HAL
open science

De l'étude du fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques des marais de Charente Maritime vers la recherche d'indicateurs

Sébastien Tortajada

To cite this version:

Sébastien Tortajada. De l'étude du fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques des marais de Charente Maritime vers la recherche d'indicateurs. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2011. Français. NNT : 2011LAROS348 . tel-00808599

HAL Id: tel-00808599

https://theses.hal.science/tel-00808599v1

Submitted on 5 Apr 2013

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.

UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

École Doctorale Sciences pour l'Environnement Gay Lussac

De l'étude du fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques des marais de Charente Maritime vers la recherche d'indicateurs

Thèse présentée par Sébastien TORTAJADA

pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

Spécialité : Océanologie Biologique et Environnement Marin

Composition du jury :

Isabelle DOMAIZON	Chargé de Recherche, INRA, Thonon-les-Bains	Rapporteur
Claude CASELLAS	Professeur, Faculté de Pharmacie, Montpelliers	Rapporteur
Antoine GREMARE	Professeur, Université de Bordeaux 1	Examinateur
Valérie DAVID	Maître de Conférences, Université de Bordeaux	Responsable scientifique
Bernard PARINET	Maître de Conférence, ESIP, Poitiers	Responsable scientifique
Christine DUPUY	Professeur, Université de La Rochelle	Directrice de thèse

Avec la collaboration de François-Xavier Robin, Responsable de la cellule environnement de l'UNIMA (La Rochelle)

UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

École Doctorale Sciences pour l'Environnement Gay Lussac

De l'étude du fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques des marais de Charente Maritime vers la recherche d'indicateurs

Thèse présentée par Sébastien TORTAJADA

pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

Spécialité : Océanologie Biologique et Environnement Marin

Composition du jury :

Isabelle DOMAIZON	Chargé de Recherche, INRA, Thonon-les-Bains	Rapporteur
Claude CASELLAS	Professeur, Faculté de Pharmacie, Montpelliers	Rapporteur
Antoine GREMARE	Professeur, Université de Bordeaux 1	Examinateur
Valérie DAVID	Maître de Conférences, Université de Bordeaux	Responsable scientifique
Bernard PARINET	Maître de Conférence, ESIP, Poitiers	Responsable scientifique
Christine DUPUY	Professeur, Université de La Rochelle	Directrice de thèse

Avec la collaboration de François-Xavier Robin, Responsable de la cellule environnement de l'UNIMA (La Rochelle)

Remerciements

Je tiens à remercier Isabelle Domaizon, Claude Casellas et Antoine Gremare pour avoir accepté de prendre part à l'évaluation de ce travail de thèse.

Merci à Pierre Richard de m'avoir accueilli au sein de l'UMR LIENSs, mais surtout un grand merci pour son aide dans la mise au point des protocoles de la matière organique particulaire.

Mes plus chaleureux remerciements à Valérie David et Christine Dupuy de m'avoir accordé leur confiance pour réaliser ce travail de recherche sur un milieu inconnu du laboratoire. La liste des raisons de les remercier serait longue… mais je tiens à insister sur un certain nombre de points tant sur le plan professionnel qu'humain. Tout d'abord, un très très grand merci à Valérie qui m'a beaucoup apporté tout au long de la thèse, que se soit pour me guider, me rassurer dans les moments de doute, pour les crises de fou rire ('Il est sociable car il a un chien…..'), pour m'avoir accueilli dans sa nouvelle maison à Bordeaux pour la fin de la thèse et encore beaucoup d'autres choses. Je remercie sincèrement Christine qui, par sa vision large, nous permettait de revenir sur le droit chemin quand nous avions un peu trop la tête dans le guidon, pour m'avoir initié aux joies de la radioactivité, pour sa disponibilité, pour avoir su trouver les mots justes au moment de la tempête Xynthia…. Ce duo a pour moi très bien fonctionné et j'espère continuer à collaborer avec elles !

Je remercie également Bernard Parinet et son laboratoire de rattachement (ESIP à Poitiers) pour tous ses bons conseils sur la matière organique dissoute (malgré quelques problèmes techniques…), et pour son enthousiasme.

Il me reste à remercier François-Xavier Robien, la quatrième personne qui a pris part à l'encadrement de ce travail. Sans lui, ce travail de thèse n'aurait pas été initié. Merci pour m'avoir fais découvrir les marais de Charente-Maritime, pour tous les bons conseils (surtout la vision gestionnaire pas tout le temps facile pour un scientifique à appréhender…), pour sa bonne humeur…

Merci à Claude Courtis et Laëtitia Bariat pour m'avoir accueilli à la station marine de Banyuls et m'avoir initié à la cytométrie en flux.

Je remercie très chaleureusement Françoise Mornet et Martine Breret pour leur très précieuse aide. Avec ce duo de techniciennes, les heures passées à filtrer, à doser la chlorophylle et devant la loupe binoculaire étaient moins longues. Je tiens d'ailleurs à remercier l'ensemble des techniciens qui m'ont aidé sur le terrain. J'en profite pour remercier l'ensemble des personnes qui ont participé au manip et tout particulièrement à Hélène Agogé

et les bonnes crises de rire dans le laboratoire de radioactivité de l'Houmeau…. Heureusement que tu étais là pour faire écho à mon bonjour…

J'ai aussi bénéficié de l'aide de stagiaires sans qui la durée de la thèse aurait été sensiblement allongée… Un très grand merci en particulier à Amel Brahmia (j'espère que tu ne regretteras pas ton poste à l'UNIMA en compagnie de ce fou de FXX), à Alexandre Barnett, qui, malgré avoir galéré avec moi sur l'échantillonnage Xynthia et à interpréter les résultats, a cru que la thèse, c'était magique (bon courage pour la tienne en tout cas, à Céline Lavergne, même si tu étais plus focalisée sur le projet ALTAMBA, je tiens à te remercier pour ton aide sur les manips, le terrain et le gros travail biblio sur les cyanobactéries (encore une qui a cru que la thèse c'était magique…).

Je ne tiens pas à remercier la tempête Xynthia ! Malgré les résultats très intéressant que j'ai pu en tirer, ce fut un grand moment de doute ! Il est très étrange d'échantillonner par une matinée froide dans un champ ('Y'avait un lac ici avant ?'… 'Non Alex, c'est la tempête, elle a tout envahie….'), car le canal n'était pas accessible et de voir à côté les gens qui sortent les meubles de leur maison ravagée…

Je remercie également tout le personnel de le l'Institut du Littoral et de l'Environnement pour sa bonne humeur et tous les bons moments que j'ai passés au laboratoire.

Merci à Armelle Combaud pour m'avoir fais découvrir la joie de la vulgarisation scientifique, j'aime beaucoup toutes tes idées !!

Merci aussi à tout le personnel de l'Université de La Rochelle qui m'a permis de faire de l'enseignement dans de bonnes conditions.

Il me reste à remercier tous les doctorants que j'ai côtoyés au laboratoire au cours des trois années de thèse. Sans vous, j'aurais moins de bonne au cœur pour venir au travail et je ne pourrais plus me passer des discussions du midi au RU (surtout ce projet de film que j'espère faisable)… Dans le désordre et pour ne vexer personne, surtout pas par ordre d'ancienneté : Pascaline, Joana, Blanche, Fred, les deux Thomas, Julie, Benoit, Florence, Alex, Céline, Baby, Gwen, Marcella, et les autres… Une spéciale dédicace à mon compagnon de bureau Richard qui me suit dans ce marathon depuis le M2 : promis, je prend le relais pour te soutenir moralement !!

Je voudrais aussi remercier mes parents pour m'avoir toujours poussé à réaliser mes rêves, et de n'avoir jamais douté, qu'un jour, je pourrais reprendre mes études.

Enfin, je remercie ma sœur, Véronique (tu es bien trop loin de moi) et tous mes amis de La Rochelle n'ayant aucun lien avec l'écologie et le milieu de la Rochelle, Maud, Boris,

Céline, Claire, Medhi, Laura, Jérôme, la bande de Tasdon, Thomas, Pierre, et particulièrement Mélanie, mon amie d'enfance, qui ont dû me supporter tout au long de ces années, même dans mes moments de doute, et qui surtout, ne me parlaient pas de sciences. Je remercie également Maud, Sophie, Chloé et Elsa pour les longs entretiens téléphoniques. Merci du fond du cœur pour m'avoir patiemment écouté et tout simplement d'exister… C'est beau l'amitié…

Avant-Propos

Cette thèse de doctorat a été réalisée en collaboration entre l'équipe DYFEA (Dynamique Fonctionnelle des Ecosystèmes côtiers Anthropisés) de l'UMR LIENSs (CNRS-Université de La Rcohelle) et l'UMR LCME (CNRS – Université de Poitiers). Elle a été financée par le Ministère de l'Enseignement et de la Recherche par le biais d'une allocation de recherche et par l'université de La Rochelle au travers d'un contrat de moniteur (64 h edt) pour les années 2008-2010. Ces travaux ont aussi été réalisés en collaboration avec l'UNIMA (Union des Marais de Charente-Maritime).

Les travaux de recherches présentés dans ce manuscrit ont reçu le soutien financier de l'Europe, de l'Agence de l'eau Adour Garonne, de l'Agence de l'eau Loire Bretagne et le Conseil Général de la Charente Maritime.

Table des matières

Introduction 5
Chapitre 1 : Etat de l'art sur les indicateurs 23
1. Introduction 24
1.1. Définition et intérêt des indicateurs 24
1.2. Les différents types d'indicateurs 24
1.3. Les différents types de réseaux 25
2. Les indicateurs d'origine de la matière organique 26
1.1. La Matière organique dissoute 26
1.2. Matière organique particulaire 31
3. Bioindicateurs et indices biotiques 33
4. Vers de nouveaux indices basés sur la diversité fonctionnelle 40
Conclusion 42
Chapitre 2 : Typologie de la nature des eaux des marais 43
1. Introduction 44
1.1. Les marais dans le contexte DCE 44
1.2. Les objectifs du chapitre 46
2. Typologie de la nature des eaux des marais de Charente-Maritime 48
3. Discussion générale 66
3. Discussion générale 66
3.1. Typologie de la nature des eaux des marais de Charente-Maritime 66
3.2. Les limites des paramètres de la DCE dans le suivi des marais 67
3.3. La fréquence d'échantillonnage 69
3.4. Le choix des stations 70
Conclusion générale 72
Chapitre 3 : Fonctionnement du réseau trophique planctonique selon le type de nature d'eau et la saison 73
1. Introduction 74
1.1. Le Méta-écosystème charentais 74
1.2. Choix des stations 75
1.3. Objectif du chapitre 77
2. Matériels et Méthodes 82
2.1. Stratégie d'échantillonnage 82
2.2. Paramètres physico-chimiques 86
2.3. Quantité et qualité de la matière organique particulaire 86
2.4. Quantité et qualité de la matière organique dissoute 87

2.5. Estimations de la diversité, des abondances et biomasses des compartiments planctoniques 88
2.6. Facteurs environnementaux 89
Partie 1 : Origine de la matière organique dans les marais de Charente-Maritime 91
1.1. Origine de la matière dans les marais doux 91
1.2. Origine de la matière dans les marais salés 117
1.3. Conclusion 118
Partie 2- Typologie des réseaux trophiques dans les marais de Charente-Maritime 120
2.1. Démarche statistique 120
2.2. Résultats 121
2.3. Discussion 126
Partie 3 : Relation entre réseau trophique planctonique et diversité spécifique et/ou fonctionnelle 128
3.1. Démarche statistique 128
3.2. Résultats 130
3.2.2. Diversité taxonomique et fonctionnelle en fonction du type de réseaux trophiques 130
a. Quels sont les traits fonctionnels qui définissent les réseaux trophiques? 131
b. Discrimination des réseaux par la diversité spécifique et fonctionnelle 134
c. Espèces et groupes fonctionnels indicateurs du type de réseau trophique 136
3.3. Discussion 143
3.3.1. La diversité fonctionnelle du phytoplancton et du mésozooplancton 143
3.3.2. Relation entre diversité spécifique et diversité fonctionnelle 144
Partie 4 : Facteurs influençant l'évolution spatio-temporelle des compartiments planctoniques 149
4.1. Démarche statistique 149
4.2. Résultats 150
4.2.1 Réduction des matrices physico-chimiques, facteurs environnementaux et MOP 150
4.2.2. Décomposition de variance de la variabilité spatio-temporelle du plancton 152
4.2.3. Explication de la variabilité spatio-temporelle du plancton 154
4.2.4. Evolution des réseaux trophiques sur le cycle saisonnier selon les stations 158
4.3. Discussion 161
4.3.1. Capacité épuratoire vs eutrophisation 161
4.3.2. Compétition macrophytes – phytoplancton 163
4.3.3. Un schéma global de l'évolution des réseaux trophiques dans les marais doux de Charente-Maritime 164
4.3.4. Impact de l'activité anthropique dans les marais salés 166
Chapitre 4 : Effet de la tempête Xynthia sur le réseau trophique des marais de Charente-Maritime 171
1. Introduction 172
1.1. Les écosystèmes face à une perturbation 172
1.2. Fonctionnement et stabilité de l'écosystème 173

2.3. Les objectifs du chapitre 174
2- Matériels et Méthodes 176
2.1- Stratégie d'échantillonnage 176
2.2- Analyse en laboratoire 177
2.2.1. Biomasses planctoniques 177
2.2.2. Productions 178
2.3- Traitement statistique des données 179
Partie 1 : Evaluation de la résilience dans les marais 180
1.1. Caractérisation de la typologie des réseaux trophiques planctoniques et impact d'une perturbation sur la succession saisonnière du réseau trophique planctonique des marais de Charente-Maritime 180
1.2. Indicateur de résilience 215
Partie 2- Succession écologique 219
2.1. Introduction 219
2.2. Résultats/Discussion 220
Conclusion générale 223
Chapitre 5 : Vers une proposition d'indicateurs de fonctionnement 225
1. Synthèse générale 226
Conclusion sur les marais salés 226
Conclusion sur les marais doux 227
2. Vers l'élaboration d'indicateurs 232
2.1. Indicateurs de fonctionnement 232
2.2. Indicateurs de surveillance de la qualité des eaux 235
3. Perspectives 239
3.1. Recherche appliquée : Un chemin encore long vers le « référentiel marais » 239
3.2. Recherche fondamentale : mieux comprendre les fonctions écologiques du marais 243
Références Bibliographiques 247
Annexe 1 263
Annexe 2 269
Tableau 1 : Genres du mésozooplancton et leurs traits fonctionnels associés 270

Introduction

Qu’est-ce que la Directive Cadre sur l’Eau ?

L’accroissement de la population mondiale et du niveau d’industrialisation a provoqué une demande croissante d’eau de bonne qualité. Cette demande est reliée à des besoins humains essentiels tels que l’eau potable, l’hygiène personnelle, l’agriculture, l’industrie, la production d’énergie et bien d’autres (Meybeck & Helmer 1996). Malheureusement, ces activités anthropogéniques ont aussi un impact sur la quantité et la qualité de l’eau (Lotze et al. 2006) et vont donc déterminer la disponibilité en eau potable des populations humaines (Cominelli et al. 2009). Afin de pallier à ces besoins humains élémentaires, les pays industrialisés ont depuis quelques années développé des programmes de restauration de la quantité et de la qualité de leurs ressources naturelles d’eau douce et salée. Aux Etats-Unis, “the Ecological Society of America” a mis en place depuis 1988 des programmes prioritaires en écologie pour répondre à cette problématique (Lubchenco et al. 1991). Au sein de l’Union Européenne, la Directive Cadre Européenne sur l’Eau (DCE) a été adoptée par le Parlement et le Conseil Européens le 23 octobre 2000 (EC 2000). La DCE établit donc un cadre juridique et réglementaire pour une politique communautaire dans le domaine de l’eau. Son objectif principal est d’atteindre le ‘bon état écologique et chimique’ des masses d’eau sur l’ensemble du territoire à l’horizon 2015 (EC 2000). Ce bon état est défini comme un écart ‘léger’ à une situation de référence correspondant à des milieux aquatiques peu ou pas impactés par l’Homme (Roche et al. 2005). Dans le cas de masses d’eaux dont les caractéristiques morphologiques ont été profondément modifiées par des aménagements, l’objectif est le ‘bon état écologique potentiel’. Le bon état potentiel est basé sur l’étude de la potentialité écologique de l’écosystème anthropisé : elle prend en compte par exemple le maximum de biodiversité que pourrait atteindre cet écosystème (Roche et al. 2005). La DCE incite les Etats membres au recensement des bassins hydrographiques (par exemple des eaux de transition telles que les marais au centre du présent sujet) et la mise en œuvre de protocoles d’évaluation de la qualité des eaux à partir de référentiel (Nõges et al. 2009).

Afin de répondre aux exigences de la DCE, les autorités publiques françaises ont créées un schéma directeur d'aménagement et de gestion des eaux (SDAGE) piloté par les différentes agences de l’eau. Le SDAGE sert de cadre général à l'élaboration des schémas d'aménagement et de gestion des eaux (SAGE) pour des cours d'eau et leurs bassins versants ou des systèmes aquifères particuliers, à plus petite échelle (CBLB 2007). La mise en œuvre de cette politique d’action s’appuie sur des indicateurs de qualité d’eau permettant de caractériser l’état initial des masses d’eau et de suivre l’efficacité des politiques mises en

œuvre : le Système d'évaluation de la qualité des eaux (SEQ), mais un nouveau dérivé est prévu le Système d'Evaluation de l'Etat de l'Eau, le S3E (Simonet 2001).

Le Système d'Evaluation de la Qualité (SEQ) de l'eau

Le SEQ-eau est le système actuel d'évaluation de la qualité des eaux en France. Sa dernière version, mise en service en 2000, a été adaptée par le ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement en 1999 à partir des grilles de qualité proposées par le Ministère de l'environnement en 1971. Il est applicable sur l'ensemble des milieux aquatiques et comprend trois notions fondamentales sur lesquelles la qualité du milieu est évaluée :

- les fonctions naturelles (ex : potentialité de l'eau à permettre la vie aquatique)
- les usages anthropiques (ex : production d'eau potable)
- les altérations de la qualité.

Les SEQ permettent d'évaluer un niveau d'aptitude à ces fonctions/usages en cohérence avec les normes en vigueur. Chaque altération (ex : couleur, température, nitrates, matières organiques et oxydables...) regroupe des paramètres de même nature ou ayant des effets comparables sur le fonctionnement du milieu aquatique ou les usages. Les altérations, au nombre de 16, permettent de connaître les causes de dégradation de la qualité. (**Tableau A**).

Grâce à la mesure *in situ* des différents paramètres répertoriés dans le tableau 1, le SEQ-Eau permet de faire un diagnostic précis sur la qualité des eaux et aide à définir des actions visant à l'améliorer.

Afin de mieux évaluer la qualité des écosystèmes aquatiques, le SEQ-eau est associé à un SEQ-physique et un SEQ-bio (biologique).

Le SEQ-physique (Rebillard 2001) a deux objectifs spécifiques: 1) évaluer la qualité des hydrosystèmes (nature des fonds ou des berges, écoulement, limitation des débordements) en mesurant leur degré d'altération par rapport à une situation de référence et 2) offrir un outil d'aide à la décision des choix stratégiques d'aménagement, de restauration et de gestion des cours d'eau.

Le SEQ- bio (Solacroup 2001) repose sur l'utilisation et l'interprétation de paramètres biologiques (bio-indicateurs) pour évaluer l'état écologique des milieux aquatiques. En effet, toute dégradation physique ou chimique du milieu a une influence sur la composition et la structure des biocénoses.

Tableau A : Altérations associées à la qualité de l'eau, conséquences et paramètres du SEQ-eau permettant leur évaluation (O_2 d : Oxygène dissous ; % O_2 : Saturation en oxygène, DBO : Demande Biologique en Oxygène ; THM : Trihalométhane ; NH_4^+ : Ammonium ; NKJ : Azote Kejdhal ; NO_2^- : Nitrite ; NO_3^- : Nitrate ; PO_4^{2-} : Phosphate ; Ptotal : phosphate total ; MES : Matière en suspension ; SECCHI : mesure de la transparence de l'eau ; Cl^- : Chlore ; SO^{2-} : Dioxyde de soufre ; Ca^{2+} : Calcium ; Mg^{2+} : Magnésium ; Na^+ : Sodium ; TAC : Titre alcalimétrique total)

Paramètres	Altérations	Conséquences
O_2 d, % O_2, DBO, DCO, **Carbone organique**, THM potentiel**, NH_4^+, NKJ**	Matières organiques et oxydables	consommation de l'oxygène de l'eau
NH_4^+, NKJ, NO_2^-	Matières azotées hors nitrates	prolifération algale / potentiellement toxiques
NO_3^-	Nitrates	Gêne à la production d'eau potable
PO_4^{2-}, Ptotal	Matières phosphorées	proliférations d'algues
Chlorophylle a + Phéopigments, algues, **% O_2 et pH, DO_2**	Effets des proliférations végétales	Trouble de l'eau / variation de l'oxygène et de l'acidité. Gêne à la production d'eau potable
MES, Turbidité, Transparence, SECCHI	Particules en suspension	Trouble de l'eau / gêne à la pénétration de la lumière
Température	Température	perturbation du métabolisme (poissons)
pH, Aluminium (dissous)	Acidification	Perturbation de la vie aquatique
Conductivité, Résidu sec à 105°C, Cl^-, SO^{2-}, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Na^+, TAC, Dureté	Minéralisation	modification de la salinité de l'eau
Couleur	Couleur	
Coliformes thermotolérants, Coliformes totaux, ***Escherichia coli,* Entérocoques** ou streptocoques fécaux	Micro-organismes	Gêne à la production d'eau potable et à la baignade
Antimoine, Arsenic, Baryum, Bore, Cadmium, Chrome total, Cuivre, Cyanures libres, Etain, Mercure, Nickel, Plomb, Sélénium, Zinc	Micropolluants minéraux sur eau brute, bryophytes, sédiments, MES	Toxiques pour les êtres vivants (les poissons en particulier). Gêne à la production d'eau potable
Atrazine, Sirrazine, Lindane, Duron…	Pesticides sur eau brute, sédiments, MES	
Anthracène, Benzo(a)pyrène, Fluoranthène,…	Hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) sur eau brute, sédiment, MES	
PCB 28, PCB 52, PCB 77…	Poly-chloro-biphényles (PCB) sur eau brute, sédiments, MES	
Benzène, Chloroforme, Pentachlorophénol,…	Micropolluants organiques autres sur eau brute, sédiments, MES	

Qu'est-ce qu'un marais ?

De la zone humide au marais

Les 'zones humides' sont des « *étendues d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, de nature douce, saumâtre ou salée* » (Ramsar 1999). Par définition, ce sont des zones de transition ou écotones à l'interface eau/sol/air (Ramsar 1999). Bien qu'elles représentent moins de 1% de la superficie mondiale, elles fournissent 15% des biens et services rendus à l'Homme par l'ensemble des biomes présents à la surface de la Terre (Costanza et al. 1997), avec le plus fort rendement répertorié parmi les biomes terrestres (14785 $/ha/an). Les services rendus à l'Homme sont plutôt

indirects et liés à leur rôle écologique : ces milieux réduisent la pollution agricole et sanitaire de l'eau, participent au maintien de l'intégrité des écosystèmes en régulant la disponibilité en eau au cours des saisons ou en diminuant les risques d'inondation, protègent le trait de côte par leur simple présence, fournissent un habitat pour de nombreuses espèces endémiques ou migratrices, notamment les oiseaux limicoles (EAM 2005). Le faible nombre de biens et services rendus directement à l'Homme, l'image négative véhiculée par ces zones humides ainsi que les progrès techniques (agriculture, système de drainage, irrigation…) ont facilité leur dégradation. Les activités humaines ont détruit plus de 65% des zones humides au cours des 150 dernières années (Lotze et al. 2006). Pour la France, c'est la moitié des zones humides qui ont disparues au cours des trente dernières années. La convention Ramsar a mis en évidence la nécessité de maintenir et préserver les caractéristiques écologiques (notamment leur caractère épurateur et la disponibilité en eau) et les richesses biologiques des zones humides par des mesures prises au plan national (Ramsar 1999). Elle rassemble actuellement 1650 sites pour 150 pays. Cette convention regroupe différents types de zones humides telles que les lagunes, les estuaires, les mangroves, les herbiers et les vasières des zones intertidales, les récifs coralliens et les marais (Ramsar 1999).

Les zones humides peuvent être considérées comme des « méta-écosystèmes » c'est-à-dire un ensemble d'écosystèmes interconnectés entre eux par des flux de matière et d'énergie (Loreau *et al*., 2003) : il existe en effet un réel continuum amont-aval à l'échelon du bassin versant lié à la circulation de l'eau (**Figure A**) ; la perturbation d'un des écosystèmes constitutifs de ce continuum (estuaires, marais, tourbière, etc.) peut bouleverser l'ensemble du système. Pour des raisons écologiques et socio-économiques, chaque catégorie de zone humide est à prendre en considération dans le cadre d'actions, de conservation et de gestion. Des lacs de montagnes à l'estuaire, ces zones humides sont influencées par leur environnement et développent des caractéristiques propres : les tourbières acides à sphaignes se développent sous un climat froid et humide, les mangroves bordent les littoraux tropicaux, les lagunes sont des plans d'eau littoraux saumâtres séparées de la mer par un cordon littoral (Cowardin *et al*, 1992).

Parmi ces zones humides, les marais se caractérisent par une faible profondeur de l'eau et la présence de végétation herbacée. Situés à proximité des cours d'eau ou de la mer, ils représentent typiquement un écotone entre les écosystèmes aquatiques et terrestres (EPA 2006). Ils sont des réservoirs de biodiversité, ce sont des lieux de reproduction, d'abri et de nourrissage pour de nombreuses espèces animales, un refuge pour des espèces végétales

rares… 50% des espèces d'oiseaux d'eau en France et 30 % des plantes menacées dépendent des zones humides. Les marais représentent 50% de la surface des zones humides et procurent 75% des services fournis par ces écosystèmes, particulièrement leur caractère épurateur et la régulation de la quantité d'eau disponible (Costanza et al. 1997). Ces derniers services rendus soulignent donc l'importance de la connaissance de ces systèmes d'un point de vue de leur fonctionnement hydrobiologique.

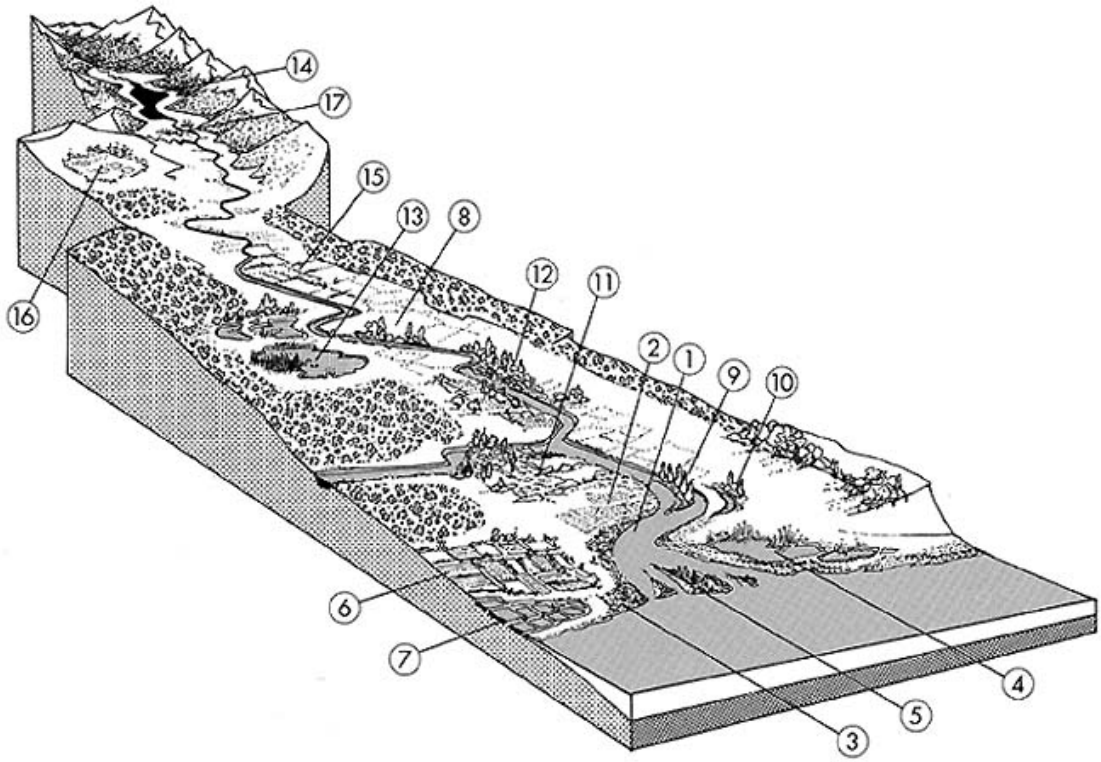

Figure A : Localisation dans un bassin versant des grands types de zones humides (Source : IFEN). (1) Estuaires-vasières, (2) Prés salés ou schorres, (3) Slikkes, (4) Marais et lagunes côtiers, (5) Delta, (6) Marais agricoles aménagés, (7) Marais saumâtres aménagés, (8) Zones humides alluviales, (9) Ilots, (10) Bras-morts, (11) Prairies inondables, (12) Ripisylves, (13) Régions d'étangs, (14) Lacs, (15) Prairies humides, (16) Tourbières, (17) Zones humides de bas-fond.

Les marais, écosystèmes complexes à forte diversité de nature d'eau

Le caractère d'écotone des marais entraîne une forte diversité des natures d'eaux d'un marais à l'autre de par les variations d'hydrodynamisme (eaux stagnantes à courantes, de manière permanente ou temporaire), les fortes fluctuations des paramètres environnementaux (proximité des milieux terrestres, eaux douces ou salées), le degré de communication avec des systèmes aquatiques proches (eaux continentales ou marines) et les nappes souterraines. Les marais peuvent être classés soit :

- selon l'influence de la marée (EPA 2006) :

- les marais tidaux : ces marais se trouvent le long des côtes et des estuaires, dont l'hydrodynamisme est dépendant des mouvements de marée de l'estuaire, de la mer ou de l'océan adjacent. Ces marais se répartissent mondialement le long des côtes protégées, des moyennes aux hautes latitudes. Ils comprennent entre autre les prés salés, schorres, marais salés levés, marais cotidaux saumâtres et d'eau douce.

- les marais non-tidaux : ils sont affranchis des mouvements de la marée et sont principalement d'eau douce.

- selon la salinité (EPA 2006) :

- les marais d'eau douce : ils se situent le long des cours d'eau et des lacs. Ils sont considérés comme ouverts, car largement influencés par les épisodes de crues des réservoirs adjacents (rivières). Ils présentent une végétation à croissance lente ou émergée telle que les joncs, les roseaux, les carex… en milieu peu profond. Ils regroupent entre autres les prairies humides et les plaines d'inondation des rivières.

- les marais salés : ce sont des zones plates, peu drainés qui sont sujets périodiquement ou occasionnellement à des entrées d'eau salée. Ils sont saumâtres à fortement salées (> 15) et habituellement recouverts par un épais tapis d'herbacées halophytes (tolérantes à la salinité). Ils comprennent les marais tidaux salés et les marais continentaux des régions arides sujets à des recouvrements périodiques d'eau salée.

- les marais saumâtres ou intermédiaires : les marais saumâtres sont caractérisés par une eau de salinité entre 3 et 15 psu et dominés par *Spartina patens* alors que les marais intermédiaires présentent une salinité autour de 3 psu.

- selon leur fonctionnement hydraulique :

Parmi les marais décrits précédemment, certains sont depuis longtemps exploités et « entretenus » par l'homme qui les a drainés et canalisés afin de gagner des territoires : ils sont nommés « marais anthropisés » et font aussi partis de la liste de la convention de Ramsar (Ramsar 1999). Dans ce cas, l'eau circule à travers des canaux dans lesquels les niveaux d'eau et le sens de circulation sont régis par des écluses et des vannes entièrement gérées par l'Homme (**Figure B**), ce qui complexifie la compréhension de l'hydrodynamisme dans les marais. Dans ces systèmes, les canaux primaires vont permettre en premier lieu l'écoulement du surplus d'eau vers l'écosystème adjacent (rivière, estuaire, mer). Dans certains cas, ce

réseau primaire est utilisé pour l'alimentation des marais en ressource en eau (douce ou salée) et induit donc un écoulement bidirectionnel. Outre ces grands principes de gestion par type de marais, un système d'ouvrages internes permet un fonctionnement différencié des sous-entités hydrauliques, Ces manœuvres d'ouvrages sont plus complexes et dépendent à la fois des usages et de la saison : il en résulte un hydrodynamisme complexe au sein des réseaux secondaires et tertiaires (**Figure B**).

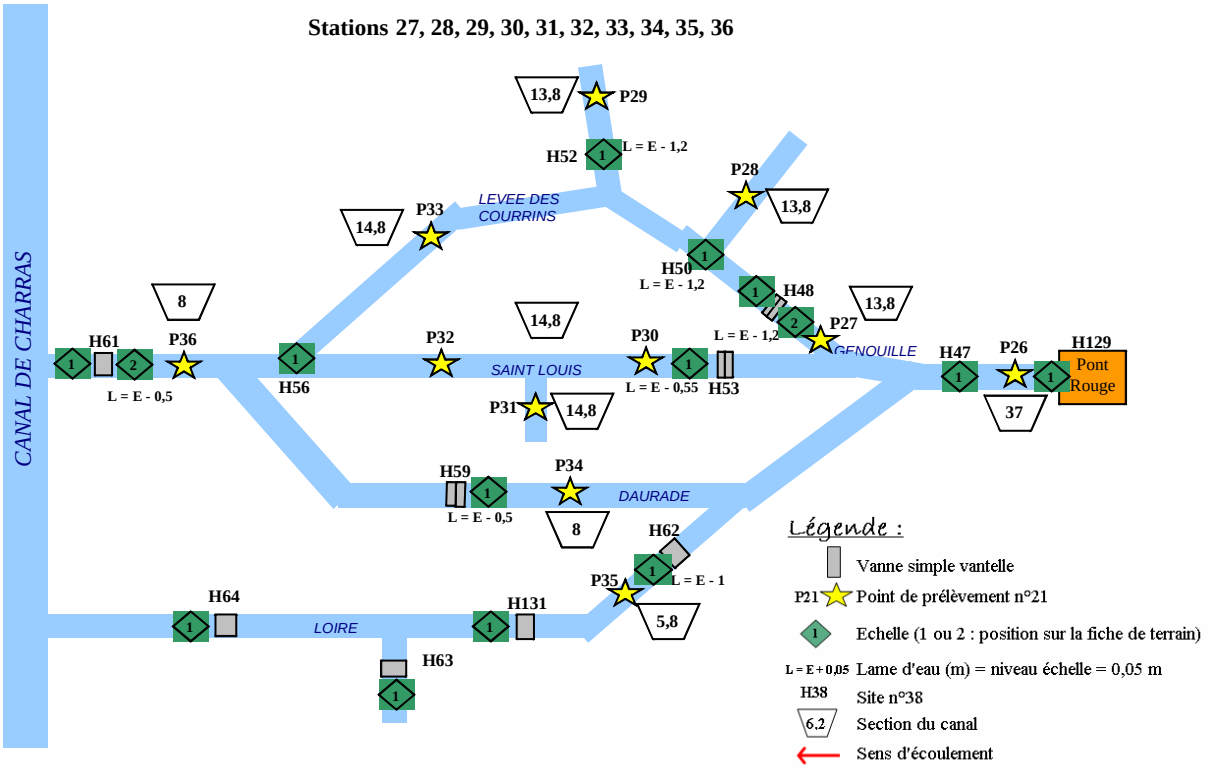

Figure B : Exemple d'un réseau de canaux dans les marais du Nord Rochefort (Charente-Maritime, France; source : UNIMA)

Les marais anthropisés sont classiquement classés en quatre catégories selon leur fonctionnement hydraulique et vont dessiner un paysage particulier du bassin versant vers la côte (**Figure C**) :

(1) des marais doux mouillés : leur caractère inondable est lié à l'arrivée massive des eaux pluviales de la plaine ou du bocage ne pouvant être évacuées aussi rapidement à la mer en raison de la très faible pente du territoire et de l'alternance des marées (évacuation à marée basse). Ce caractère inondable est renforcé en amont des marais desséchés du fait des aménagements qui leurs sont associés.

(2) des marais doux desséchés : ils sont ceinturés de digues permettant i) de lutter contre les risques de submersions marines en aval et ii) de protéger des crues des bassins versants en amont. Ces marais sont gérés hydrauliquement de manière autonome.

(3) des marais doux desséchés réalimentés : ils sont réalimentés à partir de l'amont en période estivale, afin de maintenir les niveaux d'eau dans les fossés.

(4) des marais salés à vocation ostréicole, salicole ou aquacole, influencés à la fois par la marée (les portes à la mer restent ouvertes) et par le drainage du bassin versant

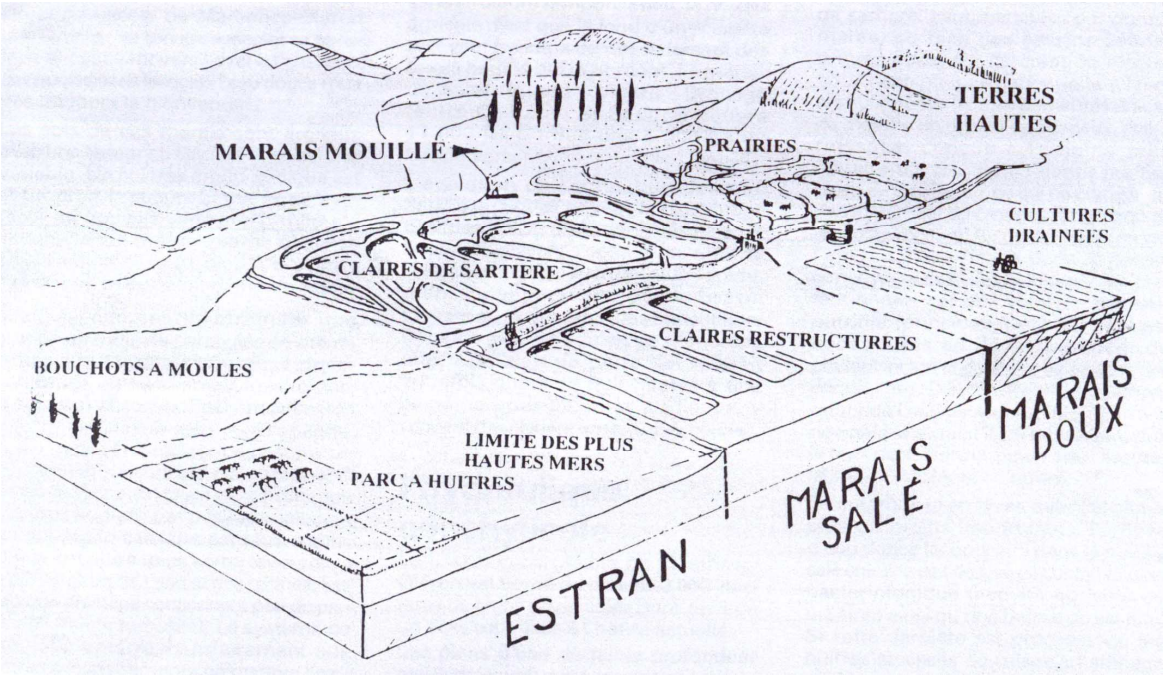

Figure C : Succession des différents types de marais des terres hautes vers les côtes sur le département de Charente-Maritime (IFREMER, La Tremblade). L'estran désigne la zone de balancement des marées.

Ce que l'on désigne par marais est donc très diversifié d'un point de vue:

(1) des activités anthropiques (occupation du sol : agriculture, élevage, bois ou urbanisation ; aménagements : station d'épuration…)

(2) du fonctionnement hydraulique (structure du réseau hydrographique, berge, renouvellement de la masse d'eau…)

(3) du couvert végétal (ripisylve, hydrophytes)

(4) des conditions climatiques (pluviométrie, vent, température…)

(5) du substrat pédologique (nature géologique du substrat, texture…)

Cette diversité des natures d'eaux implique une multiplicité des sources de matières organiques à la base de l'écosystème en place (phytoplancton, plantes herbacées des berges,

hydrophytes ou matières issues des activités anthropiques) donc une forte diversité de fonctionnements associés dans l'espace et au cours des saisons. L'étude de la relation entre la nature d'eau et le fonctionnement d'un marais en relation avec les forçages externes (notamment anthropiques) en sont donc d'autant plus complexes mais indispensables à l'évaluation de la qualité des eaux de transition. Malheureusement, la majorité des études sur les marais se focalisent soit :

(i) sur la biodiversité de la macrofaune (oiseaux et mammifères) et/ou des macrophytes (Weller 1978, Benoit & Askins 1999, Lougheed et al. 2001),

(ii) sur les marais tidaux salés et doux des estuaires comme zone de nourriceries pour les juvéniles de poissons de par la forte productivité des macrophytes qui s'y développent (Boesch & Turner 1984, Rozas & Odum 1987),

(iii) sur les mécanismes d'émission de différents gaz (dérivés des sulfites, des chlorures, des bromures ou le méthane) par les marais. Ces émissions sont principalement dues à la dégradation anaérobique de la matière organique des sédiments dans des zones végétalisées (Dacey et al. 1987, Rhew et al. 2000, Van der Nat & Middelburg 2000),

(iv) sur la dynamique des nutriments et particulièrement sur leur accumulation dans les sédiments et leurs interactions avec les macrophytes (Bayley et al. 1986, Morse et al. 2004). Ces études traitent pour la plupart des marais tidaux salés ou des marais doux présents le long des estuaires. Finalement, la problématique « qualité de l'eau » dans ces écosystèmes est donc peu étudiée et la plupart des études sur cette problématique ne se focalisent que sur un seul type de marais comme un marais tidal doux (Rozas & Odum 1988), un marais de plaine d'inondation (Ahn & Mitsch 2002), un marais mouillé (Mitsch et al. 1995) aux Etats-Unis ou un marais saumâtre de région aride continentale en Espagne (Rojo et al. 2010).

Les marais de Charente-Maritime

Les marais de Charente-Maritime font partie du grand ensemble des marais maritimes du littoral océanique français (**Figure D**). La plupart de ces marais se trouvent le long des estuaires français soumis à la marée (Verger 2005). Les trois estuaires majeurs sont celui de la Gironde, de la Loire et de la Seine. D'autres estuaires se rencontrent de dimensions plus modestes, mais aboutissent parfois dans des régions de vastes marais comme ceux de la Charente, de la Sèvre Niortaise ou de la Somme (Verger 2005).

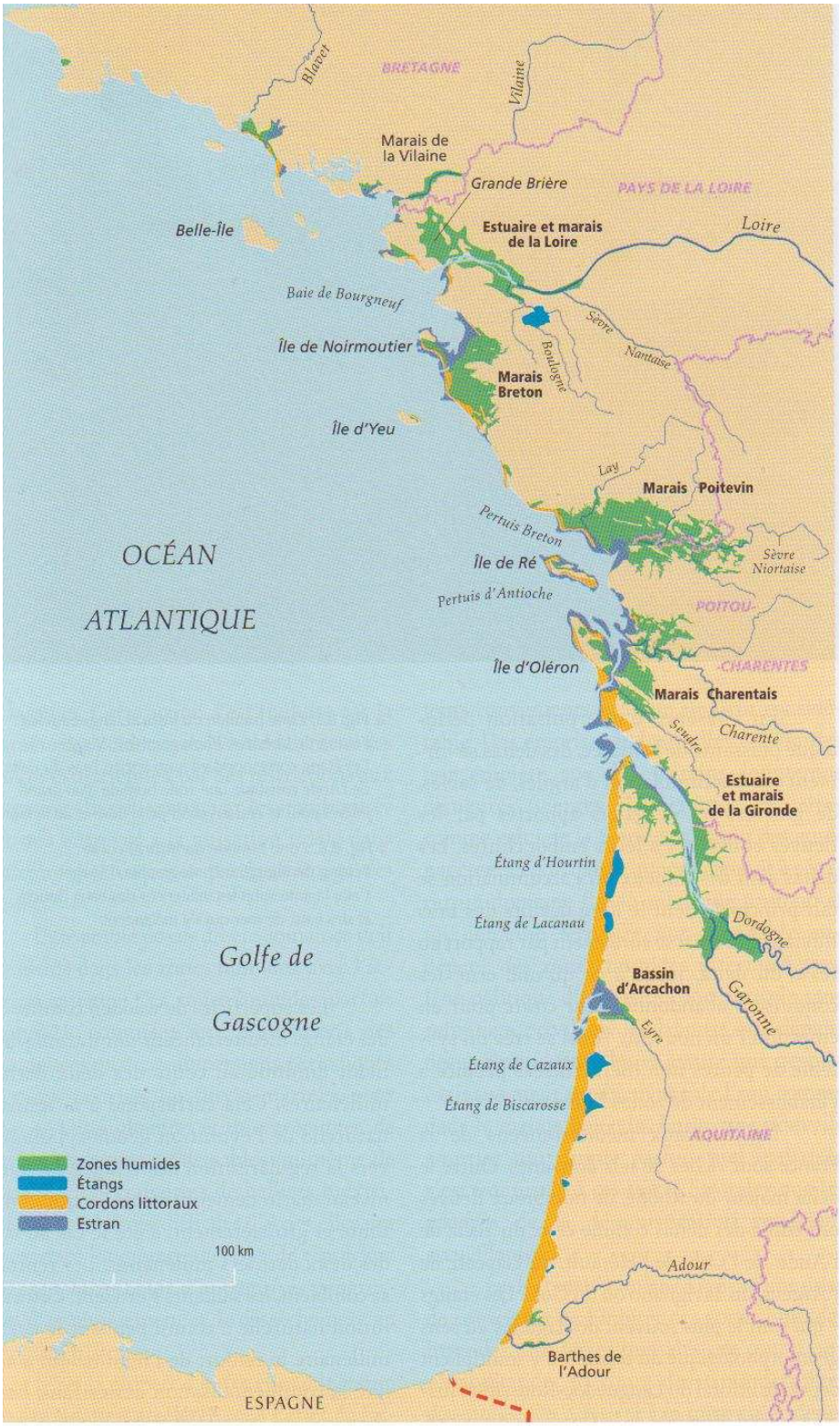

Figure D : Carte représentant les différentes zones humides présentes sur la côte Atlantique française tirée de Verger (2005).

Ces marais s'inscrivent pour l'essentiel dans la tranche hypsométrique comprise entre les plus hautes et les plus basses pleines mers. Cependant, ces marais ont été fortement anthropisés au cours du temps. L'homme a construit des digues pour protéger les marais contre les risques de submersion marine et certaines zones de marais s'abaissent parfois au-dessous des plus basses mers (chenaux surcreusés par l'homme) (Verger 2005). Ces étendues basses seraient soumises à la marée sans l'intervention humaine qui les a isolées. Même endiguées, ces zones de marais restent cependant sous la contrainte de la mer en rythmant les cadences de l'écoulement des eaux dans le réseau par l'ouverture des portes à la mer (Verger 2005). Sur l'ensemble de la façade océanique française, tous les types de marais anthropisés décrits précédemment sont représentés et parmi eux, les marais de Charente-Maritime représentent une zone atelier intéressante pour la compréhension du fonctionnement des marais anthropisés puisqu'elle rassemble l'ensemble des types de marais. Ce sont des écotones écologiques et historiques entre le continent et les pertuis charentais. Ils influencent et sont influencées à la fois par les eaux continentales et littorales que ce soit par l'intermédiaire des rivières, des estuaires ou des vasières intertidales. Ils se situent principalement le long de quatre estuaires : l'estuaire de la Sèvre Niortaise qui a permis la formation du marais poitevin, l'estuaire de la Charente avec les marais de Rochefort et de Brouage, l'estuaire de la Gironde et celui de la Seudre dont la forte salinité en fait une zone à marais salé (**Figure D).** En tout, les marais charentais occupent donc six zones géographiques distinctes (**Figure E**).

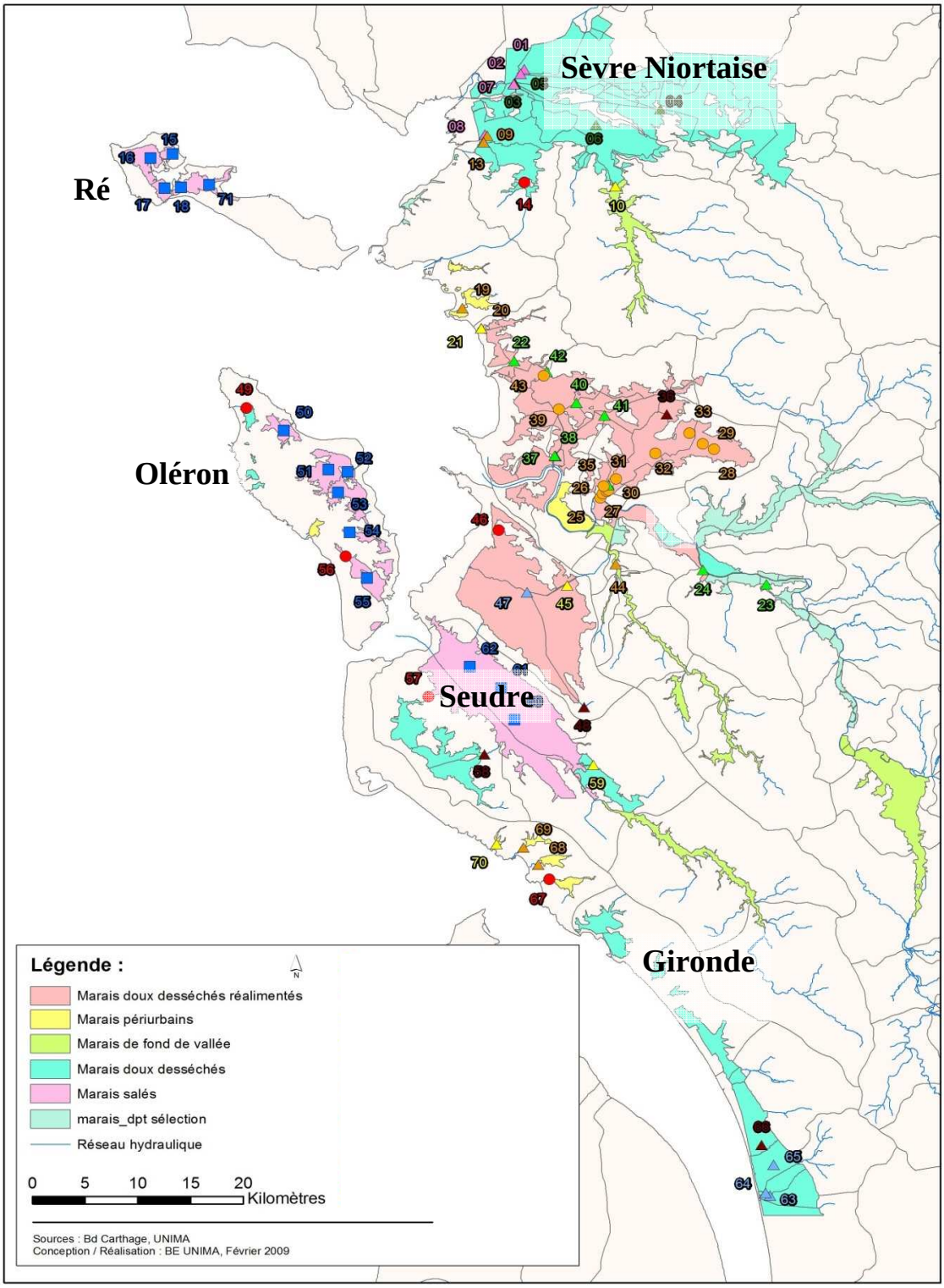

Figure E : Carte des zones géographiques des marais de Charente-Maritime établie par l'UNIMA

Des marais salicoles à la formation des marais doux actuels

Les marais charentais ont été, depuis des siècles, exploités par l'homme. Leur exploitation débuta sous l'époque romaine, à partir de 50 avant J.C., et pendant quatre siècles. L'occupant romain était à l'origine de la création et de l'extension de la culture du sel marin en marais (Talureau 1965). Après l'effondrement de l'empire romain (IIIème siècle), l'exploitation du sel s'est intensifiée, mais il a fallu attendre le VIIIème siècle pour que débutent les premiers travaux d'aménagement du marais par les moines bénédictins. Du XIIème au XIVème siècle, les cisterciens ont entrepris de manière rationnelle les travaux de drainage, de réaménagement, de poldérisation et d'assec qui ont orienté le comblement des baies et donc la régression du littoral charentais. Les anciennes salines, isolées du littoral par le recul de la mer, ont alors été abandonnées au profit de zones plus côtières, et ont été envahies par les eaux douces : endiguées et drainées, elles ont été transformées en pâtures et en terres agricoles. A partir du XVIIème siècle, le pouvoir royal imposa aux propriétaires d'assécher leurs terres et concéda aux ingénieurs hollandais la maîtrise des travaux permettant une forte expansion du marais agricole (Talureau 1965, Billaud 1984). Les travaux n'ont été achevés qu'au XIXème. Dans les années 80, d'importants travaux de drainage sont venus à nouveau modifiés la topographie et le réseau hydrographique des marais doux cultivés, aboutissant à une configuration de la zone humide telle qu'elle nous apparait aujourd'hui. Sur le littoral, l'industrie salinière a prospéré jusqu'à la fin du XVIIème mais se heurta à l'envasement des salines. A partir du XVIIIème siècle, l'affinage des huîtres en marais débuta et augmenta de manière exponentielle au cours du siècle : les salines ont été peu à peu restructurées en claires ostréicoles, le travail de l'huître remplaça celui du sel (Lemonnier 1980).

Conflits d'intérêts et qualité des eaux

Le paysage des marais a évolué au cours du temps en fonction des activités humaines. Aujourd'hui, le fonctionnement et les caractéristiques des marais proviennent, en partie, de cet héritage et de l'occupation actuelle du sol. Par conséquent, tous les types de marais anthropisés décrits précédemment se rencontrent sur le département. Ils se succèdent des terres hautes à la côte (**Figure C**) : marais mouillés, marais desséchés réalimentés ou non (prairiaux ou agricoles), marais salés ostréicoles ou salicoles (essentiellement sur les îles) (UNIMA 2000). Le département est d'ailleurs le seul endroit en France où les marais doux desséchés réalimentés sont représentés. Cependant le schéma général de la succession des

différents types de marais peut être appliqué à tous les marais de la façade océanique française (**Figure D**).

L'eau reste l'élément majeur. Sa gestion qualitative et quantitative est une nécessité pour préserver l'intérêt écologique de ces zones humides tout en maintenant les activités économiques présentes. Cependant, les besoins de chaque activité peuvent être divergents et sont, par conséquent, à l'origine de conflits. En effet, les activités littorales (conchyliculture, baignade...) étant très dépendantes de la « bonne qualité » des eaux, des polémiques sur la caractérisation de l'eau issue du continent sont régulières entre le monde des activités terrestres et celui des activités marines (UNIMA 2000). Le département de Charente-Maritime est le premier producteur d'huître en France (Goulletquer & Heral 1997) et présente une particularité : l'affinage des huîtres en claires ostréicoles des marais salés du département. Ces claires se trouvent à l'aval des marais doux agricoles. L'irrigation intensive et l'utilisation de pesticides peuvent par exemple induire une détérioration à la fois de la qualité et de la quantité d'eau utilisée pour alimenter les claires ostréicoles. Cette détérioration peut avoir un fort impact sur la maturation des huîtres (Gagnaire et al. 2006, Gagnaire et al. 2007). La situation intermédiaire des marais leur confère un rôle prépondérant au sein de ces entités. Une meilleure connaissance du fonctionnement du marais semble alors essentielle pour définir leur incidence positive ou négative sur les flux issus du milieu terrestre et tout particulièrement leur caractère épurateur des eaux qui représente une des fonctions essentielles de ces écosystèmes (Steyaert 2004)

Vers un suivi de la qualité des eaux des marais charentais

Sur le département de la Charente-Maritime, un grand nombre de données sur la qualité des eaux existe au travers des réseaux de surveillance des organismes compétents en matière de suivi des eaux (UNIMA 2000) dont:

(i) les agences de l'eau Adour-Garonne et Loire-Bretagne : le RNB (Réseau National de Bassin) dont l'objectif général est d'améliorer la connaissance générale de la qualité des cours d'eau, et le RCA (Réseau Complémentaire de l'Agence) qui complète le RNB

(ii) l'Ifremer : le REPHY (REseau de surveillance et d'alerte du développement des espèces PHYtoplanctoniques en eaux côtières) ; le REMI (REseau de surveillance MIcrobiologique dans les zones de production conchylicole) ; le RNO (Réseau National d'Observation : évaluer les niveaux et les tendances de polluants et de paramètres généraux de la qualité du milieu marin) ; le réseau HYDRO (surveillance HYDRObiologique du bassin de

Marennes Oléron) ; le réseau HYDROMAR 17 (évaluation du potentiel trophique et du développement de *Halsea ostrearia* des claires ostréicoles du département) (5 réseaux)

(iii) le GRAP (Groupe Régional d'Actions pour la réduction des Pesticides : contrôle des risques de contamination et de pollution de la ressource en eau, souterraine et superficielle par l'utilisation de produits phytosanitaires en agriculture)

(iv) le CREAA (Centre Régional d'Expérimentations et d'Application Aquacole : réseau conchylicole de suivi de la qualité des marais salés)

(v) la DDE (Direction Départementale de l'Equipement : le réseau intérieur de surveillance de la qualité des eaux douces et saumâtres (réseau de surveillance de la qualité des eaux superficielles) ; le réseau de suivi des rejets pluviaux et des exutoires de marais ; le réseau de suivi des stations d'épuration des marais

(vi) la DDASS (Direction Départementale des Affaires Sanitaires et Sociales) : réseau de suivi des prises d'eau destinées à l'alimentation en eau potable ; réseau de suivi des eaux de baignade ; réseau de surveillance des zones de pêche à pied

Cependant, les réseaux existants de surveillance de la qualité des eaux superficielles du département couvrent principalement les eaux marines, le littoral et les cours d'eau principaux. Le fonctionnement des marais et ainsi la qualité de ces eaux, restait donc mal connu sur le département et il était nécessaire de mettre en place un outil de suivi complémentaire

L'Union des marais de la Charente Maritime est un syndicat mixte qui accompagne sur le « volet hydraulique » les acteurs des marais du département dans leurs actions de gestion de ces zones humides. Elle représente en outre, les propriétaires de marais, auprès des instances chargées de la mise en œuvre des politiques nationales et européennes sur ces milieux.

Dans ce cadre, l'UNIMA a été confrontée à l'absence d'informations existantes concernant la qualité de l'eau sur ces territoires. Elle a donc souhaité mettre en place un outil d'acquisition de données lui permettant de mieux comprendre le fonctionnement de ces milieux (facteurs d'altérations et réponse du milieu…), de suivre leur évolution (observatoires patrimoniaux) et ainsi de développer et d'évaluer (préconisation de gestion, tableaux de bord) les actions de gestion proposées auprès de ses adhérents.

Avec l'aide de partenaires techniques[1] et le soutien financier du conseil général de Charente-Maritime, des agences de l'eau Loire Bretagne et Adour-Garonne et de l'Europe, l'UNIMA a fondé en 2003 un réseau de suivi de la qualité des eaux superficielles des marais de la Charente Maritime.

Ce réseau est basé sur le système d'évaluation de la qualité des cours d'eau (SEQ-eau) préconisé au niveau national. Le SEQ-eau a été construit sur la base des connaissances en rivière et propose des grilles d'évaluation du 'statut écologique' des eaux en termes de 'classes de qualité d'eau' (bonne ou mauvaise qualité, par exemple), à partir de référentiel (écosystème peu ou pas impacté par l'homme). Cependant, les rivières et les marais différent particulièrement au niveau de leur régime hydrographique : les marais sont beaucoup plus stagnants que les rivières. Le manque de référentiel concernant les marais ne permet pas d'interpréter les résultats en termes de 'classes de qualité d'eau'.

Ainsi, parallèlement à l'exploitation à proprement parlé des résultats de ce réseau, l'UNIMA s'est inscrit dans une démarche d'optimisation de son outil de suivi (choix des stations, choix des paramètres, développement d'outils statistiques d'interprétation). Pour ce faire, l'UNIMA a fait appel à l'expertise scientifique pour comprendre le fonctionnement de ces milieux et répondre à ses objectifs.

Le travail d'exploitation des données du réseau vise à proposer une typologie des différentes « natures d'eaux » présentes dans les marais de Charente Maritime permettant ainsi d'ébaucher un référentiel local. Cette démarche basée sur des outils statistiques requière une analyse des paramètres jugés les plus discriminants. La bonne compréhension des facteurs environnementaux influant sur ces paramètres est donc nécessaire et s'appuie sur une mise en parallèle de ces classes de « nature d'eau » avec une typologie fonctionnelle des marais. Ce travail permettra, en outre, de poursuivre et d'affiner l'exploitation de la base de données du réseau sous sa forme actuelle dont la structure garantit sa concordance avec les autres réseaux existants sur les hydrosystèmes français et son utilisation dans les approches transversales développées dans le cadre de la DCE.

De plus, cette démarche permettra d'optimiser le réseau en fonction des spécificités singulières de ces écosystèmes de marais en proposant de nouveaux paramètres (physico-chimiques, biologiques ou environnementaux) sélectionnés pour leur capacité discriminante et leur sensibilité aux variations spatiales et temporelles et un aménagement du réseau de suivi qui visera à optimiser sa

[1] Membres du comité de pilotage : L'Europe, l'Agence de l'eau Adour Garonne, l'Agence de l'eau Loire Bretagne, la DREAL Poitou Charente, le GRAP, le Laboratoire Départemental d'analyses de la Charente Maritime, la DDTM de la Charente Maritime, l'IFREMER, le Conseil Général de la Charente Maritime, le Forum des Marais Atlantique, le CREEA et l'Observatoire Régional de l'eau, l'EPTB Charente, l'IIBSN.

capacité descriptive tout en conservant sa compatibilité inter-réseaux et en réduisant la dimension afin d'assurer sa pérennité financière

Objectifs scientifiques de la thèse

Dans ce contexte, cette thèse se veut une contribution à une meilleure compréhension du fonctionnement des marais de Charente-Maritime dans l'optique d'une gestion plus adaptée des ces écosystèmes. Les objectifs scientifiques de cette thèse sont de trois ordres.

(1) Le premier objectif est de dégager une typologie de la « nature des eaux » de marais en la reliant aux facteurs environnementaux (pressions climatiques et anthropiques) grâce à l'exploitation des données issues du suivi réalisé par l'UNIMA (**Chapitre 2**).

(2) Une fois ces natures d'eau dégagées, cette étude s'est attachée à mieux comprendre leur fonctionnement. Afin de comprendre ce fonctionnement, il est nécessaire de percevoir à la fois les forçages naturels dus à la variation saisonnière, et aux forçages anthropiques. L'étude de l'évolution saisonnière des réseaux trophiques planctoniques semblent alors essentielles. En effet, l'intérêt des organismes planctoniques réside dans le fait qu'ils perçoivent et répercutent les forçages naturels et anthropiques beaucoup plus rapidement que les autres compartiments biologiques. Ils intègrent vite les perturbations du milieu de par leur cycle de vie court. En outre, ils occupent une position clef entre les paramètres environnementaux qui régissent les sources de production primaires disponibles et les maillons trophiques supérieurs exploités. Enfin, l'étude de la matière organique peut permettre de mieux comprendre les sources de matières à la base de ces réseaux trophiques (**Chapitre 3**).

(3) Le troisième objectif a été d'évaluer l'impact d'une perturbation sur le fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques. L'arrivée de la tempête Xynthia au cours d'un suivi hebdomadaire a été une opportunité pour évaluer la récupération du système après cette perturbation et le rôle du contrôle anthropique dans cette récupération (**Chapitre 4**).

(4) Au final, ce travail a permis de définir des perspectives d'optimisation du réseau patrimonial de l'UNIMA pour une meilleure gestion des marais (choix de stations plus appropriée, paramètres, fréquence d'échantillonnage), mais aussi pour à terme proposer des indicateurs plus adaptés au suivi de la qualité des eaux des marais (**Chapitre 5**). Dans cette optique, un état de l'art sur les indicateurs est proposé dans le **Chapitre 1**.

Chapitre 1 : Etat de l’art sur les indicateurs

1. Introduction

1.1. Définition et intérêt des indicateurs

Un indicateur est un outil d'évaluation qui permet de décrire l'état d'un espace ou une tendance de l'état d'un espace (Simonet 2001). Il est développé à l'aide d'un ou plusieurs indices. Par définition, l' « indice » est un chiffre brut d'une mesure d'un ou de plusieurs paramètres qui permet de classer l'état d'un espace dans telle ou telle catégories de l'indicateur.

Les indicateurs sont utilisés dans de nombreuses disciplines, et en particulier, dans le cadre de l'observation à moyen et long terme de l'évolution de l'environnement. Ces observations sont clairement reconnues comme une nécessité impérative pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes ainsi que leurs réponses aux contraintes naturelles de l'environnement et aux effets anthropiques (Willis & Birks 2006). En France, l'observation de l'état des milieux aquatiques, encouragée par la Directive-Cadre sur l'Eau (DCE), est réalisée aux moyens de réseaux nationaux ou régionaux.

1.2. Les différents types d'indicateurs

Les indicateurs peuvent être classés en deux grandes catégories : les indicateurs de qualité définissant le bon ou le mauvais état d'un système par rapport à un référentiel et les indicateurs de fonctionnement décrivant ce système d'un point de vue physico-chimique, biologique, géographique, physique…

Les indicateurs de qualité se présentent souvent sous forme de classe ou de code couleur et sont des outils d'aide à la décision pour les politiques locales et étatiques. Il en existe plusieurs catégories: les indicateurs d'état, de réponse et de pression (Simonet 2001).

Les indicateurs d'état mesurent l'état d'un système à un instant donné. Plusieurs indicateurs d'états collectés à différentes dates peuvent être comparés ensembles pour définir des tendances comme par exemple, les indicateurs traduisant la physico-chimie du milieu (teneur en nitrates ou en pesticides, par exemple).

Les indicateurs de réponse permettent de mesurer les actions prises pour la sauvegarde d'un espace (par exemple, hauteur des financements débloqués pour des opérations de sensibilisation).

Les indicateurs de pression aident à mesurer l'altération d'un espace ou d'un système (par exemple les indicateurs traduisant une activité ou une pollution humaine : quantité de fertilisants apportée par hectare…).

Les indicateurs de fonctionnement sont des outils développés par les scientifiques dans le but de décrire l'état d'un système. Ces indicateurs sont souvent réfléchis et testés afin de les proposer comme base aux indicateurs de qualité. De nombreux indices biologiques ont d'ailleurs été développés par les scientifiques tels que ceux développés pour les réseaux de surveillance de l'IFREMER (REPHY, REMI…) (de Montaudoin 2007).

1.3. Les différents types de réseaux

Il existe deux types de réseaux, financés par l'état, les agences de bassin, la région ou les collectivités locales :

- les réseaux d'observation qui servent à évaluer l'état général des eaux et les tendances à l'échelle de l'écosystème (bassin, littoral, lagune…). Les réseaux développés par les agences de l'eau, le RNB (Réseau National de Bassin) et le RCA (Réseau Complémentaire de l'Agence) ont par exemple pour objectif général d'améliorer la connaissance de la qualité des cours d'eau.

- les réseaux de surveillance, qui sont de deux types :

(i) les réseaux d'usage, qui servent dans un cadre réglementaire au contrôle de l'aptitude de l'eau à un usage (eau potable, baignade, conchyliculture, etc.). Il existe, par exemple : des réseau de suivi des prises d'eau destinées à l'alimentation en eau potable gérée par la DDASS (direction départementale des Affaires sanitaires et sociales), des réseaux de surveillance microbiologique dans les zones de production conchylicole, le REMI, développé par l'IFREMER afin de contrôler la prolifération d'algues toxiques…

(ii) les réseaux d'impact, qui servent à contrôler localement l'impact d'une activité polluante (station d'épuration, rejets industriels, pollutions agricoles, etc.) et l'efficacité des mesures adoptées pour réduire cet impact. Le GRAP (Groupe Régional d'Actions pour la réduction des Pesticides) a, par ailleurs, développé un réseau de contrôle des risques de contamination et de pollution de la ressource en eau, souterraine et superficielle par l'utilisation de produits phytosanitaires en agriculture. Le réseau de suivi des rejets pluviaux et des exutoires de marais et le réseau de suivi des stations d'épuration des marais de la DDE (Direction Départementale de l'Equipement) peuvent aussi être considérés comme des réseaux d'impact.

L'objectif de cette partie est de répertorier différents indicateurs pouvant être intéressants pour notre étude permettant de qualifier et de caractériser le fonctionnement des

écosystèmes aquatiques, plus particulièrement les indicateurs issus de deux disciplines : la chimie (dont l'origine de la matière organique) et l'écologie.

2. Les indicateurs d'origine de la matière organique

La matière organique (MO) est décrite comme issue de la décomposition des résidus de plantes et d'animaux, et de la synthèse biologique et/ou chimique de ces produits de dégradation (Suffet & MacCarthy 1989, Aiken 1993). Dans l'environnement, la MO se trouve donc généralement en quantité importante au niveau des sols, des sédiments ou de la colonne d'eau. Bien qu'une origine anthropique ne puisse être exclue (rejets industriels ou urbains en quantité non négligeable par rapport au milieu récepteur (Peschel & Wildt 1988, McClelland & Valiela 1998)), la grande majorité de la MO est issue de processus naturels et la dénomination « Matière Organique Naturelle » (MON) est souvent employée. Deux fractions constituent la MO: (1) la Matière Organique Dissoute (MOD) de taille inférieure à 0,7 µm et la Matière Organique Particulaire (MOP) retenue par une membrane de 0,7 µm (Demeusy 2007).

1.1. La Matière organique dissoute

De par sa réactivité avec le milieu aquatique, la MOD est impliquée dans de nombreux processus environnementaux (Aiken 1993) tels que la solubilisation de substances non polaires ou le transport de micropolluants organiques et minéraux (métaux lourds ou autres polluants émergents). Elle joue également un rôle nutritionnel pour les organismes (bactéries, microalgues, macrophytes…) qui, inversement, ont une incidence sur sa composition (Beckett et al. 1987). Au niveau de la filière de traitement pour la production d'eau potable, la MOD est un des facteurs dont les gestionnaires doivent tenir compte. En effet, outre les problèmes de goût et d'odeur, des teneurs importantes en MOD causent de nombreux désagréments dans les réseaux de distribution: surconsommation de réactifs, participation au colmatage des membranes, formation de sous-produits de désinfection potentiellement toxiques (Rook 1974, Bruchet et al. 1990) ou reviviscence bactérienne. Ainsi, la MOD représente un enjeu tant économique qu'écologique et mérite l'intérêt qu'elle suscite dans le monde scientifique et politique.

Le système français d'évaluation de la qualité des eaux se base uniquement sur des paramètres globaux pour caractériser l'altération liée à la matière organique. Il se base sur la quantité de MOD présente dans le milieu et plus particulièrement sur la quantité de Carbone Organique Dissous (COD) et non sur sa qualité. Il faut préciser que si l'amalgame MOD/COD est courant, ce dernier ne représente en général que 45 à 50 % de la concentration totale de MOD (Allan

1995). Cependant, l'ensemble des études menées sur le sujet a montré une très grande variabilité de composition de MOD dans l'environnement en plus d'une grande variabilité de concentrations. Ces différences peuvent être attribuées à de nombreux facteurs tels que l'hydrologie, la nature des sols, la végétation (Thurman & Malcolm 1981), mais aussi l'utilisation des sols, le climat ou la saison (Sachse et al. 2005). Dans la pratique, deux catégories de MOD sont plus communément mises en avant : les substances humiques (SH) et les substances non humiques (SNH).

Les substances humiques (SH) sont définies comme l'ensemble des composés organiques issus de la dégradation des plantes (Cuthbert & del Giorgio 1992, Wu et al. 2002) et de la décomposition d'organismes morts, animaux et bactéries (Buffle 1990) par un processus de transformation de ces mêmes biomolécules (humification) (Abbt-Braun et al. 1989, Marhaba & Pu 2000, McDonald et al. 2004). Elles correspondent en effet à l'ensemble des composés organiques à l'exception des organismes vivants et des tissus animaux et végétaux non dégradés (Stevenson 1994). En termes de structure, deux grandes théories se font face. Le premier modèle, et le plus ancien, décrit les matières humiques comme de grosses macromolécules polyfonctionnelles issues de réactions secondaires de synthèse des produits de dégradation des organismes morts (Stevenson, 1994). Le modèle dit « supramoléculaire », plus récent, définit les SH comme le résultat de l'assemblage des produits de dégradation, partielle ou non, des organismes morts (Piccolo et al. 2001). Ce modèle semble aujourd'hui être admis comme le plus proche de la réalité (Piccolo et al. 2001, Piccolo 2002, Perminova et al. 2003, Peuravuori & Pihlaja 2004, Baalousha et al. 2006). Cependant, les études menées par Baigorri *et al.* (2007) semblent montrer la coexistence des macromolécules, des petites molécules et des agrégats supramoléculaires au sein des substances humiques. La classe des substances humiques peut être divisée en trois composantes : les acides humiques (AH) non solubles à pH acides (<1), les acides fulviques (AF) solubles à tout pH et les humines totalement insolubles. La fraction dissoute des SH dans les eaux de surfaces se limite donc aux acides humiques et aux acides fulviques (Malcolm 1990). Les acides humiques de couleur brunâtre sont essentiellement d'origine terrestre. Principalement issus de la dégradation de la lignine et des tanins, ils présentent des structures de tailles importantes (de 1500 à 5000 Da) et très aromatiques (due en particulier aux groupements benzène carboxylique et phénolique). Les acides fulviques présentent quant à eux des structures de tailles plus réduites (de 600 à 1000 Da). De récentes études ont montré que l'origine des acides fulviques était en grande partie aquagénique et plus particulièrement algale engendrant donc des structures plus aliphatiques (Buffle 1990, Malcolm 1990, Thomsen et al. 2002).

En opposition aux substances humiques, les substances non humiques (SNH) correspondent au matériel cellulaire non dégradé de l'ensemble de la biomasse. L'activité phytoplanctonique et bactérienne représente, ainsi, une source non négligeable de matériel non humique (Leenheer & Croué 2003, Maksimova et al. 2004, Pivokonsky et al. 2006). Principalement composées de polysaccharides, protéines, acides aminés et autres acides organiques (Her et al. 2004, Pivokonsky et al. 2006), les matières organiques algales (MOAl) résultent de deux phénomènes : l'activité métabolique des cellules (matières organiques extracellulaires ou MOE) et leur décomposition (matières organiques intracellulaires ou MOI) (Her et al. 2004, Huang et al. 2007), leur part respective variant avec la phase de croissance des microorganismes. Les MOE (Leppard 1997, Hung et al. 2005) sécrétées en réponse à des stress environnementaux, sont principalement composées de polysaccharides, pouvant s'agréger en microfibrilles dissoutes, colloïdales (> 1 µm) voire macroscopiques, mais également de protéines, d'acides nucléiques, de lipides et de petits acides (Huang et al. 2007). Les MOI, issues de la libération des matériaux internes lors de la lyse cellulaire, sont potentiellement gênantes pour la production d'eau potable (géosmine, microcystine). Leur élimination est, par conséquent, devenue une priorité (Siddiqui et al. 1997). Les matières organiques anthropiques issues notamment des stations de traitement biologique pour l'épuration des eaux usées urbaines, présentent des structures équivalentes aux MOAl des eaux superficielles naturelles (Drewes & Croué 2002). Ces similitudes sont dues à la forte influence des carbohydrates et des protéines dans les deux cas (Peschel & Wildt 1988). De plus, de nouvelles formes de pollutions organiques attirent aujourd'hui l'attention des chercheurs. En effet, ces polluants « émergents », entre autres d'origine médicamenteuse, représentent un risque sanitaire dont l'étendue et l'impact sont encore mal connus.

Caractériser les substances humiques et non humiques semble alors essentiel afin de comprendre l'origine de la MOD dans les eaux. Plusieurs techniques analytiques de la MOD ont conduit à la création d'un certain nombre d'indicateurs de l'origine de cette MOD basés sur ses caractéristiques structurelles et chimiques :

- **Caractère Hydrophile/Hydrophobe**

La MOD peut être extraite grâce à l'utilisation de deux colonnes montées en série contenant des résines appelées XAD8 et XAD4. L'extraction consiste en l'adsorption de la MOD contenue dans de l'eau acidifiée (pH 2) (Thurman & Malcolm 1981) : la résine XAD8 retient la MOD hydrophobe (HPO) correspondant aux acides humiques et fulviques des SH, la résine XAD4 retient la MOD transphilique (TPI). La fraction la plus hydrophile de la MOD est

retrouvée en sortie de la colonne XAD4 et témoigne d'une origine plus aquagénique ou anthropique de la MOD (Demeusy 2007). Des dosages en sorties des différentes colonnes permettent alors de connaitre la part des différentes fractions dans la composition de la MOD et donc de déterminer son origine.

- **Caractère aromatique : le SUVA**

Le SUVA est le rapport absorbance UV à 254 nm mesurée par spectroscopie sur la concentration en carbone organique dissous (UV_{254}/COD). Ce rapport se présente comme un bon indicateur du caractère aromatique de MOD (Croué et al. 1999, Weishaar et al. 2003) (**Tableau 1.1**) :

Tableau 1.1 : Caractéristiques chimiques des MOD en fonction du SUVA

SUVA	Caractéristiques chimiques des MOD
>4	Très hydrophobe, forte masse moléculaire apparente = SH
2-4	Mélange de MOD hydrophobes et hydrophiles
<2	Plutôt hydrophile, faible masse moléculaire apparente = SNH

- **La fluorescence 3D**

La fluorescence totale des eaux de surface et de mer est majoritairement due à la MOD (Coble 1996). La fluorescence 3D basée sur les matrices d'émission-excitation donne une vue globale des propriétés de fluorescence d'un échantillon et permet d'obtenir des informations plus détaillées sur la composition de la MOD (Coble 1996, Sierra et al. 2005). Ces matrices sont constituées d'un ensemble de spectres d'émission mesurés à différentes longueurs d'ondes d'excitation permettant de donner une représentation en trois dimensions des propriétés de fluorescence de l'échantillon : les pics de fluorescence sont alors appelés fluorophores. De manière générale, deux types de molécules sont classiquement étudiés : les matières humiques (fluorescence dans le bleu) et les protéines (fluorescence dans l'UV) (Coble 1996).

Les matière humiques sont composés de deux fluorophores d'origine terrestre et observables pour des MO de toutes origines (eaux de surface, sols, mer…) et d'un fluorophore caractéristique des MO d'origine marine (**Tableau 1.2**) (Coble 1996). Les fluorophores B et T (**Tableau 1.2**) sont attribués aux dérivés de la tyrosine et du tryptophane et sont des marqueurs de l'activité biologique (fluorophore B d'origine bactérienne, fluorophore T, d'origine phytoplanctonique) (Coble 1996).

Tableau 1.2 : Dénomination des principaux fluorophores. Exc : excitation, em : émission, AH : acide humique, AF : acide fulvique, SH : substances humiques

Molécules	**λ_{exc} - λ_{em} moyennes (nm)**	**Fluorophores**	**Origines**
Matière humiques	250-430	A	AH terrestres
	340-450	C	AH et AF terrestres
	310-400	M	SH Marines
Protéines	270-310	B	Tyrosine
	270-340	T	Tryptophane

- **La taille des molécules : chromatographie d'exclusion stérique**

La chromatographie d'exclusion stérique apparait comme un outil de choix pour discriminer la MOD selon sa taille (Peuravuori & Pihlaja 1997). L'analyse par chromatographie est basée sur le fractionnement par un gel de silice de la MOD en fonction de la masse moléculaire apparente et du temps de rétention des molécules (Peuravuori & Pihlaja 1997). En sortie du gel, la chromatographie est soit associée à des mesures de COD soit à des mesures d'absorbance UV (Zhou et al. 2000, Her et al. 2002). Six classes de molécules sont généralement distinguées (Huber & Frimmel 1991, Frimmel & Abbt-Braun 1999) (**Figure 1.1**) :

- Fraction 1 : Composés hydrophiles de hautes masses moléculaires, issus de dégradation algale et bactérienne,
- Fraction 2 : Composés hydrophobes présentant une forte aromaticité (SH)
- Fraction 3 : Composés issus de la dégradation ou de l'oxydation des SH,
- Fraction 4 : Petits acides organiques,
- Fraction 5 : Composés neutres et plutôt hydrophiles de faibles masses moléculaires,
- Fraction 6 : Interférences dues à des colloïdes inorganiques.

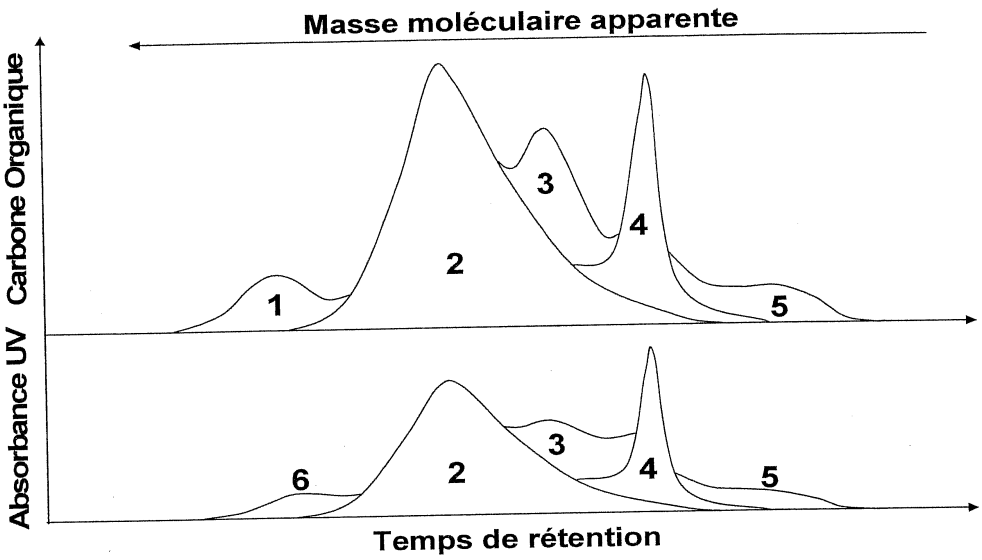

Figure 1.1 : Chromatogrammes d'exclusion stérique type de SH avec une détection UV-COD.

Compte tenu de la complexité et de la diversité de la matrice organique dissoute des eaux, les techniques analytiques qui peuvent être mises en œuvre en routine pour caractériser cette matrice doivent s'appliquer non seulement aux eaux brutes mais aussi aux eaux après fractionnement sur résines XAD8 et XAD4. Elles peuvent également être réalisées sur les extraits solides de MO après élution des résines. Le traitement statistique multidimensionnel de ces données permet le plus souvent de discriminer l'origine de la MOD des eaux (Demeusy 2007).

1.2. Matière organique particulaire

Dans les zones de transition entre écosystèmes terrestres et aquatiques, la matière organique particulaire est un mélange de matières organiques d'origines différentes (végétaux supérieurs, algues, plancton et des animaux), issue de réservoirs différents (terrestre *vs* aquatique) et d'états différents (MO 'fraîche' *vs* MO dégradée) (Savoye et al. 2003). La quantité et la qualité de la MOP présente dépend du climat, de la nature et de l'occupation des sols, de l'hydrodynamique (débits, temps de résidence) (McClelland & Valiela 1998, Savoye et al. 2003).

Dans les écosystèmes littoraux, zones de transition entre le milieu continental et marin, les indicateurs de la quantité et qualité de la matière organique particulaire utilisés sont :

• **des paramètres classiques** : concentrations de matière en suspension, de carbone ou azote organique particulaire, biomasse chlorophyllienne permettant de décrire la plupart du temps l'évolution saisonnière (Aminot & Kérouel 2004),

• **des rapports de biomasse 'classiques'** :

- COP/Chl a : le rapport massique du carbone organique particulaire (COP) sur la concentration en chlorophylle a (Chl a) permet de distinguer le matériel phytoplanctonique frais du matériel détritique ou hétérotrophe. Il est généralement acquis que : (i) si le rapport COP/Chl a est inférieur 200, il indique une origine phytoplanctonique, et (ii) s'il est supérieur à 200, il indique une origine détritique ou hétérotrophique (Savoye et al. 2003, David et al. 2005) ,

- COP/NOP : le rapport molaire de concentration en COP sur la concentration en azote organique particulaire (NOP) permet de discriminer la matière provenant des végétaux supérieurs ($C/N \geq 12$), du matériel algal ($6 \leq C/N \leq 10$), des hétérotrophes ($3 \leq C/N \leq 6$). Cependant, ce rapport peut être altéré lors de la dégradation de la matière organique : la colonisation par les bactéries des végétaux supérieurs va provoquer la diminution du C/N des plantes, la reminéralisation préférentielle de l'azote par rapport au carbone par le phytoplancton provoque au contraire une augmentation du C/N (Savoye 2001).

• **des traceurs isotopiques** :

- Le rapport isotopique du carbone $\delta^{13}C$: pendant les processus photosynthétiques, les organismes autotrophes consomment du carbone : pour les végétaux terrestres, ce carbone provient du CO_2, pour les plantes aquatiques et le phytoplancton, cette source provient principalement du carbone organique dissous (Raven 1970). Par conséquent, leur signature isotopique va dépendre de la signature isotopique de la source de carbone (Finlay 2003). Il est alors possible de différencier le matériel terrestre, du matériel aquagénique ainsi que le matériel marin, du matériel d'eau douce (**Figure 1.2**).

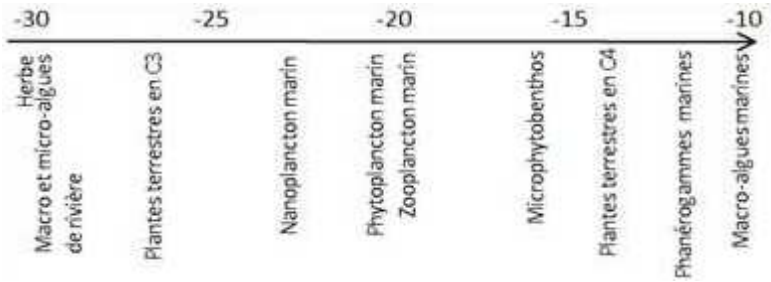

Figure 1.2 : Signature isotopique du $\delta^{13}C$ de différents organismes autotrophes et hétérotrophes.

- Le rapport isotopique de l'azote $\delta^{15}N$: de la même manière, le $\delta^{15}N$ de la MOP va dépendre de la source d'azote lorsqu'elle est dominée par des organismes autotrophes (Aravena et al. 1993) (**Figure 1.3**). Le $\delta^{15}N$ de la MOP a également tendance à augmenter lorsque la MOP est colonisée par des bactéries hétérotrophes ou lors de bloom de zooplancton (Kendall et al. 2008).

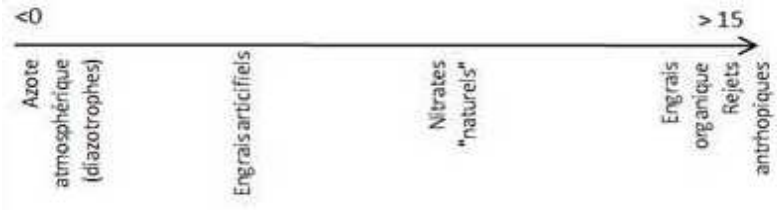

Figure 1.3 : Signature isotopique du $\delta^{15}N$ lorsque la MOP est dominée par le phytoplancton

Cependant, les rapport isotopiques de l'azote et du carbone de la MOP reflètent une composition moyenne entre les différentes sources qui peut rendre difficile l'interprétation des résultats en fonction des sources potentielles de MOP (Canuel 2001).

- **des biomarqueurs** :

Les biomarqueurs tels que les acides gras, les alcanes linéaires ou les acides aminés (Hedges et al. 1994, Galois et al. 1996, Canuel 2001, Hernandez et al. 2001, David et al. 2006) même s'ils ne reflètent pas l'intégralité des composants de la MOP, offrent certains avantages : ils sont sensibles (détectables à de faibles concentrations), et leur réactivité géochimiques permettant de connaitre à la fois leur origine et leur labilité donc leur biodisponibilité (Canuel 2001).

3. Bioindicateurs et indices biotiques

Des organismes vivants appartenant à une ou plusieurs populations peuvent être utilisés pour évaluer et surveiller la qualité des eaux d'un milieu. Les perturbations de type chimiques, physiologiques ou comportementales pour une espèce ou un groupe d'espèces indiquent une modification de la qualité des eaux au sein de leur écosystème : on parle de **bioindicateurs** (basée sur 1 espèce) ou **d'indices biotiques** (basés sur un groupe d'espèces). Ces indices peuvent être classés selon leur objectif :

- **Les indices d'évaluation de la qualité du substrat :**

Ces indices sont basés sur la structure des peuplements des communautés benthiques (richesse spécifique, abondance, biomasse, appartenance à des groupes écologiques ou

trophiques…). De par la longévité, la sédentarité et la dynamique des populations des espèces, la macrofaune benthique intègre les variations à long terme liées à la perturbation anthropique des écosystèmes (Glemarec & Hily 1981). Ces indices ont été particulièrement développés en milieu côtier semi-fermé.

Les indices biotiques de la macrofaune benthique les plus classiquement utilisés sont :

- L'IBGN (Indice Biologique Global Normalisé) issu des travaux de Verneaux (1982), il est basé sur l'inventaire des macro-invertébrés benthiques. Il regroupe des taxons bioindicateurs polluo-sensibles (Plécoptères), ou polluo-résistants (Chironomes). Utilisé depuis plus de 10 ans, il est parfaitement intégré au programme imposé par la DCE. Cependant, il ne contient qu'une information assez pauvre nécessitant d'être complétée (Roche et al. 2005).

- L'AMBI (Azti Marine Biotic Index, Borja (Borja et al. 2000, Borja et al. 2003), fondé sur la distribution de chaque espèce en 5 groupes : (i) groupe 1 : espèces sensibles à l'enrichissement en matière organique et à la présence de polluant (carnivores sélectifs et déposivores), (ii) groupe 2 : espèces indifférentes à l'enrichissement en MO, présentes en faibles densités (suspensivores, carnivores non sélectifs), (iii) groupe 3 : espèces tolérantes à un excès en MO (déposivores, spinoïdes), (iv) groupe 4 : espèces opportunistes présentes dans des conditions variables de l'environnement et (v) groupe 5 : espèces opportunistes présentes dans des conditions très variables de l'environnement. L'appartenance aux différentes classes est définie selon la liste proposée par l'Azti (institut espagnol équivalent à l'IFREMER). Un coefficient biotique (BC) est calculé à partir de la proportion des différents groupes dans un échantillon. Cet indice est compris entre 0 et 7 (0 : condition normale et 7 : condition très polluée);

- Le BENTIX (Biological Benthic Index, (Simboura & Zenetos 2002), il s'agit d'une version simplifiée de l'AMBI comprenant 2 classes (sensible ou tolérante) ;

- Le RBI (Relative Benthic Index) (Anderson et al. 2001), basé sur des catégories taxonomiques, crustacés, mollusques et des espèces négatives (tolérantes à une pollution) et positives (sensibles à une pollution) déduites des catégories de l'Azti ;

- Le BQI (Benthic Quality Index, (Rosenberg et al. 2004), cette méthode repose sur le calcul de la valeur de tolérance à une pollution de chaque espèce à partir d'un indice de diversité (ES51) qui représente la probabilité du nombre d'espèces dans un échantillon théorique de 50 individus ;

- Le BOPA (Benthic Opportunistic Polychaetes / Amphipods ratio) (Dauvin & Ruellet 2007). Il est basé sur la comparaison de la fréquence de polychètes dit opportunistes (base sur

la liste de l'Azti) par rapport à celle des amphipodes, sensibles à différentes pollutions (métaux, hydrocarbures, accroissement du taux de matière organique…).

- **Les indices d'évaluation du statut trophique de l'eau (évaluation de l'eutrophisation du système) :**

Ces indices sont focalisés pour la plupart sur le compartiment phytoplanctonique des eaux. Comme les conditions physiques ne permettent pas le développement d'une production phytoplanctonique en hiver, ces indices sont utilisés en période « productive » puisque le phytoplancton peut se développer. Les pressions anthropiques sur le milieu et leurs conséquences peuvent alors être évaluées à cette période (Daniel 2004). Ils peuvent être basés soit :

(i) sur la biomasse phytoplanctonique au travers de la concentration en chlorophylle a en calculant la moyenne, la médiane ou le percentile 90 (P90 prenant en compte les valeurs de concentrations moyennes en chlorophylle a exceptées les valeurs extrêmes) sur la période productive (Daniel 2004)

(ii) sur des taxa. Les diatomées étant considérées comme les algues les plus sensibles à l'état trophique de l'eau, de nombreux indicateurs ont été construits sur leur recensement que ce soit en milieu marin (Indicateur rapport (non-diatomées/diatomées) ou indicateur rapport (dinoflagellés/diatomée)(Daniel 2004) ou en eau douce (Indice Biologique Diatomée IBD)(Coste et al. 2009). L'IBD, utilisé dans le cadre du Seq-Bio (cf Introduction), est uniquement basé sur les communautés de diatomées et définit des classes de qualité selon l'assemblage des différentes espèces et leur sensibilité aux pollutions (Coste et al. 2009).

(iii) sur la fréquence des blooms. Un bloom est défini comme une efflorescence dont la concentration est supérieure à 10^5 cellules/l (Daniel 2004). Les indices proposés sont définis comme étant le nombre de bloom supérieur à 10^5 cellules/l en fonction de la fréquence d'échantillonnage (Daniel 2004). Ils sont basés soit sur les concentrations en chlorophylle, soit sur l'abondance des espèces.

- **Les indices hydroclimatiques :**

Ces indices sont basés sur les organismes planctoniques car ils intègrent rapidement les perturbations du milieu de par leur cycle de vie court (Beaugrand 2005).

- Indices basés sur l'abondance d'une espèce : ces indices sont basés sur l'abondance d'une espèce caractéristique de conditions particulières du milieu. Par exemple, en mer Baltique, les forçages climatiques dus à l'état de l'oscillation Nord Atlantique impactent la production du copépode *Calanus finmarchicus* (Beaugrand 2005)

- Indice basés sur des attributs fonctionnels d'une ou plusieurs espèces selon les variations hydroclimatiques du milieu :

(i) Par exemple, en mer Baltique, à partir des années 80, une augmentation de la diversité des copépodes Calanoïdes coïncidant avec une diminution de la taille des femelles Calanoïdes a été observée. Ces observations ont été mises en relation avec des épisodes de grand froid entre 1978 et 1982 (Edwards et al. 2002) suggérant un changement de régime dans la mer du Nord pouvant affecter la structure de l'écosystème.

