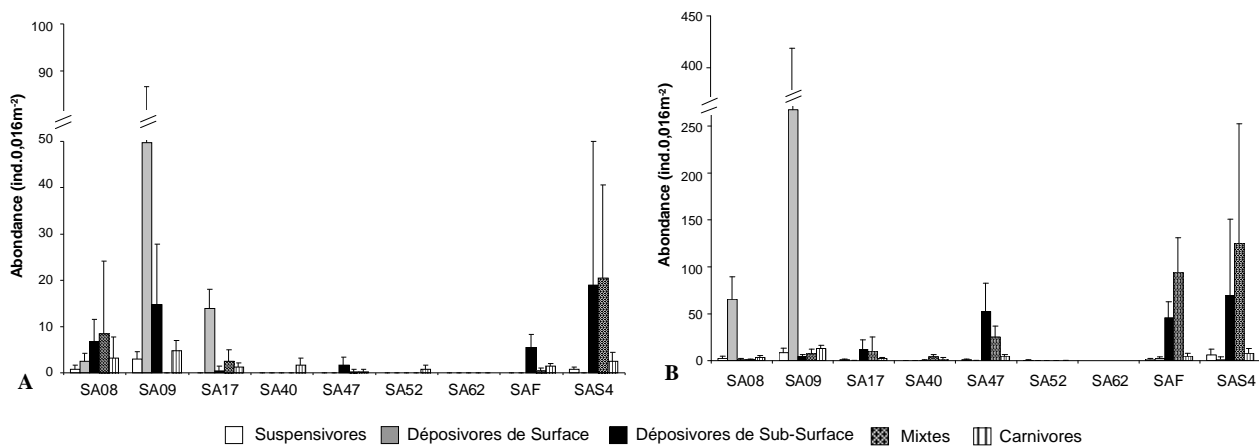


Figure V.13. Abondances moyennes (ind.0,016m⁻² + écart type) des suspensivores, déposivores de surface et sub-surface, mixtes et carnivores aux stations échantillonnées aux mois de février (A) et septembre (B).

II.2.4. Modes de bioturbation

Parmi les différents types de bioturbateurs, les régénérateurs n'ont pas été récoltés au cours des campagnes hivernale et automnale. Biodiffusion et bioirrigation sont les modes de bioturbation les mieux représentés (Figures V.14-A et V.14-B). Cependant, la variabilité spatiale est prononcée, et dans l'essentiel des stations échantillonnées, un seul mode de bioturbation prédomine.

Au mois de février, la bioturbation est effectuée majoritairement par les biodiffuseurs à galerie aux stations SA09 et SA17 ($p < 0,01$) tandis que ce sont les biodiffuseurs de surface et les convoyeurs inverses qui sont respectivement les mieux représentés aux stations SAS4 et SAF ($p < 0,05$).

A l'automne, la bioirrigation est majoritaire aux stations SA08 et SA09 ($p < 0,01$) tandis que la biodiffusion prédomine aux stations SA17 et SA47 ($p < 0,01$). Les convoyeurs inverses participent autant à la bioturbation que les biodiffuseurs de surface aux stations SAF et SAS4.

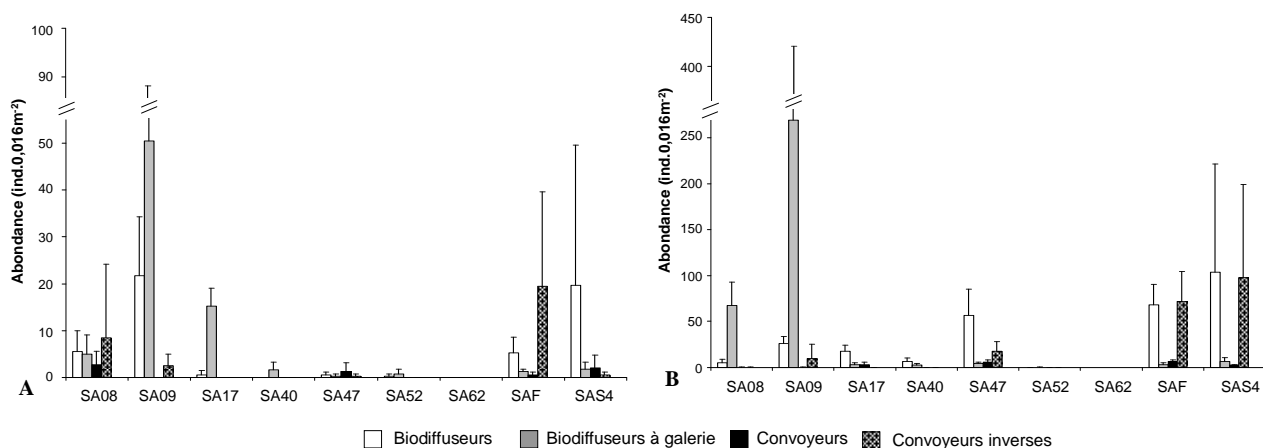


Figure V.14. Abondances moyennes (ind.0,016m⁻² + écart type) des biodiffuseurs de surface et à galerie, des convoyeurs, convoyeurs inverses et régénérateurs aux stations échantillonnées aux mois de février (A) et septembre (B).

II.3. CARACTERISTIQUES HYDROLOGIQUES DE L'EAU DE FOND

II.3.1. Température et salinité

Comprises entre 6,8 et 7,3°C au mois de février et entre 16,7 et 17,5°C au mois de septembre, les températures de l'eau de fond, sont spatialement homogènes, tant en hiver qu'à l'automne. Dans la zone étudiée, la salinité a peu varié au cours de l'échantillonnage, étant toujours comprise entre 29,6 et 33, 2 en hiver, et entre 30,0 et 32,9 à l'automne.

II.3.2. Oxygène dissous

Les concentrations en oxygène mesurées dans l'eau de fond varient de $275 \pm 11 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA62) à $302 \pm 7 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA09) au mois de février (Figure V.15) et quelques différences significatives sont relevées entre stations. Ainsi, les concentrations en oxygène mesurées aux stations des fosses (SA52 et SA62) sont significativement plus faibles que celles mesurées aux stations situées au large (SA08 et SA09) et dans le prolongement de la fosse nord (SA17 et SA40).

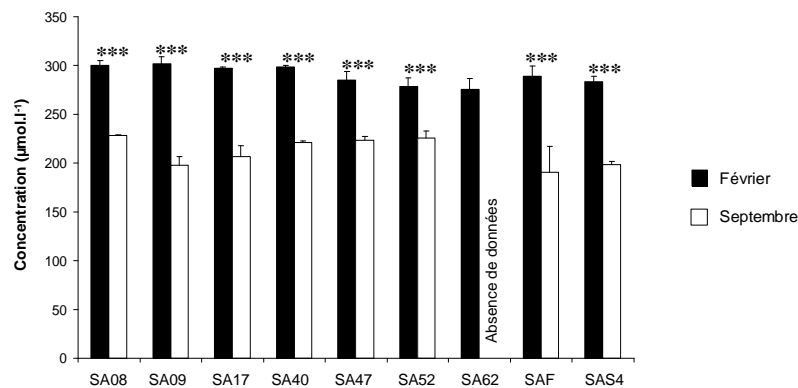


Figure V.15. Concentrations moyennes en oxygène dissous (+ écarts types) mesurées dans l'eau de fond des stations échantillonnées en février et en septembre. Seuil de significativité : *** : $p < 0,001$.

Au mois de septembre, les concentrations en oxygène de l'eau de fond sont significativement plus faibles qu'en période hivernale ($p < 0,001$), s'échelonnant de $191 \pm 26 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SAF) à $229 \pm 1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA08 ; Figure V.15), principalement en raison des températures plus élevées.

II.3.3. Ammonium

Les concentrations en ammonium de l'eau de fond sont élevées et hétérogènes, tant entre stations qu'entre campagnes, et sont significativement plus fortes à l'automne ($p < 0,05$ à $p < 0,001$), à l'exception de la station SA52. Couvrant une gamme de valeurs similaires au cours des deux campagnes (Figure V.16), les concentrations en azote ammoniacal fluctuent respectivement de $3 \pm 1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA08) à $30 \pm 3 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA62), et de $5 \pm 0 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SA08) à $29 \pm 11 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (SAF).

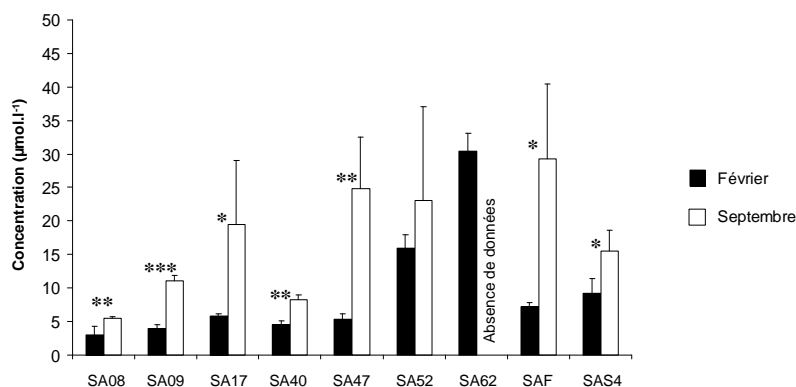


Figure V.16. Concentrations moyennes (+ écarts types) en ammonium mesurées dans l'eau de fond des stations échantillonnées en février et en septembre. Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

II.4. FLUX A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT

II.4.1. Oxygène dissous

II.4.1.a. Flux totaux

Toujours dirigés de la colonne d'eau vers les sédiments, les flux totaux d'oxygène mesurés au mois de février couvrent une large gamme de valeurs (Figure V.17), les minima étant attribués aux stations SA17, SA40 et SA08 (respectivement 151 ± 105 , 171 ± 12 et $177 \pm 189 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) tandis que les maxima sont enregistrés aux stations des fosses (SA52 : $667 \pm 102 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; SA62 : $1200 \pm 486 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Ces stations mises à part, aucune zone ou gradient spatial de demandes benthiques en oxygène ne se dessine.

Les flux totaux d'oxygène enregistrés au mois de septembre sont globalement plus élevés, s'échelonnant entre $292 \pm 84 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (SA40) et $1542 \pm 645 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (SAS4). Néanmoins, cet accroissement significatif ($p < 0,05$ et $p < 0,01$) ne concerne que les stations SA17, SA47, SAF et SAS4 (Figure V.17).

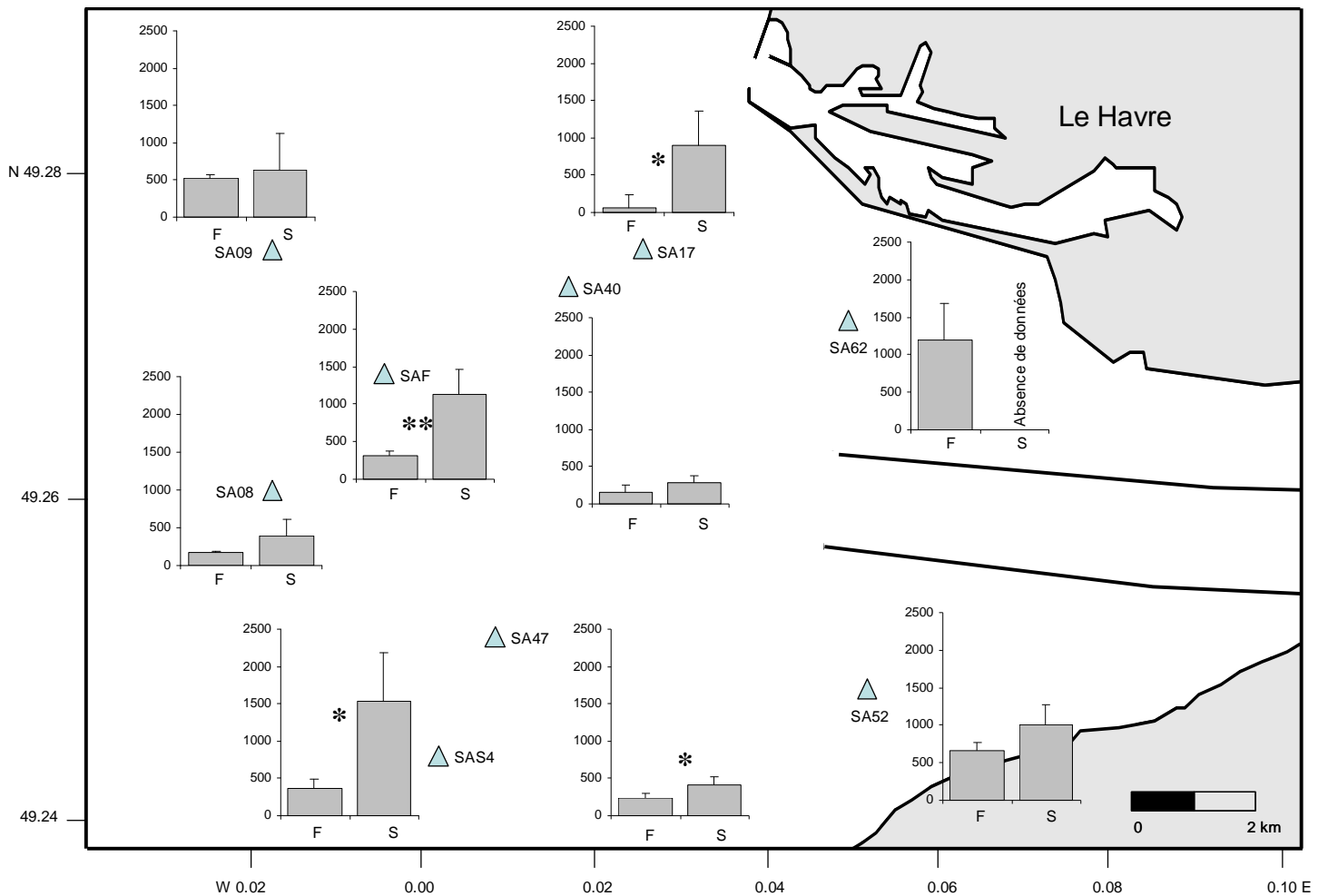


Figure V.17. Flux totaux moyens d'oxygène dissous ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$; + écarts types) à l'interface eau-sédiment en février (F) et septembre (S). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$.

II.4.1.b. Flux diffusifs

Les flux diffusifs d'oxygène sont tous positifs (Figure V.18).

S'ils atteignent des valeurs nettement moins élevées que les flux totaux, ils couvrent néanmoins une large gamme et ce sont aux mêmes stations, en période hivernale, que sont enregistrées les valeurs extrêmes. Les flux les plus faibles sont en effet mesurés aux stations SA08, SA17 et SA40 (respectivement 2 ± 3 , 19 ± 3 et $32 \pm 9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) tandis que les valeurs maximales sont de nouveau enregistrées aux stations des fosses (SA62 : $132 \pm 33 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$; SA52 : $155 \pm 99 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$).

Au mois de septembre, les flux diffusifs sont significativement plus élevés ($p < 0,05$ à $p < 0,001$; Figure V.18), à l'exception de la station SA40 ($37 \pm 2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$). Suite à leur augmentation d'un facteur 3 à 43, les flux diffusifs varient entre 101 ± 48 et $480 \pm 9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (SA08 et SAF respectivement).

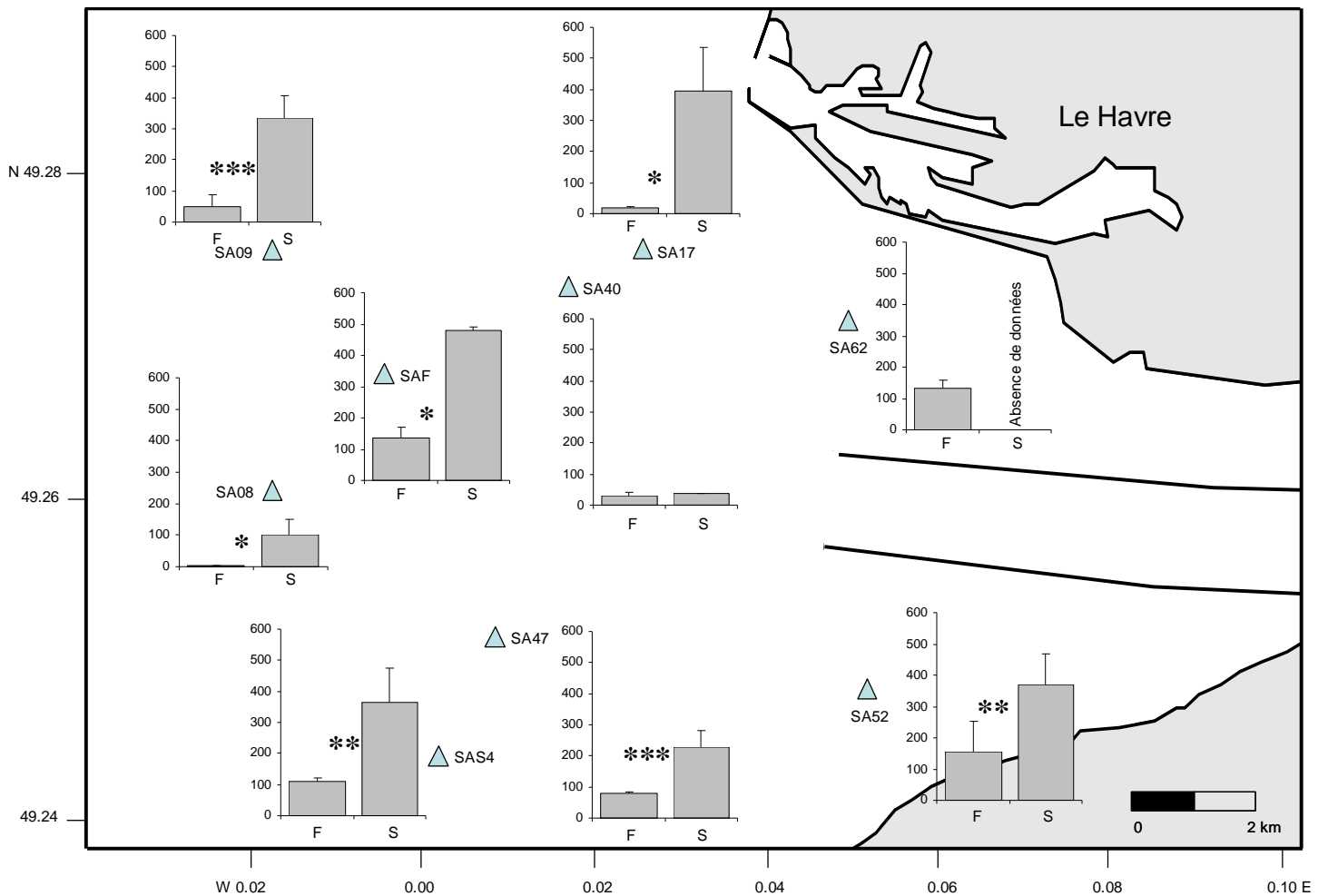


Figure V.18. Flux diffusifs moyens d'oxygène dissous ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; + écarts types) à l'interface eau-sédiment en février (F) et septembre (S). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

II.4.1.c. Flux d'irrigation

Les flux totaux étant toujours supérieurs aux flux diffusifs, les flux moyens d'irrigation résultants sont toujours positifs mais présentent des écarts types importants (Figure V.19). Les extrêmes hivernaux sont enregistrés aux stations SA47 et SA62 (respectivement 158 ± 188 et $1068 \pm 462 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) alors que les autres stations montrent des valeurs intermédiaires (de 169 ± 15 à $512 \pm 83 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

A l'automne, les flux d'irrigation sont plus élevés, fluctuant entre $128 \pm 155 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (SA40), et $1177 \pm 729 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (SAS4 ; Figure V.19).

A l'exception des stations SA09 et SA40, les flux d'irrigation d'oxygène tendent à augmenter entre les deux campagnes. Néanmoins, en raison de la forte variabilité intra-site, peu d'augmentations sont significatives.

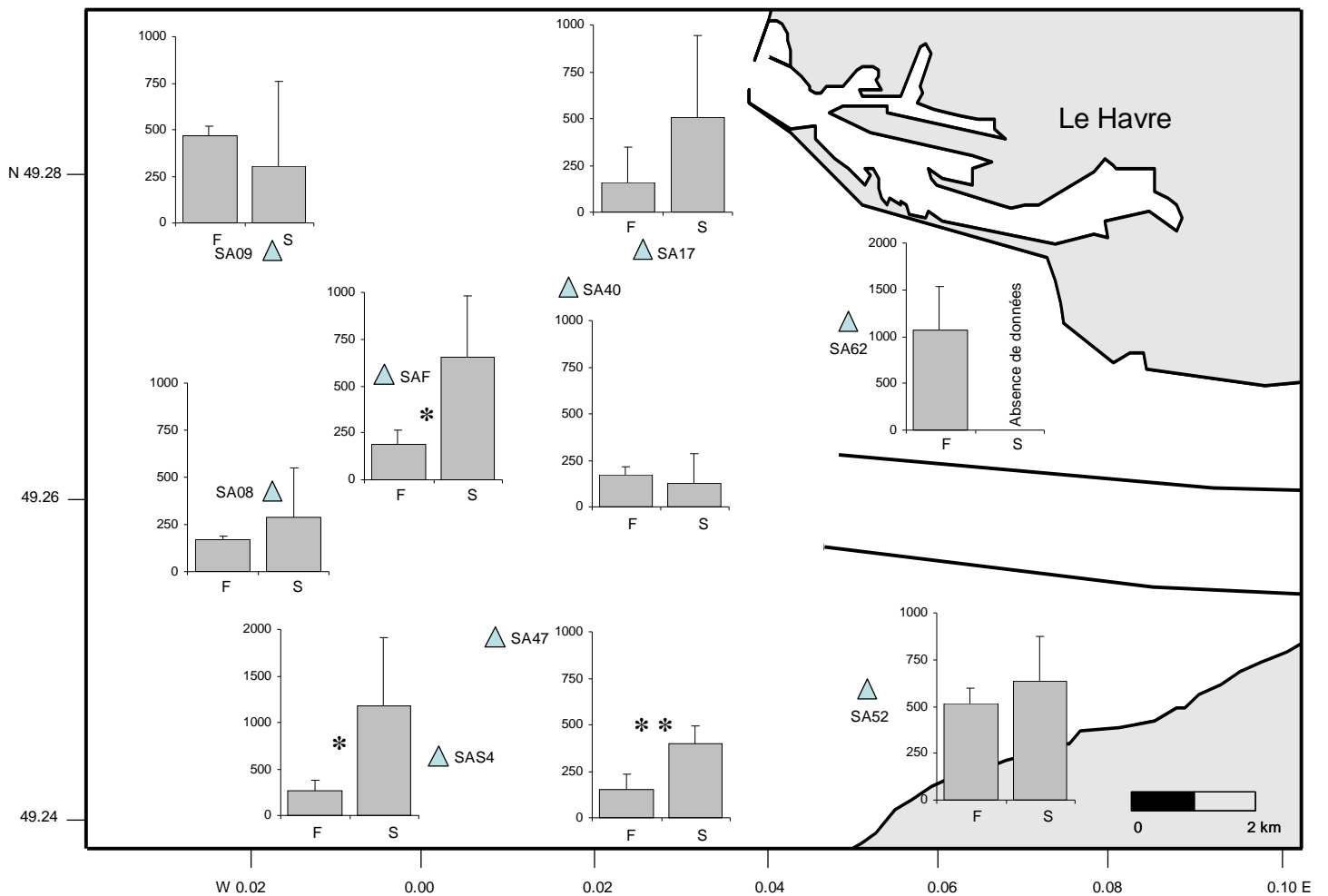


Figure V.19. Flux d'irrigation moyens d'oxygène dissous ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; + écarts types) mesurés en février (F) et septembre (S). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$. L'échelle des ordonnées est différente aux stations SA62 et SAS4.

II.4.2. Ammonium

II.4.2.a. Flux totaux

En période hivernale, le sens des flux totaux d'ammonium varie selon les stations (Figure V.20). Les flux mesurés aux stations SA09 et SA47 traduisent un pompage d'azote ammoniacal par le sédiment (respectivement -4 ± 7 et $-5 \pm 4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) alors qu'ils illustrent son relargage vers la colonne d'eau aux autres stations. A l'image des relargages à la station SA62, ces flux totaux peuvent être très intenses ($131 \pm 96 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mais sont globalement plus modérés aux autres stations (de $6 \pm 6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à la station SA17, à $44 \pm 20 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à la station SAS4). Ces flux totaux d'ammonium peuvent néanmoins être caractérisés par des écarts types importants, soulignant l'hétérogénéité spatiale à l'échelle de la station.

A l'automne, aucun flux négatif (*i.e.* de la colonne d'eau vers le sédiment) n'a été enregistré. Les flux totaux significativement différents de ceux enregistrés en février sont toujours plus élevés (de $39 \pm 25 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à la station SA09, à $336 \pm 180 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à la station SA17 ; Figure V.20). En outre, la variabilité spatiale des flux totaux d'ammonium est plus marquée qu'en hiver.

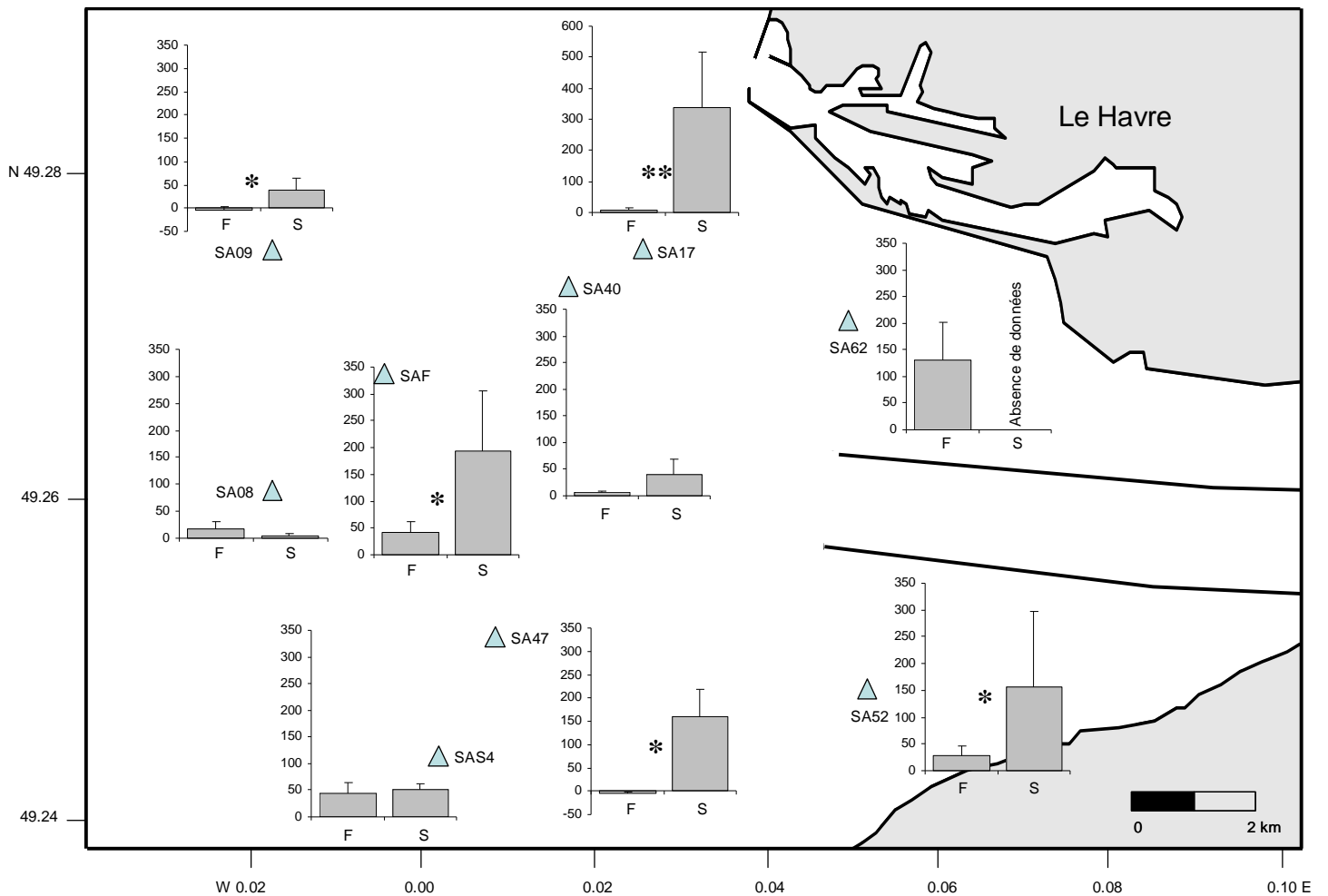


Figure V.20. Flux totaux moyens d'ammonium ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$; + écarts types) à l'interface eau-sédiment en février (F) et septembre (S). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$.

II.4.2.b. Flux diffusifs

L'allure générale des profils de concentrations d'ammonium dans l'eau interstitielle illustre l'accumulation quasi-linéaire de ce composé dissous dans le sédiment avec la profondeur (Figure V.21). Si les concentrations maximales d'ammonium dans l'eau de fond sont de l'ordre de $30 \mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$, celles obtenues en profondeur sont nettement plus élevées. Elles traduisent en outre une forte variabilité spatiale au sein de l'estuaire. Les concentrations en profondeur varient de 205 à $6083 \mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ (SA08 et SA47 respectivement) en hiver et de 112 à $1092 \mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ (SA40 et SAF respectivement) à l'automne.

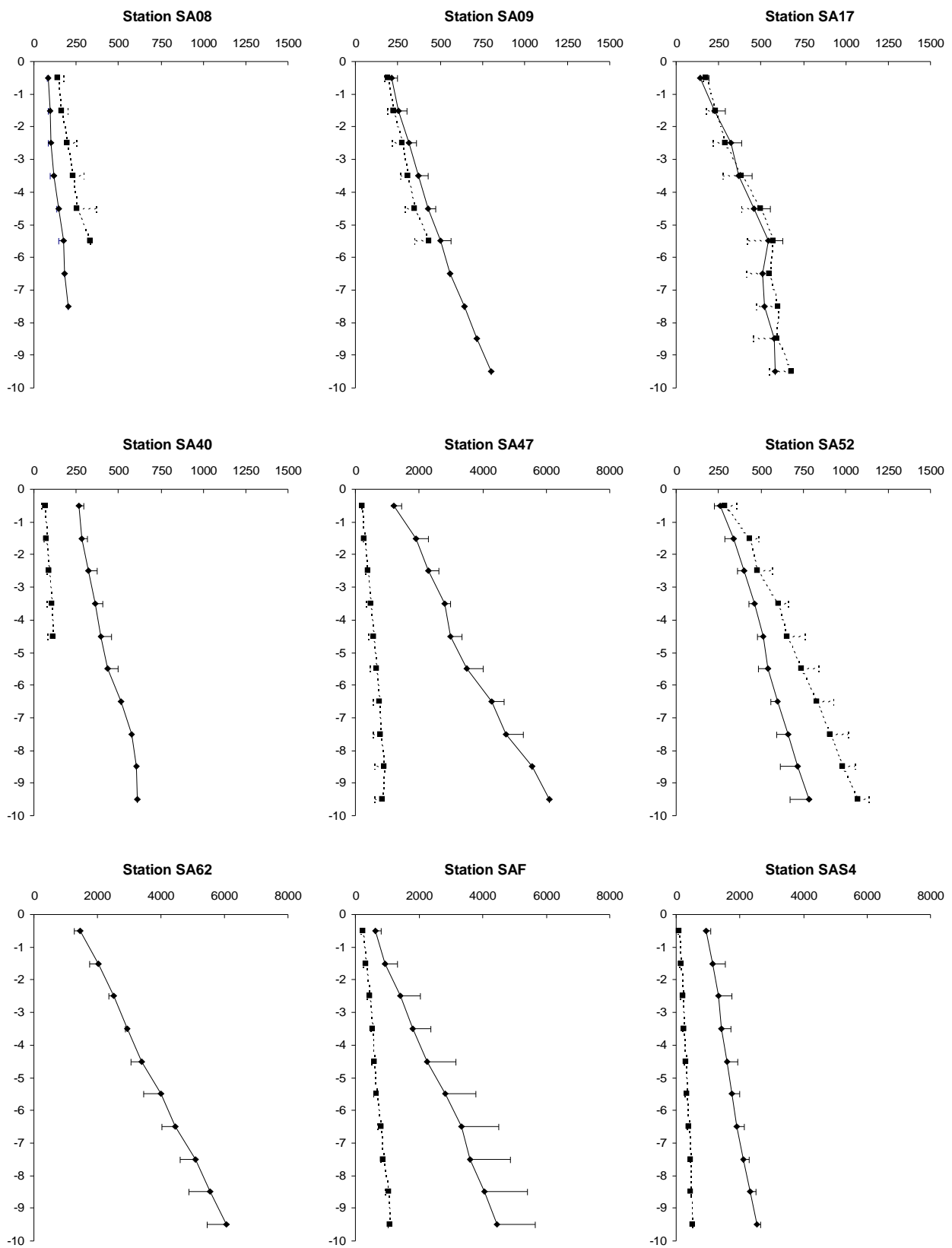


Figure V.21. Profils de concentration moyenne d'ammonium (abscisses en $\mu\text{mol.l}^{-1}$, +/- écarts types) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) dans les eaux interstitielles des stations échantillonnées au cours des campagnes de février (trait plein) et septembre (traits pointillés). Les échelles des abscisses ne sont pas toutes identiques.

Les gradients prononcés sont à l'origine des flux diffusifs extrêmement élevés enregistrés aux stations SA47, SAF et SA62 en période hivernale (respectivement 72 ± 17 , 93 ± 32 et 116 ± 13 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; Figure V.22). Les relargages aux autres stations sont beaucoup plus faibles, voire quasi-nuls à certaines stations, s'échelonnant entre $0,3 \pm 0,4$ $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (SA08) et 28 ± 10 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (SAS4).

A l'automne, les flux diffusifs maximum d'ammonium ne sont plus aussi intenses, la plus forte valeur étant mesurée à la station SA52 (24 ± 3 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Si une importante diminution des flux d'ammonium est observée à la station SAF ($p < 0,05$), d'autres variations sont aussi significatives malgré la gamme de fluctuations plus restreinte. Les relargages d'azote ammoniacal sont ainsi significativement plus marqués aux stations SA08 et SA52 tandis qu'ils sont de moindre intensité aux stations SA40, SA47 et SAS4. Enfin, ils ne sont pas significativement différents aux stations SA09 et SA17 en dépit de leur tendance à l'augmentation.

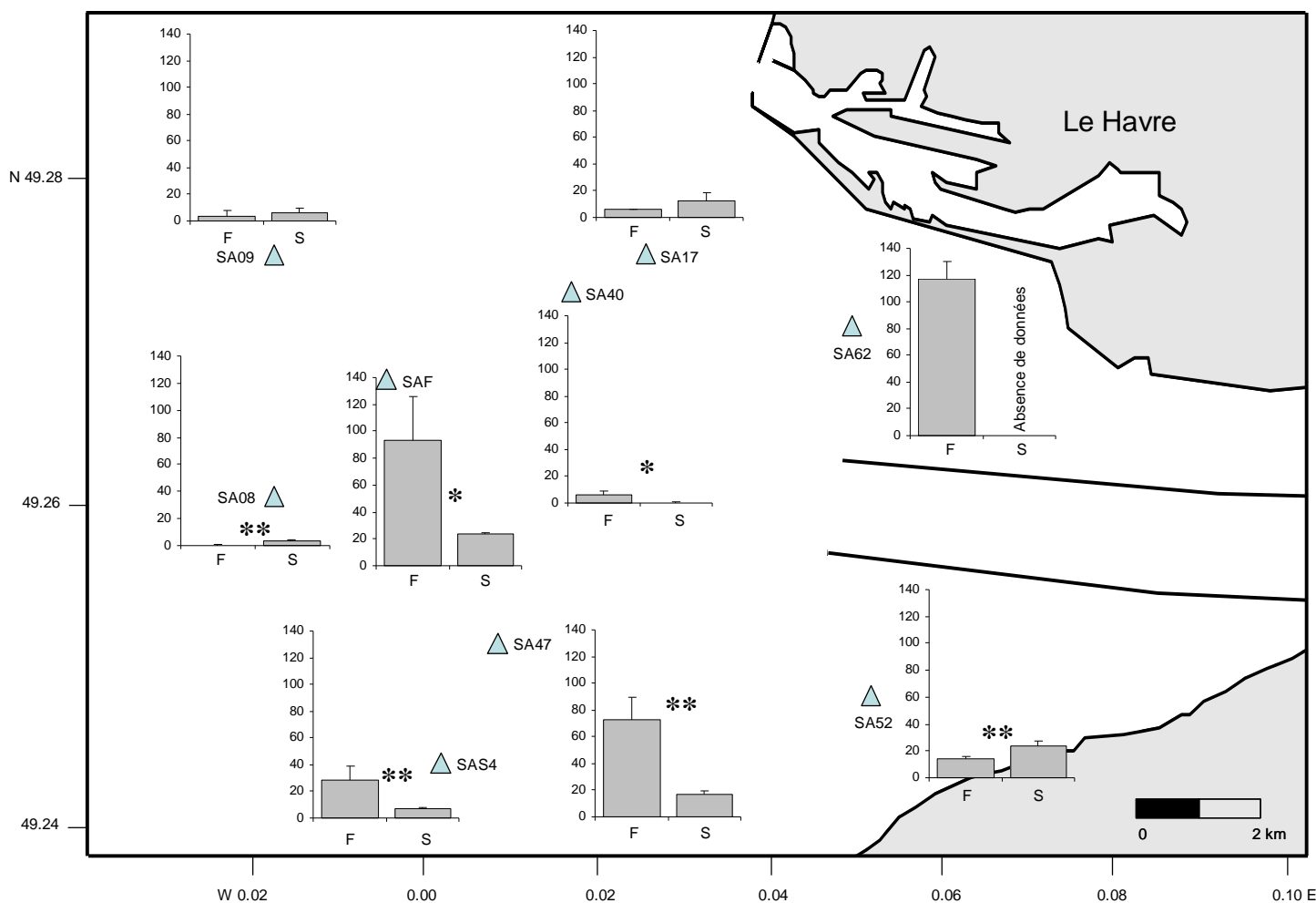


Figure V.22. Flux diffusifs moyens d'ammonium ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; + écarts types) à l'interface eau-sédiment en février (F) et septembre (S). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$.

II.4.2.c. Flux d'irrigation

En période hivernale, le sens des flux d'irrigation d'ammonium varient selon les stations (Figure V.23). Ils sont négatifs aux stations SA09, SA40, SA47 et SAF (respectivement -8 ± 8 , $-0,5 \pm 7$, -77 ± 18 et $-51 \pm 39 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), et positifs, bien que très faibles aux autres stations (de $0,9 \pm 7$ à $16 \pm 14 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

Les flux d'irrigation sont tous synonymes d'un relargage d'ammonium au mois de septembre mais l'hétérogénéité spatiale, tant à petite échelle (*i.e.* intra-site) qu'à l'échelle globale de l'embouchure est plus marquée qu'en hiver. Les écarts types sont en effet plus élevés et les flux couvrent une gamme de valeurs plus étendue (de 2 ± 5 à $324 \pm 185 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, aux stations SA08 et SA17 respectivement).

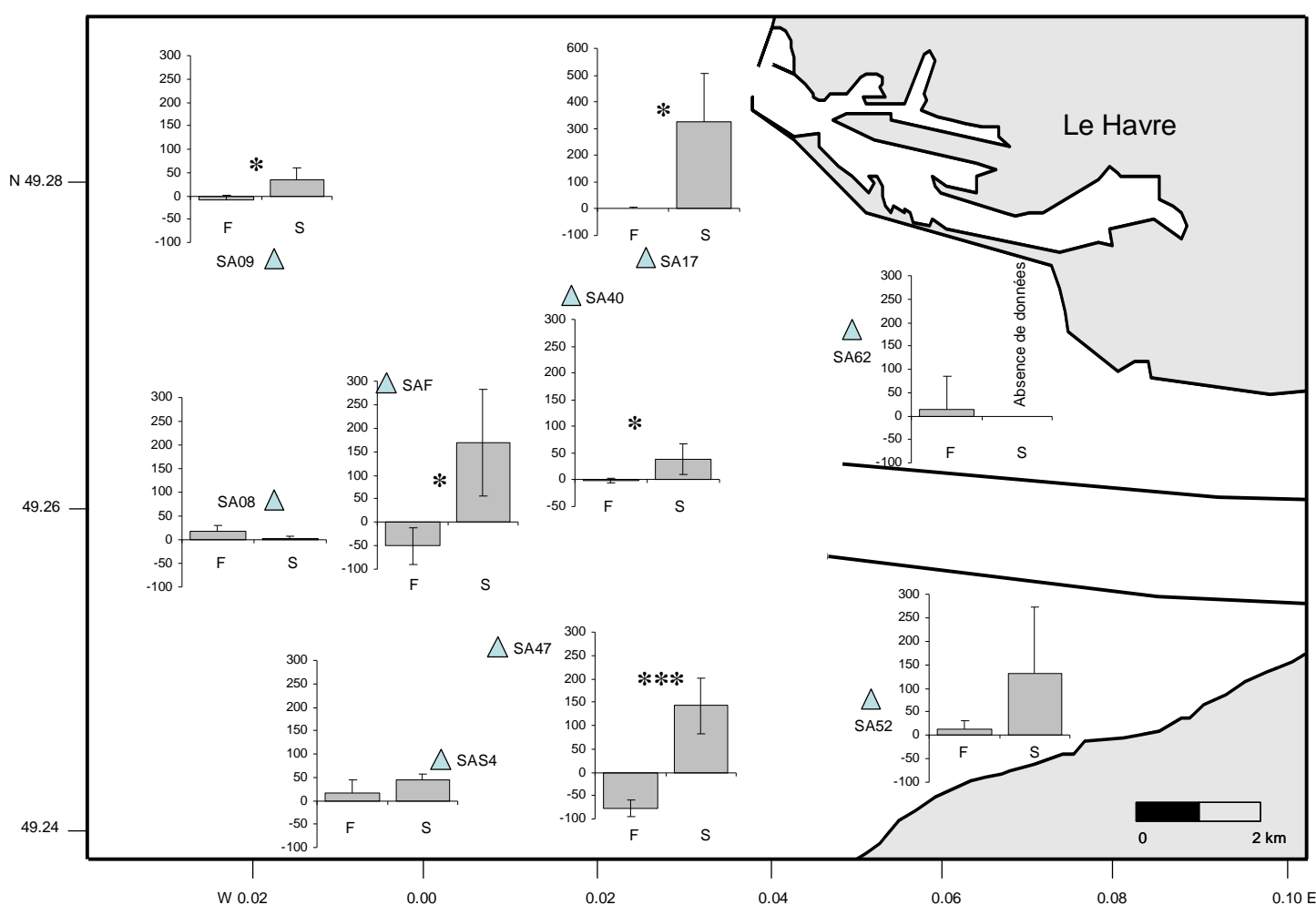


Figure V.23. Flux d'irrigation moyens d'ammonium ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; + écarts types) mesurés en février (F) et septembre (S). Seuil de significativité : * : $p < 0,05$; *** : $p < 0,001$. L'échelle des ordonnées est différente à la station SA17.

III. DISCUSSION

III.1. FLUX D'OXYGENE ET D'AMMONIUM

La faible profondeur des milieux estuariens limitant le recyclage de la matière organique dans la colonne d'eau, le sédiment devient le siège de sa minéralisation avec une intensité qui est principalement fonction de la nature texturale du substrat (Forja *et al.*, 1994 ; Rysgaard *et al.*, 1995 ; Sundbäck *et al.*, 2000). L'intensité de la minéralisation, tant oxygène qu'anaérobie, va alors être différente selon la composition des sédiments, dominée par des particules fines ou par des éléments plus grossiers tels que les sables.

III.1.1. Sédiments cohésifs

Les stations caractérisées par un sédiment riche en pélites telles les stations des fosses (SA52, SA62) ou situées en domaine plus marins (SAF, SAS4), sont classiquement caractérisées par des porosités élevées (jusqu'à 0,75) qui suggèrent une faible circulation de l'eau interstitielle (Santschi *et al.*, 1990) et un équilibre ralenti des substances dissoutes entre le sédiment et l'eau surnageante du fait de la prédominance de la diffusion moléculaire (Huettel & Rush, 2000 ; Jahnke *et al.*, 2005). Les profils de concentration en oxygène réalisés dans ces sédiments cohésifs montrent en effet une disparition rapide de cet élément dès les premiers millimètres de la colonne sédimentaire, à l'origine des gradients abrupts de concentration. Les flux diffusifs résultants (ou DOU, Diffusive Oxygen Uptake) sont importants (de 109 à 479 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), à l'instar de ceux mesurés dans les vases des stations suivies à l'échelle bi-mensuelle ou d'autres systèmes cohésifs (chapitre 4). Les flux totaux d'oxygène (TOU, Total Oxygen Uptake) reflètent aussi des demandes benthiques en oxygène élevées et bien qu'ils couvrent une gamme de valeurs supérieure à celle des flux diffusifs (de 370 à 1542 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), ils restent en accord avec d'autres mesures effectuées en domaine côtier et/ou estuarien (Tableau V.1).

Tableau V.1. Comparaison des flux totaux d'oxygène (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés dans cette étude et dans d'autres systèmes cohésifs.

| Sites | O ₂ | Références |
|--|----------------|--------------------------------|
| Mer Adriatique | 110 - 1450 | Tahey <i>et al.</i> (1995) |
| Parker River et Plum Island Dound (NE USA) | 250-18040 | Hopkinson <i>et al.</i> (1999) |
| Baie du Massachusetts | 258 - 1254 | Hopkinson <i>et al.</i> (2001) |
| Ouest Californie « Vierra mudflat » | 290 - 791 | Caffrey <i>et al.</i> (2002) |
| Fjord écossais | 366 - 1791 | Nickell <i>et al.</i> (2003) |
| Golfe de Finlande (Mer Baltique) | 462 - 525 | Conley <i>et al.</i> (1997) |
| Système lagunaire, Nouvelle-Calédonie | 550 - 1570 | Grenz <i>et al.</i> (2003) |
| Côte suédoise | 570 - 945 | Tenberg <i>et al.</i> (2003) |
| Golfe de Fos | 770 - 895 | Rabouille <i>et al.</i> (2003) |
| Estuaire de Seine (sédiments cohésifs) | 320 – 1542 | Cette étude |

L'ammonium, fortement concentré dans les milieux cohésifs, s'accumule avec la profondeur en raison de l'intensité des mécanismes anaérobies et de la faible profondeur d'oxygénation du sédiment (Laima, 1992 ; Holmer, 1999). Les concentrations mesurées dans les sédiments vaseux des stations de la rade de la Carosse (SAF) ou de la fosse nord (SA62) en période hivernale, de surcroît riches en matière organique (entre 3,7 et 4,7%), dépassent rapidement 1500 μM à quelques centimètres de profondeur dans le sédiment (Figure V.21). La diffusion de ce composé dissous vers la colonne d'eau est soutenue à cette période de l'année (jusqu'à $117 \pm 13 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en fosse nord) et les relargages totaux d'ammonium sont élevés (jusqu'à $336 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, SA17 en septembre). Ces flux totaux n'atteignent pas néanmoins les valeurs extrêmes enregistrées par Callender et Hammond (1982) en baie de Chesapeake ou de Sakamaki *et al.* (2006) dans l'estuaire du Nanakita au Japon (Tableau V.2).

Tableau V.2. Comparaison des flux totaux d'ammonium (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés dans cette étude et dans d'autres systèmes cohésifs.

| Sites | NH ₄ ⁺ | Références |
|--|------------------------------|--------------------------------|
| Golfe de Finlande (Mer Baltique) | 9 - 35 | Conley <i>et al.</i> (1997) |
| Prodelta du Danube et embouchure de la Dniestr (Mer Noire) | 18 - 185 | Friedrich <i>et al.</i> (2002) |
| Mer Adriatique | 20 - 86 | Tahey <i>et al.</i> (1995) |
| Baie de Chesapeake | 46 - 958 | Callender & Hammond (1982) |
| Estuaire du Nanakita (Japon) | 25 - 522 | Sakamaki <i>et al.</i> (2006) |
| Estuaire de Seine (sédiments cohésifs) | 28 – 336 | Cette étude |

III.1.2. Sédiments perméables

Les sédiments dominés par des sables tels ceux des stations SA08 et SA40 sont caractérisés par une faible porosité (0,4) et une perméabilité qui assure un meilleur taux de renouvellement de l'eau interstitielle et un équilibre plus rapide des concentrations des composés dissous entre le sédiment et la colonne d'eau (Santschi *et al.*, 1990 ; Huettel & Rush, 2000). L'oxygène pénètre plus profondément dans la colonne sédimentaire, et l'ammonium, peu produit lors de la dégradation de la matière organique, est rapidement transformé en nitrate dans ce milieu oxygéné (Huettel *et al.*, 1998 ; Ehrenhauss & Huettel, 2004). Les gradients de concentration de ces substances dissoutes sont en conséquence moins marqués et les flux diffusifs d'oxygène et d'ammonium sont très faibles (de 2 à 37 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et de 0,3 à 6 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ respectivement). Le pompage modéré d'oxygène par les sédiments sableux s'observe aussi à travers les flux totaux d'oxygène qui sont compris entre 151 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (SA40, février) et 385 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (SA08, septembre). Les relargages d'ammonium sont d'ampleur réduite (de 17 à 39 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), ce qui concorde avec des mesures effectuées dans d'autres systèmes perméables (Ehrenhauss & Huettel, 2004 ; Ehrenhauss *et al.*, 2004).

III.1.3. Un fonctionnement classique... avec de ponctuelles discordances

Le rôle de la granulométrie s'exprime clairement sur l'exemple de la station SA17 dominée par les sables en février et par les vases en septembre. En février, les échanges d'ammonium entre l'eau surnageante et son sédiment sableux sont très faibles (flux totaux : 7 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; flux diffusifs : 6 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), tout comme la demande benthique en oxygène (TOU : 177 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; DOU : 19 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). A la fin de l'été en revanche, les demandes benthiques en oxygène sont plus intenses, avec des flux totaux et diffusifs d'oxygène respectivement cinq et vingt fois plus élevés. Cette augmentation de la demande benthique en oxygène est toutefois également sous le contrôle des températures de l'eau surnageante (Kristensen, 1993 ; Magalhaes *et al.*, 2002), leurs valeurs plus élevées à la fin de l'été étant à l'origine de flux plus importants sur l'ensemble des stations, quelle que soit leur composition sédimentaire (Blackburn & Henriksen, 1983 ; Sloth *et al.*, 1995 ; Cowan *et al.*, 1996 ; Denis, 1999 ; Forja *et al.*, 2004).

Si à l'affinement granulométrique observé à la station SA17 correspondent aussi des flux totaux d'ammonium plus élevés, ce n'est pas le cas des flux diffusifs qui restent du même ordre de grandeur que ceux mesurés en février. D'autres sites présentent aussi des flux diffusifs d'ammonium étonnamment peu élevés au regard des fortes demandes benthiques en oxygène et de la richesse en pélites et matière organique de leur sédiment (station SAS4, SA52) : la consommation intense de l'oxygène à ces stations reflète davantage la réoxydation des produits réduits générés par la minéralisation anaérobie qu'une intensification de la minéralisation oxydative (Soetaert *et al.*, 1996 ;

Kristensen, 2000 ; Rabouille *et al.*, 2003 ; Giles *et al.*, 2006). En revanche, à d'autres stations, des contradictions surprenantes sont notées :

- des flux totaux d'ammonium illustrent le pompage de ce composé dissous par le sédiment alors que les flux diffusifs traduisent son relargage vers la colonne d'eau (stations SA09 et SA47) ;

- des flux totaux sont inférieurs aux flux diffusifs (stations SA09, SA40, SA47, SAF) alors que ces derniers ne tiennent pas compte de l'activité biologique et devraient logiquement être inférieurs à ces flux totaux.

De ce dernier point, Archer et Devol (1992), Glud *et al.* (1994) et Kristensen (2000) précisent que la différence entre ces flux, appelée flux d'irrigation, reflète la contribution biologique à ces échanges. Les flux d'irrigation peuvent *a priori* être calculés pour l'ensemble des sels nutritifs. Néanmoins, **les sels nutritifs azotés ou phosphorés sont susceptibles de subir des transformations rapides et complexes dans le sédiment, et leur utilisation en tant que marqueur est généralement aléatoire** (Denis, 1999). Cette dernière remarque prend toute son importance dans le cas des flux d'irrigation d'ammonium enregistrés au cours de cette étude. Des flux d'irrigation négatifs ont en effet été enregistrés (Figure V.23), que le sédiment soit perméable (station SA09) ou riche en particules fines (station SAF). Vidal et Morgui (1995) obtiennent également des flux diffusifs supérieurs aux flux totaux avec un rapport flux diffusif/flux total égal à 9. Cette discordance peut être appréhendée en considérant tout d'abord **la méthodologie employée** qui revêt deux aspects :

- la précision des dosages : les profils sont en effet couramment réalisés en mesurant les concentrations d'ammonium dissous dans chaque centimètre de la colonne sédimentaire. Les processus de nitrification et dénitrification se déroulant néanmoins au sein de la couche la plus superficielle du sédiment (de l'ordre du millimètre), ce découpage centimétrique apparaît comme une méthode trop imprécise pour estimer ces processus. Les gradients de concentration résultants ne sont pas alors suffisamment précis, introduisant un biais dans le calcul du flux diffusif qui se répercute sur la valeur du flux d'irrigation. Cette résolution traditionnelle a d'ailleurs été jugée comme insuffisante par Mortimer *et al.* (1999) pour évaluer l'influence des terriers de macrofaune sur les profils de nitrate et d'ammonium, ces auteurs conseillant l'utilisation de techniques à meilleure résolution tels que les gels de polyacrylamide.

- les calculs de flux diffusifs : à la base de ces calculs, le gradient de concentration est délicat à déterminer. La littérature fournit d'ailleurs un nombre important de méthodes de calcul des flux diffusifs soulignant de ce fait la complexité du choix du gradient. Selon l'allure des profils de concentrations avec la profondeur, les gradients choisis peuvent être linéaires (Denis *et al.*, 2001) ou ajustés selon différentes formulations (Callender & Hammond, 1982 ; Denis & Grenz, 2003).

D'autres auteurs restent évasifs dans la description de leurs calculs, se limitant à l'information : *un gradient de concentration choisi selon un nombre adéquat de points*.

Outre l'hypothèse méthodologique, les valeurs plus élevées des flux diffusifs d'ammonium au regard des flux totaux peuvent s'expliquer à travers un **facteur biologique**. La consommation de ce dérivé azoté par les microorganismes (tels que les bactéries et/ou le microphytobenthos) dans les premiers millimètres du sédiment reste une hypothèse qui permettrait d'expliquer cette observation. Une activité métabolique intense a souvent été mise en évidence à la zone d'interface (Novitsky, 1987). Cet auteur a observé une colonisation de la surface des sédiments par des populations bactériennes qui, bien que se multipliant très peu, présentent un métabolisme très actif.

III.2. FLUX D'IRRIGATION ET MACROFAUNE

III.2.1. L'ammonium, un mauvais marqueur de l'activité macrobenthique

En estuaire de Seine, bien que les flux totaux et d'irrigation d'ammonium soient significativement corrélés (corrélation de Spearman : $R=0,932$; $p<0,001$; Figure V.24), aucune corrélation significative avec les descripteurs de la macrofaune n'a pu être établie.

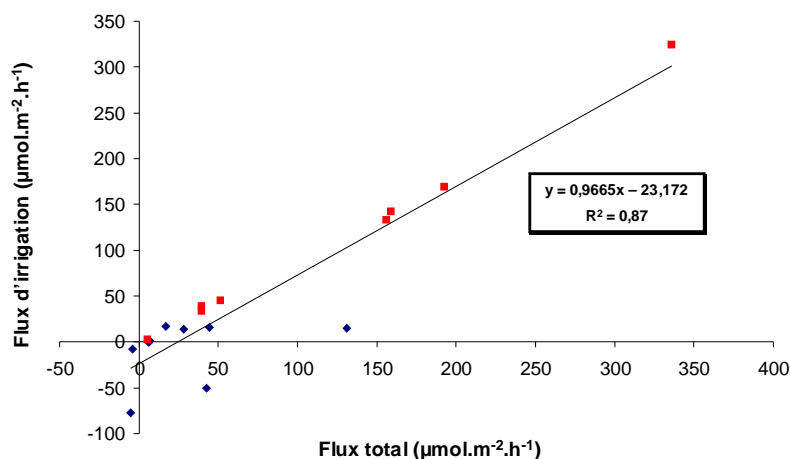


Figure V.24. Relation entre le flux d'irrigation et le flux total d'ammonium (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), mesurées aux stations échantillonnées en février (bleu) et en septembre (rouge).

La relation entre ce compartiment biologique et ce marqueur géochimique est aléatoire, rejoignant l'hypothèse d'idiosyncrasie de Lawton [1994 ; reprise par Boucher (Boucher, 1997) et Raffaelli *et al.* (2003)] selon laquelle diversité et fonctionnalité de l'écosystème sont liées de façon indéterminée et stochastique. Ces résultats vont à l'encontre d'expériences menées en mésocosme qui ont mis en évidence l'influence de la macrofaune (biomasses, richesse spécifique, richesse fonctionnelle basée sur le mode de bioturbation) sur ces échanges d'ammonium. Il faut toutefois préciser que ces études ont été effectuées à partir de traitements monospécifiques ou à partir d'assemblages d'espèces simulés (Biles *et al.*, 2002 ; Biles *et al.*, 2003 ; Raffaelli *et al.*, 2003 ; Marinelli & Williams, 2003 ; Waldbusser *et al.*, 2004 ; Lohrer *et al.*, 2004 ; Mermillod-Blondin *et*

al., 2005). Ces études en milieu « artificiel », certes nécessaires à la compréhension de la relation entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème, restent parcellaires. Comme le soulignent en effet Welsh (2003) et Mermillod-Blondin *et al.* (2005), **l'influence de la biodiversité sur les processus du système dépend non seulement des caractéristiques fonctionnelles de chaque espèce mais aussi des interactions entre ces espèces.** Les travaux de Waldbusser *et al.* (2004) montrent d'ailleurs que les effets de plusieurs espèces cohabitant ne sont pas la simple addition des effets propres à chaque espèce.

III.2.2. L'oxygène : un marqueur plus pertinent

La meilleure résolution des profils de concentration de l'oxygène (tous les 200 μm) permet de mieux définir les gradients de concentrations à l'interface eau-sédiment et de minimiser les erreurs liées à la méthodologie. Les flux totaux sont supérieurs aux flux diffusifs et sont corrélés positivement aux flux d'irrigation mesurés aux mois de février et septembre (corrélation de Spearman : $R=0,952$; $p<0,001$; Figure V.25).

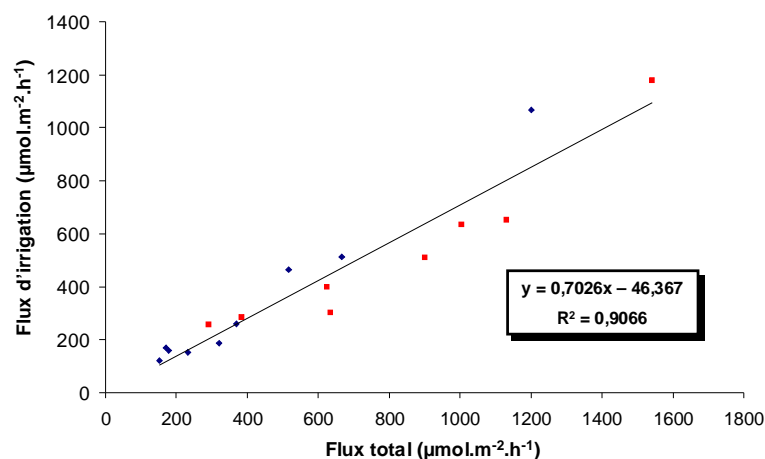


Figure V.25. Relation entre le flux d'irrigation et le flux total d'oxygène (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), mesurées aux stations visitées en février (bleu) et en septembre (rouge).

Les flux totaux sont fortement expliqués par l'activité biologique, les flux d'irrigation y contribuant jusqu'à 98% en hiver et 87% à la fin de l'été. Leurs contributions peuvent être cependant moins importantes, sans pour autant devenir négligeables, puisque les plus faibles contributions sont de l'ordre de 58 et 47% aux mois de février et septembre respectivement. D'autres études récentes ont aussi souligné la part active de la macrofaune dans les échanges d'oxygène dissous à l'interface eau-sédiment. Les flux d'irrigation contribuent ainsi jusqu'à 66% des flux totaux d'oxygène dans le lagune de Thau (Dedieu *et al.*, 2006 ; Thouzeau *et al.*, 2007), et dans des proportions plus élevées en baie d'Aarhus (80% ; Glud *et al.*, 2003) et en mer de Kattegat

(70 à 92% ; Wenzhöfer & Glud, 2004). Dans notre cas, les flux d'irrigation moyens ont été reliés aux différents paramètres faunistiques, et les relations significatives représentées à la figure V.26.

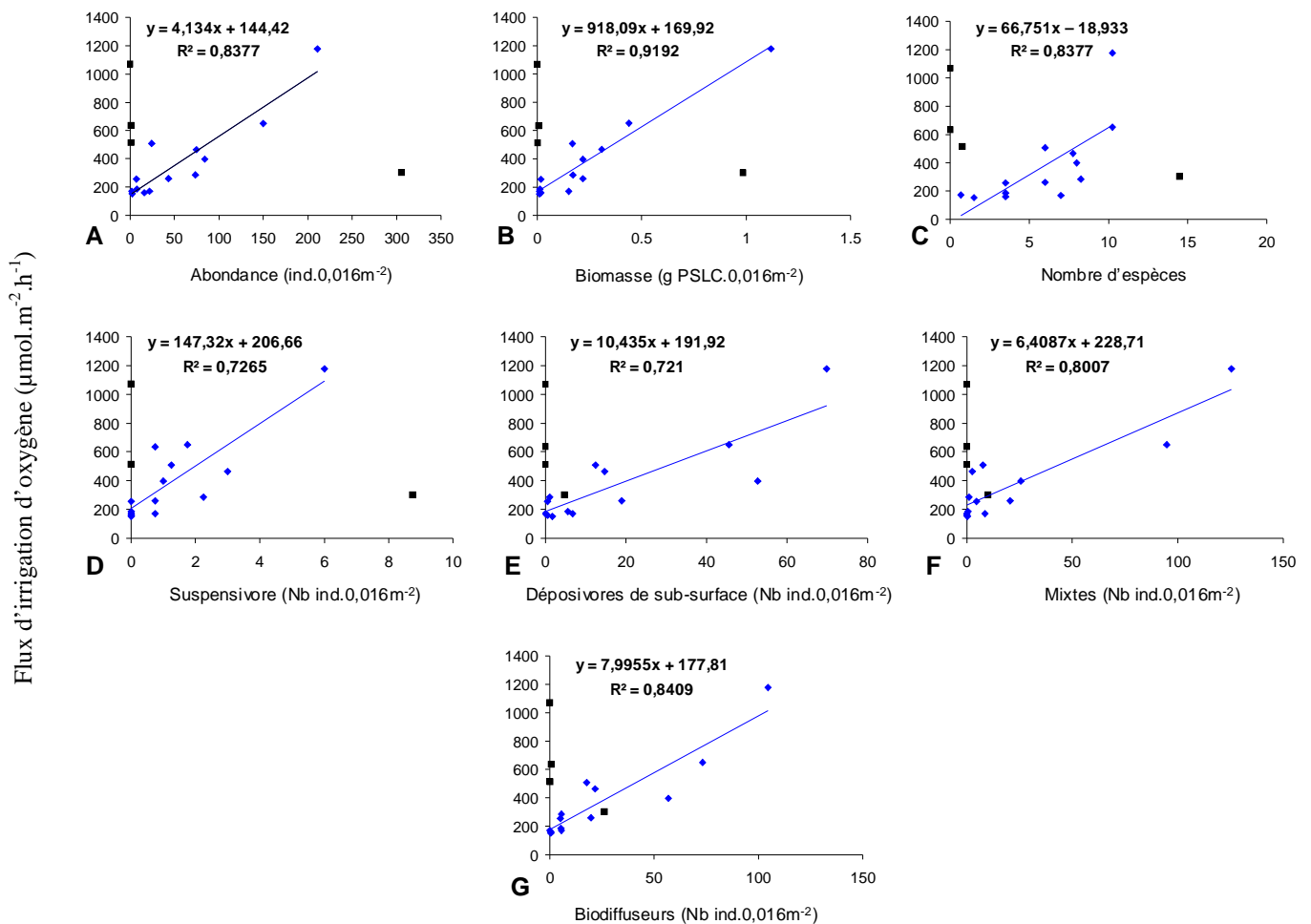


Figure V.26. Relation entre le flux d'irrigation moyen d'oxygène et A- les abondances moyennes (ind.0,016m⁻²), B- les biomasses moyennes (PSLC.0,016m⁻²), et le nombre moyen (.0,016m⁻²) C- d'espèces, D- de suspensivores, E- de dépositivores de sub-surface, F- de mixtes et G- de biodiffuseurs aux stations visitées en février et en septembre ; en noir : stations SA52 (février et septembre), SA62 (février) et SA09 (septembre) ; en bleu : les autres stations aux 2 dates.

Si une relation linéaire se dessine, quelques observations se distinguent toutefois [signalés par un carré noir (■) et se référant aux stations SA52 (février et septembre), SA62 (février) et SA09 (septembre)].

- Stations SA52 et SA62

Très riches en pélites et en matière organique, elles sont soumises à d'importants évènements sédimentaires liés à l'hydrodynamisme, et montrent des minéralisations aérobie et anaérobie intenses. Elles sont caractérisées par une macrofaune très pauvre ($1,0 \pm 0,8$ ind.0,0161 m⁻² à la station SA52) voire absente (station SA62). Les flux d'irrigation pourtant très élevés à ces stations suggèrent la **participation active d'autres compartiments benthiques** tels que la méiofaune et les bactéries dans les processus de minéralisation aérobie.

- Station SA09

En septembre, cette station présente une abondance moyenne de $305 \pm 147 \text{ ind.} \cdot 0,0161 \text{ m}^{-2}$ dont 85% des individus représentent le Polychète *Aphelochaeta marioni*. De petite taille et reconnue pour son comportement grégaire, cette espèce est de surcroît dépositore de surface et bioturbatrice. Sa présence en grande densité couplée à ses caractéristiques de bioturbateur de surface accroît l'oxygénation du sédiment superficiel, conduisant à une faible demande benthique en oxygène du sédiment.

- Les autres stations

Sur l'ensemble des autres sites étudiés, des corrélations linéaires positives hautement significatives entre les flux d'irrigation et certains des paramètres faunistiques sont mises en évidence ($p < 0,001$).

Il apparaît que **les flux d'irrigation sont d'autant plus élevés que le nombre d'espèces est important** (Figure V.26-C). Cette relation rejoint l'hypothèse de McArthur (1955) qui postule que l'efficacité énergétique et la stabilité d'un système augmentent avec la diversité, et que toutes les espèces y jouent un rôle identique. Si Loreau *et al.* (2002) affirment que la perte d'espèces peut ainsi affecter les processus de l'écosystème, Hooper *et al.* (2002) précisent toutefois que le poids donné au nombre d'espèces dans le concept de diversité revêt quelques controverses, soutenant que l'utilisation du nombre d'espèces comme simple mesure de diversité n'a pas de pouvoir explicatif dans la fonction d'un système. Ce sont davantage les caractéristiques fonctionnelles de chaque espèce et la composition spécifique en rapport avec les abondances relatives qui vont influencer les processus systémiques, et non l'identité taxonomique (Hooper *et al.*, 2002 ; Giller *et al.*, 2004 ; Srivastava & Vellend, 2005 ; Hooper *et al.*, 2005 ; Thrush *et al.*, 2006).

Les abondances macrobenthiques apparaissent en effet responsables de l'intensité des flux d'irrigation d'oxygène (Figure V.26-A). Les nombres d'individus plus élevés au mois de septembre dans l'estuaire expliqueraient l'augmentation de ces flux. Ces résultats se rapprochent de ceux de Dedieu *et al.* (2006) et Thouzeau *et al.* (2007) qui ont associé l'intensité des flux d'irrigation d'oxygène aux densités faunistiques dans la lagune de Thau et concluent au rôle plus important de la macrofaune dans les échanges d'oxygène à l'interface eau-sédiment lorsque celle-ci est abondante.

A travers l'importance numérique de la macrofaune, différents paramètres parmi lesquels figure la **respiration de ces organismes benthiques** sont suggérés. Welsh (2003) précise que la respiration de la macrofaune contribue fortement, voire de façon majoritaire, à la demande benthique totale en oxygène. Sur l'exemple d'expérimentations menées en mésocosme (Nizzoli & Welsh, 1999), la consommation d'oxygène *via* la respiration de Néréidés représente jusqu'à 40% de

la TOU, et l'introduction de ces Polychètes explique jusqu'à 50% son augmentation. Michaud *et al.* (2005) rapportent aussi que l'introduction de Polychètes (*Nereis virens*) ou de Bivalves (*Mya arenaria*) induisent un accroissement des demandes benthiques en oxygène d'un facteur 2,4 et 1,6 respectivement. Ces derniers auteurs ainsi que Glud *et al.* (2003) et Wenzhöfer et Glud (2004) rapportent néanmoins que si la respiration est une composante indéniable des flux d'irrigation, **l'activité des organismes benthiques dans le sédiment intervient davantage dans les échanges d'oxygène à l'interface eau-sédiment.** Aussi, à l'instar de Hooper *et al.* (2002 ; 2005), Srivastava et Vellend (2005) et Thrush *et al.* (2006), ces auteurs soulignent la nécessité de tenir compte des **caractéristiques fonctionnelles des individus et des espèces**, dont la définition s'appuie sur le régime trophique et le mode bioturbateur. Nos résultats montrent que **quelques groupes fonctionnels s'avèrent effectivement influencer les flux d'irrigation**, la dominance de ces groupes étant corrélée linéairement aux flux d'irrigation d'oxygène (Figure V.26). **L'hypothèse de la diversité-stabilité de McArthur (1955) se vérifie ainsi dans le cas de trois groupes trophiques (suspensivores, dépositivores de sub-surface et mixtes) et d'un seul mode bioturbateur du sédiment (biодiffuseurs).** Mais cette relation ne s'appuie que sur peu d'observations, relevant de fortes abondances. Si on les exclut de l'analyse, aucune relation linéaire n'apparaît, et ce sont au contraire deux autres hypothèses qui peuvent se vérifier. La première, déjà évoquée à propos des flux d'ammonium est celle d'**idiosyncrasie**, tandis que la seconde, proposée par Ehrlich et Ehrlich (1981) et appelée **hypothèse des rivets pops**, considère que chaque individu joue un rôle mais que le fonctionnement du système est altéré à partir d'un certain seuil de disparition de ces individus. **L'influence de la macrofaune, qu'elle soit étudiée à travers ses densités totales ou selon les groupes fonctionnels qu'elle constitue, n'apparaît clairement jouer un rôle dans les processus de l'écosystème qu'à partir d'un certain seuil d'abondances.** Cette hypothèse est d'ailleurs confortée par le fait que pour les valeurs nulles des paramètres faunistiques, les flux d'irrigation ne sont pas égaux à 0 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, soutenant alors la participation d'autres compartiments biologiques aux processus écosystémiques.

Indispensables à l'estimation du rôle des espèces et des individus sur les processus géochimiques, les études menées *in situ*, considérant de surcroît l'ensemble du peuplement, illustrent la complexité du système biologique et de ses interactions avec son milieu. La détermination de la relation « communauté-fonctionnement de l'écosystème », avec les groupes fonctionnels comme unités élémentaires, constitue l'une des réponses à ces préoccupations (Gilbert, 2003). Néanmoins, au regard des résultats acquis dans cette étude, **l'établissement d'une loi unique de fonctionnement est difficile** en raison de la complexité des relations entre les flux de substances dissoutes et les paramètres faunistiques qui vont en outre être modulées :

• **par les conditions de l'environnement**, qui vont influencer l'activité de la macrofaune, tel que Biles *et al.* (2002) l'ont montré suite à l'étude en mésocosme de l'influence du courant sur le comportement alimentaire et bioturbateur de certaines espèces (*Nereis diversicolor*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis* et *Corophium volutator*) ;

• **par les caractéristiques intrinsèques des individus et des espèces macrobenthiques**, des espèces appartenant pourtant au même groupe fonctionnel, pouvant agir différemment sur le fonctionnement du système selon leur caractéristiques biologiques telle que leur répartition spatiale (François *et al.*, 1999 ; Michaud *et al.*, 2006) ou l'intensité et la périodicité de leur activité (Gilbert, 2003 ; Welsh, 2003).

CHAPITRE 6

EVENEMENTS SEDIMENTAIRES ET REPONSES DE LA MACROFAUNE : APPROCHE EXPERIMENTALE

L'approche fonctionnelle développée dans le précédent chapitre a mis en évidence l'importante contribution de la macrofaune aux échanges d'oxygène à l'interface eau-sédiment. Si nous avons néanmoins suggéré que son influence sur ce processus n'opérait qu'à partir d'un certain seuil d'abondance, il faut toutefois préciser que ces conclusions s'appliquent dans le contexte d'un environnement dénué de perturbation physique. Au regard des multiples et récurrents événements sédimentaires enregistrés au cours du suivi bi-mensuel, l'appréhension de l'effet de telles perturbations sur la macrofaune reste entière. Aussi, des approches expérimentales ont été développées dans le but principal d'apprécier la survie des benthotes suite à des dépôts sédimentaires, et d'apporter secondairement des informations quant à la réponse du système dans son intégralité lors d'un événement sédimentaire spécifique.

Le premier volet expérimental développé dans ce chapitre s'est attaché à étudier la survie de la macrofaune suite à (i) des dépôts sédimentaires de nature, d'épaisseur et de stabilité variées et (ii) des dépôts vaseux, fins ou épais, de temps de résidence différents.

Le second volet, en complément de l'approche fonctionnelle développée au chapitre précédent, s'est fixé pour objectif d'apprécier, à travers les demandes benthiques en oxygène, la réponse conjointe de l'activité de la macrofaune et de l'intensité de la minéralisation suite à un apport pélagique plus ou moins riche en matière organique.

A. EVENEMENT SEDIMENTAIRE ET SURVIE DE LA MACROFAUNE

I. REPONSE DU PEUPELEMENT A *ABRA ALBA* - *PECTINARIA KORENI* A DES DEPOTS SEDIMENTAIRES DE NATURE, D'EPAISSEUR ET DE STABILITE VARIEES

I.1. MATERIEL ET METHODES

I.1.1. Constitution *in situ* des enceintes expérimentales

Les prélèvements ont été réalisés les 27 février et 19 mars 2003 respectivement aux stations SAF et SA62 (Figure VI.1) afin de considérer le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* sous deux faciès, l'un typique (station SAF) et l'autre appauvri en raison de la dessalure liée aux apports de la Seine (station SA62). Une seconde série de prélèvements a été

effectuée le 10 juin 2003 à la station SAF afin de comparer la réponse des populations benthiques observée au sortir de l'hiver à celle relative à la période de recrutement.

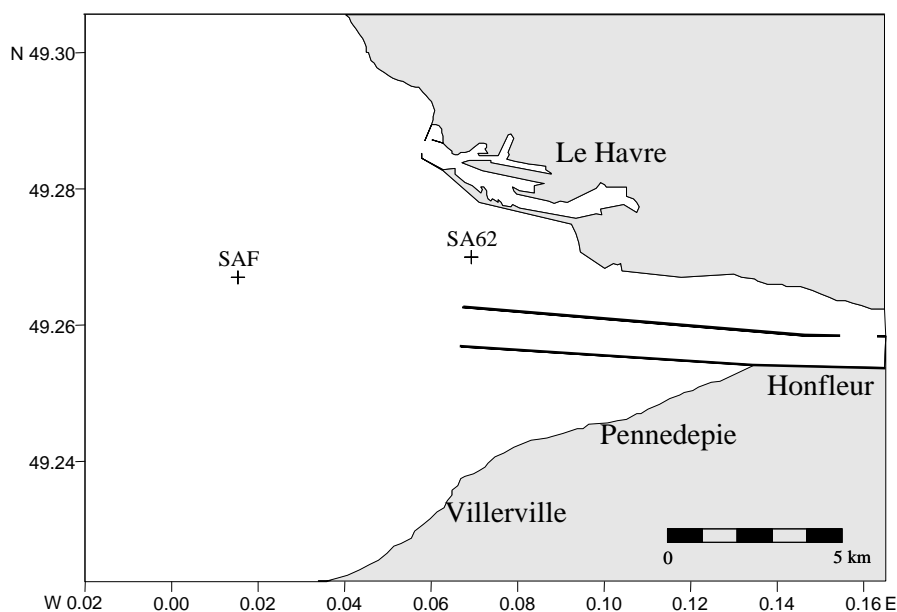


Figure VI.1. Localisation des stations d'échantillonnage.

Deux carottes prélevées au carottier Reineck ont été déposées côte à côte dans un cadre métallique rectangulaire puis sous-échantillonnées à l'aide d'une carotte circulaire de 19 cm de diamètre (soit une surface de $0,029\text{m}^2$, Figure VI.2). La base de cette dernière a ensuite été obturée par une toile en nylon de vide de maille carrée de $500\ \mu\text{m}$ fixée à l'aide d'un collier en plastique. Un total de 42 (SAF) ou 43 (SA62) enceintes expérimentales a ainsi été constitué selon les dates : 39 à 40 d'entre elles ont permis d'étudier la composition et la structure du peuplement avant, puis à la fin des expérimentations, et trois autres ont permis de déterminer les concentrations d'oxygène dans les sédiments superficiels et leur évolution temporelle.

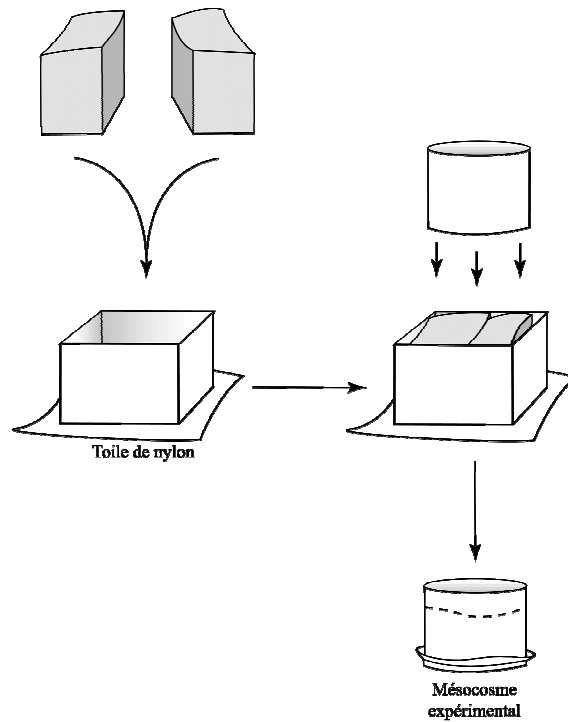


Figure VI.2. Protocole de constitution des enceintes expérimentales.

Le sédiment vaseux, nécessaire aux expérimentations, a été récolté *in situ* (station SAF) au moyen de la benne van Veen.

I.1.2. Traitement des enceintes expérimentales au laboratoire

Après avoir été transportées au laboratoire, dix enceintes, sélectionnées aléatoirement, ont permis de définir la composition et la structure initiale de la communauté benthique. Leur contenu a été tamisé sur une toile métallique de vide de maille carrée de 500 μm et les refus, fixés dans une solution de formaldéhyde à 4,5%. Les organismes ont ensuite été triés, déterminés, comptés ($\text{ind.}0,029\text{m}^{-2}$) puis pesés ($\text{PSLC.}0,029\text{m}^{-2}$).

Les enceintes restantes (29 ou 30) ont été réparties en huit lots de trois enceintes et un lot de cinq ou six enceintes. Ceux-ci ont été mis en stabulation dans des aquariums d'eau de mer (circuit ouvert, salinité fluctuant de 32 à 33), situés dans des chambres photo-thermorégulées, à une température de 7,5°C en hiver et 14,0°C au mois de juin, sous une photopériode « 12h jour / 12h nuit ». Les différents lots ont ensuite été soumis à des traitements différents afin de juger de l'effet de la nature des dépôts sédimentaires, de leur épaisseur et de leur stabilité sur le devenir de la macrofaune (Figure VI.3).

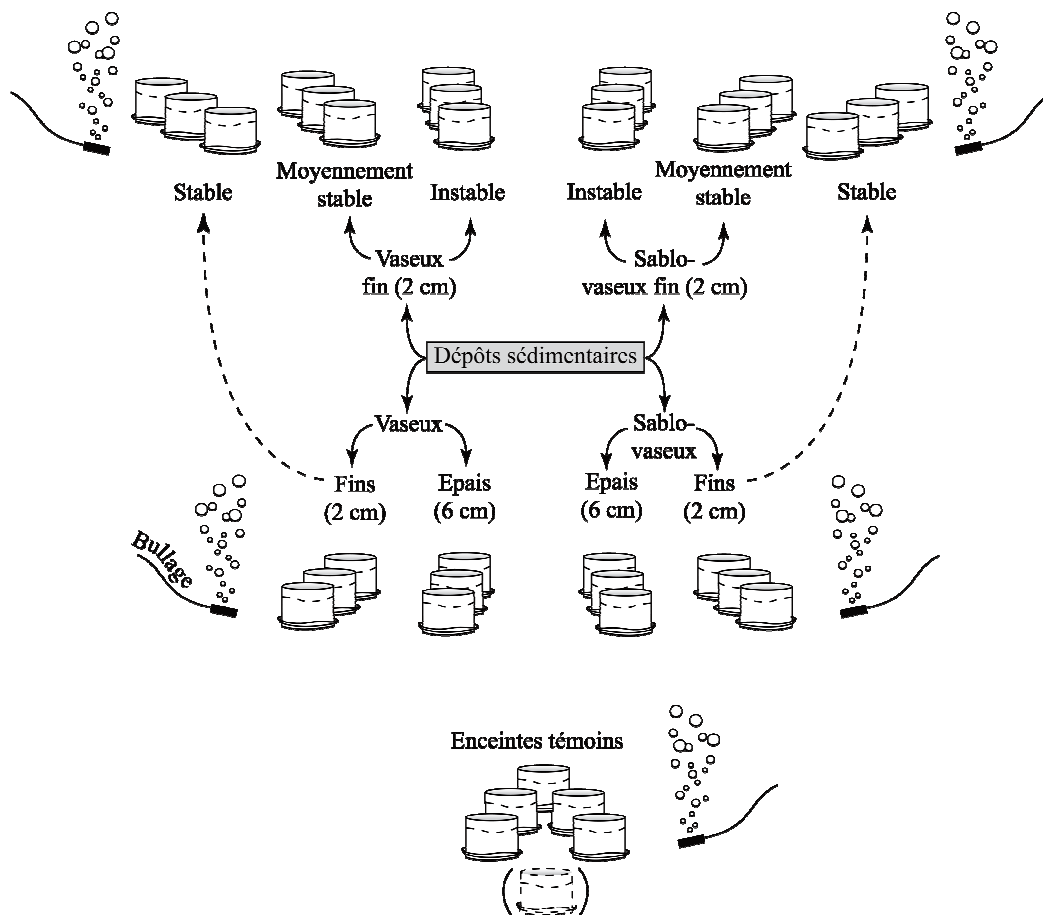


Figure VI.3. Protocole expérimental visant à juger de l'influence de la nature des dépôts sédimentaires, de leur épaisseur et de leur stabilité sur la survie de la macrofaune.

Selon le lot d'enceintes, deux types de sédiments, partiellement défaunés par tamisage sur une toile métallique de vide de maille carrée de 500 μm , ont été déposés : (i) une vase récoltée dans l'estuaire, et (ii) une vase sableuse, constituée en mélangeant une fraction de vase provenant de l'estuaire et une fraction de sable fin à moyen bien calibré, récolté sur la plage de Wimereux.

Des dépôts sédimentaires vaseux et sablo-vaseux d'épaisseur variable (2 ou 6 cm) ont respectivement été effectués à l'interface eau-sédiment dans quatre lots d'enceintes et maintenus pendant sept jours. De manière complémentaire, afin de juger de l'effet de la stabilité des dépôts, une couche de 2 cm d'épaisseur de vase ou de vase sableuse a été déposée dans quatre lots d'enceintes. Les dépôts sédimentaires ont ensuite été laissés tels quels ou remaniés en agitant la surface de l'eau dans les enceintes à l'aide d'une hélice entraînée par une perceuse électrique pendant une minute. La remise en suspension des dépôts a été fréquente [agitation toutes les 12 h (9h / 21h)], peu fréquente (une agitation par semaine effectuée au 4^{ème} jour) ou nulle. Enfin, un lot constitué de cinq ou six enceintes (se rapportant respectivement aux faciès type et appauvri) n'a

subit aucun traitement. La macrofaune renfermée est donc supposée avoir évolué indépendamment de toute perturbation sédimentaire.

Au terme des sept jours d'expérimentation, le contenu de chaque enceinte a été tamisé sur une toile métallique de vide de maille carrée de 500 μm et le refus, fixé dans une solution de formaldéhyde diluée à 4,5%. Les organismes ont ensuite été triés, déterminées spécifiquement, dénombrés ($\text{ind.}0,029\text{m}^{-2}$) et pesés ($\text{PSLC.}0,029\text{m}^{-2}$).

Afin de mettre en évidence une plus grande sensibilité des individus juvéniles aux dépôts sédimentaires, une étude biométrique a été conduite au terme des expérimentations conduites en juin 2003 sur les espèces dominant le peuplement des sables fins plus ou moins envasés : les Mollusques Bivalves *Abra alba*, *Mysella bidentata* et *Nucula turgida*, et les Annélides Polychètes *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni*. Si la longueur totale de l'organisme est une variable pertinente à considérer chez les Mollusques, tel n'est pas le cas pour les Annélides, dont la caractéristique est de disposer d'un corps mou plus ou moins rétracté et souvent coupé. Ainsi, pour définir la structure des populations de *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni*, nous avons respectivement mesuré la longueur des 20 premiers sétigères, du 4^{ème} tore uncinigère et le diamètre du disque céphalique.

I.1.3. Mesure des profils d'oxygène

Au début et au terme des 7 jours d'expérimentation, des profils de concentration en oxygène ont été réalisés dans les sédiments superficiels d'une enceinte témoin surnuméraire (*i.e.* sans dépôt), au moyen de microélectrodes à oxygène de type Clark (description détaillée en annexe F) dans le but (i) de mesurer l'état de minéralisation oxygène à l'interface eau-sédiment (au travers du calcul des flux diffusifs¹) et (ii) d'apprécier, s'il y a lieu, le développement de conditions d'hypoxie/anoxie dans les sédiments superficiels.

Par ailleurs, pour juger d'éventuelles modifications de la minéralisation suite aux dépôts sédimentaires vaseux et sablo-vaseux, les concentrations en oxygène ont été mesurées et les flux diffusifs déterminés au début et au terme de l'expérimentation dans deux enceintes surnuméraires ayant reçues respectivement un dépôt vaseux et sablo-vaseux de 2 cm. Seul l'assemblage relatif à l'état hivernal du faciès type de la communauté à *A. alba* - *P. koreni* a fait l'objet de telles mesures.

I.1.4. Granulométrie et matière organique

Afin d'étudier la granulométrie des sédiments déposés, trois échantillons des deux types sédimentaires (*i.e.* vase et vase sableuse) ont été analysés au microgranulomètre laser Coulter LS

1 Composante du calcul des flux diffusifs, la porosité a été mesurée au début et au terme de l'expérimentation dans les cinq premiers cm de sédiment d'une carotte prélevée dans l'enceinte expérimentale.

230 (méthode décrite précédemment). Les résultats ont été exprimés en pourcentage du poids de l'échantillon, en regroupant des classes granulométriques.

En parallèle, trois autres échantillons de vase et vase sableuse déposées ont permis la quantification de leur teneur en matière organique par la méthode de la perte au feu.

I.1.5. Traitement statistique

Après vérification de l'homogénéité des variances, les données ont été traitées à l'aide d'analyses de variance à un facteur (ANOVA) suivies de tests de comparaisons multiples de Student-Newman-Keuls. En cas d'hétérogénéité des variances, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été retenu. Lorsque celui-ci attestait d'une différence significative, il était suivi d'un test de comparaison de type SNK (Scherrer, 1984).

I.2. RESULTATS

I.2.1. Caractéristiques des dépôts sédimentaires

Les dépôts effectués à l'intérieur des enceintes en périodes hivernale et printano-estivale se réfèrent à deux types sédimentaires, l'un vaseux (>70% de pélites) et l'autre sablo-vaseux (Figure VI.4).

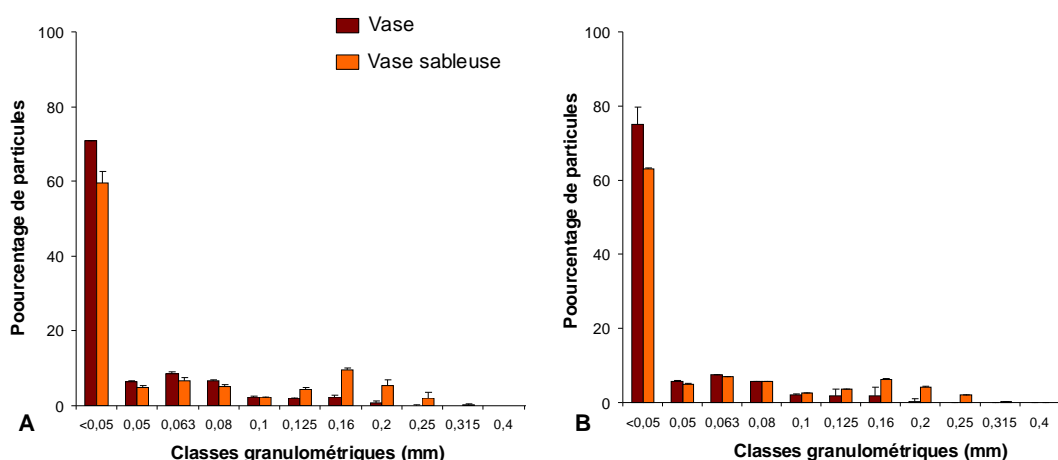


Figure VI.4. Composition granulométrique moyenne (+écart type) des sédiments vaseux et sablo-vaseux déposés dans les enceintes expérimentales en période hivernale (A) et printano-estivale (B).

Quelle que soit la période considérée, la teneur en matière organique est significativement plus élevée dans les sédiments vaseux que sablo-vaseux ($p<0,001$; Tableau VI.1). Les sédiments déposés en période hivernale sont en outre significativement plus riches en matière organique que ceux utilisés lors des expérimentations printano-estivales ($p<0,001$).

Tableau VI.1. Teneur moyenne (%±ET) en matière organique des sédiments vaseux et sablo-vaseux déposés lors des expérimentations menées en périodes hivernale et printano-estivale.

| | Période hivernale | Période printano-estivale |
|-----------------------|-------------------|---------------------------|
| Sédiment vaseux | 10,7±0,6 | 5,0±0,3 |
| Sédiment sablo-vaseux | 7,8±0,6 | 1,4±0,1 |

I.2.2. Faciès type du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* (état hivernal)

Un total de 10 espèces (les Mollusques *Abra alba*, *Hinia reticulata*, *Mysella bidentata*, *Nucula turgida*, les Annélides *Aphelochaeta marioni*, *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni* et les Echinodermes *Amphiura brachiata* et *Ophiura ophiura*), a été récolté dans les enceintes mises en expérimentation. Le mollusque *Mysella bidentata* ayant montré une variabilité très importante entre les enceintes (effectifs fluctuant entre 0 et 25 individus), nous avons exclu cette espèce du décompte des individus.

I.2.2.a. Evolution de la concentration en oxygène dans le sédiment superficiel

Dans les enceintes témoins, les gradients de concentration sont moins prononcés au terme des 7 jours d'expérimentation (Figure VI.6-A), l'oxygène pénétrant plus profondément dans le sédiment (9,6 mm après 7 jours contre 5,2 au début). Les demandes benthiques en oxygène calculées au premier jour de l'expérimentation soulignent une minéralisation aérobie soutenue ($50 \pm 26 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Celles-ci sont significativement plus faibles au bout de 7 jours de stabilisation ($20 \pm 2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; $p < 0,05$; Figure VI.6-B).

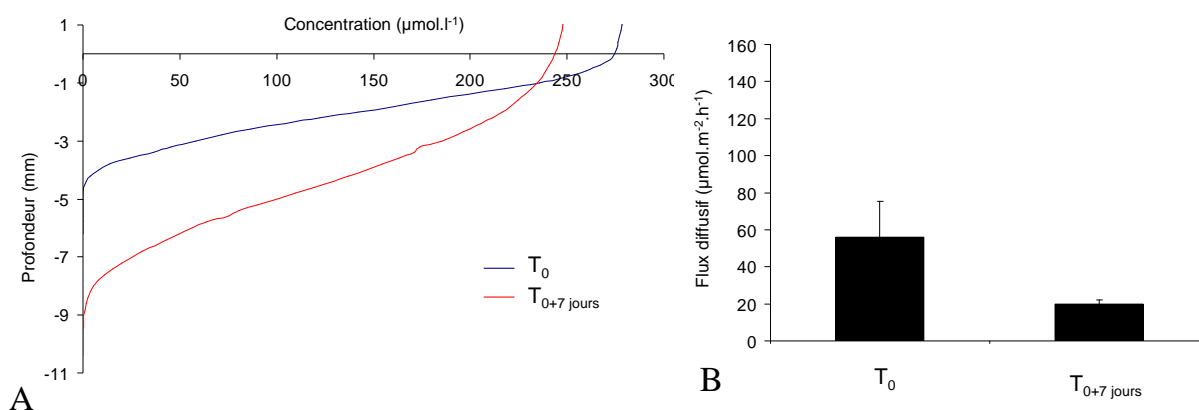


Figure VI.6. Profils moyens de concentration en oxygène¹ (A) et demandes benthiques moyennes en oxygène (B) estimées en période hivernale dans les sédiments du faciès type au peuplement à *A. alba* - *P. koreni*, au début et au terme de l'expérimentation.

¹ Par soucis de clarté, les écarts types n'ont pas été figurés.

I.2.2.b. Evolution de la minéralisation des sédiments déposés

Des profils de concentration en oxygène ont été effectués dans les sédiments superficiels d'enceintes supplémentaires a- avant dépôt ($=T_0$), b- juste après dépôt ($=T_{\text{dépôt}}$) et c- 7 jours après dépôt ($=T_{\text{dépôt}+7\text{jours}}$).

Quelle que soit la nature du sédiment déposé (vaseux ou sablo-vaseux), les profils de concentration réalisés à $T_{\text{dépôt}}$ reflètent la perturbation engendrée par l'arrivée de sédiment. La concentration en oxygène à l'interface eau-sédiment diminue de façon significative ($p < 0,05$) tout comme la profondeur maximale de pénétration de l'oxygène dans le sédiment (Figures VI.7-A et VI.8-A). Si les flux diffusifs augmentent suite au dépôt sédimentaire, ils ne sont significativement plus élevés que dans le cas du dépôt vaseux ($p < 0,01$). Les valeurs absolues de la demande benthique en oxygène évoluent de 50 ± 26 à $117 \pm 28 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ lors du dépôt vaseux et de 65 ± 24 à $80 \pm 5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ lors du dépôt sablo-vaseux (Figures VI.7-B et VI.8-B).

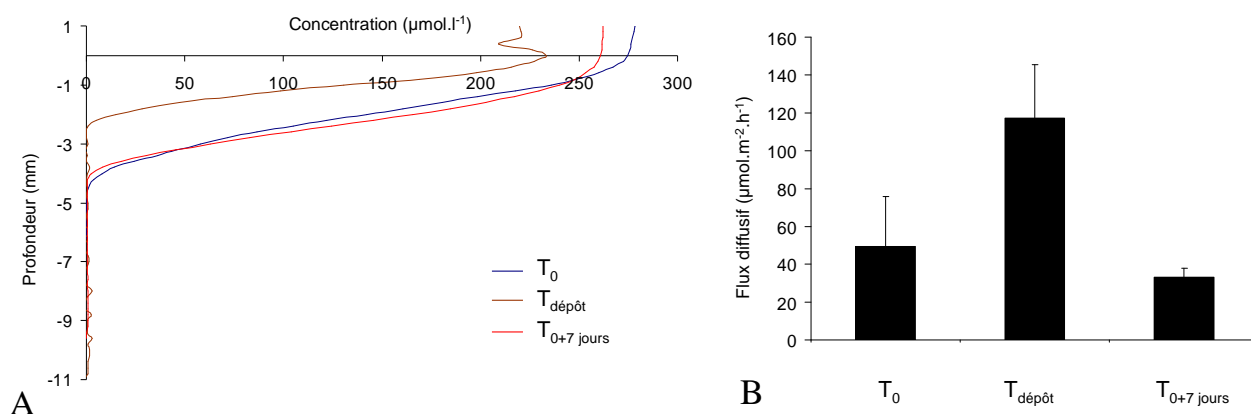


Figure VI.7. Profils moyens de concentration en oxygène (A) et demandes benthiques moyennes en oxygène (+écart type ; B) estimées avant, juste après et 7 jours après un dépôt vaseux.

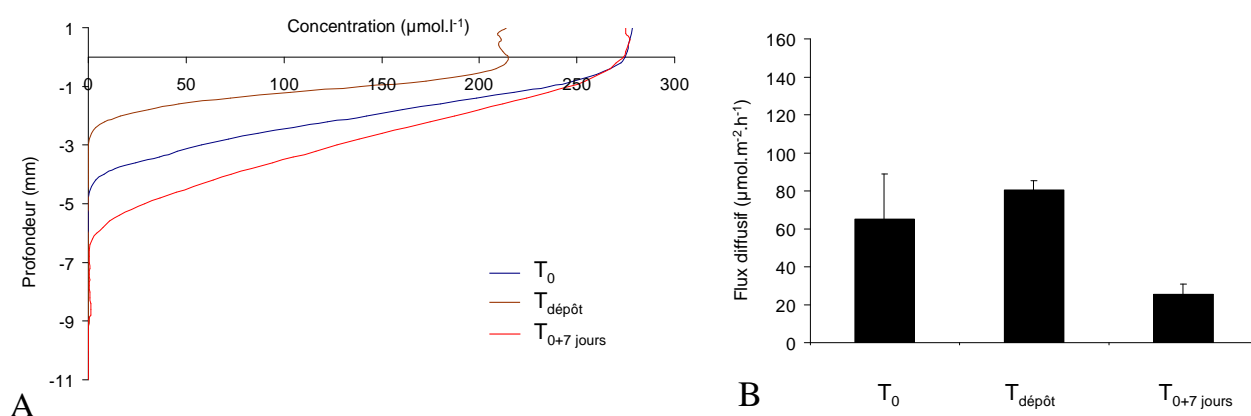


Figure VI.8. Profils moyens de concentration en oxygène (A) et demandes benthiques moyennes en oxygène (+écart type ; B) estimées avant, juste après et 7 jours après un dépôt sablo-vaseux.

Au terme des expérimentations, les mesures effectuées au sein du dépôt vaseux indiquent un retour aux conditions initiales de minéralisation. Les gradients de concentration à T_0 et à $T_{\text{dépôt}+7\text{jours}}$

sont analogues et les demandes benthiques en oxygène ($50 \pm 26 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à T_0 et $33 \pm 5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à $T_{\text{dépôt}+7\text{jours}}$) ne présentent aucune différence significative ($p>0,05$).

Dans le cas du dépôt sablo-vaseux, les mesures effectuées reflètent non seulement un retour aux conditions initiales mais aussi une meilleure oxygénation du sédiment : l'oxygène pénètre significativement plus en profondeur 7 jours après le dépôt ($p<0,05$) et la demande benthique en oxygène à la fin de l'expérimentation ($25 \pm 5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à $T_{\text{dépôt}+7\text{jours}}$) est significativement plus faible qu'avant le dépôt sablo-vaseux ($p<0,01$).

I.2.2.c. Impact de la nature et de l'épaisseur des dépôts sédimentaires

Après 7 jours, les nombres moyens d'espèces et d'individus observés dans les enceintes témoins (absence de dépôt) sont inférieurs à ceux décrits au début de l'expérimentation (état initial), mais non significativement différents ($p>0,05$).

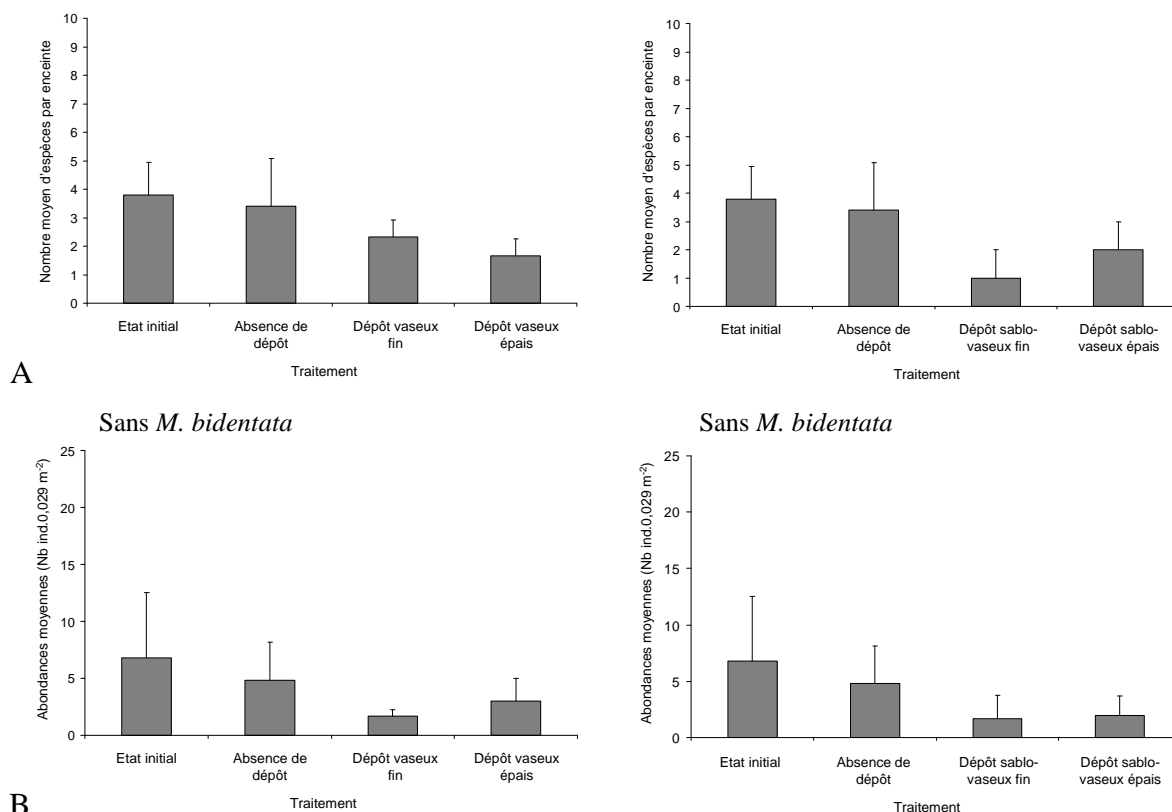


Figure VI.9. Effet de dépôts sédimentaires fins et épais de vase et de vase sableuse sur l'évolution du nombre moyen d'espèces (+écart type ; A) et de l'abondance moyenne (*Mysella bidentata* exclue ; +écart type ; B) dans les enceintes expérimentales.

Des analyses de variance à un facteur révèlent qu'après 7 jours, un ajout de sédiment entraîne une réduction significative du nombre moyen d'espèces ($p<0,05$, Figure VI.9), celle-ci étant significativement plus importante lors d'un dépôt de sable vaseux ($p<0,05$; Tableau VI.2). L'épaisseur du dépôt n'a en revanche pas d'effet. L'abondance moyenne diminue significativement suite à un dépôt, mais n'est pas influencée par l'épaisseur ou la nature de celui-ci ($p>0,05$; Tableau VI.2).

Tableau VI.2. Résultats des expérimentations et des analyses de variance à un facteur visant à déterminer les effets d'un dépôt de sédiment, de son épaisseur et de sa nature sur le nombre moyen d'espèces et d'individus macrobenthiques. ns : non significatif, * : $p < 0,05$. T : Témoin ; V : Vase ; VS : Vase sableuse.

| Facteur testé | Nombre moyen d'espèces | | | Abondance (ind.0,029m ⁻²) | | |
|---------------------------|------------------------|---------------|------------------|---------------------------------------|-------------|------------------|
| | Moyenne ± ET | F | p | Moyenne ± ET | F | p |
| Dépôt | | 7,41 | 0,016 ; * | | 5,45 | 0,034 ; * |
| Absence de dépôt | 3,4±1,6 | | | 4,8±3,3 | | |
| Dépôt de sédiment | 1,7±0,9 | | | 2,1±1,6 | | |
| Nature du dépôt | | 3,88 | 0,046 ; * | | 2,64 | 0,106 ; ns |
| Absence de dépôt | 3,4±1,6 | <u>T V VS</u> | | 4,8±3,3 | | |
| Dépôt de vase | 2,0±0,6 | | | 2,3±1,5 | | |
| Dépôt de vase sableuse | 1,5±1,0 | | | 1,8±1,7 | | |
| Epaisseur du dépôt | | 3,50 | 0,058 ; ns | | 2,83 | 0,093 ; ns |
| Absence de dépôt | 3,4±1,6 | | | 4,8±3,3 | | |
| Dépôt de 2 cm | 1,7±1,0 | | | 1,7±1,4 | | |
| Dépôt de 6 cm | 1,8±0,7 | | | 2,5±1,8 | | |

I.2.2.d. Impact de la stabilité des dépôts sédimentaires

Conformément aux résultats précédents, le nombre moyen d'espèces ainsi que les abondances dans les enceintes diminuent suite aux dépôts sédimentaires (Figure VI.10).

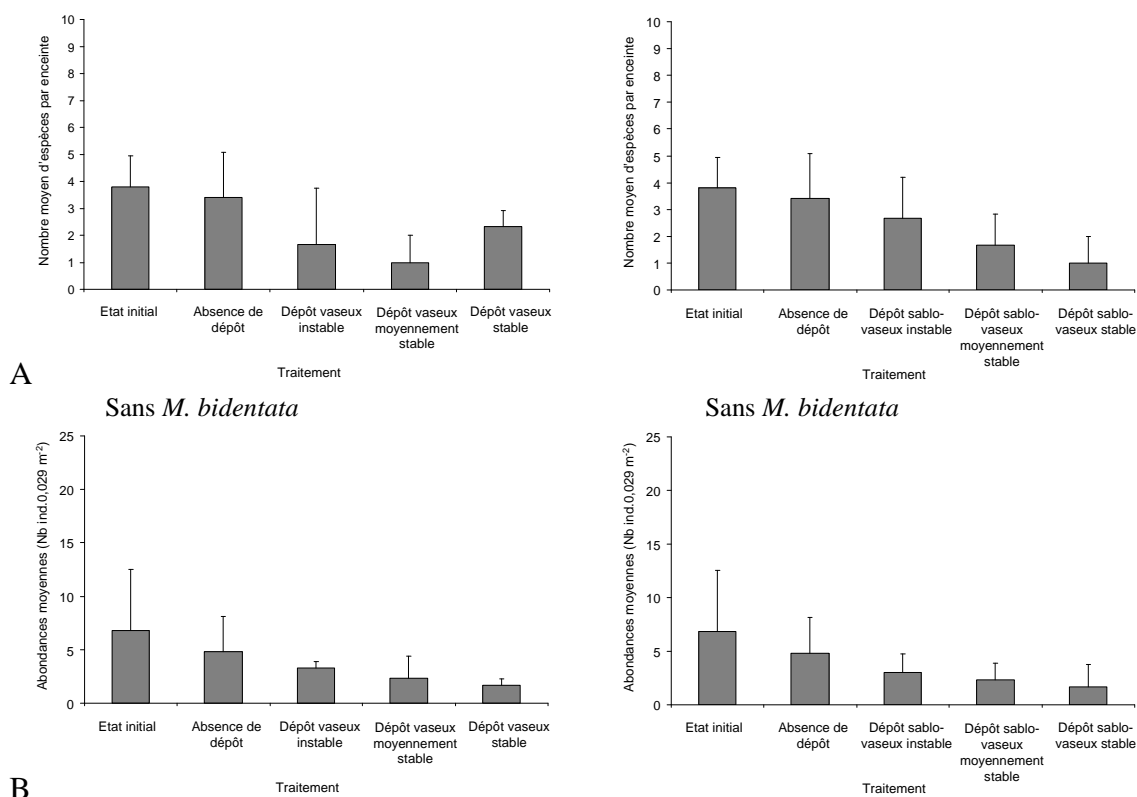


Figure VI.10. Effet de la stabilité des dépôts de vase et de vase sableuse sur l'évolution du nombre moyen d'espèces (+écart type ; A) et de l'abondance moyenne (*Mysella bidentata* exclue ; +écart type ; B) dans les enceintes expérimentales. Dépôt stable : aucune agitation pendant 7 jours ; dépôt moyennement stable : une agitation au quatrième jour ; dépôt instable : deux agitations quotidiennes.