(ii) De récents travaux sur les groupes fonctionnels des dinoflagellés et des diatomées proposent de regrouper les espèces phytoplanctoniques en trois stratégies (C-S-R, **Figure 1.4**) (Smayda & Reynolds 2001) définies grâce à deux attributs fonctionnels : le ratio Surface/Volume (S/V) et la dimension linéaire maximale des cellules. Les espèces à stratégies C seraient de petite taille et à croissance rapide et domineraient dans les milieux stratifiés à fortes concentrations en nutriments. Les stratégies R seraient caractérisées par un fort ratio S/V leur permettant de se développer dans un milieu turbulent à fortes concentrations en nutriments. Enfin, les stratégies S seraient représentées par des espèces de grande taille à croissance lente pouvant survivre dans des eaux oligotrophes. Ces dernières développeraient la mixotrophie ou des migrations verticales pour subvenir à leurs besoins nutritifs. Le diagramme C-R-S a été appliqué sur les dinoflagellés marins (Smayda & Reynolds 2001, 2003), les diatomées marines et d'eau douce (Kruk et al. 2002, Reynolds et al. 2002, Alves-de-Souza et al. 2008) et sur les communautés phytoplanctoniques d'eau douce (Kruk et al. 2002). Leurs conclusions montrent que les dinoflagellés se répartissent le long de ces trois stratégies, alors que les diatomées sont inféodées à la stratégie R. Le modèle C-R-S a permis de définir des schémas d'habitat selon un gradient onshore-offshore et la latitude en milieu marin (Smayda & Reynolds 2001) et des schémas d'habitat selon la profondeur, la quantité de nutriment (eutrophe, mésotrophe et oligotrophe), la saison et la latitude en lac (Reynolds et al. 2002). Ainsi, Smayda et Reynolds (Smayda & Reynolds 2001) expliquent les successions des communautés phytoplanctoniques dans les lacs tempérés (mise en place de la stratification verticale, diminution des nutriments en été…) grâce à ces schémas.

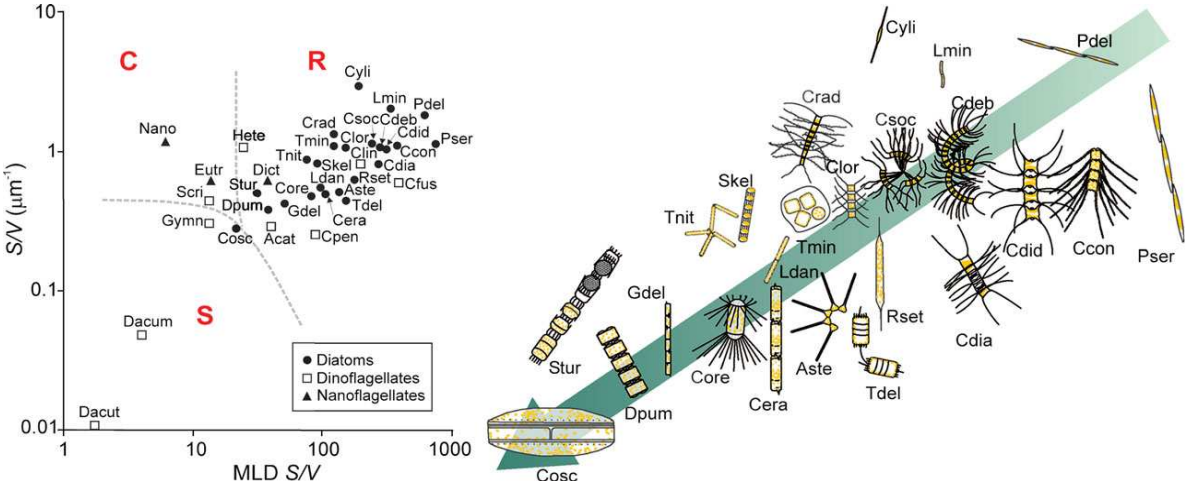

Figure 1.4 : Distribution du phytoplancton selon les stratégies C-R-S. La partie gauche montre la répartition des espèces selon le ratio S/V et le produit de la dimension linéaire maximale et du S/V. Les liens pointillés indiquent les limites entre les trois stratégies. La partie droite est une échelle graphique représentant les diatomées formant un gradient croissant des dimensions cellulaires et décroissant du ratio S/V dans la partie R. D'après Alves-de-Souza (Alves-de-Souza et al. 2008)

- **Les indices du fonctionnement du réseau trophique planctonique en milieu côtier**

Tous les écosystèmes sont caractérisés par une production primaire et un transfert de matière organique des organismes autotrophes vers les organismes hétérotrophes dépendant des paramètres environnementaux et notamment de la nature des eaux. A la base du réseau trophique pélagique, le plancton et les flux de matière existants entre les compartiments planctoniques vont conditionner en grande partie le fonctionnement de l'écosystème : source de production primaire, exportation vers le benthos ou les écosystèmes connexes, efficacité trophique vers les maillons supérieurs (Legendre & Rassoulzadegan 1995, Dupuy 1999, Sintes et al. 2004, Leguerrier 2005, Marquis et al. 2007). Des indices du fonctionnement du réseau trophique planctonique peuvent ainsi donner une idée des propriétés émergentes d'un écosystème (efficacité écotrophique, exportation, recyclage…).

En milieu marin et côtier, deux modèles opposés de transferts de matière organique ont été mis en évidence au niveau du plancton (**Figure 1.5**):

(1) la chaîne herbivore (Cushing, 1989) où la production primaire est caractérisée par du phytoplancton de grande taille (> 5µm) favorisant le développement de consommateurs primaires zooplanctoniques de grande taille à leur tour consommés par des juvéniles de poissons. La chaine herbivore implique donc 3 maillons trophiques et donc une forte efficacité

écotrophique (peu de maillon trophique donc faible perte de matière et d'énergie par la respiration), mais aussi une forte exportation de matière due à la forte production phytoplanctonique de grande taille.

(2) La boucle microbienne (Rassoulzadegan 1993) où la production primaire est caractérisée par du phytoplancton de petite taille (< 5µm) consommé par du zooplancton de petite taille (flagellés). Ces microorganismes relarguent de la matière organique dissoute et de l'ammonium exploités par les bactéries. Ces bactéries sont consommées également par le microzooplancton, à son tour consommé par le zooplancton de grande taille, lui-même exploité par les juvéniles de poisson. Dans ce système presque clos, le phytoplancton et les bactéries rentrent en compétition pour l'utilisation de l'ammonium. La boucle microbienne implique donc au minimum 5 maillons trophiques. Le nombre de maillon trophique de la boucle microbienne étant plus important que celui de la chaîne herbivore, ce réseau trophique a une efficacité écotrophique faible pour une même production de base. En revanche, le recyclage de la matière y est plus important.

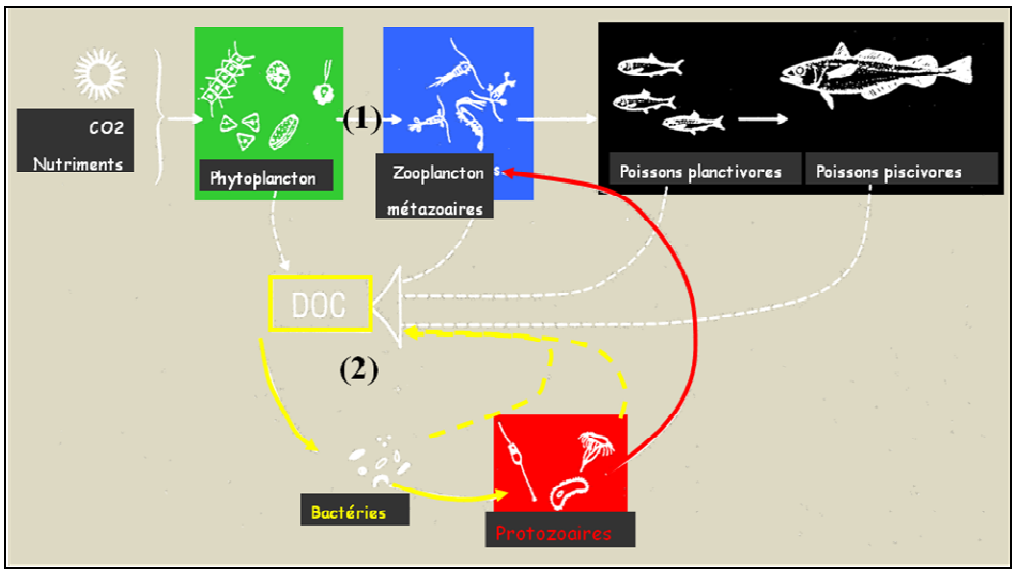

Figure 1.5 : Les deux types de réseau trophique en milieu côtier : chaîne herbivore (1) et boucle microbienne (2)

Par comparaison avec une chaine herbivore (conditions non limitantes), la boucle microbienne mis en place en conditions limitantes (sels nutritifs limitant) est caractérisée par une reminéralisation plus importante dans la colonne d'eau (MOD et ammonium réexploités par les microorganismes) (Michaels & Silver 1988) et donc une exportation plus faible, et une

efficacité écotrophique inférieure (multiplicité des maillons trophiques et perte de matière et d'énergie à chaque niveau).

Dans les écosystèmes marins, Legendre et Rassoulzadegan (1995) ont défini un continuum de 4 types de réseaux trophiques avec deux situations intermédiaires stables (réseaux multivore et microbien) entre ces deux systèmes instables (chaîne herbivore et boucle microbienne) (Figure 6). Le réseau multivore met en avant un fonctionnement mixte entre chaîne herbivore et boucle microbienne, enclenchée par la reminéralisation de l'ammonium excrété par le zooplancton dans une chaîne herbivore. Le réseau microbien présente un fonctionnement comparable à la boucle microbienne mais avec des apports d'azote organique dissous (due principalement à l'excrétion du phytoplancton) utilisés par les bactéries réduisant la compétition bactéries-phytoplancton pour l'ammonium.

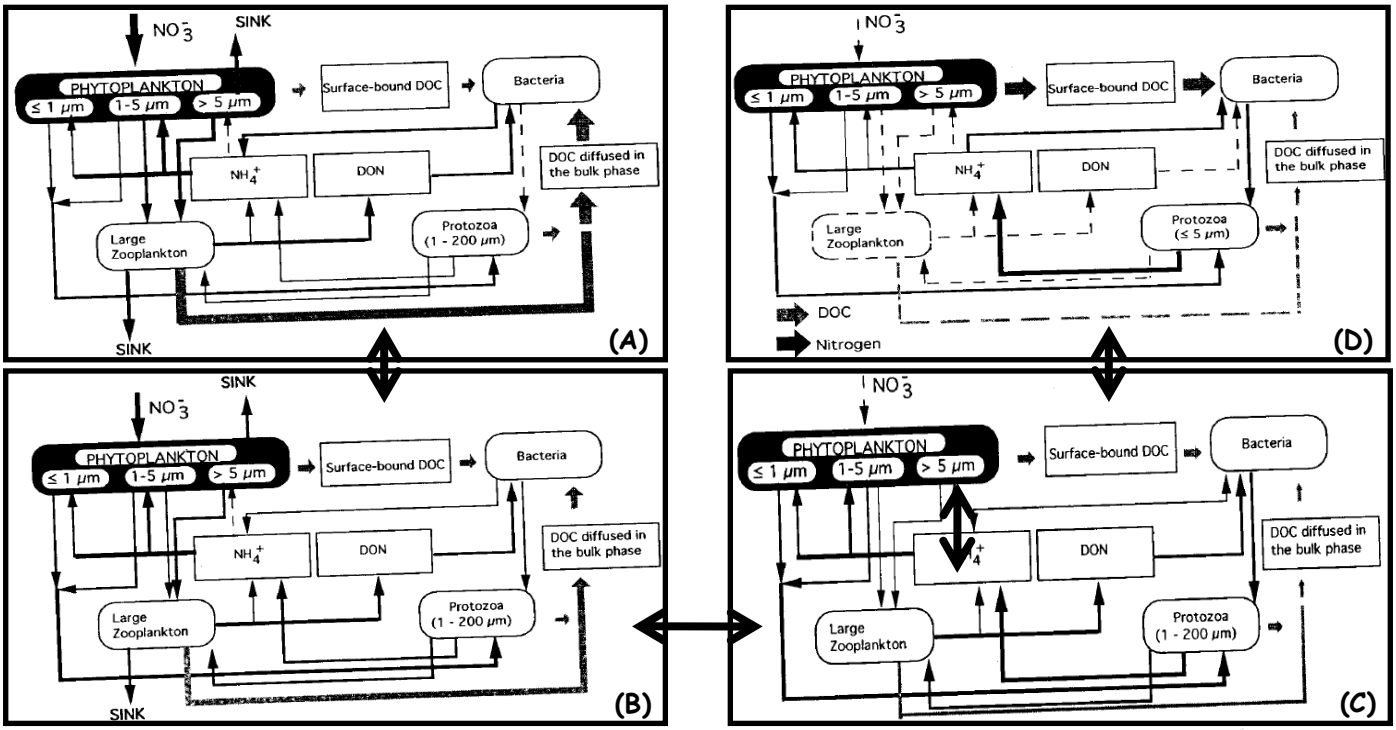

Figure 1.6 : Le continuum de réseaux trophiques planctoniques définis par Legendre et Rassoulzadegan (1995) : Chaîne herbivore (A), Réseau multivore (B), Réseau microbien (C) et boucle microbienne (D)

Six rapports interconnectés ont été définis comme reflétant le statut du type de réseau trophique planctonique en place dans un écosystème : la valeur de ces rapports serait minimale pour une chaîne herbivore et maximale pour une boucle microbienne.

• Ammonium / Nitrate dans l'environnement

• Ammonium / Nitrate utilisé par le phytoplancton

• Production des petits organismes /grands organismes du phytoplancton

• Broutage sur les bactéries / broutage sur le phytoplancton par le zooplancton

• Carbone organique dissous / azote organique dissous

• Accumulation / libération de l'ammonium par les bactéries

Il a été montré que le suivi de 4 de ces rapports pouvait permettre d'appréhender le type de réseau trophique planctonique en place en milieu côtier (Mousseau et al. 2001).

4. Vers de nouveaux indices basés sur la diversité fonctionnelle

Le fonctionnement des écosystèmes est contrôlé par les organismes qui les peuplent (Tilman et al. 1997). La biodiversité joue notamment un rôle tampon sur la résistance et la résilience des écosystèmes (Worm et al. 2006) : un nombre important d'espèces apportent en effet une certaine souplesse de réponse vis-à-vis de perturbations extérieures. L'érosion de la biodiversité induite par les pressions anthropiques et climatiques actuelles affaiblit non seulement la capacité des écosystèmes à fournir de la nourriture, maintenir la qualité de l'eau mais aussi leurs capacités de résistance et de résilience (Scholes & Biggs 2005, Lotze et al. 2006, Worm et al. 2006). De récents travaux ont montré que la diversité fonctionnelle (c'est-à-dire la composition en espèces selon leur rôle fonctionnel) avait un impact aussi, voire plus important sur le fonctionnement des écosystèmes que la diversité des espèces elles-mêmes (Tilman et al. 1997, Downing & Leibold 2002, Heemsbergen et al. 2004) : le nombre de rôles fonctionnels présents dans un écosystème peut être un déterminant plus puissant des processus que le nombre d'espèces notamment en ce qui concerne les notions de résistance et de résilience (stabilité de l'écosystème) (Tilman et al., 1997). En effet, si de nombreuses espèces ont des fonctions similaires dans l'écosystème, les espèces ne seront pas capables d'induire des réponses différentes face à une perturbation (McCann 2000). Par conséquent, un écosystème présentant une forte diversité fonctionnelle peut être considéré comme plus stable (McCann, 2000). Ceci implique aussi une forte diversité spécifique au sein même du groupe fonctionnel appelée espèces redondantes : une espèce peut être remplacée par une autre dans le groupe fonctionnel ce qui évite la disparition de ce groupe (Duffy et al. 2001).

Les groupes fonctionnels peuvent être élaborés à partir de traits caractéristiques de la biologie des organismes traduisant leur sensibilité vis-à-vis des paramètres environnementaux et leur connections avec les compartiments biologiques ou autres groupes fonctionnels : cycle

de vie, régime alimentaire, taille… Ces caractéristiques vont varier en fonction de la propriété du système qui veut être mise en évidence.

Malgré la position clef du plancton dans les écosystèmes, l'approche par diversité fonctionnelle n'a été que partiellement abordée. Le fonctionnement du réseau trophique planctonique est classiquement étudié à partir de groupes taxonomiques ou de classe de tailles connues pour avoir un rôle trophique théorique, décrit précédemment (bactérie, petit et grand phytoplancton, protozoaire, zooplancton métazoaire ; Legendre & Rassoulzadegan 1995, Sabetta et al. 2005). Toutefois, la diversité fonctionnelle au sein d'un même compartiment peut permettre de décrire des fonctionnements masqués en ne considérant le compartiment que dans son ensemble. Par exemple, la diversité de taille du zooplancton métazoaire tels que les copépodes peut notamment être un attribut fonctionnel intéressant pour traduire l'efficacité écotrophique d'un système (Beaugrand 2005). Cependant, un certain nombre d'études ont quand même permis de mettre en évidence l'importance de l'étude des groupes fonctionnels du phytoplancton et du mésozooplancton en milieu marin et en eau douce (Smayda & Reynolds 2001, Kruk et al. 2002, Reynolds et al. 2002, Smayda & Reynolds 2003, Barnett et al. 2007, Alves-de-Souza et al. 2008).

L'état d'avancement sur le travail des groupes fonctionnels du mésozooplancton est moindre. Cependant, Barnett et al. (2007) a proposé une classification des crustacés zooplanctoniques d'eau douce basés sur des traits fonctionnels qualitatifs et quantitatifs. Le premier travail réalisé par Barnett et al. (2007) a été de rechercher dans la littérature les traits fonctionnels potentiels. Les traits choisis décrivent à la fois la réponse de l'organisme aux conditions de l'environnement (e.g. taille de l'organisme, taux de croissance…), et son effet potentiel sur l'écosystème (e.g. taux de filtration, sélectivité des proies…). Grâce à l'étude de ces traits fonctionnels, les auteurs ont pu créer des groupes fonctionnels différenciés de la taxonomie. Par exemple, un mélange d'herbivores non-reliés taxonomiquement et constitués de petits cladocères et de copépodes ont été groupés. Leur classification d'espèces par groupe fonctionnel se base plus sur leurs rôles dans l'écosystème.

Que ce soit sur le phytoplancton ou le zooplancton, les auteurs observent un manque de connaissance sur la biologie et l'écologie de certains groupes ou certaines espèces planctoniques et encouragent à développer leurs approches par des expériences en laboratoire afin de mieux appréhender ce concept. Ce manque de connaissance peut se traduire par des différences entre de la modélisation dynamique des groupes fonctionnels phytoplanctoniques et les observations de terrain : les modèles produisent alors des sorties fausses non compatibles

avec la réalité (Anderson, 2005). Néanmoins, ces auteurs ont démontré que les groupes fonctionnels du plancton avaient un pouvoir plus discriminant sur les facteurs environnementaux déterminant les dynamiques des communautés et leur distribution spatiale que la classification taxonomique classique (Kruk et al. 2002).

Conclusion

De nombreux indicateurs sont développés par la communauté scientifique et traduisent soit la qualité du milieu, soit le fonctionnement de l'écosystème. L'objectif de la thèse est ici de comprendre le fonctionnement des marais de Charente-Maritime afin de développer des indicateurs de fonctionnement plus adaptés à ces écosystèmes. Afin de comprendre ce fonctionnement, il est nécessaire de percevoir à la fois les forçages naturels dus, par exemple à la variation saisonnière, et les forçages anthropiques. Les indices décrits ici peuvent être basés soit sur la présence d'une espèce, soit sur l'assemblage d'espèces, soit sur des attributs fonctionnels. Les indicateurs basés sur l'abondance d'espèce unique ou sur des communautés d'espèces sont assez simples à mettre en place. Cependant, ces indices ne procurent pas, dans certains cas, suffisamment d'information pour comprendre la nature du changement observé dans l'écosystème (Beaugrand 2005). L'utilisation d'indices basés sur des traits fonctionnels peut apparaitre plus sensible car ils peuvent permettre de capturer l'état de l'écosystème (Beaugrand 2005, Sabetta et al. 2005). En effet, le concept de diversité fonctionnelle permet d'avoir une représentation simplifiée avec des groupes d'espèces jouant un rôle particulier dans l'écosystème (Legendre & Rivkin 2002, Sabetta et al. 2005, Boström et al. 2006). Cette approche à l'avantage de (1) permettre une comparaison d'un processus particulier entre écosystèmes taxonomiquement différents (Bell 2001) (2) de se rendre compte de l'évolution à long-terme d'un rôle fonctionnel particulier au sein d'un écosystème (suite à la perte/invasion d'espèce) sous la pression anthropique ou climatique (Hily & Bouteille 1999).

Chapitre 2 : Typologie de la nature des eaux des marais

Redde Caesari quae sunt Caesaris : Je tiens à remercier **Amel Brahmia** (Stagiaire de M2) et **Thomas Laniesse** (Stagiaire de LUP) pour leur travail important de recensement, de cartographie (SIG) et de quantification des facteurs environnementaux pouvant influencer sur la qualité des eaux des marais doux et salés de Charente-Maritime.

1. Introduction

1.1. Les marais dans le contexte DCE

- Les préconisations de la Directive Cadre sur l'Eau

La DCE, adoptée par l'Union Européenne en octobre 2000, suit les principes de protection de la biodiversité et de gestion durable de l'exploitation des ressources naturelles dans un contexte à la fois écologique, socio-économique et culturel. Elle a été élaborée en accordance avec des principes communs et des objectifs environnementaux, impliquant les acteurs locaux dans la définition d'objectifs de gestion, de restauration et de planification des mesures (Nõges et al. 2009). Ces principes et objectifs ont pour but d'atteindre le 'bon état écologique et chimique' des masses d'eau sur l'ensemble du territoire à l'horizon 2015 (EC 2000). Par leur richesse en habitats et en espèces, leur rôle d'infrastructure naturelle, leur place comme support d'activités et cadre de vie de qualité, les zones humides sont des espaces à forts enjeux écologique, économique et social. A ce titre, l'Etat Français s'est engagé à mettre en œuvre de nombreux dispositifs visant à leur préservation : Plan d'action en faveur des zones humides, LEMA, LDTR, SDAGE, SAGE, Natura 2000, Trames bleues et vertes du Grenelle II… En outre, les zones humides, peu prises en compte dans la DCE où la notion de masses d'eaux est prépondérante, n'en demeurent pas moins un élément clé de l'atteinte du Bon Etat à l'horizon 2015-2021.

Dans ce cadre, La DCE propose donc un plan d'action aux états membres afin d'évaluer le 'Statut Ecologique' de leurs eaux en fonction de référentiels. Ces référentiels sont sensés être basés sur des écosystèmes peu ou pas impactés par l'Homme, mais la complexité d'une telle approche a amené les acteurs à se focaliser sur la perte des biens et des services rendus à l'homme (Nõges et al. 2009). Dans tous les cas, la DCE préconise:

(1) de réaliser dans un premier temps un état des lieux de l'écosystème étudié afin d'une part de le décrire hydro-morphologiquement mais aussi de recenser les pressions anthropiques qui s'y exercent et les activités qui en dépendent ;

(2) de définir et caractériser ensuite une typologie de la nature des eaux du milieu basée sur des connaissances scientifiques afin de comprendre le fonctionnement de l'écosystème étudié ;

(3) d'élaborer enfin des grilles d'évaluation du statut écologique des eaux en s'appuyant sur les connaissances acquises sur le milieu qui permettront d'en définir l'état de référence (Nõges et al. 2009).

- L'UNIMA face à la DCE

Soucieux qu'aucune procédure n'ait été engagée au niveau national concernant le 'Statut Ecologique' des marais et ainsi répondre aux objectifs DCE sur ce type d'eaux de transition, l'UNIMA prend l'initiative d'un réseau patrimonial sur son territoire. Il a donc commencé par réaliser un diagnostic du territoire afin de répertorier les différents marais existant, les principaux usages sensibles à la qualité de l'eau ainsi que ceux présentant un impact potentiel sur la qualité de l'eau. Ce diagnostic lui a ensuite permis de choisir des stations de suivi représentant la diversité des marais charentais (UNIMA 2000). Les critères de sélection les plus pertinents au vu de cette étude ont été définis et classés selon leur importance : 1- la nature du marais (doux mouillés/doux desséchés réalimentés ou non /saumâtre/salé) ; 2- les activités dominantes dans le marai (aquaculture/agriculture/divers) ; 3- l'environnement du marais (rural/périurbain/mixte) ; 4- l'exutoire (littoral/fleuve/canal) ; 5- l'activité sensible à l'exutoire (conchyliculture/baignade/aucune) ; 6- la présence ou non d'une source de réalimentation estivale (UNIMA 2000).

Comme nous l'avons vu précédemment, les marais charentais suivis par l'UNIMA occupent six zones géographiques distinctes (**Figure 2.1**). Chaque zone de marais présente des usages anthropiques spécifiques : (1) les marais de l'estuaire de la Sèvre Niortaise (partie aval du grand ensemble du marais poitevin) sont principalement des marais doux desséchés à vocation agricole et particulièrement pour la production de céréales, (2) les marais de Rochefort sont des marais desséchés réalimentés par le canal d'amenée de la Charente, ces marais sont en partie occupés par des cultures mais sont majoritairement prairiaux (élevage), (3) les marais de l'estuaire de la Gironde (marais desséchés ou mouillés) sont pour la plupart entourés de villes et peuvent à la fois servir pour l'élevage ou l'agriculture, (4) enfin, des marais salés à vocation aquacole (claire ostréicole, saliculture, pisciculture…) se situant sur les îles de Ré et d'Oléron et le long de l'estuaire de la Seudre.

Le réseau patrimonial de l'UNIMA, opérationnel depuis mars 2003, comprend au final 71 stations réparties sur l'ensemble des 6 zones de marais (**Figure 2.1**). La répartition des stations reflète l'hétérogénéité du territoire à la fois en termes de localisation géographique, de fonctionnement hydraulique et d'impacts anthropiques. La fréquence de prélèvements des stations est de 6 campagnes par an (3 hivernales : novembre, janvier, mars ; 3 estivales : juin, août, septembre). La méthodologie est basée sur les protocoles préconisés au niveau national par le SEQ-Eau (système d'évaluation de la qualité des cours d'eau, **cf. état de l'art**). Parmi ceux proposés par le SEQ-eau, un nombre restreint de paramètres physico-chimiques et biologiques ont été choisis dans le cadre du réseau patrimonial de l'UNIMA. Le choix des

paramètres a été réalisé dans l'objectif de décrire les différents types de « natures d'eau » existant dans les marais de Charente Maritime et d'en évaluer l'évolution dans le temps. Ils visent donc à refléter l'état du milieu et non à obéir à une logique de « suivi de flux polluants » ou de « suivi d'impacts des pressions ». Dans ce cadre, l'UNIMA n'a donc pas choisi de suivre en continu les pesticides, les micropolluants minéraux (Cadmium, Plomb…) ou les micropolluants organiques (HAP, PCB…) (**cf Tableau 1.1**). Ils ont privilégié le suivi de paramètres physico-chimiques (pH, température, conductivité, salinité) et biologiques de l'eau (consommation de l'oxygène, prolifération algale, trouble de l'eau, gène à la production d'eau potable et à la baignade : oxygène dissous, Demande Biologique en Oxygène, nitrate, nitrite, ammonium, phosphate, chlorophylle a, phéopigment, matière en suspension, *E.coli*, Entérocoques) (**cf Tableau 1.1**).

L'inadaptation de l'outil d'interprétation du SEQ Eau sur le marais ne permet pas d'exploiter les résultats en termes de 'classes de qualité d'eau'. Ainsi, parallèlement à l'exploitation à proprement parlé des résultats de ce réseau, l'UNIMA s'est inscrit dans une démarche d'optimisation de son outil de suivi (choix des stations, choix des paramètres, développement d'outils statistiques d'interprétation). Pour ce faire, l'UNIMA

Dans ce contexte, l'UNIMA s'est rapproché des universités de Poitiers et La Rochelle après cinq années de suivi afin de réaliser un travail d'exploitation des données du réseau. L'objectif visé était dans un premier temps de proposer une typologie des différentes « natures d'eaux » présentes dans les marais de Charente Maritime telle que préconisé par la DCE (second objectif de la DCE ; Nõges et al. 2009) à partir de ce suivi.

1.2. Les objectifs du chapitre

L'objectif général de ce chapitre était de définir et caractériser une typologie des marais en Charente-Maritime et de donner quelques éléments d'optimisation du réseau patrimonial de l'UNIMA.

Le premier objectif spécifique était de mettre en place un outil statistique basé sur les méthodes d'analyses multidimensionnelles et permettant la discrimination des stations à partir des données du réseau (Nõges et al. 2009). La principale difficulté découlait du fait que ces données variaient beaucoup dans l'espace et le temps.

Le second objectif consistait à mettre en parallèle cette typologie de « nature d'eau » avec une classification fonctionnelle des marais basée sur des indicateurs des conditions environnementales (occupation du sol, surface de bassin versant, gestion hydraulique…) afin d'expliquer la répartition des stations au sein de la typologie.

Les résultats issus de ce travail ont ainsi permis de fournir des éléments pour optimiser le réseau patrimonial.

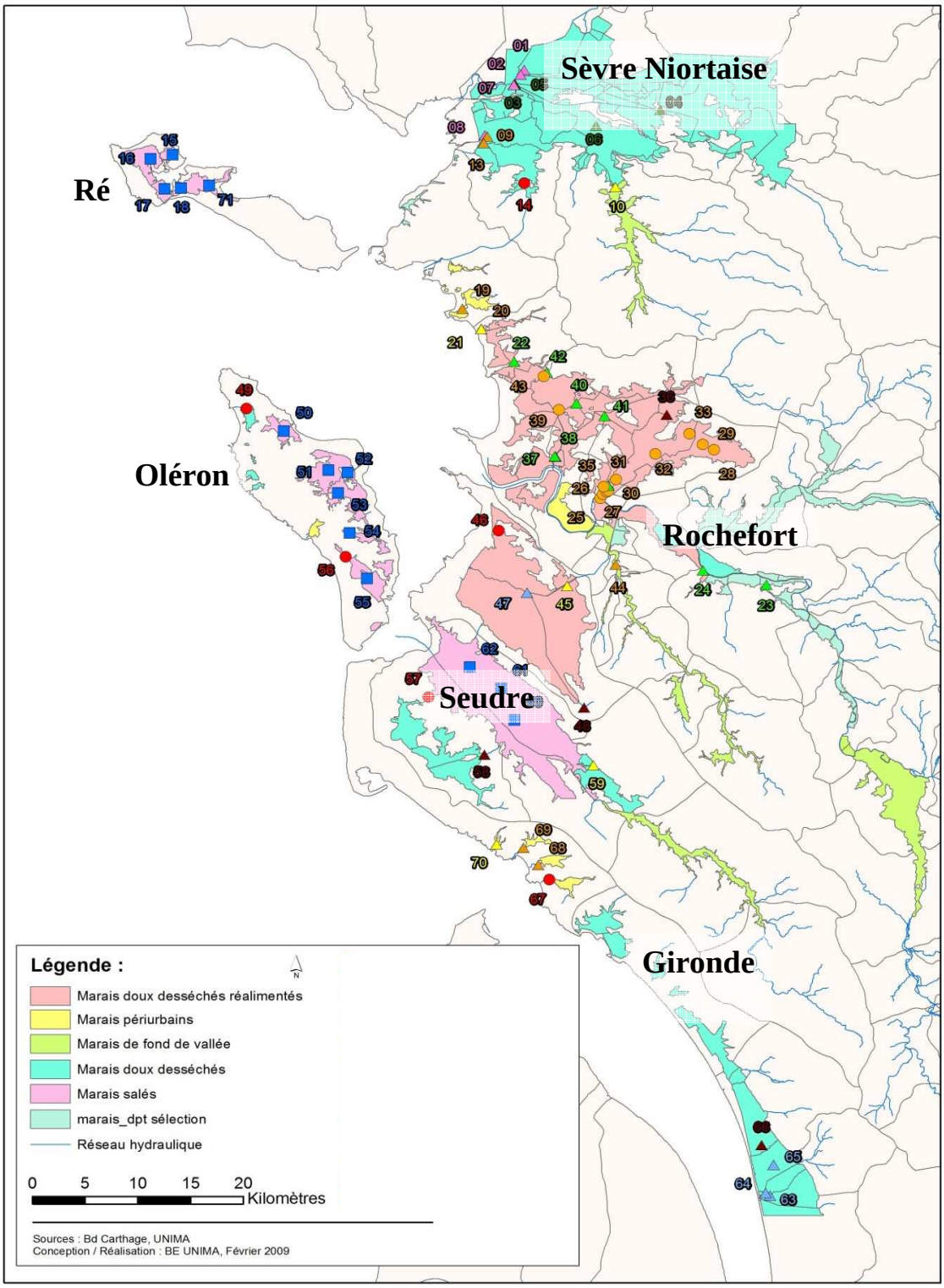

Figure 2.1 : Carte des zones géographiques des marais de Charente-Maritime établie par l'UNIMA

2. Typologie de la nature des eaux des marais de Charente-Maritime

Cette section a fait l'objet d'une publication parue dans Water Research en Août 2011: ***Tortajada et al. (2011) Variability of fresh- and salt water marshes characteristics on the west coast of France: a spatio-temporal assessment, Water Research, 45 pp. 4152-4168***.

Résumé : **Variabilité des caractéristiques des marais d'eaux douces et salées sur la côte ouest française : une étude spatio-temporelle**

La dégradation de la qualité des eaux et les multiples conflits d'intérêts entre les usagers font de la restauration des marais un challenge important. En Europe, un système d'évaluation de la qualité des eaux (SEQ-eau) a été développé pour les rivières françaises afin de répondre aux objectifs de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE). Le développement de référentiel standard habitat-spécifique basé sur des connaissances biologiques parait essentiel dans l'optique d'une gestion à large échelle des marais. Le but de cette étude était de développer une méthode statistique permettant de définir et caractériser une typologie de la nature des eaux des marais anthropisés de Charente-Maritime situés sur la côte Atlantique française, en se focalisant particulièrement sur les facteurs environnementaux pouvant agir sur cette typologie tels que le fonctionnement hydraulique, les activité humaines et le substrat pédologique. Les marais de Charente-Maritime représentent une bonne zone d'étude atelier de par leur forte diversité en termes de type de marais et d'activités anthropiques associés sur une zone géographique restreinte permettant d'effacer les variations climatiques spatiales (liées à la latitude). La méthode statistique développée ici a permis de définir et caractériser 12 natures d'eau différentes, 7 en marais doux (F1 à F7) et 5 en marais salés sur l'ensemble du département de Charente-Maritime. Cette typologie a mis en évidence le lien important entre la taille du bassin versant, la concentration en nitrate, et le lessivage des cultures par les précipitations. Même si les marais de Charente-Maritime sont fortement impactés par l'Homme, ils sembleraient avoir gardés leur capacité à épurer les nitrates. Le gradient croissant du taux de renouvellement de l'eau des marais F1 à F7 expliquerait le gradient décroissant d'eutrophisation. Une meilleure gestion de l'hydrodynamisme dans les marais pourrait permettre d'éviter les risques d'eutrophisation sur la zone côtière. Les paramètres du SEQ-eau utilisés ont montré leurs limites en termes d'interprétation possible du fonctionnement des différentes natures d'eau et en termes de contribution à une connaissance scientifique basique des marais. Un aperçu écosystémique basé sur les flux externes (liens entre écosystèmes, théorie de méta-écosystème) et les flux internes (structure du réseau trophique planctonique) semble un pré requis essentiel pour une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème marais.

Author's personal copy

WATER RESEARCH 45 (2011) 4152–4168

Available at www.sciencedirect.com

ScienceDirect

journal homepage: www.elsevier.com/locate/watres

Variability of fresh- and salt-water marshes characteristics on the west coast of France: A spatio-temporal assessment

Sébastien Tortajada [a,*], *Valérie David* [a], *Amel Brahmia* [a], *Christine Dupuy* [a], *Thomas Laniesse* [a], *Bernard Parinet* [b], *Frederic Pouget* [a], *Frederic Rousseau* [a], *Benoit Simon-Bouhet* [a], *François-Xavier Robin* [c]

[a] *LIENSs, UMR 6250 Université de La Rochelle – CNRS, 2 rue Olympe de Gouge, 17000 La Rochelle, France*
[b] *LCME, UMR 6008 Université de Poitiers – CNRS, 15 rue de l'Hôtel Dieu, 86034 Poitiers Cedex, France*
[c] *Union des marais de Charente-Maritime, rue Jacques de Vaucanson Zone Industrielle de Périgny, 17180 Périgny, France*

ARTICLE INFO

Article history:
Received 1 December 2010
Received in revised form
14 March 2011
Accepted 22 May 2011
Available online 31 May 2011

Keywords:
Marshes
Typology
Hydrodynamic
Eutrophication
Nitrate removing
Catchment basin

ABSTRACT

The degradation of water quality and the multiple conflicts of interest between users make marsh restoration very important. A Water Quality Evaluation System (WQES) was developed for river systems by the European Water Framework Directive (WFD). Some form of biologically-based, habitat-specific reference standard seems absolutely essential for wise management and stewardship of marsh ecosystems. The goal of this study was to develop a statistical method to define and to characterize a water body typology for drained marshes of the Charente-Maritime wetlands on the French Atlantic coast, placing particular emphasis on environmental factors as hydraulic functioning, human activities and pedological substratum. The Charente-Maritime marshes represent a good field study because of his high diversity of types of marshes and of anthropogenic activities in a restrictive area thus erasing spatial climatic effect (latitude effect). The statistical method developed here had permitted to define and characterize 12 different water bodies, 7 in freshwater (F1 to F7) and 5 in salt water marshes for the Charente-Maritime area. This typology demonstrated an important link between the size catchment area, nitrate concentrations, and leaching of precipitation from cultured soils. Even though the Charente-Maritime marshes are strongly impacted by humans, they may still retain the ability to remove nitrate. The increasing gradient of water renewal in the freshwater marshes from F1 to F7 explained the decreasing gradient of eutrophication. A better management of the hydrodynamic of the marshes can avoid eutrophication risk on the coastal sea area. Reliance on the WFD parameter set necessarily placed limits on the kinds of interpretations that could be made and on the study's potential contribution to the basic science of marshes. Ecologically-based insights regarding both external flows (links between ecosystems, meta-ecosystem theory) and internal flows (structure of the planktonic food web) seem an essential prerequisite for further advances in the study of marsh ecosystems.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

* *Corresponding author*. Tel.: +33 5 46 50 76 54; fax: +33 5 46 50 76 63.
E-mail addresses: storta01@univ-lr.fr (S. Tortajada), valerie.david@univ-lr.fr (V. David), amel.brahmia@hotmail.fr (A. Brahmia), christine.dupuy@univ-lr.fr (C. Dupuy), thomas.lan@hotmail.fr (T. Laniesse), Bernard.Parinet@univ-poitiers.fr (B. Parinet), frederic.pouget@univ-lr.fr (F. Pouget), frederic.rousseau@univ-lr.fr (F. Rousseau), benoit.simon-bouhet@univ-lr.fr (B. Simon-Bouhet), fx.robin@unima.fr (F.-X. Robin).
0043-1354/$ – see front matter © 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.
doi:10.1016/j.watres.2011.05.024

Author's personal copy

1. Introduction

Increases in human population and levels of industrialization have produced growing demands for more water of better quality. Over time, requirements for water quantity and quality have emerged to provide water for drinking, personal hygiene, agriculture, industry, energy production and many additional purposes related to essential human needs (Meybeck and Helmer, 1996). Unfortunately, anthropogenic activities also impact water quantity and quality (Lotze et al., 2006) and therefore determine human access to potable water (Cominelli et al., 2009). In recognition of this basic human need, industrialized nations have in the past few years developed programs to restore the quality and the quantity of their natural freshwater and saltwater resources. The Ecological Society of America's research priorities for ecology have been in effect since 1988 (Lubchenco et al., 1991). Through its Water Framework Directive (WFD), the European Union has provided a holistic framework since 2000 for management and protection of all water bodies under its jurisdiction (Nõges et al., 2009).

Ecosystems provide goods and services to human populations. Wetlands serve very effectively to restore water quality (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Compared with other ecosystems, wetlands rank first for water supply and as habitat and refuge for organisms. They also rank first for waste treatment or nutrient cycling. They rank second for water regulation (Costanza, 1997). Sixty-seven percent of wetland surface area has been lost during the last 150 years. The result has been an inevitable degradation of water quality (Lotze et al., 2006), yet restoration of only 5% of a wetland area will purify 40% of nitrates introduced by agricultural activity (Verhoeven et al., 2006).

Marshes represent 50% of wetland area and provide 75% of the total services furnished by these systems (Costanza, 1997). Drainage of wetlands for human use through history has left few pristine freshwater or saltwater marshes. Today, the former marshlands are human-controlled ecosystems. Their hydrological functions depend now on human activities and decisions.

The degradation of water quality and the multiple conflicts of interest between users make marsh restoration very important. In Europe, the Water Quality Evaluation System (WQES) developed for river systems by the WFD is also applied to marshes because standard was not been developed for marshes. Majority of the study on freshwater marshes focused on macrofauna (birds and mammals) and on macrophytes diversity (Weller, 1978; Benoit and Askins, 1999; Lougheed et al., 2001). Freshwater marshes water quality is poorly studied all around the world and considered, in most cases, only one type of marshes (Rozas and Odum, 1988; Ahn and Mitsch, 2002; Mitsch et al., 1995; Rojo et al., 2010). Some form of biologically-based, habitat-specific reference standard seems absolutely essential for wise management and stewardship of marsh ecosystems and needs to be based on scientific knowledge of marshes functioning (Nõges et al., 2009). The first step in this understanding is to realize a water body typology presenting different functioning like the WFD recommended it (Nõges et al., 2009). A good field study with a high diversity of marshes types and a high diversity of anthropogenic activities in a restrictive area without latitudinal effect (latitude effect), is needed to develop standard.

The Charente-Maritime marshes (Atlantic Coast, France) are thus appropriate models to develop this standard since they present different types of environments (fresh, brackish or salt water) having a large range of hydrological controls (presence or absence of tidal effects, presence or absence of anthropogenic replenishment). The large range of human activities that they support include shellfish farming, agriculture, water purification facilities and cattle husbandry. Indeed, this area (including the 'Marennes-Oléron' Bay) is one of France's chief oyster-producing areas (Goulletquer and Heral, 1997). These contrasting human activities have produced several conflicts of interest over water quantity and quality (e.g., conflict between shellfish aquaculture and cereal farming). For example, oyster maturing are realized in ponds, downstream cereal production. The intensive irrigation and the use of pesticides provoked a deterioration of the water quality and quantity used to refill oyster ponds. This deterioration had strong impact on the oyster maturing (Gagnaire et al., 2007, 2006).

To realize a water body typology presenting different functioning on Charente-Maritime marshes, a strong statistical approach is proposed in this study in the perspective to be applicable at every kind of wetland zone. To better understand the functioning of each type of marshes, the statistical approach comprised a characterization step relating water body typology and environmental factors (i.e. anthropogenic activities, hydraulic functioning…). Our data source is a five-year survey database collected by stakeholders based on the standard set of physico-chemical and biological parameters proposed by the WQES. Our results will suggest meaningful assumptions about the biological functions of these marshes. Additional parameters will also be proposed whose clever use might well yield enhanced scientific understanding of the biological, bio-hydrological and eco-ethological functions of marshland ecosystems.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Charente-Maritime marshes of the French Atlantic coast (46°10′ North, 01°12′ West) are the second-largest French wetland zone (over 100 000 ha). These marshes have been used for salt production since Roman times (Talureau, 1965). From the 12th to the 14th century these impoundments, progressively isolated from the sea, were invaded by freshwater and drained for salt production. From the 17th to the 19th century, further drainage allowed a major expansion of agriculture in the former marshlands (Talureau, 1965; Billaud, 1984). The coastal salt industry prospered until the 17th century. Since the 18th century the historic coastal salt culture has been replaced by oyster culture. Today the department of Charente-Maritime is the premier oyster producer in all of Europe (Lemonnier, 1980). This geographical area exhibits

Author's personal copy

a high diversity of marsh types and anthropogenic uses. For example, one may find both tidal and non-tidal freshwater or brackish marshes. The area includes drained floodplain and drained marshes, both replenished and unreplenished. Tidal saltwater marshes are divided into multiple ponds. These ponds support a variety of human activities and facilities including oyster and fish farming, cattle husbandry, industrial plants, water purification facilities and saltern ponds. Each form of development produces different sorts of impacts on the water quality of the main channel. The drained marshes constitute a very significant artificial hydrographic network of channels and ditches (linear stretches of several thousand km). Locks control this network so as to prevent drying and flooding throughout the year. Drying of replenished marshes is also limited by a replenishment channel that brings water from the Charente River during the summer.

From North to South, marshes occupy six geographical zones (Fig. 1): the Sèvre Niortaise River marshes (unreplenished, drained marshes), the Ré Island marshes (tidal marshes), the Rochefort marshes (replenished, drained marshes), the Seudre Estuary (tidal marshes), Oléron Island (tidal marshes) and the Gironde Estuary (non-tidal marshes).

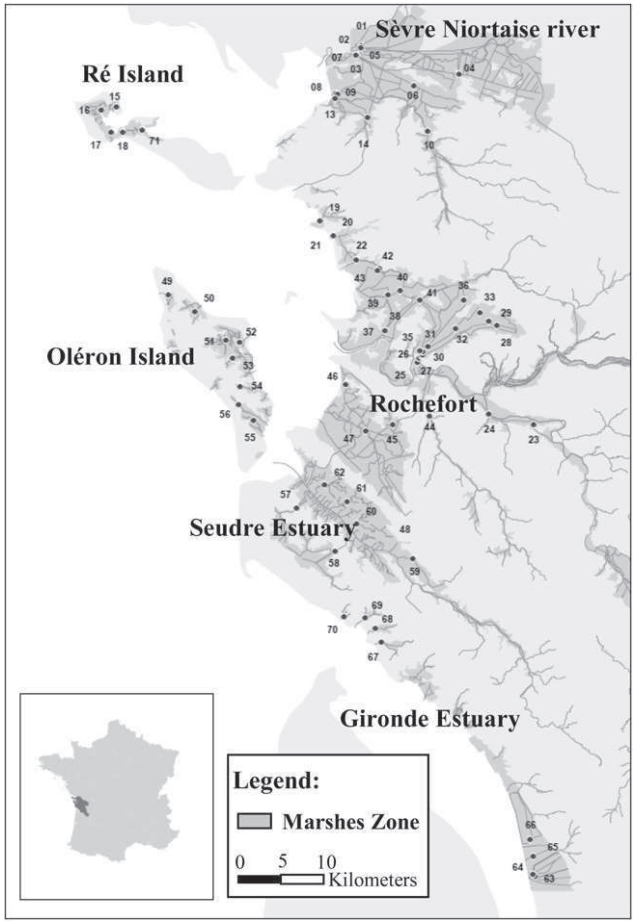

Fig. 1 – Map representing the 6 geographical zones of the marshes of Charente Maritime department and the stations at which stakeholders collected samples (1, 2, 3…71).

2.2. *Sampling strategy*

A water quality monitoring program has been in place since spring 2003 on 51 stations located in all sections of the six geographical zones of marshes (Fig. 1). The stations were selected to represent (i) different types of marshes (tidal or non-tidal, drained or not drained, fresh, brackish or salt water); (ii) different soil uses (e.g., aquaculture, agriculture, or urban uses); (iii) different outlets (littoral, river, or channel); (iv) different anthropogenic impacts (e.g., farming or swimming); or (v) potential replenishment during summer. The methodology is based on protocols recommended by the WQES that were defined for the European WFD. From the overall collection of potential indicators proposed by the WQES, stakeholders selected several physicochemical and biological parameters to consider in the present study. Physicochemical parameters included temperature (T°C), conductivity/salinity (cond), dissolved oxygen concentrations, dissolved oxygen saturation (O_2%), biological oxygen demand (BOD, standard NF EN 1899-2), concentrations of dissolved organic carbon (DOC standard NF EN 1484), suspended particulate matter (SPM, standard NF EN 872), nitrates (NO_3, standard NF EN ISO 13395), nitrites (NO_2, standard NF EN ISO 13395), phosphates (PO_4, standard ISO 15681-2), and ammonium (NH_4, (Aminot and Kérouel, 2004)). Biological parameters included chlorophyll a (Chl a) (Lorenzen 1967), pheopigment (Pheo) (Lorenzen 1967) and fecal bacteria (*Escherichia coli* and *Enterococcus*, standards NF EN ISO 9308-3 and 7899-1) concentrations. All parameters were measured six times per year ('winter' period -November, January, March- and 'summer' period - June, August, September)., except for the pigment concentrations (Chl a and Pheo), which were sampled only during 'summer' periods (three samples a year).

2.3. *Statistical analyses*

Three databases were available. Two annual databases (6 months a year, 5 years, 51 stations) did not include pigment concentrations: one for fresh to brackish water marshes (AFM database) and one for salt marshes (ASM database). The summer database or S database (3 months a year, 5 years, 51 stations) included pigment concentrations. The statistical method was summarized in Fig. 2.

2.3.1. *Step 1: water body typology (Fig. 2)*

The regionalization method, adapted from (Souissi et al., 2000), was used to address spatio-temporal heterogeneity. This numerical analysis method for time series is based on successive Principal Component Analyses (PCA) and cluster analyses. A final cluster was obtained by using a similarity matrix that was used for subsequent PCA and cluster analyses. Correlations were prescreened before applying the time-series cluster method to eliminate redundancy among variables that would otherwise have ascribed excessive importance to multiple variables statistically associated with the same physical or biological quantity. For each node in the final cluster, an Approximately Unbiased (AU) *p*-value was calculated from successive random resampling (pvclust package for R software) (Suzuki and Shimodaira, 2006) to evaluate the uncertainty associated with the cluster. The

Author's personal copy

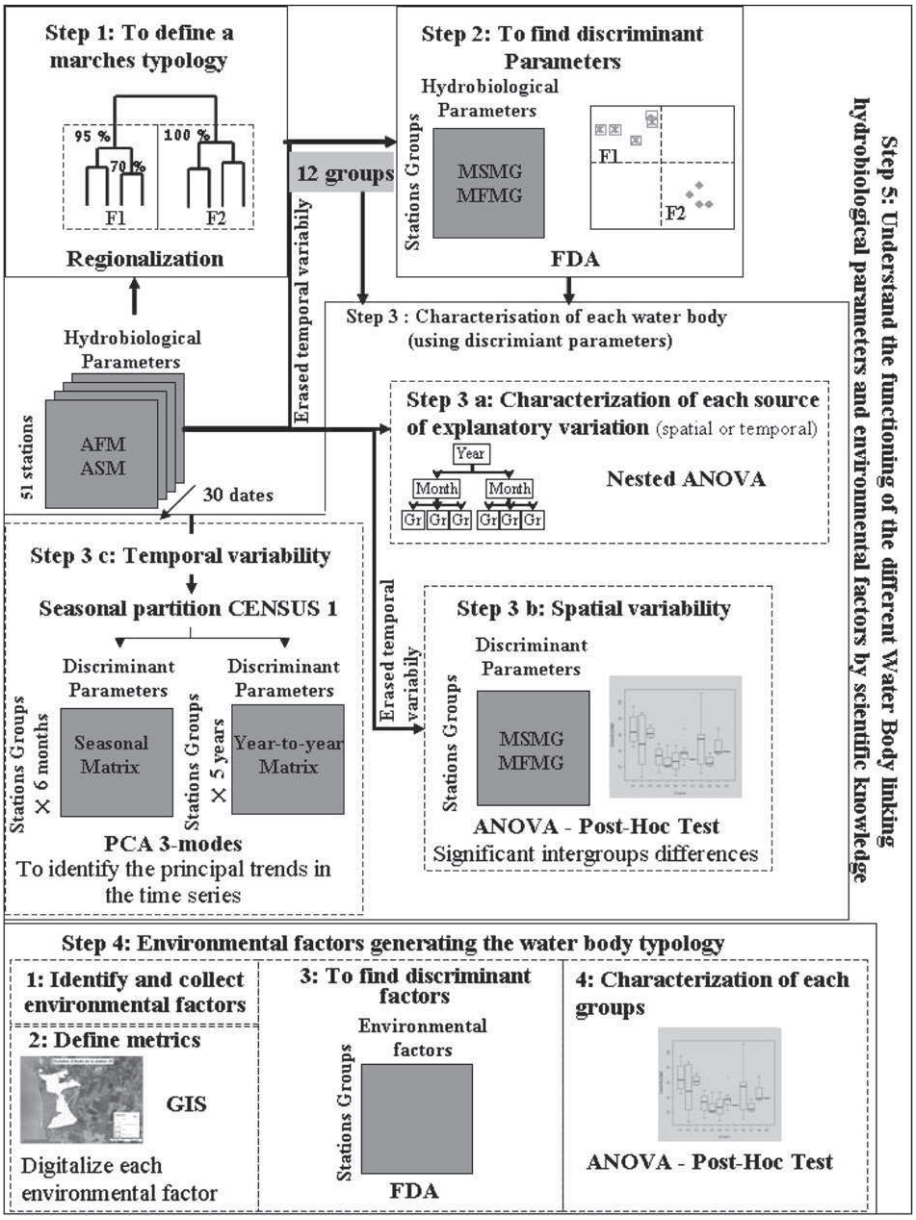

Fig. 2 – Diagram of the analysis steps that led to identify and characterize the water body typology.

regionalization method was applied on the AFM and the ASM databases.

2.3.2. *Step 2: discriminant parameters (Fig. 2)*

The regionalization method allowed us to discriminate among stations of the AFM and ASM databases that belonged to different water body groups without identifying the actual discriminating parameters (or variables). A Factorial Discriminant Analysis (FDA) was thus performed on the AFM and ASM databases modified to erased the temporal variability (mean annual values for each station) and to include groups found by the regionalization method (MFMG: mean freshwater marshes including groups; MSMG: mean saltwater marshes including groups); an FDA is a constrained Principal Component Analysis (PCA) in which groups are predefined.

2.3.3. *Step 3: characterization of each water body (Fig. 2)*

The characterization of each water body was done with the discriminant parameters found thanks to the FDA.

2.3.3.1. Step 3a: characterization of each source of explanatory variation. To evaluate the relative importance of each source of spatio-temporal variability in explaining the fluctuations of physicochemical characteristics, a nested ANOVA design (Sokal and Rohlf, 1995) was applied to each parameter using the AFM and the ASM databases including groups. Three hierarchical levels (fixed factors) were considered. The nested model was structured according to groups (discriminated by the water body typology) within months within years. Interactions among factors were assumed negligible. This method allowed us to determine the overall significance of the factors

Author's personal copy

as well as the relative importance of each factor in explaining fluctuations of the discriminant parameters (Dagnélie, 1975). Only these parameters were treated in the analysis.

2.3.3.2. Step 3b: spatial variability. For each discriminating parameter and each group (MFMG, MSMG and MSG databases), a boxplot displaying the mean and the standard deviation was constructed to identify the chief differences between groups.

The boxplots provided a schematic overview of the variability of the different parameters for each group. Unfortunately, the method used to calculate the statistics displayed on the boxplots included an inherent bias. To compare different stations in the same group, we calculated a mean for each station using the entire database and therefore lost certain information (temporality). The strength of the regionalization method is that it accounts for temporal variability. A better understanding of the functional dynamics of each water body had thus been obtained from an additional study of temporal variability.

2.3.3.3. Step 3c: temporal variability. Year-to-year and seasonal variations of physicochemical parameters were derived for each group using the seasonal partition CENSUS 1 (additive model) (David et al., 2005).

A Three-Mode Principal Component Analysis (PCA) (Beaugrand et al., 2000, Goberville et al., 2010) was performed independently on each time series (year-to-year and seasonal series). This method is based on three different PCA applied to three different tables/modes: parameter mode (variables discriminating groups), spatial mode (water body typology, i.e., Fig. 2) and temporal mode (seasonal or year-to-year variability). This method allowed us to identify the principal trends in the time series and to compare them to the precipitation information to which the seasonal partition CENSUS 1 was applied (Météo France data). For each parameter and each group a two-way ANOVA was performed to analyze seasonal variation (months, first factor) and intra-group variability (stations, second factor).

2.3.4. *Step 4: environmental factors generating the water body typology (Fig. 2)*

An environmental factor is defined in this study as any natural or anthropogenic parameter having a potential impact on water quality. Such factors were relative to 1) hydraulic functioning, 2) human activities and 3) pedological substratum (Table 1). A factor can be measured using different metrics that represent the quantifiable values describing the factor state (Table 1). The first task in the analysis was to quantify all these metrics for each marsh using GIS (Geographic Information System) software (ArcGis®). Two databases were compiled, one for freshwater marshes and one for salt marshes. Data were available for

Table 1 – List of environmental factor taken into account. yes: Available data, no: no available data. Sources of data: (1) Union des Marais de Charente Maritime, (2) Syndicat des eaux de Charente Maritime, (3) Institut Géographique National, (4) Direction Départementale de l'Agriculture et des Forêts, (5) Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (6) Agence de l'Eau Loire-Bretagne and Agence de l'Eau Adour-Garonne (7) Bureau de recherches géologiques et minières.

Factors	Metrics	Fresh marshes	Salt marshes
Hydraulic functionning			
Web hydrographic structure	Surface catchment basin (ha)[1]	Yes	Yes
	Ratio between marsh surface and catchment basin surface (M/BC)[1]	Yes	Yes
	Channels density (m ha^{-1})[1]	Yes	No
	Distance to the see in meter[1]	No	Yes
	Position on the web: Primary channel or Secondary channel[1]	No	Yes
	Percentage of primary channels[1]	Yes	No
Refeeding	Ground water replenished[2] (10: High replenishement, 6.6: middle replenishement, 3.3: slow replenishement, 0: no replenishement)	Yes	No
	Charente replenished[1](0: no replenishement, 5: replenishement, 10: high replenishement)	Yes	No
	NO_3 concentration on ground water[2]	Yes	No
Human activities			
Land cover	Percentage of construction[3]	Yes	Yes
	Percentage of wood[3]	Yes	Yes
	Percentage of cultur[4]	Yes	Yes
	Percentage of meadow[4]	Yes	Yes
	Percentage of saltern ponds[5]	No	Yes
	Percentage of shellfish culture ponds[5]	No	Yes
	Percentage of non exploited ponds[5]	No	Yes
Water purification plant	Number of water purification plant by ha[6]	Yes	Yes
Pedological substratum			
Pedological substrateum Nature	Percentage of limestone[7]	Yes	No
	Percentage of peat[7]	Yes	No
	Percentage of alluvium[7]	Yes	No
	Percentage of silt[7]	Yes	No

Author's personal copy

32 on 38 fresh marshes and for all salt marsh stations. An FDA was then performed for each database using 'Groups' as a constraint in order to determine which factors discriminated our group of stations. An ANOVA followed by a Post-Hoc test was then compiled on the different discriminant factor. The Post-Hoc test allowed classifying the different water body groups in homogenous classes: groups being in the same class did not present significant differences.

3. Results

3.1. Water body typology

We calculated (pairwise) correlations between all physicochemical parameters to eliminate redundant information, Significant correlations were found between salinity and conductivity ($p < 0.05$, $R = 0.99$) as well as between dissolved oxygen concentration and dissolved oxygen saturation ($p < 0.05$, $R = 0.92$) for the 'annual' database and between pheopigment and chlorophyll concentrations ($p < 0.05$, $R = 0.99$) for the 'summer' database. Salinity, dissolved oxygen concentration and pheopigment were thus eliminated from the database because of their close associations with conductivity, dissolved oxygen saturation and chlorophyll concentrations, respectively. Only the member of each correlated pair that would furnish more information about water conditions was retained.

The regionalization method was applied to the freshwater database. This analysis identified seven different groups of stations (Fig. 3 A) associated in part with geographical zones: North Aunis marshes for F1 (stations 1-2-7-8), Gironde Estuary marshes for F3 (stations 47-63-64-65), North Aunis marshes for F4 (stations 3-4-5-6) and North Rochefort marshes for F7 (stations 22-23-24-34-37-38-40-41); these four groups are in contrast to three other groups, F2 (stations 9-13-19-20-44-68-69), F5 (stations 10-21-45-4-59-70) and F6 (stations 36-48-66-58), that contained stations located across the entire study area. Five different groups of stations were discriminated for saltwater marshes (Fig. 3 B). These groups were clearly associated with particular geographical zones: Ré Island for S1, S4 and S5 (stations 15, 16, 17, 18 and 71); Oléron Island for S3 (stations 51-52-53-55); and Oléron Island and Seudre Estuary for S2 (stations 60-61-62).

3.2. Discriminant variables

The method of regionalization classified the 51 stations of the database into 12 different water body groups. FDA identified the parameters responsible for discrimination by region.

The first and second axes of the FDA contributed 81% of the discriminant function for the freshwater database. The first axis was significantly explained by *E. coli* (14% of the contribution), DOC (12.5%), phosphate (10.5%) and conductivity (6%). The groups defined by the regionalization method (part 1) ranged from freshwater (low conductivity) with low *E. coli*, DOC and PO_4 concentrations (groups F3, F6 and F7) to brackish water with high concentrations (group 1) (data not shown). The second axis was significantly explained by DOC (15%), *E. coli* (13%) and nitrate (11%) concentrations discriminating groups with low concentrations (groups F2 and F4) from groups with high concentrations (group F5).

The saltwater body types were not discriminated by the same physicochemical parameters that discriminated the fresh and brackish types. The first two axes contributed to 98% of the discriminant function. The first axis explained 96% of the group discrimination with 35% of this contribution explained by conductivity, 17% by temperature, 15% by SPM, and 7% by dissolved oxygen saturation. The second axis explained only 2% of the group discrimination, with 42% of the contribution explained by BOD and 23% by DOC.

3.3. Water body typology: characterization of each source of explanatory variation

A nested ANOVA was conducted to identify the principal source of variation for the significant parameters of the FDA (Fig. 4). According to the nested ANOVA, the group effect was always significant ($p < 0.05$) for each parameter (except for Temperature) and explained most of the variation. The seasonal variability (month) was significant for temperature (87% of the total variance), SPM (50%), dissolved oxygen saturation (49%), NO_3 (39%) and BOD (35%). Monthly variability was also significant for PO4 and salinity, but this variability contributed only slightly to the total variability for these parameters respectively 6% and 1.3% (Fig. 4). The year-to-year variance was significant for only four parameters: BOD, NO_3, dissolved oxygen saturation and temperature, but this variability explained no more than 16% of the total variance (for NO_3).

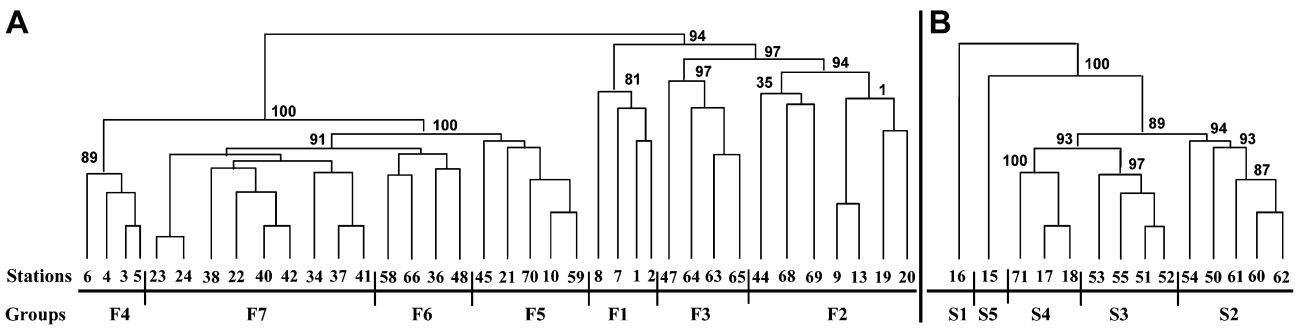

Fig. 3 – Final cluster resulting from the regionalization method applied to the annual database containing: A- fresh and brackish water and B- salt water. 89: AU *p*-value.

Author's personal copy

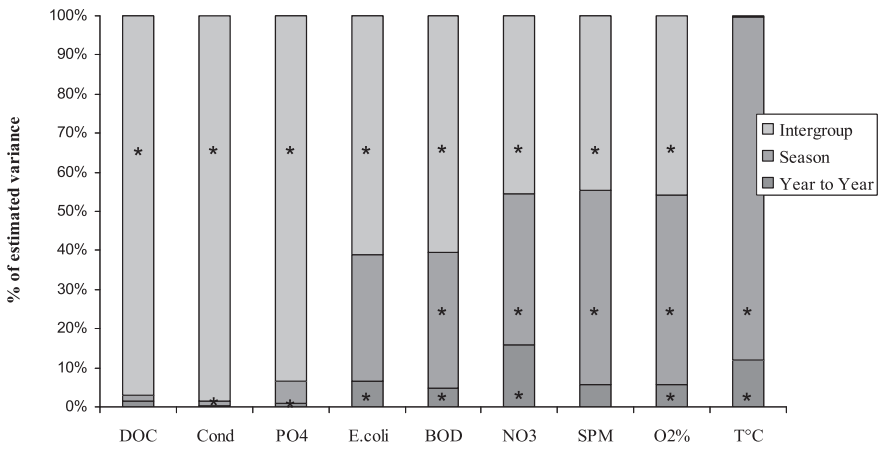

Fig. 4 – Percentage of estimated variance according to the nested ANOVA design (group within month within year) applied on the discriminant parameters. DOC: dissolved organic carbon, Cond: conductivity, PO_4: phosphate, E. coli: *Escherichia coli* concentration, BOD: biological oxygen demand, NO_3: nitrate, SPM: suspended matter, O_2%: oxygen saturation, T°C: temperature. *: significant differences $p < 0.05$.

3.4. *Spatial variability*

Groups were classified according to decreasing summer chl *a* concentration (F1 to F7 for freshwater groups and S1 to S5 for saltwater groups, Fig. 4A). The gradient of chl *a* was positively correlated with gradients of DOC and of BOD (Fig. 5 A, B, C). The chl *a* gradient was also positively correlated to PO_4 but only for freshwater groups (F1 to F7, Fig. 5D). The highest values of PO_4 were observed for the two Ré-Island groups (S1 and S5). Freshwater marshes (F1 to F7) were effectively discriminated by NO_3 concentrations, with low NO_3 for F1, F3 and F6, intermediate concentrations for F4 and high concentrations for F2, F5 and F7 (Fig. 5E). Saltwater marshes exhibited very low NO_3 concentrations and high intragroup variability. F1 and F3 exhibited higher conductivity than the other freshwater marshes (Fig. 5F). S1 and S2 were less saline than the other saltwater marshes. Intragroup variability was very high for SPM and for oxygen saturation. However, these parameters were only effective discriminant for saltwater marshes (Fig. 5G,H). F1 and F2 have higher concentrations of *E. coli* than do other freshwater marshes (Fig. 5F).

3.5. *Temporal variability*

3.5.1. *Seasonal variability*

Significant seasonal variability was observed for temperature, DOC, NO_3 and *E.coli* (Table 2). Some groups presented a higher amount of seasonal variability than others. In groups F1, F7 and S3 67% of the variables exhibited seasonal variability. 55% of the variables exhibited seasonal variability for S2 and S4.

For the three-mode PCA applied to the seasonal series, the temporal mode (99.9%) represented the greatest amount of variability, followed by the group mode (98.5%) and the parameter mode (52%, Fig. 6A). Three clusters were identified by a Hierarchical Ascendency Classification (HAC, Euclidean distance, Ward method). The first of these clusters regrouped freshwater marshes F6 and F7, the second regrouped freshwater marshes F1 to F5 and the last regrouped saltwater marshes S1 to S5 (Fig. 6A). The two latter clusters were not efficiently isolated by the two first axes of the PCA. Considering the three axes, our three groups are well clustered, but the 2-D representation did not allow seeing it. For the temporal mode, three seasons were separated using a HAC: winter (November to January), spring (March to June) and summer (August to September) (result of the HAC reported in Fig. 6B).

An interpolation of the first axis of the PCA in the parameter mode was constructed to determine the seasonal evolution of the different groups of marshes (Fig. 6B). The groups that were most correlated with axis 1 will exert the greatest influence on the formation of axis 1. Higher curvature of the lines thus corresponds to greater differences between periods. The results indicated that the transition between the different periods was gradual and gentle. Variation was higher for the contrast of freshwater marshes than for salt marshes and exhibited a gradual shift from F1 to S5 (Fig. 6B). Groups F6 and F7 seemed to be transitional. Their properties looked like those of the other freshwater marshes during rainy months (November and January) and those of saltwater marshes during dry months (August and September).

3.5.2. *Year-to-year variability*

For the three-mode PCA applied to the year-to-year series, the temporal mode (99.9%) exhibited the greatest variability, followed by the group mode (98.1%) and the parameter mode (60.8%). Three clusters were identified by the HAC. The first cluster regrouped freshwater marshes F6 and F7, the second cluster regrouped freshwater marshes F1 to F5 and the third cluster regrouped saltwater marshes S1 to S5 (Fig. 7A).

In an analysis similar to that used for seasonal variability (Fig. 7B), an interpolation of axis 1 of the PCA of the parameter mode was constructed to evaluate year-to-year variability. The results of this analysis were compared with those for the year-to-year evolution of precipitation (Fig. 7B). This comparison revealed a correlation of year-to-year evolution with precipitation. The transitions correspond to alternating dry and rainy periods with gentle, gradual transitions between the different periods. Variation was higher for freshwater

Author's personal copy

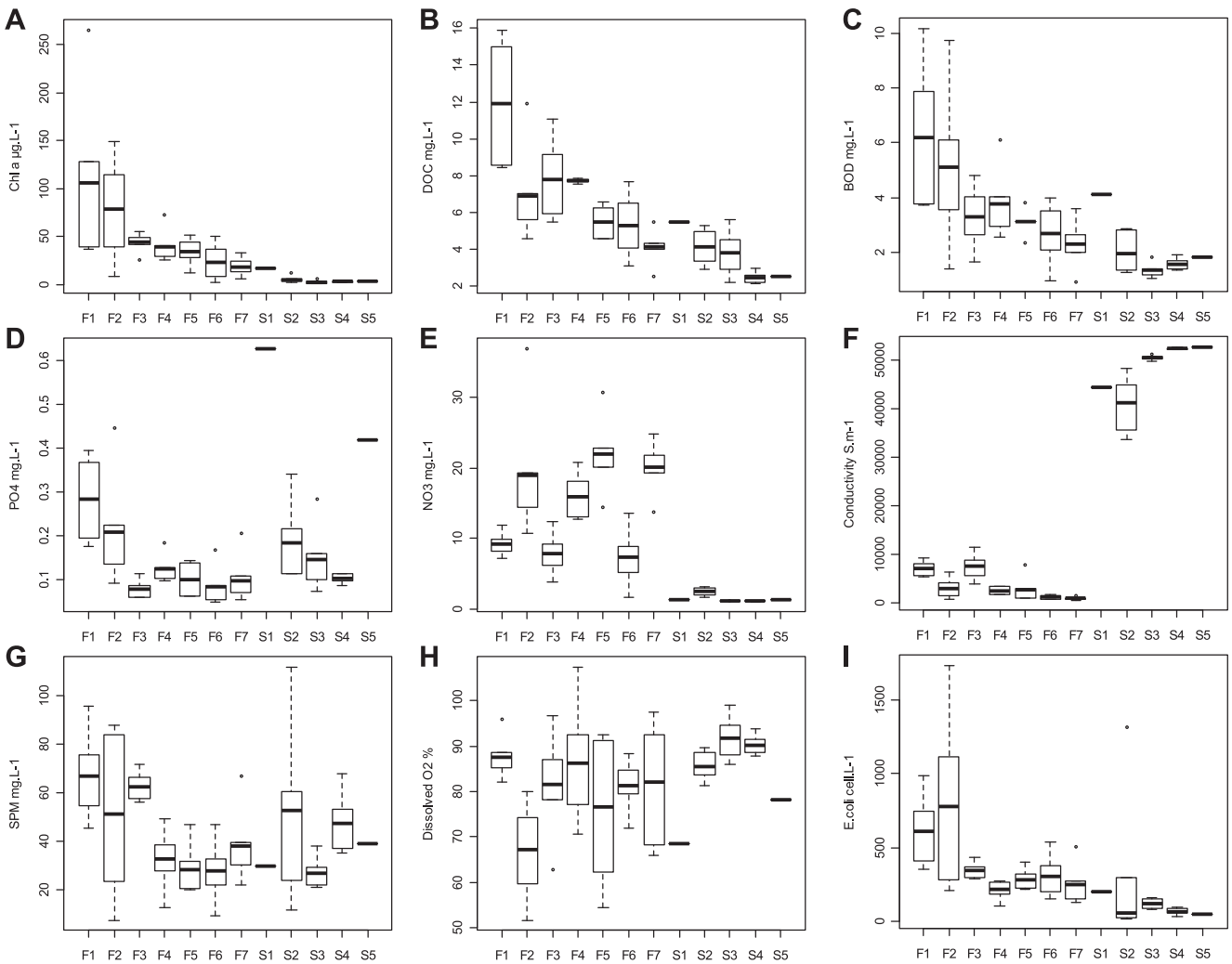

Fig. 5 – Boxplot displaying the mean per group for the following parameters (the temporal variability was erased): A- chlorophyll a (chl a) concentration, B- dissolved organic carbon (DOC) concentration, C- biological oxygen demand (BOD), D- phosphate (PO_4) concentration, E- nitrate (NO_3) concentration, F- conductivity, G- suspended matter (SPM) concentration, H- dissolved oxygen saturation and I- *Escherichia coli* concentration. F1 to S5: Groups of marshes found by the regionalization method.

marshes than for saltwater marshes (Fig. 7B). As previously found for seasonal variability, groups F6 and F7 seemed to be transitional between freshwater and saltwater marshes in accordance with the amount of precipitation.

3.6. *Relation between typology and environmental factors*

The groups identified by the regionalization method were used to constrain two discriminant factorial analyses (FDA) that included environmental factors (hydraulic functioning, human activities and pedological substratum): one for salt marshes and one for freshwater marshes.

- For the freshwater marshes, the first two axes of the FDA explained most of the variability (86%) (Fig. 8A). Seven environmental factors significantly discriminated the freshwater groups. The extent of Charente replenishment, the NO_3 concentrations in ground water, the number of WPP and the percentage of silt were strongly correlated with the first axis (49%). The catchment basin index, the degree of replenishment by ground water, the channel density and the percentage of soil culture were correlated with the second axis (37%). Most of these discriminant factors are involved with the hydrographical functioning of the network of marshes.

Significant differences between groups (ANOVA) were detected for all the environmental discriminant factors found by the FDA (Table 3) with the exception of the number of WPP and the percentage of silt. However, only two groups (F2 and F4) exhibited WPP in their marshes. The combined replenishment factors (replenishment by the Charente river and replenishment by ground water) seem to imply a water renewal gradient from F1 (no replenishment) to F7 (replenishment by the Charente). Perturbations of this gradient

Author's personal copy

Table 2 – Results of the two-way ANOVA comparing seasonal variability ('month') and intragroup variability ('station') and their 'interactions', given as *p*-level (*: $p < 0.0001$, **: $p < 0.001$, *: $p < 0.01$, ns: $p > 0.05$). T°C: temperature, DOC: dissolved organic carbon, NO_3: nitrate, E. coli: *Escherichia coli*, Cond: conductivity, BOD: biological oxygen demand, SPM: suspended matter, O_2%: oxygen saturation, PO_4: phosphate.**

Groups	ANOVA results	T°C	DOC	NO_3	E.coli	Cond	BOD	SPM	O_2 %	PO_4
F1	Factor 'Month'	***	***	***	ns	**	*	ns	*	ns
	Factor 'Station'	**	***	*	ns	***	**	**	ns	ns
	Interactions	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Factor 'Month'	***	ns	***	ns	ns	*	ns	***	ns
F2	Factor 'Station'	***	**	ns	***	ns	***	***	ns	ns
	Interactions	ns	*	**	ns	ns	ns	ns	*	ns
	Factor 'Month'	***	***	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
F3	Factor 'Station'	ns	ns	ns	*	**	ns	ns	ns	ns
	Interactions	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Factor 'Month'	***	***	***	*	ns	ns	ns	ns	ns
F4	Factor 'Station'	ns	***	***	***	ns	ns	ns	ns	ns
	Interactions	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Factor 'Month'	***	***	***	*	ns	ns	ns	ns	ns
F5	Factor 'Station'	ns	***	***	***	ns	ns	ns	ns	ns
	Interactions	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Factor 'Month'	***	***	***	*	ns	ns	ns	ns	ns
F6	Factor 'Station'	ns	***	***	***	ns	ns	ns	ns	ns
	Interactions	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Factor 'Month'	***	***	***	*	**	ns	***	ns	ns
F7	Factor 'Station'	ns	***	***	***	***	ns	ns	ns	ns
	Interactions	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Factor 'Month'	***	***	***	*	**	ns	ns	ns	ns
S2	Factor 'Station'	ns	***	***	***	***	ns	*	ns	ns
	Interactions	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Factor 'Month'	***	***	***	*	**	**	ns	ns	ns
S3	Factor 'Station'	ns	***	***	***	***	ns	*	ns	ns
	Interactions	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Factor 'Month'	***	***	***	*	**	**	ns	ns	ns
S4	Factor 'Station'	ns	***	***	***	***	ns	*	ns	ns
	Interactions	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

reflect the importance marsh surface area relative to catchment basin surface area (M/CB, the more the indices value is low, the more the catchment basin surface is important; F2, F4, F5 and F7; Table 3). In contrast, groups F1 and F3 were defined by a very small catchment basin (Table 3). The groundwater NO_3 concentration was very high for group F4 (nearly 70 mg l^{-1}) and very low for groups F1 and F7 (Table 3). Other groups exhibited intermediate values. Channel densities were high for F2, F3, F5 and F6 and low for F1, F4 and F7. Percentages of culture were high for F1, F3, F4 and F7 and low for F2, F5 and F6. Only the group F3 presents a low percentage of substratum silt (Table 3).

- For the saltwater marshes, the first two axes of the FDA captured essentially all of the variability (100%) represented by the discriminating factors (Fig. 8B). Four environmental factors significantly discriminated the saltwater groups. Natural marshes, percentage of wood and shellfish culture were strongly correlated with the first axis whereas salt culture was correlated with the second axis. All the discriminant factors involved anthropogenic activities.

Significant differences between groups were found only for the following factors: number of unexploited ponds, saltern ponds and the area of the catchment basin (Table 4). Groups S1 and S5 were characterized by a very low percentage of shellfish culture ponds (1.5% and 3.3%, respectively). Most of the surface area of the S1 and S5 marshes was unexploited (75.8% and 66.1%, respectively; Table 4). The percentage of saltern ponds differed between these two groups: high value for S5 had a (11.9%), and low value for S1 (1.5%). The chief activity for the other groups was shellfish culture ponds (Table 4). S3 has a large catchment basin compared to the other groups (Table 4), whereas S4 is characterized by high salt culture activity (Table 4).

4. Discussion

4.1. *Statistical approach*

To understand the functioning of each type of marshes, a statistical approach was developed comprising a characterization step relating water body typology and environmental factors (i.e. anthropogenic activities, hydraulic functioning…) (Fig. 2). Such approach can now be applied to other areas. The first step of this approach was to define this typology using the five-year survey. The first challenge was to find a statistical approach clustering a high number of stations having the

Author's personal copy

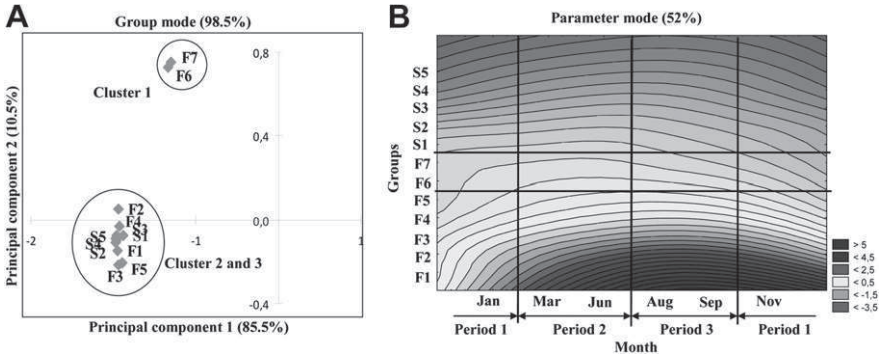

Fig. 6 – A- PCA representing the correlations between groups and the first and second principal components for the analysis of parameters and years. Percentage of variance explained by the components is given in parentheses. Groups were clustered into three zones, B- Variability of the first principal component for the analysis of months and groups derived using Parameters mode PCA. The gray shading indicates the intensity of the first component. The groups determined from the cluster analysis are indicated for month on the ordinate and for groups on the abscissa. (Jan: January, Mar: March, Jun: June, Aug: August, Sep: September, Nov: November).

same patterns in terms of spatio-temporal variability. Souissi et al. (2000) had developed the 'regionalization method' in this way. Some amelioration of the method was done, in particular to test the significant of the groups found by the final cluster using the pv-clust method. This method is commonly used in phylogeny to cluster closed genetic species (Shimodaira, 2002). The 'regionalization method' is a powerful tool to cluster stations with a long-time series, however, it do not permit to find discriminant parameters. To have an idea of the functioning of the different water body, statistical tests were necessary to both study their spatial and temporal variability. To study the spatial variability, the temporal variability needed to be erased by computing a mean value on the five years for each station and each parameter. A Factorial Discriminant Analysis (FDA) was performed on this database. FDA allowed finding and classifying the parameters having the main effect on the typology. The Nested ANOVA had demonstrated the importance of seasonal and year-to-year variability. Each temporal variability was then extracted thanks to the seasonal partition CENSUS 1. To have a global vision of this temporal variability, 3-modes PCA were performed on these two new databases. The results of this method had permit to show same evolution across groups. Uses of FDA and 3-modes PCA had allowed describing this variability in a global view.

The second challenge was to analyze relationships linking this typology with such environmental factors as hydraulic functioning, human activities and pedological substratum. The majority of the similar studies focused on the effect of one environmental factor on the water quality: i.e. anthropogenic land used (Tong and Chen, 2002; Hussenot, 1998). The statistical method used here was developed in order to identify and classify the main environmental factors implied on the typology. The first step of this work was to realize the more

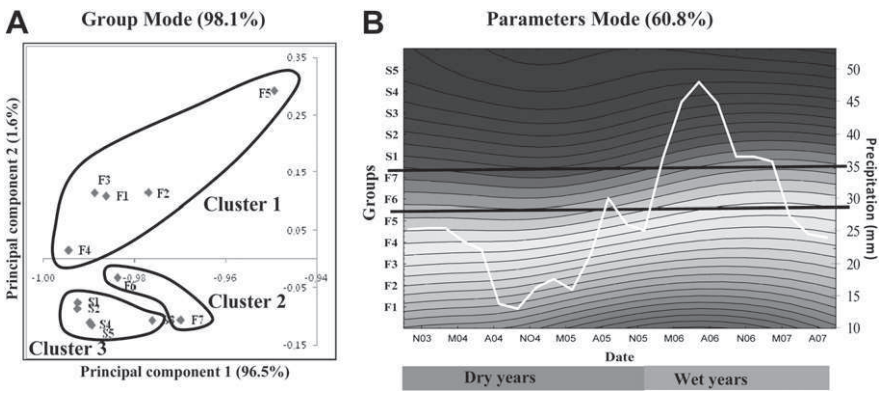

Fig. 7 – A- Group Mode: PCA representing the correlations between groups and the first and second principal components for the analysis of parameters and years. Percentage of variance explained by the components is given in parentheses. Groups were clustered into three zones, B- Parameters mode: Variability of the first principal component analysis of years and groups derived using Parameters mode PCA. The gray shading indicates the intensity of the first component. The groups determined from the cluster analysis are indicated for years on the ordinate and for groups on the abscissa. (M: March, A: August, N: November). The white curve represents the time course of precipitation between November 2003 and September 2007.

Author's personal copy

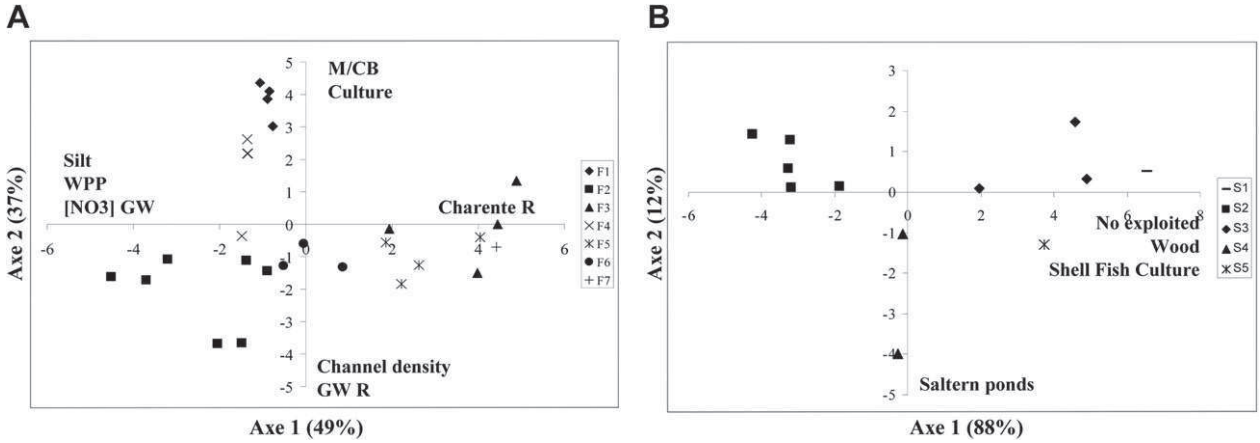

Fig. 8 – Factorial plane of DFA axis 1 and 2 for A- groups of freshwater marshes and B- groups of saltwater marshes. M/CB: ratio between surface marsh and surface catchment basin, GW: ground water, R: replenishement, [NO_3]: nitrate concentration, WPP: water purification plant.

exhaustive list of environmental factor having potentially an impact on hydrobiological parameters and identify their availability. The complexity and the multiplicity of the environmental factors having a potential effect on the water quality had needed a global approach. The second step is to digitize these factors on a geographic information system (GIS) in order to define metrics (i.e. number of purification plant per ha, marshes and catchment basin surface area, channel densities inside the marsh…). This step allowed obtaining a database for each march with the different factors. An FDA was then computed in order to find and classify factors explaining the typology. The last challenge was to link these factors and the hydrobiological parameters thanks to scientific knowledge of other ecosystems.

These analyses yielded specific proposals regarding the biological functioning of these marshes. The results of our study also suggest that the use of further parameters might lead to an improved scientific understanding of marsh dynamics and function.

4.2. *Importance of hydrological functioning and water renewal*

Twelve groups of marshes were found to differ in both average values and temporal evolution of hydrological parameters (Fig. 2). Seven of these groups consisted of freshwater marshes and the five groups for saltwater marshes. Different discriminant parameters were found for the two types of marshes. Intergroup variability was consistently significant for all the discriminant hydrological parameters. Temporal variability, in particular seasonal fluctuations, was significant for most of the parameters as well (Fig. 3). Our considerations of seasonal variability and of year-to-year variability yielded the same three clusters of groups (Fig. 5A and Fig. 6A). The first cluster contained freshwater marshes (F1 to F5), and the second cluster contained saltwater marshes (S1 to S5). The third cluster contained freshwater marshes (F6 and F7) and was transitional between the two other groups. The functional hydrology of these three groups seems to be linked to precipitation with different behavior during dry periods and during rainy periods. Behavior of the transitional cluster during rainy periods is similar to that of freshwater marshes and during dry periods to that of saltwater marshes. The apparent difference in hydrological functioning among the three clusters seems to result from water renewal in the marshes. A gradient of water renewal was observed among the three clusters: (i) little or no renewal due to the low replenishment rates for the freshwater cluster (F1 to F5), (ii) high renewal for the transitional cluster (F6 and F7) and (iii) very high for the saltwater cluster due to the effect of the tide (S1 to S5). The amount of water renewal in freshwater marshes depends on the degree of replenishment from fluvial sources (the result of human control) and on the degree of replenishment from groundwater sources during summer (Table 3). Differences between rainy and dry periods were more marked for low-replenishment marshes (Fig. 5B and Fig. 6B). During winter, the gates of the sea locks for freshwater marshes are often opened to flush excess water resulting from precipitation and thereby limit the actual flooding of the marshes. These gates remain closed during summer to prevent desiccation that would otherwise results from low precipitation. Marshes were thus much more stagnant during summer than during winter, with the exception of freshwater marshes characterized by high human control replenishment rates (Group F7). Consequently, hydrological parameters exhibit their greatest temporal fluctuations in low-replenishment marshes (Fig. 5B and Fig. 6B). In this context the transitional position of group F6 and F7 is evidently the result of (i) a water renewal rate similar to that of other freshwater marshes during the rainy period, and (ii) a high water renewal rate during the dry period due to high human-control replenishment, a pattern similar to that found for saltwater groups. Tidal effects caused saltwater groups to exhibit high rates of water renewal in channel areas.

In saltwater marshes, the refill channel serves to return water during high tides to ponds located on the marshes. The types of activities (e.g., shellfish culture, saltern ponds, and fish aquaculture) carried out on these ponds seem to exert

Author's personal copy

Table 3 – Mean (±standard deviation) of the discriminant environmental factors for freshwater marshes. *p*-values (bold face) indicate significant differences among groups according to ANOVA ($\alpha = 0.05$), same letters (A,B,C and D) indicate homogenous classes (Cl) of groups according to LSD POST HOC test ($\alpha = 0.05$). M/CB: ratio between surface marsh and surface catchment basin, CD: channel density, GW: ground water, [NO_3]: nitrate concentration, %: percentage, Ch: Charente River. Metrics for each factor were explained in Table 1.

Groups	M/CB (%)		CD (m ha^{-1})		GW [NO_3] (mg.l^{-1})		Cuture (%)		Silt (%)		Ch replenishement		GW replenishement	
	Mean	Cl	Mean	Cl	Mean	Cl	Mean	Cl	Mean	Cl	Mean	Cl	Mean	Cl
F1	97.1 ± 5.5	A	60 ± 23	A	0 ± 0	A	68.1 ± 7	A	100 ± 0	A	0 ± 0	A	0 ± 0	A
F2	23.4 ± 17	D	114 ± 21	B	40 ± 0	B	35.6 ± 20.6	B	84.7 ± 26.7	A	0 ± 0	A	6.19 ± 3	B
F3	66 ± 23.6	B	125 ± 40	B	22.5 ± 20.6	C	45 ± 33	A	56 ± 42	B	0 ± 0	A	6.25 ± 2.8	B
F4	46 ± 21	C	75 ± 9.5	A	70 ± 0	D	68 ± 4.6	A	98 ± 2.3	A	0 ± 0	A	6.33 ± 0	B
F5	32 ± 10	B	113 ± 45	B	32.5 ± 15	B	22.7 ± 18	B	70 ± 27	A	1.25 ± 0.5	A	8.33 ± 1.9	D
F6	31.12 ± 16	B	110 ± 21	B	26 ± 23	B	33 ± 8	B	95 ± 9	A	3.33 ± 0.6	B	6.4 ± 0.4	B
F7	10.82	D	69.67	A	0.00	A	51.81	A	98.90	A	10	C	0	A
Anova p-value	**< 0.0001**		**0.030**		**< 0.0001**		**0.020**		**0.156**		**< 0.0001**		**0.010**	

marked influence on the discrimination results for the salt marshes (Fig. 7B). Even if one activity dominates others within a salt marsh, the marsh still resembles a patchwork of several different activities (Table 4). However, the water residence time within the ponds varies between a few hours and 15 day depending on the nature of ongoing aquaculture activities (Bel Hassen, 2001) and also on the season of the year. For example, oyster culture ponds are never emptied into the refill channel during winter (L. Anras, pers. comm.). The composition of the water in a given refill channel will therefore vary from day to day depending on the particular ponds that empty into the channel at a given time. Differences in water residence times between ponds can influence water quality significantly. Hussenot (1998) showed that semi-intensive aquaculture (fish aquaculture) produced more pollution than did extensive aquaculture (shellfish culture). Semi-intensive aquaculture requires massive renewals of water. The massive discharges that result then carry untransformed dissolved substances, particularly nitrogen compounds (NO_3, NO_2, NH_3, etc.) and phosphate, introduced by aquaculture activity. In shellfish culture ponds, on the other hand, water residence times are comparatively longer. These ponds exhibit high primary production resulting from the assimilation of nitrogen compounds and phosphates. The physicochemical parameters can also be influenced strongly by the quality of coastal seawater. The S2 group was slightly less saline than the other salt marshes (Fig. 4F), and this decreased salinity is likely due to higher input of terrestrial freshwater in the S2 group (Seudre Estuary marshes). Similarly, seawater can produce dilution effects that influence the various parameters. The sampling approach used in this study (samples collected at low tide at the outlet of the main refill channel) did not allow us to portray the full hydrodynamic complexity of the salt marshes, nor did it allow us to define a clear pattern linking the principal activity on the marshes and the physicochemical characteristics of the different saltwater bodies found there. It would be very interesting to monitor water quality simultaneously at the outlets of different ponds that supported different aquaculture activities as well as in the refill channel.

4.3. *Water renewal and eutrophication*

The increasing gradient of water renewal in the freshwater marshes from F1 to F7 described before could explain the decreasing gradient observed for hydrological and biological parameters, particularly for the chl a, BOD, DOC and PO_4 concentrations (Fig. 4). The link between these four parameters may indicate a gradient of eutrophication from F1 (high eutrophication) to F7 (little or no eutrophication). Eutrophication is the process by which water bodies are made more nutrient-rich as the result of anthropogenic activities. Phytoplankton blooms are the usual consequence of such nutrient enrichment (Smith et al., 1999). In such eutrophic environments, the production of algae exceeds the consumption of grazers. The resulting accumulation of algal detritus

Table 4 – Mean (±standard deviation) of the discriminant environmental factors for salt marshes (selected by the FDA). *p*-values in bold indicate significant differences among groups according to ANOVA ($\alpha = 0.05$), same letters indicate homogenous classes (Cl) of groups according to LSD post hoc test ($\alpha = 0.05$). CB: catchment basin, %: percentage.