Ces deux paramètres semblent de plus évoluer proportionnellement, mais toutefois non significativement à la stabilité des dépôts : ainsi à une stabilité importante des dépôts correspondent, dans l'essentiel des cas (3/4), les nombres d'espèces et d'individus les plus faibles (Tableau VI.3).

Tableau VI.3. Résultats des expérimentations et des analyses de variance à un facteur visant à déterminer les effets de la stabilité des dépôts de sédiment sur le nombre moyen d'espèces et d'individus macrobenthiques. ns : non significatif, * : $p < 0,05$.

| Facteur testé | Nombre moyen d'espèces | | | Abondance (ind.0,029m ⁻²) | | |
|---------------------------|------------------------|------|------------|---------------------------------------|------|------------|
| | Moyenne ± ET | F | p | Moyenne ± ET | F | p |
| Dépôt vaseux | | 1,48 | 0,279 ; ns | | 1,64 | 0,243 ; ns |
| Absence de dépôt | 3,4±1,6 | | | 4,8±3,3 | | |
| Dépôt instable | 2,3±2,3 | | | 3,3±0,6 | | |
| Dépôt moy. stable | 1,0±1,0 | | | 1,7±2,1 | | |
| Dépôt stable | 2,3±0,6 | | | 1,7±0,6 | | |
| Dépôt sablo-vaseux | | 2,28 | 0,142 ; ns | | 1,16 | 0,374 ; ns |
| Absence de dépôt | 3,4±1,6 | | | 4,8±3,3 | | |
| Dépôt instable | 2,7±1,5 | | | 3,0±1,7 | | |
| Dépôt moy. stable | 1,7±0,6 | | | 2,3±1,5 | | |
| Dépôt stable | 1,0±1,0 | | | 1,7±2,1 | | |

I.2.3. Faciès appauvri par la dessalure du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* (état hivernal)

I.2.3.a. Evolution de la concentration en oxygène dans le sédiment superficiel

Les profils de concentration réalisés dans les sédiments superficiels en absence de dépôt (enceinte témoin) restent similaires tout au long de l'expérimentation, même si l'oxygène pénètre significativement plus profondément dans le sédiment au terme des 7 jours d'expérimentation ($p < 0,01$). Les concentrations en oxygène mesurées à l'interface eau-sédiment sont équivalentes ($285 \mu\text{mol.l}^{-1}$ à T_0 et $280 \mu\text{mol.l}^{-1}$ à $T_{0+7\text{jours}}$) et leurs diminutions dans les premiers millimètres de sédiment sont parallèles (Figure VI.11-A). Les flux diffusifs (Figure VI.11-B) ne diffèrent pas significativement entre le début et la fin des expérimentations ($p > 0,05$; $32 \pm 9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $28 \pm 7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à T_0 et $T_{0+7\text{jours}}$ respectivement).

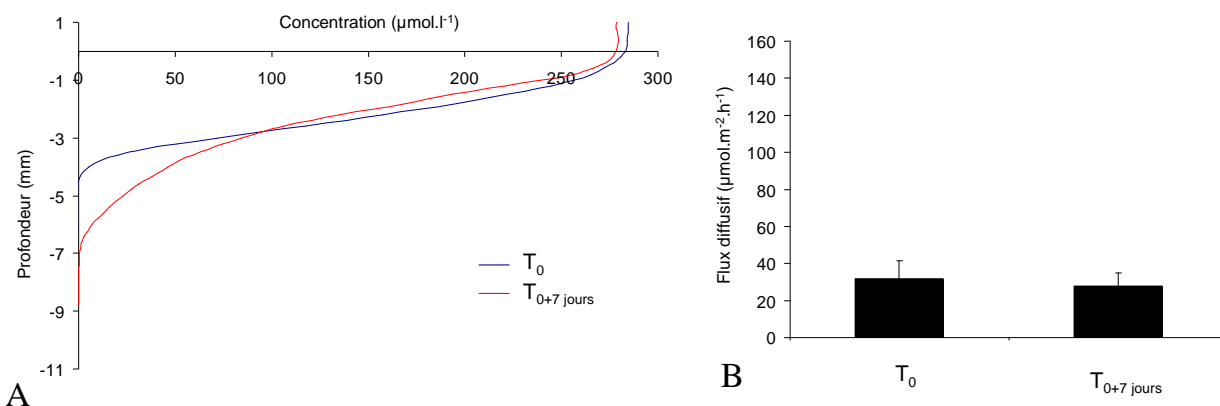


Figure VI.11. Profils moyens de concentration en oxygène (A) et demandes benthiques moyennes en oxygène (+écart type ; B) estimées dans les sédiments du faciès appauvri au peuplement à *A. alba* – *P. koreni*, au début et au terme de l'expérimentation.

I.2.3.b. Impact de la nature et de l'épaisseur des dépôts sédimentaires

Un nombre moyen de $9,1 \pm 1,8$ espèces a été recensé au début de la mise en expérimentation des enceintes (état initial). Au terme de 7 jours, seules 6,0 espèces ($\pm 1,2$) ont, en moyenne, été retrouvées dans les enceintes témoins (absence de dépôt ; Figure VI.12). Cette différence significative ($p < 0,001$) peut, au regard de l'ensemble des résultats, être imputable aux fluctuations d'échantillonnage. Les abondances ($30,3 \pm 16,0 \text{ ind.}0,029\text{m}^{-2}$ au début de l'expérience et $26,2 \pm 16,9 \text{ ind.}0,029\text{m}^{-2}$ après 7 jours), en revanche, ne diffèrent pas significativement entre ces deux lots d'enceintes.

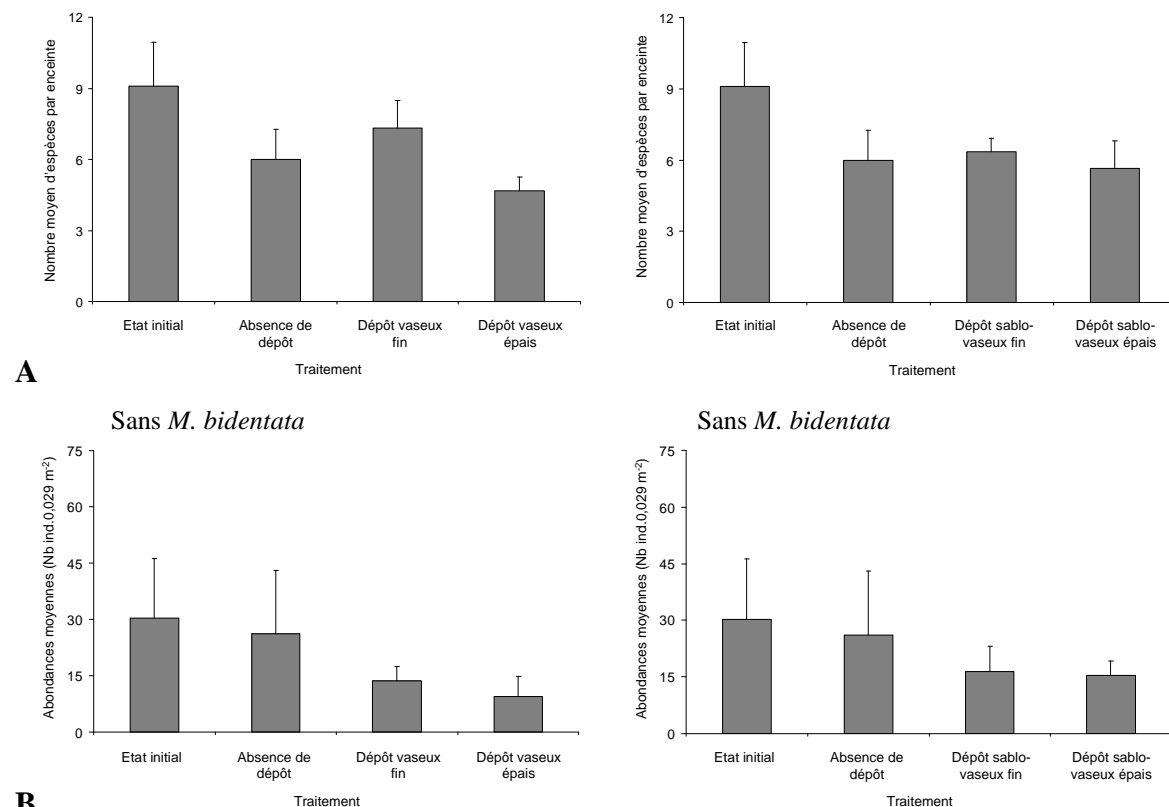


Figure VI.12. Effet de dépôts sédimentaires fins et épais de vase et de vase sableuse sur l'évolution du nombre moyen d'espèces (+écart type ; A) et de l'abondance moyenne (*Mysella bidentata* exclue ; +écart type ; B) dans les enceintes expérimentales.

Aucun des traitements appliqués n'a d'effet significatif sur l'évolution du nombre moyen d'espèces dans les enceintes (Tableau VI.4). Une influence éventuelle des dépôts sur ce paramètre, comme mise en évidence précédemment, peut toutefois être masquée par le nombre moyen d'espèces plus faible caractérisant le lot d'enceintes témoins. En revanche, les abondances sont statistiquement plus faibles suite à un dépôt, de quelque nature et épaisseur qu'ils soient ($p < 0,05$; Tableau VI.4).

Tableau VI.4. Résultats des expérimentations et des analyses de variance à un facteur visant à déterminer les effets d'un dépôt de sédiment, de son épaisseur et de sa nature sur le nombre moyen d'espèces et d'individus macrobenthiques. ns : non significatif, * : $p < 0,05$.

| Facteur testé | Nombre moyen d'espèces | | | Abondance (ind.0,029m ²) | | |
|---------------------------|------------------------|------|------------|--------------------------------------|-------------|------------------|
| | Moyenne ± ET | F | p | Moyenne ± ET | F | p |
| Dépôt | | 0,00 | 1,000 ; ns | | 5,80 | 0,028 ; * |
| Absence de dépôt | 6,0±1,3 | | | 26,0±16,9 | | |
| Dépôt de sédiment | 6,0±1,3 | | | 13,7±5,2 | | |
| Nature du dépôt | | 0,00 | 1,000 ; ns | | 3,06 | 0,077 ; ns |
| Absence de dépôt | 6,0±1,3 | | | 26,0±16,9 | | |
| Dépôt de vase | 6,0±1,7 | | | 11,5±4,9 | | |
| Dépôt de vase sableuse | 6,0±0,9 | | | 15,8±5,0 | | |
| Epaisseur du dépôt | | 3,54 | 0,055 ; ns | | 2,84 | 0,090 ; ns |
| Absence de dépôt | 6,0±1,3 | | | 26,0±16,9 | | |
| Dépôt de 2 cm | 6,8±1,0 | | | 15,0±5,1 | | |
| Dépôt de 6 cm | 5,2±1,0 | | | 12,3±5,3 | | |

Malgré la diminution des effectifs, aucun des phyla dominants (*i.e.* Mollusques Bivalves et Annélides Polychètes) n'est affecté significativement par un dépôt de sédiment, de quelque nature ou épaisseur qu'il soit ($p > 0,05$). La réduction d'effectifs constatée à l'intérieur des enceintes à l'échelle de l'assemblage faunistique se répartie entre les phyla présents.

Par ailleurs, les espèces majoritairement représentées (*A. alba* et *P. koreni*) ne voient pas leur nombre de représentants chuter significativement après un dépôt sédimentaire ($p > 0,05$).

I.2.3.c. Impact de la stabilité des dépôts sédimentaires

Aucune évolution significative du nombre moyen d'espèces et des abondances, liée au degré de stabilité du dépôt, n'apparaît dans les enceintes (Figure VI.13-A, Tableau VI.5).

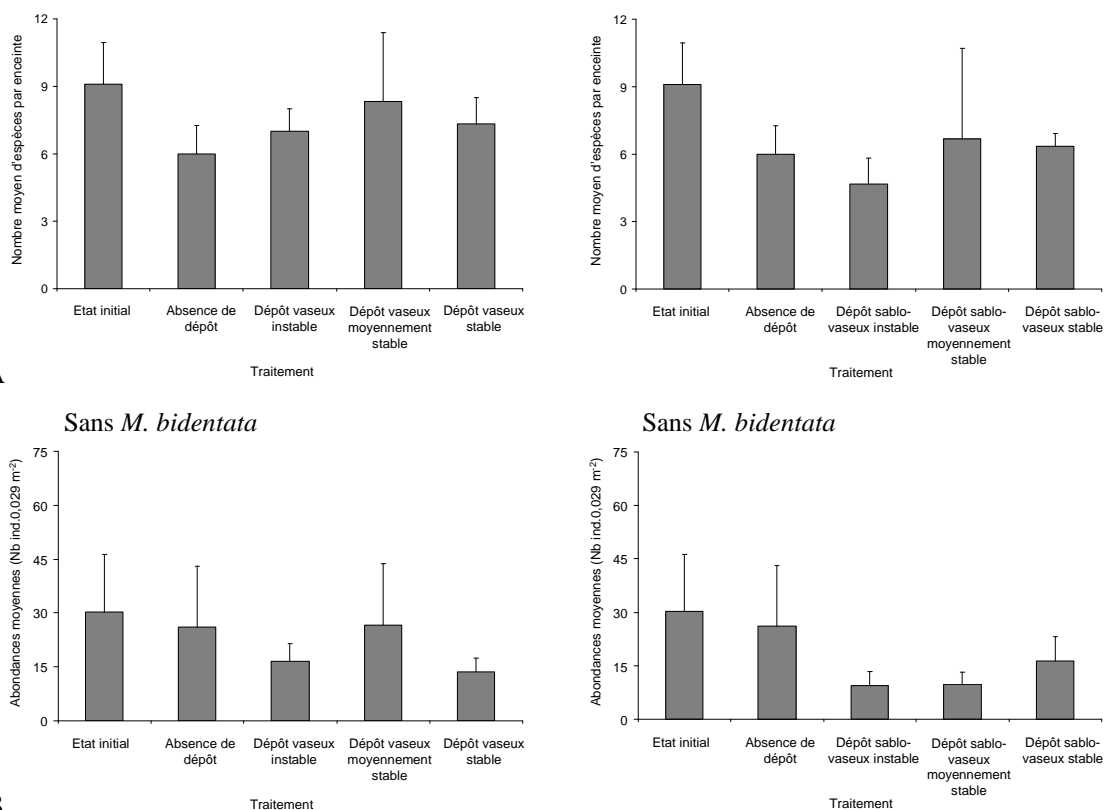


Figure VI.13. Effet de la stabilité des dépôts de vase et de vase sableuse sur l'évolution du nombre moyen d'espèces (+écart type ; A) et de l'abondance moyenne (*Mysella bidentata* exclue ; +écart type ; B) dans les enceintes expérimentales. Dépôt stable : aucune agitation pendant 7 jours ; dépôt moyennement stable : une agitation au quatrième jour ; dépôt instable : deux agitations quotidiennes.

Les richesses spécifiques moyennes fluctuent respectivement entre $7,0 \pm 1,0$ et $8,3 \pm 3,1$ espèces après un dépôt vaseux et entre $4,6 \pm 1,1$ et $6,7 \pm 4,0$ espèces après un dépôt sablo-vaseux, quelque soit le traitement considéré. Les abondances, bien que plus faibles dans les enceintes ayant subi des dépôts, n'évoluent pas significativement avec le degré de stabilité de ces derniers (Figure III.13, Tableau III.5).

Tableau VI.5. Résultats des expérimentations et des analyses de variance à un facteur visant à déterminer les effets de la stabilité des dépôts de sédiment sur le nombre moyen d'espèces et d'individus macrobenthiques. ns : non significatif.

| Facteur testé | Nombre moyen d'espèces | | | Abondance (ind.0,029m ⁻²) | | |
|---------------------------|------------------------|------|------------|---------------------------------------|------|------------|
| | Moyenne ± ET | F | p | Moyenne ± ET | F | p |
| Dépôt vaseux | | 1,36 | 0,306 ; ns | | 0,81 | 0,512 ; ns |
| Absence de dépôt | 6,0±1,3 | | | 26,0±16,9 | | |
| Dépôt instable | 7,0±1,0 | | | 13,7±3,8 | | |
| Dépôt moy. stable | 8,3±3,1 | | | 26,7±17,0 | | |
| Dépôt stable | 7,3±1,2 | | | 13,7±3,8 | | |
| Dépôt sablo-vaseux | | 0,58 | 0,642 ; ns | | 1,95 | 0,180 ; ns |
| Absence de dépôt | 6,0±1,3 | | | 26,0±16,9 | | |
| Dépôt instable | 6,7±4,0 | | | 9,3±4,0 | | |
| Dépôt moy. stable | 5,3±1,2 | | | 9,7±3,5 | | |
| Dépôt stable | 6,3±0,6 | | | 16,3±6,8 | | |

I.2.4. Faciès type du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* (état printano-estival)

Un total de 22 espèces, principalement des Mollusques Bivalves et Annélides Polychètes, a été récolté dans les enceintes. Comme constaté précédemment, les abondances du Mollusque *Mysella bidentata* sont très variables d'une enceinte à l'autre (de 4 à 163 ind.0,029m⁻²). Cette espèce a, de fait, été écartée du décompte des abondances et du traitement des données.

I.2.4.a. Evolution de la concentration en oxygène dans le sédiment superficiel

Les profils d'oxygène dissous montrent qu'en période printano-estivale, la minéralisation aérobie évolue temporellement de façon similaire à celle mesurée en période hivernale : les gradients de concentration sont moins prononcés au terme des 7 jours d'expérimentation (Figure VI.14-A) et l'oxygène pénètre plus profondément dans le sédiment (de 4,4 au début à 9,8 mm au terme de l'expérimentation). La minéralisation aérobie, soutenue au début de l'expérimentation ($62 \pm 21 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), a significativement diminué au terme de 7 jours ($21 \pm 4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, $p < 0,05$, Figure VI.14-B).

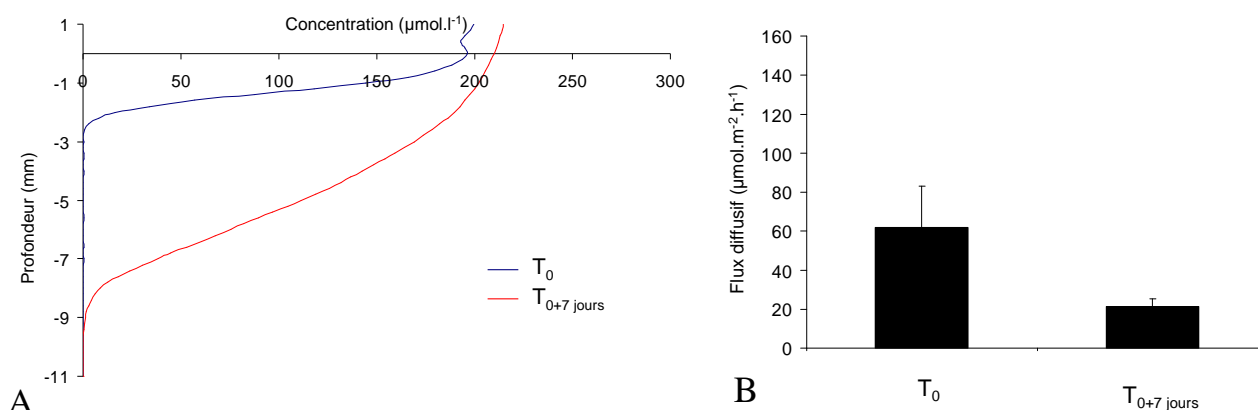


Figure VI.14. Profils moyens de concentration en oxygène (A) et demandes benthiques moyennes en oxygène (+écart type ; B) estimées en période printano-estivale dans les sédiments du faciès type au peuplement à *A. alba* - *P. koreni*, au début et au terme des expérimentations.

La valeur initiale des flux diffusifs d'oxygène en période printano-estivale est supérieure à celle enregistrée en période hivernale. Cette différence, toutefois non-significative peut s'expliquer par l'augmentation des températures de l'eau entre les deux séries d'expérience (de 7,5°C à 14°C).

I.2.4.b. Impact de la nature et de l'épaisseur des dépôts sédimentaires

Un nombre moyen de $9,2 \pm 1,0$ espèces a été recensé au début de l'expérimentation. Au terme de 7 jours, $6,8 \pm 0,5$ espèces étaient présentes dans les enceintes témoins (absence de dépôt). Cette diminution significative de la richesse spécifique moyenne ($p < 0,001$), peut, tout comme précédemment, être due à des fluctuations d'échantillonnage. Les abondances, pour leur part,

restent statistiquement comparables au début ($124,8 \pm 35,4 \text{ ind.} \cdot 0,029 \text{ m}^{-2}$) et à la fin de l'expérience ($126,2 \pm 43,0 \text{ ind.} \cdot 0,029 \text{ m}^{-2}$).

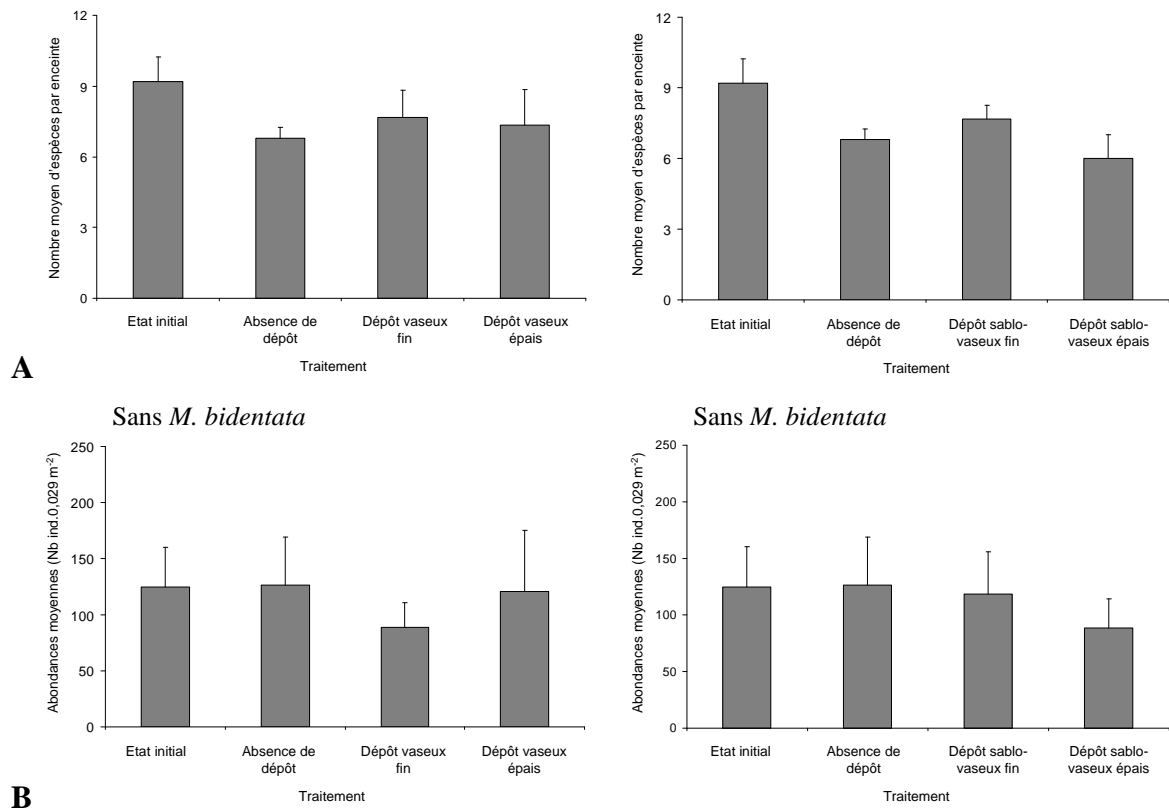


Figure VI.15. Effet de dépôts sédimentaires fins et épais de vase et de vase sableuse sur l'évolution du nombre moyen d'espèces (+écart type ; A) et de l'abondance moyenne (*Mysella bidentata* exclue ; +écart type ; B) dans les enceintes expérimentales.

Compte tenu du faible nombre moyen d'espèces dans les enceintes témoins (absence de dépôt), aucune variation significative n'apparaît (Figure VI.15, Tableau VI.6). Si les dépôts sédimentaires de vase ou de vase sableuse, de 2 ou 6 cm d'épaisseur, entraînent en revanche des réductions de l'ordre de 20% de l'abondance de la macrofaune dans les enceintes, celles-ci restent non significatives en raison des écarts types associés importants.

Tableau VI.6. Résultats des expérimentations et des analyses de variance à un facteur visant à déterminer les effets d'un dépôt de sédiment, de son épaisseur et de sa nature sur le nombre moyen d'espèces et d'individus macrobenthiques. ns : non significatif.

| Facteur testé | Nombre moyen d'espèces | | | Abondance (ind.0,029m ⁻²) | | |
|---------------------------|------------------------|-------|------------|---------------------------------------|------|------------|
| | Moyenne ± ET | F | p | Moyenne ± ET | F | p |
| Dépôt | | 0,27 | 0,610 ; ns | | 1,22 | 0,286 ; ns |
| Absence de dépôt | 6,8±0,5 | | | 126,2±43,0 | | |
| Dépôt de sédiment | 7,1±1,2 | | | 104,1±35,6 | | |
| Nature du dépôt | | 1,215 | 0,326 ; ns | | 0,57 | 0,580 ; ns |
| Absence de dépôt | 6,8±0,5 | | | 126,2±43,0 | | |
| Dépôt de vase | 7,5±1,2 | | | 104,7±41,0 | | |
| Dépôt de vase sableuse | 6,7±1,0 | | | 103,5±33,3 | | |
| Épaisseur du dépôt | | 0,215 | 0,326 ; ns | | 0,57 | 0,580 ; ns |
| Absence de dépôt | 6,8±0,5 | | | 126,2±43,0 | | |
| Dépôt de 2 cm | 7,5±0,8 | | | 103,5±32,0 | | |
| Dépôt de 6 cm | 6,7±1,4 | | | 104,5±42,0 | | |

La figure VI.16 révèle qu'en dépit de leur réduction, les abondances d'aucun des deux phylums dominants (*i.e.* Mollusques Bivalves et Annélides Polychètes) ne sont affectées significativement par un dépôt de sédiment, qu'il soit vaseux ou sablo-vaseux, fin ou épais ($p>0,05$). Les réductions d'effectifs constatées à l'intérieur des enceintes à l'échelle de l'assemblage faunistique se répartissent entre les phyla présents.

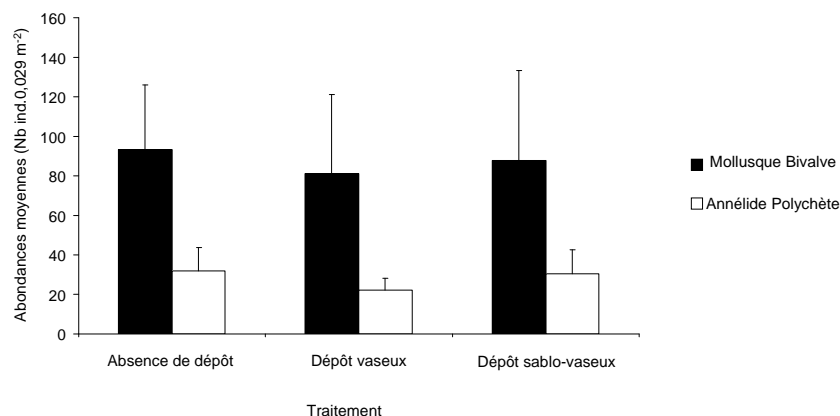


Figure VI.16. Effet de dépôts de vase et de vase sableuse sur l'évolution de l'abondance moyenne (+écart type) des Mollusques Bivalves (*Mysella bidentata* exclue) et des Annélides Polychètes dans les enceintes expérimentales.

La sensibilité à un dépôt de sédiment semble d'ordre spécifique. Ainsi, un dépôt de sédiment, quelles que soient sa nature et son épaisseur, n'affecte pas significativement les abondances du Bivalve *Abra alba* ($p=0,804$) et du Polychète *Owenia fusiformis* ($p=0,525$). En revanche, les effectifs du Polychète *Pectinaria koreni* sont significativement réduits suite à un dépôt vaseux (fin ou épais) ou à un dépôt sablo-vaseux épais ($p<0,001$).

I.2.4.c. Impact de la stabilité des dépôts sédimentaires

Le degré de stabilité du dépôt vaseux ou sablo-vaseux n'a aucun effet significatif, tant sur le nombre moyen d'espèces que qu'individus (Figure VI.17, Tableau VI.7).

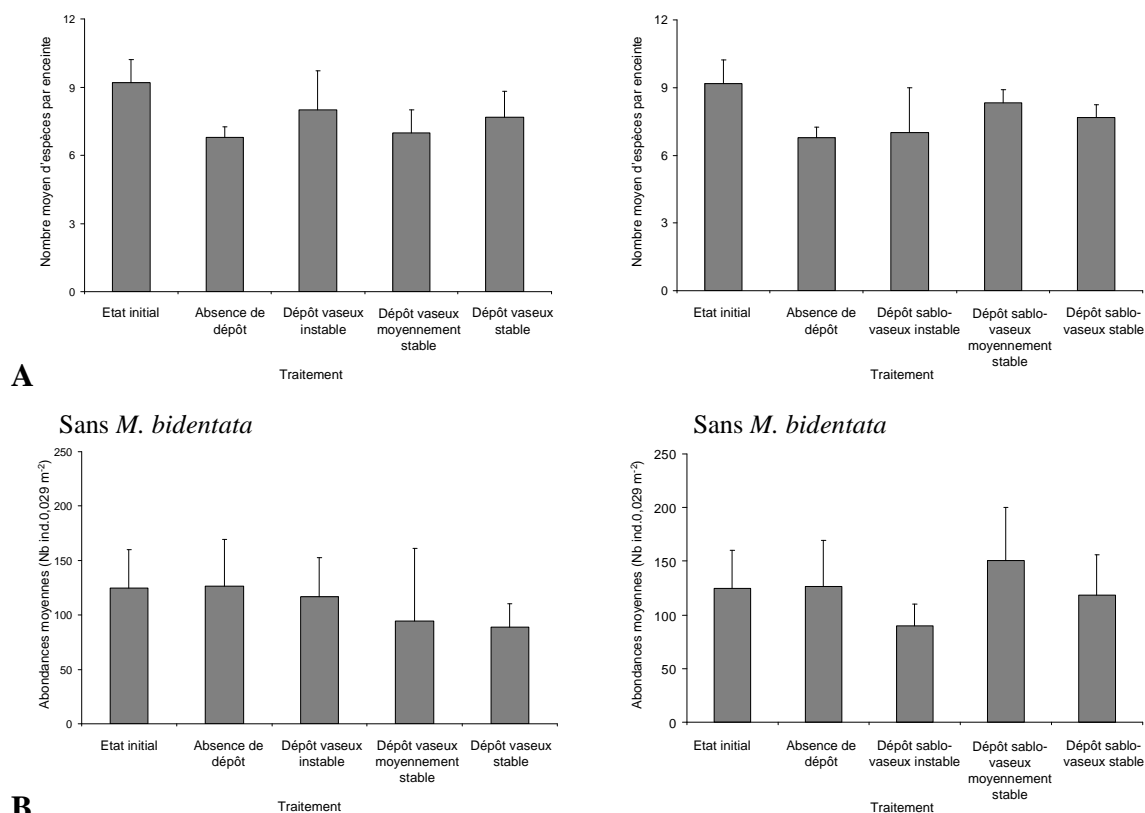


Figure VI.17. Effet de la stabilité des dépôts de vase et de vase sableuse sur l'évolution du nombre moyen d'espèces (+écart type ; A) et de l'abondance moyenne (*Mysella bidentata* exclue ; +écart type ; B) dans les enceintes expérimentales. Dépôt stable : aucune agitation pendant 7 jours ; dépôt moyennement stable : une agitation au quatrième jour ; dépôt instable: deux agitations quotidiennes.

Les richesses spécifiques moyennes varient entre $7,0 \pm 1,0$ espèces et $8,0 \pm 1,7$ espèces après un dépôt vaseux, et entre $7,0 \pm 2,0$ espèces et $8,3 \pm 0,6$ espèces après un dépôt sablo-vaseux. Bien qu'aucune modification significative des abondances ne soit enregistrée, une tendance à la diminution des effectifs se dessine lors de dépôts vaseux stables et moyennement stables (Figure VI.17). Dans le cas d'un dépôt sablo-vaseux, la diminution la plus marquée (mais non-significative) des abondances est associée à l'instabilité du dépôt.

Tableau VI.7. Résultats des expérimentations et des analyses de variance à un facteur visant à déterminer les effets de la stabilité des dépôts de sédiment sur le nombre moyen d'espèces et d'individus macrobenthiques. ns : non significatif.

| Facteur testé | Nombre moyen d'espèces | | | Abondance (ind.0,029m ⁻²) | | |
|---------------------------|------------------------|------|------------|---------------------------------------|------|------------|
| | Moyenne ± ET | F | p | Moyenne ± ET | F | p |
| Dépôt vaseux | | 0,98 | 0,438 ; ns | | 0,59 | 0,635 ; ns |
| Absence de dépôt | 9,2±1,0 | | | 124,8±35,4 | | |
| Dépôt instable | 8,0±1,7 | | | 116,7±36,3 | | |
| Dépôt moy. stable | 7,0±1,0 | | | 94,7±66,4 | | |
| Dépôt stable | 7,7±1,1 | | | 88,7±22,0 | | |
| Dépôt sablo-vaseux | | 1,55 | 0,261 ; ns | | 1,19 | 0,362 ; ns |
| Absence de dépôt | 9,2±1,0 | | | 124,8±35,4 | | |
| Dépôt instable | 6,8±0,4 | | | 126,2±43,0 | | |
| Dépôt moy. stable | 7,0±2,0 | | | 90,0±20,0 | | |
| Dépôt stable | 7,7±0,6 | | | 118,3±37,5 | | |

A l'instar de la nature et l'épaisseur du dépôt sédimentaire, le degré de stabilité des dépôts sédimentaires n'affecte pas de phylum particulier ($p>0,05$; Figure VI.18).

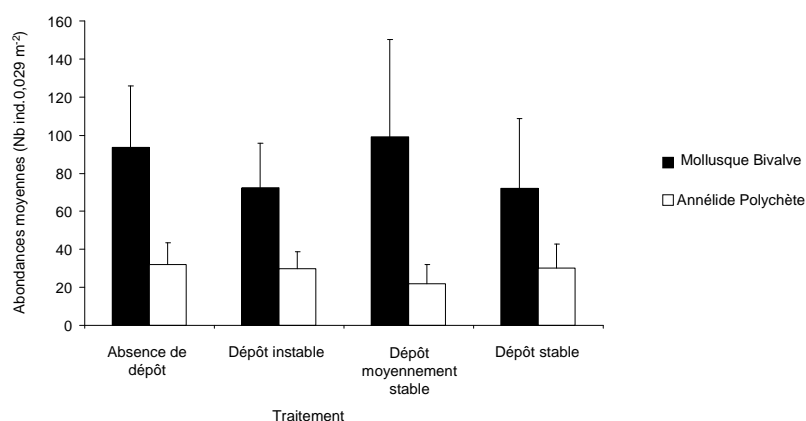


Figure VI.18. Effet de dépôts sédimentaires (vase et vase sableuse confondues) de stabilités différentes sur l'évolution de l'abondance moyenne (+écart type) des Mollusques Bivalves (*Mysella bidentata* exclue) et des Annélides Polychètes dans les enceintes expérimentales.

Contrairement à la nature et l'épaisseur du sédiment déposé, le degré de stabilité du dépôt n'affecte pas les effectifs de *P. koreni* ($p=0,066$). Ceux d'*A. alba* et d'*O. fusiformis* sont eux-aussi significativement insensibles à ce paramètre (respectivement, $p=0,630$ et $p=0,393$).

I.2.4.d. Sensibilité des différents stades de développement aux dépôts sédimentaires

Si une étude biométrique a été conduite sur les espèces dominant le peuplement des sables fins plus ou moins envasés, seuls les résultats relatifs à *A. alba*, *O. fusiformis* et *P. koreni* sont présentés en raison du faible nombre d'individus représentant les autres espèces (*N. turgida* : 1 à 5 ind.0,029m⁻² ; *N. hombergii* : 1 à 7 ind.0,029m⁻²) ou de la variabilité prononcée de leurs effectifs (*M. bidentata* : 2 à 145 ind.0,029m⁻²) entre les enceintes expérimentales.

Abra alba

A cette période de l'année, les juvéniles ($4 < \text{taille (mm)} < 12$) dominant largement, la classe modale étant centrée sur une longueur de coquille comprise entre 6 et 8 mm (Figure VI.19). La différence significative ($p < 0,001$) observée entre la taille moyenne des individus au début de l'expérimentation ($8,03 \pm 0,52$ mm, état initial) et à son terme, une semaine plus tard, dans les enceintes n'ayant subi aucun dépôt ($9,65 \pm 0,60$ mm, absence de dépôt) est à relier à la simple croissance des individus durant le temps de l'expérimentation. Le léger étalement de la cohorte constaté dans les enceintes témoins (absence de dépôt) au terme de l'expérimentation est à relier à la réduction des effectifs dans les classes $[4-6[$ et $[6-8[$ mm au profit des classes supérieures adjacentes : $[6-8[$ et $[8-10[$ mm. En revanche, la taille moyenne des individus n'est pas significativement influencée, quel que soit le traitement appliqué (Tableau VI.8). En outre, il n'apparaît, au terme des expérimentations, aucune classe manquante. La structure de la population reste comparable, après des dépôts de vase ou de vase sableuse d'épaisseurs et de stabilités différentes, à celle observée en absence de dépôt. Les individus juvéniles ne semblent donc pas être particulièrement sensibles aux traitements appliqués.

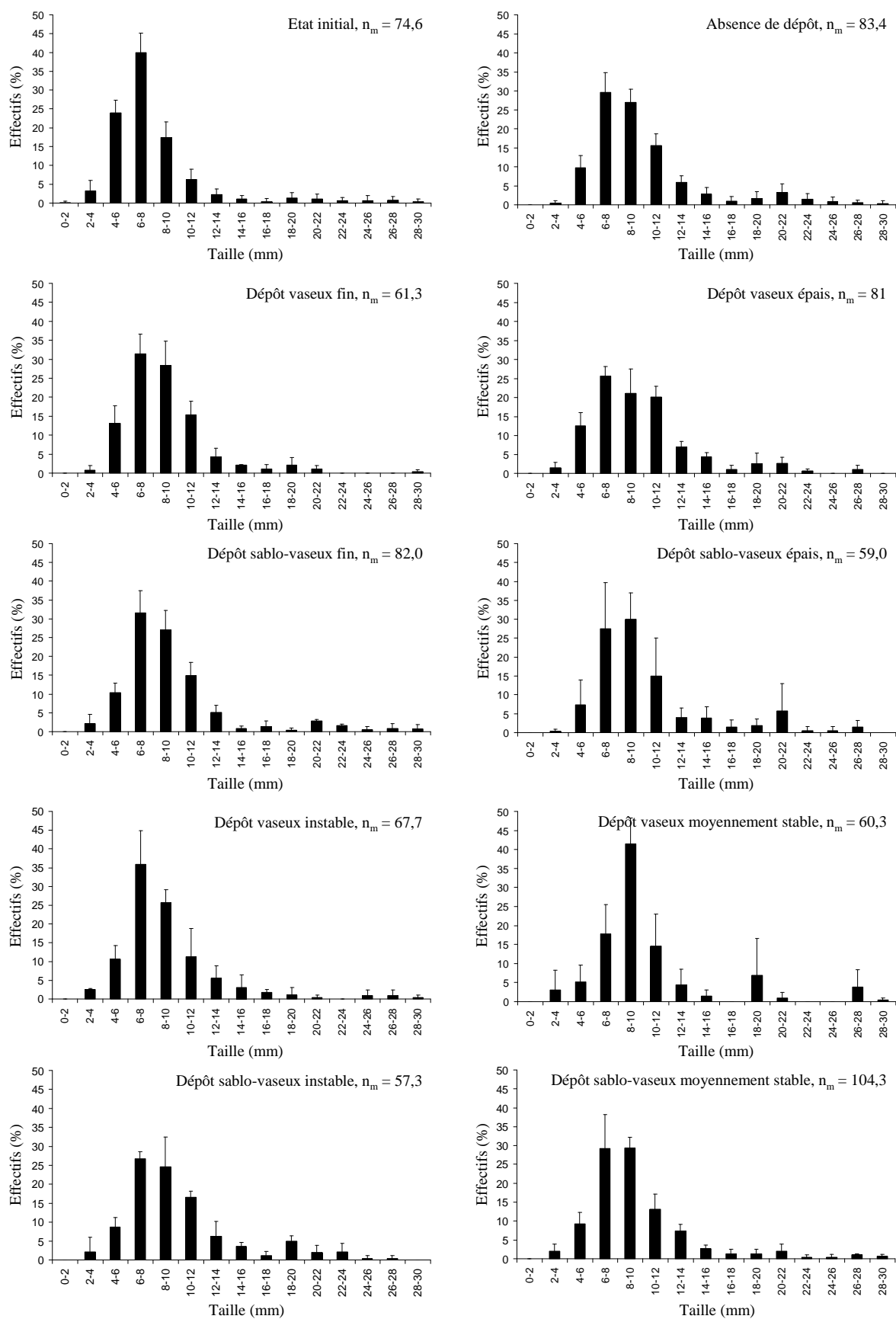


Figure VI.19. Histogramme de distribution des fréquences moyennes d'*A. alba* en fonction des classes de taille (en mm) avant (état initial) et au terme des différentes expérimentations. n_m : nombre moyen d'individus par enceinte.

Tableau VI.8. Résultats des expérimentations et des analyses de variance à un facteur visant à déterminer les effets d'un dépôt de sédiment, de son épaisseur, de sa nature et de sa stabilité sur la longueur de coquille (en mm) du Mollusque Bivalve *A. alba*. ns : non significatif.

| Facteur testé | Longueur de la coquille (mm) | | |
|---------------------------|------------------------------|------|------------|
| | Moyenne ± ET | F | p |
| Dépôt | | 1,71 | 0,215 ; ns |
| Absence de dépôt | 9,5±0,6 | | |
| Dépôt de sédiment | 9,5±0,9 | | |
| Nature du dépôt | | 1,77 | 0,215 ; ns |
| Absence de dépôt | 9,5±0,6 | | |
| Dépôt de vase | 9,2±0,7 | | |
| Dépôt sablo-vaseux | 9,7±1,1 | | |
| Epaisseur du dépôt | | 1,37 | 0,295 ; ns |
| Absence de dépôt | 9,5±0,6 | | |
| Dépôt de 2 cm | 9,1±0,5 | | |
| Dépôt de 6 cm | 9,9±1,1 | | |
| Dépôt vaseux | | 0,79 | 0,495 ; ns |
| Absence de dépôt | 9,5±0,6 | | |
| Dépôt instable | 8,9±0,6 | | |
| Dépôt moyennement stable | 10,0±1,2 | | |
| Dépôt stable | 8,8±0,6 | | |
| Dépôt sablo-vaseux | | 2,99 | 0,125 ; ns |
| Absence de dépôt | 9,5±0,6 | | |
| Dépôt instable | 9,9±0,6 | | |
| Dépôt moyennement stable | 9,1±1,2 | | |
| Dépôt stable | 9,3±0,4 | | |

Pectinaria koreni

La structure de taille de la population initiale met en évidence la présence de deux cohortes : les individus adultes ($9,5 < \text{diamètre du disque céphalique (mm)} < 12$), et juvéniles ($0,5 < \text{diamètre du disque céphalique (mm)} < 5$) issus du recrutement printanier. Les faibles effectifs recensés ne permettent d'envisager aucune analyse statistique des données. On observe toujours toutefois, au terme des différentes expérimentations, les deux cohortes d'individus dans des proportions relativement comparables (Figure VI.20). La légère réduction de la proportion d'adultes peut être à relier au fait que cette espèce annuelle meurt après sa reproduction qui survient entre les mois de mai et juillet. Le stress occasionné par le transport et/ou la mise en expérimentation a pu déclencher, chez certains individus, leur reproduction puis leur disparition. A l'instar du mollusque *A. alba*, les juvéniles ne semblent pas être particulièrement sensibles aux dépôts sédimentaires.

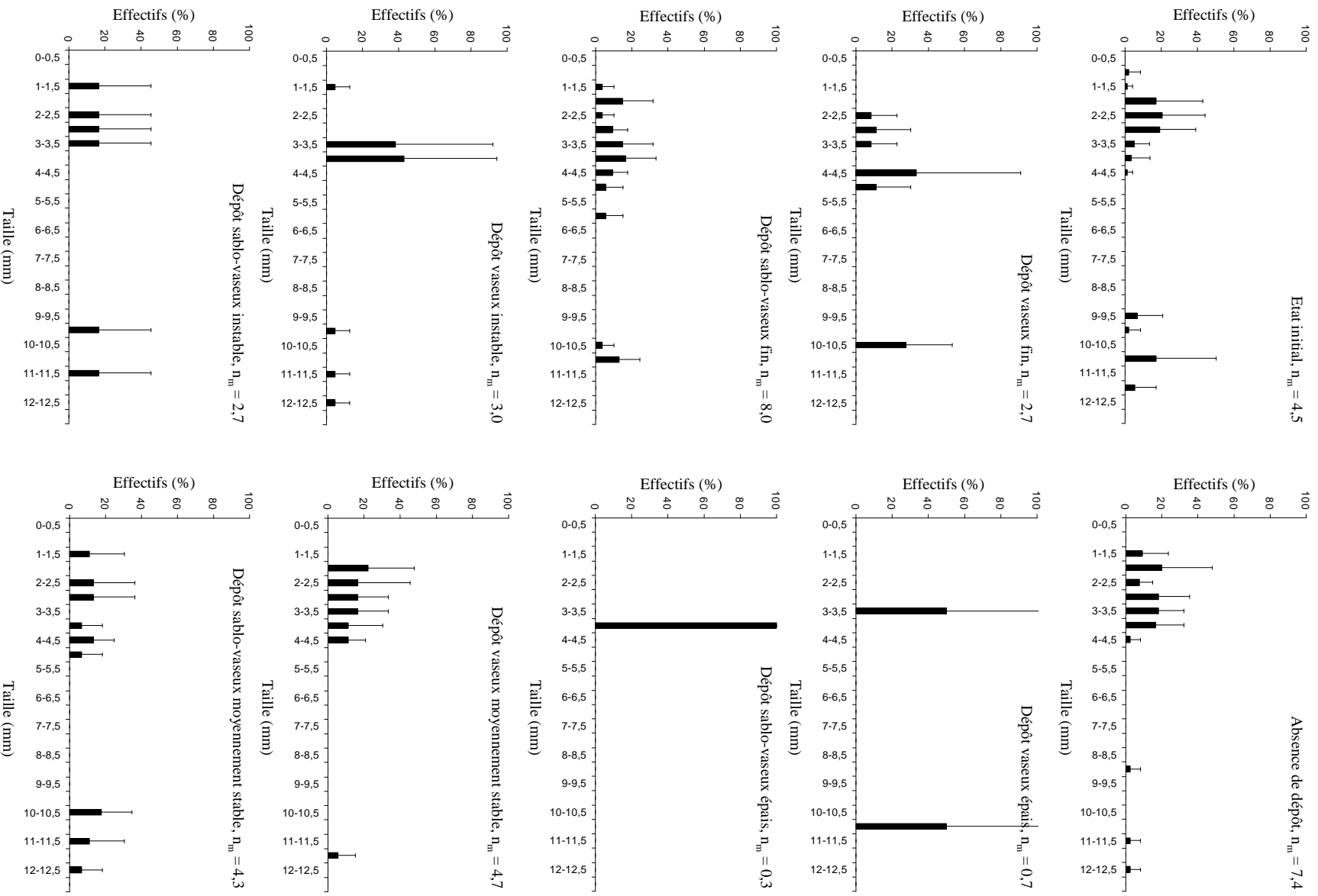


Figure VI.20. Histogramme de distribution des fréquences moyennes de *P. koreni* en fonction des classes de taille (en mm) avant (état initial) et au terme des différentes expériences. n_m : nombre moyen d'individus par enceinte.

Owenia fusiformis

Une seule cohorte est observée à l'intérieur des enceintes au début de l'expérimentation (état initial). La classe modale regroupe les individus dont la longueur du 4^{ème} tore uncinigère est comprise entre 6,5 et 7 mm (Figure VI.21). La taille moyenne de ce segment au début des expérimentations (état initial) est significativement plus élevée ($6,8 \pm 0,5$ mm) qu'à leur terme dans les enceintes n'ayant reçu aucun traitement ($5,4 \pm 0,7$ mm, absence de dépôt ; $p < 0,001$). Si la distribution normale ne s'observe plus à la fin des expérimentations, la longueur du 4^{ème} tore uncinigère des individus ayant subi un dépôt (de quelque nature, épaisseur ou stabilité qu'il soit) ne présente aucune différence significative avec celle mesurée en condition initiale ($p > 0,05$).

Les tailles moyennes des segments mesurés varient de $5,4 \pm 0,7$ mm (absence de dépôt) à $7,0 \pm 0,8$ mm (dépôt sablo-vaseux fin) et ne présentent aucune différence significative selon le traitement appliqué ($p > 0,05$; Tableau VI.9). On peut néanmoins remarquer, lors du dépôt vaseux fin, l'absence de certaines classes, dont celles comprises entre 5 et 10 mm (Figure VI.21). Ce résultat peut être attribué au faible nombre d'individus, ne couvrant pas l'ensemble des classes de taille.

Tableau VI.9. Résultats des expérimentations et des analyses de variance à un facteur visant à déterminer les effets d'un dépôt de sédiment, de son épaisseur et de sa nature et de sa stabilité sur la longueur (en mm) du 4^{ème} tore uncinigère de l'Annélide Polychète *O. fusiformis*. ns : non significatif.

| Facteur testé | Taille du 4 ^{ème} tore uncinigère (mm) | | |
|---------------------------|---|------|------------|
| | Moyenne ± ET | F | p |
| Dépôt | | 1,71 | 0,215 ; ns |
| Absence de dépôt | $5,4 \pm 0,7$ | | |
| Dépôt de sédiment | $6,5 \pm 0,9$ | | |
| Nature du dépôt | | 1,77 | 0,215 ; ns |
| Absence de dépôt | $5,4 \pm 0,7$ | | |
| Dépôt de vase | $6,2 \pm 1,0$ | | |
| Dépôt de vase sableuse | $6,8 \pm 0,6$ | | |
| Epaisseur du dépôt | | 1,37 | 0,295 ; ns |
| Absence de dépôt | $5,4 \pm 0,7$ | | |
| Dépôt de 2 cm | $6,2 \pm 1,2$ | | |
| Dépôt de 6 cm | $6,7 \pm 0,3$ | | |
| Dépôt vaseux | | 0,79 | 0,495 ; ns |
| Absence de dépôt | $5,4 \pm 0,7$ | | |
| Dépôt instable | $6,4 \pm 0,9$ | | |
| Dépôt moyennement stable | $6,1 \pm 0,7$ | | |
| Dépôt stable | $5,5 \pm 1,1$ | | |
| Dépôt sablo-vaseux | | 2,99 | 0,125 ; ns |
| Absence de dépôt | $5,4 \pm 0,7$ | | |
| Dépôt instable | $6,7 \pm 0,6$ | | |
| Dépôt moyennement stable | $5,9 \pm 0,3$ | | |
| Dépôt stable | $7,0 \pm 0,7$ | | |

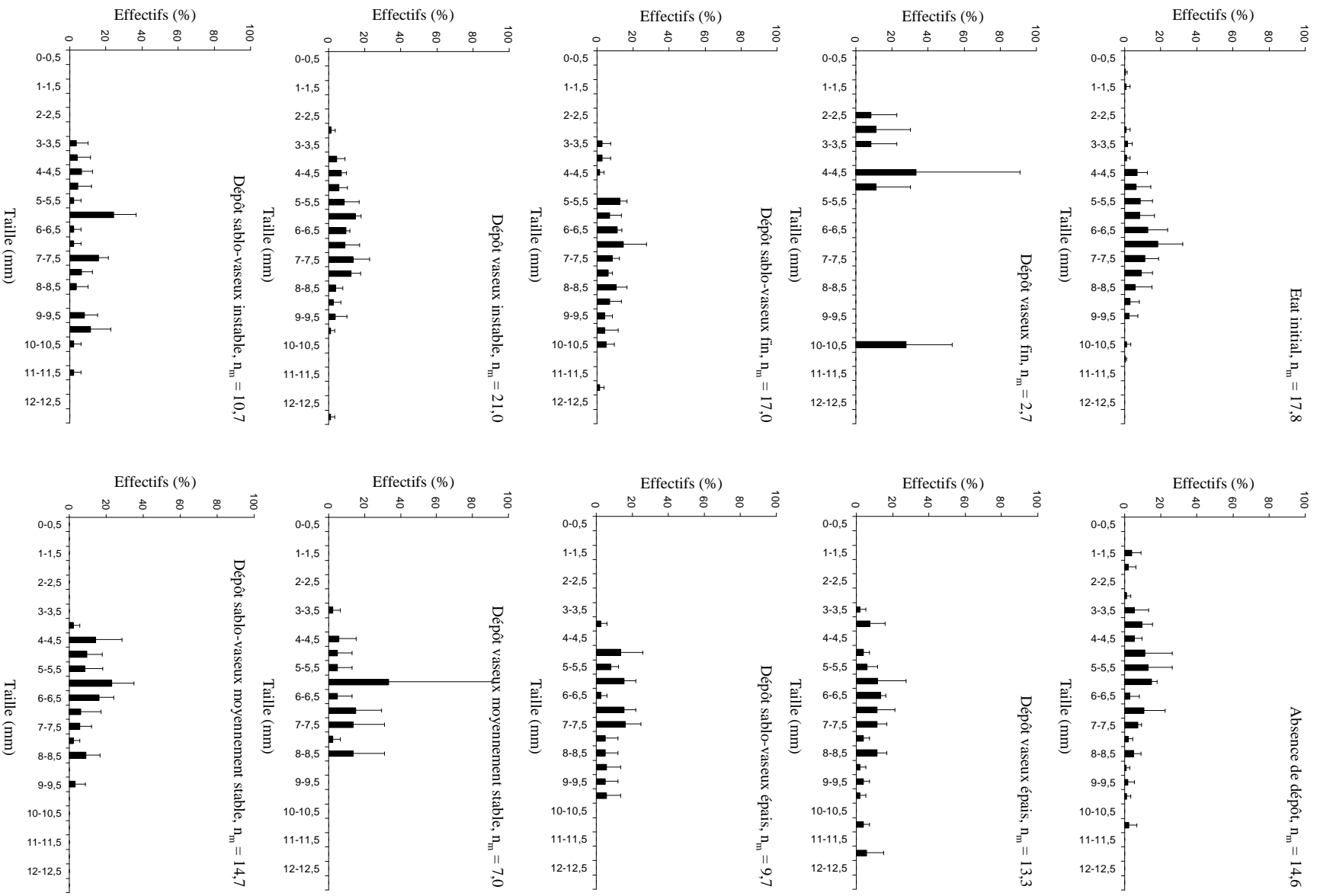


Figure II.21. Histogramme de distribution des fréquences moyennes d'*O. fusiformis* en fonction des classes de taille (en mm) avant (état initial) et au terme des différentes expérimentations. n_m : nombre moyen d'individus par enceinte.