Groups	Wood (%)		Saltern ponds (%)		Shellfish Culture ponds (%)		No exploited ponds (%)		Surface CB (ha)	
	Mean	Cl	Mean	Cl	Mean	Cl	Mean	Cl	Mean	Cl
S1	1.9	NS	1.5	A	1.5	NS	75.8	A	826	A
S2	1 ± 1.7	NS	0.2 ± 0.6	A	23.9 ± 30.2	NS	16.6	B	1268.4 ± 661.6	A
S3	3.4 ± 2.4	NS	0.03 ± 0.06	A	32.2 ± 12.8	NS	54.3 ± 11.3	C	3801.8 ± 1308.5	B
S4	1.4 ± 0.3	NS	13.4 ± 12.7	B	22.2 ± 14.8	NS	50.2 ± 19.8	C	775 ± 332.6	A
S5	1.8	NS	11.9	B	3.3	NS	66.1 ± 0.9	A	1557	A
ANOVA p-value	**0.421**		**0.066**		**0.680**		**0.006**		**0.008**	

Author's personal copy

stimulates bacterial activity which then produces oxygen depletion in the water column (Strain and Yeats, 1999).

Phosphorus, rather than nitrates, demonstrably limits primary production in most freshwater ecosystems (Schindler, 1977). In stagnant waters, more phosphorus can be released to the water column from the sediment or from particulate organic phosphorus (POP). Sulfate accumulation resulting from agricultural activity and low water oxygen saturation facilitate this process by anion exchange (Correll, 1998; Lucassen et al., 2004). The measures of PO_4 concentrations in this survey are not sufficient to explain the PO_4 variation in water. It would seem necessary to consider both PO_4 and POP concentrations. Nevertheless, the phosphorus gradient resulting from water stagnation can explain the chl *a* gradient (Fig. 4). Consistent with this supposition, the concentration of NO_3 varied substantially along the water renewal gradient (Fig. 4). For example, groups F1 and F2 exhibited the highest values of PO_4 and chl *a* concentration, whereas group F1 had less NO_3 than did group F2 (Fig. 4E). Furthermore, a low N:P ratio may induce blooms of potentially-toxic nitrogen-fixing cyanobacteria. Under such environmental conditions, these cyanobacteria will outcompete other phytoplankton groups (Havens et al., 2003).

Rooted macrophytes and phytoplankton can also compete for nutrients. Many rooted macrophytes can extract nutrients from water as well as from sediment. Nutrient limitation is therefore less important for macrophytes than for phytoplankton, thus allowing them to outcompete phytoplankton (Sand-Jensen and Borum, 1991). Intense nutrient loading stimulates epiphyte growth on macrophyte leaves and stem and reduces macrophyte growth through shading and nutrient competition effects and favor phytoplankton growth. These processes will lead to eutrophication (Brönmark and Weisner, 1992). Analyses of the macrophyte community and phytoplankton diversity are essential to understanding the eutrophication mechanism in freshwater marshes, and such analyses could lead to better discrimination of the freshwater marshes. Nevertheless, along this gradient, a highly stagnant system such as F1 may be more sensitive to eutrophication than a system like F7. In such stagnant systems, algae lysates and extracellular products from algae can cause DOC to increase. DOC may then accumulate as its release rates exceed the DOC consuming by microorganisms (Cheng and Chi, 2003). The DOC gradient and chlorophyll *a* concentration gradient may therefore be linked. The simultaneous maxima that we observed for DOC and for chlorophyll *a* concentrations are consistent with this proposal. The same gradient was observed for biological oxygen demand (BOD). The BOD measures the consumption of oxygen by microorganisms through physiological respiration, particularly in relation to organic matter. The correlation observed between chlorophyll *a* concentration and BOD may suggest that detrital algal carbon is the primary contributor to BOD, as is the case in other ecosystems (Volkmar and Dahlgren, 2006). The availability of DOC produced by algae may also stimulate the growth of heterotrophic bacteria in eutrophic systems (Pinckney et al., 2001). A possible complication is that heterotrophic bacteria and phytoplankton may or may not compete for NH_4, depending on the concentration of dissolved organic nitrogen (DON) (Legendre and Rassoulzadegan, 1995). If the DON pool is low, competition occur between production by phytoplankton and decomposition by bacteria (Legendre and Rassoulzadegan, 1995). Production will amplify eutrophication, but excessive decomposition will oppose it. When bacteria consume oxygen and DOC they increase the BOD in the water column. Their metabolic activity induces hypoxia, as we observed during summer for groups F1 and F2 (dissolved oxygen saturation reaching value between 6 and 25% during summer period). This depletion of oxygen may in turn inhibit decomposition and remineralization of nutrients locked in biomass, thus inhibiting further phytoplankton production and halting growth. Measurements of DON concentration could therefore be extremely informative concerning the nitrogen cycle.

4.4. *Catchment basins and land (soil) use*

Freshwater marshes characterized by high NO_3 concentrations exhibited large catchment basin areas relative to their marsh surface (groups F2, F4, F5 and F7; Fig. 4E, Table 3). The types of development (culture) that occupied these catchment basins tended to use nitrogen fertilizer, the main source of nitrates in water (Vitousek et al., 1997). A large catchment basin area relative to the marsh surface will be characterized by increases in NO_3 concentration at the marsh sample point that are the consequences of leaching precipitation farmed soils (Wiesler and Horst, 1993). However, this pattern was not observed for groups F6 (marshes with large catchment basins but with low NO_3 concentrations) and F7 (small catchment basins but high NO_3 concentrations) (Fig. 4E, Table 3). The catchment basins of group F6 were occupied chiefly by meadow or were replenished by groundwater that contained essentially no nitrates. Group F7 is a cluster of stations associated with the Charente replenishment channel. The nitrate concentrations observed for F7 can be explained by the fact that the channel's nutrient concentration is close to nutrient concentration of the Charente River which drains a large catchment. Atmospheric precipitation following the use of nitrogen fertilizers may be a second source of nitrate. The amount of this input will depend on the surface area of the catchment basin (Morales-Baquero et al., 1999).

NO_3 concentrations found for salt marshes were very low compared to those found for freshwater marshes (Fig. 4E). These concentrations reflect phytoplankton nutrient limitation. Such limitation results in most cases from limited nitrate availability in marine ecosystems (Arrigo, 2005). Nevertheless, S2 marshes exhibited the greatest NO_3 concentrations among the salt marshes. The physical locations of these marshes seem to explain this result. Some of the S2 marshes are located along the Seudre Estuary, which may supply NO_3 to these marshes. Other S2 marshes are located above Oléron Island. Their characteristics may therefore reflect strong influence by the input that feeds the catchment basin. This effect would not apply to the other salt marshes because they are located at the outlet of the main channel.

Nitrates showed strong seasonality for all fresh- and saltwater marshes except for those of S1. The seasonal nitrate maximum occurred during winter (maximum value 71.76 mg l^{-1} for fresh marshes and 9.03 mg l^{-1} for salt marshes). The lack of NO_3 seasonal variation for S1 may be the result of regular nitrate input from a fish farm located near the

Author's personal copy

sample point (Tovar et al., 2000). The seasonality of the other groups appears to be the result of high precipitation during winter. This precipitation leaches soil and brings NO_3 from the catchment basin or from the farmlands on the marsh. During spring and to an even greater extent during summer, NO_3 concentrations reached their lowest values (>0.05 mg l^{-1}). These values were comparable to those observed in lakes (Andersen, 1982) or in marine ecosystems (Del Amo et al., 1997). This depletion of nitrates may result from phytoplankton assimilation during spring or summer blooms (Andersen, 1982), by denitrification (Seitzinger, 1988) or, in freshwater marshes, from uptake by riparian vegetation and by hydrophytes (Verhoeven et al., 2006). Indeed, the lack of plant growth during the winter due to limited sunlight may lead to the accumulation of nitrate during this season.

In salt marshes, uptake of nitrate by phytoplankton and microphytobenthos may result in NO_3 depletion. At the autotrophic base of the food web, we may find competition between phytoplankton, microphytobenthos and hydrophytes for light, nutrient and inorganic carbon (Sand-Jensen and Borum, 1991). Microphytobenthos can actually develop on their banks and resuspension can occur due to tidal activity and specific meteorological events which caused a benthic-pelagic coupling (Guarini et al., 2008).

Further study of this ecosystem component may lead to improved scientific understanding of NO_3 depletion mechanisms. In addition, Verhoeven et al. (2006) argued that wetlands contribute significantly to NO_3 removal if they remove at least 30% of the NO_3 load. For each group, we observed levels of NO_3 removal that always exceeded 30%. We found >80% for F1, F4, F6, S1 and S2, between 70% and 80% for F2, F7 and S4 and between 60% and 70% for F3, F5 and S3 (ratio between the highest value of NO_3 in winter and the lowest in summer). This conclusion may imply that even though the Charente-Maritime marshes are strongly impacted by humans, they still retain the ability to remove nitrate, an important characteristic of wetlands. This suggestion needs to be viewed with some caution because eutrophication may occur in groups F1 and F2 and because of the bias inherent to the calculation. The calculation method (ratio between winter and summer value) imply winter water stagnation but like it is described before, during high precipitation event, water marshes are evacuate to the sea. Eutrophication also removes NO_3, but the consequences of such eutrophication are harmful for the ecosystem and may include shifts in phytoplankton species composition to taxa that may be toxic or inedible (e.g., bloom-forming cyanobacteria), and dissolved oxygen depletion in the water column that induces shifts in fish species composition towards less desirable species and, in the worst case, increased fish kills (Smith et al., 1999). Bloom-forming cyanobacteria were recently observed in several Charente-Maritime marshes in late summer during eutrophication phenomena (no published data).

4.5. *Which additional parameters could improve water quality monitoring?*

Twelve different water body types were defined and classified. This typology made sense in terms of anthropogenic hydraulic controls and in terms of soil use. The resulting interpretations were complex. The chief source of this complexity was that overall ecological understanding was restricted by the parameters available for analysis. The parameters that were available to us from stakeholder surveys were those used by the WFD to evaluate water quality in rivers. Reliance on the WFD parameter set necessarily placed limits on the kinds of interpretations that could be made and on the study's potential contribution to the basic science of marshes. Rivers and marshes differ in significant ways. For example, different hydrodynamic regimes could occur because water is more stagnant in marshes than in rivers. The particular parameters used for rivers by WQES might well be incomplete for describing and for understanding marsh function. The need remains for appropriate scientific studies that will facilitate interpretation of measured WFD parameters and lead to better scientific understanding of the ecological patterns and functional mechanisms underlying our marsh typology. Available measurements of the WFD parameters are generally expressed as concentrations. However, to better understand the complexity of marsh ecosystems, we need to go beyond isolated point measurements and to consider external flows (energy or matter exchanges between ecosystems) and internal flows (energy or matter exchanges within the ecosystem). In fact, the Charente-Maritime salt and freshwater marshes are connected hydraulically to adjacent ecosystems. The connections of the catchment basin or of the river/groundwater will influence water quality and quantity in the marshes. Marsh water quality and quantity will influence coastal seawater when sea lock gates are opened during periods of high precipitation and water drains from the marshes to the sea. The connection between saltwater marshes and the coastal zone is a two-way street, an important link in a complex, dynamic and still poorly understood network that includes ecological causation, interactions and relationships –complexity mainly due to the difference of water residence time within the ponds according to the activity. Interactions between differently-functioning ecosystems produce a 'meta-ecosystem': an ecosystem connected by spatio-temporal flows of energy, materials and organisms across ecosystem boundaries (Loreau et al., 2003). Improved understanding of the origin of the organic matter involved in all these flows (allochthonous/autochthonous, phytoplankton/microphytobenthos/bacteria and marine/terrestrial) should allow better definition of such exchanges and the interactions they produce. The origin of the organic matter could be identified by using different methods as isotopic ratio of the POM (Galois et al., 2000) and/or 3-D fluorescence of the DOM. Furthermore, the results of this study highlight the overall importance of the biota and the role of the planktonic community in eutrophication and in NO_3 removal. Of equal overall importance is recognition that benthic-pelagic coupling in salt marshes can result from resuspension of microphytobenthos. To achieve better scientific understanding of the functioning of the different water bodies, it seems crucial to study the linkages and the temporal evolution of the different planktonic compartments (from bacteria to mesozooplankton). Such studies necessarily require detailed examination of the planktonic food web (i.e. grazing activity, bacterial and phytoplanktonic production) and of the patterns that characterize its changing dynamics in space and

Author's personal copy

time. Appropriate consideration of the unique functional properties of the planktonic food web, as defined by Legendre and Rassoulzadegan (1995) and Sintes et al. (2004), could shed new light on the following functional characteristics of marshes: 'purification' by the recycling of material components, exportation of matter to adjacent ecosystems or ecotrophic efficiency.

5. Conclusions

- A statistical method was developed to define and characterize a marsh water body typology. For the Charente-Maritime area, twelve different water bodies were defined: 7 in freshwater and 5 in saltwater marshes). This statistical method should be applied in other marshes area to improve the sensibility of this typology.
- This typology made sense in terms of natural and anthropogenic hydraulic controls and in terms of soil use. However, for saltwater marshes, the sampling approach used in this study did not allow us to define a clear pattern linking the principal activity and the physicochemical characteristics of the different saltwater bodies found there because of the complexity of the hydrodynamic features in those marshes.
- The size of the catchment basin and particularly the soil use (culture) influence strongly nitrates concentration inside the freshwater marshes. Even though the Charente-Maritime marshes are strongly impacted by humans, they may still retain the ability to remove nitrate, an important characteristic of wetlands.
- The increasing gradient of water renewal in the freshwater marshes from F1 to F7 explained the decreasing gradient of eutrophication. Freshwater marshes are at the interface between the continent and the sea: catchment basin water quality will influence marshes and water quality marshes will influence water coastal area. A better management of the hydrodynamic of the marshes mainly human control can avoid eutrophication risk on the coastal sea area which sustains a great oyster culture production.
- The European Water Framework Directive (WFD) furnished a common frame of reference that supported the analysis of marshes and is likely suitable for comparisons of other complex aquatic ecosystems. However, we feel that improved scientific understanding of the resulting typologies can also stem from a broader ecological approach. In particular, ecologically-based insights regarding both external flows (links between ecosystems, meta-ecosystem theory) and internal flows (structure of the planktonic food web) seem an essential prerequisite for further advances in the study of marsh ecosystems.

Acknowledgments

This study was supported by the « Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche », the water agencies Loire-Bretagne and Adour-Garonne, conseil général de Charente-Maitime, European Union. Thanks are extended to Christian Pointillard and Serena Como for their helpful suggestions.

REFERENCES

Ahn, C., Mitsch, W.J., 2002. Scaling considerations of mesocosm wetlands in simulating large created freshwater marshes. Ecological Engineering 18 (3), 327–342.

Aminot, A., Kérouel, R., 2004. In: Hydrologie des écosystèmes marins: paramètres et analyses. IFREMER Publishing, Plouzané, France.

Arrigo, K.R., 2005. Marine micoorganisms and global nutrient cycles. Nature 437 (7057), 349–355.

Andersen, J.M., 1982. Effect of nitrate concentration in lake water on phosphate release from the sediment. Water Research 16 (7), 1119–1126.

Beaugrand, G., Ibanez, F., Reid, P.C., 2000. Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. Marine Ecology Progress Series 200, 93–102.

Bel Hassen, M., 2001. Spatial and temporal variability in nutrients and suspended material processing in the Fier d'Ars Bay (France). Estuarine. Coastal and Shelf Science 52 (4), 457–469.

Benoit, L., Askins, R., 1999. Impact Impact of the spread of *Phragmites* on the distribution of birds in Connecticut tidal marshes. Wetlands 19 (1), 194–208.

Billaud, J.-P., 1984. Marais Poitevin: rencontres de la terre et de l'eau. In: Mendras, H., Jollivet, M. (Eds.), Ecrits et travaux du groupe de sociologie rurale du CNRS. L'Harmattan Publishing, Paris, France, p. 265.

Brönmark, C., Weisner, S.E.B., 1992. Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. Hydrobiologia 243–244 (1), 293–301.

Cheng, W.P., Chi, F.-H., 2003. Influence of eutrophication on the coagulation efficiency in reservoir water. Chemosphere 53 (7), 773–778.

Cominelli, E., Galbiati, M., Tonelli, C., Bowler, C., 2009. Water: the invisible problem. EMBO Reports 10 (7), 671–676.

Correll, D.L., 1998. The role of phosphorus in the eutrophication of receiving waters: a review. Journal of Environmental Quality 27 (2), 261–266.

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 (6630), 253–260.

Dagnélie, P. (Ed.), 1975. Théorie et méthodes statistiques: Applications Agronomiques. Les presses agronomique de Gembloux Publishing, Gembloux, Belgica, p. 464.

David, V., Sautour, B., Chardy, P., Leconte, M., 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: the Gironde estuary (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 64 (2–3), 171–184.

Del Amo, Y., Le Pape, O., Treguer, P., Queguiner, B., Menesguen, A., Aminot, A., 1997. Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. I. Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton of the Bay of Brest (France). Marine Ecology-Progress Series 161, 213–224.

Gagnaire, B., Thomas-Guyon, H., Burgeot, T., Renault, T., 2006. Pollutant effects on Pacific oyster, Crassostrea gigas (Thunberg), hemocytes: screening of 23 molecules using flow cytometry. Cell Biology and Toxicology 22 (1), 1–14.

Gagnaire, B., Gay, M., Huvet, A., Daniel, J.-Y., Saulnier, D., Renault, T., 2007. Combination of a pesticide exposure and

Author's personal copy

a bacterial challenge: in vivo effects on immune response of Pacific oyster, Crassostrea gigas (Thunberg). Aquatic Toxicology 84 (1), 92–102.
Galois, R., Blanchard, G., Seguignes, M., Huet, V., Joassard, L., 2000. Spatial distribution of sediment particulate organic matter on two estuarine intertidal mudflats: a comparison between Marennes-Oléron Bay (France) and the Humber Estuary (UK). Continental Shelf Research 20 (10–11), 1199–1217.
Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Treguer, P., Team, S., 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. Marine Ecology-Progress Series 408, 129–U159.
Goulletquer, P., Heral, M., 1997. The history, present condition and future of the molluscan fisheries of North and Central America and Europe. In: MackenzieJr., C.L., Jr.Burrell., V.G. (Eds.), NOAA Technical Report. NMFS, Europe, pp. 137–164.
Guarini, J.-M., Sari, N., Moritz, C., 2008. Modelling the dynamics of the microalgal biomass in semi-enclosed shallow-water ecosystems. Ecological Modelling 211 (3–4), 267–278.
Havens, K.E., James, R.T., East, T.L., Smith, V.H., 2003. N: P ratios, light limitation, and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution. Environmental Pollution 122 (3), 379–390.
Hussenot, J., 1998. In: Hussenot, J., Buchet, V. (Eds.), Marais Maritimes et aquaculture. Activité durable pour la préservation et l'exploitation des zones humides littorales. IFREMER, Rochefort, p. 278.
Legendre, L., Rassoulzadegan, F., 1995. Plankton and nutrient dynamics in marine waters. Ophelia 41, 153–172.
Lemonnier, P., 1980. Les Salines de l'Ouest. Logique technique, logique sociale. Éditions de la Maison des Sciences de l'Homme/PUL, Paris, France, pp 222.
Loreau, M., Mouquet, N., Holt, R.D., 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. Ecology Letters 6 (8), 673–679.
Lorenzen, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. Limnology and Oceanography 12, 343–346.
Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B. C., 2006. Depletion, degradation, and Recovery potential of estuaries and coastal Seas. Science 312 (5781), 1806–1809.
Lougheed, V.L., Crosbie, B., Chow-Fraser, P., 2001. Primary determinants of macrophyte community structure in 62 marshes across the Great Lakes basin: latitude, land use, and water quality effects. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences 58 (8), 1603–1612.
Lubchenco, J., Olson, A.M., Brubaker, L.B., Carpenter, S.R., Holland, M.M., Hubbell, S.P., Simon, A.L., MacMahon, J.A., Matson, P.A., Melillo, J.M., Mooney, H.A., Peterson, C.H., Pulliam, H.R., Real, L.A., Regal, P.J., Risser, P.G., 1991. The Sustainable Biosphere Initiative: an ecological research Agenda: a Report from the ecological Society of America. Ecology 72 (2), 371–412.
Lucassen, E., Smolders, A.J.P., van de Crommenacker, J., Roelofs, J. G.M., 2004. Effects of stagnating sulphate-rich groundwater on the mobility of phosphate in freshwater wetlands: a field experiment. Archiv Fur Hydrobiologie 160 (1), 117–131.
Meybeck, M., Helmer, R., 1996. In: Chapman, D. (Ed.), Water quality assessments - A guide to use of biota, sediments and water in environmental monitpring. E&FN Spon, London, p. 651.
Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-Being: Wetlands and Water Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC, p. 68.
Mitsch, W.J., Cronk, J.K., Wu, X., Nairn, R.W., Hey, D.L., 1995. Phosphorus Retention in constructed freshwater riparian marshes. Ecological Applications 5 (3), 830–845.
Morales-Baquero, R., Carrillo, R., Reche, I., Sanchez-Castillo, P., 1999. Nitrogen-phosphorus relationship in high mountain lakes: effects of the size of catchment basins. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56 (10), 1809–1817.
Nõges, P., van de Bund, W., Cardoso, A., Solimini, A., Heiskanen, A.-S., 2009. Assessment of the ecological status of European surface waters: a work in progress. Hydrobiologia 633 (1), 197–211.
Pinckney, J.L., Paerl, H.W., Tester, P., Richardson, T.L., 2001. The role of nutrient loading and eutrophication in estuarine ecology. Environmental Health Perspectives 109, 699–706.
Rojo, C., Baron-Rodriguez, M.M., Alvarez-Cobelas, M., Rodrigo, M. A., 2010. Sustained primary production with changing phytoplankton assemblages in a semiarid wetland. Hydrobiologia 639, 55–62.
Rozas, L.P., Odum, W.E., 1988. The rôle of submerged aquatic vegetation in influencing the abundance of nekton on contiguous tidal fresh-water marshes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 114 (2–3), 289–300.
Sand-Jensen, K., Borum, J., 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. Aquatic Botany 41 (1–3), 137–175.
Schindler, D.W., 1977. Evolution of phosphorous limitaion in lakes. Science 195 (4275), 260–262.
Seitzinger, S.P., 1988. Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: ecological and Geochemical significance. Part 2: comparative ecology of freshwater and marine ecosystems. Limnology and Oceanography 33 (4), 702–724.
Shimodaira, H., 2002. An Approximately Unbiased test of Phylogenetic Tree Selection. Systematic Biology 51 (3), 492–508.
Sintes, E., Martinez-Taberner, A., Moya, G., Ramon, G., 2004. Dissecting the microbial food web: structure and function in the absence of autotrophs. Aquatic Microbial Ecology 37 (3), 283–293.
Smith, V.H., Tilman, G.D., Nekola, J.C., 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. Environmental Pollution 100 (1–3), 179–196.
Sokal, R., Rohlf, F., 1995. Biometry San Fransisco.
Souissi, S., Yahia-Kefi, O.D., Yahia, M.N.D., 2000. Spatial characterization of nutrient dynamics in the Bay of Tunis (south-western Mediterranean) using multivariate analyses: consequences for phyto- and zooplankton distribution. Journal of Plankton Research 22 (11), 2039–2059.
Strain, P.M., Yeats, P.A., 1999. The relationships between chemical measures and potential Predictors of the eutrophication status of Inlets. Marine Pollution Bulletin 38 (12), 1163–1170.
Suzuki, R., Shimodaira, H., 2006. Pvclust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. Bioinformatics 22 (12), 1540–1542.
Talureau, R., 1965. L'aménagement des marais et l'avenir de l'Ouest Atlantique, Paris.
Tong, S.T.Y., Chen, W., 2002. Modeling the relationship between land use and surface water quality. Journal of Environmental Management 66 (4), 377–393.
Tovar, A., Moreno, C., Mánuel-Vez, M.P., García-Vargas, M., 2000. Environmental Implications of intensive marine aquaculture in Earthen ponds. Marine Pollution Bulletin 40 (11), 981–988.
Verhoeven, J.T.A., Arheimer, B., Yin, C., Hefting, M.M., 2006. Regional and global concerns over wetlands and water quality. Trends in Ecology & Evolution 21 (2), 96–103.
Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H., Tilman, G.D., 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. Ecological Applications 7 (3), 737–750.

Author's personal copy

Volkmar, E.C., Dahlgren, R.A., 2006. Biological oxygen demand dynamics in the Lower San Joaquin River, California. Environmental Science & Technology 40 (18), 5653–5660.
Weller, M., 1978. In: Good, R.E., Whigham, D.G., Simpson, R.L. (Eds.), Freshwater Wetlands: Ecological Processes and Management Potential. Academic Press, New York, pp. 267–284.
Wiesler, F., Horst, W.J., 1993. Differences among maize cultivars in the utilization of soil nitrate and the related losses of nitrate through leaching. Plant and Soil 151 (2), 193–203.

3. Discussion générale

3.1. Typologie de la nature des eaux des marais de Charente-Maritime

Douze natures d'eau différentes ont été caractérisées dans les marais de Charente-Maritime : 7 en marais doux (groupes F1 à F7) et 5 en marais salés (groupes S1 à S5). Ces natures d'eau ne sont pas forcément associées à une zone géographique donnée, mais s'expliquent par des facteurs environnementaux (**Figure 2.2**).

Il semblerait que le fonctionnement hydraulique des groupes F6 et F7 soit transitionnel entre marais doux (F1 à F5) et marais salés (S1 à S5). Ces trois groupes résulteraient d'un gradient de renouvellement de l'eau au sein des marais : (1) peu ou pas de renouvellement d'eau dû à la faible réalimentation (F1 à F5), (2) fort renouvellement pour les groupes transitionnels (F6 et F7), (3) très fort renouvellement pour les groupes d'eau salée par l'effet de la marée (S1 à S5). Le taux de renouvellement de l'eau dans les marais doux dépend à la fois du degré de réalimentation par action humaine (canal d'amenée de la Charente) et du degré de réalimentation par les nappes phréatiques. Ces degrés de réalimentation engendrent un gradient du renouvellement de la masse d'eau du groupe F1 (stagnant) au groupe F7 (moins stagnant). Ce gradient semble expliquer le gradient d'un certain nombre de paramètres utilisés classiquement comme traceurs de phénomènes d'eutrophisation : gradient croissant des concentrations en chlorophylle, phosphate et carbone organique dissous et gradient décroissant de la DBO des groupes F1 à F7 (Brönmark & Weisner 1992, Smith et al. 1999, Strain & Yeats 1999, Cheng & Chi 2003).

Le second facteur structurant la typologie des marais de Charente-Maritime est la taille du bassin versant : plus la taille du bassin versant est importante par rapport à la surface du marais, plus les concentrations en nitrates sont élevées (Groupes F2, F4, F5 et F7). Les bassins versants des marais sont principalement occupés par des cultures utilisant des engrais azotés (Morales-Baquero et al. 1999). Le lessivage des sols entrainent alors ces engrais dans les canaux des marais (Wiesler & Horst 1993).

Pour les marais salés, le lien entre activités humaines et nature d'eau est plus complexe à mettre en évidence. Même si certaines activités peuvent dominer dans certains marais (affinage en claires, saliculture…), les marais salés ressemblent à une mosaïque de bassins présentant des activités anthropiques différentes. Cependant, le temps de renouvellement des eaux dans les bassins va dépendre du type d'activité et varier de quelques heures à plusieurs semaines (Bel Hassen 2001). La composition de l'eau au sein d'un canal de marais salé va donc changer de jour en jour en fonction du type de bassins vidés dans ce canal à un temps donné. La stratégie d'échantillonnage utilisée pour le réseau patrimonial ne permet donc pas

de comprendre l'influence des différents bassins et par conséquent des différentes activités sur la qualité de l'eau. Cependant, le suivi de stations dites « bilans », situées à la fin du réseau, répond aux objectifs fixés pendant la mise en place du réseau.

Une autre limite vient du fait que deux des groupes de marais salé ne sont constitués que par une seule station. Il est alors difficile de les intégrer dans des analyses statistiques, limitant ainsi leur interprétation, mais aussi la compréhension globale du lien entre activités anthropiques et nature d'eau.

3.2. Les limites des paramètres de la DCE dans le suivi des marais

Ce travail basé sur les paramètres du SEQ-eau nous a permis d'émettre des hypothèses sur le fonctionnement des marais de Charente-Maritime. Cependant, un certain nombre de questions restent encore en suspens, notamment en ce qui concerne les phénomènes d'eutrophisation, le caractère épurateur des marais et le lien avec les systèmes adjacents (bassin versant, ouverture sur l'océan pour les marais salés).

En effet, il semblerait que les marais de Charente-Maritime aient conservé leur caractère épurateur des nitrates malgré leur forte anthropisation. Mais quels sont les mécanismes mis en jeu ? La consommation des nitrates provient-elle de leur assimilation par les différents producteurs primaires (phytoplancton, hydrophytes, ripisylves, microphytobenthos, Andersen 1982, Verhoeven et al. 2006) qui peuvent d'ailleurs entrer en compétition pour la lumière, les sels nutritifs et le carbone inorganique dissous (Sand-Jensen & Borum 1991) ou par les phénomènes de dénitrification dus à l'activité des bactéries anaérobiques (Seitzinger 1988) ?

De plus, les phénomènes d'eutrophisation observés peuvent aussi être consommateurs de nitrates, mais les conséquences d'un tel phénomène sont délétères pour l'écosystème. L'eutrophisation est associée à des phénomènes d'hypoxie ou d'anoxie du milieu dus à la décomposition par les bactéries de la matière produite en excès et peut être à l'origine de blooms de cyanobactéries toxiques pour les organismes de la colonne d'eau (Smith et al. 1999). En effet, les facteurs à l'origine du développement de ces proliférations sont : (i) un changement dans la balance azote : phosphore dû aux rejets anthropiques (Briand 2008) ; (ii) un milieu stable en termes de stratification verticale donc stagnant (Oberholster et al. 2006) ; (iii) une température élevée durant des périodes de fort ensoleillement (Briand 2008). Quels peuvent être les conséquences de tels phénomènes sur les liens trophiques existants entre les espèces de la colonne d'eau ? Ces phénomènes produiront-ils des changements dans les communautés planctoniques dus à la forte compétition des cyanobactéries avec les autres

espèces phytoplanctoniques notamment dans un environnement où l'azote est limitant et le phosphore en excès (Sellner 1997) ? Ces phénomènes seront-ils associés à des épisodes de forte mortalité comme observé dans d'autres écosystèmes (Smith et al. 1999) ?

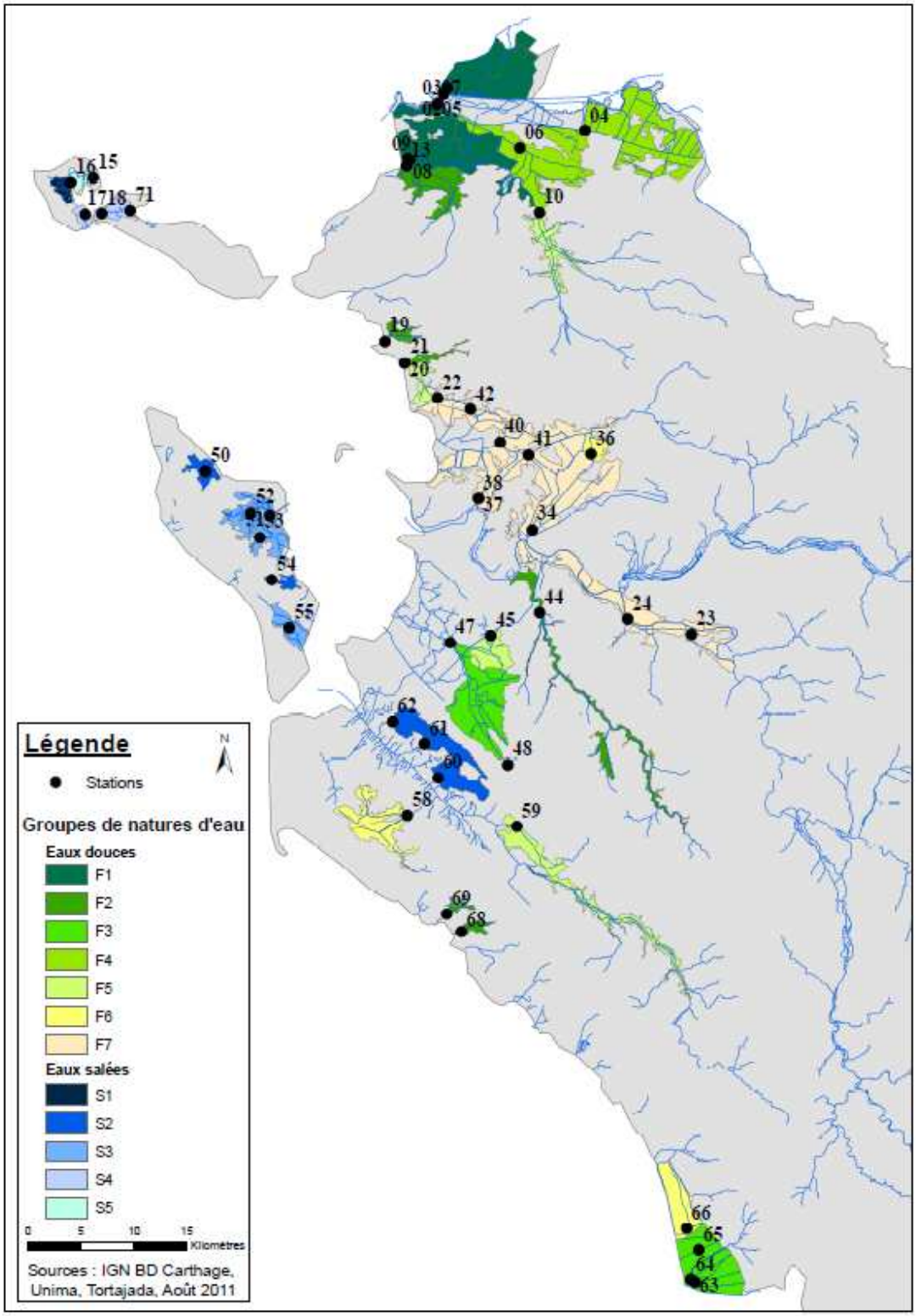

Figure 2.2: Carte représentant les stations associées à leur marais, chaque couleur représente une nature d'eau différente

Enfin, le bassin versant et l'ouverture sur l'océan semblent aussi jouer un rôle important dans le fonctionnement des marais de Charente-Maritime : apport de nitrates par drainage pour l'un, apport de matière en suspension pour l'autre dû aux turbulences créées par les courtant de marée. Est-il possible que ces écosystèmes adjacents influencent aussi la qualité et la quantité de matière dans les canaux de marais ?

Il apparait ainsi clairement que les paramètres du SEQ-eau, développés en rivière, ne permettent pas d'approfondir la connaissance sur le fonctionnement des marais. Or, la DCE préconise d'établir les référentiels sur les écosystèmes sur des bases scientifiques solides (Nõges et al. 2009). Afin de répondre à ces questionnement et ainsi de mieux comprendre le fonctionnement des marais, il semble important d'utiliser des paramètres permettant de mieux appréhender la compréhension des flux externes (échanges d'énergies et de matières entre écosystèmes adjacents) et des flux internes (échanges d'énergies et de matières dans l'écosystème). Comprendre l'origine de la matière organique dans ces écosystèmes (allochtone / autochtone, phytoplanctonique / microphytobenthique / bactérienne, marine / terrestre) permettrait de mieux définir une partie des flux externes (Aiken 1993, Wetzel et al. 2009). D'autre part, les flux internes peuvent être quantifiés en étudiant les liens et l'évolution temporelle des compartiments planctoniques (des bactéries au mésozooplancton). Cette étude permettrait de définir l'évolution spatio-temporelle des réseaux trophiques auxquels sont associées des propriétés émergentes (Legendre & Rassoulzadegan 1995, Sintes et al. 2004) et ainsi de mieux définir les caractéristiques fonctionnelles des marais comme leur pouvoir épurateur dû au recyclage de la matière, l'exportation de cette matière vers les écosystèmes adjacents et l'efficacité écotrophique.

3.3. La fréquence d'échantillonnage

La fréquence d'échantillonnage mis en place par l'UNIMA est de 6 campagnes par an. Ce choix a été fait en partie de manière à ce que le réseau soit pérenne financièrement dans le temps. Cependant, cet échantillonnage n'est pas systématiquement réalisé tous les deux mois, car il visait à proposer 3 campagnes en période d'écoulement et 3 en période de stockage. Les mois d'Avril et de Mai ne sont donc pas échantillonnés, car, pendant cette période, et selon les conditions météorologiques, les éclusiers commencent à fermer les portes à la mer afin d'éviter le desséchement des canaux de marais. Il semble donc primordial de savoir quel serait l'impact du mouvement des portes à la mer sur le fonctionnement des différentes natures d'eau. Il serait donc judicieux soit de mieux répartir les campagnes d'échantillonnage le long de l'année, soit d'augmenter la fréquence d'échantillonnage à toute l'année. L'augmentation

du pas d'échantillonnage permettrait de mieux appréhender le cycle saisonnier des différentes natures d'eau, mais semble difficile à mettre en place à l'échelle d'un réseau de suivi patrimonial comprenant un nombre de stations important tel que celui de l'UNIMA.

Enfin, vue l'importance que semble avoir les compartiments autotrophes et particulièrement le phytoplancton (rôle à confirmer dans les phénomènes d'eutrophisation et la capacité épuratoire), il semble essentiel que la chlorophylle a soit échantillonnée toute l'année et non seulement pendant les 3 campagnes estivales.

3.4. Le choix des stations

Ce travail a notamment permis d'émettre quelques règles de base et quelques suggestions concernant le choix des stations du réseau dans un esprit d'optimisation de celui-ci. Le travail mené a permis de déterminer les caractéristiques structurelles que doivent présenter les stations pour permettre une analyse comparative des résultats (variabilités dues à la position de la station sur le marais, des dimensions du fossé, distance par rapport à des rejets spécifiques de polluants…). Certaines stations peuvent être éliminées directement du réseau car en aucun cas leur utilisation ne permettrait l'élaboration d'un référentiel « Marais »

● En particulier, les stations 14, 46, 49, 56, 57 et 67 n'apparaissent pas dans l'analyse de l'article sur les natures d'eau. Ces stations présentaient des concentrations en *Escherichia. coli* (1558 cellules pour 100 ml d'eau en moyenne sur l'année) et en entérocoques intestinaux (984 cellules pour 100 ml d'eau en moyenne sur l'année) quatre fois supérieures aux concentrations moyennes observées pour les autres natures d'eau (*E.coli* : 385 cellule pour 100 ml ; Entérocoques : 284 cellules pour 100ml). De plus, les concentrations en *E. coli* dépassaient en moyenne 92% de fois le nombre guide (100 cellules pour 100 ml) et 35 % de fois le nombre impératif (2000 cellules pour 100 ml) et les concentrations en entérocoques fécaux 78 % de fois le nombre guide (100 cellules pour 100 ml) imposé par la directive n°76-160 concernant les eaux de baignade. Selon cette directive, ces eaux sont classées en catégorie de mauvaise qualité, non conforme à la réglementation européenne. Ces stations sont soit très confinées, soit possèdent une sortie d'eau pluviale qui drainent l'eau des villes adjacentes pouvant ainsi expliquer les fortes concentrations en coliformes fécaux. . Afin de statuer sur le maintien de ces stations, il faudra évaluer si leur spécificité est liée aux caractéristiques particulières de la station ou plutôt à un cas « extrême » de disfonctionnement représentatif d'une situation réelle à l'échelle d'un marais. Dans ce dernier cas de figure, le maintien d'une telle station pourrait permettre d'apporter des informations pour évaluer un gradient d'altération

● Dans certaines natures d'eau, un même marais peut être suivi deux fois (en amont et en aval du canal principal) : la station 3 se situe à l'aval de la 4 (groupe F4), la station 5 à l'aval de la 6 (groupe F4), la station 53 à l'aval de la 52 (groupe S3) (**Figure 2**). Puisque ces stations se retrouvent dans la même nature d'eau, qu'elles soient à l'amont ou à l'aval du marais, il ne semble pas nécessaire de les suivre toutes les deux. Les stations situées en aval qui recueillent l'ensemble des eaux du marais, semblent permettre à elle-seule de faire le bilan du fonctionnement du marais.

● Le groupe F7 regroupant les stations de suivi des marais du Nord Rochefort se trouvant sur le canal d'amenée de la Charente (**Figure 2**). Ils ne représentent peu ou pas le fonctionnement d'un marais à quelques exceptions, telles que la station 40 qui est déconnectée du canal d'amenée en hiver.

● D'autre part, certaines stations sont uniquement échantillonnées pendant les 3 campagnes estivales ou pendant les 3 campagnes hivernales. La plupart de ces stations se situent au cœur des marais du Nord Rochefort. Parce qu'une grande partie des stations échantillonnées toute l'année dans cette zone géographique se trouvent sur le canal d'amenée de l'UNIMA, il semble essentiel d'annualiser certaines stations se trouvant au cœur du Nord Rochefort (par exemple, les stations 29, 33 et 39) afin de définir dans quels types de nature d'eaux elles se situent.

Le travail sur la typologie des natures d'eau permet d'aider l'UNIMA à optimiser le réseau patrimonial des marais de Charente-Maritime en termes de choix de stations. Cependant, il reste difficile d'approfondir ce choix sans stratégie d'étude précise. Il serait par exemple possible de diminuer le nombre de stations dans les groupes de nature en possédant un grand nombre si la stratégie vise la diversité des nature d'eau, ou d'éliminer des natures d'eau si la stratégie vise à mieux comprendre le fonctionnement de certaines natures d'eau. Enfin, il est nécessaire de tester les stations annualisées jusqu'alors échantillonnées qu'une partie de l'année afin de savoir à quel type de nature d'eau elles appartiennent (surtout pour les marais du Nord Rochefort).

.

Conclusion générale

- La méthodologie statistique développée afin de définir et caractériser la typologie de nature d'eau dans les marais de Charente-Maritime nous a permis : (i) de regrouper les stations en intégrant à la fois les variabilités spatiales et temporelles existantes entre les différents marais ; (ii) de définir les paramètres physico-chimiques discriminants ces groupes et (iii) de les relier à des facteurs environnementaux (fonctionnement hydraulique, occupation du sol…). La méthodologie statistique a été développée dans l'optique d'être transposable à d'autres écosystèmes. Par cette méthode, 12 natures d'eau différentes ont pu être caractérisées : 7 en eau douce et 5 en eau salée.

- Le taux de renouvellement d'eau semble jouer un rôle important dans la différenciation des natures d'eau, particulièrement en eau douce. Ce renouvellement peut être d'origine naturelle (eau des sources) mais aussi et majoritairement anthropique par la réalimentation des marais durant l'étiage. Ce renouvellement va conditionner le fonctionnement du type de marais. En effet, plus l'eau est stagnante, plus le phosphate contenu dans les sédiments peut être relargué dans la colonne d'eau (Correll 1998, Lucassen et al. 2004): ce nutriment étant limitant en eau douce, il conditionne alors les blooms de phytoplancton et peut potentiellement engendrer des phénomènes d'eutrophisation (Schindler 1977, Strain & Yeats 1999).

- La taille du bassin versant et notamment son occupation du sol (principalement des cultures) est aussi un élément clé dans la discrimination des natures d'eau. Plus la taille du bassin versant est importante, plus les taux de nitrates sont importants dans les eaux des marais. Cependant, malgré la forte anthropisation des marais charentais, il semblerait qu'ils aient gardé leur caractère épurateur de nitrates : les valeurs estivales de nitrates sont très faibles par rapport aux valeurs hivernales. Ce caractère épurateur pourrait être dû à l'assimilation des nitrates par les producteurs primaires et/ou à la dénitrification par les bactéries (Andersen 1982, Seitzinger 1988, Verhoeven et al. 2006).

Chapitre 3 : Fonctionnement du réseau trophique planctonique selon le type de nature d'eau et la saison

Redde Caesari quae sunt Caesaris : Je tiens à remercier **Françoise Mornet** pour le comptage du phytoplancton et des ciliés et pour son aide dans les dosages de l'ammonium et du POP, **Martine Breret** pour son aide précieuse à la fois sur le terrain et à la paillasse, **Lucette Gosselin** et **Maggy Baillet** (Stagiaires de L3) pour la mise en place de la méthodologie (pompe à plancton et chlorophylle fractionnée).

1. Introduction

1.1. Le Méta-écosystème charentais

Les différents écosystèmes formant la mosaïque paysagère littorale constituent des 'méta-écosystèmes' : ce sont des écosystèmes interconnectés par des flux d'énergies, de matières et d'organismes qui varient dans le temps et l'espace le long de leurs frontières (Loreau et al. 2003). Le méta-écosystème pertuis charentais s'échelonne du continent (bassin versant des fleuves charentais dont la Sèvre Niortaise et la Charente) jusqu'à la côte, en passant par divers types d'écosystèmes (fleuves, estuaires, marais doux et salés, vasières intertidales…, **Figure 3.1**). Les marais charentais ont un rôle important dans ce méta-écosystème de par leur place clef entre le continent et l'océan. La matière dissoute et particulaire drainée depuis l'amont (lessivage des sols du bassin versant, rivière, connexion artificielle avec la Charente via le canal de réalimentation ou les nappes phréatiques) va transiter et se transformer dans les marais avant d'être évacuée par les exutoires dans les écosystèmes adjacents (rivières, estuaires, mer). Dans les marais salés, les marées provoquent un échange de matière dans les deux directions (mouvement amont -> aval lors de fort débit ou de jusant / mouvement d'aval -> amont pendant le flot).

Figure 3.1 : Schéma du méta-écosystème des Pertuis charentais

Cette position d'interface entre continent et océan impose une forte variabilité spatio-temporelle des paramètres physico-chimiques et par conséquent une forte sensibilité vis-à-vis des forçages naturels et/ou anthropiques induisant des modifications de la biocénose (Vitousek et al. 1997). Cette position d'interface induit une multiplicité des sources de matière organique à la base des réseaux trophiques. Cette matière organique peut provenir de la production primaire autochtone pélagique (phytoplancton) ou benthique (macrophytes, épiphytes, periphyton, microphytobenthos). Les mouvements de marée sur les vasières intertidales permettent la remise en suspension du microphytobenthos dans la colonne d'eau ajoutant ainsi une source de producteurs primaires supplémentaires à la base des réseaux trophiques planctoniques dans les marais salés (Guarini et al. 2008). La matière organique d'origine allochtone provenant de phytoplancton dégradé et de végétaux supérieurs terrestres dégradés issus des écosystèmes adjacents peut aussi constituer une part des sources de matière organique potentielle. Le fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques va dépendre

profondément de l'importance relative de chacune des sources (Legendre & Rassoulzadegan 1995, Sintes et al. 2004).

Les apports en nutriments par le lessivage du bassin versant vont supporter la production primaire du marais (particulièrement le phytoplancton et les macrophytes, Verhoeven et al. 2006 ; cf Chapitre 2) et conditionner par conséquent le fonctionnement des réseaux via leur action sur les diverses sources de matière organique. En condition non limitante de nutriments, le phytoplancton de grande taille se développe engendrant un réseau herbivore, alors qu'en condition limitante, la production primaire est dominée par du phytoplancton de petite taille induisant un fonctionnement de type 'boucle microbienne' (Legendre & Rassoulzadegan 1995). La matière organique d'origine détritique peut, quant à elle, servir de substitut lorsque le phytoplancton ne peut pas se développer notamment en condition de lumière limitante, (réseau détritique, Sintes et al. 2004). Dans les marais charentais, le type de réseau trophique planctonique va donc être influencé par le degré de connexions avec les écosystèmes adjacents qui conditionnent l'importance relative des producteurs primaires. Ces connexions et donc ces sources peuvent varier à la fois dans l'espace (selon le type de marais –facteurs environnementaux) et le temps (selon la saison – facteurs climatiques).

Dans le chapitre précédent, les différents marais ont été regroupés selon des fonctionnements cohérents dépendant d'un certain nombre de facteurs environnementaux (fonctionnement hydraulique, taille du bassin versant…). Connaître le type de producteur primaire à la base du réseau trophique (taille du phytoplancton, matière détritique) peut permettre de mieux les caractériser. En effet, à un type de réseau est associé un certain nombre de propriétés émergentes ayant des conséquences sur les fonctions de l'écosystème à part entière : les sources de production primaire sur la capacité épuratoire des marais par l'assimilation des nutriments, l'exportation de matière sur l'enrichissement en matière du sédiment ou des écosystèmes adjacents, l'efficacité trophique vers les maillons supérieurs (poissons et/ou oiseaux) sur la fonction habitat/nourriceries, le recyclage de la matière sur sa transformation.

1.2. Choix des stations

Le choix des stations a été réalisé à partir des résultats obtenus dans le chapitre 2. Dix stations ont été choisies le long du gradient de renouvellement de l'eau, facteur essentiel influençant la typologie des natures d'eaux de marais (Tortajada et al. 2011) : 8 stations en marais doux et 2 en marais salés. Ce gradient de renouvellement dépendait à la fois des

connexions avec la rivière Charente (canal d'amenée), avec les nappes phréatiques (réalimentation par les sources) ou avec la mer : gradient formé par des stations en milieu très stagnant (groupe F1, Station 7) aux milieux très renouvelés (stations 16 et 55 des marais salés) en passant par les fonctionnements intermédiaires tels que les stations du canal d'amenée de la Charente (groupe F7, Station 40).

Le deuxième facteur structurant cette typologie était les apports de nitrates provenant des cultures. Afin de mieux comprendre ce phénomène, deux stations d'un même groupe ont été échantillonnées (groupe F2): l'une dominée par des cultures (station 13) l'autre par des prairies (station 20).

Deux stations ont également été choisies pour étudier la compétition macrophytes / phytoplancton pour la lumière et les nutriments. Cette compétition pourraient également être un important facteur dans la structuration du réseau trophique planctonique (Sand-Jensen & Borum 1991) dans des écosystèmes peu profonds à végétation herbacée importante tels que les marais. Les deux stations choisies présentaient un des deux types de macrophytes dominantes dans les marais de Charente Maritime : l'une était dominée par le genre *Lemna spp* (ou 'lentille d'eau') qui forme un tapis flottant à la surface du marais (station 36), l'autre par le genre *Ludwigia spp* (ou 'Jussie') ancrée sur le fond du marais et présentant une partie aérienne en fin de croissance (station 39). La station 39 ne fait pas partie de la typologie mise en place dans le chapitre précédent (station hivernale du réseau patrimonial de l'UNIMA). Son intérêt réside à la fois par la présence de la jussie mais aussi parce qu'elle traduit le fonctionnement des marais réalimentés du Nord Rochefort.

Le type d'activités des bassins des marais salés pouvant aussi avoir un effet sur le fonctionnement dans les canaux d'alimentation (Hussenot 1998, Tortajada et al. 2011), deux stations salées ont donc été choisies selon le type d'activité dominante sur l'ensemble du marais : la station 55 dominée par l'ostréiculture, la station 16 par la saliculture et la pisciculture.

Un marais est constitué d'un réseau complexe de canaux (canaux primaires, secondaires et tertiaires). Or, le but ici est de comprendre le fonctionnement du marais dans sa globalité afin d'évaluer au mieux la variabilité entre les marais plutôt que la variabilité au sein du marais (**Encart Méthodologique 1**). Les canaux primaires qui récupèrent l'ensemble de l'eau transitant dans le marais apparaissent comme les canaux permettant de mieux appréhender le fonctionnement global du marais. Toutes les stations ont donc été choisies sur des canaux primaires.

1.3. Objectif du chapitre

Les objectifs de ce chapitre sont donc, sur une année d'échantillonnage aux 10 stations traduisant la diversité des marais :

(i) de comprendre quelles sont les sources de producteurs primaires à la base du réseau trophique planctonique et leur évolution spatio-temporelle. Afin d'atteindre cet objectif, l'origine et la quantité de la matière organique particulaire et dissoute ont été analysées mensuellement sur la base d'indices classiques permettant d'estimer la quantité et la qualité de la matière organique et des rapports isotopiques de la MOP (Cifuentes et al. 1988, McKnight et al. 2001, Savoye et al. 2003). La quantité et la qualité de la MO ont été reliées aux paramètres climatiques et environnementaux. Cette partie a fait l'objet de la rédaction d'une publication qui sera soumise d'ici la fin de l'année 2011. (ii) d'associer des fonctionnements de réseaux trophiques planctoniques à ces sources :

-> tout d'abord proposer une typologie de réseau trophique planctonique dans les marais de Charente-Maritime. Pour cela, l'ensemble des compartiments planctoniques ont été échantillonnés et regroupés selon leur taille, leur niveau trophique et leur régime alimentaire en termes d'évolution de leurs biomasses.

-> caractériser ensuite cette typologie en la reliant à la diversité spécifique et fonctionnelle du phytoplancton et du mésozooplancton, en cherchant notamment des espèces ou groupes fonctionnels spécifiques de certains réseaux.

-> expliquer enfin l'évolution spatio-temporelle de ces réseaux trophiques en relation avec les facteurs climatiques et environnementaux. Cette évolution sera ensuite discutée par rapport aux grandes fonctions assurées par rapport à l'écosystème « marais ».

Encart méthodologique 1 : Variabilités intra-marais vs inter-marais

Les marais anthropisés sont constitués d'un réseau complexe de canaux hiérarchisés. Les canaux principaux de ces réseaux sont les canaux primaires, canaux profonds, larges, souvent bien entretenus et peu confinés (Rigaud et al. 2009). Ils récupèrent les eaux transitant dans le marais et/ou provenant du bassin versant afin de les évacuer lors des forts épisodes pluviaux par les exutoires (porte à la mer, (UNIMA 2000)). Les canaux secondaires jouent le rôle d'interface entre les canaux primaires et les canaux et fossés de moindre importance pouvant exister sur un secteur donné du marais. Ils sont généralement moins profonds et moins larges que les canaux primaires. Ils sont entretenus régulièrement et représentent en général 10 à 20 % du linéaire total d'un marais (Rigaud et al. 2009). Les canaux tertiaires et les fossés représentent quant à eux près de 80 à 90% du linéaire total d'un marais (Rigaud et al. 2009). Ces canaux sont plus ou moins entretenus et parfois disparaissent complètement par comblement. Ils bordent les champs des marais et récupèrent les eaux de drainage. Ce sont des milieux très stagnants à faible profondeur.

De par leurs caractéristiques structurelles, les eaux des canaux des marais présentent une forte variabilité à diverses échelles de temps (journée, saison, année...). Cette variabilité est liée : (i) à leur faible profondeur qui induit une faible inertie thermique, (ii) à la présence de nutriments provenant des terres agricoles du bassin versant ou du marais lui-même provoquant une forte production végétale (phytoplancton et macrophytes) pouvant déboucher sur des phases d'eutrophisation, (iii) à l'alternance de périodes de forts renouvellements d'eau et de forts confinements, liée aux saisons, (iv) à leur envasement dû aux apports allochtones du bassin versant et à la dégradation *in situ* de la matière organique (Rigaud et al. 2009, Tortajada et al. 2011). Ces particularités vont donc contrôler la qualité de l'eau au sein des canaux des marais. Cependant, cette forte variabilité peut se répercuter au niveau spatial selon le type de canaux. En effet, de par leur structure, les canaux tertiaires sont plus confinés que les canaux primaires et peuvent donc potentiellement être plus sujets à des phases d'anoxie du milieu.

L'objectif de cette étude est donc de savoir si la variabilité intra-marais, due à la présence de canaux différents par leur structure et leur fonctionnement, est plus importante que la variabilité inter-marais. Cette étude a été menée au mois de Juillet 2010, période pour laquelle la différence entre canaux est supposée la plus importante de par le confinement des eaux et pour laquelle les canaux tertiaires des marais non réalimentés ne sont pas encore à sec.

Suite encart méthodologique 1

1. Matériels et méthodes

1.1. Site d'étude

Quatre marais, représentant des natures d'eau différentes, ont été suivis sur une journée en juillet 2010 : 2 étaient localisés dans les marais desséchés non réalimentés de l'estuaire de la Sèvre Niortaise (marais des stations 6 et 13) et deux dans les marais desséchés réalimentés du Nord Rochefort (marais des stations 20 et 39) (**Figure A**). Ces marais ont été aussi choisis en fonction de leur structure hydraulique et de l'occupation des sols, facteurs environnementaux importants dans la caractérisation de la typologie des natures des eaux de marais (**Tableau A**).

Tableau A : Différence structurelle et d'occupation du sol des marais étudiés. M : surface du marais ; BV : surface du bassin versant, STEP : Station d'épuration.

Marais	BV (ha)	M/BV (%)	Sources de réalimentation	Occupation du sol dominante	Apports urbains
6	4716	54	Nappe phréatique (N)	Cultures	
13	6971	19	Pas de réalimentation	Cultures	STEP
20	1325	36	Charente (en été, P)	Prairies /Cultures	STEP Rejets pluviaux
39	982	90	Charente (en été, P)	Prairies	

Au sein de chaque marais, des canaux primaires, secondaires et tertiaires ont été suivis quand ces derniers n'étaient pas asséchés : 6 canaux ont été prélevés au sein du marais de la station 6 (3 primaires, 1 secondaire et 2 tertiaires), 4 au sein du marais de la station 13 (2 primaires et 2 tertiaires), 4 au sein du marais de la station 20 (1 primaire, 1 secondaire et 2 tertiaires) et 5 au sein du marais de la station 39 (2 primaires, 1 secondaire et 2 tertiaires). En tout, 19 canaux ont été suivis et la profondeur de chacun d'eux a été mesurée.

1.2. Stratégie d'échantillonnage

La biomasse chlorophyllienne a été estimée par la méthode fluorimétrique (Yentsch & Menzel 1963). Le phytoplancton a été identifié au niveau du genre, compté et mesuré par la méthode Utermöhl (Utermöhl 1958). Pour chaque station, la richesse spécifique et l'indice d'équitabilité de Piélou (J') ont été calculés (Washington 1984).

Des mesures de production primaire phytoplanctonique ont été réalisées grâce à la méthode Winkler permettant un dosage de l'oxygène par titrage volumétrique (Aminot & Kérouel 2004) avant et après 4 heures d'incubation. Elle a été mesurée à plusieurs

profondeurs afin d'intégrer les résultats dans un modèle mathématique pouvant estimer la production phytoplanctonique journalière sur toute la colonne d'eau ou PPj (Steele & Menzel). Ce modèle prend aussi en compte : (i) le changement d'inclinaison du soleil pour chaque jour de l'année et à chaque latitude, (ii) l'intensité lumineuse (mesurée sur le terrain par un Licor) ; (iii) la turbidité (mesurée par les NTU) ; (iv) la concentration en chlorophylle a.

Figure A : Carte représentant les quatre marais suivis pendant la campagne de Juillet 2010. Les lignes blanches représentent les limites des marais (Google Earth).

1.3. Analyse statistique

Les stations ont été regroupées selon différents critères afin de tester si la variabilité intergroupe des paramètres était plus forte que la variabilité intragroupe. Quatre critères ont été sélectionnés et testés : la réalimentation du marais (oui ou non), la position du marais (proche ou éloignée de la mer), l'occupation du sol (pourcentage de cultures, de prairies et d'urbanisation), la position du canal (primaire, secondaire ou tertiaire).

Afin de tester la variabilité intra / intergroupe, un test de Kruskall Wallis (test non paramétrique basé sur le principe de l'ANOVA à un facteur testant la corrélation de rang) a été appliqué à la production primaire, l'indice de Piélou, la richesse spécifique et la chlorophylle a.

La variabilité intra / intergroupe des communautés floristiques a été testée par une ANOSIM (Clarke 1990). L'ANOSIM est un test multivarié non paramètrique basé sur le

Suite encart méthodologique 1

classement de rang de dissimilarité. Les rangs ont été calculés au sein d'un groupe et entre groupes, puis testés par un test de permutation afin de détecter les différences significatives.

2. Résultats/Discussion

Dans cette étude, la biomasse chlorophyllienne n'apparait pas comme un bon indicateur de fonctionnement du marais (pas de différence significative selon les quatre critères proposés ; **Tableau B**). Cependant, d'autres paramètres phytoplanctoniques mettent en évidence des différences significatives selon le type de critères : la composition floristique est différente selon la réalimentation du marais et le type d'occupation du sol, la production primaire selon l'occupation du sol, et la richesse spécifique selon la position du marais (**Tableau B**). Le type de canal ne semble pas avoir d'influence sur les paramètres biologiques étudiés ici (p-value > 0,05 ; **Tableau B**).

Tableau B : Significativité de l'ANOSIM et des tests Kruskall-Wallis selon les quatre critères prédéfinis. Les p-value en gras représentent les tests significatifs

	Réalimentation	Position (interne/externe)	Occupation du sol	Type de canal
ANOSIM p-value				
Composition floristique	**0,014**	0,74	**0,027**	0,12
Kruskall-Walis p-value				
Production primaire	0,56	0,45	**0,030**	0,21
Indice de Pielou	0,06	0,30	0,77	0,12
Richesse spécifique	0,71	**0,045**	0,22	0,73
Chlorophylle a	0,74	0,86	0,39	0,10

La réalimentation des marais et le type d'activité qui y est exercé semblent jouer ici un rôle important. En effet, les marais non réalimentés représentés ici par les marais des stations 6 et 13 sont plus stagnants que les marais réalimentés. Or, plus le milieu est stagnant, plus le phosphate contenu dans les sédiments est relargué (**cf Chapitre 2**), ce qui pourrait influer sur la composition floristique.

De la même manière, les marais à dominance agricole sont sujets à des apports de nitrates dus à l'épandage d'engrais sur les cultures, ce qui boosterait la production primaire dans la colonne d'eau (**cf Chapitre 2**).

Finalement, la différence de fonctionnement du marais va plus influencer les caractéristiques biologiques de la colonne d'eau que le type de canal considéré : la variabilité intramarais est donc plus faible que la variabilité intermarais à cette période de l'année. Cette étude n'étant réalisée que sur une période de l'année, le même type de canaux sera étudié par précaution pour la suite de l'étude.

2. Matériels et Méthodes

2.1. Stratégie d'échantillonnage

Dix stations ont été échantillonnées mensuellement de février 2009 à février 2010 et représentant 9 natures d'eau différentes dont 2 en eaux salées (Station 16 : groupe S1 ; station 55 : groupe S3) et 7 en eaux douces (Station 6 : groupe F4 ; station 7 : groupe F1 ; stations 13 et 20 : groupe F2 ; station 21 : groupe F5 ; station 36 : groupe F6 ; station 40 : groupe F7 ; station 39 : station hivernale des marais du nord Rochefort) (**Figure 3.2, Tableau 3.1**).

Tableau 3.1 : Récapitulatif des stations échantillonnées en fonction du groupe défini au chapitre 1 et leur principale caractéristique. M : Marais ; BV : Bassin Versant ; ReaCh : Réalimentation par le canal d'amenée de la Charente ; ReaNa : Réalimentation par les nappes phréatiques

Station	Groupe							
Marais doux		**ReaCh**	**ReaNa**	**M/BV**	**Culture M %**	**Culture BV %**	**Prairie M %**	**Prairie BV %**
6	F4	0	1	54	65	72	29	22
7	F1	0	1	89	59	60	37	35
13	F2	0	2	19	45	63	50	22
20	F2	1	2	36	17	50	67	30
21	F5	1	2	13	31	73	38	13
36	F6	1	0	48	31	49	66	44
39	Hiver	1	0	90	33	37	66	31
40	F7	2	0	11	52	74	22	17
Marais salés		**M/BV**	**Naturels %**	**Abandonné %**	**Pisciculture %**	**Ostréiculture %**	**Saliculture %**	
16	F1	52	4	62	6	3	12	
55	F3	35	3	50	3	35	0,13	

Pour chaque station et campagne d'échantillonnage, la salinité, la température, le pH, la concentration et la saturation en oxygène dissous ont été mesurés grâce à une sonde multiparamétrique (WTW Tetracon 325).

Environ 20 litres d'eau ont été prélevés grâce à une perche à carrelet au milieu du canal pour éviter l'effet berge et ramenés au laboratoire pour différentes analyses. Pour les stations où l'eau était stagnante, le bidon de 20 L était rempli à partir de 6 sous-volumes de 3L prélevés au sceau en six points différents sur une zone de 10m^2 (**Encart méthodologique 2**). Pour les marais salés, l'échantillonnage s'est effectué à la fin du jusant (phase descendante de la marée), afin de concentrer et de récolter l'eau provenant du bassin versant et non l'eau du large entrant par les portes.

Ces 20 L d'eau étaient destinés à l'analyse des paramètres physico-chimiques, des descripteurs de la matière organique particulaire (MOP) et des différents compartiments planctoniques. L'échantillonnage des descripteurs de la matière organique dissoute (MOD) n'ont pu débuter qu'en juin 2009. La MOP désignée ici est la matière organique comprise entre 0,7 et 200 µm : toutes les eaux échantillonnées ont donc été préalablement pré-filtrées sur maille de 200 µm. La MOD correspond à la fraction inférieure de 0,7 µm : toutes les eaux ont donc été préalablement filtrées sur des filtres de verre de 0,7µm de porosité (Whatmann GF/F).

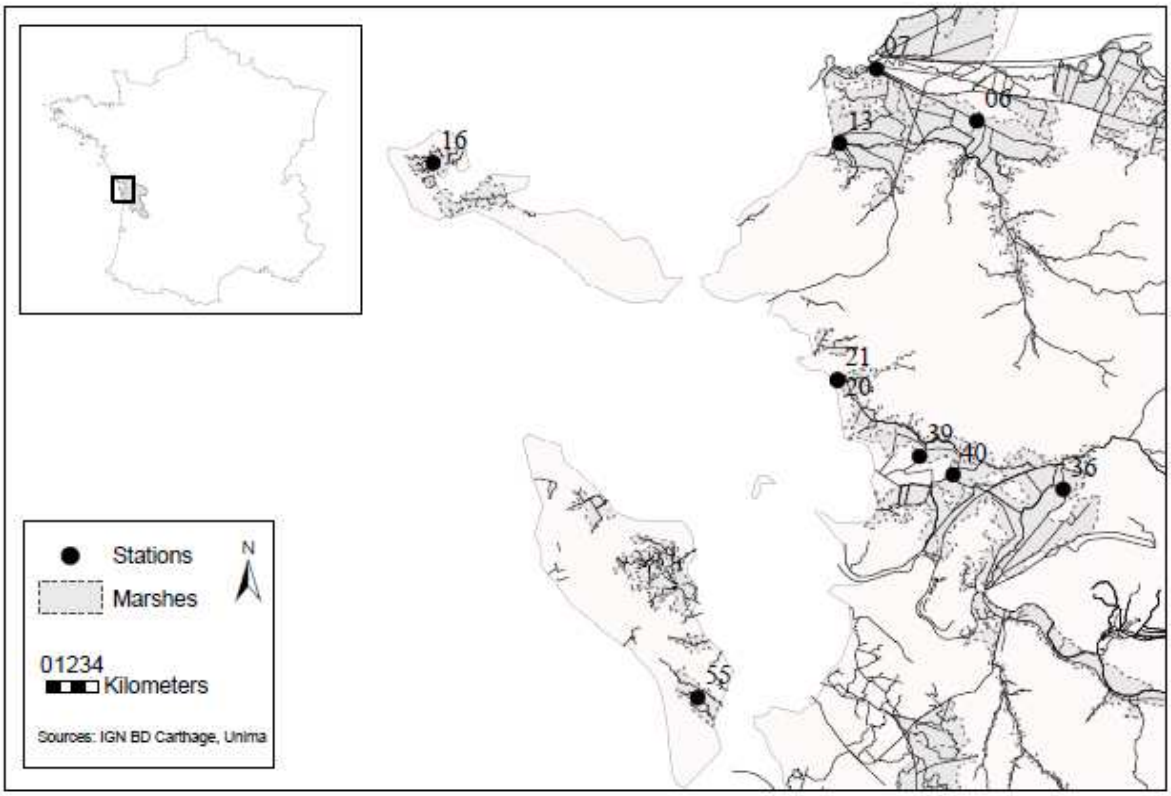

Figure 3.2 : Carte représentant les 10 stations échantillonnées sur le territoire et les zones de marais associés. Les points de la station 20 et 21 sont confondus de par la proximité des canaux

Encart Méthodologique 2 : Nombres de points d'échantillonnage

Dans les milieux comme les marais, le principal problème est la stagnation des eaux, le plancton ayant tendance à s'y répartir en patch (Frontier 1983) : au sein d'un même canal, la concentration en chlorophylle *a* peut être élevée en un point et faible juste à côté. Un échantillonnage en un point peut donc sur ou sous-estimer la biomasse phytoplanctonique à une zone donnée. Une expérimentation a donc été mise en place pour optimiser l'échantillonnage sur le terrain c'est-à-dire déterminer le nombre de sous-échantillons nécessaires pour échantillonner de manière représentative le plancton d'une zone de $10m^2$. Pour ce travail, nous avons choisi de déterminer ce nombre de sous-échantillons nécessaires à une bonne représentation des concentrations chlorophylliennes, comme indicateur de la biomasse phytoplanctonique.

Un échantillonnage systématique de n stations a été réalisé sur une zone d'environ $10m^2$ (Figure A). Cet échantillonnage a été réalisé en 2 saisons pour 2 marais différents : au cours de l' «hiver biologique» (janvier 2009 ; canal Maubec) et pendant le bloom phytoplanctonique (mai 2009 ; station 7)

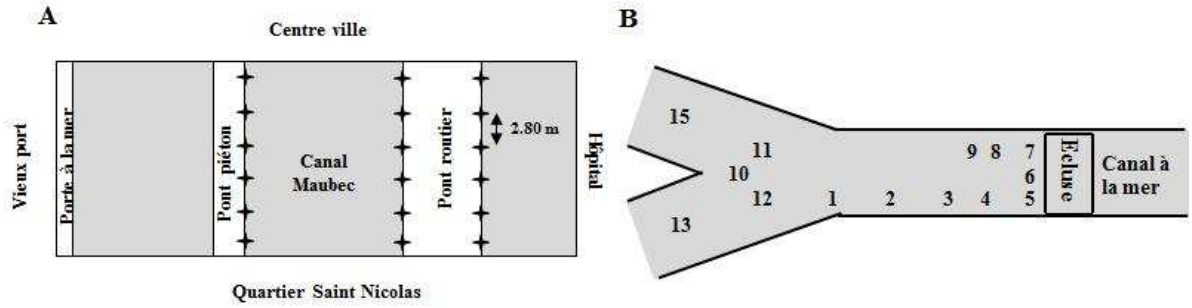

Figure A : Echantillonnage systématique pour nos 2 stations : A- 18 stations pour le canal Maubec et B- 15 stations dans les marais du Nord Aunis (Station 7).

Les échantillons d'eau ont été pré-filtrés sur un tamis de maille de 200µm puis filtrés sur un filtre GF-F (0,7µm). Chaque filtre est placé dans un tube à hémolyse et conservé, en attente des dosages, à -20°C et à l'obscurité. Les concentrations en chlorophylle a et en phéopigment sont évaluées par fluorimétrie selon la méthode d'Aminot et Kérouel (2004). Pour chaque point, 3 réplicats ont été réalisés et seule la moyenne des réplicats a été conservée pour la suite de l'analyse : pour chaque expérience, chacun des 18 ou 14 points (selon l'échantillonnage- hiver biologique ou bloom phytoplanctonique) n'est représenté que par une valeur. Des tirages aléatoires de n valeurs parmi les 18 ou 14 valeurs ont été réalisés (n variant de 1 à 18). Ces n valeurs étaient moyennées. L'expérience a été réalisée trois fois (triplicats)

Suite encart méthodologique

pour chaque n tirage.

Les concentrations moyennes et écart-types des triplicats ont été représentées en fonction du nombre de n valeurs considérées pour le calcul. Le nombre de valeurs à partir duquel les concentrations et écart-types (représentant la variabilité) semblent stables sera considéré comme le nombre de sous-échantillons à récolter sur le terrain pour que l'échantillonnage soit représentatif.

Pour l'échantillonnage réalisé lors de l' « hiver biologique », la concentration en chlorophylle *a* oscille entre 0,71 et 0,74µg/L au sein du canal Maubec. Lorsque six points ou plus sont tirés au hasard, la concentration et l'écart-type se « stabilise » autour de 0,72µg/L (+/- 0,02µg/L) (**Figure BA**).

Pour l'échantillonnage réalisé lors du bloom phytoplanctonique, les concentrations en chlorophylle *a* varient entre 20 et 40µg/l pour la plupart des points échantillonnés. La concentration en chlorophylle *a* ne diminue pas significativement entre un et cinq points tirés aléatoirement. Avec cinq points ou plus, la concentration se stabilise autour de 30µg/L (+/- 3,41µg/L) (**Figure BB**).

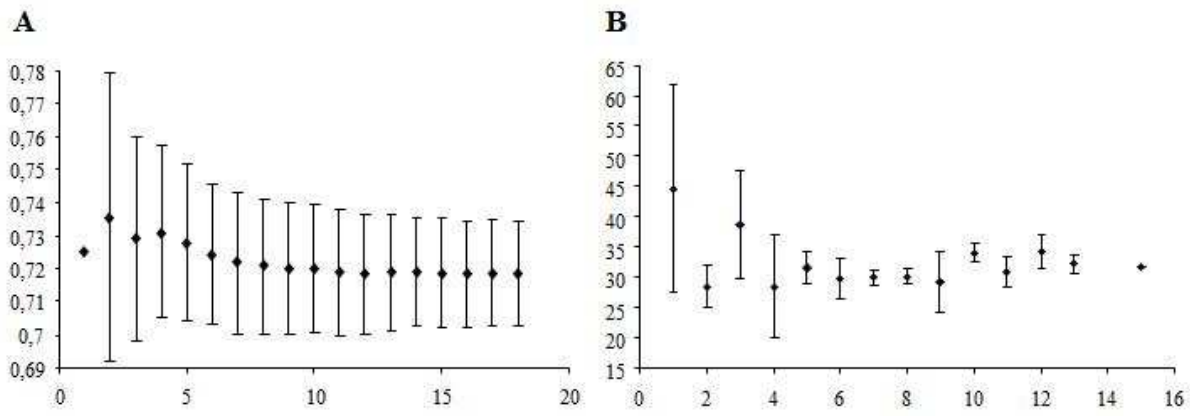

Figure B : Concentration en chlorophylle *a* des différents échantillons du canal Maubec (A) et de la station 7 (B) par tirage aléatoire

En conclusion, un **sous-échantillonnage au hasard de six points répartis aléatoirement** semble résoudre le problème de la répartition hétérogène du plancton en eau stagnante pour le type d'écosystème considéré et quelle que soit la saison : « hiver biologique » où la production phytoplanctonique est faible *versus* bloom phytoplanctonique. La compilation de ces six points permet de palier à une sous ou surestimation du stock phytoplanctonique sur la zone d'étude. Cette stratégie d'échantillonnage n'est pas nécessaire dans les eaux courantes où la colonne d'eau est brassée en permanence.

2.2. Paramètres physico-chimiques

Les prélèvements réalisés pour les dosages des sels nutritifs ont été conservés à -20°C. Les concentrations en nitrates, nitrites et phosphate ont été obtenues par dosage grâce à un autoanalyseur Axflow (Bendschneider & Robinson 1952, Murphy & Riley 1962) et l'ammonium par dosage direct selon la méthode de Koroleff (1969).

2.3. Quantité et qualité de la matière organique particulaire

Les concentrations en matière en suspension et en matière en suspension inorganique ont été estimées selon le protocole d'Aminot et Kérouel (2004).

Des analyses d'isotopes stables du carbone et de l'azote ont été réalisées grâce à un spectromètre de masse isotopique (CF-IRMS Delta V Advantage, interface Conflo IV, Thermo Scientific, Brême, Allemagne) avec option 'Smart EA', couplé à un analyseur élémentaire (Flash EA 1112, Thermo Scientific, Milan, Italie). De l'eau a été filtrée sur filtre GF/F de 12 mm de diamètre, les filtres ont été conservés à -80°C en attente d'analyse. Les filtres ont ensuite été convertis en gaz (combustion à 1000°C) par l'analyseur élémentaire permettant une séparation en gaz purs (CO_2 et N_2). Les gaz purs ont ensuite été analysés par le spectromètre de masse et comparés à un standard international de référence (les carbonates de la Peedee Belemnite et l'azote atmosphérique). Les résultats sont exprimés en pour mille (‰) à partir de l'expression standard d'un rapport isotopique:

$$\delta^{13}C \text{ ou } \delta^{15}N\ (‰) = [(R_{échantillon} / R_{référence}) - 1] \times 1000$$

La précision de l'appareil a été évaluée par analyses de standards internationaux (IAEA-N-2, IAEA-NO-3, IAEA-600, USGS 24, NBS-21) et a été de moins de 0,1 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et de 0,2 ‰ pour le $\delta^{15}N$. L'analyseur élémentaire a également permis de connaitre la quantité d'azote et de carbone organique (NOP et COP) sur les filtres puisque le volume filtré était connu pour chaque filtre et chaque filtre précombustionné avant filtration. Les filtres permettant l'estimation du $\delta^{13}C$ et de la concentration en COP ont été préalablement décarbonatés grâce au gaz s'échappant d'une solution d'HCl de 1 mol L^{-1}.

Les filtres permettant de mesurer les concentrations en phosphore organique particulaire (POP) ont été conservés à -20°C. Les concentrations en POP ont été mesurées par spectrophotométrie selon le protocole de (Pujo-Pay & Raimbault 1994).

Les concentrations en chlorophylle a et en phéopigment ont été évaluées pour les trois classes de phytoplancton selon la méthode du fractionnement par classe de taille direct: l'eau est d'abord filtrée sur un filtre polycarbonate de porosité 20µm pour récupérer la fraction

correspondant au microphytoplancton (20-200µm), puis sur un filtre polycarbonate de porosité 3µm pour récupérer le nanoplancton (3-20µm) puis sur un filtre en fibre de verre GF/F pour le picoplancton (fraction 0,7-3 µm ; **Figure 3.3**). Cette méthode directe de fractionnement par classe de taille est certes plus fastidieuse a mettre en place au laboratoire concernant les filtrations mais donnent des résultats plus précis concernant la répartition dans les différentes classes de taille que la méthode par différence (Glé et al. 2007). En effet, cette méthode permet le dosage de la chlorophylle *a* de manière directe, sur le même échantillon d'eau (l'eau filtrée sur 20µm est ensuite filtrée sur 3µm…). Dans le cas de la méthode par différence, il est en effet nécessaire, pour retrouver les pourcentages des trois fractions, de réaliser des calculs provenant de différents dosages de différentes eaux, source d'erreur importante : pour certaines fractions, des valeurs négatives de concentration en pigments peuvent être obtenues (pour cause de variabilité de concentrations en pigments d'un sous-échantillon à l'autre). Les concentrations sont déterminées selon la méthode de Yentsch et Menzel (1963) par l'équation de Lorenzen (1967). Enfin, la chlorophylle active pour chaque classe de taille a été estimée selon le rapport : Chl a / (Chl + pheo) (Irigoiena & Castel 1997).

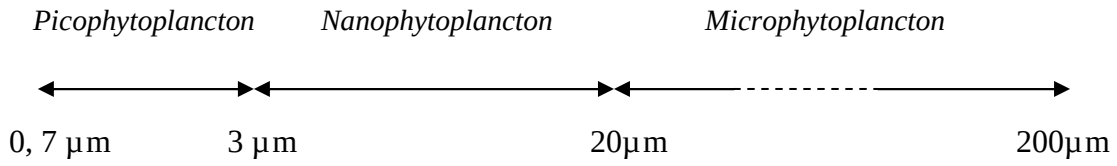

Figure 3.3 : Les compartiments phytoplanctoniques en fonction de leurs tailles

2.4. Quantité et qualité de la matière organique dissoute

La matière organique dissoute a été analysée après passage sur une série de deux colonnes contenant des résines XAD8 et XAD4. De l'eau préalablement filtrée sur GF/F a été acidifiée (pH 2), puis passée dans ces colonnes : la résine XAD8 permet de retenir la partie hydrophobe de la MOD (HPO), la résine XAD4 la partie transphillique (TPI). La MOD transphillique et hydrophile (HPI) a été récupérée à la sortie de la colonne XAD8 et la HPI seule à la sortie de la colonne XAD4. Les concentrations en azote et en carbone organique dissous (COD) ont été mesurées par un auto-analyseur Shimadzu TOC-VCSH sur l'eau préfiltrée et à la sortie de chaque colonne. Par différence, il est possible d'obtenir les concentrations en COD des trois fractions de la MOD (HPI, TPI, HPO).

2.5. Estimations de la diversité, des abondances et biomasses des compartiments planctoniques

Pour chaque campagne et station, les abondances des bactéries hétérotrophes et celles du picophytoplancton ont été estimées par cytométrie de flux (conservation par ajout de formol filtré 0,2 µm à de 4% en concentration finale dans l'échantillon, cryogénisation des tubes à l'azote liquide puis conservation à -80°C) (Troussellier et al. 1993). Le phytoplancton et les ciliés ont été déterminés au niveau taxonomique le plus bas possible (genre ou/et espèce), comptés selon la méthode Utermöhl (conservation dans du lugol alkalin à 4°C) (Utermöhl 1958) et mesurés (longueur/largeur). La mesure des cellules phytoplanctoniques et des ciliés a permis de convertir chaque cellule en biovolume selon sa forme spécifique (Hillebrand et al. 1999), puis en biomasse de carbone (Menden-Deuer & Lessard 2000). L'abondance des nanoflagellés hétérotrophes a été estimée grâce à un microscope à épifluorescence selon la méthode de Bloem et al. (1986) (conservation dans du paraformaldéhyde, 2 % concentration finale à 4°C).

Classiquement, le mésozooplancton est échantillonné à l'aide de filet à plancton de maille de 200 µm dans la plupart des écosystèmes (estuaires, rivière ou lacs), filet équipé d'un volucompteur permettant de connaitre le volume filtré. Etant donnée la configuration des canaux des marais de Charente-Maritime, il est impossible, dans certains cas, d'utiliser ce filet. Une pompe à plancton telle que décrite par Nayar (2002) a donc été préférée a ce type de filet. Une comparaison entre prélèvement au filet et à la pompe a permis de conclure à une bonne approximation des abondances du mésozooplancton pour cette dernière méthode. Dans la pompe, l'eau passe successivement sur un tamis de vide de maille de 200 µm pour récupérer le mésozooplancton, puis sur un tamis de 60 µm pour le microzooplancton métazoaire. Environ 200 litres d'eau sont filtrés sur le tamis de 200 µm afin d'estimer l'abondance du mésozooplancton et 20 litres sur le tamis de 60 µm pour l'abondance du microzooplancton. Les espèces méso- et microzooplanctoniques ont été identifiées jusqu'au plus petit niveau taxonomique possible (gente et/ou espèce). Dans cette étude, les larves d'insecte n'ont pas été prises en compte puisque sur certaines stations, seule la pompe à plancton a été utilisée. Or, cette méthode d'échantillonnage semblerait sous-estimer leurs abondances.

2.6. Facteurs environnementaux

Un facteur environnemental est défini ici comme tout paramètre naturel ou anthropique pouvant influer sur le compartiment « eau » (Tortajada et al. 2011). Ces facteurs ont été classifiés en quatre catégories : 1) le fonctionnement hydraulique du marais, 2) les activités humaines, 3) la composition du substrat pédologique 4) le climat (**Tableau 3.2**). Chaque facteur a été quantifié en utilisant un logiciel (ArcGis®) de SIG (Système d'information géographique) sur au moins une des trois échelles spatiales : (i) la zone d'influence proche (ZIP) représentant une petite surface autour de la station d'échantillonnage, (ii) la surface du marais (M), et (iii) son bassin versant associé (BV). La Zip est définie comme un corridor de 2 km de long sur 1 km de large (500 m autour de chaque berge) sur tous les canaux dont le flux hivernal arrive à la station.

Tableau 3.2 : Liste des facteurs environnementaux pris en compte pour chaque échelle. Oui: données disponibles, non: données indisponibles. Sources des données: (1) Union des Marais de Charente Maritime, (2) Syndicat des eaux de Charente Maritime, (3) Institut Géographique National, (4) Direction Départementale de l'Agriculture et des forêts, (5) Observation pendant l'échantillonnage, (6) Agence de l'Eau Loire-Bretagne and Agence de l'Eau Adour-Garonne, (7) Bureau de recherche géologiques et minières, (8) Météo France, (9) IFREMER. ZIP: Zone d'Influence Proche; M: Marais; Bv: Bassin Versant.

		Echelle			
Facteurs	**Métriques**	**Station**	**ZIP**	**M**	**BV**
Fonctionnement hydraulique					
Structure du réseau hydrographique	surface du BV (ha) (1)	non	non	non	oui
	Rapport entre la surface du M et la surface du BV (1)	non	non	non	oui
	Densité de canaux ($m.ha^{-1}$) (1)	non	non	oui	non
	Pourcentage de canaux primaires (1)	non	oui	oui	non
	Vitesse du courant ($m.s^{-1}$)	oui	non	non	non
Renouvellement de l'eau	Réalimentation par les nappes phréatiques (2) (1: Forte, 2: Moyenne, 3: Faible, 4: Aucune)	non	non	oui	non
	Réalimentation par la Charente (1) (0: Aucune, 1: Moyenne, 2: Forte)	non	non	oui	non
	[NO3] dans les nappes phréatiques(2)	non	non	oui	non
	Portes ouvertes ou fermées (évolution temporelle)	oui	non	non	non
Activités humaines					
Occupation du sol	Pourcentage de bâti (3)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage de bois (3)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage de cultures (4)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage de prairies (4)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage aquaculture (9)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage conchyliculture (9)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage saliculture (9)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage marais abandonnés (9)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage marais à poissons (9)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage de prairies (4)	non	oui	oui	oui
Station d'épuration	Nombre de stations d'épuration par ha (6)	non	oui	oui	oui
Substrat pédologique					
Nature du substrat pédologique	Pourcentage d'argile (7)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage de calcaire (7)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage de limon (7)	non	oui	oui	oui
	Pourcentage de tourbe (7)	non	oui	oui	oui
Climat					
Précipitation	Précipitation du jour avant l'échantillonnage (mm) (8)	oui	non	non	non
	Précipitation des sept jours avant l'échantillonnage (mm) (8)	oui	non	non	non
Vent	Force du vent ($m.s^{-1}$)(8)	oui	non	non	non
	Direction du vent (8)	oui	non	non	non
Température	Température de l'air (°C)(8)	oui	non	non	non

Partie 1 : Origine de la matière organique dans les marais de Charente-Maritime

1.1. Origine de la matière dans les marais doux

Cette section a fait l'objet d'une publication en préparation :

Tortajada S., Savoye N., Dupuy C., Parinet B, David V. (in prep.). Origin of the organic matter in a human control ecosystem: the Charente-maritime drained marshes (France)

Résumé

Les zones humides sont des zones de transition entre les écosystèmes terrestres et aquatiques et jouent donc un rôle essentiel dans le concept de méta-écosystème. La matière provenant des bassins versants transitent dans ces zones humides avant d'arriver sur les côtes. Hors ces zones humides sont connues pour leur forte capacité épuratrice qui permet de transformer la matière d'origine allochtone. Les marais de Charente-Maritime sont des zones humides fortement impactés par l'Homme qui les contrôle hydrauliquement (marais non réalimentés, marais réalimentés) et supportent une forte diversité d'activités anthropiques. La question est donc de savoir si ces zones fortement impactées par l'Homme ont gardés leur capacité épuratrice. Comprendre l'origine de la matière organique dans de tel système permettrait d'évaluer les connexions avec les écosystèmes adjacents et leur fonctionnement.. Le but de cette étude est donc de qualifier l'origine de la matière organique dissoute et particulaire (MOD et MOP) dans les marais charentais et de déterminer les facteurs environnementaux qui contrôlent son évolution spatio-temporelle.

Un suivi mensuel de février 2009 à février 2010 des descripteurs de la matière organique dissoute et particulaire a été conduit sur 8 stations de marais représentatives de la diversité des impacts anthropiques. La composition de la MOD, le rapport Chl/COP et la signature isotopique $\delta^{13}C$ de la MOP montre que la MO, quelque soit le type de marais, est dominée largement par le phytoplancton du printemps à l'automne et par du matériel d'origine terrestre en hiver dû au lessivage des sols,. Le développement phytoplanctonique assimile les nitrates provenant des engrais agricoles drainés par le lessivage des sols et donc soutient la capacité épuratoire des marais. Cependant, cette capacité épuratoire pourrait être déréglée par les phénomènes d'eutrophisation dus à la stagnation de l'eau des marais non réalimentés qui présentent les concentrations estivales et automnales en MOP et particulièrement en chlorophylle les plus élevées par rapport aux marais réalimentés. Les marais urbanisés peuvent être différenciés de ceux dominés par les cultures grâce à la

signature isotopique de l'azote de la MOP ($\delta^{15}N$) qui diffère selon les sources d'azote assimilées par le phytoplancton (enrichissement par les bactéries des eaux usées, ou azote dérivé d'engrais synthétique). L'utilisation des signatures isotopiques de l'azote de la MOP couplée à la quantité de matière semble être de bons indicateurs du fonctionnement des marais de Charente-Maritime et de leurs usages.

Introduction

The biosphere and its ecosystems provide goods and services to human populations (MEA 2005). Even if wetland areas represent only 1% of the world surface, they supply Human with15% of the total goods and services provided by ecosystems (Costanza et al. 1997). These services are rather indirect and linked to their ecological role. For example, wetland rank first for water supply, for waste treatment or for nutrient cycling (MEA 2005). Concerning the last ecosystem function, it had been established that a restoration of only 5% of a wetland area will purify 40% of nitrates introduced by agricultural activity (Verhoeven et al. 2006).

As transitional zones between terrestrial and aquatic ecosystems (Ramsar 1999) wetlands play a major role in 'meta-ecosystems'. The latter points out a group of differently-functioning ecosystems connected by spatiotemporal flows of energy, materials and organisms (Loreau et al. 2003). Particulate and dissolved matter (Organic Matter, Nutrients…) drained over the catchment basin outflow the wetland before reaching the adjacent coastal ecosystems. Material will be highly transformed during its transit due to the system reactivity (nutrient use by primary production, organic matter remineralization by bacterial activities; Andersen 1982, Seitzinger 1988, Verhoeven et al. 2006). Wetlands act thus as buffer systems: excessive nutrient inputs coming from anthropogenic activities on the catchment basin could for example be removed by primary production (phytoplankton, macrophytes) or by bacterial denitrification instead of causing eutrophication in downstream coastal systems (Andersen 1982, Verhoeven et al. 2006).

Marshes represent 50% of wetland areas and provide 75% of the total services furnished by wetlands (Costanza et al. 1997). Drainage of wetlands for human use through history has left few pristine freshwater or saltwater marshes (MEA 2005). Today, the former marshlands are human-controlled ecosystems: their hydrological functions depend on human activities and decisions. The Charente-Maritime marshes of Marennes-Oléron Bay (Atlantic Coast, France) present a large range of hydrological controls (total or partial remoteness from tidal effects, anthropogenic replenishment) and support a high diversity of anthropogenic activities (shellfish farming, agriculture, water purification facilities and cattle husbandry). The marshes are directly connected to the Marennes-Oléron Bay, one of the greatest oyster-producing areas (Goulletquer & Heral 1997). This high diversity of anthropogenic activities caused several conflicts of interest over water quantity and quality. The question about the robustness of the waste treatment / nutrient cycling function of marshes is thus essential in

such a context: are marshes able to keep their removed nutrient capacity in highly impacted systems?

Understand the exchange of matter appeared thus essential in order to define the real link between the different ecosystems and the role of the marshes in this continuum. Particulate and Dissolved organic matter (POM and DOM, respectively) in aquatic area originate from both autochthonous (production in the water column) and allochthonous (terrestrial and or anthropogenic) sources (Cifuentes et al. 1988, McKnight et al. 2001, Savoye et al. 2003). Their structures differ according to their origin allowing the development of different indices to qualify it (Cifuentes et al. 1988, McKnight et al. 2001, Savoye et al. 2003): (i) the POC/Chl a ratio allows distinguishing the fresh phytoplanktonic material (POC/Chl<100) to the detrital/heterotrophic material (POC/Chl>>200): it is usually considered that POM of POC/Chl <200 is dominated by phytoplankton; (ii) the POC/PON ratio allowed discriminating the higher plants (C/N > 12) the microalgae (6<C/N<10) and heterotrophic organism (3<C/N<6) origins; (iii) $\delta^{13}C$ combining with other indices permitted to separate terrestrial material from aquagenic material; (iv) the active chl a is the percentage of active chlorophyll compared to degraded chl a; (v) the percentage of hydrophobic or hydrophilic DOM: hydrophobic DOM is mainly composed of humic substances originating from the degradation of terrestrial material (humification) whereas hydrophilic DOM provides from microbial activities (Maksimova et al. 2004, Pivokonsky et al. 2006).

The functioning of the ecosystem is dependant of the relative importance of the organic matter sources and had consequences on ecosystem properties as trophic efficiency, exportation or recycling (Legendre & Rassoulzadegan 1995). The goal of this study is thus to qualify the origin of particulate and dissolved organic matter in Charente-Maritime marshes and determining the environmental factors that control its spatial and temporal evolution (climate, anthropogenic activities, hydraulic structure…).

.

2. Materiel and Method

2.1. Study area

The Charente-Maritime marshes of the French Atlantic coast (46°10’ North. 01°12’ West) are the second-largest French wetland zone (over 100 000 hectares). This geographical area is a transitional zone between the ocean and the continent and exhibits a high diversity of marsh types and anthropogenic uses (Tortajada et al. 2011). The study focused on drained marshes, both replenished and unreplenished. The drained marshes constitute a very significant artificial hydrographic network of channels and ditches. Locks control this

network to prevent drying and flooding throughout the year. Drying of replenished marshes is also limited by a replenishment channel that brings water from river during the summer. On the coast line, barriers have been erected against sea submersion.

2.2. Sampling strategy and analyzes

Eight marshes were sampled monthly from February 2009 to February 2010: 3 were localized in unreplenished drained marshes (stations 6, 7 and 13) and 5 in replenished marshes (20, 21, 36, 39 and 40) (**Figure 3.3**). These marshes were selected to illustrate a high diversity in terms of marsh functioning according to Tortajada et al. (2011).Samples were collected in the middle of the channel to avoid the edge effect.

For each sampling/site, 18 litters were sampled to estimate physico-chemicals parameters (Phys), particulate organic matter (POM) descriptors and dissolved organic matter (DOM) descriptors. The first two kind of parameters were measured monthly during all the seasonal cycle (February to February) whereas DOM descriptors were only measured from June 2009 to February 2010. POM designed the organic matter ranging from 0.7µm and 200µm and thus recovered through a 200µm prefiltration of the water, whereas DOM designed the organic matter under 0.7µm recovered through a GF/F prefiltration.