II. REPONSE DU PEUPELEMENT A *ABRA ALBA* - *PECTINARIA KORENI* A DES DEPOTS VASEUX, FINS OU EPAIS, DE DUREES DIFFERENTES

II.1. MATERIEL ET METHODES

II.1.1. Constitution *in situ* des enceintes expérimentales

Les enceintes ont été constituées selon le protocole présenté précédemment (paragraphe I.1.1) à partir de prélèvements effectués le 23 juin 2003 à la station SAF. Un total de 39 enceintes a été constitué et ramené au laboratoire pour y être stocké selon les modalités précitées.

II.1.2. Traitement des enceintes expérimentales au laboratoire

Le contenu de trois enceintes a été tamisé sur un tamis métallique de vide de maille carrée de 500 µm afin de définir les indices initiaux de richesse spécifique et d'abondance. Les 36 enceintes restantes ont été partagées en trois lots de 12 enceintes. Le premier lot, n'ayant subi aucun traitement, a servi de témoin. Les enceintes des second et troisième lots ont respectivement reçues 2 cm et 6 cm de vase (Figure VI.22).

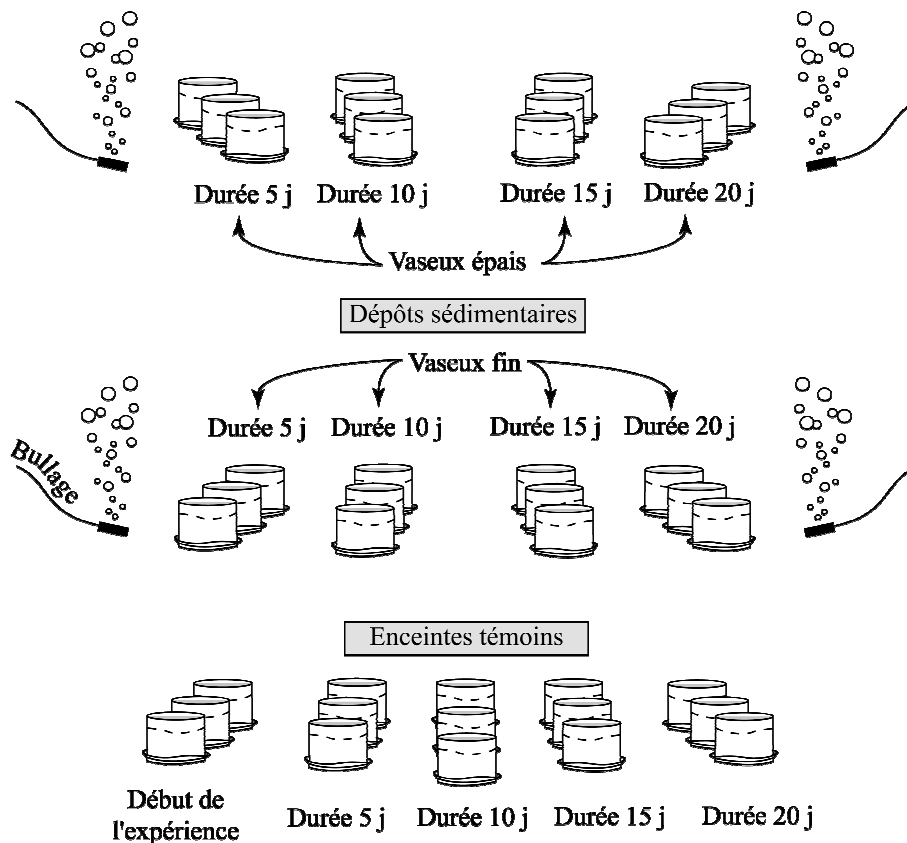


Figure VI.22. Protocole expérimental visant à juger de l'influence de la durée des dépôts vaseux fin et épais sur la mortalité de la macrofaune.

Les contenus de trois enceintes de chaque lot, choisies aléatoirement, ont été tamisés après 5, 10, 15 et 20 jours d'expérimentation sur une toile de vide de maille carré de 500 µm afin d'estimer l'évolution de la mortalité de la macrofaune en fonction de la durée du dépôt vaseux. Le refus de

tamis, fixé dans une solution de formaldéhyde diluée à 4,5%, a ensuite été trié, et les organismes déterminées spécifiquement, dénombrés ($\text{ind.}0,029\text{m}^{-2}$) et pesés ($\text{PSLC.}0,029\text{m}^{-2}$).

Afin de mettre en évidence une plus grande sensibilité des individus juvéniles aux dépôts, une étude biométrique a été conduite au terme des expérimentations sur les espèces dominantes (les Mollusques Bivalves *Abra alba*, *Mysella bidentata* et *Nucula turgida* et les Annélides Polychètes *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni*).

II.1.3. Mesure des profils d'oxygène

Les profils moyens de concentration en oxygène ainsi que les demandes benthiques en oxygène correspondantes ont été estimées dans le sédiment superficiel d'une enceinte témoin (absence de dépôt) au début et après 5, 10, 15 et 20 jours d'expérimentation.

II.1.4. Granulométrie et matière organique

De façon similaire aux expérimentations présentées précédemment, trois répliqués du sédiment vaseux déposé ont été analysés au granulomètre laser afin de déterminer sa composition granulométrique.

En parallèle, trois autres échantillons ont permis la quantification de sa teneur en matière organique (méthode de la perte au feu).

II.1.5. Traitement statistique

Après vérification de l'homogénéité des variances, les données ont été traitées à l'aide d'analyses de variance à un ou deux facteurs (ANOVA), suivies de tests de comparaisons multiples Student-Newman-Keuls (Scherrer, 1984).

II.2. RESULTATS

II.2.1. Caractéristiques des dépôts sédimentaires

Le sédiment utilisé dans cette série d'expérimentation est composé à plus de 75% par des particules de diamètre inférieur à $63\mu\text{m}$ (Figure VI.23). Le mode granulométrique de ce sédiment vaseux est égal à $41,7\mu\text{m}$. Sa teneur moyenne en matière organique est de l'ordre de $5,0\pm 0,3\%$.

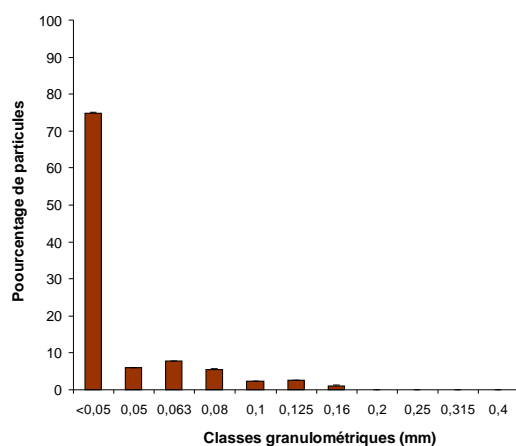


Figure VI.23. Composition granulométrique moyenne (+écart type) du sédiment vaseux déposé dans les enceintes expérimentales.

II.2.2. Evolution de la concentration en oxygène dans le sédiment superficiel

Au début de l'expérimentation puis tous les 5 jours, des profils de concentration en oxygène ont été réalisés au moyen de microélectrodes dans les sédiments superficiels d'une enceinte témoin (absence de dépôt).

L'ensemble des résultats acquis mettent en évidence une évolution temporelle de la profondeur de pénétration de l'oxygène et de la demande benthique. Initialement, l'oxygène est détecté uniquement dans les 3 premiers millimètres de la colonne sédimentaire (Figure VI.24-A) et le gradient marqué des concentrations est à l'origine des importants flux diffusifs à l'interface eau-sédiment ($257,4 \pm 26,6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, Figure VI.24-B).

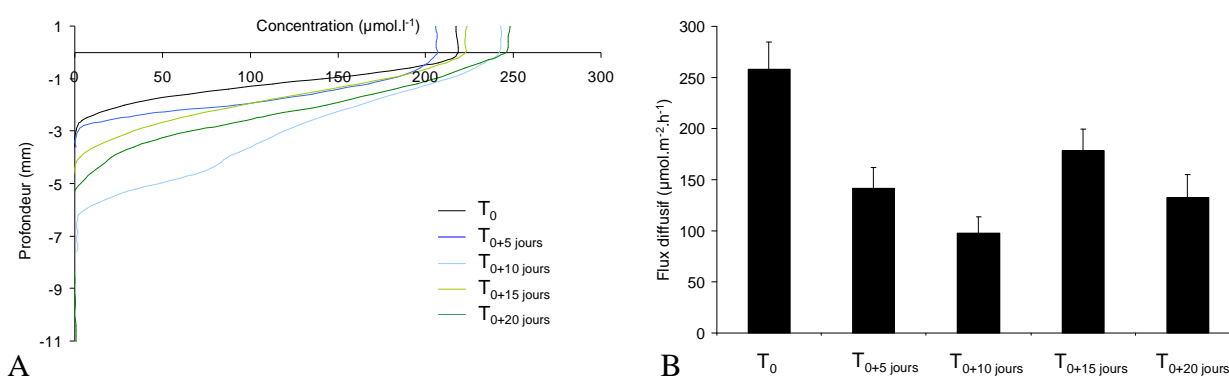


Figure V.24 Profils moyens de concentration en oxygène (A) et demandes benthiques en oxygène moyennes (+écart type ; B) calculées dans les sédiments superficiels du faciès type au peuplement à *Abra alba* – *Pectinaria koreni*, en période estivale à T₀, T_{0+5jours}, T_{0+10jours}, T_{0+15jours} et T_{0+20jours}.

Au bout de 5 jours d'expérimentation, la demande benthique moyenne en oxygène a significativement diminué ($141,8 \pm 19,8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, $p < 0,001$). La présence de l'oxygène reste limitée aux 3 premiers millimètres de sédiment. A partir du 10^{ème} jour, le sédiment superficiel est mieux oxygéné et la demande benthique moyenne en oxygène est significativement plus faible qu'à T₀ et T_{0+5jours} ($97,9 \pm 15,6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, $p < 0,001$). Au 15^{ème} jour, les flux diffusifs augmentent

significativement ($178,5 \pm 21,4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, $p < 0,001$) tout en restant significativement inférieurs ($p < 0,001$) à ceux enregistrés en conditions initiales (T_0). Cet accroissement de l'intensité de la minéralisation aérobie semble pour autant n'être que ponctuel puisqu'à la fin de l'expérimentation, la demande benthique moyenne retrouve une valeur comparable ($p > 0,05$) de celles mesurées à $T_{0+5\text{jours}}$ et $T_{0+10\text{jours}}$ ($132,6 \pm 22,2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Cette valeur de minéralisation aérobie est toutefois à considérer avec précaution puisque les profils ont été réalisés dans les sédiments superficiels d'enceintes différentes et que la surface des sédiments présente une hétérogénéité spatiale, même à cette échelle.

II.2.3. Nombre moyen d'espèces

Le nombre moyen d'espèces dans les enceintes évolue très peu au cours du temps (entre $4,0 \pm 1,0$ et $6,7 \pm 1,5$ taxa) quelle que soit l'épaisseur du dépôt de vase (Figure VI.25).

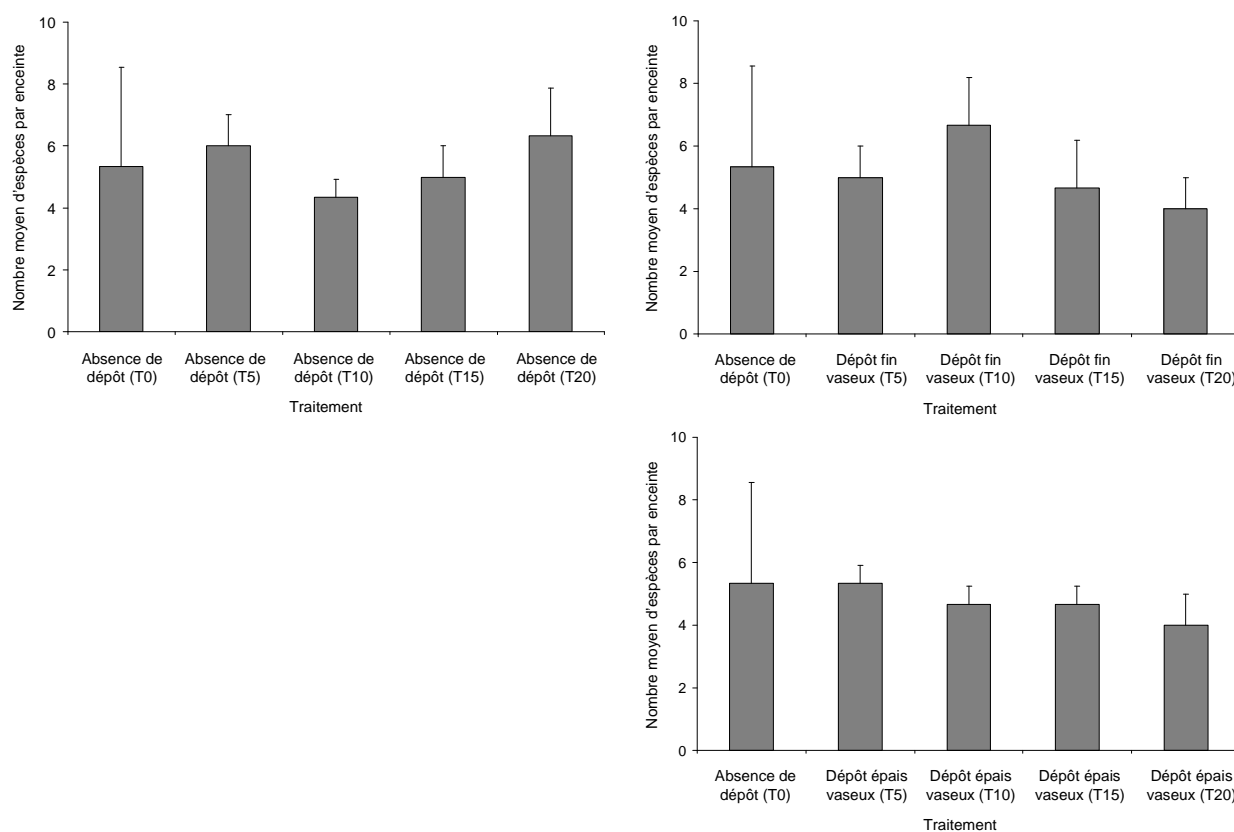


Figure VI.25. Evolution temporelle du nombre moyen d'espèces (+écart type) dans les enceintes en absence de dépôt et suite à un dépôt vaseux fin (2 cm) ou épais (6 cm). T0 : début de l'expérience ; T5, 10, 15 et 20 : après 5, 10, 15 et 20 jours d'expérience.

Une analyse de variance à deux facteurs ne met en évidence aucun effet significatif d'un dépôt fin ou épais sur l'évolution du nombre moyen d'espèces (conformément aux résultats précédents), du temps et de l'interaction entre ces deux facteurs (Tableau VI.10).

Tableau VI.10. Résultats de l'analyse de variance à deux critères visant à tester les effets du temps et/ou du dépôt de sédiment sur l'évolution du nombre moyen d'espèces dans les enceintes. ns : non significatif.

| Facteur testé | Nombre moyen d'espèces | |
|---------------------------|------------------------|------------|
| | F | p |
| Dépôt vaseux fin | 0,17 | 0,687 ; ns |
| Temps | 0,15 | 0,963 ; ns |
| Interaction | 1,36 | 0,281 ; ns |
| Dépôt vaseux épais | 0,99 | 0,332 ; ns |
| Temps | 0,45 | 0,774 ; ns |
| Interaction | 0,59 | 0,673 ; ns |

II.2.4. Abondance

Les abondances de l'espèce *Mysella bidentata*, auparavant exclue du décompte, s'étant révélées, à cette date et en cette station, relativement constant (entre 0 et 9 individus par enceinte), ont été considérées lors du décompte final des individus. En revanche, l'Annélide Polychète *Pectinaria koreni*, dont les effectifs entre enceintes étaient très variables (de 0 à 50) du fait de la sédentarisation spatialement très hétérogène des recrues, a été exclue des décomptes.

Les abondances varient entre $16,0 \pm 6,5$ et $32,3 \pm 8,2$ ind. $0,029\text{m}^{-2}$. Si, du fait des fluctuations d'échantillonnage, les abondances observées dans les enceintes mises en expérimentation depuis plusieurs jours peuvent être supérieures à celles caractérisant les enceintes témoins, les différences sont toujours non significatives (Figure VI.26, Tableau VI.11).

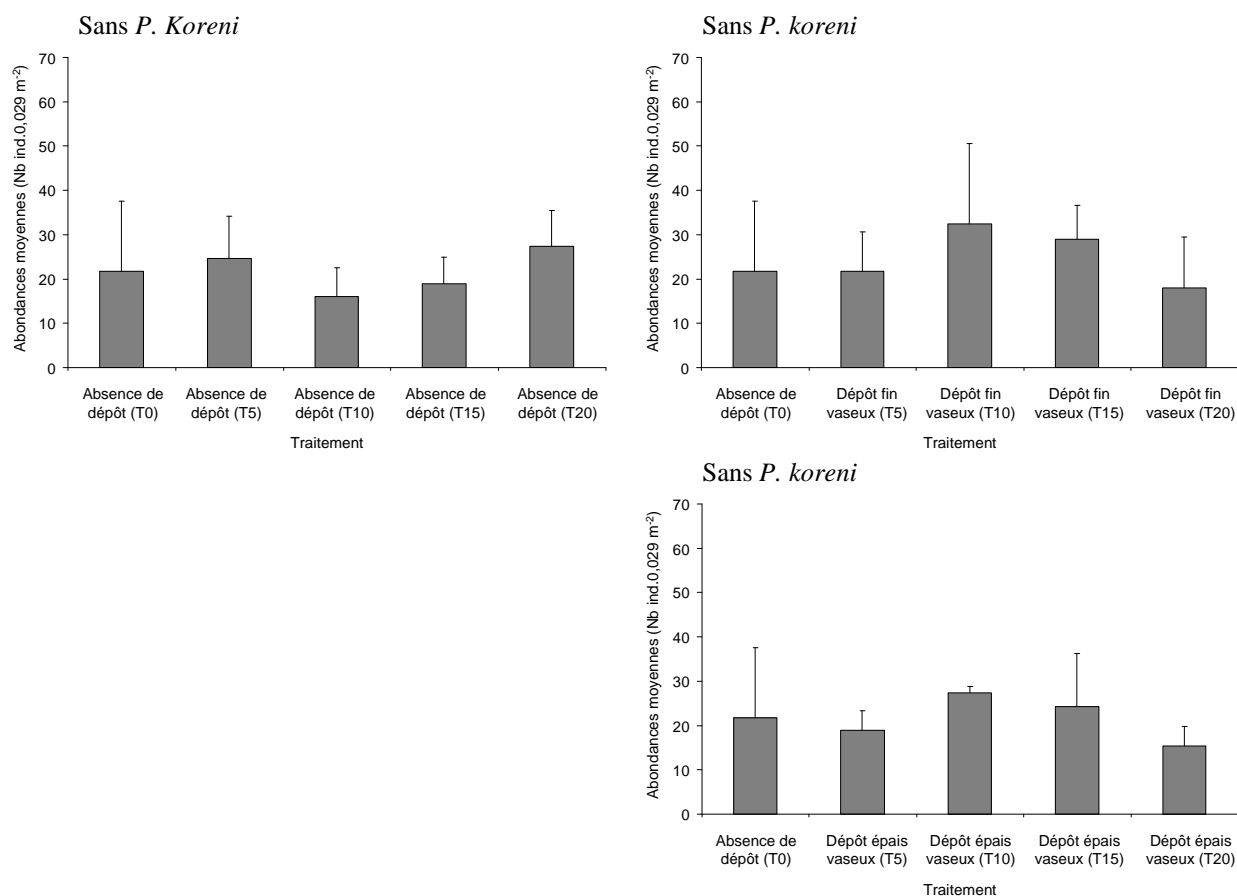


Figure VI.26. Evolution temporelle de l'abondance moyenne totale (+écart type) dans les enceintes en absence de dépôt et suite à un dépôt vaseux fin (2cm) ou épais (6 cm). T0 : début de l'expérience ; T5, 10, 15 et 20 : après 5, 10, 15 et 20 jours d'expérience.

A l'instar des résultats précédents, il n'apparaît aucun effet significatif des dépôts de vase, qu'ils soient fins ou épais, du temps et de l'interaction entre ces facteurs sur l'évolution des abondances de la macrofaune. Ces résultats confirment ceux obtenus lors des expérimentations réalisées sur le peuplement à *A. alba* - *P. koreni* en période printano-estivale.

Tableau VI.11. Résultats de l'analyse de variance à deux critères visant à tester les effets du temps et/ou du dépôt de sédiment sur l'évolution des abondances dans les enceintes. ns : non significatif.

| Facteur testé | Abondance (ind.0,029m ⁻²) | |
|---------------------------|---------------------------------------|------------|
| | F | p |
| Dépôt vaseux fin | 0,44 | 0,516 ; ns |
| Temps | 0,05 | 0,996 ; ns |
| Interaction | 1,18 | 0,349 ; ns |
| Dépôt vaseux épais | 0,00 | 0,955 ; ns |
| Temps | 0,00 | 0,999 ; ns |
| Interaction | 1,34 | 0,289 ; ns |

II.2.5. Sensibilité des différents stades de développement aux dépôts sédimentaires

Seuls les résultats se référant à *A. alba* sont présentés en raison (i) du faible nombre d'individus des autres espèces (*M. bidentata* : 0 à 9 ind.0,029m⁻² ; *N. turgida* : 0 à 3 ind.0,029m⁻² ; *N. hombergii* : 0 à 4 ind.0,029m⁻² ; *O. fusiformis* : 0 à 7 ind.0,029m⁻²) ou (ii) de la variabilité de leurs effectifs entre les enceintes (*P. koreni* : 0 à 50 ind.0,029m⁻²).

La taille des individus couvre un large spectre (8 < taille < 20 mm ; Figure VI.27), les classes de taille [12-14[et [14-16[étant les mieux représentées au début de l'expérimentation. Le nombre moyen d'individus dans les enceintes témoins (absence de dépôt) reste significativement stable au cours de l'expérimentation (p<0,05). A partir du 10^{ème} jour, les classes de taille comprises entre 14 et 22 mm sont progressivement mieux représentées dans l'ensemble des enceintes, au détriment des tailles inférieures (p<0,05). Cette augmentation significative de la longueur de la coquille, qui s'observe au sein des enceintes témoins, est attribuable à la croissance des individus au cours des 20 jours d'expérimentation (Figure VI.27).

Au terme de 15 jours d'expérimentation, aucune différence significative du nombre d'*A. alba* ni de la distribution de taille des individus n'est observée (p>0,05 ; Tableau VI.12). Ce n'est qu'au terme des expérimentations (T20) qu'apparaît un effet significatif du temps de résidence du dépôt. Si l'épaisseur de vase déposée n'engendre aucune modification de la structure de la population (Tableau VI.12), l'interaction des facteurs dépôt épais / temps de résidence provoque en revanche une diminution voire une disparition des classes de taille inférieures à 12 mm (Tableau VI.12 ; Figure VI.27).

Tableau VI.12. Résultats de l'analyse de variance à deux critères visant à tester les effets du temps et/ou du dépôt de sédiment sur l'évolution des abondances d'*A. alba* dans les enceintes. ns : non significatif ; * : p<0,05 ; ** : p<0,001.

| Facteur testé | Abondance (ind.0,029m ⁻²) | |
|---------------------------|---------------------------------------|-----------------------|
| | F | p |
| Dépôt vaseux fin | 0,06 | 0,801 ; ns |
| Temps | 6,27 | <0,001 ; ** |
| Interaction | 1,44 | 0,220 ; ns |
| Dépôt vaseux épais | 1,19 | 0,276 ; ns |
| Temps | 5,10 | <0,001 ; ** |
| Interaction | 2,58 | 0,036 ; * |

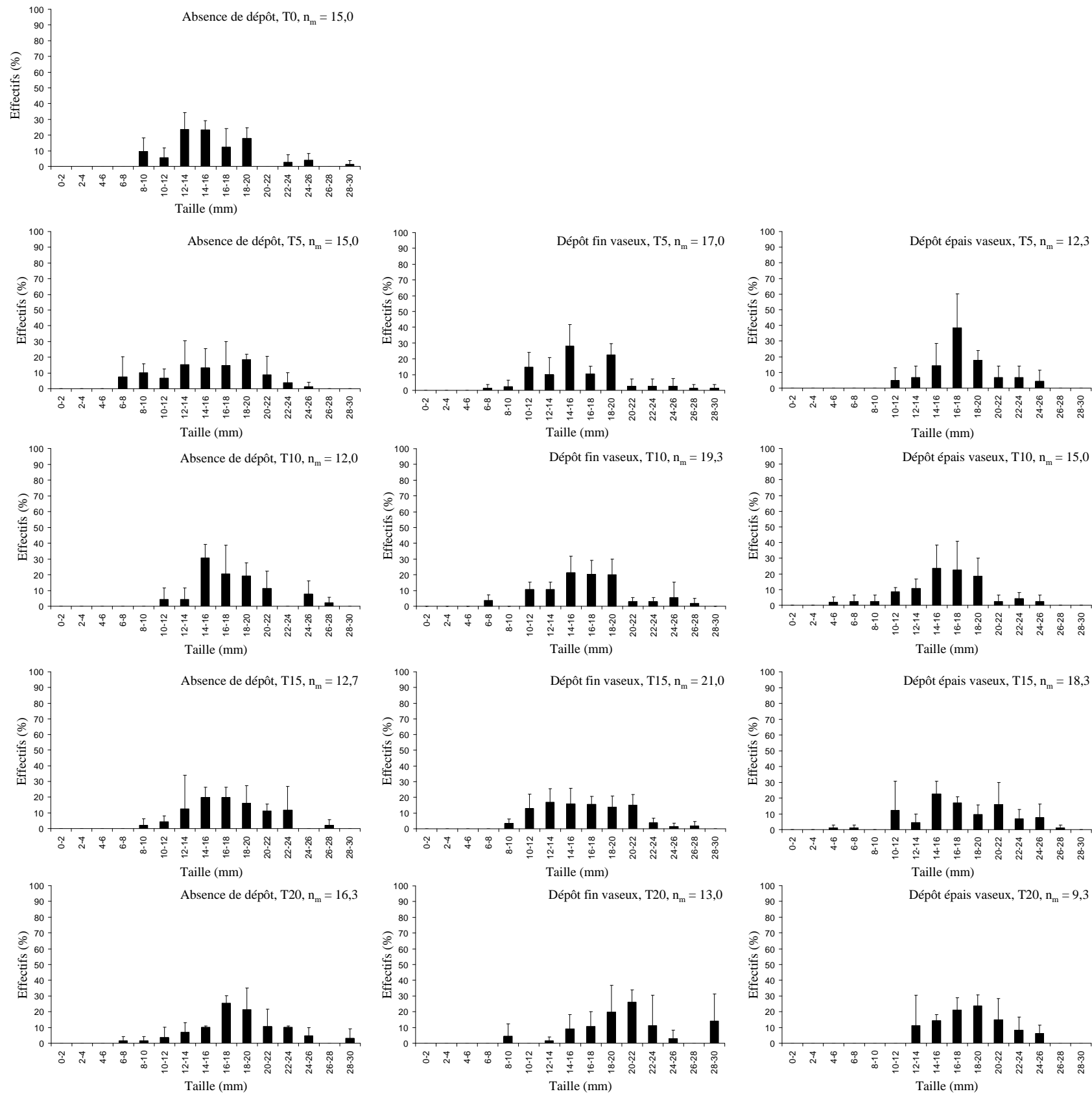


Figure VI.27. Histogramme de distribution des fréquences moyennes d'*A. alba* en fonction des classes de taille, dans les enceintes en absence de dépôt et suite à un dépôt vaseux fin (2 cm) ou épais (6 cm). T0 : début de l'expérience ; T5, 10, 15 et 20 : après 5, 10, 15 et 20 jours d'expérience. n_m : nombre moyen d'individus par enceinte.

III. DISCUSSION

Plusieurs études font état de l'adaptation et de la résistance des organismes benthiques aux mouvements sédimentaires (dépôt ou érosion). Bock et Miller (1995) ont, de ce point de vue, montré que la faune benthique est, dans une certaine mesure, capable de survivre aux mouvements sédimentaires induits par des événements de forte intensité telle que de violentes tempêtes. De façon surprenante, de nombreuses espèces se sont révélées résistantes non seulement à des phases d'érosion du sédiment associées à de fortes houles (Miller *et al.*, 1992 ; Hall, 1994) mais aussi à des phases de dépôts pouvant atteindre jusqu'à 30 cm d'épaisseur (Maurer & Aprill, 1979). Attribuée à leur capacité de déplacement, cette résistance leur permet de se maintenir à l'interface eau-sédiment, au moyen de migrations verticales (enfouissement plus ou moins en profondeur dans le sédiment ou remontée rapide).

Bien que notre étude n'ait considéré que l'influence de dépôts sédimentaires sur la mortalité de la faune, les résultats acquis expérimentalement permettent de nuancer ces conclusions. Nous avons en effet mis en évidence l'influence d'un simple dépôt sédimentaire, quels que soient sa nature (vase sableuse ou vase), son épaisseur ou son degré de stabilité, sur l'abondance et dans une moindre mesure, sur le nombre d'espèces de la macrofaune du peuplement des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba - Pectinaria koreni* au sortir de l'hiver. Considérant le faciès-type ou appauvri de ce peuplement, **l'arrivée de particules sédimentaires engendre en période hivernale une mortalité significative des macrobenthos**, les abondances totales pouvant chuter jusqu'à 65% selon le traitement appliqué (Tableau VI.13), sans qu'un phylum ou même une espèce en particulier ne soit affecté.

Tableau VI.13. Réduction (%) des abondances moyennes au sein du faciès type et appauvri du peuplement à *A. alba - P. koreni* au cours des expérimentations hivernales.

| | Dépôt Vaseux | | Dépôt sablo-vaseux | |
|------------------------|--------------|-------|--------------------|-------|
| | Fin | Epais | Fin | Epais |
| Faciès type | 65,3 | 37,5 | 65,3 | 30,1 |
| Faciès appauvri | 47,8 | 64,3 | 37,6 | 41,4 |

Les résultats de nos expérimentations hivernales sont confortés par d'autres études, menées dans le cadre particulier de dépôts de dragage ou conduites expérimentalement, sur le terrain ou en mésocosme (Harvey *et al.*, 1998 ; Essink, 1999 ; Thrush *et al.*, 2003). Malgré la variété de la composition granulométrique ou encore de l'épaisseur des sédiments déposés, leurs arrivées ont des effets négatifs et immédiats sur la macrofaune. A titre d'exemple, les abondances et richesses spécifiques sont fortement diminuées lors de dépôts de dragage, qu'ils soient vaseux (Cruz-Motta & Collins, 2004) ou sableux (Powilleit *et al.*, 2006). Si dans ces deux études, la mort par asphyxie des individus est provoquée par les fortes épaisseurs de sédiment déposé (respectivement 50 cm et 1,5

m), des couches de sédiment plus minces influencent aussi ces indices faunistiques, comme l'ont enregistré Harvey *et al.* (1998) suite au dépôt de 20 cm de sables fins ou Thrush *et al.* (2003) 7 jours après le dépôt d'un sable vaseux de 3 cm d'épaisseur. Les travaux menés par Lohrer *et al.* (2004) en Nouvelle-Zélande montrent même que des apports terrigènes sableux de seulement 3 mm d'épaisseur sont suffisants pour altérer la structure de la communauté macrobenthique et réduire ses effectifs et son nombre d'espèces.

Bien que la richesse spécifique soit souvent diminuée par ce type de perturbation (références précitées), nos résultats tempèrent cette conclusion puisque c'est uniquement au sein du faciès type de la communauté à *A. alba* - *P. koreni* en période hivernale que le nombre d'espèces est réduit. Le simple dépôt de sédiment en est responsable mais **l'intensité de la réponse est fonction de la nature de ce sédiment**. Ainsi, et contrairement aux propos d'Essink (1999) et Powilleit *et al.* (2006), la plus forte réduction du nombre d'espèces s'observe suite au dépôt d'une vase sableuse, et non du sédiment le plus riche en pélites (Tableau VI.2). Le peuplement à la base de ces expérimentations est établi dans des vases (pélites >75%) et l'arrivée d'une part plus importante de particules sableuses (sables fins à moyens \approx 40%) modifie la composition granulométrique du sédiment. Pouvant avoir des répercussions sur les espèces et les individus selon leur régime alimentaire, leur degré de mobilité et leur capacité à se maintenir à l'interface eau-sédiment, **ce changement granulométrique pourrait modifier la composition spécifique** (Witt *et al.*, 2004) et avantager les espèces capables de supporter un changement de la nature texturale du substrat (Thrush *et al.*, 2003). En revanche, **l'épaisseur du dépôt n'a aucune influence, tant sur la richesse spécifique que sur les densités**, ce qui vient en opposition avec les résultats de Norkko *et al.* (2002). Ces auteurs ont en effet mis en évidence une réduction rapide (3 j) du nombre d'espèces et d'individus, qui est d'autant plus élevée que le dépôt de sables fins envasés est épais (de 3 à 9 cm). Les travaux de Lohrer *et al.* (2004) illustrent eux-aussi l'effet délétère et graduel de dépôts sableux d'épaisseur croissante sur la macrofaune (de 1 à 7 mm).

Si le macrobenthos a montré en période hivernale une certaine forme de sensibilité face aux dépôts sédimentaires, il n'est, de façon inattendue, pas affecté lors de la période printano-estivale de recrutement. Les adultes et les jeunes recrues semblent supporter, jusqu'à un délai de 20 j, le dépôt d'une couche de sédiment stable d'une épaisseur allant jusqu'à 6 cm sans pour autant souffrir d'asphyxie. La tolérance des individus à l'ensevelissement varie donc au cours de l'année, ceux-ci étant plus sensibles durant la période hivernale. Ce résultat va en outre à l'encontre des propos de Miller *et al.* (2002) qui suggèrent, sans en apporter toutefois de démonstration, que le dépôt d'une couche de 10 cm de sédiment peut avoir un impact important sur la survie des plus jeunes stades benthiques. Nos résultats s'opposent aussi aux conclusions de Lohrer *et al.* (2004) qui ont noté la

mortalité des plus petites classes de taille (longueur de coquille <5mm) de trois espèces de Mollusques Bivalves (*Austrovenus stutchburyi*, *Macomona liliana* et *Nucula hartvigiana*) suite à des dépôts terrigènes. Tettelbach *et al.* (1998) estiment pour leur part que, compte tenu du fait que les tempêtes les plus violentes surviennent en hiver, les populations sont plus tolérantes aux processus de sédimentation durant leur état hivernal plutôt que durant leur état estival. Nos résultats apparaissent très surprenants puisqu'il est généralement admis que la phase adulte est le stade le plus résistant dans le cycle de vie d'un individu. Toutefois, l'activité de la faune tout au long de l'année n'est pas constante et ses capacités de déplacement fluctuent incontestablement selon les variations saisonnières des températures (Lohrer *et al.*, 2005) : l'essentiel des espèces a, durant l'hiver, une activité ralentie du fait des températures peu élevées. Essink (1999) et Powilleit *et al.* (2006) précisent dans ce contexte, que la température est un facteur décisif dans la tolérance de la macrofaune à un ensevelissement, et expliquent que sa survie est meilleure en été, en raison de son activité métabolique plus élevée. Les individus n'ont ainsi peut-être pas la faculté, en période hivernale, de réajuster leur position dans le sédiment ni de regagner l'interface de façon suffisamment rapide pour éviter l'asphyxie suite à un ensevelissement.

Outre le rôle hypothétique de l'activité métabolique des individus dans leur résistance/tolérance aux dépôts sédimentaires, Nowell et Jumars (1984), Snelgrove et Butman (1994) et Hall (1994) s'accordent à reconnaître que cette résistance/tolérance varie considérablement selon le taxon ou le groupe fonctionnel considéré. Essink (1999) précise d'ailleurs qu'à chaque espèce correspond une épaisseur maximale au-delà de laquelle l'espèce ne peut réchapper par migration verticale (« *fatal depth* »). Chaque espèce étant alors susceptible de réagir différemment, chaque taxon doit être examiné individuellement, ce qui nécessite une analyse exhaustive. Cette idée est partiellement confirmée par nos résultats acquis en la matière en raison des sensibilités spécifiques aux caractéristiques des dépôts en période printano-estivale uniquement. Ainsi, au mois de juin, le dépôt sédimentaire, quelles que soient sa nature et son épaisseur, maintenu pendant sept jours n'affecte pas significativement les abondances du Bivalve *Abra alba* ou du Polychète *Owenia fusiformis*. Tel n'est pas en revanche le cas du Polychète *Pectinaria koreni* dont les effectifs sont significativement réduits suite à un dépôt vaseux (fin ou épais) ou à un dépôt sablo-vaseux épais. La population de *P. koreni* est ainsi sensible à l'ensevelissement mais aucune classe de taille n'est en particulier affectée, à l'instar d'*A. alba* et *O. fusiformis*. Il faut toutefois préciser que ces résultats sont basés sur des manipulations expérimentales d'une durée de sept jours seulement. Ce temps d'expérimentation a été choisi en raison des « réalités-terrain » : il est en effet synchrone avec le cycle vives-eaux/mortes-eaux et correspond à la durée de la montée de crue de la Seine. En outre, l'ensemble du peuplement, et non une espèce en particulier, a été considéré et la limitation du temps

d'expérimentation est apparue nécessaire afin de limiter au maximum le biais introduit par les phénomènes de prédation sur les paramètres faunistiques de l'étude. Toutefois, la résistance des individus (tant adultes que juvéniles) en période printano-estivale a tout de même incités à reproduire ces expérimentations plus longuement afin de déterminer si le temps de résidence du dépôt pouvait intervenir sur la survie des individus. Il en ressort que les abondances et le nombre total d'espèces n'y ont pas été sensibles tandis que, spécifiquement, les plus jeunes individus du Mollusque *A. alba* sont, à $T_{\text{dépôt}+20 \text{ jours}}$ (i) significativement moins nombreux lors du dépôt fin et (ii) absents lors du dépôt épais. Cette évolution semble néanmoins difficilement attribuable au seul temps de résidence du dépôt puisque la sensibilité des plus jeunes stades de cette espèce à un dépôt sédimentaire ne s'exprime qu'au bout de 20 j après l'apport sédimentaire.

Lors de la période de recrutement, la macrofaune du peuplement des sables fins envasés est composée, certes d'adultes, mais aussi **d'individus de taille modeste** (de quelques millimètres de long pour les jeunes recrues à quelques centimètres de long pour les juvéniles les plus âgés) **qui s'avèrent capables d'ajuster leur position dans la colonne sédimentaire** et de rétablir rapidement une connexion avec l'interface eau-sédiment. Ces observations s'opposent à celles d'Essink (1999) et de Lohrer *et al.* (2004) et viennent compléter celles de Tuck *et al.* (2000) qui ont démontré que cette qualité était l'apanage des espèces de grande taille vivant enfouis profondément dans le sédiment.

Le transport sédimentaire, décrit conventionnellement comme un mouvement horizontal au-dessus du fond, n'est pas en lui même préjudiciable aux organismes benthiques (Miller *et al.*, 2002) même s'il est susceptible de modifier la structure spatio-temporelle des populations benthiques. Seuls les mouvements sédimentaires verticaux sont susceptibles d'avoir des effets sur la faune (Miller & Sternberg, 1988). La résistance des juvéniles et des adultes en période printano-estivale, et leur indifférence aux différents degrés de stabilité du sédiment déposé, même en période hivernale, peuvent être reliées au cycle complexe des sédiments fins dans l'estuaire de la Seine. Les fonds subissent de nombreuses phases de dépôt et d'érosion comme il a été montré au cours du suivi bi-mensuel (chapitre 4). Les épaisseurs de dépôts testés (2 et 6 cm) sont en accord avec nos observations réalisées *in situ* ainsi qu'avec celles de Lesourd (2000) qui rappelle qu'en estuaire de Seine, l'épaisseur des dépôts varie de 2 à 10 cm. Les espèces de la communauté à *A. alba*-*P. koreni* vivant à l'embouchure de la Seine sont vraisemblablement très résistantes aux phases continues de dépôt et remise en suspension des sédiments. Il est alors envisageable que les événements subis par les individus au cours de leur existence (i) influencent directement leur capacité à réagir face à des contraintes environnementales fortes et (ii) leur confère un niveau de tolérance supérieur

(Wiens *et al.*, 2000 ; Drew *et al.*, 2001 ; Helmuth & Hofmann, 2001 *in* Lohrer *et al.*, 2004). Ainsi, les individus d'une même espèce vivant dans la partie interne de l'estuaire de la Seine pourraient être plus adaptés à supporter des modifications de leur habitat du fait des contraintes subies, au regard des individus vivant en milieu peu perturbé. Dernie *et al.* (2003) ont d'ailleurs suggéré que les peuplements régulièrement soumis à des perturbations physiques se rétablissent rapidement et que de tels assemblages d'espèces sont classiquement composés d'espèces vagiles adaptées à cet environnement dynamique. D'autres travaux avancent aussi l'hypothèse d'une résistance de la macrofaune et de son aptitude à tolérer les ensevelissements lorsque les événements de sédimentation sont fréquents (Smith & Rule, 2001 ; Miller *et al.*, 2002 ; Powilleit *et al.*, 2006). Le dépôt de matériel détritique peut également être bénéfique pour les organismes dépositores (Harvey *et al.*, 1998), certaines espèces s'alimentant, sous certaines conditions hydrodynamiques, à l'interface eau-sédiment, dans la zone de charriage des sédiments (Turner & Miller, 1991 ; Miller *et al.*, 1992). De ce point de vue, Maurer et Aprill (1979) ont montré que le long d'un gradient de mobilité du sédiment (généralisé par la houle), les espèces situées dans la zone de perturbation maximale sont très adaptées à l'érosion ou au dépôt de sédiment si bien que les auteurs les ont qualifiées d'espèce stables et résilientes. Les effets sur la structure et la dynamique de l'assemblage benthique se font alors moins sentir. L'histoire des individus pourrait donc être un facteur influençant leurs capacités d'adaptation. Une co-évolution entre les espèces et leur habitat n'est donc pas à exclure dans un estuaire au fonctionnement perturbé comme celui de la Seine.

Un dépôt excessif de sédiment peut toutefois, par rupture du contact avec l'interface eau-sédiment qui permet aux individus d'assurer leur fonction d'alimentation et de respiration, entraîner leur mort par asphyxie. En effet, lorsque la diffusion de l'oxygène à travers les tubes ou les galeries ou l'irrigation du sédiment par les organismes tubicoles ou galéicoles est interrompue, l'hypoxie et l'anoxie se développent rapidement. Peu résistante à ce type de stress physiologique (Montagna & Ritter, 2005), la macrofaune voit alors sa survie limitée (Diaz & Rosenberg, 1995 ; Nilsson, 2000). Zajac et Whitlatch (2001) estiment que des mouvements sédimentaires excessifs peuvent conduire à l'installation d'une faune benthique spécialisée (tolérante à des apports sédimentaires et/ou à des hypoxies). Les mesures de concentration en oxygène dans les sédiments superficiels ont permis de quantifier l'état de la minéralisation oxygène au début et à la fin de chaque série d'expérimentation. La circulation ouverte d'eau de mer, le fond des enceintes expérimentales obturé par une toile en nylon de vide de maille de 500 μm ainsi que l'oxygénation des aquariums au moyen de bulleurs ont évité le développement de conditions d'hypoxie-anoxie dans les sédiments superficiels des enceintes. Les demandes benthiques en oxygène déterminées à la fin des expérimentations sont toujours significativement plus faibles qu'au début, excepté dans le cas du faciès d'appauvrissement

où elles restent équivalentes. De la même façon, dans le cas des dépôts vaseux et sablo-vaseux, les valeurs de la demande benthique en oxygène enregistrées à la fin des expérimentations sont respectivement similaires et inférieures à celles calculées avant le dépôt vaseux et avant le dépôt sablo-vaseux. L'absence de condition d'hypoxie dans les sédiments déposés, vérifiée grâce à ces mesures, permet finalement d'écarter toute hypothèse mettant en cause les conditions d'oxygénation du sédiment déposé pour expliquer les mortalités faunistiques enregistrées, à la seule condition que les individus aient réussi à regagner l'interface.

Le fait que les espèces colonisant les vasières subtidales soient presque exclusivement **endogées**, de surcroît adaptées à un milieu en constante évolution, peut expliquer les faibles taux de mortalités observées suite aux dépôts sédimentaires, les espèces ajustant leur position par rapport à l'interface eau-sédiment. Maurer *et al.* (1982) ont ainsi montré que la faune endogée était capable, après des rejets de dragage, de regagner la surface du sédiment. Des expérimentations conduites sur des espèces intertidales indiquent clairement que si l'endofaune peut résister à des dépôts sédimentaires, l'épifaune est au contraire sensible à un tel événement (Miller *et al.*, 2002). Des dépôts de sable de 5 cm d'épaisseur ne perturbent que temporairement l'activité d'alimentation de *Marenzelleria viridis*, Annélide Polychète vivant dans des galeries. Expérimentalement, cet Annélide réagit très rapidement à un dépôt de sédiment en reconstruisant une galerie lui permettant de rétablir le contact avec l'interface eau-sédiment (Miller *et al.*, 2002). Après 24 h, l'essentiel des individus constituant la population expérimentale a retrouvé une activité d'alimentation normale, attestée par la présence de pelotes fécales autour de l'ouverture des galeries. Des expérimentations similaires ont été conduites sur le Mollusque gastéropode *Ilyanassa obsoleta* et conduisent à des conclusions relativement semblables. Dans un délai de 4 à 8 h après un dépôt de sédiment de 10 à 15 cm d'épaisseur, les premiers gastéropodes émergent à la surface du sédiment et reprennent leur activité de reptation. En revanche, au terme de 24 h d'expérimentation, seulement la moitié des individus recouverts de sédiment ont repris leur activité de reptation à l'interface suggérant qu'un temps supplémentaire est nécessaire à cette espèce épibenthique pour regagner la surface. L'Annélide Polychète *Sabellaria vulgaris*, organisme tubicole et constructeur de récif, ne tolère qu'un faible dépôt de sédiment. Ainsi, alors que ces Annélides sont capables d'ajuster leur position à l'interface eau-sédiment après des dépôts de sables fins ou plus grossiers de 0,5 et 1 cm, elles sont très affectées par un dépôt de même nature de 2 cm. La colonie devient anoxique au bout de 7 j, soulignant que si elle tolère des dépôts, un seul centimètre supplémentaire a un caractère létal. Ces résultats suggèrent un impact différent des dépôts selon le mode et le lieu de vie des macrobenthos mais **illustrent aussi la part importante de la mobilité des espèces subissant l'ensevelissement** (Essink, 1999 ; Witt *et al.*, 2004).

Cette phase d'expérimentation souligne, en période de recrutement, la résistance des espèces des vasières subtidales de l'estuaire de la Seine à un dépôt sédimentaire, de quelque nature ou épaisseur qu'il soit. Si les remises en suspension du sédiment ont provoqué l'instabilité de l'habitat à l'interface eau-sédiment, celle-ci n'a pas non plus menacé les macrobenthontes. Par ailleurs, la sédimentation des particules fines remises en suspension ne peut être réellement considérée comme une nouvelle phase de dépôt. La perturbation appliquée au sein des enceintes expérimentales n'a par conséquent été produite qu'une seule fois au cours de nos expérimentations (*i.e.* une seule phase de dépôt), tandis qu'*in situ*, les organismes sont soumis à des mouvements sédimentaires continus. Fonction de son épaisseur, sa composition granulométrique ou sa teneur en matière organique, l'influence d'un dépôt sédimentaire sur la macrofaune dépend aussi de sa fréquence (Essink, 1999 ; Lohrer *et al.*, 2004).

En outre, si ce dépôt de sédiment n'entraîne pas de mortalité immédiate de la macrofaune quel que soit son stade de développement en période printano-estivale, **il peut néanmoins représenter un facteur de stress non léthal**. Il module en effet le comportement et la physiologie des espèces et des individus, tout en agissant aussi sur les équilibres chimiques à l'interface eau-sédiment. Biotope et biocénose en interaction, il est apparu intéressant d'étudier, à travers les demandes benthiques en oxygène, la réponse conjointe de l'activité de la macrofaune et de l'intensité de la minéralisation suite à un apport pélagique.

B. DEPOT PELITIQUE ET REPONSE CONJOINTE « BIOTOPE-BIOCENOSE »

I. MATERIEL ET METHODES

I.1. CONSTITUTION DES ENCEINTES EXPERIMENTALES

Les prélèvements de sédiment et macrofaune associée ont été réalisés au mois de septembre 2004 à la station SAS4 dont le choix a été motivé par la connaissance de sa richesse en espèces et en individus macrobenthiques (chapitre 4). Suivant le protocole décrit dans le chapitre 5, huit enceintes expérimentales ont été constituées, et complétées avec de l'eau de fond échantillonnée à la même station, à 1 ou 2 m du fond, au moyen d'une bouteille Niskin.

Parallèlement, le sédiment vaseux utilisé pour conduire les expérimentations a été récolté à la station SAF au moyen d'une benne van Veen et tamisé sur une toile métallique de vide de maille carrée de 500 μm .

I.2. TRAITEMENT DES ENCEINTES EXPERIMENTALES AU LABORATOIRE

Après avoir été transportés au laboratoire, les huit enceintes expérimentales ont été mises en stabulation dans des aquariums d'eau de mer (circuit ouvert), situés dans des chambres photothermorégulées, à la température mesurée *in situ* (17°C) sous un cycle de lumière 12h jour / 12h nuit et à une salinité fluctuant de 32 à 33.

Pendant cette période de stabulation, le sédiment destiné à être déposé dans chaque enceinte a été préparé. La vase tamisée a été répartie en quatre lots d'un litre chacun et les lots n^{os} 2, 3 et 4 ont été enrichis en matière organique (MO) par ajout respectif de 10, 20 et 30 g de tétramine (TetraAniMin[®]). Le lot n°1 n'a subi aucun enrichissement¹. Sa teneur en matière organique a, de ce fait, été considérée comme identique à celle mesurée *in situ*. Suite à l'enrichissement et pour chacun de ces lots, trois échantillons de vase ont été congelés à -20°C en vue de quantifier leur teneur en MO et mesurer leur granulométrie.

La procédure d'enrichissement décrite ci-dessus a été répétée 2 fois (lots A et B) puisque 2 séries d'incubation ont été effectuées :

- série A : incubation des 8 enceintes de la station SAS4 ;
- série B : incubation de 8 enceintes de vase partiellement défaunée.

Les enceintes des séries A ont été incubées à 3 moments distincts : (i) avant le dépôt de vase (« incubation début »), (ii) 24 h après le dépôt (« T_{+24h} ») et (iii) 72 h après le dépôt (« T_{+72h} »). Les enceintes de la série B ont, pour leur part, été incubées 24 et 72 h après le dépôt de vase (Figure VI.28).

Chaque lot de vase préparée (*i.e.* chaque niveau d'enrichissement) a permis d'enrichir 2 enceintes expérimentales (0,5 litre par enceinte représentant un dépôt d'épaisseur égale à 2 cm).

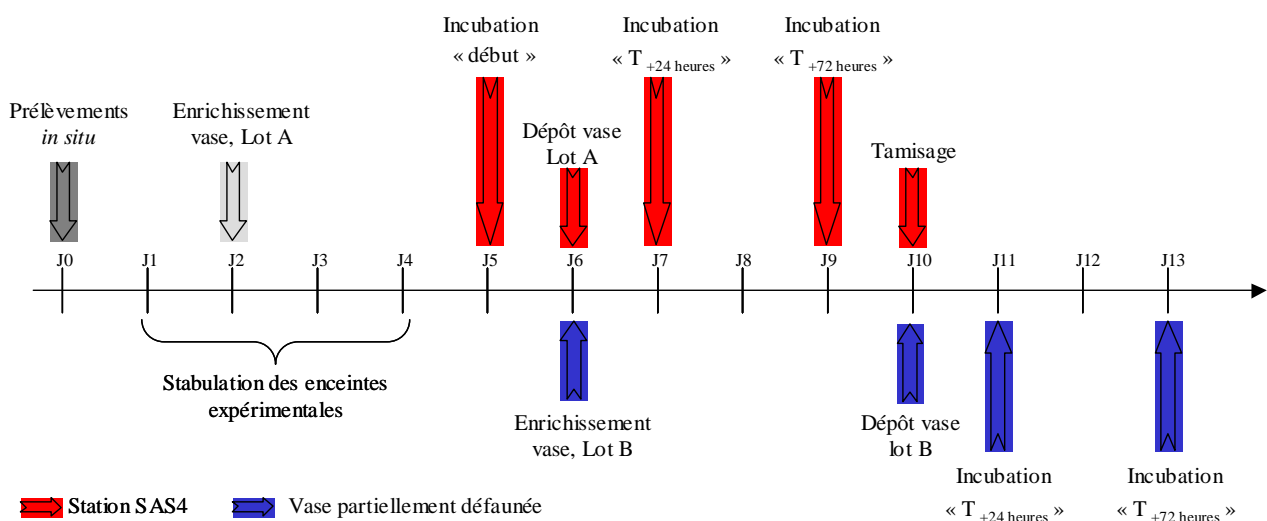


Figure VI.28. Représentation schématique du déroulement des expérimentations.

¹ Les lots n° 1, 2, 3 et 4 font référence au niveau d'enrichissement de la vase déposée. Par la suite, ils sont dénommés respectivement niveau 1, 2, 3 et 4.

Le jour suivant la dernière incubation de la série A, le sédiment de chaque enceinte a été tamisé sur une toile métallique de vide de maille carrée de 1 mm. Le refus de tamis a ensuite été fixé dans une solution de formaldéhyde salé à 10% pour la détermination ultérieure de la macrofaune (Figure VI.28).

I.3. TRAITEMENT DES ECHANTILLONS

I.3.1. Analyses chimiques

Les dosages effectués dans le but de mesurer les concentrations en oxygène de l'eau surnageante ont été décrits au chapitre 5.

I.3.2. Granulométrie et teneur en matière organique du sédiment déposé

La composition granulométrique de la vase déposée a été analysée au microgranulomètre laser Coulter LS 230 (méthode décrite au chapitre 4). La teneur en matière organique a été quantifiée par la méthode de la perte au feu. Pour chaque lot de vase, de même que pour chaque niveau d'enrichissement en MO, trois échantillons ont été analysés.

I.3.3. Macrobenthos

Après avoir été trié, le macrobenthos a été déterminé jusqu'au niveau spécifique puis dénombré et pesé. Les densités et biomasses ont été exprimées respectivement en ind.0,018m⁻² et en g PSLC.0,0,18m⁻².

I.4. ANALYSE DES DONNEES

I.4.1. Flux totaux en oxygène

Leur méthode de calcul a été décrite dans le chapitre 5.

I.4.2. Macrofaune

Les données macrobenthiques utilisées dans cette étude correspondent aux indices faunistiques classiques (richesse spécifique, abondance, biomasse). Les individus macrobenthiques colonisant les enceintes incubées ont été par ailleurs classés selon leur groupe trophique et leur mode bioturbateur.

II. RESULTATS

II.1. GRANULOMETRIE ET TENEUR EN MATIERE ORGANIQUE DE LA VASE DEPOSEE

La vase plus ou moins enrichie en matière organique utilisée lors des expérimentations est composée à plus de 70% par les pélites (mode granulométrique : $49,9 \pm 1,7 \mu\text{m}$; Figure VI.29-A).

Considérant chaque niveau d'enrichissement, aucune différence significative de teneurs en matière organique n'a été détectée entre les lots ($p > 0,05$). Les ajouts de tétramide ont permis d'obtenir un gradient de teneur en matière organique significativement croissant du niveau 1 au niveau 4 ($p < 0,001$; Figure VI.29-B), s'échelonnant entre 2,1 et 4,9%.

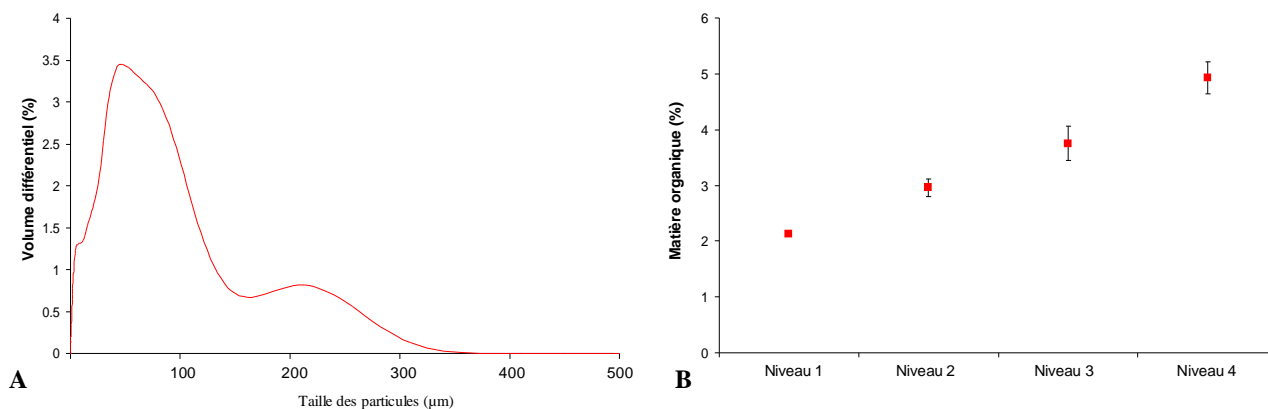


Figure VI.29. Spectre granulométrique moyen (A ; en μm) et teneur moyenne en matière organique (B ; % \pm écarts types) des lots de vase. Niveaux 1, 2, 3 et 4 : vase « nature » et enrichie avec 10, 20 et 30 g de tétramide.

II.2. CARACTERISTIQUES DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE A LA STATION SAS4

II.2.1. Richesse spécifique

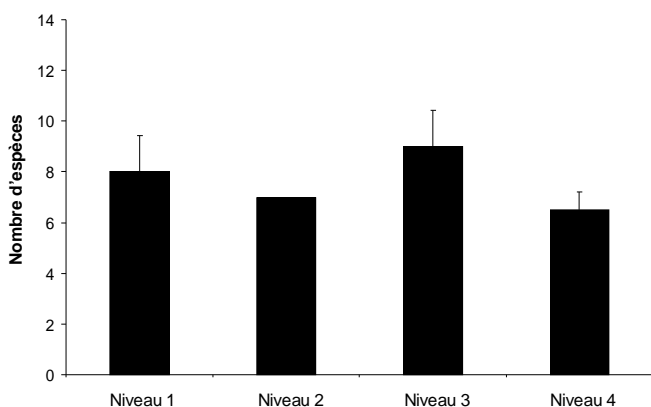


Figure VI.30. Nombres moyens d'espèces macrobenthiques ($\text{ind.}0,018\text{m}^{-2}$ + écart type).

Un total de 15 espèces a été récolté à la station SAS4. Selon le traitement, la richesse spécifique moyenne fluctue entre $7,0 \pm 0,0$ à $9,0 \pm 1,4$ espèces ; Figure VI.30). Les richesses spécifiques moyennes ne sont pas significativement différentes entre les traitements ($p > 0,05$).

II.2.2. Abondance et biomasse

Les abondances macrobenthiques moyennes varient entre $69,5 \pm 60,1$ et $337,5 \pm 74,4$ $\text{ind.}0,018\text{m}^{-2}$ (Figure VI.31-A). Elles présentent une forte variabilité, tant au sein des carottes du même traitement qu'entre les différents traitements appliqués, mais aucune différence significative de densité n'a néanmoins été enregistrée ($p > 0,05$).

Les biomasses moyennes fluctuent entre $0,2 \pm 0,1$ et $1,6 \pm 1,4$ g PSLC. $0,018\text{m}^{-2}$ (Figure VI.31-B). L'hétérogénéité entre enceintes du même traitement, de même qu'entre les différents traitements, est marquée mais non significative ($p > 0,05$).

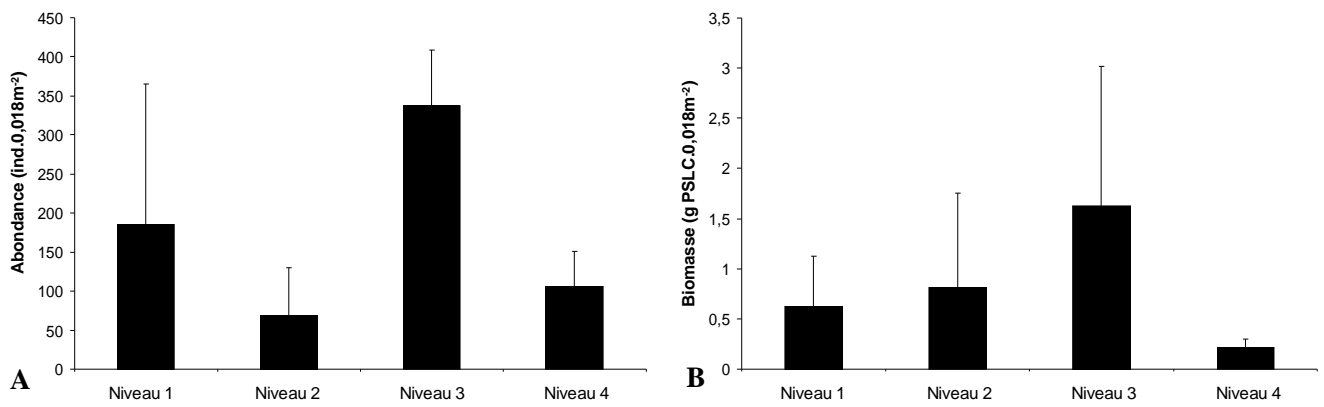


Figure VI.31. Abondance moyenne (A ; ind.0,018m⁻² + écart type) et biomasse moyenne (B ; g PSLC.0,018m⁻² + écart type).

II.2.3. Groupes trophiques

La structure trophique de la station SAS4 est dominée numériquement par les déposivores de sub-surface et les mixtes, en proportion toutefois variable. Cette dominance n'est significative que dans le niveau 4 ($p < 0,05$). Le nombre de représentants des autres groupes est négligeable voire nul (Figures VI.32).

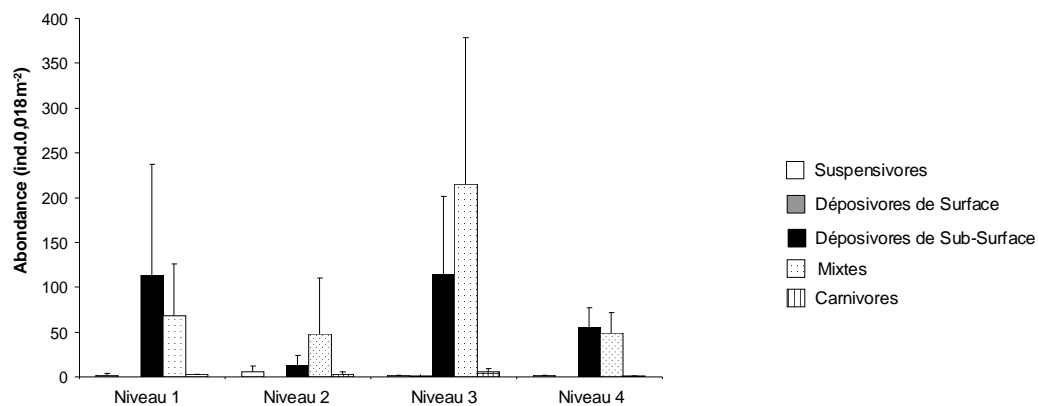


Figure VI.32. Abondances moyennes (ind.0,018m⁻² + écart type) des suspensivores, déposivores de surface et sub-surface, des mixtes et des carnivores.

II.2.4. Types bioturbateurs

Les biodiffuseurs de surface et les convoyeurs inverses prédominent numériquement, mais de façon significative uniquement dans les systèmes ayant reçu la vase la plus riche en matière organique (traitement 4, $p < 0,05$; Figures VI.33). Leurs proportions relatives au sein des différentes carottes sont néanmoins variables.

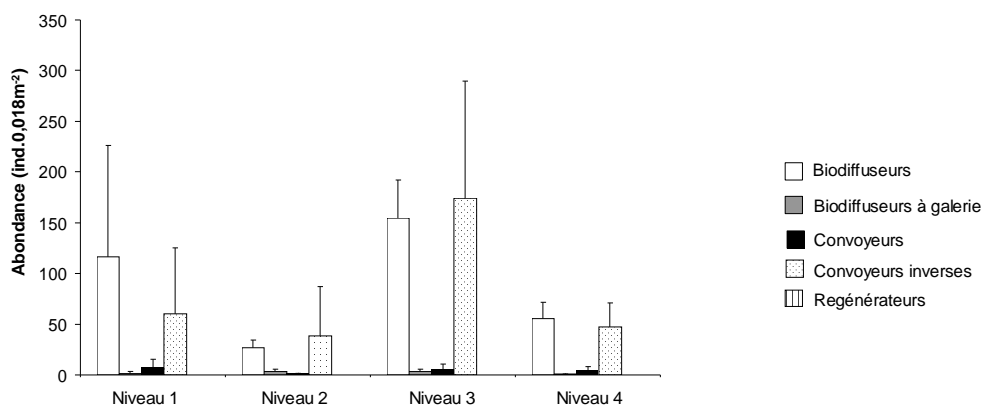


Figure VI.33. Abondances moyennes (ind.0,018m⁻² + écart type) des biodiffuseurs de surface et à galerie, des convoyeurs, des convoyeurs inverses et des régénérateurs.

II.3. FLUX TOTAUX D'OXYGENE A LA STATION SAS4

Les demandes benthiques en oxygène mesurées au début des expérimentations fluctuent entre 1295 ± 369 et $1882 \pm 736 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Figure VI.34). Les dépôts de vase enrichie en MO provoquent leur augmentation ($p < 0,05$) et à T_{+24heures}, elles sont comprises entre 1475 ± 389 et $6307 \pm 1960 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

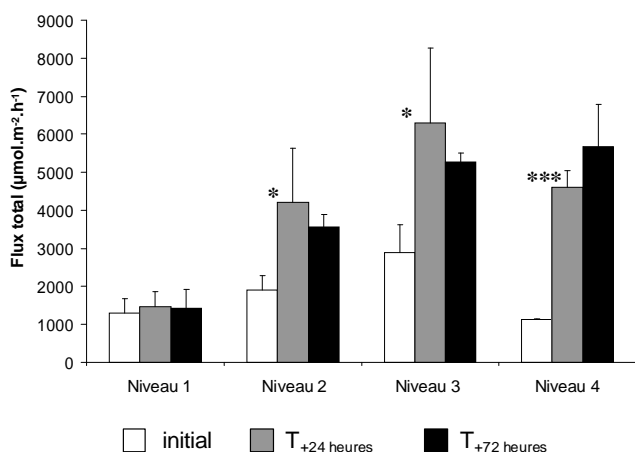


Figure VI.34. Flux totaux moyens en oxygène ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ + écart type) mesurés dans les enceintes expérimentales de la station SAS4, avant (blanc), 24 heures (gris) et 72 heures (noir) après le dépôt vaseux.

Le temps de résidence du dépôt ne semble pas stimuler le pompage d'oxygène par le sédiment, même si le flux moyen enregistré dans le niveau 4 tend à augmenter (Figure VI.34) : à T_{+72heures}, les flux présentent une gamme de valeurs similaire à celle enregistrée à T_{+24heures} (de 1421 ± 508 à $5680 \pm 1110 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Le flux d'oxygène mesuré dans le niveau 1 est plus faible que dans les autres traitements ($p < 0,05$).

II.4. FLUX TOTAUX D'OXYGENE DANS LES ENCEINTES DE VASE DEFAUNEE

Les demandes benthiques enregistrées dans le niveau 1 sont significativement inférieures à celles

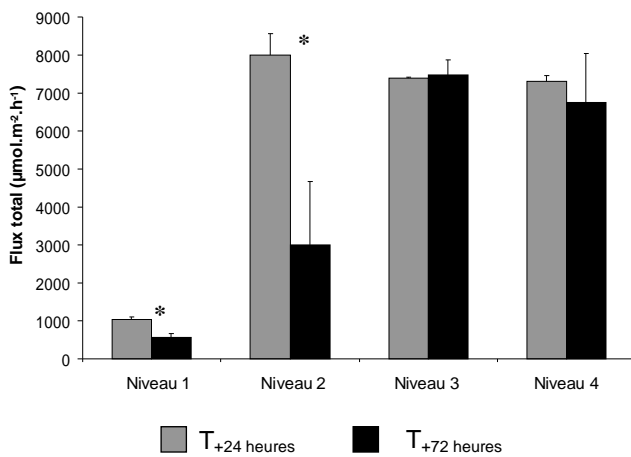


Figure VI.35. Flux totaux moyens en oxygène ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ + écart type) mesurés dans les enceintes expérimentales, 24 heures (gris) et 72 heures (noir) après le dépôt de vase partiellement défaunée.

mesurées dans les autres traitements ($p < 0,05$), à et diminuent significativement entre $T_{+24\text{heures}}$ et $T_{+72\text{heures}}$ (de 1034 ± 76 à $557 \pm 111 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; $p < 0,05$).

La vase enrichie en MO montre quant à elle de très fortes demandes en oxygène (jusqu'à $7992 \pm 572 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, niveau 2). Si les flux mesurés dans le niveau 2 chutent au bout de 72 heures ($p < 0,05$), ceux des niveaux 3 et 4 restent stables et conservent des valeurs élevées ($7400 \pm 13 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, niveau 3 ; Figure VI.35).

III. DISCUSSION

Bien que l'absence de mesure de flux diffusifs, et par conséquent de flux d'irrigation, limite la portée des résultats de cette étude, il s'avère néanmoins que **le dépôt d'une vase enrichie en matière organique provoque l'augmentation significative des flux totaux en oxygène**. Cette observation rejoint celle de Giles *et al.* (2006) qui ont montré, lors d'une étude comparative de flux à l'interface eau-sédiment mesurés sur un site conchylicole et un autre site, dit de référence, que l'accroissement des teneurs en matière organique du sédiment sous les tables étaient à l'origine de l'augmentation et des plus fortes demandes benthiques en oxygène.

Au contraire, dans les enceintes où la vase déposée a une teneur en matière organique similaire à celle mesurée *in situ*, les flux totaux en oxygène, mesurés avant puis après le dépôt vaseux, sont analogues (Figure VI.34, niveau 1), conduisant à la formulation de deux hypothèses pouvant expliquer la stabilité de cette demande benthique en oxygène :

- (i) les individus macrobenthiques sont indifférents à la perturbation de leur habitat et leur activité ne s'en voit pas modifiée ;
- (ii) la macrofaune participe de façon négligeable à la demande benthique totale en oxygène.

Si en raison de l'absence de mesures « physiologiques » du macrobenthos, les résultats acquis au cours de cette étude ne permettent de confirmer cette première hypothèse, tel n'est pas entièrement le cas pour la seconde. En admettant que le procédé suivant permette la détermination de l'effet de la macrofaune dans les demandes benthiques totales en oxygène, les flux obtenus dans les enceintes de vase partiellement défaunée ont été soustraits à ceux des enceintes renfermant les individus macrobenthiques (Figure VI.36).

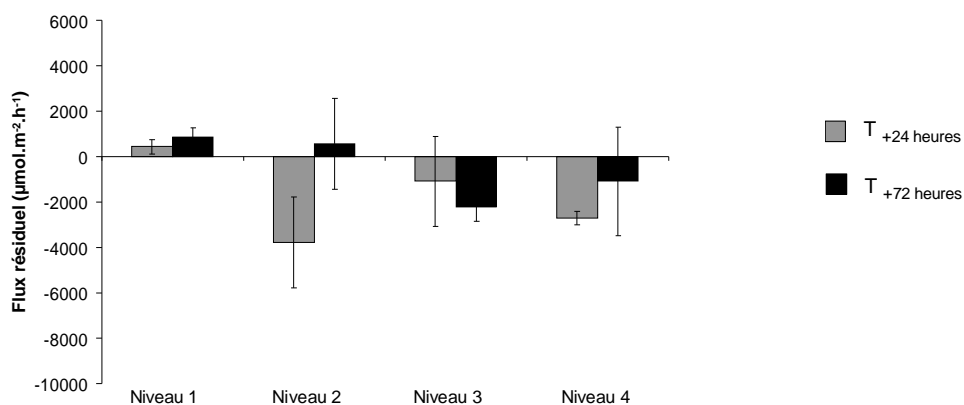


Figure VI.36. Flux résiduel moyen en oxygène ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ +écart type), 24 heures (gris) et 72 heures (noir) après le dépôt de vase partiellement défaunée.

Dans le cas du dépôt de vase « nature », les flux moyens résiduels positifs (Figure VI.36, niveau 1) suggèrent **une participation active de la macrofaune aux flux totaux**, confirmée par ses contributions (de l'ordre de 28 et 59% à T_{+24} heures et T_{+72} heures respectivement).

Dans le cas de dépôt de vase plus riche en matière organique en revanche, aucune tendance ne se dégage, tant vis-à-vis de la teneur en matière organique que du temps du dépôt. Les flux résiduels moyens négatifs (Figure VI.36, niveaux 2 à 4) suggèrent **un rôle stochastique des individus macrobenthiques dans l'intensité des demandes benthiques en oxygène**. L'activité des benthontes à réajuster leur position à l'interface eau-sédiment et la bioturbation induite pourraient, dans ce contexte de teneur plus élevée en matière organique, ne pas être suffisamment importantes pour être détectées par la mesure de ce processus géochimique ou alors pour l'influencer.

Aussi, d'autres compartiments biologiques seraient à l'origine de l'augmentation de la TOU. N'ayant été que partiellement défaunée, la vaseensemencée abrite la micro- et méiofaune (Tita *et al.*, 2002) qui affectent les taux de minéralisation à l'interface eau-sédiment et stimulent les processus aérobies dans la zone bioturbée (Roy *et al.*, 2002). Par ailleurs, la composante microbienne est affectée par la bioturbation (Hansen & Kristensen, 1997 ; Aller, 2001) : la présence de galeries et/ou de terrier stimule la colonisation bactérienne, et la diffusion d'oxygène autour de ces structures biogènes sont bénéfiques aux bactéries (Gilbert, 2003).

La macrofaune n'agirait pas alors directement sur le processus de minéralisation aérobie du système **mais à travers la voie bactérienne** en stimulant la croissance et l'activité de ces communautés dans la colonne sédimentaire.

CHAPITRE 7

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE

La relative stabilité du peuplement des sables fins envasés à *A. alba* – *P. koreni* à l'échelle pluri-annuelle (Thiébaud, 1994 ; Thiébaud *et al.*, 1997 ; Barnay, 2003) malgré les variations spatio-temporelles de la couverture sédimentaire de l'estuaire de la Seine et le caractère temporaire des vasières subtidales à l'embouchure (Avoine, 1981 ; Lesourd, 2000 ; Le Hir *et al.*, 2001 ; Lesourd *et al.*, 2001 ; Garnaud *et al.*, 2002 ; Garnaud, 2003 ; Lesourd *et al.*, 2003 ; Delsinne, 2005) constitue un paradoxe. Pour tenter de le comprendre, cette étude a été conduite, non pas à l'échelle de l'aire de répartition du peuplement des sables fins envasés (400 km²) mais à celle de l'embouchure de la Seine où les variations des conditions environnementales sont exacerbées. L'objectif était de mieux mettre en évidence les relations existant entre la structuration de la macrofaune et la variabilité du milieu.

Les aspects originaux et novateurs de ce travail sont :

- (i) une approche synoptique de l'écosystème estuarien subtidal à des échelles temporelles emboîtées ;
- (ii) la considération de descripteurs (sédimentaires, chimiques et biologiques) faisant appel à des disciplines différentes mais complémentaires, permettant d'étudier plus finement la réponse des peuplements macrobenthiques aux perturbations de leur habitat ;
- (iii) le couplage d'études de terrain et en mésocosme, les études menées au laboratoire ayant mis en évidence une résistance différente des benthonites aux dépôts sédimentaires selon la saison à laquelle se sont exprimées ces perturbations.

Les réponses majeures apportées par cette étude et présentées ci-après, concernent l'organisation et la dynamique des peuplements macrobenthiques subtidaux de l'estuaire de la Seine ainsi que leurs réponses aux modifications que subit leur environnement sédimentaire.

1- Quels sont les niveaux d'organisation des peuplements et le déterminisme de leur dynamique dans l'écosystème « estuaire de la Seine » ?

L'importance du choix des échelles d'observation pour comprendre l'organisation des communautés et des écosystèmes a été soulevée par de nombreux écologues (Wiens, 1986 ; Wiens, 1989 ; Thrush *et al.*, 1994 ; Thrush *et al.*, 1996 ; Hewitt *et al.*, 1998 ; Eggleston *et al.*, 1999 ; Ghertsos, 2002). Soumis à des processus agissant à de multiples échelles spatiales et temporelles (Thrush, 1991 ; Schneider *et al.*, 1997 ; Thrush *et al.*, 1997), les patrons de distribution des peuplements observés à une échelle ne sont pas identiques à ceux observée à une autre échelle (Whitlatch *et al.*, 1998). Les variations à court terme observées au sein des communautés benthiques sont la résultante de facteurs agissant à petite échelle spatiale alors que les facteurs agissant à plus grande échelle sont responsables des changements à plus long terme (Morrisey *et al.*, 1992b).

Cette notion transparait dans les suivis temporels. Le choix des trois échelles temporelles appliquées aux suivis *in situ* semblent *a posteriori* judicieux puisque d'une part, la perception de l'organisation de la macrofaune et son évolution diffère selon l'échelle d'observation et que, d'autre part, l'intensité de la réponse du compartiment macrobenthique face à son environnement sédimentaire est fonction du suivi temporel mis en place.

Il s'avère qu'à l'embouchure de la Seine, le rôle sédimentaire sur l'évolution de la macrofaune benthique subtidale varie selon l'échelle temporelle choisie.

Le suivi mené à l'échelle pluri-annuelle a mis en évidence la **relative stabilité de la structuration des trois assemblages** identifiés par les analyses multivariées. Le peuplement le plus riche, toujours localisé dans la zone la plus en aval, est un faciès-type de la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni*, tandis que plus en amont, les deux autres assemblages, qui correspondent à des faciès sableux ou d'appauvrissement de cette même communauté, sont enchevêtrés. Leur organisation spatiale souligne leur imbrication et renforce l'idée d'une distribution des peuplements en mosaïque. Si la nature granulométrique du sédiment se distribue elle-aussi selon une mosaïque, entretenue par l'action des courants de marée et la houle, **son rôle dans l'agencement des assemblages faunistiques n'apparaît pas distinctement, ces assemblages regroupant chacun des stations aux types sédimentaires différents. En outre, l'évolution temporelle de la composition granulométrique, asynchrone de celle des peuplements macrobenthiques (résultats de la méthode de régionalisation), n'est pas le facteur déterminant la dynamique des assemblages faunistiques.** Etant pourtant admis que la

composition granulométrique détermine la distribution des peuplements benthiques (Gray, 1974 ; Snelgrove & Butman, 1994 ; Miller *et al.*, 2002), ces conclusions soulèvent donc les questions de savoir si (i) les fluctuations granulométriques sont suffisamment marquées pour induire une réponse de la macrofaune et (ii) si la résolution de l'échelle spatiale adoptée dans cette étude est suffisante pour détecter les changements structuraux des peuplements. En effet, ce n'est que **localement** (*i.e.* à l'échelle de la station) que les variations granulométriques les plus flagrantes, engendrées par les travaux d'extension du port du Havre (envasement marqué des stations 22 et 29), ont provoqué des modifications au sein des peuplements situés à proximité de cette perturbation. Par ailleurs, le suivi pluri-annuel ne reflète qu'une image de l'organisation de la faune à un instant précis et ne permet pas d'apprécier l'ensemble des modifications granulométriques subies par la macrofaune ni la façon dont ils se sont exprimés (progressivement *vs.* brutalement).

A l'échelle annuelle, la méthode de régionalisation témoigne de l'**asynchronisme évolutif des caractéristiques sédimentaires et macrobenthiques**, supportant la même conclusion du rôle peu structurant de la granulométrie du sédiment sur les assemblages faunistiques à l'échelle pluri-annuelle. Néanmoins, **une réponse de la macrofaune à la variabilité de la composition granulométrique se manifeste** à travers :

(i) les caractéristiques des assemblages situés en amont et leurs fluctuations saisonnières puisque les cortèges spécifiques de ces deux assemblages ont des préférences édaphiques variées, témoignant du caractère écotonal que revêt chacun de ces assemblages ;

(ii) l'évolution de l'organisation des assemblages, l'assemblage le plus aval ressemblant à celui décrit dans le même secteur à l'échelle pluri-annuelle alors que les deux autres, situés plus en amont, sont au contraire différents et moins « stables » d'une saison à l'autre. Leur aire de répartition est de plus davantage soumise aux modifications de la couverture sédimentaire décrites par les sédimentologues (Lesourd, 2000 ; Garnaud *et al.*, 2002 ; Lesourd *et al.*, 2003) :

- au mois de mai, l'envasement différé des fosses *via* la remobilisation des dépôts de crue non consolidés s'avère responsable du clivage franc, mis en évidence par la CAH, entre l'assemblage du large et ceux soumis à dessalure, et plus secondairement, du clivage fosse nord / fosse sud. Le non-envasement du secteur aval permet la progression du faciès-type de la communauté à *A. alba* - *P. koreni* vers l'amont.

- à la fin de l'été, le « désenvasement » des fosses, notamment de la fosse sud, coïncide avec une nouvelle imbrication des assemblages, suggérant un retour à la structuration hivernale.

Le dernier suivi, mené à plus haute fréquence temporelle a mis en avant **le faible lien ou la faible influence de la dynamique sédimentaire locale sur la dynamique du macrobenthos**.

La même division « peuplement à affinité marine (stations SAF et SAS4) / peuplement à affinité estuarienne (stations des fosses) » est retrouvée à cette échelle d'observation, et la première rupture de la dynamique faunistique des stations des fosses apparaît à la même période que le changement structural détecté à l'échelle saisonnière dans ces mêmes secteurs (fin avril-mai). Le retour de la structuration faunistique vers le statut hivernal n'est pas en revanche aussi simultané aux deux échelles, cette tendance ne s'exprimant qu'au mois de décembre aux stations SA52 et SA62 alors qu'elle a été détectée plus précocement à l'échelle de la fosse sud lors du suivi saisonnier (septembre). Cette absence de parallélisme peut toutefois s'expliquer par le fait que l'étude d'une seule station, dans des secteurs au fonctionnement hydrosédimentaire différent, ne permet pas l'extrapolation de la dynamique faunistique locale à une zone géographique plus vaste (Frontier *et al.*, 1992).

Si les nombreux événements sédimentaires de nature variée notés à l'échelle bi-mensuelle n'influencent pas la dynamique des assemblages faunistiques, ils ne dictent pas non plus, au regard du suivi considéré dans son entier, l'évolution des caractéristiques chimiques et des paramètres d'état de la macrofaune. **Ce n'est que ponctuellement que des co-évolutions, de surcroît loin d'être parfaites, ont été enregistrées entre les trois descripteurs retenus dans cette étude. Ces co-évolutions ont par ailleurs été notées lors d'événements sédimentaires majeurs** tels qu'un dépôt vaseux épais (station SA52, 18 juin), un placage sablo-vaseux (station SAS4, 2 mai) ou encore une modification plus radicale de la granulométrie du sédiment (station SA62, 18 juin). Le signal de la perturbation s'exprime alors conjointement à travers les paramètres chimiques et faunistiques. Au contraire, lors d'événements sédimentaires d'ampleur modérée, seule la minéralisation (aérobie et/ou anaérobie) tend à répondre. Il semble donc qu'à cette fréquence d'observation, supérieure au regard de celle traditionnellement adoptée dans les études faunistiques, les peuplements macrobenthiques du domaine subtidal de l'estuaire de la Seine révèlent leur capacité de résistance¹ et/ou de résilience² élevées aux événements sédimentaires par le biais de mécanismes d'adaptation indispensable à leur survie (Ysebaert & Herman, 2002).

A travers ces trois suivis temporels, la granulométrie du sédiment n'est pas clairement la variable explicative à la distribution des peuplements, confortant l'idée de **la difficulté à évaluer les relations « animal – sédiment » sur le seul critère de la taille des particules** (Snelgrove &

¹ La résistance est définie à l'échelle de l'écosystème comme la capacité à montrer une réponse minimale à la perturbation.

² La résilience traduit la rapidité avec laquelle l'écosystème revient à son état initial après une perturbation.

Butman, 1994). Bien que Dethier et Schoch (2005) aient attribué à ce paramètre sédimentaire un rôle majeur dans la structuration des peuplements estuariens, la macrofaune a des préférences écologiques adaptés à ces milieux variables. **Elle a la capacité de supporter une grande variété granulométrique conduisant difficilement à l'établissement de relation entre la faune benthique et cette caractéristique de son habitat.** En baie de Seine orientale, Barnay (2003) avait aussi souligné cette difficulté, lui conférant un poids d'autant plus important que l'étude s'est effectuée au sein d'un **unique type de peuplement**, celui des sables fins **plus ou moins** envasés (Cabioch & Gentil, 1975).

En outre, les variations limitées de la macrofaune en réponse aux modifications sédimentaires mesurées au cours des trois suivis temporels, et le faible synchronisme enregistré à l'échelle bi-mensuelle entre les descripteurs de l'habitat et sa biocénose, attribuent un caractère limité à l'impact des événements sédimentaires sur le compartiment macrobenthique. **Seuls des événements sédimentaires majeurs (dépôt épais, changement granulométrique drastique) ont le potentiel d'influencer la dynamique faunistique.**

Ce constat a orienté la suite de l'étude vers une approche fonctionnelle visant à comprendre le rôle de la macrofaune sur les processus régnant au sein du compartiment benthique ainsi que sur les propriétés de ce dernier.

2- Quelles sont les interactions entre le milieu et sa biocénose ? Dans quelle mesure la diversité (spécifique et fonctionnelle) d'un peuplement influence-t-elle le fonctionnement du système qu'il compose ?

La perte d'espèces et la réduction de la biodiversité ont suscité le besoin de comprendre comment la diversité biologique contribuait au fonctionnement des écosystèmes. Initiée au milieu des années 90 dans les écosystèmes terrestres (Naeem *et al.*, 1994 ; Tilman & Downing, 1994), l'étude de la biodiversité fonctionnelle s'est étendue progressivement au milieu marin. Toutefois, les études se sont majoritairement réalisées par la voie d'expériences contrôlées et de courtes durées. Le peu d'espèces, de groupes trophiques et/ou de modes de bioturbation utilisés dans ces études remettent en cause la validité et surtout l'applicabilité de leurs résultats aux systèmes naturels, dont le fonctionnement est plus complexe que les manipulations en mésocosme (Symstad *et al.*, 2003 ; Welsh, 2003 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2005).

Ces considérations ont été à la base de l'étude des peuplements **dans leur entier**, couplant leurs paramètres d'état classiques et plus particuliers (groupes trophiques, types bioturbateurs) aux flux d'oxygène et d'ammonium à l'interface eau-sédiment.

Si une relation de **type idiosyncratique** a été mise en évidence entre les flux d'irrigation d'ammonium et la faune, ce composé dissous est néanmoins apparu comme un **mauvais marqueur de l'activité macrobenthique** en raison :

- (i) du manque de précision du dosage de ses concentrations et de l'estimation des calculs des flux diffusifs entre le sédiment et la colonne d'eau, qui biaisent les valeurs des flux d'irrigation ;
- (ii) de son intégration dans le cycle de l'azote, élément indispensable à la production primaire et dont le fonctionnement et la cinétique représentent un axe de recherche majeur dans le domaine de la géochimie marine (Gilbert, 2003).

En outre, au regard de la relation aléatoire établie entre les flux d'irrigation d'ammonium et les caractéristiques de la macrofaune, l'accumulation linéaire des concentrations d'ammonium jusqu'à 10 cm de profondeur suppose la faible réactivité de ce sel nutritif vis-à-vis de perturbations induites par la macrofaune. Au contraire, la réactivité de l'oxygène, dont la pénétration est limitée aux premiers millimètres de sédiment, permet de détecter, sur une courte échelle de temps, l'activité de la macrofaune, et d'établir des relations entre ces deux composantes du système.

Les flux d'irrigation d'oxygène sont corrélés de façon positive et linéaire aux principales caractéristiques de la macrofaune benthique. Richesse en espèces et en individus, biomasses ainsi que quelques groupes trophiques (suspensivores, déposivores de sub-surface et mixtes) et un mode bioturbateur du sédiment (biodiffuseurs) provoquent une augmentation des flux d'irrigation d'autant plus importante que les paramètres faunistiques pré-cités sont mieux représentés. Cette relation linéaire se rattache au concept de la **diversité-stabilité de Mc Arthur** (1955), soutenant que :

- (i) plus un système compte d'espèces, d'individus..., plus il devrait être stable ;
- (ii) chaque espèce joue un rôle unique dans le fonctionnement du système.

L'adhésion de nos résultats à cette hypothèse est basée sur l'ensemble des valeurs faunistiques, quelque unes « forçant » la relation et l'obligeant à s'exprimer de façon linéaire. En négligeant certaines de ces valeurs ou en focalisant radicalement notre attention sur les plus faibles, ce sont au contraire les hypothèses des **rivet-pop** et **d'idiosyncrasie** qui s'expriment. **L'influence de la macrofaune de l'estuaire de la Seine sur les flux d'irrigation d'oxygène est ainsi dépendante de sa représentation numérique. La confrontation de ces trois lois rend difficile l'établissement d'une loi unique de fonctionnement pour cet écosystème subtidal. La**

participation d'autres compartiments biologiques aux processus du système, tels que les bactéries et la méiofaune, pourrait expliquer la difficulté à dégager une relation claire.

Par ailleurs, sous l'hypothèse de Mc Arthur (1955), une diversité élevée implique qu'au maximum de stabilité, **une redondance d'espèces assurant une fonction identique peut s'observer**. La perte d'une espèce au sein d'un pool d'espèces réalisant la même fonction est alors compensée, et le maintien de la fonction est assuré lors d'une perturbation de l'habitat (Clarke & Warwick, 1998). A la condition que cette espèce ne soit pas une espèce-clé et ne joue pas un rôle primordial dans le fonctionnement du système, cet effet-tampon biologique confère au système une assurance de ses fonctionnalités. Il pose néanmoins la question de la résilience de l'écosystème. Son évolution peut en effet s'orienter dans trois directions (Figure VII.1) selon l'ampleur des perturbations qu'il subit.

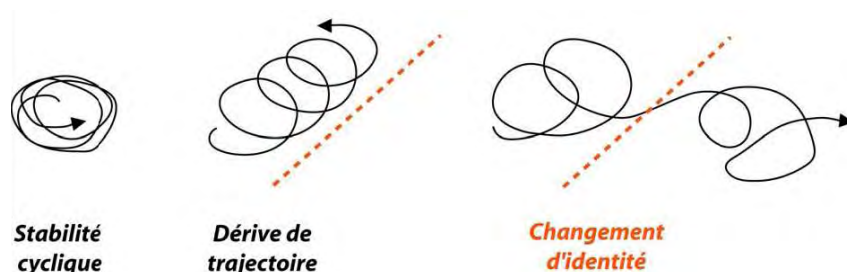


Figure VII.1. Cas possibles d'évolution des systèmes sous l'influence des forçages (repris de Le Loc'h, 2004).

D'après les suivis effectués *in situ*, seul le cas « stabilité cyclique » a été observé. Les dynamiques faunistiques obtenues précisément à l'échelle bi-mensuelle, montrent en effet un équilibre régulier des assemblages (au débouché en mer) ou leur retour vers leur structure initiale (dans les fosses). L'éloignement de leur point d'équilibre n'est que temporaire, et l'on peut considérer que la compensation des effets induits par les perturbations sédimentaires n'est assurée que par la redondance des espèces. Cette hypothèse de redondance formulée par Walker (1992) n'a pourtant pas été avancée dans l'étude menée *in situ* du rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment.

La question du « si » et du « comment » la biodiversité du macrobenthos subtidal affecte le fonctionnement des milieux estuariens reste à développer plus précisément. En s'intéressant notamment aux espèces numériquement dominantes de l'estuaire (*A. alba*, *O. fusiformis*, *P. koreni*, *M. bidentata*), leur éthologie pourrait apporter des éléments de compréhension quant à leur(s) rôle(s) dans l'oxygénation du sédiment, la minéralisation de la matière organique et les cycles des éléments nutritifs.

Cette question conduit à d'autres interrogations parallèles, telles que le devenir du compartiment benthique, dans un environnement tel que celui de l'embouchure de la Seine, soumis à des

perturbations sédimentaires récurrentes. Ce dernier point qui a déjà été soulevé lors du suivi bi-mensuel est apparu difficile à appréhender en milieu naturel. Il a alors été étudié en conditions contrôlées au laboratoire afin de juger de la survie de la macrofaune à ce type de perturbation de l'habitat.

3 - Dans quelle mesure un évènement sédimentaire peut-il influencer la biocénose benthique qui subit cette perturbation ?

L'étude menée en mésocosme a permis de tester la survie du macrobenthos subtidal à des dépôts sédimentaires différant par leur nature, leur épaisseur, leur stabilité et leur temps de résidence.

Le résultat majeur de ce volet expérimental est que la tolérance des individus à l'ensevelissement n'est pas constante au cours de l'année et apparaît insuffisante en hiver pour assurer leur survie.

Le dépôt appliqué en hiver, période où le peuplement est composé majoritairement d'individus adultes, provoque, sans affecter un taxon en particulier, **une mortalité vraisemblablement par asphyxie des individus et la réduction du nombre d'espèces**. La simple arrivée de sédiment se révèle néanmoins le seul facteur responsable de la mortalité des benthontes, la nature, l'épaisseur ou la stabilité du dépôt n'exacerbant pas cette réponse. En revanche, **la disparition d'espèces est davantage prononcée lorsque la granulométrie du sédiment déposé diffère de celle du sédiment dans lequel le peuplement est établi**. Ce changement granulométrique peut perturber potentiellement le régime alimentaire, le degré de mobilité et de capacité des individus et des espèces à se maintenir à l'interface eau-sédiment. Seules les espèces capables de supporter ce changement granulométrique pourront survivre.

En période printano-estivale durant laquelle s'effectuent les processus de recrutement, la macrofaune en place est suffisamment résistante pour contrer les effets du dépôt sédimentaire, quels que soient sa nature, son épaisseur, sa stabilité ou son temps de résidence. **Les adultes mais aussi les juvéniles sont capables, à cette période de l'année, de réajuster leur position à l'interface eau-sédiment et cette capacité optimale de déplacement serait, selon l'hypothèse avancée, la résultante d'une activité métabolique supérieure provoquée par les températures printano-estivales plus élevées**. Toutefois, l'espèce *P. koreni* semble plus sensible à l'ensevelissement. **La résistance faunistique printano-estivale n'est pas ainsi le privilège de tous les taxa composant le peuplement**. Cette mortalité spécifique suggère au contraire **une résistance espèce-dépendante**,

mais aussi surprenante qu'elle soit, la disparition de ces individus concerne l'ensemble de la population de *P. koreni*, sans que les juvéniles ne soient préférentiellement affectés. La résistance de la faune, même des plus jeunes individus, se manifeste également suite à des dépôts prolongés.

La fréquence des modifications sédimentaires que connaît la macrofaune à l'embouchure de l'estuaire de la Seine pourrait être à l'origine de sa réactivité et de ses capacités de résistance. Le développement d'autres expériences, simulant, sur des organismes provenant de l'estuaire de la Seine mais aussi d'autres milieux estuariens moins perturbés, des phases de dépôts, de remise en suspension voire d'érosion du sédiment, permettra de mieux juger de l'importance des traits de vie de la faune sur ses facultés de résistance aux perturbations de son habitat. En outre, les mécanismes d'adaptation développés par la faune, indispensables à sa survie (Ysebaert & Herman, 2002) dépendraient des capacités de dispersion et de mobilité des espèces (Barnay, 2003).

Au regard de l'ensemble des études menées *in situ* et en mésocosme, l'appréciation de l'effet des perturbations sédimentaires sur la macrofaune benthique nécessite d'être replacées dans un contexte plus global:

- (i) d'un point de vue spatial, l'aire d'étude s'est limitée à l'embouchure de la Seine, ce qui reste faible au regard des 400 km² colonisés par la communauté à *A. alba* - *P. koreni*.
- (ii) d'un point de vue temporel, la période d'étude se situe dans un contexte hydrologique particulier, les crues de la Seine ayant été courtes et peu intenses. L'apport de particules fines, leurs zones de décantation puis leur remodelage par les courants de marée se sont en conséquent concentrés à l'embouchure, épargnant les secteurs plus au large. Dépôts, érosions, remodelages sédimentaires ne sont alors que l'expression **locale** de modifications de l'habitat contribuant au maintien d'une mosaïque d'habitats à l'embouchure de la Seine (Thrush *et al.*, 1996 ; Dernie *et al.*, 2003).

L'effet de ces perturbations sur la macrofaune ne se manifeste ainsi qu'à une échelle spatiale restreinte (l'embouchure de l'estuaire), et selon des intensités et occurrences différentes suivant les secteurs estuariens considérés. Pour autant, la stabilité structurale des peuplements des stations du large (SAF, SAS4) pourrait résulter de la mosaïque d'habitats caractérisant l'embouchure, une zone impactée par un dépôt sédimentaire se voyant de nouveau colonisée par des individus provenant d'un peuplement adjacent. **La rétention larvaire caractéristique de la baie de Seine orientale** (Thiébaud, 1994 ; Thiébaud, 1996 ; Thiébaud *et al.*, 1994 ; Thiébaud *et al.*, 1995 ; Thiébaud *et al.*, 1996 ; Olivier *et al.*, 1996a ; Ellien *et al.*, 2000 ; Barnay *et al.*, 2003 ; Ellien *et al.*, 2004) **et la résistance des individus macrobenthiques aux dépôts sédimentaires en période printano-estivale, contribueraient à la restructuration rapide des peuplements macrobenthiques à**

l'embouchure de la Seine. La mortalité hivernale des benthontes suite à un dépôt sédimentaire n'est pas ainsi irréversible pour le maintien des populations et des peuplements qu'elles composent.

En revanche, ces conclusions peuvent-elles s'appliquer dans le cadre d'un **futur envasement massif et généralisé à l'embouchure de la Seine ?**

Depuis 2001, les pics de crue sont brefs et les débits fluviaux moyens ont fortement diminué pour passer sous la barre des $410 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ depuis 2003. Sous ce régime d'année sèche, la reconstitution d'un stock important de particules fines dans l'estuaire amont ne peut en aucun cas être contestée (Garnaud *et al.*, 2003b ; Lesourd *et al.*, 2003) et doit figurer dans le questionnement de l'avenir des peuplements macrobenthiques subtidiaux. Si le régime hydrique bascule brutalement vers des débits annuels élevés et des pics de crue intenses ($> 1400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), le bouchon vaseux chargé en MES se déplace vers l'aval, et dès que le régime fluvial atteint $550 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Avoine, 1981), son panache se déploie au-delà de l'estuaire. La progradation vers l'aval du matériel fin présage alors des placages vaseux réguliers et fréquents, et plus épais que ceux enregistrés au cours de nos études *in situ*. Se matérialisant au départ dans le prolongement du chenal de navigation vers la zone de la Carosse, ces dépôts tendraient ensuite à se généraliser à l'ensemble de l'estuaire aval (*i.e.* les fosses) sous l'action des courants de marée. Ce scénario catastrophe, prenant place entre novembre et mars avec une tendance marquée pour la fin de l'hiver (février-mars ; Garnaud, 2003), pourrait être une sollicitation énergétique trop importante de la macrofaune à une période de l'année où les températures sont plus faibles. Il conduirait à une élimination partielle voire générale par asphyxie de la macrofaune benthique des petits fonds de l'estuaire. Le peuplement présenterait dès lors une dérive de trajectoire (Figure VII.1), pouvant entraîner le système au-delà d'une ligne catastrophe. Observé au sein du peuplement à *A. alba* dans la baie sud de la Mer du Nord (Luczak, 1996), la perturbation provoquerait le basculement du système vers un nouveau bassin d'attraction, lui conférant une nouvelle identité.

Plus certainement, la modélisation de l'évolution bathymétrique de l'estuaire en 2015 prenant en compte le nouveau visage du port du Havre (SOGREAH, 2003a ; Figure VII.2) et partiellement confirmée par un différentiel bathymétrique 2000-2004¹ (Jourde *et al.*, 2005) suggère :

- (i) une sédimentation accrue dans certaines zones de la fosse nord, à proximité des nouvelles digues de Port 2000 et en fosse sud ;

¹ Ce différentiel a été réalisé sur la base des reconnaissances hydrographiques du Port Autonome de Rouen - Service de l'Environnement maritime et du Chenal.

- (ii) une augmentation des fonds de la partie centrale de la fosse nord s'étendant vers le large, conséquence de l'accroissement des courants en réponse au rétrécissement de l'embouchure.

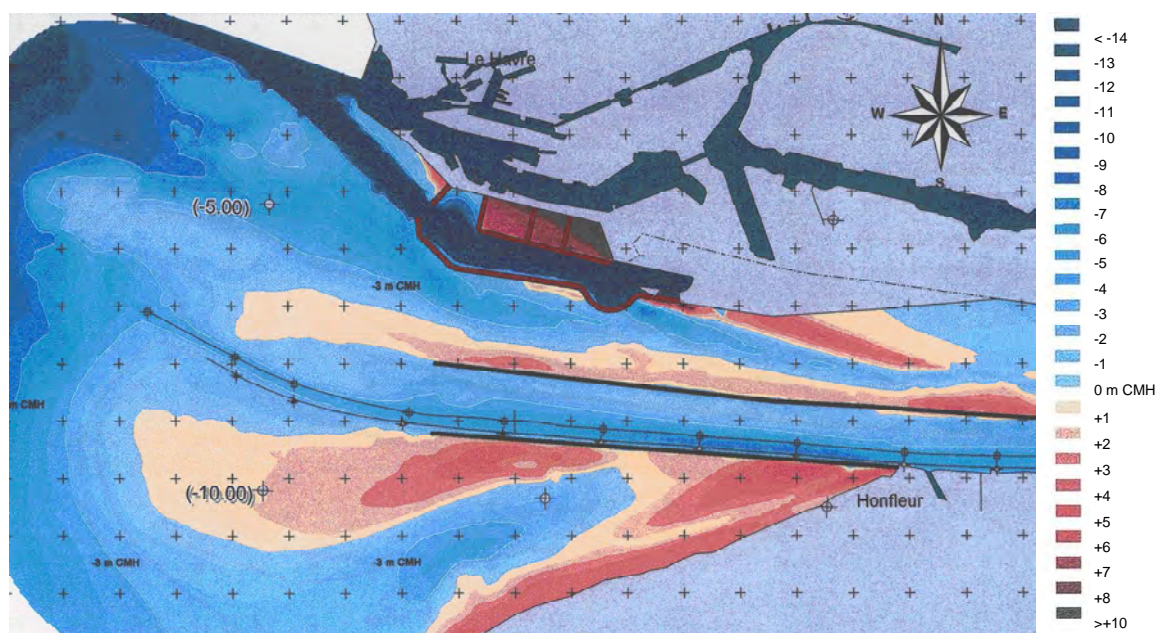


Figure VII.2. Modélisation de l'évolution bathymétrique (en mètre) des fonds de l'estuaire de la Seine en 2015 après les aménagements Port 2000 (d'après SOGREAH, 2003).

La poursuite du comblement de l'embouchure conjuguée au risque potentiel d'envasement hivernal plus marqué menacerait la survie de la macrofaune estuarienne. Les potentialités de restauration de ce secteur estuarien ne reposeraient alors que sur les capacités du peuplement implanté plus au large pour maintenir le compartiment macrobenthique subtidal de l'embouchure.

Perspectives de recherche et applications

Le compartiment benthique a fait l'objet de nombreuses recherches au travers du Groupe De Recherche "Manche", des divers programmes de recherche (Programme National d'Océanographie Côtière, Programme National sur le Déterminisme du Recrutement, Seine-Aval I à IV) ainsi que des nombreuses études d'impact. Si la connaissance de la dynamique et de la structuration des peuplements benthiques de cet estuaire commencent à être aujourd'hui bien connues, en revanche, son rôle dans le fonctionnement de l'écosystème reste plus flou. Quel rôle trophique joue-t-il vis-à-vis de l'ichtyofaune ? Il semble, au regard des études halieutiques menées au sein des nourriceries, que l'estuaire de la Seine puisse accueillir une ichthyofaune plus abondante qu'elle ne l'est actuellement. La limitation est-elle d'ordre trophique et liée à la ressource benthique insuffisante ? Des études complémentaires, basées sur l'utilisation de cartes d'habitats favorables pourraient permettre de donner des premiers éléments de réponse en déterminant le potentiel d'accueil de l'estuaire vis-à-vis de la ressource benthique. Des cartes d'habitats favorables à la faune benthique peuvent en effet, au regard de la connaissance que nous avons de la biologie des espèces, être

dressées en intégrant les facteurs physiques majeurs (couverture sédimentaire, salinité, bathymétrie...) et comparées aux cartes d'occupation réelles des fonds. Cette comparaison devrait permettre de visualiser, s'il en existe, des zones abritant anormalement peu de faune benthique ou susceptibles de connaître une perte de diversité suite à la perturbation des conditions environnementales.

Compte tenu des nombreuses connaissances maintenant acquises, nombre des perspectives tendent naturellement vers une application de la recherche en matière de conservation et de développement durable des systèmes estuariens anthropisés, sous l'égide du concept de « Gestion Intégrée des Zones Côtières ».

L'une des caractéristiques forte de l'estuaire, particulièrement bien illustrée par nos résultats est la compartimentation de l'embouchure qui se traduit par des fonctionnements différents des fosses nord et sud et du débouché en mer de la Seine. L'une des priorités est, avec l'appui de techniques relevant du génie écologique, de rétablir les connexions entre ces ensembles de façon à restaurer les échanges. Cette orientation est d'ailleurs l'une des priorités du plan de gestion globale de l'estuaire de la Seine. En engageant une coordination plus étroite entre les principaux acteurs concernés, ce plan vise à améliorer le fonctionnement naturel et écologique de l'estuaire. Parmi ses orientations figurent celles de redonner les espaces de liberté, décroïsonner l'estuaire et gérer les habitats et les populations biologiques.