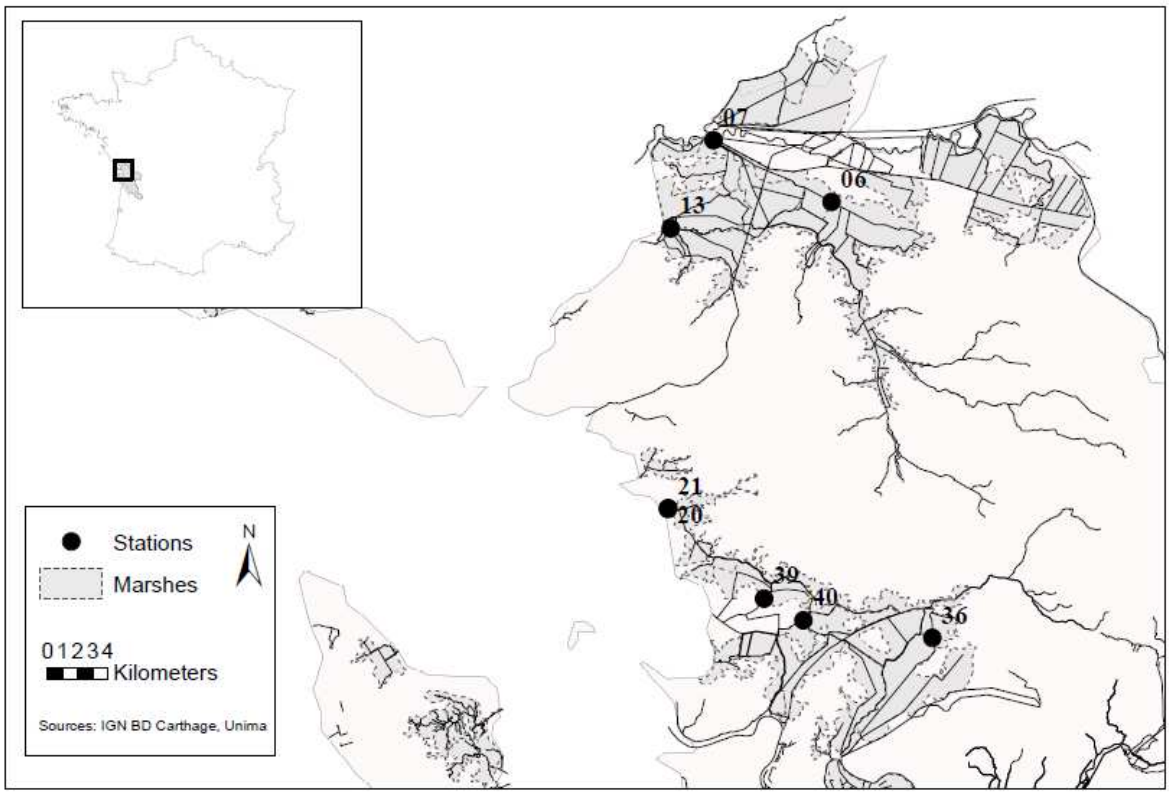

Figure 3.3: Map representing the sampling stations (6, 7, 13…) and their associated marshes in grey.

2.2.1. Physical and chemical parameters

Salinity (sal), temperature (Temp), pH, dissolved oxygen concentration (O_2d) and saturation (%O_2d) were measured with a multiparametric sensor (WTW Tetracon 325) directly in the channel.

Water samples used to estimate nutrient concentrations were prefiltred with GF/F filters (0.7µm) and conserved at -20°C. Nitrates (NO_3), nitrites (NO_2) and phosphates (PO_4) concentrations were estimated with an Axflow Auto Analyser 3 (Bendschneider & Robinson 1952, Murphy & Riley 1962) and ammonium (NH_4) concentrations were evaluated according to Koroleff (1969). Suspended particulate matter concentration (SPM), suspended particulate inorganic matter (PIM) were estimated according to Aminot and Kérouel (2004).

2.2.2. Quantity and quality of Particulate Organic Matter

GF/F filters were used to measure POC and PON elemental and Stable Isotopes (conservation at -80°C) and their analysis were carried out by continuous-flow isotope ratio mass spectrometry (CF-IRMS) with a Delta V advantage Isotope Ratio Mass Spectrometer (Thermo Scientific, Bremen, Germany) coupled with a Flash EA 1112 Elemental Analyser (Thermo Scientific, Milan, Italy). Stable isotopes ratios were expressed as parts per mil (‰) in the standard δ notation relative to the usual references: the Pee Dee Belemnite for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen:

$$\delta^{13}C \text{ or } \delta^{15}N\ (‰) = [(R_{sample} / R_{reference}) - 1] \times 1000$$

Replicate analysis of international standards (IAEA-N-2, IAEA-NO-3, IAEA-600, USGS 24, NBS-21) gave analytical errors (standard deviation) of less than 0.1 ‰ and 0.2 ‰ for carbon and nitrogen respectively. Filters for the estimation of POC and $\delta^{13}C$ were previously acidified with 1 mol L^{-1}HCl to remove carbonates.

Particulate organic phosphorus (POP) was estimated on GF/F filters (conservation at -20°C) according to the protocol of Pujo-Pay and Raimbault (1994).

Chlorophyll a and pheopigment concentrations were evaluated for three-size classes of phytoplankton: pico-: <3µm, nano-: 3 to 20µm and microphytoplankton: >20µm using polycarbonate filters (20µm and 3µm) and GF/F glass-fiber filters (0.7 µm). Filters were conserved in the dark at -20°C. Concentrations were determined by fluorimetry according to the method described by Yentsch and Menzel (1963) with the equations of Lorenzen (1967).

Some classical qualitative parameters of the POM were also calculated as the COP/NOP ratio (C/N; Thornton & McManus 1994), the COP/Chl a ratio (C/Chl; Cifuentes et al. 1988), the active chlorophyll (ActChl: ratio Chl a / (Chl + pheo); Irigoiena & Castel 1997) for each size class.

2.2.3. Quantity and quality of Dissolved Organic Matter

Dissolved organic matter (DOM) was extracted using 2 columns in series containing XAD8 and XAD4 resins. The extraction consisted in perking GF/F prefiltred and acidified (pH 2) water: XAD8 resin retains hydrophobic MOD (HPO), XAD4 resin transphilic MOD (TPI). TPI and hydrophilic MOD (HPI) were recovered at the exit of the XAD8 column and only HPI at the exit of the XAD4 column. Dissolved organic carbon (DOC) concentration was measured by a Shimadzu TOC-VCSH Auto Analyser for GF/F prefiltred water and at each column exit which permitted to estimate the 3 fraction of the MOD (HPI, TPI and HPO). Four measures were obtained for each sample: the total DOC concentrations (DOC), the HPI DOC concentrations (HPIC), the TPI DOC (TPIC) and the HPO DOC (HPOC, respectively).

2.2.4. Environmental factors

Environmental factors were defined here as any natural or anthropogenic parameter having a potential impact on water quality (Tortajada et al. 2011). Such factors were classified into 4 types: 1) hydraulic functioning, 2) human activities, 3) pedological substratum and 4) climate (**Table 3.3**). Each factor was quantified using GIS (Geographic Information System) software (ArcGis®) at least at one of the 3 spatial scales: (i) the near influence zone (NIZ) representing a small area near the station point, (ii) the entire marsh (M), and (iii) the associated catchment basin (CB). The NIZ was defined as a corridor of 2 km length and 1 km wide (500m for each channels banks) on all the channels in which the wintering fluxes arrived at the station.

Table 3.3: List of environmental factor taken into account at each scale. Yes: available data, no: no available data. Sources of data: (1) Union des Marais de Charente Maritime, (2) Syndicat des eaux de Charente Maritime, (3) Institut Géographique National, (4) Direction Départementale de l'Agriculture et des forêts, (5) Observation during the sampling, (6) Agence de l'Eau Loire-Bretagne and Agence de l'Eau Adour-Garonne, (7) Bureau de recherche géologiques et minières, (8) Météo France. NIZ: Near Influence Zone; M: Marsh; CB: Catchment Basin.

		Scale			
Factors	**Metrics**	**station**	**NIZ**	**M**	**CB**
Hydraulic functionning					
Web hydrographic structure	surface catchment basin (ha) (1)	no	no	no	yes
	Ratio between marsh surface and basin catchment surface (1)	no	no	no	yes
	Channels density ($m.ha^{-1}$) (1)	no	no	yes	no
	Percentage of primary channels (1)	no	yes	yes	no
	Current speed ($m.s^{-1}$)	yes	no	no	no
Water renewal	Ground water refeding (2) (1: High refeding, 2: middle refeding, 3: slow refeding, 4: no refeding)	no	no	yes	no
	Charente Refeding (1) (0: no refeding, 1: refeding, 2: high refeding)	no	no	yes	no
	NO3 concentration on ground water (2)	no	no	yes	no
	Doors opened or closed (temporal evolution)	yes	no	no	no
Human activities					
Land cover	Percentage of construction (3)	no	yes	yes	yes
	Percentage of wood (3)	no	yes	yes	yes
	Percentage of cultur (4)	no	yes	yes	yes
	Percentage of meadow (4)	no	yes	yes	yes
Water purification plant	Number of water purification plant by ha (6)	no	yes	yes	yes
Pedological substratum					
Pedological substrateum Nature	Percentage of limestone (7)	no	yes	yes	yes
	Percentage of peat (7)	no	yes	yes	yes
	Percentage of alluvium (7)	no	yes	yes	yes
	Percentage of silt (7)	no	yes	yes	yes
Climate					
Precipitation	Precipitation of the day before the sampling (mm) (8)	yes	no	no	no
	Precipitation of the seventh day before the sampling (mm)(8)	yes	no	no	no
Wind	Force of the wind (m.s-1)(8)	yes	no	no	no
	Direction of the wind(8)	yes	no	no	no
Temperature	Temperature of the air (°C)(8)	yes	no	no	no

2.3. Statistical approach

Three databases were available between February 2009 and February 2010: (i) a physico-chemical database (sal, temp, pH, O_2d, %O_2d, NO_3, NO_2, PO_4, NH_4, SPM and PIM) named PhysA, (ii) an environmental factor database called EnvA (Table 1). (iii) a POM database

(COP, NOP, POP, Chl, Pheo, Chl<3µm, Chl3-20µm, Chl>20µm, ActChl, ActChl<3µm, ActChl3-20µm, ActChl>20µm, C/N, C/Chl, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) called POMA. Four database were available between July 2009 and February 2010: (i) a physico-chemical database named PhysB, (ii) an environmental factor database called EnvB, (iii) a POM database called POMB. (iv) a DOM database called DOM (percentage of hydrophilic, transphilic and hydrophobic DOC).

Variation partitioning was done on the POMA, POMB and DOM databases in order to evaluate the relative importance of the other matrices to explain the spatio-temporal variability of the POM and the DOM: more particularly for the entire seasonal cycle, the effect of PhysA and EnvA on POMA and without spring sampling (from July 2009 to February 2010), for the effect of PhysB, EnvB and DOM on POMB and the effect of PhysB, EnvB and POMB on DOM (**Figure 3.4**). To perform the variation partitioning, the number of explaining (independent) variables must be lesser than the explained (dependant) variables. The number of explaining variables were thus reduced performing a PCA for both physico-chemical and environmental matrices for each explicative matrix (Figure 2). The values of the first several axes were used as the derived variables in the variation partitioning analysis. The number of derived axes for each PCA was chosen to represent as much variation as possible in the original data.

This analysis allowed evaluating the different components of the variance in explaining the organic matter matrices (here POMA. POMB or DOM): (i) the 'pure' effect of each explaining matrix (physico-chemical parameters, environmental factors or the other kind of organic matter), (ii) the redundant variation between the 2 and/or the 3 explaining matrices, (iii) the variation explained by no factors, i.e. the residual effect (Borcard et al. 1992, Volis et al. 2011) (Figure 2). Different redundant analyses (RDA) and partial RDA (pRDA) were carried out with different combinations of one, two or three matrices as the constraining variables and /or covariables (Figure 2). The RDA is a constrained form of linear ordination (Wollenberg 1977) for which an additional regression step is added to the Principal Component Analysis (PCA): the sampling scores are thus linear combinations of explaining variables.

The significance of the RDA and pRDA were tested by ANOVA associated to a Monte Carlo permutation tests.

All tests were performed with the R software (R Development Core Team, 2008) with the package ade4 (Thioulouse et al. 1997) and vegan (Dixon 2003).

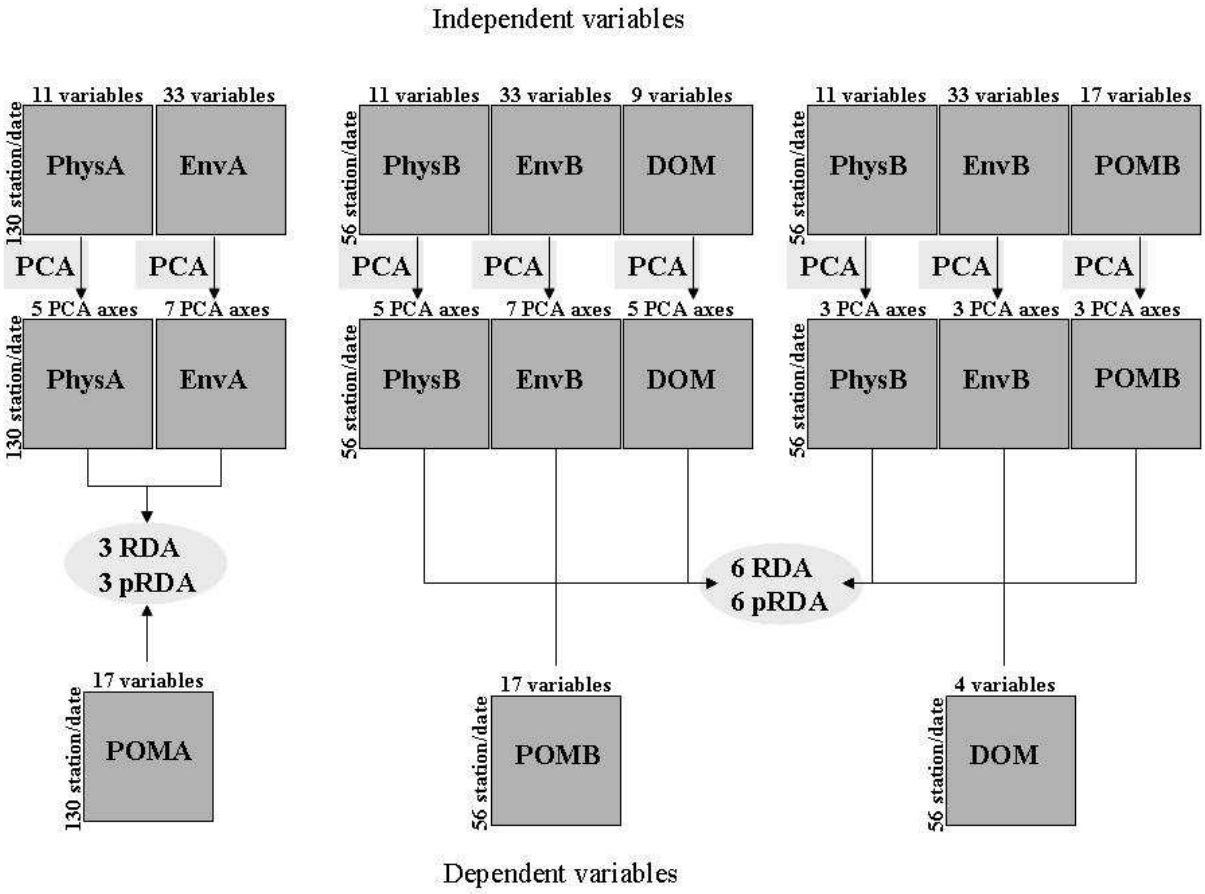

Figure 3.4: Diagram of the analysis step of the variation partitioning. Analysis are in surrounded by a light grey circle (PCA : principal component analysis, RDA : redundant analysis, pRDA : partial redundant analysis). Matrices are in dark grey square. Phys: physic-chemical matrix, Env: environmental factor matrix, POM: particulate organic matter matrix, DOM: dissolved organic matter matrix, A: all the seasonal evolution, B: from June 2009 to February 2010.

3. Results

3.1. Physico-chemical parameters

The first five axes of the PCA, were used to represent the physicochemical matrix for the entire seasonal cycle (PhysA, explaining 79% of the original data matrix variation) and without the spring period (PhysB, explaining 74%). Only results of the entire seasonal cycle were presented below.

The first principal component (P1) was negatively correlated with NO_3 and NO_2 (19.3% and 15.1% of the variation, respectively) and positively by temperature and PIM (16.6% and 15.6%, respectively) traducing a seasonal cycle associated to dissolved inorganic nitrogen availability. P2 was positively correlated to O_2 concentration and pH (40.8 % and 27.7%, respectively) traducing the net balance between heterotrophy and autotrophy(a wide net heterotrophy potentially leading to hypoxia). P3 was negatively explained by SPM, NH_4, PIM

and PO_4 (26.3%, 23%, 16.9%, 11.4%, respectively) traducing the sediment hydrodynamics (resuspension of particulate material and release of fastly-regenerated nutrients from sediment, P4 positively by the saturation of O_2 (44.3%; autotrophy/hypoxia balance) and P5 positively by salinity (68.1%; seawater influence) (**Table 3.4**).

Table 3.4: Meaning of the principal components (PC) of the physicochemicals and environmental factors as new independent variables. SIM: suspended inorganic matter, NO_3: nitrate, NO_2: nitrites, O_2: dissolved oxygen concentration, SPM: suspended matter, NH_4: ammonium, PO_4: phosphate, % O_2: oxygen saturation, M/CB: ratio marsh surface/catchment basin surface, WPP: water purification plant.

Principal components as new independant variables	***Explaining variables of the PC***	***Meaning***
Physicochemical factors		
P1	+ Temperature, PIM - NO_3 and NO_2	**Seasonal cycle / nitrogen availability**
P2	+ O_2 and pH	**Net balance between hetero- and autotrophy**
P3	- SPM, NH_4, PIM and PO_4	**Sediment hydrodynamics**
P4	+ % O_2	**Hypoxia**
P5	+ Salinity	**Salinity modification**
Environmental factors		
E1	+ M/CB, % Primary Channel	**Hydrographic structure**
E2	+ % Urban construction, WPP - % limestone, % Culture	**Human activities**
E3	+ Charente Replenishment, % Wood - M/BC	**Water renewal**
E4	- Current speed, WPP, % of peat	**Human activities**
E5	+ Precipitation, Wind direction	**Climate**
E6	+ Precipitation, Wind direction	**Climate**
E7	+ Air temperature, Wind force	**Climate**

3.2. Environmental factors

The first seven axes of the PCA were selected, and explained 87% of the original data matrix of the entire seasonal cycle (EnvA) and 84% of the data matrix without spring (EnvB). Only the results of the entire seasonal cycle were presented below.

The first principal component (E1) of the environmental parameters PCA can be interpreted as the hydrographic structure of the marsh as indicated by its positive correlation with the surface catchment basin area and the percentage of primary channels into the NIZ and the marsh (8.8%, 7.3% and 8% of the variation, respectively). E2 was positively correlated with the percentage of urban construction on the NIZ and the catchment basin and the number of

water purification plant on the marsh (11.4%. 12.4% and 10.4%, respectively) and negatively by percentage of limestone and culture on the marsh (11.3% and 10.6%, respectively) indicating human activities. E3 was positively correlated with Charente replenishment and the percentage of wood on the marsh (14.7% and 14.1%, respectively) and negatively with the ratio between marsh surface and basin catchment surface (7.8%), indicating the water renewal on the marsh. E4 was negatively correlated with current speed, the number of water purification plant on the catchment basin and the percentage of peat (11.5%, 13.6% and 11.4%, respectively). The last three axes (E5 to E7) were described by climate: E5 and E6 were correlated to precipitation of the day and of the seventh day before the sampling and to the wind direction, E7 to air temperature and wind force (**Table 3.4**).

3.3. Partitioning POM and DOM spatiotemporal variation

The analysis was made using the five first axes of the PCA conducted with the physicochemical matrix and the seven first axes of PCA conducted with the environmental factors matrix.

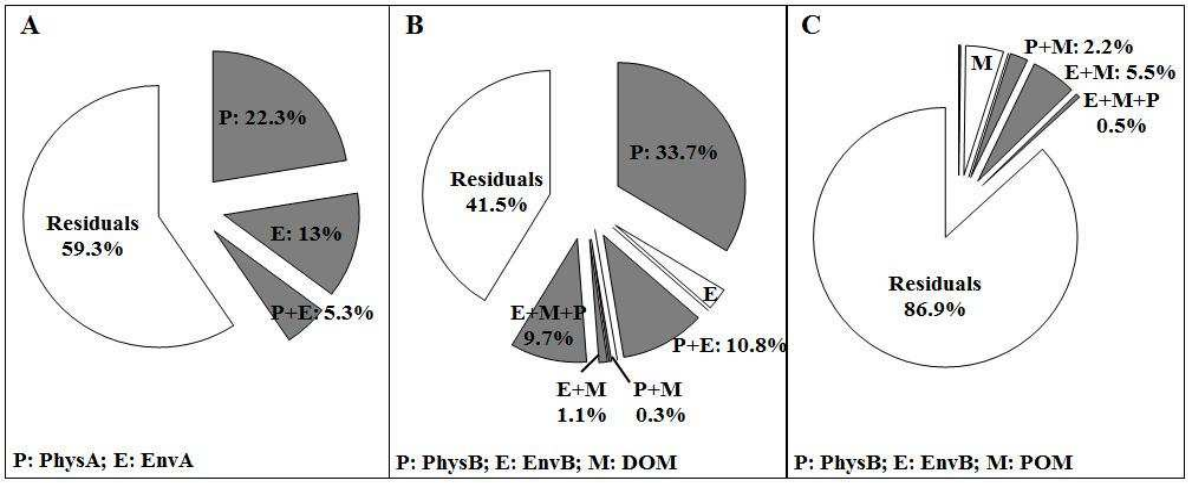

Figure 3.5: Variation partitioning diagram of the variability of the quantity and the quality of: A- POMA, B- POMB, C- DOM. Each area represents variation in POMA, POMB or DOM explained by physicochemical parameters, environmental factors, DOM and/or POM and their shared effects. The sections in grey represent significant pRDA and in white non-significant pRDA.

3.3.1. POM for the entire seasonal cycle

6 analysis were performed (3 RDA and 3 pRDA; **Table 3.5**) to calculate the explained variation by physicochemical parameters and environmental factors of the POM quantity and quality between February 2009 and February 2010. The sum of all canonical eigenvalues represented the proportion of variation in POM data (POMA) explained by each statistical analysis (Table3). pRDA allowed calculating the effect of each matrix without the two-factor shared effect and the shared part effect (**Table 3.5**, **Figure 3.5 A**). Physicochemical parameters explained significantly the largest proportion of the POM variability (22.3%), in contrast, environmental factors explained significantly 13% (**Figure 3.5** A). The shared effect by the two matrices was also significant, about 5% (**Figure 3.5** A). 59% of the variation reminded unexplained (residuals, **Figure 3.5** A).

3.3.2. POM without spring sampling

During this period, DOM had been considered in the analysis as potential explaining variables of POM quantity and quality in addition to physico-chemical parameters and environmental factors. 13 analyses were performed, and the results were globally the same that result with the entire seasonal cycle (7 RDA and 6 pRDA; **Table 3.5**). Nevertheless, the variation is better explained. Only Physico-chemical parameters have pure effect and their effect combined to environmental factors explained significantly the POM variation (34% and 11%, respectively) when spring sampling were not considered. (**Figure 3.5 B**).

3.3.3. DOM without spring sampling

The same analysis considering DOM matrix and as dependant variables and POM in addition to Physicochemical parameters and environmental factors as independents variables showed that only 13% of its variance was explained (85% of residuals, **Figure 3.5 C**). Only the shared effect between the POM and Physicochemical parameters, between the POM and environmental factor are significant (**Table 3.5**). The highest variance explained was due to the combined effect between environmental factors and POM (5%, **Table 3.5**).

Table 3.5: Results of the variation partitioning, including the variation explained and its significance.

Statistical analysis	Constraining variables	Covariables	Sum of all canonical eigenvalues	Significance of all canonical axes (p-value)
Variation partitioning on POMA				
RDA	PhysA	-	0.353	<0.001
RDA	EnvA	-	0.183	<0.001
RDA	PhysA + EnvA	-	0.406	<0.001
pRDA	PhysA	EnvA	0.223	0.019
pRDA	EnvA	PhysA	0.053	0.033
pRDA	PhysA + EnvA	-	0.130	-
Variation partitioning on POMB				
RDA	PhysB	-	0.553	0.001
RDA	EnvB	-	0.196	0.002
RDA	DOM	-	0.070	0.134
RDA	PhysB+EnvB	-	0.585	0.001
RDA	PhysB+DOM	-	0.516	0.001
RDA	EnvB+DOM	-	0.207	0.024
RDA	PhysB+EnvB+DOM	-	0.544	0.001
pRDA	PhysB	EnvB+DOM	0.337	0.006
pRDA	EnvB	PhysB+DOM	0.029	0.108
pRDA	DOM	PhysB+EnvB	0.000	0.957
pRDA	PhysB+EnvB	DOM	0.108	0.001
pRDA	PhysB+DOM	EnvB	0.003	0.001
pRDA	EnvB+DOM	PhysB	0.011	0.001
pRDA	PhysB+EnvB+DOM	-	0.097	-
Variation partitioning on DOM				
RDA	PhysB	-	0.061	0.037
RDA	EnvB	-	0.054	0.001
RDA	POM	-	0.137	0.001
RDA	PhysB+EnvB	-	0.085	0.001
RDA	PhysB+POM	-	0.129	0.001
RDA	EnvB+POM	-	0.156	0.001
RDA	PhysB+EnvB+POM	-	0.131	0.001
pRDA	PhysB	EnvB+POM	0.000	0.879
pRDA	EnvB	PhysB+DOM	0.002	0.436
pRDA	POM	PhysB+POM	0.046	0.143
pRDA	PhysB+EnvB	DOM	0.00	0.319
pRDA	PhysB+POM	EnvB	0.022	0.05
pRDA	EnvB+POM	PhysB	0.055	0.001
pRDA	PhysB+EnvB+POM	-	0.005	-

3.4. Explaining POM and DOM spatiotemporal variation

3.4.1. POM for the entire seasonal cycle

The first axis of the RDA (34 % of the variance explained) summarized variables traducing POM quantity: the POP, POM, PON, Chla and POC concentration (10.6%, 10.3%, 9.3%, 8.5% and 8.3%, respectively) were negatively correlated to this axis (**Figure 3.6 A**). This axis was negatively correlated to the temperature and the dissolved inorganic nitrogen availability (P1), positively correlated to sediment resuspension (P3) and negatively correlated to the water renewal (E3) (19.9%, 14% and 13.5%, respectively, **Figure 3.6 B**).

The projection of the station-date scores were realised performing scatter diagrams according to season and kind of marshes (Drained and replenished) (**Figure 3.7 A**). Four seasons were considered: winter (from December to February), spring (between Marsh and May), summer (between June and September) and autumn period (October and November). The end of the spring period corresponded to the closing of the sea lock gate and the beginning of the replenishment by the Charente River whereas the end of the autumn period was in accordance with the end of this artificial replenishment. The POM quantity summarized on the first axis was generally higher during summer / autumn and lower during winter / spring. Drained marshes (D, **Figure 3.7 A and 3.8**) exhibited however a higher seasonal variability in comparison with replenished marshes (R, **Figure 3.7 A and 3.8**): the maximum chla and POC concentrations were 5 and 3 times higher for drained than for replenished marshes, respectively. Moreover, the maxima were not reached at the same season for the two kind of marshes: the maximum for each parameter and especially for Chla and POC concentrations were reached during summer for the replenished marshes and during autumn for drained marshes. During winter period, the two types of marshes presented high concentration in NO3, NO2 and MIP (**Figure 3.7 A**). During summer and autumn period, PO4, NH4 and SPM concentrations increased with the POM quantity for both marshes but this increase was higher for drained marches (**Figure 3.7 A**). Moreover, the more the catchment basin surface area was low compared to marsh surface area, the more POM quantity was high.

In contrast, the second axis of the RDA (20% of the variance explained) described POM quality, even thought weakly, through the $\delta^{13}C$, active Chla and the ratio C/Chla (16.8%, 14.8% and 11.3%, respectively), these variables were negatively correlated to it except for active Chla (**Figure 3.6 A**). This axis was first related to climatic condition (E7; 22.1%) and secondly to Net balance between hetero- and autotrophy (P2; 14.8%) (**Figure 3.6 B**).

Considering the projection of the station-date scores, spatio-temporal variability was less important for POM quality. Winter period presented the highest value of $\delta^{13}C$ (between -26 and -22 ‰), and C/Chla ratio was always up to 200 (Figures 5A and 6). Between spring to autumn, the C/Chla ratio was always under 200 and $\delta^{13}C$ varied from -29 to -37 ‰.

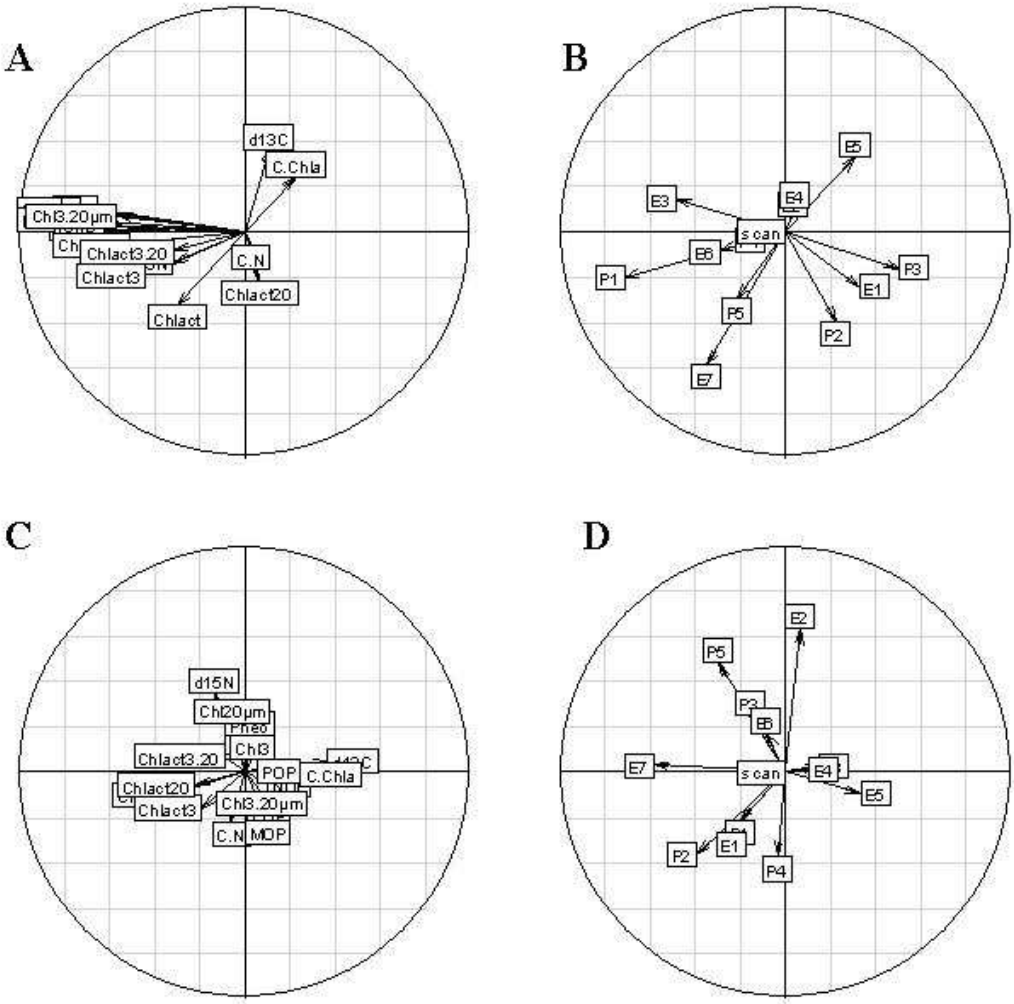

Figure 3.6: Correlation circles of the RDA total of: A- the POM projected in axis 1 and 2, B- the explaining variables projected in axis 1 and 2, C- the POM projected in axis 2 and 3, and D- the explaining variables projected in axis 2 and 3. POC, PON and POP: Particulate Organic Carbon, Nitrogen and Phosphorus respectively; C/Chl: ratio POC/Chlorophyll a; Chl act: percentage of Chlorophyll active; $\delta^{13}C$: Stable isotope of POC; W and Air T°C: water and air temperature, respectively; Wind: speed of the wind; O2: dissolved oxygen concentration; PIM: Particulate Inorganic Mater; SPM: Suspended Particulate matter; NO3, NO2, NH4 and PO4: nitrate, nitrite, ammonium and phosphate concentrations, respectively; ReCh: Charente replenishment; %WoodM: percentage of wood on the marsh; M/CB: ratio between the surface area of the marsh and the catchment basin. P1, P2 and P3: axes of PhysA PCA; E1 and E3: axes of EnvA PCA.

The third axis was also related to POM quality representing the variable $\delta^{15}N$ (**Figure 3.6 C**) and seemed to be related to human activities (E2) (**Figure 3.6 D**). $\delta^{15}N$ did not presented a clear seasonal evolution (**Figure 3.7 B**) but its highest values were generally reached during spring. Some marshes had two seasonal maximum $\delta^{15}N$: during the spring and summer / autumn period (data not shown). $\delta^{15}N$ were higher for marshes having a high percentage of urban construction on the marshes and on the catchment basin (stations R1, R2 and D3) compared to the other marshes. Moreover, the highest $\delta^{15}N$ were reached for marshes having water purification plant implanted on the marsh itself (stations R1 and D3, **Figure 3.8 H and 3.7 B**). The main human activity on the other marshes was generally culture (**Figure 3.7 B**).

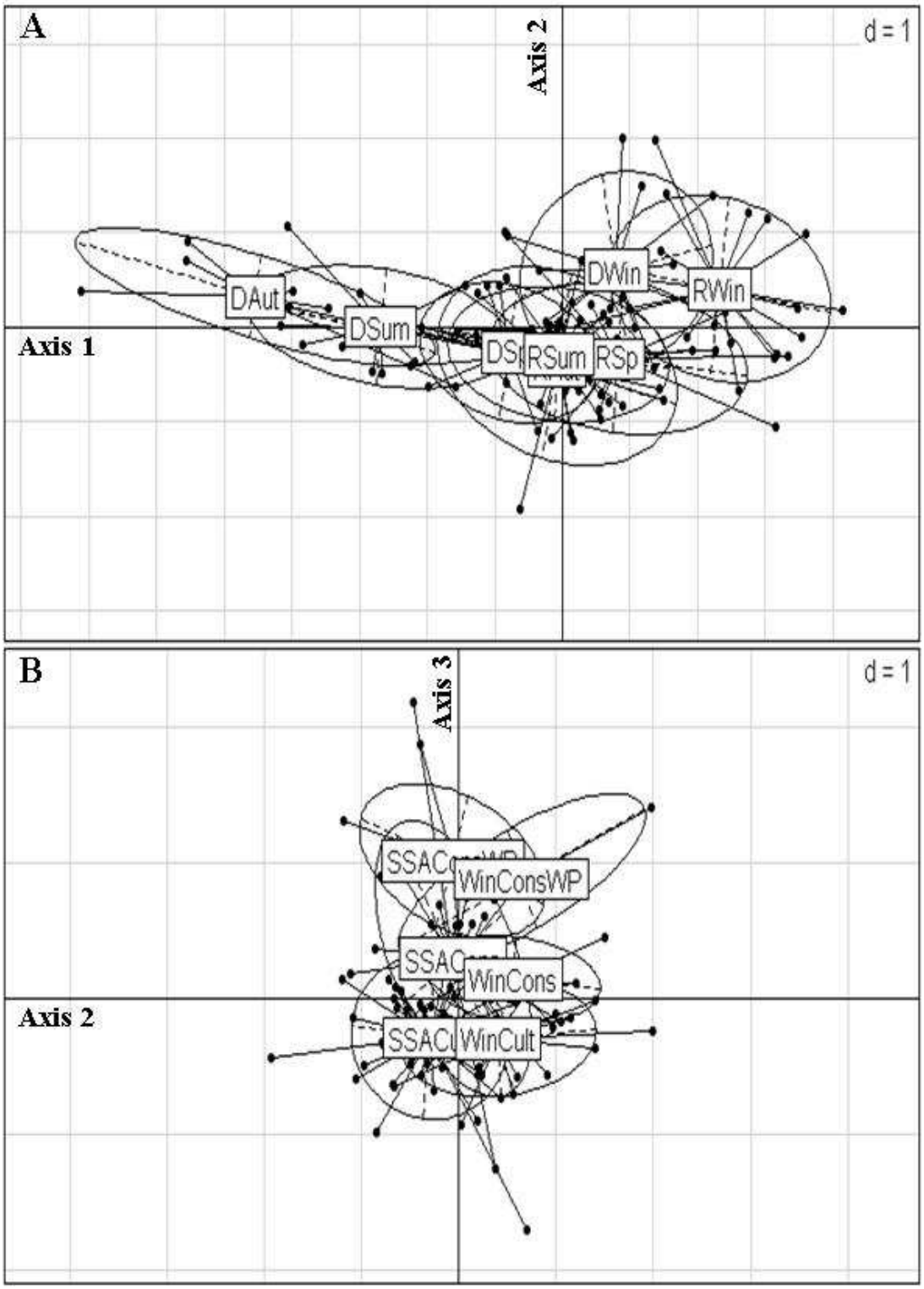

Figure 3.7: Representation of the score of the station-date of the total RDA: A- axis 2 vs Axis 1; station-date were grouped performing scatter diagrams, according to the type of marshes (D: Drained and R: Replenished) and the season (Win: Winter, Sp: Spring, Sum: Summer, Au: Autumn); B: Axis 3 versus Axis 1 Station-date were grouped performing scatter diagrams according to the percentage of construction (Cons), the percentage of culture (Cult) and the presence of water purification plant (WP) and the season (Win: Winter, SSA: Spring, Summer and Autumn). C: Carbon; M: Marsh; CB: Catchment basin. S-class were realised with the package ADE4, R cran.

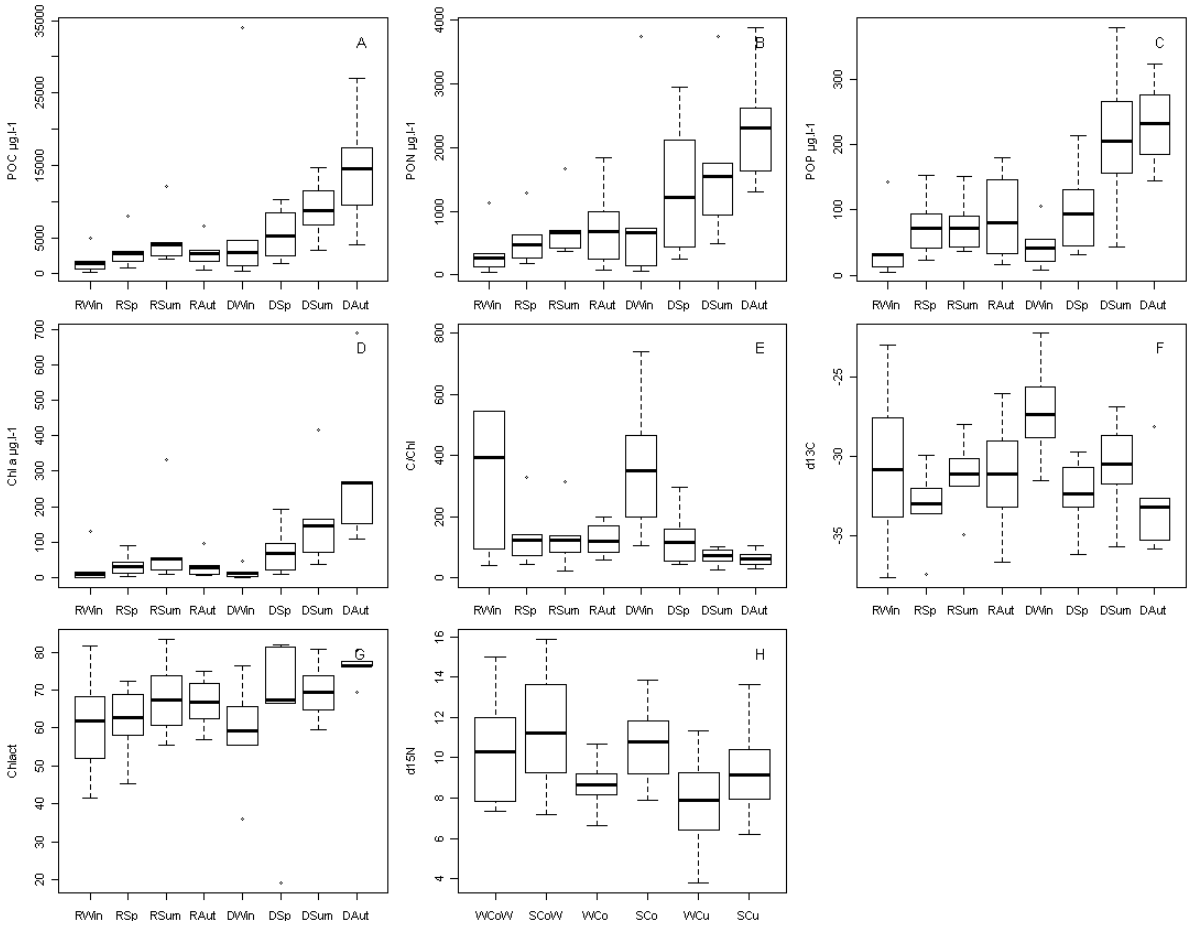

Figure 3.8: Boxplot displaying the mean per marshes type and season (R: Replenished marsh, D: Drained marsh, Win: Winter, Sp: Spring, Sum: Summer, Aut: Autumn) for the following parameters: A- Particulate Organic Carbon (POC), B- Particulate Organic Nitrogen (PON), C- Particulate Organic Phosphorus (POP), D- Chlorophyll a (Chla) concentrations, E- POC/Chl a ratio (C/Chl), F- Stable isotope of POC $\delta^{13}C$ (d13C), G- percentage of active chlorophyll and H- the mean per anthropogenic activities (Co: % of construction, W: Water Purification Plant, Cu, % of culture) and season (W: Winter, S: Spring to Autumn) for the stable isotope of PON $\delta^{15}N$ (d15N).

3.4.2. DOM without spring sampling

Because RDA and pRDA were not significant, two-factors ANOVA were thus done to determine differences in terms of DOM quantity and quality evolution according to the season (summer, autumn and winter), to the type of marshes (replenished, drained) and their cross effect. In a general view, the carbon constituted the major element of the DOM (2 to 10 time upper than DON concentrations (**Figure 3.9 A and B**).

Significant differences were found for the effect marshes type/season for the concentration of DOC and transphilic carbon (C TPH) and the percentage of hydrophilic and hydrophobic carbon (C HPI and C HPO respectively, p-value<0.05) showing a different seasonal evolution according to the marsh type.

For the drained marshes, DOC concentrations, percentage of C TPH and C HPI reached their highest and the percentage of C HPO its lowest value in autumn period whereas the maximum DOC concentrations, percentage of C TPH and C HPI and the minimum of C HPO were observed in summer (**Figure 3.9**). For the both type of marsh, HPO carbon percentages were higher during winter (42% for replenished and 58% for drained marshes), and DOC concentrations, percentage of C TPH and C HPI were fewer (**Figure 3.9**).

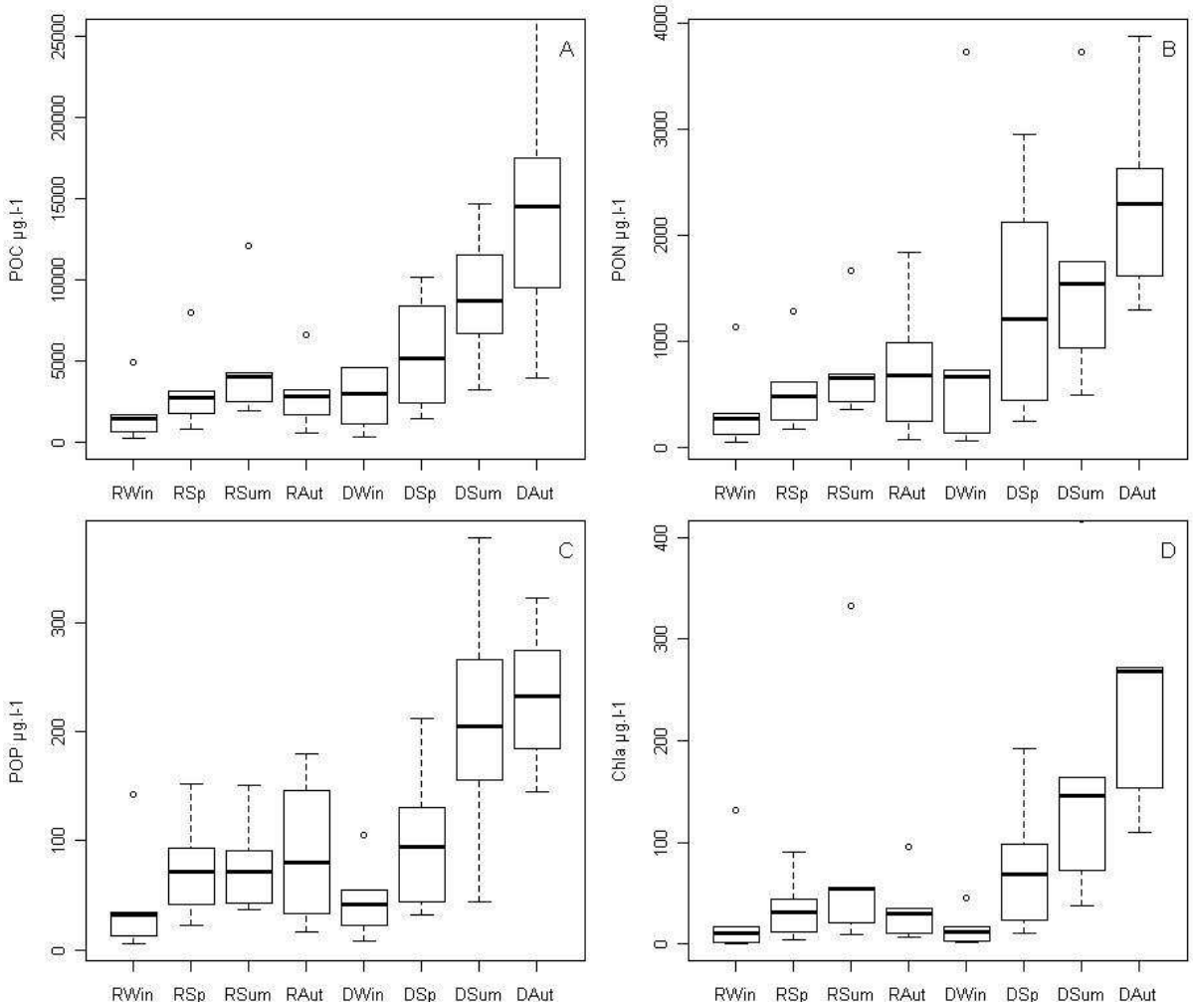

Figure 3.9: Boxplot displaying the mean per marshes type and season (R: Replenished marsh, D: Drained marsh, Win: Winter, Sp: Spring, Sum: Summer, Aut: Autumn) for the following DOM parameters: A- Dissolved Organic Carbon (DOC), B- Dissolved organic Nitrogen (DON), C- percentage of hydrophilic carbon (C HPI), D- percentage of hydrophobic carbon (C HPO), E- percentage of transphilic carbon (C TPH) and E- percentage of hydrophobic nitrogen (N HPI)

Discussion

1. Seasonal evolution of the organic matter

● DOM

Contrary to POM, the DOM matrix was poorly explained by physico-chemical parameters environmental factors and POM: the residual effect remained highly predominant (about 86%). This might be due to insufficient discrimination of DOM origins through the used descriptors. In aquatic ecosystem, several origins of the DOM can be advanced: they can provide from allochtonous terrestrial inputs (Aiken 1993, Gjessing 1993) or from autochthonous inputs resulting from activities and/or degradation of microalgae, bacteria and macrophytes (McKnight et al. 2001). Two kinds of DOM are commonly distinguished: non humic (NHS) and humic substances (HS). Globally, NHS correspond to microbial activities (Maksimova et al. 2004, Pivokonsky et al. 2006) whereas HS are essentially defined as degraded terrestrial material (Buffle 1990, Wu et al. 2002). HS, also called supramolecules, are hydrophobic (Thurman & Malcolm 1981). Nevertheless, structure and composition of HS and NHS are complex. Discriminating their origin is thus difficult because of its interaction with anthropogenic organic matter (Hedges et al. 1997, Drewes & Croué 2002): a part of the HS are for example composed of fulvic acids (FA) more hydrophilic than other HS molecules and originate from aquagenic activities (Wetzel et al. 2009). In this view, it might be possible that factors used to explain the DOM origin were not sufficient. Additional parameters, such as 3-D fluorescence, might be more useful to describe the structure and the composition of the DOM. The 3-D fluorescence might allow quantifying and qualifying the DOM separating terrestrial HS from marine HS, FA from other HS, and bacterial activity from microalgae activity (Coble 1996, Mounier et al. 1999, Burdige et al. 2004).

Nevertheless, some hypothesis can be made on the evolution of the DOM in Charente-Maritime marshes. In a global view, the DOM was dominated by the hydrophilic and transphilic fraction during summer and autumn and by the hydrophobic fraction during winter in Charente-Maritime marshes. In eutrophic lake where phytoplankton biomass is high, the DOM is generally dominated by hydrophilic component providing from exudation of the phytoplanktonic community, whereas, in rivers, the hydrophobic part of the DOM is more abundant and correspond to humic substance coming from the degradation of plants and organisms (Buffle 1990, Imai et al. 1998, Imai et al. 2001, Wu et al. 2002). Thus, at the DOM point of view, the Charente-Maritime marshes seemed to function as a river in winter (dominance of hydrophobic substance) but as a phytoplankton-dominated lake in summer and autumn (dominance of hydrophilic).

● POM

Clear linked had been established between physico-chemical parameters, environmental factors and particulate organic matter (POM) in the Charente-Maritime marshes.

The POC/Chl a ratio was always under 200 and often under 100 from spring to autumn, and was only higher than 200 in winter: it indicated that the POM would be mainly influenced by the phytoplanktonic community from spring to autumn whereas the ratio showed a higher terrestrial influence in winter (Cifuentes et al. 1988). Furthermore, the seasonal evolution profiles of chlorophyll a, POC, PON and POP concentrations strengthened this conclusion: their concentrations were low in winter, increased gradually in spring to reach their higher value in summer or autumn. During winter, the high rate of precipitation leached the soil and brought matter from the catchment basin. As a results, nutrient (NO_3) coming from culture (Tortajada et al. 2011) and particulate inorganic matter (PIM) concentrations increased (maximum winter value 62 $mg.l^{-1}$ for NO_3 and 196 $mg.l^{-1}$ for PIM). The climatic condition (low temperature, limited sunlight) and the increase of the opacity of the water due to the PIM were unfavorable for the development of phytoplankton: the POM origin might be thus dominated by terrestrial matter during winter. From spring and to an even greater extent autumn, NO_3 and PIM concentration decreased as the precipitation rate and chlorophyll a concentration increased (minimum value < 0.05 $mg.l^{-1}$ for NO_3 and 2 $mg.l^{-1}$ for PIM). Actually, the weather became favorable for the development of phytoplankton: the depletion of nitrates could result from phytoplankton assimilation and might indicate that marshes keep their nitrates removed capacity as the other wetlands (Andersen 1982). Moreover, the coevolution of the POC and the PON may explain that the C/N ratio did not show a clear seasonal pattern.

From spring to autumn, the POC/Chl indicated a fresh phytoplankton dominance in the POM, as well as the low values of the $\delta^{13}C$ (from – 29 to -37 ‰; Figure 6) which testify of freshwater phytoplankton in temperature rivers (Mook & Tan 1991). The dominance of phytoplankton as the POM primary source during the productive period and a mixing of sources (terrestrial and autochtonous sources) in winter had been already showed in temperate rivers (e.g. Sato et al. 2006) and lakes (Zohary et al. 1994, Gu et al. 2006, Lehman 2007). In winter, the $\delta^{13}C$ signature is much higher during this period (between -26 and -22 ‰). The signature of the POM is actually influenced by terrestrial inputs, more particularly by the soil signature surrounding the marshes which is depended of its vegetation. In Charente-Maritime,

the maize culture is predominant, and this plant has a high $\delta^{13}C$ signature like others C4 plants compared to C3 plants (~ -14 ‰ for C4 plants and -27‰ for C3 plants, O'Leary 1988). The resulting POM signature of the Charente-Maritime marshes in winter might thus be influenced by maize culture.

2. Environmental factors influencing this evolution

2.1. Water renewal and eutrophication

On the one hand, water renewal seemed to be the main environmental factor influencing the POM quantity in Charente-maritime marshes due to the size of the catchment basin and the replenishment from fluvial (artificial) or groundwater sources, as it had been already shown for water quality (Tortajada et al. 2011). In contrast, POM quality seemed not influenced by this factor.

During winter, the drained and the replenished marshes have the same hydraulic functioning: Sea lock gates are opened to flush excess water resulting to high precipitation to limit the flooding of the marshes. It results that during this period, POM quantity were not significantly different between the two types of marshes. The POM quantity increased along the year as chlorophyll a concentration. However, the highest value were not reached at the same period of the year for drained and replenished marshes (autumn and summer, respectively) and the intensity of the variation through the year was higher for drained marshes. The time lag of chlorophyll a and POM concentrations maxima and the difference of intensity of both peaks can be directly connected to the difference of functioning between drained and replenished marshes. At the end of spring, the sea lock gates were closed and the replenishment by Charente river began for replenished marshes. Because of a very dried autumn, the replenishment had continued until November. The water renewal was thus fewer for drained marshes than for replenished marshes. Such stagnant system may be more sensitive to eutrophication phenomena. Indeed, the phytoplanktonic bloom is associated with hypoxia phenomena in most of the drained marshes (O_2 saturation about 15% in some cases).

Low phosphate concentrations suggested a primary production limited by phosphorus for this period as in most freshwater ecosystems (Schindler 1977). However, the water stagnation associated to sulfate accumulation (resulting from agriculture) and low water O2 saturation favors the released of dissolved organic phosphorus from the sediment and the particulate organic matter (POP) to the water column (Correll 1998, Lucassen et al. 2004). The ability of phytoplankton to use dissolved organic phosphorus (DOP) as nutrient source had been already demonstrated in fresh- and saltwater through the activity of the phosphatase

alkaline enzyme transforming the DOP in phosphate (Chu 1946, Cotner & Wetzel 1992). In a shallow ecosystem like the Charente-Maritime marshes, DOP release from the sediment due to hypoxia and stagnation may thus initiate phytoplanktonic bloom. The DOP taken up could be incorporated to the internal phosphorous pools of the phytoplankton and may explain the coevolution of the chlorophyll a and the POP concentration (Cotner & Wetzel 1992). It would be necessary to follow the uptake of DOP associated to the activity of the phosphatase alkaline in order to improve this hypothesis. Furthermore, the relatively low concentration of nitrates during eutrophication phenomena may induce a N:P ratio disequilibrium favoring potential cyanobacteria bloom (Havens et al. 2003). In autumn, for drained marshes, the chlorophyll a was dominated by little phytoplanktonic cells between 0.7 to 20 µm corresponding, in part, to cyanobacteria (microscopic observation, Mornet, com. Pers.).Some diasotrophic cyanobacteria species had the capacity to fix atmospheric N_2 (Kononen et al. 1996) which may imply a new source of nitrogen in marshes during eutrophication process and thus may alter the purification capacity function.

2.2. Anthropogenic activity and $\delta^{15}N$

Urban and water purification plant are poured out of some of the Charente-Maritime marshes. In this kind of marsh, the $\delta^{15}N$ signature of the POM was much higher than in others. Indeed, in waste water, some nitrogen is lost to volatilization of NH_3 and ammonium is converted to nitrate by autotrophic bacteria. Furthermore, more nitrogen is lost through process of denitrification that converts nitrate to N_2 gas by anaerobic heterotrophic bacteria (Valiela et al. 1997). The processes of denitrification and volatilization remove ^{14}N faster than ^{15}N (Aravena et al. 1993). In consequences, the remaining nitrate from waste water are relatively enriched in ^{15}N relative to nitrate from natural soils (Aravena et al. 1993). In addition, fertilizers are added to soils for cultures. Two types of fertilizers are commonly used : ‘organic’ nitrate fertilizers providing from organisms waste and ‘synthetic’ fertilizers produced by oxidation of ammonia by the Haber-Bosch process (Kendall et al. 2008). Synthetic fertilizers present $\delta^{15}N$ signature lower than organic ones, reflecting an origin from atmospheric N_2 (Kendall et al. 2008). Precipitation leaching can brought nitrates in the water column. Phytoplankton uptakes nitrates, so the phytoplankton signature can reflected the nitrates sources (Kendall et al. 2008). The enriched $\delta^{15}N$ signature of the POM of marshes with waste water and the depleted $\delta^{15}N$ signature of the POM of cultivated marshes can be explained by these processes. It had been already show that primary producer’s signature

reflected their nitrates sources, especially in estuaries (Cifuentes et al. 1988, Valiela et al. 1997).

3. Conclusions

The degradation of water quality due to increases in human population and levels of industrialization had pushed industrialized nations to restore the quality and the quantity of their natural freshwater and saltwater resources (Lotze et al. 2006, Nõges et al. 2009). The French Water Quality Evaluation System (WQES) developed for river systems for the European Water Framework Directive is also applied to marshes because standard was not been developed for marshes. However, rivers and marshes differ in significant ways, particularly in terms of hydrodynamic regimes: marshes are more stagnant than rivers. The particular parameters used for rivers by WQES might well be incomplete for describing and for understanding marsh function as it had been already shown (Tortajada et al. 2011). Thus, it seems essential to propose new indicators of marsh functioning in order to developed reference standard absolutely essential for wise management (Nõges et al. 2009).

In Charente-Maritime marshes, the phytoplankton is clearly the main source of organic matter. Consequently, the POM isotopic signature mostly reflects the origin of the dissolved inorganic carbon and nitrogen (DIC and DIN) assimilated by phytoplanktonic community. However, two periods can be distinguished for POM sources in the Charente-Maritime marshes: winter period with a terrestrial origin of the POM due to precipitation leaching, and autochthonous origin by the development of phytoplankton during productive period (spring to autumn). The $\delta^{13}C$ signature of the POM seemed to be a good indicator of the origin seasonal evolution of the POM in marshes between allochtonous and autochthonous origin as it had been already shown in other ecosystem (Fry 1991, Savoye et al. 2003).

Drained marshes presented highest amount of POM correlated to phytoplanktonic bloom during summer and autumn compared to replenished marshes on the amount. These differences make sense in term of eutrophication phenomena intensity: the more the marsh is stagnant, the more it is sensible to eutrophication. The consequences of such eutrophication are harmful for the ecosystem and may include development of phytoplankton species that may be toxic or inedible (e.g., bloom-forming cyanobacteria), and dissolved oxygen depletion in the water column that induces shifts in fish species composition towards less desirable species and, in the worst case, increased fish kills (Smith et al. 1999). Furthermore, diasotrophic cyanobacteria bloom might induce disturbance of the remove nitrates capacity of the marshes.

The consistent increase in $\delta^{15}N$ signature of the POM of urbanized marshes compared to cultivated marshes suggested that the isotopic signature of N delivered through nitrates sources had an influence on the nitrogen isotope signature of phytoplankton. The $\delta^{15}N$ signature of the POM appeared as an indicator of anthropogenic activity. The use of $\delta^{15}N$ signature of the POM and primary producers to trace urbanization had been already identified in estuaries (McClelland & Valiela 1998). McClelland and Valiela (1998) had demonstrated a clear link between the connection of urbanized polluted groundwater and the $\delta^{15}N$ signature of the phytoplankton in the estuary. This statement and the seasonal evolution of nitrates may suggest that input of nitrogenised nutrient coming from urban and agriculture activities can be removed efficiently by phytoplankton. It may thus imply that even though the Charente-Maritime marshes are strongly impacted by humans, they still retain the ability to remove nitrate, an important characteristic of wetlands (MEA, 2005).

1.2. Origine de la matière dans les marais salés

Des décompositions de variance ont été appliquées afin d'évaluer l'importance relative des matrices physico-chimiques, matière organique dissoute et facteurs environnementaux dans l'explication de la variabilité spatio-temporelle de la matière organique particulaire. Les résultats de cette décomposition de variance ne sont pas significatifs : 90% de la variance n'est pas expliquée par les paramètres utilisés.

Comme vu précédemment, les indices classiques et les rapports isotopiques ont été utilisés pour déterminer l'origine et la qualité de la matière organique particulaire (Cifuentes et al. 1988, Savoye et al. 2003). La signature isotopique du carbone ($\delta^{13}C$) de la MOP est comprise entre -23 et -18 ‰, signature typique d'une origine marine (Gearing 1988). Il semblerait donc que le bassin versant joue un rôle mineur dans l'apport de matériel détritique dans ces marais.

De plus, le rapport COP/Chl a est globalement toujours supérieur à 200 sur l'ensemble du cycle saisonnier dans les deux marais salés échantillonnés traduisant d'une origine détritique de la matière organique (**Figure 3.10 A**). Cependant, ce matériel détritique ne semble pas provenir du bassin versant considérant son origine. Les courants de marée peuvent remettre en suspension les vases des canaux des marais salés dans lesquelles du matériel détritique a pu s'accumuler, processus déjà mis en évidence dans les vasières intertidales (Guarini et al. 2008).

Toutefois, le rapport COP/Chl a est plus faible à certaines périodes de l'année dans la station 55 par rapport à la station 16 : d'avril à juin, ces valeurs sont comprises entre 320 et 440 pour la station 55 et de 450 à 600 dans la station 16 et de juillet à février entre 200 et 550 pour la station 55 et entre 550 et 1500 dans la station 16 (**Figure 3.10 A**). Il est possible que la station 55 soit plus influencée par de la MOP d'origine phytoplanctonique non dégradée que la station 16. La chlorophylle active semble confirmer cette hypothèse. En effet, la proportion en chlorophylle 'fraiche' est plus élevée dans la station 55 (valeur supérieure à 50% de février à octobre 2009) que dans la station 16 (valeur inférieure à 50% sur la même période) (**Figure 3.10 B**). Cette différence pourrait résulter du type d'activité dominante dans ces marais et par conséquent du temps de résidence de l'eau dans les bassins. Le marais de la station 55 est dominé par des bassins à vocation ostréicole. Le renouvellement de la masse d'eau dans ces bassins est réalisé tous les quinze jours. Les sédiments remis en suspension par les phénomènes de marée dans le canal sédimentent dans le bassin permettant à la lumière de pénétrer dans la colonne d'eau. Le temps de résidence de l'eau, sa clarté et le relargage de nutriments par les sédiments du bassin permettent alors le développement de la communauté

phytoplanctonique dans ces bassins qui permet l'affinage des huîtres (Hussenot 1998). Lors du renouvellement d'eau du bassin, l'eau enrichie en phytoplancton est rejetée dans le canal. A l'inverse, le marais de la station 16 est occupé principalement par de la saliculture et de la pisciculture. Les bassins salicoles sont remplis à marée haute, puis l'eau stagne dans le bassin jusqu'à sa complète évaporation afin de récupérer le sel. Ces bassins n'influencent donc en rien la qualité de la matière dans le canal. En revanche, le renouvellement de l'eau dans les bassins à pisciculture est très rapide (quelques heures) empêchant le développement de la communauté phytoplanctonique par sa forte turbidité, malgré des apports en nutriments importants (Hussenot 1998). De ce point de vue, la matière organique du marais de la station 55 présenterait une plus grande diversité de sources (détritique par la remise en suspension des vases du canal et phytoplanctonique par la production des bassins ostréicoles) que la matière organique de la station 16.

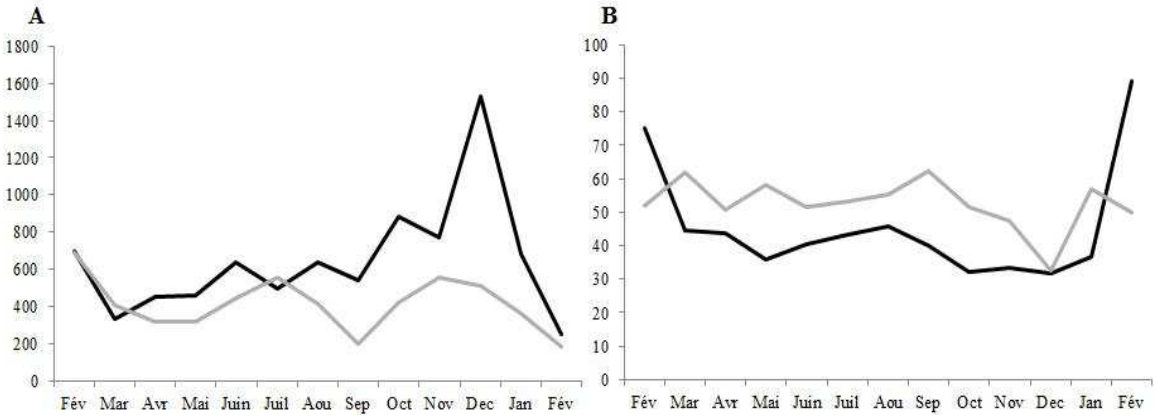

Figure 3.10 : Evolution saisonnière de février 2009 à février 2010 **A-** du rapport COP/Chl a et **B-** du pourcentage de chlorophylle active de la station 16 (en noir) et de la station 55 (en gris)

1.3. Conclusion

- La matière organique des marais doux est dominée largement par le phytoplancton du printemps à l'automne et par du matériel d'origine terrestre en hiver dû au lessivage des sols, quel que soit le type de marais. Le développement phytoplanctonique semblerait permettre au marais charentais de garder leur capacité épuratoire en assimilant les nitrates provenant des engrais agricoles utilisés sur le bassin versant.
- Les marais non réalimentés présentent les concentrations estivales et automnales en MOP et particulièrement en chlorophylle les plus fortes dû à la stagnation de l'eau comparé au marais réalimentés. Ces fortes concentrations sont souvent associées à des phénomènes d'hypoxie suggérant des phénomènes d'eutrophisation. Ces phénomènes

d'eutrophisation peuvent être une conséquence d'un dérèglement de la capacité épuratoire des marais.

- La signature isotopique de l'azote ($\delta^{15}N$) permet de différencier les marais urbanisés des marais dominés par la culture de par la signature isotopique différente de leurs sources d'azote assimilées par le phytoplancton (enrichissement par les bactéries, ou azote dérivé d'engrais synthétique).
- L'utilisation des signatures isotopiques de l'azote et du carbone de la MOP couplée à la quantité de matière semble être de bons indicateurs du fonctionnement des marais de Charente-Maritime et de leurs usages.
- Dans les marais salés, la matière organique est essentiellement d'origine détritique et proviendrait de la remise en suspension des vases des canaux. Cependant, le type d'activité au sein des bassins et le taux de renouvellement de l'eau qui en découle aurait une influence sur les efflorescences phytoplanctoniques qui peuvent, dans le cas des marais à dominante ostréicole, enrichir le pool de matière organique dans le canal.

Partie 2- Typologie des réseaux trophiques dans les marais de Charente-Maritime

2.1. Démarche statistique

Les marais doux et les marais salés ont été traités séparément.

Afin d'obtenir une vision globale du réseau trophique, les différents organismes ont été regroupés en différents compartiments. Les abondances ont été préalablement converties en biomasse de carbone (Sautour & Castel 1995, Menden-Deuer & Lessard 2000). Sept compartiments ont été définis : bactéries (comptage par cytométrie en flux), picophytoplancton (inférieur à 3µm, comptage par cytométrie en flux), nanophytoplancton (entre 3 et 20 µm, comptage Utermöhl), microphytoplancton (au dessus de 20 µm et comprenant le phytoplancton colonial, comptage Uthermöhl), protozoaires (nanoflagellés hétérotrophes par comptage en microscopie à épifluorescence, ciliés par comptage Utermöhl), microzooplancton métazoaires (entre 63 et 200 µm, comprenant les rotifères, les larves nauplii et les larves méroplanctoniques, comptage par loupe binoculaire) et mésozooplancton (au-dessus de 200 µm, comptage par loupe binoculaire).

Afin de déterminer l'évolution spatio-temporelle des réseaux trophiques planctoniques, il est nécessaire de regrouper les points d'échantillonnage (station-date) selon leur similarité. Pour cela, une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) a été appliquée en utilisant la distance euclidienne comme mesure de similarité associée à la méthode de Ward pour construire la classification à partir de la matrice de similarité. La fonction pvclust (pvclust package du logiciel R) a été utilisée pour évaluer l'incertitude sur les nœuds du dendrogramme ici de la CAH (Suzuki & Shimodaira 2006). Pour chaque nœud de la CAH, la p-value a été calculée via une succession de ré-échantillonnage aléatoire sur la base de donnée. A chaque ré-échantillonnage, les données de base étaient légèrement modifiées. La p-value de chaque nœud (valeur comprise entre 0 et 1) indique l'incertitude : plus la p-value est proche de 1, plus le nœud évalué est susceptible d'exister.

Une Analyse de Variance (ANOVA), suivi d'un test Post-Hoc de Fisher ont été utilisés afin de tester les différences significatives (p-value < 0.05) entre les biomasses en fonction du type de réseaux trophiques. La variabilité spatio-temporelle de ces réseaux trophiques sera traitée dans la partie 4 de ce chapitre.

2.2. Résultats

La CAH a permis de grouper chaque couple station/date en 7 types de réseaux trophiques en eaux douces (F11 à F5) ou en eaux salées (S1 à S5) (**Figure 3.11**).

Pour les marais doux, F11 et F12 regroupent une partie des mois d'hiver de la plupart des stations (exceptée la 7). F21, F22 et F3 regroupent des stations peu ou pas réalimentées l'été et l'automne (du mois de juin au mois d'octobre) ainsi qu'une partie du printemps (S6, S7, S13, S20 et S21) et quelques dates des stations réalimentées (**Figure 3.11 A**). Une majorité du printemps, de l'été et de l'automne des stations réalimentées (S36, S39 et S40) sont présentes dans les groupes F13 et F14 ainsi que les printemps des stations 20, 21 et 6 (**Figure 3.11 A**).

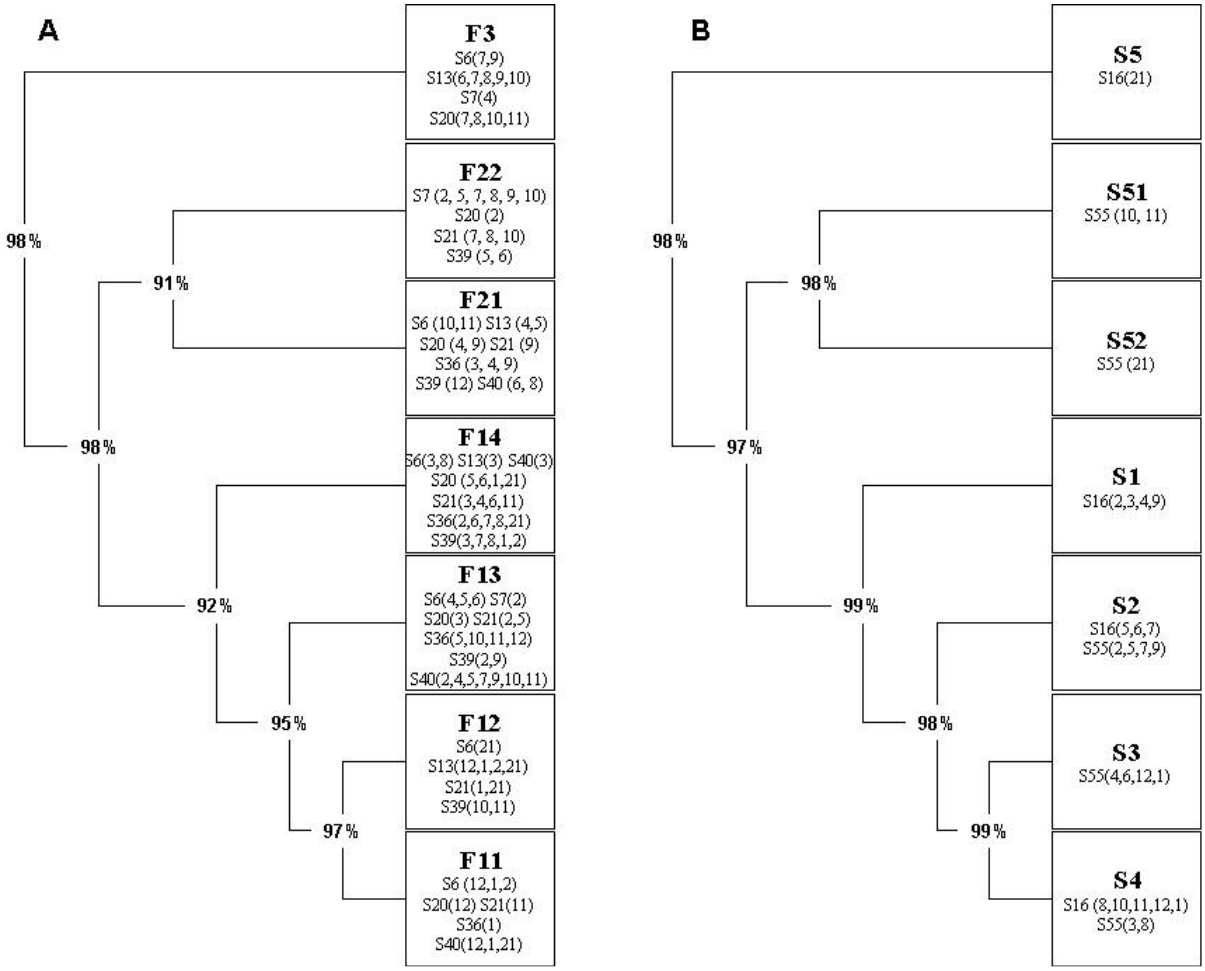

Figure 3.11: Résultats des CAH (distance euclidienne, méthode ward), appliquées aux biomasses des 7 compartiments planctoniques pour : A- les stations d'eaux douces et B- les stations d'eaux salées. Chaque groupe a été numéroté (F3 à F11 et S1 à S5). S6 à S55 correspond aux stations échantillonnées et les numéros entre parenthèse aux mois (2: février, 3 : mars, 4 : avril, 5 : mai, 6 : juin, 7 : juillet, 8 : août, 9 : septembre, 10 : octobre, 11 : novembre, 12 : décembre, 1: janvier, 21 : février 2010). Le pourcentage indiqué sur chaque nœud indique la probabilité que le nœud existe réellement.

Pour les marais salés, les groupes S5 et S52 ne contiennent qu'une seule station/date chacun (la station 16 et la station 55 au mois de février 2010, respectivement, **Figure 3.11 B**). Certains groupes possèdent plusieurs dates d'une seule station d'échantillonnage (les groupes S51 et S3 ne sont constitués que de dates de la station 55, et le S1 uniquement de dates de la station 16). S2 et S4 sont constitués de mélange de dates des deux stations d'eau salée (**Figure 3.11 B**)

Que ce soit pour les marais doux ou les marais salés, les biomasses des sept compartiments sont significativement différentes entre les réseaux (ANOVA, **Tableau 3.6**).

Table 3.6: Comparaison entre les différents réseaux trophiques déterminés par la CAH par test ANOVA et Post-Hoc de Fisher. Les réseaux trophiques sont classés par le test Post-Hoc, les réseaux trophiques significativement similaires sont soulignés. Pour chaque variable, les réseaux trophiques sont rangés de la plus forte (+) à la plus faible valeur (-). RT: Réseau trophique.

Variables	ANOVA (p-value)	Différence significative entre RT selon le test rangé de la plus forte à la plus faible valeur		
Biomasses marais doux				
Bactéries	> 0,005	(+)	F3 F22 F21 F14 F13 F12 F11	(-)
Picophytoplancton	> 0,005	(+)	F3 F22 F13 F21 F12 F14 F11	(-)
Nanophytoplancton	> 0,005	(+)	F3 F22 F21 F14 F13 F12 F11	(-)
Microphytoplancton	> 0,005	(+)	F22 F3 F21 F14 F13 F12 F11	(-)
Protozoaires	0,04	(+)	F22 F3 F14 F13 F21F12 F11	(-)
Microzooplancton	0,03	(+)	F21 F13 F3 F22 F14 F12 F11	(-)
Mésozooplancton	0,017	(+)	F3 F22 F21 F14 F13 F12 F11	(-)
Biomasses marais doux				
Bactéries	> 0,005	(+)	S52 S5 S4 S51 S3 S2 S1	(-)
Picophytoplancton	0,04	(+)	S52 S51 S4 S3 S2 S1 S5	(-)
Nanophytoplancton	> 0,005	(+)	S5 S1 S52 S51 S4 S3 S2	(-)
Microphytoplancton	> 0,005	(+)	S52 S51 S5 S4 S3 S2 S1	(-)
Protozoaires	0,04	(+)	S52 S51 S2 S5 S4 S3 S1	(-)
Microzooplancton	0,02	(+)	S51 S4 S3 S2 S52 S5 S1	(-)
Mésozooplancton	0,02	(+)	S51 S52 S4 S3 S2 S5 S1	(-)

De par la faible biomasse de l'ensemble des compartiments et leur apparition dans le temps, les réseaux F11 et F12 sont nommés 'Hiver Biologique 1 et 2' (**Tableau 3.6**, **Figure 3.12 A et B**). Ces deux réseaux sont différentiables par la biomasse de microzooplancton métazoaires plus importante pour le réseau F12 (98 ± 18 mgC L^{-1}).

Le réseau F13 peut être considéré comme un réseau de type 'herbivore' de par l'importance des compartiments protozoaires, micro et mésozooplancton (1863 ± 160 mgC L^{-1}; 374 ± 45 mgC L^{-1}; 8 ± 1,5 mgC L^{-1}; respectivement) par rapport à la biomasse bactérienne (56 ± 3,6 mgC L^{-1}) (**Figure 3.12 C**).

Les quatre réseaux (F14, F21, F22 et F3) sont plutôt de type « multivore » (**Figure 3.12**). En effet, ces réseaux présentent d'une part de fortes biomasses bactériennes (81 ± 6 mgC L^{-1}; 64 ± 6 mgC L^{-1}; 157 ± 9 mgC L^{-1}; 159 ± 10 mgC L^{-1}; respectivement), associées à de fortes biomasses picophytoplanctoniques (440 ± 47 mgC L^{-1}; 975 ± 165 mgC L^{-1}; 2112 ± 191 mgC L^{-1}; 2076 ± 184 mgC L^{-1}, respectivement) et de fortes biomasses de protozoaires, exceptés F21 (F14 : 3319 ± 544 mgC L^{-1}; F22 : 24796 ± 2716 mgC L^{-1}; F3 : 18630 ± 2495 mgC L^{-1}) avec une boucle microbienne active (**Tableau 3 et Figure 3 D, E, F et G**).

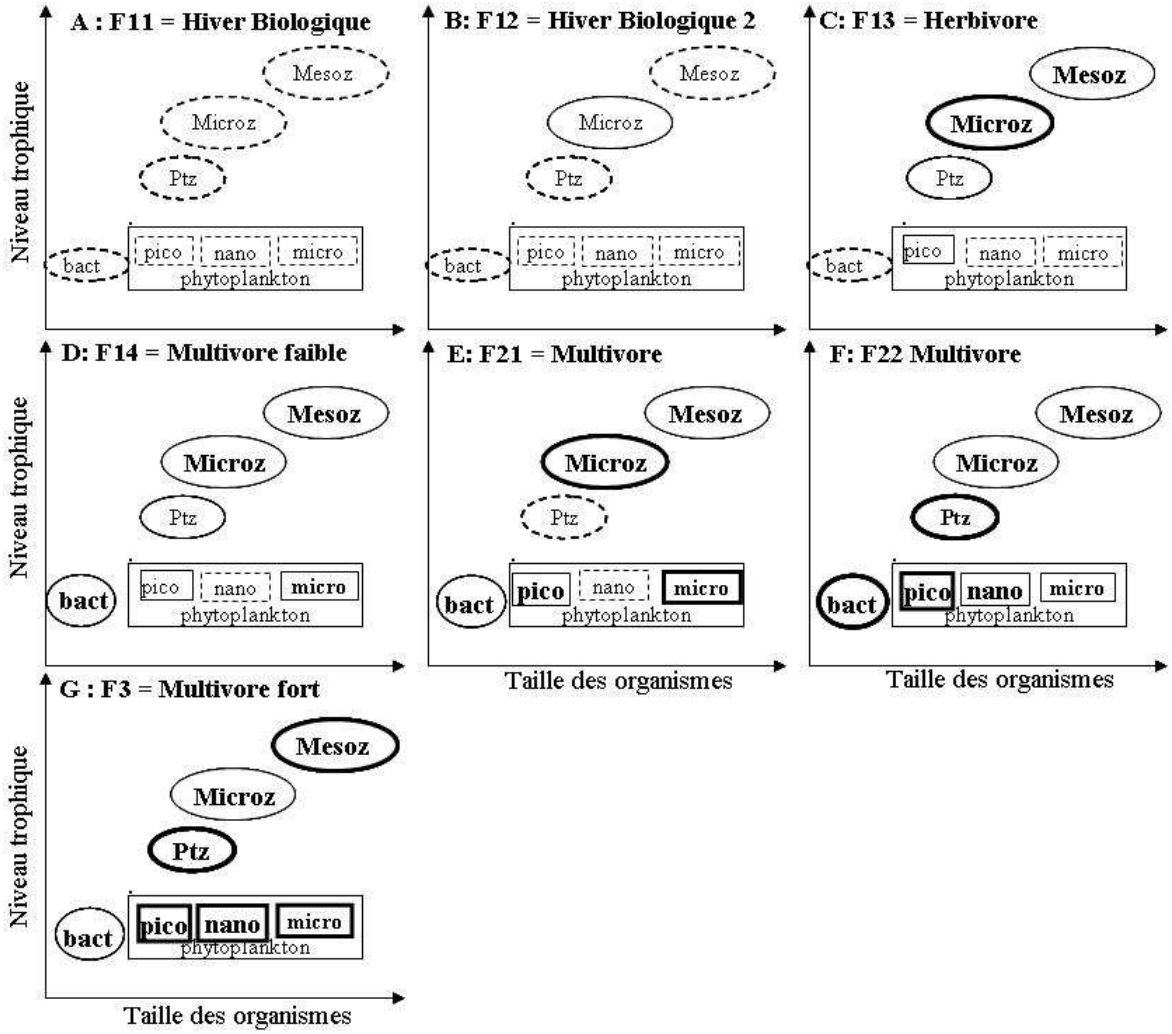

Figure 3.12: Typologie des réseaux trophiques planctoniques des marais doux construits à partir des tests ANOVA et Post-Hoc de Fisher sur les biomasses des compartiments répertoriés dans le tableau 3. Microz : Microzooplancton métazoaire, Mesoz : Mésozooplancton, Ptz : Protozoaires, Bact: Bactéries.

En outre, F21 et F3 présentent les biomasses microphytoplanctoniques les plus importantes (35838 ± 1475 mgC L^{-1}; 44447 ± 958 mgC L^{-1}, respectivement) suivi par F14 et F22 (6262 ± 372 mgC L^{-1}; 7710 ± 131 mgC L^{-1}, respectivement, **Tableau 3.6 et Figure 3.12 D, E, F et G**)). Les biomasses de nanophytoplancton sont les plus importantes pour le groupe F3 ($1{,}8.10^6$± 1313 mgC L^{-1}) suivi par F22 (38078 ± 1579 mgC L^{-1}). D'autre part, le zooplancton métazoaires domine également les réseaux F14, F21, F22 et F3, la biomasse la plus importante de mésozooplancton étant observée pour F3 (F3 : 17 ± 2 mgC L^{-1}, F22 : 8,6 ± 1,3 mgC L^{-1}; F21 9,9 ± 1,2 mgC L^{-1}; F14 : 6,2 ± 1,4 mgC L^{-1}) et celle de microzooplancton métazoaires pour F21 (F21 : 418 ± 55 mgC L^{-1}; F14 : 198 ± 27 mgC L^{-1}; F22 : 217 ± 31 mgC L^{-1}; F3 : 287 ± 40 mgC L^{-1}, **Tableau 3.6 et Figure 3.12 D, E, F et G**). La dominance du microphytoplancton et du zooplancton métazoaires suggère l'activation de la chaine herbivore dans ces réseaux en parallèle de la boucle microbienne définie par la forte biomasse bactérienne. Dans ces réseaux, un gradient apparait du réseau multivore faible au réseau multivore fort selon les biomasses des compartiments (faibles à fortes, respectivement).

Concernant les marais salés, les mêmes analyses ont été faites (**Figure 3.13**)

Le réseau trophique S1 peut être qualifié de boucle microbienne. Il se caractérise en effet par une codominance de bactéries (130 ± 28 mgC L^{-1}), de petites cellules phytoplanctoniques (pico : 180 ± 20 mgC L^{-1}; nano : 1735 ± 73 mgC L^{-1}) et de protozoaires (315 ± 39 mgC L^{-1}) en comparaison avec les faibles biomasses du zooplancton métazoaires (micro : 2 ± 1 mgC L^{-1}; mésozooplancton : 0,24 ± 0,2 mgC L^{-1}) et du microphytoplancton (**Figure 3.13**).

Le réseau S5 est de type réseau microbien. Il présente à peu près la même structure que S1 (bactéries : 160 mgC L^{-1} ; protozoaires : 534 mgC L^{-1}) avec de faibles biomasses de zooplancton métazoaires (micro : 0,2 mgC L^{-1} ; mésozooplancton : 0,03 mgC.L^{-1}) mais avec une dominance du nanophytoplancton qui suggère un réseau microbien (17047 mgC.L^{-1}) et du microphytoplancton (160 mgC.L^{-1}) (**Figure 3.13**).

Les réseaux S51, S4 et S3 s'échelonnent donc sur un gradient de réseaux herbivores, du plus fort au plus faible (**Figure 3.13**). Ils ont les plus faibles biomasses bactériennes (61 ± 5 mgC L^{-1}; 84 ± 7 mgC L^{-1}; 66 ± 10 mgC L^{-1}) associées à de fortes biomasses de mésozooplancton (1,1 ± 0,8 mgC L^{-1}; 1,1 ± 0,2 mgC L^{-1}; 3,5 ± 1,2 mgC L^{-1}, respectivement). Les biomasses du microphytoplancton (103 ± 15 mgC L^{-1}), du microzooplancton (48 ± 4 mgC L^{-1}) sont aussi importantes dans le réseau S51 (**Figure 3.13**).

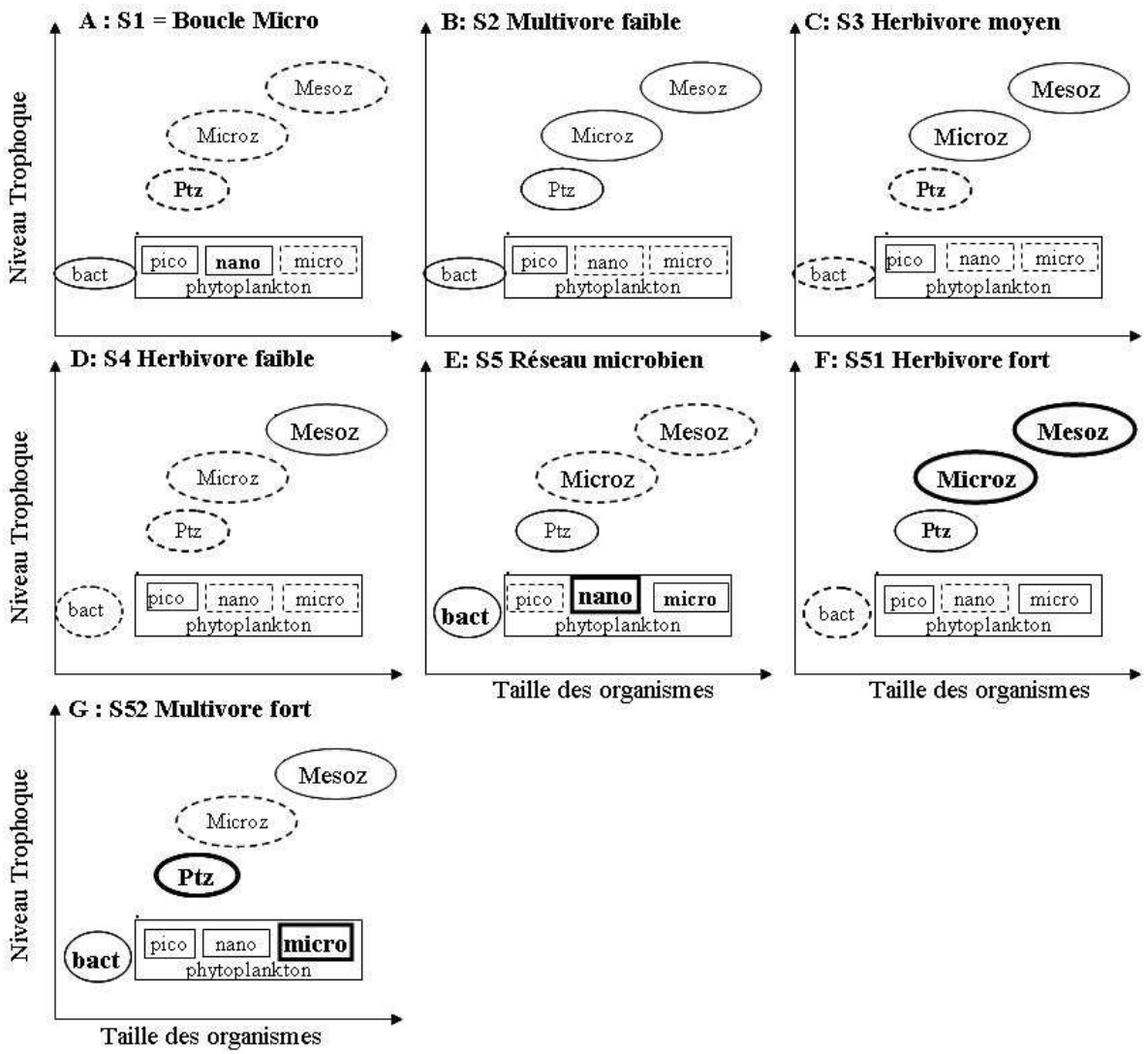

Figure 3.13: Typologie des réseaux trophiques planctoniques des marais salés construits à partir des tests ANOVA et Post-Hoc de Fisher sur les biomasses des compartiments. Microz : Microzooplancton métazoaire, Mesoz : Mésozooplancton, Ptz : Protozoaires, Bact: Bactéries.

Les réseaux S2 et S52 de type multivore sont à la fois dominés par la biomasse bactérienne (162 ± 29 mgC L^{-1}; 120 mgC L^{-1}, respectivement), la biomasse de protozoaires (665 ± 20 mgC L^{-1}; 12463 mgC L^{-1}) et par la biomasse mésozooplanctonique (0,6 ± 0,3 mgC L^{-1}; 0,5 mgC L^{-1}, respectivement). Le réseau S52 est qualifié de fort de par ses fortes biomasses des trois classes de phytoplancton (pico : 150 mgC L^{-1}, nano : 125 mgC L^{-1}, microphytoplancton : 461 mgC L^{-1}) et S2 de faible par les faibles biomasses des compartiments phytoplanctoniques.

2.3. Discussion

La typologie de réseaux trophiques planctoniques réalisée dans ce travail inclut 7 réseaux en eaux douces (2 hivers biologiques, 1 réseau herbivore et 4 multivores) et 7 en eaux salées (1 boucle microbienne, 1 réseau microbien, 3 réseaux herbivores et 2 multivores). Ces réseaux ont été nommés ainsi en étudiant la dominance des compartiments entre les réseaux et en les comparant aux réseaux proposés par Legendre et Rassoulzadegan (1995) en milieu marin.

Legendre et Rassoulzadegan (1995) ont défini un continuum de 4 types de réseaux trophiques en introduisant deux situations intermédiaires plus stables (réseaux multivore et microbien) entre les 2 réseaux classiques mais instables définis par (Cushing 1989) (réseau herbivore et boucle microbienne). Le réseau multivore met en avant un fonctionnement mixte entre chaîne herbivore et boucle microbienne, alors que le réseau microbien présente un fonctionnement comparable à la boucle microbienne mais avec des apports d'azote organique dissous -dus principalement à l'excrétion du phytoplancton- utilisés par les bactéries réduisant la compétition bactéries-phytoplancton pour l'ammonium. Dans ce cadre, tous les réseaux de notre étude présentant une faible biomasse de bactéries et une forte biomasse de zooplancton métazoaires ont été définis comme des réseaux herbivores alors que ceux présentant une forte biomasse bactérienne associée à une forte biomasse de picophytoplancton et de faible biomasse de zooplancton métazoaires à une boucle microbienne ou un réseau microbien. Les réseaux intermédiaires entre ces deux situations sont comparables au réseau multivore de Legendre et Rassoulzadegan (1995).

Les 4 réseaux multivores (F14, F21, F22 et F3) ont d'ailleurs été qualifiés essentiellement à partir de l'intensité de la production des organismes de bas niveau trophique (bactéries et phytoplancton) ainsi que l'activité de broutage et de prédation des organismes hétérotrophes par Legendre et Rassoulzadegan (1995). L'absence de mesure de flux ne permet en effet pas de comprendre l'intégralité du fonctionnement. La biomasse des organismes planctoniques reflète en effet à la fois des contrôles top-down (prédation, broutage) et des contrôles bottom-up (contrôle de la productions phytoplanctonique par les nutriments ; McQueen et al. 1989, Moss et al. 1994). Si l'activité de broutage sur le phytoplancton ou de prédation sur les bactéries est plus importante que leur production, leur biomasse ne reflètera pas leur réelle importance dans le réseau trophique. Dans ce cas, les organismes prédatés présentent un fort turn-over, donc une forte production, permettant de subvenir aux besoins des prédateurs (McQueen et al. 1989, Moss et al. 1994). L'absence de mesure de flux dans notre

étude peut donc expliquer en quoi nos réseaux peuvent légèrement différés des réseaux de Legendre et Rassoulzadegan (1995). Par exemple, la plupart des réseaux herbivores de l'étude ne présentent pas de forte biomasse de microphytoplancton alors que toutes les autres biomasses concordent dans la définition de ce type de réseau. La biomasse du phytoplancton est probablement masquée par des contrôles top-down due à l'activité de broutage du mésozooplancton (McQueen et al. 1989). De plus, cette absence de mesure de flux ne permet pas non plus de comprendre le fonctionnement des réseaux appelés hiver biologique (F11 et F12), nommés ainsi à cause des faibles biomasses de l'ensemble des compartiments. L'étude des réseaux trophiques par les biomasses seules donnent de bonnes pistes quant à leur fonctionnement. En revanche, les estimations de flux tels que la production du phytoplancton et des bactéries (Steeman Nielsen 1952, Riemann et al. 1982) et des flux de broutage (Campbell et al. 2009) pourraient permettre d'approfondir leur détermination. Cependant, les protocoles utilisés dans la mesure de ces flux sont difficiles à mettre en place lors d'un suivi mensuel sur plusieurs stations (lourdeur des manipulations à la fois chronophages et parfois chers et nécessitant l'utilisation de radioéléments). Malgré le manque des flux, il est cependant intéressant de noter que les marais doux ne présentent jamais des réseaux de type microbien ou boucle microbienne, contrairement aux marais salés. Cependant, plusieurs degrés de multivorie peuvent être observés en marais doux.