Enfin, l'une des actions qu'il est également nécessaire de développer, en estuaire de Seine, est la mise en place des stations de référence ou observatoire intégrant le suivi de divers paramètres : physiques tels la sédimentologie (au moyen d'un altimètre permettant de rendre compte des événements de dépôts, mais aussi d'érosion), chimiques et biologiques (zooplancton, benthos et ichtyofaune), de façon à pouvoir suivre sur le long-terme le fonctionnement de l'estuaire. La mise en place d'un tel réseau sera de plus, de nature à affiner l'évaluation de la qualité des masses d'eau faite une fois toutes les trois années dans le cadre la Directive Européenne Cadre sur l'Eau.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- A -

- Aller R.C., 1988.** Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediment: the role of burrow structures. *in: Nitrogen cycling in coastal marine environments*, Blackburn T.H. & Sorenson J. (Eds), New York: Wiley and Sons, 301-338.
- Aller R.C., 2001.** Transport and reactions in the bioirrigated zone. *in: The benthic boundary layer. Transport processes and biogeochemistry*, Boudreau B.P. & Jorgensen B.B. (Eds), New York: Oxford University Press, 269-301.
- Aminot A. & Chaussepied M., 1983.** Manuel des analyses chimiques en milieu marin. *Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Brest*, 395 p.
- Archambault P. & Bourget E., 1996.** Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series*, **136**: 111-121.
- Archer D. & Devol A.H., 1992.** Benthic oxygen fluxes on the Washington shelf and slope: A comparison of in situ microelectrode and chamber flux measurements. *Limnology and Oceanography*, **37**: 614-629.
- Ardissou P.L. & Bourget E., 1997.** A study of the relationship between freshwater runoff and benthos abundance: a scale-oriented approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45**: 535-545.
- Armonies W., 1994.** Turnover of postlarval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden Sea). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **48**: 291-297.
- Armonies W., 2000.** On the spatial scale needed for benthos community monitoring in the coastal North Sea. *Journal of Sea Research*, **43**: 121-133.
- Avoine J., 1981.** L'estuaire de la Seine : sédiments et dynamique sédimentaire. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Caen*. 236 p + annexes.
- Avoine J. & Crevel L., 1985.** Influence des apports fluviaux en Baie de Seine. Actes de colloque *La Baie de Seine (Greco Manche)*, Caen. Ifremer (Ed), 125-134
- Avoine J., 1994.** Synthèse des connaissances sur l'estuaire de la Seine. Partie 2 - Sédimentologie. *Port Autonome du Havre, Ifremer, Brest*, 156 p.

- B -

- Bachelet G., 1987.** Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. *Thèse d'Etat, Université de Bordeaux I*. 478 p.
- Bachelet G., Castel J., Desprez M. & Marchand J., 1997.** Biocénose des milieux marins. *in: Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives*, Dauvin J.C. (Ed), Paris: Museum National d'Histoire Naturelle, 130-140.
- Bachelet G., de Montaudouin X., Auby I. & Labourg P.J., 2000.** Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *Journal of Marine Science*, **57**: 1495-1506.
- Barnay A.S., 2003.** Structure des peuplements de sables fins plus ou moins envasés en Manche : échelles spatiales et biodiversité. *Thèse de Doctorat, Université de Paris VI*. 143 p + annexes.

- Barnay A.S., Ellien C., Gentil F. & Thiébaud E., 2003.** A model study on variations in larval supply: are populations of polychaete *Owenia fusiformis* in the English Channel are open or closed ? *Helgoland Marine Research*, **56**: 229-237.
- Biles C.L., Paterson D., Ford R.B., Solan M. & Raffaelli D.G., 2002.** Bioturbation, ecosystem functioning and community structure. *Hydrology and Earth System Science*, **6**: 999-1005.
- Biles C.L., Solan M., Isaksson I., Paterson D.M., Emes C. & Raffaelli D.G., 2003.** Flow modifies the effect of biodiversity on ecosystem functioning: an in situ study of estuarine sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **285-286**: 165-177.
- Blackburn T.H. & Henriksen K., 1983.** Nitrogen cycling in different types of sediments from Danish waters. *Limnology and Oceanography*, **28**: 477-493.
- Blackburn T.H. & Sorensen J., 1988.** Nitrogen in coastal marine environments. *New York: J. Wiley and Sons*. 390.
- Bock M.J. & Miller D.C., 1995.** Storm effects on particulate food resources on an intertidal sandflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **187**: 81-101.
- Boon A.R., Duineveld G. & Kok A., 1999.** Benthic organic matter supply and metabolism at depositional and non-depositional areas in the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **49**: 747-761.
- Boon A.R., Duineveld G.C.A., Berghuis E.M. & Van der Weele J.A., 1998.** Relationship between benthic activity and the annual phytopigment cycle in near-bottom water and sediments in the southern North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **46**: 1-13.
- Boucher G., 1997.** Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes : revue des hypothèses et perspectives de recherche en écologie marine. *Vie Milieu*, **47**: 307-316.
- Boudreau B.P., 1997.** Diagenetic models and their implementation. *Berlin: Springer*. 415 p.
- Boudreau B.P., Huettel M., Forster S., Jahnke R.A., McLachlan A., Middelburg J.J., Nielsen P., Sansone F., Taghon G., van Raaphorst W., Webster I., Weslawski J.M., Wiberg P. & Sundby P., 2001.** Permeable marine sediments: overturning an old paradigm. *EOS, Transactions of the American Geophysical Union*, **82**: 133-136.
- Bouma H., Duiker J.M.C., de Vries P.P., Herman P.M.J. & Wolff W.J., 2001.** Spatial pattern of early recruitment of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. *Journal of Sea Research*, **45**: 79-93.
- Boutin R., 2000.** Dragages et rejets en mer. Les produits de type vase. *Presse de l'école nationale des Ponts et Chaussées, Paris*. 307 p.
- Buggy C.J. & Tobin J.M., 2006.** Spatial distribution of nine metals in surface sediment of an urban estuary prior to a large scale reclamation project. *Marine Pollution Bulletin*, **52**: 969-987.

- C -

- Cabioch L., 1968.** Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahier de Biologie Marine*, **9**: 493-720.
- Cabioch L. & Gentil F., 1975.** Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la baie de Seine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **280**: 571-574.
- Cabioch L. & Glaçon R., 1977.** Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du Cap d'Antifer à la Baie de Somme. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **285**: 209-212.
- Caffrey J.M., Harrington N. & Ward B., 2002.** Biogeochemical processes in a small California estuary. 1. Benthic fluxes and pore water constituents reflect high nutrient freshwater inputs. *Marine Ecology Progress Series*, **233**: 39-53.
- Callender E. & Hammond D.E., 1982.** Nutrient exchange across the sediment-water interface in the Potomac River Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **15**: 395-413.

- Capone D.G. & Kiene R.O., 1988.** Comparison of microbial dynamics in freshwaters and marine environments: a contrast in anaerobic carbon metabolism. *Limnology and Oceanography*, **33**: 725-749.
- Carvalho S., Moura A.M., Gaspar M.B., Pereira P., Cancela da Fonseca L., Falcao M., Drago T., Laeítao F. & Regala J., 2005.** Spatial and inter-annual variability of the macrobenthic communities within a coastal lagoon (Obidos lagoon) and its relationship with environmental parameters. *Acta Oecologica*, **27**: 143-159.
- Cazaux C., 1972.** Développement larvaire d'Annélides Polychètes (bassin d'Arcachon). *Archives de Zoologie Expérimentale & Générale*, **113**: 71-108.
- Chabert d'Hières G., 1986.** La circulation des eaux en Baie de Seine. Actes de colloque *La Baie de Seine (Greco Manche)*, Caen. Ifremer (Ed), **4**: 15-24
- Chaillou G., 2003.** La dynamique biogéochimique des espèces rédox dans les sédiments modernes du Golfe de Gascogne. *Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I*. 249 p + annexes.
- Chapin F.S., III, Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C. & Diaz S., 2000.** Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**: 234-242.
- Clarke K.R., 1990.** Comparison of dominance curves. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **138**: 143-157.
- Clarke K.R. & Warwick R.M., 1998.** Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia*, **113**: 278-289.
- Conley D.J., Stockenberg A., Carman R., Johnstone R.W., Rahm L. & Wulff F., 1997.** Sediment-water nutrient fluxes in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45**: 591-598.
- Connell J.H. & Sousa W.P., 1983.** On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist*, **121**: 789-824.
- Cooksey C. & Hyland J., 2007.** Sediment quality of the Lower St. Johns River, Florida: an integrative assessment of benthic fauna, sediment-associated stressors, and general habitat characteristics. *Marine Pollution Bulletin*, **54**: 9-21.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. & van den Belt M., 1997.** The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**: 253-260.
- Covich A.P., Austen M.C., Bärlocher F., Chauvet E., Cardinale B.J., Biles C.L., Inchausti P., Dangles O., Solan M., Gessner M., Stutzner B. & Moss B., 2004.** The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *BioScience*, **54**: 767-775.
- Cowan J.L.W., Pennock J.R. & Boynton W.R., 1996.** Seasonal and interannual patterns of sediment nutrient and oxygen fluxes in Mobile Bay Alabama (USA): regulating factors and ecological significance. *Marine Ecology Progress Series*, **141**: 229-245.
- Cox T.F. & Cox A.A., 1994.** Multidimensional Scaling. *Londres: Chapman & Hall*. 213 p.
- Cruz-Motta J.J. & Collins J., 2004.** Impacts of dredged material disposal on a tropical soft-bottom benthic assemblage. *Marine Pollution Bulletin*, **48**: 270-280.

- D -

- Dauvin J.C., 1979.** Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Paris VI*. 251 p.
- Dauvin J.C., 1984.** Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. *Thèse d'état, Université de Paris VI*. 194 p + annexes.

- Dauvin J.C., 1992.** Cinétique du recrutement et croissance des juvéniles d'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje en baie de Seine (Manche orientale). *Oceanologica Acta*, **15**: 187-196.
- Dauvin J.C., 1993.** Le benthos : témoin des variations de l'environnement. *Océanis*, **19**: 25-53.
- Dauvin J.C., 2005.** Expertise in coastal zone environmental impact assessments. *Marine Pollution Bulletin*, **50**: 107-110.
- Dauvin J.C., Gentil F., Irlinger J.P. & Elkaïm B., 1986.** Eléments de synthèse sur la biologie et la dynamique du bivalve *Abra alba* dans la Manche. *Haliotis*, **15**: 103-111.
- Dauvin J.C. & Gillet P., 1991.** Spatio-temporal variability in population structure of *Owenia fusiformis* delle Chiaje (Annelida-Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **152**: 105-121.
- Dauvin J.C., Costil K., Duhamel S., Hocdé R., Mouny P. & de Roton G., 2002.** Patrimoine biologique et chaînes alimentaires. *Fascicule du Programme Scientifique Seine Aval, Ifremer (Ed.)*, 47 p.
- Dauvin J.C., Thiébaud E., Gomez Gesteira J.L., Ghertsos K., Gentil F., Ropert M. & Sylvand B., 2004.** Spatial structure of a subtidal macrobenthic community in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **307**: 217-235.
- Dauvin J.C. & Desroy N., 2005.** The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia*, **540**: 13-27.
- Dauwe B., Middelburg J.J. & Herman P.M.J., 2001.** Effect of oxygen on the degradability of organic matter in subtidal and intertidal sediments of the North Sea area. *Marine Ecology Progress Series*, **215**: 13-22.
- de Montaudouin X., 1997.** Potential of bivalves' secondary settlement differs with species: a comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philippinarum*) juvenile resuspension. *Marine Biology*, **128**: 639-648.
- Dedieu K., Rabouille C., Thouzeau G., Jean F., Chauvaud L., Clavier J., Mesnage V. & Ogier S., 2007.** Benthic O₂ distribution and dynamics in a Mediterranean lagoon (Thau, France): an in situ microelectrode study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **72**: 393-405.
- Delsinne N., 2005.** Evolution pluri-millénaire à pluri-annuelle du prisme sédimentaire d'embouchure de la seine. Facteurs de contrôle naturels et d'origine anthropique. *Thèse de Doctorat, Université de Caen-Basse-Normandie*. 179 p.
- Denis L., 1999.** Dynamique des flux d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment sur la marge continentale du Golfe du Lion (Méditerranée Nord-Occidentale). *Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée*. 191 p + annexes.
- Denis L. & Grenz C., 2003.** Spatial variability in oxygen and nutrient fluxes at the sediment-water interface on the continental shelf in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta*, **26**: 373-389.
- Denis L., Grenz C., Alliot E. & Rodier M., 2001.** Temporal variability in dissolved inorganic nitrogen fluxes at the sediment-water interface and related annual budget on a continental shelf (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta*, **24**: 1-13.
- Dernie K.M., Kaiser M.J., Richardson E.A. & Warwick R.M., 2003.** Recovery of soft sediment communities and habitats following physical disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **285-286**: 415-434.
- Desprez M., 1981.** Etude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de la Seine. *Thèse de 3ème cycle, Université de Rouen*. 177 p.
- Desroy N. & Retière C., 2001.** Long-term changes in muddy fine sand community of the Rance Basin: role of recruitment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**: 553-564.
- Dethier M.N. & Schoch G.C., 2005.** The consequences of scale: assessing the distribution of benthic populations in a complex estuarine fjord. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **62**: 253-270.
- Dewarumez J.M., 1979.** Etude biologique d'*Abra alba*, Wood (mollusque lamellibranche) du littoral de la Mer du Nord. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université des Sciences et Techniques de Lille*. 139 p + annexes.

- Diaz R.J. & Rosenberg R., 1995.** Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **33**: 245-303.
- Dittmer J.D., 1981.** The distribution of subtidal macrobenthos in the estuaries of the river Ems and Weser. in: *Invertebrates of the Wadden Sea*, Dankers N., Kühl H. & Wolff W.J. (Eds), Rotterdam: Balkema, 188-206.
- Drew B., Miller D., Toop T. & Hanna P., 2001.** Identification of expressed HSP's in blacklip abalone (*Haliotis rubra* Leach) during heat and salinity stress. *Journal of Shellfish Research*, **20**: 695-706.
- Dufrêne M. & Legendre L., 1997.** Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**: 345-366.
- Duhamel S., 2001.** Le macrozoobenthos de l'estuaire de la Seine - Actualisation cartographique en condition estivale - septembre 2000 - Relation avec la couverture sédimentaire. *Rapport de la Cellule de Suivi du Littoral Haut-Normand*, 22 p.
- Dupont J.P., Guézennec L., Lafite R., Dethleff D., Huault M.F., Wang H.Q., Lacroix M. & Meyer R., 1996.** Processus hydrosédimentaires de l'estuaire. *Rapport 1995/FIN-I (thème Hydrodynamique et transport sédimentaire)*, Programme Scientifique Seine Aval. 33-64.
- Dupont J.P., Guézennec L., Lafite R., Le Hir P. & Lesueur P., 2001.** Matériaux fins : le cheminement des particules en suspension. *Fascicule du Programme Scientifique Seine Aval, Ifremer (Ed.)*, 39 p.

- E -

- Edgar G.J. & Barrett N.S., 2002.** Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: scales of distribution and relationships with environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **270**: 1-24.
- Edgington E.S., 1987.** Randomization tests. *New-York: Marcel Dekker*.
- Eggleston D.B., Elis W.E., Etherington L.L., Dahlgren C.P. & Posey M.H., 1999.** Organisms response to habitat fragmentation and diversity: Habitat colonization by estuarine infauna. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **236**: 107-132.
- Ehrenhauss S. & Huettel M., 2004.** Advective transport and decomposition of chain-forming planktonic diatoms in permeable sediments. *Journal of Sea Research*, **52**: 179-197.
- Ehrenhauss S., Witte U., Janssen F. & Huettel M., 2004.** Decomposition of diatoms and nutrient dynamics in permeable North Sea sediments. *Continental Shelf Research*, **24**: 721-737.
- Ehrlich P.R. & Ehrlich A.H., 1981.** Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species. *New York: Random House*.
- Elkaïm B., Ibanez F. & Proniewski F., 1982.** Le benthos subtidal de l'estuaire de la Seine: analyse statistique des peuplements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **64**: 231-252.
- Elkaïm B. & Irlinger J.P., 1987.** Contribution à l'étude de la dynamique des populations de *Pectinaria koreni* Malmgren (Polychète) en Baie de Seine Orientale. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **107**: 171-197.
- Ellien C., Thiébaud E., Barnay A.S., Dauvin J.C., Gentil F. & Salomon J.C., 2000.** The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation in the eastern Channel. *Oceanologica Acta*, **23**: 423-442.
- Ellien C., Thiébaud E., Dumas F., Salomon J.C. & Nival P., 2004.** A modelling study of the respective roles of hydrodynamic processes and larval mortality on larval dispersal and recruitment of benthic invertebrates: example of *Pectinaria koreni* (Annelia: Polychaeta) in the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Plankton Research*, **26**: 117-132.

- Elliot M. & Quintino V., 2007.** The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin*, *in press*.
- Elmgren R., Ankar S., Marteleur B. & Ejdun G., 1986.** Adult interference with postlarvae in soft sediments: the *Pontoporeia-Macoma* example. *Ecology*, **67**: 827-836.
- Epping E., van der Zee C., Soetaert K. & Helder W., 2002.** On the oxidation and burial of organic carbon in sediments of the Iberian margin and Nazaré Canyon (NE Atlantic). *Progress in Oceanography*, **52**: 99-431.
- Epping E.H.G. & Helder W., 1997.** Oxygen budgets calculated from *in situ* oxygen microprofiles for Northern Adriatic sediments. *Continental Shelf Research*, **17**: 1737-1764.
- Essink K., 1999.** Ecological effects of dumping of dredged sediments; options for management. *Journal of Coastal Conservation*, **5**: 69-80.

- F -

- Fairbridge R.W., 1980.** The estuary: its definition and geodynamic cycle. *in: Chemistry and biogeochemistry of estuaries*, Olausson E. & Cato I. (Eds), New York: Wiley and Sons. 1-35.
- Farke H., 1979.** Population dynamics, reproduction and early development of *Tharyx marioni* (Polychaeta, Cirratulidae) on tidal flats of the German Bight. *Veroeffentlichungen des Instituts fuer Meeresforschung in Bremerhaven*, **18**: 69-99.
- Fauchald K. & Jumars P.A., 1979.** The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **17**: 193-284.
- Forja J.M., Blasco J. & Gomez-Parra A., 1994.** Spatial and seasonal variation of *in situ* benthic fluxes in the bay of Cadiz (south-west Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **39**: 127-141.
- Forja J.M., Ortega T., DelValls T.A. & Gomez-Parra A., 2004.** Benthic fluxes of inorganic carbon in shallow coastal ecosystems of the Iberian Peninsula. *Marine Chemistry*, **85**: 141-156.
- Forster S., 1996.** Spatial and temporal distribution of oxidation events occurring below the sediment-water interface. *Marine Ecology*, **17**: 309-319.
- François F., 1999.** Mise au point d'un nouveau modèle de bioturbation pour une approche fonctionnelle du remaniement sédimentaire lié à l'activité des communautés macro-benthiques. *Université de la Méditerranée*. 110 p + annexes.
- François F., Poggiale J.C., Durbec J.P. & Stora G., 1997.** A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheoretica*, **45**: 295-319.
- François F., Dalègre K., Gilbert F. & Stora G., 1999.** Variabilité spécifique à l'intérieur des groupes fonctionnels. Etude du remaniement sédimentaire de deux bivalves Venridae, *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **322**: 339-345.
- François F., Poggiale J.C., Durbec J.P. & Stora G., 2001.** A new model of bioturbation for a functional approach to sediment reworking resulting from macrobenthic communities. *in: Organism-Sediment Interactions*, J. Y. Aller, S.A. Woodin & R.C. Aller (Eds), Columbia: University of South Carolina Press, 73-86.
- François F., Gérino M., Stora G., Durbec J.P. & Poggiale J.C., 2002.** A functional approach of the sediment reworking due to gallery digging macrobenthic organisms: modelling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*, **229**: 127-137.
- Friedrich J., Dinkel C., Friedl G., Pimenov N., Wijsman J., Gomoiu M.T., Cociasu A., Popa L. & Wehrli B., 2002.** Benthic nutrient cycling and diagenetic pathways in the North-western Black Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **54**: 369-383.

- Froelich P.N., Klinkhammer G.P., Bender M.L., Luedke N.A., Heath G.R., Cullen D., Dauphin P., Hammond D., Hartman B. & Maynard V., 1979.** Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the Eastern Equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **43**: 1075-1090.
- Fromentin J.M., Ibanez F., Dauvin J.C., Dewarumez J.M. & Elkaïm B., 1997.** Long-term changes of four macrobenthic assemblages from 1978 to 1992. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **77**: 287-310.
- Frontier S., 1976.** Utilisation des diagrammes rang-fréquences dans l'analyse des écosystèmes. *Journal de la Recherche Océanographique*, **1**: 35-48.
- Frontier S., 1995.** L'analyse de la diversité écologique. *Séminaire « Biodiversité Marine », Institut Océanographique, Paris*. 27 p.
- Frontier S., 1999.** Les écosystèmes. *Presses Universitaires de France*, 128 p.
- Frontier S., Le Fèvre J. & Pichod-Viale D., 1992.** Hiérarchie, dépendance d'échelle et transfert d'échelle en écologie. in: *Hiérarchie et échelles en écologie*, P. Auger, Baudry J. & Fournier F. (Eds), *Naturalia publications*, 187-223.
- Frontier S., Pichod-Viale D., Leprêtre A., Davoult D. & Luczak C., 2004.** Ecosystèmes. Structure, Fonctionnement, Evolution. *Paris: Dunod*. 549 p.

- G -

- Garnaud S., 2003.** La sédimentation fine sur une plate-forme interne actuelle macrotidale : la Baie de Seine sud-orientale (France). *Thèse de Doctorat, Université de Caen Basse-Normandie*. 307 p + annexes.
- Garnaud S., Lesueur P., Lesourd S., Poupinet N. & Brun-Cottant J.C., 2002.** Caractérisation des variations lithologiques saisonnières des sédiments de la baie de Seine orientale ; impact des crues de la Seine (France). *Geoscience*, **334**: 323-330.
- Garnaud S., Lesueur P., Lesourd S., Garlan T., Clet M. & Brun-Cottant J.C., 2003.** Holocene to modern fine-grain sedimentation on a macrotidal shoreface-to-inner shelf (eastern Bay of the Seine, France). *Marine Geology*, **202**: 33-54.
- Gentil F., 1976.** Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine. *Thèse de 3ème cycle, Université de Paris VI*. 116 p.
- Gentil F., Irlinger J.P., Elkaim B. & Proniewski F., 1986.** Premières données sur la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasé à *Abra alba* de la Baie de Seine orientale. Actes de colloque *La Baie de Seine (Greco Manche)*, Caen. Ifremer (Ed), **4**: 409-420
- Gentil F. & Cabioch L., 1997.** carte des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine et Manche centrale sud. *Station Biologique de Roscoff, France*.
- Ghertsos K., 2002.** Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine à plusieurs échelles d'observation. *Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Technologies de Lille*. 129 p + annexes.
- Ghertsos K., Luczak C. & Dauvin J.C., 2001.** Identification of global and local components of spatial structure of marine benthic communities: example from the Bay of Seine (Eastern English Channel). *Journal of Sea Research*, **45**: 63-77.
- Gilbert F., 2003.** Bioturbation et biogéochimie des sédiments marins côtiers : cycle de l'azote et devenir de la matière organique. *Habilitation à Diriger des Recherches, Université de la Méditerranée*. 103 p.
- Gilbert F., Bonin P. & Stora G., 1995.** Effect of bioturbation on denitrification in a marine sediment from the West Mediterranean littoral. *Hydrobiologia*, **304**: 49-58.

- Giles H., Pilditch C.A. & Bell D.G., 2006.** Sedimentation from mussel (*Perna canaliculus*) culture in the Firth of Thames, New Zealand: impacts on sediment oxygen and nutrient fluxes. *Aquaculture*, **261**: 125-140.
- Giller P.S., Hillebrand H., Berninger U.G., Gessner M.O., Hawkins S., Inchausti P., Inglis C., Leslie H., Malmqvist B., Monaghan M.T., Morin P.J. & O'Mullan G., 2004.** Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos*, **104**: 423-436.
- Giller P.S. & O'Donovan G., 2002.** Biodiversity and ecosystem function: do species matter ? *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, **102B**: 129-139.
- Glémarec M., 1969.** Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse de doctorat d'Etat, Université de Paris*. 167 p.
- Glémarec M., 1979.** Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques. *Oceanologica Acta*, **2**: 365-371.
- Glud R.N., Gundersen J.K., Røy H. & Jørgensen B.B., 2003.** Seasonal dynamics of benthic O₂ uptake in a semienclosed bay: importance of diffusion and faunal activity. *Limnology and Oceanography*, **48**: 1265-1276.
- Glud R.N., Jørgensen B.B., Revsbech N.P. & Schulz H.D., 1994.** Diffusive and total oxygen uptake of deep-sea sediments in the eastern South Atlantic Ocean: in situ and laboratory measurements. *Deep-Sea Research*, **41**: 1767-1788.
- Gomez Gesteira J.L. & Dauvin J.C., 2000.** Amphipods are good bioindicators of the impact of oil spills on soft-bottom macrobenthic communities. *Marine Pollution Bulletin*, **40**: 1017-1027.
- Gray J.S., 1974.** Animal-sediment relationships. *Oceanography and Marine Biological Annual Review*, **12**: 223-261.
- Gray J.S., 1981.** The ecology of marine sediments: an introduction to the structure and function of benthic communities. *Cambridge University Press*, 185 p.
- Grenz C., Denis L., Boucher G., Chauvaud L., Clavier J., Fichez R. & Pringault O., 2003.** Spatial variability in sediment oxygen consumption under winter conditions in a lagoonal system in New Caledonia (South Pacific). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **285-286**: 33-47.
- Grime J.P., 1997.** Biodiversity and ecosystem function: the debate depends. *Science*, **277**: 1260-1.
- Guerra-Garcia J.M. & Garcia-Gomez J.C., 2006.** Recolonization of defaunated sediments: fine versus gross sand and dredging versus experimental trays. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **68**: 328-342.
- Guézennec L., 1999.** Hydrodynamique et transport en suspension du matériel particulaire fin dans la zone fluviale d'un estuaire macrotidal : l'exemple de l'estuaire de la Seine (France). *Thèse de Doctorat, Université de Rouen*. 240 p.

- H -

- Hall S.J., 1994.** Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. *Oceanography and Marine Biology. Annual Review*, **32**: 179-239.
- Hall S.J. & Harding M.J.C., 1997.** Physical disturbance and marine benthic communities: the effects of mechanical harvesting of cockles on non-target benthic infauna. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 497-517.
- Hannides A.K., Dunn S.M. & Aller R.C., 2005.** Diffusion of organic and inorganic solutes through macrofaunal mucus secretions and tube lining in marine sediments. *Journal of Marine Research*, **63**: 957-981.
- Hansen K. & Kristensen E., 1997.** Impact of macrofaunal recolonization on benthic metabolism and nutrient fluxes in a shallow marine sediment previously overgrown with macroalgal mats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45**: 613-628.

- Harvey M., Gauthier D. & Munro J., 1998.** Temporal changes in the composition and abundance of the macro-benthic-invertebrate communities at dredged material disposal sites in the Anse à Beaufils, Baie des Chaleurs, Eastern Canada. *Marine Pollution Bulletin*, **36**: 41-55.
- Helmuth B.S.T. & Hofmann G.E., 2001.** Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *Biological Bulletin*, **201**: 374-384.
- Herman P.M.J., Middelburg J.J., Widdows J., Lucas C.H. & Heip C.H.R., 2000.** Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, **204**: 79-92.
- Hewitt J.E., Legendre P., McArdle B.H., Thrush S.F., Bellehumeur C. & Lawrie S.M., 1997.** Identifying relationships between adult and juvenile bivalves at different spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **216**: 77-98.
- Hewitt J.E., Thrush S.F., Cummings V.J. & Turner S.J., 1998.** The effect of changing sampling scales on our ability to detect effects of large-scale processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **227**: 251-264.
- Hewitt J.E., Cummings V.J., Ellis J.I., Funnell G., Norkko A., Talley T.S. & Thrush S.F., 2003.** The role of waves in the colonisation of terrestrial sediments deposited in the marine environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **290**: 19-43.
- Hily C. & Le Bris H., 1984.** Dynamics of an *Abra alba* population (bivalve-scrobiculariidae) in the Bay of Brest. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **19**: 463-475.
- Holmer M., 1999.** The effect of oxygen depletion on anaerobic organic matter degradation in marine sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **48**: 383-390.
- Hooper D.U., Solan M., Symstad A.J., Diaz S., Gessner M.O., Buchmann N., Degrange V., Grime P., Hulot F., Mermillod-Blondin F., Roy J., Spehn E. & van Peer L., 2002.** Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. *in: Biodiversity and ecosystem functioning*, M. Loreau, Naeem S. & Inchausti P. (Eds), Oxford: Oxford University Press, 195-208.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. & Wardle D.A., 2005.** Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**: 3-35.
- Hopkinson C.S.J., Giblin A.E., Tucker J. & Garritt R.H., 1999.** Benthic metabolism and nutrient cycling along an estuarine salinity gradient. *Estuaries*, **22**: 863-881.
- Hopkinson C.S.J., Giblin A.E. & Tucker J., 2001.** Benthic metabolism and nutrient regeneration on the continental shelf of eastern Massachusetts, USA. *Marine Ecology Progress Series*, **224**: 1-19.
- Huettel M., Ziebis W., Forster S. & Luther G.W., 1998.** Advective transport affecting metal and nutrient distributions and interfacial fluxes in permeable sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **62**: 613-631.
- Huettel M. & Rush A., 2000.** Transport and degradation of phytoplankton in permeable sediment. *Limnology and Oceanography*, **45**: 534-549.
- Hunt O.D., 1925.** The food of bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom*, **13**: 560-599.
- Huston M.A., 1979.** A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**: 81-101.

- I -

Irlinger J.P., 1985. Dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés de la baie de Seine orientale. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Paris VI*. 289 p.

- J -

- Jahnke R., Richards A., Nelson J., Robertson C., Rao A. & Jahnke D., 2005.** Organic matter remineralization and porewater exchange rates in permeable South Atlantic Bight continental shelf sediments. *Continental Shelf Research*, **25**: 1433-1452.
- Johnson K.H., Vogt K.A., Clark H.J., Schmitz O.J. & Vogt D.J., 1996.** Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Tree*, **11**: 372-377.
- Jørgensen B.B., 1983.** Processes at the sediment-water interface. in: *The major biogeochemical cycles and their interactions*, B. Bolin & Cook R. (Eds), New York: John Wiley, 477-509.

- K -

- Kirby M.F., Blackburn M.A., Thain J.E. & Waldock M.J., 1998.** Assessment of water quality in estuarine and coastal waters of England and Wales using a contaminant concentration technique. *Marine Pollution Bulletin*, **36**: 631-642.
- Kristensen E., 1993.** Seasonal variations in benthic community metabolism and nitrogen dynamics in a shallow, organic-poor Danish lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **36**: 565-586.
- Kristensen E., 2000.** Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia*, **426**: 1-24.
- Kristensen E. & Holmer M., 2001.** Decomposition of plant materials in marine sediment exposed to different electron acceptors (O_2 , NO_3^- and SO_4^{2-}), with emphasis on substrate origin, degradation kinetics, and the role of bioturbation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **65**: 419-433.
- Kruskal J.B., 1964.** Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, **29**: 1-27.

- L -

- Lagadeuc Y., 1992.** Répartition verticale des larves de *Pectinaria koreni* en baie de Seine orientale : influence sur le transport et le recrutement. *Oceanologica Acta*, **15**: 95-104.
- Laima M.J.C., 1992.** Extraction and seasonal variation of NH_4^+ pools in different types of coastal marine sediments. *Marine Ecology Progress Series*, **82**: 75-84.
- Larsonneur C., 1971.** Manche centrale et Baie de Seine : géologie du substratum et des dépôts meubles. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Caen*. 394 p.
- Larsonneur C., 1977.** La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. Méthode de mise au point et utilisée en Manche. *Journal de Recherche en Océanographie*, **2**: 33-39.
- Larsonneur C., Bouysse P. & Auffret J.P., 1982.** The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology*, **29**: 851-864.
- Lawton J.H., 1994.** What species do in ecosystems. *Oikos*, **71**: 367-374.
- Le Hir P., Ficht A., Silva Jacinto R., Lesueur P., Dupont J.P., Lafite R., Brenon I., Thouvenin B. & Cugier P., 2001.** Fine sediment transport and accumulations at the mouth of the Seine estuary (France). *Estuaries*, **24**: 950-963.
- Le Hir P., Salomon J.C., Le Provost C., Chabert d'Hières G. & Mauvais J.L., 1985.** Approche de la circulation résiduelle en Baie de Seine. Actes de Colloque « *La Baie de Seine. Fonctionnement, conséquences en matière d'environnement et d'utilisation de la mer* », Caen. 43-50

- Le Loc'h F., 2004.** Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. *Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale*. 326 p + annexes.
- Legendre L. & Legendre P., 1984.** Ecologie numérique - Tome 2. La structure des données écologiques. *Paris: Masson*, 335 p.
- Lesourd S., 2000.** Processus d'envasement d'un estuaire macrotidal : zoom temporel du siècle à l'heure ; application à l'estuaire de la Seine. *Thèse de Doctorat, Université de Caen Basse-Normandie*. 280 p + annexes.
- Lesourd S., Lesueur P., Brun-Cottant J.C., Auffret J.P., Poupinet N. & Laignel B., 2001.** Morphosedimentary evolution of a macrotidal estuary subjected to human impact; the example of the Seine (France). *Estuaries*, **24**: 940-949.
- Lesourd S., Lesueur P., Brun-Cottant J.C., Garnaud S. & Poupinet N., 2003.** Seasonal variations in the characteristics of superficial sediments in a macrotidal estuary (the Seine inlet, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **58**: 3-16.
- Lesueur P. & Lesourd S., 1999.** Sables, chenaux, vasières : dynamique des sédiments et évolution morphologique. *Fascicule du Programme Scientifique Seine Aval, Ifremer(Ed.)*, 39 p.
- Lewis L.J., Davenport J. & Kelly T.C., 2002.** A study of the impact of a pipeline construction on estuarine benthic invertebrates communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **55**: 213-221.
- Lindgarth M. & Hoskin M., 2001.** Patterns of distribution of macro-fauna in different types of estuarine, soft sediment habitats adjacent to urban and non-urban areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **52**: 237-247.
- Lohrer A.M., Thrush S.F. & Gibbs M., 2004.** Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature*, **431**: 1092-1095.
- Lohrer A.M., Thrush S.F., Hewitt J.E., Berkenbusch K., Ahrens M. & Cummings V.J., 2004.** Terrestrially derived sediment: response of marine macrobenthic communities to thin terrigenous deposits. *Marine Ecology Progress Series*, **273**: 121-138.
- Lohrer A.M., Thrush S.F., Hunt L., Hancock N. & Lundquist C., 2005.** Rapid reworking of subtidal sediments by burrowing spatangoid urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **321**: 155-169.
- Lojen S., Ogrinc N., Dolenc T., Vokal B., Sazaran J., Mihelcic G. & Branica M., 2004.** Nutrient fluxes and sulphur cycling in the organic-rich sediment of Makirina Bay (Central Dalmatia, Croatia). *Science of the Total Environment*, **204**: 265-284.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D.A., 2001.** Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**: 804-808.
- Loreau M., Naeem S. & Inchausti P., 2002.** Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. *Oxford: OxfordUniversity Press*.
- Luczak C., 1996.** Dynamique du recrutement au sein du peuplement à *Abra alba* dans la baie sud de la Mer du Nord : approche systémique. *Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Technologies de Lille*. 265 p + annexes.
- Luczak C., 1999.** Les changements à long terme de la diversité spécifique dans les séries macrobenthiques subtidales : quelle interprétation ? Exemple du site de Gravelines (baie sud de la mer du Nord). *Océanis*, **25**: 377-393.
- Luczak C., Dewarumez J.M. & Essink K., 1993.** First record of the American jack knife clam *Ensis directus* on the French coast of the North Sea (1978-1992). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **73**: 233-235.
- Luczak C., Janquin M.A. & Kupka A., 1997.** Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment. *Hydrobiologia*, **345**: 87-94.

- Mackin J.E. & Aller R.C., 1984.** Ammonium adsorption in marine sediments. *Limnology and Oceanography*, **29**: 250-257.
- Magalhaes C.M., Bordalo A.A. & Wiebe W.J., 2002.** Temporal and spatial patterns of intertidal sediment-water nutrient and oxygen fluxes in the Douro River estuary, Portugal. *Marine Ecology Progress Series*, **233**: 55-71.
- Maksymowska-Brossard D. & Piekarek-Jankowska H., 2001.** Seasonal variability of benthic ammonium release in the surface sediments of the Gulf of Gdansk (southern Baltic Sea). *Oceanologia*, **43**: 113-136.
- Manheim F.T., Dwight L. & Belostock R.A., 1974.** Porosity, density, grain density and related physical properties of sediments from the Red Sea Drill Cores. in: *Initial reports of the deep-sea drilling project*, Whitmarsh R.B., Weser O.E. & Ross D.A. (Eds), Washington: U.S. Government Printing Office, 887-907.
- Mannino A. & Montagna P.A., 1997.** Small-scale spatial variation of macrobenthic community structure. *Estuaries*, **20**: 159-173.
- Marinelli R.L. & Boudreau B.P., 1996.** An experimental and modeling study of pH and related solutes in an irrigated anoxic coastal sediment. *Journal of Marine Research*, **54**: 939-966.
- Marinelli R.L. & Williams T.J., 2003.** Evidence for density-dependent effects of infauna on sediment biogeochemistry and benthic-pelagic coupling in nearshore systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**: 179-192.
- Maurer D. & Aprill G., 1979.** Intertidal benthic invertebrates and sediment stability at the mouth of Delaware Bay. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **64**: 379-403.
- Maurer D., Keck R.T., Tinsman J.C. & Leathem W.A., 1982.** Vertical migration and mortality of benthos in dredged material. Part III - Polychaeta. *Marine Environmental Research*, **6**: 49-68.
- McArdle B.H., Gaston K.J. & Lawton J.H., 1990.** Variation in the size of animal populations: patterns, problems and artefacts. *Journal of Animal Ecology*, **59**: 439-454.
- McArthur R., 1955.** Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533-536.
- McCarthy S.A., Laws E.A., Estabrooks W.A., Bailey-Brock J.H. & Kay E.A., 2000.** Intra-annual variability in hawaiian shallow-water, soft-bottom macrobenthic communities adjacent to a eutrophic estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **50**: 245-258.
- Mermillod-Blondin F., François-Carcaillet F. & Rosenberg R., 2005.** Biodiversity of benthic invertebrates and organic matter processing in shallow marine sediments: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **315**: 187-209.
- Michaud M., Desrosier G., Mermillod-Blondin F., Sundby B. & Stora G., 2005.** The functional group approach to bioturbation: the effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **326**: 77-88.
- Michaud M., Desrosiers G., Mermillod-Blondin F., Sundby B. & Stora G., 2006.** The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment-water interface. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **337**: 178-189.
- Miller D.C. & Sternberg R.W., 1988.** Field measurements of the fluid and sediment-dynamic environment of a benthic deposit feeder. *Journal of Marine Research*, **46**: 771-795.
- Miller D.C., Bock M.J. & Turner E.J., 1992.** Deposit and suspension feeding in oscillatory flow and sediment fluxes. *Journal of Marine Research*, **5**: 489-520.
- Miller D.C., Muir C.L. & Hauser O.A., 2002.** Detrimental effects on sedimentation on marine benthos: what can be learned from natural processes and rates? *Ecological Engineering*, **19**: 211-232.

- Miramand P., Guyot H., Rybarczyk H., Mouny P., Dauvin J.C. & Bessineton C., 2001.** Contamination of the biological compartments in the Seine estuary by Cd, Cu, Pb and Zn. *Estuaries*, **24**: 1056-1065.
- Monbet Y., 1997.** Aménagements de grands ports. in: *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives*, Dauvin J.C., Paris: *Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie - Service du Patrimoine Naturel (Eds)*, 259-267.
- Montagna P.A. & Ritter C., 2005.** Direct and indirect effects of hypoxia on benthos in Corpus Christi Bay, Texas, U.S.A. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **330**: 119-131.
- Morrisey D.J., Howitt L., Underwood A.J. & Stark J.S., 1992a.** Spatial variation in soft-sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series*, **81**: 197-204.
- Morrisey D.J., Underwood A.J., Howitt L. & Stark J.S., 1992b.** Temporal variation in soft-sediment benthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **164**: 233-245.
- Mortimer R.J.G., Krom M.D., Watson P.G., Frickers P.E., Davey J.T. & Clifton R.J., 1998.** Sediment-water exchange of nutrients in the intertidal zone of the Humber estuary, UK. *Marine Pollution Bulletin*, **37**: 261-279.
- Mortimer R.J.G., Davey J.T., Krom M.D., Watson P.G., Frickers P.E. & Clifton R.J., 1999.** The effect of macrofauna on porewater profiles and nutrient fluxes in the intertidal zone of the Humber estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **48**: 683-699.
- Mouny P., 1998.** Structure spatio-temporelle du zooplancton et du suprabenthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des principales espèces dans la chaîne trophique pélagiques. *Thèse de Doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle*. 256 p + annexes.
- Mouny P., Dauvin J.C., Bessineton C., Elkaïm B. & Simon S., 1998.** Biological components from the Seine estuary: first results. *Hydrobiologia*, **373/374**: 333-347.
- Muxika I., Borja A. & Bonne W., 2005.** The suitability of the marine biotic index (AMBI) to new impact sources along European coasts. *Ecological Indicators*, **5**: 19-31.

- N -

- Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H. & Woodfin R.M., 1994.** Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734-737.
- Naeem S. & Wright J.P., 2003.** Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6**: 567-579.
- Nedwell D., 1984.** The input and mineralization of organic carbon in anaerobic aquatic sediments. *Advances in microbial ecology*, **7**: 93-101.
- Nickell L.A., Black K.D., Hughes D.J., Overnell J., Brand T., Nickell T.D., Breuer E. & Harvey M., 2003.** Bioturbation, sediment fluxes and benthic community structure around a salmon cage farm in Loch Creran, Scotland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **285-286**: 221-233.
- Nicolaïdou A., 1983.** Life history and productivity of *Pectinaria koreni* Malmgrem (Polychaeta). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **17**: 31-43.
- Nilsson H.C., 2000.** Interaction between water flow and oxygen deficiency on growth in the infaunal brittle star *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Journal of Sea Research*, **44**: 233-241.
- Nizzoli D. & Welsh D.T., 1999.** Influence of the polychaete worm *Nereis succinea* on fluxes of oxygen, inorganic and organic nitrogen and rates of denitrification and coupled nitrification-denitrification in experimental mesocosms. *Atti Associazione Italiana Oceanologia Limnologia*, **13**: 319-328.
- Nonnis Marzano C., Scalera Liaci L., Fianchini A., Gravina F., Mercurio M. & Corriero G., 2003.** Distribution, persistence and change in the macrobenthos of the lagoon of Lesina (Apulia, southern Adriatic Sea). *Oceanologica Acta*, **26**: 57-66.

- Norkko A., Cummings V.J., Thrush S.F., Hewitt J.E. & Hume T., 2001.** Local dispersal of juvenile bivalves: implications for sandflat ecology. *Marine Ecology Progress Series*, **212**: 131-144.
- Norkko A., Thrush S.F., Hewitt J.E., Cummings V.J., Norkko J., Ellis J.I., Funnell G.A., Schultz D. & MacDonald I., 2002.** Smothering of estuarine sandflats by terrigenous clay: the role of wind-wave disturbance and bioturbation in site-dependent macrofaunal recovery. *Marine Ecology Progress Series*, **234**: 23-41.
- Novitsky J.A., 1987.** Evidence for sedimenting particles as the origin of the microbial ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, **60**: 161-167.
- Nowell A.R.M. & Jumars P.A., 1984.** Flow environments of aquatic benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**: 303-328.

- O -

- Occhipinti-Ambrogi A., Savini D. & Formi G., 2005.** Macrobenthos community structural changes off Cesenatico coast (Emilia Romagna, Northern Adriatic), a six-year monitoring programme. *Science of the Total Environment*, **353**: 317-328.
- O'Foighil D., McGrath D., Conneely M.E., Keegan B.F. & Costelloe M., 1984.** Population dynamics and reproduction of *Mysella bidentata* (Bivalvia: Galeommatacea) in Galway Bay, Irish west coast. *Marine Biology*, **81**: 283 - 291.
- Olivier F., 1997.** Régulation des populations de recrues en régime mégatidal : effet du couplage physique-biologique en couche limite benthique. *Thèse de Doctorat, Université de Rennes I.* 135 p + annexes.
- Olivier F., Vallet C., Dauvin J.C. & Retière C., 1996a.** Drifting in post-larvae and juveniles in an *Abra alba* (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **199**: 89-109.
- Olivier F., Desroy N. & Retière C., 1996b.** Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren) (Annelida : Polychaeta) post-larval populations: results of flume experiments. *Journal of Sea Research*, **36**: 217-226.
- Olivier F. & Retière C., 1998.** The role of physical-biological coupling in the benthic boundary layer under megatidal conditions: the case of the dominant species of the *Abra alba* community in the eastern Baie de Seine (English Channel). *Estuaries*, **21**: 571-584.
- Overnell J., Edwards A., Grantham B.E., Harvey S.M., Jones K.J., Leftley J.W. & Smallman D.J., 1995.** Sediment-water column coupling and the fate of the spring phytoplankton bloom in the Lock Linnhe, a Scottish nordic Sea-loch. Sediment processes and sediment-water fluxes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **41**: 1-19.

- P -

- Paine R.T., 1969.** A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, **103**: 31-93.
- Pearson T.H., 1971.** Studies of the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs linnhe and Eil, West coast of Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparaison of feeding groups. *Vie et Milieu (suppl.)*, **22**: 53-91.
- Petersen C.G., 1913.** Valuation for the sea. The animal communities of the bottom sea and their importance for marine zoogeography. *Report of the Danish Biological Station*, **25**: 1-62.
- Petersen C.G., 1918.** The sea-bottom and its production of fish food. *Report of the Danish Biological Station*, **25**: 1-62.
- Pimm S.L., Russell G.J., Gittleman J.L. & Brookes T.M., 1995.** The future in biodiversity. *Science*, **269**: 347-350.

- Powilleit M., Kleine J. & Leuchs H., 2006.** Impacts of experimental dredged material disposal on a shallow sublittoral macrofauna community in Mecklenburg Bay (western Baltic sea). *Marine Pollution Bulletin*, **52**: 386-396.
- Proniewski F. & Elkaïm B., 1980.** Benthos subtidal de l'estuaire de la Seine. Résultats préliminaires. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **291**: 545-547.
- Prygiel J., 1987.** Etude du peuplement à *Ophelia borealis* et de l'annélide *Nephtys cirrosa* (Ehlers 1868) en Manche Orientale et en Mer du Nord Occidentale. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université des Sciences et Techniques de Lille Flandres Artois*. 128 p + annexes.

- R -

- Rabouille C., Denis L., Dedieu K., Stora G., Lansard B. & Grenz C., 2003.** Oxygen demand in coastal marine sediments: comparing in situ microelectrodes and laboratory incubations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **285-286**: 49-69.
- Raffaelli D., Emmerson M., Biles C. & Paterson D., 2003.** Biodiversity and ecosystem processes in shallow coastal waters: an experimental approach. *Journal of Sea Research*, **49**: 133-141.
- Rahel F.J., 1990.** The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *The American Naturalist*, **136**: 328-344.
- Rasheed M., Badran M.I. & Huettel M., 2003.** Influence of sediment permeability and mineral composition on organic matter degradation in three sediments from the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**: 369-384.
- Revsbech N.P., 1989.** An oxygen microsensor with a guard cathode. *Limnology and Oceanography*, **34**: 472-476.
- Rhoads D.C., 1974.** Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanographic Marine Biology Annual Review*, **12**: 263-300.
- Riba I., Conradi M., Forja J.M. & DelValls T.A., 2004.** Sediment quality in the Guadalquivir estuary: lethal effects associated with the Aznalcollar mining spill. *Marine Pollution Bulletin*, **48**: 144-152.
- Ropert M. & Dauvin J.C., 2000.** Recruitment and proliferation of a *Lanice conchilega* (Pallas) population (Annelida: Polychaeta, Terebellidae) in the Bay des Veys (Western part of the Bay of Seine). *Oceanologica Acta*, **23**: 529-546.
- Rossi F. & Lardicci C., 2002.** Role of the nutritive value of sediment in regulating population dynamics of the deposit-feeding polychaete *Streblospio shrubsolii*. *Marine Biology*, **140**: 1129-1138.
- Roy H., Huettel M. & Jørgensen B.B., 2002.** The role of small-scale sediment topography for oxygen flux across the diffusive boundary layer. *Limnology and Oceanography*, **47**: 837-847.
- Rysgaard S., Christensen P.B. & Nielsen L.P., 1995.** Seasonal variation in nitrification and denitrification in estuarine sediment colonized by benthic microalgae and bioturbating infauna. *Marine Ecology Progress Series*, **126**: 111-121.

- S -

- Sakamaki T., Nishimura O. & Sudo R., 2006.** Tidal time-scale variation in nutrient flux across the sediment-water interface of an estuarine tidal flat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **67**: 653-663.
- Salomon J.C., 1985.** Courantologie calculée en Baie de Seine. Actes de Colloque « *La Baie de Seine. Fonctionnement, conséquences en matière d'environnement et d'utilisation de la mer*, Caen. **2**: 15-22
- Salomon J.C. & Breton M., 1991.** Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceanologica Acta*, **sp 11**: 47-53.

- Sandnes J., Forbes T., Hansen R., Sandnes B. & Rygg B., 2000.** Bioturbation and irrigation in natural sediments, described by animal-community parameters. *Marine Ecology Progress Series*, **197**: 169-179.
- Santschi P., Höhener P., Benoit G. & ten Brink B., 1990.** Chemical processes at the sediment-water interface. *Marine Chemistry*, **30**: 269-315.
- Sanvicente-Anorve L., Leprêtre A. & Davoult D., 1996.** Large-scale spatial pattern of the macrobenthic diversity in the eastern English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **76**: 153-160.
- Scherrer B., 1984.** Biostatistiques. *Boucherville: Gaétan Morin*, 850 p.
- Schlacher T.A. & Wooldridge T.H., 1996a.** Axial zonation patterns of subtidal macrozoobenthos in the Gamtoos estuary, South Africa. *Estuaries*, **19**: 680-696.
- Schlacher T.A. & Wooldridge T.H., 1996b.** How sieve mesh size affects sample estimates of estuarine benthic macrofauna. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, **201**: 159-171.
- Schneider D.C., Walters R., Thrush S.F. & Dayton P.K., 1997.** Scale-up of ecological experiments: density variations in the mobile bivalve *Macoma balthica* Iredale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **216**: 129-152.
- Seiderer L.J. & Newell R.C., 1999.** Analysis of the relationship between sediment composition and benthic community structure in coastal deposits: Implications for marine aggregate dredging. *Journal of Marine Science*, **56**: 757-765.
- Simon S. & Jourde J., 2005.** Suivi des sédiments et des peuplements benthiques dans l'estuaire de la Seine. Rapport général de synthèse pluriannuelle. *Rapport de la Cellule de Suivi du Littoral Haut-Normand*, 31 p. + annexes.
- Sloth N.P., Blackburn T.H., Hansen L.S., Risgaard-Petersen N. & Lomstein B.A., 1995.** Nitrogen cycling in sediments with different organic loading. *Marine Ecology Progress Series*, **116**: 163-170.
- Smith S.D.A. & Rule M.J., 2001.** The effects of dredged-spoil dumping on a shallow water soft-sediment community in the solitary Islands Marine Park, NSW, Australia. *Marine Pollution Bulletin*, **42**: 1040-1048.
- Snelgrove P.V.R. & Butman C.A., 1994.** Animal-sediment relationships revisited: cause versus effects. *Oceanography and Marine Biological Annual Review*, **32**: 111-177.
- SOGREAH, 2003.** Impact des clapages au Kannick sur l'évolution morphologique de l'estuaire de la Seine. *Rapport Port Autonome du Havre*. 13 p.
- Soetaert K., Herman P.M.J. & Middelburg J.J., 1996.** A model of early diagenetic processes from the shelf to abyssal depths. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **60**: 1019-1040.
- Solorzano L., 1969.** Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography*, **14**: 799-801.
- Souissi S., Yahia-Kéfy O.D. & Yahia M.N.D., 2002.** Spatial characterization of nutrient dynamics in the Bay of Tunis (South-western Mediterranean) using multivariate analyses: consequences for phyto- and zooplankton distribution. *Journal of Plankton Research*, **22**: 2039-2059.
- Spencer K.L., MacLeod C.L., Tuckett A. & Johnson S.M., 2006.** Source and distribution of trace metals in the Medway and Swale estuaries, Kent, UK. *Marine Pollution Bulletin*, **52**: 214-238.
- Srivastava D.S. & Vellend M., 2005.** Biodiversity-ecosystem function research; is it relevant to conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **36**: 267-294.
- Stork N.E., 1994.** Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. *in: Systematics and conservation evaluation*, P.L. Forey, Humphries C.J. & Vane-Wright R.I. (Eds), Oxford: Clarendon Press, 81-100.
- Sun M.Y., Wakeham S.G. & Lee C., 1997.** Rates and mechanisms of fatty acid degradation in oxic and anoxic coastal marine sediments of Long Island Sound, New York, USA. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **61**: 341-355.

- Sundbäck K., Miles A. & Goransson E., 2000.** Nitrogen fluxes, denitrification and the role of microphytobenthos in microtidal shallow-water sediments: an annual study. *Marine Ecology Progress Series*, **200**: 59-76.
- Symstad A.J., Chapin III F.S., Wall D.H., Gross K.L., Huenneke L.F., Mittelbach G.G., Peters D.P.C. & Tilman D., 2003.** Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *BioScience*, **53**: 89-98.