Partie 3 : Relation entre réseau trophique planctonique et diversité spécifique et/ou fonctionnelle

3.1. Démarche statistique

Etape 1 : Définir des groupes fonctionnels

Le mésozoo- et le phyto-plancton, identifiés au niveau taxonomique le plus faible possible ont été catégorisés en fonction de leur appartenance à certains traits fonctionnels.

Tableau 3.6 : Traits fonctionnels et catégories définies pour le mésozoo- and phytoplancton.

Traits Mésozooplancton	Catégories	Traits Phytoplancton	Catégories	Traits Phytoplancton	Categories
1. Taille moyenne de l'organisme (mm)	>0,6 0,3-0,6 <0,3	1. Taille	>20µm 3-20µm < 3µm	10. Fixation N2 Atmosph	Oui Non
2. Rang de taille des proies (µm)	0,4-2 0,4-7 0,4-20 0,6-40 12-33 6-562	2. Forme	Sphére Cylindre Prisme Parallélépipède Cône Ellipsoïde	11. Plasticité	Sténohaline Euryhaline
3. Spectre des Proies	Large Modéré Petit	3. Courant	Stagnant Eau courante Indifférent	12. Flagelle	Oui Non
4. Temps de génération (jours)	>8 5-8 1	4. Salinité	Eau salée Eau douce Indifférent		
5. Max R	Fort Modéré Faible	5. Mode de Vie	Phytoplanctonique Benthique/épiphitique Indifférent		
6. Mode d'alimentation	Filtration Prédateur actif Stationnaire Broutage	6. Toxicité	Oui Non		
		7. Reproduction	Asexuée Sexuée and Asexuée		
7. Sélectivité en fonction des proies	Fort Modérée Faible	8. Formation de colonie	Colonial Cellule Les deux		
8. Reproduction	Parthénogenèse Sexuée	9. Mode d'alimentation	Autotrophie Mixotrophie		

Les taxons mésozooplanctoniques ont été décrits par 7 traits fonctionnels qualitatifs et quantitatifs proposés par Barnett et al. (2007) (**Tableau 3.6**) :

- 4 se reportant à l'alimentation – 1) rang de taille des proies (maximum et minimum de taille de particules ingérées par chaque espèce), 2) la spécificité du spectre des proies, 3) le mode d'alimentation (le mode par lequel chaque espèce obtient sa nourriture), 4) le degré de sélectivité ;

- 3 traits de croissance – 5) le temps de génération (nombre de jours de l'éclosion à la mue en copépode adulte, ou nombre de jour de l'éclosion jusqu'à la première production d'œufs pour les cladocères), 6) le taux de croissance de la population (Max R) et 7) taille moyenne de l'organisme ;

- 1 trait correspondant au type de reproduction (possibilité ou non d'utiliser une reproduction asexuée par parthénogénèse).

Les taxa phytoplanctoniques ont été décrits par 12 traits qualitatifs (**Tableau 3.6**) :

- 5 traits écologiques –1) formation de colonies, 2) preferendum en terme de vitesse du courant (eaux stagnantes ou courantes), 3) préférence de salinité (eau douce ou salée), 4) la plasticité (espèce sténo- ou euryhaline) et 5) mode de vie (phytoplanctonique ou benthique/épiphytique) ;

- 3 traits morphologiques – 6) forme de la cellule, 7) sa taille et 8) la présence de flagelle(s);

- 3 traits physiologiques – 9) le mode d'alimentation (autotrophie ou mixotrophie), 10) fixation de l'azote atmosphérique (possibilité ou non de fixer l'azote atmosphérique), 11) toxicité (capacité à produire des toxines) ;

- 1 trait correspondant au type de reproduction (possibilité ou non d'utiliser une reproduction asexuée).

La méthode du quatrième coin (Dray & Dufour 2007) a été utilisée afin d'identifier les traits fonctionnels qui définissaient significativement chaque type de réseaux trophiques (package ade4 du logiciel R). Cette méthode statistique est classiquement utilisée afin de lier traits fonctionnels et facteurs environnementaux (Dray & Legendre 2008). Elle requiert 3 matrices (R, L et Q). La matrice L ($n \times p$) contient les biomasses des espèces p à chaque station/date n. La matrice R ($n \times rt$) décrit le type de réseau trophique (rt) à chaque station/date n. Les traits fonctionnels s de chaque espèce p sont contenus dans la matrice Q ($p \times s$). L'hypothèse nulle H_o représente le cas où les traits fonctionnels de chaque espèce (Q) ne sont pas reliés au type de réseau trophique (R). Le rejet de H_o nécessite le rejet de deux autres hypothèses, H_1 et H_2. H_1 est qu'il n'existe pas de liens entre l'abondance d'une espèce à une station/date donnée (L) et son trait fonctionnel (Q), H_2 est qu'il n'existe pas de lien entre l'abondance d'une espèce à une station/date donnée et le type de réseau trophique (R). H_0 peut être rejetée si H_1 et H_2 sont rejetées de manière significative ($\alpha = 0.022$). Dans ce cas, les

trois matrices R, L et Q vont former une quatrième matrice (D: $rt \times s$). D contient alors les corrélations existantes entre traits fonctionnels et type de réseaux trophiques.

Cette méthode permet de sélectionner les traits fonctionnels significativement corrélés au type de réseau trophique. Des groupes fonctionnels sont alors construits à partir des traits significatifs obtenus par cette méthode.

Etape 2 : Caractérisation des types de réseaux trophiques selon la diversité spécifique et fonctionnelle

Trois indices de diversité ont été calculés pour chaque couple station/date : la richesse spécifique (nombre d'espèces), la richesse fonctionnelle (nombre de groupes fonctionnels) et l'indice d'équitabilité J' pour le phytoplancton d'une part et le mésozooplancton d'autre part. L'équitabilité mesure la répartition des espèces au sein d'un échantillon. Cet indice est compris entre 0 et 1 : quand la valeur est proche de 0, alors une espèce de l'échantillon domine par rapport aux autres, quand elle est proche de 1, les espèces sont réparties de manière équitable dans l'échantillon Washington (1984).

La méthode IndVal développée par Dufrene et Legendre (1997) a ensuite été appliquée afin d'identifier les espèces ou groupes fonctionnels inféodés à un type de réseaux. L'indice IndVal (mesure une combinaison de la fidélité et de la spécificité d'une espèce) a été calculé pour chaque nœud de la CAH identifiant les différents réseaux trophiques (étape 1). Quand tous les individus d'une même espèce se retrouvent dans le même groupe (spécificité), ou quand une espèce apparait dans tous les sites de ce groupe (fidélité), alors l'indice est maximal (100%). D'après Dufrene et Legendre (1997), une valeur seuil de 25% indique qu'une espèce est présente dans au moins 50% des sites d'un groupe donné et que son abondance relative pour ce groupe atteint au moins 50%.

3.2. Résultats

3.2.2. Diversité taxonomique et fonctionnelle en fonction du type de réseaux trophiques

Pendant cette étude, 248 taxa phytoplanctoniques et 19 taxa mésozooplanctoniques ont été identifiés dans les marais doux, contre 137 taxa phytoplanctoniques et 17 taxa mésozooplanctoniques dans les marais salés (**Annexe 1 et 2**). Cependant, la richesse spécifique totale a été sous-estimée puisque certains organismes n'ont pu être identifiés qu'au niveau du genre ou de la famille.

a. Quels sont les traits fonctionnels qui définissent les réseaux trophiques?

Que ce soit pour le phytoplancton et le mésozooplancton des marais doux et salés, l'hypothèse nulle H_o de l'analyse du quatrième coin peut être rejetée (p-value <0,05). Il existe donc un lien entre traits fonctionnels et type de réseaux trophiques.

	Marais doux							Marais salés						
A- Traits du phytoplancton	F11 HB1	F12 HB2	F13 Herb	F14 Mul	F21 Mul	F22 Mul	F3 Mul	S1 BM	S2 Mul	S3 Herb	S4 Herb	S5 RM	S51 Herb	S52 Mult
Taille				■	■		■						■	
Alimentation														
Fixation N2 Atmosphérique														
Formation de colonies									■			■	■	
Courant	■		■		■		■					■		
Salinité	■							■				■		
Mode de Vie	■				■			■				■		
Toxicité						■	■		■					
Reproduction				■	■									
Plasticité					■			■				■		
Forme	■		■											
Flagelle	■		■											
	Marais doux							Marais salés						
B- Traits du mésozooplancton	F11 HB1	F12 HB2	F13 Herb	F14 Mul	F21 Mul	F22 Mul	F3 Mul	S1 BM	S2 Mul	S3 Herb	S4 Herb	S5 RM	S51 Herb	S52 Mult
Taille moyenne			■				■							
Rang de taille des proies			■				■							
Spectres des proies			■				■							
Temps de Génération			■				■	■						
MaxR			■				■							
Mode d'alimentation			■	■			■		■				■	
Sélectivité			■											
Reproduction			■				■	■						

Figure 3.14 : Relation significative (carré noir) entre le type de réseaux trophiques des marais doux et salés et A- les traits du phytoplancton et B- les traits du mésozooplancton par l'analyse du quatrième coin. HB : réseau 'hiver biologique' ; Herb : réseau herbivore ; Mul : réseau multivore ; BM : boucle microbienne ; RM : réseau microbien.

Pour les traits fonctionnels du phytoplancton des marais doux, des relations significatives ont été trouvées entre (i) l'hiver biologique (F11) et la tolérance au courant, la préférence de salinité, le mode de vie, la forme des cellules et la présence de flagelles, (ii) le réseau type herbivore (F13) et la tolérance au courant, la forme et la présence de flagelles, (iii) le réseau type multivore faible (F14) et la taille et la reproduction, (iv) le réseau de type multivore (F21) et la taille, la tolérance au courant, le mode de vie, la reproduction et la

plasticité, (v) le réseau de type multivore (F22) et la toxicité potentielle, (vi) le réseau de type multivore fort (F3) et la taille, la tolérance au courant et la toxicité potentielle (**Figure 3.14A**).

Pour les traits fonctionnels du phytoplancton des marais salés, des relations significatives ont été trouvées entre (i) boucle microbienne (S1) et la préférence de salinité, le mode de vie et la plasticité, (ii) le réseau de type multivore faible (S2) et la formation de colonies et la toxicité potentielle, (iii) le réseau de type microbien (S5) et la formation de colonies, la tolérance au courant, la préférence de salinité, le mode de vie et la plasticité et (iv) le réseau herbivore fort (S51) et la taille et la formation de colonies (**Figure 3.14A**).

Pour les traits fonctionnels du mésozooplancton des marais doux, des relations significatives ont été trouvés entre (i) le réseau type herbivore (F13) et l'ensemble des traits fonctionnels, (ii) le réseau type multivore faible (F14) et le mode d'alimentation, (iii) le réseau de type multivore fort (F3) et l'ensemble des traits fonctionnels exceptée la sélectivité (**Figure 3.14B**).

Pour les traits fonctionnels du mésozooplancton des marais salés, des relations significatives ont été trouvées entre (i) boucle microbienne (S1) et le temps de génération et le mode de reproduction, (ii) le réseau de type multivore faible (S2) et le réseau herbivore fort (S51) et le mode d'alimentation (**Figure 3.14B**).

Afin de construire des groupes fonctionnels, des traits ont été sélectionnés en fonction des résultats obtenus précédemment. Ce choix s'est aussi porté afin d'obtenir un nombre plus faible de groupes fonctionnels, ainsi que de maximiser le nombre de réseaux trophiques représentés par ces traits :

• pour le phytoplancton

des marais doux : taille, tolérance au courant, toxicité potentielle, mode de vie, reproduction et présence de flagelles

des marais salés : taille, formation de colonies, préférence de salinité, mode de vie et plasticité

• pour le mésozooplancton

des marais doux : taille, spectre des proies, temps de génération, sélectivité, le mode d'alimentation et mode de reproduction

Ainsi, 31 et 35 groupes fonctionnels (sur 248 et 137 espèces respectivement) ont été obtenus pour le phytoplancton des marais doux et des marais salés respectivement (**Tableau 3.7 A et 3.8 A**), 10 et 4 groupes fonctionnels (sur 19 et 17 espèces, respectivement) pour le mésozooplancton des marais doux et des marais salés respectivement (**Tableau 3.7 B et 3.8 B**).

Tableau 3.7 : Traits fonctionnels pris en compte dans la composition des groupes fonctionnels (GrF) **A-** du phytoplancton et **B-** du mésozooplancton des marais doux et leur dénomination.

A-

Taille	Courant	Toxicité	Reproduction	Flagelle	MDV	GrF
Micro (M)	Courant (C)	Non (N)	Sexuée (S)	Absence (A)	Benthos (B)	MCNSAB
					Plancton (P)	MCNSAP
	Indifférent (I)	Non (N)	Sexuée (S)	Absence (A)	Mixte (M)	MINSAMi
					Benthos (B)	MINSAB
					Plancton (P)	MINSAP
				Flagelle (F)	Mixte (M)	MINSFM
					Plancton (P)	MINSFP
			Asexuée (A)	Absence (A)	Mixte (M)	MINAAM
					Plancton (P)	MINAAP
				Flagelle (F)	Mixte (M)	MINAFM
					Plancton (P)	MINAFP
		Oui (O)	Asexuée (A)	Flagelle (F)	Plancton (P)	MIOAFP
	Stagnant (St)	Non (N)	Sexuée (S)	Absence (A)	Benthos (B)	MStNSAB
					Plancton (P)	MStNSAP
				Flagelle (F)	Plancton (P)	MStNSFP
			Asexuée (A)	Absence (A)	Benthos (B)	MStNAAB
					Mixte (M)	MStNAAM
					Plancton (P)	MStNAAP
				Flagelle (F)	Benthos (B)	MStNAFB
					Plancton (P)	MStNAFP
		Oui (O)	Asexuée (A)	Absence (A)	Benthos (B)	MStOAAB
Nano (N)	Indifférent (I)	Non (N)	Sexuée (S)	Absence (A)	Plancton (P)	NINSAP
				Flagelle (F)	Plancton (P)	NINSFP
			Asexuée (A)	Absence (A)	Plancton (P)	NINAAP
				Flagelle (F)	Plancton (P)	NINAFP
		Oui (O)	Asexuée (A)	Flagelle (F)	Plancton (P)	NIOAFP
	Stagnant (St)	Non (N)	Sexuée (S)	Absence (A)	Plancton (P)	NStNSAP
				Flagelle (F)	Plancton (P)	NStNSFP
			Asexuée (A)	Absence (A)	Benthos (B)	NStNAAB
					Plancton (P)	NStNAAP
				Flagelle (F)	Benthos (B)	NStNAFB

B-

Taille	Spectre Proie	Temps de Génération (en jour)	Mode d'alimentation	Sélectivité	Reproduction	FGr
Grand (G)	Large (L)	>8	Filtration (F)	Faible (F)	Parthénogénèse (P)	GL8FFP
			Stationnaire (St)	Importante (I)	Sexuée (S)	GL8StIS
		5-8	Filtration (F)	Faible (F)	Parthénogénèse (P)	GL5FFP
	Moyen (M)	>8	Broutage (B)	Modéré (M)	Sexuée (S)	GM8BMS
	Très large (Xl)	>8	Prédateur actif (R)	Importante (I)	Sexuée (S)	GXlRIS
Moyen (M)	Etroit (E)	>8	Filtration (F)	Modéré (M)	Parthénogénèse (P)	ME8FMP
	Large (L)		Stationnaire (St)	Faible (F)	Sexuée (S)	ML8StFS
	Très large (Xl)		Prédateur actif (R)	Importante (I)	Sexuée (S)	MXl8RIS
Petit (P)	Etroit (E)	5-8	Filtration (F)	Modéré (M)	Parthénogénèse (P)	PE5FMP
	Etroit (E)			Importante (I)	Parthénogénèse (P)	PE5FIP

Tableau 3.8: Traits fonctionnels pris en compte dans la composition des groupes fonctionnels (GrF) **A-** du phytoplancton et **B-** du mésozooplancton des marais salés et leur dénomination.

A-

Taille	Groupement	Douce/Salé	MDV	Toxité	Plasticité	GFr
Micro (M)	Cellule (C)	Dulcicole (D)	Benthique (B)	Non (N)	Euryhalin (E)	MCDBNE
					Sténohalin (S)	MCDBNS
			Mixte (M)	Non (N)	Euryhalin (E)	MCDMNE
					Sténohalin (S)	MCDMNS
			Phytoplancton (P)	Non (N)	Euryhalin (E)	MCDPNE
					Sténohalin (S)	MCDPNS
		Euryhalin (E)	Benthique (B)	Non (N)	Euryhalin (E)	MCEBNE
			Mixte (M)	Non (N)	Euryhalin (E)	MCEMNE
			Phytoplancton (P)	Non (N)	Euryhalin (E)	MCEPNE
		Marine (M)	Benthique (B)	Non (N)	Sténohalin (S)	MCMBNS
			Mixte (M)	Non (N)	Sténohalin (S)	MCMMNS
			Phytoplancton (P)	Non (N)	Euryhalin (E)	MCMPNE
					Sténohalin (S)	MCMPNS
				Oui (O)	Sténohalin (S)	MCMPOS
	Colonie (Co)	Dulcicole (D)	Phytoplancton (P)	Non (N)	Euryhalin (E)	MoCDPCE
		Marine (M)	Phytoplancton (P)	Non (N)	Sténohalin (S)	MoCMPNS
	Filament (F)	Dulcicole (D)	Benthique (B)	Non (N)	Euryhalin (E)	MFDBNE
				Oui (O)	Sténohalin (S)	MFDBOS
			Mixte (M)	Non (N)	Euryhalin (E)	MFDMNE
			Phytoplancton (P)	Non (N)	Sténohalin (S)	MFDPNS
		Euryhalin (E)	Mixte (M)	Non (N)	Euryhalin (E)	MFEMNE
		Marine (M)	Phytoplancton (P)	Non (N)	Sténohalin (S)	MFMPNS
Nano (N)	Cellule (C)	Dulcicole (D)	Phytoplancton (P)	Oui (O)	Sténohalin (S)	NCDPOS
		Euryhalin (E)	Phytoplancton (P)	Non (N)	Euryhalin (E)	NCEPNE
				Oui (O)	Euryhalin (E)	NCEPOE
		Marine (M)	Phytoplancton (P)	Non (N)	Euryhalin (E)	NCMPNE
					Sténohalin (S)	NCMPNS
				Oui (O)	Sténohalin (S)	NCMPOS
	Colonie (Co)	Dulcicole (D)	Benthique (B)	Non (N)	Sténohalin (S)	NCoDBNS
			Phytoplancton (P)	Non (N)	Sténohalin (S)	NCoDPNS

B-

Temps de Génération	Mode d'alimentation	Reproduction	FGr
>8	Brouteurs (G)	Sexuée (S)	8GS
	Prédateur actif (R)	Sexuée (S)	8RS
	Stationnaire (S)	Sexuée (S)	8SS
5-8	Filtration (F)	Parthénogenèse (P)	5FP

b. Discrimination des réseaux par la diversité spécifique et fonctionnelle

Des différences significatives ont été trouvées pour tous les indices de diversité du mésozooplancton pour les marais doux et pour ceux du phytoplancton pour les marais salés (**Tableau 3.9**). Pour le phytoplancton, seul l'indice d'équitabilité au niveau des groupes fonctionnels est significatif pour les marais doux (**Tableau 3.9**).

Tableau 3.9 : Comparaison des indices de diversité entre les différents réseaux trophiques déterminés par la CAH par test ANOVA et Post-Hoc de Fisher. Les réseaux trophiques sont classés par le test Post-Hoc, les réseaux trophiques significativement similaires sont soulignés. Pour chaque variable, les réseaux trophiques sont rangés de la plus forte (+) à la plus faible valeur (-), NA indique qu'il n'y a pas de différence significative. RT: Réseau trophique ; D : diversité spécifique ; GrF: groupe fonctionnelle ; Nb: Nombre ; J': indice d'équitabilité ; Méso : mésozooplancton ; Phyto : phytoplancton

Variables	ANOVA (p-value)	Différence significative entre RT selon le test rangé de la plus forte à la plus faible valeur		
Diversité Marais Doux				
Nb D Méso	0,009	(+)	F13 F14 F11 F21 F3 F12 F22	(-)
J' D Méso	> 0,005	(+)	F12 F11 F13 F21 F14 F3 F22	(-)
Nb GrF Méso	0,04	(+)	F13 F11 F21 F14 F3 F22 F12	(-)
J' GrF Méso	> 0,005	(+)	F11 F12 F14 F13 F21 F3 F22	(-)
Nb D Phyto	**NA**			
J' D Phyto	**NA**			
Nb GrF Phyto	**NA**			
J' GrF Phyto	> 0,005	(+)	F11 F12 F13 F14 F22 F21 F3	(-)
Diversité Marais Salés				
Nb D Méso	**NA**	(+)		(-)
J' D Méso	**NA**	(+)		(-)
Nb GrF Méso	**NA**	(+)		(-)
J' GrF Méso	**NA**	(+)		(-)
Nb D Phyto	0,045	(+)	S4 S51 S2 S1 S3 S52 S5	(-)
J' D Phyto	> 0,005	(+)	S2 S3 S4 S51 S1 S5 S52	(-)
Nb GrF Phyto	0,04	(+)	S4 S1 S2 S3 S5 S51 S52	(-)
J' FGrF Phyto	> 0,005	(+)	S2 S3 S4 S51 S52 S1 S5	(-)

● *Mésozooplancton des marais doux*

Les tests Post-Hoc ont discriminé de manière significative les réseaux trophiques en trois mêmes groupes pour la diversité spécifique (Nb D Méso) et la diversité de groupes fonctionnels du mésozooplancton (Nb GrF Méso) (**Tableau 3.9**) : une diversité forte incluant le réseau F13 (environ 7 espèces et 6 groupes fonctionnels), une diversité moyenne incluant les réseaux F11, F14 et F21 (environ 6 espèces et 5 groupes fonctionnels), et une diversité faible incluant les réseaux F3, F12 et F22 (environ 5 espèces contre 4 groupes fonctionnels). Les espèces et les groupes fonctionnels sont répartis de manière plus équitable dans les réseaux F11 et F12 (valeur > 0,7), que dans les réseaux F3 et F22 où une espèce ou groupe prédomine la biomasse mésozooplanctonique (> 0,4). Les autres réseaux présentent des valeurs intermédiaires.

● *Phytoplancton des marais doux*

Chaque réseau trophique contient environ 14 groupes fonctionnels du phytoplancton, mais la répartition des groupes est différentes selon les réseaux : les groupes sont très équitablement répartis dans le réseau F11 (J'=0,8), équitablement répartis dans les réseaux

F12 et F13 (0,6>J'>0,5) alors que dans les autres réseaux un des groupes fonctionnels prédominent (J'<0,4) (**Tableau 3.9**).

● *Phytoplancton des marais salés*

Les tests Post-Hoc ont séparé les réseaux trophiques en trois groupes pour la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle phytoplanctonique des marais salés, mais ces groupes sont différents (**Tableau 3.9**). Les réseaux S4, S51 et S2 ont la diversité spécifique la plus élevée (environ 37 espèces), les réseaux S1, S3 et S52 moyenne (environ 26 espèces), le réseau S5 ne possède que 19 espèces phytoplanctoniques (**Tableau 3.9**). Les réseaux trophiques les plus riches sont les plus équitablement répartis ainsi que le réseau S3 (J'>0,6). Dans les autres réseaux, J' est inférieur à 0,3 indiquant la prédominance d'une espèce phytoplanctonique. La plupart des réseaux trophiques possèdent environ 15 groupes fonctionnels différents, excepté le réseau S3 représentant le réseau le plus diversifié (19 groupes fonctionnels) et S52 le moins diversifié (11 groupes fonctionnels) (**Tableau 3.9**). Dans la plupart des réseaux trophiques, les groupes fonctionnels sont équitablement répartis (J'>0,6), en revanche un groupe prédomine largement dans les réseaux S1 et S5 (J'<0,2) (**Tableau 3.9**).

c. Espèces et groupes fonctionnels indicateurs du type de réseau trophique

Phytoplancton des marais doux (**Figure 3.15**)

Dix-huit taxa phytoplanctoniques sont considérés comme caractéristiques du réseau trophique F3. Parmi ces 18 taxas, la majorité fait partie des algues vertes et plus particulièrement des Euglénophycées, des Chlorophycées et des Dinophycées, seulement quatre espèces de diatomées sont représentées (*Nitzschia spp, Nitzschia acicularis, Cyclotella spp, Cylindrotheca closterium*) et une espèce de cyanobactérie (*Oscilatoria spp*) (**Figure 3.15 A**). Sept taxa sont généralistes des 6 autres réseaux trophiques dont 3 diatomées, 2 Chlorophycées, 1 Zygnematales et 1 Dinophycées et les diatomées *Cymatopleura spp* et *Surrirela spp* le sont des réseaux F11 et F12 (**Figure 3.15 A**). *Haematococcus spp* et *Synura spp* sont spécialistes du réseau F21, *Navicula gregaria* du réseau F14, et *Melosira spp* de F11. Six taxa sont spécialistes du réseau F12 (*Amphipleura spp, Gyrosigma spp, Achnanthes spp¸ Nitzia sigma, Merismopedia spp,* **Figure 3.15 A**).

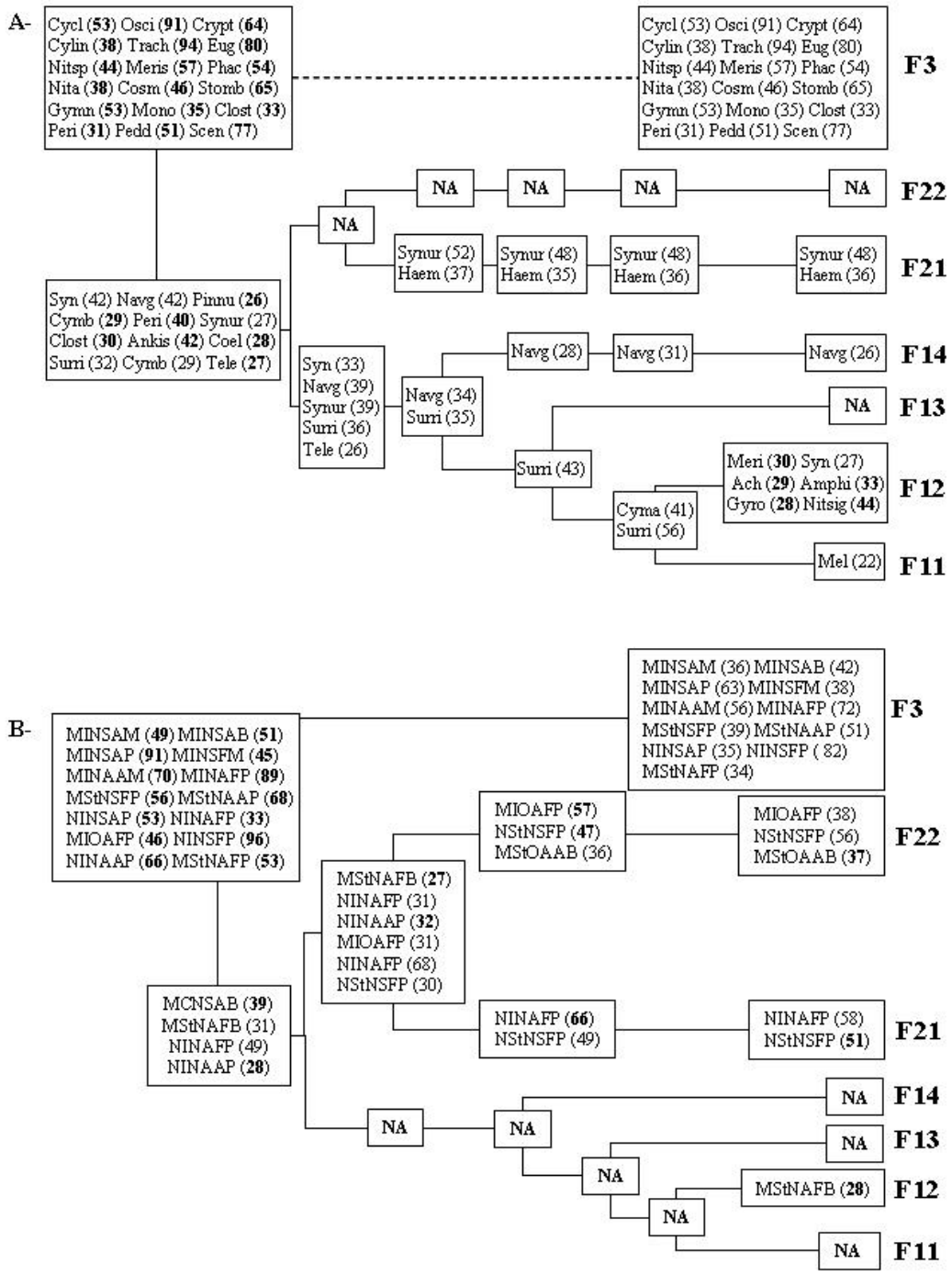

Figure 3.15: **Phytoplanctoniques des marais doux :** Valeur de l'IndVal (entre parenthèse) pour chaque niveau hiérarchique du dendrogramme obtenu par la CAH des biomasses de **A-** les espèces et **B-** des groupes fonctionnels. Les dénominations des groupes fonctionnels sont reportés dans le tableau 4 A. La valeur IndVal la plus forte pour une espèce donnée est en gras (Cycl: *Cyclotella spp*; Osci : *Oscilatoria spp*.; Crypt : *Cryptomonas spp* ; Cylin : *Cylindrotheca clostérium* ; Trach : *Trachelomonas spp* ; Eug : *Euglena spp* ; Nitsp : *Nitzschia spp* ; Nita : *Nitzschia acicularis* ; Meris : *Merismopedia spp* ; Phac *Phacu spyrum*, Cosm : *Cosmarium spp* ; Stomb : *Strombomonas spp* ; Gymn: *Gymnodinium spp* ; Mono : *Monoraphidium spp* ; Clost: *Closterium spp* ; Peri: *Peridinium spp* ; Pedd : *Pediastrum duplex* ; Scen : *Scenedesmus quadricauda* ; Syn : *Synedra spp* ; Navg : *Navicula gregaria* ; Tele: *Teleaulax acuta*; Pinnu : *Pinnularia spp ;* Cymb : *Cymbella spp* ; Synur : *Synura spp* ; Ankis : *Ankistrodesmus spp* ; Coel : *Coelastrum spp* ; Cymb : *Cymbella spp* ; Suri : *Surirella spp* ; Haem: *Haematococcus spp ;* Cyma: *Cymatopleura spp* ; Amphi : *Amphipleura spp* ; Ach : *Achnanthessp* ; Gyro : *Gyrosigma spp* ; Synur :*Synura spp*, Gyro : *Gyrosigma spp*).

Quatorze groupes fonctionnels du phytoplancton dont 10 groupes de taille supérieure à 20µm (micro) sont spécialistes du réseau trophique F3, plus particulièrement, six représentent des espèces phytoplanctoniques flagellées dont un groupe potentiellement toxique (MIOAFP) (**Figure 3.15 B**). Deux groupes fonctionnels sont généralistes des 6 autres réseaux trophiques un nanophytoplancton non flagellé et du microphytobenthos. Le réseau F22 est caractérisé par des groupes fonctionnels d'espèces potentiellement toxiques (MIOAFP dont *Gymnodinium spp* et MStOAAB dont *Nostoc spp*). Deux groupes fonctionnels représentant des nanoflagellés autotrophes sont spécialistes du réseau F21, alors que le réseau F12 est représenté par du microphytobenthos de milieu stagnant.

Mésozooplancton des marais doux (**Figures 3.16**)

Le genre *Bosmina* spp est généraliste de l'ensemble des réseaux trophiques, mais est particulièrement présent dans les réseaux F13 et F3 (**Figure 3.16 A**). Le réseau trophique F3 est caractérisé par la présence en abondance des copépodes Harpacticoïdes et *Acanthocyclops spp*, et des cladocères *Daphnia spp* (**Figure 3.16 A**). Les cladocères Chydoridae sont généralistes des six autres réseaux trophiques (**Figure 3.16 A**). *Chydorus spp* est spécialiste du réseau trophique F14, le copépode *Eurytemora affinis* et le cladocère *Cerodaphnia spp* du réseau F13 et le cladocère *Iliocorpus spp* du réseau F11 (**Figure 3.16A**).

Le réseau F3 est caractérisé par des organismes mésozooplanctoniques de grandes tailles à temps de génération long et le réseau F14 par des organismes de petites tailles à temps de génération court et capable de reproduction asexuée (**Figure 3.16 B**). Les organismes mésozooplanctoniques de taille moyenne sont généralistes des réseaux F11, F12 et F13.

:

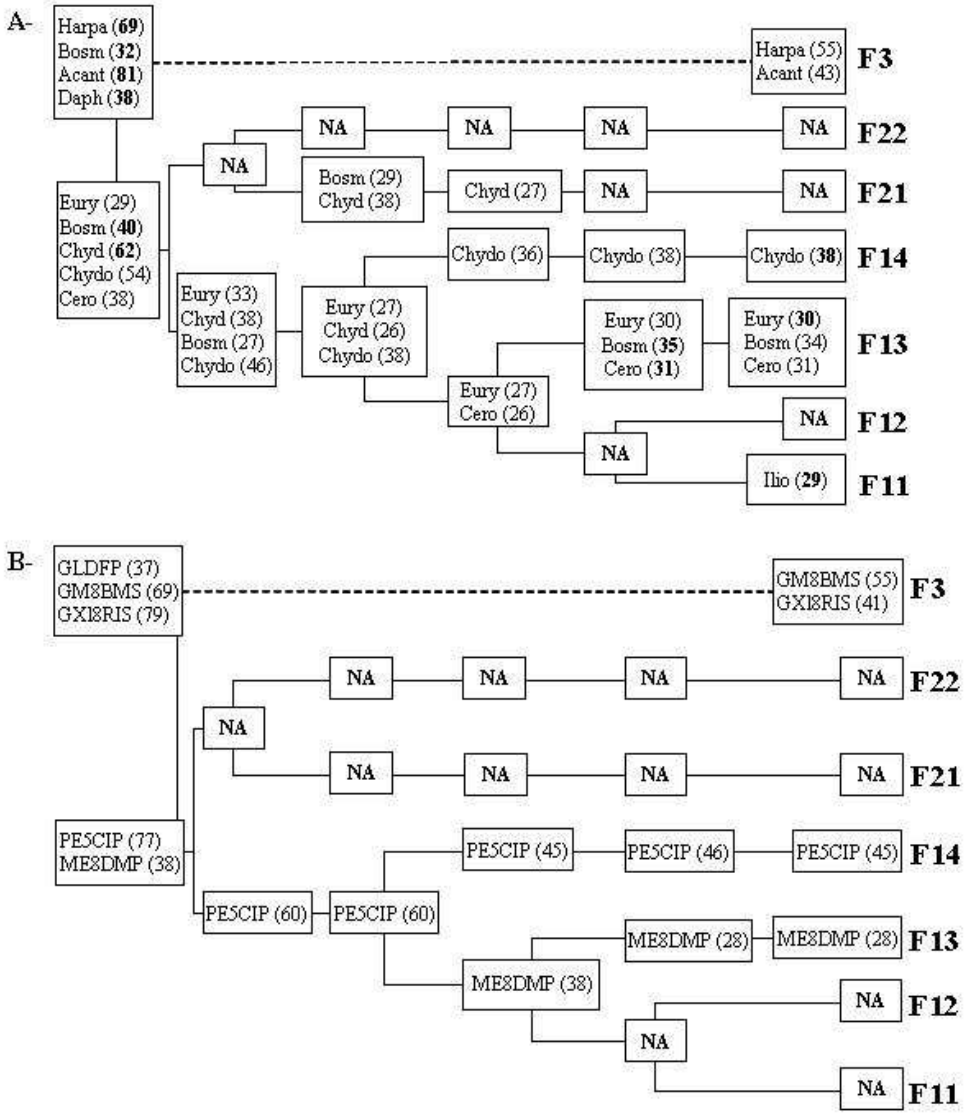

Figure 3.16: **Mésozooplanctoniques des marais doux** : Valeur de l'IndVal (entre parenthèse) pour chaque niveau hiérarchique du dendrogramme obtenu par la CAH des biomasses de **A-** les espèces et **B-** les groupes fonctionnels. Les dénominations des groupes fonctionnels sont reportés dans le tableau 4 B. La valeur IndVal la plus forte pour une espèce donnée est en gras (Harpa : Harpacticoïdes ; Bosm : *Bosmina spp* ; Acant : *Acanthocyclops spp* ; Daph : *Daphnia spp* ; Eury : *Eurytemora affinis* ; Chyd : Chydoridae ; Chydo : *Chydorus spp* ; Cero : *Cerodaphnia spp* ; Ilio : *Iliocryptus spp*)

Phytoplancton des marais salés (**Figure 3.17**)

Seize taxa phytoplanctoniques sont considérés comme caractéristiques du réseau trophique S5 dont huit diatomées et cinq Dinophycées (**Figure 3.17 A**). Seize taxa sont généralistes des six autres réseaux trophiques dont treize diatomées et une cyanobactérie (*Oscillatoria spp* ; **Figure 3.17 A**). Parmi ces seize taxa, *Gyrosigma spp* et *Nitzschia obtusa* sont plus particulièrement représentatifs des réseaux trophiques S51 et S52 (**Figure 3.17 A**). Les diatomées *Nitzschia clausii*, *Diaotoma spp*, *Coscinodiscus spp*, et *Tabellaria spp*, ainsi

que les algues vertes *Scrippsiella spp*, *Lepocinclis spp* et *Pandorina morum* sont spécialistes du réseau S51, alors que les diatomées *Climaconeis spp* et *Achnanthes spp* le sont de S52 (**Figure 3.17 A**). Les diatomées *Nitzschia longissima*, *Amphipleura spp* et *Cylindroteca spp* et le Dynophycées *Diploneis spp* sont généralistes des réseaux S1 à S4. *Haslea* spp et *Closterium* spp sont spécialistes de S1. S2 et S4 sont représentés uniquement par des diatomées (*Meridion* spp et *Achnantes* spp pour S1 et *Paralia spp*, *Leptocylindrus danicus*, *Guinardia spp* et *Cylindrotheca spp pour S2* ; **Figure 3.17 A**).

Dix groupes fonctionnels du phytoplancton sont spécialistes du réseau trophique S5 : quatre correspondent à du nanophytoplancton dont un potentiellement toxique, deux à du microphytobenthos et quatre à du microphytoplancton dont un potentiellement toxique (**Figure 3.17 B**). Quatre groupes fonctionnels sont généralistes des six autres réseaux trophiques (deux microphytobenthos et deux microphytoplancton) dont trois contenant des espèces dulcicoles soit sténohaline (1 groupe) soit euryhaline (2 groupes ; **Figure 3.17 B**). Un groupe fonctionnel correspondant à des espèces microphytoplanctoniques euryhalines est généraliste des réseaux S51 et S52, et deux sont spécialistes du réseau S51 (microphyto-plancton ou benthos, marine ou euryhaline ; **Figure 3.17 B**). Trois microphytoplanctons ou benthos euryhalins sont généralistes des réseaux S1 à S4 (**Figure 3.17 B**). Le réseau S1 est caractérisé par du nanophytoplancton dulcicole alors que le réseau S4 par du microphytoplancton dulcicole filamenteux et du nanophytoplancton euryhalin potentiellement toxique (**Figure 3.17 B**).

Mésozooplancton des marais salés (**Figures 3.18**)

Le copépode Calanoïde *Eurytemora affinis* est une espèce généraliste de l'ensemble des réseaux trophiques alors que les copépodes Harpacticoïdes et Cyclopoïdes le sont des réseaux S1 à S52 (**Figure 3.18 A**). Les cladocères *Bosmina spp* et *Daphnia spp* sont spécialistes de S52, *Chydorus spp* de S1 et les autres Chydoridae de S3 et S4 (**Figure 3.18 A**).

De la même manière, le groupe fonctionnel correspondant à des espèces à temps de génération long et reproduction sexuée sont généralistes de l'ensemble des réseaux trophiques (**Figure 3.18 B**). Les autres groupes fonctionnels correspondant à des espèces à temps de génération long le sont des réseaux S51 et S52 (**Figure 3.18 B**). S4 est caractérisé par la présence d'espèce à temps de génération plus court filtreur et capable de parthénogénèse (**Figure 3.18 B**).

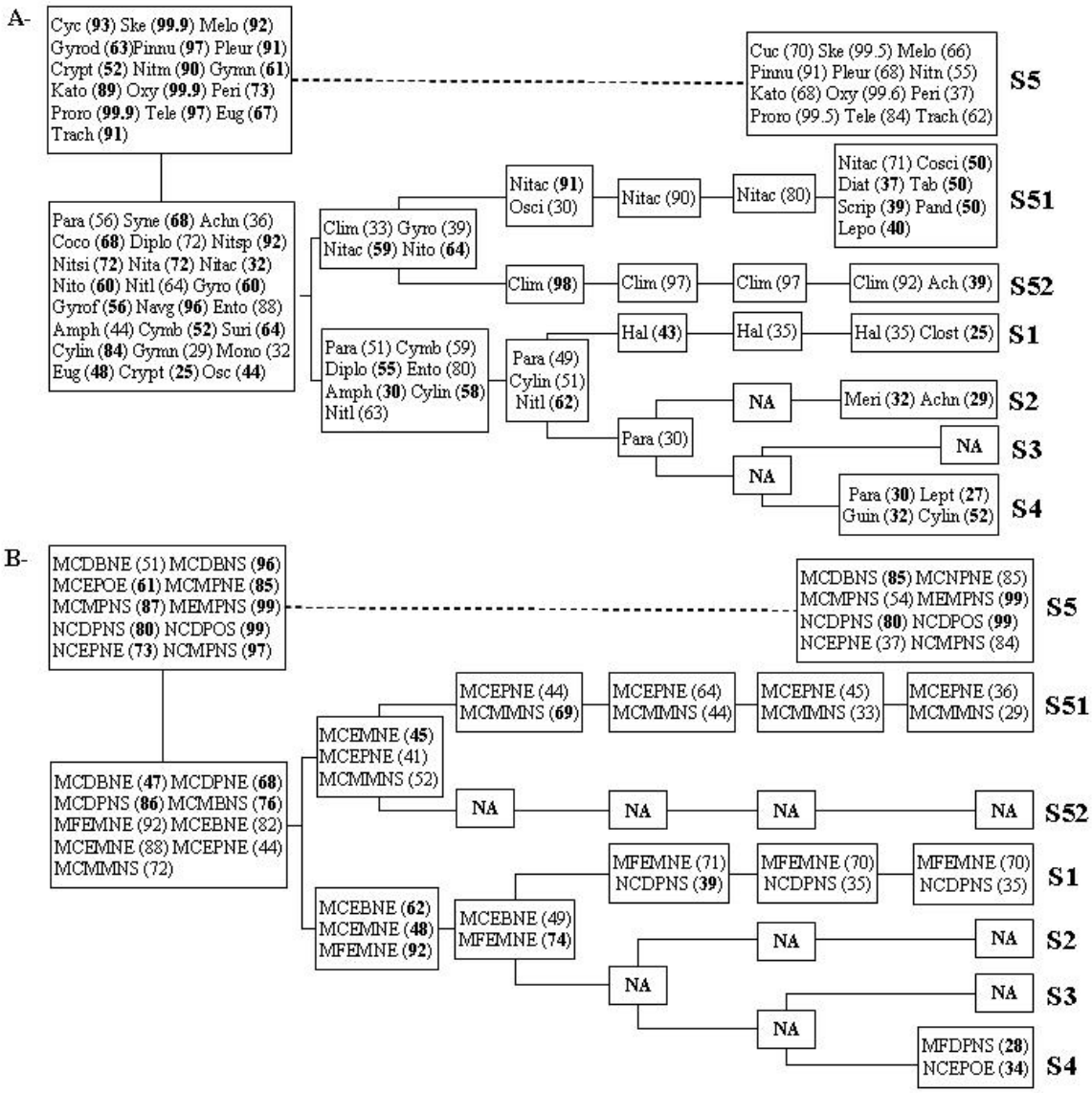

Figure 3.17 : **Phytoplanctoniques des marais salés** : Valeur de l'IndVal (entre parenthèse) pour chaque niveau hiérarchique du dendrogramme obtenu par la CAH des biomasses de **A-** les espèces et **B-** des groupes fonctionnels. Les dénominations des groupes fonctionnels sont reportés dans le tableau 5 A. La valeur IndVal la plus forte pour une espèce donnée est en gras (Cycl: *Cyclotella spp*; Ske : *Skeletonema spp* ; Melo : *Melosira spp* ; Gyrod : *Gyrosigma distortum* ; Pinnu : *Pinnularia spp* ; Pleur : *Pleurosigma spp* ; Crypt : *Cryptomonas spp* ; Nitn : *Nitzschia navicularis* ; Gymn: *Gymnodinium spp* ; Kato : *Katodinium spp* ; Oxy : *Oxyris marina* ; Peri: *Peridinium spp* ; Proro :*Prorocentrum spp* ; Tele: *Teleaulax acuta* ; Eug : *Euglena spp* ; Trach : *Trachelomonas spp* ; Para : *Paralia spp* ; Syne : *Synedra spp* ; Ach : *Achnanthes spp* ; Coco : *Coconeis spp* ; Diplo : *Diploneis spp* ; Nitsp : *Nitzschia spp* ; Nitsi : *Nitzschia sigma* ; Nita : *Nitzschia acicularis* ; Nitac : *Nitzschia clausii* ; Nitl : *Nitzschia longissima* ; Nito : *Nitzschia obtusa* ; Gyro : *Gyrosigma spp* ; Gyrof : *Gyrosigmafaciola* ; Navg : *Navicula gregaria* ; Ento : *Entoneis spp* ; Amphi : *Amphipleura spp* ; Cymb : *Cymbella spp* ; Suri : *Surirella spp* ; Cylin : *Cylindrotheca spp* ; Mono : *Monoraphidium spp* ; Osci : *Oscilatoria spp* ; Meri : *Meridion spp* ; Clim : *Climaconeis spp* ; Hal : *Haslea spp* ; Pand : *Pandorina morum* ; Cosci : *Coscinodiscus spp* ; Clost: *Closterium spp* ; Diat : *Diatoma spp* ; Lept : *Leptocylindrus danicus* ; Tab : *Tabellariap spp* ; Scri *Scrippsiella spp* ; Lepo : *Lepocinclis spp*)

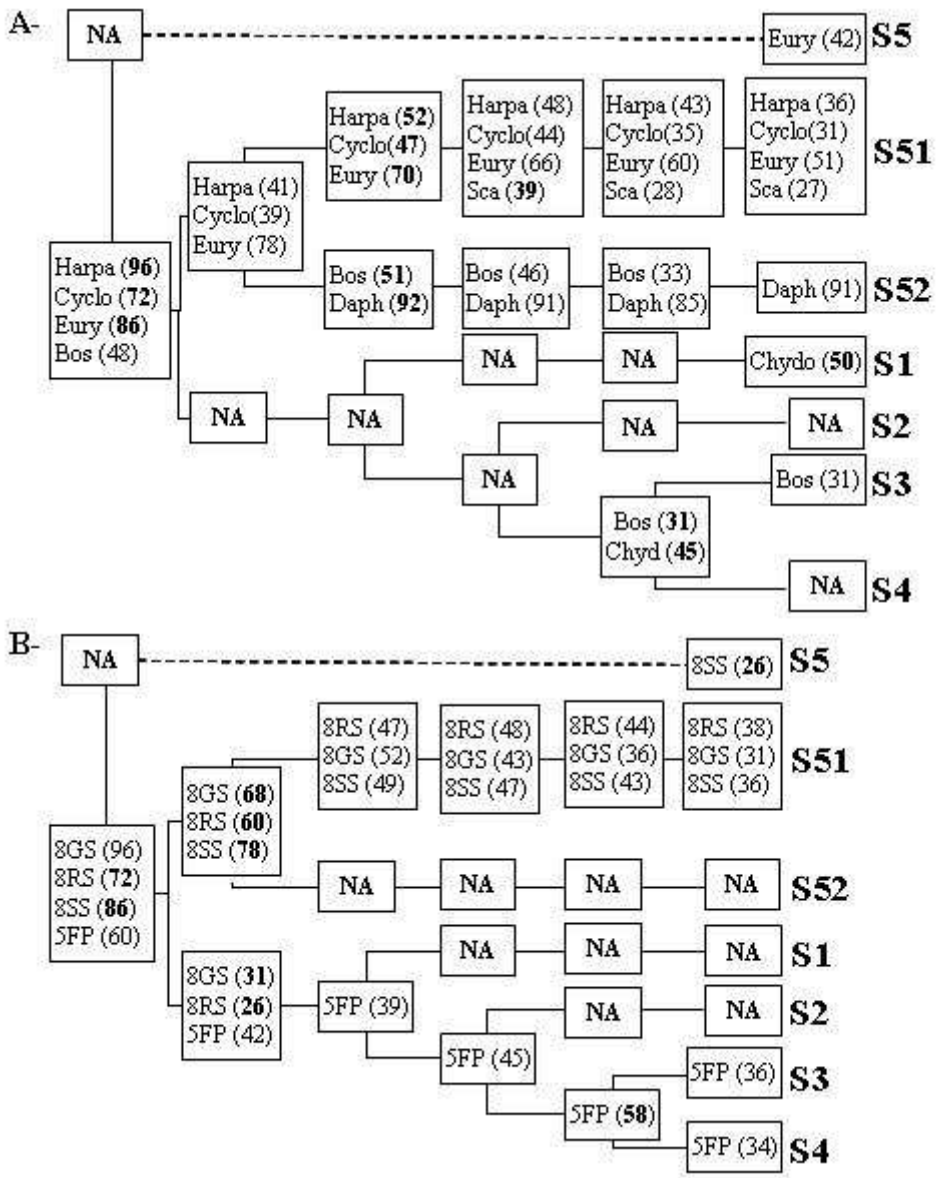

Figure 3.18 : Mésozooplanctoniques des marais salés :Valeur de l'IndVal (entre parenthèse) pour chaque niveau hiérarchique du dendrogramme obtenu par la CAH des biomasses de **A-** les espèces et **B-** les groupes fonctionnels. Les dénominations des groupes fonctionnels sont reportés dans le tableau 5 B. La valeur IndVal la plus forte pour une espèce donnée est en gras (Harpa : Harpacticoïdes ; Cyclo : Cyclopoïdes ; Bosm : *Bosmina spp* ; Daph : *Daphnia spp* ; Eury : *Eurytemora affinis* ; Chyd : *Chydorus spp* ; Sca : *Scapholedris spp*)

3.3. Discussion

3.3.1. La diversité fonctionnelle du phytoplancton et du mésozooplancton

L'approche fonctionnelle utilisée dans cette étude est comparée à l'approche par diversité taxonomique dans la compréhension du fonctionnement de l'écosystème. Des études précédentes ont montré que l'utilisation de la diversité fonctionnelle avait un pouvoir plus déterminant sur la compréhension du fonctionnement de l'écosystème par rapport à une approche via la diversité spécifique (Kruk et al. 2002). Cependant, cette approche reste encore timide au niveau du plancton, malgré quelques résultats prometteurs (Smayda & Reynolds 2001, Kruk et al. 2002, Reynolds et al. 2002, Smayda & Reynolds 2003, Barnett et al. 2007, Alves-de-Souza et al. 2008). Dans la plupart de ces études, le premier critère dans le choix des traits fonctionnels utilisés pour construire des groupes fonctionnels est souvent réalisé en fonction de la disponibilité des connaissances sur les espèces plutôt qu'en fonction des objectifs de l'étude.

L'originalité de notre approche par rapport à ces auteurs est d'associer un fonctionnement particulier défini au préalable (ici, le type de réseau trophique) à des traits fonctionnels. Afin d'associer de manière objective un trait fonctionnel à un type de réseau trophique, l'analyse du quatrième coin a permis une sélection de traits fonctionnels significatifs pour la construction de ces réseaux parmi les traits proposés par Reynolds et al. (2002) sur le phytoplancton ou Barnett et al. (2007) sur le mésozooplancton mais aussi en fonction de leur adéquation avec l'écosystème « marais ». Par exemple, la sensibilité du phytoplancton à la stratification estivale ne semble pas pertinent dans des systèmes peu profonds tels que les marais en comparaison à des lacs profonds (Reynolds et al. 2002). A la base, cette méthode du quatrième coin est utilisée pour relier des traits fonctionnels à des facteurs environnementaux dans le but de comprendre les processus biologiques qui régissent dans l'écosystème (Urban 2004). Finalement, les traits fonctionnels sélectionnés grâce à cette méthode semblent en adéquation à la fois avec les théories sur la structure des réseaux trophiques planctoniques ainsi qu'avec les conditions environnementales des marais charentais. Par exemple, Legendre et Rassoulzadegan (1995) ont déterminé que la taille du plancton (à la fois le phytoplancton et le zooplancton) était importante dans la structuration des réseaux trophiques en termes de sélectivité des proies (taille du plancton, sélectivité des prédateur zooplanctonique, spectre de taille des proies, type d'alimentation). En conditions limitantes de nutriments, seul le phytoplancton de petite taille peut se développer, et de petits brouteurs sont alors essentiels pour transférer la matière vers les plus hauts niveaux trophiques

(Legendre & Rassoulzadegan 1995). De la même manière, la possibilité du phytoplancton de se développer en colonie filamenteuse, en colonie compact ou libre va impliquer une différence en termes de type de prédateur et donc en terme de réseau trophique. La toxicité des algues apparait aussi comme un trait fonctionnel important puisque les toxines peuvent provoquer la mort des organismes planctoniques et ainsi déstructurer le réseau trophique (Briand 2008). Les blooms d'algues toxiques peuvent aussi être liés à des phénomènes d'eutrophisation (Heisler et al. 2008). De plus, les marais sont des systèmes changeants, dont le réseau trophique peut être à la fois influencé par la mer et par le bassin versant provoquant un mélange entre espèces d'eau douce et d'eau salée, par des phénomènes de remise en suspension d'espèces benthiques ou épiphytiques pouvant intervenir, soit par les courants de marée (marais salés), soit par les courants induits par l'ouverture/ fermeture des portes à la mer (marais doux). Il semble donc logique que la possibilité de trouver des espèces d'eau douce ou d'eau salée, la capacité à résister à des variations de salinité (plasticité) et le mode de vie (phytoplancton/ benthos/ épiphyte) apparaissent comme des traits fonctionnels significatifs. Enfin, la capacité à coloniser un milieu de manière plus ou moins rapide apparait importante pour comprendre la dynamique saisonnière des organismes planctoniques. Ainsi, les traits fonctionnels 'temps de génération' et 'reproduction' (sexuée vs asexuée) peuvent être des processus important pour comprendre cette dynamique.

3.3.2. Relation entre diversité spécifique et diversité fonctionnelle

La relation entre diversité et type de réseau trophique a été étudiée à travers l'utilisation de différentes métriques : la richesse, l'équitabilité (Washington 1983) et les espèces indicatrices (Dufrene & Legendre 1997).

Dans notre étude, les diversités spécifique et fonctionnelle évoluent dans le même sens. De manière globale, plus les réseaux trophiques présentent une forte diversité spécifique, plus la diversité fonctionnelle est importante. De la même manière, plus les réseaux sont diversifiés, plus les espèces ou groupes fonctionnels sont équitablement répartis. En marais doux, il est intéressant de remarquer que plus les réseaux multivores sont 'forts' (fortes biomasses des 3 classes de phytoplancton, des protozoaires bactéries et mésozooplancton), plus leur diversité phytoplanctonique et mésozooplanctonique diminue et plus une espèce ou un groupe fonctionnel domine la communauté. Ces réseaux se mettent donc en place lors de blooms phytoplanctoniques souvent monospécifiques.

La méthode des espèces indicatrices (IndVal) permet de proposer un assemblage d'espèces qui caractérise un site ou un groupe de sites (Dufrene & Legendre 1997, Modéran et al. 2010). Cette méthode a été appliquée à la fois sur les espèces et les groupes fonctionnels. D'un point de vue général, l'utilisation des groupes fonctionnels permet de simplifier l'interprétation des résultats, et plus particulièrement permet de mieux appréhender le fonctionnement des réseaux trophiques.

Même si le réseau multivore à fortes biomasses (F3) contient la plus faible diversité fonctionnelle, il comporte le plus grand nombre de groupes fonctionnels spécialistes : ceci implique une structure de communautés très différente des autres réseaux trophiques, avec des fonctionalités différentes. Plus particulièrement, ce type de réseau trophique est dominé par des phytoflagellés de moyennes (nano) à grandes tailles (micro). Une grande partie de ces phytoflagellés sont capables de mixotrophie, ces espèces peuvent donc être plus compétitives que les autres espèces de phytoplancton (Porter 1988). Il a, par exemple, été mis en évidence que les espèces mixotrophes pouvaient représenter 55 % de la bactérivorie de l'ensemble de la communauté hétérotrophe leur conférant un rôle central dans la boucle microbienne (Porter 1988).

Les réseaux multivores F3 et F22 et le réseau microbien S5 sont caractérisés par des espèces phytoplanctoniques potentiellement toxiques correspondant soit à des cyanobactéries, soit à des phytoflagellés. De manière générale observée dans d'autres systèmes, lorsque ces cellules dominent la communauté phytoplanctonique en période de bloom, les prédateurs semblent se nourrir en priorité de cellules non toxiques. Ainsi, les cellules toxiques seraient moins prédatées donc dominantes dans le milieu (Hansson et al. 2007). Les toxines produites par ces cellules peuvent être relarguées dans la colonne d'eau, engendrant des modifications au niveau des structures des communautés. Leur toxicité peut engendrer des phénomènes importants de mortalité des maillons supérieurs (Smith et al. 1999). De plus, les toxines produites sont dans certains cas des molécules entrant dans les phénomènes d'allélopathie : elles peuvent soit stimuler soit provoquer la mort d'autres cellules phytoplanctoniques, les rendant plus compétitrices, notamment durant les phénomènes d'eutrophisation (Karjalainen et al. 2007).

En ce qui concerne les algues des marais salés, les groupes fonctionnels montrent un mélange d'espèces marines et dulcicoles plus ou moins sténohalines, pouvant être benthiques ou planctoniques. Ces groupes se retrouvent sur la plupart des réseaux trophiques des marais salés et sont donc beaucoup trop généralistes pour être associés à un fonctionnement particulier. Cependant, cette hétérogénéité permet de mettre en évidence des mécanismes plus

globaux dus à la structure des marais salés. En effet, le mélange entre espèces dulcicoles et marines impliquent une double influence avec des apports d'eau douce par le bassin versant et des apports d'eau de mer par les phénomènes de marée. De plus, les courants de marée dans les canaux provoquent des phénomènes de remise en suspension du sédiment sur lequel se développe le microphytobenthos. Ces microalgues deviennent alors disponibles pour les organismes planctoniques et interviennent dans leur régime alimentaire. Le couplage benthos-pelagos est d'ailleurs un phénomène très important dans le fonctionnement des réseaux trophiques des vasières intertidales (écosystèmes connexes au marais situés en aval sur le méta-écosystème pertuis charentais ; Guarini et al 2008).

Pour le zooplancton, de manière générale, le même modèle se dessine entre espèces et groupes fonctionnels indicateurs : quand une espèce ou un groupe d'espèces est spécialiste d'un type de réseau trophique, le groupe fonctionnel auquel elles appartiennent est indicateur de ce même réseau trophique. Par exemple, *Chydorus sp* et son groupe fonctionnel correspondant (PE5IP) sont tous deux spécialistes du réseau F14. Deux explications peuvent être avancées : soit l'identification taxonomique n'est pas assez fine pour certains groupes, soit les traits fonctionnels choisis illustrent bien la sensibilité du zooplancton aux conditions environnementales ou au type de réseau trophique (Barnett et al. 2007). Les traits choisis, en particulier 'la taille moyenne', 'la reproduction' et le 'temps de génération', permettent d'avoir une idée sur les stratégies démographiques adoptées par les espèces constituant le groupe fonctionnel considéré : stratégie-r ou stratégie-K. Les espèces à stratégie-r sont caractérisées par de petits organismes qui allouent peu d'énergie à la reproduction (reproduction asexuée par parthénogénèse) et qui présentent un fort taux de reproduction (temps court entre l'éclosion et la première génération à se reproduire, Pociecha & Wilk-Wozniak 2006). Les espèces à stratégie-K sont des espèces de grandes tailles qui allouent plus d'énergie à la reproduction (reproduction sexuée uniquement) et qui ont un taux de reproduction plus lent (Pociecha & Wilk-Wozniak 2006). Les réseaux 'hiver biologique' et 'herbivore' des marais doux (F11, F12 et F13) sont constitués de zooplancton de tailles moyennes plutôt à stratégie-r peu sélectif et passif en termes de prédation (organisme filtreur : *Bosmina sp* et *Cerodaphnia sp*) mais se nourrissant sur un spectre de taille étroit de proies (Barnett et al., 2007) : ces organismes sont donc essentiellement herbivores, voire bactérivores puisqu'incapable de prédater des organismes hétérotrophes capables d'échappement (protozoaires ou microzooplancton). Par leur stratégie démographique et leur type de nutrition, ces organismes vont donc pouvoir se développer de manière rapide lors des faibles abondances de protozoaires et de microzooplancton tel qu'observé pour les réseaux

F11, F12 et F13. Le réseau trophique multivore à faibles biomasses F14 est quant à lui caractérisé par des cladocères de petites tailles (stratégie-r) capables de se nourrir sur des organismes de petites tailles. Le zooplancton de grande taille (copépodes) à stratégie démographique de type K est caractéristique du réseau multivore fort F3 capable de se nourrir sur une large gamme de tailles et de sélectionner leur nourriture. La taille moyenne des organismes mésozooplanctoniques, constituant le dernier maillon du réseau trophique planctonique , peut avoir un impact sur le transfert de la matière vers les maillons supérieurs, c'est-à-dire sur l'efficacité écotrophique, en particulier les larves de poisson préférant d'une manière générale des organismes de grandes tailles tels que des copépodes (Beaugrand 2005). Par conséquent, l'efficacité écotrophique serait plus importante dans les réseaux de types multivores, que dans les autres réseaux. Cependant, la perte de matière et d'énergie est moins importante dans un réseau herbivore que dans un réseau multivore, de par le nombre de voies de transfert de matière plus réduit. L'efficacité écotrophique au sein du réseau herbivore est donc plus élevée (Legendre & Rassoulzadegan 1995). Toutefois, les organismes de taille réduite du maillon supérieur (mésozooplancton de taille moyenne) peuvent-ils être prédatés par les larves de poisson, ou est-il nécessaire d'inclure un maillon entre ces larves et le mésozooplancton (par exemple, petites larves d'insectes) qui dans ce cas diminuerait son efficacité écotrophique ?

Enfin, seuls les réseaux herbivores dans les marais salés (S51, S3 et S4) ont des groupes fonctionnels spécialistes du mésozooplancton, observations en accord avec les théories de Legendre et Rassoulzadegan (1995) sur la dominance du zooplancton métazoaire dans ce type de réseau trophique. Cependant, comme en eau douce, les stratégies démographiques des organismes mésozooplanctoniques différent selon le type de réseau herbivore. Les réseaux herbivore à biomasses faibles et moyennes (S3 et S4) sont caractérisés par des organismes de taille moyenne à stratégie-r (*Bosmina spp* et Chydoridae) alors que le réseau herbivore à forte biomasse (S51) par des organismes de grande taille à stratégie-K (principalement des copépodes). Il est possible que la taille moyenne des organismes mésozooplanctoniques dans ces réseaux soit conditionnée par la taille du phytoplancton. En effet, les cladocères de taille moyenne sont capables de filtrer du phytoplancton de taille plus petit que les copépodes (Barnett et al. 2007). Or, le réseau herbivore à forte biomasses est caractérisé par un bloom de microphytoplancton, alors que les autres réseaux herbivores sont caractérisés par du picophytoplancton.

En résumé, l'approche par diversité fonctionnelle permet d'améliorer la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques des marais doux et

salés. Une observation simple de la taille du mésozooplancton sans une connaissance forte en systématique peut aider la détermination de certains types de réseau trophique : les petits cladocères sont caractéristiques d'un réseau multivore à biomasse faible dans les marais doux, les cladocères de taille moyenne des réseaux herbivores et 'hiver biologique' et les copépodes et cladocères de grande taille du réseau multivore fort. En marais salé, la taille permet surtout de discriminer le stade du réseau herbivore : les cladocères de taille moyenne sont présents dans les réseaux herbivores à biomasses faibles et moyennes, les copépodes dans le réseau herbivore à fortes biomasses.

Partie 4 : Facteurs influençant l'évolution spatio-temporelle des compartiments planctoniques

4.1. Démarche statistique

Afin d'expliquer la variabilité spatio-temporelle des communautés planctoniques (M), une décomposition de variance a été utilisée sur les données de biomasses des compartiments planctoniques afin d'évaluer l'importance relative de trois groupes de paramètres (physico-chimie P, facteurs environnementaux F et matière organique particulaire M).

Cette technique permet d'évaluer différentes composantes de la variance de la matrice expliquée (M) : 1) l'effet 'pur' attribuable à chacune des matrices explicatives (P, F ou M) et non partagée avec l'une ou l'autre des 2 autres matrices, 2) la part redondante entre les trois matrices et 3) l'effet 'résiduel', c'est-à-dire la variance inexpliquée par l'utilisation de ces trois matrices (Figure 3 ; Borcard et al. 1992, Volis et al. 2011). Différentes Analyses de Redondances (ARD) et ARD partielles (ARDp) sont menées sur les diverses combinaisons possibles d'une, deux ou des trois matrices en contraignant tour à tour chaque matrice en covariables. L'analyse des redondances (ARD) (van den Wollenberg 1977) est également appelée Analyse en Composantes Principales sur Variables Instrumentales (ACPVI). Cette méthode est basée sur une ACP du tableau M. L'ARD est une ACP des prédictions du tableau M obtenues par les régressions multiples sur des variables contraignantes P et/ou F et/ou M. A partir des diverses ARD et ARDp, la variance associée à chaque composante peut être calculée ('P, 'F', 'M', 'P+F', 'P+M', 'F+M', 'P+F+M', 'composantes résiduelle'), le calcul de chacune est détaillée dans Legndre et Rivkin (2008).

Dans une décomposition de variance, le nombre de variables explicatives doit être inférieur au nombre de variables expliquées. Le nombre de variables explicatives a donc été réduit en appliquant une ACP sur chaque matrice explicative (P, F et M). Les valeurs des premiers axes de chaque ACP sont alors utilisées comme nouvelles variables explicatives dans la décomposition de variance. Le nombre d'axes de chaque ACP est choisi afin de représenter le plus de variation de la matrice de départ. Ces tests ont été réalisés en utilisant le package ade4 (Thioulouse et al. 1997) et le package vegan (Dixon 2003) du logiciel R.

4.2. Résultats

4.2.1 Réduction des matrices physico-chimiques, facteurs environnementaux et MOP

Les ACP sur les paramètres physico-chimiques et les facteurs environnementaux sont les mêmes que dans la partie 1 de ce chapitre. Seuls les trois premiers axes de chaque matrice ont été conservés comme nouveaux axes explicatifs. La signification de chaque axe est reportée dans le **Tableau 3.10**.

ACP sur la matière organique particulaire (MOP)

Les trois premiers axes de l'ACP ont été sélectionnés et expliquent 62% de la variance de la matrice de données de base pour les marais doux et 74 % pour les marais salés.

Pour les marais doux, la première composante principale (M1) était négativement corrélée à la chlorophylle, au phéopigment, au NOP et au COP (13%, 11%, 11% et 10% de la variance, respectivement) traduisant ainsi le cycle saisonnier de la quantité de matière organique particulaire. Par opposition, M2 et M3 portaient des informations concernant la qualité de la MOP : M2 était en effet positivement corrélée au pourcentage de chlorophylle active totale, supérieure à 20 µm et entre 3 et 20 µm (29%, 22% et 16%, respectivement) traduisant la qualité du phytoplancton et M3 était négativement expliquée par le rapport C/N (55%) traduisant la qualité de la MOP (**Tableau 3.10**).

Pour les marais salés, M1 portaient des informations sur la quantité de chlorophylle et donc le phytoplancton par classe de taille. M2 et M3 traduisaient davantage la qualité de la MOP : M2 étant positivement corrélée à la concentration en phéopigment et en POP (16% et 14%, respectivement) soit la qualité du phytoplancton, M3 était positivement expliquée par le rapport isotopique de l'azote (12%) et négativement par le rapport C/N (27%) soit la qualité de la MOP (**Tableau 3.10**).

Tableau 3.10 : Interprétation des composantes principales des ACP réalisées sur les paramètres physico-chimiques, les facteurs environnementaux et la matière organique particulaire utilisées comme nouvelles variables. MIP : Matière inorganique particulaire, NO_3 : nitrate, NO_2 : nitrites, O_2 : concentration en oxygène dissous, MES : Matière en suspension, NH_4: ammonium, PO_4 : phosphate, % O_2: Saturation en oxygène, M/BV : rapport surface du marais / surface du bassin versant, STEP: Station d'épuration, Chl a : Chlorophylle a, Chl act : Chlorophylle active, C/N : rapport carbone organique particulaire/azote organique particulaire, POP : Phosphore organique particulaire

Composantes Principales des ACP utilisées comme nouvelles variables	**Explication des composantes**	**Interprétation**
Marais doux		
Paramètres Physico-Chimiques		
P1	+ Température; MIP - NO_3 and NO_2	Cycle saisonnier/ Disponibilité en nutriments azotés
P2	+ O_2 and pH	Balnce nette hétéro- / ututrophie
P3	- MES, NH_4, SIM and PO_4	Hydodynamique sédimentaire
Facteurs environnementaux		
E1	+ M/BV, % canaux primaires	Structure Hydrographique
E2	+ % urbanisation, STEP - % Culture	Activités humaines
E3	+ Réalimentation Charente, % Bois - M/BV	Renouvellement de l'eau
Matière organique particulaire		
M1	- Chl a; Phéopigment; NOP; COP	Cycle saisonnier de la quantité de MOP
M2	+ Chl act tot, > 20µm et entre 3 et 20µm	Qualité du phytoplancton
M3	+ C/N	Qualité de la MOP
Marais salés		
Paramètres Physico-Chimiques		
P1	- Température, NH_4, NO_2, PO_4	Cycle saisonnier / Disponibilité en nutriment (N et P)
P2	+ NO_3, % O_2 - MIP	Eutrophisation
P3	+ MES, MIP	Turbidité
Facteurs environnementaux		
E1	Ensemble des activités anthropiques	Activités anthropiques
E2	- Pluviométrie, force du vent	Climat
E3	- Température air, Direction du vent	Climat
Matière organique particulaire		
M1	- Chl a tot, <3µm, >20µm	Quantité de chlorophylle et classe de taille
M2	+ Phéopigment, POP	Qualité du phytoplancton
M3	+ $\delta^{15}N$ - C/N	Qualité de la MOP

4.2.2. Décomposition de variance de la variabilité spatio-temporelle du plancton

Ces analyses ont été réalisées en utilisant les trois premiers axes des ACP réalisées sur les paramètres physico-chimiques, les facteurs environnementaux et la matière organique particulaire.

Quatorze analyses ont été réalisées (7 ARD et 7 pARD; **Tableau 3.11**) pour calculer la variance planctonique expliquée par ces 3 matrices dans les marais doux et les marais salés. La somme des valeurs canoniques représentent la proportion de variance des données planctoniques expliquées par chaque analyse statistique (**Tableau 3.11**).

Pour les marais doux, la MOP explique à elle seule significativement une large proportion de la variabilité du plancton (21%), alors que les paramètres physico-chimiques n'expliquent à eux seul que 3,3% de la variabilité. Les effets croisés de la MOP avec les paramètres physico-chimiques, de la MOP avec les facteurs environnementaux et des trois matrices expliquent significativement une faible proportion de la variabilité du plancton (1,7%, 2,3% et 1,2%, respectivement ; **Tableau 3.11 et Figure 3.19 A**). Une grande part (69%) de la variance reste toutefois non expliquée par l'ensemble des trois matrices (Résiduels, **Figure 3.19 A**).

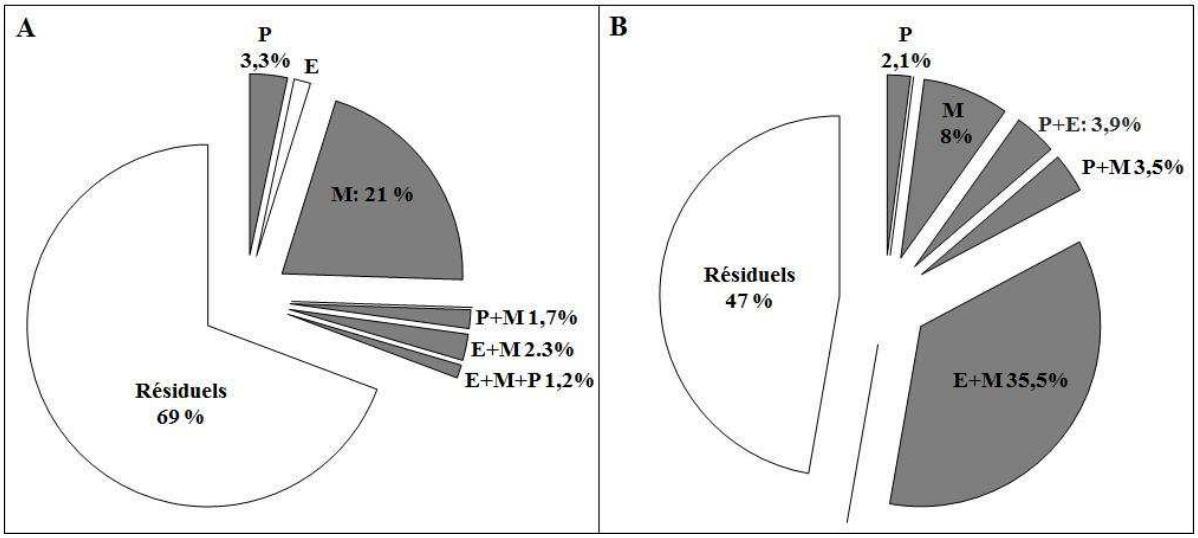

Figure 3.19 : Diagramme de la décomposition de variance de la variabilité des comportements planctoniques pour **A-** les marais doux et **B-** les marais salés. Chaque camembert représente la variation des compartiments planctoniques expliquée par les paramètres physico-chimiques (P), les facteurs environnementaux (E) et la matière organique particulaire (M) et leurs effets croisés. Camembert gris : Significativité des ARD partielle ; Camembert blanc : Non significatif.

Pour les marais salés, l'effet croisé Facteur environnementaux et MOP explique significativement la plus large proportion de la variabilité du plancton (35,5%), la MOP seule explique significativement 8% de la variabilité (**Tableau 3.11 et Figure 3.19 B**). Les paramètres physico-chimiques, l'effet croisé paramètres physico-chimiques et facteurs environnementaux et paramètres physico-chimiques et MOP n'expliquent significativement qu'une faible part de la variabilité du plancton (2,1%, 3,9% et 3,5%, respectivement, **Figure 3.19B**).

Tableau 3.11 : Résultats des ARD et des ARD partielles (pARD) de la décomposition de variance et leur significativité

Analyse statistique	Variables contraintes	Covariables	Somme des valeurs canoniques	Significativité des axes canoniques (p-value)
Marais doux				
ARD	Phys	-	0,06871	0,03
ARD	Env	-	0,04335	0,02
ARD	MOP	-	0,27785	0,001
ARD	Phys+Env	-	0,10024	0,03
ARD	Phys+POM	-	0,29237	0,002
ARD	Env+POM	-	0,27376	<0,001
ARD	Phys+Env+POM	-	0,3072	<0,001
pARD	Phys	EnvB+DOM	0,03344	0,07
pARD	Env	PhysB+DOM	0,01483	0,11
pARD	POM	PhysB+EnvB	0,20696	<0,001
pARD	Phys+Env	DOM	0	0,08
pARD	Phys+POM	EnvB	0,0167	<0,001
pARD	Env+POM	PhysB	0,02345	0,001
pARD	Phys+Env+POM	-	0,01182	0,001
Marais salé				
ARD	Phys	-	0,3449	0,04
ARD	Env	-	0,004	0,4
ARD	MOP	-	0,42802	0,01
ARD	Phys+Env	-	0,38014	0,02
ARD	Phys+POM	-	0,48739	0,03
ARD	Env+POM	-	0,43695	0,02
ARD	Phys+Env+POM	-	0,45777	0,04
pARD	Phys	Env+POM	0,02082	0,03
pARD	Env	Phys+POM	0	0,9
pARD	POM	Phys+Env	0,07763	<0,001
pARD	Phys+Env	DOM	0,03855	<0,001
pARD	Phys+POM	EnvB	0,03524	<0,001
pARD	Env+POM	PhysB	0,35532	<0,001
pARD	Phys+Env+POM	-	0	0,8

4.2.3. Explication de la variabilité spatio-temporelle du plancton

Afin d'expliquer la variabilité spatio-temporelle du plancton dans les marais doux et salés, les ARD totales comprenant les trois premiers axes des ACP des paramètres physico-chimiques, des facteurs environnementaux et de la MOP ont été interprétés.

Les marais doux

Les axes 1 et 2 de l'ARD expliquent 77% de la variabilité des compartiments planctoniques. Le premier axe de l'ARD est corrélé négativement avec les bactéries, le nanophytoplancton et le picophytoplancton (21%, 24% et 16%, respectivement) et négativement avec les protozoaires (39%) (**Figure 3.20 A**). L'axe 1 est expliqué positivement par la variable M1 (35%, cycle saisonnier de la MOP) et négativement par la variable P1 (22%, cycle saisonnier et disponibilité en nutriments azotés) (**Figure 3.20 B**). La variable M3 (qualité de la MOP par le rapport C/N) est positivement corrélée à l'axe 2 (**Figure 3.20 B**).

Les coordonnées des stations-dates ont été projetées sur les deux premiers axes de l'ARD (**Figure 3.20 C**). La dispersion des stations-dates par réseau trophique a été représentée grâce à la fonction s.class du package Ade4 du logiciel R (**Figure 3.20 C**). Les réseaux trophiques s'alignent clairement en fonction de l'axe 1, axe correspondant au cycle saisonnier (**Figure 10 C**). Plus les valeurs des coordonnées sont négatives sur cet axe, plus la température, la quantité de MOP, de bactéries, de nano et de picophytoplancton augmentent, et plus les concentrations en nitrates et en nitrites diminuent (**Figure 3.20 C**).

Tableau 3.12 : Comparaison entre les différents réseaux trophiques déterminés par la CAH par test ANOVA et Post-Hoc de Fisher. Les réseaux trophiques sont classés par le test Post-Hoc, les réseaux trophiques significativement similaires sont soulignés. Pour chaque variable, les réseaux trophiques sont rangés de la plus forte (+) à la plus faible valeur (-). RT: Réseau trophique.

Variables	**ANOVA (p-value)**	**Différence significative entre RT selon le test rangé de la plus forte à la plus faible valeur**
Température	> 0,005	(+) F3 F22 F21 F14 F13 F12 F11 (-)
Nitrates	> 0,005	(+) F11 F12 F13 F14 F21 F22 F3 (-)
Nitrites	0,04	(+) F11 F13 F13 F14 F21 F22 F3 (-)
Chl a	> 0,005	(+) F3 F22 F21 F14 F13 F12 F11 (-)

Les réseaux trophiques F11 et F12 sont typiques des périodes froides (< 8°C) à fortes concentrations en nitrates (> 35 $mg.L^{-1}$) et en nitrites (F11 : 0,3 $mg.L^{-1}$, F12 : 0,15 $mg.L^{-1}$) et présentant des faibles quantités de MOP (Chl a < 7 $\mu g.L^{-1}$ par exemple) (**Tableau 3.12**). Les autres réseaux trophiques sont présents sur des périodes plus chaudes (**Tableau 3.12**).

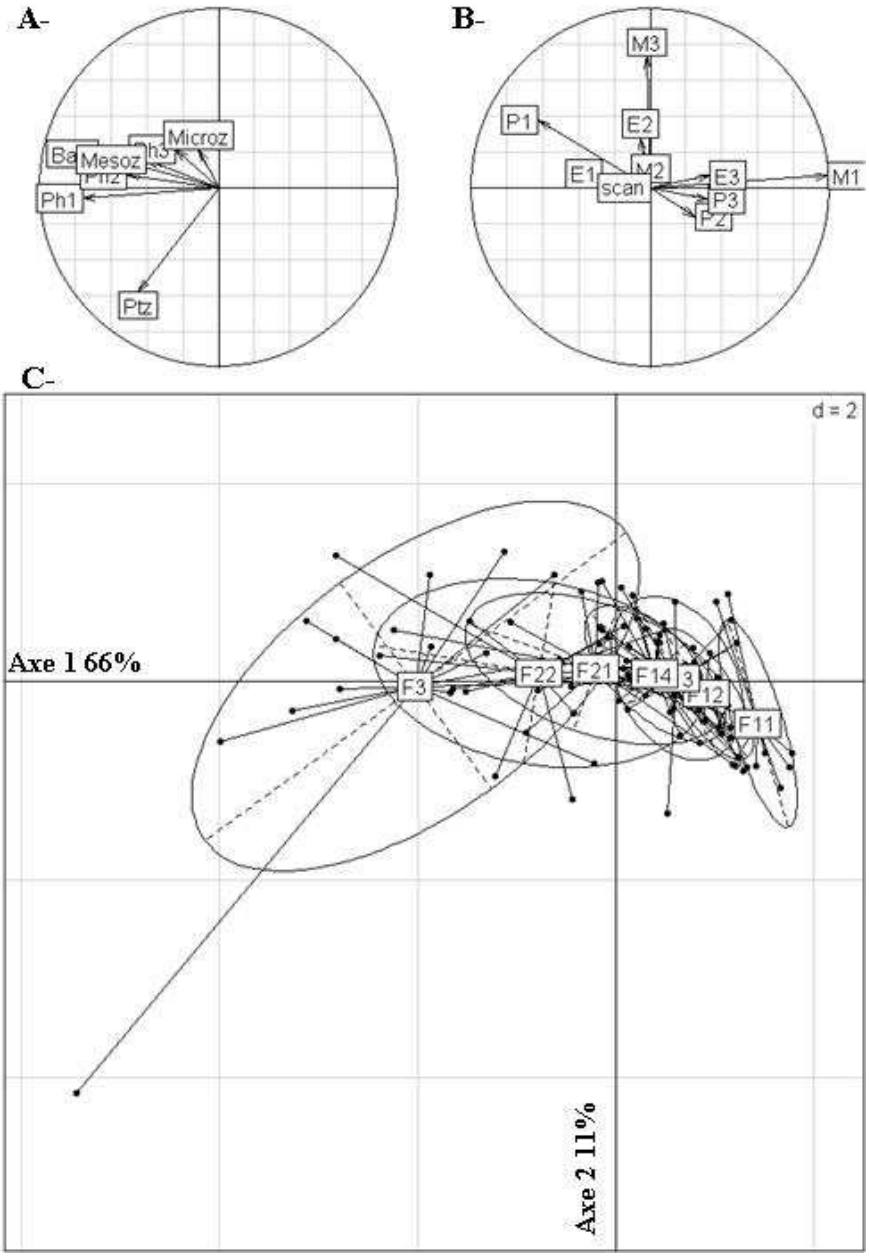

Figure 3.20 : Représentation des axes 1 et 2 de l'ARD totale des marais doux avec **A-** le cercle de corrélation des variables expliquées (Bact : bactérie, Ph1 : picophytoplancton, Ph2: nanophytoplancton, Ph3 : microphytoplankton, Ptz : protozoaire, Microz : microzooplancton métazoaire, Mesoz : Mesozooplancton), **B-** le cercle de corrélation des variables explicatives (P1, P2 et P3 : axes de l'ACP des paramètres physico-chimiques ; E1, E2 et E3 : axes de l'ACP des facteurs environnementaux; M1, M2 et M3 : axes de l'ACP sur la MOP) et **C-** projection des stations/dates regroupées selon le type de réseau trophique (F11, F12…) par la fonction s.class du package R ade4.

Le réseau trophique F3 présente les valeurs en Chlorophylle les plus élevés (<212 µg.L-1), les réseaux F22 et F21 des concentrations moyennes (entre 60 et 90µg.L^{-1}) et les réseaux F13 et F14 des concentrations faibles (entre 15 et 30µg.L^{-1}) (**Tableau 3.12 ; Figure 3.20 C**). Les réseaux F3 et F22 sont représentatifs de faibles concentrations en nitrates et nitrites (<0,6 et <0,1 mg.L^{-1}, respectivement) et les réseaux F13, F14 et F21 de concentrations moyennes (entre 15 et 20 mg.L^{-1}, entre 0,15 et 0,20 mg.L^{-1}, respectivement) (**Tableau 3.12 Figure 3.20 C**). De la même manière, l'axe 1 est structuré par le rapport C/N, mais il n'existe pas de différence significative entre les réseaux pour ce paramètre.

Les marais salés

Les axes 1 et 2 de l'ARD expliquent 51% de la variabilité du plancton. Le premier axe de l'ARD est corrélé négativement avec le nanophytoplancton (27%) et positivement avec le mésozooplancton et le microzooplancton (21,2%, 19,9%, respectivement) et le second axe négativement avec le nanophytoplancton et le microzooplancton (22%) (**Figure 3.21 A**). L'axe 1 est expliqué positivement par la variable M1 (19%, quantité de chlorophylle) et négativement par la variable P2 et F1 (18% et 15%, eutrophisation et activité anthropique) (**Figure 3.21 B**). La variable M2 (qualité de la chlorophylle) et F1 (20%) sont négativement positivement corrélées à l'axe 2 respectivement (20% et 15% ; **Figure 3.21 B**).

Les coordonnées des stations-dates ont été projetées sur les deux premiers axes de l'ARD (**Figure 3.21 C**). Les réseaux trophiques sont mal discriminés par les paramètres. La variabilité du plancton semble plus expliquée par la station, c'est-à-dire par le type d'activité présente à cette station. La conchyliculture représente 35% de l'activité au sein de la station 55 contre seulement 3,4% au sein de la station 16. La station 16 est plus largement occupée par des bassins dédiés à la saliculture (11% contre 0,1% pour la station 55) et à la pisciculture (6% contre 3,3% pour la station 55).

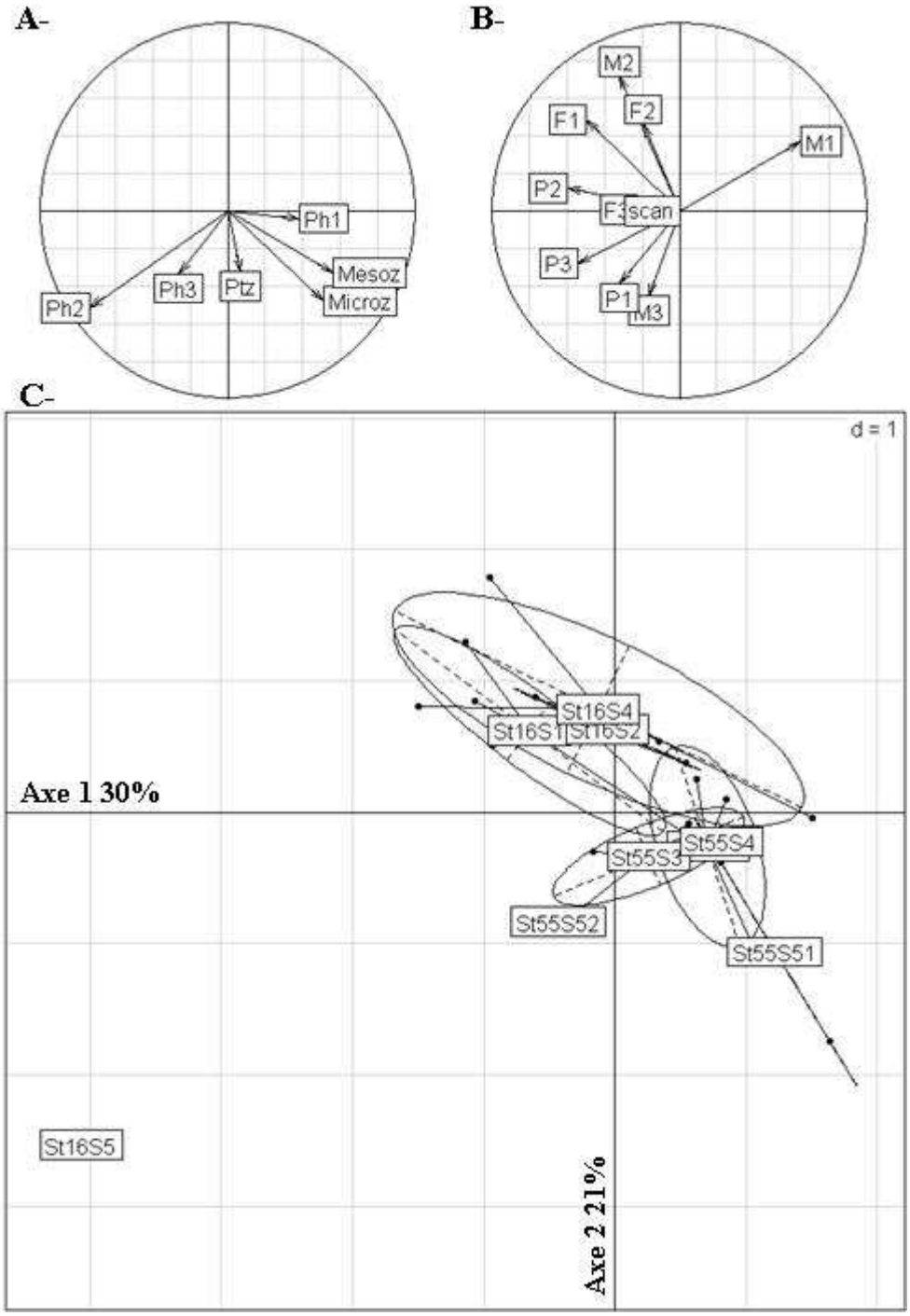

Figure 3.21 : Représentation des axes 1 et 2 de l'ARD totale des marais salés avec **A-** le cercle de corrélation des variables expliquées (Bact : bactérie, Ph1 : picophytoplancton, Ph2: nanophytoplancton, Ph3 : microphytoplankton, Ptz : protozoaire, Microz : microzooplancton métazoaire, Mesoz : Mésozooplancton), **B-** le cercle de corrélation des variables explicatives (P1, P2 et P3 : axes de l'ACP des paramètres physico-chimiques ; E1, E2 et E3 : axes de l'ACP des facteurs environnementaux; M1, M2 et M3 : axes de l'ACP sur la MOP) et **C-** projection des stations/dates regroupées selon le type de réseau trophique (S1, S2…) et la station (St16, St55) par la fonction s.class du package R ade4.

4.2.4. Evolution des réseaux trophiques sur le cycle saisonnier selon les stations

L'évolution temporelle des réseaux trophiques de chaque station des marais doux est différente. Néanmoins, certaines tendances peuvent être dégagées (**Figure 3.22**).

● Contrastes stations réalimentées ou non réalimentées :

Plus les stations sont réalimentées (stations 36, 39 et 40), plus les biomasses chlorophylliennes sont faibles et leur maximum est atteint plutôt en période estivale alors que les stations non réalimentés ont leur maximum de biomasses chlorophylliennes plutôt en automne (**Figure 3.22**). La variation saisonnière des nitrates des stations peu ou pas réalimentées est la même (forte valeur en hiver, très faible valeur en période productive) (**Figure 3.22 A à E**). Pour les stations réalimentées, cette variation est plus complexe : les concentrations en nitrates réaugmentent pendant la période estivale pour la station 36, la station 39 présente les plus faibles valeurs de nitrates (> 4 $mg.l^{-1}$), et la station 40 voit une diminution progressive des concentrations jusqu'en septembre puis une réaugmentation (**Figure 3.22 F, G et H**).

D'un point de vue général, les réseaux multivores F3 et F22 apparaissent le plus souvent et durant de longues périodes dans les stations peu ou pas réalimentés (stations 7, 13, 20 et 21 ; **Figure 3.22**). En contrepartie, le réseau herbivore F13 et le multivore F14 sont plus présents dans les stations réalimentées (stations 36, 39 et 40, **Figure 3.22 F, G et H**).

Pour les stations peu ou pas réalimentés, le réseau multivore fort F3 intervient durant les pics de biomasse chlorophyllienne estivaux ou automnaux associés à des phénomènes d'hypoxie et de faibles concentrations en nitrates (stations 6, 7, 13 et 20, **Figure 3.22 A, B, C et D**). Pour les stations 7 et 21, le réseau multivore F22 est aussi associé à des phénomènes d'hypoxie (**Figure 3.22 B et E**). La fermeture des portes à la mer dans la station 13 engendre l'apparition des phénomènes hypoxiques associés au réseau multivore F3, lorsque la porte est réouverte en novembre, le réseau passe sur un réseau 'hiver biologique' F12 durant toute la période hivernale (**Figure 3.22 C**).

La station 40, qui correspond au canal d'amenée permettant la réalimentation des marais, est le plus souvent sur un réseau de type herbivore F13. Entre mai et juin, la réalimentation par la Charente commence, et provoque un changement de réseau vers un réseau multivore F21 (**Figure 3.22 H**). La réalimentation se termine fin octobre (**Figure 3.22 H**).