- T -

- Tahey T.M., Duineveld G.C.A., de Wilde P.A.W.J., Berghuis E.M. & Kok A., 1995.** Sediment O₂ demand, density and biomass of the benthos and phytopigments along the northwestern Adriatic coast: the extent of Po enrichment. *Oceanologica Acta*, **19**: 117-130.
- Tenberg A., Almroth A. & Hall P.O.J., 2003.** Resuspension and its effects on organic carbon recycling and nutrient exchange in coastal sediments: in situ measurements using new experimental technology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **285-286**: 119-142.
- Teske P.R. & Wooldridge T.H., 2003.** What limits the distribution of subtidal macrobenthos in permanently open and temporally open/closed South African Estuaries? Salinity vs. sediment particle size. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **56**: 1-14.
- Tettlebach S.T., Kaldy J.E.I., Arroll T.W. & Denson M.R., 1998.** Winter burial of northern bay scallops, *Argopecten irradians irradians*. *Journal of Shellfish Research*, **7**: 207-208.
- Thiébaud E., 1994.** Dynamique du recrutement et dispersion larvaire de deux annélides polychètes *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni* en régime mégatidal (Baie de Seine orientale, Manche). *Thèse de Doctorat, Université de Paris VI*. 146 p + annexes.
- Thiébaud E., 1996.** Distribution of *Pectinaria koreni* larvae (Annelida: Polychaeta) in relation to the Seine river plume front (eastern English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **43**: 383-397.
- Thiébaud E., Dauvin J.C. & Lagadeuc Y., 1994.** Horizontal distribution and retention of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom*, **74**: 129-142.
- Thiébaud E., Dauvin J.C. & Wang Z., 1995.** Are polychaete larvae passive in the water column? Examples from a macrotidal estuary (Baie de Seine, English Channel). *Proceedings of the 30th European Marine Biological Symposium, Southampton*.
- Thiébaud E., Dauvin J.C. & Wang Z., 1996.** Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (eastern English Channel). *Marine Ecology Progress Series*, **138**: 63-70.
- Thiébaud E., Cabioch L., Dauvin J.C., Retière C. & Gentil F., 1997.** Spatio-temporal persistence of the *Abra alba* - *Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern bay of Seine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **77**: 1165-1185.
- Thouzeau G., Grall J., Clavier J., Chauvaud L., Jean F., Leynaert A., ni Longphuirt S., Amice E. & Amouroux D., 2007.** Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal distributions in the Thau lagoon (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **72**: 432-446.
- Thrush S.F., 1991.** Spatial patterns in soft-bottom communities. *Trends in Ecology and evolution*, **6**: 75-79.
- Thrush S.F., Pridmore R.D. & Hewitt J.E., 1994.** Impacts on soft-sediment macrofauna: the effects of spatial variation on temporal trends. *Ecological Applications*, **4**: 31-41.
- Thrush S.F., Whitlatch R.B., Pridmore R.D., Hewitt J.E., Cummings V.J. & Wilkinson M.R., 1996.** Scale-dependent recolonization: the role of sediment stability in a dynamic sandflat habitat. *Ecology*, **77**: 2472-2487.

- Thrush S.F., Schneider D.C., Legendre P., Whitlatch R.B., Dayton P.K., Hewitt J.E., Hines A.H., Cummings V.J., Lawrie S.M., Grant J., Pridmore R.D., Turner S.J. & McArdle B.H., 1997.** Scaling-up from experiments to complex ecological systems: where to next ? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **216**: 243-254.
- Thrush S.F., Hewitt J.E., Norkko A., Cummings V.J. & Funnell G.A., 2003.** Macrobenthic recovery processes following catastrophic sedimentation on estuarine sandflats. *Ecological Applications*, **13**: 1433-1455.
- Thrush S.F., Hewitt J.E., Gibbs M., Lundquist C. & Norkko A., 2006.** Functional role of large organisms in intertidal communities: community effects and ecosystem function. *Ecosystems*, **9**: 1029-1040.
- Tilman D., 1999.** The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principals. *Ecology*, **80**: 1455-1474.
- Tilman D. & Downing J.A., 1994.** Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 363-365.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. & Siemann E., 1997.** The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**:
- Timmermann K., Banta G.T. & Glud R.N., 2006.** Linking *Arenicola marina* irrigation behavior to oxygen transport and dynamics in sandy sediments. *Journal of Marine Research*, **64**: 915-938.
- Tita G., Desrosiers G., Vincx M. & Clément M., 2002.** Intertidal meiofauna of the St Lawrence estuary (Quebec, Canada): diversity, biomass and feeding structure of nematode assemblages. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom*, **82**: 779-791.
- Tuck I.D., Bailey N., Harding M., Sangster G., Howell T., Graham N. & Breen M., 2000.** The impact of water jet dredging for razor clams, *Ensis* spp., in a shallow sandy subtidal environment. *Journal of Sea Research*, **43**: 65-81.
- Tunberg B.G. & Nelson W.G., 1998.** Do climatic oscillations influence cyclical patterns of soft bottom macrobenthic communities on the Swedish west coast? *Marine Ecology Progress Series*, **170**: 89-94.
- Turner E.J. & Miller D.C., 1991.** Behaviour of a passive suspension-feeder (*Spiochaetopterus oculus* (Webster)) under oscillatory flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **149**: 123-137.
- Turner S.J., Thrush S.F., Pridmore R.D., Hewitt J.E., Cummings V.J. & Maskery M., 1995.** Are soft-sediment communities stable? An example from a windy harbour. *Marine Ecology Progress Series*, **120**: 219-230.

- V -

- Van Dalfsen J.A., Essink K., H. Toxvig Madsen, Birklund J., Romero J. & Manzanera M., 2000.** Differential response of macrozoobenthos to marine sand extraction in the North Sea and the Western Mediterranean. *Journal of Marine Science*, **57**: 1439-1445.
- Van Hoey G., Degraer S. & Vincx M., 2004.** Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments at the Belgian Continental Shelf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **59**: 599-613.
- Van Hoey G., Vincx M. & Degraer S., 2005.** Small- to large-scale geographical patterns within the macrobenthic *Abra alba* community. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **64**: 571-763.
- Vidal M. & Morgui J.A., 1995.** Short-term pore water ammonium variability coupled to benthic boundary layer dynamics in Alfacs Bay, Spain (Ebro Delta, NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, **118**: 229-236.

- W -

- Wainright S.C. & Hopkinson C.S.J., 1997.** Effects of sediment resuspension on organic matter processing in coastal environments: a simulation model. *Journal of Marine Systems*, **11**: 353-368.

- Waldbusser G.G., Marinelli R.L., Whitlatch R.B. & Visscher P.T., 2004.** The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography*, **49**: 1482-1492.
- Walker B., 1992.** Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, **9**: 747-752.
- Warwick R.M., 1986.** A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, **92**: 557-562.
- Warwick R.M., 2001.** Evidence for the effect of metal contamination on the intertidal macrobenthic assemblages of the Fal estuary. *Marine Pollution Bulletin*, **42**: 145-148.
- Warwick R.M. & Uncles R.J., 1980.** Distribution of benthic macrofauna associations in the Bristol Channel in relation to tidal stress. *Marine Ecology Progress Series*, **3**: 97-103.
- Welsh D.T., 2003.** It's a dirty job but someone has to do it: the role of marine benthic macrofauna in organic matter turnover and nutrient recycling to the water column. *Chemistry and Ecology*, **19**: 321-342.
- Wenzhöfer F. & Glud R.N., 2004.** Small-scale spatial and temporal variability in coastal benthic O₂ dynamics: effects of fauna activity. *Limnology and Oceanography*, **49**: 1471-1481.
- Whitlatch R.B., Lohrer A.M., Thrush S.F., Pridmore R.D., Hewitt J.E., Cummings V.J. & Zajac R.N., 1998.** Scale-dependant benthic recolonization dynamics: life stage-based dispersal and demographic consequences. *Hydrobiologia*, **375/376**: 217-226.
- Wiens J.A., 1986.** Spatial scale and temporal variation in studies of Shrubsteppe birds. *in: Community ecology*, Diamond J. & Case T.J. (Eds), New-York: Harper and Row, 154-172.
- Wiens J.A., 1989.** Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**: 385-397.
- Wiens M., Ammar M.S.A., A.H. N., Koziol C., Hassanein H.M.A., Eisinger M., Mueller I.M. & Mueller W.E.G., 2000.** Induction of heat-stock (stress) protein gene expression by selected natural and anthropogenic disturbances in the octocoral *Dendronephthya klunzingeri*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **245**: 65-276.
- Wilson J.G. & Brennan M.T., 2004.** Spatial and temporal variability in modelled nutrient fluxes from the unpolluted Shannon estuary, Ireland, and the implications for microphytobenthic productivity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **60**: 193-201.
- Witt J., Schroeder A., Knust R. & Arntz W.E., 2004.** The impact of harbour sludge disposal on benthic macrofauna communities in the Weser estuary. *Helgoland Marine Research*, **58**: 117-128.

- Y -

- Ysebaert T., Meire P., Coosen J. & Essink K., 1998.** Zonation of intertidal macrobenthos in the estuaries of Schelde and Ems. *Aquatic Ecology*, **32**: 53-71.
- Ysebaert T., De Neve L. & Meire P., 2000.** The subtidal macrobenthos in the mesohaline part of the Schelde Estuary (Belgium): influence by man? *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom*, **80**: 587-597.
- Ysebaert T. & Herman P.M.J., 2002.** Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series*, **244**: 105-124.
- Ysebaert T., Meire P., Herman P.M.J. & Verbeek H., 2002.** Macrobenthic species response surface along estuarine gradients: prediction by logistic regression. *Marine Ecology Progress Series*, **225**: 79-95.
- Ysebaert T., Herman P.M.J., Meire P., Craeymeersch J., Verbeek H. & Heip C.H.R., 2003.** Large-scale patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57**: 335-355.

Ysebaert T., Fettweis M., Meire P. & Sas M., 2005. Benthic variability in intertidal soft-sediments in the mesohaline part of the Schelde estuary. *Hydrobiologia*, **540**: 197-216.

- Z -

Zajac R.N. & Whitlatch R.B., 2001. Responses of macrobenthic communities to restoration efforts in a New England estuary. *Estuaries*, **24**: 167-183.

Ziebis W., Huettel M. & Forster S., 1996. Impact of biogenic sediment topography on oxygen fluxes in permeable seabeds. *Marine Ecology Progress Series*, **140**: 227-237.

Zuo Z., Eisma D. & Berger G.W., 1991. Determination of sediment accumulation and mixing rates in the Gulf of Lions, Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta*, **14**: 253-262.

ANNEXES

Annexe A :

Coordonnées géographiques des stations échantillonnées au cours des suivis pluri-annuel (chapitre 2, A), saisonnier (chapitre 3, B), bi-mensuel (chapitre 4, C) et lors de l'étude du rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment (chapitre 5, D)

Annexe B :

Analyses multivariées réalisées sur les peuplements macrobenthiques et leur environnement lors des suivis inter-annuel et saisonnier (Chapitres 2 et 3)

Annexe C :

Espèces récoltées au cours du suivi pluri-annuel (Chapitre 2)

Annexe D :

Espèces récoltées au cours du suivi saisonnier (Chapitre 3)

Annexe E :

Caractérisation des assemblages macrobenthiques définis à l'échelle saisonnière (Chapitre 3)

Annexe D :

Espèces récoltées au cours du suivi saisonnier (Chapitre 3)

Annexe G :

Diversité et régularité des peuplements échantillonnés lors du suivi bi-mensuel (Chapitre 4)

Annexe H :

Espèces récoltées au cours du suivi bi-mensuel (Chapitre 4)

Annexe I :

Groupes trophiques et modes de bioturbation des organismes macrobenthiques identifiés dans le cadre du rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment (Chapitre 5)

Coordonnées géographiques des stations échantillonnées au cours des suivis pluri-annuel (chapitre 2, A), saisonnier (chapitre 3, B), bi-mensuel (chapitre 4, C) et lors de l'étude du rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment (chapitre 5, D)

A

| Stations | Latitude | Longitude |
|----------|------------|------------|
| 16 | 49°26,62 N | 00°08,54 E |
| 19 | 49°24,86 N | 00°08,83 E |
| 22 | 49°27,44 N | 00°06,63 E |
| 23 | 49°26,98 N | 00°06,45 E |
| 26 | 49°25,07 N | 00°06,88 E |
| 29 | 49°28,01 N | 00°05,42 E |
| 31 | 49°26,99 N | 00°05,10 E |
| 37 | 49°28,60 N | 00°04,04 E |
| 39 | 49°27,46 N | 00°03,61 E |
| 40 | 49°26,87 N | 00°03,65 E |
| 44 | 49°27,76 N | 00°02,25 E |
| 47 | 49°25,09 N | 00°02,63 E |
| 50 | 49°28,51 N | 00°00,79 E |
| 52 | 49°27,70 N | 00°00,62 E |

B

| Stations | Latitude | Longitude |
|----------|------------|-----------|
| SA04 | 49°24,47 N | 0°02,35 E |
| SA05 | 49°22,99 N | 0°02,33 E |
| SA06 | 49°22,99 N | 0°00,02 E |
| SA07 | 49°24,50 N | 0°00,03 E |
| SA08 | 49°25,97 N | 0°00,39 E |
| SA09 | 49°27,50 N | 0°00,00 |
| SA10 | 49°29,01 N | 0°00,00 |
| SA16 | 49°27,48 N | 0°02,26 E |
| SA18 | 49°26,01 N | 0°04,00 E |
| SA19 | 49°24,49 N | 0°04,60 E |
| SA20 | 49°24,99 N | 0°06,86 E |
| SA51 | 49°23,73 N | 0°04,65 E |
| SA52 | 49°24,48 N | 0°05,76 E |
| SA53 | 49°24,98 N | 0°05,78 E |
| SA55 | 49°24,99 N | 0°07,99 E |
| SA62 | 49°27,00 N | 0°06,92 E |
| SA64 | 49°26,70 N | 0°11,00 E |
| SA87 | 49°23,74 N | 0°05,74 E |
| SAS4 | 49°24,50 N | 0°01,99 E |
| SAS6 | 49°25,50 N | 0°00,97 E |
| SAS17 | 49°24,50 N | 0°05,99 E |
| SAS18 | 49°24,39 N | 0°03,80 E |
| SAS20 | 49°24,99 N | 0°07,50 E |

ANNEXE A

C

| Stations | Latitude | Longitude |
|-----------------|-----------------|------------------|
| SA52 | 49°24,50 N | 00°05,79 E |
| SA62 | 49°27,00 N | 00°06,90 E |
| SAF | 49°26,70 N | 00°01,50 E |
| SAK | 49°27,80 N | 00°03,40 E |
| SAS4 | 49°24,50 N | 00°02,00 E |

D

| Stations | Latitude | Longitude |
|-----------------|-----------------|------------------|
| SA08 | 49°26,00 N | 00°00,01 E |
| SA09 | 49°27,49 N | 00°00,01 E |
| SA17 | 49°27,48 N | 00°04,57 E |
| SA40 | 49°27,22 N | 00°03,65 E |
| SA47 | 49°25,14 N | 00°02,62 E |
| SA52 | 49°24,84 N | 00°07,27 E |
| SA62 | 49°27,00 N | 00°06,90 E |
| SAF | 49°26,70 N | 00°01,50 E |
| SAS4 | 49°24,48 N | 00°02,09 E |

Analyses multivariées réalisées sur les peuplements macrobenthiques et leur environnement lors des suivis inter-annuel et saisonnier (Chapitres 2 et 3)

I. CLASSIFICATION ASCENDANTE HIERARCHIQUE (CAH)

Permettant la visualisation des affinités écologiques via la création de groupements hiérarchiques, cette méthode s'opère en deux étapes.

La première étape consiste à construire une matrice triangulaire de distance. Le choix de la métrique de distance a été conditionné par la nature des données « classifiées » :

- **dans le cas de variables environnementales**, nous avons utilisé la métrique euclidienne pour construire la matrice de distance. D'un point de vue écologique, l'utilisation de la distance euclidienne se justifie par la volonté de représenter exactement les dissimilarités observées entre les stations de prélèvement. D'un point de vue mathématique, l'utilisation de cette métrique pour des données « dimensionnellement » homogènes pose peu de problème (Legendre & Legendre, 1984). Les données édaphiques ont été préalablement normalisées.

- **dans le cas de variables faunistiques**, le choix de la distance euclidienne, une mesure symétrique, comme base de classification hiérarchique peut mener au paradoxe suivant : la distance entre deux stations n'ayant aucune espèce en commun est inférieure à celle existant entre deux stations partageant les mêmes espèces. En outre, la présence de valeurs nulles dans la matrice de données contribue à réduire la distance relativement aux paires d'échantillons. Legendre et Legendre (1984) affirment en conséquence que « *la distance euclidienne n'est donc pas à retenir pour les comparaisons basées sur des effectifs d'espèces...* ».

La deuxième étape de l'analyse consiste à représenter les stations (ou objets) par un ensemble de groupes hiérarchiquement emboîtés. La technique d'agglomération employée est la méthode de Ward : utilisant une analyse de la variance approchée afin d'évaluer les distances entre objets, cette méthode tente de minimiser la Somme des Carrés (SC) de tous les couples (hypothétiques) d'objets pouvant être formés à chaque étape. Selon Legendre et Legendre (1998), « *Ward's method finds the pair of objects or clusters whose fusion increases as little as possible the sum of the square distances between objects and cluster centroids* » ou, autrement dit, cette méthode choisit la paire d'objets dont l'agrégation entraîne la diminution minimale de l'inertie du nuage.

Les groupes d'objets sont associés pas-à-pas pour former progressivement un dendrogramme. L'axe des abscisses correspond aux stations (objets) et l'axe des ordonnées définit la distance entre deux stations ou deux groupes de stations. Ces stations ou groupes de stations apparaissent **hiérarchiquement** emboîtés, permettant à l'analyste d'étudier progressivement (*i.e.* à chaque niveau) les différentes associations biologiques. De l'avantage de la CAH découle néanmoins un inconvénient : le choix du niveau de coupure **déterminé par l'analyste**. Ce dernier se trouve confronté à divers choix quant à la partition finale du dendrogramme et il faut noter d'ores et déjà que, s'il existe des seuils de significativité lui permettant d'arrêter son choix sur le niveau de coupure, il devra utiliser cet outil statistique de façon prudente vis-à-vis de l'interprétation biologique. La CAH cherche en effet à regrouper les stations qui sont biologiquement ressemblantes : **la pertinence écologique** prime alors sur le résultat mathématique.

II. IDENTIFICATION D'ESPECES INDICATRICES (DUFRENE & LEGENDRE, 1997)

Les espèces caractérisant les différents assemblages faunistiques définis par la CAH ont été identifiées en utilisant la méthode des valeurs indicatrices (IndVal) développée par Dufrêne et Legendre (1997). Cette méthode repose sur la combinaison de l'abondance relative d'une espèce et sa fréquence relative d'apparition dans les différents groupes de la classification qui peut, en outre, être hiérarchique ou non-hiérarchique.

- Définition

Au sens de Dufrêne et Legendre (1997), les espèces indicatrices correspondent aux espèces caractéristiques de chaque groupement de sites. Elles sont le plus souvent rencontrées dans un seul groupe de la classification et/ou dans la majorité des sites composant ce groupe. Ainsi, une espèce *i* occupant seulement un ou deux sites d'un groupe et présente uniquement dans ce groupe reçoit la même valeur qu'une espèce *j* occupant tous les sites de ce groupe et rencontrée uniquement dans ce groupe. Un indice asymétrique est alors calculé pour l'espèce *i*, la présence de cette espèce ne pouvant être prédite dans tous les sites d'un habitat. Néanmoins, elle contribue à la spécificité de cet habitat. Pour l'espèce *j* qui contribue aussi à la spécificité de l'habitat, l'indice calculé est symétrique, sa présence pouvant être prédite dans tous les sites du groupe.

- Principe

Une classification des unités échantillonnées (par exemple, les sites, les dates) est tout d'abord réalisée, puis, les espèces caractéristiques correspondant aux groupes de la classification sont identifiées.

Deux mesures de diversité sont appliquées pour déterminer l'indice symétrique indicateur (IndVal). Le premier est l'indice de Berger-Parker (Hill, 1973) qui correspond à la fréquence relative maximale d'une espèce rencontrée parmi les différents sites de la classification. Le second indice correspond à celui de Shannon-Weaver. Avec l'un ou l'autre de ces indices, une espèce présente uniquement dans quelques sites d'un groupe aura la même valeur qu'une autre espèce présente dans tous les sites de ce même groupe.

La valeur d'indice IndVal pour une espèce i dans le groupe de sites j est égale à :

$$\text{IndVal} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100, \quad \text{avec}$$

$$A_{ij} = \text{mesure de spécificité} = \frac{\text{Abondance moyenne de l'espèce } i \text{ des sites appartenant au groupe } j}{\text{Abondance moyenne de l'espèce } i \text{ dans tous les groupes}}$$

$$B_{ij} = \text{mesure de fidélité} = \frac{\text{Nombre de sites du groupe } j \text{ où l'espèce } i \text{ est présente}}{\text{Nombre total de sites du groupe } j}$$

A_{ij} atteint sa valeur maximale lorsque l'espèce i est présente uniquement dans le groupe j .

La significativité de cet indice est testée par combinaisons aléatoires des sites au sein des groupes (test Z ; $p < 0,05$; $n = 999$; Edgington, 1987).

Les résultats obtenus par cette méthode permettent de **déterminer des espèces indicatrices pour les différents niveaux de la classification (pour chaque niveau de coupure)**. Une limite supérieure arbitraire fixée à 25% est imposée pour chaque espèce, supposant ainsi que l'espèce indicatrice est présente dans au moins 50% des sites, et que son abondance relative dans les sites atteint au moins 50%. En d'autres termes, si l'une de ces deux valeurs atteint 100%, l'autre est toujours $\geq 25\%$. Par ailleurs, une espèce i est considérée comme indicatrice d'un groupe j lorsque son IndVal est maximal dans ce groupe ($\text{IndVal}_i = \max[\text{IndVal}_{ij}]$)

III. METHODE DE REGIONALISATION A DIFFERENTS NIVEAUX HIERARCHIQUES

Méthode synthétique proposée par Souissi *et al.* (2002), cette analyse typologique de regroupement de stations permet de régionaliser l'ensemble de l'estuaire en sous-zones homogènes d'un point de vue biologique et/ou édaphique, en utilisant des classifications hiérarchiques

successives. Ces dernières permettent d'étudier **les changements de similarités apparaissant entre les stations au cours du temps**. La construction du dendrogramme final basé sur la matrice de similarité globale nécessite différentes étapes (Figure B.1).

La première étape consiste à construire un dendrogramme pour chaque date d'échantillonnage.

La seconde étape consiste à identifier les similarités entre stations à chaque niveau de coupure des dendrogrammes obtenus. Les similarités entre stations sont basées sur le critère suivant : deux stations similaires appartiendront au même groupe indépendamment de la date d'échantillonnage (Souissi *et al.*, 2002). Cependant, le nombre de groupes dépend de la valeur seuil utilisée pour 'couper' le dendrogramme. A ce stade de l'analyse, le nombre de groupes identifiés dans la zone d'étude est encore inconnu. Par conséquent, un index de similarité est calculé pour chaque niveau de groupement (I) et pour chaque paire de stations (i,j), selon l'équation :

$$S_{i,j}^I = 100 \frac{\sum_{k=1}^3 (\langle i,j \rangle_k \in C_I)}{\sum_{k=1}^3 \langle i,j \rangle_k}$$

Le numérateur représente la somme pour toutes les dates d'échantillonnage (k) du nombre de groupes au niveau de coupure I (C_I) contenant les deux stations i et j. Le dénominateur représente le nombre de dates où les deux stations i et j ont été échantillonnées en même temps. Cet index de similarité représente le rapport entre le nombre de fois où les stations appartiennent au même groupe et le nombre de fois où elles ont été échantillonnées.

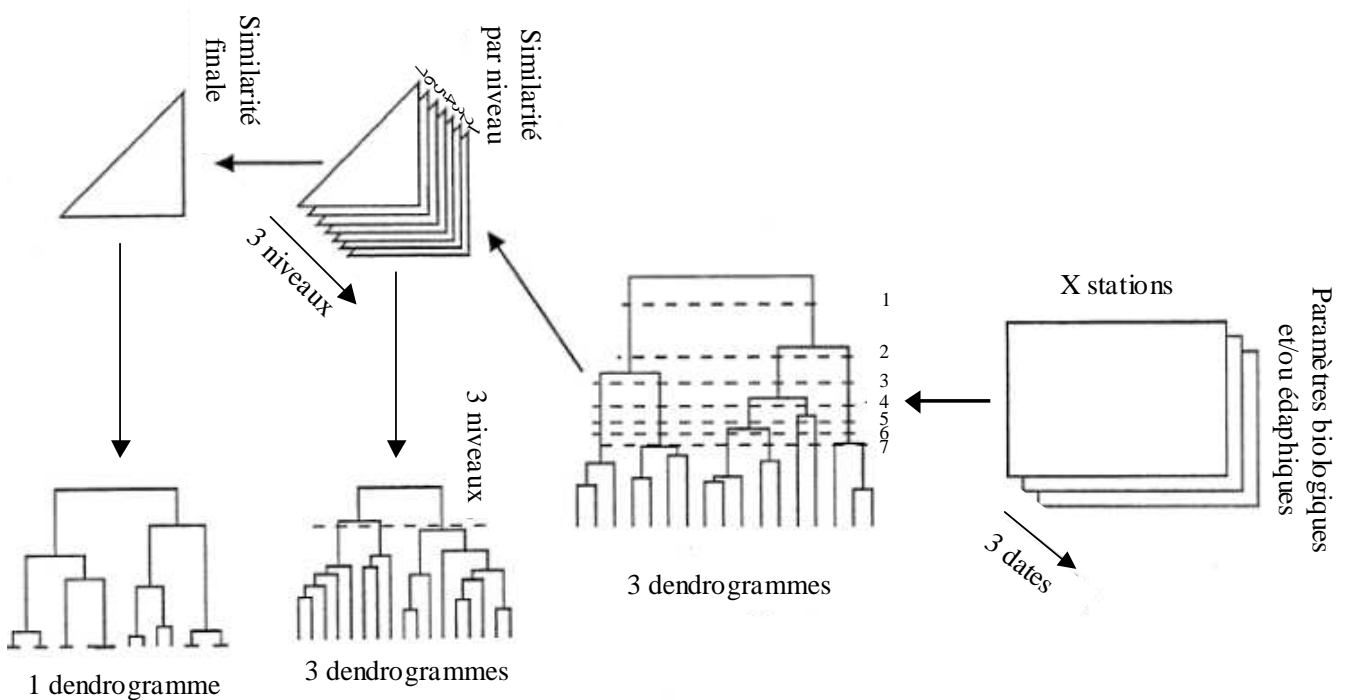


Figure B.1. Schéma résumant les différentes étapes de la méthode de régionalisation d'après Souissi *et al.* (2002) à partir des tableaux de contingences (stations x espèces) construits pour chaque date d'échantillonnage. Dans ce schéma purement illustratif, 7 niveaux de coupures ont été retenus, produisant 7 matrices de similarité entre stations.

La troisième étape consiste à calculer les similarités globales entre stations. Cette étape permet d'obtenir une matrice finale de similarités entre toutes les stations, toutes dates comprises. Cette étape, basée à nouveau sur des classifications hiérarchiques, correspond au calcul de la valeur de similarité globale ($S_{i,j}$) entre chaque paire de stations (i,j), selon l'équation :

$$S_{i,j} = 100 \frac{\sum_{l=2}^n (\langle i,j \rangle_l \in C)}{n-1}$$

Dans cette équation, le numérateur représente la somme, sur l'ensemble des niveaux d'agrégations (l), du nombre de groupes (C) contenant les deux stations (i,j) ; n représente le niveau d'agrégation utilisé dans l'analyse.

Ces différentes étapes ont été automatisées au moyen d'un programme réalisé sous R^{®1}. Cette méthode de régionalisation à différents niveaux hiérarchiques a été appliquée indépendamment aux données abiotiques (médiane, teneur en pélites, sables fins, moyens et grossiers) et macrobenthiques. Elle a donc permis d'identifier et de caractériser différentes zones dans l'estuaire, sur la base des paramètres édaphiques et biologiques.

¹ Ces analyses ont été effectuées par Christophe Luczak, Maître de Conférence à l'IUFM de Gravelines.

IV. BIBLIOGRAPHIE

Dufrêne M. & Legendre L., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**: 345-366.

Edgington E.S., 1987. Randomization tests. *New-York: Marcel Dekker*.

Hill M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**: 427-432.

Legendre L. & Legendre P., 1984. Ecologie numérique - Tome 2. La structure des données écologiques. *Paris: Masson*, 335 p.

Legendre P. & Legendre L., 1998. Numerical Ecology, Developments in Environmental Modelling. *Amsterdam: Elsevier*, 853 p.

Souissi S., Yahia-Kéfy O.D. & Yahia M.N.D., 2002. Spatial characterization of nutrient dynamics in the Bay of Tunis (South-western Mediterranean) using multivariate analyses: consequences for phyto- and zooplankton distribution. *Journal of Plankton Research*, **22**: 2039-2059.

Espèces récoltées au cours du suivi pluri-annuel (Chapitre 2)

| | | | | | |
|-------------------|---|--------------------|--|------------------|--|
| Cnidaria | <i>Cereus pedonculatus</i> <i>Sagartia troglodytes</i> | Annelida | <i>Nephtys hombergii</i> | Crustacea | <i>Abludomelita obtusata</i> <i>Acanthomysis longicornis</i> <i>Ampelisca brevicornis</i> <i>Ampelisca diadema</i> <i>Ampelisca tenuicornis</i> <i>Amphilocheus spencebatei</i> <i>Anapagurus hyndmanni</i> <i>Aora gracilis</i> <i>Aora typica</i> <i>Aoreidae</i> <i>Atylus vedlomensis</i> <i>Balanus crenatus</i> <i>Bathyporeia tenuipes</i> <i>Bodotria scorpioides</i> <i>Callianasa tyrrenna</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Cheirocratus sundevallii</i> <i>Corophium sp</i> <i>Corophium sextonae</i> <i>Corophium volutator</i> <i>Crangon crangon</i> <i>Diastylis bradyi</i> <i>Elminus modestus</i> <i>Erichthonius brasiliensis</i> <i>Erichthonius punctatus</i> <i>Galathea intermedia</i> <i>Galathea sp.</i> <i>Gammarus locusta</i> <i>Gammarus zaddachi</i> <i>Gastrosaccus spinifer</i> <i>Jassa falcata</i> <i>Leucothoe incisa</i> <i>Leucothoe spinicarpa</i> <i>Liocarcinus depurator</i> <i>Liocarcinus holsatus</i> <i>Liocarcinus marmoreus</i> <i>Macropodia linareis</i> <i>Macropodia rostrata</i> <i>Megaluropus agilis</i> <i>Melita obtusata</i> <i>Mesopodopsis slabberi</i> <i>Monoculodes carinatus</i> <i>Neomysis integer</i> <i>Orchomenella nana</i> <i>Pagurus bernhardus</i> <i>Pariambus typicus</i> <i>Perioculodes longimanus</i> <i>Photis longicaudata</i> <i>Phtisica marina</i> |
| Nematoda | Nématode sp. | Polychaeta | <i>Nerine bonnieri</i> <i>Nereis zonata</i> <i>Notomastus latericeus</i> <i>Owenia fusiformis</i> <i>Paranaitis kosteriensis</i> <i>Pectinaria koreni</i> <i>Pholoe balthica</i> <i>Pholoe inornata</i> <i>Phyllodoce laminosa</i> <i>Phyllodoce groenlandica</i> <i>Phyllodoce lineata</i> <i>Phyllodoce longipes</i> <i>Phyllodoce mucosa</i> <i>Phyllodoce rosea</i> <i>Phyllodoce sp</i> <i>Poecilochaetus serpens</i> <i>Polycirrus medusa</i> <i>Polydora ciliata</i> <i>Pomatoceros triqueter</i> <i>Pseudopolydora pulchra</i> <i>Sabella pavonina</i> <i>Scalibregma inflatum</i> <i>Scolecopsis ciliata</i> <i>Scoloplos armiger</i> <i>Sigalion mathildae</i> <i>Spio decoratus</i> <i>Spio filicornis</i> <i>Spiophanes bombyx</i> <i>Staurocephalus kefersteini</i> <i>Sthenelais boa</i> <i>Streblospio shrubsolii</i> <i>Terebellides stroemi</i> <i>Thelepus setosus</i> | | |
| Némerta | Némerte sp. <i>Cerebratulus sp.</i> <i>Tubulanus polymorphus</i> | | | | |
| Annelida | <i>Ampharete acutifrons</i> | Annélides | Oligochète sp. | | |
| Polychaeta | <i>Aphelochaeta marioni</i> <i>Arenicola marina</i> <i>Audouinia tentaculata</i> <i>Autolytus sp.</i> <i>Autolytus aurentiacus</i> <i>Autolytus edwardsi</i> <i>Autolytus paradoxus</i> <i>Capitella capitata</i> <i>Capitomastus minimus</i> <i>Chaetozone setosa</i> <i>Cirratulus cirratus</i> <i>Clymenura clypeata</i> <i>Eone nordmanni</i> <i>Eteone longa</i> <i>Eteone picta</i> <i>Eulalia bilineata</i> <i>Eulalia viridis</i> <i>Eulalia tripunctata</i> <i>Eumida bahusiensis</i> <i>Eumida sanguinea</i> <i>Eunereis longissima</i> <i>Eusyllis blomstrandii</i> <i>Glycera tridactyla</i> <i>Harmothoe lunulata</i> <i>Heterocirrus alatus</i> <i>Heteromastus filiformis</i> <i>Jasmineira elegans</i> <i>Lanice conchilega</i> <i>Lepidonotus squamatus</i> <i>Lumbriconereis latreilli</i> <i>Magelona filiformis</i> <i>Magelona johnstoni</i> <i>Magelona mirabilis</i> <i>Malmgrenia castanea</i> <i>Malmgrenia glabra</i> <i>Marphysa bellii</i> <i>Melinna palmata</i> <i>Neoamphitrite figulus</i> <i>Nephtys cirrosa</i> | Oligochètes | <i>Tubificoides benedeni</i> | | |
| | | Sipunculien | Sipunculien sp. | | |
| | | Echiura | <i>Thalassema thalasseum</i> | | |

ANNEXE C

| | | | |
|--------------------|---|----------------------|--|
| Crustacea | <i>Pontocrates altamarinus</i> <i>Pontocrates arenarius</i> <i>Pontophilus bispinosus</i> <i>Schistomysis kervillei</i> <i>Schistomysis ornata</i> <i>Socarnes erythrophthalmus</i> <i>Tryphosites longipes</i> <i>Urothoe elegans</i> <i>Urothoe grimaldi</i> <i>Urothoe poseidonis</i> <i>Westwoodilla caecula</i> | Mollusca | <i>Thracia phaseolina</i> |
| | | Phoronida | <i>Phoronis hyppocrepi</i> <i>Phoronis</i> sp. |
| | | Anthozoa | <i>Alcyonidium gelatinosum</i> |
| | | Echinodermata | <i>Acrocnida brachiata</i> <i>Asteria rubens</i> <i>Echinocardium cordatum</i> <i>Ophiura affinis</i> <i>Ophiura ophiura</i> <i>Psammechinus miliaris</i> |
| Chelicerata | <i>Achelia</i> sp. <i>Achelia echinata</i> <i>Anoplodactylus petiolatus</i> | Euchordata | <i>Aphia minuta</i> <i>Pomatoschistus minutus</i> |
| Mollusca | <i>Abra alba</i> <i>Acanthocardia echinata</i> <i>Acteon tornatilis</i> <i>Antalis vulgare</i> <i>Barnea candida</i> <i>Cerastoderma edule</i> <i>Corbula gibba</i> <i>Crepidula fornicata</i> <i>Dentalium vulgare</i> <i>Donax vittatus</i> <i>Ensis arcuatus</i> <i>Ensis directus</i> <i>Hinia reticulata</i> <i>Lunatia alderi</i> <i>Lutraria lutraria</i> <i>Macoma balthica</i> <i>Mactra stultorum</i> <i>Mactra glauca</i> <i>Modiolus barbatus</i> <i>Montacuta ferruginosa</i> <i>Mya arenaria</i> <i>Mya truncata</i> <i>Mysella bidentata</i> <i>Mytilus edulis</i> <i>Nucula nitidosa</i> <i>Nucula turgida</i> <i>Pandora albida</i> <i>Pandora inaequalis</i> <i>Pandora pinna</i> <i>Petricola pholadiformis</i> <i>Phaxas pellucidus</i> <i>Spisula subtruncata</i> <i>Tellina donacina</i> <i>Tellina fabula</i> | | |

Espèces récoltées au cours du suivi saisonnier (Chapitre 3)

| | | | | | |
|-------------------|--|-------------------|---|----------------------|--|
| Cnidaria | <i>Cereus pedunculatus</i> <i>Sargarsia troglodytes</i> | Annelida | <i>Scoloplos armiger</i> | Mollusca | <i>Thracia phaseolina</i> |
| | | Polychaeta | <i>Schistomeringos neglecta</i> <i>Sigalion mathildae</i> <i>Spio decoratus</i> <i>Spiophanes bombyx</i> <i>Sthenelais boa</i> | Phoronida | <i>Phoronis psammophila</i> |
| Nemertea | Némerte sp. | | | Echinodermata | <i>Amphiura brachiata</i> <i>Asterias rubens</i> <i>Echinocardium cordatum</i> <i>Ophiura ophiura</i> |
| Annelida | <i>Ampharete acutifrons</i> | | | | |
| Polychaeta | <i>Amphitrite johnstoni</i> <i>Aphelochaeta marioni</i> <i>Chaetozone setosa</i> <i>Capitella capitata</i> <i>Eone nordmanni</i> <i>Eteone flava</i> <i>Eteone longa</i> <i>Eteone picta</i> <i>Eulalia bilineata</i> <i>Eumida bahusiensis</i> <i>Eumida sanguinea</i> <i>Eunereis longissima</i> <i>Gattyana cirrhosa</i> <i>Glycera tridactyla</i> <i>Lanice conchilega</i> <i>Magelona filiformis</i> <i>Magelona johnstoni</i> <i>Malmgrenia castanea</i> <i>Malmgrenia marphysae</i> <i>Marphysa bellii</i> <i>Mediomastus fragilis</i> <i>Melinna palmata</i> <i>Nephtys cirrosa</i> <i>Nephtys hombergii</i> <i>Nereis diversicolor</i> <i>Nereis succinea</i> <i>Nerine bonnieri</i> <i>Notomastus latericeus</i> <i>Owenia fusiformis</i> <i>Paranaitis kosteriensis</i> <i>Pectinaria koreni</i> <i>Pholoe inornata</i> <i>Phyllodoce laminosa</i> <i>Phyllodoce lineata</i> <i>Phyllodoce longipes</i> <i>Phyllodoce maculata</i> <i>Phyllodoce mucosa</i> <i>Poecilochaetus serpens</i> <i>Polycirrus medusa</i> <i>Polydora ciliata</i> <i>Psamathe fusca</i> <i>Scalibregma inflatum</i> | Sipuncula | Sipunculien sp. | | |
| | | Echiura | <i>Echiurus echiurus</i> <i>Thalassema thalasseum</i> | | |
| | | Crustacea | <i>Ampelisca brevicornis</i> <i>Atylus falcatus</i> <i>Bathyporeia gracilis</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Crangon crangon</i> <i>Diastylis bradyi</i> <i>Gammarus locusta</i> <i>Gammarus sp</i> <i>Leucothoe incisa</i> <i>Melita palmata</i> <i>Mesopodopsis slabberi</i> <i>Pariambus typicus</i> <i>Pagurus bernhardus</i> <i>Urothoe poseidonis</i> | | |
| | | Mollusca | <i>Abra alba</i> <i>Barnea candida</i> <i>Cerastoderma edule</i> <i>Corbula gibba</i> <i>Donax vittatus</i> <i>Ensis arcuatus</i> <i>Ensis directus</i> <i>Ensis sp</i> <i>Hinia reticulata</i> <i>Lunatia alderi</i> <i>Lutraria lutraria</i> <i>Mactra corallina</i> <i>Mactra glauca</i> <i>Macoma balthica</i> <i>Mya arenaria</i> <i>Mysella bidentata</i> <i>Nucula turgida</i> <i>Pandora albida</i> <i>Phaxas pellucidus</i> <i>Spisula subtruncata</i> <i>Tellina fabula</i> | | |

Caractérisation des assemblages macrobenthiques définis à l'échelle saisonnière (Chapitre 3)

I. CARACTERISATION DES ASSEMBLAGES BENTHIQUES HIVERNAUX

Etablie à partir d'une matrice composée de 23 stations et 39 espèces, la classification ascendante hiérarchique (Figure E.1) définit trois assemblages faunistiques localisés spatialement à la figure E.2. Les taxa indicateurs et les valeurs IndVal de chaque groupe cénotique déterminé ont été précisés dans le tableau E.1.

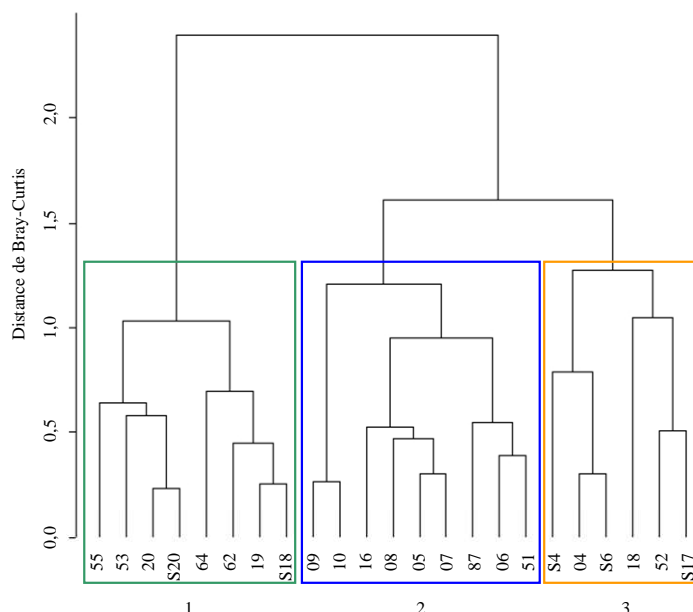


Figure E.1. Dendrogramme représentant la distance de Bray-Curtis (appliquée après transformation des données par la fonction \sqrt{x}) des 23 stations échantillonnées à la benne Hamon au mois de mars 2002. Seules les espèces présentes à raison d'au moins 5 ind. $0,5m^{-2}$ ont été considérées.

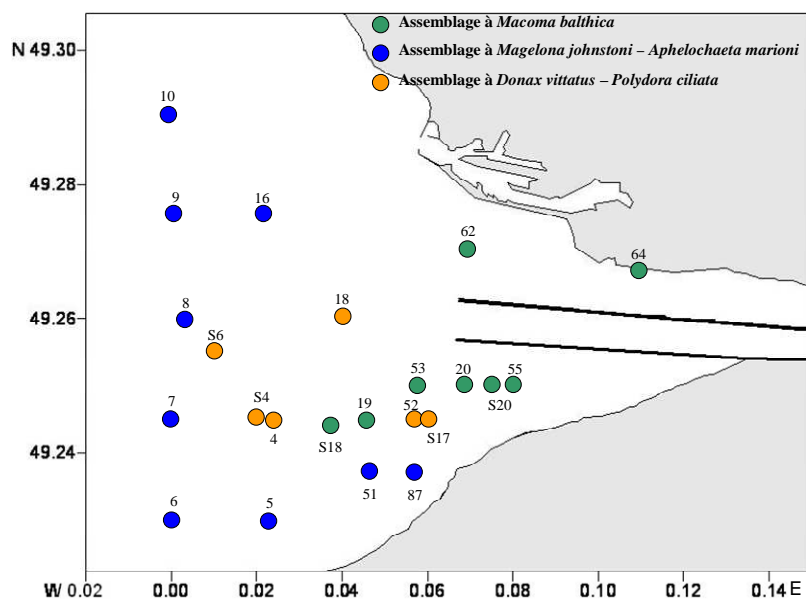


Figure E.2. Distribution spatiale des assemblages faunistiques identifiés au mois de mars 2002.

Tableau E.1. Taxa indicateurs des assemblages définis au mois de mars 2002. Le nom d'espèce est souligné lorsque la valeur IndVal de cette espèce est maximale à ce niveau de coupure.

| | Espèces indicatrices | Valeurs IndVal (%) |
|--------------|-----------------------------------|--------------------|
| Assemblage 1 | <i>Macoma balthica</i> | 46,1 |
| Assemblage 2 | <i>Magelona johnstoni</i> | 88,3 |
| | <i>Aphelochaeta marioni</i> | 87,8 |
| | <i>Lanice conchilega</i> | 77,8 |
| | <u><i>Magelona filiformis</i></u> | 77,8 |
| | <u><i>Sigalion mathildae</i></u> | 77,8 |
| Assemblage 3 | <i>Tellina fabula</i> | 65,0 |
| | <i>Donax vittatus</i> | 50,0 |
| | <u><i>Polydora ciliata</i></u> | 33,3 |

I.1. Assemblage 1 : assemblage à *Macoma balthica*

Constitué de huit stations localisées dans le secteur interne de l'estuaire (fosses nord et sud ; Figure E.2), cet assemblage abrite peu d'espèces (15). L'abondance moyenne y est faible ($24,4 \pm 14,9$ ind. $0,5m^{-2}$) et largement représentée par les polychètes et les mollusques. La biomasse moyenne ($0,3 \pm 0,4$ g PSLC. $0,5m^{-2}$) est essentiellement liée à la présence des Mollusques (Tableau E.2). La faible valeur de l'indice de diversité (2,4) illustre l'oligospécificité de cet assemblage.

Tableau E.2. Importance relative des nombres d'espèces et d'individus et des biomasses des Annélides Polychètes, Mollusques et Crustacés au sein de l'assemblage à *Macoma balthica* en période hivernale.

| | Annélides | Mollusques | Crustacés |
|--|-----------------|-----------------|-----------------|
| Nombre d'espèces | 6 | 7 | 2 |
| Nombre moyen d'individus (ind. $0,5m^{-2} \pm$ ET) | $10,0 \pm 13,7$ | $14,1 \pm 9,9$ | $0,3 \pm 0,7$ |
| Biomasse (g PSLC. $0,5 m^2 \pm$ ET) | $0,04 \pm 0,03$ | $0,25 \pm 0,38$ | $0,01 \pm 0,01$ |

Le Polychète *Nephtys hombergii* et le Bivalve *Macoma balthica* contribuent à eux seuls à plus de 70% des effectifs (respectivement $10,3 \pm 6,5$ ind. $0,5m^{-2}$ et $7,3 \pm 14,7$ ind. $0,5m^{-2}$). Cette dernière espèce, indicatrice de l'assemblage, matérialise à cette densité, le peuplement des vases estuariennes à *M. balthica*, définie par Petersen (1913).

I.2. Assemblage 2 : assemblage à *Magelona johnstoni* – *Aphelochaeta marioni*

Etabli sur des sédiments allant des vases sableuses aux sables propres, cet assemblage est composé de 9 stations ceinturant l'estuaire (Figure E.2). Si le nombre d'espèces (52) qu'il abrite est supérieur à celui de l'assemblage 3 à *Donax vittatus* – *Polydora ciliata*, l'abondance et la biomasse moyennes sont analogues (respectivement $261,2 \pm 273,4$ ind. $0,5m^{-2}$ et $3,2 \pm 3,2$ g PSLC. $0,5m^{-2}$). Les Annélides Polychètes et les Mollusques représentent l'essentiel des espèces (respectivement 26 et 13 espèces soit 50,0 et 25,0% ; Tableau E.3) et les Annélides Polychètes contribuent

majoritairement aux effectifs ($222,0 \pm 241,2 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ - 85,0% ; Tableau E.3). En revanche, la biomasse moyenne ($3,2 \pm 3,1 \text{ g PSLC. }0,5\text{m}^{-2}$) est représentée essentiellement par les Echinodermes et les Annélides Polychètes (Tableau E.3).

Tableau E.3. Importance relative des nombres d'espèces et d'individus et des biomasses des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et des phyla 'Divers' au sein de l'assemblage à *Magelona johnstoni* - *Aphelochaeta marioni* en période hivernale.

| | Annélides | Mollusques | Crustacés | Echinodermes | Divers |
|--|-------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Nombre d'espèces (%) | 26 | 13 | 4 | 4 | 5 |
| Nombre moyen d'individus ($\text{ind.}0,5\text{m}^{-2} \pm \text{ET}$) | $222,0 \pm 241,2$ | $25,55 \pm 29,1$ | $0,9 \pm 1,3$ | $9,3 \pm 12,4$ | $3,4 \pm 6,4$ |
| Biomasse ($\text{g PSLC.}0,5 \text{ m}^2 \pm \text{ET}$) | $1,26 \pm 1,18$ | $0,32 \pm 0,22$ | $0,01 \pm 0,01$ | $1,43 \pm 1,18$ | $0,18 \pm 0,49$ |

Présentant des valeurs d'IndVal maximales (Tableau E.1), les Annélides Polychètes *A. marioni* et *M. johnstoni* dominent numériquement ce groupement cénotique (respectivement $101,6 \pm 195,5 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ - 38,9% et $42,7 \pm 59,0 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ - 16,3%). Les indices de diversité (3,4) et régularité (0,6) témoignent d'une structure marquée mais augmentent toutefois lorsque ces deux espèces sont écartées du traitement numérique (4,4 et 0,8).

Les espèces accompagnatrices sont affines des sables fins plus ou moins envasés telles *O. fusiformis*, *P. koreni*, *M. bidentata*, *A. alba*, *E.cordatum*, et typiques des sables fins (*A. baltica*, *M. filiformis*, *S. bombyx*, *S. mathildae* ou *S. decoratus*).

I.3. Assemblage 3 : assemblage à *Donax vittatus* – *Polydora ciliata*

Formé de 6 stations localisées en fosse sud, à sa sortie et dans le prolongement du chenal de navigation (Figure E.2), cet assemblage abrite 27 espèces et présente une abondance et une biomasse moyennes de $226,8 \pm 399,8 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ et $3,9 \pm 4,2 \text{ g PSLC.}0,5\text{m}^{-2}$ respectivement (Tableau E.4).

Tableau E.4. Importance relative des nombres d'espèces et d'individus et des biomasses des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et des phyla 'Divers' au sein de l'assemblage à *Donax vittatus* - *Polydora ciliata* en période hivernale.

| | Annélides | Mollusques | Crustacés | Echinodermes | Divers |
|--|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Nombre d'espèces (%) | 13 | 7 | 4 | 2 | 1 |
| Nombre moyen d'individus ($\text{ind.}0,5\text{m}^{-2} \pm \text{ET}$) | $205,8 \pm 382,8$ | $17,7 \pm 17,2$ | $2,3 \pm 4,3$ | $0,8 \pm 2,0$ | $0,2 \pm 0,4$ |
| Biomasse ($\text{g PSLC.}0,5 \text{ m}^2 \pm \text{ET}$) | $1,19 \pm 1,69$ | $2,13 \pm 2,33$ | $0,56 \pm 1,38$ | $0,01 \pm 0,01$ | $0,01 \pm 0,02$ |

Le polychète tubicole *O. fusiformis* domine numériquement cet assemblage ($179,5 \pm 368,0 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ – 79,1% de l'abondance moyenne) malgré sa distribution très hétérogène au sein des stations le constituant (Figure III.18, chapitre 3). En l'excluant du traitement numérique, les indices de diversité et de régularité révèlent une structure plus marquée de ce groupement cénotique (respectivement 3,6 et 0,8 contre 1,5 et 0,3).

Les autres espèces constituant cet assemblage sont peu abondantes et, de même qu'*O. fusiformis*, sont caractéristiques de la communauté des sables fins envasés : *P. koreni* ($12,8 \pm 5,7$ ind. $0,5m^{-2}$), *A. alba* ($5,2 \pm 2,3$ ind. $0,5m^{-2}$), *M. bidentata* ($2,8 \pm 1,2$ ind. $0,5m^{-2}$).

Bien que le fond des stations constituant cet assemblage soit riche en pélites, le Mollusque *Donax vittatus*, affine des sédiments sableux, correspond au taxon indicateur de ce groupement cénotique (Tableau E.1). Paradoxalement, il figure parmi les cinq espèces numériquement dominantes ($6,5 \pm 2,9$ ind. $0,5m^{-2}$).

II. CARACTERISATION DES ASSEMBLAGES BENTHIQUES PRINTANIERS

La classification ascendante hiérarchique, établie à partir de la matrice composée de 23 stations et 51 espèces, met en évidence trois groupes faunistiques d'importance très inégale (Figures E.3 et E.4). Leurs taxa indicateurs ont été précisés dans le tableau E.5.

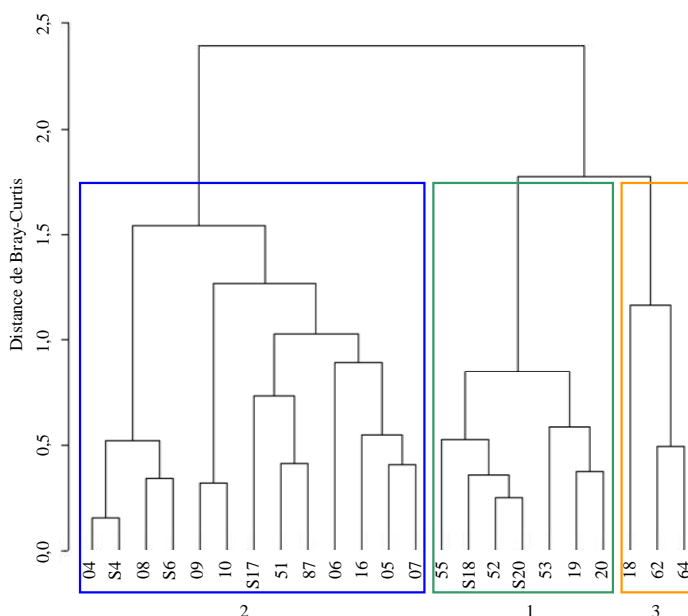


Figure E.3. Dendrogramme représentant la distance de Bray-Curtis (appliqué après transformation des données par la fonction \sqrt{x}) des 23 stations échantillonnées à la benne Hamon au mois de mai 2002. Seules les espèces présentes à raison d'au moins 5 ind. $0,5m^{-2}$ ont été considérées.

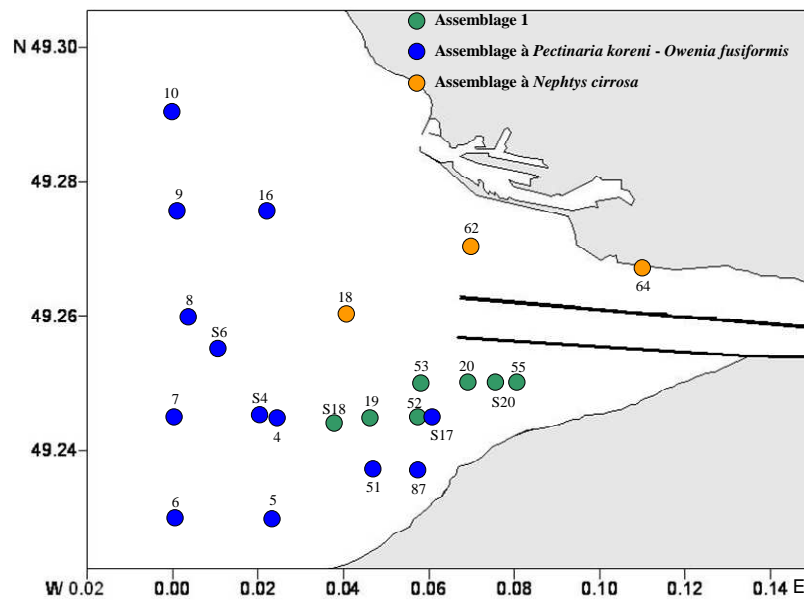


Figure E.4. Distribution spatiale des assemblages faunistiques identifiés au mois de mai 2002.