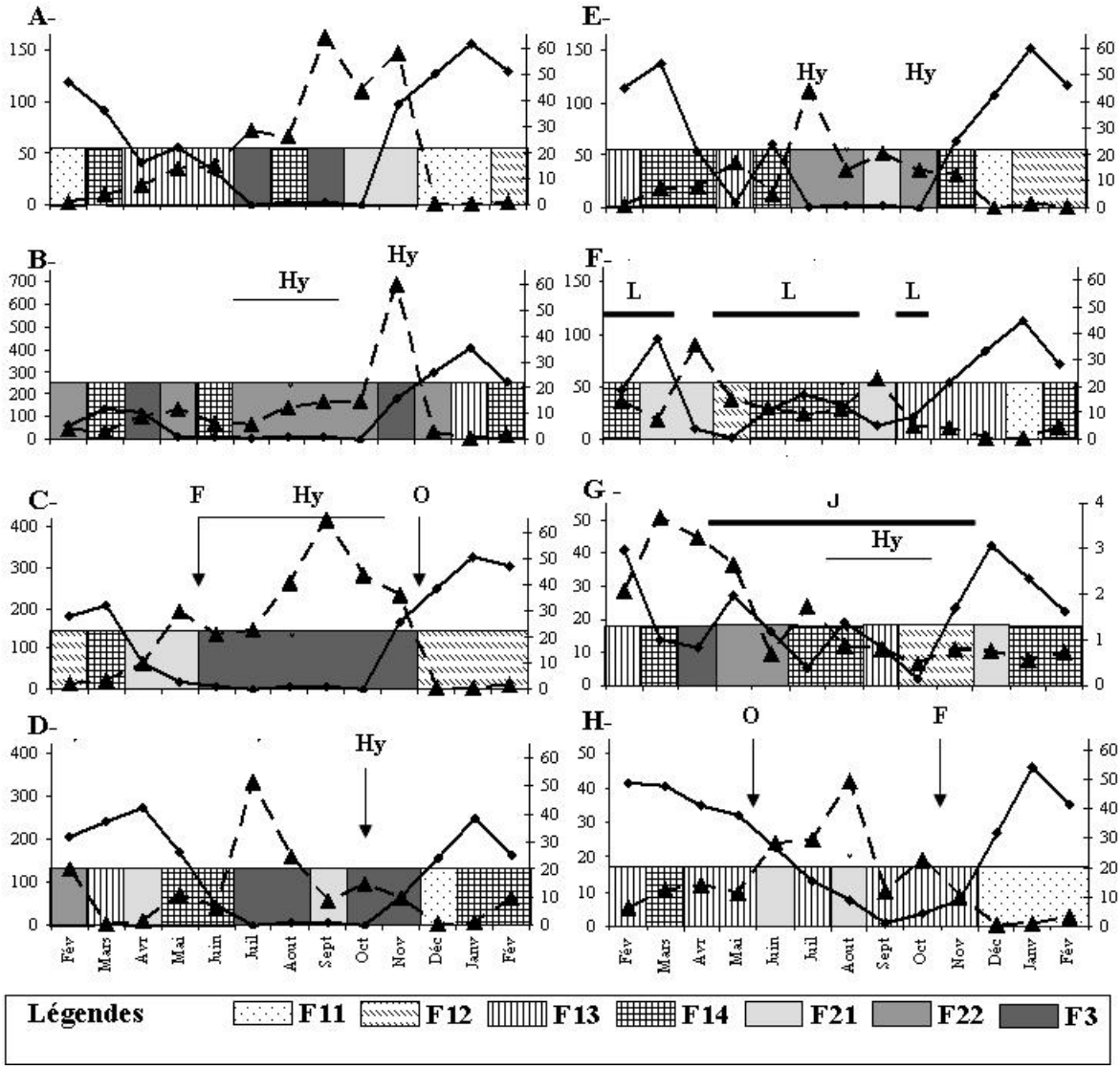

Figure 3.22 : Succession saisonnière des réseaux trophiques selon les stations de marais doux : A- station 6, B- Station 7, C- Station 13, D- Station 20, E- Station 21, F- Station 36, E- Station 39 et G- Station 40. Les courbes en pointillées représentent les concentrations en chlorophylle ($\mu g.L^{-1}$) et sont portées par l'axe de gauche, les courbes en trait plein représentent les concentrations en nitrates et sont portées par l'axe de droite. L'échelle des axes a été homogénéisée pour les concentrations en nitrates exceptés pour la station 39, l'échelle des concentrations en chlorophylle a été homogénéisée entre les stations 6, 21 et 36, les stations 13 et 20, et les stations 39 et 40. Hy : Hypoxie, F : fermeture des portes, O : ouverture des portes, L : lentilles d'eau, J : Jussie. F11 e F12 : 'Hiver Biologique', F13 : réseau herbivore, F14 : réseau multivore faible, F21 : réseau multivore, F22 : réseau multivore, F3 : réseau multivore fort.

● Présence/absence de macrophytes :

Dans les stations 36 et 39, se développent des macrophytes : la surface de la station 36 est recouverte une grande partie de l'année par des lentilles d'eau, alors que la jussie envahit le canal pour recouvrir 80% de la surface à la fin de sa période de croissance (Novembre,

station 39, **Figure 3.22 F et G**). Le développement de ces macrophytes est associé à une limitation de la biomasse chlorophyllienne : dès que les macrophytes ne sont plus présentes, la biomasse chlorophyllienne dans la colonne d'eau augmente (au printemps pour la station 39, en avril et en septembre pour la station 36, **Figure 3.22 F et G**). La succession des réseaux varie entre ces deux stations. De manière générale, pour la station 39, les réseaux passent du F22 vers le F12 caractéristique de l'hiver biologique et associé à de fort phénomène hypoxique (> 20% d'oxygène dissous dans l'eau).

● Schéma global de la succession des réseaux trophiques

Malgré les différences rencontrées entre les différentes stations, un schéma global de la succession des réseaux trophiques planctoniques peut être dégagé. De manière générale, à l'hiver biologique se succède un réseau de type herbivore (**Figure 3.22**). Ce réseau herbivore conduit ensuite à un réseau de type multivore par l'activation de la boucle microbienne (**Figure 3.22**). L'intensité de ce réseau va dépendre des facteurs décrits précédemment.

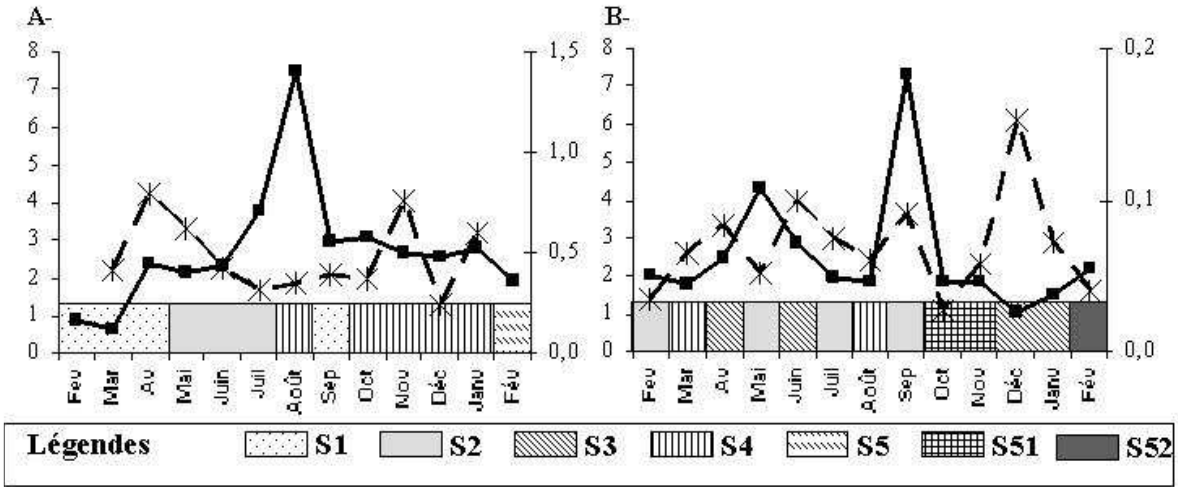

Figure 3.23 : Succession saisonnière des réseaux trophiques selon les stations de marais salés : A- station 16, B- Station 55. Les courbes en pointillées représentent les concentrations en chlorophylle ($\mu g.L^{-1}$) et sont portées par l'axe de gauche, les courbes en trait plein représentent les concentrations en ammonium et sont portées par l'axe de droite. L'échelle des axes a été homogénéisée pour les concentrations en chlorophylle.

● Les marais salés :

En ce qui concerne les marais salés, les concentrations en chlorophylle sont plus faibles que dans les marais doux et ne semblent pas suivre une réelle évolution saisonnière (**Figure 3.23**). Les concentrations en ammonium sont plus importantes pour la station 16 que pour la station 55, et les pics de concentrations ne sont pas liés à des pics de biomasse

chlorophyllienne : il semble plus lier à des changements de type de réseau trophique (de S2 à S4 entre juillet et août pour la station 16, de S3 à S2 en mai et de S4 à S2 en septembre pour la station 55, **Figure 3.23**). Certains réseaux trophiques ne se retrouvent que dans une seule station : les réseaux S1 et S5 sont caractéristiques de la station 16, les réseaux S3, S51 et S52 de la station 55 (**Figure 3.23**). Pour la station 16, les réseaux se mettent en place généralement sur du long terme, alors que pour la station 55, de février à octobre 2009, les réseaux trophiques changent tous les mois (**Figure 3.23**).

4.3. Discussion

4.3.1. Capacité épuratoire vs eutrophisation

De manière générale, les nitrates montrent une forte saisonnalité avec des valeurs maximale en hiver résultant du drainage des sols par les précipitations, et des valeurs en-dessous de la limite de détection pendant la période productive. Cette saisonnalité est comparable à celle observée en lac (Andersen 1982). Cette consommation de nitrates est fortement reliée dans les marais charentais au développement du phytoplancton qui les assimilent. Cependant, elle pourrait aussi bien être associée à des processus de dénitrification par les bactéries anaérobiques et/ou à l'assimilation par les hydrophytes (Seitzinger 1988, Verhoeven et al. 2006). Cette forte consommation de nitrates peut incarner la capacité épuratoire du marais dans sa fonction « traitement des déchets/recyclage des nutriments » (Costanza et al. 1997), fonction primordiale des zones humides (Verhoeven et al. 2006). Cependant, pour que l'épuration soit réelle, il est nécessaire que l'azote assimilé par le phytoplancton ou les hydrophytes soit à termes exporter en dehors de l'écosystème ou séquestrer dans le sédiment (Baulch et al. 2011).

Toutefois, cette forte consommation en nitrates n'engendre pas pour autant à terme une limitation de la production phytoplanctonique. En effet, lorsque le système a épuisé sa source de nitrates, le recyclage de la matière se met en place. Les bactéries reminéralisent les détritus d'origine algale en ammonium, lui-même assimilé par le phytoplancton (Legendre & Rassoulzadegan 1995) : la boucle microbienne s'active permettant la mise en place du réseau multivore pendant les périodes de faibles concentrations de nitrates (**Figure 3.22**). De plus, les déséquilibres N : P résultant des temps différents nécessaires au recyclage des 2 éléments peuvent favoriser une modification de la structure des communautés phytoplanctoniques en favorisant par exemple le développement de cyanobactéries ou de phytoflagellés capables de mixotrophie (Briand 2008).

Cependant, ce modèle s'applique sur les marais peu ou pas réalimenté, mais ne fonctionne pas sur les marais fortement réalimentés. Les marais très fortement réalimentés (tels que la station 40) voient leur concentrations en nitrates diminuer plus graduellement et atteindre des valeurs faibles que sur une période très courte (mois d'août). La réalimentation par la rivière Charente engendre des entrées de nitrates régulières à partir de juin. Le courant amène les nutriments à la station et transportent les produits issus de la production en aval avant qu'ils puissent être intégrés dans des processus microbiens de reminéralisation. Les nitrates ne deviennent donc pas limitant pour la production primaire, la boucle microbienne ne s'active pas, le réseau reste majoritairement sur un mode herbivore durant la période productive. Le réseau herbivore est conventionnellement considéré comme un système ouvert sans flux de matière fermé donc sans reminéralisation et peu stable (Legendre & Rassoulzadegan 1995). En effet, dans un système classique, les nitrates à la base du réseau herbivore deviennent rapidement limitant pour la production phytoplanctonique, ce qui conduit à un système fermé, plus mature et donc plus stable du au recyclage de la matière (Frontier & Pichod-Viale 1995, Legendre & Rassoulzadegan 1995). Sa reminéralisation permet alors de subvenir aux besoins en nutriments de la production primaire (Legendre & Rassoulzadegan 1995). Les entrées de nitrates régulières par le canal d'amenée peuvent alors être considérées comme une perturbation chronique du système empêchant l'évolution du réseau herbivore considéré alors comme un stade 'juvénile' vers le réseau multivore, stade plus 'mature' du réseau trophique (Connell 1997). Ce phénomène a été observé dans les systèmes d'up-welling océanique qui sont régulièrement enrichis en nutriments par la remontée des eaux profondes plus riches que les eaux de surface (Frontier & Pichod-Viale 1995).

Il semble donc que les marais non réalimentés aient une capacité épuratoire plus importante que les marais réalimentés. Cependant, les fortes biomasses chlorophylliennes observées dans les marais non réalimentés sont généralement associées à des phénomènes d'hypoxie en période estivale et automnale conduisant à une eutrophisation du milieu. Ces phénomènes hypoxiques résultent de l'accumulation de détritus d'origine algale (leur production excède le broutage par le zooplancton) qui stimule l'activité bactérienne consommatrice d'oxygène (Strain & Yeats 1999). Les phénomènes hypoxiques dans les marais charentais sont d'ailleurs souvent associés aux réseaux multivores F22 et F3, caractérisés par des blooms de phytoflagellés et de cyanobactéries potentiellement toxiques. Les phénomènes hypoxiques et la production de toxines pourraient être à l'origine de forts épisodes de mortalité sur les maillons supérieurs comme il a été observé dans d'autres

écosystèmes (Smith et al 1999). Certaines cyanotoxines peuvent aussi s'attaquer au système nerveux, à la peau ou encore au foie chez l'homme (Briand 2008). Ces hypothèses sont, en autre, confirmées par le fonctionnement de la station 13 située au niveau d'une porte à la mer. De novembre jusqu'à juin, les portes à la mer sont ouvertes afin d'évacuer le surplus d'eau résultant des précipitations et engendrent de fort courant. A partir de juin, les portes sont refermées afin d'empêcher la dessiccation des canaux, le marais devient alors stagnant. Ce phénomène provoque l'hypoxie du milieu associé à un réseau de type multivore à forte biomasse (F3). Enfin, certaines espèces de cyanobactérie sont diazotrophiques (van den Wollenberg 1977). Leur capacité a assimilé l'azote atmosphérique pourrait donc être une nouvelle source d'azote dans la colonne d'eau et, ainsi, perturbé la capacité épuratoire de ces marais.

4.3.2. Compétition macrophytes – phytoplancton

Les phototrophes aquatiques (phytoplancton, microphytoplancton, épiphytes et macrophytes) entrent en compétition pour la lumière, les nutriments et/ ou le carbone inorganique dissous (Sand-Jensen & Borum 1991). D'un point de vue général, le phytoplancton est capable de se multiplier rapidement, mais sa biomasse peut être vite limitée par les nutriments. Inversement, les macrophytes vont se développer plus lentement, mais seront moins limitées par les nutriments de par leur accès à ceux contenu dans le sol (Sand-Jensen & Borum 1991). En général, en milieu profond, le développement phytoplanctonique empêche la lumière de pénétrer suffisamment en profondeur pour permettre le développement des macrophytes (Sand-Jensen & Borum 1991). En revanche en milieu peu profond, la limitation des macrophytes par la lumière est moindre.

Certains marais de Charente-Maritime de par leur faible profondeur sont le siège de telles compétitions. Par exemple, dans la station 39, quand les conditions climatiques deviennent favorables (température, augmentation de la journée solaire), le phytoplancton se développe provoquant un bloom printanier (de mars à mai). Ce bloom est limité par la faible quantité de nitrates présente dans cette station, et permet à la lumière de pénétrer jusqu'au fond du canal. En parallèle, la jussie (*Ludwigia spp*, macrophyte invasive des marais de Charente-Maritime) dont la croissance est lente, se développe progressivement pour finalement recouvrir 70 à 80% de la surface totale du canal. De par son ancrage dans le sédiment, la jussie n'est pas limitée par les nitrates : elle devient alors plus compétitrice que le phytoplancton et son développement empêche la lumière de pénétrer dans la colonne d'eau. En parallèle de son développement, la biomasse phytoplanctonique diminue fortement due à

la fois à la compétition pour les nutriments et pour la lumière avec la macrophyte. Cette compétition déstabilise le réseau trophique mis en place pendant le bloom printanier (réseau multivore fort) et conduit vers des réseaux multivores faibles. De plus, des phénomènes fortement hypoxiques (> 18% d'oxygène dissous) apparaissent à partir d'août. Il a été mis en évidence dans les systèmes côtiers, mais aussi dans des systèmes d'eau douce envahis par le genre *Ludwigia spp* que les fortes températures estivales étaient accompagnées par une importante dégradation de la biomasse végétale par les bactéries conduisant à de fortes hypoxies du milieu particulièrement défavorables vis-à-vis des organismes aquatiques (Castel et al. 1996, Dandelot et al. 2005). Dans notre cas, les phénomènes hypoxiques engendrent la disparition progressive de la biomasse planctonique, conduisant à l'apparition d'un réseau de type 'hiver biologique' en fin de période estivale.

Dans la station 36, la lentille d'eau (*Lemna spp*) forme un tapis flottant à la surface du canal empêchant la diffusion de la lumière dans la colonne d'eau et donc limite le développement du phytoplancton. Ce tapis peut se déplacer en fonction du vent, et découvre le canal à certain moment, laissant passer la lumière et permettant ainsi au phytoplancton de se développer. En comparaison avec le développement du genre *Ludwigia spp*, le développement du genre *Lemna spp* semble avoir des conséquences moins nocives sur les organismes planctoniques : malgré leur présence, des réseaux trophiques de type multivore ou herbivore peuvent se mettre en place contrairement à la station 39 colonisée par la jussie.

4.3.3. Un schéma global de l'évolution des réseaux trophiques dans les marais doux de Charente-Maritime

Malgré l'impact d'un certain nombre de paramètres (réalimentation, ouverture/fermeture des portes à la mer, compétition macrophytes/phytoplancton) sur l'évolution saisonnière des réseaux trophiques planctoniques, il est possible de dégager un schéma global de leur évolution. En hiver, la température, le longueur de la journée solaire et la quantité de matière provenant du lessivage des sols par les précipitations (turbidité importante) ne sont pas favorables au développement du phytoplancton dans la colonne d'eau et de leurs prédateurs malgré l'apport important de nitrates par le lessivage des cultures (Sand-Jensen & Borum 1991, Wiesler & Horst 1993) : les biomasses des différents compartiments restent très faibles et engendrent un réseau trophique que nous avons qualifié d''Hiver biologique'. L'accumulation de nitrates dans la colonne d'eau durant l'hiver permet le développement d'un bloom printanier de phytoplancton lorsque les conditions deviennent

plus favorables : augmentation de la température, de la journée solaire, diminution de la charge en MES due à la diminution des précipitations au début du printemps. Afin de connaitre les facteurs permettant le déclenchent des blooms printaniers dans les marais, un échantillonnage hebdomadaire devait être réalisé de février à avril 2010. Cependant, au cours de cet échantillonnage, la tempête Xynthia a provoqué une submersion marine des marais échantillonnés. L'impact de cette perturbation sur les réseaux trophiques planctoniques sera traité dans le chapitre suivant.

Dés que les conditions deviennent favorables, les espèces mésozooplanctoniques à stratégie-r (cladocères de taille moyenne) se développent au moment du bloom printanier par la rapidité de leur multiplication : le réseau 'herbivore' se met ainsi rapidement en place. Ce réseau intervient donc en condition non-limitante de nutriments comme Legendre et Rassoulzadegan (1995) l'ont suggéré pour l'océan côtier. Cependant, ce réseau est par définition instable et ne perdure pas dans le temps. En effet, l'activité de broutage des organismes hétérotrophes permet d'enrichir le pool de carbone et d'azote organique dissous (COD et NOD) et d'ammonium (excrétion). Le NOD favorisent la reminéralisation de l'ammonium par les bactéries et de leurs prédateurs associés (protozoaires). Une boucle microbienne s'installe en parallèle de la chaîne herbivore classique conduisant à la formation d'un réseau multivore (Legendre & Rassoulzadegan 1995). Ces hypothèses conduisent à penser que le réseau herbivore peut être très fugace. Dans ce cas, le pas d'échantillonnage de un mois pourrait expliquer que ce réseau n'ait pas été mis en évidence dans toutes les stations (stations 13 et 36).

Le bloom printanier permet donc de passer d'un réseau de type herbivore vers un réseau multivore. Le réseau multivore évolue aussi au cours de l'année. Au printemps, les communautés phytoplanctoniques sont dominées par des diatomées plus adaptées à des conditions non limitantes de nitrates tels que cela avait déjà été observé dans d'autres systèmes (Reynolds 2000 ; Alves de Souza et al. 2008). Elles laissent la place à des phytoflagellés plus adaptés à des conditions limitantes en nitrates et à des eaux stagnantes peu profondes (Reynolds 2002). Les espèces à stratégie-r sont supplantées par des espèces de plus grandes tailles à croissance plus lentes (stratégies-K) et associé à une augmentation de leur biomasse. Ceci peut suggérer une augmentation de leur activité de broutage, qui va continuer à alimenter le pool d'azote et carbone organique dissous favorable au développement des bactéries accentuant la boucle microbienne. Ces bactéries reminéralisent l'ammonium permettant ainsi à la production primaire de se maintenir.

A partir de ce stade, deux évolutions sont possibles : (i) soit le système reste stable sur un réseau de type multivore classique, (ii) soit le système s'emballe, la production phytoplanctonique excède l'activité de broutage, aboutissant au final à des phénomènes d'eutrophisation associés à des algues potentiellement toxiques. Ces deux évolutions semblent être contrôlées par le renouvellement de la masse d'eau. En effet, plus le système est stagnant, plus le phosphore contenu dans le sédiment peut être relargué dans la colonne d'eau, mécanisme facilité par l'accumulation de sulfate d'origine agricole dans le sédiment (Correll 1998, Lucassen et al. 2004). Le phosphate étant plus limitant en eau douce que les nutriments azotés (Schindler 1977), la production phytoplanctonique serait alors boostée par le relargage des phosphates par le sédiment conduisant à des phénomènes d'eutrophisation.

4.3.4. Impact de l'activité anthropique dans les marais salés

Comme expliqué dans le chapitre 1, dans les marais salés, les canaux servent à réalimenter en eau les différents bassins constituant le marais à marée haute. Ces bassins forment une mosaïque de différentes activités anthropiques (e.g., ostréiculture, saliculture, pisciculture…) et leur vidange lors de la marée descendante dans les canaux peuvent influencer leur qualité de l'eau. Cependant, le temps de résidence de l'eau à l'intérieur des bassins peut varier de quelques heures à une quinzaine de jours selon le type d'activité (Bel Hassen 2001). Cette différence de temps de résidence entre bassins peut influencer la qualité de l'eau de manière significative. Par exemple, la pisciculture semi-intensive produit plus de pollution nutritive que l'aquaculture extensive (Hussenot 1998). Elle requiert donc un renouvellement d'eau important pour maintenir les poissons en vie (l'eau n'est retenue que quelques heures dans le bassin). La décharge du bassin dans le canal entraine des fortes concentrations de substances dissoutes non transformées, en particulier des composés azotés (nitrates, nitrites, ammonium) et du phosphate provenant des aliments industriels donnés aux poissons (Hussenot 1998). Par opposition, dans les claires ostréicoles, le temps de résidence de l'eau est comparativement plus long (une quinzaine de jours). Dans ces bassins, le phytoplancton se développe et épure les composés azotés et phosphatés : l'eau en ressortant dans ces bassins est donc comparativement moins riche en nutriments que l'eau de pisciculture. Ce modèle semble s'appliquer aux marais étudiés ici. En effet, le marais présentant le pourcentage le plus élevé de pisciculture par rapport à l'ostréiculture (station 16) est le marais qui présente les valeurs en ammonium et en phosphate les plus élevées. L'apport de sels nutritifs dans les canaux devraient booster la production primaire, or la station 16 ne

présente pas de valeur plus élevée de chlorophylle a par rapport à la station 55. Les courants de marée remettent en suspension le sédiment dans la colonne d'eau, provoquant une charge en matière en suspension importante masquant la lumière du soleil (Guarini et al. 2008). Dans ce cas, le phytoplancton serait limité plus par la lumière que par la disponibilité en nutriments. L'étude des groupes fonctionnels des microalgues dans ces marais a d'ailleurs montré l'importance du microphytobenthos, indicateur de l'importance de cette remise en suspension, aux stations considérées. L'analyse de la MOP des marais salés a en outre montré que celle-ci était essentiellement dominée par de la matière détritique et ainsi non expliquée directement par les facteurs physico-chimiques et environnementaux considérés.

D'autre part, le type d'activité semblerait avoir un impact sur la succession des réseaux trophiques dans ces deux marais. Par comparaison au réseau de Legendre et Rassoulzadegan (1995), le marais de la station 16 présenterait davantage un fonctionnement de type boucle microbienne et réseau microbien tandis que le marais de la station 55 serait plus basé sur de l'herbivorie. Comme nous l'avons vu précédemment, le marais de la station 16 est caractérisé par un taux de renouvellement des eaux beaucoup plus rapide que celui de la station 55 dépendant des activités anthropiques développées sur le marais (pisciculture vs ostréiculture, respectivement).

Dans le marais de la station 16, le renouvellement est tellement rapide (quelques heures) que le développement phytoplanctonique est très limité : la matière organique présente dans l'eau du canal est donc détritique essentiellement remise en suspension dans les canaux. Dans un tel cas où le système dépend typiquement d'apports de matière organique allochtone, les bactéries hétérotrophes jouent un rôle essentiel dans le transfert de matière entre production primaire et secondaire (Hummel et al. 1988, David et al. 2006). Le fonctionnement à la base de ces systèmes est comparable à celui décrit comme réseau ou boucle microbienne par Legendre et Rassoulzadegan, (1995), mais la disponibilité du substrat y impose un contrôle top-down des organismes microzooplanctoniques : ce type de réseau est appelé réseau détritique (Sintes et al. 2004). Par opposition, dans le marais de la station 55, le renouvellement des eaux est plus lent (une quinzaine de jours), le développement phytoplanctonique est donc possible d'autant plus que l'eau stagne quelque temps dans les claires ostréicoles permettant le dépôt des matières en suspension et donc l'accessibilité à la lumière par le phytoplancton. La matière organique évacuée dans le canal par la suite, bien que majoritairement détritique, est en partie constituée de cellules phytoplanctoniques vivantes ou fraichement dégradée facilement assimilable par les brouteurs zooplanctoniques à travers un réseau herbivore.

Ce contraste réseau détritique à la station 16 vs réseau herbivore à la station 55 peut également expliquer pourquoi la succession des réseaux est beaucoup plus lente dans le premier que dans le second. Le premier réseau basé sur de la matière organique détritique fonctionne à partir d'énergie fixée saisonnièrement par la production saisonnière des végétaux terrestres qui est ainsi disponible à plus long-terme pour les brouteurs aquatiques (Riley 1963). Le second réseau basé sur des microalgues dépend du cycle de vie court de ses espèces consécutives.

Conclusion générale

- La matière organique des marais doux est largement dominé par le phytoplancton du printemps à l'automne et par de la matière d'origine terrestre en hiver, alors qu'elle est dominée tout au long de l'année par du matériel détritique dans les marais salés. L'origine de la matière et les facteurs environnementaux (fonctionnement hydraulique, type d'activités anthropiques) vont conditionner le type de réseaux trophiques rencontrés dans les marais : les marais doux sont dominés par des réseaux de type herbivore ou multivore, alors que les marais salés peuvent présenter des fonctionnements de type detritique plus proche du réseau microbien.
- L'approche par diversité fonctionnelle a permis de mieux qualifier les réseaux trophiques planctoniques dans les marais de Charente-Maritime. Elle a, en outre, permis d'émettre un certain nombre d'hypothèses sur le fonctionnement global des marais, particulièrement sur l'efficacité écotrophique de ces réseaux et donc sur sonimportance dans la fonction habitat/nourricerie.
- Le fonctionnement des marais salés semble contrôlé par un double mécanisme : la marée et le type d'activité anthropique dans les bassins. Les courants de marée sont à l'origine de la remise en suspension du matériel détritique contenu dans les vases ainsi que le microphytobenthos qui se développent sur les vasières intertidales. Ce matériel détritique conditionne un fonctionnement ressemblant au réseau de type microbien. D'autre part, le renouvellement de l'eau selon le type d'activités au sein des bassins va enrichir les canaux évacuateurs soit en nutriments (aquaculture), soit en matériel 'frais' (ostréiculture).
- Dans les marais doux, un schéma 'classique' de la succession des réseaux trophiques planctoniques a été dégagé. Les conditions limitantes (température, MES…) ne permettent pas le développement du phytoplancton en hiver (réseau trophique de type

hiver biologique), mais les précipitations entraînent les nitrates des cultures dans la colonne d'eau. Au printemps, lorsque les conditions deviennent plus favorables (Température, clarté de l'eau), les apports de nitrates hivernaux provoquent un bloom phytoplanctonique printanier conduisant à la formation d'un réseau trophique de type herbivore. Ce réseau est instable dans le temps puisque les nitrates deviennent vite limitants de par leur assimilation par la communauté phytoplanctonique. Dans ce cas, la matière organique provenant de l'excrétion et l'exsudation des organismes planctoniques est reminéralisée par les bactéries : la boucle microbienne s'active en parallèle de la chaine herbivore conduisant à la formation d'un réseau trophique multivore.

- Ce fonctionnement classique peut être altéré par différents mécanismes : le renouvellement de l'eau ou le développement des macrophytes. D'une par, le faible renouvellement d'eau de certains marais peut conduire à l'emballement de la boucle microbienne et provoquer des phénomènes d'eutrophisation, altérant les propriétés de l'écosystème (efficacité écotrophique). D'autre part, les apports réguliers en nitrates dus au renouvellement de l'eau par le canal d'amenée de la Charente empêchent le réseau herbivore d'évoluer vers un système multivore. Les macrophytes sont plus compétitrices que le phytoplancton dans les milieux peu profonds tel que les canaux de marais. Leur capacité a utiliser les nutriments enfouis dans les sédiments permette leur développement et empêche celui du phytoplancton (limitation par la lumière). La dégradation importante de la biomasse macrophytique par les bactéries en période estivale peut engendrer de fortes hypoxies.

Chapitre 4 : Effet de la tempête Xynthia sur le réseau trophique des marais de Charente-Maritime

Redde Caesari quae sunt Caesaris : Je tiens à remercier Alexandre Barnett (Stagiaire de M2) pour son aide importante à la fois sur le terrain et en laboratoire (expérience de broutage, production par oxygène), Laurie Charrieau (Stagiaire de M1) pour le comptage du mésozooplancton des expériences de broutage, Alicia Schuman (Stagiaire de L3) pour le comptage des nanoflagellés. Je remercie également toutes les personnes du laboratoire qui nous ont aidés à mener à bien cette expérience pour leur aide soit au laboratoire, soit en identification : - Hélène Agogué pour la production phytoplanctonique et bactérienne par radioélément, - Martine Breret pour les nombreuses filtrations et Françoise Mornet pour l'identification du phytoplancton

1. Introduction

1.1. Les écosystèmes face à une perturbation

- Succession écologique et résilience

Un écosystème est défini comme étant un biotope, c'est-à-dire un environnement physique associé à une biocénose (ensemble des espèces présentes dans l'écosystème ; Frontier 1999). La biocénose et le biotope sont étroitement liés : les espèces peuvent modifier leur milieu physico-chimique et inversement, ce qui fera évoluer l'écosystème (Frontier et al. 2008b). En effet, comme tout système et organismes vivants, un écosystème est une structure qui 'nait', évoluent, devient mature, vieillit et meurt (Odum 1969). Pendant son évolution, une succession écologique dite 'classique' se met en place : cette succession conduit l'écosystème d'un peuplement pionnier dit 'juvénile' vers un peuplement 'mature' stable. Un peuplement pionnier apparait suite 'à la mise à disposition d'un espace nouveau, ou d'une ressource nouvelle (Frontier & Pichod-Viale 1995). Ces espèces pionnières peuvent apparaitre après un feu qui détruit une forêt ou suite au réchauffement printanier induisant une stratification en milieu aquatique suite à laquelle la réserve en sels nutritifs accumulés et brassés pendant l'hiver va permettre le développement de la biocénose (Frontier & Pichod-Viale 1995). Une perturbation, qu'elle soit d'origine naturelle ou anthropique, peut modifier le biotope et donc modifier la communauté des espèces (Frontier et al. 2008a). La perturbation peut alors remettre en question l'organisation de l'écosystème si elle outrepasse la capacité de résistance de l'écosystème. Quand la perturbation affecte un écosystème 'mature' (complexe et diversifié), l'écosystème va évoluer de manière régressive de par la disparition de certaines espèces et des liens qui existent entre elles (Frontier & Pichod-Viale 1995).

Il est alors essentiel de prévoir l'évolution de l'écosystème face à une perturbation. La stabilité est alors apparue comme une bonne alternative de mesure de l'état d'un écosystème (McCann 2000). En effet, un système instable ou soumis à une forte perturbation va voir son organisation ou sa composition modifiée. La stabilité peut être mesurée soit par la résistance (capacité d'un écosystème à résister à une perturbation) soit par la résilience (McCann 2000). Dans la notion de résilience, le facteur temps peut être pris comme mesure et représente le temps que met un écosystème à revenir à son état d'équilibre après une perturbation (Steiner et al. 2006).

- Le plancton indicateur de résilience ?

De par leur cycle de vie court (David et al. 2007) et la capacité de certaines espèces à produire des œufs et des kystes de résistance (Guerrero & Rodriguez 1998), les communautés

planctoniques peuvent intégrer rapidement les changements hydroclimatiques d'une génération à l'autre (Beaugrand 2005). Elles sont donc utilisées comme indicateur de changements climatiques (Tolotti & Thies 2002, Beaugrand 2005) et comme indicateur de résilience (Vincent et al. 2002, Steiner et al. 2006). Vincent et al. (2002) ont, par exemple, démontré l'influence importante que pouvait avoir une perturbation aiguë, telle une tempête, sur les communautés mésozooplanctoniques. Dans cette situation, la résilience du système était courte, de l'ordre de quelques semaines, grâce à la forte réactivité de ce compartiment (Vincent et al. 2002). Des expériences en mésocosme sur l'intégralité d'une communauté planctonique (phyto- et zoo-plancton) ont montré que le temps de retour à l'équilibre était aussi dépendant de l'intensité de la perturbation (Steiner et al. 2006).

1.2. Fonctionnement et stabilité de l'écosystème

- Diversité spécifique *versus* diversité fonctionnelle

Les changements produits par les perturbations sur la structure des communautés planctoniques peuvent avoir des conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème. Les effets sur les espèces dominantes, les espèces clefs, les espèces ingénieurs et les interactions entre espèces peuvent influencer le fonctionnement de l'écosystème (Hooper et al. 2005) ainsi que sa stabilité (McCann 2000). En effet, plus la diversité est importante, plus les espèces peuvent occuper des niches écologiques différentes, donc plus la structure de l'écosystème sera complexe : dans ce cas, la diversité spécifique peut avoir un impact important sur le fonctionnement de l'écosystème, mais aussi sur sa stabilité (McCann 2000, Duffy 2002). Ceci implique que les espèces de l'écosystème aient des fonctions différentes (ou diversité fonctionnelle) dans l'écosystème : si toutes les espèces d'un écosystème ont la même fonction (ou occupe la même niche), les liens entre espèces seront faibles donc la structure de l'écosystème ne sera pas complexe et les espèces ne seront pas capables de produire des réponses différentes face à une perturbation (McCann 2000). De ce point de vue, la diversité fonctionnelle semble avoir un impact plus important sur le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes que la diversité spécifique, même si elles peuvent être fortement corrélées dans beaucoup de cas (Tilman et al. 1997, Downing & Leibold 2002).

- Les réseaux trophiques planctoniques

L'une des approches possibles dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes et de leur stabilité est l'étude des relations trophiques entre espèces,

particulièrement par les réseaux trophiques planctoniques (Ulanowicz 1986, 1997). Les réseaux trophiques planctoniques sont une approche fonctionnelle de l'écosystème : ils sont, en effet, construits en regroupant des espèces ayant la même fonction dans l'écosystème (par exemple, par le régime alimentaire) ou le même niveau trophique (producteurs primaires, secondaires…). En milieu marin, Legendre et Rassoulzadegan (1995) ont défini un continuum de quatre réseaux trophiques planctoniques : le 'réseau herbivore', le 'réseau multivore', le 'réseau microbien' et la 'boucle microbienne'. La mise en place de ces réseaux va dépendre des conditions physico-chimiques du milieu qui conditionnent la dominance des espèces planctoniques. Le 'réseau herbivore' est caractérisé par la production de phytoplancton (diatomées) et de zooplancton (copépodes) de grande taille alors que la boucle microbienne l'est par des espèces plus petites, notamment par une forte production bactérienne (**cf Etat de l'art**). A chaque type de réseaux trophiques est associé des propriétés émergentes de l'écosystème : le réseau herbivore est défini comme un réseau à forte efficacité écotrophique (transfert d'énergie entre les différents niveaux trophiques) et à forte exportation de matière, la boucle microbienne engendre par opposition un fort recyclage de la matière et une faible efficacité écotrophique (Legendre & Rassoulzadegan 1995).

2.3. Les objectifs du chapitre

Pendant la nuit du 27 au 28 Février 2010, une tempête a gagné la côte Atlantique française. La concordance entre une faible pression atmosphérique, une marée haute à fort coefficient et un vent fort (130 à 160 $km.h^{-1}$) a provoqué une élévation de 7 mètres de la mer (com. pers. Eric Chamillon). Dans le département de Charente-Maritime, la mer est passée au-dessus des digues protégeant les marais d'eau douce et a provoqué leur submersion. Parce que la pente dans les marais est faible, la mer est entrée jusqu'à 10 km à l'intérieur des terres, particulièrement dans les marais de l'estuaire de la Sèvre Niortaise. Cette tempête est arrivée deux semaines après le début d'un échantillonnage hebdomadaire s'étendant sur deux mois qui avait pour but originel de caractériser la succession des réseaux trophiques planctoniques au moment du bloom printanier, période qui s'est avérée charnière dans le chapitre précédent.

Dans un tel contexte, l'objectif de ce suivi a donc changé. L'objectif général de ce chapitre est désormais de comprendre l'impact de la tempête Xynthia sur les réseaux trophiques planctoniques.

Le premier objectif est d'évaluer la résilience pélagique des marais en observant la succession des réseaux trophiques planctoniques après la tempête et de proposer un indicateur

simple de résilience. Afin d'atteindre cette objectif, il a été nécessaire dans un premier temps de caractériser la typologie des réseaux trophiques planctoniques en utilisant une estimation des flux et des biomasses des différents compartiments planctoniques. La mise en place de protocole d'estimation de flux étant lourdes à mettre en place, le sous-objectif a été de trouver des indicateurs simples permettant de qualifier ces réseaux trophiques : pour cela, les biomasses seules des compartiments planctoniques ont été étudiées ainsi que les traits fonctionnels du phytoplancton et du mésozooplancton.

Le second objectif est de comparer la succession des réseaux trophiques durant la tempête sur la base des théories sur les successions écologiques (Ulanowicz 1986, Frontier & Pichod-Viale 1995, Connell 1997, Hygum et al. 1997).

2- Matériels et Méthodes

2.1- Stratégie d'échantillonnage

Quatre stations ont été échantillonnées de manière hebdomadaire de la mi-février à la mi-avril 2010. Deux des stations sont localisées dans les marais réalimentés du Nord Rochefort (stations R) et deux dans les marais drainés non-réalimentés de l'estuaire de la Sèvre Niortaise (stations D). Pour chaque type de marais, une des deux stations est localisées près de la porte à la mer (stations externes De et Re) et l'autre à l'intérieur des terres (Stations internes Di et Ri) (**Figure 4.1**). Ces stations correspondent aux stations 6 (Di), 13 (De), 20 (Re) et 39 (Ri) du suivi patrimonial de l'UNIMA. Toutes les stations sont situées dans des canaux primaires de dimensions comparables. Les principales caractéristiques des stations sont recensées dans le **Tableau 4.1**.

Tableau 4.1 : Principales caractéristiques structurelles et anthropiques des marais étudiés (BV : bassin versant ; N : source de réalimentation naturelle ; P : source de réalimentation anthropique, STEP : Station d'épuration)

Station	Surface du BV (ha)	Pourcentage du Marais par rapport au Bassin versant (%)	Sources de Réalimentation	Occupation du sol dominante	Linéaire de canaux ($m.ha^{-1}$)	Pourcentage de canaux primaires (%)	Apports urbains
6	4716	54	Nappe Phréatique (N)	Cultures	62	15	
13	6971	19	Nappe phréatique (N)	Prairies /Cultures	106	55	STEP
20	1325	36	Charente (en été, P)	Prairies	123	12	STEP Rejets pluviaux
39	982	90	Charente (en été, P)	Prairies	121	13	

Pour chaque station, les paramètres du milieu (T, S) ont été relevés directement sur le terrain à l'aide d'une sonde multifonctions (WTW Multi 340i Set). De la même manière, trois flacons en verre (réplicats) ont été remplis directement avec l'eau du milieu siphonnée et fixée par les réactifs 1 et 2 préconisés selon la méthode de Winkler (Aminot et Kérouel, 2004) afin de mesurer les concentrations en dioxygène (O_2) et en déduire les pourcentages de saturation en oxygène de l'eau (%O_2) à partir des températures (T) et salinités (S) *in situ*. 30L d'eau ont été prélevés grâce à une perche à carrelet *in situ* puis ramenés au laboratoire pour la mesure des différents paramètres.

2.2- Analyse en laboratoire

Les concentrations en nitrates (NO_3), nitrites (NO_2) et phosphate (PO_4) ont été mesurées par un Axflow Auto Analyser 3 (Bendschneider & Robinson 1952, Murphy & Riley 1962) et l'ammonium (NH_4) selon le protocole d'Aminot et Kérouel (2004).

Les biomasses chlorophylliennes ont été évaluées par classes de taille par fluorimétrie (Lorenzen, 1965). La biomasse de la fraction 20-200µm (microphytoplancton) a été obtenue par filtration sur filtre polycarbonate de porosité 20µm, celle de la fraction 3-20µm (nanophytoplancton) par filtration de l'eau résiduelle sur filtre polycarbonate de porosité 3µm et enfin celle de la fraction <3µm (picophytoplancton) par filtration de l'eau résiduelle sur filtre GF/F de porosité 0,47µm. Les équations de Lorenzen (1967) ont permis d'établir les concentrations en chlorophylle *a* et en phéopigments à partir des mesures de fluorescence avant et après acidification à l'HCl 0,3µM.

Afin de caractériser la succession des réseaux trophiques, la biomasse de chaque compartiment planctonique a été évaluée ainsi que les flux suivants : production primaire, production bactérienne, broutage du phytoplancton par le zooplancton.

2.2.1. Biomasses planctoniques

La biomasse des bactéries hétérotrophes et du picophytoplancton a été estimée par un cytomètre de flux (Troussellier et al. 1993) et l'abondance des nanoflagellés hétérotrophes par comptage au microscope à épifluorescence (Bloem et al. 1986).

Afin d'évaluer la diversité et les abondances des espèces nano- et micro-phytoplanctoniques, un échantillon d'eau (100mL) a été fixé au lugol alcalin (2% final) puis stocké en chambre froide (4°C). Le comptage a été réalisé par la méthode Utermöhl (1958) qui a permis l'identification à l'espèce ou au moins jusqu'au genre. Cette identification s'est accompagnée d'un relevé de la forme et de la mesure des dimensions afin de pouvoir évaluer le biovolume correspondant pour chaque individu planctonique présent (phytoplancton et cyanobactéries). Les dimensions ainsi relevées ont servies à la conversion des individus en biovolumes. Cette conversion a été effectuée par les formules d'Hillebrand et al. (1999). Sur le même échantillon, l'abondance des ciliés a été estimée par la méthode Utermöhl (1958).

Afin d'évaluer la diversité et les abondances des espèces mésozooplanctoniques, Le mésozooplancton a été échantillonné à l'aide d'un filet à plancton de vide de maille 200µm. Un volucompteur fixé sur le filet permettait de connaitre le volume filtré (John *et al.*, 2001; Nayar *et al.*, 2002). Un comptage en loupe binoculaire a permis l'identification jusqu'au plus

petit niveau taxonomique possible (Copépodes, Cladocères, larves planctoniques et d'insectes, rotifères).

2.2.2. Productions

La production bactérienne a été estimée par mesure de l'incorporation de thymidine tritiée ([^{3}H] thymidine) par les bactéries (Riemann et al. 1982). Pour cela, de l'eau préfiltrée sur 200µm a été incubée pendant une heure en incorporant une solution de concentration connue de [^{3}H] thymidine (0.185 MBq quantité finale). Le taux d'incorporation de ^{3}H-thymidine a été converti en taux de production en utilisant un facteur de conversion de $2,7 \times 10^{17}$ cellules produites par mole de thymidine incorporée. Des expériences préliminaires mesurant à la fois la croissance bactérienne et l'incorporation de thymidine ont permis de définir ce facteur de conversion ainsi que le temps d'incubation.

La production primaire a été mesurée par deux méthodes : (i) une méthode basée sur la production d'oxygène par le phytoplancton et (ii) une méthode basée sur l'assimilation du carbone organique dissous par le phytoplancton en utilisant un radiotraceur (Steeman Nielsen 1952) afin de pouvoir intercalibrer ces deux méthodes :

- Afin de mesurer les productions d'O_2 pendant le jour (Pj) et sur 24h (Pn), les 6 flacons en verre remplis sur le terrain ont été placés dans un mésocosme dans lequel la température était similaire à celle de la station. Trois d'entre eux ont été fixés avec les réactifs 1 et 2 à la fin de la journée solaire (production pendant le jour) et les 3 autres à 8h le lendemain matin (production nette sur 24h). Les concentrations en oxygène ont été mesurées selon la méthode de Winkler décrite dans Aminot et Kérouel (2004).

- Les productions primaires brutes par classe de taille (pico-, nano- et micro-phytoplancton) ont été mesurées à partir de l'incorporation du carbone par la méthode d'incorporation du ^{14}C mise au point par Steeman et Nielsen (1952). Le protocole suivi est similaire à celui de Moutin ou Marquis (Moutin *et al.*, 1999 ; Marquis, 2007). Pour des raisons techniques, ces productions n'ont pu être évaluées qu'entre les semaines 2 et 5.

2.2.2. Broutage du phytoplancton par le zooplancton

Les broutages par le microzooplancton (Gmicro) et le mésozooplancton (Gmeso) ont été mesurés par des expérimentations « proies-prédateurs », pour les différentes fractions phytoplanctoniques (Campbell et al. 2009). L'évaluation du broutage se fait après incubation de 24 heures en bouteille de polycarbonate contenant de l'eau de la station préalablement préfiltrée sur 200µm par siphonage. Trois bouteilles ont été remplies avec de l'eau préfiltrée

sur 63 µm afin d'enlever le microzooplancton ($P_{témoin}$) et 9 bouteilles remplies avec de l'eau préfiltrée sur 200µm. Sur ces 9 bouteilles, 3 ont servi à estimer la biomasse chlorophyllienne fractionnée avant incubation (3 réplicats, T_0) et 3 ont été utilisées pour estimer le broutage du microzooplancton (Gmicro) par comparaison aux $P_{témoin}$. Enfin un volume de mésozooplancton correspondant à un nombre de 100 prédateurs estimés par observation sous loupe binoculaire a été rajouté à 3 autres bouteilles pour estimer le broutage avec mésozooplancton (Gméso). Au bout d'une incubation de 24 heures sans lumière, la biomasse chlorophyllienne par classe de taille a été évaluée. La comparaison des concentrations chlorophylliennes avant, après incubation et par rapport au témoin permet d'obtenir le coefficient de croissance (k ; pour les expérimentations sans prédateurs) et celui de prédation (g ; pour les expérimentations sans prédateurs) selon les équations de Frost (1972). Ces coefficients permettent à la fois de calculer le taux d'ingestion et la pression de broutage. Les échantillons de mésozooplancton ont été fixés à T_0 et à 24h d'incubation afin de ré-estimer les densités exactes de prédateurs dans les incubateurs.

2.3- Traitement statistique des données

Cette partie sera détaillée dans chaque partie indépendamment

Partie 1 : Evaluation de la résilience dans les marais

1.1. Caractérisation de la typologie des réseaux trophiques planctoniques et impact d'une perturbation sur la succession saisonnière du réseau trophique planctonique des marais de Charente-Maritime

Cette section a fait l'objet d'une publication soumise dans Hydrobiologia en Juin 2011 : ***Tortajada S., David V., Barnett A., Agogué H., Breret M., Mornet F., Parinet B., Robin F.X., Dupuy C. (submitted). Effect of a sea submersion on the seasonal succession of planktonic food webs in marshes, Hydrobiologia.***

Résumé:

Pendant la nuit du 27 février 2010, une tempête a atteint les côtes Atlantiques françaises et a provoqué une submersion marine d'une grande partie des marais doux. Cette étude a été conduite dans le but de comprendre l'impact de cette perturbation sur le réseau trophique planctonique de l'écosystème « marais ».

Le premier objectif de l'étude a été de définir et caractériser la typologie des réseaux trophiques planctoniques en utilisant la mesure de flux et des biomasses des différents compartiments planctoniques pendant un échantillonnage hebdomadaire de 4 marais s'étendant sur 2 mois (février-avril). Cette typologie a permis de décrire six réseaux trophiques différents durant l'échantillonnage (un réseau 'herbivore', un réseau 'de bloom de rotifère', un réseau 'multivore fort' et un 'multivore faible', et un réseau 'perturbé fort' et un 'perturbé faible'). Les travaux développés ici ont montré qu'une approche par trait fonctionnel peut permettre de déterminer facilement le type de réseau trophique par l'observation du zooplancton sans une connaissance approfondie de la taxonomie.

Le second objectif était de comprendre l'impact de la tempête sur le fonctionnement du réseau trophique planctonique et sur son évolution saisonnière naturelle. L'augmentation de la salinité a provoqué une déstabilisation du réseau trophique par la perte d'espèces en termes de richesse spécifique, notamment via la perte d'espèces spécialistes et de fonctions. Cette perturbation aiguë a perturbé l'évolution saisonnière classique, qui normalement mène d'un réseau herbivore vers un réseau multivore. L'intervention humaine a été un facteur clé dans la vitesse de récupération des marais.

Mots-clés : réseau trophique ; plancton ; diversité fonctionnelle ; tempête ; saison.

Running Header: Impact of sea submersion on planktonic food webs

Keywords: food web; plankton; functional diversity; storm; season

Summary

On the night of February 27th, 2010, a storm reached the Atlantic French coast and caused the inundation of a large freshwater marsh area with seawater. This study was conducted in order to understand the impact of this perturbation on the ecosystem, in terms of its planktonic food web. The first goal of the study was thus to define and characterize the topology of the planktonic food web (FW) using estimates of fluxes and measurements of biomasses of different plankton types during a two-month period of weekly sampling in 4 marshes. This topology enabled the description of six different food webs (FW) during the survey (herbivory, rotifera bloom, strong and weak multivorous and the strongly and weakly disturbed FW). A functional approach could easily determine the FW type through zooplankton observation without high systematic knowledge. The second goal was to understand the impact of the storm on the functioning of the planktonic FW and its natural seasonal evolution. The salinity increase provoked a destabilization of the FW with a loss of richness and a loss of specialist species and their functionalities. The acute perturbation exacerbated the normal seasonal effect, which normally leads to a switch from herbivory to a multivorous FW). Human intervention was a key factor in the recovery speed of these marshes.

Introduction

Planktonic communities are used as indicators of climatic changes (Tolotti & Thies 2002, Beaugrand 2005). Their short lifetimes (David *et al.*, 2007) and ability to produce resting stages (Guerrero and Rodriguez, 1998) allow them to quickly adapt to hydroclimatic changes over generations (Beaugrand, 2005). An acute climatic perturbation like a storm can also have a large influence on the mesozooplanktonic community (Vincent *et al.*, 2002). In this situation, the ecosystem recovery time can be short (a few weeks) as a result of the reactivity of these plankton (Vincent *et al.*, 2002). Mesocosm experiments have shown that this recovery time depends on the intensity of the disturbance (Steiner *et al.*, 2006).

Such changes in planktonic structure may have consequences on ecosystem function. Effects on the dominant species, keystone species, ecological engineers, and interactions among

species strongly influence the functioning of ecosystems (Hooper *et al.*, 2005). Consequently, the higher the diversity, the more species will occupy the available niches, and the more complex the ecosystem structure will be (Duffy, 2002). This trend implies that species will have different functions in the ecosystem; if all the species of an ecosystem have the same function (or the same niche), the ecosystem structure will not be complex (McCann, 2000). In this view, functional diversity seems to have a more important impact on the functioning of the ecosystem than species diversity, even though the two diversity measures are strongly correlated in most cases (Tilman *et al.*, 1997, Downing and Leibold, 2002). In fact, the functional diversity approach simplifies the representation of species richness by clustering species with the same functions or the same characteristics in the ecosystem (McCann, 2000).

One potentially useful approach for understanding the potential effects of ecosystem perturbations is the study of trophic networks, particularly planktonic food webs (Ulanowicz, 1986, Ulanowicz, 1997). Planktonic food webs are built by clustering species having the same function or the same trophic level (primary producers, primary consumers, etc.). Several planktonic food webs functional types have already been defined. For marine ecosystems, Legendre and Rassoulzadegan (1995) defined, for example, the classical 'herbivorous food web' and 'microbial loop.' Herbivorous food webs are characterized by large phytoplankton (diatoms) and large zooplankton (copepods), whereas a microbial loop is characterized by a succession of smaller species, including abundant bacteria. Each food web type implies particular emerging properties of the ecosystem. An herbivorous food web produces an ecosystem with high ecotrophic efficiency (transfer of energy between trophic levels) and high rates of matter export through the sediment (Legendre and Rassoulzadegan, 1995). Microbial loops are associated with substantial recycling of matter (Legendre & Rassoulzadegan 1995, Sintes et al. 2004).

It can be difficult to establish the structure of a food web. Indeed, the most precise way to determine food web structure is to consider both biomasses and fluxes (Legendre and Rassoulzadegan, 1995, Sintes *et al.*, 2004), as is done in inverse analysis food web models (Vézina 1989, Marquis et al. 2007, Tortajada et al. submitted). Flux measurements are time-consuming and expensive, and they can only be estimated punctuated because of the methodological difficulties. Researchers have tried to find easier ways to quantify food web structure, focusing on details such as (i) the temporal evolution of different planktonic stocks (biomasses or abundances), which provides information on the top-down and bottom-up control (via predation) of each compartment (Glé et al. 2007, Ory et al. 2010), (ii) the combination of stock estimation and biological tracers as isotopic tracers (Fry 1991, Thorp et

al. 1998, McClelland & Montoya 2002) or fatty acids (David et al. 2006), which provide qualitative information about fluxes and food web structure. However, interpretations of food web structure can vary depending on the way the estimates are made; for example, in the Arcachon Bay, there are differences in the food web descriptions obtained by seasonal survey of biomasses and by punctuated quantification of biomasses and fluxes (Ory *et al.*, 2010, Tortajada *et al.*, submitted). The cause of such discrepancies could be that planktonic stocks are strongly influenced by a complex combination of top-down (e.g., grazing or predation) and bottom-up control (e.g., availability of nutrients) (McQueen et al. 1989, Moss et al. 1994), which could mask high fluxes.

On the night of February 27th, 2010, a storm reached the Atlantic French coast (the Xynthia storm). The combination of low atmospheric pressure, a high and strong spring tide, and strong winds (130 to 160 km.h^{-1}) caused the sea level to rise 7 meters. In the Charente-Maritime department, sea water passed over sea walls and submerged a large freshwater marsh area; the floodwaters advanced as far as 10 km inland. This storm occurred two weeks after the beginning of a weekly sampling routine in these marshes, and the sampling was continued for two months.

The first goal of this study was to define and characterize the planktonic food web structure using estimates of the fluxes and biomasses of different plankton compartments. The second goal was to understand the impact of the storm on the functioning of the planktonic food web in freshwater marshes by analyzing food web succession. An additional sub-objective of this study was to develop simpler tools for qualification of the planktonic food web using measurements of biomasses of the different planktonic compartments alone and using of functional traits.

Materials and Methods

Study area

The Charente-Maritime marshes of the French Atlantic coast (46°10’ North, 01°12’ West) are the second-largest French wetland zone (over 100,000 hectares). This geographical area is a transitional zone between the ocean and the continent, and it exhibits a high diversity of marsh types and anthropogenic uses (Tortajada et al. 2011). This study focused on the drained marshes, both replenished and unreplenished. The drained marshes constitute a very significant artificial hydrographic network of channels and ditches. Locks control this network so as to prevent drying and flooding throughout the year. Drying of replenished marshes is also limited by a replenishment channel that brings water from the river during the

summer. On the coast, barriers have been erected to protect against flooding. These sea walls are interrupted by sea lock gates, allowing excess water from the marshes to be drained off during high precipitation events.

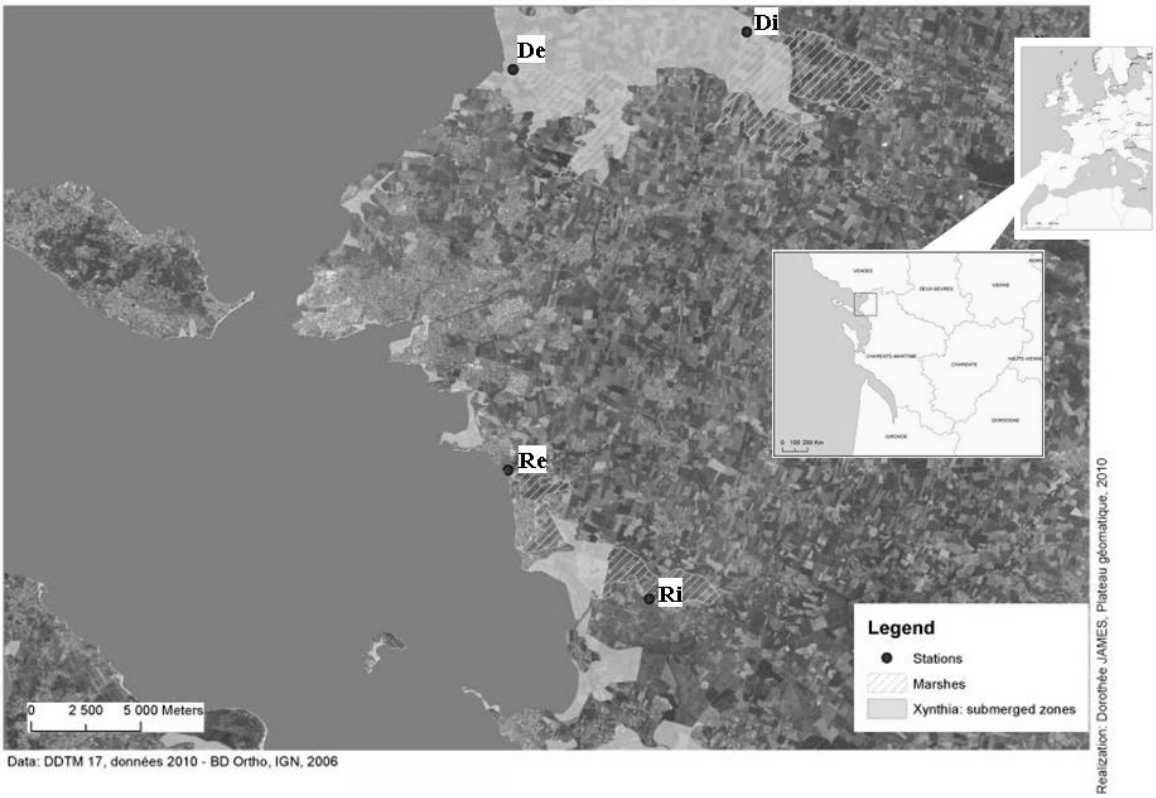

Figure 4.1: Map of the sampling area showing the four stations, their associated marshes (D: Drained, R: Re, e: external, i: internal) and the submerged zone.

Sampling strategy

Four stations were sampled weekly from the middle of February to the middle of April 2010. Two were located in unreplenished drained marshes (D), and two were in replenished marshes (R). For each type of marsh, one station was located near the sea lock gate (external stations De and Re) and the other was situated inland (internal stations Di and Ri) (**Figure 4.1**).

During the sampling period, all parameters were estimated weekly. Salinity, temperature and other physicochemical parameters were measured by a thermosalinometer (WTW Tetracon 325). Dissolved oxygen saturation was measured by the Winkler method (Carignan *et al.*), and nitrate (NO_3), nitrite (NO_2) and phosphate (PO_4) concentrations were measured by using an Axflow Auto Analyser 3 (Bendschneider & Robinson 1952, Murphy & Riley 1962). Ammonium (NH_4) concentration was measured according to (Koroleff 1969). Dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) concentrations were

measured with a Shimadzu TOC-VCSH Auto Analyser, and suspended matter concentrations (SPM) were measured according to the protocol reported by (Aminot & Kérouel 2004).

To analyze the planktonic compartments, the biomasses of heterotrophic bacteria and picoplankton were estimated using flow cytometry (Troussellier et al. 1993). The phytoplankton and ciliate communities were identified with at least genus-level specificity, and they were counted and measured using the Utermöhl method (Utermöhl 1958). The measurements allowed each cell's volume to be estimated according to its specific form (Hillebrand et al. 1999), in which also allowed the carbon biomass of each cell to be estimated. Heterotrophic nanoflagellate abundance was estimated using epifluorescence counting techniques (Bloem et al. 1986). Metazoan zooplankton were identified at the genus level and counted using a binocular microscope.

Bacterial production was estimated by measuring the incorporation rate of [^{3}H] thymidine by bacteria during a one-hour incubation with filtered water (a 200µm filter was used) (Riemann et al. 1982). Rates of ^{3}H-thymidine incorporation were transformed to cell production rates using a conversion factor of 2.7×10^{17} cells produced per mole of thymidine incorporated. Previous experiments measuring both bacterial growth and ^{3}H-Thy incorporation in batch experiments established this conversion factor, as well as the incubation time and the filter mesh size for the experiments.

Primary production was measured using two methods: (i) a method based on the assimilation of dissolved inorganic carbon by phytoplankton, measured using a radioactive tracer according to (Steeman Nielsen 1952) from week 2 to 5 and (ii) oxygen measurement by the Winkler method, used for the entire sampling period (Bender et al. 1999, Bukaveckas et al. 2011). The Steeman-Nielsen method (1952) is the most sensitive method for estimating primary production. Water filtered with a 200 µm filter was dispensed into three 250 mL translucent polycarbonate bottles; the first was used to measure the radioactivity before the experiment (T0), the other two were replicates incubated in a mesocosm (ambient temperature and brigthness) during the daytime with a solution of $NaH^{14}CO_3$. Each replicate was filtered using 3 different filters (0.8µm, 3µm, 20µm) to estimate the gross primary production rates (GPP) for the 3 phytoplankton size classes (picophytoplankton <3 µm, nanophytoplankton between 3 and 20 µm and microphytoplancton >20 µm).

For primary production estimation using the Winkler method (Bender *et al.*, 1999), glass bottles with 200 µm filtered water were incubated in a mesocosm. Oxygen concentrations were measured at three time points: at the beginning of the experiment, at sunset and at sunrise the next day. These measurements were used to evaluate both oxygen production

during the daylight hours and oxygen consumption through respiration during the night. The Winkler method was used to titrate the oxygen. This method allows the estimation of net primary production (NPP) for the entire phytoplanktonic community because oxygen losses by respiration take into account the other non-autotrophic plankton (Reeder and Binion, 2001).

Micro- and mesozooplankton grazing rates on the three phytoplankton size classes were also estimated (Gmic1, Gmic2 and Gmic3: Grazing of pico-, nano- and microphytoplankton by microzooplankton; Gmes1, Gmes2 and Gmes3: Grazing of pico-, nano- and microphytoplankton by metazoan zooplankton). Three 2.4 L polycarbonate bottles were filled with 63 µm filtered water (B63µm). Six other polycarbonate bottles were filled with 200 µm filtered water (B200µm), and a natural assemblage of mesozooplankton predators was added to the first three of these bottles (BPred; about 100 organisms in each bottle). The last three experimental bottles represented the population of microzooplankton (B200µm) (David *et al.*, 2006). All nine bottles were incubated in a mesocosm for 24 h in the dark to avoid phytoplanktonic development. Chlorophyll *a* concentrations were measured for the three size classes of phytoplankton (pico-, nano- and microphytoplankton) at the beginning and at the end of the experiment using fluorimetric methods (Yentsch & Menzel 1963). The grazing rates on the three size classes were calculated according to (Frost 1972) when chlorophyll *a* concentrations were found to be lower following the 24 hr incubation period. The differences between the B200µm and B63µm filter treatments were used to calculate grazing by the microzooplankton community, whereas the differences between BPred and B200µm were used to calculate grazing by the metazoan zooplanktonic community.

Data analysis

Figure 4.2 summarizes the steps involved in characterization of the planktonic food webs.

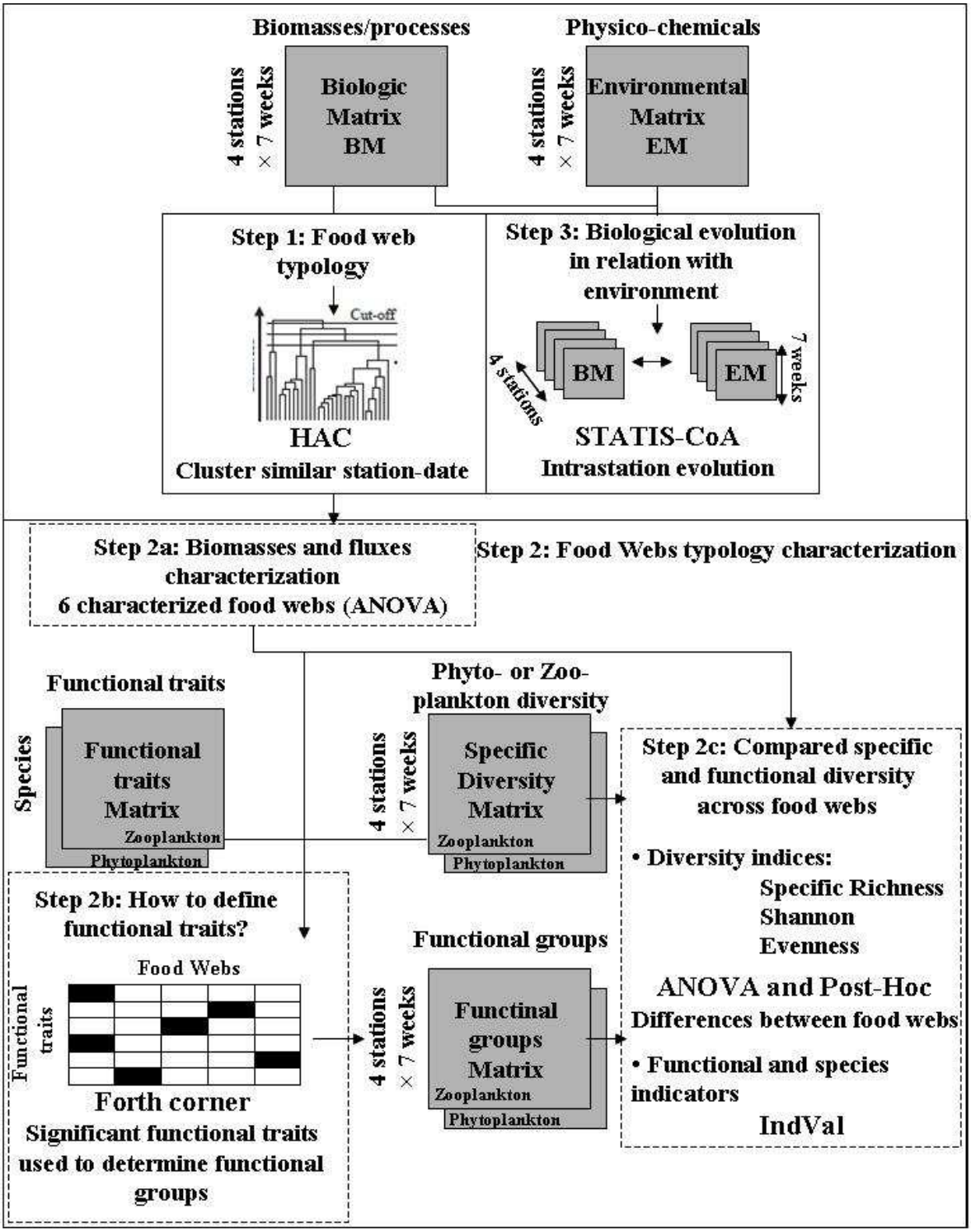

Figure 4.2: Diagram of the analysis steps that led to the identification and characterization of food web succession steps.

Step 1: Determination of the food web typology

To establish a global view of the food webs, the different organisms needed to be sorted into compartments in which internal fluxes (fluxes between compartments) and input fluxes (fluxes that enter into the food web) could be estimated. In this study, organisms were converted into carbon biomasses (Sautour & Castel 1995, Menden-Deuer & Lessard 2000) and grouped into six compartments: bacteria (flow cytometry counting), picophytoplankton (under 3 µm, flow cytometry counting), nanophytoplankton and microphytoplankton (Uthermöhl counting), microzooplankton (heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton under 200µm) and mesozooplankton (up to 200µm). The micro- and mesozooplankton grazing on the three phytoplankton size classes converted can be considered as internal carbon fluxes, whereas GPP, NPP and bacterial production are input fluxes.

To delineate the steps of food web succession, samples were grouped according to the different planktonic biomasses and fluxes (except GPP, this database was named biological matrix) measured from week 2 to 8. The Hierarchical Ascendancy Classification (HAC) was used with Euclidean distance as a distance measure, in addition to the Ward method. For each node of the HAC cluster, an Approximately Unbiased (AU) p-value was calculated from successive random resampling (pvclust package for R software) (Suzuki & Shimodaira 2006) to evaluate the uncertainty associated with the cluster.

In order to determine whether the biomass measurements were sufficient to describe the different kinds of food webs, HAC was also applied to the biomass data alone. The resulting cluster trees were compared with the first ones (based on biomasses plus the flux matrix). To compare the different trees, the station-dates were classified according to similarity level, or the node rank of the tree at which the station-date was considered separate from the others. This classification was performed from the top of the tree to the bottom: the first station-date separated by the tree received rank 1, the second rank 2, and so on. If two station-dates were separated at the same node (for example, node 3), their rank was 3.5, for example. Linear regressions were carried out between the ranks obtained by the biomass matrix and by the biomass/flux matrix. Residuals were calculated for each point (residuals are the differences between the points estimated by regression and the observed values). The mean and the standard deviation of the absolute values of the residuals were calculated for each food web. The greater the residual mean value of a food web, the more significant the differences are between the two matrices for the food web.

Step 2: Characterization of the food web typology

Step 2a: Biomass and flux characterization

ANOVA and Fisher's least significant difference (LSD) post-hoc test (□=0.05) were used to test for significant differences among biomasses and fluxes for each food web type.

Step 2b: Defining functional traits

Both mesozoo- and phytoplankton, which were identified at the lowest possible taxonomic level, could be categorized according to functional traits, i.e., morphological, physiological and ecological features.

Table 4.2: Biological traits and categories for mesozoo- and phytoplankton. St: Stationary

Mesozooplankton Traits	Categories	Phytoplankton Traits	Categories	Phytoplankton Traits	Categories
1. Mean Body Lenght (mm)	>0,6 0,3-0,6 <0,3	1. Size	>3µm 3-20µm <20µm	10. Atmospheric N2 Fixation	Yes No
2. Prey size range (µm)	0,6-40 0,4-7 0,4-2 6-562 12-33 0,4-20	2. Shape	Spheric Cylinder Prism Parallelepiped Cone Ellipsoid	11. Plasticity	Stenohalin Euryhalin
3. Prey spectrum	Large Moderate Short	3. Current	Stagnant Running water Both	12. Mobility	Yes No
4. Fastest Generation Time (day)	1 5-8 >8	4. Salinity	Salt water Freshwater Both		
5. Max R	High Moderate Low	5. Lifestyle	Phytoplanctonic Benthic/epiphitic Both		
6. Feeding Type	Filtration Raptorial St suspension Grazers	6. Toxicity	Yes No		
		7. Reproduction	Asexual Sexual and Asexual		
7. Selectivity	High Moderate Low	8. Colony formation	Colonial Free living Both		
8. Reproduction	Parthenogenesis Sexual	9. Feeding	Autotrophy Mixotrophy		

Mesozooplanktonic taxa were described by 7 qualitative and quantitative functional traits (Table 1): four feeding traits - prey size range (the smallest and largest size of particles consumed by each species), the prey spectrum (according to the prey size), feeding type (the way in which the species or group obtains food) and selectivity (degree of selectivity in acquiring food); 2 growth traits - the fastest generation time (the number of days from hatching until molting into an adult copepod, or from hatching until the first clutch production for cladocerans and rotifera) and the rate of population growth (Max R, measured using a life table or population growth studies); and one reproduction trait - the ability for species to use asexual reproduction as an alternative to sexual reproduction.

Phytoplankton species were described by 12 qualitative traits (**Table 4.2**): four ecological traits - colony formation, current speed (preference for low or high flow), salinity preference (fresh or saltwater), plasticity (steno- or euryhaline species) and way of life (planktonic or benthic/epiphytic); two morphological traits - cell shape and the presence or absence of a flagellum; 3 physiological traits - feeding (Autotrophic or Mixotrophic), atmospheric N_2 fixation (ability to fix atmospheric N_2), toxicity (ability to produce toxins); and one reproduction trait: the ability to use asexual reproduction as an alternative to sexual reproduction.

Fourth-corner analysis was used to identify significant functional traits that define the trophic web. This method is classically used to link functional traits to environmental factors (Dray & Legendre 2008). The analysis was performed using R software (ade4 package, (Dray & Dufour 2007). This statistical analysis required three input matrices (R, L and Q). The matrix L ($n \times p$) contained the abundances of species p at station/date n. The matrix R ($n \times fw$) described the food web type (fw) at station/date n, while species traits were contained in table Q ($p \times s$). The null hypothesis H_o proposed that species functional traits (Q) are unrelated to the food web type (R). The rejection of H_o required the rejection of two secondary hypotheses, H_1 and H_2. H_1 was the hypothesis that there is no link between the abundance of a species at a given station/date (L) and its functional traits (Q), and H_2 was of the hypothesis that there is no link between the abundance of a species at a given station/date and the succession stage of the food web (R). H_0 could be rejected when both H_1 and H_2 were significant at $\alpha = 0.022$. Thus, the three matrices R, L and Q could be computed in a fourth matrix (D: $fw \times k$). D contained the correlation value α of the type of food web crossed with the species functional traits. To define functional groups, significant functional traits were selected to have at least one trait per food web and to have fewer functional traits than species.

Step 2c: Species diversity and functional diversity across food webs

The richness of species and functional groups (RS) for each station-date and for taxonomic diversity and functional diversity of mesozoo- and phytoplankton were calculated. Differences between food web types were tested using an ANOVA followed by an LSD Post-Hoc test.

The IndVal method developed by (Dufrene & Legendre 1997) was applied to identify the most representative species/functional groups of the different food webs. It was applied on the cluster obtained from the biomass-flux HAC described above. The analysis provided an IndVal index (measurement of both fidelity and specificity) for each cluster of the HAC (obtained in step 1) and for each species/functional group. The index was independent of the relative abundance of any other species/functional group. When all individuals of the same species were found in a single group of sites, or when the species occurred in all sites for that group, the index was maximal (100%). According to Dufrene and Legendre (1997), a threshold level of 25% means that a species is present in at least 50% of the station-dates in one food web, and that its relative abundance for that food web reaches at least 50%.

Step 3: Biological evolution in relation to the environment

The goal of this step was to understand the effect of the physicochemical evolution of the environment (environmental matrix: 10 variables × 4 locations × 7 dates) on the biological evolution of the species within it (biological matrix: 14 biological variables × 4 locations × 7 dates) using a multivariate analysis. The STATIS-CoA (correspondence analysis) method (ade4 package for R software, (Thioulouse et al. 1997), which is a multi-table method, was used. The use of a multi-table method allowing the simultaneous analysis of several data tables was preferred in order to avoid a confusing mixture of spatial and temporal effects; this method involved pooling all of the data in a single table (Gaertner *et al.*). The principle of the method is to find and analyze the common structure of several tables sharing the same rows and columns, to study the variability of each table around this common structure (here, the temporal variability for each sampling station). The data matrix was treated as a series of eight tables: four (one by sampling station) corresponding to the biological matrix with the 7 weeks of sampling as rows and the 14 biological variables as columns, and four corresponding to the environmental matrix with the 7 weeks of sampling as rows and the 10 environmental factors as columns. A partial triadic analysis on the two tables (biological / environmental tables by station) of the co-inertia produced four new tables (one by sampling station) called STATIS tables. Then, the four tables were combined, producing an average

table called ‘compromise’ that gives greater weight to stations having similar patterns in terms of environmental factors. The analysis of this compromise table expressed the ‘stable’ part of the spatial organization of environmental factor. This was done by projecting the rows of the *k* initial tables (i.e., the sites) as supplementary elements onto the compromise axes. This compromise can be analyzed through the calculation of the $\cos^2$ to evaluate its reproducibility for each station, thus showing how the shared structure is taken into account by each table. The projection of station-date enabled the identification of temporal variations.

Results

Determination of the food web typology

HAC identified six different types of planktonic food web (FW), numbered from FW1 to FW6 (Figure 4.3). FW1 and FW4 represented only one station/date each (Ri- week 3 and week 5, respectively). The other FWs contained dates observed on different stations from 2 (type 2) to 4 different stations (type 6). Moreover the FW6 web can be divided into two webs representing its state before the storm, FW6a (Di-2, Re-2 and Ri-2), and after the storm, FW6b (De-4, De-5 and Ri-4).

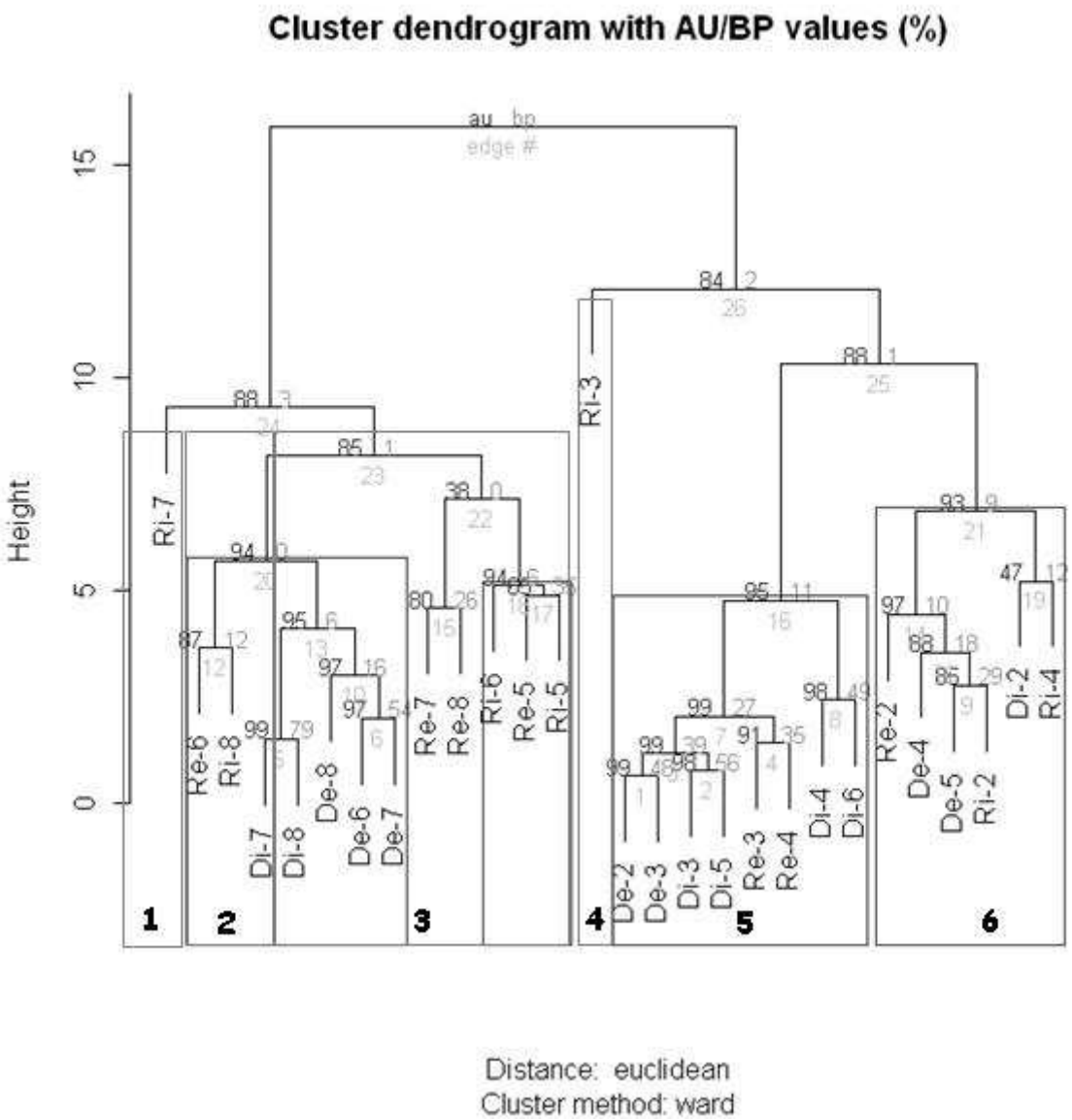

Figure 4.3: Clustering results from HAC (euclidean distance, method ward), as applied to the biomass and flux database. Each group and food web was numbered (1, 2, 3, 4, 5, 6). The numbers at the left of each cluster represent the AU *p–value*. D: Drained; R: Replenished; e: external; i: internal.

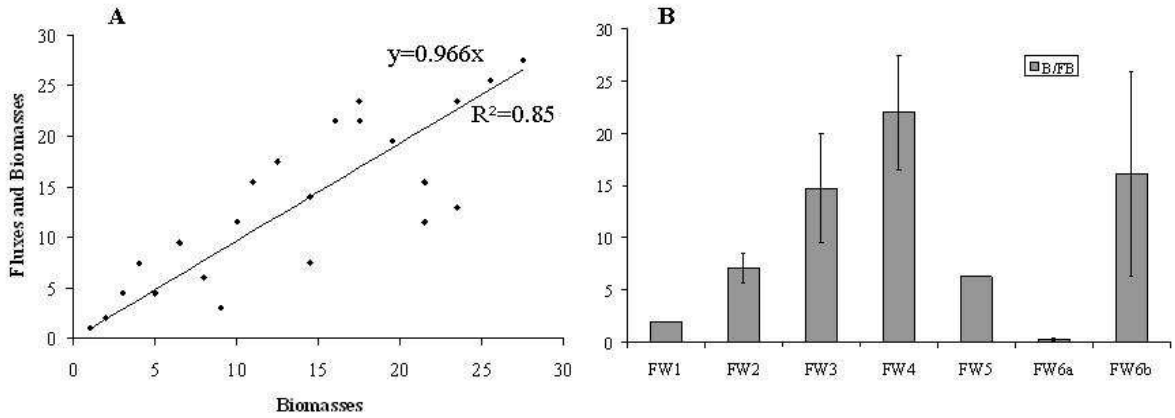

Figure 4.4: A- Correlation between the sample points of the biomass HAC and of the biomass/process HAC. B- Mean and standard deviation of residuals extracted from the biomass (B) and flux/biomass (FB) correlations for each food webs (FW).

In order to determine whether the biomasses were sufficient to describe the different kinds of food webs, linear regressions were performed between the ranks obtained by using the biomass matrix and those obtained by using the biomass/flux matrix. Significant correlations were observed when comparing the rank between biomass and biomass/flux data (α<0.05, R^2= 0.85, **Figure 4.4 A**). The residual analysis showed that biomasses alone are sufficient to characterize FW6a (**Figure 4.4 B**), as well as FW1 and FW5 (**Figure 4.4 B**). For the other food web types (FW2, FW3 and FW4), biomasses and fluxes both need to be estimated (**Figure 4.4 B**).

Characterization of the food web typology

Biomasses and fluxes characterization

Significant differences between food webs were found for all the biomasses and all the fluxes except for NPP (ANOVA, **Table 4.3**). FW6a and FW6b were named 'herbivory food webs' because of the importance of the three size classes of phytoplankton in terms of both biomass (Pico: 7.74 ± 2.21 $mgC.L^{-1}$; Nano: 13053 ± 4075 $mgC.L^{-1}$; Microphytoplankton: 1153.02 ± 583 $mgC.L^{-1}$) and GPP (Pico: 3.03 ± 0.7 $mgC.L^{-1}.d^{-1}$; Nano: 21.9 ± 10.5 $mgC.L^{-1}.d^{-1}$; Microphytoplankton: 1.76 ± 0.8 $mgC.L^{-1}.d^{-1}$), as compared to the importance of bacteria (Biomass: 68.4 ± 51.4 $mgC.L^{-1}$; Production 0.18 ± 0.18 $mgC.L^{-1}.d^{-1}$). These three primary producers are highly grazed by both protozoans and, to a lesser extent, by metazoans (Gmic1: 20.8 ± 6.1 $mgC.ind^{-1}.d^{-1}$; Gmic2: 7.4 ± 3.2 $mgC.ind^{-1}.d^{-1}$; Gmic3: 2.7 ± 1.5 mgC. $ind^{-1}.d^{-1}$; Gmes1: 0.03 ± 0.01 $mgC.ind^{-1}.d^{-1}$; Gmes2: 0.02 ± 0.01 $mgC.ind^{-1}.d^{-1}$; Gmes3: 0.11 ± 0.03 $mgC.ind^{-1}.d^{-1}$), leading to high protozoan biomasses (59905 ± 23141 mgC.L-1) (**Figure 4.5 A**).

Table 4.3: ANOVA and Post-Hoc comparison between food webs, as determined by HAC analysis. Food webs were classified by the Post-Hoc test, and similar food webs were underlined. For each variable, food webs were ranked from highest (+) to lowest value (-). SR: Species Richness, FGR: Functional Group Richness, FW: Food Web, Mult: Multivorous, Dist: Disturbed, Herb: Herbivorous, W: Weakly, St: Strong, Gmic1, 2 and 3: Grazing of pico-, nano- and microphytoplankton by protozoa, Gmes1, 2 and 3: Grazing of pico-, nano- and microphytoplankton by Zooplankton).

Variables	**ANOVA F (p-value)**	**Post-Hoc comparison between FW ranked from largest to smallest**		
Biomasses				
Bacteria	2.8 (*)	(+)	FW2 MultW MultSt DistW DistSt Herb	(-)
Picophytoplankton	2.1 (*)	(+)	MultW MultSt DistW FW2 Herb DistSt	(-)
Nanophytoplankton	15.6 (***)	(+)	DistW Herb DistSt FW2 MultSt MultW	(-)
Microphytoplankton	4.7 (**)	(+)	MultW FW2 MultSt Herb DistSt DistW	(-)
Protozoa	14.5 (***)	(+)	DistW Herb DistSt FW2 MultSt MultW	(-)
Zooplankton	11.9 (***)	(+)	MultW MultSt Herb FW2 DistW DistSt	(-)
Fluxes				
Bacterial Production	11.01 (***)	(+)	FW2 MultW MultSt Herb DistSt DistW	(-)
Gmic1	2.4 (*)	(+)	Herb MultW MultSt Fw2 DistSt DistW	(-)
Gmic2	2.1 (*)	(+)	MultSt Herb FW2 DistSt DistW MultW	(-)
Gmic3	1.1 (*)	(+)	FW2 MultSt Herb DistSt DistW MultW	(-)
Gmes1	190.3 (***)	(+)	DistW MultSt Herb DistSt FW2 MultW	(-)
Gmes2	25.3 (***)	(+)	MultW MultSt FW2 Herb DistSt DistW	(-)
Gmes3	12.1 (***)	(+)	DistW MultSt Herb DistSt FW2 MultW	(-)
Diversity				
SR Zooplankton	3,03 (**)	(+)	MultSt MultW Herb DistSt Herb2 FW2 DistW	(-)
FGR Zooplankton	4 (***)	(+)	MultSt MultW Herb DistSt Herb2 FW2 DistW	(-)

FW3 and FW1 (Figure 5 B and C) exhibited large metazoan zooplankton biomasses (4.6 $mgC.L^{-1}$; 1.98± 1.17 $mgC.L^{-1}$), high bacterial production (0.39 $mgC.L^{-1}$; 0.35 ± 0.17$mgC.L^{-1}$) and high bacterial biomass (139 $mgC.L^{-1}$; 126 ± 78$mgC.L^{-1}$). Because of the co-dominance of these two compartments, both food webs were named a 'Multivorous FW'. The main difference between them was the grazing, which represented only two fluxes for FW1 (i.e., weak Multivorous). In FW3, the three primary producers were grazed by both protozoan and metazoan zooplankton (strong Multivorous; **Figures 4.5 B and C**).

FW2 seemed to be intermediate between the herbivory and the multivorous FWs (Figure 4D). It displayed intermediate protozoan biomasses (7619 ± 7968 $mgC.L^{-1}$) and low metazoan biomasses (0.24 ± 0.13 $mgC.L^{-1}$), whereas bacterial production and biomasses were high (0.97± 0.37 $mgC.L^{-1}$; 177 ± 102 $mgC.L^{-1}$). Two grazing fluxes were important: grazing of microphyplankton by protozoa (14.42 ± 5.49 $mgC.ind^{-1}.d^{-1}$) and grazing of nanophytoplankton by metazoan zooplankton (0.013 ± 0.0040 $mgC. ind^{-1}.d^{-1}$).

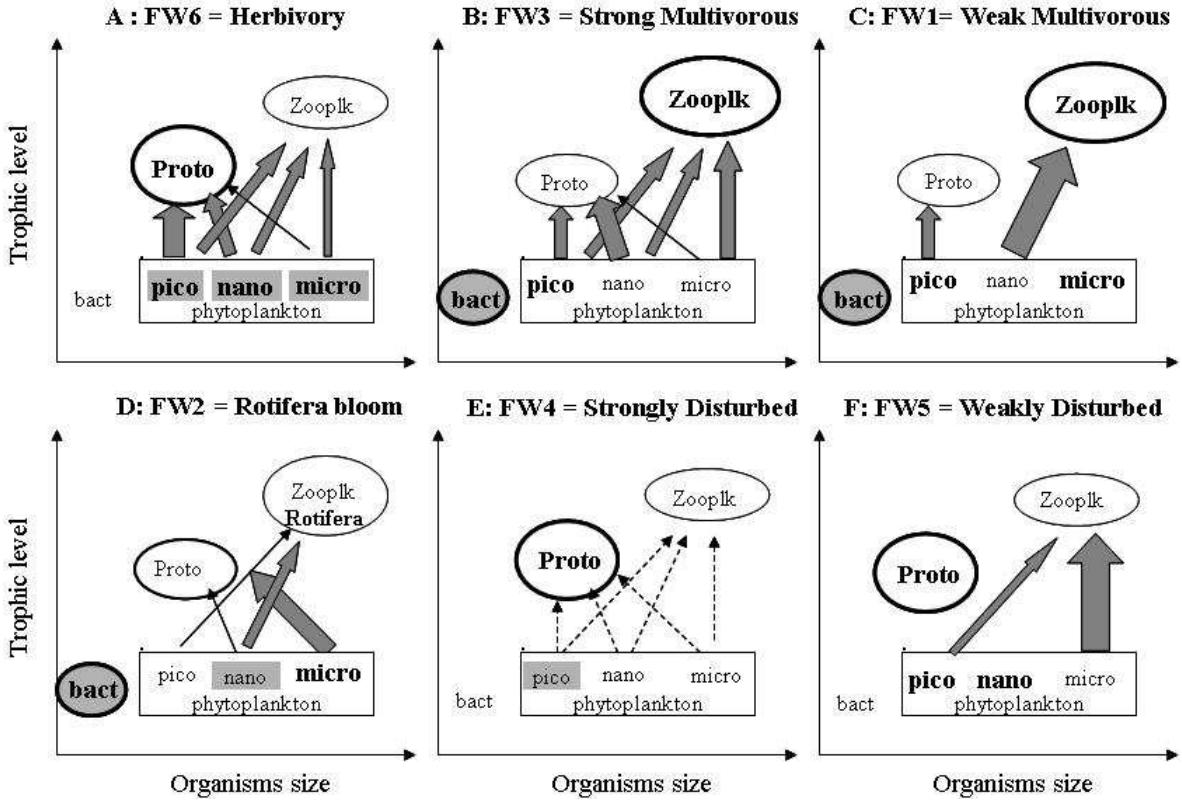

Figure 4.5: Typology of plankton food web (FW) function, according to an ANOVA test followed by a Post-Hoc test on biomasses and fluxes with Gross Primary Production. Zooplk: Metazoan Zooplankton, Proto: Protozoa, Bact: Bacteria.

FW4 (**Figure 4.5 E**) was characterized by low biomass in all compartments, with the exception of protozoa (32.1 ± 5.5 $gC.L^{-1}$), low grazing fluxes and low bacterial production. Only GPP of picophytoplankton was active (1.4 ± 0.5 $mgC.L^{-1}.d^{-1}$), but it was half as active as in the herbivory FW. Because of this low activity, and because the corresponding dates were just after the storm, this food web type was given the name 'strongly disturbed'.

FW5 (**Figure 4.5 F**) had approximately the same characteristics as FW4, but it had a higher grazing activity (Gmes1: 1.3 mgC. $ind^{-1}.d^{-1}$; Gmes3: 1.2 mgC. $ind^{-1}.d^{-1}$). It was thus called a 'weakly disturbed' food web.

Taxonomic and functional diversity across food webs

During this study, 62 different phytoplankton taxa and 8 metazoan zooplankton taxa were identified. Nevertheless, the overall species richness was underestimated because some organisms were only identified to the genus or to the family level.

Which functional traits defined food webs?

For both phytoplanktonic and metazoan zooplankton databases, the null hypothesis H_o of the fourth-corner analysis can be rejected. It revealed an overall significant link between the functional groups and the food web types.

For the phytoplanktonic functional traits, significant relationships were found between (i) the first herbivory food web and salinity, toxicity, colony formation and atmospheric N_2 fixation; (ii) the second herbivory FW and lifestyle; (iii) the strongly disturbed FW and plasticity; (iv) the weakly disturbed FW and cell size; (v) the strong multivorous FW and salinity and plasticity; and (vi) the weak multivorous FW and feeding (Figure 6A).

For the metazoan zooplankton, significant relationships were found between the first herbivory FW and mean body length, prey spectrum, fastest generation time and feeding type, and also between the weak multivorous FW and prey spectrum, selectivity and reproduction (**Figure 4.6 B**).

A- Phytoplankton Traits	Herbivory a	Herbivory b	Disturbed St	Disturbed W	FW2	Multivorous St	Multivorous W
Cell size				■			
Shape							
Current							
Salinity	■					■	
Lifestyle		■					
Toxicity	■						
Reproduction							
Colony formation	■						
Alimentation							■
Atmospheric N2 Fixation	■						
Plasticity			■			■	
Mobility							
B- Zooplankton Traits							
Mean Body length	■						
Prey size range							
Prey spectrum	■						■
Fastest Generation time	■						
Max R							
Feeding Type	■						
Selectivity							■
Reproduction							■

Figure 4.6: Significant relationships (filled squares) between Food Webs and (A) phytoplankton traits and (B) zooplankton traits using fourth-corner analysis.

The functional traits that were taken into consideration to build the functional groups were as follows:

• For phytoplankton, salinity preference, way of life, plasticity and feeding traits

• For zooplankton, mean body length, prey spectrum, fastest generation time and reproduction.

This selection was made in order to have fewer functional groups than species and to maximize the number of FWs represented by the traits. These functional traits were then grouped into functional groups: 21 functional groups for phytoplankton and 8 functional groups for zooplankton (**Table 4.4**).

Taxonomic and functional diversity

Significant differences were only highlighted for zooplankton, specifically for species richness and for both taxonomy and functional group richness (SR and FGR; **Table 4.3**). The Post Hoc test separated the food webs into two classes based on taxonomic diversity: one with high value, including the two 'multivorous FWs' and the first herbivory FW, and another with low value (**Table 4.3**). For functional diversity, the Post Hoc test separated the food wed into three classes: (i) the two 'multivorous food webs' with strong values, (ii) the 'strongly disturbed', 'herbivory b' and 'FW 2' webs with intermediate values, and (iii) the 'weakly disturbed' web with low value (**Table 4.3**). The first herbivory FW had intermediate value (**Table 4.3**).

Indicator species and functional groups

Metazoan zooplankton (**Figures 4.7 A and B**)

Two taxa reached their highest values at the first hierarchical level: Cyclopoïds copepods and *Daphnia* spp (**Figure 4.7 A**). These two taxa were thus considered generalist taxa of FW2 and the multivorous FW. The remaining food webs (disturbed and herbivory FW) were characterized by two cladoceran taxa: *Bosmina* spp (39.1) and Chydoridae (75.6). However, Chydoridae can be considered as a more specialized species for the first herbivory FW (FW6a), whereas *Bosmina* spp is specialized for the first and second herbivory FW (FW6b) because it reached its highest value at the fourth cluster (51.3). The strongly disturbed FW did not have its own specialist species (**Figure 4.7 A**). At the third hierarchical level, *Simocephalus sp*, Calanoïds and Harpacticoïds copepods presented the highest IndVal values and were considered representative of the multivorous FW. FW2 was characterized by a great Rotifera bloom (highest IndVal value at the fifth hierarchical level), and thus it was called the 'Rotifera bloom FW' thereafter (**Figure 4.7 A**).

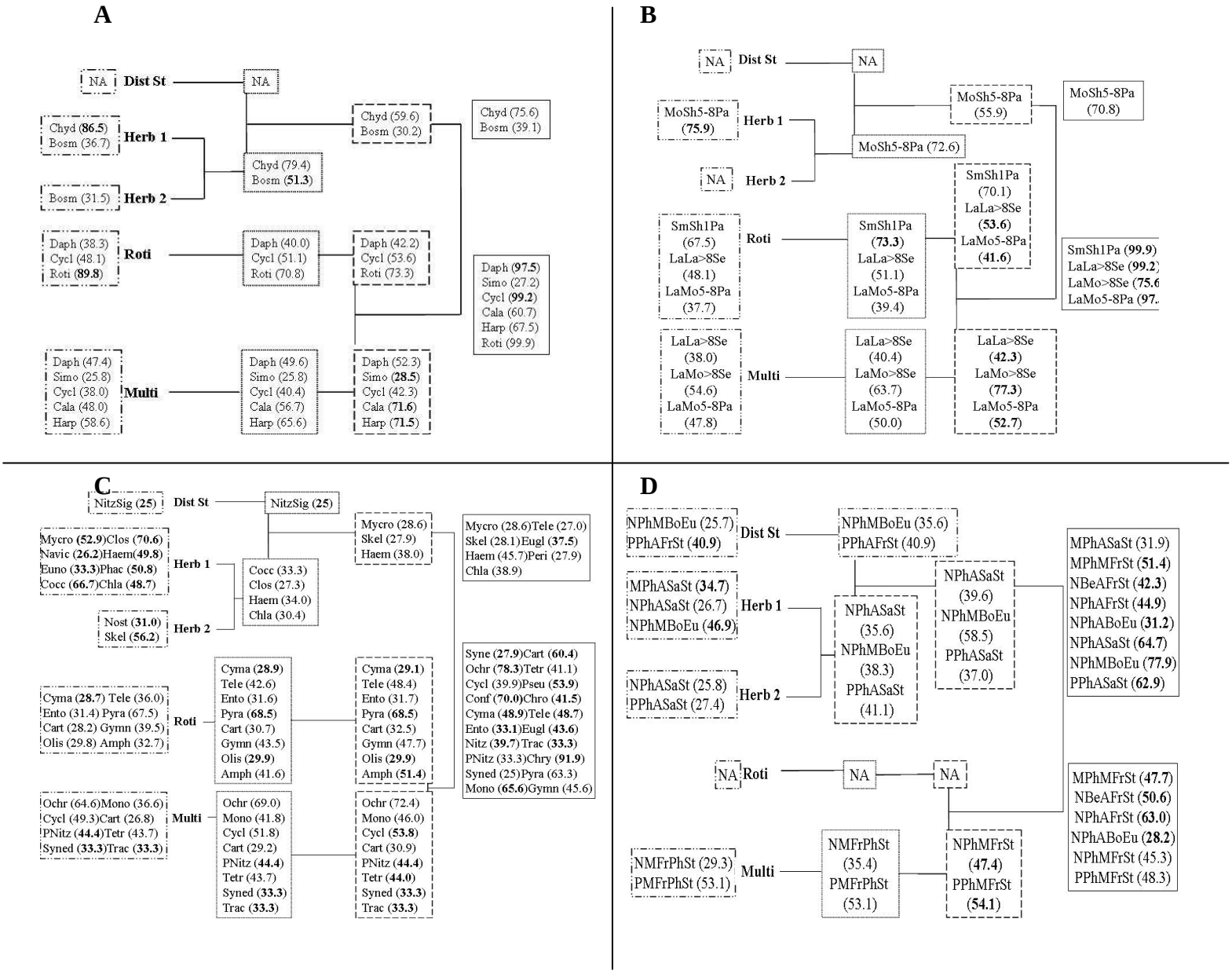

Figure 4.7: Indicator taxa for each hierarchical level of the dendrogram, obtained by the regionalization procedure using biomasses of A- zooplanktonic species; B- zooplanktonic functional groups (see Appendix 1); C- phytoplanktonic species and D- phytplanktonic functional groups (see Appendix 1). IndVal values are shown in brackets. Bold values indicate the highest IndVal values for each taxon or functional group (Chyd: Chydoridae; Bosm: *Bosmina spp*; Daph: *Daphnia spp*; Simo: *Simocephalus spp*; Cycl: Cyclopoïds; Cala: Calanoïds; Harp: Harpacticoïds; Roti: Rotifera; Mycro: *Mycrocystis spp*; Skel: *Skeletonema spp*; Tele: *Teleaulax acuta*; Haem: *Haematococcus spp*; Chla: *Chlamydomonas spp*; Eugl: *Euglena spp*; Peri: *Peridinium spp*; NitzSig: *Nitzschia sigma*; Cocc: *Cocconeis spp*; Clos: *Closterium spp*; Navic: Naviculoids; Euno: *Eunotia spp*; Phac: *Phacus spp* ; Nost: *Nostoc spp*; Syne: *Synechococcus spp*; Ochr: *Ochromonas spp*; Cycl: *Cyclotella spp*; Conf: *Conferta spp*; Cyma: *Cymatopleura spp*; Ento: *Entomoneis spp*; Nitz: *Nitzschia spp*; PNitz: *PseudoNitzschia spp*; Syned: *Synedra spp*; Mono: *Monoraphidium spp*; Cart: *Carteria spp*; Tetr: *Tetraedon spp*; Pseu: *Pseudopedinella spp*; Chro: *Chroomonas spp*; Trac: *Trachelomonas spp*; Chry: *Chrysochromulina spp*; Pyra: *Pyramimonas spp*; Gymn: *Gymnodinium spp*; Olis: *Olisthodiscus spp* ; Amph: *Amphidinium spp*)

Two functional groups (LaLa>8Se; LaMo5-8Pa) can be considered generalist groups of the Rotifera bloom and the multivorous FW (Figure 7B; Annexe 1B). These functional groups corresponded to large organisms that feed on a large to moderate spectrum of prey with a medium (between 5 and 8 days) or long generation time of up to 8 days. The main difference between the two groups was their reproduction: one can undergo parthenogenesis (Pa, cladocerans), whereas the other can only reproduce sexually (Se, copepods). One functional group can be considered specialized for each of these two food webs: (i) the SmSh1Pa functional group, representing small organisms with a fast generation time that use parthenogenesis for reproduction and corresponding to the Rotifera bloom FW, and (ii) the LaMo>8Se functional group for the multivorous FW, representing organisms with a more specialized diet. The functional group MoSh5-8Pa started at the second hierarchical level with a high IndVal value (70) that increased along the tree to reach it highest value with the first herbivory FW (**Figure 4.7 B**). It corresponded to moderately sized organisms that have a moderate generation time and use parthenogenesis for reproduction.

Phytoplankton (**Figures 4.7 C and D**)

Euglenaceae was considered an opportunist taxon because it reached high IndVal at the second hierarchical cluster (**Figure 4.7 C**). One species of cyanobacteria (*Synechococcus* spp), three diatoms (*Thalassiosina conferta, Entomoneis sp, Nitzia sp*) and seven green algae (*Ochromonas sp, Monoraophidium sp, Carteria sp, Pseudopedinella sp, Chroomonas sp, Teleaulax acuta, Chrysochromunila sp*) were generalists of the rotifera bloom and the multivorous FW, as they reached their highest IndVal values at the second hierarchical cluster (Figure 7C). The rotifera bloom FW and the multivorous FW each contained 5 specialist species: one diatom species (*Cymatopeura sp*) and four green algae (*Pyramimonas sp, Olisthodiscus sp, Amphidinium sp, Gymnodinium sp*) for the rotifera bloom and (ii) three diatoms species (*Cyclotella sp, Pseudo-Nitzchia sp, Synedra sp*) and two green algae (*Tetrastum sp, Trachelomonas sp*) for the multivorous FW. No generalist species were found for the other food webs. *Nitzchia sigma* (Diatoms) was considered a representative of the strongly disturbed FW, whereas *Nostoc* spp (Cyanobacteria) and *Skeletonema* spp (Diatoms) were characteristic species of the second herbivory FW. One species of cyanobacteria (*Mycrocystis sp*), three diatoms (*Navicula gragaria, Eunotia tetraedon, Cocconeis* spp) and four green algae (*Closterium* spp, *Chlamydomonas* spp, *Haematococcus* spp, *Phaccus* spp) had their highest IndVal values at the final cluster for the first herbivory FW.

In contrast to the taxonomic diversity, most of the functional groups were opportunist in this case (MPhMFrSt, NBeAFrSt, NPhAFrSt, NPhAEu; **Figure 4.7 D** and **Table 4.4 A**). Three functional groups were generalists for the two herbivory FWs and the disturbed FW (NPhASaSt, NPhAEu, PPhASaSt, Figure 7D), corresponding to small saltwater or euryhaline phytoplanktonic species. The PPhAFrSt functional group was specialized for the strongly disturbed FW. The multivorous FW was characterized by two functional groups of small mixotrophic freshwater phytoplankton (NPhMFrSt, PPhMFrSt). The first herbivory FW had also two specialized functional groups: NPhMEu and MPhASaSt (**Figure 4.7 D**).

Table 4.4: Functional groups definition for phytoplankton (A) and zooplankton (B). FGr: Functional groups, NSp: Number of species in the functional group, FG: Fastest Generation.

A-

Size	Way of live	Alimentation	Salinity	Plasticity	FGr	N Sp	Exemple of species
Micro <20µm	Benthic/Epiphitic	Autotrophy	Fresh	Stenohalin	MBeAFrSt	3	*Cymbella spp*
			Both	Euryhalin	MBeABoEu	4	*Nitzia sigma*
			Salt	Stenohalin	MBeASaSt	1	*Delphineis surirella*
	Both	Autotrophy	Fresh	Stenohalin	MMAFrSt	1	*Caloneis spp*
			Both	Euryhalin	MMABoEu	2	*Bacillaria spp*
			Salt	Stenohalin	MMASaSt	2	*Cocconeis spp*
	Phytoplancton	Autotrophy	Fresh	Stenohalin	MPhAFrSt	14	*Amphipleura spp*
			Both	Euryhalin	MPhABoEu	2	*Navicula spp*
			Salt	Stenohalin	MPhASaSt	5	*Cascinodiscus spp*
		Mixotrophy	Fresh	Stenohalin	MPhMFrSt	4	*Euglena spp*
Nano 3-20µm	Benthic/Epiphitic	Autotrophy	Fresh	Stenohalin	NBeAFrSt	2	*Nostoc spp*
	Both	Autotrophy	Salt	Stenohalin	NMASaSt	1	*Biddulphia spp*
	Phytoplancton	Autotrophy	Fresh	Stenohalin	NPhAFrSt	17	*Chroomonas spp*
			Both	Euryhalin	NPhABoEu	2	*Eutreptia spp*
			Salt	Stenohalin	NPhASaSt	4	*Conferta spp*
		Mixotrophy	Fresh	Stenohalin	NPhMFrSt	2	*Ochromonas spp*
			Both	Euryhalin	NPhMBoEu	4	*Gymnodinium spp*
Pico >3µm	Phytoplancton	Autotrophy	Fresh	Stenohalin	PPhAFrSt	3	*eudorina spp*
			Salt	Stenohalin	PPhASaSt	1	*Teleaulax acuta*
		Mixotrophy	Fresh	Stenohalin	PPhMFrSt	1	*Trachelomonas spp*
			Salt	Stenohalin	PPhMSaSt	1	*Chrysochromulina spp*

B-

Mean Body Lenght	Sprey	FGTime	Reproduction	FGr	N Sp	Exemple of species
Small (<0,3)	Short	1	Parthenogenesis	SmSh1Pa	1	Rotifera
Large (>0,6)	Short	>8	Parthenogenesis	LaSh>8Pa	1	*Ceriodaphnia spp*
	Large	>8	Sexual	LaLa>8Se	2	Calanoïdes
	Moderate	>8	Sexual	LaMo>8Se	1	Harpacticoïdes
		5-8	Parthenogenesis	LaMo5-8Pa	2	*Daphnia spp*
Moderate (0,3-0,6)	Short	5-8	Parthenogenesis	MoSh5-8Pa	3	*Bosmina spp*

Temporal food web succession

The partial triadic analysis had a compromise that summarized the 'time-site' effect. The fit of each station to the compromise was obtained by the value of the cos^2. The closer the cos^2 value for a station is to 1, the more the compromise reflects the station structure. The compromise gave a good approximation of the temporal evolution of the station Re ($cos^2 = 1$), De ($cos^2 = 0.96$) and Di ($cos^2 = 0.84$), whereas station Ri was less well reflected by it ($cos^2 = 0.6$).

This compromise presented two factorial maps: one corresponding to the physicochemical matrix (environmental factors) and the other to the biological matrix (Figure 8 A and B). On the physicochemical map, temperature (Temp) was strongly and negatively correlated with the first axis, F1, and was positively correlated with the second axis, F2, whereas the salinity was positively correlated with both F1 and F2 (Figure 8A). In contrast, the DON was negatively correlated with F2. For the biological map, the protozoa (ptz) were strongly and positively correlated with F1, and the nanophytoplankton (phy2) were negatively correlated with F2 (**Figure 4.8 B**).

The factorial plan of the compromise (**Figure 4.8 C**) summarized the time effect at each station. The lines linking the station-points gave an idea of the intra-station variability: the more disparate the points were, the closer the considered station was to the compromise (Figure 8C). Drained marsh stations De and Di were closest to the compromise, followed by station Re. Station Ri differed from the compromise: the weight of DON and DOC was more important for this station than the weight of temperature and salinity.

The different symbols representing sample points in **Figure 4.8 C** indicate food web succession. FW succession was different between stations, but some common characteristics could be observed:

► At the beginning of sampling (week 2, **Figure 4.8 C and 4.9**), all samples had an herbivory FW, except for station De, which was already in a 'disturbed' system.

►Just after the sea submersion (week 3), all stations became disturbed FWs (**Figure 4.8**). The sea submersion due to the storm caused a salinity increase that had different impacts on different stations (at week 3, all stations were tracked by salinity on the first factorial plan, **Figure 4.8 C**). For the drained marshes (stations Di and De), sea submersion was direct, and the salinity increased to more than 20 psu (**Figure 4.9 A and B**). The Re marsh was directly submerged, but not at the sampling station near the sea lock gate; sea water came from the back channels, which explains the smaller salinity increase (9 psu, **Figure 4.9 C**). The Ri

marsh was not submerged; the seawater came back up through the channel, and this station was less affected in terms of salinity (6 psu, **Figure 4.7 D**).

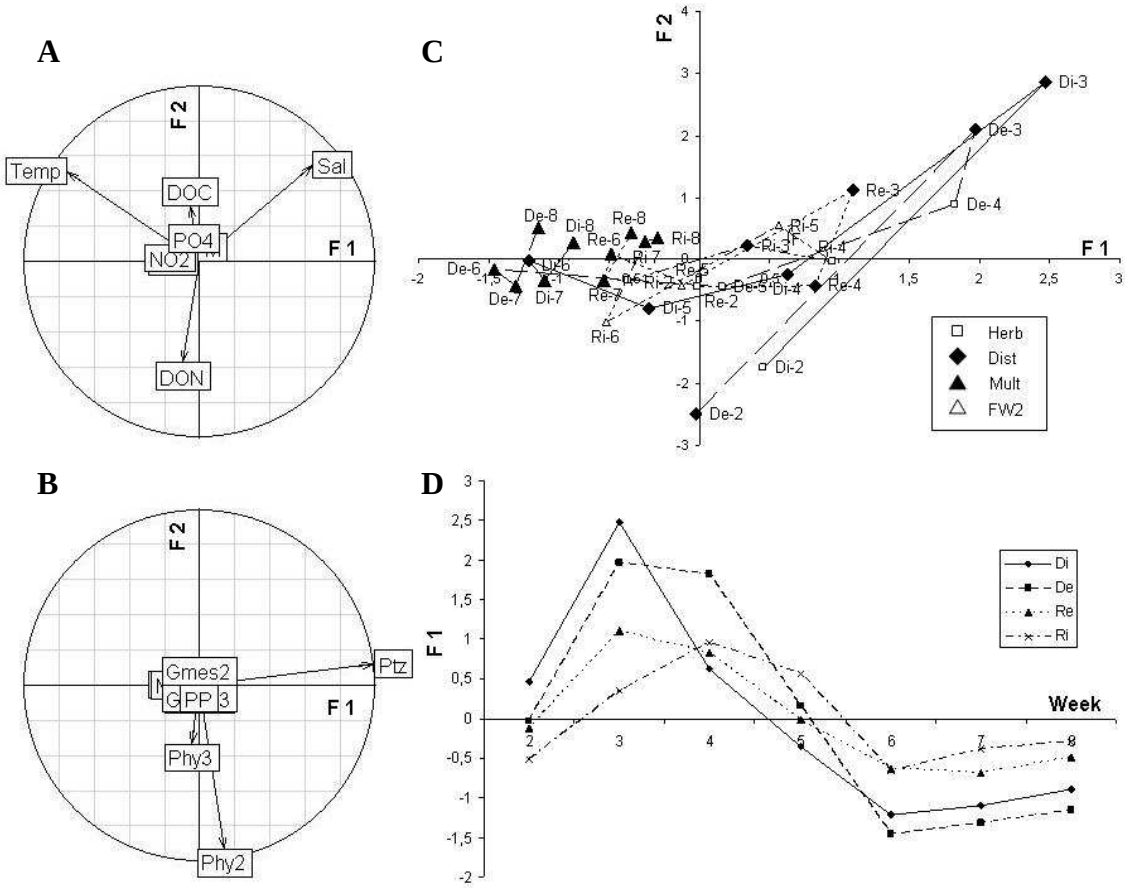

Figure 4.8: Results of the partial triadic analysis. (A) First factorial plan of the compromise for the environmental matrix (Temp: Temperature, Sal: Salinity, DON: Dissolved Organic Nitrogen, DOC: Dissolved Organic Carbon, PO4: Phosphate, NO2: Nitrite. (B) First factorial plan of the compromise for the biological matrix (Ptz: Protozoa, Phy2: nanophytoplankton, Phy3: microphytoplznkton, PP: NPP, Gmes2: grazing of mesozooplankton on nanophytoplankton). (C) First factorial plan of the compromise for the sample points (R: replenished, D: Drained, e: external, i: internal, Herb: Herbivory, Dist: Disturbed, Mult: Multivorous, FW2: Food Web 2). The different symbols for sample points in Figure 8C represented the different steps of food web succession. (D) Temporal evolution of each station on the first axis of the environmental compromise for each station.

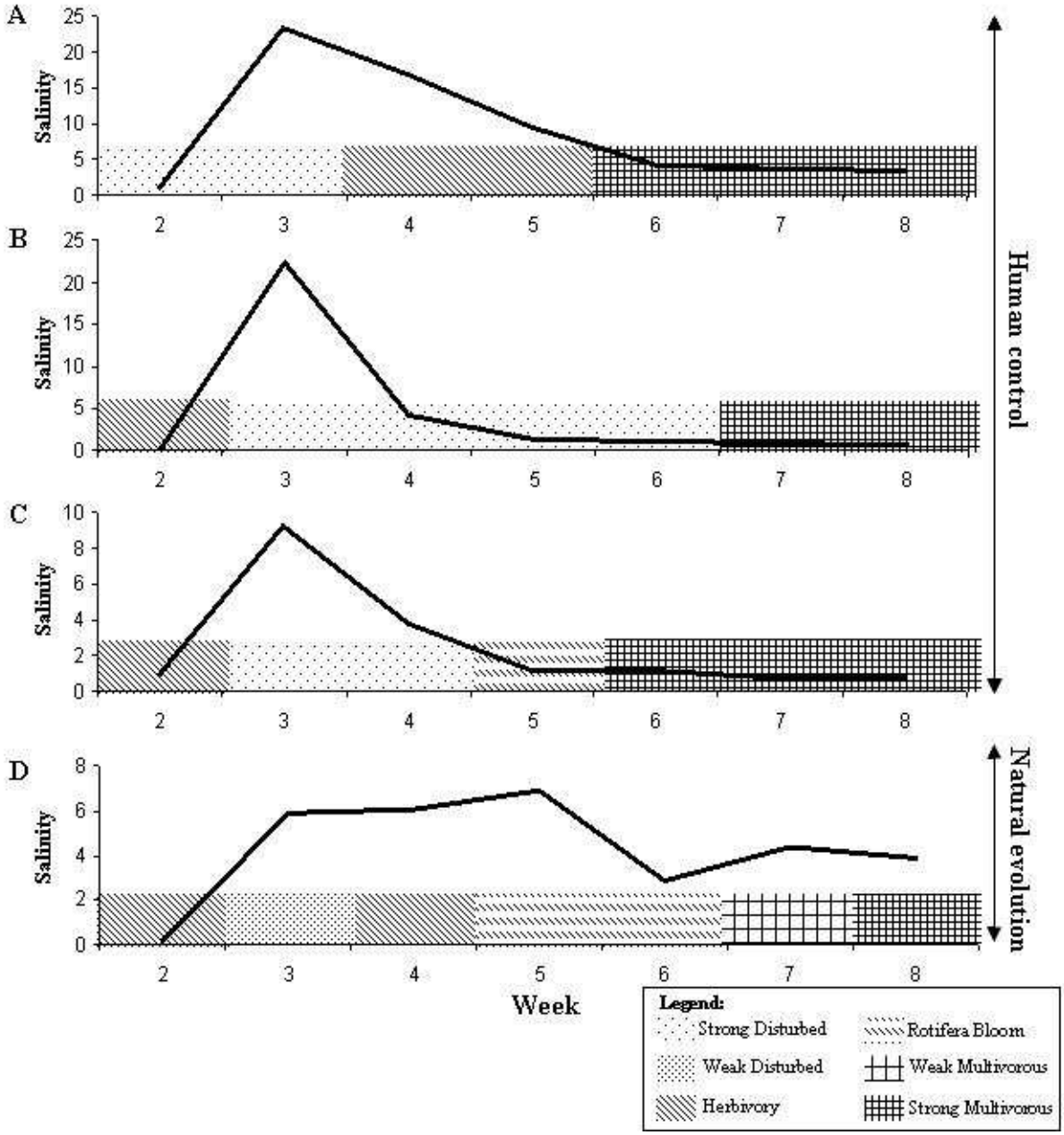

Figure 4.9: Food web succession and salinity profiles for station De (A), station Di (B), station Re (C) and station Ri (D).

► All stations displayed a strong multivorous FW at the end of the sampling (week 8, **Figure 4.7**). On the factorial plan, all sampling points corresponding to a multivorous FW were correlated with the negative part of the first axis and with a temperature increase and salinity decrease (**Figure 4.8 C**).

The temporal evolution of each station on the first axis of the environmental compromise is represented in **Figure 4.8 D**. It summarizes the co-evolution of salinity and

temperature. After the storm, the weather became warmer, and the salinity decreased gradually. Physicochemical parameters seemed to stabilize after week 6 (**Figure 4.8 D**). This stabilization corresponded to the initialization of the multivorous FW for the external stations (De and Re), whereas for the internal stations (Re and Ri), there was a latent period of one week (**Figure 4.8 D**).

The salinity recovery time was different across stations due to their geographical positions (external or internal) and due to human control (**Figure 4.9**). After the storm, lock keepers opened the sea lock gates during low tide to evacuate the seawater for stations De, Di and Re. For the internal station (Di), the salinity recovery time was shorter than for the external station (De and Re, **Figures 4.8 and 4.9**). In general, the further a sampling point is from a sea lock gate, the faster it could receive freshwater from upstream. Lock keepers did not evacuate seawater in station Ri, so the evolution of salinity at this station was natural and never returned to pre-storm levels.

For station De, a herbivory FW was present for 2 weeks after the disturbed FW, and it was subsequently replaced by a multivorous FW when the salinity returned to its pre-storm level (week 6 to 8, **Figure 4.9 A**). For station Di, the disturbed food web lasted 4 weeks and was directly replaced by the multivorous FW at week 7 without any transitional food webs (**Figure 4.9 B**). Station Re stayed in the disturbed food web for 2 weeks and experienced a transition to the rotifera bloom FW a week before reaching the multivorous FW (**Figure 4.9 C**). Station Ri passed through different trophic webs (**Figure 4.9 D**). After the storm, the weaklyly disturbed FW was present for one week. Planktonic activity such as grazing activity and primary production resumed with the initiation of a herbivory FW, which was in turn replaced for two weeks by rotifera bloom FW, followed by a weak multivorous FW and, finally, a strong multivorous FW.

Discussion

Food Web Typology

What kinds of food webs are present during early spring?

Our food web typology included six different food web types: herbivory, strong and weak multivorous, the ‘rotifera bloom’ FW, and strongly and weakly disturbed. The names of the ‘herbivory’ and ‘multivorous’ FWs were given because their structures were similar to the herbivorous and multivorous FWs defined by Legendre and Rassoulzadegan (1995) for open ocean systems. The latter is characterized by the codominance of small and large zoo- and phytoplankton (in terms of GPP for phytoplankton), high bacterial production and biomass,

and high grazing by zooplanktonic metazoans as the multivorous FW defined by Legendre and Rassoulzadegan (1995). The links between the different planktonic compartments, termed 'Connectance' (Paine 1988), are particularly numerous for this food web, which displays high connectance, even though the weak multivorous FW was distinguished from the strong one because of its lower connectance. The herbivory food webs observed in our freshwater marshes are similar to the herbivorous FWs observed in the open ocean; they are characterized by a dominance of phytoplankton and zooplankton biomasses and low bacterial production and biomass (Legendre and Rassoulzadegan, 1995). The main differences between them are that in the marshes, the total phytoplanktonic production (regardless of size class) was largely grazed by both zooplanktonic protozoa and metazoans, whereas the herbivorous FW was dominated by large phytoplanktonic cell production.

The other three food webs were distinct from the food webs found in the open ocean by Legendre and Rassoulzadegan (1995). The 'rotifera bloom' web was characterized by an abundance of rotifera, high bacterial production and weak connectance. The two 'disturbed' food webs were characterized by low biomasses (except for protozoa) and weak production (except for picophytoplankton). The strongly disturbed FW exhibited low zooplankton grazing, as compared to the weakly disturbed FW.

What's the best way to characterize a planktonic food web?

This typology, defined by biomasses and fluxes, was compared to one defined only by biomasses. The preservation of an affiliation with one FW based on biomass matrix alone depends on the FW type. In our study, biomasses alone were sufficient to reproduce the herbivory FW, but not the multivorous FW. The differences between these two FWs were actually due to bottom-up (biomass control by the bottom of the FW) and top-down control (biomass control by the top of the FW) (McQueen et al. 1989, Moss et al. 1994). For example, in the herbivory FW, phytoplanktonic biomasses were supported by strong primary production and were bottom-up controlled (i.e, no nutrient limitations). The algal biomass increased by its production, which was more important than its loss to zooplanktonic grazing. Phytoplanktonic biomass is thus a good index of its production. In contrast, the phytoplankton community seemed to be controlled by grazing in the multivorous FW. Nano- and micro-phytoplankton biomasses were low because of grazing pressure, masking their high production; phytoplankton turnover was probably strong. To conclude, measurements of fluxes seem to be important for understanding the links between compartments when more than one type of control (production and grazing) affects the stock.

However, biomass estimation alone can provide an idea of the FW structure if the bottom-up and top-down control factors are well defined. In our case, biomasses of several compartments were characteristic of a group-type or a species-type of FW. The bacterial biomass was correlated with bacterial production (p-value<0.05, R^2= 0.78), indicating that bacterial predators did not control bacterial biomass, which is only subject to bottom-up control (Thingstad & Rassoulzadegan 1999). Bacterial biomass was thus a good index of bacterial production, and it can be used to discriminate two groups of FW: one group containing the Herbivory FW and the disturbed FW, characterized by low bacterial biomass, and a second group, including the multivorous and 'Rotifera bloom' FWs. Furthermore, high zooplanktonic biomasses were specific to the two multivorous FWs, and high rotifer densities characterized the 'rotifera bloom' FW. In conclusion, the evaluation of the stock composition can be a good way to understand the trophic links between planktonic organisms. However, such results require *a priori* knowledge of the ecosystem based on biomass and flux measurements, which are necessary to understand the complexity of each FW.

Relationship between food web typology and diversity

A functional approach

The functional approach used in this study was compared to a taxonomic approach for understanding the functioning of an ecosystem. In previous studies of benthic communities (Boström et al. 2006) and phytoplankton communities (Kruk et al. 2002), the functional approach has been particularly useful for reconstructing the compositional responses to environmental changes. However, the use of the functional approach for planktonic compartments has been controversial because of the lack of knowledge about plankton ecology (Anderson 2005). In such a functional approach, the first criterion in the choice of functional traits for building functional groups is often knowledge availability instead of adequacy to the objectives of the study. Various authors have already proposed different approaches to the functional traits of freshwater phytoplankton and zooplankton (Reynolds et al. 2002, Barnett et al. 2007). In this study, not all of the functional traits described by these authors were taken into account. They were chosen according to their relevance to our ecosystem. For example, the phytoplanktonic sensitivity to summer stratification might not be important in shallow marshes, in contrast to deep lakes (Reynolds et *al.*, 2002). To make this choice objectively, fourth-corner analysis was adapted to select the functional traits most significant for differentiating the food web types. First, this method was used to link functional traits to environmental factors, in order to better understand biological processes in

ecosystems (Urban 2004). The significant functional traits found by our fourth-corner analysis seemed to be in concordance with food web structure theories and environmental conditions. For example, Legendre and Rassoulzadegan (1995) proposed that plankton sizes (both zooplankton and phytoplankton) are important for food web structure in terms of food selectivity (prey spectrum). In nutrient-limited conditions, only small phytoplankton can develop, and small grazers are needed to transfer matter to the upper trophic levels (Legendre and Rassoulzadegan, 1995). Moreover, under sea flooding conditions, a mixture of freshwater and marine species and a resuspension of benthic and epiphytic species can occur. The possibility of finding a species in fresh- or saltwater, the ability to support salinity variation ('Plasticity') and the lifestyles supported (phytoplanktonic/benthic/epiphytic) appeared to be important functional traits. In the same way, perturbations can induce unfavorable conditions (light limitation for phytoplankton due to resuspension of terrigenous matter). The ability to switch from autotrophy to mixotrophy can cause food web destabilization. Likewise, the ability to recolonize a perturbed system quickly was important. The functional traits 'fastest generation time' and 'reproduction' (sexual *vs* asexual) should be useful for understanding this process in a zooplankton community.

Relationship between Species diversity and Functional diversity

The relationships between diversity and FW type were studied using different metrics: the richness and the indicator species.

The most common measures of diversity are the richness of species and the richness of functional groups (Petchey & Gaston 2002). These two variables are strongly correlated in our study.

However, FWs could more easily be discriminated using functional group richness, particularly for zooplankton. The multivorous FW exhibited the greatest zooplankton functional and species richness, whereas the disturbed FW exhibited the lowest. High species richness allows an ecosystem to respond to a perturbation, which makes the ecosystem more stable (McCann 2000). Moreover, the multivorous FW structure has been shown to have high 'connectance' in terms of fluxes (Chapin Iii et al. 2000, McCann 2000). Both high richness and high connectance suggest that multivorous FWs are more stable than other FWs. In contrast, the low 'connectance' and the low richness of the disturbed FWs suggest their instability. Even if richness was not significantly different between FWs, the data show the same tendency for the phytoplankton community.

The last component of diversity considered here was the indicator species. This method allowed proposing species assemblages that characterize the sites or groups of sites (Dufrene & Legendre 1997, Modéran et al. 2010). For phytoplankton, different results were obtained using either indicator species or functional groups. For all the FW, four common functional groups were found for only one species. Most of these functional groups corresponded to freshwater nanophytoplankton, suggesting their importance in the function of FWs in marshes during early spring. Even if the species assemblages change extensively between FW structures, the functional groups are preserved: the marshes ecosystem do not loose some functions with the FW shift, regardless of environmental conditions.

For zooplankton, the same patterns were found between indicator species and functional groups: when one taxon or two were specialists of a particular FW, they belonged to a specialist functional group of this same FW. For example, Calanoid and Harpacticoid copepods corresponded to LaMo>8Se for the multivorous FW. The results were the same for generalist species. Two explanations can be proposed: either the taxonomic identification was not fine enough, or the functional traits chosen were very illustrative of zooplankton sensitivity to environmental conditions (Beaugrand et al. 2000, Vincent et al. 2002). The traits chosen to develop functional groups, in particular 'mean size', 'reproduction' and 'fastest first generation time', provided an idea of the demographic strategy adopted: r-strategy or K-strategy. R-strategist species are characterized by small organisms that allocate little energy to reproduction (asexual reproduction such as parthenogenesis) with high reproductive rates (short first generation time) (Pociecha & Wilk-Wozniak 2006). K-strategist species are large organisms that allocate a lot of energy to reproduction (sexual reproduction) with a low reproductive rate (long first generation time) (Pocieka and Wilk-Wozniak, 2006). The 'rotifera bloom' FW contained a specialist functional group corresponding only to rotifera organisms exhibiting the r-strategy. The two herbivory FWs were also characterized by r-strategist species (*Bosmina sp* and *Chidorus sp*) with a more moderate reproductive rate (Pociecha and Wilk-Wozniak, 2006). In contrast, the multivorous FW presented K-strategist species with selective feeding. Demographic strategy and zooplankton size were relevant discriminating traits for the FW typology. These results are in concordance with several studies that focus on the effects of environmental conditions on the phytoplankton or zooplankton community's demographic strategy (Lindenschmidt & Chorus 1998, Pociecha & Wilk-Wozniak 2006, Wilk-Woźniak & Pociecha 2007).

To conclude, our results revealed that a functional approach could easily determine the FW type through zooplankton observation without high systematic knowledge. Small

cladoceran species are characteristic of herbivory FWs, rotifera of the rotifera bloom FW, and large copepods and large cladoceran species of the multivorous FW. Within the context of water quality, this simplification of the determination of FW type will be useful for water management to understand the functioning of ecosystems. These results need to be confirmed using data without disturbances (storm events) and data collected over a seasonal cycle.

Impact of a storm on the planktonic food web

At the beginning of the sampling, most of the stations were in an herbivory FW characterized by high primary production and high biomasses of the three size classes of phytoplankton. This result may suggest an early spring bloom like is the one currently observed in the adjacent marine ecosystems: the Marennes-Oleron bay (Ory *et al.*, 2010), the Bay of Biscay (Gohin et al. 2003) and Arcachon bay (Glé et al. 2007). Such blooms are also seen in other freshwater ecosystems under specific conditions (e.g., high nutrient supply, low current, clear water), as in the Danube river (Kiss & Genkal 1993). In the case of the Charente-Maritime marshes, the leaching of precipitation from cultured soils during winter supplies high nitrate concentrations (Tortajada et al. 2011). When climatic conditions are favorable (e.g., temperature and anticyclonic conditions, Glé et *al.*, 2007), this nutrient availability can induce a phytoplankton bloom. Interestingly, station De was already in a 'disturbed' system before the storm; it had very low planktonic activity. During this period, the suspended particular matter (SPM) concentration was 3 times higher than at other stations. SPM concentrations could limit light penetration and thereby limit phytoplankton production.

After the storm, lock keepers opened the sea lock gates during low tide to evacuate seawater, which was trapped by sea walls in the marshes. Such anthropogenic action seems to have accelerated the recovery of the system by allowing unaffected water to flow in from upstream. During this recovery, the FW succession differed between stations. Despite this inter-station variability, some common features were observed. All stations reached a multivorous FW with natural freshwater salinity by 4 weeks after the storm at the latest. As internal marshes (Ri and Di) were all on an herbivory FW in February before the storm and the sampling area was small (i.e., no latitudinal effect), 'upstream' water bodies were also supposed to be in an herbivory FW. The temperature increased gradually from the middle of February to the middle of April as the day length increased. In the same period, the upstream water brought by human control at our sampling stations switched to a multivorous FW. Thus, the switch from herbivory to the multivorous FW might be due to an upstream water source that appears seasonally. The metazoan community biomass, its species diversity and

functional diversity, and the bacterial production rate all increased during this period as the phytoplankton bloom followed the zooplankton bloom (Legendre 1990). Legendre and Rassoulzadegan (1995) described the switch from herbivorous to multivorous FWs as a consequence of high zooplankton grazing. Grazing activity enriched the DOC and DON pool and produced ammonium by excretion. The DON pool favored the fixation of ammonia by bacteria. Ammonia concentrations can reach values that suppress nitrate uptake by phytoplankton, and the grazing on phytoplankton becomes more important than its production.

Station Ri was the only one not disturbed by human action (its sea lock gate was not opened after the storm). Its FW succession after the storm and its salinity evolution were thus natural. This station can be considered as a 'control' station for the recovery of the marshes after the storm without anthropogenic stress. Despite its natural evolution, the succession process also ended with a multivorous FW, even though the salinity never reached its normal value and stayed slightly brackish. Therefore, the FW succession can be described as follows: the storm provoked sea submersion of the marshes. In our analysis, the salinity was the physical indicator of the disturbance. The salinity increase caused a destabilization of the FW (disturbed FW), probably explained by a decrease in plankton biomass by seawater dilution. Such dilution killed stenohaline species and mixed freshwater and marine species (especially in the case of phytoplanktonic biomasses). Functional and species diversity of zooplanktonic metazoans were particularly affected, showing a loss of richness and a decrease in specialist species and functionality. Vincent *et al.* (2002) also demonstrated the sensitivity of zooplanktonic communities to storms, with affected communities replaced by others in the Arcachon bay. This loss provoked a drastic decrease in grazing activity. The impact on the station De was not as strong as on the FW because the submersion was indirect (weakly disturbed FW). Seawater just came back up through the channel, causing a slight increase in salinity.

Protozoa were less affected by the storm, and they regained their activity quickly because of their r-strategist behavior. Because of their presence, the second herbivory FW was established with the development of a small cladoceran and then a rotifera bloom FW, both characterized by r-strategist species (Wilk-Woźniak and Pociecha, 2007). In the herbivory FW, the high phytoplanktonic production induced high production of dissolved organic matter (DOM), allowing an increase in bacterial production and biomass. Thus, bacteria became available as food for rotifera, inducing their bloom. In the end, the largest zooplanktonic species with a K strategy reached a high biomass, corresponding to the multivorous FW.

Moreover, a gradient of biomasses from r-strategist to K-strategist species and from low to high species and functional richness persisted from the onset of the storm to the end of the study period. Furthermore, the decreasing protozoa biomass along this gradient may be due to top-down regulation by zooplankton that can feed on this type of prey (Legendre and Rassoulzadegan, 1995). In parallel, the bacterial production and biomass increased along this gradient, suggesting that the DOC and the DON pool released by zooplankton grazing activity was a high-quality substrate for bacteria (Hygum et al. 1997). Thus, the recycling capacity of the system was higher at the end of the period. All of these observations suggest that the succession after the disturbance led to a stable ecosystem represented by the mutivorous FW. The steps of succession included an increase in species and functional diversity, an increase in connectance, and and an increase in recycling (Chapin Iii *et al.*, 2000, McCann, 2000).

Considering that the multivorous FW might be the normal seasonal evolution of marshes, a possible measure of marsh recovery could be the time a station takes to reach this FW after a perturbation. For the external stations (De and Re), the time to recovery was shorter (3 weeks) than for the internal stations (4 weeks). This difference may be due to the fact that external stations are usually disturbed by saltwater entrance from sea door leaks. Salinity itself can be used as a physical recovery indicator. However, a time lag between the FW and the salinity recovery was observed. This is particularly relevant for station Di, which stayed in a disturbed FW long after salinity recovery. This station is far away from the sea and does not receive much flow. One of the attributes that defines a perturbation is its duration. Acute perturbations are short, like a storm. A chronic perturbation is defined as a series of acute disturbances that occur so frequently that they prevent recovery (Connell 1997). In a normally stagnant water ecosystem, flow became a chronic disturbance. Flow induced by humans probably prevented the evolution toward the multivorous FW for station Di. However, if lock keepers did not open the gate, the salinity recovery would take much longer for stations as strongly affected as De and Di. Human intervention was thus a key factor in the recovery speed of these marshes.

Conclusion

To conclude, this initial typology based on biomasses and fluxes in the Charente-Maritime marshes enabled the description of six different food webs present during early spring (i.e., herbivory, rotifera bloom, strong and weak multivorous, and strongly and weakly disturbed FWs). The use of biomasses alone can give good results for understanding the trophic links between planktonic organisms. However, *a priori* knowledge of the ecosystem is

needed to decipher the complexity of each FW, particularly of the top-down and bottom-up controls. The functional diversity approach is a powerful tool. This approach revealed that, even if the phytoplankton species assemblages differ greatly between FWs, the marsh ecosystem retains some functions after a FW shift. Furthermore, a functional approach could easily determine the FW type through zooplankton observation without high taxonomic knowledge. However, this typology should be tested on a seasonal sampling without disturbance.

During the storm, sea submersion caused a loss of richness and a decrease in specialist species and functionalities. The effect of the acute perturbation was added to the normal seasonal effect, i.e., the seasonal switch from herbivory to the multivorous FW. The recovery of plankton communities in the marshes could be measured by the time a station takes to reach a multivorous FW after perturbation. This time was shorter (3 weeks) for the external stations than for the internal stations (4 weeks). This difference in recovery time could be explained by human intervention. This human control seems to be a key factor affecting recovery speed in these marshes.

Acknowledgments:

This study was supported by the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, the water agencies Loire-Bretagne and Adour-Garonne, the conseil général de Charente-Maitime, and the European Union. Thanks are extended to the UNIMA (Union des Marais de Charente-Maritime) for their expertise on the Charente-Maritime marshes and to Celine Lavergne, Alicia Shuman and Laurie Charrieau for their help during laboratory experiments.

Conclusion

Cette typologie basée sur les flux et les biomasses a permis de décrire six réseaux trophiques différents dans les marais de Charente-Maritime. L'utilisation des biomasses seules comme indicateurs de réseaux trophiques permet en partie de discriminer le type de réseaux trophiques sans passer par des mesures de flux. Cependant, une connaissance *a priori* de l'écosystème est nécessaire pour outrepasser les effets top-down et bottom-up qui peuvent complexifier la compréhension des liens existants entre les différents compartiments du réseau. Nos résultats ont aussi révélé qu'une approche par diversité fonctionnelle permettait d'identifier rapidement le type de réseau trophique par l'observation du zooplancton sans connaissance importante de la systématique : les petites espèces de cladocères sont caractéristiques du réseau herbivore, les rotifères du réseau bloom de rotifères et les grands cladocères et copépodes des réseaux multivores. Cette approche fonctionnelle a permis d'émettre un certain nombre d'hypothèses sur la succession des réseaux trophiques planctoniques. En termes d'impact de la tempête, la submersion marine a provoqué une baisse de la richesse spécifique et fonctionnelle ainsi que de l'activité des organismes.

A cette période de l'année, l'évolution 'classique' saisonnière observé dans les marais de Charente Maritime conduit le réseau herbivore vers un réseau multivore. En effet, le réseau herbivore, caractéristique d'un début de bloom phytoplanctonique, est très fugace / instable en réalité et évolue rapidement en réseau multivore de par l'activation de la boucle microbienne. Cette activation est due à la forte production phytoplanctonique plus intense que l'activité de broutage dans le réseau herbivore, provoquant l'accumulation de déchets d'origine phytoplanctonique colonisés par les bactéries (Legendre & Rassoulzadegan 1995). Le réseau multivore peut alors être considéré comme le nouvel état d'équilibre atteint par l'écosystème après la perturbation étant donné que ce réseau est typique de la période considérée (**cf Chapitre 3**). En théorie, la résilience est la capacité d'un système à retourner à son équilibre après une perturbation (McCann 2000). Cependant, en milieu naturel, plusieurs facteurs d'évolution peuvent se croiser : à l'effet de la perturbation peut s'ajouter l'effet de la saison comme il a été observé ici. Par conséquent, l'état d'équilibre d'avant la perturbation (ici le réseau herbivore) ne sera pas récupéré dans l'absolu, mais un nouvel état d'équilibre se mettra en place. Ce nouvel état correspondra alors à l'état du système après une évolution saisonnière classique sans perturbation (ici le réseau multivore). Dans ce cas, une mesure possible de la résilience dans les marais de Charente-Maritime serait alors le temps que mettent les marais à atteindre le réseau multivore à partir de la perturbation (réseau trophique perturbé). Enfin, le

temps de résilience est très court et dépend de l'intervention humaine : il est de l'ordre de 3 semaines pour les marais externes et de 4 semaines pour les marais internes (**Figure 4.9**).

1.2. Indicateur de résilience

Une des mesures possibles de la résilience est le temps que met un système à retourner à son état d'équilibre. Deux méthodes peuvent être confrontées pour mesurer cette résilience :

1) une méthode empirique basée sur l'observation de la succession des réseaux trophiques planctoniques après l'impact de la tempête Xynthia. Dans notre cas, elle correspond au temps mis pour atteindre le réseau multivore, réseau considéré comme étant l'évolution saisonnière naturelle du réseau herbivore. Cette méthode est très lourde à mettre en place puisqu'il faut avant tout qualifier le type de réseau trophique : échantillonnage de tous les compartiments planctoniques, mesure de flux…

2) une méthode simple proposée par Steiner et al. (2006). Ils ont développé cette méthode à partir d'expérimentation en conditions très contrôlées. Ces expérimentations consistaient à placer des biomasses bactériennes, phytoplanctoniques, zooplanctoniques bactérivores et phytophages connues dans des microcosmes puis d'en perturber certains en imposant un événement de mortalité non-sélectif et indépendant de la densité sous la forme d'une dilution. La biomasse et la richesse spécifique dans les microcosmes perturbés et les microcosmes témoins ont été suivies sur 30 jours tous les 2 jours. Le « natural log-ratio » (ou indice de résilience) est alors mesuré à chaque date de prélèvement par l'équation suivante :

R= ln(biomasse dans les microcosmes perturbés) - ln(biomasse dans les microcosmes contrôles).

Une droite de régression est alors obtenue en fonction du temps (**Figure 4.10**). Quand la droite atteint 0, la communauté est revenue à son état d'équilibre. D'après Steiner et al. (2006), l'amplitude du Natural-log ratio (axe des ordonnées) peut donner une mesure de l'intensité de la perturbation (**Figure 4.10**) : plus l'intensité de la perturbation est forte, plus les natural log-ratio sont faibles juste après la perturbation. La principale différence entre les données de Steiner et les notres réside dans le caractère contrôlé de leur microcosme : dans les marais, toutes les stations ont été impactées par la tempête et nous n'avons donc pas de stations « contrôle » non impactée par Xynthia. Pour Steiner, la droite de régression est obtenue par comparaison de l'évolution des communautés entre les mésocosmes contrôle et les mésocosmes perturbés. Dans notre cas, la situation « contrôle » est le réseau multivore, réseau que les stations auraient dû atteindre même sans perturbation.

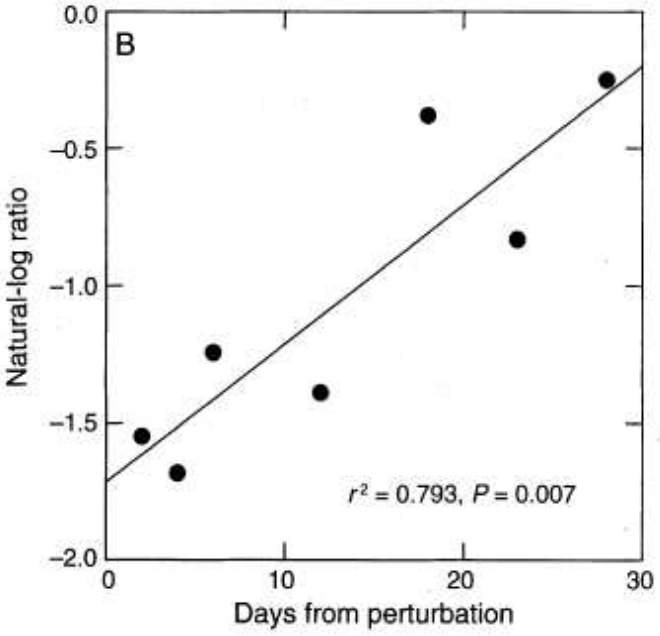

Figure 4.10 : Représentation du « natural log-ratio » R (ln(biomasse dans les microcosmes perturbés) - ln(biomasse dans les microcosmes contrôles) en fonction du temps.

Cette méthode a été adaptée à nos échantillonnages *in situ* en l'appliquant à chaque marais et chaque compartiment planctonique afin de trouver quel(s) compartiment(s) planctonique(s) pourraient tracer la résilience du fonctionnement du réseau trophique planctonique dans son entier. Dans notre situation, l'équation de Steiner a été calculée à partir du réseau perturbé jusqu'à la fin de l'échantillonnage, le réseau multivore étant considéré ici comme le contrôle (moyenne des biomasses de tous les réseaux multivores). L'équation de Steiner devient alors :

R= ln(biomasse de la date échantillonnée) - ln(moyenne de la biomasse des réseaux multivores)

En principe, le fonctionnement du marais considéré retourne à son état d'équilibre lorsque la courbe est comprise entre les lignes de l'écart-type du logarithme des biomasses (**Figure 4.11**).

Parmi toutes les biomasses testées, seule la biomasse du zooplancton métazoaire a permis de tracer de manière correcte la résilience des 4 stations telle qu'elle était observée via la succession écologique des réseaux (**Figure 4.9 et 4.11 B**) : Les stations internes (Di et Ri) mettent quatre semaines à retourner à leur nouvel état d'équilibre, contre trois semaines pour les stations externes (De et Re) (**Figure 4.11 B**). Par opposition, l'écart à la situation d'équilibre fluctue beaucoup au cours de la période d'échantillonnage pour le microphytoplancton (**Figure 11 A**). En effet, le réseau multivore est caractérisé par une forte

biomasse de zooplancton métazoaire par rapport aux autres réseaux trophiques planctoniques, il semble donc que ce compartiment représente un bon indicateur de résilience (**Figure 4.5**).

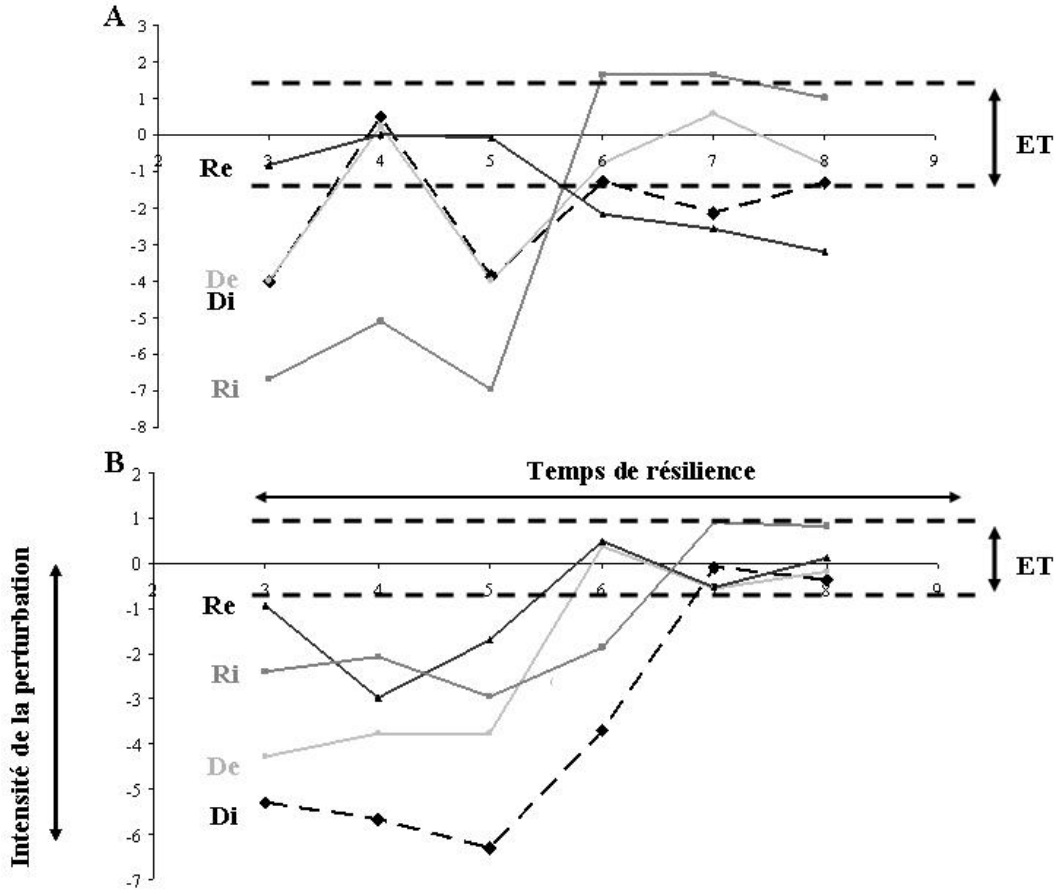

Figure 4.11 : Différence entre ln (biomasse) au temps t et ln (moyenne biomasse) des réseaux multivores en fonction du temps (axe des abscisses) pour : **A-** la biomasse microphytoplanctonique et **B-** la biomasse du zooplancton métazoaire. L'écart-type (ET) du ln (biomasses) a été reporté sur le graphique. La numérotation de l'axe des abscisses correspond aux semaines d'échantillonnage. La semaine 3 correspond au réseau perturbé mis en place après la tempête, la semaine 8 au réseau multivore

D'après Steiner *et al.* (2006), l'intensité de la perturbation peut être mesurée grâce à l'axe des ordonnées : plus la valeur de R à la première date d'échantillonnage est faible, plus la perturbation a été intense. L'intensité de la perturbation est donc supérieure pour les stations drainées (De et Di) que les stations réalimentées (Re et Ri) (**Figure 4.11 B).** Elle est donc proportionnelle à l'augmentation de salinité dans le marais : plus le marais a été submergé, plus l'intensité de la perturbation a été importante (**Figure 4.9**).

Cependant, le temps de résilience est indépendant de l'intensité de la perturbation : les marais les plus impactés par la salinité ne sont pas nécessairement ceux qui mettent le plus de temps à récupérer (**Figure 4.9, Figure 4.11 B**). Les marais externes récupèrent plus vite que

les marais internes. Les organismes planctoniques sont capables de former des kystes de résistance lorsque les conditions du milieu sont défavorables afin de réduire la mortalité (œufs de diaopose pour les copépodes, kystes de résistances pour le phytoplancton) (Guerrero & Rodriguez 1998, Fistarol et al. 2004). Lorsque les conditions redeviennent favorables, les kystes peuvent se redévelopper. La formation de ces kystes leur permet d'alterner entre vie libre dans la colonne d'eau ou sous forme de kystes dans le sédiment. Dans les marais externes, le courant créé par l'ouverture des portes à la mer est beaucoup plus fort que le courant dans les marais internes : des phénomènes de remise en suspension dans les marais externes peuvent alors se mettre en place et provoquer ainsi la remise en suspension des kystes contenu dans le sédiment. Ces kystes pourraient alors permettre aux organismes planctoniques de recoloniser le milieu plus rapidement dans les stations externes que dans les stations internes, et ainsi expliquer leur résilience.

Partie 2- Succession écologique

2.1. Introduction

Une succession écologique classique conduit l'écosystème d'un peuplement pionnier dit 'juvénile' vers un peuplement 'mature'. La biocénose dans un écosystème 'juvénile' est composée d'espèces à multiplications rapides, à stratégies démographiques de type 'r', capables de s'implanter rapidement (Odum 1969). Ces organismes se développent dans un environnement variable : ils favorisent la reproduction et ont un turn-over fort (Ulanowicz & Hannon 1987). Pendant le développement de l'écosystème vers un système mature, le nombre de flux va augmenter ainsi que le recyclage de la matière : l'écosystème se complexifie et s'organise. Les organismes se complexifient aussi : de nouvelles espèces de tailles plus grandes et allouant plus d'énergie à la reproduction apparaissent – espèces dites à stratégies 'K' (Ulanowicz 1986, Mageau et al. 1998).

En théorie, un stress est une perturbation externe qui déstabilise l'organisation d'un écosystème (Mageau et al. 1998). Un stress peut soit être induit par la mise à disposition brutale d'un espace ou d'une ressource nutritive, soit par la destruction d'une biomasse préexistante (Frontier & Pichod-Viale 1995). L'écosystème régresse et perd de sa complexité : perte de biomasse, diminution de la richesse spécifique, des liens entre espèces, de l'activité totale de l'écosystème et multiplication des espèces à stratégies 'r' (Odum 1969, Mageau et al. 1998). L'écosystème régresse, on dit qu'il rajeunit : un nouveau stade 'pionnier' s'installe dans le cas d'un stress particulièrement élevé.

Un certain nombre de paramètres peuvent permettre de décrire la maturation ou le rajeunissement de l'écosystème tels que la biomasse (Jørgensen 2002) ou les flux (Ulanowicz 1986) : le nombre d'espèces présentes dans l'écosystème (Richesse spécifique), la biomasse de chaque espèce, le nombre de flux, le recyclage quantifiable par l'activité bactérienne, la production brute ou l'activité totale du système (TST : Total System Throughput). Le TST est la somme de tous les flux à l'intérieur du système. Dans cette étude, tous les flux du réseau trophique n'ont pas été mesurés, le TST correspond alors à la somme des productions bactériennes et phytoplanctoniques, et des flux de broutage des compartiments hétérotrophes sur les compartiments autotrophes. La biomasse, le nombre d'espèces, le nombre de flux, le recyclage ainsi que le TST augmentent au cours de la succession écologique (Ulanowicz 1986). La production nette augmente fortement puis s'annule dû à l'augmentation progressive de la respiration pour atteindre un pallier quand l'écosystème est mature (Frontier & Pichod-Viale 1995).

L'évolution théorique de ces paramètres a, dans un premier temps, été décrite et testée en milieu terrestre, puis appliquée à des systèmes aquatiques sur la base de modèle des réseaux trophiques planctoniques (Ulanowicz 1986, Ulanowicz & Hannon 1987, Frontier & Pichod-Viale 1995, Mageau et al. 1998). Cependant, l'évolution de ces paramètres dans un milieu pélagique naturel n'a pas encore été comparée à ces théories. L'objectif est donc d'analyser l'évolution de ces paramètres au cours de la succession des réseaux trophiques planctoniques dans les marais de Charente-Maritime après la tempête Xynthia et de la comparer à ceux précédemment évoqués sur la base des théories sur les successions écologiques. Pour cela nous avons choisi de nous focaliser particulièrement sur la station Ri, seule station qui présente une évolution « naturelle » après la tempête sans intervention humaine (ouverture des portes à la mer pour évacuer l'eau de mer ; cf. partie 1 du présent chapitre). La succession des réseaux trophiques de cette station peut alors être considérée comme « une succession naturelle ». Sans intervention humaine, la succession des réseaux trophiques pourrait être décrite théoriquement comme suivant : réseau herbivore, réseau perturbé, réseau herbivore, réseau du bloom de rotifère, réseau multivore faible, réseau multivore fort (**Figure 4.12**).

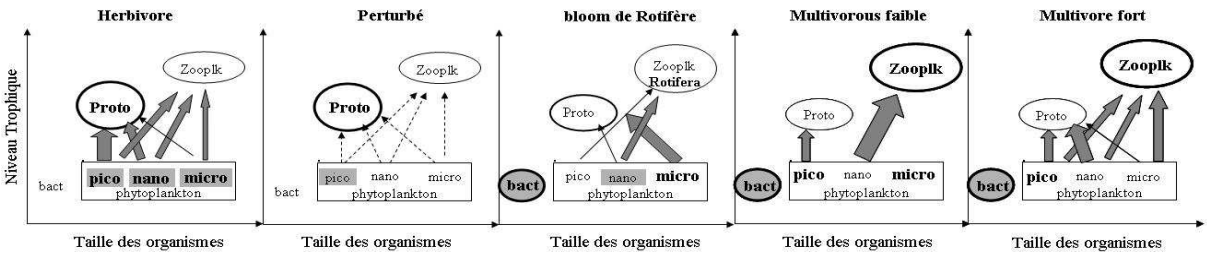

Figure 4.12 : Succession théoriques des réseaux trophiques suite à la tempête Xynthia.

2.2. Résultats/Discussion

- **Rajeunissement de l'écosystème**

La submersion marine due à la tempête Xynthia a complètement déstructuré le réseau trophique herbivore mis en place à cette période. Cette déstructuration a été probablement due à l'augmentation de la salinité et/ou l'effet de dilution qui a engendré une diminution des biomasses de la plupart des compartiments considérés. En effet, entre le réseau herbivore avant tempête et le réseau dit « perturbé », les biomasses des protozoaires, du phytoplancton et du mésozooplancton diminuent (ANOVA ; $p<0.05$; **Figure 4.13 A et C**). Cette dilution a probablement tué les espèces sténohalines et a provoqué un mélange entre espèces d'eau douce et d'eau salée. Ce mélange pourrait expliquer que la tempête ne semble pas avoir

d'effet sur la richesse spécifique du phytoplancton. Cependant, la diversité du zooplancton a été particulièrement affectée par la diminution des groupes fonctionnels spécialistes (**Figure 4.13 A**). Vincent et al. (2002) a d'ailleurs déjà démontré la sensibilité des communautés zooplanctoniques face à une tempête dans le bassin d'Arcachon : la communauté établie a été remplacée par une autre. La perte de biomasses et la déstabilisation des organismes peuvent expliquer la perte importante d'activité au sein du réseau trophique (TST), ainsi que la diminution de la production primaire brute (ANOVA ; $p<0.05$; **Figure 4.13 D et 14)**.

En fait, le réseau herbivore a régressé vers un réseau trophique moins complexe, dont les biomasses et les liens entre espèces sont plus faibles. Seules les espèces à stratégies 'r' semblent moins touchées (ici les protozoaires). Ces constatations semblent être en concordance avec la théorie 'd'évolution régressive' ou 'rajeunissement de l'écosystème'. Le réseau trophique perturbé peut alors être considéré comme un stade 'pionnier'.

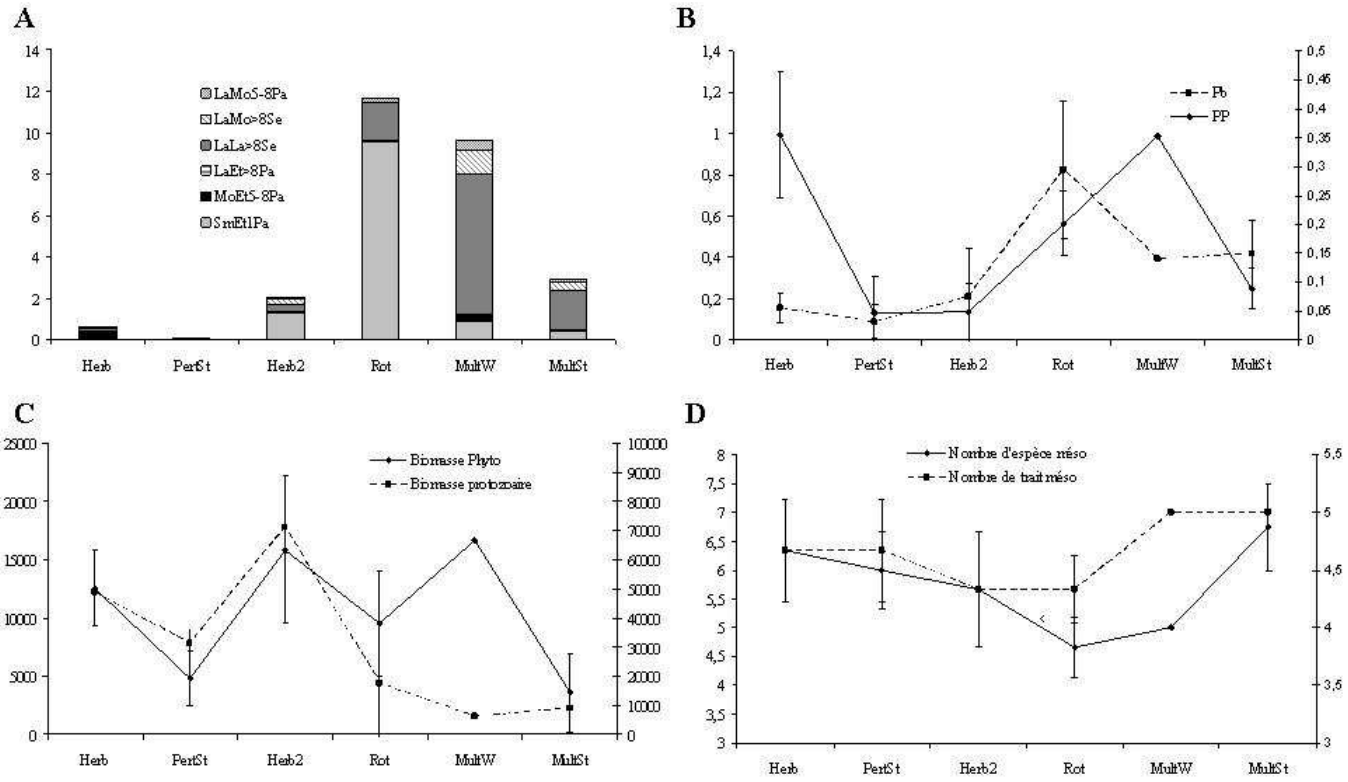

Figure 4.13 : Evolution de paramètres des réseaux trophiques planctoniques au cours de la succession écologique suivant l'impact de la tempête Xynthia dans les marais: **A-** de l'abondance des groupes fonctionnels du mésozooplancton (la signification des traits fonctionnels est donnée dans le tableau , **B-** de la production bactérienne (Pb) et de la production primaire nette (PP), **C-** de la biomasse phytoplanctonique (Phyto) et des protozoaires, **D-** du nombre d'espèces et du nombre de traits fonctionnels du mésozooplancton.

- **Maturation de l'écosystème**

A partir du stade pionnier, deux évolutions sont possibles : soit la perturbation cesse et l'écosystème peut alors évoluer (perturbation dite aiguë), soit elle est permanente et le système reste à un stade pionnier (perturbation dite chronique) (Connell 1997). Une tempête étant considérée comme une perturbation aiguë, c'est le premier cas qui nous concerne.

Les premiers organismes à se remettre de la tempête sont les protozoaires (augmentation de leur biomasse après tempête donc probablement de leur production et de leur activité de broutage) et ceci probablement grâce à leur stratégie démographique de type 'r' (ANOVA ; $p<0.05$; **Figure 4.13 C**). Ils permettent la mise en place d'un réseau trophique de type 'herbivore' après tempête, mais dont l'activité totale (TST) reste plus faible que le réseau herbivore avant tempête (ANOVA ; $p<0.05$; **Figure 4.14**): ce réseau est donc moins complexe que celui avant tempête (Ulanowicz 1986). Au fur et à mesure de la succession des réseaux trophiques, des espèces plus grandes, à stratégie démographiques de type 'r' également mais plus complexes (petits cladocères et rotifères) que les protozoaires apparaissent, pour être finalement supplantées par du mésozooplancton de grande taille à stratégie 'K' (grands cladocères et copépodes) (Wilk-Woźniak & Pociecha 2007) (**Figure 4.13 A**). En parallèle, l'activité totale du système augmente ainsi que le nombre de liens entre les différents compartiments de par l'augmentation de l'activité de broutage du zooplancton (**Figure 4.14**). Par cette dernière, le zooplancton produit du carbone et de l'azote organique dissous (COD et NOD). Ce pool organique dissous devient biodisponible pour les bactéries provoquant la stimulation de leur production : le recyclage de la matière se met en place, atteint son pic au réseau 'bloom de rotifères', puis se stabilise à un niveau plus faible à la fin de la succession (Hygum et al. 1997) (ANOVA ; $p<0.05$; **Figure 4.13 B**). La production primaire nette augmente fortement puis diminue, (ANOVA ; $p<0.05$; **Figure 4.13 B**).

- **Ecart entre théorie et cas concret**

Le rajeunissement du réseau planctonique herbivore vers un réseau planctonique 'juvénile' (réseau perturbé) s'est accompagné d'une perte de biomasse, de la complexité des organismes et une diminution de l'activité totale du système. L'évolution du réseau trophique planctonique d'un état 'juvénile' (le réseau perturbé), à un état 'mature' (le réseau multivore fort) s'accompagne d'une augmentation de l'activité totale (TST), du recyclage, des liens entre espèces, de la biomasse, de la complexification des organismes, de l'augmentation puis la diminution de la production primaire nette. Ces constatations semblent en accordance avec les théories émises en milieu terrestre sur le concept de rajeunissement et de maturation des

écosystèmes (Ulanowicz 1986, Frontier & Pichod-Viale 1995, Connell 1997, Hygum et al. 1997).

Cependant, certains paramètres ne semblent pas être en concordance avec ces théories. La richesse spécifique est censée diminuer au cours des phénomènes de rajeunissement de l'écosystème et augmenter pendant sa maturation (Frontier et al. 2008b). Dans le premier cas, la richesse spécifique du phytoplancton et du mésozooplancton n'apparait pas impactée par la tempête (**Figure 4.13 D**) et la richesse spécifique du phytoplancton ne semble pas augmenter au cours de la maturation. Ce constat peut s'expliquer par le fait que durant la submersion marine, les espèces marines vont se mélanger aux espèces d'eau douces. Par conséquent, un apparent écart entre théorie et cas concret se dessine.

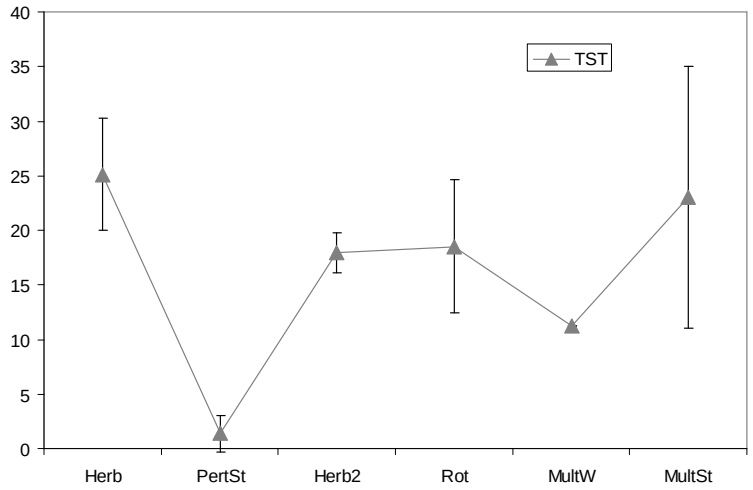

Figure 4.14 : Evolution de l'activité totale des réseaux trophiques selon leur succession théorique

Conclusion générale

- L'étude des biomasses et des flux entre les compartiments planctoniques pendant la période d'étude a permis de caractériser six réseaux trophiques différents: un réseau herbivore, deux réseaux perturbés (un fort et un faible), un réseau 'bloom de rotifère', et deux réseaux multivores (un fort et un faible).
- La mise en place d'une telle méthode pour qualifier les réseaux trophiques est lourde. Une étude par les biomasses seules compilée à une observation simple des groupes fonctionnels du zooplancton permet d'identifier rapidement le type de réseau trophique par l'observation du zooplancton sans connaissance importante de la systématique : les petites espèces de cladocères sont caractéristiques du réseau herbivore, les rotifères du réseau bloom de rotifère et les grands cladocères et copépodes des réseaux multivores. Cependant, il est

nécessaire de connaitre le milieu *a priori*, c'est-à-dire de connaitre le fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques de l'écosystème étudié, ce qui permet ensuite de proposer des indicateurs simples retraçant ces réseaux.

- La tempête a provoqué une submersion marine. L'augmentation de la salinité, ici le marqueur physique de l'intensité de la perturbation, a déstructuré le réseau trophique planctonique herbivore provoquant le 'rajeunissement' de l'écosystème vers un réseau moins complexe (réseau perturbé) (Odum 1969). La tempête étant une perturbation aiguë les réseaux trophiques ont pu évoluer rapidement vers un système plus complexe, le réseau multivore (Odum 1969).
- Le réseau multivore est considéré ici comme l'évolution classique saisonnière du réseau herbivore, hypothèse est confirmée par le chapitre 3. Ce réseau est donc considéré comme le nouvel état d'équilibre de l'écosystème, puisqu'à cette période de l'année apparait classiquement ce type de réseau trophique (McCann 2000). Une des mesures possibles de la résilience serait donc le temps que mettent les marais à atteindre ce type de réseau trophique. Ce temps est de 3 semaines pour les marais externes contre 4 semaines pour les marais internes : ces derniers sont donc moins résilients. L'intensité de la perturbation n'est pas proportionnelle au temps de résilience.
- Le mésozooplancton apparait ici comme un bon indicateur à la fois pour la caractérisation des différents réseaux trophiques mais aussi comme indicateur de résilience. Il est cependant nécessaire de connaitre le milieu *a priori*. De plus, une approche par diversité fonctionnelle a permis de mieux appréhender la caractérisation des réseaux trophiques, et de mieux comprendre la succession écologique des réseaux (évolution des espèces à stratégie démographique 'r' vers des espèces à stratégies 'K')

Chapitre 5 : Vers une proposition d'indicateurs de fonctionnement

Redde Caesari quae sunt Caesaris : Je remercie **Alexandre Barnett** pour le travail de comparaison entre production via méthode Winkler et production au carbone 14 et **Laureen Beaugeard** pour le passage des échantillons de microzooplancton métazoaire au flowcam.

1. Synthèse générale

Les principaux biens et services rendus à l'homme par les zones humides sont leur capacité à épurer les nitrates provenant des activités anthropiques et leur fonction habitat/nourricerie pour de nombreuses espèces (MEA, 2005). D'après cette étude, quelques éléments de réponse sur ces deux fonctions ont été proposés pour les marais de Charente-Maritime.

Le réseau de suivi de l'UNIMA composé de 69 stations regroupe l'ensemble des types de marais rencontrés en Charente-Maritime (marais salés, desséchés ou réalimentés), mais aussi une diversité d'impacts anthropiques. Ce suivi patrimonial, basé sur les paramètres du Seq-eau, a permis de dégager une typologie de nature d'eau des marais de Charente-Maritime. Cette typologie, basée sur une méthode statistique permettant d'appréhender à la fois la variabilité spatiale et temporelle dans le classement des stations en groupes, est composé de 7 groupes en marais doux et de 5 en marais salés.

Le suivi des marais des paramètres de la matière organique, des compartiments planctoniques et de la diversité fonctionnelle du phyto et du mésozooplancton dans les marais pendant près de un an et demi, ont permis de confirmer un certain nombre d'hypothèses sur le fonctionnement des marais et sur la typologie de nature d'eau, notamment : (i) sur le rôle écologique des marais au sein de ce méta-écosystème, (ii) sur l'influence des écosystèmes adjacents du méta-écosystème Pertuis-charentais et (iii) sur leur capacité de résilience.

Conclusion sur les marais salés

Au cours de cette étude, il a été difficile d'appréhender le lien entre la qualité de l'eau, le fonctionnement et les facteurs environnementaux pour les marais salés. Cependant, il a été possible de fournir quelques éléments de réponse sur la matière sortante de ces marais, particulièrement selon le type d'activité dominante au sein du marais.

En effet, le fonctionnement des marais salés semble contrôlé par un double mécanisme : la marée et le type d'activité anthropique dans les bassins. En effet, les courants de marée sont à l'origine de la remise en suspension du matériel détritique présent dans les vases ainsi que le microphytobenthos qui se développent sur les vasières intertidales via la connexion marais-mer que représentent les canaux primaires évacuateurs. La production phytoplanctonique dans les canaux est alors plus limitée par la lumière que par les nutriments, de par les fortes concentrations en matière en suspension. La faible quantité de matériel frais phytoplanctonique par rapport au matériel détritique, confèrent aux bactéries hétérotrophes un rôle essentiel dans le transfert de matière entre production primaire et secondaire et conduit à

un fonctionnement de la base du réseau trophique basée sur les bactéries hétérotrophes (« réseau détritique »). Cependant, le fonctionnement du réseau trophique planctonique dans le canal est aussi lié au type d'activités dans les bassins des marais salés. Ce fonctionnement semble associé aux taux de renouvellement de l'eau contrôlés par le type d'activité anthropique dominante dans le marais. Le renouvellement plus faible d'une eau riche en nutriments dans les claires ostréicoles permet le développement d'une biomasse phytoplanctonique qui enrichit le canal primaire évacuateur vers la mer de matériel 'frais' à l'origine d'un réseau trophique de type herbivore. Par opposition, le fort renouvellement de l'eau des bassins à pisciculture ne permet pas le développement de la communauté phytoplanctonique et les déchets issus de ce type d'activité intensive expliquent l'enrichissement visible en nutriments dans les canaux évacuateurs.

Conclusion sur les marais doux

La typologie de nature d'eau des marais doux semble régie par le fonctionnement hydraulique du marais, et plus particulièrement par le taux de renouvellement de l'eau contrôlé soit par l'homme (canal d'amenée de la Charente) soit par voie naturelle (source), ainsi que par la connexion au bassin versant.

Dans un fonctionnement classique, la connexion du marais au bassin versant permet l'apport de nitrates lors des précipitations hivernales. Ces apports déclenchent des blooms phytoplanctoniques printaniers (entre février et mars) épurant en partie les nitrates, rôle majeur des zones humides. Ces blooms permettent la mise en place d'un réseau trophique de type herbivore, réseau instable dans le temps car dépendant des apports en nitrates. En effet, au cours de l'année, la diminution des précipitations et l'assimilation des sels nutritifs par la communauté phytoplanctonique appauvrissent le milieu en sels nutritifs. L'activité de broutage des organismes hétérotrophes enrichit le milieu en matière organique, matière reminéralisée par les bactéries hétérotrophes en ammonium. Cet ammonium devient disponible pour le phytoplancton, et, en parallèle, les nanoflagellés, prédateurs des bactéries, se développent : un fonctionnement de type boucle microbienne se met en place en parallèle du réseau herbivore pour une longue période, le réseau microbien. Les réseaux trophiques des marais doux sont donc dominés, une grande partie de l'année, par des réseaux herbivores et multivores dont l'efficacité écotrophique est forte par rapport aux autres réseaux décrits dans la littérature, particulièrement la boucle microbienne et le réseau microbien. Cette efficacité écotrophique pourrait être un des facteurs permettant de soutenir les fonctions de nourricerie

et d'habitat des marais, par un apport de matière et d'énergie important vers les maillons supérieurs (poissons, benthos important dans le régime alimentaire de l'avifaune).

Lors de l'échantillonnage hebdomadaire durant la tempête Xynthia, cette évolution saisonnière classique a été observée. En effet, en début d'échantillonnage avant l'impact de la tempête, les réseaux trophiques de toutes les stations (excepté la station 13) étaient de type herbivore. Ce réseau semble être apparu selon les mêmes phénomènes décrits précédemment. Hors ce réseau, après récupération des marais, a aboutit à la formation d'un réseau de type multivore qui s'apparente, de par la biomasse des différents compartiments au réseau appelé multivore faible dans le chapitre 3 et ceci à la même période dans le cycle saisonnier. Malgré la déstructuration du réseau trophique due à l'augmentation de la salinité et de l'effet dilution de la submersion marine qui a provoqué le 'rajeunissement' de l'écosystème, les marais semblent donc être retournés sur une évolution saisonnière classique. Le réseau multivore faible peut donc être considéré comme le nouvel état d'équilibre ou l'état 'mature' à cette période de l'année. Une des possibilités de mesure de la résilience des communautés planctoniques serait donc le temps mis pour atteindre ce type de réseau trophique après la perturbation. Ce temps est très court dans les marais de Charente-Maritime démontrant leur forte capacité de résilience.

Enfin, la typologie de réseaux trophiques durant l'échantillonnage de la tempête Xynthia élaborée grâce à l'estimation des biomasses et des flux (broutage, production primaire, production bactérienne) a montré, en particulier, l'importance de l'estimation de la production primaire dans la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques. En effet, la biomasse seule peut masquer les effets top-down (broutage) et bottom-up (nutriments) et ne traduit donc pas la réelle importance du compartiment phytoplanctonique. Toutefois, l'estimation de la production primaire par radiotraceur (^{14}C), malgré sa précision, est très lourde à mettre en place et exige des laboratoires agréés. Une étude comparative a donc été menée afin de définir si la production par oxygène était un bon proxy de la production par ^{14}C. La production primaire par oxygène a été mesurée durant la journée solaire et sur 24h et une régression linéaire a été réalisée entre production ^{14}C et entre les deux productions par oxygène. La meilleure régression linéaire a été obtenue pour la production estimée sur une journée solaire, malgré la présence d'un point de production très fort qui semble à première vue tirer la régression (**Figure 5.1**) : le retrait de ce point ne modifie toutefois pas beaucoup le coefficient de détermination.

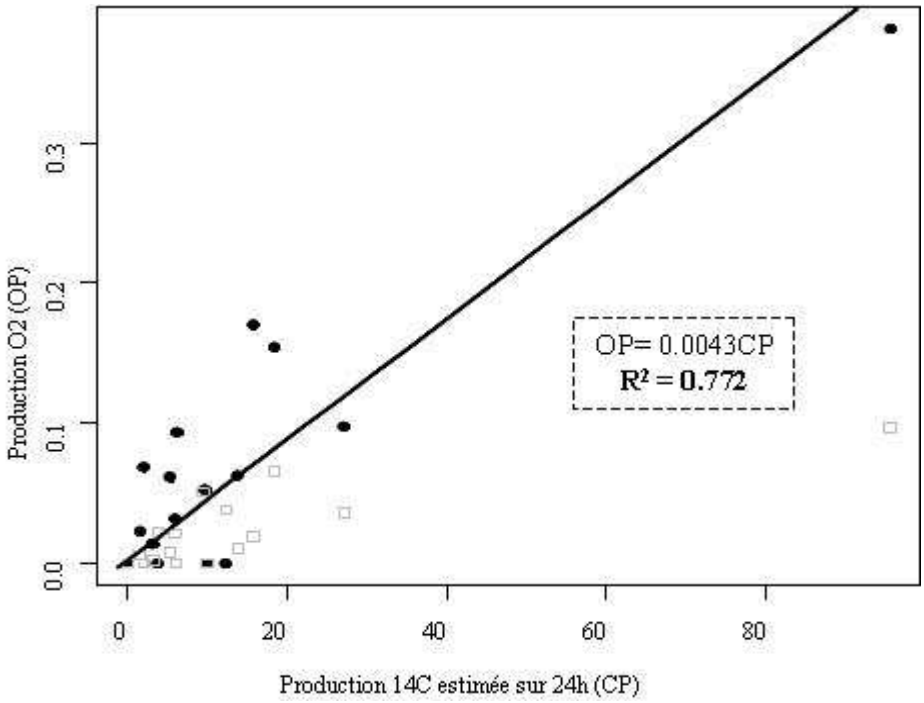

Figure 5.1 : Régression linéaire entre production par oxygène estimée sur une journée solaire (points pleins) ou sur 24h (points vides) et la production par ^{14}C estimée sur 24h. Les mesures sont données en $mgC.l^{-1}.h^{-1}$.

Ce qui est à noter, c'est que le fonctionnement dit 'classique' peut être altéré par différents mécanismes : (i) le gradient de renouvellement de l'eau ; (ii) le développement des macrophytes :

(i) Le renouvellement de l'eau dans le marais influe fortement sur ce fonctionnement 'classique', structurant d'ailleurs la typologie de nature d'eau par un gradient du groupe F1 (forte stagnation) au groupe F7 (réalimentation du marais). Les marais à fort renouvellement d'eau (groupe F7) peuvent être considérés comme des systèmes ouverts de par leur connexion avec la Charente par le canal d'amenée. A la fin du printemps, la réalimentation débute afin d'éviter l'assèchement des canaux les moins profonds et engendre des apports de nitrates réguliers dans les canaux. Ces apports réguliers empêchent le réseau herbivore d'évoluer vers un réseau multivore. Ils peuvent donc être considérés comme une perturbation chronique du système : le système reste dans un état 'juvénile'. Par opposition, les marais très stagnants des groupes F1 et F2 ne sont pas sujets à des apports d'eau naturels ou anthropiques pendant la saison sèche. Ces marais sont donc très stagnants pendant cette période et les nutriments azotés, qui soutiennent la production primaire, proviennent de la reminéralisation de ces apports (exsudation du phytoplancton, excrétion du zooplancton…) par la boucle microbienne. En parallèle, la stagnation associée à l'accumulation de sulfates provenant des

engrais agricoles facilite le relargage dans la colonne d'eau du phosphate contenu dans le sédiment. Il peut alors s'en suivre des déséquilibres N : P favorisant le bloom de certaines cellules phytoplanctoniques, potentiellement toxiques. Durant ces blooms, la production primaire dépasse l'activité de broutage par le zooplancton : les déchets provenant de cette production sont activement dégradés par les bactéries provoquant de fortes hypoxies et donc des phénomènes d'eutrophisation. Le système 's'emballe' et cette eutrophisation pourrait alors être considérée comme une altération de la fonction épuratrice des marais. De plus, ces blooms toxiques et les taux d'oxygène faibles peuvent altérer la fonction 'habitat' des marais en provoquant des mortalités fortes sur les maillons supérieurs. Le fonctionnement des marais est donc fortement conditionné par l'action humaine selon le jeu des ouvertures et fermetures de portes et écluses conditionnant le renouvellement de l'eau au sein du marais et donc les phénomènes d'eutrophisation. Même dans le cas d'un évènement extrême tel que la tempête Xynthia, le contrôle de l'hydraulique des marais par l'homme a son importance : il permet au marais de récupérer un fonctionnement 'normal' (ici le réseau multivore) plus rapidement que par des processus naturels, en évacuant plus rapidement les eaux salées.

(ii) Dans les marais doux, des macrophytes peuvent se développer. Hors, ces macrophytes peuvent entrer en compétition avec le phytoplancton pour la lumière et les sels nutritifs. Dans les canaux peu profonds, les blooms printaniers de phytoplancton n'empêchent pas la lumière de pénétrer jusqu'au fond du canal : les macrophytes peuvent alors se développer. Quand les nutriments deviennent limitants, les macrophytes deviennent plus compétitrices que le phytoplancton car elles peuvent acquérir leurs nutriments par leurs racines (Sand-Jensen & Borum 1991). La croissance des macrophytes dans le canal l'ombrage empêchant le développement du phytoplancton et déstabilise le réseau trophique mis en place pendant le bloom printanier. De plus, la biomasse macrophytique décomposée par les bactéries conduit à de fortes hypoxies du milieu faisant disparaitre petit à petit les organismes hétérotrophes vivant dans la colonne d'eau. A la fin de la période de développement des macrophytes, le fonctionnement du système semble par conséquent ressembler beaucoup à celui observé en hiver (hiver biologique). Le développement des macrophytes empêche le développement du phytoplancton qui entre dans les processus d'épuration des nitrates d'origine anthropique. Cependant, ces macrophytes sont aussi capables d'utiliser ces nitrates et contribuent elles aussi à la fonction d'épuration (Verhoeven et al. 2006).

Enfin, ces macrophytes peuvent servir de refuge contre les espèces planctonophages pour les communautés zooplanctoniques, mais, dans de tel cas, le développement de ces

derniers prédateurs est limité par la faible disponibilité en phytoplancton et par le fait que ces organismes ne sont pas capables d'exploiter les macrophytes comme source de nourriture. Le développement des macrophytes pourraient alors avoir un effet sur l'efficacité écotrophique vers les maillons supérieurs : positif dans le cas d'un rôle refuge prédominant, négatif dans le cas d'une compétition très forte avec le phytoplancton.

Finalement, les groupes de nature d'eau se situant entre ces deux extrêmes (réalimentation moyenne, par l'action de l'homme ou par les nappes phréatiques), se rapprocheraient davantage du fonctionnement 'classique' d'un marais et assureraient pleinement les fonctions écologiques de ce type d'écosystème: forte capacité épuratoire sans phénomènes d'eutrophisation, permettant de soutenir la fonction habitat. Ceux sont donc ces natures d'eaux qui pourraient représenter un « référentiel » selon le vocabulaire DCE.

Mesurer l'écart par rapport à ce référentiel est justement recherché par les collectivités locales directement concernées dans le but d'une meilleure gestion de l'écosystème et afin de répondre aux attentes de la DCE. L'objectif étant de savoir quand et pourquoi ces écarts sont observés dans l'optique d'une meilleure gestion du territoire, et ceci à travers l'utilisation d'indicateurs. A travers le manuscrit, certains indicateurs ont été proposés.

1) la signature isotopique de l'azote ($\delta^{15}N$) de la matière organique particulaire permet de différencier les marais fortement urbanisés par rapport aux marais dominés par des cultures. En effet, le $\delta^{15}N$ de la MOP dominé par le phytoplancton est dépendante de la signature des sources d'azote. Les processus de dénitrification par les bactéries anaérobiques dans les eaux usées ou les eaux des stations d'épuration enrichissent les nitrates en ^{15}N, alors que les engrais synthétiques fabriqués à partir de l'azote atmosphérique sont plus pauvres (Aravena et al. 1993, Kendall et al. 2008). Il en résulte une différence de signature en $\delta^{15}N$ des nitrates et donc du phytoplancton qui les assimilent. Toutefois, ces indicateurs ne correspondent pas à la typologie des natures d'eau, le $\delta^{15}N$ de la MOP identifie l'urbanisation du marais, facteur qui n'entre a priori pas en compte dans la typologie.

2) certains des réseaux trophiques planctoniques mis en évidence au cours de cette étude peuvent être identifiés grâce à la diversité fonctionnelle. Par exemple, les cladocères de taille moyenne sont caractéristiques des réseaux herbivores et des hivers biologiques, alors que les grands copépodes et cladocères sont caractéristiques du réseau multivore fort. Les blooms de phytoplancton potentiellement toxiques sont typiques des phénomènes d'eutrophisation. Cependant, la méthodologie appliquée ici (mesure de flux et de productions, connaissance taxonomique…) est très lourde à mettre en place dans le cadre d'un réseau

patrimonial de suivi de la qualité des eaux. Ces méthodologies sont chronophages et parfois chères, et donc impossible à appliquer sur l'ensemble des stations d'un réseau de suivi. Il est donc nécessaire de proposer pour les plans de gestion des acteurs locaux des indicateurs de fonctionnement basés sur des protocoles normalisables et des outils simples.

2. Vers l'élaboration d'indicateurs

2.1. Indicateurs de fonctionnement

Afin de proposer des indicateurs simples à mettre en place, un certain nombre de paramètres simples à mettre en place et leurs combinaisons ont été testés à partir des données du suivi mensuel de février 2009 à février 2010. Ce choix s'est porté selon leur pouvoir explicatif dans la typologie des réseaux trophiques (bactéries, chlorophylles par classe de taille) ou dans les phénomènes d'eutrophisation (concentration en matière organique et chlorophylle, oxygène dissous) :

(i) les concentrations en chlorophylle totale

(ii) les concentrations en chlorophylle pour chaque classe de taille (< 3µm, entre 3 et 20 µm et > 20 µm),

(iii) le pourcentage de chaque classe de taille en fonction de la concentration totale en chlorophylle dans chaque échantillon

(iv) les concentrations en carbone et azote organique particulaire

(v) les concentrations en bactéries obtenues par cytomètrie

(vi) le pourcentage d'oxygène dissous dans l'eau

Le but ici, de retrouver au mieux les différents types de réseaux trophiques trouvés sur le cycle annuel et particulièrement d'identifier les processus d'eutrophisation à partir de ces paramètres simples à mettre en place dans un suivi. Pour cela, un arbre de classification a été appliqué sur ces données en testant différentes combinaisons de variables. L'algorithme appliqué dans les arbres de classification permet de classifier des observations dans une catégorie prédéfinie, ici nos réseaux trophiques (F11, F12, F13, F14, F21, F22 et F3) selon les valeurs des variables utilisées. La classification consiste à construire des groupes homogènes d'observations, des classes, du point de vue d'une série de descripteurs (variables) afin que les observations dans les mêmes classes soient le plus similaire possible, et que les observations dans des classes différentes soient le plus dissemblables possible.
Le modèle de classement est représenté par un arbre de décision, chaque groupe est décrit par une règle logique, l'algorithme détecte automatiquement les variables pertinentes dans

l'élaboration de l'arbre. A chaque nœud est associé une variable de classement : toutes les observations étant inférieures à une classe ou à une valeur donnée de cette variable vont être classées à gauche de l'arbre, toutes les valeurs supérieures ou égales à droite (par exemple, toutes les observations inférieures à une concentration donnée de chlorophylle a). La classification est contrainte par les catégories prédéfinies au départ, et à la fin de chaque branche de l'arbre, la catégorie dominante est donnée (ici le type de réseau trophique). Associé à cette catégorie est calculée la probabilité qu'une observation n'appartienne pas à cette catégorie et indique à quelle catégorie elle appartient (par exemple, les observations classées par une variable appartiennent à 90 % au réseau F3 et à 10 % au réseau F14).