Tableau E.5. Taxa indicateurs des assemblages définis au mois de mai 2002. Le nom d'espèce est souligné lorsque la valeur IndVal de cette espèce est maximale à ce niveau de coupure. Aucun taxon n'est indicateur de l'assemblage 2.

| | Espèces indicatrices | Valeurs IndVal (%) |
|--------------|---------------------------|--------------------|
| Assemblage 1 | | |
| Assemblage 2 | <i>Pectinaria koreni</i> | 82,5 |
| | <i>Owenia fusiformis</i> | 75,5 |
| | <i>Hinia reticulata</i> | 51,5 |
| | <i>Amphiura brachiata</i> | 61,5 |
| | <i>Nucula turgida</i> | 57,8 |
| Assemblage 3 | <i>Nephtys cirrosa</i> | 63,4 |

II.1. Assemblage 1

Cet assemblage ne se définit par aucune espèce indicatrice selon la méthode de l'IndVal (Tableau E.5). Localisé dans la fosse sud et à son débouché (Figure E.4), il abrite un peuplement au sein duquel richesse spécifique et abondance moyenne sont supérieures à son homologue hivernal, même si ces indices restent faibles (respectivement 14 espèces et $62,1 \pm 65,0 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$). Les biomasses sont du même ordre de grandeur ($0,2 \pm 0,1 \text{ g PSLC.}0,5\text{m}^{-2}$) et est essentiellement liée à la présence des Mollusques (Tableau E.6).

Tableau E.6. Importance relative des nombres d'espèces et d'individus et des biomasses des Annélides Polychètes, Mollusques et Crustacés au sein de l'assemblage 1 en période printanière.

| | Annélides | Mollusques | Crustacés |
|--|-----------------|-----------------|-----------------|
| Nombre d'espèces | 5 | 7 | 2 |
| Nombre moyen d'individus ($\text{ind.}0,5\text{m}^{-2} \pm \text{ET}$) | $12,1 \pm 8,8$ | $49,7 \pm 63,9$ | $0,3 \pm 0,5$ |
| Biomasse ($\text{g PSLC.}0,5 \text{ m}^2 \pm \text{ET}$) | $0,02 \pm 0,01$ | $0,17 \pm 0,11$ | $0,01 \pm 0,01$ |

Ce groupement faunistique, de faibles diversité (1,3) et régularité (0,3) est dominé par deux espèces, en proportions toutefois bien différentes : *Abra alba* ($46,0 \pm 65,3 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ soit 74,0%) et *Nephtys hombergii* ($2,3 \pm 4,0 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ soit 17,5 %).

Les espèces accompagnatrices sont caractéristiques des deux communautés majeures de l'estuaire :

- *Mysella bidentata* ($0,4 \pm 0,5 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$) et *Owenia fusiformis* ($0,4 \pm 1,1 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$), composantes classiques de la communauté des sables fins envasés

- *Macoma balthica* ($2,3 \pm 4,0 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$), caractéristique de la communauté des vases estuariennes soumises à dessalure.

II.2. Assemblage 2 : assemblage à *Pectinaria koreni* – *Owenia fusiformis*

Cet assemblage, qui regroupe le plus grand nombre de stations, se distribue géographiquement dans la partie la plus externe de l'estuaire et tend à pénétrer dans la fosse sud (Figure E.4). Le nombre d'espèces (63) ainsi que ses abondance et biomasse moyennes ($680,5 \pm 1233,8 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ et $4,8 \pm 6,2 \text{ g PSLC.}0,5\text{m}^{-2}$ respectivement) sont plus élevées qu'en période hivernale (Tableau E.7) tandis que les indices de diversité et régularité tendent à diminuer (respectivement 2,9 et 0,5).

Tableau E.7. Importance relative des nombres d'espèces et d'individus et des biomasses des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et des phyla 'Divers' au sein de l'assemblage à *Pectinaria koreni* – *Owenia fusiformis* en période printanière.

| | Annélides | Mollusques | Crustacés | Echinodermes | Divers |
|--|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Nombre d'espèces (%) | 31 | 17 | 8 | 3 | 4 |
| Nombre moyen d'individus ($\text{ind.}0,5\text{m}^{-2} \pm \text{ET}$) | $252,4 \pm 467,6$ | $398,8 \pm 729,7$ | $2,8 \pm 2,6$ | $21,7 \pm 42,4$ | $4,8 \pm 12,0$ |
| Biomasse ($\text{g PSLC.}0,5 \text{ m}^2 \pm \text{ET}$) | $0,54 \pm 0,53$ | $1,31 \pm 1,03$ | $0,01 \pm 0,01$ | $2,62 \pm 4,82$ | $0,32 \pm 0,82$ |

Il est dominé par les Mollusques Bivalves *Mysella bidentata* ($280,0 \pm 41,1 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$) et *Abra alba* ($100,2 \pm 14,7 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$) et l'Annélide Polychète *Aphelochaeta marioni* ($137,9 \pm 20,6 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$).

Au sein du cortège faunistique figurent également des espèces dont la présence est liée à celle d'une fraction pélagique (*Owenia fusiformis* : $22,3 \pm 31,5 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$; *Pectinaria koreni* : $18,7 \pm 33,0 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$) et d'une fraction de sables propres (*Amphiura brachiata* : $15,5 \pm 30,7 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$; *Magelona johnstoni* : $19,9 \pm 41,0 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$; *Eone nordmanni* : $3,1 \pm 3,8 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$).

Le clivage visible sur la CAH (Figure E.3) entre les stations SA04, SA08, SAS4 et SAS6 et les autres ($d=1,5$) résulte de la différence de densités moyennes du Mollusque *Abra alba* ($292,5 \pm 150,9 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ contre $14,1 \pm 18,9 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ respectivement).

II.3. Assemblage 3 : assemblage à *Nephtys cirrosa*

Constitué des stations SA62 et SA64 localisées dans la fosse nord, et de la station SA18 située à l'embouchure du chenal de navigation (Figure E.4), cet assemblage se caractérise par son extrême oligospécificité et sa très faible diversité (0,2). Seules six espèces composent cet assemblage au printemps : trois Mollusques (*Donax vittatus*, *Macoma balthica* et *Mysella bidentata*) et trois Annélides Polychètes (*Nephtys cirrosa*, *Nereis succinea* et *Pectinaria koreni*). Leur contribution aux effectifs, qui sont très faibles (en moyenne $8,7 \pm 8,0 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$) sont respectivement de 57,7% et 42,3%. La contribution des Mollusques aux très faibles biomasses ($0,1 \pm 0,1 \text{ g PSLC.}0,5\text{m}^{-2}$) est prédominante (à plus de 80%).

III. CARACTERISATION DES ASSEMBLAGES BENTHIQUES ESTIVAUX

La matrice utilisée pour la classification hiérarchique ascendante se compose de 22 stations et 55 espèces. Le dendrogramme résultant fait clairement apparaître trois groupes faunistiques (Figures E.5 et E.6) caractérisés par des taxa indicateurs (Tableau E.8).

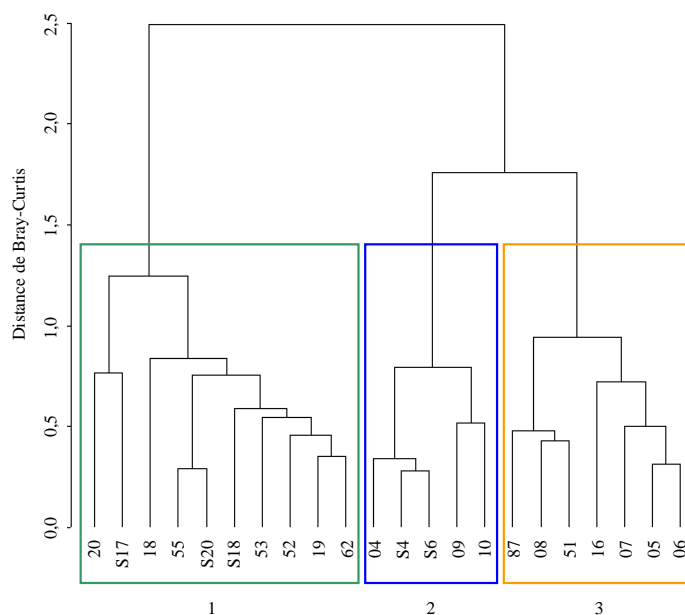


Figure E.5. Dendrogramme représentant la distance de Bray-Curtis (appliquée après transformation des données par la fonction \sqrt{x}) des 22 stations échantillonnées à la benne Hamon au mois de septembre 2002. Seules les espèces présentes à raison d'au moins $5 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ ont été considérées.

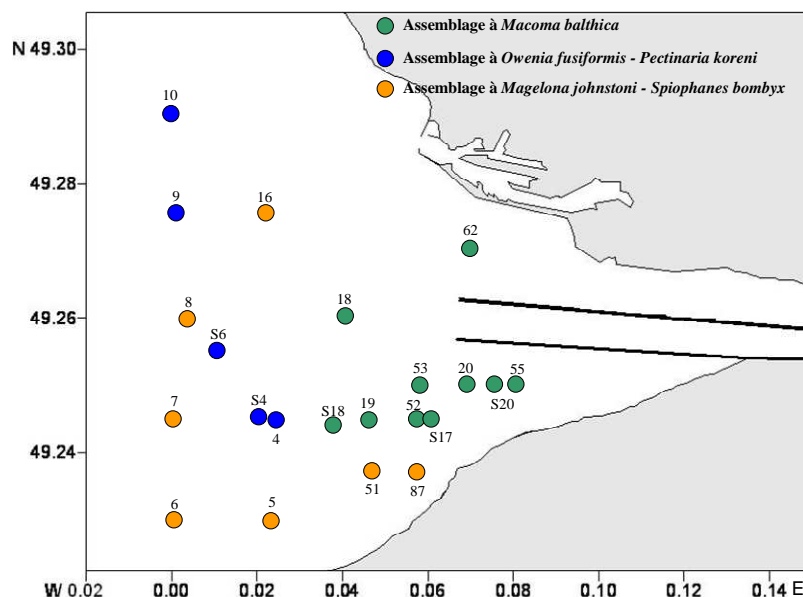


Figure E.6. Distribution spatiale des assemblages faunistiques identifiés au mois de septembre 2002.

Tableau E.8. Taxa indicateurs des assemblages définis au mois de septembre 2002. Le nom d'espèce est souligné lorsque la valeur IndVal de cette espèce est maximum à ce niveau de coupure.

| | Espèces indicatrices | Valeurs IndVal (%) |
|-----------------------|---------------------------|--------------------|
| Assemblage 1 | <u>Macoma balthica</u> | 50,0 |
| Assemblage 2 | <u>Owenia fusiformis</u> | 97,4 |
| | <u>Pectinaria koreni</u> | 88,4 |
| | <u>Abra alba</u> | 86,7 |
| | <u>Lanice conchilega</u> | 82,5 |
| | <u>Ophiura ophiura</u> | 80,8 |
| | <u>Nephtys hombergii</u> | 78,6 |
| | <u>Amphiura brachiata</u> | 77,5 |
| | <u>Phaxas pellucidus</u> | 60,0 |
| | <u>Ampharete baltica</u> | 59,4 |
| | <u>Hinia reticulata</u> | 57,0 |
| <u>Nucula turgida</u> | 54,8 | |
| Assemblage 3 | <u>Magelona johnstoni</u> | 85,1 |
| | <u>Spiophanes bombyx</u> | 65,9 |
| | <u>Sigalion mathildae</u> | 57,1 |

III.1. Assemblage 1 : assemblage à *Macoma balthica*

Rencontré dans la zone interne de l'estuaire (Figure E.6), cet assemblage faunistique est composé de 23 espèces et peuplé en moyenne par seulement $39,2 \pm 35,6 \text{ ind.}0,5\text{m}^{-2}$ (Tableau E.9). Les valeurs de biomasse, faibles ($0,9 \pm 2,0 \text{ g PSLC.}0,5\text{m}^{-2}$), sont principalement dues aux Annélides Polychètes (73,5% - Tableau E.9).

ANNEXE E

Tableau E.9. Importance relative des nombres d'espèces et d'individus et des biomasses des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés et Echinodermes de l'assemblage à *Macoma balthica* en période estivale.

| | Annélides | Mollusques | Crustacés | Echinodermes |
|--|-------------|-------------|-------------|--------------|
| Nombre d'espèces (%) | 9 | 9 | 4 | 1 |
| Nombre moyen d'individus (ind.0,5m ⁻² ± ET) | 16,0 ± 15,6 | 22,3 ± 21,2 | 0,6 ± 0,7 | 0,3 ± 0,5 |
| Biomasse (g PSLC.0,5 m ² ± ET) | 0,67 ± 1,88 | 0,21 ± 0,22 | 0,01 ± 0,01 | 0,01 ± 0,01 |

Dominant clairement ce peuplement ($16,3 \pm 18,0$ ind.0,5m⁻² – 41%), *Abra alba* est accompagnée de *Nephtys hombergii* ($6,9 \pm 5,9$ ind.0,5m⁻²) et *Pectinaria koreni* ($5,8 \pm 5,9$ ind.0,5m⁻²), espèces caractéristiques des sables envasés.

Ces espèces dominantes, responsables des indices de diversité (2,3) et régularité (0,5) peu élevés sont accompagnées d'espèces aux préférences édaphiques différentes, telles *Nephtys cirrosa* ($2,2 \pm 7,0$ ind.0,5m⁻²), affine des sables propres ou *Macoma balthica* ($2,7 \pm 4,0$ ind.0,5m⁻²) préférante des vases et tolérante à la dessalure.

III.2. Assemblage 2 : assemblage à *Owenia fusiformis* – *Pectinaria koreni*

Les cinq stations constituant cet assemblage se réfèrent, au plan édaphique, à des vases plus ou moins sableuses (Figure III.5, chapitre 3). Au sein de cet assemblage, 51 espèces ont été récoltées. L'abondance totale ainsi que la biomasse y sont élevées : respectivement $1227,6 \pm 573,0$ ind.0,5m⁻² et $7,4 \pm 2,0$ g PSLC.0,5m⁻² (Tableau E.10).

Tableau E.10. Importance relative des nombres d'espèces et d'individus et des biomasses des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et phyla des 'Divers' au sein de l'assemblage à *Owenia fusiformis* – *Pectinaria koreni* en période estivale.

| | Annélides | Mollusques | Crustacés | Echinodermes | Divers |
|--|---------------|---------------|-------------|--------------|------------|
| Nombre d'espèces (%) | 27 | 13 | 4 | 3 | 4 |
| Nombre moyen d'individus (ind.0,5m ⁻² ± ET) | 860,4 ± 365,3 | 334,2 ± 266,5 | 1,6 ± 2,6 | 26,4 ± 26,6 | 5,0 ± 7,1 |
| Biomasse (g PSLC.0,5 m ² ± ET) | 2,48 ± 1,77 | 2,78 ± 1,73 | 0,01 ± 0,01 | 1,53 ± 2,30 | 0,6 ± 0,83 |

Contribuant à plus de 70% des effectifs, les Annélides Polychètes *Owenia fusiformis* ($498,4 \pm 380,6$ ind.0,5m⁻²), *Aphelochaeta marioni* ($149,4 \pm 331,3$ ind.0,5m⁻²) et le Mollusque Bivalve *Abra alba* ($237,6 \pm 269,5$ ind.0,5m⁻²) dominent numériquement l'assemblage et sont notamment responsables de ses faibles diversité (2,8) et régularité (0,5).

Les espèces indicatrices telles *Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni* ou *Abra alba* (Tableau E.8) ainsi que le cortège d'espèces accompagnatrices (*Echinocardium cordatum*, *Mysella bidentata*, *Lunatia alderi*) rattachent cette unité biocénotique au peuplement à *Abra alba*-*Pectinaria koreni* sous son faciès type.

III.3. Assemblage 3 : assemblage à *Magelona johnstoni* - *Spiophanes bombyx*

Composé de sept stations distribuées de la fosse sud jusqu'à la sortie de la fosse nord (station SA16) suivant une ceinture (Figure E.6), cet assemblage faunistique est en place sur des fonds à dominante sableuse. Il abrite un total de 44 espèces, une abondance totale de $171,7 \pm 120,6$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$ et une biomasse de $1,16 \pm 0,59$ g PSLC. $0,5\text{m}^{-2}$ (Tableau E.11).

Tableau E.11. Importance relative des nombres d'espèces et d'individus et des biomasses des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et phyla des 'Divers' au sein de l'assemblage à *Magelona johnstoni* – *Spiophanes bombyx* en période estivale.

| | Annélides | Mollusques | Crustacés | Echinodermes | Divers |
|---|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Nombre d'espèces (%) | 24 | 10 | 4 | 3 | 3 |
| Nombre moyen d'individus (ind. $0,5\text{m}^{-2} \pm \text{ET}$) | $132,7 \pm 121,5$ | $36,3 \pm 55,4$ | $0,7 \pm 0,7$ | $1,3 \pm 1,5$ | $0,7 \pm 0,9$ |
| Biomasse (g PSLC. $0,5 \text{ m}^2 \pm \text{ET}$) | $0,63 \pm 0,57$ | $0,29 \pm 0,16$ | $0,11 \pm 0,28$ | $0,04 \pm 0,07$ | $0,09 \pm 0,15$ |

L'espèce dominante est l'Annélide Polychète *Magelona johnstoni* ($87,0 \pm 124,6$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$ – 50,7%). Particulièrement abondante dans les fonds de sables propres (stations SA05, SA07, SA08 et SA16 ; Figure III.20, chapitre 3), elle peut atteindre jusqu'à $345,0$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$ (station SA16). En excluant du traitement numérique cette espèce pourtant indicatrice de l'assemblage (Tableau E.8), les indices de Shannon-Weaver et de régularité (initialement de 2,8 et 0,5) révèle un groupe faunistique plus équilibré ($H'=3,8$ et $J=0,7$).

Si *M. johnstoni* contribue majoritairement aux effectifs, le classement des abondances met en évidence la dominance d'espèces liées à la présence de pélites : *Abra alba* ($20,1 \pm 30,5$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$), *Owenia fusiformis* ($12,9 \pm 11,2$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$), *Mysella bidentata* ($11,4 \pm 24,2$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$) ou *Nephtys hombergii* ($9,3 \pm 9,1$ ind. $0,5\text{m}^{-2}$).

Mesure de l'oxygène dissous dans l'eau intersititelle par la microélectrode et calcul des flux diffusifs à l'interface eau-sédiment

I. MICROELECTRODE A OXYGENE

La microélectrode utilisée dans notre étude est une microélectrode à oxygène de type Clark (Revsbech, 1989 ; UnisenseTM ; Figure F.1).

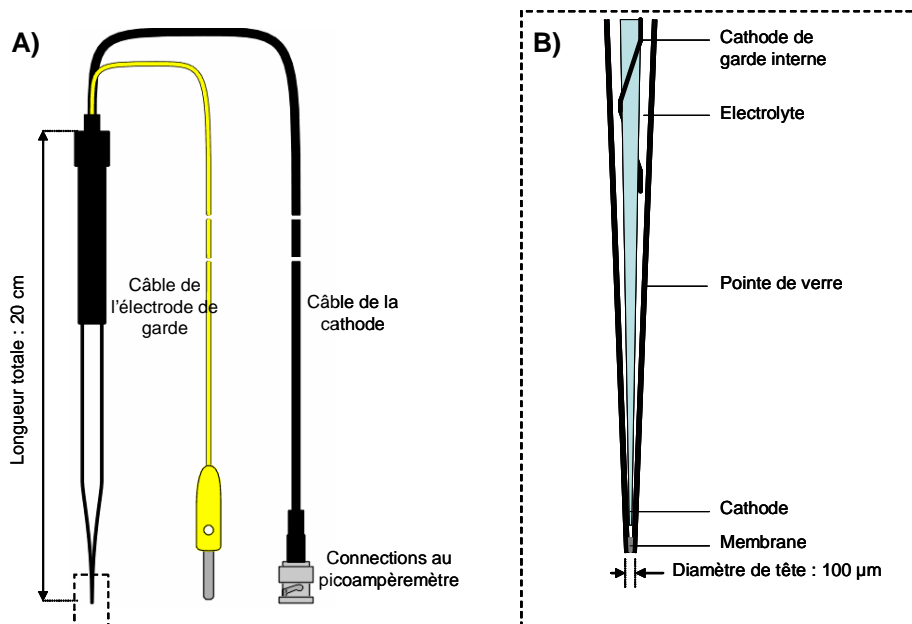


Figure F.1. Représentations schématiques de la microélectrode à oxygène UnisenseTM OX100. A : vue générale ; B : détail de la pointe de la microélectrode (source : <http://www.unisense.com>).

Munie d'une cathode de référence interne, elle est couplée à un pico-ampèremètre qui permet la mesure de très faibles intensités électriques qui sont proportionnelles à la concentration en oxygène (entre l'extérieur et l'électrolyte composant le bout de l'électrode) au niveau de la tête de l'électrode (Figure F.2). Le diamètre de tête de l'électrode est de 100 µm et le temps de réponse rapide, de l'ordre de 95% de réponse en 5 secondes. La résolution de ce type de capteur peut atteindre quelques dizaines de micromètres¹. L'utilisation d'un micromanipulateur manuel a permis d'obtenir une résolution verticale de l'ordre de 200 µm.

¹ Il est généralement admis que la résolution est égale à la moitié du diamètre de tête de la microélectrode (L. Denis, com. pers.).

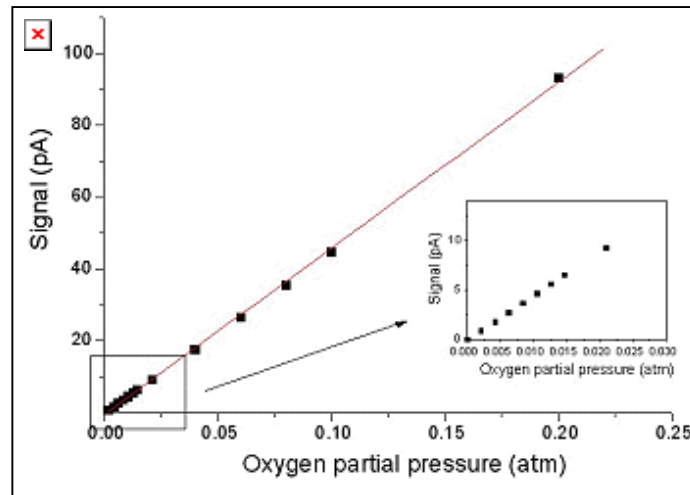


Figure F.2. Corrélation entre la pression partielle d'oxygène mesurée (atm) et le signal enregistré par le pico-ampèremètre (pA).

La linéarité de la réponse de la microélectrode a été vérifiée par rapport à la méthode de Winkler (Aminot & Chaussepied, 1983) et la courbe de calibrage ainsi établie a servi de référence pour convertir les intensités électriques mesurées (en pA) en concentration d'oxygène ($\mu\text{mol.l}^{-1}$, ou μM). Un étalonnage a été établi pour chaque série de mesure en considérant une relation linéaire entre la concentration en oxygène mesurée dans une eau saturée en oxygène (bullage pendant 10 minutes) et la concentration minimale d'oxygène mesurée en profondeur dans un sédiment anoxique (estimée nulle).

II. CALCULS DES FLUX DIFFUSIFS

Les flux diffusifs à l'interface eau-sédiment sont calculés à partir des gradients de concentration des substances dissoutes dans la colonne sédimentaire. Si seule la diffusion moléculaire est prise en compte, la première loi de Fick (Berner, 1980) permet le calcul du flux diffusif J résultant ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) :

$$J = \varphi \times D_s \times (\Delta C / \Delta z)_{z=0}$$

φ étant la porosité, D_s le coefficient de diffusion du composé dissous ($\text{m}^2.\text{h}^{-1}$) et $(\Delta C / \Delta z)_{z=0}$ le gradient de concentration du composé dissous (C) en fonction de la profondeur (z) à l'interface eau-sédiment ($z = 0$).

Le coefficient de diffusion d'un composé D_s dépend de la vitesse de diffusion moléculaire D_m à la température mesurée *in-situ*, et de la tortuosité θ représentant la nature plus ou moins compacte du sédiment étudié :

$$D_s = \frac{D_m}{\theta^2}$$

La diffusion moléculaire D_m ($\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$) d'un composé dissous est calculée à partir de sa diffusion moléculaire à une température de 0°C (D_0), de la température ambiante du sédiment à laquelle les mesures ont été effectuées (t), et d'un coefficient spécifique a de l'ion considéré :

$$D_m = D_0 + at$$

Les valeurs de D_0 et a , utilisées pour le calcul des flux diffusifs d'oxygène et d'ammonium, et présentées dans le tableau F.1 proviennent de Soetaert *et al.* (1996) et Boudreau (1997).

Tableau F.1. Valeurs du coefficient de diffusion moléculaire à 0°C et du coefficient a , caractéristiques des deux composés dissous étudiés.

| | D_0 ($10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$) | a ($10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$) |
|-----------------|--|--|
| NH_4^+ | 9,5 | 0,413 |
| O_2 | 11,05 | 0,447 |

Définie par Berner (1980), la tortuosité θ correspond à la distance dL qu'un composé dissous doit parcourir pour couvrir une distance dx . Ce rapport dL/dx est le plus souvent calculé à partir de la porosité, et parmi les formulations proposées pour l'estimer, Boudreau (1997) établit que la meilleure relation est de type :

$$\theta^2 = 1 - 2 \ln(\varphi)$$

Les flux diffusifs d'oxygène sont généralement dirigés de la colonne d'eau vers le sédiment. Par convention, ils sont de signe négatif. Cependant, la terminologie fréquemment employée reprend le terme de Diffusive Oxygen Uptake (DOU) assimilé à une demande benthique en oxygène. Dans ce contexte, les flux diffusifs d'oxygène ont été exprimés en valeur positive.

III. BIBLIOGRAPHIE

Aminot A. & Chaussepied M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. *Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Brest*, 395 p.

Berner R.A., 1980. Early diagenesis: a theoretical approach. *New Jersey: Princeton University Press*, 241 p.

Boudreau B.P., 1997. Diagenetic models and their implementation. *Berlin: Springer*, 415 p.

Revsbech N.P., 1989. An oxygen microsensor with a guard cathode. *Limnology and Oceanography*, **34**: 472-476.

Soetaert K., Herman P.M.J. & Middelburg J.J., 1996. A model of early diagenetic processes from the shelf to abyssal depths. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **60**: 1019-1040.

Diversité et régularité des peuplements échantillonnés lors du suivi bi-mensuel (Chapitre 4)

I. STATION SAK

La diversité du peuplement faunistique en place à la station SAK varie de 0,9 (29 septembre) à 2,5 (16 mai). Exceptée sa valeur observée le 16 mai, cet indice diminue au cours du suivi (Figure G.1) et cette évolution reflète la dominance d'un très petit nombre d'espèces (*M. johnstoni* et *N. cirrosa*).

L'indice de régularité évolue de façon relativement synchrone avec celui de la diversité de Shannon-Weaver. La diminution de cet indice à partir du 18 juin reflète la dominance de plus en plus marquée d'une seule espèce au sein de l'assemblage : l'Annélide Polychète *M. johnstoni* (35,2% des individus le 23 mars – 76,7% des individus le 29 septembre).

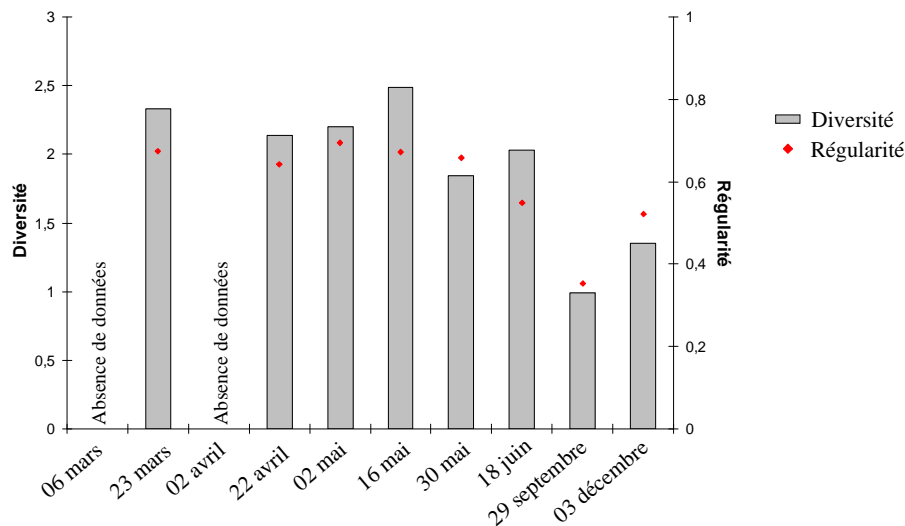


Figure G.1. Evolution des indices de diversité et d'équitabilité à la station SAK du 6 mars au 3 décembre 2002.

II. STATIONS SA52 ET SA62

Les peuplements faunistiques en place à ces stations présentent des diversités spécifiques moyennes comparables et supérieures à 2 (respectivement $2,28 \pm 0,69$ et $2,41 \pm 0,48$). L'indice de Shannon-Weaver varie toutefois au cours du suivi, notamment à la station SA52 où les fluctuations sont plus marquées (Figure G.2). La tendance à l'augmentation observée à cette dernière station suggère une modification de la hiérarchie des espèces et une structuration progressive du peuplement. A la station SA62, l'indice de diversité évolue de façon plus chaotique jusqu'au 30 mai, date à partir de laquelle le peuplement macrobenthique en place tend à être mieux structuré. Cette tendance reflète l'augmentation du nombre d'espèces et le meilleur équilibre de la répartition des effectifs entre les différents taxa.

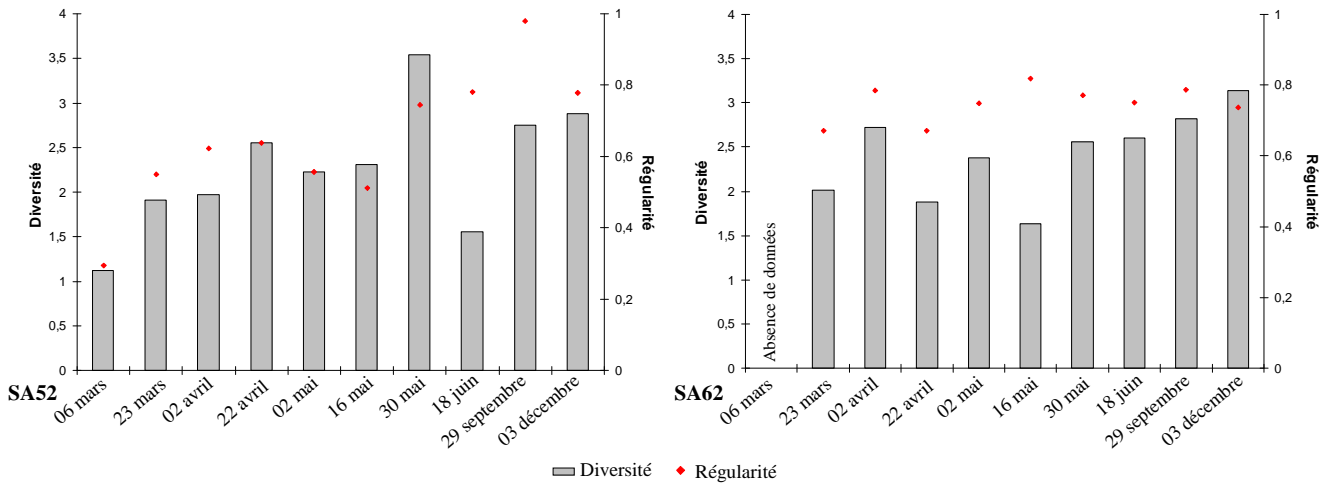


Figure G.2. Evolution des indices de diversité de Shannon-Weaver et de régularité aux stations SA52 et SA62 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Les indices moyens de régularité calculés sur l'ensemble du suivi aux stations SA52 et SA62, sont comparable ($0,75 \pm 0,05$ et $0,64 \pm 0,19$ respectivement). Toutefois, s'ils restent relativement stables au cours de l'année à la station SA62 (de 0,67 le 23 mars à 0,82 le 16 mai ; Figure G.2), ils couvrent une plus large gamme de valeurs à la station SA52 (de 0,29 le 6 mars à 0,97 le 29 septembre).

III. STATIONS SAF ET SAS4

Les diversités spécifiques moyennes des assemblages faunistiques aux stations SAF et SAS4 (respectivement $2,12 \pm 0,29$ et $2,11 \pm 0,39$) sont similaires à celles enregistrées aux stations des fosses. L'indice de Shannon-Weaver fluctue fortement aux deux stations au cours du suivi mais s'il y couvre une gamme de valeurs similaires (entre 1,5 et 2,5 à la station SAF, et entre 1,6 et 2,8 à la station SAS4 ; Figure G.3), les variations tant en terme de fréquence que d'amplitude sont toutefois plus prononcée à la station SAS4.

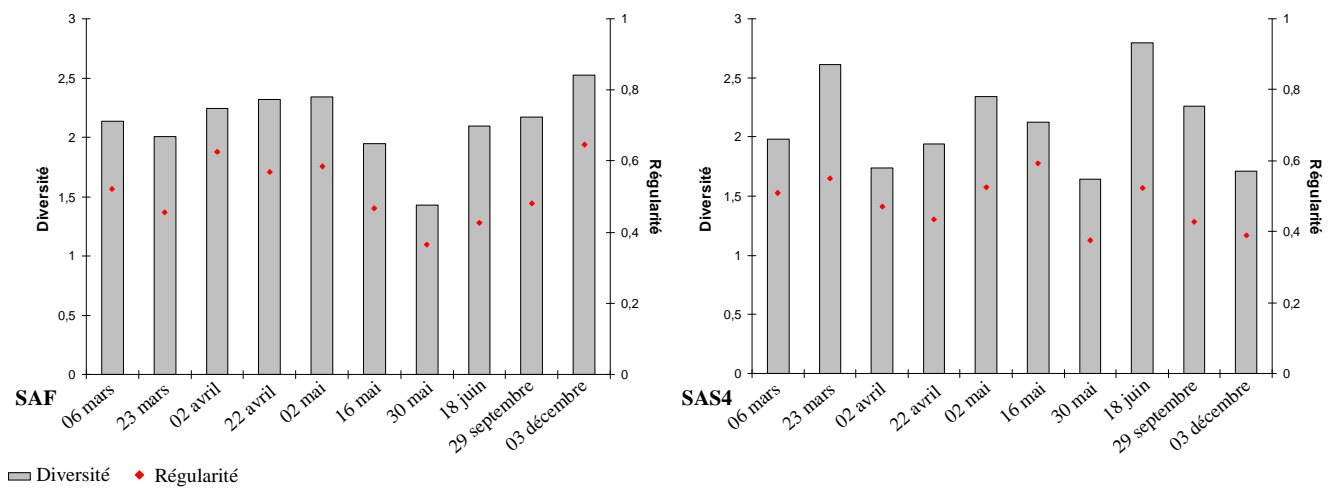


Figure G.3. Evolution des indices de diversité de Shannon-Weaver et de régularité aux stations SAF et SAS4 du 6 mars au 3 décembre 2002.

Si les paramètres faunistiques moyens sont toujours supérieurs à ceux observés au sein des fosses, tel n'est pas le cas des indices moyens de régularité qui témoigne d'une structuration plus faible des assemblages ($0,51 \pm 0,09$ et $0,47 \pm 0,07$ aux stations SAF et SAS4 respectivement). Aux stations SAF et SAS4, ces indices évoluent de façon synchrone avec ceux de la diversité spécifique, les valeurs fluctuant entre 0,45 et 0,64 à la station SAF et entre 0,37 et 0,54 à la station SAS4. Les plus faibles valeurs observées à la station SAF le 30 mai témoignent de la destructuration de l'assemblage qui se réorganise toutefois dès le 18 juin (Figure G.3).

Espèces récoltées au cours du suivi bi-mensuel (Chapitre 4)**Station SAK**

| | |
|----------------------------|---|
| Némerta | <i>Némerte sp.</i> |
| Annelida Polychaeta | <i>Aphelochaeta marioni</i> <i>Arenicola marina</i> <i>Capitella capitata</i> <i>Eone nordmanni</i> <i>Eteone flava</i> <i>Eteone picta</i> <i>Glycera tridactyla</i> <i>Heterocirrus alatus</i> <i>Magelona filiformis</i> <i>Magelona johnstoni</i> <i>Nephtys cirrosa</i> <i>Notomastus latericeus</i> <i>Pholoe assimilis</i> <i>Phyllodoce longipes</i> <i>Poecilochaetus serpens</i> <i>Spio decoratus</i> <i>Spio filicornis</i> <i>Spiophanes bombyx</i> |
| Crustacea | <i>Atylus falcatus</i> <i>Diastylis bradyi</i> <i>Gastrosaccus spinifer</i> <i>Leucothoe incisa</i> <i>Mesopodopsis slabberi</i> <i>Paramysis arenosa</i> <i>Pariambus typicus</i> <i>Pontocrates altamarinus</i> <i>Pygospio elegans</i> <i>Urothoe poseidonis</i> |
| Mollusca | <i>Abra alba</i> <i>Barnea candida</i> <i>Corbula gibba</i> <i>Hinia reticulata</i> <i>Macoma balthica</i> <i>Mysella bidentata</i> <i>Nucula turgida</i> <i>Tellina fabula</i> |
| Echinodermata | <i>Amphiura brachiata</i> |
| Euchordata | <i>Solea solea</i> |

Station SA52

| | |
|--------------------|--------------------------------|
| Ctenaria | <i>Cténaire</i> sp. |
| Nemertea | <i>Tubulanus polymorphus</i> |
| Annelida | <i>Aphelochaeta marioni</i> |
| Polychaeta | <i>Chaetozone setosa</i> |
| | <i>Cirratulus cirratus</i> |
| | <i>Eone nordmanni</i> |
| | <i>Eteone foliosa</i> |
| | <i>Eteone picta</i> |
| | <i>Eumida sanguinea</i> |
| | <i>Eunereis longissima</i> |
| | <i>Glycera tridactyla</i> |
| | <i>Harmothoe lunulata</i> |
| | <i>Heterocirrus alatus</i> |
| | <i>Heteromastus filiformis</i> |
| | <i>Magelona filiformis</i> |
| | <i>Magelona johnstoni</i> |
| | <i>Nephtys cirrosa</i> |
| | <i>Nephtys hombergii</i> |
| | <i>Nereis succinea</i> |
| | <i>Owenia fusiformis</i> |
| | <i>Paranaitis kosteriensis</i> |
| | <i>Pectinaria koreni</i> |
| | <i>Pholoe assimilis</i> |
| | <i>Phyllodoce longipes</i> |
| | <i>Phyllodoce mucosa</i> |
| | <i>Polydora ciliata</i> |
| | <i>Pseudopolydora pulchra</i> |
| | <i>Spio decoratus</i> |
| | <i>Streblospio shrubsolii</i> |
| Annélides | <i>Oligochète</i> sp. |
| Oligochètes | |

| | |
|----------------------|-------------------------------|
| Crustacea | <i>Atylus falcatus</i> |
| | <i>Atylus swammerdami</i> |
| | <i>Bathyporeia tenuipes</i> |
| | <i>Carcinus maenas</i> |
| | <i>Crangon crangon</i> |
| | Décapode sp. |
| | <i>Diastylis bradyi</i> |
| | <i>Gammarus crinicornis</i> |
| | <i>Gammarus insensibilis</i> |
| | <i>Gastrosaccus spinifer</i> |
| | <i>Leucothoe incisa</i> |
| | <i>Majidae</i> |
| | <i>Melita obtusata</i> |
| | <i>Melita palmata</i> |
| | <i>Mesopodopsis slabberi</i> |
| | <i>Pariambus typicus</i> |
| | <i>Stenothoe marina</i> |
| | <i>Nymphon rubrum</i> |
| Chelicerata | |
| Mollusca | <i>Abra alba</i> |
| | <i>Barnea candida</i> |
| | <i>Buccinidae indéterminé</i> |
| | <i>Hinia reticulata</i> |
| | <i>Lunatia alderi</i> |
| | <i>Macoma balthica</i> |
| | <i>Mactra corallina</i> |
| | <i>Mysella bidentata</i> |
| | <i>Nucula turgida</i> |
| | <i>Nudibranche</i> sp.1 |
| | <i>Nudibranche</i> sp.2 |
| | <i>Tellina fabula</i> |
| Echinodermata | <i>Asterias rubens</i> |
| | <i>Ophiura ophiura</i> |
| Euchordata | <i>Clupea harengus</i> |
| | <i>Solea solea</i> |

Station SA62

| | | | |
|-------------------|-------------------------------|--------------------|------------------------------|
| Annelida | <i>Aphelochaeta marioni</i> | Crustacea | <i>Atylus swammerdami</i> |
| Polychaeta | <i>Capitella capitata</i> | | <i>Carcinus maenas</i> |
| | <i>Eone nordmanni</i> | | <i>Crangon crangon</i> |
| | <i>Eteone picta</i> | | <i>Gastrosaccus spinifer</i> |
| | <i>Glycera tridactyla</i> | | <i>Mesopodopsis slabberi</i> |
| | <i>Harmothoe lunulata</i> | Chelicerata | <i>Nymphon gracile</i> |
| | <i>Heterocirrus alatus</i> | | |
| | <i>Magelona filiformis</i> | Mollusca | <i>Abra alba</i> |
| | <i>Magelona johnstoni</i> | | <i>Cerastoderma edule</i> |
| | <i>Nephtys hombergii</i> | | <i>Donax vittatus</i> |
| | <i>Pectinaria koreni</i> | | <i>Ensis directus</i> |
| | <i>Polydora ciliata</i> | | <i>Hinia reticulata</i> |
| | <i>Spio decoratus</i> | | <i>Macoma balthica</i> |
| | <i>Streblospio shrubsolii</i> | | <i>Mysella bidentata</i> |
| | | | <i>Nucula turgida</i> |
| | | | <i>Tellina fabula</i> |

Station SAF

| | |
|-------------------|--|
| Porifera | <i>Sycon</i> spp |
| Cnidaria | <i>Sagartia troglodytes</i> |
| Nemertea | Némerte sp. |
| Annelida | <i>Ampharete baltica</i> |
| Polychaeta | <i>Aphelochaeta marioni</i> <i>Eone nordmanni</i> <i>Eteone flava</i> <i>Eumida sanguinea</i> <i>Eunereis longissima</i> <i>Harmothoe lunulata</i> <i>Magelona filiformis</i> <i>Magelona johnstoni</i> <i>Nephtys hombergii</i> <i>Nereis</i> sp. <i>Notomastus latericeus</i> <i>Owenia fusiformis</i> <i>Paranaitis kosteriensis</i> <i>Pectinaria koreni</i> <i>Pholoe assimilis</i> <i>Phyllodoce longipes</i> <i>Phyllodoce mucosa</i> <i>Polydora ciliata</i> <i>Scalibregma inflatum</i> <i>Spio decoratus</i> <i>Spio filiformis</i> <i>Spiophanes bombyx</i> <i>Streblospio shrubsolii</i> |

Crustacea

Atylus falcatus
Carcinus maenas
Corophium sp
Crangon crangon
Diastylis bradyi
Gammarus sp
Gastrosaccus spinifer
Ischyrocerus anguipes
Leucothoe incisa
Mesopodopsis slabberi
Pariambus typicus
Periculodes longimanus
Urothoe poseidonis

Mollusca

Abra alba
Barnea candida
Corbula gibba
Ensis directus
Hinia reticulata
Lunatia alderi
Lutraria lutraria
Mya arenaria
Mysella bidentata
Nucula turgida
Pandora albida
Phaxas pellucidus
Spisula subtruncata

Echinodermata

Acrocnida brachiata
Asterias rubens
Echinocardium cordatum
Ophiura ophiura

Station SAS4

| | |
|-------------------|---|
| Cnidaria | <i>Cereus pedunculatus</i> <i>Sargartia troglodytes</i> |
| Nemertea | Némerte sp. |
| Annelida | <i>Ampharete baltica</i> |
| Polychaeta | <i>Aphelochaeta marioni</i> <i>Autolytus aurantiacus</i> <i>Eone nordmanni</i> <i>Eteone flava</i> <i>Eteone longa</i> <i>Eteone picta</i> <i>Eulalia viridis</i> <i>Eumida bahusiensis</i> <i>Eumida sanguinea</i> <i>Eunereis longissima</i> <i>Harmothoe lunulata</i> <i>Lanice conchilega</i> <i>Magelona filiformis</i> <i>Magelona johnstoni</i> <i>Nephtys hombergii</i> <i>Notomastus latericeus</i> <i>Owenia fusiformis</i> <i>Paranaitis kosteriensis</i> <i>Pectinaria koreni</i> <i>Pholoe assimilis</i> <i>Phyllodoce groenlandica</i> <i>Phyllodoce laminosa</i> <i>Phyllodoce lineata</i> <i>Phyllodoce longipes</i> <i>Phyllodoce mucosa</i> <i>Pirakia punctifera</i> <i>Polydora ciliata</i> <i>Pseudopolydora pulchra</i> <i>Spio decoratus</i> <i>Spiophanes bombyx</i> <i>Sthenelais boa</i> <i>Streblospio shrubsolii</i> |

Crustacea

Ampelisca brevicornis
Atylus falcatus
Carcinus maenas
Crangon crangon
Diastylis bradyi
Erichtonius brasiliensis
Gammarus locusta
Leucothoe incisa
Melita obtusata
Mesopodopsis slabberi
Pariambus typicus
Periculodes longimanus
Pontocrates arenarius

Mollusca

Abra alba
Barnea candida
Corbula gibba
Ensis directus
Hinia reticulata
Lunatia alderi
Macoma balthica
Maetra corallina
Mysella bidentata
Nucula turgida
Nudibranche sp.1
Pandora albida
Phaxas pellucidus
Spisula subtruncata
Tellina donacina
Tellina fabula

Echinodermata

Acrocnida brachiata
Ophiura ophiura

Groupes trophiques et modes de bioturbation des organismes macrobenthiques identifiés dans le cadre du rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment (Chapitre 5)

| Espèces | Type bioturbateur | Groupe trophique |
|---------------------------------|--------------------------|---------------------------|
| Cnidaria | | |
| <i>Cereus pedunculatus</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| Annelida | | |
| <i>Ampharete acutifrons</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de surface |
| <i>Aphelochaeta marioni</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de surface |
| <i>Arenicola marina</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de sub-surface |
| <i>Capitomastus minimus</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de surface |
| <i>Chaetozone setosa</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de surface |
| <i>Eone nordmanni</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Eteone flava</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Eteone longa</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Eteone picta</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Eumida bahusiensis</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Eunereis longissima</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Heterocirrus alatus</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de surface |
| <i>Lanice conchilega</i> | Convoyeur inverse | Mixte |
| <i>Leptonereis glauca</i> | Viodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Lumbriconereis latreilli</i> | Viodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Magelona filiformis</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de surface |
| <i>Magelona johnstoni</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de surface |
| <i>Némerte sp.</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Nephtys cirrosa</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Nephtys hombergii</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Notomastus latericeus</i> | Biodiffuseur | Dépositore de surface |
| <i>Owenia fusiformis</i> | Convoyeur inverse | Mixte |
| <i>Pectinaria koreni</i> | Convoyeur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Pholoe assimilis</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Phyllodoce longipes</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Phyllodoce mucosa</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Polycirrus medusa</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de sub-surface |
| <i>Polydora ciliata</i> | Biodiffuseur à galerie | Suspensivore |
| <i>Psamathe fusca</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Scalibregma inflatum</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de sub-surface |

| Espèces | Type bioturbateur | Groupe trophique |
|--------------------------------|---------------------------------|---------------------------|
| <i>Sigalion mathildae</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| <i>Spiophanes bombyx</i> | Biodiffuseur à galerie | Dépositore de surface |
| <i>Sthenelais boa</i> | Biodiffuseur à galerie | Carnivore |
| Crustacea | | |
| <i>Ampelisca brevicornis</i> | Biodiffuseur | Dépositore de surface |
| <i>Acidostoma obesum</i> | Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Ceradocus semiserratus</i> | Biodiffuseur | Dépositore de surface |
| <i>Diastylis bradyi</i> | Biodiffuseur | Dépositore de surface |
| <i>Leucothoe incisa</i> | Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Melita obtusata</i> | Biodiffuseur | Dépositore de surface |
| <i>Mesopodopsis slaberri</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| <i>Pariambus typicus</i> | Biodiffuseur | Dépositore de surface |
| <i>Perioculodes longimanus</i> | Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Photis longicaudata</i> | Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Urothoe pulchella</i> | Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| Mollusca | | |
| <i>Abra alba</i> | Biodiffuseur | Mixte |
| <i>Acteon tornatilis</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Antalis vulgare</i> | Convoyeur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Barnea candida</i> | Biodiffuseur (dans cette étude) | Suspensivore |
| <i>Cerastoderma edule</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| <i>Corbula gibba</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| <i>Ensis directus</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| <i>Hinia reticulata</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Lunatia alderi</i> | Biodiffuseur | Carnivore |
| <i>Macoma balthica</i> | Biodiffuseur | Mixte |
| <i>Mactra corallina</i> | Biodiffuseur | Dépositore de surface |
| <i>Modiolus modiolus</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| <i>Mysella bidentata</i> | Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Nucula turgida</i> | Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Pandora albida</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| <i>Phaxas pellucidus</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| <i>Spisula subtruncata</i> | Biodiffuseur | Dépositore de surface |
| <i>Tellina fabula</i> | Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Thracia phaseolina</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| Echinodermata | | |
| <i>Amphiura brachiata</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |
| <i>Echinocardium cordatum</i> | Regénérateur / Biodiffuseur | Dépositore de sub-surface |
| <i>Ophiura ophiura</i> | Biodiffuseur | Suspensivore |

RESUME

La variabilité temporelle de la macrofaune benthique en réponse à son environnement sédimentaire a été étudiée à travers une approche temporelle hiérarchisée, les trois échelles temporelles sélectionnées correspondant à trois constats sédimentologiques : (i) le comblement pluri-annuel de l'estuaire, (ii) la variabilité saisonnière de la couverture sédimentaire, et (iii) les remodelages sédimentaires induits par le système macrotidal. Cette étude a permis dans un premier temps de distinguer un faciès du peuplement des sables fins plus ou moins envasés, riche, diversifié et stable dans la zone la plus en aval du secteur étudié. En revanche, plus en amont, prennent place des faciès d'appauvrissement dont les cortèges spécifiques soulignent le caractère écotonal de ces secteurs internes, et les frontières imprécises et fluctuantes témoignent d'une forte variabilité temporelle de leurs structures. Cette étude a dans un second temps, mis en évidence la faible influence de la dynamique sédimentaire sur celle des peuplements, soulignant ainsi la difficulté à évaluer les relations « faune - sédiment » sur le seul critère de la taille des particules.

En vue de comprendre les relations entre les peuplements macrobenthiques et le fonctionnement du système, la contribution de la faune aux processus géochimiques à l'interface eau-sédiment a été étudiée à travers l'estimation des flux d'irrigation d'ammonium et d'oxygène. Si les premiers sont apparus comme de mauvais marqueurs de l'activité macrobenthique, les seconds ont pu être corrélés aux caractéristiques de la macrofaune. Toutefois, selon les densités et les paramètres faunistiques considérés (richesse spécifique, régime trophique, type de bioturbation), trois hypothèses « diversité biologique – fonctionnement du système » peuvent s'appliquer à l'estuaire de la Seine (idiosyncrasie, rivet-pop et diversité-stabilité). Il est par conséquent difficile d'établir une loi unique de fonctionnement du compartiment macrobenthique de cet estuaire.

Les études expérimentales développées en mésocosmes ont montré de façon surprenante une réponse temporelle variable de la macrofaune à des dépôts sédimentaires. En effet, quels que soient la nature, l'épaisseur, la stabilité et le temps de résidence des dépôts sédimentaires, la perturbation de l'habitat induit une mortalité significative de la macrofaune en période hivernale tandis qu'en période printano-estivale, sa survie n'est pas menacée. La fréquence des modifications sédimentaires que connaît la macrofaune de l'embouchure de l'estuaire de la Seine pourrait être à l'origine de sa réactivité et de ses capacités de résistance.

ABSTRACT

The temporal changes of benthic macrofauna in relation with the dynamic of sediments has been studied through a temporal hierarchical approach. The three selected temporal scales corresponded to three sedimentary events: (i) the pluri-annual silting-up of the Seine estuary, (ii) the seasonal sedimentary cover, and (iii) the short-term sediment reshuffling processes induced by the macrotidal regime. First, this study displayed a strong spatial variability between the upstream and downstream parts of the Seine estuary. The downstream part was characterized by rich, highly diversified and stable benthic communities, in contrast to upstream where benthic communities were less diverse. Indeed, the upstream species composition underlined the ecotonal characteristic of this area, and its unclear and fluctuating boundaries revealed a highly temporal variability in the structure of these communities. In addition, results showed a weak influence of the sediment dynamic on the variability of benthic communities and highlighted the difficulty to estimate a relationship between macrofauna and sediment when the different sedimentary types are defined solely on particle sizes.

To assess the role of benthic communities on the geochemical ecosystem functioning, the contribution of these organisms to biogeochemical processes at the water-sediment interface has been studied through the estimation of irrigation fluxes. The strong correlation found between oxygen fluxes and macrofauna descriptors indicate that oxygen fluxes appeared to be a better indicator of benthic macrofauna activities than the measured ammonia fluxes. Nevertheless, depending on macrofauna descriptors (*i.e.* species richness, trophic guilds, bioturbation groups), three distinct « diversity-functioning » hypotheses could be proposed for the Seine estuary: (i) idiosyncrasy, (ii) rivet-pop, and (iii) diversity-stability. It is therefore difficult to establish a single law in the functioning of the macrobenthic compartment of the estuary.

Surprisingly, experimental studies carried out in mesocosms indicate a variable temporal response of macrofauna to sediment deposits. Indeed, whatever the nature, the thickness, the stability and residency time of the deposits were, the disturbance of the habitat significantly induced mortality in winter, whereas the survival of macrofauna was not threatened in spring-summer. The frequency of the sedimentary events undergone by the macrofauna at the mouth of the estuary might be responsible for its fitness and resilience.