Dans notre cas, la meilleure probabilité pour que l'arbre de classification ne se trompe pas pour définir le type de réseau trophique est obtenu grâce à la combinaison du pourcentage de chaque classe de taille en fonction de la concentration totale en chlorophylle a dans chaque observation et à la biomasse bactérienne obtenue par cytométrie.

Si les observations présentent plus de 8,6% de chlorophylle supérieure à 20µm, une biomasse bactérienne supérieure à 74 $mgC.ml^{-1}$ et plus de 15% de chlorophylle entre 3 et 20 µm, la probabilité de tomber sur un réseau trophique de type F22 est de 60% et sur un F3 de 93%, ces 2 réseaux trophiques étant le plus souvent associés à des phénomènes d'eutrophisation (**Figure 5.1**). Si les observations présentent moins de 8,6 % chlorophylle supérieure à 20µm et moins de 0,4 % de chlorophylle inférieure à 3 µm, la probabilité de tomber sur un réseau trophique de type 'hiver biologique' (F11) est de 89%. A l'inverse, si les observations présentent moins de 8,6 % chlorophylle supérieure à 20µm et plus de 0,4 % de chlorophylle inférieure à 3 µm, les probabilités de tomber sur un réseau trophique de type herbivore ou 'hiver biologique' (F12) sont de 95% et 78% respectivement.

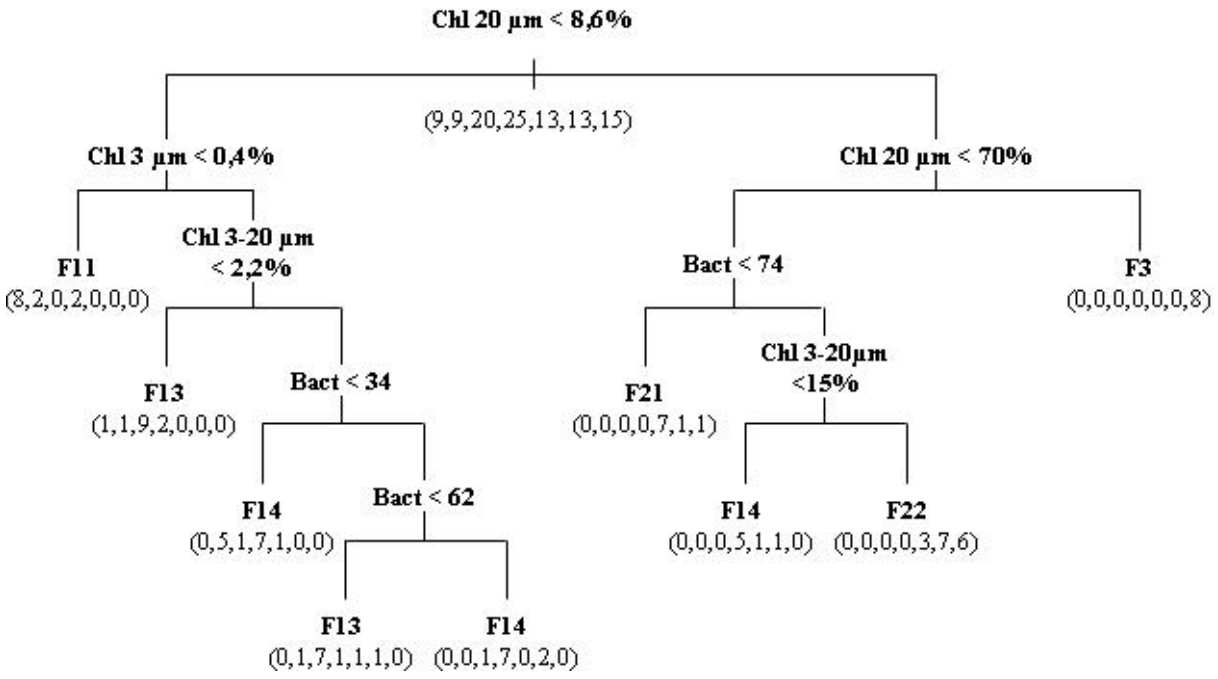

Figure 5.1 : Arbre de classification permettant de déterminer le type de réseau trophique (F11, F12, F13, F14, F21, F22 et F3) selon le pourcentage de chaque fraction de chlorophylle (Chl : Chlorophylle) et la biomasse bactérienne (Bact en $mgC.ml^{-1}$). Les variables expliquant chaque nœud de l'arbre sont données, avec les valeurs inférieures représentées par la branche/décision gauche de l'arbre. La décision de droite est réalisée pour toute valeur supérieure ou égale à la valeur indiquée. L'entrée en dessous du premier nœud réfère au nombre d'observations totales pour chacun des 7 réseaux trophiques (F11 : 9, F12 : 9, F13 : 20, F14 : 25, F21 : 13, F22 : 13, F3 : 15). Les entrées en dessous de chaque nœud terminal réfèrent au type de réseau trophique assigné à ce nœud, nom donné selon le plus grand nombre d'observations trouvés du réseau trophique.

Grâce à ces résultats, il est possible d'élaborer une grille de fonctionnement des marais doux charentais basé sur le type de réseau trophique en fonction des proportions relatives de chaque classe de taille de la chlorophylle et de la biomasse bactérienne (**Figure 5.2**).

Grâce à cette grille, il est possible de déterminer le type de fonctionnement des marais doux charentais et donc d'évaluer les impacts potentiels sur ce fonctionnement. Elle peut permettre en particulier de détecter les phénomènes d'eutrophisation du milieu du à la prolifération phytoplanctonique potentiellement toxique correspondant aux réseaux multivores F3 et F22, mais aussi ceux du à la prolifération des macrophytes. En effet, le développement excessif de celle-ci engendre un fonctionnement de type hiver biologique en période de fortes températures. Dans les deux cas, la diminution des taux d'oxygène et/ou la prolifération d'algues potentiellement toxiques peuvent perturber l'efficacité écotrophique du système en causant la mort des organismes vivant dans la colonne d'eau. Cependant, les

réseaux F22 et F3 ne sont pas forcément associés à des hypoxies du milieu pouvant être néfastes pour le fonctionnement du marais. Dans ce cas, il traduise un état eutrophe du système. Néanmoins, repérer l'état du système permet d'avoir une idée sur l'état des fonctions écologiques associées, indispensable dans une optique de politique gestion d'écosystèmes.

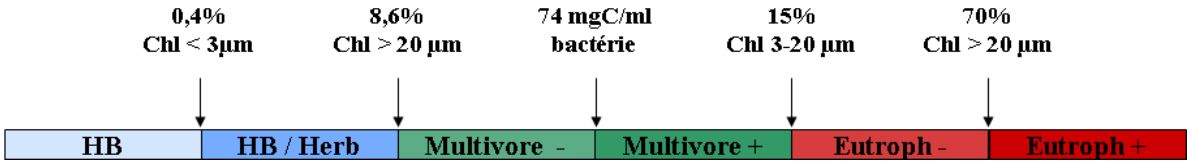

Figure 5.2 : Grille de fonctionnement des marais doux charentais selon la proportion de chlorophylle inférieur à 3 µm (Chl<3µm), entre 3 et 20 µm (Chl 3-20 µm) et supérieure à 20 µm (Chl > 20µm) et de la biomasse bactérienne). HB : Hiver Biologique, Herb : réseau herbivore, Eutroph : Eutrophisation.

2.2. Indicateurs de surveillance de la qualité des eaux

Dans les politiques de surveillance de la qualité des eaux, il semble important de pouvoir prévoir un dysfonctionnement avant que celui-ci ne soit effectif : dans notre cas les phénomènes d'eutrophisation associés à une hypoxie importante. Dans les écosystèmes d'eaux douce et saumâtre les rotifères composent la majeure partie du microzooplancton métazoaire (Ejsmont-Karabin 1995, Feike et al. 2007). Des études à long terme ont montré que le rapport de certaines espèces de rotifères, particulièrement le genre *Keratella* se révélait être de bons indicateurs du statut trophique de lacs (Karabin 1985), des lagons saumâtres (Feike et al. 2007) et d'estuaires (Gopko & Telesh 2009). Gopko et Telesh (2009) proposent, par ailleurs, un indice appelé KIN correspondant au rapport *Keratella tecta* / *Keratella cochlearis* permettant de détecter les phénomènes d'eutrophisation et les pollutions dans les estuaires de la Mer Baltique.

Dans les marais de Charente-Maritime, la biomasse de rotifère représente 69 % de l'ensemble de la communauté du microzooplancton métazoaire. Il nous a donc semblé intéressant de tester cet indicateur KIN sur nos écosystèmes ainsi que de repérer les espèces indicatrices par le calcul de l'IndVal des périodes de fortes eutrophisations (réseaux F22 et F3 associés à de fortes hypoxies) ou les périodes pré-eutrophisation. Pour cela, les réseaux trophiques ont été catégorisés en 4 classes :

- les périodes de forte eutrophisation (Fort) correspondant aux réseaux F3 et F22 associés à des phénomènes hypoxiques

- les périodes avant les phénomènes de forte eutrophisation précédent ces hypoxies (Pré)

- les périodes eutrophes correspondant aux réseaux F3 et F22 non suivis par des phénomènes hypoxiques (Moyen)

- les périodes 'classique' correspondant à l'ensemble des autres réseaux trophiques (Non Eutrophisés)

L'indice KIN a été calculé sur l'ensemble des couples stations-dates du suivi mensuel (Février 2009 à Février 2010). La Figure 5.3 montre un exemple de l'évolution de cet indice sur la station 13. Il apparait clairement que cet indice ne fonctionne pas pour les marais de Charente Maritime puisque son évolution est chaotique. Alors que cet indice est censé être maximum en période d'eutrophisation, ses plus fortes valeurs sont observées en période non-eutrophisée. Les fortes fluctuations de l'indice KIN observées sont dues au fait que ces deux espèces sont généralement présentes sur l'ensemble des classes d'eutrophisation (**Tableau 5.1**).

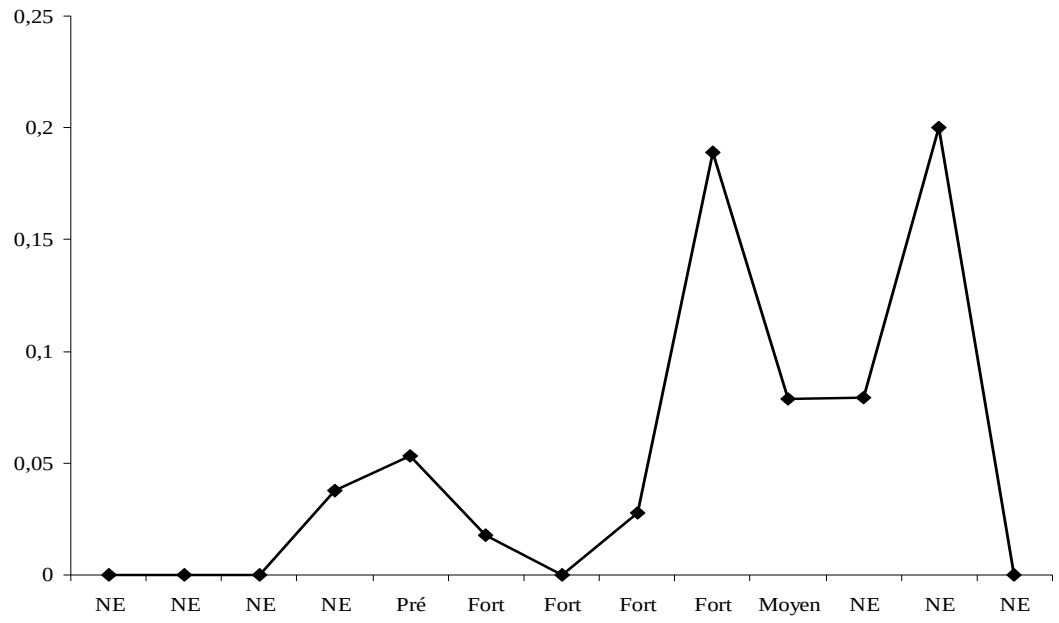

Figure 5.3 : Evolution de l'indice KIN de la station 13. Les mois d'échantillonnage ont été remplacés par les classes définies préalablement : Fort (période de forte eutrophisation), Moyen (périodes eutrophes), Pré (période de pré-eutrophisation), NE (Non Eutrophisé).

Sur ces 4 classes nous avons aussi voulu repérer les espèces indicatrices par le calcul de l'IndVal. *Keratella tecta* et *cochlearis* semblent en effet indicatrice des classes « moyen » et « Fort » respectivement bien que leur présence soit également enregistrée pour d'autres

types de classes. *Brachionus variabilis* et *Brachionus urceolaris* se sont révélés par contre spécialistes des périodes de pré-eutrophisation (**Tableau 5.1**). Elles présentent leur plus forte valeur IndVal durant cette période et ne sont pas ou très peu présentes dans les autres conditions (**Tableau 5.1**). Suite à ces résultats, ces espèces pourraient donc être utilisées comme espèces indicatrices prévenant des phénomènes d'eutrophisation. Ce résultat pourrait s'expliquer par la biologie de ces deux espèces.

D'après la biologie du genre *Brachionus*, il se développe de préférence en période chaude, particulièrement dans les zones humides (Miracle et al. 1987). D'autres part, il a été démontré que le genre *Brachionus* était composé d'espèces capables de se développer à des concentrations relativement élevées de microalgues, conditions présentes lors des périodes pré-eutrophisation (Sarma & Nandini 2001). Enfin, les espèces de rotifères sténothermales, tel que *Keratella hiemalis* typique des périodes froides, seraient plus adaptées à des diminutions fortes d'oxygènes que les espèces eurythermales (Radwan 1984). Les espèces *Brachionus variabilis* et *Brachionus urceolaris* qui se développent en période plus chaude seraient donc peut-être plus sensibles que les autres espèces de rotifères à des diminutions d'oxygène dans le milieu, ce qui engendrerait leur disparition durant les périodes de fortes eutrophisations associées à des hypoxies sévères (<50%).

Cependant, les valeurs IndVal indiquent aussi que ces espèces ne sont pas systématiquement présentes durant ces périodes. Il est donc possible de passer à côté de ces périodes de pré-eutrophisation.

Tableau 5.1 : Valeur IndVal selon les classes d'eutrophisation pour quatre espèces de rotifères. Fort (période de forte eutrophisation), Moyen (périodes eutrophes), Pré (période de pré-eutrophisation), NE (Non Eutrophisé). En gras les valeurs maximales de l'IndVal

	Keratella tecta	***Keratella cochlearis***	***Brachionus variabilis***	***Brachionus urceolaris***
Pré	0	1	**65**	**54**
Fort	18	**72**	0	0
Moyen	**35**	19	0	0
NE	8	5	0	2

Les deux espèces de rotifères spécifiques des périodes de pré-eutrophisation pourraient donc être utilisées dans la prédiction de phénomènes néfastes pour la vie aquatique dans le marais et donc dans la mise en place de plans de gestion préventifs (réalimentation par ouverture de portes par exemple). Toutefois, la diversité taxonomique des rotifères est réalisée par comptage sous loupe binoculaire, difficilement applicable dans une optique de réseau de

suivi (temps pour l'identification long et demandeur de compétences spécifiques très pointues). Toutefois, l'utilisation d'un flowcam (compteur automatique) associée à une librairie de photographies sur les rotifères pourrait permettre de pallier à ce problème (Sieracki et al. 1998). Cet outil combine à la fois les capacités de sélection d'un cytomètre de flux, de la microscopie et de la fluorescence afin d'analyser rapidement des particules dans un fluide. L'appareil aspire de l'eau dans une chambre de quelques micromètres de diamètre sur laquelle est braquée une caméra couplée à un laser. Chaque fois qu'une particule passe devant le laser, la caméra prend une photo, mesure et caractérise chaque particule selon 35 différents paramètres (taille, volume, forme…). Ces photos sont alors classées dans une librairie qui permet de trier les particules selon des paramètres prédéfinis. Il est alors possible d'estimer l'abondance de différentes espèces d'un échantillon en quelques minutes.

Tableau 5.2 : Corrélation (R^2) entre les abondances obtenues par microscopie et par le flowcam selon le genre de Rotifères

Famille	**Genre**	**R^2**	**p-value**
Brachionidae	***Brachionus***	0,7356	> 0,005
	Keratella	0,9884	> 0,005
	Notholca	0,7211	> 0,005
Lecanidae	***Lecane***	0,8721	> 0,005
Synchaetidae	***Synchaeta***	0,7177	> 0,005
	Polyarthra	0,989	> 0,005
Asplanchnidae	***Asplanchnia***	0,987	> 0,005
Gastropidae	***Gastropus***	0,553	> 0,005
	Ascomorpha	0,8072	> 0,005
Trichocercidae	***Trichocerca***	0,9619	> 0,005
Filinia	***Filinia***	0,7479	> 0,005
Rotifères	**totaux**	0,9483	> 0,005

Une étude préliminaire a été réalisée sur 10 couples de stations-dates du suivi mensuel des marais de Charente-Maritime afin de tester l'efficacité du flowcam par rapport à l'utilisation d'une loupe binoculaire dans la détermination des espèces de rotifères. Pour chaque couple de stations-dates, l'abondance de différents genres de rotifères a été estimée par loupe binoculaire et par utilisation du flowcam. Les abondances obtenues par chaque méthode ont été comparées en calculant le coefficient de détermination (R^2) des droites de régression pour chaque genre.

Pour la plupart des genres de rotifères, la variabilité expliquée par la régression linéaire est forte. Ce qui implique que le flowcam estime assez bien les abondances des différents genres de rotifères par rapport à la microscopie. Il est cependant nécessaire de

continuer l'analyse des échantillons de rotifères afin de confirmer ces résultats préliminaires, et voir si l'utilisation du flowcam permettrait également d'identifier les rotifères jusqu'à l'espèce, particulièrement *Brachionus variabilis* et *Brachionus urceolaris*. Dans ce cas, cet appareil utilisé en routine, permettrait de détecter les périodes de pré-eutrophisation et ainsi servir aux acteurs locaux à définir un plan d'action préventif si la présence de ces espèces s'avère effectivement de bons indicateurs des prémices d'une eutrophisation sévère.

Ce travail a permis de proposer deux types d'indicateur : un indicateur basé sur des paramètres simples (pourcentage de chlorophylle fractionnée, biomasse bactérienne) permettant d'évaluer les statuts trophiques des eaux des marais, et un indicateur basé sur la diversité des rotifères afin de prévoir les phénomènes d'eutrophisation.

3. Perspectives

Deux types de perspectives peuvent être mis en avant :

- en recherche appliquée qui correspond au contexte général de mise en place d'un référentiel marais sur le territoire français pour répondre aux exigences de la DCE,

- mais aussi de perspectives nouvelles en recherche fondamentale suite aux connaissances acquises sur ce nouvel écosystème qui mériteraient d'être approfondies, notamment sur la capacité épuratoire des marais, leur efficacité écotrophique et les effets des blooms potentiellement toxiques de cyanobactéries.

3.1. Recherche appliquée : Un chemin encore long vers le « référentiel marais »

Ce travail a permis d'apporter des connaissances indispensables sur le fonctionnement de l'écosystème « marais » dans l'optique de créer un référentiel. Cependant, le chemin avant de pouvoir proposer un « référentiel » en termes de qualité des eaux est encore long. Il doit passer notamment par l'optimisation du réseau de suivi de l'UNIMA afin de tester la typologie de natures d'eau développée dans le présent travail. L'élaboration de cet outil de suivi spécifique aux marais nécessite la définition des éléments suivants :

- Choix des stations
- Choix des paramètres spécifiques
- Choix de la fréquence d'échantillonnage
- Choix d'une méthode statistique descriptive
- Choix d'une méthode d'interprétation

Le travail mené pendant la thèse à permis de développer une méthodologie pour répondre, en partie, aux quatre premiers objectifs tout en s'inscrivant dans la logique de développer un « réel » outil d'interprétation.

Choix des stations

Le travail mené a permis de déterminer les caractéristiques structurelles que doivent présenter les stations pour permettre une analyse comparative des résultats (variabilités dues à la position de la station sur le marais, des dimensions du fossé…).

En outre, la typologie développée sur la base du réseau historique va permettre d'optimiser la stratégie d'échantillonnage et de mieux choisir le réseau de stations sur les marais de la Charente Maritime.

Afin de réaliser ce choix, il est essentiel d'intégrer un certain nombre de critère :

- Eliminer ou déplacer les stations trop proches de l'influence urbaine (station d'épuration, sortie d'eau pluviale provenant de zones fortement urbanisées). En effet, le but de l'UNIMA est de caractériser le fonctionnement global du marais et donc d'intégrer l'ensemble de facteurs environnementaux influençant leur fonctionnement. Hors, les stations proches de ces influences ne permettent pas d'appréhender le fonctionnement global,
- Eliminer les stations doublons présentes sur le même marais,
- Eliminer les stations se trouvant sur les réseaux tertiaires et secondaires,
- Eliminer une partie des stations du canal d'amenée qui ne traduisent pas le fonctionnement des marais.
- Ajouter des stations de suivi des marais réalimentés du Nord Rochefort pour mieux comprendre leur fonctionnement. En effet, une grande partie des stations échantillonnées toute l'année dans cette zone géographique se trouvent sur le canal d'amenée de l'UNIMA. Il semble essentiel d'annualiser certaines stations se trouvant au cœur du Nord Rochefort (par exemple, les stations 29, 33 et 39) afin de définir dans quels types de nature d'eaux elles se situent, la plupart de ces stations n'étant échantillonnées qu'en hiver ou en été.

Sélection de paramètres spécifiques

Il est apparu au cours de l'étude que, dans la typologie des marais doux, le phytoplancton (taille et production), les bactéries et les blooms de cyanobactéries étaient de bons descripteurs

de fonctionnement, d'une part, d'autre part, que les paramètres descriptifs de la matière organique dissoute (MOD) ne permettaient pas de comprendre le rôle et l'origine de la MOD. Ce travail a permis de proposer en complément des paramètres SEQ Eau classiques l'utilisation de 7 paramètres simples et normalisables :

- le suivi de la biomasse chlorophyllienne par classe de taille et de la production primaire par oxygène pour le phytoplancton

- le suivi de l'abondance et de la biomasse bactérienne par cytométrie

- le suivi du pourcentage d'algues vertes, bleues et rouges afin de détecter les blooms de cyanobactéries. Ce suivi peut être réalisé grâce à un phytosensor qui mesure la fluorescence *in vivo* due au pigment des cellules phytoplanctoniques en les excitant à trois longueurs d'onde différentes : bleue (430 nm), verte (540 nm) et rouge (625 nm) permettant d'avoir une estimation de la proportion des trois grands groupes d'algues (brunes, vertes et cyanobactéries) (Parésys et al. 2005). Cette technique est actuellement en cours de validation par comparaison avec le comptage en microscopie et en cytométrie.

- le suivi de la MOD par des mesures en spectrométrie UV 254 nm qui permettrait de calculer l'indice SUVA (**cf Chapitre 1**) et ainsi de mieux caractériser celle-ci.

Pour ces paramètres, un travail de rédaction de protocoles standardisés est actuellement en cours afin que ces paramètres puissent être utilisés dans le cadre de laboratoires agréés.

En outre, la compréhension de la variabilité de ces paramètres et l'évaluation de leur représentativité pour décrire le fonctionnement du milieu reste à approfondir. Ainsi, afin de tester la pertinence des choix des « paramètres spécifiques marais », les paramètres nécessitent d'être suivi sur un grand nombre de stations représentatives de la variabilité typologique des marais étudiés. Sur 2011 et 2012, les paramètres « marais » ont été testés sur 50 stations dans le cadre du réseau UNIMA. La comparaison entre la typologie qui découlera de ces résultats avec celle réalisée à l'aide des paramètres « SEQ-Eau » permettra d'évaluer l'information apportée par ces nouveaux paramètres.

Choix de la fréquence d'échantillonnage

L'intégration des nouveaux paramètres et les premières informations obtenues sur les périodes charnières du fonctionnement de ces milieux permettront d'optimiser, pour le réseau de la Charente Maritime, la stratégie d'échantillonnage sur le plan temporel.

En effet, la fréquence d'échantillonnage doit permettre de bien appréhender l'évolution saisonnière des différentes natures d'eau : elle sera donc conditionner par l'évolution des nouveaux paramètres proposés selon le type de nature d'eau. En effet, certaines périodes de l'année semblent clés dans la discrimination des natures d'eau, en particulier, les blooms printaniers, l'impact de la fermeture des portes à la mer, et les périodes de blooms estivales et automnales contrôlées par le renouvellement de la masse d'eau. Les questions seront donc de savoir s'il est préférable d'encadrer ces périodes ou de réaliser l'échantillonnage au moment où ils interviennent. Afin de répondre en partie à cette question, il serait intéressant de réaliser des suivis hebdomadaires durant ces périodes pour mieux comprendre les facteurs contrôlant les changements des communautés planctoniques : par exemple, suivre deux stations pendant la période printanière de fermeture des ouvrages à la mer, l'une non impactée par ces mouvements de masse d'eau et l'autre se situant proche de l'ouvrage.

Evaluation de la méthode statistique descriptive

Le travail a permis de développer un outil statistique permettant de décrire et discriminer les résultats du réseau de suivi. Afin d'évaluer la pertinence de la typologie des natures d'eau développée sur la base du réseau SEQ Eau, deux stratégies devront être développées.

L'analyse de l'apport des nouveaux paramètres permettra de confirmer, infirmer ou affiner la typologie établie sur la base du réseau historique.

De plus, un suivi a été mis en place sur 2011 et 2012 sur de nouvelles stations dont les caractéristiques correspondent aux types fonctionnels « associés » aux différentes natures d'eaux identifiées par la typologie. La qualité de la correspondance entre les résultats obtenus sur ces nouvelles stations avec ceux des types de nature d'eau permettra d'évaluer la robustesse de la typologie.

Perspectives pour le développement d'outil d'interprétation

L'exploitation des résultats de la typologie et l'approfondissement basé sur le suivi mensuel des paramètres spécifiques a permis de commencer à dégager, pour le réseau de la Charente Maritime, un fonctionnement 'classique' de ces écosystèmes fortement anthropisés et des situations extrêmes de ce fonctionnement. Il semble donc possible de commencer à interpréter ces résultats en termes d'altération et de fonctionnement. Ces paramètres pourraient donc être une base de travail pour créer un référentiel marais au niveau national répondant aux exigences de la DCE. Toutefois, la création « d'indicateurs de qualité » permettant de définir des niveaux de référence en zones humides et de décrire des altérations est une démarche ambitieuse et lourde. Un tel outil finalisé qui entre directement dans le cadre d'application de la DCE, permettrait pendant sa phase de développement de proposer, aux gestionnaires en charge de la politique d'action pour la préservation des zones humides, des paramètres descripteurs spécifiques. Ces outils leur permettront de mieux comprendre le fonctionnement de ces milieux (réponse aux altérations, capacité épuratoire…), de suivre leur évolution (observatoires patrimoniaux) et ainsi développer (conseils de gestion) et évaluer (tableaux de bord) les plans d'actions mis en œuvre.

3.2. Recherche fondamentale : mieux comprendre les fonctions écologiques du marais

Perspective 1 : Approfondir la compréhension de la capacité épuratoire

Le caractère « épurateur » des marais charentais semble indéniable via la production élevée permettant l'assimilation des nutriments provenant de polluants agricoles/sanitaires de l'eau. Ils assurent ainsi une disponibilité en eau de « bonne » qualité. Ce rôle de filtre entre les activités anthropiques développées sur le bassin versant et les étendues océaniques est le principal service rendu à l'Homme par ces écosystèmes. Cependant, le rôle des bactéries dénitrifiantes et des macrophytes dans l'épuration restent encore à définir dans cet écosystème, rôle qui peut être important dans les zones humides (Andersen 1982, Verhoeven et al. 2006). De plus, ce caractère épurateur ne prend son sens que si les nutriments assimilés sont exportés vers des écosystèmes adjacents ou séquestrer dans les sédiments sans reminéralisation de la matière organique (Baulch et al. 2011). Il est donc primordial d'étudier les cycles biogéochimiques de l'azote et du phosphore dans les marais dans la colonne d'eau et les sédiments, d'autant plus que les échanges entre sédiments et colonne d'eau semblent être à la base des phénomènes d'eutrophisation observés dans les marais les plus stagnants.

Perspective 2 : Approfondir la compréhension du rôle de l'efficacité trophique dans les fonctions habitat/nourricerie des marais

La domination de la matière organique par le phytoplancton permet la mise en place de réseau de type herbivore et multivore dans les marais doux charentais, réseau à forte efficacité écotrophique vers les maillons supérieurs. En effet, plus le nombre de maillons est faible dans un réseau trophique planctonique, plus il alloue de matière et d'énergie vers les maillons supérieurs (Legendre & Rassoulzadegan 1995). Par ailleurs, dans les écosystèmes marins et doux, il semblerait y avoir un lien fort entre l'efficacité écotrophique et les espèces commerciales (en particulier, les poissons, Jones 1982). En théorie, cette efficacité pourrait donc soutenir le rôle « habitat/nourricerie » des marais. Cependant, les activités anthropiques via le contrôle hydraulique du marais (caractère stagnant ou courant) et les rejets urbains pourraient être les principales causes d'altérations du rôle de ces écosystèmes.

Il semble donc essentiel d'évaluer la capacité nutritive des marais pour les maillons supérieurs et particulièrement des larves d'insecte, des poissons, de l'avifaune selon les impacts humains identifiés. En effet, les marais charentais abritent des espèces à hautes valeurs écologiques tel que des poissons migrateurs (civelles, aloses, saumons…), des limicoles qui viennent se nourrir dans les marais charentais pendant leur haltes migratoires ainsi que de nombreuses espèces d'échassier. Pour cela, il semble essentiel d'identifier les organismes planctophages dans ces systèmes, afin de resituer le plancton dans le réseau trophique global du marais.

Perspective 3 : Approfondir le rôle des cyanobactéries toxiques

Le caractère très stagnant de certains marais en été et en automne engendre un relargage de phosphate important par le sédiment entrainant une prolifération algale. Hors, pendant ces processus, la reminéralisation de la matière organique d'origine phytoplanctonique peut aller jusqu'à épuisement du stock d'oxygène, provoquant ainsi la mort des organismes aquatiques par hypoxie. Dans le cas des marais charentais, ces phénomènes d'eutrophisation s'accompagnent souvent de la prolifération d'algues potentiellement toxiques et particulièrement de cyanobactéries dont le développement est facilité par des déséquilibres dans la balance N : P de par la capacité de certaines espèces à fixer le diazote atmosphérique (Smith et al. 1999). Hors, ces cyanobactéries peuvent produire des cyanotoxines pouvant affecter mortellement divers animaux dont l'homme (Svrcek & Smith 2004).

Il semble alors important de comprendre le rôle des bactéries dans le fonctionnement du marais et d'évaluer dans quelle mesure la présence de cyanobactéries perturbe le milieu.

Selon les premiers résultats issus du programme (ALTANBA ALTération ANthropique de la fonction « épuratoire » des marais littoraux de Charente-Maritime : rôle des cyanobactéries et des Bactéries fécales) initié en 2010, les cyanobactéries ne semblaient pas avoir d'impact sur la mortalité et l'état de santé des organismes mésozooplanctoniques, même si de la phycocyanine, pigment spécifique des cyanobactéries, a été retrouvée dans leur estomac, prouvant l'intégration des cyanobactéries dans le régime alimentaire du mésozooplancton. Toutefois, durant la période d'étude, aucune cyanotoxine n'a été mis en évidence

Toutefois, ces expériences ont été menées en situation classique de réseau multivore. Hors, dans certaines conditions de stress environnementaux (lumière, présence de pesticides, métaux lourds), certaines espèces de cyanobactéries sont capables de produire des toxines létales pour le zooplancton présent dans la colonne d'eau (Zhou et al. 2006, Chen et al. 2007). Ces phénomènes vont perturber les relations trophiques existantes entre les différents compartiments planctoniques, particulièrement entre le phyto- et le zooplancton. Il serait donc intéressant de réaliser le même type d'expérimentations durant les phénomènes d'eutrophisation associés aux blooms de cyanobactéries potentiellement toxiques afin d'évaluer leur impact sur la mortalité et l'état de santé des organismes mésozooplanctoniques, et ainsi évaluer leur impact sur l'efficacité écotrophique, ainsi que d'évaluer les facteurs environnementaux à l'origine de la production de ces toxines.

Références Bibliographiques

Abbt-Braun G, Frimmel FH, Schulten H-R (1989) Structural investigations of aquatic humic substances by pyrolysis-field ionization mass spectrometry and pyrolysis-gas chromatography/mass spectrometry. Water Res. 23:1579-1591

Ahn C, Mitsch WJ (2002) Scaling considerations of mesocosm wetlands in simulating large created freshwater marshes. Ecological Engineering 18:327-342

Aiken G (ed) (1993) The influence of hydrologic factors on the nature of organic matter in aquatic systems, Chamonix, France

Allan J-D (ed) (1995) Structure and function of running waters. Chapman et Hall, Grande Bretagne

Alves-de-Souza C, González MT, Iriarte JL (2008) Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. J. Plankton Res. 30:1233-1243

Aminot A, Kérouel R (eds) (2004) Hydrologie des écosystèmes marins: paramètres et analyses., Plouzané

Andersen JM (1982) Effect of nitrate concentration in lake water on phosphate release from the sediment. Water Res. 16:1119-1126

Anderson BS, Hunt JW, Phillips BM, Fairey R, Roberts CA, Oakden JM, Puckett HM, Stephenson M, Tjeerdema RS, Long ER, Wilson CJ, Lyons JM (2001) Sediment quality in Los Angeles Harbor, USA: A triad assessment. Environ. Toxicol. Chem. 20:359-370

Anderson TR (2005) Plankton functional type modelling: running before we can walk? J. Plankton Res. 27:1073-1081

Aravena R, Evans ML, Cherry JA (1993) Stable Isotopes of Oxygen and Nitrogen in Source Identification of Nitrate from Septic Systems. Ground Water 31:180-186

Baalousha M, Motelica-Heino M, Coustumer PL (2006) Conformation and size of humic substances: Effects of major cation concentration and type, pH, salinity, and residence time. Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects 272:48-55

Baigorri R, Fuentes M, González-Gaitano G, García-Mina JM (2007) Analysis of molecular aggregation in humic substances in solution. Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects 302:301-306

Barnett AJ, Finlay K, Beisner BE (2007) Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. Freshw. Biol. 52:796-813

Baulch HM, Stanley EH, Bernhardt ES (2011) Can algal uptake stop NO3- pollution? Nature 477:E3-E3

Bayley SE, Zoltek JJ, Hermann AJ, Dolan TJ, Tortora L (1986) Experimental Manipulation of Nutrients and Water in a Freshwater Marsh: Effects on Biomass, Decomposition, and Nutrient Accumulation. Limnol. Oceanogr. 30:500-512

Beaugrand G (2005) Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. ICES J. Mar. Sci. 62:333-338

Beaugrand G, Ibanez F, Reid PC (2000) Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 200:93-102

Beckett R, Jue Z, Giddings JC (1987) Determination of molecular weight distributions of fulvic and humic acids using flow field-flow fractionation. Environ. Sci. Technol. 21:289-295

Bel Hassen M (2001) Spatial and Temporal Variability in Nutrients and Suspended Material Processing in the Fier d'Ars Bay (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 52:457-469

Bell G (2001) Neutral Macroecology. Science 293:2413-2418

Bender M, Orchardo J, Dickson M-L, Barber R, Lindley S (1999) In vitro O2 fuxes compared with 14C production and other rate terms during the JGOFS Equatorial Paciphic experiment. Deep-Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 46

Bendschneider K, Robinson RJ (1952) A new spectrophotometric determination of nitrite in seawater. Journal of Marine Research 2:87-96

Benoit L, Askins R (1999) Impact of the spread of Phragmites on the distribution of birds in Connecticut tidal marshes. Wetlands 19:194-208

Billaud J-P (1984) Marais Poitevin: rencontres de la terre et de l'eauedn. L'Harmattan, Paris

Bloem J, Bär-Gilissen M-JB, Cappenber TE (1986) Fixation, Counting, and Manipulation of Heterotrophic Nanoflagellates. Applied and Environmental Microbiology 52:1266-1272

Boesch D, Turner R (1984) Dependence of fishery species on salt marshes: The role of food and refuge. Estuaries and Coasts 7:460-468

Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. Ecology 73:1045-1055

Borja A, Franco J, Pérez V (2000) A Marine Biotic Index to Establish the Ecological Quality of Soft-Bottom Benthos Within European Estuarine and Coastal Environments. Mar. Pollut. Bull. 40:1100-1114

Borja A, Muxika I, Franco J (2003) The application of a Marine Biotic Index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. Mar. Pollut. Bull. 46:835-845

Boström C, O'Brien K, Roos C, Ekebom J (2006) Environmental variables explaining structural and functional diversity of seagrass macrofauna in an archipelago landscape. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 335:52-73

Briand E (2008) Contribution à la compréhension du déterminisme de la mise en place des proliférations de cyanobactéries et de leur production de toxines. Paris.

Brönmark C, Weisner SEB (1992) Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. Hydrobiologia 243-244:293-301

Bruchet A, Rousseau C, Mallevialle J (1990) Pyrolysis GC-MS for investigating high molecular-weight THM precursors and other refractory organics. Journal of the American Water Works Association 82 66-74

Buffle J (1990) The analytical challenge posed by fulvic and humic compunds. Anal. Chim. Acta 232:1-2

Bukaveckas P, Barry L, Beckwith M, David V, Lederer B (2011) Factors Determining the Location of the Chlorophyll Maximum and the Fate of Algal Production within the Tidal Freshwater James River. Estuaries and Coasts 34:569-582

Burdige DJ, Kline SW, Chen W (2004) Fluorescent dissolved organic matter in marine sediment pore waters. Mar. Chem. 89:289-311

Campbell RG, Sherr EB, Ashjian CJ, Plourde S, Sherr BF, Hill V, Stockwell DA (2009) Mesozooplankton prey preference and grazing impact in the western Arctic Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 56:1274-1289

Canuel EA (2001) Relations between river flow, primary production and fatty acid composition of particulate organic matter in San Francisco and Chesapeake Bays: a multivariate approach. Organic Geochemistry 32:563-583

Castel J, Caumette P, Herbert R (1996) Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the Bassin d'Arcachon and the Étang du Prévost. Hydrobiologia 329:ix-xxviii

CBLB (2007) Projet de schéma directeur d'aménagement et de gestion des eaux, Agence de l'eau Loire-Bretagne

Chapin Iii FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. Nature 405:234-242

Chen Z, Juneau P, Qiu B (2007) Effects of three pesticides on the growth, photosynthesis and photoinhibition of the edible cyanobacterium Ge-Xian-Mi (Nostoc). Aquatic Toxicology 81:256-265

Cheng WP, Chi F-H (2003) Influence of eutrophication on the coagulation efficiency in reservoir water. Chemosphere 53:773-778

Chu SP (1946) The Utilization of Organic Phosphorus by Phytoplankton. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 26:285-295

Cifuentes LA, Sharp JH, Fogel ML (1988) Stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry in the Delaware estuary. Limnol. Oceanogr. 33:1102-1115

Clarke KR (1990) Comparisons of dominance curves. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 138:143-157

Coble PG (1996) Characterization of marine and terrestrial DOM in seawater using excitation-emission matrix spectroscopy. Mar. Chem. 51:325-346

Cominelli E, Galbiati M, Tonelli C, Bowler C (2009) Water: the invisible problem. EMBO Rep. 10:671-676

Connell JH (1997) Disturbance and recovery of coral assemblages. Coral Reefs 16:S101-S113

Correll DL (1998) The role of phosphorus in the eutrophication of receiving waters: A review. J. Environ. Qual. 27:261-266

Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387:253-260

Coste M, Boutry S, Tison-Rosebery J, Delmas F (2009) Improvements of the Biological Diatom Index (BDI): Description and efficiency of the new version (BDI-2006). Ecological Indicators 9:621-650

Cotner JBJ, Wetzel RG (1992) Uptake of Dissolved Inorganic and Organic Phosphorus Compounds by Phytoplankton and Bacterioplankton. Limnol. Oceanogr. 32:232-243

Croué J-P, Debroux J-F, Amy GL, Aiken GR, Leenheer JA (eds) (1999) Natural Organic Matter: Structural Characteristics and Reactive Properties. In Formation and Control of Disinfection By-Products in Drinking Water., Denver

Cushing DH (1989) A difference in structure between ecosystems in strongly stratifled waters and in those that are only weakly stratified. . J. Plankton Res. 11:l-13

Cuthbert I, del Giorgio P (1992) Toward a standard method of measuring color in freshwater. Limnol. Oceanogr. 37:1319-1326

Dacey JWH, King GM, Wakeham SG (1987) Factors controlling emission of dimethylsulphide from salt marshes. Nature 330:643-645

Dandelot S, Verlaque R, Dutartre A, Cazaubon A (2005) Ecological, Dynamic and Taxonomic Problems Due to <i>Ludwigia</i> (Onagraceae) in France. Hydrobiologia 551:131-136

Daniel A (2004) Réseau hydrographique Littoral Normand: cycles annuels 2001-2003 et propositions d'indicateurs d'eautrophisation, IFREMER

Dauvin JC, Ruellet T (2007) Polychaete/amphipod ratio revisited. Mar. Pollut. Bull. 55:215-224

David V, Sautour B, Chardy P (2007) The paradox between the long-term decrease of egg mass size of the calanoid copepod Eurytemora affinis and its long-term constant abundance in a highly turbid estuary (Gironde estuary, France). J. Plankton Res. 29:377-389

David V, Sautour B, Chardy P, Leconte M (2005) Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 64:171-184

David V, Sautour B, Galois R, Chardy P (2006) The paradox high zooplankton biomass-low vegetal particulate organic matter in high turbidity zones: What way for energy transfer? J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 333:202-218

de Montaudoin X (2007) Evaluation de la qualité biologique des milieux littoraux semi-fermés, EPOC, Arcachon, France

Demeusy A (2007) Méthodologie d'étude des matières organiques dissoutes dans les eaux destinées à la consommation (du bassin versant à la station de potabilisation) : Application au bassin du Cébron). Université de Poitiers, Poitiers

Dixon P (2003) VEGAN, a package of R functions for community ecology. J. Veg. Sci. 14:927-930

Downing AL, Leibold MA (2002) Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs. Nature 416:837-841

Dray S, Dufour A-B (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. Journal of Statistical Software 22:1–20

Dray S, Legendre P (2008) Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. Ecology 89:3400-3412

Drewes J-E, Croué J-E (2002) New approaches for structural characterization of organic matter in drinking water and wastewater effluents. Water Supply 2:1-10

Duffy JE (2002) Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. Oikos 99:201-219

Duffy JE, MacDonald KS, Rhode JM, Parker JD (2001) Grazer Diversity, Functional Redundancy, and Productivity in Seagrass Beds: An Experimental Test. Ecology 82:2417-2434

Dufrene M, Legendre P (1997) Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. Ecol. Monogr. 67:345-366

Dupuy C (1999) Rôle fonctionnel des protistes hétéro/mixotrophes dans le réseau trophique d'un écosystème conchylicole : le marais atlantique. . Université La Rochelle, La Rochelle

EAM (ed) (2005) Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis, Washington, DC

EC (2000) Introduction to the new EU Water Framework Directive.

Edwards M, Beaugrand G, Reid PC, Rowden AA, Jones MB (2002) Ocean climate anomalies and the ecology of the North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 239:1-10

Ejsmont-Karabin J (1995) Rotifer occurrence in relation to age, depth and trophic state of quarry lakes. Hydrobiologia 313-314:21-28

EPA (2006) Marshes. In: Agency USEP (ed)

Feike M, Heerkloss R, Rieling T, Schubert H (2007) Studies on the zooplankton community of a shallow lagoon of the Southern Baltic Sea: long-term trends, seasonal changes, and relations with physical and chemical parameters

Lagoons and Coastal Wetlands in the Global Change Context: Impacts and Management Issues. In: Viaroli P, Lasserre P, Campostrini P (eds), Vol 192. Springer Netherlands, p 95-106

Finlay JC (2003) Controls of streamwater dissolved inorganic carbon dynamics in a forested watershed. Biogeochemistry 62:231-252

Fistarol GO, Legrand C, Rengefors K, Granéli E (2004) Temporary cyst formation in phytoplankton: a response to allelopathic competitors? Environmental Microbiology 6:791-798

Frimmel FH, Abbt-Braun G (1999) Basic characterization of reference NOM from Central Europe -- Similarities and differences. Environ. Int. 25:191-207

Frontier S (ed) (1983) Stratégies d'échantillonnage en écologie. , Paris.

Frontier S (1999) Les écosystèmesedn. PUF, Paris, FRANCE

Frontier S, Pichod-Viale D (eds) (1995) Écosystème : structure, fonctionnement, évolution., Paris, France

Frontier S, Pichod-Viale D, Leprêtre A, Davoult D, Luczak C (eds) (2008a) Ecosystème Structure, Fonctionnement, Evolution., Paris, France

Frontier S, Pichod-Viale DL, A., Davoult D, Luczak C (eds) (2008b) Ecosystème Structure, Fonctionnement, Evolution., Paris, France

Frost BW (1972) Effects of size concentration of food particles on te feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus.* Limnol. Oceanogr. 17:805-815

Fry B (1991) Stable Isotope Diagrams of Freshwater Food Webs. Ecology 72:2293-2297

Gaertner J-C, Chessel D, Bertrand J Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach. Aquat. Living Resour. 11:75-85

Gagnaire B, Gay M, Huvet A, Daniel J-Y, Saulnier D, Renault T (2007) Combination of a pesticide exposure and a bacterial challenge: In vivo effects on immune response of Pacific oyster, Crassostrea gigas (Thunberg). Aquatic Toxicology 84:92-102

Gagnaire B, Thomas-Guyon H, Burgeot T, Renault T (2006) Pollutant effects on Pacific oyster, <i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg), hemocytes: Screening of 23 molecules using flow cytometry. Cell Biol. Toxicol. 22:1-14

Galois R, Richard P, Fricourt B (1996) Seasonal Variations in Suspended Particulate Matter in the Marennes-Oléron Bay, France, using Lipids as Biomarkers. Estuarine, Coastal and Shelf Science 43:335-357

Gearing J (1988) The use of stable isotope ratios for tracing the nearshore-offshore exchange of organic matter. In: B0 J (ed) Lecture notes on coastal and estuarine studies, coastal offshore ecosystem interactions. Springer-Verlag., Berlin, p 69-101

Gjessing E-T (1993) Origin and composition of NOM in natural water. In: proceeding W (ed) Natural organic matter in drinking water, origin, characterization and removal, Chamonix, France, p 27-35

Glé C, Del Amo Y, Bec B, Sautour B, Froidefond J-M, Gohin F, Maurer D, Plus M, Laborde P, Chardy P (2007) Typology of environmental conditions at the onset of winter phytoplankton blooms in a shallow macrotidal coastal ecosystem, Arcachon Bay (France). J. Plankton Res. 29:999-1014

Glemarec M, Hily C (1981) Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. Acta Oecologia/ Oecologia Applicata 2:139-150

Gohin F, Lampert L, Guillaud J-F, Herbland A, Nézan E (2003) Satellite and in situ observations of a late winter phytoplankton bloom, in the northern Bay of Biscay. Continental Shelf Research 23:1117-1141

Gopko M, Telesh I (2009) Rotifer metrics for assessment of the Baltic estuarine environment Changes in marine communities in the Baltic and their external and internal drivers. 7th Baltic Sea Science Congress, Tallin, Estonia

Goulletquer P, Heral M (1997) marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. In: Mackenzie Jr. CL, al. e (eds) The history, present condition and future of the molluscan fisheries of North and Central America and Europe, Vol 3. NOAA Technical Report NMFS, Europe, p 137-164

Gu B, Chapman D, Schelske CL (2006) Factors Controlling Seasonal Variations in Stable Isotope Composition of Particulate Organic Matter in a Soft Water Eutrophic Lake. Limnol. Oceanogr. 51:2837-2848

Guarini J-M, Sari N, Moritz C (2008) Modelling the dynamics of the microalgal biomass in semi-enclosed shallow-water ecosystems. Ecol. Model. 211:267-278

Guerrero F, Rodriguez V (1998) Existence and significance of Acartia grani resting eggs (Copepoda: Calanoida) in sediments of a coastal station in the Alboran Sea (SE Spain). J. Plankton Res. 20:305-314

Hansson L-A, Gustafsson S, Rengefors K, Bomark L (2007) Cyanobacterial chemical warfare affects zooplankton community composition. Freshw. Biol. 52:1290-1301

Havens KE, James RT, East TL, Smith VH (2003) N:P ratios, light limitation, and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution. Environ. Pollut. 122:379-390

Hedges JI, Cowie GL, Richey JE, Quay PD, Benner R, Strom M, Forsberg BR (1994) Origins and Processing of Organic Matter in the Amazon River as Indicated by Carbohydrates and Amino Acids. Limnol. Oceanogr. 39:743-761

Hedges JI, Keil RG, Benner R (1997) What happens to terrestrial organic matter in the ocean? Organic Geochemistry 27:195-212

Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Hal JR, Faber JH, Verhoef HA (2004) Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific Functional Dissimilarity. Science 306:1019-1020

Heisler J, Glibert PM, Burkholder JM, Anderson DM, Cochlan W, Dennison WC, Dortch Q, Gobler CJ, Heil CA, Humphries E, Lewitus A, Magnien R, Marshall HG, Sellner K, Stockwell DA, Stoecker DK, Suddleson M (2008) Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. Harmful Algae 8:3-13

Her N, Amy G, Foss D, Cho J (2002) Variations of Molecular Weight Estimation by HP-Size Exclusion Chromatography with UVA versus Online DOC Detection. Environ. Sci. Technol. 36:3393-3399

Her N, Amy G, Park H-R, Song M (2004) Characterizing algogenic organic matter (AOM) and evaluating associated NF membrane fouling. Water Res. 38:1427-1438

Hernandez ME, Mead R, Peralba MC, Jaffé R (2001) Origin and transport of n-alkane-2-ones in a subtropical estuary: potential biomarkers for seagrass-derived organic matter. Organic Geochemistry 32:21-32

Hillebrand H, Dürselen C-D, Kirschtel D, Pollingher U, Zohary T (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. J. Phycol. 35:403-424

Hily C, Bouteille M (1999) Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (Zostera marina) (Brittany, France). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie 322:1121-1131

Hooper DU, Chapin S, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setala H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystyem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol. Monogr. 75:3-35

Huang W-J, Lai C-H, Cheng Y-L (2007) Evaluation of extracellular products and mutagenicity in cyanobacteria cultures separated from a eutrophic reservoir. Sci. Total Environ. 377:214-223

Huber SA, Frimmel FH (1991) Flow injection analysis for organic and inorganic carbon in the low-ppb range. Anal. Chem. 63:2122-2130

Hummel H, Moerland G, Bakker C (1988) The concomitant existence of a typical coastal and a detritus food chain in the Westerschelde estuary. Aquat. Ecol. 22:35-41

Hung C-C, Santschi PH, Gillow JB (2005) Isolation and characterization of extracellular polysaccharides produced by Pseudomonas fluorescens Biovar II. Carbohydr. Polym. 61:141-147

Hussenot J (1998) L'eau et l'aquaculture en marais salé selon le niveau d'intensification: besoin quantitatifs et modifications qualitatives. In: Hussenot J, Buchet, V. (ed) Marais Maritimes et aquaculture. Activité durable pour la préservation et l'exploitation des zones humides littorales. IFREMER, Rochefort, p 278

Hygum BH, Petersen JW, Søndergaard M (1997) Dissolved organic carbon released by zooplankton grazing activity-a high-quality substrate pool for bacteria. J. Plankton Res. 19:97-111

Imai A, Fukushima T, Matsushige K, Hwan Kim Y (2001) Fractionation and characterization of dissolved organic matter in a shallow eutrophic lake, its inflowing rivers, and other organic matter sources. Water Res. 35:4019-4028

Imai A, Fukushima T, Matsushige K, Inoue T, Ishibashi T (1998) Fractionation of dissolved organic carbon from the waters of Lake Biwa and its inflowing rivers. Japonese Journal of Limnology 59:53-68

Irigoiena X, Castel J (1997) Light Limitation and Distribution of Chlorophyll Pigments in a Highly Turbid Estuary: the Gironde (SW France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 44:507–517

Jones R (1982) Ecosystems, food chains and fish yields. In: Murphy DPaGI (ed) Theory and management of tropical fisheries, p 195-239

Jørgensen SE (2002) Explanation of ecological rules and observation by application of ecosystem theory and ecological models. Ecol. Model. 158:241-248

Karabin A (1985) Pelagic zooplankton (Rotatoria + Crustacea) variation in the process of lake eutrophication, i. Structural and quantitative features. . Ekol Polska 33:567-616.

Karjalainen M, Engström-Öst J, Korpinen S, Peltonen H, Pääkkönen J-P, Rönkkönen S (2007) Ecosystem Consequences of Cyanobacteria in the Northern Baltic Sea. . A Journal of Human Environment 36:195-202.

Kendall C, Elliott EM, Wankel SD (2008) Tracing Anthropogenic Inputs of Nitrogen to Ecosystems. In: Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Blackwell Publishing Ltd, p 375-449

Kiss KT, Genkal SI (1993) Winter blooms of centric diatoms in the River Danube and in its side-arms near Budapest (Hungary). Hydrobiologia 269-270:317-325

Kononen K, Kuparinen J, Makela K, Laanemets J, Pavelson J, Nommann S (1996) Initiation of Cyanobacterial Blooms in a Frontal Region at the Entrance to the Gulf of Finland, Baltic Sea. Limnol. Oceanogr. 41:98-112

Koroleff F (1969) Direct determination of amonia in natural waters as indophenol blue. International Council for the Exploration of the Sea 9:1-6

Kruk C, Mazzeo N, Lacerot G, Reynolds CS (2002) Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. J. Plankton Res. 24:901-912

Leenheer JA, Croué J-P (2003) Peer Reviewed: Characterizing Aquatic Dissolved Organic Matter. Environ. Sci. Technol. 37:18A-26A

Legendre L (1990) The significance of microalgal blooms for fisheries and for the export of particulate organic matter. J. Plankton Res. 12:681-699

Legendre L, Rassoulzadegan F (1995) Plankton and nutrient dynamics in marine waters. Ophelia 41:153-172

Legendre L, Rivkin R (2002) Fluxes of carbon in the upper ocean: regulation by food-web control nodes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 242:95–109

Legendre L, Rivkin RB (2008) Planktonic food webs: microbial hub approach. Mar. Ecol. Prog. Ser. 365:289-309

Leguerrier D (2005) Construction et étude d'un modèle de réseau trophique de la vasière de Brouage (Bassin de Marennes-Oléron, France). Prise en compte de la saisonnalité et des échanges physiques pour la synthèse constructive des connaissances sur une zone intertidale d'une région tempérée. Université de La Rochelle La Rochelle

Lehman P (2007) The influence of phytoplankton community composition on primary productivity along the riverine to freshwater tidal continuum in the San Joaquin River, California. Estuaries and Coasts 30:82-93

Lemonnier P (1980) Les Salines de l'Ouest. Logique technique, logique socialeedn. Editions de l'EHESS

Leppard GG (1997) Colloidal organic fibrils of acid polysaccharides in surface waters: electron-optical characteristics, activities and chemical estimates of abundance. Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects 120:1-15

Lindenschmidt K-E, Chorus I (1998) The effect of water column mixing on phytoplankton succession, diversity and similarity. J. Plankton Res. 20:1927-1951

Loreau M, Mouquet N, Holt RD (2003) Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. Ecol. Lett. 6:673-679

Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. Limnol. Oceanogr. 12

Lotze HK, Lenihan HS, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke RG, Kay MC, Kidwell SM, Kirby MX, Peterson CH, Jackson JBC (2006) Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. Science 312:1806-1809

Lougheed VL, Crosbie B, Chow-Fraser P (2001) Primary determinants of macrophyte community structure in 62 marshes across the Great Lakes basin: latitude, land use, and water quality effects. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences 58:1603–1612

Lubchenco J, Olson AM, Brubaker LB, Carpenter SR, Holland MM, Hubbell SP, Simon AL, MacMahon JA, Matson PA, Melillo JM, Mooney HA, Peterson CH, Pulliam HR, Real LA, Regal PJ, Risser PG (1991) The Sustainable Biosphere Initiative: An Ecological Research Agenda: A Report from the Ecological Society of America. Ecology 72:371-412

Lucassen E, Smolders AJP, van de Crommenacker J, Roelofs JGM (2004) Effects of stagnating sulphate-rich groundwater on the mobility of phosphate in freshwater wetlands: a field experiment. Archiv Fur Hydrobiologie 160:117-131

Mageau MT, Costanza R, Ulanowicz RE (1998) Quantifying the trends expected in developing ecosystems. Ecol. Model. 112:1-22

Maksimova IV, Bratkovskaya LB, Plekhanov SE (2004) Extracellular Carbohydrates and Polysaccharides of the Alga Chlorella pyrenoidosa Chick S-39. Biol. Bull. 31:175-181

Malcolm LR (1990) The uniqueness of humic substances in each of soil, stream and marine environments. Anal. Chim. Acta 232:19-30

Marhaba TF, Pu Y (2000) Rapid delineation of humic and non-humic organic matter fractions in water. J. Hazard. Mater. 73:221-234

Marquis E, Niquil N, Delmas D, Hartmann HJ, Bonnet D, Carlotti F, Herbland A, Labry C, Sautour B, Laborde P, Vézina A, Dupuy C (2007) Inverse analysis of the planktonic food web dynamics related to phytoplankton bloom development on the continental shelf of the Bay of Biscay, French coast. Estuarine, Coastal and Shelf Science 73:223-235

McCann KS (2000) The diversity-stability debate. Nature 405:228-233

McClelland JW, Montoya JP (2002) Trophic Relationships and the Nitrogen Isotopic Composition of Amino Acids in Plankton. Ecology 83:2173-2180

McClelland JW, Valiela I (1998) Linking Nitrogen in Estuarine Producers to Land-Derived Sources. Limnol. Oceanogr. 43:577-585

McDonald S, Bishop AG, Prenzler PD, Robards K (2004) Analytical chemistry of freshwater humic substances. Anal. Chim. Acta 527:105-124

McKnight DM, Boyer EW, Westerhoff PK, Doran PT, Kulbe T, Andersen DT (2001) Spectrofluorometric Characterization of Dissolved Organic Matter for Indication of Precursor Organic Material and Aromaticity. Limnol. Oceanogr. 46:38-48

McQueen DJ, Johannes MRS, Post JR, Stewart TJ, Lean DRS (1989) Bottom-Up and Top-Down Impacts on Freshwater Pelagic Community Structure. Ecol. Monogr. 59:289-309

MEA (2005) Ecosystem and human well-being: wetlands and water synthesis. edn. World Resources Institute, Washington, DC, USA.

Menden-Deuer S, Lessard EJ (2000) Carbon to Volume Relationships for Dinoflagellates, Diatoms, and Other Protist Plankton. Limnol. Oceanogr. 45:569-579

Meybeck M, Helmer R (1996) An introduction to water quality. In: Chapman D (ed) Water quality assessments- A guide to use of biota, sediments and water in environmental monitpring. E&FN Spon, London, p 651

Michaels AF, Silver MW (1988) Primary production, sinking fluxes and the microbial food web. Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers 35:473-490

Miracle MR, Serra M, Vicente E, Blanco C (1987) Distribution of Brachionus species in Spanish mediterranean wetlands. Hydrobiologia 147:75-81

Mitsch WJ, Cronk JK, Wu X, Nairn RW, Hey DL (1995) Phosphorus Retention in Constructed Freshwater Riparian Marshes. Ecol. Appl. 5:830-845

Modéran J, Bouvais P, David V, Le Noc S, Simon-Bouhet B, Niquil N, Miramand P, Fichet D (2010) Zooplankton community structure in a highly turbid environment (Charente estuary, France): Spatio-temporal patterns and environmental control. Estuarine, Coastal and Shelf Science 88:219-232

Mook WG, Tan FC (1991) Stable carbon isotopes in rivers and estuaries. In: Degens ET, Kempe, S., Richey, J.E. (ed) Biogeochemistry of Major World Rivers., Wiley, New York, p 245–264..

Morales-Baquero R, Carrillo R, Reche I, Sanchez-Castillo P (1999) Nitrogen-phosphorus relationship in high mountain lakes: effects of the size of catchment basins. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56:1809-1817

Morse J, Megonigal J, Walbridge M (2004) Sediment nutrient accumulation and nutrient availability in two tidal freshwater marshes along the Mattaponi River, Virginia, USA. Biogeochemistry 69:175-206

Moss B, McGowan S, Carvalho L (1994) Determination of Phytoplankton Crops by Top-Down and Bottom-Up Mechanisms in a Group of English Lakes, the West Midland Meres. Limnol. Oceanogr. 39:1020-1029

Mounier S, Patel N, Quilici L, Benaim JY, Benamou C (1999) Fluorescence 3D de la matière organique dissoute du fleuve amazone: (Three-dimensional fluorescence of the dissolved organic carbon in the Amazon river). Water Res. 33:1523-1533

Mousseau L, Klein B, Legendre L, Dauchez S, Tamigneaux E, Tremblay J-E, Ingram RG (2001) Assessing the trophic pathways that dominate planktonic food webs: an approach based on simple ecological ratios. J. Plankton Res. 23:765-777

Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Anal. Chim. Acta 27:31-36

Nayar S, Goh BPL, Chou LM (2002) A portable, low-cost, multipurpose, surface-subsurface plankton sampler. J. Plankton Res. 24:1097-1105

Nõges P, van de Bund W, Cardoso A, Solimini A, Heiskanen A-S (2009) Assessment of the ecological status of European surface waters: a work in progress. Hydrobiologia 633:197-211

O'Leary MH (1988) Carbon Isotopes in Photosynthesis. Bioscience 38:328-336

Oberholster PJ, Botha AM, Cloete TE (2006) Toxic cyanobacterial blooms in a shallow, artificially mixed urban lake in Colorado, USA. Lakes & Reservoirs: Research & Management 11:111-123

Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. Science 164:262-270

Ory P, Hartmann HJ, Jude F, Dupuy C, Amo YD, Catala P, Mornet F, Huet V, Jan B, Vincent D, Sautour B, Montanié H (2010) Pelagic food web patterns: do they modulate virus and nanoflagellate effects on picoplankton during the phytoplankton spring bloom? Environmental Microbiology 9999

Paine RT (1988) Road Maps of Interactions or Grist for Theoretical Development? Ecology 69:1648-1654

Parésys G, Rigart C, Rousseau B, Wong AWM, Fan F, Barbier JP, Lavaud J (2005) Quantitative and qualitative evaluation of phytoplankton communities by trichromatic chlorophyll fluorescence excitation with special focus on cyanobacteria. Water Res. 39:911-921

Perminova IV, Frimmel FH, Kudryavtsev AV, Kulikova NA, Abbt-Braun G, Hesse S, Petrosyan VS (2003) Molecular Weight Characteristics of Humic Substances from Different Environments As Determined by Size Exclusion Chromatography and Their Statistical Evaluation. Environ. Sci. Technol. 37:2477-2485

Peschel G, Wildt T (1988) Humic substances of natural and anthropogeneous origin. Water Res. 22:105-108

Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecol. Lett. 5:402-411

Peuravuori J, Pihlaja K (1997) Molecular size distribution and spectroscopic properties of aquatic humic substances. Anal. Chim. Acta 337:133-149

Peuravuori J, Pihlaja K (2004) Preliminary Study of Lake Dissolved Organic Matter in Light of Nanoscale Supramolecular Assembly. Environ. Sci. Technol. 38:5958-5967

Piccolo A (2002) The supramolecular structure of humic substances: A novel understanding of humus chemistry and implications in soil science. In: Adv. Agron., Vol Volume 75. Academic Press, p 57-134

Piccolo A, Conte P, Cozzolino A, Spaccini R (2001) Molecular sizes and association forces of humic substances in solutionedn., Madison, Etats-Unis

Pivokonsky M, Kloucek O, Pivokonska L (2006) Evaluation of the production, composition and aluminum and iron complexation of algogenic organic matter. Water Res. 40:3045-3052

Pociecha A, Wilk-Wozniak (2006) The life strategy and dynamics of selected species of phyto- and zooplanktob in a dam reservoir during "wet" abd "dry" years. Pol. J. Ecol. 54:29-38

Porter K (1988) Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. Hydrobiologia 159:89-97

Pujo-Pay M, Raimbault P (1994) Improvement of the wet-oxidation procedure for simultaneous determination of particulate organic nitrogen and phosphorus collected on filters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 105:203-207.

Radwan S (1984) The influence of some abiotic factors on the occurrence of rotifers of Łęzna and Wl·odawa Lake District. Hydrobiologia 112:117-124

Ramsar (1999) Cadre stratégique et lignes directrices pour orienter l'évolution de la Liste des zones humides d'importance internationale de la Convention sur les zones humides (Ramsar, Iran, 1971). In: Ramsar (ed) Annexe à la Résolution VII.11

Rassoulzadegan F (1993) Protozoan patterns in the Azam-Ammerman's bacteria–phytoplankton mutualism. edn., Barcelona: Spanish Society for Microbiology

Raven JA (1970) EXOGENOUS INORGANIC CARBON SOURCES IN PLANT PHOTOSYNTHESIS. Biological Reviews 45:167-220

Rebillard J-P (ed) (2001) Le SEQ-PHYSIQUE, Vol 81, Toulouse, France

Reynolds CS, Huszar V, Kruk C, Naselli-Flores L, Melo S (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. J. Plankton Res. 24:417-428

Rhew RC, Miller BR, Weiss RF (2000) Natural methyl bromide and methyl chloride emissions from coastal salt marshes. Nature 403:292-295

Riemann B, Fuhrman J, Azam F (1982) Bacterial secondary production in freshwater measured by³H-thymidine incorporation method. Microb. Ecol. 8:101-113

Rigaud C, Roqueplo C, Masse J, Le Barh R (2009) Indicateurs du niveau de présence de l'Anguille européenne (*A. anguilla*) dans le marais poitevin, Cemagref, Bordeaux

Roche P-A, Billien G, Bravard J-P, Decamps H, Pennequin D, Vindimian E, Wasson J-G (2005) Les enjeux de la recherche liés à la Directive-Cadre Européenne sur l'eau. Geoscience 337:243-267

Rojo C, Baron-Rodriguez MM, Alvarez-Cobelas M, Rodrigo MA (2010) Sustained primary production with changing phytoplankton assemblages in a semiarid wetland. Hydrobiologia 639:55-62

Rook J-J (1974) Formation of haloforms during chlorination of natural waters. Water Treatment and Examination 23:234

Rosenberg R, Blomqvist M, C Nilsson H, Cederwall H, Dimming A (2004) Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. Mar. Pollut. Bull. 49:728-739

Rozas L, Odum W (1987) Use of tidal freshwater marshes by fishes and macrofaunal crustaceans along a marsh stream-order gradient. Estuaries and Coasts 10:36-43

Rozas LP, Odum WE (1988) The rôle of submerged aquatic vegetation in influencing the abundance of nekton on contiguous tidal fresh-water marshes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 114:289-300

Sabetta L, Fiocca A, Margheriti L, Vignes F, Basset A, Mangoni O, Carrada GC, Ruggieri N, Ianni C (2005) Body size-abundance distributions of nano- and

micro-phytoplankton guilds in coastal marine ecosystems. Estuarine, Coastal and Shelf Science 63:645-663

Sachse A, Henrion R, Gelbrecht J, Steinberg CEW (2005) Classification of dissolved organic carbon (DOC) in river systems: Influence of catchment characteristics and autochthonous processes. Organic Geochemistry 36:923-935

Sand-Jensen K, Borum J (1991) Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. Aquat. Bot. 41:137-175

Sarma SSS, Nandini S (2001) Life table demography and population growth of Brachionus variabilis Hempel, 1896 in relation to Chlorella vulgaris densities. Hydrobiologia 446/447:75–83

Sato T, Miyajima T, Ogawa H, Umezawa Y, Koike I (2006) Temporal variability of stable carbon and nitrogen isotopic composition of size-fractionated particulate organic matter in the hypertrophic Sumida River Estuary of Tokyo Bay, Japan. Estuarine, Coastal and Shelf Science 68:245-258

Sautour B, Castel J (1995) Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal European estuaries. Hydrobiologia 311:139-151

Savoye N (2001) Origine et transfert de matière organique particulaire dans les écosystèmes littoraux macrotidaux., Université de Bretagne Occidentale, Brest

Savoye N, Aminot A, Treguer P, M. F, Naulet N, Kerouel R (2003) Dynamics of particulate organic matter 15N and 13C during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). Mar. Ecol. Prog. Ser. 255:27-41

Schindler DW (1977) Evolution of phosphorous limitaion in lakes. Science 195:260-262

Scholes RJ, Biggs R (2005) A biodiversity intactness index. . Nature 434:45-49

Seitzinger SP (1988) Denitrification in Freshwater and Coastal Marine Ecosystems: Ecological and Geochemical Significance. Part 2: Comparative Ecology of Freshwater and Marine Ecosystems Limnol. Oceanogr. 33:702-724

Sellner K (1997) Physiology, Ecology, and Toxic Properties of Marine Cyanobacteria Blooms. Limnol. Oceanogr. 42:1089-1104

Siddiqui MS, Amy GL, Murphy BD (1997) Ozone enhanced removal of natural organic matter from drinking water sources. Water Res. 31:3098-3106

Sieracki CK, Sieracki ME, Yentsch CS (1998) An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 168:285-296

Sierra MMD, Giovanela M, Parlanti E, Soriano-Sierra EJ (2005) Fluorescence fingerprint of fulvic and humic acids from varied origins as viewed by single-scan and excitation/emission matrix techniques. Chemosphere 58:715-733

Simboura N, Zenetos A (2002) Benthic indicators to use in ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new biotic index. Mediterranean Marine Science 3:77-111

Simonet F (2001) Le nouveau système d'évaluation de la qualité de l'eau des rivières : le SEQ-eau Systèmes d'Evaluation de la qualité. Revue de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne 81

Sintes E, Martinez-Taberner A, Moya G, Ramon G (2004) Dissecting the microbial food web: structure and function in the absence of autotrophs. Aquatic Microbial Ecology 37:283-293

Smayda TJ, Reynolds CS (2001) Community Assembly in Marine Phytoplankton: Application of Recent Models to Harmful Dinoflagellate Blooms. J. Plankton Res. 23:447-461

Smayda TJ, Reynolds CS (2003) Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. J. Sea Res. 49:95-106

Smith VH, Tilman GD, Nekola JC (1999) Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. Environ. Pollut. 100:179-196

Solacroup F (ed) (2001) Le système d'évaluation de la qualité biologique (Seq-Bio) des cours d'eau, Toulouse, France

Steele JH, Menzel DW Conditions for maximum primary production in the mixed layer. Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts 9:39-49

Steeman Nielsen R (1952) The use of radioactive carbon (14C) for measuring organic production in the sea. Journal du Conseil permanent international pour l'exploration del la mer. 18:117-140

Steiner CF, Long ZT, Krumins JA, Morin PJ (2006) Population and community resilience in multitrophic communities. Ecology 87:996-1007

Stevenson FJ (1994) edn., New York

Steyaert P (2004) Connaissance des zones humides : outils, méthodes et savoir-faire. In: Programme National de Recherche sur les Zones Humides,, p p.84-91

Strain PM, Yeats PA (1999) The Relationships between Chemical Measures and Potential Predictors of the Eutrophication Status of Inlets. Mar. Pollut. Bull. 38:1163-1170

Suffet IH, MacCarthy P (eds) (1989) Aquatic humic substances: influence on fate and treatment of pollutants, Vol 219, Washington D.C., Etats-Unis

Suzuki R, Shimodaira H (2006) Pvclust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. Bioinformatics 22:1540-1542

Svrcek C, Smith DW (2004) Cyanobacteria toxins and the current state of knowledge on water treatment options: a review. J. Environ. Eng. Sci. 3:155-185

Talureau R (1965) L'aménagement des marais et l'avenir de l'Ouest Atlantiqueedn., Paris

Thingstad TF, Rassoulzadegan F (1999) Conceptual models for the biogeochemical role of the photic zone microbial food web, with particular reference to the Mediterranean Sea. Progress In Oceanography 44:271-286

Thioulouse J, Chessel D, Dole´dec S, Olivier J-M (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. Statistics and Computing 7:75-83

Thomsen M, Lassen P, Dobels S, Hanssen P-E, Carlsen L, Mogensen B-B (2002) Characterisation of humic materials of different origin: a multivariate approach for quantifying the latent properties if diddolved organic matter. Chemosphere 49:1327-1337

Thornton SF, McManus J (1994) Application of Organic Carbon and Nitrogen Stable Isotope and C/N Ratios as Source Indicators of Organic Matter Provenance in Estuarine Systems: Evidence from the Tay Estuary, Scotland. Estuarine, Coastal and Shelf Science 38:219-233

Thorp JH, Delong MD, Greenwood KS, Casper AF (1998) Isotopic analysis of three food web theories in constricted and floodplain regions of a large river. Oecologia 117:551-563

Thurman EM, Malcolm RL (1981) Preparative isolation of aquatic humic substances. Environ. Sci. Technol. 15:463-466

Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. Science 277:1300-1302

Tolotti M, Thies H (2002) Phytoplankton community and limnochemistry of Piburger See (Tyrol, Austria) 28 years after lake restoration. J. Limnol. 61:77-88

Tortajada S, David V, Brahmia A, Dupuy C, Laniesse T, Parinet B, Pouget F, Rousseau F, Simon-Bouhet B, Robin F-X (2011) Variability of salt- and freshwater marsh characteristics on the west coast of France: a spatiotemporal assessment. Water Res.

Tortajada S, Niquil N, Blanchet H, GRAMI B, Montanié H, David V, Glé C, Saint-Béat B, Johnson GA, Marquis E, Del Amo Y, Dubois S, Vincent D, Dupuy C, Jude F, Hartmann HJ, Sautour B (submitted) Network analysis of the planktonic food web during the spring bloom in a semi enclosed lagoon (Arcachon, SW France): a highly exporting system with a low resilience. Acta Oecol.

Troussellier M, Courties C, Vaquer A (1993) Recent applications of flow cytometry in aquatic microbial ecology. Biology of the Cell 78:111-121

Ulanowicz RE (1986) Growth and Development: Ecosystems Phenomenologyedn., New-York

Ulanowicz RE (1997) Ecology, thes ascendant perspectiveedn., New-York

Ulanowicz RE, Hannon BM (1987) Life and the Production of Entropy. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences 232:181-192

UNIMA (2000) Elaboration d'un réseau de suivi de la qulité des eaux des marais de la Charente-Maritime, La Rochelle

Urban MC (2004) Disturbance Heterogeneity Determines Freshwater Metacommunity Structure. Ecology 85:2971-2978

Utermöhl H (1958) Zur Vervolkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 9

Valiela I, Collins G, Kremer J, Lajtha K, Geist M, Seely B, Brawley J, Sham CH (1997) NITROGEN LOADING FROM COASTAL WATERSHEDS TO RECEIVING ESTUARIES: NEW METHOD AND APPLICATION. Ecol. Appl. 7:358-380

van den Wollenberg A (1977) Redundancy analysis an alternative for canonical correlation analysis. Psychometrika 42:207-219

Van der Nat F-J, Middelburg JJ (2000) Methane emission from tidal freshwater marshes. Biogeochemistry 49:103-121

Verger F (ed) (2005) Marais et estuaires du littoral français, Paris, France

Verhoeven JTA, Arheimer B, Yin C, Hefting MM (2006) Regional and global concerns over wetlands and water quality. Trends Ecol. Evol. 21:96-103

Verneaux J (ed) (1982) Réflexions sur l'appréciation de la qualité des eaux courantes à l'aide de méthodes biologiques . Vol 3

Vézina A (1989) Construction of flow networks using inverse methodsedn., Berlin

Vincent D, Luczak C, Sautour B, icirc (2002) Effects of a brief climatic event on zooplankton community structure and distribution in Arcachon Bay (France). Journal of the Marine Biological Association of the UK 82:21-30

Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman GD (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. Ecol. Appl. 7:737-750

Volis S, Dorman M, Blecher M, Sapir Y, Burdeniy L (2011) Variation partitioning in canonical ordination reveals no effect of soil but an effect of co-occurring species on translocation success in Iris atrofusca. J. Appl. Ecol. 48:265-273

Washington HG (1984) Diversity, biotic and similarity indices: A review with special relevance to aquatic ecosystems. Water Res. 18:653-694

Weishaar JL, Aiken GR, Bergamaschi BA, Fram MS, Fujii R, Mopper K (2003) Evaluation of Specific Ultraviolet Absorbance as an Indicator of the Chemical Composition and Reactivity of Dissolved Organic Carbon. Environ. Sci. Technol. 37:4702-4708

Weller M (1978) Management of Freshwater Marshes for Wildlife. In: Good RE, Whigham DG, Simpson RL (eds) Freshwater Wetlands: Ecological Processes and Management Potential Academic Press, New York, p 267-284

Wetzel P, van der Valk A, Newman S, Coronado C, Troxler-Gann T, Childers D, Orem W, Sklar F (2009) Heterogeneity of phosphorus distribution in a patterned landscape, the Florida Everglades. Plant Ecol. 200:83-90

Wiesler F, Horst WJ (1993) Differences among maize cultivars in the utilization of soil nitrate and the related losses of nitrate through leaching. Plant Soil 151:193-203

Wilk-Woźniak E, Pociecha A (2007) Dynamics of chosen species of phyto- and zooplankton in a deep submontane dam reservoir in light of differing life strategies. International Journal of Oceanography and Hydrobiology 36

Willis KJ, Birks HJB (2006) What Is Natural? The Need for a Long-Term Perspective in Biodiversity Conservation. Science 314:1261-1265

Wollenberg AL (1977) Redundancy analysis, an alternative for canonical analysis. Psychometrika 42:207-219

Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006) Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. Science 314:787-790

Wu FC, Evans RD, Dillon PJ (2002) High-performance liquid chromatographic fractionation and characterization of fulvic acid. Anal. Chim. Acta 464:47-55

Yentsch CS, Menzel DW (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts 10:221-231

Zhou Q, Cabaniss SE, Maurice PA (2000) Considerations in the use of high-pressure size exclusion chromatography (HPSEC) for determining molecular weights of aquatic humic substances. Water Res. 34:3505-3514

Zhou W, Juneau P, Qiu B (2006) Growth and photosynthetic responses of the bloom-forming cyanobacterium Microcystis aeruginosa to elevated levels of cadmium. Chemosphere 65:1738-1746

Zohary T, Erez J, Gophen M, Berman-Frank I, Stiller M (1994) Seasonality of Stable Carbon Isotopes Within the Pelagic Food Web of Lake Kinneret. Limnol. Oceanogr. 39:1030-1043

Annexe 1

Tableau 1 : Espèces phytoplanctoniques et leurs traits fonctionnels associés (Tox : toxicité, Pasti, Plasticité, Flag : Flagelles, Ind : Indifférent, N : Non, O : Oui, Steno : Stenohalin, Eury : Euryhalin)

Bacillariophycées	Taille	Groupement	Courant	Salinité	Mode de Vie	Tox	Plasti	Flag
Cyclotella sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Thalassiosiraceae sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Skeletonema sp	Micro	filament	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Thalassiosira sp	Nano	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Eury	N
Melosira sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Eury	N
Melosira undulata	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Melosira varians	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Melosira moniliformis	Micro	cellule	Stagnant	marine	benthique	N	Steno	N
Aulacoseira granulata	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Paralia sp	Micro	filament	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Leptocylindrus danicus	Micro	filament	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Leptocylindrus minimus	Micro	filament	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Coscinodiscus sp	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Actinoptychus sp	Micro	cellule	Courant	marine	benthique	N	Steno	N
Dactyliosolen sp	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Guinardia delicatula	Micro	filament	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Guinardia flaccida	Micro	filament	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Rhizosolenia setigera	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Rhizosolenia imbricata	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Cerataulina sp	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Eury	N
Eucampia sp	Micro	filament	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Chaetoceros sp	Micro	filament	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Ditylum sp	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Lithodesmium sp	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Asterionella sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Diatoma sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Diatoma vulgaris	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Fragilaria sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Grammatophora sp	Micro	colonie	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Meridion sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Plagiogrammma sp	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Raphoneis sp	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Eury	N
Striatella sp	Micro	cellule	Ind	marine	Mixte	N	Steno	N
Synedra sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Synedra capita	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Tabellaria sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Thalassionema sp	Micro	colonie	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Thalassiothrix sp	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Eunotia sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Achnanthes sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Coconeis sp	Micro	cellule	Ind	marine	Mixte	N	Steno	N
Rhopalodia gibba	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Amphipleura sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Caloneis sp	Micro	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	N	Eury	N
Climaconeis sp	Micro	cellule	Ind	Eury	Mixte	N	Eury	N
Cymatopleura sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Diploneis sp	Micro	cellule	Ind	Eury	Mixte	N	Eury	N
Gomphonema sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma acuminatum	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma balticum	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma distortum	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma faciola	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma prolongatum	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma spencerii	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma scalproides	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma strigosum	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma attenuatum	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gyrosigma wansbeckii	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Haslea sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Lyrella sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N

Tableau 1 : (suite)

Bacillariophycées	Taille	Groupement	Courant	Salinité	MDV	Tox	Plasti	Flag
Navicula sp	Micro	cellule	Stagnant	Eury	benthique	N	Eury	N
Navicula grégaria	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Eury	N
Navicula radiosa	Micro	cellule	Stagnant	Eury	benthique	N	Eury	N
Navicula distans	Micro	cellule	Stagnant	Eury	benthique	N	Eury	N
Pinnularia sp	Micro	cellule	Courant	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Pinnularia viridis	Micro	cellule	Courant	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Pleurosigma sp	Micro	cellule	Courant	marine	benthique	N	Steno	N
Pleurosigma angulatum	Micro	cellule	Courant	marine	benthique	N	Steno	N
Stauroneis sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	
Trachyneis sp	Micro	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	
Entomoneis sp	Micro	cellule	Ind	Eury	benthique	N	Eury	
Amphora sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	
Cymbella sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	
Cymbella ventricosa	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	
Cymbella grosse	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	
Cymatopleura solea	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	
Surirella sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	
Epithemia sp	Micro	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	N	Eury	
Bacillaria sp	Micro	cellule	Ind	Eury	Mixte	N	Eury	
Cylindrotheca clostérium	Micro	cellule	Ind	marine	benthique	N	Steno	
Cylindrotheca gracilis	Micro	cellule	Ind	marine	benthique	N	Steno	
Hantzschia sp	Micro	cellule	Ind	marine	benthique	N	Steno	
Nitzschia sp	Micro	filament	Ind	Eury	Mixte	N	Eury	
Nitzschia acicularis	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	
Nitzschia apiculata	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	
Nitzschia clausii	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	
Nitzschia fasciculata	Micro	cellule	Ind	marine	benthique	N	Steno	
Nitzschia incurva	Micro	cellule	Ind	marine	benthique	N	Steno	
Nitzschia longissima	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	
Nitzschia lorenzia	Micro	cellule	Ind	Eury	Mixte	N	Eury	
Nitzschia obtusa	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	
Nitzschia sigma	Micro	cellule	Ind	Eury	benthique	N	Eury	
Nitzschia sigmoides	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	
Nitzschia navicularis	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	
Nitzschia punctata	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	
Frustulia sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	
Dinophyceae								
Ceratium fusus	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Ceratium hirondella	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Diplopsalis sp	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	O
Gymnodinium sp	Micro	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	O	Eury	O
Gymnodinium sabot	Micro	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	O	Eury	O
Gyrodinium sp	Nano	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	O	Eury	O
Katodinium sp	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Eury	O
Oxyris marina	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	O
Peridinien sp	Nano	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	N	Eury	O
Protopéridinien sp	Nano	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Eury	O
Peridiniopsis sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Prorocentrum sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	O	Steno	O
Prorocentrum mexicavum	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	O	Steno	O
Prorocentrum micans	Micro	cellule	Ind	marine	phytoplancton	O	Steno	O
Prorocentrum triestrinum	Nano	cellule	Ind	marine	phytoplancton	O	Steno	O
Scrippsiella sp	Micro	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	N	Eury	O
kystes péridinien sp	Micro	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	N	Eury	O
Cystodinium sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	O

Tableau 1 : (suite)

Bacillariophycées	Taille	Groupement	Courant	Salinité	MDV	Tox	Plasti	Flag
Chrysophyceae								
Dctyocha sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	O
Dinobryon sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Dinobryon sertularia	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Synura sp	Micro	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Synura sp1	Nano	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Zygnematales								
Closterium sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	O
Closterium aciculare	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Closterium gracile	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Cosmarium sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	Mixte	N	Steno	O
Euastrum sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	Mixte	N	Steno	O
Mallomas sp	Nano	cellule	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	O
Mesotaenium sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Pleurotaenium sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Staurastrum sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Staurodesmus sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Radiofilum sp	Micro	filament	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Chlorophyceae								
Actinastrum sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Ankistrodesmus sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Ankistrodesmus spirale	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Carteria tetrasemmis	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Characium sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Coelastrum sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Coelastrum microporum	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Crucigenia sp	Nano	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Dictyosphaerium sp	Nano	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Eudorina sp	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Gloeocystis sp	Nano	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Gonium sp	Nano	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Gonyostomum sp	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Haematococcus sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Kirchneriella sp	Nano	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Klebsormidium sp	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Microspora sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Monoraphidium sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
closteriopsis sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Oedogonium sp	Micro	filament	Ind	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Oocystis sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Pandorina morum	Nano	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Pediastrum sp	Nano	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Pediastrum boryastrum	Nano	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Pediastrum duplex	Micro	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Pediastrum tetras	Nano	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Scenedesmus sp	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Scenedesmus crassus	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Scenedesmus acuminatus	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Scenedesmus acutus	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Scenedesmus quadricauda	Micro	colonie	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Schroederia sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Tetraodon sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Ulothrix sp	Micro	filament	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	O

Tableau 1 : (suite)

Bacillariophycées	Taille	Groupement	Courant	Salinité	MDV	Tox	Plasti	Flag
Cryptophyceae								
Chroomonas sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Cryptomonas sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Cryptomonas sp1	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Prasinophyceae								
Pyramimonas sp	Pico	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Haptophyceae								
Chrysochromulina sp	Nano	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Tetraselmis	Micro	cellule	Ind	dulcicole	Mixte	N	Eury	O
Teleaulax	Nano	cellule	Ind	marine	phytoplancton	N	Steno	O
Euglenophyceae								
Anisonema	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Euglena sp	Micro	Solitaire	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Euglena elastica	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Eutreptia sp	Micro	cellule	Ind	Eury	phytoplancton	N	Eury	O
Lepocinclis sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Peranema sp	Micro	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Phacus sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Phacus acuminatus	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Phacus elegans	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Phacus longicauda	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Phacus pleuronecte	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Phacus pyrum	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Phacus tortus	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Strombomonas sp	Micro	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Trachelomonas sp	Nano	cellule	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	O
Cyanobacteries								
Anabaena sp	Micro	filament	Stagnant	dulcicole	Mixte	N	Eury	N
Anabaena sp1	Micro	filament	Stagnant	dulcicole	Mixte	N	Eury	N
Anabaenopsis sp	Micro	filament	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Eury	N
Chroococcus sp	Nano	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Gomphosphaeria sp	Micro	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Lyngbya sp	Micro	filament	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Eury	N
Limnothrix cellule	Nano	cellule	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Merismopedia sp	Nano	colonie	Stagnant	dulcicole	benthique	N	Steno	N
Mycrocystis	Micro	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Nostoc commune	Micro	filament	Stagnant	dulcicole	benthique	O	Steno	N
Oscillatoria sp	Micro	filament	Ind	dulcicole	Mixte	N	Eury	N
Oscillatoria limosa	Micro	colonie	Ind	dulcicole	Mixte	N	Steno	N
Pseudanabaena sp	Micro	filament	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Oscillatoria limnetica	Micro	filament	Ind	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Spirulina sp	Micro	filament	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N
Synechococcus sp	Nano	cellule	Courant	marine	phytoplancton	N	Steno	N
Woronochia sp	Micro	colonie	Stagnant	dulcicole	phytoplancton	N	Steno	N

Annexe 2

Tableau 1 : Genres du mésozooplancton et leurs traits fonctionnels associés

	Taille	Taille Proies	Spectre proies	TG	MaxR	Alimentation	Sélectivité	Reproduction
Harpacticoïdes	>1	0,4-20	Moyen	>8	>0,3	Brouteurs	Modérée	Sexuée
Cyclopoïdes								
Acanthicyclops sp	>1	6-562	Xlarge	>8	0,15-0,19	Prédateur	Forte	Sexuée
Diacyclop sp	0,6-1	6-562	Xlarge	>8	0,15-0,19	Prédateur	Forte	Sexuée
Eucyclops sp	0,6-1	6-562	Xlarge	>8	0,15-0,19	Prédateur	Forte	Sexuée
Mésocyclops sp	>1	6-562	Xlarge	>8	0,15-0,19	Prédateur	Forte	Sexuée
Calanoïdes								
Diaptidae sp	>1	12-33	Large	>8	<0,1	Non actif	Forte	Sexuée
Eurytemora sp	0,6-1	12-33	Large	>8	<0,1	Non actif	Faible	Sexuée
Cladocères								
Bosmina sp	0,3-0,6	0,4-7	Etroit	5-8	0,24-0,3	Filtreur	Modérée	Parthenogénèse
Chydoridae	0,3-0,6	0,4-2	Etroit	5-8	0,24-0,3	Filtreur	Forte	Parthenogénèse
Chydorus sp	0,3-0,6	0,4-2	Etroit	5-8	0,24-0,3	Filtreur	Forte	Parthenogénèse
Daphnia sp	>1	0,6-40	Large	5-8	>0,3	Filtreur	Faible	Parthenogénèse
Simocephalus sp	>1	0,6-40	Large	5-8	0,15-0,19	Filtreur	Faible	Parthenogénèse
Iliocryptus sp	0,3-0,6	0,4-7	Etroit	5-8	0,24-0,3	Filtreur	Modérée	Parthenogénèse
Macrothrix sp	0,3-0,6	0,4-7	Etroit	5-8	0,24-0,3	Filtreur	Modérée	Parthenogénèse
Cerodaphnia sp	0,6-1	0,4-7	Etroit	>8	0,24-0,3	Filtreur	Modérée	Parthenogénèse
Scapholeberis sp	>1	0,6-40	Large	5-8	>0,3	Filtreur	Faible	Parthenogénèse
Moina sp	0,3-0,6	0,4-2	Etroit	5-8	>0,3	Filtreur	Forte	Parthenogénèse
Sidiidae sp	>1	0,6-25	large	>8	>0,3	Filtreur	Faible	Parthenogénèse
Evadne sp	0,6-1	0,4-7	Etroit	5-8	5-8	Filtreur	Faible	Parthenogénèse
Podon sp	0,6-1	0,4-7	Etroit	5-8	5-8	Filtreur	Faible	Parthenogénèse

Résumé

Les marais littoraux de Charente Maritime représentent des systèmes hydrauliques sur lesquels les données existantes sur la qualité de l'eau sont limitées. Ce déficit d'information représente un frein à la bonne gestion de ces écosystèmes. Leur situation intermédiaire entre continent et océan leur confère un rôle prépondérant au sein de ces entités. Par ailleurs, les marais représentent un patrimoine écologique majeur où le suivi du compartiment aquatique est indispensable en vue d'améliorer la connaissance et d'apprécier l'évolution de ces milieux. Dans ce cadre, un réseau de suivi de la qualité des eaux des marais a été mis en place sur la base du SEQ-Eau (système d'évaluation de la qualité des cours d'eaux) en 2003 par l'UNIMA (Union des Marais de Charente-Maritime) dans le but de créer un référentiel « marais » répondant aux exigences de la DCE (Directive Cadre sur l'Eau européenne). Mais avant d'apprécier la qualité des eaux des marais, il est nécessaire de comprendre leur fonctionnement. Les objectifs de la thèse sont de trois ordres. Le premier était de dégager une typologie de nature d'eau des marais en valorisant les données issues du suivi patrimonial de l'UNIMA. Dans un deuxième temps, le suivi analytique des eaux et du fonctionnement a été approfondi (ajout de paramètre chimique, biologique et géographique) sur un nombre restreint de stations.

Une typologie, basée sur une méthode statistique permettant d'appréhender à la fois les variabilités spatiale et temporelle dans le classement des stations en groupes, est composé de 7 groupes en marais doux et de 5 en marais salés. Le suivi des marais pendant prés de 1,5 ans par les paramètres de la matière organique, de l'ensemble des compartiments planctoniques constituant les réseaux trophiques planctoniques et la diversité fonctionnelle du phyto- et du méso-zooplancton, ont permis de confirmer un certain nombre d'hypothèses sur le fonctionnement des marais et sur la typologie de nature d'eau, concernant notamment : (i) le rôle écologique des marais, (ii) l'influence des écosystèmes adjacents du méta-écosystème Pertuis-charentais et (iii) leur capacité de résilience.

Le fonctionnement des marais salés semble contrôlé par un double mécanisme : la marée et le type d'activité anthropique dans les bassins déterminant le taux de renouvellement des eaux qui conditionne le type de réseaux trophiques en place et leur succession. Dans les marais doux, un schéma 'classique' de la succession des réseaux trophiques planctoniques a été dégagé. La dominance du phytoplancton et des réseaux trophiques herbivores et multivores, semblerait cohérent avec les fonctions écologiques d'épuration et d'habitat/nourricerie caractéristiques des zones humides. Ce fonctionnement classique peut être altéré par différents mécanismes : le renouvellement de l'eau ou le développement des macrophytes. D'une part, le faible renouvellement d'eau de certains marais peut conduire à l''emballement' du système et provoquer des phénomènes d'eutrophisation, altérant les propriétés de l'écosystème (injection d'azote atmosphérique ou efficacité écotrophique). Enfin, les macrophytes sont plus compétitrices que le phytoplancton dans les milieux peu profond tel que les canaux de marais. Leur capacité a utilisé les nutriments des sédiments permette leur développement et empêche celui du phytoplancton (limitation par la lumière). La dégradation importante de la biomasse macrophytique par les bactéries en période estivale peut engendrer de fortes hypoxies.

Quelques indicateurs basés sur des paramètres simples sont proposés pour suivre l'état trophique du système (chlorophylle par classe de taille, biomasse bactérienne), ou bien de repérer un état susceptible de virer sur une eutrophisation (espèces de rotifère spécifiques des périodes pré-eutrophisation).